

ΤΜΗΜΑ ΓΕΩΠΟΝΙΑΣ ΙΧΘΥΟΛΟΓΙΑΣ & ΥΔΑΤΙΝΟΥ ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΟΣ	
Αρ. Πρωτοκ.	1565
Ημερομηνία:	30-10-07

**ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΘΕΣΣΑΛΙΑΣ
ΣΧΟΛΗ ΓΕΩΠΟΝΙΚΩΝ ΕΠΙΣΤΗΜΩΝ**

**ΤΜΗΜΑ ΓΕΩΠΟΝΙΑΣ
ΙΧΘΥΟΛΟΓΙΑΣ ΚΑΙ ΥΔΑΤΙΝΟΥ ΠΕΡΙΒΑΛΛΟΝΤΟΣ**

ΠΤΥΧΙΑΚΗ ΔΙΑΤΡΙΒΗ

Σοφία Γ. Τσίρου

Φυσιολογία πέψης και πεπτικότητα θρεπτικών ουσιών στα ψάρια

Επιβλέπουσα: Ελένη Μεντέ, Επίκουρος Καθηγήτρια

ΒΟΛΟΣ, 2007



**ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ ΘΕΣΣΑΛΙΑΣ
ΒΙΒΛΙΟΘΗΚΗ & ΚΕΝΤΡΟ ΠΛΗΡΟΦΟΡΗΣΗΣ
ΕΙΔΙΚΗ ΣΥΛΛΟΓΗ «ΓΚΡΙΖΑ ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ»**

Αριθ. Εισ.: 6842/1
Ημερ. Εισ.: 22-01-2009
Δωρεά: Συγγραφέας
Ταξιθετικός Κωδικός: ΠΤ - ΙΥΠ
2007
ΤΣΙ

Μέλη της Τριμελούς Εξεταστικής Επιτροπής:

- **Μεντέ Ελένη:** Επίκουρος Καθηγήτρια του Τμήματος Γεωπονίας Ιχθυολογίας και Υδάτινου Περιβάλλοντος, Πανεπιστήμιο Θεσσαλίας
- **Νεοφύτου Χρήστος:** Καθηγητής του Τμήματος Γεωπονίας Ιχθυολογίας και Υδάτινου Περιβάλλοντος, Πανεπιστήμιο Θεσσαλίας
- **Εξαδάκτυλος Αθανάσιος:** Λέκτορας του Τμήματος Γεωπονίας Ιχθυολογίας και Υδάτινου Περιβάλλοντος, Πανεπιστήμιο Θεσσαλίας

ΠΕΡΙΕΧΟΜΕΝΑ	3
ΠΡΟΛΟΓΟΣ	4
ΕΙΣΑΓΩΓΗ	5
1. ΑΝΑΤΟΜΙΑ ΤΗΣ ΠΕΠΤΙΚΗΣ ΟΔΟΥ	5
2. ΦΥΣΙΟΛΟΓΙΑ ΤΗΣ ΠΕΨΗΣ	16
2.1 Φυσιολογία της πεπτικής οδού	16
2.1.1 Πεπτικά ένζυμα	16
2.1.2 Θρεπτική απορρόφηση	25
2.1.3 Πεπτικός χρόνος διέλευσης	29
2.1.4 Γενική άποψη των φαινομένων πέψης-απορρόφησης	31
3. ΠΕΠΤΙΚΟΤΗΤΑ ΤΩΝ ΘΡΕΠΤΙΚΩΝ ΟΥΣΙΩΝ	32
3.1 Συντελεστές πεπτικότητας	32
3.2 Μέθοδοι για την πεπτικότητα	33
3.3 Περιττώματα	36
3.4 Συλλογή περιττωμάτων	39
3.5 Τυποποίηση	43
3.6 Θρεπτική πεπτικότητα: αποτελέσματα	45
4. ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ	50
ΒΙΒΛΙΟΓΡΑΦΙΑ	51

ΠΡΟΛΟΓΟΣ

Η παρούσα πτυχιακή διατριβή με θέμα **“Φυσιολογία πέψης και πεπτικότητα θρεπτικών ουσιών στα ψάρια”** πραγματοποιήθηκε στο τμήμα Γεωπονίας Ιχθυολογίας και Υδάτινου Περιβάλλοντος, της Σχολής Γεωπονικών Επιστημών, του Πανεπιστημίου Θεσσαλίας. Επιβλέπουσα ήταν η Επίκουρος Καθηγήτρια κ. Ελένη Μεντέ, την οποία ευχαριστώ θερμά όχι μόνο για την προθυμία, τη πληρέστατη βοήθεια σε σημαντικά επιστημονικά θέματα της διατριβής αυτής, αλλά και για το διδακτικό και επιστημονικό έργο που μου προσέφερε καθ’ όλη τη διάρκεια των σπουδών μου. Σημαντική βοήθεια αποτέλεσαν και οι συμβουλές του μέλους της εξεταστικής επιτροπής κ. Αθανάσιου Εξαδάκτυλου. Επίσης, θα ήθελα να ευχαριστήσω τον Καθηγητή κ. Χρήστο Νεοφύτου που μέσω των διδακτικών του συγγραμμάτων συνέβαλε θετικά για την επίτευξη αυτού του πονήματος. Τέλος, νιώθω την ανάγκη να ευχαριστήσω τους τρεις συμφοιτητές και φίλους μου, Στάθη Μπαντίδο, Αλέξανδρο Στρατάκο και Κατερίνα Καμπόση για την εν γένει βοήθεια που μου προσέφεραν, καθώς και για τη συμβολή τους στην παρουσίαση της παρούσας πτυχιακής διατριβής.

ΕΙΣΑΓΩΓΗ

Η μελέτη της φυσιολογίας της πέψης των ψαριών είναι βασισμένη πρωτίστως σε έναν μεγάλο αριθμό, ανατομικών μελετών μερικές από τις οποίες είναι πολύ παλαιές. Οι πιο πρόσφατες από αυτές, ερεύνησαν το μηχανισμό που καθορίζει το χρόνο διέλευσης των πεπτικών υγρών, τη μοριακή δομή των ενζύμων, την οργάνωση των απορροφητικών κυττάρων και τη φύση και το ρόλο των ορμονών στην πεπτική οδό. Ακόμη σημειώνουμε ότι τα αποτελέσματα των μελετών του γενικού πεπτικού μοντέλου και της πεπτικότητας, έχουν συμβάλει τα μέγιστα στην εφαρμοσμένη διατροφή και τη μοντελοποίηση των τροφών.

Το φύλο των ψαριών, και η τάξη των σπονδυλωτών παρουσιάζουν μεγάλη ποικιλομορφία στην πεπτική οδό, με μεγάλες διαφορές από την εξωτερική ανατομία τους. Οι ερευνητές προσπαθούν να εστιάσουν τις παρατηρήσεις τους σε δύο κύριους άξονες: α) στην εξέλιξη των ειδών και β) στην προσαρμογή στη διατροφή.

Σκοπός της πτυχιακής διατριβής είναι η μελέτη της φυσιολογίας πέψης και πεπτικότητας των θρεπτικών ουσιών στα ψάρια. Στα πλαίσια αυτά θα εξετασθούν αρχικά τα βασικά χαρακτηριστικά της ανατομίας της πεπτικής οδού των ψαριών.

1. ΑΝΑΤΟΜΙΑ ΤΗΣ ΠΕΠΤΙΚΗΣ ΟΔΟΥ

Τα πιο αρχέγονα ψάρια (π.χ. τα ελασμοβράγχια συμπεριλαμβανομένων των καρχαριών και των σαλαχιών, τους χονδριχθύες συμπεριλαμβανομένων των οξύρρυγχων) έχουν έναν πολύ συγκεκριμένο τύπο πεπτικής οδού. Αυτός είναι ένα καλά-διαφοροποιημένο στομάχι που ακολουθείται από ένα κανονικό έντερο, και στη συνέχεια από ένα έντερο που ονομάζεται «σπειροειδής βαλβίδα» λόγω της ιδιαίτερης κατασκευής του. Πρόκειται για σπειροειδές δίπλωμα του εντέρου που ακολουθείται από μερική συγχώνευση του επιθηλίου, όμοια με σπειροειδή σκάλα. Αυτό το σύστημα έχει υψηλή ικανότητα απορρόφησης παρόλο που το μήκος του εντέρου είναι μικρό.

Η ανατομία των πεπτικών οδών είναι αρκετά ομοιογενής στις πρωτόγονες

οικογένειες, αλλά ποικίλλει στις εξελιγμένες οικογένειες όπου παρουσιάζουν πλαστικότητα ανάλογα με την τροφή. Υπάρχουν τύποι πεπτικών οδών με ή χωρίς στομάχια, τύποι με κοντούς ή μακρούς οισοφάγους με ευθύ ή μακριά έντερα, καθώς και ενδιάμεσοι τύποι που έχουν διαφορετικές μορφές πτυχών ή σπειρών. Ο αριθμός των πυλωρικών τυφλών ποικίλλει από καθόλου μέχρι και περίπου χίλια.

Σημειώνουμε ότι, τα **πεπτικά όργανα** των ψαριών έχουν τα ακόλουθα κύρια χαρακτηριστικά γνωρίσματα:

- ο οισοφάγος έχει πάντα ραβδωτό, αυλακωτό μυ, που επιτρέπει στο ψάρι αργότερα να αναμασήσει την τροφή του
- το έντερο μοιάζει με το λεπτό έντερο των θηλαστικών, ή το έντερο ενός πουλιού και παρουσιάζει κάποια διαφοροποίηση, που θυμίζει τον ειλεό των θηλαστικών
- ο εντερικός τοίχος (*muscularis mucosae*) έχει μόνο τρία στρώματα: το βλεννώδες, το μυϊκό και τον ορώδη, δεδομένου ότι η απουσία εμποδίζει τη διάκριση μεταξύ της βλέννας και της υπό-βλέννας
- τα εντερικά βήλλα δε διαφοροποιούνται πολύ και είναι περισσότερο όπως τα ψευδο-βήλλα ή τις πτυχές
- μερικά εντεροκύτταρα διατηρούν την ενδοκυττωτική λειτουργία τους (που είναι χαρακτηριστική των νεογέννητων θηλαστικών) καθ' όλη τη διάρκεια της ζωής των ψαριών
- η παρουσία πεπτικών ενζύμων μοιάζει με αυτή των υψηλότερων σπονδυλωτών.

Κύρια όργανα

Στόμα

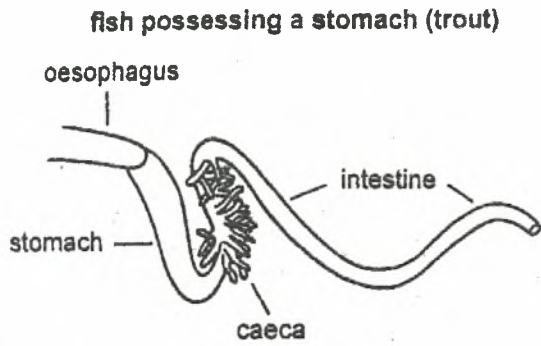
Το στόμα είναι η είσοδος του νερού και της τροφής στον οργανισμό του ψαριού. Η λειτουργία του στόματος είναι σύνθετη δεδομένου ότι υπάρχουν τα βράγχια και το γύρω υδρόμορφο φυσικό περιβάλλον. Υπάρχει συντονισμός μεταξύ των σαγονιών, της γλώσσας, του ουρανίσκου και των βραγχιοκαλυμμάτων. Τα δόντια, όταν υπάρχουν, χρησιμοποιούνται σπάνια για μάσηση. Μπορούν να χρησιμοποιηθούν για τη σύλληψη

και το κράτημα του θηράματος (στοματικά, άνω γναθιαία, γλωσσικά δόντια) ή για το φιλτράρισμα (φαρυγγικά δόντια, ή εκείνα που συνδέονται με τα βράγχια και διατηρούν τα μόρια τροφής και τα οδηγούν προς το στομάχι). Υπάρχουν δύο κύριοι τύποι συμπεριφοράς των δοντιών: α) η σύλληψη του θηράματος και β) η αναρρόφηση, (το φιλτράρισμα είναι κάποια επέκταση της αναρρόφησης) που χρησιμοποιείται για τη συλλογή τροφής. Μερικά ψάρια έχουν δόντια και για τη μάσηση. Τα κυπρινοειδή π.χ. έχουν τα φαρυγγικά δόντια στη κάτω σιαγόνα και ένα χώρο μάσησης στην άνω σιαγόνα. Η τσιπούρα μπορεί να συντρίψει τα οστρακόδερμα. Ακόμη μερικά χορτοφάγα ψάρια έχουν ειδικά μασητικά συστήματα.

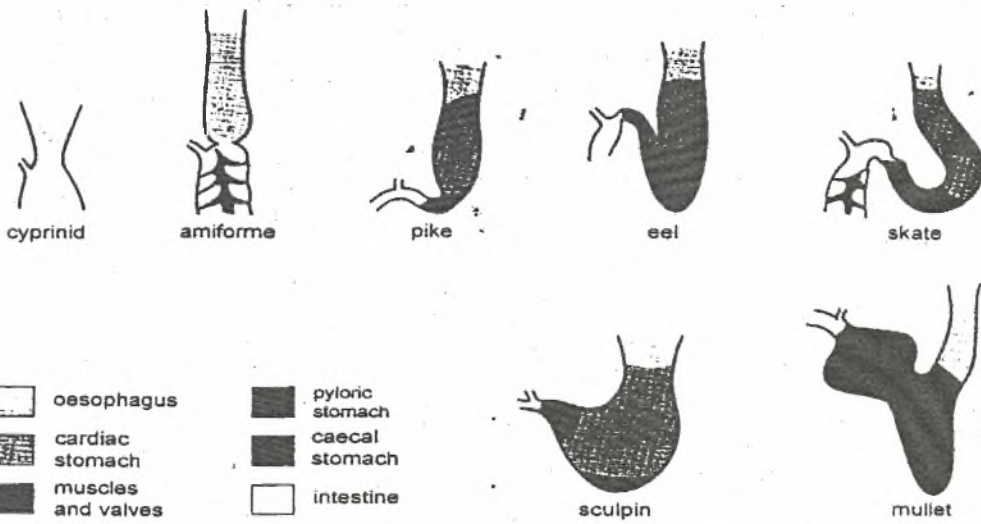
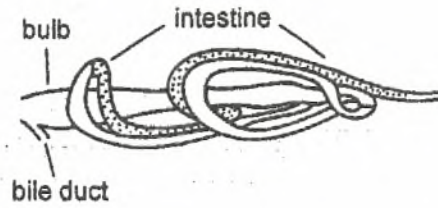
Δεν υπάρχει κανένας σιελογόνος αδένας στο στόμα. Οι γευστικοί θύλακες έχουν βρεθεί χάριν στην ιστολογία και στις τεχνικές ηλεκτρονικών μικροσκοπίων και η λειτουργία τους καταδεικνύεται σαφώς από τη συμπεριφορά σίτισης και τα εφαρμοσμένα πειράματα διατροφής. Έξω από το στόμα υπάρχουν όργανα όπως τα χημειοδεκτικά κύτταρα, που θα μπορούσαμε να υποθέσουμε ότι είναι οσφρητικά, αν και η διάκριση μεταξύ των οσφρητικών και γευστικών αισθήσεων δεν είναι ξεκάθαρη στο υδρόβιο περιβάλλον. Ο εντόπισμός προσελκυστικών ουσιών αποδίδεται σε εξωτερικούς χημειοδέκτες ενώ τα γευστικά κύτταρα, συνδέονται με τη διατροφή, δηλαδή τη διακοπή ή την ενίσχυση της σίτισης.

Οισοφάγος

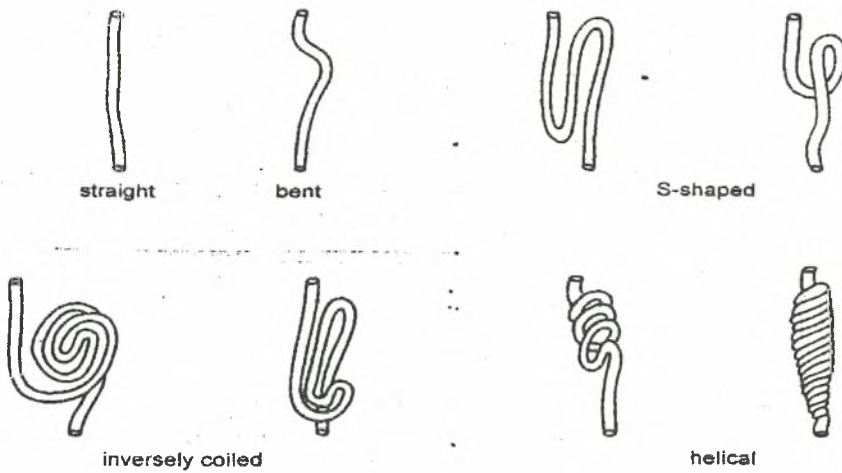
Ο οισοφάγος στα ψάρια είναι σχεδόν πάντα κοντός και ευρύς. Ο ρόλος του δεν είχε αποσαφηνιστεί και παλαιότερα επικρατούσε η θεωρία ότι το στόμα συνδέεται άμεσα με το στομάχι. Η βλεννώδης μεμβράνη του είναι ευδιάκριτη από αυτήν που βρίσκεται στο στομάχι ή το έντερο και είναι εξοπλισμένη με πολλά βλεννώδη κύτταρα. Ο οισοφάγος στα ψάρια είναι ευδιάκριτος λόγω των μυών του και είναι πλήρως ή εν μέρει ραβδοειδής και συσπάται εθελοντικά. Γι' αυτό το λόγο, τα ψάρια έχουν μεγαλύτερη



agastric fish (common carp)
(after Gas & Noaillac-Depeyre, 1981)



Some types of intestine
(after Bertin, 1958)



Σχήμα 1 Κύριοι τύποι πεπτικής οδού στα ψάρια

ικανότητα από τα σπονδυλωτά στο αναμάσημα της τροφής εάν αυτή δεν είναι του κατάλληλου μεγέθους, σύστασης ή προτίμησης του. Σε μερικά αρπακτικά είδη, οι μύες του στόματος έχουν εξελιχθεί έτσι που να είναι δυνατό το κράτημα του ζωντανού θηράματος. Οι μεγάλοι μήκους οισοφάγοι μερικών ψαριών όπως το χέλι, εκτελούν μια οσμωρυθμιστική λειτουργία κατά τη διάρκεια της καταδρομικής μετανάστευσής τους.

Υπάρχει, συνήθως, καρδιακή βαλβίδα στη σύνδεση μεταξύ του οισοφάγου και του στομαχιού στα είδη ψαριών του γλυκού νερού. Αυτό όμως δεν υπάρχει στα είδη του αλμυρού νερού. Αυτή η διαφορά μπορεί να εξηγηθεί από το γεγονός ότι τα ψάρια του γλυκού νερού προσπαθούν να ελαχιστοποιήσουν την πόση ύδατός, ενώ τα ψάρια που ζουν στη θάλασσα πρέπει να πίνουν συνεχώς νερό για να εξασφαλίσουν την οσμωρύθμισή τους.

Το στομάχι

Στομάχι δεν υπάρχει στο λαρβικό στάδιο και εμφανίζεται στο χρονικό διάστημα της μεταμόρφωσης, ή μερικές φορές αργότερα. Ορισμένες οικογένειες ψαριών, όπως τα κυπρινοειδή, δεν έχουν στομάχι και άλλες δεν έχουν στομάχι μόνο σε ορισμένα γένη ή είδη. Η απουσία στομαχιού ερμηνεύεται στο γεγονός ότι τα ψάρια που ζουν σε κοραλλιογενείς περιοχές πέπτουν υψηλά επίπεδα ανθρακικού άλατος ασβεστίου και θα ήταν δύσκολο να μειωθεί το pH σε ένα επίπεδο συμβατό με την κανονική λειτουργία της πεψίνης. Γενικά, τα ψάρια χωρίς στομάχι είναι πιο συχνά μικροφάγα ή χορτοφάγα παρά σαρκοφάγα. Εντούτοις, π.χ. στα κυπρινοειδή, τα αγαστρικά είδη βρίσκονται να τρέφονται με μια ευρεία ποικιλία τροφής.

Η μορφή του στομαχιού είναι πολύ διαφορετική, από μια απλή διόγκωση του εντέρου που μετατρέπεται σε μια επιμήκη σακούλα. Όταν είναι γεμάτο το στομάχι δηλαδή όταν διαμορφωθεί σε σάκο, μπορεί να καμφθεί για να διαμορφώσει μια μορφή του Y ή ενός J, οπότε χωρίζεται συνήθως από το έντερο με μια πυλωρική βαλβίδα. Ιδιόμορφη είναι η διόγκωσή του στα σαρκοφάγα ψάρια τα οποία καταπίνουν ολόκληρο το θήραμα τους. Τα μικροφάγα είδη έχουν πολύ μικρότερα στομάχια. Παρ' όλες τις ανατομικές αυτές παραλλαγές, όλα τα στομάχια είναι σχετικά ομοιογενή στην ιστορική δομή και διαφέρουν λίγο, (τουλάχιστον στις λειτουργίες), από εκείνες των σπονδυλωτών. Το επιθήλιο είναι ενδοδερμικό και υπάρχουν πολυάριθμες λάχνες που καλύπτονται από

εκκριτικά κύτταρα παράγοντας τα πεπτικά προένζυμα και το υδροχλωρικό οξύ. Άλλοι τύποι κυττάρων εκκρίνουν τις ορμόνες ή τη βλέννα. Συνήθως, η εκκριτική-βλέννα των κυττάρων βρίσκεται μόνο στο ακραίο μέρος.

Σε μερικά χορτοφάγα ψάρια όπως οι κέφαλοι, η πυλωρική περιοχή (έχει κληθεί gizzard) είναι ένα αληθινό διαφοροποιημένο όργανο με χονδρά τοιχώματα, που περιβάλλονται από πολύ λεπτό κυκλικό μυϊκό σύστημα, ακολουθούμενο από ένα στομάχι που έχει χάσει τις εκκριτικές λειτουργίες του. Το αυτό όργανο (κάτι αντίστοιχο με αυτό των πουλιών) εκτελεί μια λειτουργία λείανσης. Το στομάχι είναι η μόνη περιοχή της πεπτικής οδού που περιέχει οξύ που επιτρέπει την αλλοίωση των πρωτεϊνών, την έναρξη της υδρόλυσης και τις θανατώσεις μερικών βακτηρίων που έχουν πεπτεί. Το pH του στομαχιού έχει τιμή γενικά 2-3, αλλά μπορεί να φθάσει και στο 5 (ειδικά στα θαλάσσια ψάρια που συνεχώς πίνουν νερό είναι στο 8).

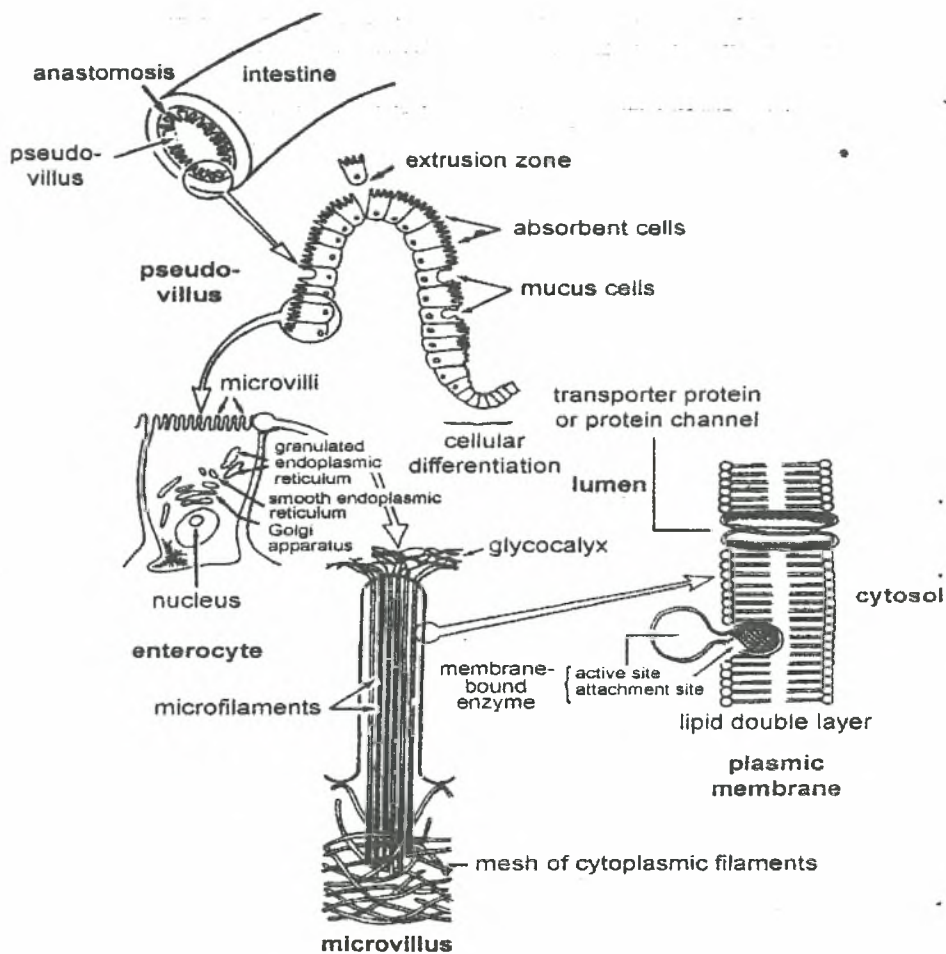
Το έντερο

Η ορολογία που χρησιμοποιείται στην ανατομία για να περιγράψει τα έντερα των ψαριών είναι πολύ μπερδεμένη. Τα τμήματα, όπως το μπροστινό, μέσο και μεταγενέστερο έντερο, (duodenum, jejunum, ειλεός) έχουν συχνά διαφορετικές έννοιες. Μια περιοχή π.χ. που καλείται μέσο-έντερο θα ονομαζόταν και ακραία περιοχή. Αυτή η σύγχυση προκύπτει κυρίως από την απουσία καθορισμένης εξωτερικής ανατομικής διαφοροποίησης. Μόνο η κυτταρολογία μπορεί να χρησιμοποιηθεί για να διακρίνει τρεις ή τέσσερις περιοχές που έχουν ευδιάκριτους ρόλους.

Το κεντρικό έντερο, αποκαλούμενο συχνά μπροστινό (duodenum), είναι παρόν στα ψάρια χωρίς στομάχι και έχει μια διόγκωση που αναπτύσσεται ιδιαίτερα σε μερικές οικογένειες όπως στα κυπρινοειδή. Αυτό το όργανο με την πρώτη ματιά συγχέεται με το αληθινό στομάχι και η λειτουργία του είναι να αποθηκεύσει τα τρόφιμα προσωρινά μετά από την κατάποση. Διαφέρει από το στομάχι λόγω των ακολούθων λειτουργιών του: 1) η σύνδεση με τον αγωγό χολής είναι πάντα επάνω από τη διόγκωση, ενώ είναι πάντα κάτω σε ένα αληθινό στομάχι, 2) το pH στη διόγκωση δεν είναι ποτέ όξινο, 3) κανένας γαστρικός τύπος εκκριτικών κυττάρων δεν υπάρχει και 4) δεν υπάρχει καμία δραστηριότητα πεψίνης.

Στα ψάρια με στομάχι, και μόνο σε αυτά, το κεντρικό μέρος του εντέρου έχει

συχνά τυφλό-τελείωμα αποκαλούμενων πυλωρικά τυφλά (*diverticula caeca*). Ο αριθμός αυτών των οργάνων (*caeca*) ποικίλλουν από μηδέν μέχρι δεκάδες ή εκατοντάδες και φθάνει σχεδόν σε χίλια στους μπακαλιάρους. Σε ορισμένες οικογένειες, όπως στα σαλμονοειδή, ο αριθμός *caeca* είναι πολύ ευδιάκριτος μεταξύ των ειδών, ανάλογα με τους γενετικούς παράγοντες και μπορεί να τροποποιηθεί από την επιλογή. Ο αριθμός *caeca* εξαρτάται επίσης από τη θερμοκρασία του ύδατος κατά τη διάρκεια της ανάπτυξης. Όμως, δεν εμφανίζεται να συσχετίζεται με τα θρεπτικά χαρακτηριστικά. Οι ιστολογικές μελέτες δεν έχουν προσδιορίσει χαρακτηριστικές διαφορές μεταξύ του αληθινού εντέρου και του *caeca*, του οποίου η λειτουργία ακόμα δεν είναι πλήρως γνωστή. Δεν μπορούμε να πούμε ότι είναι η περιοχή κάποιας συγκεκριμένης έκκρισης ή απορρόφησης στα είδη κρύου νερού και ακόμη ότι δεν προφυλάσσουν μια ειδική χλωρίδα. Στα ψάρια που ζουν σε θερμά νερά, μπορεί να βρεθεί *caeca* όταν η χλωρίδα μπορεί ενεργά να συνθέσει τις βιταμίνες, ή ακόμα όταν υπάρχει η κυτταρολυτική χλωρίδα, όπως στο ψάρι *Kyphosus cornelii*, (ένα αυστραλιανό χορτοφάγο ψάρι) που συσχετίζεται με τα σπαριδοειδή. Μερικά αυστηρά χορτοφάγα ψάρια όμως δεν έχουν αυτή τη χλωρίδα. Η μεγάλη πλειοψηφία των ιχθυολόγων τα τελευταία χρόνια θεωρεί τα πυλωρικά τυφλά ως αύξηση της επιφάνειας του εντέρου και, υπό αυτήν τη μορφή, μια "στρατηγική" αύξησης της απορροφητικής ικανότητας της πεπτικής οδού.



Σχήμα 2 Διάγραμμα της ανατομίας και της ιστολογίας του εντέρου, από ένα τμήμα του οργάνου (μακροσκοπική κλίμακα) στη μοριακή δομή της πλασματικής μεμβράνης των μικρολαχνών.

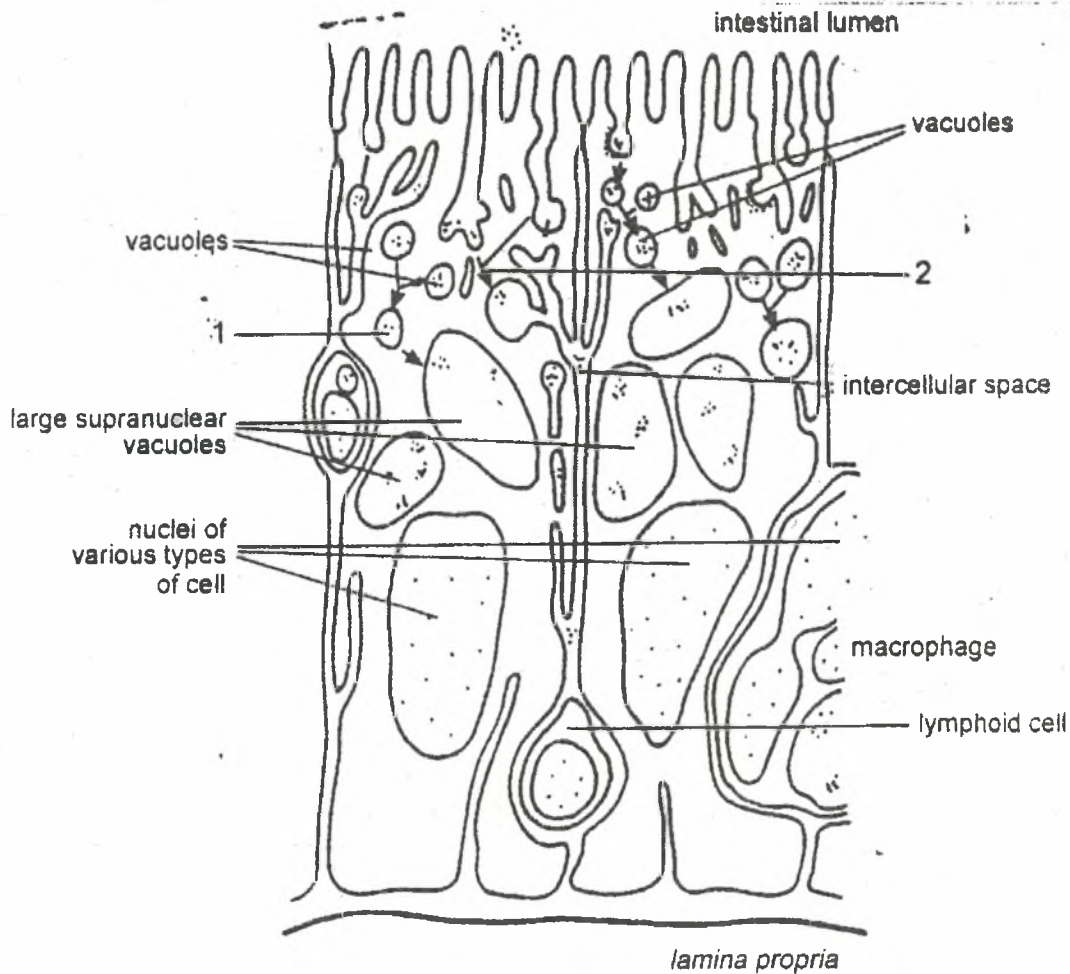
Ιστολογικά, η εντερική βλέννα είναι παρόμοια με αυτή των σπονδυλωτών, με τις ψευδολάχνες να αυξάνουν την επιφάνεια περίπου είκοσι πτυχές (Σχ. 2). Τα εντεροκύτταρα πολλαπλασιάζονται σε περιοχές που ισοδυναμούν με κρύπτες, διαφοροποιούνται και μεταναστεύουν κατά μήκος της ψευδολάχνης στη βλέννα. Τα απορροφητικά κύτταρα, εκφυλίζονται όταν φθάνουν τελικά στην άκρη του caeca όπου και πέφτουν. Το εντεροκύτταρο είναι ορατό στη φωτοδοτική επιφάνεια που καλύπτεται

στις πολύ-συσκευασμένες μικρολάχνες που αυξάνουν την περιοχή επιφάνειας περίπου είκοσι φορές. Οι μικρολάχνες έχουν μια σειρά ινών πολυσακχαριτών που τρέχουν μέσω αυτών οι οποίοι επιμηκύνονται στο φως, διαμορφώνοντας ένα δίκτυο φιλτραρίσματος καλούμενο γλυκοκάλυκας (glycocalyx). Η μεμβράνη τους περιέχει μεμβρανώδη συνδεδεμένα ένζυμα, που είναι μεταφορείς πρωτεϊνών και ιοντικών καναλιών. Όλα αυτά τα πρωτεϊνικά μόρια εσωκλείονται στο διπλό στρώμα λιπιδίων. Ο σχηματισμός δύο τύπων λιπιδίων (μοριακά λιπίδια και "διάδοση" λιπιδίων) εμφανίζεται στα κύτταρα duodenum μετά από ένα γεύμα. Αυτή η περιοχή των κυττάρων duodenum διαδραματίζει έναν ενεργό ρόλο στην απορρόφηση των λιπιδίων.

Το **μέσο-έντερο**, αποκαλούμενο μερικές φορές **jejunum**, είναι δύσκολο να το ξεχωρίσει κανείς από την εξωτερική εμφάνισή του, αν και είναι συχνά πιο καφετί στο χρώμα από το κεντρικό έντερο. Ιστολογικά, παρουσιάζει μερικές ξεχωριστές ιδιότητες (τα εντεροκύτταρα έχουν πολλές εγκοιλώσεις που τρέχουν μέσα τους στις βάσεις των μικρολαχνών). Μεταξύ αυτών και του πυρήνα είναι πολύ μεγάλα κενοτόπια (**Σχ. 3**), παρόμοια με εκείνα τα κύτταρα που βρίσκονται στο νεογέννητο μαστοφόρο ειλέο που εξασφαλίζουν την απορρόφηση από την ενδοκύττωση των πρωτεϊνικών μορίων και της ενδοκυτταρικής πέψης τους. Στα ψάρια, αυτά τα κύτταρα παρουσιάζονται σε όλες τις ηλικίες και πραγματοποιούν την απορρόφηση του πρωτεϊνούχου υλικού.

Το **ακραίο μέρος του εντέρου**, αποκαλούμενο μερικές φορές **ειλέος**, είναι πολύ κοντό. Τα εντεροκύτταρα έχουν πολύ κοντές μικρολάχνες και παρουσιάζουν μερικά από τα χαρακτηριστικά των απορροφητικών κυττάρων, εντούτοις, έχουν μεγάλους αριθμούς μιτοχονδρίων και υποτίθεται ότι έτσι παίζουν έναν σημαντικό ρόλο στην οσμωρύθμιση με τη βοήθεια της εκλεκτικής απορρόφησης των μεταλλικών ιόντων. Αυτό το τμήμα του εντέρου επιμηκύνεται μερικές φορές από μια προ-εδρική ζώνη ή ένα ορθό έντερο.

Το **εντερικό μήκος** ποικίλει. Υπάρχει μια σχέση μεταξύ του μήκους αυτού του οργάνου, του μήκους σώματος και της διατροφής. Γενικά, τα σαρκοφάγα έχουν κοντά έντερα και τα χορτοφάγα μακριά έντερα. Αυτή η σχέση (υπό την ευρύτερη έννοια) μπορεί να βρεθεί στο ζωικό βασίλειο, ως αποτέλεσμα των διαφορών στους χρόνους διέλευσης της τροφής, στην ανάπτυξη των caeca κ.λπ. Το δίπλωμα των μακριών εντέρων παρουσιάζεται με διάφορες μορφές όπως: μορφή S, αντίστροφο που κουλουριάζει, ή ελικοειδής.



Σχήμα 3 Ενδοκυττωτικά κύτταρα, χαρακτηριστικά του μεταγενέστερου εντέρου στα ψάρια (Vernier and Size , 1989). Τα μακρομόρια πρωτεΐνης στην εντερική μονάδα λούμεν διαπερνούν μέσω των εντοπισμένων εγκολπώσεων στη βάση των μικρολαχνών. Διαμορφώνουν vacuoles που μπορούν είτε (1) να διαμορφώσουν μεγάλα κενοτόπια, όπου τα μόρια αφομοιώνονται, είτε, (2) να προσεγγίσουν ένα μεσοκυττάριο διάστημα, όπου έρχονται σε επαφή με τα λεμφοειδή κύτταρα και τα μακροφάγα.

Σχετικοί αδένες

Το **συκώτι** είναι πάντοτε καλά ανεπτυγμένο στα ψάρια. Η ανατομία του είναι πολύ διαφορετική, σύμφωνα με το taxon. Ιστολογικά διαφέρει από το συκώτι των θηλαστικών λόγω της απουσίας λόβιου, αν και οι λειτουργίες του είναι περισσότερο -ή-

λιγότερο οι ίδιες με εκείνες των υψηλότερων σπονδυλωτών. Υπάρχει άφθονη έκκριση της χολής και η σπλήνα πολύ σπάνια απουσιάζει. Σε μερικά ψάρια, το συκώτι μπορεί να γίνει πολύ μεγάλο και να εκπληρώσει έναν σαφή “adipogenic” ρόλο, ενεργώντας ως αντίστροφο όργανο λιπιδίων, όπως σε μερικά πουλιά.

Το **πάγκρεας** δεν διαμορφώνεται ως ένα ιδιαίτερο όργανο στα ψάρια, εκτός από μερικά όπως για παράδειγμα τα ελασμοβράγχια, τα “δίπνευστα” ή οι λούτσοι. Σχεδόν σε κάθε περίπτωση υπάρχει μια διάχυτη συγκέντρωση κυττάρων γύρω από το μπροστινό τμήμα του εντέρου και γύρω από τα πυλωρικά τυφλά, όπου αυτά υπάρχουν. Τα νησάκια αυτά ή οι μικροί αδένες μπορούν να διαπεράσουν τα γειτονικά όργανα και να διαμορφώσουν το **ηπατοπάγκρεας** (όπως βρίσκεται στον κοινό κυπρίνο). Ακόμη οι ενζυματικές εκκρίσεις περνούν μέσω του **αγωγού χολών**. Ενδοκρινή κύτταρα (νησάκια Langerhans), που εκκρίνουν την ινσουλίνη, υπάρχουν παράλληλα με τα πεπτικά κύτταρα.

Άλλες λειτουργίες

Η πεπτική οδός, με τους σχετικούς αδένες της, θεωρείται ως κύριο ενδοκρινές όργανο στα ανώτερα σπονδυλωτά. Είναι δύσκολο να πούμε εάν αυτό συμβαίνει και στα ψάρια, δεδομένου ότι η ενδοκρινολογία τους άρχισε να μελετάται πρόσφατα. Στον τοίχο της ίδιας της πεπτικής οδού, τα ενδοκρινή κύτταρα εκκρίνουν, όπως έχει βρεθεί χολοκυστοκινίνη (CCK), γαστρίνη, cerulean και γλυκογόνο, αλλά η σημασία και ο ρόλος αυτών των εκκρίσεων παραμένουν προς το παρόν ανεπαρκώς κατανοητοί.

Ο ρόλος που διαδραματίζει η πεπτική οδός είναι ακόμα ανεπαρκώς κατανοητός. Δεν υπάρχουν αληθινά Peyer’s patches, τα οποία επιτρέπουν την επαφή μεταξύ των λεμφοκυττάρων και των βακτηριδίων, αν και αυτή η επαφή είναι εμφανής λόγω των λεμφοκυττάρων που διασκορπίζονται στον επιθηλιακό ιστό του εντέρου (Σχήμα 3).

Σε μερικές οικογένειες (Cobitidae, Callichthyidae), η **εντερική αναπνοή** εμφανίζεται και πραγματοποιείται από τους σχηματισμούς των τριχοειδών αγγείων που είναι ενθυμίζοντες των πνευμονικών φατνίων. Τέλος, υπάρχουν μερικά ακόμα πιο

μυστηριώδη κύτταρα που βρίσκονται στο επιθήλιο της πεπτικής οδού, (τα οποία περιγράφονται ως αχλάδι ή σχήμα-ράβδου, από τους ερευνητές) καθώς και στα νεφρά ή στα βράγχια. Η υπόθεση ότι ήταν κάποια μορφή παρασίτου ή συμβιώντος οργανισμού έχει εγκαταλειφθεί. Ο ρόλος τους μπορεί να είναι εκκριτικός, αλλά παραμένει άγνωστος.

2. ΦΥΣΙΟΛΟΓΙΑ ΤΗΣ ΠΕΨΗΣ

2.1 Φυσιολογία της πεπτικής οδού

2.1.1 Πεπτικά ένζυμα

Γενικά

Τα πεπτικά ένζυμα των ψαριών, καθώς και όλων των άλλων σπονδυλωτών, διακρίνονται σε τρεις κύριες κατηγορίες:

- (1) ένζυμα που εκκρίνονται από το πάγκρεας και, σε έναν μικρότερο βαθμό, από το στομάχι, υπό μορφή ζυμογόνων κόκκων ή ανενεργών προενζύμων και που αναμιγνύονται σε έναν πεπτικό χυμό με συγκεκριμένη ιοντική σύνθεση και pH. Στα ψάρια αυτά τα προένζυμα ενεργοποιούνται στο στομάχι και ειδικά στο μπροστινό τμήμα του εντέρου και ποτέ δεν είναι στοματικής προέλευσης
- (2) μεμβράνη - συνδεδεμένα ένζυμα που βρίσκονται σε μικρή έκταση στον *chyme*, αλλά που υπό κανονικές συνθήκες αντιδρούν μόνο όταν συνδέονται με μια μεμβράνη μικρολαχνών. Αυτά τα ένζυμα είναι όλα εντερικά, χωρίζοντας τα μακρομόρια που φιλτράρονται από τον γλυκοκάλυκα. Είναι τοποθετημένα κοντά στα συστήματα μεταφορών, τα οποία εξασφαλίζουν απορρόφηση στο κυτταρόπλασμα των εντεροκυττάρων
- (3) κυτταρικά ένζυμα της πεπτικής οδού, που εκκρίσκονται στις περιοχές έξω από τον τοίχο, π.χ. στα λυσοσώματα. Είναι μερικές φορές δύσκολο να πούμε εάν αυτά τα ένζυμα συμμετέχουν στην εξωκυττάρια πέψη,

δεδομένου ότι η δραστηριότητά τους μπορεί να ανιχνευθεί *in vitro* μετά από τη λύση κυττάρων.

Η κατάσταση των πεπτικών ενζύμων δεν είναι η ίδια σε όλα τα είδη. Π.χ. η πεψίνη απουσιάζει στα ψάρια που δεν έχουν στομάχι και η χιτινάση έχει εντοπιστεί μόνο σε ορισμένα είδη. Το όργανο το οποίο εκκρίνει ορισμένα ένζυμα διαφοροποιείται από είδος σε είδος. Οι λιπάσες και οι αμυλάσες έχουν βρεθεί στο στομάχι. Πρέπει, εντούτοις, να σημειωθεί ότι η έρευνα για την ενζυματική δραστηριότητα στα τμήματα της πεπτικής οδού συχνά καταδεικνύει μόνο τα ποιοτικά χαρακτηριστικά.

Ένζυμα που παράγονται από ζυμογόνα (γαστρικά και παγκρεατικά)

Τα κύρια ένζυμα αυτού του τύπου καταγράφονται στον **Πίνακα 1**. Η ενεργοποίηση προενζύμων εμφανίζεται με το σπάσιμο ενός πεπτιδίου που καλύπτει την ενεργό περιοχή. Στην περίπτωση της πεψίνης, η υδρόλυση αρχίζει από τη δράση του υδροχλωρικού οξέος και είναι αυτοκαταλυτική (υδρόλυση πεψινογόνου από πεψίνη). Στην περίπτωση των παγκρεατικών ενζύμων, υπάρχει αρχική ενεργοποίηση του θρυψινογόνου από την εντεροκινάση, και στη συνέχεια μια αλυσίδα γεγονότων από τη δράση τρυψίνης στο χυμοθρυψινογόνο όπου επιτυχώς ενεργοποιούνται τα ακόλουθα ένζυμα: ελαστάση, κολαγενάση, καρβοξυπεπτιδάσες Α και Β, φωσφολιπάση και κολιπάση. Με εξαίρεση του ζεύγους λιπάσης- κολιπάσης, αυτοί οι τύποι ενζύμων αντιδρούν στα μακρομόρια μέσω του εσωτερικού διαχωρισμού ('ενδοϋδρόλυση'), δημιουργώντας μικρότερα μόρια που δεν μπορούν να απορροφηθούν με αυτήν την μορφή.

Πίνακας 1 Κύρια ένζυμα που εκκρίνονται υπό μορφή προενζύμων στα ψάρια

	Enzyme	Activity	Organ	Species
Proteases	pepsin*	hydrolysis of internal bonds	stomach	species with stomachs
	trypsin	"	pancreas	all species
	chymotrypsin	"		
	elastase	"		
collagenase	"			
Peptidases	carboxypeptidases A and B	hydrolysis of external bonds	pancreas	all species
	carboxylesterase	hydrolysis of peptides		
Glucosidases	amylase	hydrolysis of starch ($\alpha 1 \rightarrow 4$ bonds)	pancreas	all species
	chitinase	hydrolysis of chitin	stomach pancreas other tissues?	species that eat mainly insects or crustaceans
Lipases	pancreatic lipase colipase	hydrolysis of triacylglycerols (especially at α position)	pancreas	all species
	esterases	hydrolysis of triacylglycerols and other lipids		
Nucleases	ribonuclease	hydrolysis of nucleic acids	pancreas	(poorly understood)

* Ένα chimosine έχει βρεθεί σε διάφορα είδη, είναι ισoenzyme της πεψίνης που πήζει το γάλα.

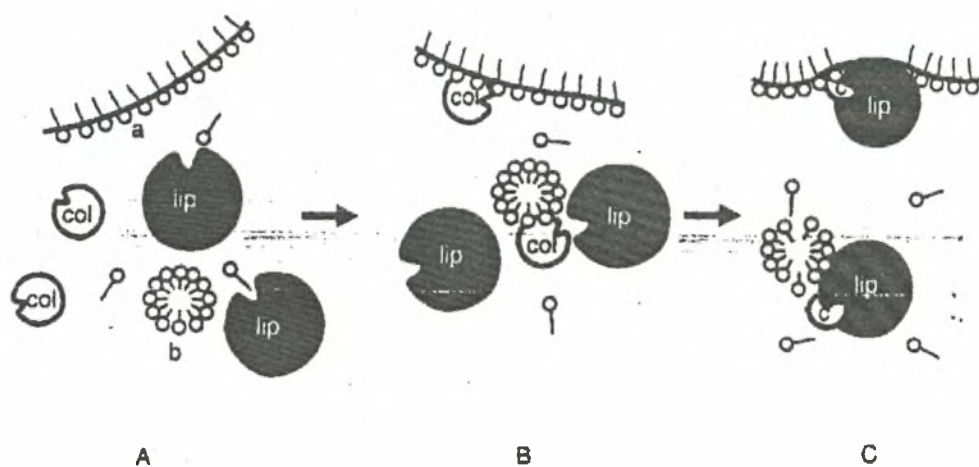
Πρωτεάσες Οι πρωτεάσες αντιπροσωπεύονται από ένα γαστρικό ένζυμο, την πεψίνη, και τέσσερα παγκρεατικά ένζυμα: την τρυψίνη, την χιμοτρυψίνη, την κολαγενάση και την ελαστάση. Τα τελευταία είναι ενδοπεπτιδεάσες, που ανήκουν στην οικογένεια των πρωτεάσεων σερίνης, ένζυμα που κατέχουν την ίδια καταλυτική περιοχή, που περιέχει ένα υπόλειμμα σερίνης. Είναι συμπληρωματικές στη δράση, καθεμία αντιδρά στις καθορισμένες και διαφορετικές συνδέσεις πεπτιδίων (Πίν. 2). Ανάλογα με την ακολουθία αμινοξέος (AA) στις αλυσίδες πεπτιδίων, η υδρόλυση οδηγεί σε ελεύθερα αμινοξέα ή σε υπολείμματα πεπτιδίων ποικίλου μεγέθους που θα υδρολυθούν, ημιτελώς, από πεπτιδεάσες.

Λιπάσες- Κολιπάση Η δομή της λιπάσης είναι παρόμοια με αυτήν των πρωτεάσεων σερίνης και, μαζί με την αμυλάση, είναι το μόνο παγκρεατικό ένζυμο που εκκρίνεται άμεσα με την ενεργό μορφή του. Είναι ενεργό μόνο παρουσία ενός άλλου μορίου, της **κολιπάσης**, το οποίο εκκρίνεται από το ίδιο όργανο. Ο κύριος ρόλος της κολιπάσης σε αντίθεση με εκείνα τα ένζυμα που αντιδρούν σε ένα υδάτινο περιβάλλον, αντιδρά σε ενώσεις λιπιδίων όπου μπορεί να επιδράσει στη διεπαφή globules που αναστέλλει την υδάτινη φάση. Η παρουσία αλάτων της χολής (ενώ αυξάνοντας τη διεπαφή με την αύξηση της επιφανειακής έντασης) δυσκολεύει την 'επίδραση' της κολιπάσης στα σταγονίδια λιπιδίων. Η κολιπάση έχει διπλή δυνατότητα επιτρέποντας το σχηματισμό συγκροτημάτων του 'doplet λιπιδίων -λιπάσης- κολιπάσης', όπου η λιπάση δένεται ως ένα ορισμένο βαθμό στα λιπίδια (Σχ. 4). Οι πρόσφατες μελέτες έχουν δείξει ότι, μετά από τη σύνδεση λιπάσης-κολιπάσης αποκαλύπτουν την καταλυτική περιοχή του πρώτου ενζύμου. Έτσι η ιδιαίτερη ενεργοποίηση (*sensu lato*) των τελευταίων προκύπτει από δύο ευδιάκριτα φαινόμενα. Η λιπάση των ψαριών διαφέρει από αυτή των υψηλότερων σπονδυλωτών υπό την έννοια ότι παρουσιάζει παρόμοια συγγένεια για τα διαφορετικά λιπαρά οξέα triacylglycerol (τριγλυκερόλης) αντί όντας ιδιαίτερα ενεργή σε εκείνα, σε μια θέση (εξωτερική). Τελικά, αν και τα άλατα της χολής διαδραματίζουν έναν θετικό ρόλο στη μετατροπή των λιπιδίων σε μορφή γαλακτώματος, ή στη βοήθεια της διασποράς τους στο υδάτινο περιβάλλον, ο κύριος ρόλος τους είναι μεγαλύτερος, μετά από την υδρόλυση τριγλυκερόλης από τη σύνδεση λιπάσης- κολιπάσης .

Τα άλλα λιπολυτικά ένζυμα στα ψάρια δεν έχουν πλήρως ερευνηθεί και κατανοηθεί. Σημειώνουμε ότι συχνά παρουσιάζεται η δραστηριότητα εστεράσης και φωσφολιπάσης. Είναι δύσκολο να επιβεβαιωθεί εάν αυτός ο τύπος ενζύμου εκκρίνεται από το στομάχι ή ακόμα και από το πάγκρεας, επειδή γενικά οι λιπάσες τείνουν να είναι μη συγκεκριμένες.

Πίνακας 2 Περιοχές της δραστηριότητας των κύριων πρωτεολυτικών ενζύμων που βρίσκονται στα ψάρια.

Enzyme	Bond hydrolysed
Pepsin	NH ₂ of aromatic diacids and amino acids
Trypsin	COOH of arginine or lysine
Chymotrypsin	COOH of aromatic amino acids
Elastase	aliphatic amino acids (especially active on elastane)
Carboxypeptidases	amino acids with free COOH group
Aminopeptidases	amino acids with free NH ₂ group
di and tri-peptidases	bonds in di- and tripeptides



Σχήμα 4 Τρόπος δράσης λιπάσης και κολιπάσης. Στο A, η λιπάση και η κολιπάση είναι ελεύθερες, και τα άλατα χολής (b) καλύπτουν την επιφάνεια globule λιπιδίων (a), έτσι η λιπάση δεν μπορεί να αντιδράσει. Στο B η κολιπάση συνδέεται με globule. Στο C, η λιπάση δένεται λόγω της κολιπάσης και μπορεί να υδρολύσει τριγλυκερόλη (Perez *et al.*, 1986).

Γλυκοσιδάσες

Η κύρια γλυκοσιδάση είναι η $\alpha 1 \rightarrow 4$ γλυκοσιδάση, ή αμυλάση, η οποία μπορεί να υδρολύσει τους δεσμούς $\alpha 1 \rightarrow 4$ αμυλόζης ή τα γραμμικά τεμάχια αμυλοπηκτίνης ή του γλυκογόνου, αλλά όχι τους δεσμούς $\alpha 1 \rightarrow 4$ που διαμορφώνουν τους κλάδους στα τελευταία μόρια. Αυτό το ένζυμο έχει βρεθεί σε όλα τα ψάρια, συμπεριλαμβανομένων των σαρκοφάγων ψαριών των μεγάλων θαλασσών, τα

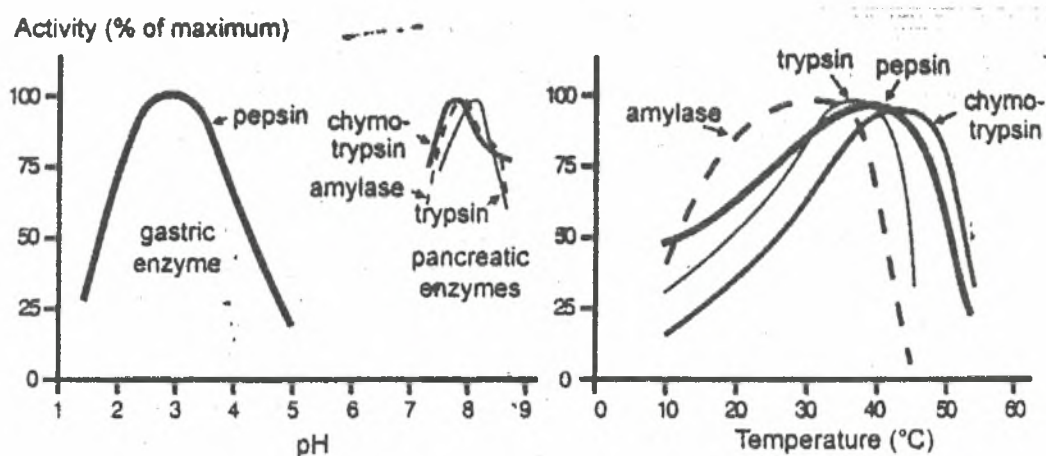
οποία δεν υπολογίζουν ποτέ το άμυλο στη φυσική τροφή τους. Εξωτερικά επιτίθενται στις γραμμικές αλυσίδες, τις υδρολύουν σε μαλτόζη, φεύγοντας από το σημείο των κλάδων των υπολειμμάτων μεταβλητού μεγέθους και των σύντομων dextrin αλυσίδων.

Υπάρχουν και διάφορες άλλες γλυκοσιδάσες που έχουν γενικά χαμηλή δραστηριότητα π.χ. η κυτταρίνη ($\beta 1 \rightarrow 4$ γλυκοσιδάση) ανιχνεύεται συχνά, αλλά περιλαμβάνεται συνήθως με τα εξωγενή ένζυμα βακτηριακής προέλευσης. Πρόσφατα στοιχεία καταδεικνύουν την παρουσία μιας ενδογενούς κυτταρίνης στον grass carp, ακόμη και με τη χρήση τετραμυκίνης, που είναι ένα αντιβιοτικό που εμποδίζει όλη τη βακτηριακή ανάπτυξη στην πεπτική οδό. Η παρουσία της laminarinase ($\beta 1 \rightarrow 3$ γλυκοσιδάση) έχει εμφανιστεί στα ψάρια που καταναλώνουν φύκη. Επιτρέπει τη μερική υδρόλυση του laminarin, ένα δομικό polyholoside που, στα φύκη, διαδραματίζει έναν ρόλο παρόμοιο με αυτόν της κυτταρίνης στα φυτά. Τα στοιχεία σχετικά με την έκκριση από το πάγκρεας δεν είναι πολύ πειστικά. Εντούτοις, ένα άλλο ένζυμο που υδρολύει τους σύνθετους υδατάνθρακες β -συνδέσεων είναι αρκετά άφθονο και περικλύει τη χιτινάση που χωρίζει τις συνδέσεις $\beta 1 \rightarrow 4$ N-ακετυλο-γλυκοζαμίνη σε χιτίνη για να διαμορφώσει το chitobiose (ένας αυξομειωτής έντασης φωτισμού του N-ακετυλο-γλυκοζαμίνη). Αυτό το πολυμερές βρίσκεται στους μύκητες και επίσης στα ασπόνδυλα, ειδικότερα στα σκουλήκια και τα αρθρόποδα. Η δραστηριότητα της χιτινάσης (που παρουσιάζεται και σε μερικά θηλαστικά) αφορά τη συμπεριφορά σίτισης και σύμφωνα με μερικούς ερευνητές είναι υψηλότερη στα ψάρια που τρέφονται από τα καρκινοειδή ή τα έντομα και ειδικά σε εκείνα που καταπίνουν το θήραμά τους χωρίς μάσηση.

Η έκκριση και οι συνθήκες για τη δραστηριότητα αυτή Η έκκριση των πεπτικών ενζύμων ακολουθεί ένα σχέδιο που είναι αρκετά παρόμοιο με αυτό των υψηλότερων σπονδυλωτών. Οι ορμόνες της πεπτικής οδού (γαστρίνη, CCK, κλπ...) συμμετέχουν στην έναρξη της απελευθέρωσης των ζυμογενών κόκκων και της χολής.

Οι βέλτιστες φυσικές καταστάσεις για τη δραστηριότητα αυτών των διαφορετικών ενζύμων παρουσιάζονται στο **Σχήμα 5**. Το βέλτιστο pH για την πεψίνη είναι περίπου 2-3, ενώ για όλα τα άλλα ένζυμα, είναι περίπου 7-8. Υπάρχει έτσι σαφής προσαρμογή στις συνθήκες pH στο στομάχι και σε εκείνες του duodenum. Λίγα είναι τα διαθέσιμα στοιχεία του βέλτιστου pH για τα άλλα γαστρικά ένζυμα. Η βέλτιστη

θερμοκρασία για τη δραστηριότητα αυτή για σχεδόν όλα τα ένζυμα ψαριών (όχι μόνο πεπτικά ένζυμα) είναι μεταξύ 30 και 40°C (Σχ. 5). Έτσι πάντα είναι πολύ πιο κοντά στην εσωτερική θερμοκρασία των ομόθερμων απ' ό,τι σε αυτή των εξώθερμων. Εντούτοις, πρέπει να σημειωθεί ότι τα ένζυμα που είναι ιδιαίτερα ενεργά στις χαμηλές θερμοκρασίες βρίσκονται στα ψάρια ψυχρών υδάτων.



Σχήμα 5 Βέλτιστες τιμές pH και θερμοκρασίες για τα κύρια γαστρικά και παγκρεατικά ένζυμα στα ψάρια (Uys και Hecht, 1987). Με την ευγενική άδεια της Elsevier Science.

Μεμβράνη - ένζυμα συνδεδεμένα με το εντέρο Το έντερο των ψαριών, όπως αυτό των άλλων σπονδυλωτών, δεν εκκρίνει ένζυμα. Μερικοί αδένες μπορούν να βρεθούν στο κεντρικό μέρος του εντέρου των gadoids, αλλά αυτοί εκκρίνουν μόνο τα ιόντα. Η δραστηριότητα που βρίσκεται στο εντερικό ρευστό μπορεί να προέλθει από τη τροφή, το στομάχι, το πάγκρεας ή τα βακτήρια. Μπορεί επίσης να παραχθεί από τα κύτταρα, είτε που έχουν υποστεί λύση είτε όχι, που πέφτουν στο τέλος του βήλλη, είτε από τη ρήξη της αλυσίδας πεπτιδίων που συνδέει κανονικά τη μεμβράνη – με τα συνδεδεμένα ένζυμα με τον τοίχο μικρολαχνών. Έτσι αυτή η δραστηριότητα είναι ένα τέχνασμα.

Η μεμβρανώδης ενζυμική δραστηριότητα, υπό φυσιολογικές συνθήκες, μπορεί να μελετηθεί μόνο στον εντερικό τοίχο. Μπορεί να βρεθεί *in vitro* κατά τις προετοιμασίες των ψηκτροειδών παρυφών (brush borders), αλλά λίγα είναι γνωστά για αυτήν. Τα κύρια ένζυμα (**Πίν. 3**) υδρολύουν τα τεμάχια των μακρομορίων που διαμορφώνονται από τη δράση των γαστρικών ή παγκρεατικών ενζύμων (για παράδειγμα πεπτίδια, δισακχαρίτες (κυρίως μαλτόζη) και τις short-chain dextrans). Η μαλτάση αντιδρά στη μαλτόζη με τον ίδιο τρόπο όπως η ισομαλτάση ενεργεί στις διακλαδισμένες dextrans, καταλήγοντας στο σχηματισμό της γλυκόζης που μπορεί να απορροφηθεί άμεσα. Η δράση της πεπτιδεάσης δεν οδηγεί στην πλήρη υδρόλυση μέσω αμινοξέων, αλλά με ένα σύνθετο και μεταβλητό μίγμα αμινοξέων και πεπτιδίων, και μόνο ο μικρότερος αυτών (2 έως 4 βάσεις) είναι απορροφήσιμος. Η δράση αυτών των ενζύμων παρουσιάζεται στο **Σχήμα 2**. Τώρα είναι γνωστό ότι η υδρόλυση από τα συνδεδεμένα ένζυμα και της μεμβράνης εμφανίζεται πάντα πολύ κοντά στις περιοχές απορρόφησης. Ακόμη έχει δειχθεί ότι, στην περίπτωση της γ -glutamyl μεταφοράς, η ίδια πρωτεΐνη πραγματοποιεί και την υδρόλυση και τη μεταφορά.

Άλλα ένζυμα Οι αμινοπεπτιδεάσες είναι εξωπεπτιδεάσες που αντιδρούν με τις αμίνες χαμηλής μοριακής μάζας πεπτιδίων που διαμορφώνονται ως αποτέλεσμα της δράσης της ενδοπεπτιδεάσης. Αυτά δεν είναι τα ένζυμα που εκκρίνονται σε μια ανενεργό μορφή ζυμογενών κόκκων, αλλά τα παγκρεατικά ένζυμα λυσοσώματος. Η πεπτιδεάση λευκίνη-αλανίνη είναι ένα εντερικό ένζυμο λυσοσώματος. Οι εστεράσες που βρίσκονται συχνά στην ιστοενζυμολογία είναι ενδοκυτταρικά ένζυμα που διαδραματίζουν έναν ρόλο αφότου τα μόρια της υποβάλλονται σε ενδοκύτωση. Τα επίπεδα δραστηριότητας αυτών των ενζύμων είναι πολύ πιο υψηλά στις νεαρές προνύμφες απ' ό,τι στα νεαρά αρσενικά, αν και τα συχνά ανιχνεύσιμα, ένζυμα των βακτηρίων, αναπτύσσουν συνήθως πολύ χαμηλή δραστηριότητα.

Πίνακας 3 Κύρια μεμβράνη με τα συνδεδεμένα εντερικά ένζυμα που βρίσκονται στα ψάρια.

Peptidases	dipeptidyl peptidase IV leucine aminopeptidase phenylalanine-glycine peptidase γ -glutamyl-transferase others (probably)
Glucosidases	α -glucosidase (maltase) isomaltase chitobiase others (little known)*
Lipases	esterases lipase (little known)
Various	acid phosphatase alkaline phosphatase
Nucleases	(uncertain localisation)

* Η λακτάση έχει βρεθεί σε διάφορα είδη, όπως η ισομαλτάση, μπορεί να κατέχει έναν δεύτερο ενεργό κύκλο, με την παρουσία μιας περιοχής αρμόδιας για τη δραστηριότητα ceramidase (υδρόλυση των υπολειμμάτων υδατανθράκων των ετεροπρωτεϊνών).

Πίνακας 4 Η δραστηριότητα αμυλάσης σε μερικά είδη ψαριών σε σύγκριση με αυτή που βρίσκεται στο χρυσόψαρο (πρότυπα 100) (Nagayama & Saito, 1968).

Species	Relative activity
Goldfish	100
Grass carp	84
Tilapia	44
Common carp	35
Silver carp	31
Trout	8
Eel	1
Yellowtail	1

Συνολική ενζυμική δραστηριότητα

Ενώ ο κατάλογος πεπτικών ενζύμων εμφανίζεται να είναι πολύ κοντά σε αυτόν για τα υψηλότερα σπονδυλωτά, η συνολική δραστηριότητά τους δεν είναι η ίδια. Η συνολική πρωτεολυτική δραστηριότητα είναι πάντα πολύ υψηλή, ακόμη και στα είδη που περιγράφονται ως χορτοφάγα. Η λιπολυτική δραστηριότητα είναι πολύ μεταβλητή, [κυμαινόμενη από ιδιαίτερες τιμές (Ατλαντικός σολομός)] για να συγκρατήσει τη δραστηριότητα (turbot). Η αμυλολυτική δραστηριότητα ανιχνεύεται σε όλα τα ψάρια από την έναρξη της ζωής τους και είναι σαφώς υψηλότερη στα χορτοφάγα απ' ό,τι στα παμφάγα (Πίν. 4), παρουσιάζοντας κατά συνέπεια καλή προσαρμογή στις συνήθειες σίτισης στο φυσικό περιβάλλον. Ένας θηρευτής μαλακίων είναι πλούσιος σε γλυκογόνο και η δραστηριότητα αμυλάσης είναι υψηλή. Η έκκριση της αμυλάσης φαίνεται επίσης να αυξάνεται με την αύξηση της θερμοκρασίας του ύδατος.

2.1.2 Θρεπτική απορρόφηση

Η απορρόφηση των θρεπτικών ουσιών από την εντερική μονάδα λούμεν στο enterocytic κυτταρόλυμα και έπειτα στα αγγεία εμφανίζεται μέσω δύο ευδιάκριτων διαδικασιών:

- α) απορρόφηση των μορίων ή των μακρομορίων χωρίς καμιά εμφάνιση διαδικασίας της πέψης που περιγράφεται παραπάνω και
- β) απορρόφηση των μικρών μορίων από τις διαδικασίες που σχετίζονται με την απλή διάχυση, την facilitated διάχυση ή την ενεργό μεταφορά.

Απορρόφηση από την ενδοκυττώση

Ο ρόλος των ενδοκυττωτικών κυττάρων, χρησιμοποιώντας τις τεχνικές ανοσοφθορισμού (Σχ. 3), έχει αποδειχθεί ότι βρίσκεται κυρίως στο ακραίο μέρος του εντέρου. Αναστροφές στη βάση των μικρολαχνών τους έδωσαν το ρόλο των δεκτών,

μέσω του οποίου τα πρωτεϊνικά μόρια περνούν στο κυτοσόλιο χωρίς απώλεια των λειτουργικών ιδιοτήτων τους. Μερικά από αυτά τα μόρια υποβάλλονται σε ενδοκυτταρική πέψη in vacuoles και τα υπόλοιπα αφήνουν το κύτταρο με την εξωκύττωση (μέσω του βασεο-πλευρικού τοίχου κυττάρων) και φθάνουν στο στρώμα αποκαλούμενο *propria ελασμάτων*. Μπορούν έτσι να ασκήσουν μια αντιγονική δραστηριότητα όσον αφορά το ζώο από την επαφή με τα λεμφοκύτταρα. Αυτό το φαινόμενο μπορεί να χρησιμοποιηθεί για τους εμβολιασμούς ή την διαχείριση των ενεργών μορίων πρωτεΐνης.

Με αυστηρούς όρους θρέψης, είναι δύσκολο να βρεθεί το ποσοστό της σημασίας της απορρόφησης από την ενδοκύττωση, αλλά φαίνεται ότι μόνο ένα πολύ μικρό ποσοστό, της τάξης του 1-6% το πολύ, των πρωτεϊνών των τροφίμων απορροφάται μέσω αυτού του μηχανισμού. Επομένως δεν λαμβάνεται υπόψη ως αμινοξύ που εισάγεται στα ψάρια. Εντούτοις, αυτό το φαινόμενο, που εξασφαλίζει όλη τη πρωτεϊνική απορρόφηση στο πρωτόγονο Φύλο, θα μπορούσε να είναι η προέλευση πολλών αντιδράσεων απρόσβλητων-τύπων που αντιστοιχούν σε ένα συστατικό "ποιότητας" των πρωτεϊνών των τροφίμων, οι οποίες έχουν μελετηθεί ελάχιστα.

Απορρόφηση από τη διάχυση ή τη μεταφορά

Η απορρόφηση από την απλή διάχυση στις μεμβράνες είναι ανάλογη με την κλίση συγκέντρωσης (**Σχ. 6**) και περιγράφεται από τις μη-ασυμπτωτικές κινητικές. Εμφανίζεται μόνο όταν υπάρχει μία κλίση και σπάνια παρατηρείται για τα υδατοδιαλυτά μόρια. Είναι όμως ο κανόνας για τα προϊόντα της υποβάθμισης λιπιδίων.

Η απορρόφηση από τη διευκολυμένη διάχυση και την ενεργό μεταφορά μπορεί να αναγνωριστεί από τις ασυμπτωτικές κινητικές καμπύλες τους και να αντιστοιχεί στην επέμβαση των πρωτεϊνικών μορίων που παρεμβάλλονται στο βισμούθιο-στρώμα λιπιδίων των μεμβρανών (**Σχ. 2**). Αυτές οι πρωτεΐνες λειτουργούν με έναν σχεδόν εξ ολοκλήρου ανάλογο τρόπο με εκείνο των ενζύμων και ισχύουν οι ίδιες εξισώσεις σε αυτές, εάν οι συγκεντρώσεις αντικαθίστανται με τους αριθμούς για τη ροή (κινητικές Michaelis-Menten, **Σχ. 6**). Κλασικό παράδειγμα είναι αυτό της μεταφοράς γλυκόζης ή

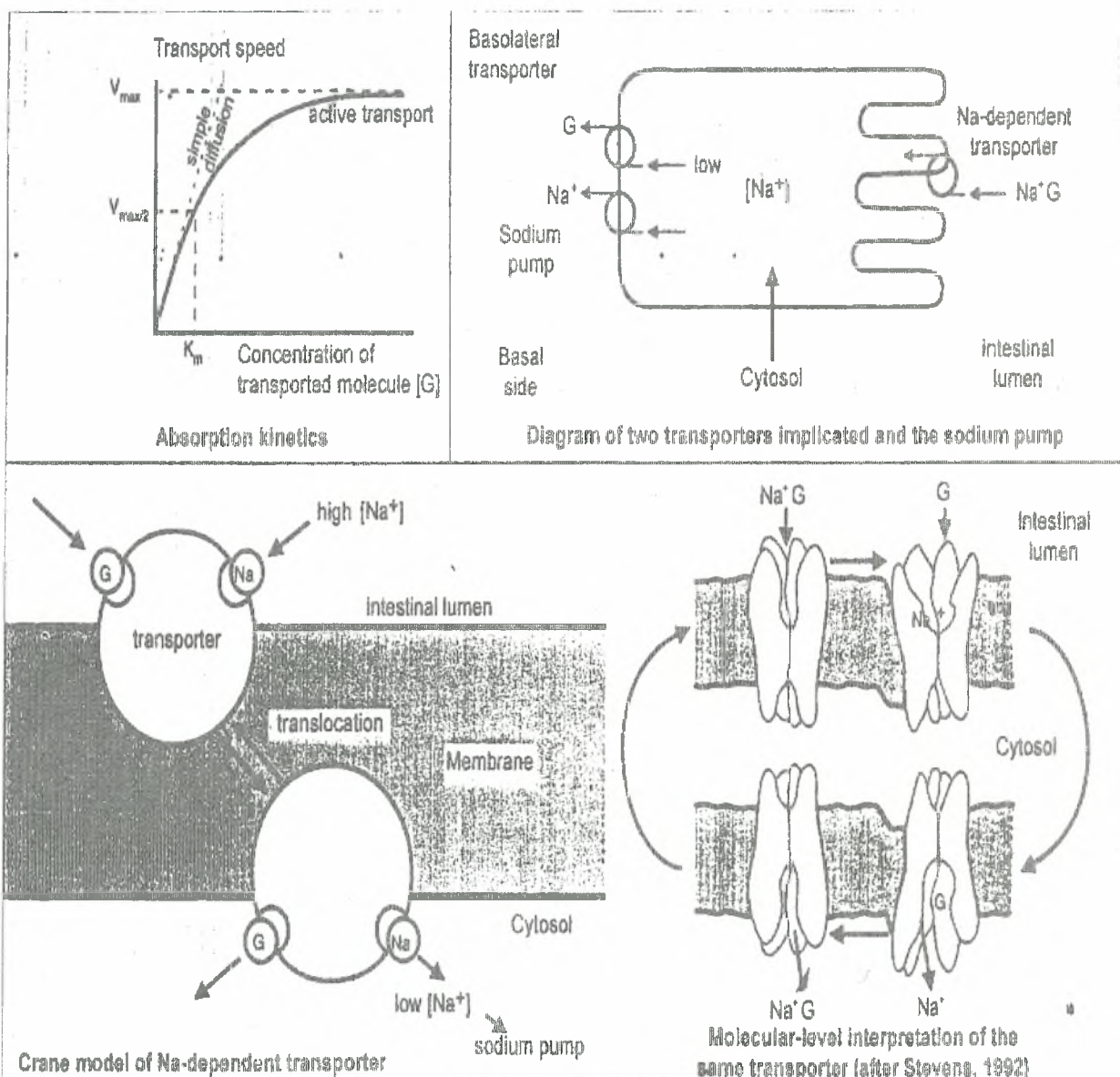
αμινοξέος, η οποία περιλαμβάνει μια νάτριο-εξαρτώμενη διαδικασία. Η μεταφορά από τη μονάδα λούμεν στο κυτοσόλιο των εντεροκυττάρων είναι στην πραγματικότητα η μεταφορά του οργανικού μορίου και ενός ιόντος νατρίου (Σχ. 6). Τα ιόντα νατρίου ακολουθούν μια μειούμενη κλίση, με τη χαμηλή ενδοκυτταρική συγκέντρωση νατρίου η οποία διατηρείται από την αντλία νατρίου που βρίσκεται στη θεμελιώδη μεμβράνη. Αυτή η 'αντλία' προωθεί τα ιόντα προς την εσωτερική στοιβάδα, χρησιμοποιώντας την ενέργεια που παρέχεται από την υδρόλυση ATP. Η γλυκόζη ή τα αμινοξέα συσσωρεύονται έτσι στο κυτοσόλιο, παρά την αυξανόμενη κλίση. Διασκορπίζονται στην συνέχεια δια μέσου μιας μειούμενης κλίσης, του βασεο-πλευρικού τοίχου κυττάρων από τη διευκολυμένη διάχυση (Σχ. 6). Η συνάθροιση αυτών των μηχανισμών εξισώνει την ενεργό μεταφορά που εξασφαλίζει επίσης την απορρόφηση μιας μεγάλης ποσότητας πεπτιδίων (συνήθως μονο-, δι- ή τριπεπίδια).

Η διευκολυμένη διάχυση στηρίζεται επίσης στην ύπαρξη των μεταφορέων. Εντούτοις, σε αντίθεση με την ενεργό μεταφορά, λειτουργεί μόνο προς την κατεύθυνση των μειωμένων κλίσεων και δεν απαιτεί ενέργεια. Ενώ τα μόρια που διασχίζουν τις ψηκτροειδείς παρυφές μετασχηματίζονται στο κυτοσόλιο (παραδείγματος χάριν, ισομερισμός, ή επανασυγχώνευση των λιπαρών οξέων σε τριγλυκερόλη), η μειωμένη ελαφρώς κλίση προς το κυτοσόλιο διατηρείται. Έτσι η διευκολυμένη διάχυση είναι δυνατή. Η απλή διάχυση μπορεί να διαδραματίσει έναν ποσοτικά σημαντικό ρόλο αν και αυτό είναι αρκετά σπάνιο.

Όπως και σε άλλα ζώα, η απορρόφηση λιπιδίων εμφανίζεται μέσω των μορίων αποκαλούμενων μικύλλια (micelles) που διαμορφώνονται από τα λιπαρά οξέα, monoacylglycerols (υπολείμματα από την υδρόλυση των τριγλυκερόλων από την παγκρεατική λιπάση) και ακόμη από τα φωσφολιπίδια (διατροφικά ή χολικά), τη χοληστερόλη και τα οξέα της χολής. Οι διάφορες ενώσεις λιπιδίων, καθώς επίσης και τα διαλυτά τμήματα λιπιδίων που βρίσκονται μικύλλια σε μικρές ποσότητες (βιταμίνες και καρωτινοειδή ομάδας Α), είναι διάχυτες πέρα από το bi-στρώμα λιπιδίων μετά από την αποσύνθεση μικυλλίων. Υπάρχει επανασύνθεση των τριγλυκερόλων, που διαμορφώνουν 'ιδιαίτερα λιπίδια', λιποπρωτεΐνες που είναι ισοδύναμες με τα χυλομικρόνια που βρίσκονται στο ενδοπλασματικό δίκτυο και στις συσκευές Golgi στα θηλαστικά. Αυτά τα μόρια είναι μια μορφή μεταφοράς. Αφήνουν το εντεροκύτταρο με την εξωκύτωση και

φθάνουν στα διάφορα όργανα μέσω του αίματος ή των αγγείων της λέμφου. Στα ψάρια τα 'διασκορπισμένα λιπίδια' στα εντεροκύτταρα είναι μοναδική μορφή αποθήκευσης.

Οι λιποδιαλυτές βιταμίνες απορροφώνται μέσω μικυλλίων ενώ οι υδατοδιαλυτές βιταμίνες διαχέονται στις μεμβράνες είτε με τη βοήθεια των συγκεκριμένων μεταφορέων είτε μέσω της παθητικής διάχυσης. Τα ιχνοστοιχεία απορροφώνται είτε με την ενίσχυση των μεταφορέων είτε μέσω των ιοντικών αγωγών. Συνήθως τα Oligo-elements αρχικά συνδέονται με ένα αμινοξύ που ενεργεί ως περιφερειακός υποκαταστάτης (ligand).



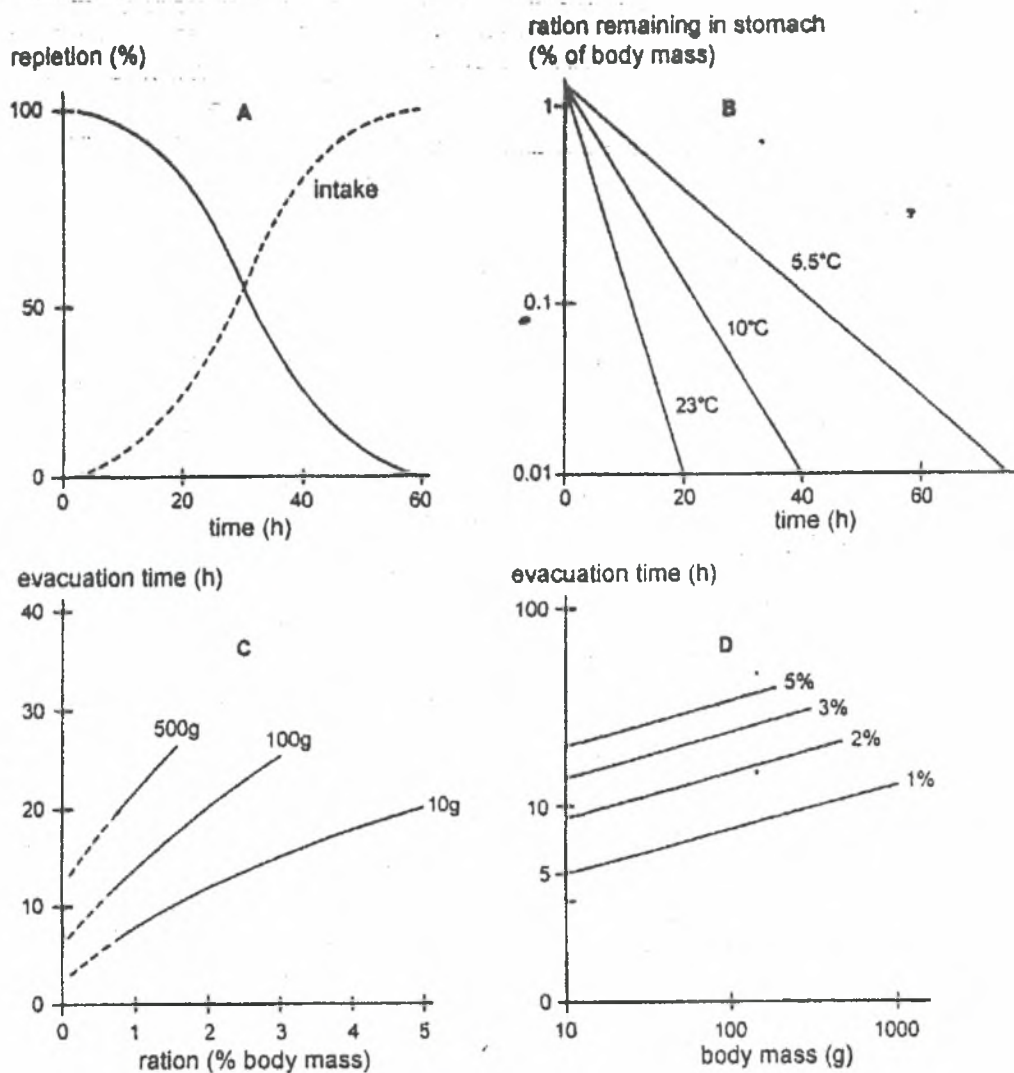
Σχήμα 6 Μηχανισμός για την απορρόφηση γλυκόζης (G) από την ενεργό μεταφορά. Η αρχή είναι η ίδια για άλλες ουσίες όπως τα αμινοξέα και τα πεπτίδια.

2.1.3 Πεπτικός χρόνος διέλευσης

Οι τροφές μπορούν να παραμείνουν στο στόμαχο των ψαριών (όταν υπάρχει ένας) μεγάλες σχετικά χρονικές περιόδους (συχνά δεκάδες ώρες όταν η θερμοκρασία είναι λιγότερο από 10°C). Η συμβολή του στομάχου είναι θεαματική στην περίπτωση εκείνων των ψαριών που καταπίνουν το σύνολο των θηραμάτων τους. Αυτή η πέψη αρχίζει στους εξωτερικούς υμένες και εμφανίζεται ως αποτέλεσμα της έντονης πρωτεολυτικής δραστηριότητας (ειδικότερα, της δραστηριότητας ελαστάσης) μαζί με τη δραστηριότητα χιτινάσης. Σε άλλες περιπτώσεις, και ειδικότερα για τις σύνθετες τροφές, οι μηχανισμοί εκκένωσης αποτελούνται από πολλούς συντελεστές, που είναι ένας συνδυασμός των ειδών και του μεγέθους των ψαριών, του τύπου και της ποσότητας των τροφίμων, καθώς και της θερμοκρασίας. Γενικά, είναι αποδεκτό ότι οι κινητικές της εκκένωσης, μπορούν να περιγραφούν από μια διαφορική εξίσωση που οι μεταβλητές της διαφοροποιούνται με την πλήρωση του στομάχου (όσο πληρέστερο είναι το στομάχι, τόσο πιο γρήγορα θα εκκενώσει και, σε ορισμένο επίπεδο κενότητας, ο οργανισμός δεν έχει πλέον την αίσθηση της ύπαρξης κορεσμού και επιστρέφει την αίσθηση της όρεξης).

Για δεδομένα είδη ψαριών και τροφίμων, ο γαστρικός χρόνος εκκένωσης είναι συνάρτηση της λειτουργίας του επιπέδου κατανάλωσης, και σχεδόν ανάλογος προς το λογάριθμο της μάζας σώματος (Σχ. 7). Για το ίδιο επίπεδο κατανάλωσης είναι φυσικά η εκκένωση να είναι γρηγορότερη σε ένα μικρό ψάρι. Ο χρόνος διέλευσης επιταχύνεται αυξανόμενης της θερμοκρασίας (Σχ. 7) με Q_{10} πολύ κοντά στο 2. Στα αγαστρικά είδη, η εκκένωση ολόκληρης της πεπτικής οδού εμφανίζεται να ακολουθεί κινητικές παρόμοιες με του στομάχου που εκκενώνει. Η εντερική διόγκωση διαδραματίζει έναν παρόμοιο ρόλο όπως στο στομάχι. Εντούτοις, τα ψάρια που τείνουν να είναι χορτοφάγα έχουν πολύ γρηγορότερους χρόνους διέλευσης από εκείνα που τείνουν να είναι σαρκοφάγα.

Η γνώση για την ποσότητα τροφής που καταναλώνεται εθελοντικά σε ένα γεύμα και οι κινητικές της γαστρικής εκκένωσης επιτρέπουν, σε πρώτο στάδιο, τον υπολογισμό του αριθμού των γευμάτων και της συνολικής καθημερινής τροφής.



Σχήμα 7 Κανονισμός του πεπτικού χρόνου διέλευσης. A: σχέση μεταξύ της εκκένωσης στομαχιών και της επιστροφής της όρεξης (Jobling, 1977). B: επιρροή της θερμοκρασίας στο χρόνο-λογαριθμικό πρότυπο εκκένωσης στομαχιών. C: επιρροή της μάζας σώματος στο χρόνο εκκένωσης στομαχιών. D: επιρροή του ποσοστού τροφίμων (% της μάζας σώματος) στην χρονική-λογαριθμική σχέση εκκένωσης στομαχιών για τις διαφορετικές θερμοκρασίες. Οι καμπύλες περιγράφουν τη γενική τάση σε αυτά τα φαινόμενα, αλλά δεν αντιστοιχούν σε μια ενιαία συγκεκριμένη περίπτωση.

2.1.4 Γενική άποψη των φαινομένων πέψης-απορρόφησης

Η πεπτική αποδοτικότητα - υπό την ευρύτερη έννοια της - απορρέει από τρεις (3) πεπτικές διαδικασίες (υπό την ακριβή έννοια) που είναι 1) η έκκριση ενζύμων, 2) η απορροφητικότητα και 3) η διέλευση. Αυτές οι διαδικασίες έχουν επιπτώσεις την περίοδο κατά τη διάρκεια της οποίας οποιεσδήποτε μπορεί να εμφανιστούν.

Η αλληλεπίδραση αυτών των τριών διαδικασιών δεν έχει μελετηθεί λεπτομερώς. Έχει μελετηθεί όμως σε σχέση με μερικούς παράγοντες που μπορούν έντονα να τις επηρεάσουν, όπως η ηλικία του ψαριού (ή το μέγεθος), η ισορροπία θρεπτικών τροφών και η θερμοκρασία. Με εξαίρεση των παθολογικών περιπτώσεων (παραδείγματος χάριν η σχεδόν πλήρης εξαφάνιση των παγκρεατικών ενζύμων μετά από την παγκρεατική ασθένεια των σαλμονοειδών ή διάρροια, επιταχύνουν τον χρόνο διέλευσης), οι αλληλεξαρτήσεις μεταξύ αυτών των διαδικασιών εμφανίζονται να οδηγούν σε έναν αξιόπρόσεκτο κανόνα. Π.χ., η πτώση στη θερμοκρασία μειώνει την ενζυμική δραστηριότητα και τα ποσοστά διαδικασιών απορρόφησης, επιβραδύνουν τη διέλευση και μειώνουν την κατάποση. Αλλά όμως, στα ευρύθερμα ψάρια τουλάχιστον, έχει επιπτώσεις μετά βίας και μόνο στην ισορροπία. Μια αύξηση της περιεκτικότητας των τροφίμων σε πρωτεΐνες, υδατάνθρακες και λιπίδια των τροφίμων οδηγεί στη γρήγορη υποκίνηση έκκρισης της τρυψίνης, της αμυλάσης και λιπάσης, αντίστοιχα. Ο παρών κανόνας δεν είναι ούτε στιγμιαίος ούτε τέλειος, αλλά ο κανόνας των μηχανισμών απορρόφησης (όπως βρίσκεται στα υψηλότερα σπονδυλωτά) και είναι γενικά επαρκής για να αποδώσει τη γενική εικόνα των διαδικασιών σε σχεδόν αμετάβλητα επίπεδα μετά από μια περίοδο προσαρμογής που είναι σχεδόν μιας ημέρας. Ομοίως, κατά τη διάρκεια της αύξησης της περιεκτικότητας των τροφίμων όπως αναφέρουμε παραπάνω (εκτός από τη διάρκεια της μεταμόρφωσης), οι απαιτήσεις ποικίλλουν σε σχέση με την μάζα του σώματος και, εάν η τροφή λαμβάνεται εύκολα, η κατάποση αυξάνεται ανάλογα με τις απαιτήσεις. Παρόλα αυτά, η πεπτική ισορροπία σχεδόν πάντα παραμένει αμετάβλητη, αποδεικνύοντας ότι υπάρχει ισορροπία μεταξύ της κατάποσης, της ενζυμικής έκκρισης, της απορρόφησης και του χρόνου διέλευσης.

Ο ρόλος που διαδραματίζει η αλατότητα δεν έχει μελετηθεί εκτενώς. Η μεταφορά ενός ευρύαλου ψαριού από το γλυκό στο αλμυρό νερό επιταχύνει το χρόνο διέλευσης της



τροφής από την πεπτική οδό και μπορεί να μειώσει την πεπτικότητα. Από μόνη της η λειτουργία των νάτριο-εξαρτώμενων μηχανισμών απορρόφησης, εμφανίζεται να εξαρτάται από τους μηχανισμούς που είναι διαφορετικοί στα θαλάσσια ψάρια και σε αυτά του γλυκού νερού ή στα χερσαία ζώα (Ferraris and Ahearn, 1984).

3. ΠΕΠΤΙΚΟΤΗΤΑ ΤΩΝ ΘΡΕΠΤΙΚΩΝ ΟΥΣΙΩΝ

Η πεπτικότητα αποτελεί μια ομάδα διαδικασιών που συναντώνται στο πρώτο τμήμα και οδηγούν στην εντερική απορρόφηση των θρεπτικών ουσιών από το bolus τροφής. Για διάφορους λόγους, μέρος αυτών των τροφών δεν μπορεί να διασχίσει την εντερική βλέννα και αποβάλλεται μέσω της έδρας ως περιτώματα, με τον ίδιο τρόπο όπως τα απόβλητα μεταβολικής προέλευσης (η βλέννα, desquamated κύτταρα, εκκρίμενα ένζυμα) ή εκείνων από τη βακτηριακή πανίδα. Κατά συνέπεια, η θρεπτική αξία της τροφής εξαρτάται όχι μόνο από την περιεκτικότητα σε θρεπτικά συστατικά αλλά και από την ικανότητα του ζώου να την αφομοιώσει και να την απορροφήσει. Η πεπτικότητα είναι η πεπτική ισορροπία των ληφθέντων θρεπτικών ουσιών που απορροφώνται από το ζώο.

Στην υδατοκαλλιέργεια, οι μελέτες της πεπτικότητας αντιμετωπίζουν τρία προβλήματα: α) την καλύτερη κατανόηση της χρησιμότητας των θρεπτικών ουσιών, β) τη βελτίωση της ποιότητας της τροφής για τα ψάρια και τέλος, γ) τη μείωση των αποβλήτων τροφικής προέλευσης, επιτρέποντας γενικά τη διατήρηση της περιβαλλοντικής ποιότητας, και της ποιότητας νερού ειδικότερα.

3.1 Συντελεστές πεπτικότητας

Οι συντελεστές πεπτικότητας (DC) επιτρέπουν τον ποσοτικό προσδιορισμό της πεπτικότητας. Αυτοί οι συντελεστές μπορούν να καθοριστούν ανάλογα με το αν η πιθανή παρουσία μέρους ενδογενούς προέλευσης (κυρίως για τα λιπίδια, τα αμινοξέα και τα ιχνοστοιχεία) λαμβάνεται υπόψη ή όχι στα περιττωματικά απόβλητα.

Κατά συνέπεια, για μια δεδομένη διατροφή, ο **προφανής συντελεστής πεπτικότητας**

(ADC) και ο **αληθινός συντελεστής της πεπτικότητας (TDC)** μπορούν να οριστούν ως:

$$\text{ADC} = ((\text{ληφθείσα τροφή} - \text{περιττώματα}) / \text{ληφθείσα τροφή}) * 100$$

$$\text{TDC} = ((\text{ληφθείσα τροφή} - (\text{περιττώματα} - \text{ενδογενή περιττώματα})) / \text{ληφθείσα τροφή}) * 100$$

Θεωρητικά, ο ADC εξαρτάται από τη φυσιολογική κατάσταση των ψαριών και το ποσοστό κατάποσης και επιτρέπει την ικανότητα του ζώου να διατηρήσει ή να χρησιμοποιήσει ένα ποσοστό τροφής που υπολογίζεται. Ο TDC εξαρτάται κυρίως από τον τύπο διατροφής και την πεπτική ικανότητα των ειδών και επιτρέπει την αξιολόγηση της καταλληλότητας τροφής για την παροχή στο ζώο των ωφέλιμων θρεπτικών ουσιών. Συνήθως ο ADC υπολογίζεται δεδομένου ότι ο προσδιορισμός του ενδογενούς τμήματος, που είναι χαμηλό στα ψάρια, είναι δύσκολος.

3.2 Μέθοδοι για την πεπτικότητα

Οι περισσότεροι μελετητές ασχολούνται με τα σαλμονοειδή επειδή είναι σχετικά εύκολο να εκτραφούν. Εντούτοις, η θρεπτική πεπτικότητα μελετάται πλέον και σε άλλα είδη, όπως το χέλι, turbot, τον κυπρίνο, το γατόψαρο Channel, κλπ.... Οι αρχές μέτρησης απαιτούν στοιχεία όσον αφορά την κατάποση και την περιττωματική εκκένωση. Οι μετρήσεις μπορούν να γίνουν είτε άμεσα είτε έμμεσα.

Άμεση μέθοδος

Αυτή η μέθοδος απαιτεί τη μέτρηση όλης της τροφής που λαμβάνεται και όλων των παραχθέντων περιττωμάτων, που αντιστοιχούν σε ένα ή περισσότερα ευπροσδιόριστα γεύματα. Μια αίθουσα μεταβολισμού, η αρχή της οποίας είναι η ίδια όπως για τα χερσαία ζώα, μπορεί να χρησιμοποιηθεί για αυτόν το σκοπό. Όλες οι άλλες

μέθοδοι για τη συλλογή περιττωμάτων είναι επίσης κατάλληλες, εφ' όσον επιτρέπουν την ποσοτική συλλογή του περιττωματικού μέρους που προέρχεται από τα ποσοστά τροφής που διανέμονται στα ψάρια.

Έμμεση μέθοδος

Σε αντίθεση με τη μέθοδο που περιγράφεται παραπάνω, η έμμεση μέθοδος δεν απαιτεί τη μέτρηση ολόκληρης της κατανάλισκόμενης τροφής και των παραχθέντων περιττωμάτων, αλλά στη χρησιμοποίηση ενός αδρανούς, άπεπτου, μη-απορροφήσιμου δείκτη, ο οποίος συμπεριλαμβάνεται στα συστατικά της τροφής ή είναι πρόσθετο στη διατροφή. Λόγω των μοναδικών ιδιοτήτων της, περνώντας μέσω του εντέρου στο bolus τροφίμων, αυτή η ουσία (ο δείκτης) βρίσκεται εξ' ολοκλήρου στα περιττώματα και ισχύει η μαθηματική σχέση (ληφθείσα τροφή X περιεκτικότητα τροφής σε δείκτες = απεκκριμένα περιττώματα X περιεκτικότητα περιττωμάτων σε δείκτες). Η αύξηση στη συγκέντρωση του δείκτη, σε σχέση με αυτήν των θρεπτικών ουσιών, επιτρέπει τον ποσοτικό προσδιορισμό της μείωσης αυτών των θρεπτικών ουσιών και αυτή η μείωση θεωρείται ως απορρόφηση. Υπάρχουν γενικά δύο κύριες ομάδες δεικτών: α) **εσωτερικοί δείκτες** ή ουσίες που περιέχονται στη τροφή (παραδείγματος χάριν λιγνίτης ή πυρίτιο) και β) **εξωτερικοί δείκτες** ή ουσίες που προστίθενται στη τροφή (παραδείγματος χάριν το οξείδιο του χρωμίου, σπάνια earths ή χρωματισμένα μόρια). Μέσα σε αυτό το ευρύ φάσμα των ουσιών δυστυχώς δεν υπάρχει κανένας γνωστός δείκτης που να συνδυάζει όλες τις ιδιότητες ενός ιδανικού δείκτη οι οποίες είναι:

- απολύτως αδρανής, χωρίς επιδράσεις φυσιολογικές ή συμπεριφοράς στο ζώο
- να μην απορροφάται ούτε να μεταβολίζεται
- να έχει τον ίδιο χρόνο διέλευσης με το bolus τροφίμων ή τα τρόφιμα που μελετούνται
- να μην επηρεάζει τα φαινόμενα της απορρόφησης, της έκκρισης, της πέψης ή της γαστροεντερικής κινητικότητας
- να μπορεί εύκολα και γρήγορα να μετρηθεί.

Επομένως πρέπει να γίνει μια επιλογή ανάλογα με τους στόχους που επιδιώκονται ή τις υλικές απαιτήσεις. Αυτήν την περίοδο, ο **κλασικός δείκτης** που χρησιμοποιείται για τις μελέτες πεπτικότητας στα ψάρια, χρησιμοποιώντας την έμμεση μέθοδο, είναι το οξείδιο του χρωμίου (Cr_2O_3) σε ένα ποσοστό ενσωμάτωσης που κυμαίνεται από 1-2%. Σημειώνουμε ότι το ενδιαφέρον των ερευνητών πρόσφατα έχει στραφεί προς στην όξινη ανθεκτική τέφρα.

Με αυτούς τους όρους, η πεπτικότητα **ξηρής τροφής** (που εκφράζεται σαν ποσοστό) υπολογίζεται χρησιμοποιώντας τον τύπο:

$$ADC = 100 - \left(100 \times \frac{\% \text{δείκτης στην τροφή}}{\% \text{δείκτης στα περιττώματα}} \right)$$

και η πεπτικότητα **θρεπτικής τροφής** υπολογίζεται από τον τύπο:

$$ADC = 100 - \left(100 \times \frac{\% \text{ δείκτης στη τροφή}}{\% \text{ δείκτης στα περιττώματα}} \times \frac{\% \text{ θρεπτικά στα περιττώματα}}{\% \text{ θρεπτικά στη τροφή}} \right)$$

Η πεπτικότητα μιας **θρεπτικής τροφής** σε μια συγκεκριμένη πρώτη ύλη μπορεί να μετρηθεί με διαφορετικούς τρόπους που είναι οι ακόλουθοι:

- Μπορεί να χορηγηθεί μόνη, χωρίς άλλη τροφή. Κατά συνέπεια λαμβάνεται η ακαθάριστη πεπτικότητα της πρώτης ύλης. Εντούτοις, εκτός από μερικές περιπτώσεις, η πρώτη ύλη δεν αποτελεί μια ισορροπημένη διατροφή και η πεπτικότητα αυτών των θρεπτικών ουσιών θα μπορούσε να διαφέρει όταν ενσωματώνεται σε συγκεκριμένες τροφές.

- Μπορεί να προστεθεί σε μια βασική διατροφή, η πεπτικότητα της οποίας είναι γνωστή, οπότε το ποσοστό τροφής αυξάνεται στην αναλογία. Αυτή η μέθοδος χρησιμοποιείται σπάνια.
- Μπορεί να ενσωματωθεί σε μια βασική διατροφή, η πεπτικότητα της οποίας είναι γνωστή, οπότε το ποσοστό τροφής παραμένει σταθερό. Αυτή η ενσωμάτωση πραγματοποιείται είτε σε ένα ενιαίο ποσοστό (30% της διατροφής, τις περισσότερες φορές) είτε σε διάφορα επίπεδα, εάν επιδιώκεται μεγαλύτερη ακρίβεια, (παραδείγματος χάριν, 15, 30 και 45% της διατροφής). Η εκτίμηση του ADC της υπό δοκιμή πρώτης ύλης γίνεται επομένως είτε από τη διαφορά από τη βασική διατροφή είτε από την προέκταση από την τελευταία. Η μέθοδος αυτή, χρησιμοποιήθηκε ειδικά για να μετρηθεί η πεπτικότητα του αμύλου στο βακαλάο, την πέστροφα και τον κυπρίνο.

Η πεπτικότητα είναι γενικά **πρόσθετης φύσης**. Η πεπτικότητα της τροφής γενικά μπορεί να προβλεφθεί από τις τιμές πεπτικότητας των κύριων συστατικών της. Εντούτοις, υπάρχουν περιπτώσεις όπου η πεπτικότητα μπορεί να **μην είναι πρόσθετη** στα ψάρια. Έτσι μια περίσσεια του αμύλου που μπορεί να έχει μια πτωτική επίδραση στην πεπτικότητα της πρωτεΐνης, μπορεί να την επηρεάσει με το άμυλο. Στην πράξη, είναι αποδεκτό ότι η πεπτικότητα των θρεπτικών ουσιών δεν επηρεάζεται από την ισορροπία του καθεστώτος σίτισης. Αυτό είναι γενικά κοντά στην πραγματικότητα αλλά δεν έχει αποδειχθεί ως συμπέρασμα κάποιας ερευνητικής εργασίας.

3.3 Περιττώματα

Σε ένα εντατικό σύστημα εκτροφής που η διαχείρισή του βασίζεται στη λογική και όπου οι ειδικές θρεπτικές ουσίες στα τρόφιμα απορρίπτονται σε πολύ μικρό ποσοστό από τα ζώα -περιττώματα- αποτελούν το μέρος των τροφίμων που δεν χωρίζονται μετά από την ελλιπή πέψη, σε αντίθεση με τα μεταβολικά απόβλητα (βλέννα από τα desquamated κύτταρα, τα υπολείμματα των εκκρίσεων των ενζύμων και τη βακτηριακή πανίδα). Εντούτοις, τα τελευταία αντιπροσωπεύουν μόνο ένα πολύ μικρό μέρος, σε

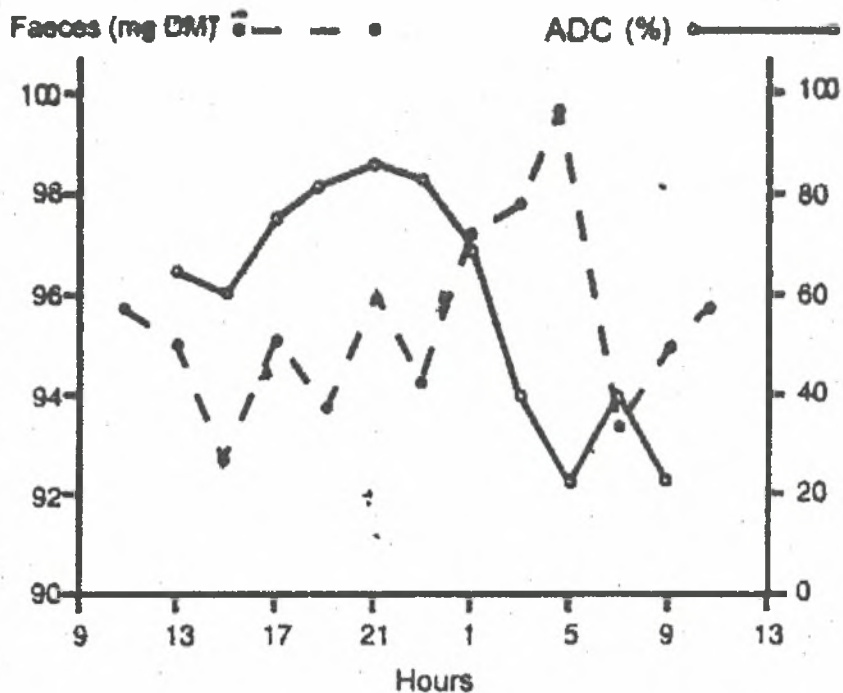
ποσότητα, σε σχέση με το υπόλοιπο μέρος των άπεπτων τροφίμων. Κατά συνέπεια, στην πέστροφα, όταν 100g της ξηράς τροφής της περιέχει περίπου 6% άζωτο, οι περιττωματικές μεταβολικές απώλειες είναι μόνο 0,01g του αζώτου, ενώ οι αληθινές πεπτικές απώλειες είναι πολύ υψηλές της τάξεως των 0,4-0,6g. Το ποσό των στερεών αποβλήτων ποικίλλει σε σχέση με τα διαφορετικά βασικά υλικά που χρησιμοποιούνται στην κατασκευή της σύνθετης τροφής και επίσης ανάλογα με τα διαφορετικά ποσοστά των θρεπτικών ουσιών (πρωτεΐνες, λιπίδια και υδατάνθρακες).

Σύνθεση

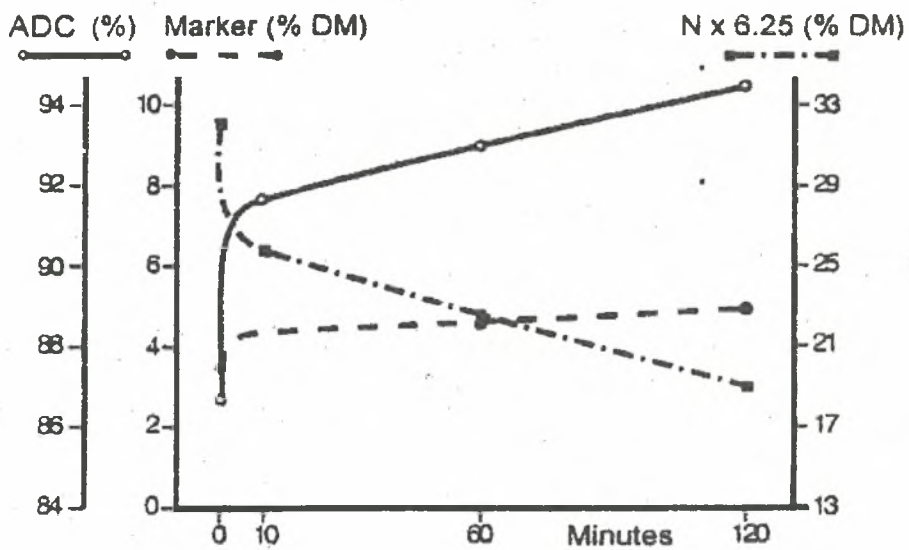
Από 3 έως 6g περιττώματα αποβάλλονται ανά ημέρα από μια 200g βάρους πέστροφα, περιέχοντας 80-85% ύδωρ. Η μέση σύνθεση του άπεπτου μέρους της τροφής αποτελείται από 15-20% πρωτεΐνης (N X 6,25), λιγότερο από 1% λιπιδίων και 15-20% ιχνοστοιχείων, με το υπόλοιπο να αποτελείται από διάφορους υδατάνθρακες και ίνες. Η σύνθεση αυτή ποικίλλει ανάλογα με τον τύπο της τροφής. Στα θαλασσινά ψάρια, τα περιττώματα είναι υπερφορτωμένα με τα ιχνοστοιχεία από το ύδωρ γεγονός που εξαρτάται από τη χρησιμοποιούμενη δειγματοληπτική μέθοδο.

Παράγοντες της ποικιλότητας

Η εκκένωση των περιττωμάτων της πέστροφας είναι συνεχής καθ' όλη τη διάρκεια του 24ώρου, με χαρακτηριστική, αλλά μη συστηματική, αύξηση κατά τη διάρκεια της νύχτας. Αυτή η παραγωγή περιττωμάτων ακολουθεί τη μορφή μιας ημιτονοειδούς καμπύλης (Σχ. 8). Οι ποικιλότητες στο ποσό περιττωμάτων που παράγεται, συνοδεύονται από μια αλλαγή στη σύνθεσή τους. Το φαινόμενο αυτό πρέπει να ληφθεί υπόψη κατά τη διάρκεια της συλλογής των περιττωμάτων, η οποία πρέπει να πραγματοποιείται κατά τη διάρκεια μιας αρκετά μεγάλης περιόδου, για να είναι αντιπροσωπευτικοί οι αριθμοί του ADC.



Σχήμα 8 Παράδειγμα της αλλαγής στις εκπομπές περιττωμάτων και της' στιγμιαίας ADC κατά τη διάρκεια του κύκλου ημέρας-νύχτας (πείραμα στην πέστροφα).



Σχήμα 9 Αλλαγή δείκτη και ξηράς ουσίας που περιέχονται στα περιττώματα μετά από εκπομπή τους (εάν δεν έχουν παρθεί από το ύδωρ). Συνέπειες για την εκτίμηση της ADC

3.4 Συλλογή περιττωμάτων

Η συλλογή των περιττωμάτων των ψαριών είναι πιο σύνθετη απ' ό,τι των χερσαίων ζώων λόγω της φύσης του περιβάλλοντος - ύδωρ - στο οποίο παρουσιάζονται τα φαινόμενα του φιλτραρίσματος, της 'διάλυσης' και του θρυμματίσματος τους. Οι παράγοντες αυτοί ξεκινούν στα πρώτα πέντε λεπτά της βύθισης των περιττωμάτων και συνεχίζονται για αρκετές ώρες (Σχ. 9). Έτσι έχουμε υπερεκτίμηση του ποσού που εκκρίνεται (παραδείγματος χάριν, της τάξης του 10-15% σε μια ώρα για το άζωτο) και συνεπώς υπερεκτίμηση του ADC. Έτσι οι τεχνικές συλλογής περιττωμάτων είναι ιδιαίτερα σημαντικές, μπορούν όμως να ταξινομηθούν σε δύο ομάδες ανάλογα με το εάν το ψάρι απομακρύνεται ή όχι από το ύδωρ.

Ψάρια εκτός νερού

Συλλογή χρησιμοποιώντας κοιλιακή πίεση Αυτή η μέθοδος βασίζεται στην αναισθητοποίηση των ψαριών και την αποβολή των περιττωμάτων αναγκαστικά με την εφαρμογή ευγενούς πίεσης στην κοιλία. Στην πέστροφα, αυτό είναι δυνατό ως αποτέλεσμα του ευθέως εντέρου του, αλλά αυτή η μέθοδος δεν μπορεί να χρησιμοποιηθεί για όλα τα ψάρια (π.χ. στον κυπρίνο). Με το να πιέσουμε κατ' αυτό τον τρόπο την κοιλία των ψαριών, αποβάλλονται ακόμη τα ούρα, οι γεννητικές εκκρίσεις και μερικές φορές και αίμα. Η τεχνική αυτή οδηγεί στις διαδεδομένες υποτιμήσεις του ADC . Για τον λόγο αυτό, έχουν αναπτυχθεί οι ακόλουθες δύο μέθοδοι:

- α) **Συλλογή με εδρική αναρρόφηση:** Χρησιμοποιούμε μια canula γυαλιού που συνδέεται με μια κενή φιάλη, οπότε τα δείγματα λαμβάνονται άμεσα από την έδρα. Το κενό είναι ρυθμισμένο έτσι ώστε μόνο τα περιττώματα που βρίσκονται στον εδρικό βολβό να επιλέγονται.
- β) **Κατατομή:** Με αυτή τη μέθοδο, το περιεχόμενο του ορθού εντέρου επιλέγεται σωστά, αλλά το ψάρι θυσιάζεται.

Αυτές οι δύο τεχνικές είναι απλές για να χρησιμοποιηθούν αλλά υπόκεινται σε κριτική. Τα δείγματα που λαμβάνονται κατ' αυτό τον τρόπο είναι στην πραγματικότητα πεπτικό περιεχόμενο και μη αληθινά περιττώματα. Αυτό συμβαίνει διότι υπάρχει απορρόφηση στο μεταγενέστερο μέρος του εντέρου (κυρίως των πρωτεϊνών). Ακόμη, αυτές οι μέθοδοι επιτρέπουν μόνο τη στιγμιαία δειγματοληψία, η οποία δεν είναι αντιπροσωπευτική των περιττωμάτων που παράγονται κατά τη διάρκεια ενός 24ώρου δηλαδή κατά τη διάρκεια ολόκληρης της διαδικασίας της πέψης. Ο μέσος χρόνος διέλευσης σε μια πέστροφα είναι περίπου 30 ώρες. Είναι προφανές, επομένως, ότι τα δείγματα που λαμβάνονται στην έναρξη, τη μέση ή το τέλος του χρόνου διέλευσης δεν θα είναι τα ίδια. Τελικά, ο χειρισμός των ψαριών, εκτός από τον περιορισμό του αριθμού των ψαριών που μπορούν να χρησιμοποιηθούν, έχει το μειονέκτημα ότι προκαλεί stress σε αυτά και για το λόγο αυτό δεν μπορούν να ληφθούν δείγματα πάλι από αυτά τα ψάρια στο εγγύς μέλλον.

Ψάρια στο ύδωρ

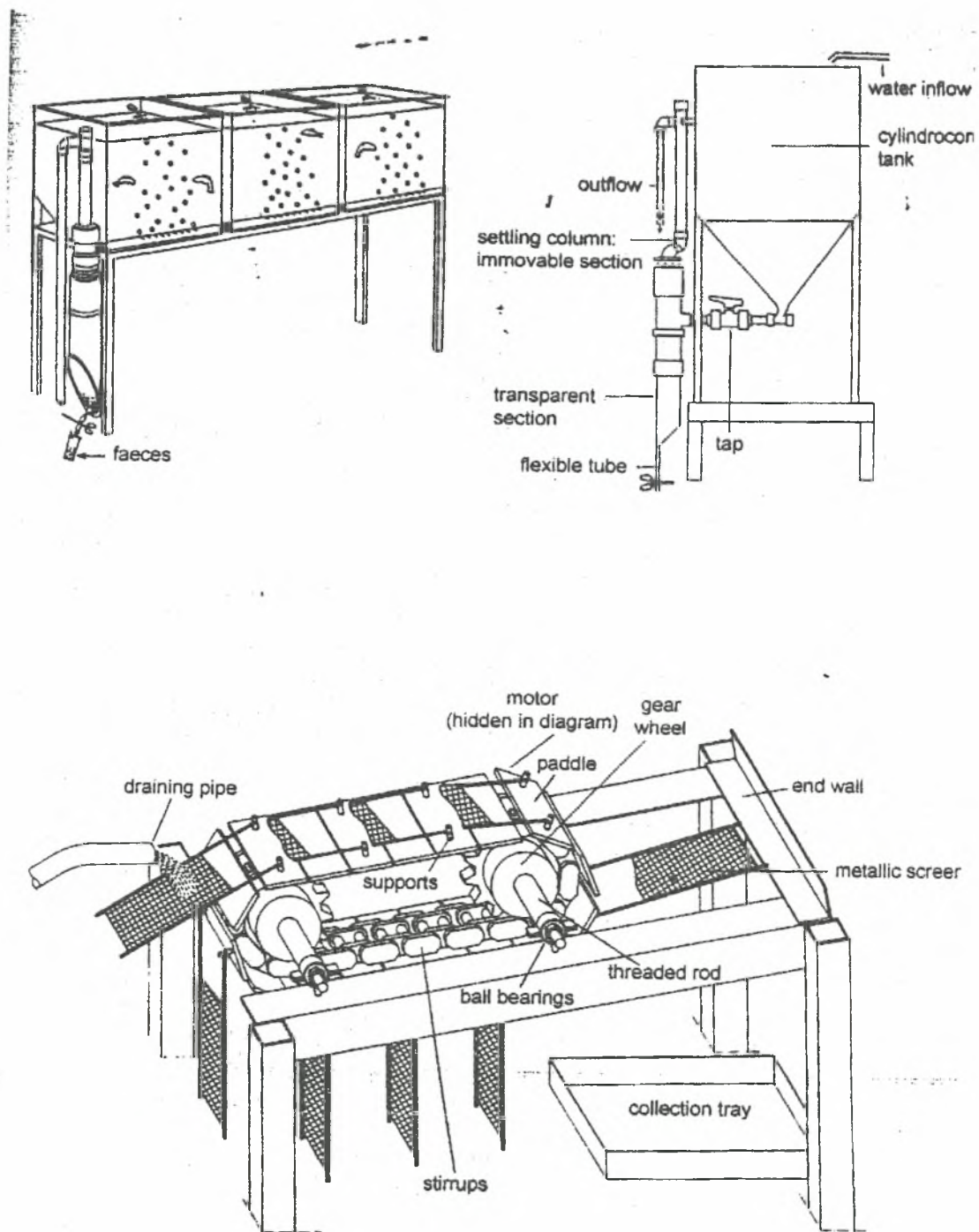
Προκειμένου να αποφευχθούν αυτά τα προβλήματα της μη-αντιπροσωπευτικής δειγματοληψίας περιττωμάτων των ψαριών αναπτύχθηκαν διάφορες τεχνικές δειγματοληψίας με στόχο τη συνεχή δειγματοληψία των περιττωμάτων.

Αναρρόφηση των περιττωμάτων Μια στοιχειώδης μέθοδος άμεσης αναρρόφησης των περιττωμάτων εφαρμόζεται μετά από την εκβολή τους. Αν και είναι κουραστική, μπορεί να χρησιμοποιηθεί ως σημείο αναφοράς. Η απλή αυτή τεχνική έχει τροποποιηθεί λόγω του στοιχειώδους χαρακτήρα της και έγινε πιο περίπλοκη, με τις στήλες φίλτραρίσματος και μετάγγισης (**Σχ. 10, άνω**). Η μέθοδος αυτή πρέπει να αποφεύγεται εξ αιτίας των φαινομένων διάλυσης και θρυμματίσματος που περιγράφονται ανωτέρω, ειδικά στη φάση ανάκτησης των περιττωμάτων. Σημειώνουμε ότι τα περιττώματα εκτίθενται σε βακτηριακή δράση προτού συλλεχθούν. Για τα θαλάσσια ψάρια, αυτή η μέθοδος έχει το πρόβλημα συλλογής ενός μεγάλου ποσού άλατος που περιέχει το ύδωρ και το οποίο πρέπει να εξατμιστεί. Το πλεόνασμα αυτό του άλατος μπορεί να

εξασθενίσει την κάυση των δειγμάτων των περιττωμάτων και συνεπώς τη μέτρηση του ADC ενέργειας.

Συνεχές φιλτράρισμα ύδατος Η μέθοδος στηρίζεται στο ότι: ύδωρ που βγαίνει από τις δεξαμενές φιλτράρεται συνεχώς με την κίνηση των metal screens (Σχ. 10, κάτω). Τα περιττώματα που εκβάλλονται στο ύδωρ γρήγορα απομονώνονται με αυτήν τη τεχνική. Παρόλα αυτά η μέθοδος δεν μπορεί να χρησιμοποιηθεί για τα είδη των ψαριών που παράγουν πολύ μαλακά περιττώματα, όπως ο turbot. Επισημαίνουμε ότι η προσθήκη του συνδέσμου για να κάνει τα περιττωματικά απόβλητα περισσότερο στερεά δεν είναι πάντα ικανοποιητική.

Η επαλήθευση αυτών των διαφορετικών τεχνικών έχει εξακριβωθεί με τη μέτρηση της πεπτικότητας των πρωτεϊνών στις θαλάσσιες πέγκες και στο σολομό chinook. Τα αποτελέσματα με την μέθοδο του φιλτραρίσματος, έναντι των δύο άλλων μεθόδων (Πίν. 5) είναι πολύ κοντά στη μέθοδο αναφοράς (αυτοσχέδιος σιφωνισμός).



Εικόνα 10 Συσκευές για τη συλλογή των περιττωμάτων των ψαριών. Κορυφή: συσκευές με καθαρισμό στήλης (Guelph), κατώτατο σημείο: συσκευές με συνεχές φιλτράρισμα (INPA-Saint-Pée)(Cho *et al.*, 1985, Spyridakis *et al.*, 1989, Choubert *et al.*, 1983).

Πίνακας 5 Προφανής πεπτικότητα των πρωτεϊνών και των λιπιδίων θαλάσσιας πέρκας χρησιμοποιώντας τη μέθοδο συλλογής περιττωμάτων (mean \pm standard error) (Spyridakis *et al.*, 1989).

	Collection method					
	Abdominal pressure	Dissection	Anal suction	Filtration	Immediate siphoning	Decantation
ADC of proteins	82.5 \pm 1.4 ^{a*}	84.4 \pm 0.8 ^{ab}	86.6 \pm 0.3 ^b	90.4 \pm 0.6 ^c	90.6 \pm 0.3 ^c	94.2 \pm 0.1 ^d
ADC of lipids	94.1 \pm 0.8 ^a	95.0 \pm 0.4 ^{ab}	96.3 \pm 0.4 ^b	96.0 \pm 0.2 ^b	97.3 \pm 0.2 ^b	97.1 \pm 0.3 ^b

* Οι τιμές με τον ίδιο εκθέτη (στην ίδια γραμμή) δεν διαφέρουν σημαντικά.

3.5 Τυποποίηση

Αν και ορισμένες μέθοδοι που εφαρμόζονται για τη συλλογή περιττωμάτων συστήνονται από την EIFAC (Ευρωπαϊκή Εσωτερική Συμβουλευτική Επιτροπή Αλιείας), δεν υπάρχει καμία τυποποίηση, υπό την ακριβή έννοια, του τρόπου μελέτης της πεπτικότητας των ψαριών. Κάθε ερευνητής έχει δικά του κριτήριά του να μπορούσε να πει κανείς για την αξιολόγηση της πεπτικότητας.

Εντούτοις, μερικά μεθοδολογικά κριτήρια έχουν επικρατήσει, όπως:

- Ο χρόνος προσαρμογής των ψαριών στους νέους όρους σίτισης. Μετά από αλλαγή τροφής οι τιμές του ADC παίρνουν συνήθως τις τελικές τιμές, χαρακτηριστικές της διατροφής τριών ημερών. Η προσαρμογή επομένως εμφανίζεται πολύ γρήγορα και μόνο η λανθάνουσα επίδραση του χρόνου διέλευσης πρέπει να ληφθεί υπόψη. Κατά συνέπεια, τα περιττώματα μπορούν να συλλεχθούν από την τρίτη ημέρα μετά από τη διανομή της διατροφής, η πεπτικότητα της οποίας μελετάται

- Η συχνότητα της διανομής του καθημερινού ποσοστού τροφής. Ο αριθμός γευμάτων ανά ημέρα δεν φαίνεται να έχει οποιαδήποτε επίδραση στην πεπτικότητα των τροφίμων. Έχει όμως επιπτώσεις στο χρόνο διέλευσης και τις κινητικές της απορρόφησης της τροφής. Στην πράξη, ένα καθημερινό γεύμα είναι ικανοποιητικό για την πέστροφα
- Ο αριθμός απαντήσεων που πραγματοποιούνται και η διάρκεια της συλλογής όσον αφορά τη λήψη μιας δεδομένης ακρίβειας για του ADC. Οι συνδυασμοί 'αριθμός επαναλήψεων x αριθμός ημερών' που χρησιμοποιούνται για μια δεδομένη ακρίβεια έχουν καθιερωθεί μεταγενέστερα. (Πίν. 6).

Πίνακας 6 Βελτιστοποίηση της σχέσης: αριθμός δεξαμενών (T) x αριθμός ημερών (D) που απαιτείται για να ληφθεί με σχετική ακρίβεια η ADC για τα διάφορα συστατικά (de la Noüe *et al.*, 1980).

Component	Precision		
	1%	2%	5%
Dry matter	> 5T 14D	> 5T 14D	3T 10D
Nitrogen	2T 6D	2T 4D	2T 3D
	3T 5D	3T 3D	3T 2D
	4T 4D		
Energy	> 5T 14D	> 5T 14D	3T 5D
			4T 4D

3.6 Θρεπτική πεπτικότητα: αποτελέσματα

Γενικές ιδιότητες

Εάν υποθέσουμε ότι η εκπομπή των ενδογενών περιττωμάτων καθώς επίσης και η πεπτική ικανότητα υπό την ευρύτερη έννοιά της είναι σταθερές χωρίς να επηρεάζονται από το ποσό της τροφής που λαμβάνεται, ο TDC είναι ανεξάρτητη των τελευταίων, ενώ ο ADC δεν είναι. Για ένα πολύ χαμηλό ποσοστό κατάποσης, αυτός ο συντελεστής μπορεί να έχει μια πολύ υψηλή αρνητική τιμή και να πλησιάσει τον TDC ασυμπτωτικά, αναλογικά με την αυξανόμενη κατάποση. Στην πράξη, ο ADC μετριέται στην περιοχή που είναι κοντά στον TDC και γίνεται έτσι σχεδόν σταθερή. Για μεγάλες ποσότητες τροφής, υπάρχει μια μείωση του ADC που μπορεί έτσι να αποδοθεί στον 'κορεσμό' της πεπτικής ικανότητας.

Ο ADC μιας θρεπτικής ουσίας μπορεί να μετρηθεί με μεγάλη ακρίβεια (2-3% ο συντελεστής της μεταβολής για μια διατροφή, 4-5% για ένα συστατικό που περιλαμβάνεται μέσα σε αυτή), αλλά η μεταβλητότητα λόγω της μεθοδολογίας είναι μεγάλη. Κατά συνέπεια, είναι πολύ δύσκολο να συγκριθούν οι τιμές του ADC που λαμβάνονται σε διαφορετικά εργαστήρια, τα οποία χρησιμοποιούν ευδιάκριτα είδη και διάφορες πρώτες ύλες. Τα αξιόπιστα αποτελέσματα αποτελούν ακόμα μια σχετικά φτωχή τράπεζα στοιχείων. Εντούτοις, μερικά αποτελέσματα έχουν την αξία τους.

Πρωτεΐνες

Τα ψάρια γενικά αφομοιώνουν τις πρωτεΐνες με τον ADC να υπερβαίνει το 90%, ένα επίπεδο ίσο ή ανώτερο με εκείνο που παρατηρείται στα χερσαία σπονδυλωτά. Η **πεπτικότητα των πρωτεϊνών** δεν έχει σημαντικές διαφορές από μια δεδομένη πηγή μεταξύ των ειδών των ψαριών. Για ένα δεδομένο είδος, είναι πολύ σταθερή, αν και αυξάνεται λίγο καμιά φορά ανάλογα με το μέγεθος των ψαριών. Όμως πρακτικά είναι ανεξάρτητη από το ποσοστό κατάποσης και τη θερμοκρασία. Ακόμη δεν επηρεάζεται από την παρουσία λιπιδίων στη διατροφή, ακόμη και στις υψηλές συγκεντρώσεις.

Η πεπτικότητα των πρωτεϊνών είναι μια λειτουργία της φύσης των ίδιων των πρωτεϊνών, ή της πηγής τους και των επεξεργασιών που υποβάλλονται, όμως εξαρτάται και από το μέγεθος των μορίων της τροφής. Οι πρωτεΐνες ζωικής προέλευσης είναι γενικά πιο εύπεπτες από εκείνες της φυτικής προέλευσης. Μερικές τεχνολογικές επεξεργασίες που εφαρμόζονται στις φυτικές πρωτεΐνες επιφέρουν μια χαρακτηρισμένη βελτίωση στον ADC με την καταστροφή των αντιθρεπτικών παραγόντων. Κατά συνέπεια, μαγειρεύοντας ολόκληρο το σιτάρι ή τη σόγια οδηγούμεθα σε μια αύξηση του ADC από 70% σε 85%,

Πίνακας 7 Συντελεστής της πεπτικής χρησιμότητας ορισμένων αρχικών συστατικών στην πέστροφα (%) (Cho *et al.*, 1982).

Primary ingredients	Dry matter	Proteins	Lipids	Energ
Lucerne flour	39	87	71	43
Blood meal	91	99	-	89
Maize	-	95	-	39
Cornflour gluten	-	96	-	83
Hydrolysed feather meal	75	58	-	70
Fishmeal	85	92	97	91
Bonemeal	78	85	73	85
Rape oilcake	35	77	-	45
Cooked soya	78	96	94	85
Soya oilcake	74	96	-	75
Fish protein concentrate	90	95	-	94

Λιπίδια

Τα λιπίδια με χαμηλά σημεία τήξης χρησιμοποιούνται από τα ψάρια (ADC > 95%), οποιαδήποτε και αν είναι η προέλευσή τους. Ο ADC τους εμφανίζεται να είναι καλύτερος όταν το ποσοστό ενσωμάτωσης είναι υψηλό, υπό τον όρο ότι τα λιπαρά οξέα προστατεύονται από τα φαινόμενα οξείδωσης. Αλλά όμως η πεπτικότητα των κορεσμένων λιπαρών οξέων μειώνεται δεδομένου ότι αυξάνεται το μήκος της αλυσίδας και, για τα ίδια μήκη αλυσίδων των κορεσμένων λιπαρών οξέων με τα μέσα μήκη αλυσίδων (παραδείγματος χάρη το ζωικό λίπος), έχουν ένα σχετικά χαμηλό ADC, ειδικά

όταν η θερμοκρασία ύδατος είναι χαμηλή. Το φαινόμενο αυτό παρουσιάζεται εξ' αιτίας της στερεάς κατάστασης και πρέπει να μετατραπεί σε μορφή γαλακτώματος των λιπιδίων, που είναι δυσκολότερο. Κατά συνέπεια, στα σαλμονοειδή ο ADC του λίπους, που έχει ένα σημείο τήξης στους 28-48°C, αλλάζει από 70 σε 78% όταν αυξάνεται η θερμοκρασία από 5 σε 15°C, ενώ υπό τους ίδιους όρους, ο ADC των ελαίων με τα σημεία τήξης λιγότερο από 0°C, παραμένει σχεδόν αμετάβλητη (90-93%).

Υδατόνθρακες

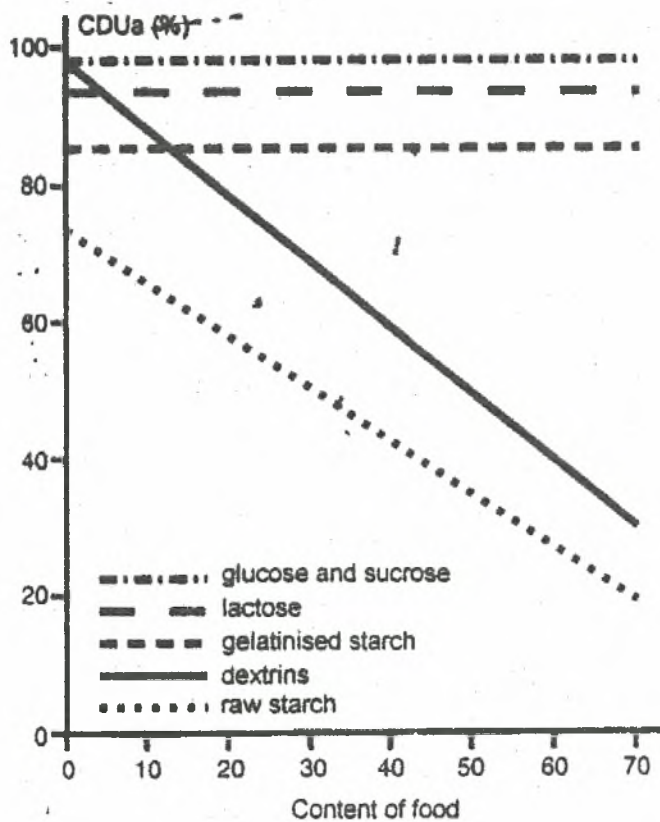
Η απώλεια υδατανθράκων μέσω των περιττωματικών αποβλήτων έχει μεγάλη σημασία, αν και η πεπτικότητα των απλών ζαχάρων (γλυκόζη και σακχαρόζη) είναι κοντά στο 100%. Στην πράξη, το άμυλο, που είναι η μόνη πηγή υδατανθράκων, είναι αναγκαίο να ενσωματώνεται στις τροφές ψαριών για οικονομικούς λόγους και μάλιστα σε ποσοστό της τάξης του 70-80% που μπορεί και να μειωθεί μέχρι και 50%. Ο ADC του αμύλου ποικίλλει με την επίδραση της αμυλάσης, η οποία είναι συγκεκριμένο είδος (βλ. τον Πίν. 4). Επιδρά ακόμη και η θερμοκρασία του ύδατος στον ADC του αμύλου (γενικά, είναι υψηλότερη στα ψάρια θερμών υδάτων απ' ό,τι σε εκείνα από τις εύκρατες ζώνες). Τελευταία, έχει παρατηρηθεί ότι η άνοδος στη θερμοκρασία ύδατος μπορεί να βελτιώσει την πεπτικότητα του αμύλου. Το φαινόμενο αυτό έχει παρατηρηθεί ξεκάθαρα στην πέστροφα μεταξύ 8°C-18 °C και στο turbot μεταξύ 13°C και 18°C. Ο ADC του καθαρού αμύλου αλλάζει στην πέστροφα και στο turbot από 25% σε 48%.

Σημειώνουμε ότι η πεπτικότητα του αμύλου εξαρτάται από τη φύση της, δηλ. ανάλογα με τα ποσοστά αμυλόζης και αμυλοπηκτικής που έχει καθώς και του μεγέθους και της ακεραιότητας των κόκκων αμύλου. Η αμυλόζη στη καθαρή μορφή της επιδρά ευκολότερα από την αμυλάση διότι περιέχει κρυστάλλινη δομή στο grain που την καθιστά λιγότερο ευαίσθητη από την αμυλάση. Συνεπώς, ο ADC του αμύλου μειώνεται όταν αυξάνεται η περιεκτικότητα σε αμυλάση και επίσης όταν αυξάνεται το μέγεθος grain. Κατά συνέπεια, οι κόκκοι αμύλου από τους βολβούς και από τα οσπριοειδή φυτά είναι μεγαλύτερα και λιγότερο εύπεπτα από εκείνα των δημητριακών. Η θερμική ή υδροθερμική επεξεργασία που αλλάζει τη δομή των κόκκων αυξάνει το CDU του αμύλου

και αυτός είναι ο ευεργετικός ρόλος της ζελατινοποίησης. Ξηρά θερμική επεξεργασία του καθαρού αμύλου, η οποία οδηγεί στην μερική υδρόλυση των αρχικών μορίων στις dextrins (εμπορικό προϊόν), έχει παρόμοια αποτελέσματα.

Όταν ένα άμυλο δεν είναι πολύ εύπεπτο, ο ADC γενικά μειώνεται ανάλογα με το επίπεδο ενσωμάτωσης, ενώ μπορεί να θεωρηθεί σταθερό για τα απλά σάκχαρα ή τα εντελώς ζελατινοποιημένα άμυλα (Σχ. 11).

Στα μονογαστρικά ζώα, η πεπτικότητα του αμύλου είναι δυσκολότερη όσο αυξάνει το μέγεθος των μορίων των συστατικών της τροφής. Τα στοιχεία σχετικά με αυτό το θέμα είναι λιγοστά για τα ψάρια.



Σχήμα 11 Διαγραμματικές ποικιλότητες της CDU διαφορετικών υδατανθράκων σε σχέση με το επίπεδο ενσωμάτωσης.

Άλλες μεταβλητές

Στα ψάρια, όπως και σε άλλα ζώα, η πεπτικότητα των διαφορετικών θρεπτικών ουσιών, και ειδικότερα των σύνθετων υδατανθράκων, ποικίλλει από το ένα είδος στο άλλο. Η σημασία των εισαγόμενων ουσιών στη διατροφή είναι ακόμα αμφισβητούμενη. Γενικά υποθέτουμε ότι η θρεπτική πεπτικότητα είναι ανεξάρτητη από το ποσό τροφής που λαμβάνεται. Πράγματι, η πεπτικότητα μειώνεται με την αύξηση των εισαγόμενων επίπεδων πρωτεΐνης στο Αφρικανικό γατόψαρο και του αμύλου στην πέστροφα. Επιπλέον, σε όλα τα είδη, ο μικρός περιορισμός της εισαγωγής τροφής επιτρέπει την καλύτερη χρησιμοποίηση των θρεπτικών ουσιών και αυτό μπορεί να εξηγηθεί εν μέρει από μια βελτίωση στον ADC.

Ακόμη και άλλοι παράγοντες μπορεί να έχουν επιπτώσεις διαφόρου μεγέθους στον ADC. Χωρίς να καθορίσουμε τη μεθοδολογία, που μπορεί να προκαλέσει τα ιδιαίτερα considerable artefacts, πρέπει να αναφερθούμε οπωσδήποτε στην πεπτική χλωρίδα και σε δύο περιβαλλοντικούς παράγοντες, τη θερμοκρασία (που περιγράφηκε ήδη όσον αφορά το άμυλο) και την αλατότητα του ύδατος, για να ολοκληρώσουμε τα αναφερόμενα στην πεπτικότητα. Ο ρόλος της **πεπτικής χλωρίδας** είναι αμελητέος, τουλάχιστον για τα ψάρια στις εύκρατες ζώνες. Όμως η επίδραση της **θερμοκρασίας** στην πεπτικότητα είναι ακόμη αμφισβητούμενη. Σύμφωνα με μερικούς ερευνητές, ο ADC των πρωτεϊνών και η ενέργεια είναι λίγο χαμηλότερη στους 8°C απ' ό,τι στους 18°C, ενώ για άλλους, επηρεάζεται ελαφρώς. Αυτή η διαφοροποίηση των ερευνητών μπορεί να εξηγηθεί από την ποικιλότητα του ADC του αμύλου που μεγαλώνει συχνά στις υψηλές θερμοκρασίες.

Φαίνεται ότι, στα ευρύαλα είδη, μια αύξηση στην **αλατότητα** οδηγεί σε μια μείωση στην πρωτεϊνική πεπτικότητα. Τα αποτελέσματα της αλατότητας στον ADC των λιπιδίων και των υδατανθράκων είναι λιγότερο ευρέως γνωστά. Εμφανίζονται, εντούτοις, να είναι παρόμοια με εκείνα που παρατηρούνται για τις πρωτεΐνες και θα μπορούσαν να είναι το αποτέλεσμα των επιταχυνόμενων χρόνων διέλευσης.

4. ΣΥΜΠΕΡΑΣΜΑΤΑ

Η διαδικασία της πεπτικότητας στα ψάρια ποικίλλει και είναι πολύ διαφορετική από αυτή που απαντάται στα ανώτερα σπονδυλωτά. Αντίθετα, τα ένζυμα που λαμβάνουν μέρος στη διαδικασία είναι παρόμοια - μερικές φορές πολύ παρόμοια- με εκείνα των χερσαίων σπονδυλωτών, τουλάχιστον σε ποιότητα. Δεν είναι όμως ζήτημα ποσότητας, όπου η υψηλή δραστηριότητα πρωτεάσεων αντιπαραβάλλεται με τη συχνά χαμηλή δραστηριότητα των γλυκοσιδάσεων. Οι κύριοι μηχανισμοί της πέψης και της απορρόφησης είναι τώρα ευρέως γνωστοί. Επηρεάζονται έντονα από την εξωθερμία. Υπάρχει όμως και αξιοπρόσεκτος κανονισμός της πέψης, της απορρόφησης και της διέλευσης, τόσο έτσι ώστε η πεπτική ισορροπία να επηρεάζεται πολύ λίγο από τους διαιτητικούς ή περιβαλλοντικούς παράγοντες. Όμως, πολλές πτυχές της όλης διαδικασίας παραμένουν αμελέτητες ή άγνωστες και αυτό είναι μια σοβαρή πρόκληση για τους ερευνητές της ποικιλομορφίας που είναι ιδιαίτερες.

Γενικά, η πεπτική φυσιολογία στη πεπτικότητα των θρεπτικών ουσιών στα ψάρια, είναι δυσκολότερο να μετρηθεί απ' ό,τι στα χερσαία ζώα, επειδή τα ψάρια παρουσιάζουν μοναδικά χαρακτηριστικά γνωρίσματα. Αξιοπρόσεκτη είναι η ικανότητά τους στην αφομοίωση των πρωτεϊνών που αντιπαραβάλλονται με τη μεταβλητή και χαμηλότερη ικανότητά τους στην αφομοίωση των υδατανθράκων. Τα σχετικά στοιχεία είναι πλέον διαθέσιμα και μπορούν να εφαρμοστούν στη διαμόρφωση της τροφής. Αυτά όμως αφορούν μόνο μερικά είδη και παραμένουν πολύ ελλιπή. Η πρόοδος στις περιοχές της θρέψης και της σίτισης θα προκύψει οπωσδήποτε από την έρευνα για μια καλύτερη γνώση της φυσιολογίας της πέψης και της πεπτικότητας της τροφής.

BIBΛIOΓPAΦIA

1. Bergot, P. Structure de l' appareil digestif. II. Structure et fonction des caeca pyloriques. In: Fontaine, M. (ed) *Nutrition des Poissons*. CNRS, Paris, 45-53.
2. Bertin, L. (1958) Appareil digestif. In: Grassé, P.-P. (ed) *Traité de Zoologie, Anatomie, Systématique, Biologie. VIII. Agnathes et Poissons, Fascicule No. 2 : Anatomie, Ethologie, Systématique*. Masson et Cie, Paris, 1248-1302.
3. Cho, C. Y., Kaushik, S. J. (1985) Effect of protein intake on metabolizable and net energy values of fish diets. In: Cowey, C. B., Mackie, A. M. (eds) *Nutrition and Feeding in Fish*. Academy Press, London.
4. Choubert, G., De la Noue, J., Luquet, P. (1983) Un nouveau collecteur automatique quantitatif de fèces de poissons. *Bull. Fr. Piscic.*, **288**, 68-72.
5. De la Noue, J., Choubert, G., Pagniez, B., Blanc, J. M., Luquet, P. (1979) Digestibilité chez la truite arc-en-ciel (*Salmo gaidneri*) lors de l' adaptation à un nouveau régime alimentaire. *Can. J. Fish Aquat. Sci.*, **37**, 2218-2224.
6. Ferraris, R. P., Ahearn, G.A. (1984) Sugar and amino acid transport in fish intestine. *Comp. Biochem. Physiol.*, **77A**, 397-413.
7. Gas, N., Noaillac-Depeyre, J. (1981) Structure de l' appareil digestif. I. Organisation, ultrastructure et fonction du tube digestif des téléostéens d' eau douce. In: Fontaine, M. (ed) *Nutrition des Poissons*. CNRS, Paris, 19-44.
8. Gropp, J. M., Tacon, A. G. J. (1994) *Report of the EIFAC workshop on methodology for determination of nutrient requirement in fish*. EIFAC Occasional Paper 29, FAO, Rome.
9. Jobling, M., Gwyther, O. J. (1977) Some effects of temperature, meal size and body weight on gastric evacuation time in the dab *Limanda limanda* (L.). *J. Fish Biol.*, **10**, 291-298.
10. Laplace, J. P., Corring, T., Rérat, A., Demarne, Y. (1986) Digestion. In: Pérez, J. M., Mornet, P., Rérat, A. (eds) *Le Porc et son Elevage. Bases Scientifiques et Techniques*. Maloine, Paris, 1-120.
11. Nagayama, F., Saito, Y. (1968) Distribution of amylase and β - glucosidase and β -galactosidase in fish. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish*, **34**, 944-949.

12. Pérez, J. M., Mornet, P., Rérat, A. (1986) *Le Porc et son Elevage. Bases Scientifiques et Techniques*. Maloine, Paris, 1-120.
13. Smith, L. S. (1989) Digestive functions in teleosts fishes. In: Halver, J. E. (ed.) *Fish Nutrition*. Academic Press, San Diego, 331-421.
14. Spyridakis, P., Métailler, R., Gabaudan, J., Riaza, A. (1989) Studies on nutrient digestibility in European sea bass (*Dicentrarchus labrax*). I. Methodological aspects concerning faeces collection. *Aquaculture*, **77**, 61-70.
15. Stevens, B. R. (1992) Vertebrate intestinal apical membrane mechanisms of organic nutrient transport. *Ann. J. Physiol.*, **263**, 459-463.
16. Uys, W., Hecht, T. (1987) Assays on the digestive enzymes of sharptooth catfish, *Clarias gariepinus* (*Pisces: Claridae*). *Aquaculture*, **63**, 301-313.
17. Verigina, I. A. (1991). Basic adaptation of the digestive system in bony fishes as a function of diet. *J. Ichtyol.*, **31**, 8-20.
18. Vernier, J. M., Sire, M. F. (1989) L'absorption intestinale des protéines sous forme macromoléculaire chez les vertébrés. Implications physiologiques. *Année Biologique*, **28**, 255-288.



ΠΑΝΕΠΙΣΤΗΜΙΟ
ΘΕΣΣΑΛΙΑΣ



004000097477