

## ОСОБЕННОСТИ ТРАНСПОРТА НУТРИЕНТОВ В ПИЩЕВАРИТЕЛЬНОМ ТРАКТЕ РЫБ

© 2021 г. В. В. Кузьмина

Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанова РАН, Борок, Россия

e-mail: vkuzmina@ibiw.ru

Поступила в редакцию 28.09.2020 г.

После доработки 11.11.2020 г.

Принята к публикации 07.12.2020 г.

В обзоре в сжатой форме приведены сведения о механизмах транспорта белков, жиров и углеводов в кишечнике рыб. Описаны механизмы макро- и микромолекулярного транспорта. Особое внимание уделено различиям некоторых механизмов микромолекулярного транспорта пептидов, аминокислот и гексоз, а также кранио-каудальных градиентов транспорта у рыб и млекопитающих. Показано, что транспортные белки появляются на самых ранних этапах онтогенеза рыб – до перехода личинок на экзогенное питание. Анализируются причины отличий транспортных систем кишечника.

*Ключевые слова:* рыбы, кишечник, транспорт нутриентов, механизмы, особенности

DOI: 10.31857/S0044452921020030

### ВВЕДЕНИЕ

Всасывание, или транспорт нутриентов у рыб, как и у других позвоночных животных, осуществляется преимущественно в кишечнике. При этом у высших позвоночных существует тесная связь между мембранным гидролизом пищевых субстратов, в результате которого в зоне щеточной каймы энтероцитов образуются три-, ди- и мономеры, и транспортными системами [1, 2]. Исследование мембранного пищеварения у рыб позволило выявить принципиальное сходство структурных и функциональных основ этих процессов у рыб и млекопитающих [3–5]. Изучение транспортных процессов, напротив, выявило, наряду со сходством, ряд существенных отличий от такового у высших позвоночных [4, 6–10].

### 1. КРАТКОЕ ОПИСАНИЕ МЕХАНИЗМОВ ТРАНСПОРТА НУТРИЕНТОВ

Изучение транспортных процессов подтвердило наличие у рыб двух основных механизмов транспорта нутриентов – макро- и микромолекулярного [3, 4, 6, 7, 9, 11–14].

**Макромолекулярный транспорт** обеспечивает перенос крупных молекул и надмолекулярных агрегаций по межклеточным пространствам (персорбция) и щелевым контактам [2]. По межклеточным пространствам переносится часть воды и электролитов, а также другие вещества, в том числе белки и пептиды. Помимо персорбции у рыб в отличие от высших позвоночных значительную роль

играет трансцеллюлярный перенос различных молекул через плазматические мембраны, осуществляемый с помощью эндоцитоза [15, 16]. Эндоцитоз, включающий фагоцитоз и пиноцитоз, тесно связан с внутриклеточным пищеварением. В целом ряде работ продемонстрирована возможность поглощения крупных пептидов, а также молекул белков в дистальном отделе кишечника рыб путем эндоцитоза [11–19]. Высказано предположение, что эндоцитозу белков предшествует их соединение с кишечным белком I-FABP, связывающим жирные кислоты [18]. Роль этого механизма особенно велика в проникновении интактного белка через кишечный барьер на ранних этапах развития рыб [20].

**Микромолекулярный транспорт** обеспечивает перенос во внутреннюю среду организма различных ионов, аминокислот, сахаров и жирных кислот [12], а также пептидов с небольшой молекулярной массой [21]. Различают два типа микропереноса веществ – пассивный и активный. *Пассивный транспорт*, реализующийся благодаря наличию электрохимического градиента и пор, включает в себя такие разновидности, как ультрафильтрация, конвенция и диффузия. Возможны несколько вариантов диффузии веществ через клеточные мембраны – простая, ограниченная, облегченная и обменная. Первые два механизма обеспечивают поступление в энтероцит различных низкомолекулярных субстратов (вода, мочевины, жирные кислоты) по градиенту концентрации [2]. Наличие механизма простой диффузии продемонстрировано у целого ряда морских и

пресноводных рыб при изучении всасывания углеводов [6, 22] и аминокислот [23, 24]. Обменная диффузия обеспечивает микроциркуляцию ионов между периферической областью клетки и окружающей ее средой [7].

*Облегченная диффузия*, обладающая сходством как с простой диффузией, так и с активным транспортом реализуется при помощи специальных переносчиков — белковых молекул, облегчающих проникновение дипептидов, аминокислот и сахаров через мембрану за счет концентрационного градиента без затраты энергии [2]. Наличие у рыб облегченной диффузии доказано при исследовании всасывания углеводов с использованием специфического блокатора опосредованного транспорта — флоридина [22, 25, 26]. Так, при использовании в качестве ингибитора опосредованного транспорта глюкозы флоридина в концентрации  $10^{-4}$  М у леща *Abramis brama* выявлен значительный флоридин-зависимый компонент, свидетельствующий о том, что на долю облегченной диффузии приходится 51% транспорта глюкозы [26].

*Активный транспорт* у рыб, как и у млекопитающих, осуществляется против концентрационного градиента с затратой энергии при участии специальных каналов и белков-переносчиков. Последующий транспорт молекул нутриентов через базолатеральную мембрану в кровяное русло осуществляется с помощью облегченной диффузии [6, 9, 12]. Активный транспорт, как и облегченная диффузия, характеризуется порогом насыщения, обусловленным ограниченностью количества транспортеров (насосов, переносчиков, каналов и пор) в мембране кишечной клетки [6, 11, 25].

Переносчики или каналы участвуют в переносе одного или ограниченного числа типов молекул через мембрану либо по электрохимическому градиенту, либо благодаря сопряжению с транспортом другого вещества, движение которого по градиенту концентрации служит источником энергии для сопряженного с ним процесса. Используются различные ионные градиенты без непосредственного участия АТФ, в большинстве случаев электрохимический градиент  $\text{Na}^+$ , реже — градиенты  $\text{Cl}^-$ ,  $\text{K}^+$  и  $\text{H}^+$  [1, 2, 9]. Транзитный перенос нутриентов создается благодаря наличию  $\text{Na}^+$ -зависимых транспортеров на апикальной мембране, а натриевых насосов — на базолатеральной. Источником энергии в большинстве случаев служит энергия макроэргических связей АТФ, а роль насосов выполняют транспортные АТФ-азы, такие как  $\text{Ca}^{2+}$ – $\text{Mg}^{2+}$ -АТФаза и, особенно  $\text{Na}^+$ - $\text{K}^+$ -АТФаза, поддерживающая градиент  $\text{Na}^+$  и  $\text{K}^+$  между вне- и внутриклеточными жидкостями. Мобильный переносчик связывает транспортируемые субстраты на одной поверхности мембраны, освобождая их на другой. Канал характеризуется наличием пост-

янной или индуцированной поры, через которую проходит транспортируемое вещество [1, 2, 9].

## 2. ОСОБЕННОСТИ ТРАНСПОРТА РАЗЛИЧНЫХ НУТРИЕНТОВ У РЫБ

Изучение механизмов переноса во внутреннюю среду организма гексоз, липидов, аминокислот и пептидов из просвета кишечника рыб интенсифицировалось во второй половине прошлого века [6, 11, 22, 23, 25, 26]. Гиперболическая кинетика насыщения, характерная для активного транспорта нутриентов, выявлена при исследовании всасывания глюкозы, галактозы и ряда аминокислот, причем константы сродства ( $K_s$ ) щеточнокаемного прямого потока сахаров и аминокислот в кишечнике рыб колеблются в пределах 0.1–20 мМ [6, 23]. Наличие активного транспорта аминокислот и гексоз в кишечнике рыб было подтверждено в опытах с использованием 2,4-динитрофенола, подавляющего процессы окислительного фосфорилирования, и фторида натрия, подавляющего процессы гликолиза [7, 22].

*Транспорт аминокислот.* В настоящее время твердо установлено, что в транспорте нейтральных аминокислот участвует транспортный белок В0 [27, 28], основных аминокислот — у- [27], ди- и трипептидов — транспортеры  $\text{PepT}$ . Транспорт ди- и трипептидов, образующихся в результате гидролиза белка, и аминокислот, реализуется при участии  $\text{H}^+$ -зависимого транспортного белка  $\text{PepT1}$  (SLC15A1), а также транспортного белка  $\text{PepT2}$  (SLC15A2). Транспортеры  $\text{PEPT}$  кодируются генами *slc15a* [10, 13, 29–37]. Первый из них обладает более низким сродством к субстрату, а второй — более высоким сродством к транспортируемым молекулам дипептидов. В энтероцитах часть пептидов гидролизуеться до уровня аминокислот, другая часть транспортируется через базолатеральную мембрану, очевидно, с помощью транспортного белка. В последние годы показано, что в отличие от млекопитающих, обладающих двумя транспортерами пептидов ( $\text{PepT1}$  и  $\text{PepT2}$ ), у рыб есть три транспортера с двумя паралогами  $\text{PepT1}$  [14, 30, 31]. Однако механизм этого транспорта остается малоизученным [29]. Также важно отметить, что при исследовании японского угря *Anguilla japonica* транспортер  $\text{PEPT1}$  выявлен в апикальной мембране энтероцитов личинок, а начало экспрессии мРНК  $\text{PEPT1}$  совпадает с таковой трипсиногена, одновременно увеличиваясь на 5–7-е сутки после вылупления [37].

Вместе с тем в кишечнике рыб не выявлены такие  $\text{Na}^+$ -зависимые транспортеры аминокислот, как А, ASC,  $\text{b}^{0,+}$  и другие транспортеры, функционирующие у высших позвоночных животных [9]. Интересные данные получены при исследовании всасывания аминокислот в кишечнике европей-

ского угря *A. anguilla*, показавшие наличие четырех различных систем  $\text{Na}^+$ -зависимого транспорта аминокислот, аналогичных транспортным системам млекопитающих. Это система включает транспортеры кислых ( $X_{AG}^-$ ), основных ( $Y^-$ ) и нейтральных ( $B_0$ ) аминокислот, а также транспортеры иминокислот (IMINO/PAT), локализованных в апикальной мембране энтероцитов [27, 38]. Транспортер иминокислот существенно отличается от аналогичной системы млекопитающих, поскольку полностью ингибируется аланином [38], и, частично, фенилаланином [27].

Наряду с  $\text{Na}^+$ -зависимым существует  $\text{Na}^+$ -независимый механизм транспорта, реализующийся благодаря специфическим олигомерным структурам — пищеварительно-транспортным комплексам [1]. У рыб обнаружен  $\text{Na}^+$ -независимый транспортер для аланина, глицина и лизина, аналогичный транспортной системе нейтральных и основных аминокислот у млекопитающих [27, 39]. При этом L-гистидин в кишечнике рыб, по-видимому, транспортируется с участием высоко специфического транспортного белка, так как другие аминокислоты, присутствующие в полости тонкой кишки, не оказывают влияние на интенсивность и кинетические характеристики его транспорта [40]. Субстратная специфичность транспортеров аминокислот может варьировать у разных видов рыб [12].

Важно отметить, что экспрессия специализированных насосов, транспортеров и каналов, ответственных за поглощение питательных веществ через апикальную мембрану микроворсинок щеточной каймы энтероцитов, отмечается на ранних этапах развития рыб. Однако исследований, посвященных экспрессии пептидных транспортеров на ранних стадиях развития рыб, мало. Возможность поглощения аминокислот на ранних стадиях онтогенеза рыб была доказана при исследовании абсорбции свободных аминокислот, меченных  $\text{C}^{14}$ , личинками атлантического палтуса *Hippoglossus hippoglossus*, перешедшими на экзогенное питание. Авторами использовались растворы, подаваемые в кишечник через зонд. Было показано, что приблизительно 71% заменимых (аланин, глутамат) и незаменимых (аргинин, лизин) аминокислот абсорбируются в течение 30 мин после их поступления в кишечник. При этом эвакуация аминокислот личинками была низкой и составляла в среднем только 6% от дозы, полученной через зонд [41].

Также при исследовании личинок значительное внимание было уделено пептидным транспортерам  $\text{PeptTs}$ . Как указывалось выше, эти транспортеры играют особо важную роль при абсорбции ди- и трипептидов. У *Danio rerio* экспрессия гена пептидного транспортера  $\text{PeptT1}$  зарегистрирована до начала экзогенного питания личинок [13]. Анализ экспрессии генов пептидных транспортеров у мо-

замбикской тилапии *Oreochromis mossambicus* на протяжении 12 сут развития (от 3 до 14 сут после оплодотворения — момента завершения абсорбции желточного мешка) позволил выявить существенные различия как во времени появления, так и в характере динамики экспрессии вариантов  $\text{PeptT1}$  и  $\text{PeptT2}$ . При этом экспрессия  $\text{slc15a1a}$  выявляется на 4-е сутки после оплодотворения, увеличивается в период от 6 до 10, уменьшается на 11-е и 12-е сутки после оплодотворения, а затем снова увеличивается. Экспрессия транспортера  $\text{slc15a1b}$  появляется на 6-е сутки после оплодотворения, резко увеличивается в период от 7 до 10 сут после оплодотворения, а затем изменяется подобно  $\text{slc15a1a}$ . Экспрессия транспортера  $\text{slc15a2}$  значительно не изменяется в период от 3 до 10 сут после оплодотворения, а затем последовательно увеличивается с максимумом на 14-е сутки после оплодотворения. При этом  $\text{PeptT1a}$  обнаружен в эзофагусе, а также в переднем и среднем отделах кишечника,  $\text{PeptT1b}$  — только в районе среднего отдела кишечника,  $\text{PeptT2}$  определяется лишь в заднем отделе кишечника [14].

При исследовании ювенильных особей атлантической трески *Gadus morhua* экспрессия мРНК  $\text{PeptT1}$  выявлена в пилорических придатках и во всех отделах кишечника. Следовательно, у молодых рыб весь кишечник участвует в абсорбции пептидов. Однако в дистальном сегменте экспрессия  $\text{PeptT1}$  была ниже по сравнению с проксимальным сегментом. При этом выявлена зависимость соотношения экспрессии мРНК  $\text{PeptT1}$  в пилорических придатках и в различных сегментах кишечника от состава корма [24].

**Транспорт углеводов.** Транспортеры сахаров ответственны за всасывание моносахаридов (глюкозы, галактозы и фруктозы) из просвета кишечника в кровь. Доказано, что транспортер SGLT1, расположенный на апикальной мембране щеточной каймы энтероцитов, переносит глюкозу и галактозу при участии  $\text{Na}^+$  из просвета кишечника внутрь энтероцитов у различающихся по таксономии млекопитающих [42–44]. Транскрипция SGLT1 происходит преимущественно в криптах, причем они встраиваются в мембрану по мере миграции клеток к верхушкам ворсинок. Транспортер фруктозы GLUT5 также локализуется на апикальной мембране энтероцитов. Показано, что транспортная активность GLUT5, в отличие от SGLT1, может регулироваться диетой. Предполагается, что это связано с синтезом *de novo* мРНК GLUT5 в клетках, выстилающих ворсинки. Переход гексоз из энтероцитов в кровь обеспечивает расположенный на базолатеральных мембранах транспортер GLUT2 [42]. Кроме того, выявлен  $\text{Na}^+$ -независимый механизм транспорта гексоз, связанный с переносом через мембрану глюкозы, образующейся при мембранном гидролизе [1].

Уже в ранних работах было показано, что D-глюкоза, D-галактоза и 6-дезоксид-D-глюкоза могут аккумулироваться внутриклеточно в концентрации, превышающей таковую в полости кишечника рыб. При этом эпителий кишечника рыб может реализовать трансэпителиальный транспорт D-глюкозы и D-галактозы против электрохимического градиента в условиях *in vivo* и *in vitro* [6, 25, 26, 45–48]. Растительные и всеядные виды могут адаптировать транспорт глюкозы через апикальную мембрану щеточной каймы энтероцитов в соответствии с изменениями в уровне углеводов пищи, изменяя  $V_{max}$  [12]. Важно отметить, что конкурентный ингибитор транспорта сахаров флоридзин ( $10^{-4}$ – $10^{-5}$  М) вызывает снижение аккумуляции и транспорта моносахаридов в кишечнике морских и пресноводных рыб [22, 25, 26].

Также доказана важность ионов  $Na^+$  для активного транспорта глюкозы у рыб. При исследовании целого ряда видов рыб установлено, что оубаин ( $10^{-2}$ – $10^{-5}$  М), блокирующий  $Na^+$ – $K^+$ –АТФ-азу и сопряженный с  $Na^+$  активный транспорт глюкозы, снижает долю активного компонента при низких концентрациях глюкозы почти до 1/3 [23, 26, 49]. Близкие эффекты вызывают ионы цианада, ингибирующего образование АТФ, а также замена ионов  $Na^+$  ионами  $K^+$  или  $Li^+$  [50]. Слабый эффект торможения или его отсутствие у рыб при действии ингибиторов в концентрациях  $10^{-5}$ – $10^{-7}$  М, эффективных для высших позвоночных животных, позволил предположить меньшее количество переносчиков опосредованного транспорта в кишечнике рыб [7].

У рыб в транспорте глюкозы и, по-видимому, D-галактозы также наиболее важную роль играет  $Na^+$ -зависимый транспортер глюкозы SGLT1 и транспортер GLUT2 [9, 12, 47, 51, 52]. Первый локализован на апикальной мембране энтероцитов, второй — на базолатеральной мембране [12, 53]. При этом скорость базолатерального транспорта ниже, чем у млекопитающих. Так, при исследовании обыкновенного карпа *Cyprinus carpio* и белого амура *Stenopharingodon idellus* показано, что мРНК *glut2* в основном экспрессируется в печени, передней и средней частях кишечника. Через 3 ч после введения глюкозы экспрессия гена *glut2* значительно повышается в переднем отделе кишечника. Поскольку изменения в уровне мРНК *glut2* в печени не обнаружены, авторы заключили, что *glut2* участвует в поглощении глюкозы только в кишечнике [54, 55]. Переносчик D-фруктозы, такой как GLUT5, у рыб не найден, но есть сведения о том, что фруктоза (10 мМ) поглощается кишечником леща *A. brama* и обыкновенного карпа *C. carpio* [46]. Предполагается, что в абсорбции фруктозы принимает участие транспортер GLUT2, локализованный на мембранах щеточной каймы энтероцитов [9].

**Всасывание липидов.** Механизмы всасывания жира в кишечнике рыб не вполне ясны, но предполагается сходство с таковыми у млекопитающих [56]. Возможность абсорбции жира энтероцитами рыб была продемонстрирована еще в начале XX века и затем подтверждена в многочисленных работах при помощи гистологических и цитологических методов [57]. В межклеточных пространствах и *lamina propria* слизистой оболочки кишечника липидные частицы появляются в виде липопротеинов очень низкой плотности и хиломикронов [58]. Предполагалось, что жир всасывается путем эндоцитоза. Однако данные ряда электронно-микроскопических и биохимических исследований свидетельствуют о преимущественном всасывании липидов путем диффузии [59, 60] в форме моноглицеридов и свободных жирных кислот, которые могут поступать в кровеносную систему рыб в свободном виде или в форме триглицеридов, ресинтезированных внутри энтероцитов и включенных в состав хиломикронов [61, 62]. Поскольку дисперсные липиды хорошо растворяются в мембранах, а их концентрация в полости высока, возможно, что липиды могут пассивно перемещаться по градиенту их концентрации из полости кишечника через апикальную мембрану энтероцитов в цитозоль [8]. Есть данные о том, что липидные капли накапливаются в надъядерном пространстве энтероцитов [63], реэстерифицируются в триацилглицериды [58] и выходят из энтероцитов путем экзоцитоза [63].

При исследовании арктического гольца *Salvelinus alpinus* показано, что наибольшая скорость абсорбции характерна для насыщенных кислот с длинной цепи 12:0, скорость абсорбции кислот 14:0, 16:0 и 18:0 и мононенасыщенных с длинной цепи 22:1 ограничена скоростью липолиза [64]. Жирные кислоты с короткой и средней цепью, отличающиеся относительно высокой растворимостью в воде, быстро абсорбируются в самой проксимальной части кишечника, вероятно, не включаясь в мицеллы [65, 66]. Насыщенные жирные кислоты с длинной цепью абсорбируются труднее, чем ненасыщенные жирные кислоты с аналогичной длиной цепи. Предполагается, что свободные жирные кислоты и фосфатидилхолин усваиваются легче, чем триацилглицеролы [67]. Также предполагается, что жирные кислоты, высвобождаемые из мицелл, поглощаются при помощи облегченного транспорта. Однако участие такого рода транспортеров при исследовании рыб не подтверждено [9].

Вместе с тем при исследовании данио *D. rerio* и обыкновенного карпа *C. carpio* найден белок, связывающий жирные кислоты (FABP), транскрипты которого экспрессируются в кишечнике и могут участвовать в интернализации жирных кислот [18, 68]. При этом у личинок данио *D. rerio* сильная экспрессия гена этого выявляется до полного рассасывания желтка и первого кормления, а уровни

мРНК и белка FABP постепенно снижаются в дистальном направлении кишечника [68]. Следовательно, у личинок, как и у взрослых костистых рыб, основное место абсорбции липидов находится в проксимальном отделе кишечника. Показано, что ген, кодирующий FABP в кишечнике данио *D. rerio* появляется через 12 ч после оплодотворения [8].

Поскольку получены данные, позволяющие предположить, что жирные кислоты пищи в комплексе с FABP, связывающими внутриклеточные липиды, могут достигать ядер энтероцитов и влиять на ядерную активность, следует подробно остановиться на результатах работы, выполненной на данио *D. rerio*. Так как белки, связывающие жирные кислоты FABP1 и FABP2, высоко экспрессируются в тканях, участвующих в активном метаболизме липидов (печени, переднем отделе кишечника и головном мозге), была исследована дифференциальная экспрессия транскриптов *fabp1b.1*, *fabp1b.2* и *fabp2* в этих тканях. Было показано, что FABP локализованы в микроворсинках, цитозоле и ядрах большинства энтероцитов слизистой оболочки переднего отдела кишечника, а транскрипция *fabp1b.1* и *fabp2* активируется после кормления и регулируется в соответствии с составом корма. Важно, что в ядрах FABP локализируются большей частью в межхроматиновом пространстве. Также продемонстрировано связывание меченных жирных кислот с рекомбинантными Fabp1b.1 и Fabp2 [69].

*Роль отдельных механизмов транспорта мономеров.* Сопоставление роли отдельных механизмов транспорта мономеров свидетельствует о том, что у рыб при низких концентрациях субстрата (<0.5 мМ) наиболее значительную роль играют процессы активного транспорта и облегченной диффузии. В случае глюкозы активный транспорт может наблюдаться при концентрациях 0.05–2.5 мМ [7, 11]. При более высоких концентрациях субстрата значительно возрастает доля пассивной и облегченной диффузии [7, 22, 26]. Соотношение указанных механизмов транспорта у разных видов рыб различно и в значительной мере зависит от характера питания, функционального состояния организма, природы и силы воздействия абиотических факторов. Обязательным этапом транспорта пищевых субстратов во внутреннюю среду организма является их перенос через слой слизистых наложений кишечника, установленный при исследовании транспорта неорганических ионов [70] и сахаров [7].

### 3. ТОПОГРАФИЯ ТРАНСПОРТНЫХ ПРОЦЕССОВ У РЫБ

Для кишечника рыб, как и для других позвоночных, характерно наличие кранио-каудальных (проксимо-дистальных) градиентов всасывания пищевых веществ. Более высокая скорость всасывания зарегистрирована в проксимальных отделах

тонкой кишки, а более низкая – в дистальных [17, 46, 50, 51, 63, 66, 71–73]. Однако у некоторых видов всеядных и плотоядных рыб различия в скорости всасывания аминокислот и сахаров в различных участках кишки отсутствуют [50]. При этом системы активного транспорта характерны практически для всего кишечника [17], включая наиболее дистальные его части [16, 17, 37, 73].

Кроме того, важно отметить как сходство, так и вариабельность проксимо-дистальных градиентов транспорта одного и того же вещества у рыб разных видов. Так, липиды всасываются преимущественно в пилорических придатках и проксимальных участках кишечника [3, 4, 9, 57, 63, 66]. Проксимо-дистальные градиенты транспорта аминокислот и гексоз у рыб разных видов различны [51, 71, 72]. В условиях *in vitro* аккумуляция и транспорт аминокислот максимальны в пилорических придатках [17], средних [23] или задних участках кишечника [72, 74], моносахаридов – в пилорических придатках [17], переднем [6, 74], среднем [45] или заднем отделе кишечника [46, 74].

Вместе с тем функциональная топография кишечника рыб необычайно пластична и может изменяться в зависимости от структуры пищевых субстратов, вида рыб, их функционального состояния, а также целого ряда биотических и абиотических факторов [7]. В частности, характер проксимо-дистальных градиентов транспорта одного и того же вещества в значительной мере зависит от особенностей питания рыб [51, 74], а также интенсивности питания рыб – при переходе от голодного к сытому состоянию скорость транспорта нутриентов увеличивается на всем протяжении кишечника, что обусловлено локальной стимуляцией транспортных процессов [23, 46, 75]. Так, повторное кормление морского окуня *Dicentrarchus labrax* стимулирует экспрессию мРНК PепТ1 в проксимальном отделе кишечника [75]. При исследовании кранио-каудальных градиентов транспорта свободной глюкозы, а также глюкозы, образующейся из поли- и дисахаридов у леща *A. brama* и карпа *C. carpio* была выявлена зависимость величины абсорбции от степени полимеризации гексоз и способа расчета [46].

### 4. СОПРЯЖЕНИЕ ПРОЦЕССОВ ГИДРОЛИЗА И ТРАНСПОРТА

Ранее была высказана гипотеза о существовании ферментативно-транспортных комплексов, обеспечивающих прямую передачу продуктов гидролиза олигомеров на вход в транспортные системы без рассеивания в водной фазе и независимых транспортных путей для свободных мономеров и мономеров, образующихся из олигомеров [1]. Позднее была предложена модель мультиканальных котранспортеров для Na<sup>+</sup> и глюкозы, а также

Na<sup>+</sup> и других нутриентов [1, 2]. Сведения, касающиеся сопряжения пищеварительно-транспортных процессов у рыб, немногочисленны и довольно противоречивы. В ряде работ установлено, что скорость аккумуляции глюкозы, образующейся при гидролизе мальтозы у щуки *Esox lucius*, окуни *Perca fluviatilis* и карпа *C. carpio*, выше скорости абсорбции свободного мономера [22]. Всасывание глицина в кишечнике радужной форели *S. gairdnerii* происходит быстрее из глицилглицина, чем из раствора, с эквивалентным количеством свободной аминокислоты [23].

Сопоставление в условиях *in vitro* эффектов ингибитора опосредованного транспорта глюкозы флоридзина (10<sup>-4</sup>) М на транспорт свободной глюкозы, а также глюкозы, образующейся из мальтозы и крахмала у леща *A. brama*, показало, что флоридзин-зависимый компонент в случае олигомерного транспорта (мальтоза) несколько выше, чем в случае мономерного (56 и 51% соответственно), полимерного (крахмал) – еще ниже (32%). При изучении влияния оуабаина в той же концентрации на транспорт свободной глюкозы, глюкозы, образующейся из мальтозы и крахмала в эквимольной концентрации (2.5 мМ), у рыб этого же вида показано, что ингибитор Na<sup>+</sup>-K<sup>+</sup>-АТФазы блокирует мономерный транспорт глюкозы на 30%, олигомерный – на 32%, полимерный – на 18% [27].

Однако в ряде работ, выполненных на рыбах, напротив, выявлено преобладание скорости аккумуляции свободных моносахаридов и аминокислот по сравнению с олигомерным транспортом [3, 22]. Указанные противоречия, вероятно, свидетельствуют о слабом развитии у рыб ферментативно-транспортных комплексов.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, механизмы транспорта нутриентов у рыб и высших позвоночных достаточно близки. Однако скорость транспорта нутриентов у первых на порядок ниже, чем у вторых. У высших позвоночных доминирует активный транспорт, некоторую роль на ранних этапах онтогенеза играет облегченная диффузия, а доля простой диффузии ничтожно мала. У рыб, напротив, в случае высоких концентраций субстратов преобладают механизмы простой или облегченной диффузии. Доля активного компонента транспорта у рыб по сравнению с высшими позвоночными низка. Несмотря на эти различия, транспортные белки энтероцитов, по-видимому, достаточно консервативны и не изменяются в процессе эволюции позвоночных. Вместе с тем у рыб заметно ниже относительная площадь всасывающей поверхности кишечника и меньше число транспортных белков на единицу поверхности кишечника, по сравнению с млекопитающими. Кроме того, для рыб характерна слабая степень со-

пряженности пищеварительных и транспортных процессов, меньшая зависимость транспорта от концентрации кислорода, значительная роль дистальных отделов кишки во всасывании нутриентов по сравнению с высшими позвоночными животными. Эти особенности, по-видимому, связаны с более низкими метаболическими потребностями и энергозатратами на локомоции у рыб, обусловленные в значительной мере с их обитанием в гипогравитационной среде.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственного задания (тема № АААА-А18 118012690102-9).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Уголев А.М. (Ред.) Мембранный гидролиз и транспорт. Новые данные и гипотезы. Л.: Наука. 1986. [Ugolev A.M. (Ed.) Membrane hydrolysis and transport. New data and hypotheses. L.: Nauka. 1986].
2. Метельский С.Т. Транспортные процессы и мембранное пищеварение в тонкой кишке. Электрофизиологическая модель. М.: Анахарсис. 2007. [Metelsky S.T. Transport processes and membrane digestion in the small intestine. Electrophysiological model. M.: Anacharsis. 2007.].
3. Уголев А.М., Кузьмина В.В. Пищеварительные процессы и адаптации у рыб. СПб.: Гидрометеоздат. 1993. [Ugolev A.M., Kuzmina V.V. Digestive processes and adaptations in fish. SPb.: Gidrometeoizdat. 1993].
4. Кузьмина В.В. Физиолого-биохимические основы экзотрофии рыб. М.: Наука. 2005. [Kuzmina V.V. Physiological and biochemical bases of fish exotrophy. M.: Nauka. 2005].
5. Кузьмина В.В. Процессы пищеварения у рыб. Новые факты и гипотезы. Ярославль: Филлигрань. 2018. 299 с. [Kuzmina V.V. Digestive processes in fish. New facts and hypotheses. Yaroslavl: Filigran. 2018].
6. Ferraris R.P., Ahearn G.A. Sugar and amino acid transport in fish intestine. Comp. Biochem. Physiol. 77A (3): 397–413. 1984.
7. Голованова И.Л., Кузьмина В.В. Транспорт нутриентов в кишечнике рыб. Биол. внутр. вод. 2: 62–72. 1998. [Golovanova I.L., Kuzmina V.V. Transport of nutrients in the intestines of fish. Biol. int. water. 2: 62–72. 1998].
8. Rønnestad I., Morais S.J. Digestion. In: Fish Larval Physiology (Eds. R.N. Finn, B.G. Kapoor). USA Enfield, New Hampshire: Science Publishers. 201–262. 2008.
9. Bakke A.M., Glover Ch., Krogdahl A. Feeding, digestion and absorption of nutrients. Fish physiology. The Multifunctional Gut of Fish (Eds. M. Grosell, A.P. Farrell, C.J. Brauner). Amsterdam, Boston: Acad. Press. 30: 57–110. 2011.
10. Verri T., Barca A., Pisani P., Piccinni B. Storelli C. Romano A. Di- and tripeptide transport in vertebrates: the contribution of teleost fish models. J. Comp. Physiol. 187 (3): 395–462. 2016. <https://doi.org/10.1007/s00360-016-1044-7>

11. *Ferraris R.P.* Does glucose uptake in marine fish intestines occur by active transport? *Pasif. Sci.* 36 (4): 510–522. 1982.
12. *Collie N.L., Ferraris R.P.* Nutrient fluxes and regulation in fish intestine. *Metabolic Biochemistry. Biochemistry and Molecular Biology of Fishes Series* (Eds P.W. Hochachka and T.P. Mommsen). Amsterdam: Elsevier Science. 4: 221–239. 1995.
13. *Verri T., Kottra G., Romano A., Tiso N., Peric M., Maffia M., Boll M., Argenton F., Daniel H., Storelli C.* Molecular and functional characterization of the zebrafish (*Danio rerio*) PEPT1-type peptide transporter. *FEBS Letters.* 549: 115–122. 2003.
14. *Con P., Nitzan T., Slosman T., Harpaz S., Cnaani A.* Peptide Transporters in the Primary Gastrointestinal Tract of Pre-Feeding Mozambique Tilapia Larva. *Front. Physiol.* 2019. <https://doi.org/10.3389/fphys.2019.00808>
15. *Ash R., McLean E.* Intact protein absorption in teleost: Comparative consideration. *Arch. Int. Physiol. Biochem.* 97 (5): 51–70. 1989.
16. *Sire M.-F., Dorin D., Vernier J.-M.* Intestinal absorption of macromolecular proteins in rainbow trout. *Aquacult.* 100: 234–235. 1992.
17. *Bakke-McKellep A.M., Nordrum S., Krogdahl Å., Budgeington R. K.* Absorption of glucose, amino acids, and dipeptides by the intestines of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Fish Physiol. Biochem.* 22: 33–44. 2000.
18. *Concha M.I., Santander C.N., Villanueva J., Amthauer R.* Specific binding of the endocytosis tracer horseradish peroxidase to intestinal fatty acid-binding protein (I-FABP) in apical membranes of carp enterocytes. *J. Exp. Zool.* 293: 541–550. 2002.
19. *Valle A.Z., Iriti M., Faoro F., Berti C., Ciappellano S.* *In vivo* prion protein intestinal uptake in fish. *Acta Pathol. Microbiol. Immunol. Scand.* V: 173–180. 2008.
20. *Deplano M., Connes R., Diaz J.P., Barnabe G.* Variation in the absorption of macromolecular protein in larvae of the sea bass (*Dicentrarchus labrax*) during transition to the exotrophic phase. *Mar. Biol.* 110: 29–36. 1991.
21. *Thamotharan M., Gomme J., Zonno V., Maffia M., Storelli C., Ahearn G.A.* Electrogenic, proton-coupled, intestinal dipeptide transport in herbivorous and carnivorous teleosts. *Amer. J. Physiol.* 270: R939–R947. 1996. <https://doi.org/10.1152/ajpregu.270.5.R939.1996>.
22. *Уголев А.М., Кузьмина В.В., Рощина Г.М., Смирнова Л.Ф., Голованова И.Л., Груздков А.А.* Характеристика мембранного гидролиза и транспорта у рыб. *Изв. АН СССР. Сер. биол.* 3: 341–349. 1989. [*Ugolev A.M., Kuzmina V.V., Roshchina G.M., Smirnova L.F., Golovanova I.L., Gruzdkov A.A.* Characteristics of membrane hydrolysis and transport in fish. *Izv. Academy of Sciences of the USSR. Ser. biol.* 3: 341–349. 1989. (In Russ.)].
23. *Boge G., Rigal A., Peres G.* Rates of *in vivo* intestinal absorption of glycine and glycyglycine by rainbow trout (*Salmo gairdneri* Richardson). *Comp. Biochem. Physiol.* 69 (3): 455–459. 1981.
24. *Vilella S., Ahearn G.A., Cassano G., Storelli C.* Na-dependent L-proline transport by ell intestinal brush-border membrane vesicles. *Amer. J. Physiol.* 255 (4). Pt. 2: R648–R653. 1988.
25. *Farmafarmaian A.A., Ross A., Mazal A.* *In vivo* intestinal absorption of sugar in the toadfish (marine teleost, *Opsanus tau*). *Biol. Bull.* 142: 427–445. 1972.
26. *Кузьмина В.В., Извекова Г.И.* Механизмы транспорта углеводов в кишечнике пресноводных костистых рыб. *Биол. внутр. вод. Информ. бюлл.* 79: 42–44. 1988. [*Kuzmina V.V., Izvekova G.I.* Mechanisms of carbohydrate transport in the intestines of freshwater teleost fishes. *Biol. Internal water. Inform.bull.* 79: 42–44 1988 (In Russ.)].
27. *Storelli C., Vilella S., Romano A., Maffia M., Cassano G.* Brush-border amino acid transport mechanisms in carnivorous eel intestine. *Am. J. Physiol.* 257: R506–R510. 1989.
28. *Boge G., Roche H., Balocco C.* Amino acid transport by intestinal brush border vesicles of a marine fish, *Boops salpa*. *Comp. Biochem. Physiol.* 131B: 19–26. 2002.
29. *Verri T., Romano A., Barca A., Kottra G., Daniel H., Storelli C.* Transport of di- and tripeptides in teleost fish intestine. *Aquacult. Res.* 41: 641–653. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2009.02270.x>
30. *Romano A., Kottra G., Barca A., Tiso N., Maffia M., Argenton F., Daniel H., Storelli C., Verri T.* High-affinity peptide transporter PEPT2 (SLC15A2) of the zebrafish *Danio rerio*: functional properties, genomic organization, and expression analysis. *Physiol. Genom.* 24: 207–217. 2006.
31. *Gonçalves A.F., Castro L.F.C., Pereira-Wilson C., Coimbra J., Wilson J.M.* Is there a compromise between nutrient uptake and gas exchange in the gut of *Misgurnus anguilli caudatus*, an intestinal air-breathing fish? *Comp. Biochem. Physiol.* 2D: 345–355. 2007.
32. *Hakim Y., Harpaz S., Uni Z.* Expression of brush border enzymes and transporters in the intestine of European sea bass (*Dicentrarchus labrax*) following feed deprivation. *Aquacult.* 290: 110–115. 2009.
33. *Sangaletti R., Terova G., Peres A., Bossi E., Cora S., Saroglia M.* Functional expression of the oligopeptide transporter PepT1 from the sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Pflugers Arch. (Eur. J. Physiol.)*. 459: 47–54. 2009.
34. *Terova G., Cora S., Verri T., Rimoldi S., Bernardini G., Saroglia M.* Impact of feed availability on PepT1 mRNA expression levels in sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Aquacult.* 294: 288–299. 2009.
35. *Bakke S., Jordal A.-E.O., Gómez-Requeni P., Verri T., Kousoulaki K., Aksnes A., Rønnestad I.* Dietary protein hydrolysates and free amino acids affect the spatial expression of peptide transporter PepT1 in the digestive tract of Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Comp. Biochem. Physiol.* 156 B: 48–55. 2010. <https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2010.02.002>
36. *Ostaszewska T., Kamaszewski M., Grochowski P., Dabrowski K., Verri T., Aksakal E., Muszynska M., Nowak Z., Dobosz S.* The effect of peptide absorption on *PepT1* gene expression, and digestive system hormones in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum, 1792). *Comp. Biochem. Physiol.* 155A: 107–114. 2010. <https://doi.org/10.1016/j.cbpa.2009.10.017>
37. *Ahn H., Yamada Y., Okamura A., Tsukamoto K., Kaneko T., Watanabe S.* Intestinal expression of peptide transporter 1 (PEPT 1) at different life stages of Japanese

- eel, *Anguilla japonica*. Fish Physiol. Biochem. 166B (2): 157–164. 2013.  
<https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2013.08.005>
38. Vilella S., Ahearn G.A., Cassano G., Storelli C. How many Na<sup>+</sup>-dependent carriers for L-alanine and L-proline in the eel intestine? Studies with brush border membrane vesicles. Biochim. Biophys. Acta. 984: 188–192. 1989.
  39. Glover C.N., Bucking C., Wood C.M. Characterization of L-alanine and glycine absorption across the gut of an ancient vertebrate. Comp. Biochem. Physiol. 166B (2): 157–164. 2011.
  40. Glover C.N., Wood C.M. Histidine absorption across apical surfaces of freshwater rainbow trout intestine: mechanistic characterization and the influence of copper. J. Membr. Biol. 221: 87–95. 2008.
  41. Applebaum S.L., Ronnestad I. Absorption, assimilation and catabolism of individual free amino acids by larval Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). Aquacult. 230: 313–322. 2004.  
<https://doi.org/10.1016/S0044-8486>
  42. Ferraris R.P. Dietary and developmental regulation of intestinal sugar transport. Biochem. J. 360: 265–276. 2001.
  43. Bachelor D.J., Al-Rammahi M., Moran A.W., Brand J.G., Li X., Haskins M., German A.J., Shirazi-Beechey S.P. Sodium/glucose cotransporter-1, sweet receptor, and disaccharidase expression in the intestine of the domestic dog and cat: Two species of different dietary habit. Amer. J. Physiology. Reg., Integr., Comp. Physiol. 300: R67–R75. 2011.  
<https://doi.org/10.1152/ajpregu.00262.2010>
  44. Gruzdkov A.A., Gromova L.V., Grefner N.M., Komissarchik Yu.Y. Kinetics and mechanisms of glucose absorption in the rat small intestine under physiological conditions. Biophys. Chem. 3: 191–200. 2012.  
<https://doi.org/10.4236/jbpc.2012.32021>
  45. Stokes R., Fromm P. Glucose absorption and metabolism by the gut of rainbow trout. Comp. Biochem. Physiol. 13: 53–69. 1964.
  46. Голованова И.И. Особенности транспорта углеводов в различных частях кишечника леща (*Abramis brama*) и карпа (*Cyprinus carpio*). Вopr. ихтиол. 32 (3): 124–132. 1992. [Golovanova I.L. Characteristics of carbohydrate transport in different parts of the intestines of bream (*Abramis brama*) and carp (*Cyprinus carpio*). J. Ichthyol. 33: 26–35. 1993. (In Russ)].
  47. Sala-Rabanal M., Gallardo M.A., Sanchez J., Planas J.M. Na-dependent D-glucose transport by intestinal brush border membrane vesicles from gilthead sea bream (*Sparus aurata*). J. Membr. Biol. 201: 85–96. 2004.
  48. Hall J.R., Short C.E., Driedzic W.R. Sequence of Atlantic cod (*Gadus morhua*) GLUT4, GLUT2, and GPDH: developmental stage expression, tissue expression and relationship to starvation-induced changes in blood glucose. J. Exp. Biol. 209: 4490–4502. 2006.
  49. Cartier M., Buclon M., Robinson T.W.L. Preliminary studies on the characteristics of phenylalanine and methyl-glucoside transport in the tench intestine *in vitro*. Compar. Biochem. Physiol. 62A: 363–370. 1979.
  50. Sastry K.V., Garg V.K., Agrawal V.P. Effect of inhibitors on Na<sup>+</sup>-dependent D-glucose transport in the small intestine of two teleost fishes. Indian J. Exp. Biol. 15: 661–662. 1977.
  51. Buddington R.K., Chen J.W., Diamond J.M. Genetic and phenotypic adaptation of intestinal nutrient transport to diet in fish. J. Physiol. 393: 261–281. 1987.
  52. Ahearn G.A., Behnke R.D., Zonno V., Storelli C. Kinetic heterogeneity of Na-D-glucose cotransport in teleost gastrointestinal tract. Am. J. Physiol. 263: R1018–R1023. 1992.
  53. Hall J.R., Short C.E., Driedzic W.R. Sequence of Atlantic cod (*Gadus morhua*) GLUT4, GLUT2, and GPDH: developmental stage expression, tissue expression and relationship to starvation-induced changes in blood glucose. J. Exp. Biol. 209: 4490–4502. 2006.
  54. Deng D., Yan X., Zhao W., Qin C., Yang G., Nie G. Glucose transporter 2 in common carp (*Cyprinus carpio* L.): molecular cloning, tissue expression, and the responsiveness to glucose, insulin, and glucagon. Fish Physiol. Biochem. 2020  
<https://doi.org/10.1007/s10695-020-00782-z>
  55. Zhao W., Qin C., Yang G., Zhao W., Qin C., Yang G., Yan X., Meng X., Yang L., Lu R., Deng D., Niu M., Nie G. Expression of *glut2* in response to glucose load, insulin and glucagon in grass carp (*Ctenopharyngodon idellus*). Comp. Biochem. Physiol. Part B. 2020. 239: 110351.  
<https://doi.org/10.1016/j.cbpb.2019.110351>
  56. Tocher D.R. Metabolism and functions of lipids and fatty acids in teleost fish. Rev. Fish. Sci. 11: 107–184. 2003.
  57. Kapoor B.C., Smit H., Verighina I.A. The alimentary canal and digestion in teleosts. Advances in marine biology. New York. 13: 109–239. 1975.
  58. Caballero M.J., Izquierdo M.S., Kjorsvik E., Montero D., Socorro J., Fernández A.J., Rosenlund G. Morphological aspects of intestinal cells from gilthead seabream (*Sparus aurata*) fed diets containing different lipid sources. Aquacult. 225: 325–340. 2003.
  59. Ezeasor D.N., Stokoe W.M. Light and electron microscopic studies on the absorptive cells of the intestine caeca and rectum of the adult rainbow trout, *Salmo gairdneri* Rich. J. Fish Biol. 18 (5): 527–544. 1981.
  60. Titus E. Short-chain fatty acid transport in intestinal brush border membrane vesicles of the african tilapia *Oreochromis mossambicus*. Pacif. Sci. 42 (1): 134–135. 1988.
  61. Sire M.-F., Lutton C., Vernier J.-M. New views on intestinal absorption of lipids in teleostean fishes: an ultrastructural and biochemical study in the rainbow trout. J. Lipid Res. 22: 81–94. 1981.
  62. Ostos Garrido M.V., Nunez Torres M.V., Abaurrea Equisoain M.A. Lipid absorption by enterocytes of the rainbow trout *Onchorhynchus mykiss*. Diet-induced changes in the endomembranous system. Aquacult. 110: 156–174. 1993.
  63. Hernandez-Blazquez F.J., Guerra R.R., Kfoury J.R., Bombonato P.P., Cogliati B., da Silva J.R.M.C. Fat absorptive processes in the intestine of the Antarctic fish *Notothenia coriiceps* (Richardson, 1844). Polar Biol. 29: 831–836. 2006.
  64. Olsen R.E., Myklebust R., Kaino T., Ringø E. Lipid digestibility and ultrastructural changes in the enterocytes of Arctic char (*Salvelinus alpinus* L.) fed linseed oil and soybean lecithin. Fish Physiol. Biochem. 21: 35–44. 1999.
  65. Røsjø C., Nordrum S., Olli J.J., Krogdahl Å., Ruyter B., Holm H. Lipid digestibility and metabolism in Atlantic



- salmon (*Salmo salar*) fed medium-chain triglycerides. *Aquacult.* 190: 65–76. 2000.
66. Denstadli V., Vegusdal A., Krogdahl Å., Bakke-McKellep A.M., Berge G.M., Holm H., Hillestad M., Ruyter B. Lipid absorption in different segments of the gastrointestinal tract of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). *Aquacul.* 240: 385–398. 2004.
67. Oxley A., Jutfel F., Sundell K., Olsen R. E. Sn-2-monoacylglycerol, not glycerol, is preferentially utilised for triacylglycerol and phosphatidylcholine biosynthesis in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) intestine. *Comp. Biochem. Physiol.* 146B: 115–123. 2007.
68. André M., Ando S., Ballagny C., Durlait M., Poupard G., Briançon C., Babin P.J. Intestinal fatty acid binding protein gene expression reveals the cephalocaudal patterning during zebrafish gut morphogenesis. *Inter. J. Devel. Biol.* 44: 249–252. 2000.
69. Esteves A., Knoll-Gellida A., Canclini L., Silvarrey M.C., André M., Babin P.J. Fatty acid-binding proteins have the potential to channel dietary fatty acids into enterocyte nuclei. *J. Lipid Res.* 57 (2): 219–332. 2016. <https://doi.org/10.1194/jlr.M062232>
70. Shephard K.L. Functions for fish mucus. *Rev. Fish Biol. Fisher.* V. 4. P. 401–429. 1994.
71. Krogdahl Å., Nordrum S., Sørensen M., Brudeseth, L., Røsjø C. Effects of diet composition on apparent nutrient absorption along the intestinal tract and of subsequent fasting on mucosal disaccharidase activities and plasma nutrient concentration in Atlantic salmon *Salmo salar* L. *Aquacult. Nutr.* 5: 121–133. 1999.
72. Nordrum S., Krogdahl Å., Røsjø C., Olli J.J., Holm H. Effects of methionine, cysteine and medium chain triglycerides on nutrient digestibility, absorption of amino acids along the intestinal tract and nutrient retention in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) under pair-feeding regime. *Aquacult.* 186: 341–360. 2000.
73. Jutfel F., Olsen R.E., Björnsson B.T., Sundell K. Parr-smolt transformation and dietary vegetable lipids affect intestinal nutrient uptake, barrier function and plasma cortisol levels in Atlantic salmon. *Aquacult.* 273: 298–311. 2007.
74. Buddington R.K., Doroshov S.I. Development of digestive secretions in white sturgeon juveniles (*Acipenser transmontanus*). *Compar. Biochem. Physiol.* 83A (2): 233–238. 1986.
75. Verri T., Rimoldi S., Bernardini G., Saroglia M. Impact of feed availability on PEPT1 mRNA expression levels in sea bass (*Dicentrarchus labrax*). *Aquacult.* 294: 288–299. 2009. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2009.06.014>

## SPECIFIC FEATURES OF NUTRIENT TRANSPORT IN THE DIGESTIVE TRACT OF FISH

V. V. Kuzmina

*I.D. Papanin Institute of Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Russia  
e-mail: vkuzmina@ibiw.ru*

The review briefly addresses the mechanisms underlying the micro- and macromolecular transport of proteins, fats and carbohydrates in the fish intestines. A special focus is on the specific features of some mechanisms of the micromolecular transport of peptides, amino acids and hexoses, as well as craniocaudal transport gradients, in fish compared to mammals. Transport proteins emerge at the earliest stages of fish ontogenesis, before the transition of fish larvae to exogenous feeding. The reasons behind the differences in the intestinal transport systems are analyzed.

*Key words:* fish, intestines, nutrient transport, mechanisms, features