

Balıklarda Sindirim, Sindirim Enzimleri ve Salgılar

Mücahit Yüngül*, Yaşar Özdemir

Fırat Üniversitesi, Su Ürünleri Yetiştiriciliği Bölümü, Yetiştiricilik Anabilim Dalı, Elazığ, Türkiye

*E-mail: mucahityungul@hotmail.com

Makale gönderme tarihi: 17.10.2017, Makale kabul tarihi: 11.12.2017

Öz

Yeni besleme rejimleri geliştirmede ve optimal yetiştirme şartlarını sağlayabilme çalışmalarında sindirim enzim aktivitelerinin tespiti önem arz etmektedir. Ayrıca çoğu enzimler, canlılık olaylarını düzenledikleri için, aktivitelerindeki artış ya da azalışlar balıkların normal fonksiyonlarının bozulmasına ve balıklarda hastalıklara neden olmaktadır. Bu nedenle sindirimde rol alan ve kanda bulunan enzimlerin düzeylerinde oluşan değişimlerin, çeşitli hastalıklar ile hematolojik hastalıkların tanısında ve de patolojik durumların tanısında kriter olarak ele alınabileceği düşünülmektedir. Ayrıca enzim ve salgıların yeterince bilinmesinin balık beslemenin çeşitli evrelerinde ve karma yemlerin hazırlanmasında önemli katkılar sağlayabileceği de düşünülmektedir. Bu derleme çalışmasında, bütün bu özellikler dikkate alındığında balıkların büyüme performansları, yaşama oranları ve besinsel koşulların tanımlanmasında önemli bir araç olan sindirim salgı ve enzimleri ile enzim aktivitelerine bağlı değişimlerin bilinmesi amaçlanmıştır.

Anahtar Kelimeler: Enzim aktivitesi, karbonhidratlar, proteinler, sindirim, yağlar

Digestion in Fish, Digestive Enzymes and Secretions

Abstract

The identification of digestive enzyme activities is important in developing new feeding regimens and in ensuring optimal growing conditions. As most enzymes regulate the events of viability, the increase or decrease in their activity causes the degradation of the normal functions of fish and diseases in fishes. It is thought that changes in the levels of enzymes involved in and digestion may be considered as criteria in the diagnosis of various diseases and hematological diseases and in the diagnosis of pathological conditions. It is also thought that sufficient knowledge of enzymes and secretions may provide important contributions in the various stages of fish nutrition and in the preparation of mixed feeds. In this review, when all these properties are taken into consideration, it is aimed to know the changes related to digestive secretion and enzymes and enzyme activities which are important tools for defining the growth performance, survival rates and nutritional conditions of fishes.

Keywords: Enzyme activities, carbohydrates, proteins, digestive, fats

GİRİŞ

Balıkların insan kontrolü altında, çeşitli su ortamlarında üretilmesi, beslenmesi, pazar ağırlığına kadar büyütülmesi balık yetiştiriciliği olarak adlandırılır. Kültür balıkçılığında balığın yaşaması için uygun çevre şartlarının sağlanması yanında diğer önemli faktörler, balıkların beslenmesi ve üretilmesidir. Balık kültüründe temel amaç, yeterli sayıda yavru üretilip bunları mümkün olan en kısa sürede pazarlama ağırlığına ulaştırmaktır. Bu amaca ulaşmak için de balıkların yaşaması, büyümesi, üremesi gerekir. Ayrıca balıkların yetiştiriciliği yapılacak olan türün isteklerine ve yaşam evrelerine uygun yeterli ve kaliteli yemlerle beslenmesi gerekir

(Çetinkaya, 1995; Hoşsu ve ark., 2001; Akyurt, 2004).

Besleme, hayatın ve diğer fizyolojik faaliyetlerin devamı için canlıya besin maddelerinin sağlanması, besinler ve canlı arasındaki karşılıklı bir etkileşimdir. Balık besleme, kültür balıkçılığının başlaması ile ortaya çıkmış, onun gelişimine paralel olarak gelişmiş, hatta balık beslemedeki gelişmeler ve bilgi birikimi kültür balıkçılığına büyük bir hız ve yaygınlık kazandırmıştır. Beslemenin iyi anlaşılabilmesi için de canlı, yem, metabolizma, sindirim, sindirim enzimleri ve aktiviteleri, emilme, yeniden sentez, boşaltım olayları ile beslenmeyi etkileyen çevre şartları hakkında bilgi

sahibi olmak gerekir (Çetinkaya, 1995; Hoşsu ve ark., 2001; Akyurt, 2004).

Entansif ve yarı entansif balık yetiştiriciliği yapılan tesislerde balıklarda sindirim enzimleri ve salgıları ile enzim aktiviteleri üzerine çeşitli çalışmalar yapılmıştır. Bu çalışmaların çoğunluğu balıkların beslenme fizyolojisi ile ilgilidir. Örneğin; balıklarda yaşama oranını arttırmak için larva fizyolojisi ve sindirim enzimleri ile ilgili çalışmalar yoğunlaşmıştır. Ayrıca mikropartikül yem ile beslenen bazı balık larvaları ile genç ve erişkin bazı balık türlerinde sindirim enzimlerinde ki değişimler de araştırılmıştır.

Yapılan çalışmalara bakıldığında daha çok levrek ve çipura türleri üzerinde yoğunlaştığı görülür. Kuşkusuz bu türlerin son 20 yıldan beri yoğun üretiminin yapılması ve biyoteknolojinin bu türlerin kültürüne entegrasyonunun sağlanması bunun en önemli nedenidir. Bu bağlamda; ülkemizde yoğun kültürü yapılan çipura (*Sparus aurata*) larva üretiminde mikropartikül yeme geçiş döneminde üreticiler tarafından yaygın olarak izlenen sövraj protokolü ve bu dönem süresince larval gelişim, yaşama oranı ve sindirim enzimleri aktivitesindeki değişimler incelenmiştir (Süzer ve ark., 2007). Ayrıca Türkiye’de levrek (*Dicentrarchus labrax*) larva üretiminde yaygın şekilde kullanılan yarı entansif ve entansif üretim sistemlerinde üretilen levrek larvalarında büyüme performansları ve sindirim enzimleri aktiviteleri üzerine bir çalışma yapılmıştır (Aksu, 2008). Levrek (*Dicentrarchus labrax*, L.) larvalarında erken dönem mikropartikül yem girişi ile larval gelişim ve sindirim enzimleri aktivitesine olan etkileri de ayrıca araştırılmıştır (Süzer ve ark., 2011).

Ülkemizde çipura ve levrek dışında farklı balık türleri ile ilgili çalışmalar da mevcuttur. Örneğin; Süzer (2003), mercan (*Pagellus erythrinus*) balıklarında; Aktülün (2007) ise sivriburun karagöz (*Diplodus puntazzo*) balıklarında larval dönem boyunca tespit edilen sindirim enzimleri aktivitesindeki değişimleri araştırmıştır. Akpınar ve ark. (2009), ergin ve ergin olmayan gökkuşağı alabalığı (*Oncorhynchus mykiss*)’nın karaciğer lipaz enziminin saflaştırılması ve aktivitesinin belirlenmesine yönelik bir çalışma yapmışlardır. Süzer ve ark. (2014), kültürü yapılan sinarit (*Dentex dentex*) larvalarında sindirim enzimlerinin dönemsel gelişimini araştırmışlardır.

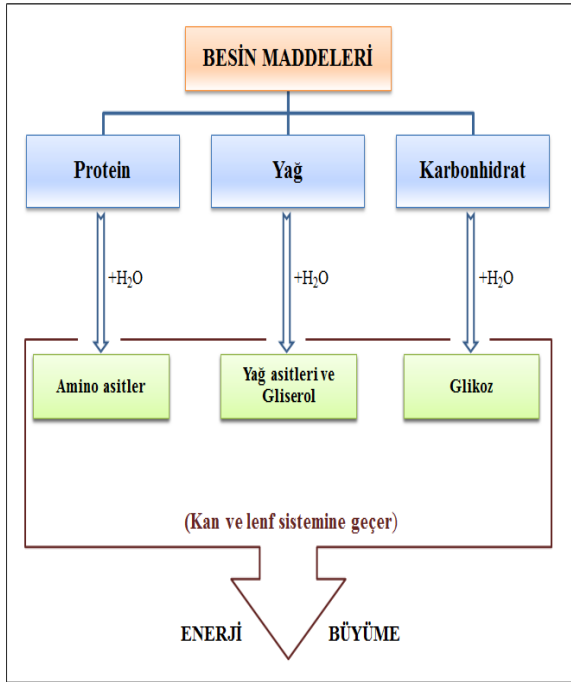
Sindirim enzimleri aktivitesindeki değişimler ile ilgili olarak yapılan diğer bazı çalışmalarda pepsin ve tripsinler ile elastazlarla ilgili olarak; Murakami ve Noda (1981), sardalya balığının sindirim organlarında (pilorik sekada) alkali proteazların saflaştırılması ve karakterizasyonu üzerine bir araştırma yapmışlardır. Clark ve ark. (1985), deniz yassı balıklarında (*Solea solea*) sindirim sistemindeki elastaz aktivitesinin belirlenmesine yönelik bir inceleme yapmışlardır. An ve ark. (1994), Kuzey Pasifik berlam balığında (*Merluccius productus*) proteazın tahlil sistemleri ve karakterizasyonunu araştırmışlardır. De-Vecchi ve Coppes (1996), gıda endüstrisi ve Güney Batı Atlantik bölgesi ile ilgili deniz balıkları sindirim proteazları üzerine bir inceleme yapmışlardır. Amiza ve ark. (1997), morina balığında (*Gadus morhua*) tripsinin ısı inaktivasyonu ile ilgili bir çalışma yapmışlardır. Chiu ve Pan (2002), yüzer yem ile beslenen yavru ve yetişkin yılan balığının (*Anguilla japonica*) sindirim proteaz aktivitelerini incelemişlerdir. Lipazlarla ilgili olarak yapılan çalışmalarda; Gjellesvik ve ark. (1992), morina balığında (*Gadus morhua*) pankreatik safra tuzuna bağlı olarak lipazın özelliklerini araştırmışlardır. Nayak ve ark. (2003), dört balık türünün (*Labeo rohita*, *Sardinella longiceps*, *Liza subviridis*, *Rastrelliger kanagurta*) farklı dokulardaki lipaz aktivitesini incelemişlerdir. Karbohidrazlarla ilgili olarak da; Kawai ve Ikeda (1971), balıkların sindirim enzimleri üzerine araştırmalarda bulunmuşlardır. Ayrıca yapılan bazı çalışmalarda da kalın dudaklı kefal balığının (*Chelon labrosus*) sindirim enzimlerinin proteaz ve alfa-amilaz aktivitelerinin karakterizasyonu incelenmiştir (Pujante ve ark., 2017). Yapılan bir diğer çalışmada da tatlı su balıklarındaki farklı beslenme alışkanlıklarının, sindirim enzimlerinin aktiviteleri üzerindeki etkileri araştırılmıştır (Gioda ve ark., 2017). Bu derleme çalışmasında da sindirim salgı ve enzimleri ile enzim aktivitelerine bağlı değişimler üzerinde durulup, ön araştırma niteliğinde olan bilgiler sunulmaya çalışılmıştır.

BALIKLARDA SİNDİRİM

Balıklarda sindirim kanalına alınan besinler; sindirim kanalı boyunca kanalın kendine has ritmik (peristaltik) hareketleri ile hareket eder ve bu hareket sırasında sindirim kanalı içerisinde yer değiştirirken çeşitli salgı ve enzimlerin etkisi

altında kalarak daha küçük moleküllere yıkılırlar (Çetinkaya, 1995; Köprücü, 2008).

Sindirim; alınan besinin fiziksel yapısı, çeşidi ve bünyesindeki enzim aktivitesine bağlı olarak kanal boyunca bileşenlerine ayrılması ve bu işlemlerde doğrudan ve dolaylı olarak etkili olan salgılanma olaylarının tümü olarak bilinir. Diğer bir ifadeyle sindirim, proteinlerin aminoasitlere ayrışması ya da aminoasitlerin polipeptid zincirine hidrolizi, karbonhidratların şekere, yağların da yağ asitleri ve gliserole (Şekil 1) ayrılmasıdır. Sindirim kanalına giren besinlerin bir kısmı da her hangi bir parçalanmaya uğramadan ve önemli bir sindirim safhası geçirmeden emilerek, kan veya lenf dolaşım sistemine geçer (Çetinkaya, 1995; Hoşsu ve ark., 2001; Köprücü, 2008).



Şekil 1. Temel besin maddelerinin sindirim ve emilimi

Sindirim işlemi; mekanik (fiziksel), sektorial (kimyasal ve enzimatik) ve mikrobiyolojik etkilerle meydana gelir. Mekanik sindirimde, ağız ve yutakta bulunan dişler ve sindirim kanalının ritmik hareketleri etkilidir. Sektorial sindirim; mide, bağırsak, pilorik seka (kör kese), karaciğer ve pankreas tarafından salgılanan enzimlerin ve hidroklorik asit (HCl) ile safra gibi enzim olmayan kimyasal maddelerin etkisi altında gerçekleşir. Balıkların pek azında görülen ve pratikte önemi bulunmayan mikrobiyal sindirim

de bağırsak florasını oluşturan bakterilerin enzimatik faaliyetleriyle sağlanmaktadır (Çetinkaya, 1995; Timur, 2006; Köprücü, 2008).

Sindirim ile paralel olarak düşünülen emilim ise sindirime hazır besinlerin, sindirim kanalında absorbe edilerek kan ve lenf sistemine iletilmesi olayıdır (Şekil 1). Kana geçen besin maddeleri kullanılmak veya depo edilmek üzere dokulara taşınır (Çetinkaya, 1995; Akyurt, 2004; Timur, 2006).

Proteinlerin Sindirimi

Proteinlerin sindirimi mide de başlar ve ince bağırsakta biter. Midedeki gastrik sıvı, proteini pankreatik ve bağırsak proteazlarının daha kolay sindirilebileceği hale getirmektedir. Proteinlerin bağırsaktaki sindiriminde, pankreastan salgılanan tripsin ve kemotripsinin; midedeki sindiriminde ise pepsinin rolü büyüktür. Mideden pepsinle birlikte, mide içeriğinin pH'ını 1.5-4 değerleri arasında tutan hidroklorik asit de salgılanır. Ayrıca pilorik sekalar, bağırsak mukozası ve pankreas tarafından salgılanan çeşitli proteazlar da vardır. Gerek bu proteazlar, gerekse tripsin, bağırsakta nötrden alkaliye kadar değişen birçok ortamda etkilidir (Demir, 2006). Elastaz ve kollajenaz gibi bazı enzimler de özel proteinlerin sindiriminde kullanılır. Proteinler önce peptidlere daha sonrada aminoasitlere ayrıştırılarak bağırsaklarda emilirler. Ancak bazı aminoasitler vücut tarafından sentezlenemediğinden, bunların bir şekilde dışarıdan alınması zorunludur. Bunlara "esansiyel aminoasitler" adı verilir. Fazlaca alınan aminoasitler şekeri oluşturarak karaciğerde glikojen şeklinde depolanırlar (Hoşsu ve ark., 2001; Timur, 2006).

Yağların Sindirimi

Yağlar birçok balık türü için önemli bir besin kaynağıdır ve enerji için kullanılır. Yağların sindirimi ince bağırsakta başlar. Vücuda alınan yağların sindirimini sağlayan ve pankreas tarafından salgılanan lipaz enzimi, bazı balık türlerinde pilorik sekalar ve bağırsak mukozası tarafından salgılanır. Lipaz, trigliseridleri; digliserid, monogliserid, gliserol ve serbest yağ asitlerine hidrolize eder. Yağların sindiriminde karaciğer tarafından salgılanan safra tuzları, yağın emülsiyon haline gelmesini sağlar (Demir, 2006). Yağ asitleri ile gliserole parçalanmış yağlar, bu şekliyle emilir. Yağ asitlerinin su içerisinde eriyebilmesi için safraya gereksinim

vardır. Safra tuzları yağ asitleri ile kimyasal bağlantı kurarak su içerisindeki erime derecelerini arttırır (Hoşsu ve ark., 2001; Timur, 2006).

Karbonhidratların Sindirimi

Karbonhidratların sindirimi ağızda başlar, midede sona erer. Karbonhidratları sindiren enzimler (karbohidraz) amilaz, sükröz, laktaz ve maltaz ile yağları sindiren enzimler (lipaz), pankreas ve bağırsak epiteli tarafından salgılanır (Demir, 2006). Sindirim enzimleri (amilazlar) yardımı ile basit şekere (glikoz) parçalanmış karbonhidratlar, bağırsaklardan emilip kan dolaşımına girerek taşınır ve karaciğerde depolanırlar. Balıklar karbonhidratça zengin yemlerle beslendiklerinde karaciğerlerindeki glikojen birikimi artar ve karaciğer normalden daha fazla büyüme gösterir (Timur, 2006). Ayrıca birkaç tür balığın (sazan, alabalık vb.) bağırsak mukozasında selüloz salgılayan endokommensal bakterilerin bulunduğu da saptanmıştır. Selüloz, selülozu parçalayarak hem bakterilerin beslenmesini, hem de az da olsa balığın bundan yararlanmasını sağlar (Demir, 2006).

Balıklarda enerji kaynağı ve büyüme amaçlı olarak kullanılan temel besin maddelerinden proteinler, karbonhidratlar ve yağların sindirimi ayrıntılı olarak incelendiğinde, sindirim sisteminde yer alan organlardaki salgı ve enzimlerin görevleri de ifade edilmiş olacaktır (Hoşsu ve ark., 2001; Köprücü, 2008).

BALIKLARDA SİNDİRİM ENZİMLERİ VE SALGILARI

Sindirim sistemine alınan besinlerin bağırsak duvarından emilip, kana karışabilmesi için basit bileşenlerine ayrılması işlemi sindirimi oluşturmaktadır ve bu aşamada birçok salgı ve enzim kullanılmaktadır. Bu salgı ve enzimler etkili oldukları besin maddelerine göre farklılık göstermekle beraber, sindirim sistemi içinde salgılandıkları bölgelere göre de ayrılmaktadırlar (Çetinkaya, 1995; Hoşsu ve ark., 2001; Akyurt, 2004).

Genel olarak enzimler anabolik ve katabolik olaylarda gerekli olan reaksiyon katalizörleri oldukları için, balıklarda sindirim olayı temel olarak enzimlere bağlıdır. Enzimlerin etkilediği maddeye “substrat” denir. Substratın istenilen konuma ve yapıya dönüştürülmesi için önce

enzim substratla birleşir. Enzimle substrat arasında uyumlu bir yapı oluşur, görevini tamamladıktan sonra da enzim substrattan ayrılır (Çetinkaya, 1995; Hoşsu ve ark., 2001; Köprücü, 2008).

Enzimler temel olarak proteinlerden oluşur. Protein olmayan ancak enzim faaliyeti için mutlaka gerekli olan enzim kısmına “koenzim” denir. Enzimler; sınırlı ve belirli pH ve sıcaklık aralığında çalışabilmek, yüksek biyolojik aktiviteye sahip olmak ve bu aktiviteyi sadece canlı vücudunda devam ettirebilmek gibi özelliklere sahiptir. Vücutta sindirim olayları ile ilgili enzimlere “sindirim enzimleri” denir (Çetinkaya, 1995; Hoşsu ve ark., 2001).

Birçok protein ve bazı enzimler, inaktif şekilde ve bir enzimin öncül molekülü olarak sentezlenirler. Genellikle proteinleri parçalayan sindirim enzimleri pankreas ve mide de başlangıçta bir proenzim halinde sentezlenir. Bu proenzimler, bir veya birkaç peptid bağının koparılması veya belli uzunlukta bir peptid kısmının asıl zincirinden uzaklaştırılmasıyla aktif hale gelirler. Eğer aktif protein bir enzimse, bu enzimin inaktif öncül haline “proenzim” veya “zimojen” adı verilir. Enzimin üzerinde bulunan, substratın bağlandığı özel yere de “enzimin aktif yeri” denir. Mide ve bağırsaklarda aktivite gösteren sindirim enzimleri, başlangıçta inaktif olarak sentezlenirler. Proteinleri parçalayan enzimleri sentezleyen hücreler kendilerini korumak için, bu enzimleri inaktif şekilde (proenzim) sentezlerler (Çizelge1) (Sözbilir ve Bayşu, 2008).

Çizelge 1. Mide ve pankreas proenzimleri (zimojenleri) (Keha ve Küfrevioğlu, 2007)

Proenzim	Sentez yeri	Aktif enzim
Kemotripsinojen	Pankreas	Kemotripsin
Pepsinojen	Mide	Pepsin
Tripsinojen	Pankreas	Tripsin
Prokarboksipeptidaz	Pankreas	Karboksipeptidaz
Proelastaz	Pankreas	Elastaz

Sindirim enzimleri genel bir sınıflamaya tabi tutulacak olursa karbonhidratların sindiriminden

sorumlu olanlar “amilaz”, yağların sindiriminden sorumlu olanlar “lipaz” ve proteinlerle ilgili olanlar da “proteaz” enzimleri olarak adlandırılır (Çetinkaya, 1995).

Balıklarda sindirimin şekli türden türe değiştiği halde, sindirimde rol alan enzimler pek değişmez. Ancak enzim aktivitelerinde geniş sınırlar içinde değişme görülür. Bununla birlikte sindirim salgıları (başlıca HCl ve pepsinojen) balık türleri arasında değişim gösterir. Mideli balıklarda mide bezleri seyreltik HCl ve pepsinojen salgılayarak, protein moleküllerini parçalar. Beslenmeleri büyük ölçüde proteine dayalı olan karnivor balık türlerinde mide pH'ı ise oldukça düşüktür. Örneğin, karnivor olan turna balığında (*Esox lucius*) mide pH'ı 2.5-3.5 arasında değişir. Bu düşük pH değerinde, enzimlerin de etkisi ile midenin kendi kendisini sindirmesini ve parçalanmasını önlemek için mukus salgılanır. Midesiz balıklarda mide bezleri olmadığından HCl salgılanmaz. Bu nedenle sindirim kanalının pH'ı nötr veya hafif alkalidir. Bu tür balıklarda protein sindirimi pankreas ve bağırsak tarafından salgılanan proteaz (tripsin) enzimleri tarafından gerçekleşir. Örneğin, sazan balığında soya fasulyesinin sindirimi esnasında, proteaz ve amilaz aktiviteleri nötr pH'da optimum seviyede gerçekleşmektedir (Köprücü, 2008).

Balıklarda pilorik sekalar, sindirim fonksiyonuna sahiptir. Örneğin, alabalıkta laktaz enzimini pilorik seka salgılar. Bağırsaklar; gerek kendi salgıladıkları enzimler, gerek pankreasın salgılayarak bağırsağa gönderdiği enzimler, gerekse karaciğerin salgılayarak safra kesesinde depolama ve safra kanalı yoluyla bağırsak lumenine ilettiği safra salgısı ile kimyasal faaliyetin en yoğun olduğu organ durumundadır. Safra sıvısı bağırsağa iletilen mide muhteviyatının pH'ını ayarlayabilen safra tuzlarını ve pigmentleri ihtiva eder. Safra tuzları yağların hidrolizi ve sindirimleri için esansiyeldir (Çetinkaya, 1995; Köprücü, 2008).

Enzimlerin iş yapabilme kabiliyetleri “enzim aktivitesi” olarak tanımlanır. Sindirim enzimleri ayrı ayrı aktivitelere sahiptir. Enzim aktivitesi; sindirim kanalı boyunca, organlara ve aynı organ içinde bölgelere, günün saatlerine, mevsimlere, balığın aç tok oluşuna, balığın yaşına ve alınan yeme göre değişim gösterir. Herhangi bir anda sindirimi gerçekleştiren faktör, ortamda bulunan enzimin miktarından çok enzim aktivitesine

bağlıdır (Çetinkaya, 1995; Hoşsu ve ark., 2001; Bilgüven, 2002).

Gökkuşluğu alabalığı yavrularında amilolitik aktivitenin oldukça yüksek olduğu, balık büyüdükçe arttığı ve 100 g'a ulaştığında maksimum olduğu saptanmıştır. Bu ağırlıktan sonra aktivite azalmakta ve büyük balıklarda (yaklaşık 1000 g) amilolitik aktivite genç balıklara göre önemli derecede düşmektedir. Bundan daha belirgin farkın gökkuşluğu alabalığının proteolitik aktivitesinde saptanmıştır. Yaşa bağlı olarak proteolitik ve amilolitik aktivitenin azalması bazı balıklarda saptandığı halde, doğa sazanı yavrularında (6.5 g) α -glukozidaz ve laktaz bulunamamıştır. Tatlısu gelinciği (*Lota lota*), sudak (*Stizostedion vitreum*) ve çapak balığının (*Abramis brama*) amilaz aktivitesinin, yumurtlamaya hazırlık döneminde maksimum olduğu saptanmıştır. Eşeyssel olgunluk sırasında gökkuşluğu alabalığının pilorik sekalarındaki sindirim enzimlerinin aktivitelerinin değişimleri üzerinde yapılan bir çalışmada, karbonhidratların daha yüksek kullanımı olduğu, amilaz ve proteaz arasındaki oranın arttığı saptanmıştır. Mevsimsel farklılıklar, sindirim enzimlerinin aktivitelerinde de bulunmuştur. Maksimum sindirim enzimleri aktivitesinin, yoğun yem tüketimi ile aynı zamana denk geldiği saptanmıştır. Doğa sazanında sindirim enzimlerinin herhangi bir mevsime göre, ilkbaharda daha yüksek olduğu bulunmuştur (Bilgüven, 2002).

Her bir sindirim enzimi, belirli bir optimum sıcaklıkta en yüksek aktivitesine ulaşmaktadır. Örneğin, doğa sazanı ve gökkuşluğu alabalığında proteaz aktivitesi bakımından optimum sıcaklığın 38-40 °C (alabalıklarda tripsin aktivitesi için 45 °C) olduğu bildirilmiştir. Bağırsak amilaz aktivitesi için bu sıcaklık *Chanos chanos*'da yaklaşık 50 °C'dir. Optimal sıcaklıkların üzerinde, enzim aktivitesinde önemli bir düşüş görülmektedir. Ancak bu sıcaklıklar, çoğu balık için öldürücü olduğundan, canlı balıklara uygulanamazlar. Bu nedenle balık havuzlarında sıcaklık sınırında, pek çok balıkta sıcaklık ne kadar yüksek olursa, enzimatik salgı ve aktivite de o kadar yüksek olmaktadır. Yapılan çalışmalardan elde edilen bulgulara göre, belirli balık türlerinin sindirim enzim aktiviteleri karşılaştırılmış, buna göre düşük sıcaklıklarda salmonidlerin sindirim enzim aktivitelerinin ılık su balıklarına (sarıkuyruk balığı ve yılan balığı)

göre daha aktif olduğu saptanmıştır (Bilgüven, 2002).

Su ürünleri yetiştiriciliğinde özellikle kültür balıkçılığında sindirim enzim aktiviteleri üzerine yapılan çalışmalarda birçok enzimin aktivite tayini, ölçüm aralığı 190-1100 nm olan spektrofotometre cihazı kullanılarak, spektrofotometrik yöntem ile yapılmaktadır. Bu yöntem; kolaylığı, basitliği ve hassas oluşu nedeniyle diğer yöntemlere göre daha fazla tercih edilmektedir (Gözükara, 2011).

Mideli (alabalık) ve midesiz (sazan) balıklarda görev yapan sindirim enzimleri ve salgıları, bunları salgılayan organlar, etkilenen maddeler ve ortaya çıkan ürünler Çizelge 2’de verilmektedir (Çetinkaya, 1995; Hoşsu ve ark., 2001).

Asit Salgılanması

Midede genellikle pH’ı daha da azaltan hidroklorik asit (HCl) salgılanması olmaktadır. Bu salgılama karbonik asit (H₂CO₃) ile sodyum klorür (NaCl) arasındaki reaksiyon ile şekillenmektedir. Bu reaksiyonun sonunda sodyum bikarbonat (NaHCO₃) ve HCl oluşur. Midesi olmayan balıklar dışında pek çok balık türü mide asidi salgılamaktadır. Mide de salgılanan en önemli asit HCl’dir. Midede ayrıca mukus salgılayan bezler de bulunur. Bu bezlerin salgıladığı mukus, mide dokusunu mekanik zararlardan ve asit salgılarından korur (Çetinkaya, 1995; Hoşsu ve ark., 2001; Bilgüven, 2002).

Balıklarda midedeki asit konsantrasyonu oldukça yüksektir. *Oreochromis niloticus*’da beslenmeden sonra midede ki asit seviyesi 2.5’in altında ve genellikle 1.25-1.50 arasındadır. Bu değer memelilere göre oldukça düşüktür, yani mide daha asidiktir. Bunun nedeni besinlerle ilgilidir. Örneğin, mavi-yeşil alglerle beslenen *Oreochromis niloticus*’un mide pH’ı 1.4-1.6 arasında saptanmıştır. *Oreochromis niloticus*, mavi-yeşil algleri sindirebilmek için yüksek asiditeli bir mideye sahiptir. Çünkü mavi-yeşil algler kalın hücre duvarlıdır ve bunlar balıklar tarafından kolaylıkla sindirilememektedir (Hoşsu ve ark., 2001; Bilgüven, 2002).

Pektin bakımından zengin hücre duvarları olan alglerin sindirimi, pektini parçalayan “pektinesteraz” veya “poligalakturonaz” enzimi ile olmaktadır. Mavi-yeşil algler; süt balığı (*Chanos chanos*), noktalı inci balığı

(*Etrophus suratensis*), kefal (*Mugil cephalus*) ve *Haplochromis nigripinnis* gibi diğer balık türleri tarafından da sindirilebilmektedir. Bu sindirim düşük bir mide pH’ı ile de ilgili olabilmektedir. Mavi-yeşil alglerin sindirimi, bütün tilapia türleri için geçerli değildir. Yapılan bir araştırmada Viktorya Gölü’nden yakalanan *Tilapia esculanta*’nın diatomeleri sindirebildiği, fakat mavi-yeşil algleri ya da yeşil algleri sindiremediği bildirilmiştir. Tilapia’lar için yukarıda belirtilenden biraz daha yüksek pH değerleri, bazı balık türleri için de bildirilmiştir. Örneğin, midede ki asit seviyelerinin kanal yayın balıklarında 2-4 ve levrek (*Dicentrarchus labrax*)’te 2-6 arasında olduğu saptanmıştır (Hoşsu ve ark., 2001; Bilgüven, 2002).

Midesiz balıklarda asit salgılanması olmadığı gibi, sindirim sisteminin pH’ı nötre yakın (hafif bazik)’dir. Doğa sazanı ve *Rutilus sp.*’nin bağırsaklarındaki pH, 6.12–7.72 arasında saptanmıştır. *Barbus paludinosus*’un bağırsak sıvısının pH’ı 7.8, ön midenin pH’ı ise 5.5 olarak bulunmuştur. Bağırsakların pH seviyesi, nötr ya da çok az asidik olan safra kesesi salgıları ile ilişkilidir. Mideli balıklarda da bağırsak bölgesinin pH’ının nötr ya da çok az alkali olduğu belirlenmiştir. Yine safra salgıları bağırsak pH’ını etkilemektedir. Yapılan bir araştırmada kanal yayın balığı (*Ictalurus punctatus*)’nın safra salgılarının pH’ının 6.1–7.5 arasında, levrek balıklarında (*Dicentrarchus labrax*) ise bağırsak pH’ının 7.0-9.0 arasında olduğu da bildirilmektedir (Bilgüven, 2002).

Proteaz Enzimlerinin Salgılanması

Proteazlar, proteini sindiren enzimler olup, bu enzimlerin başlıcaları, “pepsin” ile “tripsin” dir. Ayrıca peptidaz (erepsin), dipeptidaz ve polypeptidaz (aminopeptidaz ve karboksipeptidaz) ise diğer proteaz enzimleridir (Hoşsu ve ark., 2001; Bilgüven, 2002).

Proteaz Enzimlerinin Midede Salgılanması

Midede salgılanan en önemli proteolitik enzim “pepsin” dir. Bu enzimler asidik koşullarda aktif endopeptidazdırlar ve doğada daha az asidiktirler. Balıkların midesindeki pepsin aktivitesi, memelilere göre daha yüksek spesifik aktiviteye sahiptir. Özellikle soğuk iklim balıklarının pepsinleri, memeli pepsinlerine göre düşük sıcaklıkta daha aktiftir. Aynı zamanda daha düşük asidik koşullarda optimal aktivite

Çizelge 2. Sazan ve alabalıklarda sindirim enzimlerinin bulunuşu ve etkinlikleri (Çelikkale, 2003)

Enzim grupları	Enzim	Optimum pH	Etkilenen Maddeler	Ortaya çıkan ürünler	Bulunuşu	
					Sazan	Alabalık
PROTEAZ	Pepsin	2	Protein	Albumoz, Pepton	Yok	Midede çok var
	Tripsin	8	Protein	Polipeptid	Pankreasta çok olup, besin alımından sonra bağırsağa salgılanır. Bağırsak mukozasında yüksek ısılarda çok	Pankreasta çok olup, yem alımında pilorik sekalara ve bağırsağa salgılanır.
PEPTİDAZ (Erepsin)	Dipeptidaz (Erepsin)	7.8 (6-9)	Dipeptid	Aminoasit	Bağırsak mukozasında düşük	Bağırsak mukozasında az
	Amino peptidaz	7.8	Polipeptid	Serbest amino gruplu amino asitler	Bağırsak mukozasında çok	Bağırsak mukozasında düşük
	Karboksi peptidaz	7.8	Polipeptid	Serbest amino gruplu amino asitler	Bağırsak mukozasında düşük	Bağırsak mukozasında çok
ESTERAZ	Lipaz	7.0-7.5	Yağ	Gliserin ve yağ asitleri	Bağırsak mukozasında düşük	Pilorik sekada çok, bağırsak mukozasında az
KARBOHİDRAZ	Amilaz	6.8-7.0	Niştasta ve Glikojen	Glukoz (Fruktoz)	Pankreasta çok, yem alımından sonra bağırsakta az	Pilorik sekada az
	Maltaz	6.0-7.5	Maltoz (Sakaroz)	Maltoz	Pankreas özsuyunda ve bağırsakta az	Pilorik sekada az
	Selülaz	6.0-7.5	Selüloz	Düşük yağ asidi	Bağırsakta az	Bağırsak mukozası ve boşluğunda az

gösterirler (Gildberg ve Raa, 1983; Yanar, 2015). Balık türüne bağlı olarak pepsinin pH'ı 2-4 arasındadır. Midede salgı hücreleri tarafından inaktif olan ve "pepsinojen" adını alan "proenzim" de (Çizelge 1) salgılanmaktadır (kanal yayın balığı, salmonlar vb.). Pepsinojenin aktif olan pepsine dönüşümü ise asidik ortamda gerçekleşmektedir. *Oreochromis niloticus*'un mide duvarlarından alınan içeriklerde pepsinojen bulunmuş, fakat bunun proteolitik aktivitesinin düşük olduğu belirtilmiştir. Yine başka bir araştırmacı *Channa maculatus*, Japon yılan balığı (*Anguilla japonicus*) ve Hong Kong yayın balığı (*Clarias fuscus*) gibi birkaç karnivor balık ile *Oreochromis mossambicus*'un pepsin aktivitesini araştırmıştır. Bu araştırma sonucuna göre

karnivor balıkların pepsin aktivitesinin *Oreochromis mossambicus*'un pepsin aktivitesinden çok daha düşük olduğu belirlenmiştir (Hoşsu ve ark., 2001; Bilgüven, 2002).

Birçok balıkta da örneğin, akciğerli balıklarda (dipnoi), sazanlarda (Cyprinidae), taş yiyenlerde (Cobitidae), dişli sazanlarda (Cyprinodontidae), plakalı balıklarda (Gobiesocidae), kaya balıklarında (Gobiidae), dudaklı balıklarda (Labridae), papağan balıklarında (Scaridae) pepsinojen üretimi yoktur. Eğer mide pepsinojen üretilen yer olarak tanımlanırsa, bu balıklar midesiz balıklardır (Demirsoy, 1998).

Gastrisinler; enzimatik ve kimyasal özellikleri pepsine benzeyen aspartil proteazlardır. Bununla beraber yapıları ve belirli katalitik özellikleri pepsinden farklıdır. Berlam balığının midesinden gastrisinin iki zimojeni ayırt edilmiştir. Her iki zimojenin optimal pH'ı 3.0 olup pH 10'da aktiftirler (Yanar, 2015).

Proteaz Enzimlerinin Bağırsakta Salgılanması

Bağırsak mukozasında proteazlar (aminopeptidaz, dipeptidaz, tripeptidaz), alkali ve asit nükleosidazlar, polinükleosidazlar gibi proteolitik enzimlerden birçoğu sentezlenmektedir. Orjini pankreas hücreleri olan "tripsin", "kemotripsin" ve karboksipepsidaz A ve B salgıları pilorik sekanın zar tabakasında da görülebilmektedir. Bu enzimlerin dışında kollojenaz ve elastazlar balık bağırsaklarında tanımlanmışlardır (Yanar, 2015).

Kemotripsin ve tripsin aktivitesi türlere göre değişmektedir. Örneğin, doğa sazanı ve gümüş sazanında kemotripsin aktivitesinin tripsine göre çok daha fazla olduğu belirlenmiştir. Fakat Avrupa tatlı su yayın balığı nda (*Silurus glanis*) tripsin aktivitesinin, kemotripsin aktivitesinden yaklaşık dört kat daha yüksek olduğu bildirilmiştir (Bilgüven, 2002). Ayrıca tripsin ve tripsin benzeri proteolitik enzimler sardalya, Atlantik morina, Atlantik somon ve hamsi gibi bazı balık türlerinde de karakterize edilmiştir. Farklı balık türlerinden izole edilen tripsin enziminin pH'ı; asidik koşullar altında daha stabil olan memelilerden elde edilen tripsine göre farklı olup, alkali pH'da da aktiftir (Yanar, 2015).

Bağırsaktaki proteolitik enzimlerin tamamının pH değerleri 6-11 arasında aktif olmaktadır ve pankreatik enzimlerle bir karışım halinde birlikte bulunmaktadırlar. Ancak boş bir bağırsakta pankreatik proteaz bulunmaz. Bu durumda mukoid membranda aminopeptidaz ve dipeptidazların şekillendiği görülür (Hoşsu ve ark., 2001; Bilgüven, 2002; Noyan, 2003).

Eksojenik enzimlerin yemdeki besin maddelerinin sindirimini artırması nedeniyle, yemlere doğal besinlerin ilave edilmesi çok büyük yarar sağlamaktadır. Eksojenik enzimler, endojen olan enzimleri de aktive etmektedir. Bu nedenle zooplanktonlar, henüz enzim salgısı gelişimini tamamlamamış balık larvalarının beslenmesinde ve midesiz balıklarda büyük önem

taşımaktadır (Hoşsu ve ark., 2001; Bilgüven, 2002; Noyan, 2003).

Proteaz Enzimlerinin Pankreasta Salgılanması

Pankreas, başlıca "proteaz" salgılayan bir organdır. Bununla beraber, karaciğer, bağırsak zarı, dalak, safra kesesi de belirli bir proteolitik aktivite göstermektedir (Hoşsu ve ark., 2001; Bilgüven, 2002).

Proteaz; pankreas hücrelerinde tripsin, kemotripsin, karboksipeptidaz ve elastaz aktif olmayan "proenzim" olarak depolanır. Bağırsak lümenlerine geldiklerinde bağırsak mukoza hücreleri tarafından üretilen proteaz ile tripsinojen tripsin formuna dönüşür. Diğer pankreas proenzimleri tripsin tarafından aktif hale geçirilir (Hoşsu ve ark., 2001; Noyan, 2003).

Tripsin; molekülünde lizin-izolöysin bağlarının hidrolizi sonucunda hegzapeptidin yer değiştirmesi ile oluşur. Tripsin, ortalama pH değeri 7 olan ortamlarda faaliyet gösterir. Arjinin veya lizinden gelen karbonil gruplarının peptid bağlarını parçalar (Hoşsu ve ark., 2001; Bilgüven, 2002; Noyan, 2003).

Kemotripsin; tripsinin kemotripsinojen üzerindeki etkisi ile oluşur. Bu enzim, aromatik zincirlerden karbonil ile peptid bağlarını parçalayan bir endopeptidazdır. Kemotripsin, vücut yapısında tripsin bulunan tüm balıklarda görülmektedir (Hoşsu ve ark., 2001; Noyan, 2003).

Elastaz; tripsin tarafından proelastaz formundan elde edilir. Bu enzim, peptid bağları üzerinde etkili olup, elastin olarak adlandırılan konnektif doku proteinlerini sindirebilme yeteneğine sahiptir. Sazan, yayın ve Atlantik morina gibi balıklarda mide elastaz enzimleri bulunmuştur (Yanar, 2015).

Karboksipeptidaz; kendi yapılarındaki terminal peptid bağlarının hidrolizinden oluşan bir eksopeptidaz'dır. Karboksipeptidaz A ve B, tripsin ile prokarboksipeptidaz'ın aktif hale getirilmesi ile oluşan farklı yapılarıdır (Çizelge 1). Memelilerde karboksipeptidaz A, çinko içeren bir enzimdir. *Myxine glutinosa*'nın bağırsak sıvısından izole edilmiştir. Levrek balıklarında da bu enzim vardır. Karboksipeptidaz B ise turna ve uskumruda bulunmaktadır (Hoşsu ve ark., 2001; Bilgüven, 2002; Noyan, 2003).

Lipaz Enzimlerinin Salgılanması

Lipazlar, yağları sindiren enzimlerdir. Uzun zincirli yağ asitlerinden trigliseridler, lipazların doğal substratlarıdır. Lipazlar, trigliseridleri; digliserid, monogliserid, gliserol ve yağ asitlerine hidrolizlemektedir (Jensen, 1983). Esterazlar ise düşük molekül ağırlığındaki asitlerin basit esterleri olarak görev yapar. Trigliserid ve esterazların her ikisi de balıklarda bulunmakta, ancak spesifik olmamaktadırlar. Esteraz ve lipazlar pek çok balığın tüm sindirim kanalı boyunca bulunabilmektedir. En fazla pankreasta aktifirler (Hoşsu ve ark., 2001; Bilgüven, 2002). Lipazlar morina (Gjellesvik ve ark., 1992), uskumru (Nayak ve ark., 2003) ve somonlarda (Gjellesvik ve ark., 1994) karakterize edilmişlerdir. Genellikle geniş sıcaklık aralığında (-20 °C ile 60 °C) aktif olup, optimum pH aralığı ise 7-9'dur (Yanar, 2015).

İn vivo denemelerde *Godus morhua*'nın bağırsaklarında lipolitik aktiviteye rastlanırken, kör kese ve etrafındaki dokularda herhangi bir lipaz enzimi ile karşılaşmamıştır. Alabalık, hamsi (*Engraulis mordax*) ve istavrit (*Trachurus symmetricus*) balığının safra kesesinde lipaz aktivitesi görülmüştür. Pankreatik lipaz bulunmayan balıklarda başka bir enzimin yağların sindirimi üzerine etkili olduğu düşünülmektedir. Karnivor balıklarda lipaz aktivitesi planktonla beslenenlere ve omnivor türlere göre daha fazladır (Hoşsu ve ark., 2001; Bilgüven, 2002).

Farklı beslenme alışkanlığına sahip 4 balık türünün midesindeki esteraz aktivitesi karşılaştırıldığında ise, karnivor olan *Osteoletus ruber*'in, zooplankton tüketen *Opisthopterus tardoore*, herbivor olan Hint sazani (*Labeo rohita*) ve omnivor olan *Oreochromis mossambicus*'a göre mide de daha fazla lipolitik aktiviteye sahip olduğu ve mide esterazları ile balığın beslenme alışkanlığı arasında bir ilişki bulunduğu saptanmıştır (Bilgüven, 2002).

Fosfolipazlar, fosfolipitleri hidroliz eden lipolitik enzimlerdir. Fosfolipaz; mezgitte pilorik sekadan, kırmızı deniz çipurasında hepatopankreastan ve alabalıkta karaciğerden izole edilmiştir. Optimum sıcaklık değerleri 30°C-45 °C, optimum pH değerleri ise 8-10 aralığında bulunmuştur (Yanar, 2015).

Karbohidraz Enzimlerinin Salgılanması

Karbohidrazlar, karbonhidratları sindiren enzimlerdir. Bitkisel kökenli gıdalarla beslenen balıklarda bu enzimler daha aktiftir. Bu enzimler amilaz, glukosidaz, maltaz, sükroz, laktaz, selüloz ve selbiaz'dır. Amilaz, nişastayı sindiren enzimdir ve birçok herbivor ve omnivor beslenen balık türlerinde bulunmaktadır. Karnivor türlerde nişastanın sindirimi tartışılmaktadır ve yemdeki nişasta içeriği ile ters orantılı olduğu belirtilmektedir. Sudak gibi bazı karnivor türlerde amilaz, diffuz pankreas ve onunla bağlantılı dokularda ve bağırsak çevresinde bulunmaktadır. Tilapia gibi bazı herbivor beslenen balıklarda ise tüm sindirim sistemlerinde amilaz bulunmaktadır. Ancak mide amilazına göre pankreas ve bağırsak amilazlarının karbonhidrat sindiriminde daha önemli olduğu düşünülmektedir. Glukosidaz, maltaz, sükroz, laktaz ve selbiaz, herbivor ve karnivor türlerin de içinde olduğu birçok balıkta bulunmaktadır. Sindirilebilirlik, karbonhidratların molekül ağırlığı arttıkça azalmaktadır (Hoşsu ve ark., 2001; Bilgüven, 2002).

Diğer Sindirim Enzimleri

Kitinaz; birçok balığın ve omurgalının sindirim sisteminde özellikle böcek ve kabuklularla beslenenlerde bulunur. Bu yüzden mide içermemesine rağmen büyük karideslerle beslenen *Chimaera monstrosa*'nın pankreasında yüksek miktarlarda bulunmaktadır. *Chimaera*'daki pankreas kitinazı 8-10 pH'da etkili olurken, diğer türlerdeki pankreas kitinazı da 1.25-3.60 pH'da optimum aktiviteyi gösterir. Kitinaz, bağırsak bakterileri tarafından üretildiği halde çoğunlukla mide ve pankreas salgı hücreleri tarafından sentezlenir (Hoşsu ve ark., 2001; Bilgüven, 2002).

Balıklar arasında kaydedilen en yüksek aktiviteye sahip gastrik kitinazı alabalıklar salgılamaktadır. Lizozim ve kitobiaz gibi diğer endojen gastrik kitinolitik enzimler de alabalıklarda saptanmıştır. Ancak gökkuşuğu alabalığında, vücuda yemle alınan saf kitinin sindirilebilmesi için, bu balığın midesi tarafından salgılanan kitinaz miktarının umulduğundan daha az olduğu gözlemlenmiştir (Hoşsu ve ark., 2001; Bilgüven, 2002).

Alkali ve asit fosfatazlar; balıkların sindirim sistemlerinde bulunmaktadır. Bağırsak duvarında ve mide de yer alan farklı dokularda hem alkali

hem de asidik fosfataz bulunmaktadır. Bu enzimlerin aktiviteleri özefagusta (yemek borusu) oldukça düşükken, rektumda (son bağırsak) yok denecek kadar azdır. Midede yüksek asitli fosfataz, düşük asitli (alkali) fosfatazla beraber bulunmakta, buna karşılık bağırsakta alkalın fosfataz, asidik fosfataza oranla daha fazla görev yapmaktadır. Bu enzim, organik fosfattan inorganik fosfatın ayrılmasını sağlamaktadır. Alkali fosfataz alkali ortamda, asidik fosfataz da asidik ortamda aktiftir. Alkali fosfataz, glikozun aktif taşınımı yanında, protein ve lipidin iletiminde de rol oynar (Bilgüven, 2002).

Bağırsak Bakteriye Florası

Selülozun ve diğere sindirimi güç besin maddelerinin sindirilmesinde bağırsak bakteriye florasının önemi çok büyüktür. Ayrıca bağırsağın diğere besinsel işleyişinde de görev almaktadır. Bakterilerin sayısı ve özellikleri türden türe değıştiğı gibi, buldukları ortamlara bağılı olarak da değışmektedir. Örneğın, doğıal sularda yaşıyan alabalıkların bağırsaklarındaki bakteri sayısı, kuluçkahane ortamında bulunan alabalıklara oranla çok az sayıdadır. Sazan balıklarında ise dominant bakteri türleri *Pseudomonas* ve *Aeromonas*'dır. Tilapia'larda ise dominant olanlar *Vibrio* ve *Aeromonas*'dır. Mevcut bakterilerin sayısı ve özellikleri, çeşitli balık türlerinde ya da türlerin buldukları koşullara bağılı olarak farklı olabilmektedir. Örneğın, doğıal

ortamdaki dere alabalığı (*Salmo trutta forma fario*)'nın bağırsaklarının daha fazla sayıda bakteri türünü barındırdığı, gökkuşaağı alabalığının bağırsaklarıyla karşılaştırıldığında ise daha az sayıda bakteri türü içerdiği bildirilmiştir. Sazanların bağırsaklarındaki 209 farklı bakteri türünün de B₁₂ vitamini ve nikotinik asidi sentezleyebildiğı saptanmıştır (Hoşsu ve ark., 2001; Bilgüven, 2002).

Sindirim enzimleri ve salgıları genel olarak ele alındıktan sonra, buldukları organlara göre dağılımı Çizelge 3'te görülmektedir (Smith, 1989; Hoşsu ve ark., 2001).

SONUÇ

Balıklarda sindirim enzimleri ve bu enzimlerin aktivitesi balığın türü, yaşı, büyüklüğü, beslenme şekli, besin kalitesi (karma yemdeki proteinler, yağlar, karbonhidratlar, mineral ve vitaminler), beslenme sıklığı, verilen yem miktarı, stoklama yoğunluğu ve çevresel faktörlere bağılıdır. Ayrıca su kalitesi, sulardaki toksinler, balıkların antioksidan savunma sistemi balıklarda beslenmeyi ve buna bağılı sindirim enzimlerinin aktivasyonunu etkiler. Bu bağlamda büyümeyi ve gelişimi sağlayacak beslenme stratejilerinin belirlenmesi ve buna uygun beslenme protokollerinin oluşturulabilmesinde, öncelikle sindirim enzimleri ve salgıları ile bu enzimlerin aktivitesinin yeterince bilinmesinin bir zorunluluk haline geldiğı düşünölmektedir.

Çizelge 3. Balıklarda organlara göre sindirim enzimleri ve salgılarının dağılımı

Bulunduğu organlar	Enzimler, salgılar	Substratlar, etkilenen maddeler	Ortaya çıkan ürünler
Ağız	Pityalin, Mukus salgısı		Maltoz, Dekstrin
Yemek borusu	Mukus salgısı		
Mide	Pepsinojen + HCl = Pepsin Gastrisin	Proteinler Proteinler	Polipeptidler Polipeptidler
Bağırsaklar	Aminopeptidaz Dipeptidaz (Erepsin) Tripeptidaz (Erepsin) Maltaz Nükleotidaz Nükleosidaz	Serbest amino gruplu polipeptidler Dipeptidler Tripeptidler Maltoz Nükleik asitler Nükleositler	Amino asitler Amino asitler Amino asitler Glikoz Nükleotidler Purin, primidin, pentoz
Pilorik seka	Laktaz	Laktöz	Glikoz, Galaktöz
Karaciğer	Safra (Biluverdin, Bilurubin, Safra tuzları, Safra pigmentleri)	Yağlar, Asidik muhteviyat	Hidrolize yağlar, Nötr muhteviyat
Pankreas	Tripsin (Enterokinaz) Kemotripsin (Tirozin) Karboksipeptidaz (Tirozin) Elastaz (Tirozin) Amilaz (Tirozin) Kitinaz (Tirozin) Lipazlar ve Esterazlar	Proteinler ve peptid bağları Proteinler ve peptid bağları Polipeptidler ve Karboksil Elastin Nişasta ve Glikojen Kitin Trigliseridler (yağlar)	Polipeptidler Polipeptidler Amino asitler Amino asitler Glikoz, maltoz, dekstroz N-asetil glukozamin Yağ asitleri ve gliserol

KAYNAKLAR

- Akpınar, M.A., Görgün, S., Dağ, Ş.,** 2009. Ergin ve ergin olmayan gökkuşuğu alabalığı *Oncorhynchus mykiss*'in (Osteichthyes: Salmonidae) karaciğer lipaz enzimi (E.C 3.1.1.3) aktivitesinin belirlenmesi. *Selçuk Üniversitesi Fen Edebiyat Fakültesi Fen Dergisi*, 34:101-106.
- Akyurt, İ.,** 2004. Balık besleme. Mustafa Kemal Üniversitesi Su Ürünleri Fakültesi Ders Kitapları No:3, Hatay.
- Aksu, İ.B.,** 2008. Türkiye'de uygulanan farklı levrek (*Dicentrarchus labrax*, L.) larva kültür sistemlerinde büyüme parametreleri ve sindirim enzimleri aktivitesinin incelenmesi. *Yüksek Lisans Tezi*, E.Ü. Fen Bilimleri Enstitüsü, Su Ürünleri Yetiştiricilik Anabilim Dalı, İzmir.
- Aktülün, S.,** 2007. Sivriburun karagöz (*Diplodus puntazzo*, Cetti 1777) balıklarında larval dönem boyunca tespit edilen sindirim enzimleri aktivitesindeki değişimler. *Doktora Tezi*, Ege Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü, Su Ürünleri Yetiştiricilik Anabilim Dalı, İzmir.
- Amiza, M. A., Galani, D., Owusu-Apenten, R. K.,** 1997. Cod (*Gadus morhua*) trypsin heat inactivation: a reaction kinetic study. *Journal of Food Biochemistry*, 21:273-288. doi:10.1111/j.1745-4514.1997.tb00209.x
- An, H., Seymour, T., Wu, J., Morrissey, T.,** 1994. Assay systems and characterization of pacific whiting (*Merluccius productus*) protease. *Journal of Food Science*, 59:277-281. doi:10.1111/j.1365-2621.1994.tb06947.x
- Bilgüven, M.,** 2002. Yemler bilgisi yem teknolojisi ve balık besleme. Akademisyen Yayınevi Yayın No:1. Mersin.
- Chiu, S.T., Pan, B.S.,** 2002. Digestive protease activities of juvenile and adult eel (*Anguilla*

- japonica*) fed with floating feed. *Aquaculture*, 205:141-156.
- Clark, J., Macdonald, N.L., Stark, J.R.,** 1985. Metabolism in marine flatfish III. Measurement of elastase activity in the digestive tract of dover sole (*Solea solea* L.). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 81B:695-700. doi:10.1016/0305-0491(85) 90389-x
- Çelikkale, M.S.,** 2003. Balık biyolojisi. Karadeniz Teknik Üniversitesi Sürmene Deniz Bilimleri Fakültesi Genel Yayın No:101. Fakülte Yayın No:1. Karadeniz Teknik Üniversitesi Matbaası, Trabzon.
- Çetinkaya, O.,** 1995. Balık besleme. Yüzüncüyıl Üniversitesi Ziraat Fakültesi Yayın No: 9, Van.
- Demir, N.,** 2006. İhtiyoloji. Nobel Yayın No: 924. Fen ve Biyoloji Yayınları Dizisi: 31, Ankara.
- Demirsoy, A.,** 1998. Yaşamın temel kuralları (Omurgalılar/Anamniyot). Cilt III/Kısım-I, Meteksan Yayınları A.Ş. Yayın No:93-06-Y-0057-05, Ankara.
- De-Vecchi, S. D., Coppes, Z.,** 1996. Marine fish digestive proteases-relevance to food industry and south-west Atlantic region-a review. *Journal of Food Biochemistry*, 20:193-214. doi:10.1111/j.1745-4514.1996.tb00551.x
- Gildberg, A., Raa, J.,** 1983. Purification and characterization of pepsins from the arctic fish capelin (*Mallotus villosus*). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 75A:337-342. doi:10.1016/0300-9629(83)90090-7
- Gioda, C.R., Pretto, A., Freitas, C.S., Leitemperger, J., Loro, V.L., Lazzari, R., Lissner, L.A., Baldissarotto, B., Salbego, J.,** 2017. Different feeding habits influence the activity of digestive enzymes in freshwater fish. *Ciencia Rural*, 47 On-line version ISSN1678-4596, http://dx.doi.org/10.1590/0103-8478cr20160113
- Gjellesvik, D.R., Lombardo, D., Walther B.T.,** 1992. Pancreatic bile salt dependent lipase from cod (*Gadus morhua*) purification and properties. *Biochemica Biophysica Acta*, 1124:123-134. doi:10.1016/0005-2760(92)90088-D
- Gjellesvik, D.R., Lorens, J.B., Male, R.,** 1994. Pancreatic carboxylester lipase from Atlantic salmon (*Salmo salar*) cDNA sequence and computer-assisted modeling of tertiary structure. *European Journal of Biochemistry*, 226:603-612. doi:10.1111/j.1432-1033.1994.tb20086.x
- Gözükara, E.M.,** 2011. Biyokimya. Nobel Tıp Kitapevleri, Nobel Matbaacılık, 5. Baskı, Hadımköy/İstanbul.
- Hoşsu, B., Korkut, A.Y., Fırat, A.,** 2001. Balık Besleme ve yem teknolojisi I (Balık besleme fizyolojisi ve biyokimyası). Ege Üniversitesi Su Ürünleri Fakültesi Yayın No:50. Ders Kitabı Dizini No:19. Ege Üniversitesi Basımevi. Bornova, İzmir.
- Jensen, R.G.,** 1983. Detection and determination of lipase (acylglycerol hydrolase) activity from various sources. *Lipids*, 18:650-657. doi:10.1007/BF02534677
- Kawai, S.I., Ikeda, S.,** 1971. Studies on digestive enzymes of fishes-1:Carbohydrates in digestive organs of several fishes. *Bulletin of the Japanese Society of Scientific Fisheries*, 37(4):333-337.
- Keha, E., Küfrevioğlu, Ö.İ.,** 2007. Biyokimya. Aktif Yayınevi. Sirkeci/İstanbul.
- Köprücü, K.,** 2008. Balık besleme. Fırat Üniversitesi Su Ürünleri Fakültesi Ders Notları. Elazığ.
- Murakami, K., Noda, M.,** 1981. Studies on proteinases from the digestive organs of sardine. I. Purification and characterization of three alkaline proteinases from the pyloric caeca. *Biochemica et Biophysica Acta (BBA)-Enzymology*, 658(1):17-26. https://doi.org/10.1016/0005-2744(81)90245-X
- Nayak, J., Vishwanathan, P.G.N., Ammu, K., Susheela, M.,** 2003. Lipase activity in different tissues of four species of fish: Rohu (*Labeo rohita* Hamilton, 1822), oil sardine (*Sardinella longiceps* Valenciennes, 1847), mullet (*Liza subviridis* Valenciennes, 1836) and Indian mackerel (*Rastrelliger kanagurta* Cuvier, 1816). *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 83:1139-1142. doi:10.1002/jsfa.1515
- Noyan, A.,** 2003. Yaşamda ve hekimlikte fizyoloji. Meteksan A.Ş. Ankara.
- Pujante, I.M., Lopez, M.D., Mancera, J.M., Moyano, F.J.,** 2017. Characterization of digestive enzymes protease and alpha-amylase activities in the thick-lipped grey mullet (*Chelon labrosus*, Risso 1827). *Aquaculture Research*, 48:367-376. doi: 10.1111/are.13038
- Smith, R.R.,** 1989. Nutritional energetics in fish nutrition. Ed. By. J. Halver. s. 1-30. Academic Press. New York. A Method for Measuring Digestibility and Metabolizable Energy of Fish Feeds. *Progressive Fish Culturist* 33:132-134.
- Sözbilir, N., Bayşu, N.,** 2008. Biyokimya. Güneş Tıp Kitabevleri. İskitler/Ankara.
- Süzer, C.,** 2003. Mercan (*Pagellus erythrinus*, L. 1758) balıklarında larval dönem boyunca tespit edilen sindirim enzimleri aktivitesindeki değişimler. *Doktora Tezi*, E.Ü. Fen Bilimleri Enstitüsü, Su Ürünleri Yetiştiricilik Anabilim Dalı, İzmir.
- Süzer, C., Çoban, D., Kamacı, H.O., Aytepe, B., Saka, Ş., Fırat, K.,** 2007. Çipura (*Sparus aurata* L., 1758) larvalarında mikropartikül yeme geçiş döneminde sindirim enzimlerindeki değişimler. *Ege Üniversitesi Su Ürünleri Dergisi*, 24(3-4): 253-259.

- Süzer, C., Kamacı, H.O., Çoban, D., Saka, Ş., Fırat, K. Karacaoğlan, A.,** 2011. Levrek (*D. labrax*, L.) larvalarında erken dönem mikropartikül yem girişi: Larval gelişim ve sindirim enzimleri aktivitesine olan etkisi. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 11:491-497.
- Süzer, C., Çoban, D., Yıldırım, Ş., Hekimoğlu, M., Kamacı, H.O., Fırat, K., Saka, Ş.,** 2014. Kültürü yapılan sinarit (*Dentex dentex*) larvalarında sindirim enzimlerinin dönemsel gelişimi. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 14:759-768.
- Timur, M.,** 2006. Balık fizyolojisi. Nobel Yayın No: 957. Fen ve Biyoloji Yayınları Dizisi: 34. Ankara, 192s.
- Yanar, Y.,** 2015. Su ürünleri enzimleri ve enzimlerin işleme endüstrisinde kullanım olanakları. *Ege Üniversitesi Su Ürünleri Dergisi*, 32(2):105-113. doi: 10.12714/egejfas.2015.32.2.07