

УДК 639.3:597-11:597-153

ВЛИЯНИЕ ИДЕЙ Г.С. КАРЗИНКИНА НА РАЗВИТИЕ ИССЛЕДОВАНИЙ ПО ФИЗИОЛОГИИ ПИТАНИЯ РЫБ ВО ВНИИ ПРЕСНОВОДНОГО РЫБОВОДСТВА

М.А. Щербина (ВНИИПРХ, НТЦ «Аквакорм»)

Началом тесного сотрудничества Георгия Сергеевича Карзинкина с ВНИИПРХом послужила организация в 1962 г. аспирантуры. В этот период институт был переведен из Москвы в область на базу племенного карпового хозяйства «Якоть» в район города Дмитрова. Из-за удаленности от Москвы и других научных центров, а также перевода Мосрыбвтуза в Калининград возник дефицит квалифицированных научных руководителей. Тем весомее была помощь Георгия Сергеевича. Он принял на себя научное руководство коллективом неопытной молодежи, собравшейся во ВНИИПРХе из периферийных вузов. За 11 лет у него прошли обучение 19 аспирантов. Из них 12 защитили кандидатские диссертации, а двое — докторские.

ВНИИПРХ привлекал Георгия Сергеевича возможностью использовать пруды в качестве модельного объекта для углубления и уточнения методических подходов к изучению биологической продуктивности водоемов. Немаловажное значение имели экспериментальные возможности обновленного института, наличие большого числа специализированных лабораторий, оснащенных новейшим оборудованием, использование современных методик, а также энтузиазм молодого коллектива. Тематика диссертаций, выполнявшихся под его руководством, охватывала основные ветви различных направлений биологической продуктивности водоемов.

В частности, его очень интересовало воздействие макро- и микроэлементов в виде удобрений и кормовых добавок на экосистему рыбоводных прудов различных географических зон, продукцию гидробионтов, в том числе, разводимых рыб. Интересовали его также вопросы влияния плотности рыбного населения и интенсификационных мероприятий на состояние и продуктивность водоемов, голодный обмен у зимующей молодежи карпов. С большим интересом Георгий Сергеевич относился к исследованиям по разработке биологических основ разведения рыб на базе теплых отработанных вод электростанций, начатых во ВНИИПРХе в 60-е годы, которые положили начало тепловодному промышленному рыбоводству. По этому направлению он был научным руководителем 5-ти аспирантов.

Однако основное внимание Георгия Сергеевича привлекали исследования по физиологии питания и кормления рыб. В своей главной работе «Основы биологической продуктивности водоемов» (1952) он писал, что интенсивность потребления пищи карпом, степень переваримости и трансформации в организме рыб питательных веществ являются важнейшими элементами при определении питательности кормов и оценке возможной рыбопродуктивности водоемов.

При одобрении и научном содействии Георгия Сергеевича с конца 50-х годов во ВНИИПРХе было положено начало новому в прудовом рыбоводстве направлению исследований — разработке физиолого-биохимических основ кормления рыб. До этого времени вопросы организации искусственного кормления

решались главным образом на основе эмпирического подбора компонентов в рационы, а продуктивное действие кормов оценивалось по чисто рыбоводным критериям (затраты внесенного корма, прирост, рыбопродуктивность). В то же время применение в рыбоводстве высокоинтенсивных технологий вызвало резкое снижение доли естественной пищи в рационах рыб и сопровождалось торможением роста, что указывало на низкую питательность применявшихся комбикормов.

Результаты исследований на сельскохозяйственных животных, проводившихся с использованием физиолого-биохимических методов, и успешное применение некоторых из них в работах Георгия Сергеевича, его сотрудников и других исследователей [Карзинкин, 1932, 1935, 1935а; Яблонская 1935; Карпевич, Бокова, 1936, 1937; Пегель, 1953; Шпет, 1952; Винберг, 1956 и т.д.] свидетельствовали о перспективности физиолого-биохимического подхода. Он давал возможность более быстро и эффективно решать ряд теоретических и практических вопросов кормления рыб и был полезен для дальнейшего изучения эколого-физиологических аспектов их питания в естественных условиях.

Для определения переваримости у рыб естественной пищи Георгий Сергеевич создал модификацию балансового метода [Карзинкин, Кривобок, 1962]. Для работы с искусственными кормами, применявшимися тогда в рыбоводстве в рассыпном или тестообразном виде и быстро разрушавшимися под действием воды, этот метод был непригоден. Водная среда не позволяла полностью учесть количество съеденных рыбами комбикормов и выделенных экскрементов.

Поэтому наши исследования были начаты с поиска метода, пригодного для работы с комбикормами. Наиболее целесообразной для определения переваримости показалась идея включения в корм непереваримых веществ. Она была предложена в начале прошлого века шведом Эдиным применительно к сельскохозяйственным животным и получила название «метода инертных веществ». Его главное преимущество — отсутствие необходимости полного учета потребленного корма и выделенных экскрементов. Расчеты ведутся по соотношению питательных веществ на единицу инертного индикатора (маркера) в корме и экскрементах:

$$П = 100 - \frac{И_к}{И_э} \times \frac{В_э}{В_к} \times 100\% ,$$

где П — коэффициент переваримости вещества, % от съеденного; I_k , $I_э$ и V_k , $V_э$ — количество индикатора и питательного вещества в корме и экскрементах соответственно, %.

Однако особенности водной среды обитания рыб поставили перед нами множество трудностей, которые пришлось преодолевать, модифицируя старые и создавая новые методические приемы.

После долгих поисков инертного вещества мы остановили свой выбор на окиси хрома (Cr_2O_3), которая отсутствует в воде, почве, воздухе, не разлагается и не откладывается в организме рыб. Разработали метод равномерного введения ее в комбикорма и способ их изготовления в виде прочных гранул влажного прессования. Тем самым были сведены к минимуму потери индикатора и питательных веществ от механического размывания и экстракции в воде. Позже с этой целью были использованы автокормушки. Были найдены способы сбора экскрементов рыб в зависимости от характера их питания и отработана техника проведения экспериментов в аквариальных установках и прудах [Щербина, 1964, 1971].

Химическая сторона предшествовавших исследований 30–40-х годов ограничивалась в основном определением переваримости сухого вещества, азота (сырого протеина) и энергии. Это было связано, прежде всего, с недостаточностью вещества для анализов применявшимися методами, т.к. количество экскрементов, которые удавалось получить от рыб при проведении балансовых опытов, было очень мало.

После большого числа исследований по подбору, модификации и объединению в единую схему современных для 60–70 годов микрометодов мы получили

возможность работать с малыми навесками. При наличии 0,5–1,0 г сухого вещества удавалось последовательно определять влагу, сырой жир, легко- и трудногидролизуемые углеводы с последующим хроматографическим анализом моносахаридов и 15-ти аминокислот, лигнина, клетчатки, а из минеральных элементов — азота, фосфора, кальция, магния, окиси хрома, всего более 25 веществ [Щербина, 1969, 1971; Щербина и др., 1971]. Впоследствии в эту схему вошли определения фракционного состава липидов [Сергеева, 1983, цит. по Щербине, 1983].

Для индивидуальной оценки питательности сырья, помимо учета его химического состава и переваримости, были введены показатели эффективности использования на рост рыб сухого вещества (по терминологии Г.С. Карзинкина - продуктивного действия корма), сырого протеина и энергии.

Эффективность использования, т.е. отношение количества вещества, накопленного в организме рыб, в % от съеденного, является мерилем отложения (ретенции) или трансформации (конверсии) питательного вещества корма в организме рыб за определенный период. В связи с этим опыты по определению переваримости совмещались с длительными ростовыми экспериментами.

Для расчета всех показателей во время опытов снимались данные о приросте массы рыб, учитывалось количество потребленного корма, вычислялись кормовые коэффициенты, получаемая продукция рыб. Определялся химический состав кормов, экскрементов, а также рыб до и после опыта. Основные результаты этих исследований, выполненные с участием аспирантки Георгия Сергеевича Е.З. Эрман и сотрудников лаборатории В.Ф. Мочульской, О.П. Казлаускене, Т.Г. Столяровой, изложены во многих публикациях и обобщены в монографии «Переваримость и эффективность использования питательных веществ искусственных кормов у карпа» [Щербина, 1973а].

На базе вышеописанных методических разработок мы смогли углубить и расширить знания, полученные Георгием Сергеевичем и его последователями по пищеварению рыб [Карзинкин, 1932, 1935, 1935а, 1952; Яблонская, 1935; Карпевич, Бокова, 1936 и др.]. Для этого в качестве модельных объектов был избран бентосоядный карп с непрерывным типом питания, не имеющий желудка и соляно-кислого пищеварения, а также пелагический хищник с порционным питанием — радужная форель, обладающая хорошо развитым желудком, системой пилорических придатков и коротким кишечником.

В синхронных исследованиях химического состава химуса и резорбции отдельных нутриентов было установлено, что, несмотря на различия в строении органов пищеварения, типе питания и качестве корма, переваривание в кишечниках рыб осуществляется в среде с высоким и относительно постоянным содержанием воды (80–85%). В желудке форели пища обводняется в зависимости от ее первоначальной влажности и возрастает с увеличением длительности пищеварения. Реакция среды в кишечнике определяется у рыб, как и у высших позвоночных, реакцией водородных ионов желчи и панкреатического сока, поступающих в передний отдел. У карпа рН химуса колеблется в от 6,6 до 7,3, у форели — 7,7–8,2. В желудке форели рН составляет 4,0–5,7, при отсутствии пищи — реакция нейтральная.

Было показано, что при переваривании заглоченная пища претерпевает химические изменения, имеющие у обоих видов сходный характер. У карпа на фоне общих тенденций снижения сухого органического вещества от передней части кишечника к анусу обнаружена определенная вариабельность химуса в зависимости от качества пищи. У форели наибольшие колебания состава химуса отмечены в желудке. Кишечный химус относительно стабилен [Щербина, Казлаускене, 1971; Щербина, Эрман, 1971; Трямкина, 1975 и др.].

Было выяснено, что расщепление и всасывание всех изученных веществ (белков, 15 аминокислот, общих липидов, легко- и трудногидролизуемых углеводов, фосфора, кальция, магния) у карпа и форели осуществляются одновременно и по всей длине пищеварительного тракта (рис. 1) независимо от его строения и типа пищеварения [Щербина, 1967, 1969, 1970; Щербина, Трямкина, 1973].

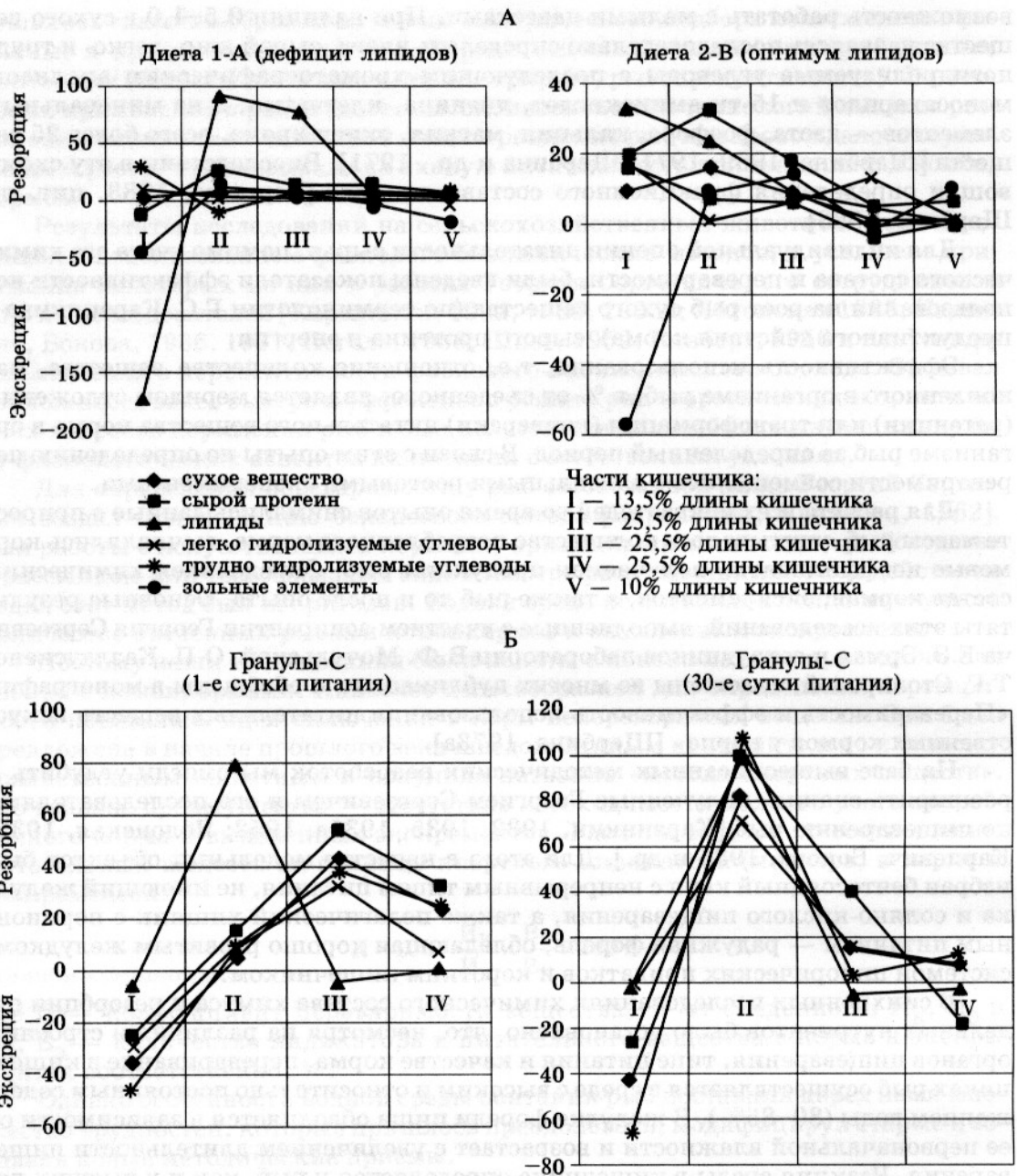


Рис. 1. Резорбция и экскреция нутриентов в пищеварительном тракте карпа (А) и форели (Б), % от съеденного. Части пищеварительного тракта: I — желудок, II — область пилорических придатков, III — тонкая кишка, IV — толстая кишка

Однако процесс всасывания для большинства изученных веществ не стабилен и характеризуется в кишечнике четко выраженным проксимо-дистальным градиентом. Максимумы расщепления и всасывания белка и аминокислот у карпа (до 70–85%) обнаружены в передней расширенной и примыкающей к ней второй части кишечника, что составляет 1/3 его длины. Количество переваренного белка и резорбированных аминокислот на этом участке может достигать 70–85% [Щербина, Сорвачев, 1967, 1969; Щербина, 1965 и др.].

Установленные связи противоречили ранним данным Георгия Сергеевича [Карзинкин, 1932], исследовавшего пищеварение верховки, плотвы и карася. Этим рыбам скармливали белки куриного яйца, окрашенные краской «цианоль», которая, по мнению Б. Кедровского, связываясь с белками, при их всасывании должна была окрашивать слизистую оболочку. Местом наиболее интенсивной окраски, а следовательно, как предполагалось, и всасывания белка, оказался дистальный отдел кишечника вблизи ануса. Аналогичные данные по-

лучил Б.В. Краухин [1963], используя хронические фистулы. Наше объяснение, что подобное противоречие возникло в связи со свойством «цианоль» долгое время оставаться в кишечнике, присоединяясь к свободным связям фрагментов еще не переваренного белка, и всасываться с их последними порциями, было дополнено другим важным аргументом. В этот период А.М. Уголев [1963] открыл новый, более мощный, чем полостной, механизм контактного (или пристеночного) переваривания пищи, который осуществляется на поверхности слизистой оболочки кишечника, объединяя во времени процессы расщепления и всасывания. У карпа, имеющего наибольшую поверхность слизистой в переднем отделе, Ш.А. Берман [1964] обнаружила там максимум активности ферментов пристеночного пищеварения, а минимум — в заднем. Дополнительными аргументами служили и старые работы зарубежных ученых [Knauth, 1897, 1898; Mann, 1935], а также В.А. Пегеля [1950] о максимуме активности протеолитических ферментов в передних отделах кишечника.

Георгий Сергеевич признал объективность приведенных аргументов и полученных данных и дал добро на продолжение исследований с использованием разработанного нами методического подхода.

Анализ большого количества материалов, собранных к концу 60-х и середине 70-х годов, позволил установить локализацию максимумов всасывания всех питательных веществ в передней расширенной или примыкающей к ней части кишечника карпа и дал основание утверждать, что передний отдел не может быть сравним с желудком, как полагали это ранее. Выполняя депонирующую функцию, он, тем не менее, сходен с верхним отделом кишечника высших позвоночных, где отмечены максимумы резорбции [Уголев, 1963, 1985]. Было показано, что отсутствие у карпа желудка и связанного с ним пепсинового пищеварения не замедляет темпов переваривания пищи. Здесь возможна резорбция 1/4 части общего количества питательных веществ и энергии, доступных организму рыб из корма (в том числе до 25% азотистых веществ, 40% основных протеиногенных аминокислот, 90% легкогидролизуемых углеводов, много кальция, фосфора и т.д.) [Щербина, Сурина, 1969; Щербина, 1970, 1980].

Наблюдая локализацию всасывания в кишечнике, помимо описанных общих тенденций, мы обнаружили в большом числе случаев противоположно направленные и весьма существенные смещения максимумов и минимумов резорбции некоторых аминокислот, углеводов и липидов. Это дало нам основание полагать, что функциональные резервы кишечника карпа велики и его слизистая оболочка может всасывать значительно большие количества питательных веществ, чем это происходит при переваривании обычных комбикормов. Лимитирующим фактором является скорость высвобождения мономеров, т.е. доступность полимеров пищи для ферментативной обработки. Кроме того, сведения о динамике резорбции 15 исследованных аминокислот (в том числе, лизина, аргинина, метионина и др.) свидетельствовали о сходстве химического действия и специфичности протеолитических ферментов (в частности, трипсина и химотрипсина) у теплокровных и холоднокровных животных [Щербина, 1969, 1980].

Анализ интенсивности переваривания и резорбции углеводов, выполненный сотрудниками лаборатории и аспиранткой Георгия Сергеевича Е.З. Эрман, показал, что свободные сахара всасываются очень быстро, а из моносахаридов — гексозы лучше пентоз. Полисахариды опорных тканей из кормов, богатых сахарами и крахмалом, перевариваются у карпа плохо. Наоборот, их переваривание активизируется, если в кормах много лигнина, клетчатки и пектинов и мало крахмала и сахаров [Щербина, 1970; Эрман, 1970, 1971]. Это предполагает наличие достаточно широких адаптивных возможностей пищеварительной системы карпа, в результате чего он приобрел способность питаться разнообразной растительной пищей, богатой различными углеводами.

Изучением пищеварения у радужной форели занималась совместно с нами аспирантка Георгия Сергеевича С.П. Трямкина. Она показала, что основное место всасывания нутриентов — тонкая кишка и область пилорических придатков. Здесь в определенных условиях может быть резорбировано до 90% белков, липидов и углеводов от их общего количества, доступного рыбе из кормов. В процессе длительной адаптации форели к корму происходит смещение максимумов

в более близкую к желудку часть кишечника. Однако максимум всасывания липидов во всех случаях строго локализован в области пилорических придатков (см. рис.1).

Эти результаты дали основание заключить, что область пилорических придатков, функциональное значение которой длительное время оставалось неясным [Халилов, 1966; Доброволов, 1966 и др.], есть орган, активно осуществляющий гидролитические и транспортные функции. Было установлено, что желудок форели, который, как и у высших позвоночных, служит депонирующим органом, где происходит первичная химическая обработка пищи, выполняет и функцию всасывания. В определенных условиях здесь может быть резорбировано до 40% липидов, 29% белков, 26% углеводов от общего количества переваренных [Щербина, Трямкина, 1973; Трямкина, 1975, 1977]. Сравнение с литературными данными по высшим позвоночным [Гройсман, 1974] показало, что объем всасывания в желудке форели значительно больше. Позднее эти результаты были подтверждены работами зарубежных исследователей [Austreng, 1978, K. Dabrowski, H. Dabrowska, 1981].

На основе комплексного и синхронного изучения количественной стороны всасывания питательных веществ и химического состава химуса было описано новое явление — экскреция эндогенных соединений через пищеварительный тракт рыб (см. рис.1). Процесс оказался тесно связанным с качественным составом корма и был более выраженным при недостатке или избытке каких-либо питательных веществ. По нашим определениям, количество выделенного из организма в кишечник карпа эндогенного азота могло достигать 25% от полученного с кормом, липидов — 240%, кальция — более 200%, магния — 60%, фосфора — 40% [Щербина 1971, 1973, 1980, 1984, 1984a]. Таким образом, в кишечнике карпа уравнивался состав всасываемой смеси. Это позволило предположить сходство в обменных функциях пищеварительной системы низших и высших позвоночных, что подтверждалось публикациями И.П. Разенкова [1948], А. Синещекова [1972], Г. Шлыгина [1974], А.М. Уголева [1985], А.М. Уголева и В.В. Кузьминой [1993], работавших с сельскохозяйственными животными и человеком.

Было выяснено, что подобная коррегирующая деятельность пищеварительного аппарата и его участие в общем обмене веществ усложняются в зависимости от степени дифференциации пищеварительной системы рыб. У форели, имеющей желудок и более дифференцированный кишечник, этот процесс выражен сильнее, чем у безжелудочного карпа. Высокая степень эндогенной экскреции указывает на несоответствие соотношения питательных веществ в корме потребностям рыб и является показателем несбалансированности комбикорма. Посредством эндогенной экскреции хищная форель острее реагирует на недостаточную питательность корма, чем всеядный карп [Трямкина, 1977; Щербина, 1980, 1984a].

В процессе выполнения исследований нас заинтересовало соотношение ферментовыделительной и резорбтивной функций пищеварительного тракта. Мы опирались на известное положение, что ферментная адаптация пищеварительной системы, являясь первой ступенью биохимической адаптации организма, играет решающую роль в процессах приспособления животных ко всей совокупности алиментарных и экологических условий питания [Хочачка, Сомеро, 1988]. Эту работу выполнили наша совместная с Георгием Сергеевичем аспирантка Л.Н. Трофимова и Т.В. Щербина. Ими было показано, что распределение ферментативных активностей неоднородно. Активность панкреатических протеаз и амилаз в содержимом кишечника (рис. 2) убывает в проксимодистальном направлении. Активность протеаз, локализованных в слизистой оболочке и обеспечивающих мембранное пищеварение, напротив, возрастает [Трофимова, 1974, 1979; Трофимова и др., 1975]. На рисунках видно, что между интенсивностью резорбции продуктов расщепления белков и углеводов на всем протяжении пищеварительного тракта карпа и распределением активностей панкреатических и кишечных ферментов отсутствует синхронность [Трофимова, Щербина, Щербина, 1976; Щербина, Трофимова, Казлаускене, 1976; Щербина, Щербина, Казлаускене, 1977].

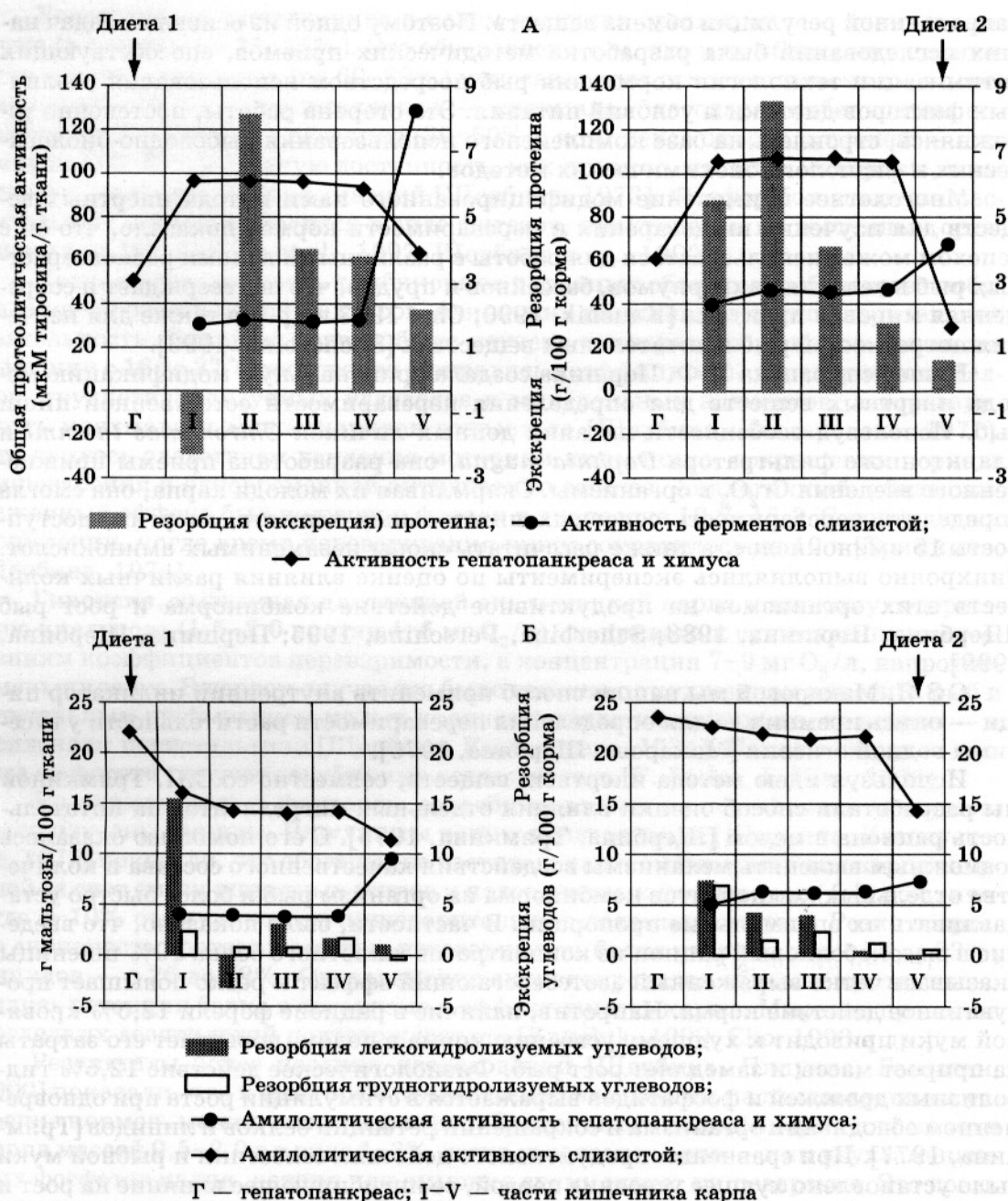


Рис. 2. Соотношение ферментовыделительной и всасывательной функций у карпа: А — протеолитическая активность и резорбция протеина; Б — амилолитическая активность и резорбция углеводов

Полученные материалы по пищеварению рыб, обладающих желудочно-кишечным и только кишечным пищеварением, позволили показать, что у рыб, как и у высших позвоночных, пищеварительный аппарат, помимо выполнения гидролитической, всасывательной, моторной и выделительной функций, принимает участие в общем обмене веществ. Это происходит за счет выделения из организма в просвет кишечника эндогенных соединений, которые после расщепления резорбируются и поступают в кровь, где вновь включаются в кругооборот. Тем самым пищеварительная система играет важную роль в поддержании гомеостаза в организме. Это обеспечивает слаженность и высокую интенсивность обменных реакций и совершенствуется при усложнении органов пищеварения [Щербина, 1980, 1984].

Изучение пищеварительных функций у рыб проводилось с целью разработки способов повышения продуктивного действия искусственных кормов путем

направленной регуляции обмена веществ. Поэтому одной из основных задач наших исследований была разработка методических приемов, способствующих оптимизации технологии кормления рыб посредством использования различных факторов диеты и условий питания. Эта сторона работы, постепенно усложняясь, строилась на базе комплексного использования рыбоводно-биологических и физиолого-биохимических методов.

Многолетнее применение модифицированного нами метода инертных веществ для изучения пищеварения и переваримости кормов показало, что он с успехом может использоваться для работы с различными видами разновозрастных рыб в условиях аквариумов, бассейнов и прудов, что подтверждает и современная мировая практика [Kaushik, 1990; Cho, 1993 и др.], а также для изучения потребностей рыб в питательных веществах [Shcherbina, 1993].

Наша аспирантка И.Ф. Першина создала оригинальную модификацию метода инертных веществ для определения переваримости естественной пищи рыб. Используя особенности питания донных личинок *Chironomus thummi* и планктонного фильтратора *Daphnia magna*, она разработала приемы прижизненного введения C_2O_3 в организмы. Скармливая их молоди карпа, она смогла определить переваримость основных питательных веществ, энергии, доступность 15 аминокислот, а также рассчитать скоры незаменимых аминокислот. Синхронно выполнялись эксперименты по оценке влияния различных количеств этих организмов на продуктивное действие комбикорма и рост рыб [Щербина, Першина, 1988; Scherbina, Perschina, 1995; Першина, Щербина, 1999].

С З.Я. Макаровой мы нашли способ применить внутренний индикатор пищи — окись кремния — для определения переваримости растительности у гусеницы водной огневки [Макарова, Щербина, 1975].

Используя идею метода инертных веществ, совместно со С.П. Трямкиной мы разработали способ оценки влияния отдельных ингредиентов на питательность рациона в целом [Щербина, Трямкина, 1975]. С его помощью оказалось возможным выяснять механизмы воздействия качественного состава и количества отдельных компонентов комбикорма на организм рыб и более быстро устанавливать их оптимальные пропорции. В частности, было показано, что введение в высокобелковый рацион из концентратов животного белка 19% пшеницы оказывает четко выраженный азотсберегающий эффект и резко повышает продуктивное действие корма. Напротив, наличие в рационе форели 12,5% кровяной муки приводит к худшему усвоению корма в целом, повышает его затраты на прирост массы и замедляет рост рыб. Физиологическое действие 12,5% гидролизных дрожжей и фосфатидов выражается в стимуляции роста при одновременном обводнении организма и сокращении ретенции белков и липидов [Трямкина, 1977]. При сравнении продуктивного действия селезенки и рыбной муки было установлено худшее усвоение первой, ее ингибирующее влияние на рост и повышенные (в 2 раза) кормовые коэффициенты [Трямкина, 1973]. Это дало основание рекомендовать полную замену в рационах форели селезенки на рыбную муку, что повсеместно вошло в современную практику форелеводства.

Комплексный метод физиологической оценки питательности кормов, включающий определение переваримости [Щербина, 1983], дал возможность не только получать сравнительную характеристику различных рецептур, но и выявлять достаточно сложные взаимодействия между кормом и организмом рыб, устанавливать, на какой стадии их контакта происходят наибольшие потери питательных веществ.

Выполненное в этом плане экспериментальное изучение переваримости питательных веществ у карпа и форели показало, что приблизительно половина сухого вещества современных комбикормов при нормальном уровне кормления не используется рыбами. Из основных питательных веществ быстрее всего расщепляются и всасываются белковые соединения. В большинстве случаев независимо от количественного содержания именно белок (диапазон 70–85%) и составляющие его аминокислоты (до 90%) являются наиболее доступной частью корма. Достаточно полно перевариваются липиды и входящие в их состав жирные кислоты [Сергеева, 1984].

Углеводистая часть кормов в целом доступна организму рыб значительно хуже (в среднем на 35–55%). Это обусловлено тем, что в комбикормах количество хорошо усвояемых (на 60–80%) моносахаридов относительно мало, а переваримость основного полисахарида — крахмала, благодаря особенностям его химической структуры невелика (30–50%), комплекса опорных тканей — еще меньше (10–35%). Низкую доступность, как правило, имеют и минералы, в частности, кальций, натрий, магний [Щербина, 1973]. Фосфор большинства растительных кормов находится в виде фитатов, практически не доступных организму рыб [Shcherbina et al., 1997; Щербина и др., 1999].

Низкая переваримость комбикормов у главных объектов рыбоводства побудила нас провести поиск факторов, влияющих на активность пищеварительной деятельности. Одной из первых была изучена **температура**. У карпа при ее повышении с 16 до 27 °С достоверно снижались коэффициенты переваримости белков, трудногидролизуемых углеводов и минеральных элементов, а переваримость крахмала и моносахаридов возрастала [Щербина, Казлаускене, 1971]. Это явилось следствием усиления моторики кишечника, сокращения периода пищеварения и одновременной активизации амилаз. Аналогичный и более выраженный эффект был получен у форели в диапазоне 12,7–16,3 °С при разовом кормлении, когда время переваривания пищи сократилось на 10 ч [Трямкина, Щербина, 1974].

Гипоксия, вызванная длительной акклимацией карпа к низкому содержанию кислорода (1,5–2,0 против 4–6 мг O₂/л), не привела к существенным изменениям коэффициентов переваримости, а концентрация 7–9 мг O₂/л, напротив, уменьшила их. В первом случае это было связано с ухудшением аппетита рыб и длительным пребыванием малых количеств пищи в кишечнике, во втором — с усилением перистальтики [Щербина, Казлаускене, 1974]. Позднее сходные данные на форели получают зарубежные исследователи [T. Poilot, J. Njue, 1988].

Из **алиментарных факторов**, способных влиять на переваримость кормов, были изучены **липиды**. Результаты наших исследований [Щербина, Казлаускене, 1975] показали, что обогащение растительных комбикормов для карпа энергией за счет смеси животных жиров и подсолнечных фосфатидов (4:1) в количестве 5–10% стимулировало пищеварительную деятельность рыб. Резко возросла активность протеаз и амилаз, переваримость белка увеличилась с 58 до 83%, липидов — с 26 до 78%. Одновременно активизировался обмен веществ, повысились ретенция белка в организме и эффективность корма. Мировая практика последних десятилетий подтверждает это [Kaushik, 1990; Cho, 1993 и др.].

Результаты более поздних исследований [Щербина, Чяпулис, Гамыгин, 2000] показали, что к факторам, существенно влияющим на пищеварение и усвоение кормов, можно отнести **фосфор**. Введение его в комбикорма для молоди карпа массой 0,5–2,0 г в виде 1–3% легко усвояемых одно — или двухзамещенных фосфатов калия, натрия или аммония стимулирует пищеварение. Это повышает переваримость корма на 3–15% в основном за счет возросшей абсорбции белка (до 13%), фосфора и других минералов (в 1,5–2,0 раза). Одновременно наблюдались активизация роста рыб (на 20–47%), сокращение общей потребности в пище до 32% и снижение кормовых коэффициентов до 39%. Отмечено интересное явление — обогащение рационов легкодоступными фосфатами способствует сокращению у рыб относительной и абсолютной экскреции фосфора с фекалиями (в наших экспериментах с 23 до 10 г на 1 кг прироста рыб), что снижает опасность загрязнения воды промышленных хозяйств.

Были установлены и вычленены **генетически обусловленные различия** в переваримости и эффективности использования комбикормов на сеголетках карпа 4-х генотипов (голые, линейные, разбросанные, чешуйчатые). Показано, что у чешуйчатых карпов с преобладанием наследственности дикого сазана пищеварительная система хуже переваривает комбикорма, особенно их углеводистую часть. У рыб, в генотипах которых преобладала наследственность культурных карпов, статистически достоверных различий не выявлено. Однако по характеру конверсии питательных веществ группы линейных и голых карпов обнаружили лучшую способность к усвоению искусственных кормов, чем разбросанные и тем более чешуйчатые [Щербина, Цветкова, 1974, 1974а]. Влияние

генотипа на активность пищеварения позднее было подтверждено на различных формах форели [Reinitz et. al., 1994] и атлантическом лососе [Torrissen et al., 1994].

Поиск путей увеличения переваримости комбикормов привел нас к идее использовать поверхностно-активные вещества. Предполагалось, что они должны увеличить поверхность контакта пищи с пищеварительными соками и тем самым повышать переваримость корма.

После многолетних экспериментов был подобран ряд неполярных растворителей, которые используются в пищевой промышленности. К ним относятся так называемые фолсы. Не изменяя питательных свойств корма, в малых количествах (0,05–0,20%) они оказались способными стимулировать пищеварительную деятельность рыб, в частности, всасывательные и ферментовыделительные функции. Эффект превзошел все ожидания, он выразился в повышении переваримости корма на 20–35% за счет увеличения доступности белка (на 10–15%), углеводов (на 10–40%) и минералов. Кроме того, проявилось неожиданное для нас другое важное свойство — способность повышать усвоение переваренной части корма и, в частности, белка. В результате конверсия питательных веществ у карпа возросла на 30–50% при ускорении роста и значительном сокращении кормовых коэффициентов. Аналогичный и более выраженный эффект был получен на радужной форели [Линник, 1987; Кузьмина и др., 1990; Щербина, Линник и др., 1990; Щербина, Линник и др., 1990а, 1992; Патент №1550650, 1990]. В исследованиях, проведенных совместно с Академией медицинских наук России, удалось показать, что эффекты, обнаруженные у рыб, проявляются и у теплокровных животных.

Другое направление поиска повышения переваримости — **испытание различных технологий изготовления комбикормов**. Первоначально проверяли влияние степени размола исходных компонентов на удобоваримость комбикорма для карпа перед гранулированием способом сухого прессования. Было выяснено, что увеличение переваримости продукционных комбикормов для 2-леток карпа происходит в результате измельчения частиц до размеров 0,6–0,5 мм. При $d = 0,03$ мм переваримость резко снижается из-за очень плотного сцепления частиц. Гранулы плохо дробятся глоточными зубами, не разрыхляются и долго сохраняют свою прочность в кишечниках. Это затрудняет проникновение пищеварительных ферментов к частицам корма, гранулы оказываются неудобоваримыми, и продуктивное действие корма снижается.

В начале применения гидротермических технологий изучалось влияние способов влажного и сухого прессования при гранулировании на эффективность кормления. Лучшие результаты по переваримости и продуктивному действию у карпов дал способ влажного прессования. Однако из-за его большой энергоемкости, сложности оборудования и стоимости преимущество при промышленном производстве было отдано способу сухого прессования [Щербина, Эрман и др. 1970; Гамыгин и др., 1989]. Помимо рыбоводно-биологической характеристики, оценивали уровень механических потерь и экстракции питательных веществ из кормов, изготовленных различными способами [Щербина, 1971; Щербина, Киселев, 1985]. Особое внимание было уделено влиянию способов изготовления рыбной муки и стабилизации жиров на ее питательные свойства для различных видов рыб [Щербина, Сергеева и др., 1993; Щербина, Сергеева, Трофимова и др. 1984], а также кормовых дрожжей [Дума, 1987а].

В этот период был сформирован новый методический подход к изучению питательности кормов для рыб [Щербина, 1975, 1983]. Он учитывал не только содержание в корме питательных веществ и энергии, а также степень их переваримости, эффективности использования сухого вещества, белка, энергии на прирост массы, но и изменения в обмене веществ и росте рыб. Одним из новых элементов этого подхода было определение степени соответствия доступных аминокислот в компоненте потребностям в них организма рыб, т.е. скорам (S)

$$S = \frac{\% \text{ аминокислоты в корме}}{\% \text{ аминокислоты в идеальном белке}} \times 100\% .$$

Расчеты соотношения незаменимых аминокислот в идеальном белке карпа были выполнены на основе анализа собственных и литературных данных [Щербина, Салькова, 1987]. Одновременно учитывались и обычные рыбоводные характеристики: затраты съедаемого корма, выживаемость и получаемая продукция. Для выявления индивидуальной питательности и специфических свойств различных видов сырья их испытывали в виде монодиеты и в составе комбикормов. По этой схеме к настоящему времени изучены 40 основных компонентов комбикормов (13 видов зерна и продуктов его переработки, 10 видов жмыхов и шротов, 2 вида бобовых, 9 видов сырья животного происхождения, 6 — продуктов микробиосинтеза). На основе этих данных были созданы высокоэффективные рецепты комбикормов для карпа, которые выпускаются в промышленных масштабах. Разработаны методические указания по испытанию комбикормов для карпов, выращиваемых в прудах [Щербина, 1988].

Важным теоретическим итогом работ 60–85-х годов было установление сходства в реакции рыб, различающихся типом пищеварения (последовательное солянокислое-щелочное у рыб, имеющих желудок, и нейтрально-щелочное у безжелудочных), на специфические особенности кормовых средств. Это дало возможность использовать в практических целях данные, полученные на одних видах рыб, применительно к другим, сокращая тем самым объем экспериментальных исследований.

Большой массив накопленных данных побудил нас исследовать — существует ли зависимость пластического обмена у рыб от качественных различий в питании и температуры среды. Оказалось, что прямая коррелятивная связь между количеством белка в корме и концентрацией органических и минеральных веществ в приросте различных видов рыб (каarp, радужная форель, бестер, желтохвост, морской лещ) отсутствует. В то же время снижение средней температуры вегетации с 22 до 18 °С привело к значительному обводнению прироста, снижению уровня общих липидов и к резким изменениям соотношения основных органических и минеральных соединений в сухом веществе. Причем, у молоди это выражено сильнее, чем у рыб старших возрастов [Щербина, 1984б].

В этот же период сотрудники лаборатории с участием аспиранта Георгия Сергеевича В.А. Слепнева выполняли работы по изучению физиологии зимующих сеголетков карпа. Исследования велись в аспекте оценки влияния на голодающую молодь биотических (генетическая принадлежность, масса рыб), абиотических (уровень водообмена, температурный режим), смешанных (плотность посадки в пруды молоди в летний и зимний периоды) и алиментарных факторов [Слепнев, 1972, 1974; Щербина, Баженова и др. 1974, 1974а; Щербина, Головинская и др., 1974]. Одновременно с учетом обычных рыбоводных показателей (выживаемости, упитанности, потери массы) была изучена динамика обмена веществ и утилизации эндогенной энергии в различные периоды зимовки. Определялась степень участия белков, жиров, углеводов и минеральных элементов мышц, печени, кишечника, тканей скелета и головы, кожи с плавниками в зимнем эндогенном питании [Щербина, 1989]. Впервые на рыбах были выполнены эксперименты по изучению глюконеогенеза. Было выяснено, что голодающие рыбы, так же как и теплокровные животные, обеспечиваются энергией глюкозы за счет этого процесса. Причем, в начальный период зимовки (октябрь – январь) главным источником глюконеогенеза служат липиды и лишь частично — белки. По мере удлинения сроков голодания степень участия белков возрастает, достигая максимума в феврале – марте [Щербина, Мукосеева, 1978].

Новый виток исследований в 80–90-х годах был выполнен с целью количественной оценки вида и качества пищи молоди карповых рыб (карпа, белого амура, белого и пестрого толстолобиков) в летний период на обмен веществ и их выживаемость во время зимовки. Установлен минимальный уровень естественной пищи в рационах сеголетков карпа при выращивании в прудах и кормлении комбикормом (~60–40 ‰ в расчете на сырое вещество в среднем за вегетацию). Ниже его происходят сдвиги в обмене веществ в период роста. При зимнем голодании это сопровождается повышенной утилизацией белков и липидов (в частности, эссенциальных жирных кислот), что приводит к снижению общей резистентности рыб и возрастанию смертности во время зимовки, а также при

последующем выращивании [Щербина, Касаткина и др., 1987; Касаткина, 1988].

Рыбоводные и физиолого-биохимические эксперименты нашего аспиранта А.С. Гиряева позволили выявить причину отрицательного влияния совместной зимовки в прудах молоди карпа и толстолобиков. Было показано, что подвижные стаи толстолобиков стрессируют карпов, насильственно вовлекая их в движение. У тех и у других резко активизируется обмен веществ и усиливается расход эндогенных запасов. Отрицательный эффект, выраженный в потерях летних накоплений, снижении резистентности и выживаемости, у малоподвижного карпа проявляется сильнее, чем у толстолобиков [Гиряев, 1990; Щербина, Гиряев, 1990]. Изучено влияние условий летнего питания, в особенности наличия естественной пищи в рационах молоди белого амура и карпа в прудах, на химический статус рыб, обмен веществ (в частности, жирных кислот) и выживаемость в период вегетации и зимовки [Щербина и др., 1999].

В процессе выполнения этих исследований А.С. Гиряев выращивал молодь и сеголетков карпа, а также растительноядных рыб в прудовых и индустриальных тепловодных хозяйствах. Обратив внимание на резкое изменение состава зоо- и фитопланктона (массовое развитие синезеленых водорослей) в водоемах-охладителях ТЭЦ, он провел углубленные биохимические исследования по влиянию эколого-физиологических условий на статус рыб и выделил три главных фактора: температуру обитания, интенсивность и качество питания и степень естественной подвижности. Наиболее четко корреляция проявлялась в изменении соотношений жирных кислот различной степени насыщенности. Удалось показать, что интенсификация тепловодного рыбоводства, оказывая неблагоприятное влияние на трофическую структуру экосистемы водоемов, влечет за собой нарушение естественного соотношения жирных кислот в пище и организме рыб. А это сопровождается снижением общей резистентности и повышением смертности рыб [Гиряев, 1990].

Несколько особняком стоит работа аспирантки А.Е. Касаткиной, которая, выращивая посадочный материал карпов, провела синхронное изучение морфогенеза и химического состава икры, эмбрионов, предличинки и личинок карпа. Оказалось, что рост и развитие эмбриона до стадии «глазка» обеспечиваются за счет утилизации около половины органических и 60% минеральных веществ икры. Основным пластическим и энергетическим материалом являются азотсодержащие вещества. Они использовались в метаболизме в 15 раз активнее, чем липиды, удовлетворяя 3/4 потребностей эмбриона в энергии. Развитие до стадии предличинки шло за счет утилизации в обмене 63% сухих веществ, запасенных в икре, 67% азотсодержащих веществ, 75% углеводов и 61% энергии. Общий расход суммы незаменимых кислот составил 42%, заменимых — 45%. В энергетических тратах доля белка была основной — 80%. После перехода на активное питание обнаружены резкие различия в липидном и минеральном обмене у личинок, питавшихся стартовым кормом «Эквизо-1» и зоопланктоном. У первых они сопровождались задержкой в развитии и росте [Касаткина, Щербина, 1999].

Все вышеперечисленные исследования послужили основой для создания серии рецептов высокоэффективных комбикормов для молоди и старших возрастных групп карпов и отработки отдельных элементов технологии кормления и зимнего содержания рыб [Щербина, 1976, 1984в; Щербина, Грудцина, 1976; Щербина, Абросимова, Сергеева, 1985; Щербина, Касаткина, 1987; 1987а; Дума, 1987 и др.].

Между тем, применение в промышленных хозяйствах высокопитательных комбикормов, которые вырабатывались специализированными заводами в 70–80-х годах, не дало ожидаемого рыбоводного и экономического эффекта. Памятуя, что новое — это хорошо забытое старое, мы вновь обратились к книге Георгия Сергеевича «Основы биологической продуктивности водоемов» [Карзинкин, 1952]. Во второй части этой книги, посвященной питанию рыб и определению их потенциальной продукции, содержится трактовка таких широко употребляемых в рыбоводстве терминов, как «продуктивное действие корма», «кормовой коэффициент», «оплата корма». Под *кормовым коэффициентом* понима-

лось отношение «съеденный корм – весовой прирост»; *оплата корма* — «вне-сенный в пруд корм – прирост», *продуктивное действие* — отношение сухого веса съеденной пищи к приросту сухого вещества в теле рыб.

В рыбоводной практике из-за трудностей учета съеденного комбикорма и вычленения в рационах рыб доли естественной пищи происходила подмена содержания термина «*кормовой коэффициент*», закрепленная нормативно технологическими рекомендациями [Федорченко и др., 1992 и т.д.]. Согласно им, *расчет кормового коэффициента производится делением количества внесенного в пруд комбикорма на прирост массы рыб, из которого вычитается продукция, полученная за счет естественной пищи*. При этом допускается, что весь комбикорм, внесенный в пруд, съедается рыбами. Прирост за счет естественной пищи рассчитывается ориентировочно по нормативным среднезональным показателям рыбопродуктивности или ее значениям в прудах без кормления. В то же время не учитывается, какая часть задаваемого корма съедается рыбами, а какая не используется по различным причинам (в частности, излишнего количества вносимого корма, рассеивания на воздухе и в воде, плохой его доступности из-за неудовлетворительного качества изготовления, вкуса, репеллентности, нерациональной технологии скармливания, температуры, гидрохимического режима и т.д.), составляя прямые потери. Вследствие этого показатели кормового коэффициента, оплаты (затрат) корма оказываются необъективными, а сведения о кормовом коэффициенте и затратах комбикормов, поступающие из промышленных хозяйств и определяемые экспериментально, имеют широкий диапазон колебаний и не сопоставимы.

Поэтому мы поставили перед собой цель — усовершенствовать методику определения *кормовых коэффициентов* для прудового рыбоводства. Первоначально был разработан *способ определения суточных рационов* у рыб, выращиваемых в прудах и питающихся смесью комбикорма и естественной пищи [Щербина, Рекубратский, Киселев, 1982]. Ранее определения суточных рационов рыб велись на основании учета массы сырого химуса и соотношения различных компонентов пищевого комка у одновременно отловленной группы рыб или рыб, вылавливаемых периодически в течение суток. Естественную пищу восстанавливали по остаткам с достаточным приближением, комбикорм — по разности между массой сырого химуса и реконструированным количеством естественной пищи. Подобные методические подходы не давали достаточно точных характеристик интенсивности питания рыб, количества комбикорма и естественной пищи в суточных рационах.

В качестве основы был избран метод Байкова [Bajkov, 1935] для рыб с равномерным типом питания и ритмическим циклом продолжительностью 1 сут. В нашей модификации определение суточных рационов базировалось на количественном учете содержимого пищеварительного тракта, выраженного в сухом веществе, у рыб, отловленных через равные периоды в течение суток, времени продвижения пищи по кишечнику и степени ее переваривания. Суть метода отражает формула

$$P = I_n^{2/3} \times \frac{24}{B},$$

где P — суточный рацион в сухом веществе пищи, % массы рыб; I_n — среднесуточный индекс потребления (процентное отношение сухого вещества всей съеденной пищи, реконструированной по массе химуса и коэффициентам переваримости, к массе тела рыб); $2/3$ — коэффициент, введенный для учета влияния наполнения кишечника на скорость его освобождения [Рекубратский, Першина, 1987]; 24 — продолжительность наблюдений, ч; B — время прохождения пищи по кишечнику (промежуток времени от начала питания голодных рыб до начала дефекации, ч).

Для определения значений « B » Н.В. Рекубратский предложил специальную диаграмму. Она основана на данных, полученных им в регулируемых условиях и при наблюдениях за питанием рыб в прудах, а также в аквариальных экспериментах аспиранта А.Ю. Киселева [1984]. Диаграмма отражает зависимость времени *прохождения* пищи от массы рыб, температуры воды, концентрации

кислорода и приведена в наших «Методических указаниях...» [Щербина, Рекубратский, Киселев, 1987].

Для расчета среднесуточного индекса потребления использовались данные о количестве сухого вещества в кишечниках рыб, выловленных через равные промежутки времени в течение суток. В связи с тем, что кишечники не всегда наполнены равномерно и пища находится на разных стадиях переваривания, реконструкция ее первоначальной массы велась поэтапно, с учетом степени наполнения и переваримости на последовательных участках кишечника.

Для этого кишечник карпа делили на 5 частей: 1-я часть — расширенный отдел; 5-я — последняя петля перед анусом; 2, 3, 4-я — остальной кишечник, разделенный на 3 равные части. Химус каждой части кишечника от всех рыб собирали в фарфоровую чашку, сушили при 105 °С и определяли сухой вес. Далее реконструированная пища всех рыб одного отлова суммировалась и относилась к общей массе рыб, т.е. рассчитывался индекс потребления для рыб определенного отлова.

С целью реконструкции химуса в съеденный корм использовали специальные коэффициенты. При их расчете в основу были положены наши усредненные данные по переваримости корма в последовательных участках кишечника [Щербина, 1980]: в 1-й части — 9%, 2-й — 22%, 3-й — 36%, 4-й — 43%, 5-й — 49%. Коэффициенты для реконструкции съеденной пищи по сухому веществу химуса имеют следующие значения: для 1-й части — 1,10; 2-й — 1,28; 3-й — 1,55; 4-й — 1,76; 5-й — 1,95. На их основе суточные рационы (Р) вычисляются по формуле

$$P = \left(\frac{I_{п1}^{2/3}}{B_1} + \frac{I_{п2}^{2/3}}{B_2} \dots \frac{I_{пк}^{2/3}}{B_k} \times \frac{24}{k} \right),$$

где Р — суточный рацион, % сухого вещества от массы рыб; $I_{п1}$ — $I_{пк}$ — средние индексы потребления у рыб 1 — пк отловов, % массы рыб; к — количество отловов в течение суток; B_1 — B_k — время прохождения пищи.

Так как время прохождения пищи зависит от температуры, для удобства расчетов была определена частота отловов в сутки в зависимости от температуры воды: <10 °С — 2 раза; 10–13° — 3 раза; 19–22° — 5 раз; 27–28 °С — 7 раз.

По результатам регулярных ежедекадных определений рассчитывали среднemesячные и среднесезонные рационы. Это позволяло оценить интенсивность питания рыб, и, в частности, потребления комбикорма по отдельным периодам выращивания.

С целью вычленения относительного содержания комбикорма в рационе был применен способ балльной оценки. Для этого при первичной обработке кишечников после выделения химуса визуально оценивали степень наполнения и долю комбикорма в каждой части кишечника каждой подопытной особи. После этого химус отдельных частей объединяли, взвешивали и высушивали. Расчеты проводили по формулам, предложенным Н.В. Рекубратским [см. Щербина и др., 1987], в % сухого вещества от массы рыб.

При расчетах суммарная переваримость смеси комбикорма и естественной пищи была принята равной средней переваримости стандартных карповых комбикормов. Мы исходили из положения, что естественная пища карпов в прудах представляет собой сложную и подвижную смесь компонентов (бентос, зоопланктон, детрит, макрофиты, ил и т.д.) с широким диапазоном переваримости. В то же время наши данные [Щербина, Першина, 1988] показали, что наличие животных организмов существенно не изменяет переваримости сухого вещества комбикорма.

Поэтому среднесуточное количество потребляемой рыбами естественной пищи рассчитывалось по разнице между общим рационом и рационом потребленного комбикорма (в % сухого вещества от массы рыб).

Детализацию качественного и количественного состава естественной пищи проводили по результатам гидробиологической обработки специально отобранных проб химуса из различных частей кишечника методом восстановленных ве-

сов [Методическое пособие...1974]. Наибольшую трудность представляло определение детрита, поэтому его рассчитывали по разности между массой пищевого комка и комбикорма с естественной пищей. Помощь оказывали визуальные определения, т.к. детрит хорошо заметен в химусе.

Выполненные в середине 80-х годов исследования [Киселев, Рекубрятский, 1982; Киселев, 1984а, 1984б, 1985] позволили получить усредненные данные о суточной и сезонной динамике интенсивности питания карпов в прудах и относительном содержании в их рационах комбикорма и естественной пищи (рис. 3 и 4).

Сведения об общих суточных рационах и среднесуточном потреблении рыбами комбикорма дали возможность рассчитать его потери при той или иной системе нормирования вносимых кормов [Щербина и др., 1987].

Аналогичные исследования были выполнены нашей аспиранткой из Астрабвтуза И.Ф. Колобовой [1987, 1996]. Она модифицировала вышеописанный

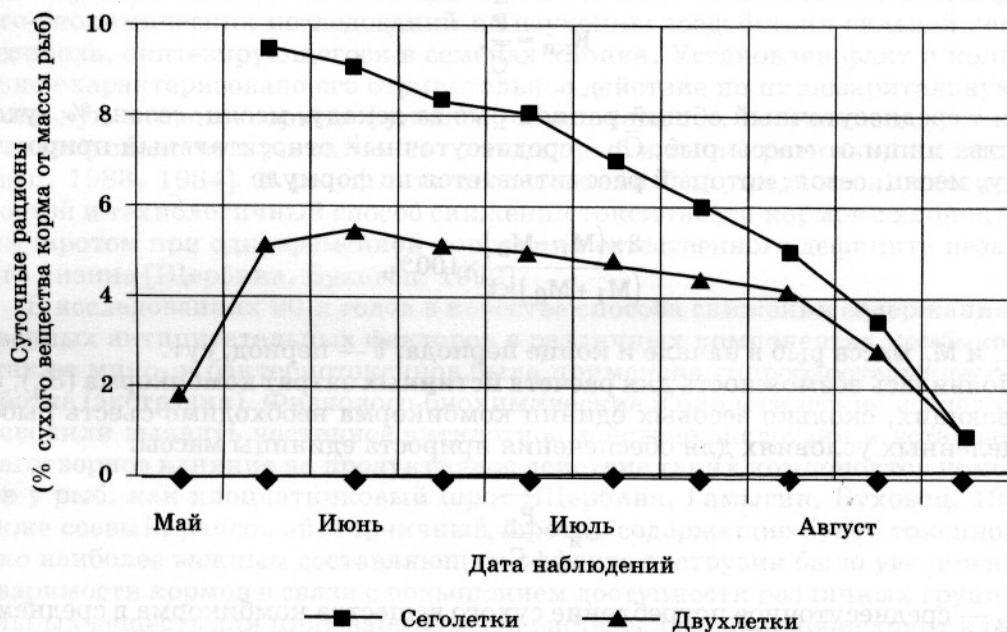


Рис. 3. Суточная динамика интенсивности питания карпа в прудах

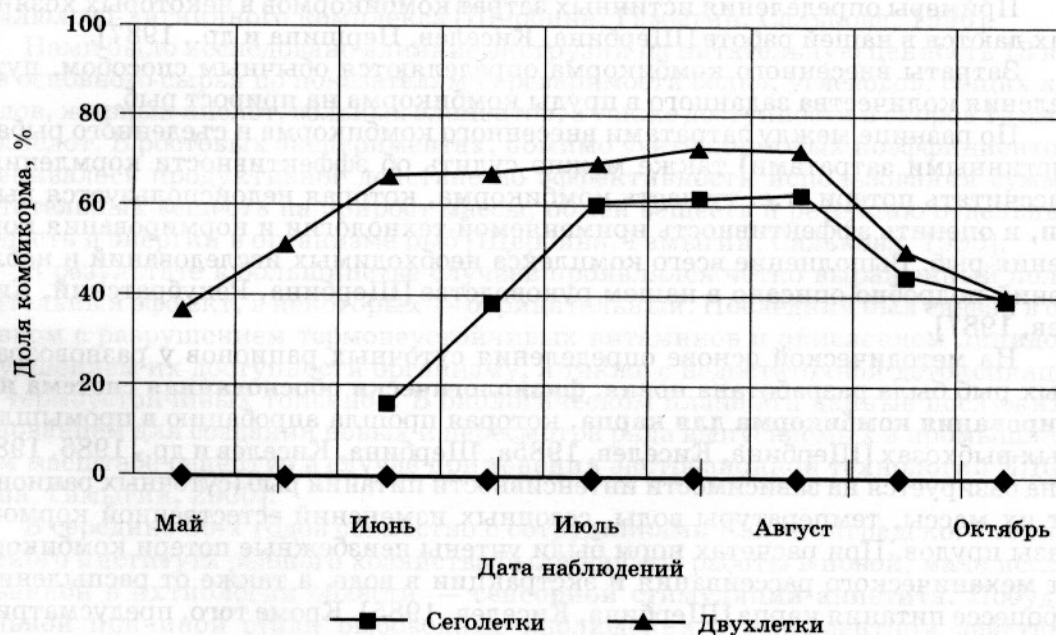


Рис. 4. Относительное содержание комбикорма в рационах карпов (%) в различные периоды выращивания

способ определения суточных рационов применительно к растительноядным рыбам. Для белого амура, белого и пестрого толстолобиков была установлена зависимость времени прохождения пищи через кишечник рыб от их массы и температуры воды. Были изучены интенсивность питания и качественный состав рационов сеголетков белого амура, пестрого и белого толстолобиков, выращиваемых совместно с карпом.

Балансовый учет использования комбикорма показал, что карпы не съели 50–51% задаваемых им комбикормов. Белый амур потреблял только 8–9%, а 42% терялось вследствие механического рассеивания и экстракции питательных веществ в воде. Толстолобики комбикорм не ели.

В отличие от принятых в рыбоводстве способов расчета кормовых коэффициентов **определение суточных рационов** позволяет установить **истинные кормовые коэффициенты** или отношение всей съеденной пищи (в том числе и естественной) к приросту рыб:

$$K_{ки} = \frac{\bar{P}}{C},$$

где \bar{P} — среднесуточный общий рацион рыб за декаду, месяц, сезон, % сухого вещества пищи от массы рыб; \bar{C} — среднесуточный относительный прирост за декаду, месяц, сезон, который рассчитывается по формуле

$$\frac{2 \times (M_1 - M_0)}{(M_1 + M_0) \times t} \times 100\%,$$

где M_1 и M_0 масса рыб в начале и конце периода; t — период, сут.

Появилась возможность для расчета **истинных затрат комбикорма** ($Z_{и}$), показывающих, сколько весовых единиц комбикорма необходимо съесть рыбе в определенных условиях для обеспечения прироста единицы массы:

$$Z_{и} = \frac{\bar{P}_к}{C},$$

где $\bar{P}_к$ — среднесуточное потребление сухого вещества комбикорма в среднем за декаду, месяц, сезон; \bar{C} — среднесуточный относительный прирост за декаду, месяц, сезон.

Примеры определения истинных затрат комбикормов в некоторых хозяйствах даются в нашей работе [Щербина, Киселев, Першина и др., 1987].

Затраты внесенного комбикорма определяются обычным способом, путем деления количества заданного в пруды комбикорма на прирост рыб.

По разнице между затратами внесенного комбикорма и съеденного рыбами (истинными затратами) также можно судить об эффективности кормления и рассчитать потери, т.е. ту часть комбикорма, которая недоиспользуется рыбами, и оценить эффективность применяемой технологии и нормирования кормления рыб. Выполнение всего комплекса необходимых исследований и наблюдений подробно описано в нашем руководстве [Щербина, Рекубратский, Киселев, 1987].

На методической основе определения суточных рационов у разновозрастных рыб была разработана **новая, физиологически обоснованная система нормирования комбикорма для карпа**, которая прошла апробацию в промышленных рыбхозах [Щербина, Киселев, 1985а, Щербина, Киселев и др., 1986, 1989]. Она базируется на зависимости интенсивности питания рыб (суточных рационов) от их массы, температуры воды, сезонных изменений естественной кормовой базы прудов. При расчетах норм были учтены неизбежные потери комбикорма от механического рассеивания и экстракции в воде, а также от распыления в процессе питания карпа [Щербина, Киселев, 1985]. Кроме того, предусматривалась коррекция норм в зависимости от концентрации кислорода в воде, агрегатного состояния и питательности корма.

Эта система нормирования комбикорма вошла составной частью в «Инструкцию по кормлению сеголетков и двухлетков карпа, выращиваемых в прудах» [Щербина, Киселев и др., 1988]. Сюда же были включены данные по интенсивности питания и эффективности использования комбикорма растительноядными рыбами, выращиваемыми с карпом, в зависимости от агрегатного состояния и частоты внесения комбикорма [Колобова, 1996].

Описанные выше теоретические зависимости и данные о питательности сырья, рецептах и технологии применения комбикормов в карповодстве нашли отражение в нашей монографии [Щербина, Киселев, Касаткина, 1992].

Большую проблему современной аквакультуры представляет **токсичность комбикормов** в связи с содержанием в сырье антипитательных факторов. На первом этапе была установлена степень отрицательного влияния ингибиторов протеиназ соевого шрота на пищеварительную деятельность рыб и продуктивное действие шрота у карпа [Щербина, 19716]. Нашей аспиранткой Л.Д. Буховец в середине 80-х годов был выполнен комплекс токсикологических и физиолого-биохимических исследований по изучению воздействия сильнейшего яда госсипола, синтезирующегося в семенах хлопка. Установлен факт и количественно охарактеризовано его отрицательное действие на пищеварительную, дыхательную и кроветворную функции, обмен веществ, поведение и рост карпа. Показано сходство в реакциях на госсипол рыб и теплокровных животных [Буховец, 1983, 1984]. В результате исследований был предложен относительно простой и технологичный способ снижения токсичности кормов с хлопчатниковым шротом при одновременной коррекции естественного дефицита незаменимого лизина [Щербина, Буховец, 1992].

В исследованиях 90-х годов в качестве способа снижения содержания естественных антипитательных факторов в различных компонентах комбикормов, а также мико- и бактериотоксинов была применена гидробаротермическая обработка (**экструзия**). Физиолого-биохимические и биологические исследования позволили выявить частичное антидотное действие экструзии и установить ее благотворное влияние на продуктивное действие таких компонентов комбикормов у рыб, как хлопчатниковый шрот [Щербина, Гамыгин, Буховец, 1996], а также соевый, рапсовый, горчичный шроты, содержащие букет токсинов. Однако наиболее важным составляющим эффекта экструзии было увеличение переваримости кормов в связи с повышением доступности различных групп питательных веществ для пищеварительной системы рыб. Это происходит в результате изменения клеточной структуры, механических и физико-химических свойств кормов и сопровождается декстринизацией крахмала и деструкцией целлюлозо-лигнинного комплекса [Щербина, Гамыгин, Салькова, 1996].

Нами было исследовано влияние экструзии на питательную ценность 13 видов основного сырья по показателям переваримости белка, углеводов, общих липидов, жирных кислот, зольных элементов, а также доступности и скоров 15 аминокислот. В ростовых экспериментах, помимо учета кормовых коэффициентов, оценивалось продуктивное действие по эффективности использования суммы питательных веществ на прирост массы, обмен веществ и ретенцию отдельных веществ и энергии в организме рыб [Щербина, Гамыгин, Салькова, 1996].

В результате в большинстве случаев проявлялся четко выраженный положительный эффект, в некоторых — отрицательный. Последний был связан в основном с разрушением термонеустойчивых витаминов и окислением липидов, ухудшением их доступности организму, а также с недостаточной детоксикацией термоустойчивых токсинов. В биологическом плане эти данные послужили основанием для создания новых и пересмотра ряда выпускаемых в промышленном масштабе рецептур в случае применения экструзионной технологии [Щербина, Гамыгин, 2000].

В середине 80-х годов совместно с сотрудниками Калининградского технического института рыбного хозяйства были начаты работы в новой, мало исследованной в ихтиологии области — **сенсорной стимуляции аппетита**. Побудительной причиной стали рыбоводные наблюдения о репеллентном действии стартовых кормов на личинок карпа в начале их перехода на внешнее питание. Главным результатом исследований явилось создание оригинального и высоко-

эффективного способа повышения продуктивного действия стартовых кормов. Он был основан на открытом эффекте адаптации карпа к химическим сигналам корма еще в эмбриональном периоде [Шутов и др., 1988]. Было показано, что восприятие растворенных в воде химических веществ корма развивающимися органами обоняния карпа способствует более быстрому привыканию личинок к пище после вылупления, а далее повышает активность ее потребления. В результате ранней адаптации к корму происходит резкое ускорение роста личинок, а впоследствии — и сеголетков, существенное снижение смертности, сокращение затрат корма на прирост личинок и сеголетков и повышение продукции [Кузьмин, 1990].

Одним из осложнений при разведении рыб в индустриальных рециркуляционных установках нередко является их интоксикация продуктами неполного разложения белка, в частности, нитритами и нитратами, накапливающимися в воде из-за недостаточной эффективности очистных систем. Аспирантке Т.Е. Родиной удалось выяснить, что одной из главных причин токсического действия нитритов является их присоединение к гемоглобину, после чего он переходит в форму, не способную к переносу кислорода — метгемоглобин. Метгемоглобинемия сопровождается кислородным голоданием, торможением обменных процессов и снижением роста рыб. В результате длительных поисков и экспериментов создан способ снижения влияния токсичности нитритов, основанный на внесении в воду минерального премикса, получившего название «Тресма» [Щербина, Родина, Ермаков, 1992]. Его составные части, проникая через жабры, вступают в конкурентные отношения с нитритами и нитратами и предупреждают развитие метгемоглобинемии. Использование премикса при выращивании карпа в замкнутых системах позволяет снижать токсический эффект нитритно-нитратного загрязнения, стимулировать рост рыб на 20–40%, повышать устойчивость рыб к неблагоприятным условиям, а также предупреждать накопление нитритов в организме рыб [Родина, 1993].

В последнее десятилетие в связи с изменившейся конъюнктурой на рынке кормового сырья, его удорожанием и прекращением производства высокопитательных кормовых дрожжей в лаборатории ведутся поиск и оценка новых видов кормовых средств и способов повышения питательности кормов. Были испытаны новые виды дрожжевых продуктов — «белотин» и «биотрин», выпускающиеся промышленностью по упрощенной биотехнологии. Комплексные исследования выявили их ингибирующее действие (особенно «биотрина») на пищеварение, обмен веществ и рост рыб. Другой новый препарат «кливеролакт» (биомасса лактозоутилизирующих бактерий, выращенных на молочной сыворотке) показал полезные свойства, близкие свойствам алкановых дрожжей (паприна) [Щербина, Салькова, Гамыгин, 1999]. Проведены рыбоводно-биологические и физиолого-биохимические испытания различных видов цеолитов в качестве минеральной ростостимулирующей добавки в питании карпа [Щербина, Гамыгин, Рекубратский и др., 1999]. В последние годы создан достаточно эффективный поливитаминный премикс для карпов ПК-П, включающий 15 видов жир- и водорастворимых витаминов [Щербина, Гамыгин, Першина, 1999].

Завершая статью, считаю необходимым отметить, что результатом наших многолетних исследований, проводимых совместно с сотрудниками и аспирантами ВНИИПРХ и НТИЦ «АКВАКОРМ» а также других институтов, явилось создание одного из важных направлений рыбохозяйственной науки — физиолого-биохимических основ кормления рыб. На сегодняшний день оно представляет собой комплекс взаимосвязанных разработок теоретического, методического, технологического и практического плана.

В теоретическом аспекте — это новые данные о работе пищеварительного аппарата у рыб. Прежде всего, выяснена функциональная роль его отдельных частей у рыб с различным типом пищеварения, получена характеристика локализации всасывания основных нутриентов, изучено соотношение ферментовыведительных и резорбтивных функций кишечника карпа. Открыта неизвестная ранее у рыб обменная функция пищеварительной системы, выраженная в эндогенной экскреции нутриентов. Посредством ее организм рыб, выделяя собствен-

ные питательные вещества в пищеварительный тракт, приближает состав всасываемой смеси к своим потребностям. Полученные данные позволяют говорить о сходстве в работе пищеварительной системы низших и высших позвоночных [Шлыгин, 1974; Уголев, 1985].

В практическом плане определены химический состав, переваримость, эффективность использования на рост (конверсия) питательных веществ и специфические свойства 40 видов комбикормового сырья. Получена характеристика влияния технологии изготовления комбикормов (степени измельчения сухого, влажного прессования и экструзии) на их продуктивные свойства. Установлена связь между качеством питания молоди при летнем выращивании, потерями при зимнем голодании и дальнейшим ростом. Выявлены зависимости между сезонной интенсивностью питания карпа и потреблением комбикорма, позволившие создать новую систему его нормирования.

На основе результатов исследований разработаны серии высокоэффективных рецептур комбикормов для карпа, выпускаемых в настоящее время, и создана база для их компьютерных расчетов. Разработан оригинальный способ стимуляции пищеварительных и обменных процессов в организме рыб путем включения в корм неионогенных поверхностно-активных веществ. Выпущены практические пособия по нормам ввода различных видов сырья в комбикорма и их взаимозаменяемости, а также ряд методических указаний и инструкций по технологии применения комбикормов в прудовых хозяйствах и зимовке молоди.

Перечисленные результаты исследований были получены благодаря большой методической работе, позволившей преодолеть наметившееся к середине 50-х годов резкое отставание физиологии питания рыб от таковой высших животных, и по ряду аспектов в определенные периоды не только догнать, но и опередить развитие мировых исследований этого плана в аквакультуре. К ним относятся разработка широко применяемого индикаторного метода определения переваримости кормов в совокупности с комплексом модифицированных методов химических определений, их использование для изучения пищеварения рыб. Созданы оригинальные способы оценки отдельных компонентов в питательности рационов и определения потребностей рыб в нутриентах, основанные на идее инертных веществ, а также комплексный физиологический подход к оценке питательности комбикормов для рыб и их нормирования. Разработаны методические указания по испытанию комбикормов для карпов, выращиваемых в прудах. Создан способ определения суточных рационов у рыб, питающихся смесью комбикорма и естественной пищи, а также найдены методы оценки эффективности применения комбикормов при выращивании карпов в прудовых хозяйствах.

Все описанные выше исследования были подчинены генеральной задаче лаборатории физиологии питания прикладных институтов — ВНИИПРХ, а с 1991 г. НТЦ «АКВАКОРМ» — созданию рецептур высокоэффективных комбикормов, рациональной технологии их промышленного изготовления и применения в рыбоводных хозяйствах различных типов. Результаты вышеописанных исследований, которые способствовали выполнению этой задачи, свидетельствуют о реальном признании современной практикой значимости физиологического подхода к изучению питания и кормления рыб, основы которого были заложены Георгием Сергеевичем Карзинкиным.

ЛИТЕРАТУРА

Берман Ш.А. 1964. Материалы по контактному пищеварению у карпов двух возрастных групп // Тезисы XI научной конференции по изучению внутренних водоемов Прибалтики. Петрозаводск. С.7–8.

Буховец Л.Д. 1983. О токсическом действии госсипола, содержащегося в компонентах корма рыб // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вып.36. С.104–120. 1984. Влияние госсипола на пищевую активность и рост карпа // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вып.42. С.59–64.

Винберг Г.Г. 1956. Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб // Минск: АН БССР. 253 с.

Гамыгин Е.А., Лысенко В.Я., Скляров В.Я., Турецкий В.И. Комбикорма для рыб: производство и методы кормления. 1989. М.: Агропромиздат. 168 с.

Гамыгин Е.А., Пономарев С.В., Канидьев А.Н., Щербина М.А., Турецкий В.И. 1990. Методические указания по кормлению рыб новыми комбикормами, выпускаемыми предприятиями Минрыбхоза СССР. М.: ВНИИПРХ. 45 с.

Гиряев А.С. 1990. Физиолого-биохимическая характеристика молоди карповых рыб, выращиваемых в поликультуре в условиях II–IV зон рыбоводства // Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. М.: ВНИИПРХ. 33 с.

Гройсман С.Д. 1974. Характеристика пищеварительного процесса в желудке // Руководство по физиологии. Физиология пищеварения. Л.: Наука. С.310–319.

Доброволов И.К. 1966. К вопросу о роли пилорических придатков в пищеварении рыб // Труды Института биологии внутренних вод АН СССР. Вып.10 (13). С.139–142.

Дума Л.Н. 1987. Эффективность включения микроэлементов селена и иода в комбикорма для сеголетков карпа // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вопросы физиологии и биохимии питания рыб. Вып.52. С.75–80.

Карзинкин Г.С. 1932. К изучению физиологии пищеварения рыб // Труды Лимнологической станции в Косине. Вып.15. С.85–121. 1935. К познанию рыбной продуктивности водоемов. Вып. II. Изучение физиологии питания сеголетков зеркального карпа // Труды Лимнологической станции в Косине. Вып.19. С.92–128. 1935а. К познанию рыбной продуктивности водоемов. Вып. IV. Продолжительность прохождения пищи и усвоение ее мальками *Esox lucius* // Труды Лимнологической станции в Косине. Вып.20. С.81–97. 1952. Основы биологической продуктивности водоемов // М.: Пищепромиздат. 341 с.

Карзинкин Г.С., Кривобок М.Н. 1962. Методы постановки балансовых опытов по азотистому обмену у рыб // Руководство по методике исследования физиологии рыб. М.: АН СССР. С.108–126.

Карпевич А.Ф., Бокова Е.Н. 1936. Темпы переваривания у морских рыб. Ч. I // Зоологический журнал. Т.15. Вып.1. С.143–168. Ч. II. Т.16. Вып.1. С.28–44.

Касаткина А.Е. 1988. Обмен веществ и выживаемость молоди карпа в процессе роста и зимнего голодания в зависимости от условий питания в летний период // Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. М.: ВНИИПРХ, 28 с.

Касаткина А.Е., Щербина М.А. 1999. Обмен веществ и энергии у карпа в эмбриональном и постэмбриональном периодах // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вопросы физиологии и кормления рыб. Вып.74. С.3–26.

Киселев А.Ю. 1984. Сравнительная характеристика времени прохождения пищи через кишечник сеголетков карпа в экспериментальных условиях // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Физиология основных объектов прудового рыбоводства. Вып.42. С.70–73. 1984а. Интенсивность питания сеголетков карпа при выращивании в прудах // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вып.42. С.155–161. 1985. Количественная характеристика питания сеголетков карпа в возрастных прудах // Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. М.: ВНИИПРХ. 24 с.

Киселев А.Ю., Рекубратский Н.В. 1982. Особенности ритма питания сеголетков и двухлетков карпа в различные периоды кормления // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вып.34. С.117–127.

Колобова И.Ю. 1987. О времени прохождения пищи через кишечник белого амура // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вопросы физиологии и биохимии питания рыб. Вып.52. С.163–168. 1996. Эффективность использования комбикормов сеголетками карпа при выращивании в поликультуре с растительноядными рыбами в условиях рыбоводных хозяйств Астраханской области // Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. М.: ВНИИПРХ. 26 с.

Краюхин Б.В. 1963. Физиология пищеварения пресноводных костистых рыб М.-Л.: АН СССР. 140 с.

Кузьмин С.Ю. 1990. Адаптации личинок карпа к химическим сигналам стартового комбикорма и возможности управления ими // Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. М.: ВНИИПРХ. 24 с.

Линник Н.В. 1987. Опыт применения моноглицеридстеариновой кислоты и натрийстелата в кормлении карпа // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вопросы физиологии и биохимии питания рыб. Вып.52. С.90–95.

Макарова З.Я., Щербина М.А. 1975. Переваримость питательных веществ растительного корма гусеницами водной огневки // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Физиология прудовых рыб. Вып.12. С.42–50.

Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. 1974. М.: Наука. 210 с.

Пегель В.А. 1950. Физиология пищеварения рыб // Труды Томского государственного университета. Сер. биологическая Т. 108. 376 с.

Першина И.Ф., Щербина М.А. 1999. Доступность для карпа аминокислот *Daphnia magna*, комбикормов и смешанных диет // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вопросы физиологии и кормления рыб. Вып.74. С.119–127.

Разенков И.П. 1948. Новые данные по физиологии и патологии пищеварения. М.: Колос. 288 с.

Рекубратский Н.В., Першина И.Ф. 1987. Влияние накормленности и состава рациона на скорость эвакуации содержимого кишечника карпов // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вопросы физиологии и биохимии питания рыб. Вып.52. С.147–158.

Родина Т.Е. 1993. Метгемоглобинемия нитритной природы у карпов и пути ее устранения // Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. М.: ВНИИПРХ. 28 с.

- Сергеева Н.Т.* 1984. Усвоение радужной форелью жирных кислот рыбьего жира, подсолнечного масла и свиного жира в составе гранулированного корма // Рыбное хозяйство № 3. С.29–30.
- Слепнев В.А.* 1972. Адаптация основного обмена у зимующих сеголетков карпа к некоторым факторам внешней среды // Материалы совещания. О смотре научно-технического творчества молодежи. М.: ВНИИПРХ. С.30–33. 1974. Интенсивность обмена зимующих сеголетков карпа при длительном воздействии резких перепадов температур // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Интенсификация прудового рыбоводства. Вып.11. С.130–136
- Трофимова Л.Н.* 1979. Изменения активности протеолитических ферментов как адаптация карпа (*Cyprinus carpio L.*) к качественному составу пищи // Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. М.: ИЭМЕЖ. 22 с.
- Трофимова Л.Н., Щербина Т.В., Щербина М.А.* 1975. Активность пищеварительных ферментов карпа при различном уровне белка в рационах и ее изменение при смене рационов // Труды ВНИИПРХ. Т. 24. С.62–70. 1976. Соотношение ферментовыделительной и резорбтивной функций пищеварительного тракта карпов // Материалы III Всесоюзной конференции по экологической физиологии рыб. Киев: Наукова думка. С.107–109.
- Трямкина С.П.* 1975. К вопросу о формировании химуса в пищеварительном тракте форели при различной длительности применения опытных диет // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Физиология прудовых рыб. Вып.12. С.24–33. 1977. Особенности пищеварения и использования питательных веществ у радужной форели в зависимости от различных факторов // Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. М.:МГУ. 21с.
- Трямкина С.П., Щербина М.А.* 1973. Изучение переваримости питательных веществ искусственных кормов у рыб. Сообщение. 4. Переваримость двухлетками радужной форели рационов с преобладанием рыбной муки и селезенки // Труды ВНИИПРХ. Т. 21. М.: С.88–93. 1974. Переваримость питательных веществ двухлетками радужной форели в зависимости от времени нахождения корма в пищеварительном тракте и частоты кормления // Вопросы форелеводства. Труды ГосНИОРХ. Т.97. С.55–61.
- Уголев А.М.* 1963. О существовании пристеночного (контактного) пищеварения М.: -Л.: АН СССР 243 с. 1985. Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций. Л.: Наука. 544 с.
- Уголев А.М., Кузьмина В.В.* 1993. Пищеварительные процессы и адаптации у рыб. С.-Пб.: Гидрометеиздат. 283 с.
- Федорченко В.И., Новоженин Н.П., Зайцев В.Ф.* 1992. Товарное рыбоводство. М.: ВО Агропромиздат. 207 с.
- Халилов Ф.К.* 1966. К морфологии кишечника рыб // Биологические основы рыбного хозяйства на водоемах Средней Азии и Казахстана. Алма-Ата: Наука. С.219–224.
- Хочачка П., Сомеро Дж.* 1988. Биохимическая адаптация. М.: Мир. 568 с.
- Шлыгин Г.К.* 1974. Участие желудочно-кишечного тракта в общем обмене веществ // Руководство по физиологии. Физиология пищеварения. Л.: Наука. С.571–593.
- Шпет Г.И.* 1952. О влиянии условий среды на питание карпа // Труды НИПОРХ УССР. Киев. Т.8. С.26–38.
- Шутов В.А., Кузьмин С.Ю., Миронов С.Г., Бондаренко В.Ф., Щербина М.А.* 1988. Инструкция по применению способов привлечения личинок карпа к стартовому комбикорму. М.: ВНИИПРХ. 14 с.
- Щербина М.А.* 1964. Определение переваримости искусственных кормов у прудовых рыб при помощи инертного вещества // Вопросы ихтиологии Т.4. Вып.4. С.672–678. 1965. Использование инертных веществ для определения переваримости искусственных кормов и резорбции аминокислот в организме карпа. Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. Киев: Украинская сельхозакадемия. 20 с. 1967. Переваримость питательных веществ по мере прохождения пищи по кишечнику карпов // Труды ВНИИПРХ. Т. 15. С.40–53. 1969. Всасывание аминокислот некоторых искусственных кормов в кишечнике карпа // Тезисы II Всесоюзного биохимического съезда. Ташкент: С.106–107. 1969а. Методическое руководство по применению комплекса химических методов для определения переваримости искусственных кормов рыбами. Киев: УкрНИИПРХ 32 с. 1970. Некоторые особенности процессов пищеварения у карпа (*Cyprinus carpio L.*) // Биологические процессы в морских и континентальных водоемах. Кишенев. 420 с. 1971. Методика определения переваримости искусственных кормов рыбами с использованием инертных веществ. М.: ВАСХНИЛ. 35 с. 1971а. Сравнительная характеристика экстракции питательных веществ из гранул влажного прессования, приготовленных на различных установках // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вопросы прудового рыбоводства Вып.8 С.80–93. 1971б. Влияние ингибиторов протеиназ на питательную ценность соевого шрота как корма для карпа // Вопросы ихтиологии. Т.11. Вып.6. С.1118–1121. 1973. Изучение пищеварительных процессов у карпа. Сообщение 1. Всасывание сырого жира искусственных кормов в кишечнике // Вопросы ихтиологии Т.13. Вып.1. С.119–127. 1973а. Переваримость и эффективность использования питательных веществ искусственных кормов у карпа. М.: Пищевая промышленность. 131 с. 1975. Физиологическая оценка питательности искусственных кормов для рыб // Вопросы ихтиологии. Т.15. Вып.2. С.338–345. 1976. Методические указания по организации зимовки сеголетков карпа в условиях Центральной зоны РСФСР. М.: ВНИИПРХ. 67 с. 1980. Физиологические закономерности пищеварения у рыб в связи с морфологическими особенностями пищеварительного тракта и экологическими условиями (на примере карпа и форели) // Автореф. на соиск. уч. ст. д-ра биол. наук. М.: ИЭМЭЖ 52 с. 1983. Методические указания по физиологической оценке питательности кормов для рыб. М.: ВАСХНИЛ. 83 с. 1984. Особенности формирования химуса и всасывания питательных веществ у рыб с различным строением пищеварительного тракта // Биологические основы

рыбоводства. Актуальные проблемы экологической физиологии и биохимии рыб. М.: Наука. С.245–274. 1984а. Изучение пищеварительных процессов у карпа. Сообщение 2. Всасывание азотсодержащих веществ и аминокислот в кишечнике двухлетних карпов при питании злаковыми и бобовыми // Вопросы ихтиологии. Т.24. Вып.5. С.803–813. 1984б. Влияние качественных различий в питании и температуры среды на пластический обмен у рыб // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вып.42. С.3–22. 1984в. Инструкция по зимовке рыбопосадочного материала в прудах. М.: ВНИИПРХ 32 с. 1985. Методические указания по испытанию комбикормов для карпов, выращиваемых в прудах. М.: ВНИИПРХ. 27 с. 1988. Нормы ввода и взаимозаменяемости компонентов в продукционных комбикормах для прудового карпа. М.: ВНИИПРХ. 14 с. // Рыбоводство. № 3–4. С.32.

Щербина М.А., Абросимова Н.А., Сергеева Н.Т. 1985. Искусственные корма и технология кормления основных объектов промышленного рыбоводства. Ростов-на-Дону: АзНИИРХ. 47 с.

Щербина М.А., Баженова К.Я., Маханько В.А. 1974. Утилизация органических и минеральных веществ у зимующих сеголетков карпа в зависимости от условий их летнего выращивания // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вып.11. С.56–68.

Щербина М.А., Баженова К.Я., Маханько В.А., Бобров А.С. 1974а. Влияние плотности посадки на интенсивность весового роста и накопление питательных веществ у сеголетков карпа // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вып.11. С.262–273.

Щербина М.А., Буховец Л.Д. 1992. Токсическое действие госсипола хлопчатникового шрота на карпа и возможные пути его детоксикации // Тезисы VIII научной конференции по экологической физиологии и биохимии рыб. Т.2. С.170–171.

Щербина М.А., Гамыгин Е.А., Буховец Л.Д. 1996. Влияние экструзионной обработки на продуктивные свойства хлопчатникового шрота в комбикормах для карпа // Рыбоводство. № 3–4. С.32.

Щербина М.А., Гамыгин Е.А., Рекубратский Н.В., Сазонова Т.И., Салькова И.А., Першина И.Ф., Марсанова А. Г. 1999. Цеолиты в продукционных комбикормах для рыб // Рыбное хозяйство. Сер. Аквакультура. Информационный пакет. Корма и кормление рыб. Вып.3. М.: ВНИЭРХ. С.1–16.

Щербина М.А., Гамыгин Е.А., Першина И.Ф. 1999. Новый витаминный премикс к комбикормам для карпа ПК-II // Второй Международный симпозиум. Ресурсосберегающие технологии в аквакультуре. Тезисы докладов. Адлер: КрасНИИРХ. С.227.

Щербина М.А., Гамыгин Е.А., Салькова И.А. 1996. Влияние экструзии на питательную ценность кормового сырья для рыб // Рыбное хозяйство. Сер. Аквакультура. Информационный пакет. Корма и кормление рыб. Вып.2. М.: ВНИЭРХ. С.1–11. 1999. О доступности фосфора различных кормовых средств для карпа // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вопросы физиологии и кормления рыб. Вып.74. С.76–89. 2000. Экструзия кормов для рыб: преимущества и недостатки // Пресноводная аквакультура в Центральной и Восточной Европе: достижения и перспективы. Материалы международной научно-практической конференции. Киев: Институт рыбного хозяйства УА АН. С.267–270.

Щербина М.А., Грудцина А.И. 1976. Влияние качественного состава кормов при выращивании сеголетков карпа на рост и выживаемость двухлетков // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Биотехника товарного рыбоводства. Вып.16. С.106–114.

Щербина М.А., Гиряев А.С. 1990. Влияние совместной зимовки на выживаемость и обмен веществ у карпа и пестрого толстолобика // Вопросы ихтиологии Т.30. Вып.2. С.347–350.

Щербина М.А., Гиряев А.С., Касаткина А.Е. 1999. Влияние условий питания молоди карпа и белого амура в летний период на обмен веществ и выживаемость в зимнее время // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вопросы физиологии и кормления рыб. Вып.74. С.127–147.

Щербина М.А., Головинская К.А., Соловьева Л.И., Бобров А.С. 1974. Взаимосвязь между происхождением сеголетков карпа и процессами накопления и использования в зимний период питательных веществ // Труды ВНИИПРХ. Т.ХХIII. С.48–55.

Щербина М.А., Касаткина А.Е. 1987. О зависимости качества посадочного материала карпа от технологии его выращивания и зимнего содержания // Тезисы Всесоюзного совещания. Современное состояние и перспективы развития прудового рыбоводства. М.: ВНИИПРХ. С.17–19. 1987а. Когда прекращать кормление сеголетков? // Рыбоводство и рыболовство. №3. С.10–11.

Щербина М.А., Касаткина А.Е., Копылова Т.В., Багрищевич Ю.И. 1987. Утилизация липидов и жирных кислот в голодном обмене зимующих сеголетков карпа // Биохимия молоди в зимовальный период. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. С.26–36.

Щербина М.А., Казлаускаене О.П. 1971. Реакция среды и интенсивность всасывания питательных веществ в кишечнике карпов // Вопросы ихтиологии. Вып.11. №1. С.103–108. 1971а. Температурный режим воды и переваримость питательных веществ у карпа // Гидробиологический журнал. Т.7. №3. С.49–53. 1974. Влияние кислородного режима на переваримость питательных веществ у карпа // Гидробиологический журнал. Т.10. №3. С.93–95. 1975. Влияние уровня липидов в рационе на обмен веществ у карпа // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Физиология прудовых рыб. Вып.12. С.51–61.

Щербина М.А., Киселев А.Ю. 1985. Изменение химического состава и потери питательных веществ комбикормов в воде // Рыбное хозяйство. №3. С.38–41. 1985а. Новый подход к нормированию кормления // Рыбоводство. №2. С.4–6.

Щербина М.А., Киселев А.Ю., Зайцев В.Ф., Колобова И.Ю. 1986. Опыт применения новой системы нормирования комбикормов // Рыбоводство. №6. С.5–6. 1988. Инструкция по кормлению сеголетков и двухлетков карпа, выращиваемых в прудовых хозяйствах. М.: ВНИИПРХ. 60 с. 1989. Вновь о нормировании кормов // Рыбное хозяйство. № 10. С.40–42.

- Щербина М.А., Киселев А.Ю., Касаткина А.Е. 1992. Выращивание карпа в прудах (кормление). Минск: Урожай. 136 с.
- Щербина М.А., Киселев А.Ю., Першина И.Ф., Трофимова Л.Н. 1987. Рациональное определение кормовых коэффициентов для карпа // Рыбоводство. №5. С.20–22.
- Щербина М.А., Линник Н.В., Кочеткова А.А. 1990. Последствие качественных различий в питании молоди карпа на обмен веществ при голодании // II-й Симпозиум по экологической физиологии рыб. Тезисы. Ярославль: С.287–288. 1992. Возможные пути повышения переваримости питательных веществ комбикормов у рыб и способы их реализации // VIII Научная конференция по экологической физиологии и биохимии рыб. Ярославль. Т.2. С.171–172.
- Щербина М.А., Линник Н.В., Столярова Т.Г., Кочеткова А.А., Баскаева А.С., Фишелевич Е.Ю. 1990. Способ получения корма для рыб. Патент №1550650 // БИ. № 10 (ДСП).
- Щербина М.А., Мукосеева З.А. 1978. Глюконеогенез как один из источников энергетического обеспечения карпа в период зимнего голодания // Вопросы ихтиологии. Вып.3. С.557–561.
- Щербина М.А., Першина И.Ф. 1984. Потребление и переваривание основных питательных веществ и энергии комбикорма ВВС-РЖ у сеголетков карпа при дозированной добавке к нему личинок хирономид // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вып.42. С.46–54.
- Щербина М.А., Рекубретский Н.В., Киселев А.Ю. 1982. К методике определения суточных рационов у карпа при питании концентрированными кормами // Тезисы Всесоюзной конференции по экологической физиологии и биохимии рыб. Киев: Наукова Думка. С.185–186. 1987. Методические указания по оценке эффективности применения комбикормов в прудовых хозяйствах на основе определения суточных рационов рыб. М.: ВНИИПРХ. 40 с.
- Щербина М.А., Родина Т.Е., Ермаков С.В. 1992. Способ снижения токсичности нитритов для карпов, выращиваемых в промышленных условиях // Рыбное хозяйство. Сер. Аквакультура. Корма и кормление рыб. Информационный пакет ВНИЭРХ. Вып.2. С.10–12.
- Щербина М.А., Салькова И.А. 1987. К вопросу о потребности карпа в аминокислотах // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вопросы физиологии и биохимии питания рыб. Вып.52. С.80–84.
- Щербина М.А., Салькова И.А., Гамыгин Е.А., Самойленко В.А. 1999. О питательности нового вида кормовых дрожжей для карпа // II Международный симпозиум. Ресурсосберегающие технологии в аквакультуре. Тезисы докладов. Адлер: КрасНИИРХ. С.228.
- Щербина М.А., Сергеева Н.Т., Трофимова Л.Н. 1984. Изменения в обмене веществ у лососевых и карповых рыб под влиянием неионогенных поверхностно-активных веществ, вводимых в корма // Тезисы Всесоюзной конференции. Современные проблемы эволюционной биохимии и происхождения жизни. Петрозаводск: Карельский филиал АН СССР. С.85–87.
- Щербина М.А., Сергеева Н.Т., Линник Н.В., Нефедова Н.П., Алексеев А.И. 1993. О питательной ценности для карпа и форели рыбной муки, изготовленной по прессово-сушильной и экстракционной схеме // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вып. 70. С.96–111.
- Щербина М.А., Сорвачев К.Ф. 1967. Резорбция аминокислот искусственных кормов в процессе продвижения пищи по кишечнику карпов // Обмен веществ и биохимия рыб. М.: Наука. С.316–324. 1969. Некоторые данные о всасывании аминокислот в пищеварительном тракте двухлетних карпов // Труды ВНИИПРХ. Т.16. С.315–323.
- Щербина М.А., Сорвачев К.Ф., Щелкунова Л.В. 1971. Методика хроматографического определения аминокислот на бумаге // Труды ВНИИПРХ. Т.17. С.233–249.
- Щербина М.А., Сурина О.П. 1969. Особенности всасывания основных питательных веществ в пищеварительном тракте карпа // Тезисы II Всесоюзного биохимического съезда. Ташкент. С.122–123.
- Щербина М.А., Трофимова Л.Н., Казлаускене О.П. 1976. Активность протеаз и интенсивность резорбции протеина при введении в рацион карпа различных количеств жира // Вопросы ихтиологии. Т.16. Вып.4. С.698–702.
- Щербина М.А., Тряпкина С.П. 1973. Локализация всасывания основных органических веществ у рыб с различным строением пищеварительного тракта // Материалы II Всесоюзного симпозиума по физиологии и патологии всасывания в желудочно-кишечном тракте. Одесса: С.141–143. 1975. Метод оценки влияния отдельных ингредиентов на питательную ценность рационов для рыб // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вып.12. С.91–96.
- Щербина М.А., Цветкова Л.И. 1974. Сравнительные исследования сеголетков карпа четырех генотипов. Сообщение 2. Переваримость основных органических веществ кормовой смеси // Сборник научных трудов ВНИИПРХ. Вып.10. С.160–168. 1974а. Сообщение III. Эффективность использования питательных веществ и энергии кормовой смеси у сеголетков карпа четырех генотипов // Труды ВНИИПРХ. Т.23. С.42–50.
- Щербина М.А., Чяпулис Р.Я., Гамыгин Е.А. 2000. Питание и рост молоди карпа (*Cyprinus carpio* L.) в зависимости от источника фосфора в рационе // Рыбное хозяйство. Сер. Корма и кормление в аквакультуре. Аналитическая и реферативная информация. Вып.3. М.: ЦНИИТЭиРХ. С.1–24.
- Щербина М.А., Щербина Т.В., Казлаускене О.П. 1977. Активность амилазы и интенсивность резорбции углеводов при введении в рацион карпа различных количеств жира // Вопросы ихтиологии. Т.17. Вып.2. С.336–369.
- Щербина М.А., Эрман Е.З., Сурина О.П. 1970. Характеристика гранул для рыб, приготовленных на реакторах смесителях СНГ-200 // Труды КрасНИИРХ. Краснодар: С.28–34.
- Щербина М.А., Эрман Е.З. 1971. Изменение концентрации водородных ионов в содержимом кишечника карпов в процессе продвижения кормов по пищеварительному тракту // Труды ВНИИПРХ. Т.18. С.263–266.

- Эрман Е.З. 1970. Переваривание углеводов искусственных кормов двухлетками карпа. Автореф. дисс. на соиск. уч. ст. канд. биол. наук. М. 23 с. 1970а. Всасывание различных сахаров в кишечнике двухлетних карпов // Вопросы ихтиологии. Т.10. Вып.4. С.719–723.
- Яблонская Е.А. 1935. К познанию рыбной продуктивности водоемов. Сообщение 5. Усвоение естественных кормов зеркальным карпом, и оценка с этой точки зрения кормности водоемов // Труды Лимнологической станции в Косине. Вып.20. С.99–127.
- Austreng E. 1978. Digestibility determination in fish using chrome oxide marking and analysis of contents from different segment of the gastrointestinal tract // Aquaculture. V.13. N.3. P.265–272.
- Bajkov A.D. 1935. How to estimate the daily food consumption of fish under natural conditions // Frans. Am. Fish. Soc. N.65. 288–289.
- Cho C.Y. 1993. Digestibility of feed stuffs as a major factor in aquaculture waste management // Fish. Nutr. in Practice, Biarritz. Ed. INRA. Paris: P.365–374.
- Dabrowski K., Dabrowska H. 1981. Digestion of protein by rainbow trout (*Salmo gairdneri* Rich.) and absorption of amino acids within the alimentary tract // Comp. Biochem. and Physiol. V.6. N.1. P.99–111.
- Kaushik S. 1990. Nutrition et alimentation des poissons et contrôle des déchets piscicoles // Pisc. Franc. N.101. P.14–23.
- Knauthe K. 1897–1898. Untersuchungen über Verdauung und Stoffwechsel der Fische // 1 und 2. Z. Fisch. Bd. 5.6.
- Poilot T., Noue J. 1988. Apparent digestibility in rainbow trout (*Salmo gairdneri*) influence of hypoxia // Can. J. Fish. Aqat. Sci. V.45. P.2003–2009.
- Mann H. 1935. Untersuchungen über Verdauung und Ausnutzung der stickstoffsubstanz einiger Nahrtiere durch verschiedene Fische // Z. Fisch. Bd.33. H.2. S.231–247.
- Shcherbina M. 1993. On the possibility of inert matter application in determining fish requirements for nutrient // EIFAC Workshop on Methodology for Determination of Nutrient Requirements in Fish. Eichenau: Germany 29.06/01.07. P.25.
- Shcherbina M., Pershina I. 1995. Availability of amino acids of chironomid larvae, pelleted feed mixture and their combination in juvenile common carp (*Cyprinus carpio* L.) // Živočišná výroba. V.40 (7). P.319–324.
- Shcherbina M., Gamygin E., Salkova I. 1997. Availability of phosphorus from main dietary sources in common carp (*Cyprinus carpio* L.) // Živočišná výroba. V.42 (3). P.125–130.
- Torrisen K., Lied E., Espe M. 1994. Differences in digestion and absorption of dietary protein in Atlantic salmon (*Salmo salar*) with genetically different trypsin isozymes // J. Fisch. Biol. V.45. N.6. P.1087–1104.