

ИСТОРИЯ РЫБОХОЗЯЙСТВЕННОЙ НАУКИ

УДК 639.3.043.13:597-11

**ОСНОВНЫЕ НАПРАВЛЕНИЯ И РЕЗУЛЬТАТЫ ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ
ИССЛЕДОВАНИЙ ВО ВНИИПРХе В ПЕРИОД 1932-2012 гг.**

© 2012 г. М.А. Щербина

Статья поступила в редакцию 6.07.2012 г.

Окончательный вариант получен 14.09.2012 г.

*ФГУП «Всероссийский научно-исследовательский институт пресноводного
рыбного хозяйства», Московская обл., Дмитровский р-н, пос. Рыбное, 141821*

Обобщены результаты исследований по физиологии зимнего голодания, питания и кормления карповых рыб. На основе модифицированного метода инертных веществ разработаны новые способы определения переваримости, оценки питательности и создания комбикормов. При изучении пищеварения наряду с топографией и локализацией всасывания нутриентов открыта новая, обменная, функция пищеварительной системы – эндогенная экскреция. Установлено отсутствие прямой корреляции между распределением активности кишечных ферментов и всасыванием белков и углеводов.

Ключевые слова: зимнее голодание, физиология питания, метод инертных веществ, переваримость, пищеварение, эндогенная экскреция, питательность

На протяжении 80-летней истории института физиологические исследования были направлены на решение двух важнейших проблем практического рыбоводства. Первая – это разработка физиологических основ создания полноценного комбикорма для различных видов культивируемых рыб, вторая – поиск способов повышения жизнеспособности молоди карпов во время зимнего голодания.

ИЗУЧЕНИЕ ФИЗИОЛОГИИ ЗИМУЮЩЕЙ МОЛОДИ КАРПОВЫХ РЫБ

Необходимость проведения физиологических исследований возникла в институте сразу после его образования в 1932 г. Это было связано с массовой гибелью первозимующих сеголетков карпа в прудах, что наносило значительный ущерб развивающемуся рыбоводству. Поиск причин этого явления и разработка способов повышения выживаемости молоди стали побудительной причиной для изучения процессов, происходящих в организме сеголетков, голодающих в зимовалах.

Период 30-40-х годов был временем экологических и морфометрических исследований. Наибольший вклад в дело постановки и организации этих работ внес В.А. Сигов – директор Воронежского отделения ВНИИПРХа. Под его руководством были выполнены *первые, ставшие основополагающими, исследования* в этом направлении. Изучая поведение зимующей молоди, он показал, что сеголетки карпа в зимний период не впадают в «зимнюю спячку», подобно спячке теплокровных животных. Они приходят в состояние «подвижного залегания», в процессе которого в организме утилизируются летне-осенние накопления веществ и энергии. Одним из первых он пришел к выводу, что благополучие выхода молоди из зимовки обусловлено рядом факторов. В их число входят: степень обеспеченности рыб естественной кормовой базой, длительность вегетационного периода, возможно более поздняя пересадка молоди в голодные условия зимовалов, плотность нагрузки ихтиомассы на единицу площади и возможно более ранняя пересадка

перезимовавшей молодежи в нагульные пруды. Основным способом обследования рыб была морфометрия при обязательном расчете коэффициента упитанности по Фультону (Сигов, 1940, 1947).

Особое внимание зимнему содержанию молодежи уделял и профессор Б.М. Себенцов (Себенцов, Имерлишвили, 1940; Себенцов, 1943), который оказал большое содействие в деле организации в 1945 г. лаборатории физиологии, т.к. практика рыбоводства ставила все новые задачи, которые нельзя было разрешить без углубленных физиолого-биохимических исследований. Ее первым заведующим был Г.Д. Поляков, а старшим и единственным сотрудником – Р.И. Мухина. Г.Д. Поляков (1950) изобрел специальную линейку для измерения сеголетков карпа и предложил удобную таблицу для определения коэффициентов упитанности, которые используются в практике рыбоводства и в настоящее время. Простота работы с ними облегчила возможность прогнозирования зимостойкости сеголетков в промышленных хозяйствах (Поляков, 1958).

С 1947 по 1963 гг. лабораторией заведовала Р.И. Мухина, с 1963 по 1969 гг. Д.Р. Садыхов, а с 1969 г. заведование лабораторией было поручено М.А. Щербине. *Этот период следует считать началом физиолого-биохимических исследований.* Были уточнены и выведены новые показатели, характеризующие физиологическое состояние и степень подготовленности сеголетков карпа к зимовке. Работы проводились непосредственно в хозяйствах, имевших различные уровни интенсификации. Устанавливались такие показатели как оптимальная масса, коэффициент упитанности, нормы относительного содержания воды, жира, белка и энергии в теле молодежи до и после зимовки, а также изучались потери массы рыб в норме и патологии. Впоследствии эти исследования были обобщены в публикациях Г.Д. Полякова (1958, 1959) Р.И. Мухиной (1960, 1968) и обзоре Р.И. Мухиной и др. (1971).

Одновременно шло изучение влияния наследственных адаптивных способностей сеголетков на ход и результаты их зимования. Многолетние эксперименты позволили создать гибридные формы карпа и амурского сазана, обладающие повышенной зимостойкостью в температурных условиях I-II зон рыбоводства. Для них по результатам исследований в промышленных хозяйствах были разработаны нормативные показатели упитанности сеголетков до зимовки и относительных потерь за зиму массы и энергии, по которым можно было прогнозировать выход годовиков весной (Кирпичников и др. 1956; Кирпичников, 1958, 1967).

Возрастающий, начиная с послевоенного времени, уровень интенсификации рыбоводства (увеличение плотности посадки рыб в пруды в летний и зимний периоды, снижение доли естественной пищи и увеличение количества комбикормов в питании рыб), а также связанное с этим ухудшение экологических условий, вызывали негативные изменения в физиологическом состоянии молодежи карпа в осенний, зимний и весенний периоды, что способствовало дальнейшему снижению ее выживаемости.

Все перечисленное послужило побудительной причиной возобновления в 1970-х годах работ по изучению зимовки прудовых рыб. По методическому подходу и полученным результатам это был *период физиолого-биохимических и эколого-биологических исследований.*

Работы велись в аспекте оценки влияния на голодающую молодь таких факторов, как генетическая принадлежность, масса рыб, уровень водообмена и температурный режим в зимовалах, плотность посадки в пруды молоди в летний и зимний периоды. Также исследовалось влияние ряда алиментарных факторов. В методическом плане были введены новые элементы. Их сущность состояла в том, что с одновременным учетом у растущих и зимующих сеголетков обычных рыбоводных показателей (выживаемость, упитанность, потери массы и составляющих ее органических и минеральных соединений) исследовалась динамика обмена веществ и утилизации эндогенной энергии в различные периоды зимовки (Слепнев, 1972, 1975; Щербина, Баженова, Маханько, 1974; Головинская и др., 1974). На основе полученных материалов были разработаны «Методические указания по организации зимовки сеголетков карпа в условиях Центральной зоны РСФСР» (Щербина, 1976).

Специальные исследования этого периода были посвящены детализации источников поддерживающего обмена у молоди карпа от начала до конца осенне-зимнего и весеннего голодания. Определялась степень участия в эндогенном питании пластических веществ и энергии мышц, печени, кишечника, тканей скелета, головы, кожи с плавниками.

Полученные данные позволили опровергнуть длительно бытовавшее положение, впервые выдвинутое В.А. Сиговым (1947) и неоднократно повторявшееся другими исследователями (Поляков, 1958; Бризинова, 1958 и т.д.), о том, что поддерживающий обмен голодающей молоди обеспечивается, как правило, за счет резервов, депонированных во внутренних органах, а главным поставщиком энергии служат их запасные жиры. Согласно новым данным, было установлено, что на долю внутренних органов приходится всего от 3 до 37% трат отдельных веществ и только около 20% энергии.

Впервые было показано, что в зимнем эндогенном питании основным источником белка и энергии являются мышцы. Они покрывают 30-60% общей утилизации белка, 50-80% гликогена, 24-47% липидов и 30-56% суммарных потерь всех веществ. Также была описана важная роль, которую играют запасы, сосредоточенные в покровных тканях. Несмотря на их малую массу (~10%), они могут поставлять голодающему организму до 30% потребного белка и 20% энергии. За счет общего количества веществ, сосредоточенных в мышцах, коже, подкожных тканях и плавниках, голодающая молодь получает более 50-70% необходимых белков и энергии. Кроме того, было опровергнуто также бытовавшее ранее представление, что в процессе голодания у молоди сначала расходуются жиры и углеводы и только в последнюю очередь – белки. Оказалось, что утилизация изученных групп органических веществ исследованных органов и тканей идет не последовательно, а одновременно, различаясь своей интенсивностью (Баженова, Маханько, 1975; Щербина, Баженова, Маханько, 1975; Щербина, 1989).

На этом этапе исследований был также разрешен важный вопрос: что же является источником глюкозы – основного поставщика эндогенной энергии для осуществления обменных процессов у голодающих рыб после истощения в их организме осенних запасов глюкозы и гликогена. Анализ литературы по биохимии голодания и спячки теплокровных животных позволил предположить, что возможным источником глюкозы может быть глюконеогенез, т.е. процесс

новообразования глюкозы из неуглеводных источников. В результате кропотливой работы с тканевыми ферментами З.А. Мукосеевой *впервые* удалось установить, что *голодающие рыбы, так же как и высшие наземные позвоночные, обеспечиваются эндогенной энергией за счет глюкозы, получаемой в процессе глюконеогенеза.* Причем, в начальный период зимовки (октябрь-январь) его главным источником служат липиды и лишь частично – белки. По мере удлинения сроков голодания степень участия белков возрастает, достигая максимума в феврале-марте (Мукосеева, 1975; Щербина, Мукосеева, 1978).

Научный и практический интерес представлял также и вопрос – оказывает ли качество питания сеголетков в летний период на рост и жизнеспособность молоди не только во время зимовки, но и после ее окончания. Специальная серия экспериментов позволила установить и количественно охарактеризовать пролонгированный эффект качества кормления рыб на первом году жизни и доказать его влияние на метаболизм рыб, а также на их рост и выживаемость, не только в зимний период, но и на второй год жизни (Щербина, Грудцина, 1976; Грудцина и др. 1976; Дума, 1987; Дума, Щербина, 1988). На основании этих работ были даны рекомендации по химическому составу комбикормов и комплектации в их состав сырьевых компонентов.

Результаты перечисленных исследований, наряду с эколого-физиологическими работами В.А. Слепнева (1972, 1975) по оценке влияния на энергетический обмен рыб температурных и газовых условий, водообмена и нагрузки ихтиомассы на пруд, явились важными элементами в деле усовершенствования технологии зимнего содержания молоди карпа (Щербина и др., 1975).

К этой проблеме лаборатория, уже под названием «лаборатория физиологии питания рыб» вновь вернулась при выполнении аспирантских работ. А.Е. Касаткина в период 1981-1988 установила предельное содержание естественной пищи в рационах сеголетков в период вегетации (в среднем за лето и осень – 40‰ в содержимом кишечника). Ниже этого предела происходят негативные сдвиги в обмене веществ в осенний период, а зимой это сопровождается повышенной утилизацией белков и липидов, а также эссенциальных жирных кислот. Результат – снижение общей резистентности рыб и возрастание смертности во время зимовки и последующего нагула на втором году жизни. Кроме того, ею было проведено детальное изучение пластического обмена молоди в течение всех сезонов первого года жизни с детализацией нового элемента – количественного и качественного состава жирных кислот. А.Е. Касаткина (1984, 1985) *первая расшифровала один из важнейших механизмов воздействия естественной пищи на обмен веществ при зимнем голодании молоди карповых рыб. Согласно ему, оптимальный режим эндогенного питания, обеспечивается при наличии в организме определенных количеств 5-ти высоконенасыщенных жирных кислот (линолевой, линоленовой, арахидоновой, эйкозапентаеновой и докозагексаеновой) и запаса общих липидов.* Перечисленные жирные кислоты слабо или вообще не синтезируются в организме пресноводного карпа и, как правило, либо отсутствуют, либо в недостаточных количествах содержатся в комбикормах стандартных рецептур. Рыбы их получают с естественной пищей – зоопланктоном и зообентосом. Обнаруженные факты обосновали необходимость введения в комбикорм для зимующей молоди

эссенциальных жирных кислот в определенных соотношениях. (Касаткина, 1988; Щербина, и др., 1987).

Кроме того, А.Е. Касаткиной (1988) удалось установить, что раннее прекращение кормления сеголетков комбикормами осенью вызывает их преждевременный переход на эндогенное питание. Причем траты на голодный обмен за 1-1,5 месяца поздне-осеннего периода сопоставимы с потерями за зиму. Величина этих трат оказывается тем большей, чем меньше рыбы были обеспечены естественной пищей. Аналогичная связь была обнаружена и во время зимнего голодания. Также было выявлено четко выраженное последствие различной обеспеченности молоди карпа естественной пищей при вегетации на процессы восстановления зимних потерь, интенсивность роста и выживаемость двухлетков в начале выращивания. Подобная реакция была установлена у молоди белого амура и карпа при их совместном содержании в прудах (Щербина и др., 1999).

Аспирант А.С. Гиряев (1982-1990) *первым с физиолого-биохимических позиций выяснил причину и количественно охарактеризовал отрицательное влияние совместного* содержания в зимовалах молоди карпа и растительноядных рыб. Он показал, что это явление обусловлено усилением подвижности обоих видов, в результате чего совместная зимовка вызывает резкую активизацию обмена, что приводит к повышению расхода запасов энергии и белка у тех и у других рыб. Причем, влияние активно двигающихся толстолобиков на малоподвижного карпа проявляется значительно сильнее, чем влияние карпа на толстолобиков. Также *впервые* была установлена связь между естественной подвижностью рыб и их жирнокислотным составом. У активно двигающихся белого и пестрого толстолобиков по сравнению с менее подвижными белым амуром и карпом она выразилась в повышенном содержании кислот линоленового (ω -3) и пониженным – линолевого (ω -6) ряда (Гиряев, 1990).

Продолжая и расширяя направление предшествующих исследований, А.С. Гиряев показал, что различия в соотношении отдельных групп жирных кислот в общих липидах тела обусловлены отношением рыб к температуре. У эвритермного карпа по сравнению со stenотермными рыбами амурского комплекса обнаружено более высокое содержание полиненасыщенных (в 1,8-2,5 раза) и более низкое (в 1,4-1,8 раза) – насыщенных кислот, что объясняет его лучшую приспособленность к обитанию в районах с широким диапазоном колебаний температуры. Особенностью обмена веществ в зимний период у растительноядных белого амура и белого толстолобика является повышенная утилизация протеина, углеводов и энергии.

Также впервые было установлено, что питание белого амура комбикормом, содержащим продукты перекисного окисления липидов, приводит к резкому снижению уровня накопления полиненасыщенных жирных кислот, что отрицательно сказывается на адаптации рыб к низким температурам и приводит к увеличению смертности молоди при зимовке (Гиряев, 1990).

К исследованиям с зимующей молодью лаборатория вновь вернулась в середине 2000-х годов, что было связано с общим экономическим кризисом в стране.

Применение в этот период относительно дешевых и поэтому низкопитательных комбикормов, широкое использование в конце сезона зерна, прекращение кормления задолго до пересадки молоди на зимовку и ее ранняя

посадка в голодные условия зимовалов – все создавало предпосылки для получения физиологически неполноценного посадочного материала. Тем более что в предзимний период обедненная кормовая база прудов не может даже в минимуме обеспечить необходимого запаса эссенциальных агентов (Щербина, Гиряев, Касаткина, 1999).

В этих условиях одним из возможных путей повышения зимостойкости молоди могла быть разработка специализированных комбикормов для краткосрочного применения в соответствии с потребностями сеголетков карпа перед зимним голоданием. Все это требовало разработки *физиолого-биохимического обоснования для создания комбикормов подобного типа.*

С этой целью был использован новый методический прием, основанный на принципе: питание при пониженных температурах – голодание в режиме зимовки, последующее питание при оптимальных температурах. Эксперименты велись совместно с лабораторией генетики и селекции на карпах, амурском сазане и их гибридах в модельных и натуральных условиях. В комплекс показателей входила количественная оценка интенсивности накопления веществ и энергии в теле рыб при позднеосеннем питании, далее учитывалась утилизация накопленных запасов при зимнем голодании, а также выяснялось последствие этих процессов на обмен веществ, рост, выживаемость и продукцию рыб в восстановительный период после зимовки. Затем выяснялось, проявляется ли пролонгированный эффект на втором году жизни.

В результате 14 серий физиолого-биохимических и рыбоводно-биологических экспериментов (2003-2005 гг.) был проведен подбор сырьевых компонентов, белковый состав которых соответствовал качественным и количественным изменениям в потребностях рыб при подготовке к зимовке. Аналогично, путем испытаний различных видов жиров, была создана определенная комбинация эссенциальных жирных кислот, а также подобран витаминный премикс (Салькова, Щербина, 2004).

В итоге был создан рецепт специализированного комбикорма для предзимнего содержания сеголетков в прудах (шифр КДПС), имеющий определенный набор компонентов, пониженное содержание белка, эффективную композицию жиров и витаминов. Производственные испытания показали, что питание рыб комбикормом КДПС оптимизирует белковый и липидный обмены у молоди карповых рыб не только в поздне-осенний, но и в зимний периоды, а также оказывает четко выраженное положительное последствие на физиологическое состояние и продукцию двухлетков (Щербина, Кидов, 2004; Щербина, Катасонов и др., 2007).

ИЗУЧЕНИЕ ФИЗИОЛОГИИ ПИТАНИЯ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИХ ОСНОВ КОРМЛЕНИЯ РЫБ

Это направление исследований получило развитие с начала организации института и впоследствии по своему значению стало главным в работе лаборатории.

Первые работы выполнялись в рамках рыбоводной тематики или с участием специалистов других научных учреждений, имевших необходимую квалификацию и оборудование. Так, в 1933-1934 гг. Г.С. Карзинкин и В.С. Ивлев, совмещавшие работу на Лимнологической станции ВНИРО в Косине с работой во ВНИИПРХе, сделали первую попытку определения баланса азота в пруду, используя его в

качестве основы для расчета количества пищи, потребляемой рыбами за единицу времени. Эти и последующие исследования В.С. Ивлева по изучению энергетического обмена и питания рыб с позиций энергетического баланса, которые проводились уже вне стен ВНИИПРХа, послужили началом создания им нового научного направления, сформулированного как «экспериментальная экология питания рыб».

Первые исследования Г.С. Карзинкина по физиологии питания рыб 1932-1935 гг. были выполнены на объектах прудового выращивания также с позиций баланса, помимо энергии сюда были включены и вещества. Одним из первых он смог экспериментально доказать, что интенсивность потребления пищи рыбами, степень ее переваримости и трансформации в организме являются важнейшими элементами при определении питательности кормов и оценке возможной рыбопродуктивности водоемов (Карзинкин, 1932, 1935). Он первым из ихтиологов применил метод «балансовых опытов» для изучения пищеварения рыб (Карзинкин, 1935; Карзинкин, Кривобок, 1962). Впоследствии во ВНИРО результаты этих исследований легли в основу разработанной им теории биологической продуктивности водоемов (Карзинкин, 1952). В период 1960-70-х годов, когда ВНИИПРХ был переведен из Москвы в район г. Дмитрова, профессор Г.С. Карзинкин стал руководителем большого числа аспирантов, чем внес значительный вклад в развитие физиологического направления во многих лабораториях института. В их числе были и будущие сотрудники лаборатории физиологии питания рыб: М.А. Щербина, Е.З. Эрман, С.П. Трямкина, Л.Н. Трофимова, В.А. Слепнев.

Исследования по кормлению карповых рыб искусственными кормами, так же как и в случае с зимующими сеголетками, были начаты сотрудниками ВНИИПРХ с середины 1930-х годов. Они были вызваны необходимостью поиска дополнительных источников питания рыб, т. к. перевод рыбоводных хозяйств на интенсивную технологию выращивания приводил в быстрому и резкому обеднению естественной кормовой базы прудов. Традиционно применявшаяся, по аналогии с немецким рыбоводством, подкормка карпов зерном, в этом случае могла служить только энергетической добавкой. К тому же в этот голодный для страны период зерно было в дефиците. Требовался поиск не только источников белка, но и других жизненно необходимых питательных веществ.

Идейными вдохновителями, непосредственными организаторами и исполнителями этого поиска, начиная с 1930-х годов стали опытнейшие ученые-рыбоводы Ф.М. Суховерхов и В.М. Ильин. В качестве основных белковых компонентов они первыми испытали пригодность для кормления карпов неиспользуемых в животноводстве жмыхов масличных культур, отруби, мелассу, различные дрожжи, ряд биологически активных препаратов и микроэлементов (Суховерхов, 1939, 1953; Ильин, 1941). Были созданы первые рецептуры комбикормов. Впоследствии рыбоводно-биологические и экономические результаты этих испытаний послужили основанием для первой стандартизации комбикормов прудового карпа. Рецептам были присвоены шифры К-110, К-111, К-112, действующие и в настоящее время (Суховерхов, 1971).

В описанный период научные вопросы составления рецептур комбикормов для рыб решались по аналогии с системой, принятой в животноводстве, — главным

образом, путем эмпирического подбора компонентов по химическому составу. Питательность и продуктивные свойства кормов оценивались по чисто рыбоводным критериям (затраты корма, внесенного в пруд, прирост массы рыб, их выживаемость, продукция с единицы площади). Между тем, переход прудового рыбоводства на все более интенсивные формы сопровождался новым возрастанием кормовых коэффициентов, более сильным торможением роста рыб, повышением их смертности и, как результат – потерей продукции. Все перечисленное свидетельствовало о недостаточной питательности применяемых комбикормов. Возникла необходимость применения иного методического подхода к разработке теоретических основ и практики кормления рыб.

Решение этих вопросов Ф.М. Суховерхов в конце 1950-х г. прошлого века поручил выпускнице Мосрыбвтуза, сотруднику, а затем аспирантке института М.А. Щербине. Первоначально в 1957-1960 гг. была поставлена актуальная для того времени задача – выяснить степень соответствия аминокислотного состава применяемых кормов и входящего в их состав сырья потребностям рыб. В сотрудничестве с кафедрой биохимии биофака МГУ на их лабораторной базе с помощью модифицированного нами метода бумажной хроматографии (Щербина, Сорвачев, Щелкунова, 1971) были выполнены определения 17 незаменимых и заменимых аминокислот в кормах, основных видах сырья и в теле карпа и форели (Щербина, Сорвачев, Суховерхов, 1962). Далее возник вопрос – какая часть кормов, вносимых в пруды и поедаемых рыбами, способна перевариваться и усваиваться в их организме.

С этой целью в 1965 г. в лаборатории рыбоводства было создано специальное подразделение – «группа по изучению переваримости кормов». В 1969 г. группа была переведена в состав лаборатории физиологии. В 1973 г. лаборатории физиологии и кормления рыб были объединены. *В результате образовалось первое в стране научное подразделение, основная деятельность которого была посвящена новому направлению исследований – разработке физиолого-биохимических основ искусственного кормления рыб.* Первоначально главной задачей было создание методики определения переваримости у рыб искусственных кормов и ее практического использования.

ИЗУЧЕНИЕ ПЕРЕВАРИМОСТИ ПИТАТЕЛЬНЫХ ВЕЩЕСТВ КОРМОВ

В методическом плане ранее применявшийся в случаях с живыми пищевыми организмами способ «балансовых опытов» (Карзинкин, 1935; Карзинкин, Кривобок, 1962 и др.) оказался непригодным при питании рыб комбикормами. Он требовал полного учета съеденного корма и выделенных экскрементов, что практически было невыполнимо в водной среде обитания рыб. Комбикорма вносились в воду в рассыпном или тестообразном виде, а в процессе питания рыб они не только распылялись и экстрагировались, но и смешивались с экскрементами и грунтом.

Идея была подсказана Ф.М. Суховерховым, хорошо владевшим современной биологической литературой, – использовать «метод инертных веществ», который в отдельных случаях начал применяться при определении переваримости кормов у сельскохозяйственных животных. Сущность метода – введение в корм непереваримых веществ; а наиболее привлекательная черта – отсутствие необходимости полного учета съеденного корма и выделенных экскрементов. *Расчеты велись по соотношению количества питательных веществ в корме и*

экскрементах, приходящихся на единицу инертного вещества. Однако для работы с рыбами этот метод необходимо было модифицировать. Особенности водной среды обитания и ничтожно малое количество экскрементов, которое могло быть получено от рыб, создавали множество технических трудностей. Не было ясности и в выборе инертного вещества и способе его определения.

После длительных поисков в 1960 г. выбор пал на окись хрома, которая отсутствует в теле животных, в воде, почве, воздухе и кормовом сырье и инертна по отношению к действию пищеварительных ферментов. В качестве маркера или индикатора окись хрома оказалась удачным решением, что подтверждает и современная мировая практика. Следует отметить, что в Японии почти одновременно с нами с окисью хрома Т. Nose (1960) провел первые определения переваримости белка у золотой рыбки.

Далее был подобран удобный микрометод ее химического определения и отработана методика равномерного введения в корма и способ их приготовления, который практически устранял или значительно снижал вымывание окиси хрома и других веществ из корма в воде. Затем была разработана методика проведения опытов в аквариумах и прудах, а также испытаны и отобраны наиболее эффективные способы сбора экскрементов от различных видов рыб (Щербина, 1964, 1965).

Химическая сторона при определениях переваримости рыбами естественной пищи в 1930-50-х годах прошлого столетия ограничивалась в основном анализами сухого вещества, сырого протеина и энергии (Карзинкин, 1935; Карзинкин, Кривобок, 1962 и др.). С одной стороны, это было связано с недостаточностью вещества для анализов из-за малого количества экскрементов рыб, а с другой – с применением традиционных макрометодов химических определений. Поэтому с середины 1960-х годов была выполнена большая работа по подбору, модификации и объединению в единую схему наиболее совершенных для того времени микрометодов. В результате при наличии 0,5-1,0 г сухого вещества стало возможным последовательно определять более 25 различных веществ (Щербина, 1964, 1965, 1971).

С использованием этих методических приемов в 1962-1973 гг. коллективом лаборатории *впервые в мире* у карпа и форели была изучена переваримость основных групп питательных веществ, частично доступность 9 незаменимых и 8 заменимых аминокислот и ряда минеральных элементов в 18 видах основных и нетрадиционных источников кормового сырья, а также многих комбикормов. Для выявления питательности и специфических свойств каждый вид сырья изучался в виде монодиеты и в составе определенных рецептур комбикормов (Щербина, 1964, 1965, 1969, 1971, Щербина, Сорвачев, 1964; Щербина, Эрман, 1969; Эрман, 1970а, 1971; Трямкина, 1973, 1977 и др.). Обобщению этих исследований посвящена монография М.А. Щербины (1973).

В теоретическом плане *впервые* было установлено, что у карпа и форели, *несмотря на различия в типе питания и пищеварения, приблизительно половина сухого вещества применявшихся комбикормов и их отдельных компонентов при нормальном уровне кормления не используется рыбами.*

Из основных питательных веществ наиболее быстро расщепляются и всасываются белковые соединения. В большинстве случаев, независимо от количественного содержания, именно белок (основной диапазон 70-85%)

и составляющие его аминокислоты (до 90%) являются наиболее доступной частью корма. Достаточно полно перевариваются липиды и входящие в их состав отдельные жирные кислоты (~70-90%).

Углеводистая часть кормов в целом доступна организму рыб значительно хуже (в среднем на 35-55%). Это обусловлено тем, что в комбикормах и их компонентах количество хорошо усвояемых моносахаридов относительно мало, а переваримость основного полисахарида – крахмала – из-за особенностей его химической структуры, невелика (30-50%). Целлюлозно-лигнинный комплекс опорных тканей переваривается еще хуже (10-35%). Далее было показано, что низкую доступность, как правило, имеют и минералы, в частности, кальций, натрий, магний. Фосфор большинства растительных кормов, находится в виде солей фитиновой кислоты – фитатов, а рыбной муки и других животных продуктов – в виде гидроксиапатита, практически недоступных организму рыб.

Одним из важных достижений предпринятого комплекса исследований в последующем было создание оригинальной модификации метода инертных веществ для изучения переваримости у рыб живых компонентов естественной кормовой базы. Аспирантка И.Ф. Першина, используя особенности питания планктонного фильтратора *Daphnia magna* и факультативных глотальщиков – донных личинок комара-толкунца (*Chironomus thummi*), разработала способы прижизненного введения в их организмы окиси хрома. Это дало возможность *впервые* определить *in vivo* не только переваримость и усвоение у рыб основных групп питательных веществ, но и доступность 17 аминокислот. Одновременно было установлено влияние различных количеств животных организмов на переваримость и продуктивное действие их смесей с комбикормами (Першина, 1984; Щербина, Першина, 1984, 1988; Shcherbina, Pershina 1990, 1995). Ранее с аспиранткой З.Я. Макаровой была создана модификация этого метода с внутренним индикатором пищи – клетчаткой – для определения *in vivo* переваримости подводной растительности у фитофильного насекомого – гусеницы «водной огневки» (Макарова, Щербина, 1975).

ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ПЕРЕВАРИМОСТЬ КОРМОВ

Низкая переваримость комбикормов у главных объектов рыбоводства побудила нас провести поиск факторов, способных оказывать влияние на активность пищеварительной деятельности рыб и, как следствие, на переваримость питательных веществ.

Одним из первых экологических факторов была изучена *температура*. У карпа при ее повышении с 16 до 27°C достоверно снижалась переваримость белков, трудногидролизуемых углеводов и минеральных элементов; одновременно она возрастала для крахмала и моносахаридов (Щербина, Казлаускене, 1971). Оказалось, что это обусловлено влиянием температуры не столько на активность ферментов, сколько на моторику кишечника; ее увеличение сокращало время переваривания пищи.

Гипоксия, вызванная длительной акклимацией карпа к низкому содержанию кислорода (1,5-2 против 4-6 мг O₂/л), не привела к существенным изменениям относительных значений переваримости, а высокая концентрация кислорода (7-9 мг O₂/л,) напротив, уменьшала ее. В первом случае это было вызвано ухудшением аппетита рыб и более длительным пребыванием малых количеств корма

в кишечнике, во втором – возрастанием скорости прохождения пищи по кишечнику в результате усиления перистальтики (Щербина, Казлаускене, 1974).

Из *алиментарных факторов* сначала были изучены *липиды*. *Впервые* было показано, что обогащение растительных комбикормов для карпа смесью животных жиров и подсолнечных фосфатидов (4:1) в пределах 5-10%, стимулировало пищеварительную деятельность рыб. Резко возросла активность переваривания белка (с 58 до 83%) и липидов (с 26 до 78%). Одновременно активизировался обмен веществ, повышался уровень трансформации белка в организме и возросла общая эффективность кормления (Щербина, Казлаускене, 1975).

Значительно позже был исследован *фосфор*. Введение его в комбикорма для молоди карпа в виде легкодоступных соединений также *впервые* позволило обнаружить стимуляцию пищеварения, которая способствовала увеличению переваримости кормов на 15%. В основном это происходило за счет более активного расщепления и всасывания белков (на 13%), а также значительно лучшей (в 1,5-2 раза) абсорбции самого фосфора и других минералов.

Позднее был установлен немаловажный факт, – при обогащении кормов солями легкодоступных фосфатов у рыб происходило сокращение экскреции фосфора с фекалиями (Щербина, Чапулис, 1997; Щербина, Чапулис, Гамыгин, 2000; Shcherbina et al., 1997).

Генетически обусловленные различия. На сеголетках карпа 4-х генотипов, полученных от одной пары производителей (голые, линейные, разбросанные, чешуйчатые), показано, что у чешуйчатых карпов с преобладанием наследственности дикого сазана, комбикорма, особенно их углеводистая часть, переваривались хуже. У рыб, в генотипах которых преобладала наследственность культурных карпов (голые, линейные, разбросанные), статистически достоверных различий между генотипами не выявлено. Однако по характеру конверсии питательных веществ в организме группы линейных и голых обнаружили лучшую способность к усвоению искусственных кормов, чем разбросанные и тем более – чешуйчатые (Щербина, Цветкова, 1974).

Поиск путей повышения переваримости комбикормов еще в начале 1970-х годов привел нас к идее использовать *поверхностно-активные вещества*. Не имея собственной питательной ценности, они предположительно должны были способствовать перевариванию корма за счет увеличения поверхности контакта пищи с пищеварительными соками.

Значительно позднее, в середине 1980-х годов, мы вновь вернулись к этой идее, и аспирантка Н.В. Линник в содружестве с кафедрой технологии пищевых продуктов МТИПП подобрала ряд неполярных растворителей под названием «фолсы», которые использовались в пищевой промышленности. *Впервые* было показано, что, не изменяя питательных свойств кормов, в ничтожных количествах они способны резко стимулировать пищеварительную деятельность рыб, в частности, ферментовыделительные и всасывательные функции. Эффект выразился в существенном повышении переваримости корма (на 20-35%) в основном за счет увеличения доступности для рыб белка, углеводов и минералов. (Линник, 1987, 1989; Щербина, Линник, Кочеткова, 1992). На это изобретение был получен патент (Щербина, Линник, и др. Патент №1550650, 1992).

В процессе исследований было обнаружено и другое их важное свойство – *способность стимулировать усвоение переваренной части корма*, в частности, белка. В результате конверсия питательных веществ корма в организме рыб возрастала на 30-50% при ускорении роста и значительном сокращении кормовых коэффициентов (Щербина, Линник, Кочеткова, 1992). Аналогичный и более выраженный эффект был выявлен у радужной форели (Линник, 1989). В совместных исследованиях с Институтом биологии внутренних вод АН СССР было выяснено, что «фолсы» помимо активизации транспортных функций кишечника стимулируют ферментовыделительную деятельность органов пищеварения рыб (Кузьмина, Щербина и др., 1990; Linnik et. al., 1993). В неопубликованных совместных работах с Институтом питания РАМН на примере мышей было показано, что эффекты, полученные на рыбах, проявляются и у теплокровных животных (Линник, 1987; Щербина и др., 1990, 1992).

Другим направлением изыскания способа повышения переваримости комбикормов у рыб было испытание различных технологий их изготовления.

Размол исходных компонентов корма. У взрослых рыб увеличение переваримости корма происходит до определенного уровня измельчения его частиц ($d = 0,6-0,3$ мм). При $d = 0,2$ мм и ниже переваримость резко снижается. Причина – плотное сцепление частиц в кормах при гранулировании, в результате которого гранулы, долго не разбухая в воде, сохраняют свою плотность в кишечниках, затрудняя проникновение в корм ферментов (Воронина и др., 1976).

Способы сухого и влажного прессования при гранулировании. Сравнение их показало, что после влажного прессования из-за более длительной влаготепловой обработки у карпа лучше перевариваются белки и углеводы и продуктивное действие комбикормов резко возрастает (Щербина, Эрман, Сурина, 1970).

Экструзия. На 13 видах основных источников комбикормового сырья было выяснено, что этот тип обработки в наибольшей степени способствует увеличению доступности для рыб корма в целом. Эффект обусловлен в основном изменениями механических и физико-химических свойств кормов. В наибольшей степени это происходит из-за декстринизации крахмала и деструкции трудноферментируемого целлюлозо-лигнинного комплекса. Одновременно выявлены и отрицательные воздействия. При экструдировании рыбной муки отмечено разрушение термонеустойчивых витаминов, а также активация перекисного окисления жиров с образованием токсических продуктов (Щербина, Гамыгин, Салькова, 1996; Щербина, Салькова, Гамыгин, 1999; Shcherbina, Gamigin, 1998).

Способы изготовления рыбной муки. Технологиям изготовления рыбной муки и стабилизации ее жиров было уделено особое внимание. Изучалась мука, изготовленная из атлантической сардинеллы, анчоуса, хамсы, каспийской кильки.

Получена оценка влияния на переваримость и питательные свойства для рыб следующих технологий выработки рыбной муки: прямой сушки, прессово-сушильного и центрифужно-сушильного способов, комбинированного прессово-сушильного и экстракционного способа, а также датской LT-технологии. Из отечественных технологий удовлетворительное качество муки дают прессово-сушильный и комбинированный способы; при способе прямой сушки вырабатывается мука наиболее низкого качества. С помощью датской LT-технологии низкотемпературной сушки готовится хорошо переваримая мука

наивысшей питательности (Щербина, Генералова, 1983; Сергеева, Нефедова, 1989; Щербина, Сергеева и др. 1993). Кроме того, было выяснено, что введение в рыбную муку различных антиоксидантов в рекомендуемых дозах может оказывать отрицательное влияние на метаболизм рыб (Щербина, Салькова, 1990).

Установленные особенности переваривания и ассимиляции пищи у рыб создали возможность использования ряда экологических и алиментарных факторов для улучшения переваривания и усвоения корма, а также послужили в дальнейшем основанием для пересмотра состава и технологий изготовления ряда выпускаемых в промышленном масштабе рецептур комбикормов.

КОМПЛЕКСНЫЙ СПОСОБ ФИЗИОЛОГИЧЕСКОЙ ОЦЕНКИ ПИТАТЕЛЬНОСТИ КОРМОВ

Исследования 1960-х – середины 1970-х годов позволили разработать первый вариант этого способа. Он строился на учете содержания в корме питательных веществ и энергии, степени их переваримости. В совокупности с определениями химического состава рыб в начале и конце экспериментов была получена возможность оценивать эффективность использования сухого вещества, белка и энергии корма на прирост массы рыб, учитывать изменения в обмене веществ и их росте. Эти показатели сопровождалась обычными рыбоводными характеристиками: затраты съеденного корма, выживаемость рыб и получаемая продукция. Комплекс перечисленных показателей давал возможность иметь не только сравнительную оценку рецептур, но и выявлять достаточно сложные взаимодействия между кормом или его отдельными компонентами и организмом рыб (Щербина, 1975).

С использованием идеи метода инертных веществ был разработан способ оценки влияния отдельных ингредиентов на питательность корма для рыб (Щербина, Трямкина, 1975). С его помощью появилась возможность для выяснения механизмов воздействия качественного состава и количества отдельных компонентов на организм рыб и более быстрого установления их оптимальных пропорций. В частности, было показано, что введение в высокобелковый рацион форели, составленный из концентратов животного белка, 19% пшеницы оказало четко выраженный азотсберегающий эффект и резко повысило продуктивное действие корма. Напротив, наличие кровяной муки привело к резкому ухудшению усвоения корма, что замедлило рост рыб и повысило его затраты на единицу продукции. Сравнение продуктивного действия селезенки и рыбной муки позволило установить худшее усвоение селезенки и обнаружить ее ингибирующее влияние на рост рыб и отрицательное – на кормовые коэффициенты. На этом основании была рекомендована полная замена в комбикормах для форели селезенки на рыбную муку, что повсеместно вошло в современную практику форелеводства.

Основные результаты этих исследований изложены в большом количестве статей, написанных единолично или коллективно М.А. Щербиной, С.П. Трямкиной, О.П. Казлаускене, Е.З. Эрман, В.Ф. Мочульской, Ф.Г. Козулевой и частично обобщены в монографии М.А. Щербины «Переваримость и эффективность использования питательных веществ искусственных кормов у карпа» (1973а).

ИЗУЧЕНИЕ ПИЩЕВАРИТЕЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ У РЫБ

Следует сказать, что наша модификация метода инертных веществ послужила методическим ключом к изучению и других, малоисследованных ранее, сторон физиологии питания рыб. Сюда следует отнести открывшуюся возможность изучать

в экспериментах *in vivo*, в сочетании с острыми опытами процессы пищеварения, в частности, топографию расщепления и всасывания нутриентов на протяжении пищеварительного тракта рыб, вне зависимости от типа его строения.

Выполнение подобных исследований было тем более актуально, что во время 1960-1970 гг. и ранее отечественная и мировая литература содержали крайне мало сведений о способности пищеварительной системы рыб расщеплять, всасывать, а также экскретировать непереваренную пищу и продукты обмена. Об интенсивности пищеварительных процессов судили и нередко судят и в настоящее время только по активности полостных и кишечных ферментов. Как упоминалось ранее, это было вызвано методическими трудностями, связанными со средой обитания рыб, сложностями применения у них фистульных и других методов исследований, используемых в работе с высшими животными, а также с особенностями химической обработки.

В то же время пищеварение интересовало нас с той позиции, что превращение питательных веществ кормов в животном организме является результатом взаимодействия множества процессов, среди которых важнейшую роль играет переваривание пищи. Зная закономерности работы пищеварительного аппарата и механизмы его адаптации к воздействию различных факторов, можно разработать способы управления процессами переваривания и усвоения питательных веществ как путем создания системы подбора компонентов в рационы, так и обеспечением определенного режима и условий кормления. Это позволит значительно повысить эффективность превращения питательных веществ кормов в рыбную продукцию.

Процессы пищеварения мы начали изучать одновременно с определением переваримости кормов, начиная с 1962 г. В качестве модельных объектов были избраны бентосоядный карп с непрерывным типом питания, не имеющий желудка и солянокислого пищеварения, и радужна форель – пелагический хищник с порционным питанием, обладающий хорошо развитым желудком, системой пилорических придатков и коротким кишечником.

В процессе многолетних синхронных исследований химического состава химуса (остатков пищи, перемешанной с пищеварительными соками) и резорбции отдельных нутриентов на последовательных участках пищеварительного тракта было установлено, что, несмотря на различия в типе питания, строении органов пищеварения, и качестве кормов, переваривание в кишечниках рыб осуществляется в среде с высоким и относительно постоянным содержанием воды (80-85%) (Щербина, 1970; Щербина, Казлаускене, 1971а; Щербина, Трямкина, 1973а). В желудке форели пища обводняется в зависимости от ее первоначальной влажности и длительности пищеварения.

Реакция среды в кишечниках определяется у рыб, как и у высших позвоночных, рН желчи и панкреатического сока (Щербина, Казлаускене, 1971а; Щербина, Эрман, 1971; Трямкина, 1975).

Химические изменения, которые претерпевает при переваривании заглоченная пища, имеют у обоих видов сходный характер.

На массовом материале, исчислявшемся сотнями подопытных рыб, *впервые* было установлено, что у карпа расщепление и всасывание всех изученных веществ (сырого протеина, 17 аминокислот, общих липидов, легко- и трудногидролизуемых углеводов, общего количества минералов, фосфора, кальция, магния)

осуществляется одновременно и по всей длине пищеварительного тракта. В то же время процесс резорбции большинства изученных веществ нестабилен и обнаруживает в кишечнике четко выраженный проксимо-дистальный градиент (Щербина, 1965, 1969а, 1970; Щербина, Сорвачёв, 1967; Щербина, Сурина, 1969).

Максимумы расщепления и всасывания у карпа локализованы в передней расширенной и примыкающей к ней части кишечника, что составляет около трети его длины. Здесь извлекается из пищи и всасывается в среднем около четверти сухих веществ и сырого протеина от общего количества доступных рыбам, от 20 до 80% отдельных аминокислот, до 90% простых сахаров и большое количество липидов (Щербина, 1965, 1980, 1984).

Высокая интенсивность всасывания ряда аминокислот, липидов и минералов сохраняется и в центральной части. Преимущественно здесь находится и максимум всасывания липидов. Возрастает и интенсивность резорбции минеральных веществ. Далее, по мере продвижения пищи к анусу, процессы всасывания резко сокращаются.

У карпа описанная топография резорбции органических и минеральных веществ и локализация их максимумов в переднем расширенном отделе кишечника позволили сделать следующее заключение. Отсутствие желудка и связанного с ним пепсинового пищеварения не замедляет, как предполагалось ранее (Карзинкин, 1932, 1935, 1952; Пегель, 1950; Краюхин, 1963), темпов переваривания белков, жиров и углеводов, а также всасывания аминокислот и моносахаридов. При этом, передний расширенный отдел кишечника, помимо депонирующей, активно осуществляет гидролитические и резорбтивные функции. По объему всасывания он сходен с верхним отделом кишечника высших позвоночных, где отмечены максимумы резорбции (Уголев, 1963).

У *форели* также впервые было установлено, что переваривание пищи и всасывание продуктов ее расщепления происходит на всем протяжении пищеварительного тракта (Щербина, Трямкина, 1973, 1973а; Трямкина, 1977).

Традиционно полагалось, что желудок *форели* служит только депонирующим органом, где идет первичная обработка пищи HCl и ферментами, за счет чего осуществляется денатурация белка и гидролиз его поверхностных связей. Однако нам удалось впервые показать его активное участие во всасывании. В зависимости от условий здесь может быть резорбировано до 29% белков, 44% липидов, 26% углеводов от их общего количества, полученного с пищей. В то же время основным местом всасывания является передний отдел кишечника и область, примыкающая к пилорическим придаткам. При определенных ситуациях здесь может быть резорбировано до 90% доступных из пищи белков, жиров и углеводов. Максимум для липидов оказался строго локализованным в области пилорических придатков (Трямкина, Щербина, 1974). При адаптации рыб к корму максимумы всасывания других питательных веществ могут располагаться в центральной части кишечника или сдвигаться в сторону пилорических придатков.

В задней части кишечника, ведущей к анусу, объемы всасывания резко сокращаются. Однако и здесь в отдельные моменты может быть резорбировано значительное количество белков и углеводов (Щербина, Трямкина, 1973а).

Резюмируя эти результаты, следует сказать, что анализ обширного экспериментального материала, полученного в процессе работы коллектива

сотрудников и аспирантов в период с 1962 по 1977 гг., дал возможность выявить общие черты и частные различия в осуществлении процессов переваривания питательных веществ у рыб, обладающих желудком и не имеющих его. *Наиболее важным результатом этих исследований явилось впервые открытое у рыб совмещение в пространстве и времени ферментативного расщепления питательных веществ и всасывания его продуктов.* Ранее, по мнению многих исследователей, полагалось, что эти процессы разделены, а максимум всасывания белка у рыб находится в конечной части кишечника, преымающей к анусу (Карзинкин, 1932, 1935, 1952; Пегель, 1950; Краюхин, 1963 и др.).

В период активного изучения пищеварения рыб нас заинтересовали и вопросы о соотношении ферментовыделительной и всасывательной функций. Дело в том, что в большом числе публикаций о силе переваривающей деятельности кишечника судили и до настоящего времени судят по косвенным показателям – активности полостных и кишечных ферментов (Кузьмина, 2005 и многие др.). Методически этот подход значительно проще, чем одновременные определения активности отдельных групп ферментов и количества резорбированных субстратов. Поэтому возник вопрос – существует ли определенная математическая связь между активностью ферментов и размерами всасывания соответствующих субстратов. В результате комплексной работы аспиранток Л.Н. Трофимовой (1979) и Т.В. Щербины (1978), а также сотрудников лаборатории впервые на примере карпа удалось показать, что *прямая корреляция между распределением активностей полостных и кишечных протео- и амилолитических ферментов на всем протяжении пищеварительного тракта и интенсивностью всасывания продуктов расщепления соответствующих субстратов отсутствует* (Трофимова, 1979; Трофимова, Т. Щербина, М. Щербина, 1975, 1976; Щербина, 1984б).

Также *впервые* на примере карпа им удалось описать особенности адаптации ферментовыделительной и транспортных функций кишечника рыб к качеству корма, условиям кормления и среды обитания. В частности была выявлена быстрая адаптация к химическому составу различных групп углеводов. В результате этой важной особенности карпы приобрели способность питаться разнообразной растительной пищей (М. Щербина, Т. Щербина, Казлаускене, 1977; Трофимова, 1979). В практическом плане этими работами была подтверждена физиологическая целесообразность включения в искусственные корма для карпов большого количества растительных источников.

К другим важнейшим результатам исследований пищеварения рыб 1960-1980 гг. следует отнести *открытие нового процесса – эндогенной экскреции.* Оно было сделано на основе использования метода инертных веществ при синхронном изучении химического состава содержимого кишечника и всасывания питательных веществ кормов. Феномен эндогенной экскреции был обнаружен нами в период 1965-1980 гг., как у непрерывно питающегося и не имеющего желудка полифага карпа, так и у порционно питающейся хищной форели, обладающей желудочно-кишечным пищеварением. Публикации были сделаны значительно позже после тщательных методических проверок (Щербина, 1973, 1980, 1984а, 1984б; Казлаускене, 1975; Трямкина, 1975, 1977).

Эндогенная экскреция установлена на многолетнем массовом материале, который свидетельствовал, что поступление корма в пищеварительный тракт рыб

сопровождается выделением в его полость из внутренней среды организма различных веществ некормового происхождения (помимо поступающих с пищеварительными соками).

Удалось выяснить, что у рыб наибольшая интенсивность этого процесса наблюдается в передних отделах пищеварительного тракта и тесно связана с качественным и количественным составом корма и более выражена при резком недостатке или избытке отдельных питательных веществ, т.е. в случае дисбалансированного питания.

В том случае, если карп питался кормом с низким содержанием белков (менее 15%), количество выделенного эндогенного азота могло достигать 25% от съеденного. При наличии в корме малого количества сырого жира (>2%) в содержимом кишечника его оказывалось больше в 2-2,5 раза, кальция – в 2 раза и т.д. (Щербина, Казлаускене, 1975, Щербина, 1973, 1980, 1984).

У форели, имеющей более сложный желудочно-кишечный тракт, элементы регуляции оказались выраженными более отчетливо, чем у карпа. При приеме одной порции корма на 1 г ее массы обнаруживалось выделение в полость желудка до 640 мг сухого вещества, в том числе 160 мг протеина, 140 мг углеводов, 72 мг липидов. При регулярном двухразовом питании уровень эндогенной экскреции сокращался в 1,5-2 раза. Поступления в область пилорических придатков и тонкой кишки были значительно меньшими, чем в желудок (Трямкина, 1977).

На этом основании был сделан вывод, что эволюционно выработанная адаптация форели как хищника к относительно стабильному составу пищи способствовала возникновению большей зависимости от качества корма, чем у карпа, приспособленного к широкому спектру питания (Щербина, 1980, 1984б).

Описанный у рыб феномен эндогенной экскреции позволил прийти к заключению, что та совершенная форма участия пищеварительного аппарата в общем обмене веществ, которая была обнаружена сначала у сельскохозяйственных животных (Разенков, 1948) и значительно позже – у человека (Шлыгин, 1974; Гальперин, Лазарев, 1986), достаточно хорошо выражена уже у низших позвоночных, что показано нами на примере рыб (Щербина, 1973, 1980, 1984б; Трямкина, 1973, 1977).

Эта приспособительная деятельность пищеварительной системы корригирует соотношения всасываемых веществ за счет их пополнения из организма физиологически необходимыми соединениями, которые либо отсутствуют, либо содержатся в пище в недостаточных количествах, а в случае избытка они удаляются из организма. В результате всасываемая смесь приближается к потребностям животного организма. Согласно современным представлениям, подобное выделение в полость пищеварительного тракта эндогенных веществ, которые после реабсорбции вновь включаются в кругооборот в организме, способствует нормальному осуществлению химических процессов в тканях.

Таким образом, результаты экспериментов позволили выявить у карпа и форели большое сходство и общие с теплокровными животными адаптивные закономерности в работе пищеварительного аппарата, что позволит широко использовать накопленный в животноводстве опыт и в практике кормления рыб.

В заключение этого раздела следует отметить, что исследования пищеварительных функций мы проводили с целью совершенствования состава комбикормов и повышения их продуктивного действия, а также для выявления той стадии контакта между кормом и организмом рыб, на которой происходят наибольшие потери питательных веществ.

ИЗУЧЕНИЕ ПИТАТЕЛЬНЫХ СВОЙСТВ РАЗЛИЧНЫХ ВИДОВ КОРМОВОГО СЫРЬЯ

Одной из основных задач наших исследований конца 1970-х – второй половины 1990-х годов прошлого века было совершенствование методических приемов, направленных на повышение эффективности кормления посредством использования различных факторов диеты и условий питания. С этой целью были опубликованы «Методические указания по физиологической оценке питательности кормов для рыб» (Щербина, 1983), в которых помимо материалов ВНИИПРХ по карпу и форели были использованы материалы Е.М. Маликовой, И.Н. Остроумовой, А.А. Шабалиной, Л.П. Рыжкова, В.В. Лавровского, Н.Т. Сергеевой и других. В них учитывались особенности проведения экспериментов с молодью и взрослыми формами форели и различных видов лососей.

В дальнейшем новым элементом усовершенствования было определение «сборов» доступных незаменимых аминокислот, т.е. отношения процентного содержания аминокислоты в корме к таковому в «идеальном» белке. За «идеальный» белок была принята рассчитанная нами на основании собственных и литературных данных потребность карпа в аминокислотах, выраженная в процентах к их общей сумме (Щербина, Салькова, 1987).

Одновременно учитывались и перечисленные выше обычные рыбоводные характеристики. По этой системе к концу первого десятилетия XXI в. были изучены, помимо большого числа отдельных комбикормов, 60 основных и нетрадиционных компонентов, в том числе 16 видов зерновых и продуктов их переработки, 16 видов различно изготовленных жмыхов и шротов, 2 вида бобовых, 16 видов сырья животного происхождения, в их числе 6 видов рыбной муки, различных технологий изготовления, 10 продуктов микробиосинтеза, а также 2 вида естественной пищи. С целью практического использования перечисленных характеристик при создании рецептур комбикормов для рыб были составлены обобщенные таблицы коэффициентов переваримости белков, жиров, углеводов, минералов и энергии. Также был предложен порядок лимитирования для карпа доступных незаменимых аминокислот в различных видах комбикормового сырья, рекомендованы нормы ввода и заменяемости отдельных видов сырья при комплектации комбикорма, приведены таблицы жирнокислотного состава растительных и животных жиров. Обобщение этих материалов дано в публикации М.А. Щербины (1979), а наиболее полно они представлены позже в книге «Кормление рыб в пресноводной аквакультуре» (Щербина, Гамыгин, 2006).

Впоследствии на этой основе разработаны способы повышения продуктивного действия комбикормов для карпа и частично для форели путем корригирования состава аминокислот и расширения энерго-протеинового отношения. Перечисленные исследования позволили создать серию рецептур высокоэффективных комбикормов для молодежи (рецепты серии ВБС-РЖ) и старших возрастных групп карпов, выращиваемых в прудах (серии СБС-РЖ, МБП, МБЯ).

С 1978-1979 гг. помимо специализированных заводов по этим рецептам в массовых количествах выпускали корма предприятия Министерства заготовок.

Для форели, выращиваемой в условиях рециркуляционных систем, совместно с кафедрой биохимии КТИРПиХ проводилась оценка питательности комбикормов, биологически активных веществ и отдельных видов сырья (рыбная мука различной технологии изготовления, мясокостная мука и мука из отходов переработки филе кальмаров, ряд жмыхов и шротов, злаковых, различных жиров). В результате был разработан ряд новых рецептур для форели (Сергеева, 1984; Сергеева, Нефедова, 1989; Сергеева и др., 1989, 1990).

Важным теоретическим итогом работ было установление сходства реакции рыб, различающихся типом пищеварения, на специфические особенности основных источников кормового сырья. Это дает возможность использовать в практических целях данные, полученные на одних видах рыб, применительно к другим, сокращая тем самым объемы и время экспериментальных работ (Щербина, 1979, 1980, 1984а).

РАЗРАБОТКА ФИЗИОЛОГИЧЕСКОГО ОБОСНОВАНИЯ НОРМИРОВАНИЯ И ТЕХНОЛОГИИ ПРИМЕНЕНИЯ КОМБИКОРМОВ ПРИ ВЫРАЩИВАНИИ КАРПОВ В ПРУДАХ

Применение в 1970-80-х гг. прошлого века в промышленных хозяйствах кормов повышенной питательности, произведенных на специализированных предприятиях Минрыбхоза, во многих случаях не давало ожидаемого рыбоводного и экономического эффекта. Поэтому лаборатории было поручено выяснить причины создавшегося положения.

Анализ производственной цепи всех элементов технологии кормления и ознакомление с рекомендательной литературой позволили обнаружить наиболее слабое звено, которое решающим образом влияло на эффективность использования комбикормов в промышленности. Им оказалось нормирование комбикорма, которое велось по нормативам, составленным по экспертным данным на основе рыбоводных результатов применения комбикормов в рыбхозах.

В связи с отсутствием теоретической и экспериментальной разработки этого вопроса перед лабораторией встала новая задача: как выяснить, какое количество комбикормов, вносимых в пруды, поедается рыбами и с какой скоростью идут у них процессы насыщения и восстановления аппетита в зависимости от температуры и кислородных условий. Работы в этом направлении, начатые в конце 1970-х и завершённые к середине 1980-х годов прошлого века, проводились в основном силами выпускников МСХА им. К.А. Тимирязева, а впоследствии наших аспирантов и сотрудников Н.В. Рекубратского и А.Ю. Киселева.

Ранее применявшиеся для этих целей методические подходы не давали достаточно надежных количественных характеристик питания рыб комбикормами, а также возможности разделять в их кишечниках комбикорма и компоненты естественной кормовой базы. Поэтому нам пришлось разрабатывать новую модификацию методических приемов определения суточных рационов у рыб.

В основу был положен известный способ учета индексов наполнения последовательных участков кишечника рыб через равные периоды наблюдений в

течение суток (Baykov, 1935), который выполнялся путем взвешивания их содержимого и реконструкции его состава по восстановленным весам.

Новыми элементами были: реконструкция массы съеденного комбикорма, которая велась с использованием новых коэффициентов переваримости, основанных на результатах цитированных выше исследований пищеварения карпов периода 1966-1975 годов; учет времени продвижения пищи по кишечнику рыб (Рекубрятский, 1985); а также учет влияния наполнения кишечника на скорость его освобождения (Рекубрятский, Першина, 1987).

Естественная пища реконструировалась по восстановленным весам и коэффициентам переваримости. Указанные определения послужили исходным материалом для расчета суточных рационов рыб в различные сроки вегетационного периода. Подробно методика описана в нашем руководстве (Щербина, Рекубрятский, Киселев, 1987). Используя его, коллектив разработчиков собрал обширный материал по интенсивности питания разновозрастных групп карпа в I-VI зонах рыбоводства. Работы проводились на протяжении всего периода вегетации при различных технологиях выращивания, приемах кормления и рецептурах комбикормов. В результате была рассчитана суточная и сезонная ритмика питания сеголетков и двухлетков карпа, установлено время насыщения рыб кормом и восстановление аппетита. Кроме того, было определено влияние на эти процессы температурного и кислородного режимов, степени обеспеченности рыб естественной пищей, частоты раздачи кормов, массы и возраста рыб (Киселев, 1984, 1985; Киселев, Рекубрятский, 1982).

А.Ю. Киселевым (1985) с использованием методов математической статистики было показано, что в условиях прудов основное влияние на величину суточных рационов рыб оказывают три фактора в следующей последовательности: содержание кислорода в воде, температура воды и масса рыб (сила их влияния соответственно: 44%; 26% и 6%).

На основе количественной характеристики суточных рационов рыб и соотношения в них комбикорма и естественной пищи в период вегетации (Киселев, Рекубрятский, 1982; Рекубрятский, 1982, 1985; Киселев, 1984, 1985; Щербина, Киселев, 1985) была разработана *новая, физиологически обоснованная система нормирования комбикормов* для сеголетков и двухлетков карпа, выращиваемых в прудах (Щербина, Киселев, Зайцев, Колобова и др, 1986). Она предназначена для практического использования в промышленных хозяйствах при разведении карпа в моно- и поликультуре. Предложенный способ нормирования дал возможность прогнозировать количество комбикорма, которое надо вносить в пруды в зависимости от среднего веса и общей массы рыб, температуры воды, а также сезонной динамики естественной кормовой базы и питательности корма. При расчетах норм были учтены неизбежные потери комбикормов от механического рассеивания и экстракции в воде, от распыления в процессе питания карпа и зависимость этих потерь от агрегатного состояния корма. Кроме того, предусматривалась коррекция норм при изменениях концентрации кислорода и питательности корма.

Система нормирования комбикорма вошла составной частью в «Инструкцию по кормлению сеголетков и двухлетков карпа, выращиваемых в прудах» (Щербина, Киселев, Зайцев, Колобова, 1988). Обобщение результатов практического

применения рекомендаций по новой системе нормирования комбикормов приведено в книге М.А. Щербины, А.Ю. Киселева, А.Е. Касаткиной (1992)

ИЗУЧЕНИЕ РЕАКЦИИ ОРГАНИЗМА КАРПА НА ПОВРЕЖДАЮЩИЕ ВОЗДЕЙСТВИЯ ТЕХНОЛОГИЧЕСКОЙ И АЛИМЕНТАРНОЙ ПРИРОДЫ

В период 1980-1990 гг. было исследовано влияние на молодь карпов процессов вылова из прудов, их транспортировки и пересадки из одних категорий прудов в другие. В частности, показано, что весенняя пересадка карпов из зимовальных прудов в нагульные представляет собой мощное стрессирующее воздействие, после которого в первый месяц нагула в прудах на треть снижается скорость роста годовиков и на четверть увеличивается потребность рыб в комбикормах (Бекина, 1987). Изучена реакция кровеносной системы молоди карпа на гипоксию (1,2 мг O_2 /л), длительное охлаждение до температуры 0-0,2°C, температурные скачки, инвазионное и инфекционное заражение, вынужденную двигательную активность при голодании, а также при питании недоброкачественными кормами (Мартемьянов и др., 1984; Яржомбек, Лиманский, Т. Щербина и др., 1986).

Кропотливая методическая работа в этом направлении завершилась подбором комплекса показателей для тестирования физиологического состояния молоди карпа, которые дали возможность контролировать ее реакцию на силу и продолжительность воздействия повреждающих факторов (Яржомбек и др., 1986а). В это же время коллектив авторов (Яржомбек и др., 1986) создал справочник по физиологии рыб.

Аспирантке Т.Е. Родиной удалось выяснить, что в индустриальных условиях одной из главных причин интоксикации рыб продуктами неполного разложения белка, которые накапливаются в воде из-за недостаточной эффективности очистных систем, является присоединение к гемоглобину нитритов и его переход в форму, неспособную к переносу кислорода, — метгемоглобин. Метгемоглобинемия сопровождается кислородным голоданием, торможением обменных процессов и роста рыб (Родина, Щербина, 1991; Родина, 1993; Rodina, Shcherbina, 1993).

В результате поисков был создан минеральный премикс «Тресма» (Щербина, Родина, Ермаков, 1992). При внесении в воду его составные части, проникая через жабры, вступают в конкурентные отношения с нитритами и нитратами, что предупреждает развитие метгемоглобинемии. В производственных условиях замкнутых систем премикс проявил способность снижать или полностью устранять токсическое действие нитритов и стимулировать рост карпов на 20-40%. Одновременно отмечено повышение устойчивости рыб к неблагоприятным условиям и снижение опасности накопления нитритов (Родина, 1993).

Большую проблему в кормлении рыб представляют и *антипитательные факторы, содержащиеся в кормовом сырье*. Необходимо было выяснить степень их отрицательного влияния на организм рыб.

Сначала было показано отрицательное воздействие ингибиторов протеиназ соевого шрота на переваримость его белка и корма в целом у карпа (Щербина, 1971). Л.Д. Буховец (1985, 1985а) первой удалось количественно охарактеризовать отрицательное влияние на рыб яда госсипола из хлопчатникового шрота. В его присутствии угнетались пищеварительная и дыхательная функции, а также обмен веществ, резко снижалась переваримость корма, тормозился рост.

В этот же период было охарактеризовано негативное влияние на метаболизм и физиологическое состояние молоди карпа продуктов перекисного окисления жиров (Лысенко и др., 1987) и разработаны методические подходы к диагностике алиментарных токсикозов карпа по физиолого-биохимическим показателям (Турецкий, Ильина, Лысенко и др., 1990).

Аспирантка В.Н. Валова (1982-1999), используя морфологические и гематологические методы, подобрала диагностический комплекс для выявления ранних стадий алиментарных патологий у молоди тихоокеанских лососей (кеты, симы и кижуча). Было показано, что возникновение нарушений в строении пищеварительной системы и крови обусловлено в основном увеличением длительности пресноводного периода и кормления рыб долго хранившимися кормами (Валова и др., 1991; Валова, 1995). Приобретенные алиментарные патологии препятствуют переходу молоди в состояние смолтификации (Валова, 1998, 1999). Разработан состав лечебного комбикорма (Щербина, Валова и др., Патент № 1713537, приоритет 5.01.1989, регистрация 1993).

В качестве способа снижения негативного воздействия естественных токсикантов, содержащихся в различных компонентах комбикорма, была испытана *экструзия*. Установлено, что продуктивное действие таких компонентов комбикорма для рыб, как соевый, рапсовый и горчичный шроты, содержащих букеты собственных и микробных токсинов, в результате после экструзии существенно повышается их детоксикация (Щербина, Салькова, Гамыгин, 1999).

Л.Н. Дума нашла эффективный способ повышения питательности кормов для зимующей молоди прудового карпа в случае замены в его составе животного сырья на дрожжевое. Он заключается в обогащении кормов минеральными премиксами, содержащими микродозы селена и йода. Способ защищен авторским свидетельством (Дума, Щербина. А.с. № 143344, 1988).

ИЗУЧЕНИЕ МИНЕРАЛЬНОГО ПИТАНИЯ РЫБ

Внимание на это направление исследований было обращено по причине массового проявления скелетных аномалий у личинок и старших групп карпа в условиях тепловодных хозяйств, особенно в системах с рециркуляционным водообеспечением. Было установлено, что это связано с отсутствием в питании рыб естественной пищи – полноценного источника минералов и витаминов, которое вызывает нарушение синтеза костной ткани, сопровождающееся возникновением разнообразных уродств, торможением роста и повышенной смертностью.

Аналитическое и экспериментальное изучение минерального обмена у личинок и молоди карпа позволило разработать специализированный премикс МВ-1. Его применение на личинках карпа совместно со стартовым комбикормом РК-СЗМ в условиях рециркуляционных установок сократило количество скелетных уродств с 70-60% до 14%, что сопровождалось ускорением роста и снижением смертности мальков в 2,5 раза (Щербина, Гамыгин, Салькова, Боева, 1992).

Для поздней молоди и сеголетков карпа были разработаны премиксы, содержащие эффективные композиции солей ортофосфорной кислоты с витамином С, которые предупреждали развитие уродств и стимулировали рост рыб на 22-47%. (Щербина, Чапулис, Гамыгин, 2000)

С целью коррекции состава комбикормов по фосфору и в качестве пособия при их разработке были выполнены определения количества и доступности для карпа фосфора ряда компонентов комбикормов и различных солей. В обобщенном виде это представлено в книге М.А. Щербины и Е.А. Гамыгина (2006).

ИЗУЧЕНИЕ ОБМЕНА ВЕЩЕСТВ

В методическом плане, имея в распоряжении 40-летний банк данных, синхронно характеризующих химический состав и массу рыб в начале и конце экспериментов, а также их длительность, мы поставили перед собой цель – использовать этот материал для количественной оценки изменений в обмене веществ у рыб. Для этого был предложен достаточно простой методический прием, который оказался пригодным для сопоставительного анализа изменений в метаболизме не только питающихся, но и голодающих рыб. Его сущность состоит в определении соотношения воды и пластических веществ в единице прирастающей или убывающей массы рыб. Основное условие – соблюдение синхронности в определениях массы и химического состава рыб в начале и конце эксперимента (Щербина, 1984б, 2010).

Первоначально было установлено, что наиболее сильное влияние на прирастающую массу, которое выражается в сдвигах соотношения воды и пластических веществ, вызывает температура, возраст рыб и, естественно, генетические особенности (Щербина, 1984б).

Далее, при оценке влияния качества питания удалось показать, что замещение в рационах рыб естественной животной пищи комбикормом сопровождается резким снижением обводненности прироста (его сгущением), усилением синтеза липидов (в отдельных случаях до 3-5 раз) и сокращением включения в ткани минералов (Щербина, Першина, 1988). Сходные изменения в дегидратации прироста и активации липогенеза наблюдались позднее при испытании высокобелковых кормов, дисбалансированных по незаменимым аминокислотам, а также в случае присутствия в кормах антипитательных факторов различной природы. Одновременно отмечалось резкое снижение скорости роста, замедление синтеза белка и включения минералов (Щербина, 2010, Щербина, Салькова, Бондаренко, 2007).

Этот методический прием был удачно использован при разработке вышеописанного рецепта комбикорма КДПС для предзимнего питания сеголетков карпа (Щербина, Салькова и др., 2004, 2007), создании поливитаминного премикса ПК-П к комбикормам для карпа (Щербина, Гамыгин, Першина, 1999), а также при подборе оптимальных дозировок β -каротина в виде препарата «Витатон» к комбикорму для сеголетков карпа (Бондаренко, Щербина, 2010). С этих же позиций нам удалось охарактеризовать особенности обмена веществ у молодежи сазано-карповых гибридов и их родительских форм в зависимости от условий питания в осенний период (Щербина, Кидов, 2004). На материалах 1965-2005 гг. были определены изменения в метаболизме рыб (в основном карповых), произошедшие при содержании их на монодиетах более чем из 50 видов кормового сырья и нескольких десятков комбикормов с их включением. Аналогичные исследования выполнены с компонентами естественной кормовой базы и рыбной мукой различных технологий изготовления (Щербина, 1984б, 2010, Щербина, Салькова, Бондаренко, 2007).

Интересное воплощение описанный способ нашел в аспирантской работе А.Е Касаткиной (1988). Исследуя химический состав икры, эмбрионов, личинок и молоди, ей *впервые* удалось количественно охарактеризовать последовательные изменения химизма роста и развития карпа от оплодотворенной икринки до перехода личинок к активному питанию и далее до сеголетка перед посадкой на зимовку, и после ее окончания.

ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ АСПЕКТЫ СОЗДАНИЯ РЕПРОДУКЦИОННЫХ И СТАРТОВЫХ КОРМОВ ДЛЯ ОБЪЕКТОВ АКВАКУЛЬТУРЫ

Работы лаборатории в этом направлении были начаты в конце первого десятилетия XXI в. и ведутся в содружестве с лабораторией генетики и селекции. В настоящее время они направлены на создание репродукционных комбикормов для основных объектов аквакультуры с учетом половых и сезонных особенностей метаболизма рыб в различные периоды созревания половых продуктов.

Имеется успешный опыт разработки рецептов подобных комбикормов для самок карпа, которые специализированы для поздне-осеннего и весеннего преднерестовых периодов (Катасонов, Щербина, Жидков, 2008). В перспективе планируются работы по созданию специализированных кормов для самок осетровых рыб.

Второе направление исследований последнего периода – разработка *стартовых кормов нового поколения* для личинок тепловодных рыб с коротким периодом постэмбрионального развития.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

По итогам вышепредставленных материалов, следует, что все выполненные исследования были подчинены решению двух ключевых, эпизодически переплетавшихся, проблем рыбоводства. Первая – это выяснение причин массовой гибели молоди в процессе зимовки в прудах и поиск способов повышения ее выживаемости. Вторая – создание физиолого-биохимических основ для разработки высокоэффективных комбикормов, способных удовлетворить возрастные потребности рыб, культивируемых в различных условиях. Сюда же примыкают вопросы выбора и модификации технологий изготовления комбикормов и их применения в хозяйствах различных типов.

Развитие второго направления исследований, главного по объему и продолжительности, стало возможным благодаря большой методической работе. Ее результаты позволили преодолеть наметившееся к середине 1950-х годов резкое отставание физиологии питания рыб от таковой высших животных и на отдельных этапах опередить развитие мировых исследований этого плана. К наиболее важным относится разработка применительно к водным организмам индикаторного метода определения переваримости искусственных и естественных кормов в совокупности с модификацией и подбором комплекса методов химических определений (Щербина 1964, 1971). В дальнейшем на его основе был создан для рыб оригинальный способ оценки роли отдельных ингредиентов в питательности рационов (Щербина, Трямкина, 1975).

Впервые в мире и в наиболее полном объеме были определены показатели переваримости основных и новых источников комбикормового сырья. Исследовано влияние ряда экологических, генетических и алиментарных факторов, а также

способов изготовления сырья и комбикормов на способность рыб извлекать из них питательные вещества.

Важным этапом явилась разработка «Методических указаний по физиологической оценке питательности кормов для рыб» (Щербина, 1975, 1983), позволивших определить положительные и отрицательные свойства более 60 традиционных и нетрадиционных компонентов комбикормов, а также дать характеристику полезности и целесообразности применения основных технологий их изготовления с позиций сохранности и улучшения питательности.

Теоретическим итогом этих работ было установление сходства в реакции рыб, различающихся типом пищеварения, а также сельскохозяйственных животных, на специфические особенности кормовых средств.

Создан способ определения суточных рационов у рыб, питающихся в прудах смесью комбикорма и естественной пищи, вычленены и изучены факторы, влияющие на интенсивность питания рыб, и на этой основе разработана физиологически обоснованная система нормирования комбикормов для карпа (Щербина, Рекубратский, Киселев, 1987).

В теоретическом плане использование метода инертных веществ для изучения пищеварения позволило *описать неизвестные ранее стороны топографии и локализации всасывания основных нутриентов и доказать совмещение в пространстве и времени ферментативного расщепления веществ и резорбции их продуктов (Щербина, 1965, 1980, 1984). Также было установлено отсутствие прямой количественной корреляции между распределением активности протео- и амилолитических полостных и кишечных ферментов и всасыванием продуктов расщепления белков и углеводов (Трофимова, и др. 1975-1979).*

Важнейшим результатом при изучении пищеварения явилось также открытие нового процесса – *эндогенной экскреции*, свидетельствующего, что пищеварительная система рыб, так же как и высших позвоночных и человека, осуществляет обменные функции (Щербина, 1975, 1980, 1984).

Перечисленные результаты физиологических исследований были получены коллективом сотрудников лабораторий физиологии и кормления рыб, которые в процессе развития института существовали отдельно или совместно, и названия которых менялись от «лаборатории физиологии» и «лаборатории кормления» до «лаборатории физиологии питания рыб».

В настоящее время лаборатория носит название «лаборатория физиологии и кормления рыб» отдела «биологические основы аквакультуры».

После перевода ВНИИПРХ в район г. Дмитрова в начале 1960-х годов прошлого столетия в коллективе успешно вели исследования и защитили диссертации М.А. Щербина, Е.З. Эрман, С.П. Трямкина, Т.В. Щербина, Л.Н. Трофимова, А.Ю. Киселев, Т.Е. Родина, И.А. Жидков. Учились в аспирантуре, были соискателями или проходили стажировку с последующей защитой диссертаций сотрудники различных институтов и лабораторий ВНИИПРХ: З.Я. Макарова (КТирПИХ), Р.С. Никонова (КаспНИРХ), Л.А. Кучеренко (МолдНИРХС), К.М. Мендкович (ПИНРО), А.Е. Касаткина (БелНИРХ), А.С. Гиряев (БелНИРХ), Ю.Н. Чигринская (Днепропетровский ГУ), Я. Шивокене (Институт зоологии и паразитологии А.Н. Литовской ССР), М.В. Михайлова (КаспНИИРХ),

С. Ю. Кузьмин (КТирПиХ), А.Д. Сапаров (Нукусский ГУ), И.Ю. Колобова (АстрыбВТУЗ), В.Н. Валова (ТИНРО), А.Д. Кидов (ВНИИПРХ) и многие другие. Существенный вклад внесли научные сотрудники И.А. Салькова, Н.В. Рекубрятский, И.Ф. Першина, В.А. Слепнев, З.А. Мукосеева, Л.Н. Дума, Н.В. Линник, Л.Д. Буховец, и бессменный рыбовод – Т.Г. Столярова.

За указанный период было опубликовано более 450 работ, 18 методических руководств, рекомендаций и инструкций, получено 5 авторских свидетельств и 2 патента.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Баженова К.Я., Маханько В.А. Участие различных органов и тканей в эндогенном питании сеголетков карпа в зимний период // Сб. Физиология прудовых рыб. М.: ВНИИПРХ. 1975. Вып. 12. С. 70-77.

Бекина Е.Н. Влияние способа выращивания на изменение физиологического состояния карпа // Сб. Вопросы физиологии и биохимии питания рыб. М.: ВНИИПРХ. 1987. Вып. 52. С. 168-176.

Бондаренко О.А., Щербина М.А. Интенсивность питания, переваримость и эффективность использования питательных веществ комбикормов различного состава у молоди карпа при введении β-каротина с препаратом «Витатон» // Рыбн. хозяйство. 2010. №2. С. 67-71.

Бризинова П.Н. Изменение жирности в онтогенезе карпа // Тр. Совещ. по физиологии рыб. М. 1958. С. 244-250.

Буховец Л.Д. О токсическом действии госсипола, содержащегося в компонентах корма рыб // Сб. науч. тр. ВНИИПРХ. 1985. Вып. 36. С. 104-120.

Буховец Л.Д. Действие госсипола хлопкового шрота на активность функциональных систем карпа. Тез. докл. VI Вес. конф. по экологической физиологии и биохимии рыб. Вильнюс. 1985а. С. 460-462.

Валова В.Н. Поиск путей профилактики и лечения алиментарных заболеваний у тихоокеанских лососей // Рыбн. хозяйство. 1998. №2. С. 46-47.

Валова В.Н. Характеристика физиологического состояния молоди тихоокеанских лососей при выращивании на искусственных кормах: Автореф. диссертации на соискание ученой степени канд. биол. наук. Москва, 1999. 23 с.

Валова В.Н., Скирин В.И., Калинина М.В. Результаты подрашивания молоди кеты на кормах разной рецептуры // Изв. ГосНИОРХ. 1991. №307. С. 167-177.

Воронина В.П., Щербина М.А., Левченко В.И., Маслов Е.И. Влияние степени размола комбикорма на рыбоводные результаты выращивания двухлетков карпа на гранулированных кормах // Сб. Биотехника товарного рыбоводства. М.: ВНИИПРХ. 1976. Вып. 16. С. 129-136.

Гальперин Ю.М., Лазарев П.И. Пищеварение и гомеостаз. М.: Наука, 1986. 304 с.

Гиряев А.С. Физиолого-биохимическая характеристика молоди карповых рыб, выращиваемых в поликультуре в условиях II-IV зон рыбоводства: Автореферат диссерт. на соиск. ученой степени канд. биол. наук. М.: ВНИИПРХ, 1990. 33 с.

Головинская К.А., Щербина М.А., Соловьева Л.И., Бобров А.С. Взаимосвязь между происхождением сеголетков карпа, процессами накопления и использования в зимний период питательных веществ // Тр. ВНИИПРХ «Генетика и селекция карпа и других объектов рыбоводства». Т. XXIII. М.: Пищевая промышленность. 1974. С. 48-55.

Грудцина А.И., Трямкина С.П., Щербина М.А. Характеристика пластического обмена у двухлетних карпов в зависимости от качественных различий в питании на

- первом году жизни. Сб. Экологическая физиология рыб. Киев: Наукова думка. 1976. Ч. II. С. 82-83.
- Дума Л.Н. Влияние углеводородных дрожжей в рационе сеголетков карпа на их рост и обмен веществ в зимний период. Сб. Биохимия молоди рыб в зимовальный период. Петрозаводск. 1987. С.53-59.
- Дума Л.Н., Щербина М.А. А.С. № 1433441. Способ приготовления корма для молоди карповых рыб. Приоритет 20.03.1987, регистрация в Госриестре изобретений СССР 1.07. 1988, выдано 30.10.88 // Б.И. 1998. № 40.
- Ильин В.М. Биологическая и экономическая эффективность кормления мальков в выростных прудах // Рыбн. хозяйство. 1941. № 3. С. 18-20.
- Казлаускене О.П. Экскреция кальция через кишечник рыбы как показатель его чрезмерного поступления в организм // Сб. науч. тр. Физиология прудовых рыб. М.: ВНИИПРХ. 1975. Вып. 12. С. 15-23.
- Карзинкин Г.С. К изучению физиологии пищеварения рыб // Тр. Лимнологической станции в Косине. 1932. Вып. 15. С. 85-121.
- Карзинкин Г.С. К познанию рыбной продуктивности водоемов. Вып. II. Изучение физиологии питания сеголетков зеркального карпа // Тр. Лимнологической станции в Косине. 1935. Вып. 19. С. 92-128.
- Карзинкин Г.С. Основы биологической продуктивности водоемов. М.: Пищепромиздат, 1952. 341 с.
- Карзинкин Г.С., Кривобок М.Н. Методы постановки балансовых опытов по азотистому обмену у рыб. Руководство по методике исследования физиологии рыб. М.: АН СССР, 1962. С. 108-126.
- Касаткина А.Е. Обмен веществ и энергии у молоди карпа в осенне-зимний периоды // Тез. докл. Всес. конф. молодых ученых: Методы интенсификации прудового рыбоводства. М.: ВНИИПРХ. 1984. С. 77-78.
- Касаткина А.Е. О липидном обмене у карпа на ранних стадиях развития // Тез. VI Всес. конф. по экологич. физиол. и биох. рыб. Вильнюс. 1985. С. 311-312.
- Касаткина А.Е. Обмен веществ и выживаемость молоди карпа в процессе роста и зимнего голодания в зависимости от условий питания в летний период: Автореф. диссерт. на соиск. ученой степени канд. биол. наук. М. ВНИИПРХ. 1988. 23 с.
- Катасонов В.Я., Щербина М.А., Жидков И.А. Использование специализированного комбикорма при кормлении самок карпа в преднерестовый период // Доклады Российской академии сельскохозяйственных наук. 2008. №3. С.49-52.
- Киртичников В. С. Холодоустойчивость и зимоустойчивость молоди карпа, сазана и их гибридов.// Тр. совещ. по физиологии рыб. М.: Изд-во АН СССР, 1958. С. 261-270.
- Киртичников В. С. Гибридизация европейского карпа с амурским сазаном и селекция гибридов: Автореф. диссерт. на соиск. ученой степени докт. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 1967. 46 с.
- Киртичников В.С., Бауер О.Н., Мосевич Н.А. Методические указания по проведению зимовки сеголетков карпа, гибридов и сазанов в рыбхозах северных и северо-западных районов СССР. Л.: ГосНИОРХ, 1956. 32 с.
- Киселев А.Ю. Сравнительная характеристика времени прохождения пищи через кишечник сеголетков карпа в экспериментальных условиях // Сб. науч. тр. Физиология основных объектов рыбоводства. М.: ВНИИПРХ. 1984. Вып. 42. С. 70-73.

Киселев А.Ю. Количественная характеристика питания сеголетков карпа в выростных прудах: Автореф. канд. диссерт. на соиск. ученой степени канд. биол. наук. М.: ВНИИПРХ. 1985. 24 с.

Киселев А.Ю., Рекубратский Н.В. Особенности ритма питания сеголетков и двухлетков карпа в различные периоды кормления // Сб. Вопросы промышленного рыбоводства М.: ВНИИПРХ. 1982. Вып. 34. С. 117-127.

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

Кузьмина В.В. Физиолого-биохимические основы экзотрофии рыб. М.: Наука, 2005. 300 с.

Кузьмина В.В., Щербина М.А., Линник Н.В., Кочеткова А.А., Головина И.Л., Халько В.В. Некоторые аспекты регулирования пищеварительно-транспортных функций у карпа // Второй симп. по экологич. физиол. рыб. Ярославль. 1990. С. 140-141.

Линник Н.В. Опыт применения моноглицерида стеариновой кислоты и натрийстелата в кормлении карпа // Сб. Вопросы устойчивости функционирования рыбного хозяйства во внутренних водоемах. М.: ВНИИПРХ, 1987. С. 90-95.

Линник Н.В. Изменения в обмене веществ у карпов в результате повышения переваримости корма // Тез. докл. VII Всес. конф. «Экол. физиология и биохимия рыб». Ярославль, 1989. С. 266-268.

Лысенко П.В., Щербина Т.В., Бекина Е.Н. Токсическое действие окисленного жира на сеголетков карпа // Сб. Болезни рыб и водная токсикология. М.: ВНИИПРХ. 1987. Вып. 50. С. 192-197.

Макарова З.Я., Щербина М.А. Переваримость питательных веществ растительного корма гусеницами водной огневки // Сб. Физиология прудовых рыб. М.: ВНИИПРХ. 1975. Вып. 12. С. 42-50.

Мартемьянов В.И., Лиманский В.В., Бекина Е.Н., Яржомбек А.А., Лапкин В.В. Динамика электролитов в плазме сеголетков карпа при охлаждении // Сб. Физиология основных объектов рыбоводства. М.: ВНИИПРХ. 1984. Вып. 42. С. 93-95.

Мукошеева З.А. Глюконеогенез в гепатопанкреасе зимующих сеголетков карпа // Сб. Физиология прудовых рыб. М.: ВНИИПРХ. 1975. Вып. 12. С. 79-83.

Мухина Р.И. Как сохранить посадочный материал зимой // Рыбоводство и рыболовство. 1960. №6. С. 27-28.

Мухина Р.И. Выращивание зимостойкого рыбопосадочного материала // Рыбоводство и рыболовство. 1968. №5. С. 2.

Мухина Р.И., Верина З.И. К вопросу о физиологических основах зимовки сеголетков карпа // Сб. Вопросы промышленного рыбоводства. М.: ВНИИПРХ. 1982. Вып. 34. С. 214-224.

Мухина Р.И., Поляков Г.Д., Садыхов Д.Р. Основные итоги исследований лаборатории физиологии // Тр. ВНИИПРХ. 1971. Т. XVII. С. 211-219.

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

Першина И.Ф., Щербина М.А. Потребление и переваривание основных питательных веществ и энергии комбикорма ВБС-РЖ у сеголетков карпа при дозированной добавке к нему личинок хирономид // Сб. науч. тр. Физиология основных объектов рыбоводства. М.: ВНИИПРХ. 1984. Вып. 42. С. 46-54.

Першина И.Ф., Щербина М.А. Доступность для карпа аминокислот *Daphnia magna*, комбикорма и смешанных диет // Сб. Вопросы физиологии и кормления рыб. М.: ВНИИПРХ – НТЦ «Аквакорм». 1999. Вып. 74. С. 119-127.

Поляков Г.Д. Пособие по гидрохимии для рыбоводов. М.: Пищепромиздат, 1950. 88 с.

Поляков Г.Д. Истощение как одна из причин гибели сеголетков карпа во время зимовки. Тр. совещ. по физиологии рыб. М. 1958. С. 88-97.

Поляков Г.Д. Взаимосвязь линейного роста, увеличения веса, накопления веществ и энергии в теле сеголетков карпа, выращиваемых в разных условиях. Биологические основы рыбных хозяйств. Томск. 1959. С. 101-108.

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

Рекубратский Н.В. Влияние вида корма и плотности посадки на интенсивность питания карпа в прудах // Сб. Вопросы промышленного рыбоводства. М.: ВНИИПРХ. 1982. Вып. 34. С. 81-92.

Рекубратский Н.В. Взаимосвязь интенсивности питания и скорости освобождения кишечника у карпа // Тез. докл. VI Всес. конф. по экологич физиол. и биох. рыб / Вильнюс. 1985. С. 505-507.

Рекубратский Н.В., Першина И.Ф. Влияние накормленности и состава рациона на скорость эвакуации содержимого кишечника у карпов // Сб. Вопросы физиологии и биохимии питания рыб. М.: ВНИИПРХ. 1987. Вып. 52. С. 147-158.

Родина Т.Е. Метгемоглобинемия нитритной природы у карпов и пути ее устранения: Автореф. диссерт. на соиск. ученой степени канд. биол. наук. М. ВНИИПРХ, 1993. 28 с.

Родина Т.Е., Щербина М.А. Развитие нитритной метгемоглобинемии у карпов в зависимости от физиологического состояния и массы // Тез. докл. Второй Всес. конф. по рыбохоз. токсикологии. Санкт-Петербург. 1991. Т. 2. С. 120-121.

Салькова И.А., Щербина М.А. Утилизация жирных кислот в голодном обмене молоди карпа и ее зависимость от состава липидов корма, потребляемого рыбами в период вегетации // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов: Мат-лы Межд. конф. 6-9 сентября 2004 г. Петрозаводск, 2004. С. 123.

Себенцов Б.М. Зимование карпов в прудовых хозяйствах. М.: Пищепромиздат, 1943. 36 с.

Себенцов Б.М., Имерлишвили Т.И. Нормы посадки сеголетков карпа в зимовальники в зависимости от режима воды // Тр. Воронежского отд. ВНИИПРХ. 1940. Т. III. Вып. 1. С. 3-32.

Сергеева Н.Т. Усвоение радужной форелью жирных кислот рыбьего жира, подсолнечного масла и свиного жира в составе гранулированного корма // Рыбн. хозяйство. 1984. № 3. С. 29-30.

Сергеева Н.Т., Нефедова Н.П. Физиолого-биохимическая оценка эффективности использования муки из отходов производства филе кальмаров в кормлении форели // Сб. Вопросы разработки качества комбикормов. М.: ВНИИПРХ. 1989. Вып. 57. С. 91-98.

Сергеева Н.Т., Спектор А.Е., Щербина М.А., Городниченко Л.В., Степанцова Т.Е., Паукова Л.М., Гамыгин Е.А. Корм для форели. Авторское свидетельство № 1548877 Приоритет 18.03.1988, регистрация в Госреестре изобретений СССР 08.11.1989// Б.И. 1989. №3.

Сергеева Н.Т., Щербина М.А., Гамыгин Е.А., Спектор А.Е., Жданов Ю.И. Инструкция по применению сухого гранулированного комбикорма 10-ЭК для молоди форели, выращиваемой при различных температурах и солености воды. М.: ВНИИПРХ, 1990. 7 с.

Сигов В.А. К материалам по экологии зимования карпов-сеголетков // Тр. Воронежского отд. ВНИИПРХ. 1940. Т. 3. Вып. 1. С. 109-166.

Сигов В.А. Биометрические критерии жизнеспособности первозимующих карпов // Тр. ВНИИПРХ. 1947. Т. 4. С. 9-25.

Слепнев В.А. Адаптация основного обмена у зимующих сеголетков карпа к некоторым факторам внешней среды. Материалы совещ. «О смотре научно-технич. творчества молодежи». М. 1972. С. 30-33.

Слепнев В.А. Интенсивность обмена зимующих сеголетков карпа при длительном воздействии периодических колебаний температур // Тез. IV Всес. конф. «Теоретич. и практич. проблемы действия низких температур на организм». Л.: Наука. 1975. С. 185-186.

Суховерхов Ф.М. Опыт кормления карпов отходами пищевой промышленности и сельского хозяйства. // Рыбн. хозяйство. 1939. № 5. С. 13-15.

Суховерхов Ф.М. Прудовое рыбоводство. М.: Гос.издат. сельхоз. литературы, 1953. 418 с.

Суховерхов Ф.М. Исследования по улучшению качественного состава кормов для карпа, методы его кормления // Тр. ВНИИПРХ. 1971. Т. XVII. С. 36-46.

Трофимова Л.Н. Изменения активности протеолитических ферментов как адаптация карпа к качественному составу пищи: Автореф. диссерт. на соиск. ученой степени канд. биол. наук. М. 1979. 22 с.

Трофимова Л.Н., Щербина Т.В., Щербина М.А. Активность пищеварительных ферментов карпа при различном уровне белка в рационах и ее изменения при смене рационов // Сб. ВНИИПРХ: Виды кормов и методы кормления рыб. Т. XXIV. М.: Пищевая промышленность. 1975. С. 62-70.

Трофимова Л.Н., Щербина Т.В., Щербина М.А. Соотношение ферментовывделительной и резорбтивной функций пищеварительного тракта карпа // Тез. III Всес. конф. по экологич. физиологии рыб. Киев: Наукова думка. 1976. С. 107-109.

Трямкина С.П. Всасывание органических веществ и формирование химуса в пищеварительном тракте форели в зависимости от качественного состава кормовых смесей и их агрегатного состояния // Тез. II Всес. сим. по физиологии и патологии всасывания в жел.-киш. тракте. Одесса. 1973. С. 119-121.

Трямкина С.П. К вопросу о формировании химуса в пищеварительном тракте форели при различной длительности применения опытных диет // Сб. Физиология прудовых рыб. М.: ВНИИПРХ. 1975. Вып. 12. С. 24-33.

Трямкина С.П. Особенности пищеварения и использования питательных веществ у радужной форели в зависимости от различных факторов: Автореф. диссерт. на соиск. ученой степени канд. биол. наук. М.: ВНИИПРХ. 1977. 21 с.

Трямкина С.П., Щербина М.А. Переваримость питательных веществ двухлетками радужной форели в зависимости от времени нахождения корма в пищеварительном тракте и частоты кормления // Тр. ГосНИОРХ «Вопросы форелеводства». 1974. Т. 97. С. 55-61.

Турецкий В.И., Ильина И.Д., Лысенко П.В., Щербина Т.В., Бекина Е.Н., Галаш В.Т., Головина Н.А., Гамыгин Е.А. Рекомендации по методам выявления алиментарных токсикозов у карпа. М.: ВНИИПРХ, 1990. 26 с.

Уголев А.М. О существовании пристеночного (контактного) пищеварения. М.: Л.: АН СССР, 1963. 243 с.

Шлыгин Г.К. Участие желудочно-кишечного тракта в общем обмене веществ. Сб. Руководство по физиологии. Физиология пищеварения. Л.: Наука, 1974. С 571-593.

Щербина М.А. Определение переваримости искусственных кормов у прудовых рыб при помощи инертного вещества // Вопр. ихтиологии. 1964. Т. 4. Вып. 4. С. 672-678.

Щербина М.А. Использование инертных веществ для определения переваримости кормов и резорбции аминокислот организмом карпа: Автореф. диссерт. на соиск. ученой степени канд. биол. наук. Киев: Украинская сельскохозяйственная академия, 1965. 20 с.

Щербина М.А. Доступность аминокислот искусственных кормов прудовым рыбам. Сообщ. I. Доступность двухлетнему карпу аминокислот ячменя, гороха, арахисового шрота и кормовой смеси // Вопр. ихтиологии. 1969. №9. Вып.6. С. 1089-1093.

Щербина М.А. Всасывание аминокислот некоторых искусственных кормов в кишечнике карпов // Тез. II Всесоюз. биохим. съезда. Ташкент: «ФАН» Узбекской ССР, 1969а. С. 106-107.

Щербина М.А. Некоторые особенности процессов пищеварения у карпа. Сб. Биологические процессы в морских и континентальных водоемах. Кишинев. 1970. С. 420.

Щербина М.А. Методика определения переваримости искусственных кормов рыбами с использованием инертных веществ. М.: ВАСХНИЛ, 1971. 35 с.

Щербина М.А. Влияние ингибиторов протеиназ на питательную ценность соевого шрота как корма для карпа // Вопр. ихтиологии. 1971а. Т. II. Вып. 6. С. 1118-1121.

Щербина М.А. Изучение пищеварительных процессов у карпа (*Cyprinus carpio* L.). Сообщение I. Всасывание сырого жира искусственных кормов в кишечнике // Вопр. ихтиологии. 1973. Т. 13.-Вып. I (18). С. 119-127.

Щербина М.А. Переваримость и эффективность использования питательных веществ искусственных кормов у карпа. М.: Пищпромиздат. 1973а. 131 с.

Щербина М.А. Физиологическая оценка питательности искусственных кормов для рыб // Вопр. ихтиологии. 1975. Т. 15. Вып. 2. С. 338-345.

Щербина М.А. Методические указания по организации зимовки сеголетков карпа в условиях центральной зоны РСФСР. М.: ВНИИПРХ, 1976. 67 с.

Щербина М.А. Физиолого-биохимические основы повышения эффективности кормления рыб // Биологические ресурсы гидросферы и их использование. Биологические ресурсы внутренних водоемов СССР. М.: Наука, 1979. С. 100-114.

Щербина М.А. Физиологические закономерности пищеварения у рыб в связи с морфологическими особенностями пищеварительного тракта и экологическими условиями (на примере *Cyprinus carpio* L. и *Salmo irideus* Gibb.): Автореф. диссерт. на соиск. ученой степени доктора биол. наук. М.: ИЭМЭЖ АН. СССР. 1980. 52 с.

Щербина М.А. Методические указания по физиологической оценке питательности кормов для рыб. М.: ВАСХНИЛ, 1983. 83 с.

Щербина М.А. Изучение пищеварительных процессов у карпа (*Cyprinus carpio* L.). Сообщение 2. Всасывание азотсодержащих веществ и аминокислот

в кишечнике двухлетних карпов при питании злаковыми и бобовыми // *Вопр. ихтиологии*. 1984. Т. 24. Вып. 5. С. 803-813.

Щербина М.А. Особенности формирования химуса и всасывания питательных веществ у рыб с различным строением пищеварительного тракта. Кн. Биологические основы рыбоводства /Актуальные проблемы экологической физиологии и биохимии рыб. М.: Наука, 1984а. С. 245-274.

Щербина М.А. Влияние качественных различий в питании и температуры среды на пластический обмен у рыб // *Сб. науч. тр. Физиология основных объектов рыбоводства*. М.: ВНИИПРХ. 1984б. Вып. 42. С. 3-25.

Щербина М.А. Об эндогенном питании сеголетков карпа в различные периоды зимовки // *Вопр. ихтиологии*. 1989. Т. 29. Вып. 1. С. 142-154.

Щербина М.А. К вопросу о влиянии качества корма на обмен веществ у рыб // *Совр. пробл. физиол. и биохимии водных организмов. Мат-лы III Междунар. конф.* Петрозаводск: Карельский научный центр РАН, 2010. С. 196-199.

Щербина М.А., Баженова К.Я., Маханько В.А. Утилизация органических, и минеральных веществ у зимующих сеголетков карпа в зависимости от условий их летнего выращивания // *Сб. Интенсификация прудового рыбоводства* М.: ВНИИПРХ. 1974. Вып. 11. С. 209-225.

Щербина М.А., Баженова К.Я., Маханько В.А. Интенсивность мобилизации эндогенных ресурсов органических и минеральных веществ у карпа (*Cyprinus carpio* L.) в период зимнего голодания // *Тез. IV Всес. конф. «Теоретич. и практич. проблемы действия низких температур на организм»*. Л.: Наука, 1975. С. 234.

Щербина М.А., Баженова К.Я., Слепнев В.А., Маханько В.А., Мукосеева З.А. Физиологические основы рациональной организации зимовки карпа в условиях центральной зоны РСФСР. Информ. сообщ. Изд. ЦНИТЭИРХ, 1975. 18 с.

Щербина М.А., Валова В.Н., Крупянко Н.И., Скирин В.И. Способ получения корма для молоди лососевых рыб. Патент №1713537. Приоритет 5.01. 1989, регистрация в Госриестре изобретений СССР 22.10.1991, выдан 21.05.1993.

Щербина М.А., Гамыгин Е.А. Кормление рыб в пресноводной аквакультуре. М. Изд-во ВНИРО, 2006. 360 с.

Щербина М.А., Гамыгин Е.А., Першина И.Ф. Новый витаминный премикс к комбикормам для карпа ПК-П // II Междунар. симп. «Ресурсосберегающие технологии в аквакультуре» / *Тез. докл. Россия – Адлер*. 1999. С. 227.

Щербина М.А., Гамыгин Е.А., Салькова И.А. Влияние экструзии на питательную ценность кормового сырья для рыб // *Рыбн. хоз-во. Серия: Аквакультура. Информ. пакет Корма и кормление рыб*. М.: ВНИЭРХ. 1996. Вып. 2. С. 1-11.

Щербина М.А., Гамыгин Е.А., Салькова И.А., Боева Т.М. Минеральный премикс к стартовому комбикорму РК-СЗМ для личинок карпа // *Рыбн. хоз-во. Серия: Аквакультура. Информ. пакет. Корма и кормление рыб*. М.: ВНИЭРХ. 1992. Вып. 2. С. 1-6.

Щербина М.А., Генералова Л.П. Переваримость основных питательных веществ и усвоение азота рыбной муки двухлетними карпами // *Тез. обл. научно-практ. конф. по проблемам индустриализации рыбоводства* / Ростов-на-Дону. 1983. С. 97-98.

Щербина М.А., Гиряев А.С., Касаткина А.Е. Влияние условий питания молоди карпа (*Cyprinus carpio* L.) и белого амура (*Stenopharyngodon idella* Val.) в летний период на обмен веществ и выживаемость в зимнее время // *Сб. Вопросы физиологии и кормления рыб*. М.: ВНИИПРХ – НТЦ «Аквакорм». 1999. Вып. 74. С. 127-147.

Щербина М.А., Грудцина А.И. Влияние качественного состава кормов при выращивании сеголетков карпа на рост и выживаемость двухлеток // Сб. Биотехника товарного рыбоводства. М.: ВНИИПРХ. 1976. Вып.16. С. 106-114.

Щербина М.А., Казлаускене О.П. Температурный режим воды и переваримость питательных веществ карпом // Гидробиологический ж. 1971. Т. 7. №3. С.49-53.

Щербина М.А., Казлаускене О.П. Реакция среды и интенсивность всасывания питательных веществ в кишечнике карпов (*Cyprinus carpio* L.) // Вопр. ихтиологии. 1971а. Т. II. Вып.1 (66). С. 103-108.

Щербина М.А., Казлаускене О.П. Влияние кислородного режима на переваримость питательных веществ карпом // Гидробиологический ж. 1974. Т. 10. №3. С. 93-95.

Щербина М.А., Казлаускене О.П. Влияние уровня липидов в рационе на обмен веществ у карпа // Сб. науч. тр. Физиология прудовых рыб. М.: ВНИИПРХ. 1975. Вып.12. С. 51-61.

Щербина М.А., Касаткина А.Е., Копылова Т.В., Богрицевич Ю.И. Утилизация липидов и жирных кислот в голодном обмене зимующих сеголетков карпа. Сб. Биохимия молоди рыб в зимовальный период. Петрозаводск. 1987. С.26-36.

Щербина М.А., Катасонов В.Я., Кидов А.А., Салькова И.А., Перишина И.Ф., Бондаренко О.А. Результаты исследований по созданию комбикормов для предзимнего содержания сеголетков карповых рыб. // Сб. Актуальные вопросы пресноводной аквакультуры. Дмитров, 2007. Вып. 83. С. 106-120.

Щербина М.А., Кидов А.А. Особенности пластического обмена у молоди сазано-карповых гибридов и их родительских форм в зависимости от условий питания в осенний период // Современные проблемы физиологии и биохимии водных организмов: Мат-лы Межд. конф. 6-9 сентября 2004 г. Петрозаводск. 2004. С. 155-156.

Щербина М.А., Киселев А.Ю. Новый подход к нормированию кормления // Рыбоводство. 1985. №2. С. 4-6.

Щербина М.А., Киселев А.Ю., Зайцев В.Ф., Колобова И.Ю. Инструкция по применению комбикормов для сеголетков и двухлетков карпа, выращиваемых в прудовых хозяйствах. М.: ВНИИПРХ. 1986. 42 с.

Щербина М.А., Киселев А.Ю., Зайцев В.Ф., Колобова И.Ю. и др. Опыт применения новой системы нормирования комбикормов // Рыбоводство и рыболовство. 1986а. №6. С. 5-6.

Щербина М.А., Киселев А.Ю., Касаткина А.Е. Выращивание карпа в прудах (кормление). Минск: УРАДЖАЙ, 1992. 136 с.

Щербина М.А., Линник Н.В., Кочеткова А.А. Возможные пути повышения переваримости питательных веществ комбикормов у рыб и способы их реализации // Тез. VIII научн. конф. по эколог. физиол. и биох. рыб / Петрозаводск. 1992. Т.2. С. 171-172.

Щербина М.А., Линник Н.В., Столярова Т.Г., Кочеткова А.А., Нечаев А.И., Баскаева А.Е., Фишилевич Е.Ю. Способ получения корма для рыб. //Патент № 1550650 Госкомитет по изобретениям и открытиям СССР. Приоритет 23.06.1988, регистрация в Госреестре 15.11.1989, выдан 28.01.1992/ Б.И. 1992. №10

Щербина М.А., Мукосеева З.А. Глюконеогенез как один из источников энергетического обеспечения карпа (*Cyprinus carpio* L.) в период зимнего голодания // Вопр. ихтиологии. 1978. Т. 18. №3. С. 557-561.

Щербина М.А., Перишина И.Ф. Влияние различных количеств личинок хирономид (*Chironomus thummi* W.) на продуктивное действие комбикорма и обмен веществ у

сеголетков карпа (*Cyprinus carpio* L.) // Сб. Современные проблемы экологической физиологии и биохимии рыб. Вильнюс. 1988. С. 271-284.

Щербина М.А., Рекубратский Н.В., Киселев А.Ю. Методические указания по оценке эффективности применения комбикормов в прудовых хозяйствах на основе определения суточных рационов рыб. М.: ВНИИПРХ, 1987. 40 с.

Щербина М.А., Родина Т.Е., Ермаков С.В. Способ снижения токсичности нитритов для карпов, выращиваемых в промышленных условиях // Рыбн. хоз-во. Информ. пакет ВНИЭРХ, сер. Аквакультура. 1992. Вып. 2. С. 10-12.

Щербина М.А., Салькова И.А. К вопросу о потребности карпа в аминокислотах // Сб. Вопросы физиологии и биохимии питания рыб. М.: ВНИИПРХ. 1987. Вып. 52. С. 80-84.

Щербина М.А., Салькова И.А. Изменения в химическом статусе карпов под влиянием антиоксидантов, стабилизирующих процессы окисления жиров в рыбной муке // Тез. докл. 2-го симп. по экологич. биохим. рыб. Ярославль. 1990. С. 288-290.

Щербина М.А., Салькова И.А., Бондаренко О.А. Патологические изменения алиментарной природы в обмене веществ у рыб // Расширенный материалы Межд. науч.-практ. конф., Борок, 17-20 июля 2007 года «Проблемы иммунологии, патологии и охраны здоровья рыб и других гидробионтов – 2». Борок – Москва. М.: Россельхозакадемия, 2007. С. 86-91

Щербина М.А., Салькова И.А., Гамыгин Е.А. Влияние гидробаротермической обработки на питательную ценность белка и доступность аминокислот различных видов кормового сырья для карпа // Сб. Вопросы физиологии и кормления рыб. М.: ВНИИПРХ-НТЦ «Аквакорм». 1999. Вып. 74. С. 55-76.

Щербина М.А., Сергеева Н.Т., Линник Н.В., Нефедова Н.П., Алексеенко А.И. О питательной ценности для карпа и форели рыбной муки, изготовленной по прессово-сушильной и экстракционной схеме // Сб. ВНИИПРХ. 1993. Вып. 70. С.96-111.

Щербина М.А., Сорвачёв К.Ф. Переваримость шротов карпом // Рыбоводство и рыболовство. 1964. №3. С. 23-26.

Щербина М.А., Сорвачев К.Ф. Резорбция аминокислот искусственных кормов в процессе продвижения пищи по кишечнику карпов. Сб. Обмен веществ и биохимия рыб. М.: Наука, 1967. С. 316-324.

Щербина М.А., Сорвачёв К.Ф., Суховерхов Ф.М. Оценка кормов для рыб по аминокислотному составу // Вестник МГУ. 1962. Сер. Биология. № 6. С. 74-75.

Щербина М.А., Сорвачёв К.Ф., Щелкунова Л.В. Методика хроматографического определения аминокислот на бумаге // Тр. ВНИИПРХ. 1971. Т. 17. С. 233-249.

Щербина М.А., Сурина О.П. Особенности всасывания основных питательных веществ в пищеварительном тракте карпов // Тез. II Всес. биохим. съезда. Ташкент. 1969. С. 122-123.

Щербина М.А., Трямкина С.П. Об интенсивности переваривания основных питательных веществ в пищеварительном тракте радужной форели // Тез. докл. на Всес. конф. по экологич. физиологии рыб. М. 1973. С. 180-182.

Щербина М.А., Трямкина С.П. Локализация всасывания основных органических веществ у рыб с различным строением пищеварительного тракта // Тез. II Всес. симп. по физиологии и патологии всасывания в жел.-киш. тракте. Одесса. 1973а. С. 141-143.

Щербина М.А., Трямкина С.П. Метод оценки влияния отдельных ингредиентов на питательную ценность рациона для рыб // Сб. Физиология прудовых рыб. М.: ВНИИПРХ. 1975. Вып. 12. С. 91-96.

Щербина М.А., Цветкова Л.И. Сравнительное исследование сеголетков карпа 4-х генотипов. Сообщение. II. Переваримость основных органических веществ кормовой смеси // Сб. Биотехника разведения и выращивания прудовых рыб. М.: ВНИИПРХ. 1974. Вып. 10. С. 160-168.

Щербина М.А., Чяпулис Р. Доступность и потребление фосфора молодью карпов при обогащении комбикормов фосфатами аммония // I Конгр. ихтиологов России, Астрахань, сент.: Тез. докл. М.: ВНИРО. 1997. С. 344.

Щербина М.А., Чяпулис Р.Я., Гамыгин Е.А. Питание и рост молоди карпа (*Cyprinus carpio* L.) в зависимости от источника фосфора в рационе // Рыбн. хозяйство. Корма и кормление в аквакультуре. Аналит. реферат. информ. М.: ВНИЭРХ. 2000. Вып. 3. С. 1-25.

Щербина М.А., Щербина Т.В., Казлаускене О.П. Адаптация пищеварительной системы карпа к качественному составу диеты. Сообщение II. Активность амилазы и интенсивность резорбции углеводов при введении в рацион карпа различных количеств жира // Вопр. ихтиологии. 1977. №2. С. 366-369.

Щербина М.А., Эрман Е.З. Изучение переваримости искусственных кормов прудовыми рыбами. Сообщение II. Переваримость питательных веществ конопляного и горчичного жмыхов, овса и кормовой смеси двухлетним карпом // Сб. н.-и. работ по прудовому рыбоводству. 1969. №2. С. 153-169.

Щербина М.А., Эрман Е.З. Изменение концентрации водородных ионов в содержимом кишечника карпов в процессе продвижения кормов по пищеварительному тракту // Тр. ВНИИПРХ. 1971. Т. XVIII. С. 263-266.

Щербина М.А., Эрман Е.З., Сурина О.П. Характеристика гранул для рыб, приготовленных на реакторах-смесителях СНГ-200 // Тр. КрасНИИРХ. Краснодар. 1970. С. 2.

Щербина Т.В. Влияние качественного состава пищи на активность амилалитических ферментов у карпа: Автореф. на соиск.

ученой степени канд. биол. наук. Л.: ГосНИОРХ, 1978. 25 с.

Эрман Е.З. Всасывание различных сахаров в кишечнике двухлетних карпов // Вопр. ихтиологии. 1970. Т.10. Вып. 4. С. 719-723.

Эрман Е.З. Переваривание углеводов искусственных кормов двухлетками карпа: Автореф. на соиск.ученой степени канд. биол. наук. Петрозаводск: Петрозаводский ГУ, 1970а. 23 с.

Эрман Е.З. К вопросу о переваривании углеводов искусственных кормов двухлетним карпом // Тр. ВНИИПРХ. 1971. Т. XVIII. С. 267-271.

Яржомбек А.А., Лиманский В.В., Щербина Т.В., Бекина Е.Н., Лысенко П.В. Справочник по физиологии рыб. М.: Агропромиздат, 1986. 192 с.

Яржомбек А.А., Лиманский В.В., Щербина Т.В., Бекина Е.Н., Лысенко П.В., Сидоров В.С., Рипатти П.О., Попова Р.А., Лизенко Е.И., Немова Н.Н., Высоцкая Р.У. Методические указания по диагностике физиологического состояния личинок и сеголетков карпа. Москва: ВНИИПРХ, 1986а. 34 с.

Bajkov A.D. How to estimate the daily food consumption of fish under natural conditions // Frans. Am. Fish. Soc. № 65. 1935. 288-289.

Linnik N.V., Scherbina M.A., Kuzmina V.V., Russia: Adaptation of carp digestive system to the substances increasing digestibility of pelleted feed // Proceed. 6th intern. Symposium Fish Physiology / I-5.9. Finland. 1993. P. 43.

Nose T. On The digestion of food protein by gold fish (*Carassius auratus* L.)

and rainbow trout (*Salmo irideus* G.) // Bull. Freshwater Fish. Res. Lab. Tokyo. 1960. №10. P. 11-22.

Rodina T.E., Shcherbina M.A. Influence of different factors on the development of methemoglobinemia in carp // 6th Intern. Symposium on fish physiology, 22nd Linderstrøm-Lang Symposium. Biochemistry and Physiology of Environmental Adaptations in Fishes. Kirkkonummi. Finland. 1993. P. 53.

Shcherbina M.A., Gamigin E.A., Salkova I.A. Availability of phosphorus from main dietary sources in common carp, *Cyprinus carpio* L. // Živočišná výroba, 1997. V. 42, №3. P. 125-130.

Shcherbina M. and Pershina I. Changes in combined feed productive effect with various amounts of *Chironomus thummi* larvae and *Daphnia magna* present in carp ration // EIFAC/FAO Symposium on Production Enhancement in Still Water Pond Culture. Prague, Czechoslovakia, 15-18 May, 1990, E 38.

Shcherbina M.A., Pershina I.F. Availability of amino acids of chironomid larvae, pelleted feed mixture and their combination in juvenile common carp (*Cyprinus carpio* L.) // Živočišná výroba, 1995. V. 40. №7. P. 319-324.

Shcherbina M.A., Gamigin E.A. Influence of extrusion treatment on nutritive value of dietary sources for common carp (*Cyprinus carpio* L.) // VIII International Symposium on nutrition and feeding of fish. Las Palmas de Gran Canaria. Spain, June I-4, 1998. P. 68.

MAIN DIRECTIONS AND RESULTS OF PHYSIOLOGICAL INVESTIGATIONS IN THE VNIPRKh BETWEEN 1932 AND 2012

© 2012 y. M.A. Shcherbina

All-Russian Scientific Research Institute of Freshwater Fisheries, p. Rybnoe, Moscow area

Investigations results on physiology of winter starvation, nutrition and feeding of carp species have been summarized. New methods of digestibility determination, nutritiousness estimation, and mixed feeds creation have been developed on the basis of a modified inert matters method. While studying digestion, the endogenic excretion as a new metabolic function of the digestive system has been discovered parallel with the topography and localization of nutrients absorption. The absence of a positive correlation between distribution of intestinal enzymes activity and proteins and carbohydrates absorption has been found.

Key words: winter starvation, physiology of nutrition, method of inert matters, digestibility, digestion, endogenic excretion, nutritiousness of a feed.