

ГОСУДАРСТВЕННЫЙ НАУЧНО-ИССЛЕДОВАТЕЛЬСКИЙ ИНСТИТУТ  
ОЗЕРНОГО И РЕЧНОГО РЫБНОГО ХОЗЯЙСТВА (ГосНИОРХ)

И. Н. ОСТРОУМОВА

**БИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСНОВЫ  
КОРМЛЕНИЯ РЫБ**



Санкт-Петербург  
2001

**И. Н. Остроумова.** Биологические основы кормления рыб. — Санкт-Петербург, 2001: 372 с.

На основании литературных и собственных данных изложены современные представления о потребностях рыб в питательных веществах. Приводятся симптомы их дефицита и источники пополнения в кормах. Анализируется химический состав естественной пищи рыб (зоопланктона, бентоса, микроводорослей, других макробионтов) по сравнению с таковым у наземных позвоночных.

Особое внимание уделено новым достижениям в изучении белкового, жирового и углеводного обмена у рыб различной экологии. В том же аспекте рассмотрены физиологически активные компоненты рациона — витамины, минеральные вещества, каротиноиды.

В монографии обсуждается зависимость пищевых потребностей рыб от вида, возраста, полового созревания, температуры воды. Показана роль качества и сбалансированности кормов для повышения скорости роста, выживаемости, снижения кормовых затрат, нормализации физиологического состояния рыб.

Все эти проблемы приобретают все большее значение в связи с мировой тенденцией активного развития интенсивных форм разведения, основанных на физиологически полноценном кормлении.

Книга предназначена для широкого круга специалистов науки и практики, работающих в области аквакультуры, — ихтиологов, физиологов, рыбоводов, ихтиопатологов, токсикологов, а также студентов и аспирантов. Она может быть полезной для сотрудников производственных лабораторий рыбодомных и комбикормовых предприятий.

Илл. 21, табл. 73, библ. 780.

Редактор и корректор *А. А. Дерман*

Издание подготовлено ООО «ИН Комплекс»  
Лицензия ЛР № 000025, выдана 30.10.98

Подписано к печати 14.03.2002. Печать офсетная.  
Печ. л. 23,25. Тираж 200 экз.

Отпечатано в типографии ООО «ИН Комплекс»  
Санкт-Петербург, наб. Макарова, 26.

© Государственный научно-исследовательский институт озерного и речного рыбного хозяйства (ГосНИОРХ), 2001

ВВЕДЕНИЕ .....	7
<b>ГЛАВА 1. ОСОБЕННОСТИ БИОХИМИЧЕСКОГО СОСТАВА ЕСТЕСТВЕННОЙ ПИЩИ РЫБ .....</b>	<b>10</b>
1.1. Чем питаются рыбы в природе .....	10
1.2. Общий химический состав естественной пищи рыб .....	12
1.2.1. Белок .....	15
1.2.2. Жиры, углеводы, зола .....	16
1.2.3. Источники энергии .....	17
1.3. Качественная характеристика биохимического состава естественной пищи рыб .....	19
1.3.1. Диспергированность белка .....	19
1.3.2. Аминокислотный состав белка .....	23
1.3.3. Нуклеиновые кислоты .....	26
1.3.4. Жирные кислоты .....	28
1.3.5. Каротиноиды .....	34
1.3.6. Минеральные вещества .....	36
<b>ГЛАВА 2. БЕЛКОВОЕ ПИТАНИЕ РЫБ .....</b>	<b>43</b>
2.1. Потребности в белке .....	43
2.1.1. Адаптированность к высокобелковой пище .....	45
2.1.2. Расход белка и энергии корма на прирост биомассы рыб и сельскохозяйственных животных .....	53
2.1.3. Особенности белкового питания личинок рыб в связи с развитием пищеварительной функции .....	56
2.1.4. Необходимое количество белка в рационах сеголеток и рыб старших возрастов .....	67
2.1.5. Влияние температуры воды на потребность рыб в белке .....	71
2.2. Аминокислоты .....	76
2.2.1. Потребности в незаменимых аминокислотах .....	78
2.2.2. Доступность аминокислот .....	86
2.3. Источники белка и аминокислот в кормах рыб .....	88
2.3.1. Корма животного происхождения .....	88
2.3.2. Белковые продукты микробиосинтеза .....	91
2.3.3. Растительные корма .....	96
2.3.4. Синтетические аминокислоты .....	96

ГЛАВА 3. ЖИРЫ В ПИТАНИИ РЫБ .....	100	5.3. Включение каротиноидов в корма рыб .....	176
3.1. Жир как источник энергии .....	100	5.3.1. Естественные источники каротиноидов в кормле-	177
3.1.1. Количество жира и жировое перерождение печени у	100	ни рыб .....	177
радужной форели .....	100	5.3.2. Синтетические каротиноидные препараты .....	180
3.1.2. Жиры в сухих гранулированных кормах .....	102	5.4. Условия, повышающие эффективность накопления каро-	181
3.1.3. Соотношение жира и белка в рационах. Энерго-про-	103	тиноидов в тканях досолевых рыб .....	181
теиновое отношение .....	103	5.4.1. Доза каротиноидов .....	182
3.2. Жирные кислоты .....	112	5.4.2. Сроки кормления .....	183
3.2.1. Общие сведения и физиологическая роль .....	112	5.4.3. Температура воды .....	184
3.2.2. Жирные кислоты в онтогенезе рыб .....	115	5.4.4. Размер рыбы .....	185
3.2.3. Жирные кислоты в кормлении рыб .....	116	5.4.5. Половое созревание .....	185
3.2.4. Потребности в незаменимых жирных кислотах .....	122	5.4.6. Состав рациона и режим кормления .....	188
3.2.5. Фосфолипиды как незаменимый фактор питания	128	5.5. Влияние каротиноидов на физиологические и рыбо-	189
личинки рыб .....	128	вые показатели досолевых рыб .....	189
3.3. Источники жира и незаменимых жирных кислот в кор-	129	5.5.1. Накопление витаминов в тканях .....	189
мах рыб .....	129	5.5.2. Рост и выживаемость личинок, сеголеток и двухлет-	192
3.3.1. Рыбная мука .....	129	ток .....	192
3.3.2. Рыбий жир и жиры других животных .....	130	5.5.3. Производители и качество их половых продуктов .....	194
3.3.3. Растительные масла .....	133	5.6. Каротиноиды в кормах рыб с белыми мышцами .....	197
3.4. Проблема качества жира в кормлении рыб .....	136		
ГЛАВА 4. РОЛЬ УГЛЕВОДОВ В КОРМЛЕНИИ РЫБ .....	147	ГЛАВА 6. МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ РЫБ .....	199
4.1. Переваримость углеводов .....	148	6.1. Макроэлементы .....	201
4.2. Утилизация углеводов в организме рыб .....	150	6.1.1. Кальций и фосфор .....	201
4.2.1. Влияние углеводов корма на рост рыб .....	151	6.1.1.1. Пути поступления кальция и фосфора в орга-	203
4.2.2. Трансформация углеводов в липиды .....	152	низм рыб и потребности в этих элементах .....	203
4.2.3. Влияние витаминов и других биологически активных	158	6.1.1.2. Доступность фосфора кормовых компонентов	211
веществ на утилизацию углеводов .....	158	для рыб .....	211
4.3. Особенности изменения уровня углеводов и липидов в	159	Неорганические источники фосфора .....	212
гепатопанкреасе карпа при разных температурах .....	159	Фосфор компонентов животного происхождения .....	216
4.4. Пределы включения углеводов в состав кормов холодолюбивых	163	Фосфор растительных компонентов .....	219
и теплолюбивых рыб .....	163	Повышение доступности фосфора растительных	222
4.4.1. Новая технология производства кормов (экструдирование)	164	компонентов с помощью экзоэнзимной фитазы .....	222
и проблема углеводного обмена у рыб .....	164	Фосфор продуктов микробиологического синтеза .....	225
4.5. К вопросу о физиологических причинах ограниченной	169	6.1.2. Магний .....	227
утилизации углеводов у холодолюбивых рыб .....	169	6.1.3. Натрий, хлор, калий .....	231
		6.1.4. Сера .....	235
ГЛАВА 5. КАРОТИНОИДЫ В КОРМЛЕНИИ РЫБ .....	172	6.2. Микроэлементы .....	235
5.1. Общие сведения и функции каротиноидов .....	172	6.2.1. Железо .....	236
5.2. Динамика распределения каротиноидов в тканях рыб .....	174	6.2.2. Медь .....	238
		6.2.3. Марганец .....	243

6.2.4. Цинк .....	246
6.2.5. Кобальт .....	251
6.2.6. Селен .....	253
6.2.7. Йод .....	256
6.2.8. Хром .....	258
6.3. Неорганические источники микроэлементов .....	259
<b>ГЛАВА 7. ВИТАМИНЫ В КОРМЛЕНИИ РЫБ .....</b>	<b>264</b>
7.1. Потребности в витаминах и признаки их недостаточности .....	265
7.2. Жирорастворимые витамины .....	270
7.2.1. Витамин А .....	270
Признаки недостаточности .....	272
Потребности .....	272
Витамин А в печени в зависимости от разных факторов .....	273
Витамин А в кормах при хранении их в разных условиях .....	274
7.2.2. Витамин D .....	277
7.2.3. Витамин E .....	278
Признаки недостаточности .....	279
Потребности .....	281
Витамин E в кормах производителей и при разных температурах воды .....	281
Витамин E и рыбные продукты .....	283
7.2.4. Витамин K .....	283
7.3. Водорастворимые витамины .....	284
7.3.1. Витамин C .....	284
Признаки недостаточности .....	285
Взаимодействие с другими витаминами и микроэлементами .....	286
Потребности .....	287
Витамин C при болезнях и стрессах .....	288
Витамин C в кормах производителей досолевых .....	289
Витамин C в кормах при хранении их в разных условиях .....	291
Стабилизированные формы витамина C .....	294
7.3.2. Витамины группы B .....	298
<b>ЗАКЛЮЧЕНИЕ .....</b>	<b>310</b>
<b>ЛИТЕРАТУРА .....</b>	<b>321</b>
<b>ПРИЛОЖЕНИЕ .....</b>	<b>370</b>

## ВВЕДЕНИЕ

Ресурсы морей и океанов не безграничны. Поэтому в последние два десятилетия в мире активно развивается аквакультура, т. е. выращивание рыб и других гидробионтов в управляемых условиях. Все большее значение приобретают сложные в технологическом отношении методы высшей интенсификации рыбоводства – индустриальные формы выращивания в садках, бассейнах, замкнутых емкостях, что предполагает высокую концентрацию рыб на единице площади и полноценное кормление.

Наша страна традиционно отстает по развитию индустриальных форм аквакультуры, так как основной упор долгое время делался на добычу рыбы в открытых водоемах, а в рыбоводстве — на прудовые хозяйства.

Развитие индустриальных методов рыбоводства, в том числе и получение крупного посадочного материала этим способом для пастбищной аквакультуры, невозможно без сбалансированного кормления, разработкой которого занимается наука о физиологии и биохимии питания, включающая изучение потреблений, переваривания и усвоения пищи. К наиболее сложным из этих направлений относится определение потребностей рыб в разнообразных питательных веществах (белок, аминокислоты, липиды, жирные кислоты, каротиноиды, макро- и микроэлементы, витамины) и их удовлетворение с учетом особенностей вида, возраста, этапа жизненного цикла, температуры воды и других биотических и абиотических факторов. В условиях, когда рыба лишена естественной пищи, обмен веществ ее находится практически полностью под контролем человека и зависит от сбалансированности, качества и количества предоставляемых кормов. Именно здесь заложены большие возможности для увеличения скорости роста рыб при минимальных затратах корма и наименьшем загрязнении воды, возможности снижения смертности молоди, повышения качества производителей и их потомства, а в целом увеличения эффективности всех рыбоводных процессов.

К проблеме питания приковано самое пристальное внимание исследователей многих стран, где аквакультура развивается ускоренными темпа-

ми. И в Советском Союзе в свое время концентрация внимания на вопросах физиологии и биохимии питания рыб, на разработке полноценного кормления способствовала повышению эффективности деятельности рыбозаводов и рыбоводных хозяйств. Так, в 60—70-е гг. Прибалтика существенно увеличила количество выпускаемой с заводов жизнестойкой молоди лосося после того, как под руководством Е. М. Маликовой в БалтНИИРХе развернулись исследования по разработке первых в СССР стандартных кормов типа КРТ для молоди лосося. В 80-е годы с появлением сухих специализированных кормов ГосНИОРХ для карпа разного возраста (от личинок до производителей) оживилась и стало быстро наращивать объемы тепловодное рыбоводство (выращивание карпа в садках и бассейнах на теплых водах ТЭЦ и АЭС).

Несколько десятилетий топталось на месте наше форелеводство, и только в последние годы намечился его рост (особенно в Карелии), так же как и рост индустриального остроговодства, с появлением импортных кормов — дорогих, но физиологически обоснованных и поэтому эффективных.

Дальнейшее развитие аквакультуры в России не может опираться только на зарубежную кормопродукцию. В нашей стране рядом институтов разработаны рецепты кормов практически для всех видов рыб. Необходимо повысить их полноценность с учетом новейших достижений в области науки о питании рыб, улучшить сбалансированность, качество, сделать конкурентоспособными. Большую роль в повышении эффективности отечественных кормов будет играть качество их компонентов (рыбной муки, рыбьего жира и др.), которое сейчас отличается нестабильностью и часто не соответствует требованиям мировых стандартов.

По вопросам кормления рыб в нашей стране написано множество методических указаний, инструкций, рекомендаций. Выполнен большой объем экспериментальных исследований, результаты которых освещаются в многочисленных научных статьях и тезисах докладов. В 70—80-е гг. было издано несколько брошюр справочного характера. В ряде сводных работ отражены результаты исследований по кормлению карпа в прудах, где в той или иной степени используется естественная кормовая база. 19 лет назад вышла из печати монография К. Ф. Сорвачева «Основы биохимии питания рыб» (1982), посвященная преимущественно физиологии и биохимии переваривания и всасывания питательных веществ у рыб, особенностям обмена при голодании, использованию растворимых в воде соединений.

В настоящей работе анализируются и обобщаются данные по вопросам пищевых потребностей рыб в условиях индустриального рыбоводства и их удовлетворения.

Большое внимание уделяется сравнению потребностей рыб в питательных веществах с потребностями высших наземных позвоночных, в том числе объектов животноводства и птицеводства. Также сопоставление, помимо научного интереса для сравнительной физиологии животных, имеет и важное прикладное значение. К сожалению, у нас долгое время предпринимались попытки (существующие, кстати, и по сей день, особенно в условиях экономического спада) перенести на рыб (без достаточных на то оснований) опыт кормления сельскохозяйственных животных, удешевлять рационы рыб за счет неразумного увеличения растительных компонентов. Такие попытки всегда терпели и теряли неудачу, так как не учитывают специфических особенностей обмена веществ у рыб. Благодаря водной среде обитания и пойкилотермности (холоднокровности), пищевые потребности рыб имеют свою специфику, которая относится ко всему комплексу питательных веществ: это высокий уровень белка, особое соотношение белка и общей энергии, полиненасыщенность жирных кислот, специфика каротиноидов, чувствительность к избытку углеводов и т. д. Обо всем этом и пойдет речь в предлагаемой книге.

Монография составлена на основании тридцатилетних исследований, проводимых в лаборатории физиологии и кормления рыб ГосНИОРХ под руководством и при личном участии автора. Широко освещена отечественная и зарубежная литература, в том числе последних лет. Приводятся результаты новейших достижений в области физиологии и биохимии питания рыб.

## Особенности биохимического состава естественной пищи рыб

Водная среда создает особые условия для развития органической жизни, что отражается на биохимическом составе гидробионтов. Поскольку конечным трофическим звеном в водоемах являются рыбы, они могут получать все биохимические элементы предыдущих звеньев. Чтобы лучше понять особенности потребностей рыб в питательных веществах, постараемся рассмотреть состав организмов, являющихся природной пищей рыб.

### 1.1. Чем питаются рыбы в природе

Основной пищей как морских, так и пресноводных рыб являются животные организмы, населяющие толщу воды, придонные и донные участки водоема, — ракообразные, личинки насекомых, черви, моллюски, мелкая рыба, молодь рыб и др.

Не составляют исключения и основные объекты индустриального рыбоводства в нашей стране — форель, осетры, карпы, сити, лососи. Растительноядные рыбы, по сравнению с травоядными наземными позвоночными, занимают среди рыб значительно меньшее место и обитают преимущественно в южных широтах, но и там их доля сравнительно невелика (Никольский, 1974). Так, в Черном море они составляют около 4, в Каспийском — 1, в Аральском — менее 8%. Лишь в субтропических и тропических зонах процент растительноядных повышается до 20—30. Виды рыб, для которых основной пищей является детрит, малочисленны.

Отметим, что в составе пищи, потребляемой растительноядными рыбами, нередко в небольшом количестве (несколько процентов) находят зоопланктонные организмы, попадающие, как считается, случайно, вместе с основной пищей (Набережный и др., 1972; Вовк, 1976, и др.). Учитывая, что кормовой коэффициент у растительноядных рыб обычно очень высок — 20—70 (Веригин и др., 1963; Строганов, 1963; Никольский, 1974, и др.), эти несколько процентов животной высокобелковой пищи выливаются в ощутимое количество белка.

В раннем онтогенезе практически все виды, в том числе и растительноядные (Боруский, 1950, 1973; Веригин, 1950; Боброва, 1968; Савина, 1968; Золотова, 1976, и др.), используют в качестве корма мелкие формы зоопланктона (Шорыгин, 1952; Никольский, 1953; Мельничук, 1975, и др.). Это подтверждено и специальными опытами (Золотова, 1976; Urban, 1980). Так, молодь типично растительноядной рыбы белого амура средней массой 310 мг при содержании в течение 30 суток на животных кормах росла в несколько раз интенсивнее, чем на растительных, и имела в 3 раза лучший выход (96—100% против 32). При этом молодь, получавшая только растительную пищу, была агрессивной, нападала на других особей, повреждая плавники и жаберные крышки. Потребность молоди амура в белке превышает 41—43% сухого вещества корма (Dabrowski, 1977). Интересно, что и у годовиков белого амура (масса 40—120 г) скорость роста и ассимиляция белка оказались существенно выше при содержании на животном корме, чем на растительном (Fischer, 1972a, b).

Таким образом, потребление животных высокобелковых кормов характерно для молоди рыб и подавляющего большинства рыб старших возрастов.

Вместе с тем в содержимом кишечника, особенно карповых рыб, нередко отмечаются водоросли, детрит, остатки высшей растительности, что относится к вынужденной пище и объясняется неблагоприятными условиями — снижением кормовой базы, обострением пищевой конкуренции, выпадением теплолюбивых форм зоопланктона в связи со сменой сезона и др. Так, Г. П. Мельничук (1975) наблюдал в отдельные малопродуктивные годы повышение (до 65% и более) содержания водорослей, детрита и макрофитов в пищеварительном тракте молоди илотвы, леща, густеры, сазана из днепровских волохранилиц, причем это существенным образом отражалось на темпе роста рыб. Основной же пищей молоди изученных видов были ракообразные, личинки хирономид и другие животные организмы. Именно они обеспечивали высокую скорость роста и развития.

Еще Вундин (1937) писал, что при отсутствии полноценного корма рыбы могут переходить на менее полноценный, что приводит к остановке в росте, но не вызывает истощения. Свойственная рыбам полифагия позволяет адаптироваться к непостоянству кормовой базы (Никольский, 1953), при этом рыбы средних и северных широт отличаются большей полифагией, чем такие южных широт. Эта способность рыб к смене корма интересна для нас с точки зрения возможности пищеварительного тракта адаптироваться к разному по структуре и составу искусственному

корму. Но вместе с тем, если остановка роста рыб в природе оправдана, так как позволяет сохранить популяцию в условиях низкой кормности, то в рыбоводстве торможение прироста биомассы рыбы (т. е. продукции) в единицу времени всегда связано с экономическими потерями.

## 1.2. Общий химический состав естественной пищи рыб

Натуральная пища рыб содержит большое количество белка, и это основная биохимическая особенность питания рыб в природе. Если многие наземные позвоночные, в том числе и сельскохозяйственные животные, обеспечивают свою потребность в белке путем потребления больших объемов низкобелковой трудноперевариваемой растительной пищи, то рыбы в большинстве случаев питаются легкоусвояемым высокобелковым кормом.

В табл. 1 приводится (в среднем по данным разных авторов) общий биохимический состав некоторых представителей водной фауны, флоры, а также детрита, являющихся в той или иной мере пищей разных видов рыб. Для сравнения дается состав наземной луговой травы и других растительных компонентов, входящих в рацион большинства видов наземных позвоночных, в том числе сельскохозяйственных животных и птиц.

Для гидробионтов характерно высокое содержание воды в теле, составляющее у беспозвоночных 80–90%.

Таблица 1

### Биохимический состав естественных кормов рыб

Объект	Влага, %	В сухом веществе, %				Автор, год
		Белок	Жир	Углеводы	Зола	
1	2	3	4	5	6	7
<b>Беспозвоночные пресных вод (водоохранные, пруд, река)</b>						
Зоопланктон Черепетского водохранилища	89,2	69,4	12,4	—	—	Остроумова, Абрамова, 1981; Остроумова и др., 1987
Зоопланктон из пелагиали Рыбинского водохранилища (77% <i>Volvox</i> )	90,1	57,6	26,3	2,0	14,3	Кузьмина и др., 1979
Коловратия (Васильев)	91,4	63,5	11,5	18,2	6,8	Богатова и др., 1971а, б

	1	2	3	4	5	6	7
<b>Ветвистоусые ракообразные</b>							
Дарфна		90,8	56,5	11,1	14,0	18,3	Малюкова, 1971; Богатова и др., 1971а, б
Сетродарфа, Моха, Сфидопы		87,96	53,69	3,12	14,27	8–15	Богатова и др., 1971а, б
<b>Веслоногие ракообразные (Суксры, Дарфопы)</b>		88,1	62,9	16,2	12,3	8,6	Богатова и др., 1971а
Моха гексатрис, культура выращенная в ЦДС "Ротин"		89,6	57,7	19,1	—	—	Остроумова и др., 1987
Гаммариды ( <i>Gammarus</i> )		79,2	48,7	7,7	15,6	28,0	Малюкова, 1971
Насекомые (личинки хирономид, ручейников, симулид, саркофагов, водяного клопа)		80,3	67,5	13,6	12,6	5,9	Малюкова, 1971
Личинки хирономид		87,2	56,2	32,0	2,3	9,0	Кузьмина и др., 1979
Черви ( <i>Echytraeus</i> , <i>Tubific</i> )		86,4	70,6	12,2	10,2	7,0	Малюкова, 1971
Тубифиды Рыбинского водохранилища		82,5	59,4	25,7	4,0	11,2	Кузьмина и др., 1979
Моллюски (1 <i>Physa</i> ), тело без раковины		74,9	41,9	7,7	6,4	44,0	Малюкова, 1971
		90,9	68,5	10,4	9,2	7,0	

### Беспозвоночные морских вод

<b>Зоопланктон, планктон</b>							
Атлантика		85,1	64,7	6,2	22,3	6,3	Виноградова, 1967б
Антарктика		83,1	69,2	5,8	21,6	3,4	Виноградова, 1967а
<b>Ветвистоусые ракообразные, Черное море</b>		93,2	58,0	8,5	22,1	11,4	Косылев, 1967
<b>Веслоногие ракообразные, Черное море</b>		90,1	64,4	7,6	15,2	10,2	Косылев, 1967
Науплии <i>Acartia salina</i> , полупонимые и жив		89,0	63,0	22,0	—	9,0	Остроумова, Абрамова, 1981
Донные беспозвоночные (мидии, креветки, полидески), Черное море		82,4	48,0	11,5	27,0	12,6	Степанов, 1967
Морские личинки, Рижской зали		77,5	55,2	8,4	13,4	22,9	Малюкова, 1971

1	2	3	4	5	6	7
<b>Рыбы</b>						
Молодь рыб (лещ, плотва, уклей, окунь), Рыбинские водохранилища	84,5	55,6	30,7	2,0	12,3	Кузьмина и др., 1979
Ерш	77,2	70,0	16,6	2,6	12,8	Томмэ и др., 1970
Снеток	—	65,1	8,8	0,6		Томмэ и др., 1970
Сеголетки карпа	75,0	53,6	28,8	8,0	9,6	Остроумова и др., 1985
Сеголетки радужной форели	74,9	55,0	28,3	8,0	8,7	Остроумова, 1974б
<b>Водоросли</b>						
Фитопланктон, Черное море (преимущественно диатомовые) в органическом веществе	89,6	34,7	7,0	15,6	43,1	Костылев, 1967
	—	60,9	13,3	27,6	—	—/—
Зеленые (протококковые)	94,7	46,0	14,0	32,0	8,0	Богатова, 1980
Синезеленые	95,3	40,0	8,0	41,0	11,0	Богатова, 1980
Микроводоросли культивируемые ( <i>Scenedesmus</i> , <i>Spirulina</i> , <i>Chlorella</i> )		59,2	10,0	22,8	8,0	Сальникова, 1977, Wareschi, 1979, Тамийя, 1979, Пирн, 1979
<b>Макрофиты</b>						
Ряска	30,0	19,0	2,2	57,6 (16,4)	21,2	Томмэ и др., 1970
Осока	64,7	15,0	3,4	74,0 (25,5)	7,6	Томмэ и др., 1970
Рдест	88,9	6,3	1,8	53,2 (32,4)	38,7	Томмэ и др., 1970
<b>Детрит</b>						
— из зоопланктона прудового	90,0	28,2	7,0	24,9	39,9	Есипова, 1971
— из росы	81,2	18,8	2,1	57,6	17,6	Есипова, 1971
— из растл. 25-дневный	—	31,5	—	—	—	Останеня, 1979

1	2	3	4	5	6	7
— из ложа пруда	72,1	6,1	—	6,9	87,0	Есипова, 1971
— из высокогумифицированного озера	—	17,5	11,2	8,8	—	Лавочкин, 1979
— из фитопланктона по мере разложения						
1.08	76,1	37,5	2,3	40,8	19,3	Есипова, 1971
22.08	78,7	39,6	3,5	41,6	15,2	Есипова, 1971
6.09	74,0	40,6	3,6	41,9	13,9	Есипова, 1971
18.09	75,5	5,3	0,3	56,2	37,7	Есипова, 1971
<b>Наземная растительность</b>						
Трава естественного луга	68,0	12,6	3,1	75,8 (27,9)	8,5	Томмэ и др., 1970
Зерно злаковых культур (кукуруза, рожь, пшеница, овес, ячмень)	14,5	14,0	3,7	79,3 (7,6)	3,0	Томмэ и др., 1970
Корнеплоды, фрукты, ягоды	80	7,5	2,5	80 (7)	6,5	Томмэ и др., 1970
Зерно, семена бобовых (люпин, клевер, люцерна, соя, горох)	10—14	18—35	3—15	40—60 (9—16)	3,4	Томмэ и др., 1970

\* В скобках указана клетчатка.

Примечание. В тех случаях, когда авторы приводят биохимический состав объектов в натуральной влажности с указанием содержания влаги, пересчет на сухое вещество сделан нами.

### 1.2.1. Белок

Количество белка в сухом веществе беспозвоночных и рыб в зависимости от их вида, условий кормности, абиотических факторов колеблется в пределах 56—70% (см. табл. 1). Исключение составляют лишь моллюски и гаммариды, у которых значительная часть сухого вещества представлена элементами раковины, панциря, жестких покровных тканей. У них белок составляет 40—50% сухого вещества. В то же время у наземных растений (трава, зерно, семена, корнеплоды и т. д.) преимущественной пищи сельскохозяйственных животных и птиц — уровень протеина обыч-



но не превышает 5–14%. Преобладающими здесь являются углеводы, достигающие 70–80% сухого вещества. Исключение составляют бобовые, у которых содержание белка колеблется в пределах 18–35, а углеводов – 40–60%.

Высоким содержанием белка (в среднем около 40–60% сухого вещества) характеризуются и одноклеточные и колонизирующие микроводоросли (Томмэ, Мартыненко, 1972; Тамбия, 1979), служащие пищей водным беспозвоночным, но используемые и в питании некоторыми растительноядными видами рыб, например, белым толстолобиком.

Среди одноклеточных водорослей меньший уровень протеина в сухом веществе отмечается у диатомовых из-за наличия панциря. Зольность их достигает 40% и более. Но в органическом веществе этих микроводорослей содержание белка превышает 60% сухого вещества (Костылев, 1967).

Белок водорослей по аминокислотному составу уступает белку водных беспозвоночных и позвоночных животных.

Сравнительно высоким уровнем белка отличаются и некоторые водные растения, например, ряска (19%), но доступность его понижена из-за большого количества трудноперевариваемой клетчатки, свойственной макрофитам.

Определенное количество белка животного, растительного, бактериального происхождения содержит детрит, состоящий из отмерших водных организмов. Его химический состав существенно меняется в зависимости от происхождения и степени разложения. Так, растительный детрит через некоторое время после начала разложения имел даже более высокую пищевую ценность, чем сам фитопланктон или рдест (Есипова, 1971; Остапеня, 1979), что связано с развитием бактерий. Детрит из ложа пруда практически полностью был минерализован.

Несмотря на известную пищевую ценность водных микро- и макрофитов, детрита, служащих для некоторых видов рыб основной пищей, большинство видов питается преимущественно животными организмами, белок которых отличается полноценным аминокислотным составом и высокой доступностью.

### 1.2.2. Жиры, углеводы, зола

Значительные колебания уровня жира (от 6 до 32%) и углеводов (от 2 до 27%) у водных организмов, по данным разных авторов (см. табл. 1), объясняются, по всей вероятности, различными методами ивлечения липидов (Сидоров, 1983; Уголев, Кузьмина, 1993). При использовании

классического метода Сокелета для извлечения жира применяется один растворитель — серный эфир, который легко экстрагирует в основном запасные энергетические вещества (триацилглицерины, эфиры холестерина). В методе Фольча экстракцию производят двумя растворителями: хлороформом, близким по действию к серному эфиру, и метанолом, позволяющим извлечь липиды, упакованные в биомембранах, — фосфолипиды, холестерин. При втором методе цифры, характеризующие содержание жира у гидробионтов, получаются выше — 26–32% (Кузьмина и др., 1979) против 6–22% (см. табл. 1).

Необходимо отметить, что в последнее время за рубежом наметилась тенденция вводить в состав разрабатываемых для рыб искусственных кормов очень высокое количество жира — 20–30% и более к массе сухого корма, что существенно повышает усвояемость питательных веществ. Видимо, такое увеличение оправдано, если учесть высокие содержание липидов в естественной пище.

Поскольку содержание углеводов часто определяется расчетным путем (по разности), их процент при увеличении процента липидов снижается. При содержании липидов 26–32% уровень углеводов у беспозвоночных обычно не превышает 2–4%. Низкое количество углеводов является важнейшей особенностью биохимического состава естественных кормов рыб.

В растительной пище наземных позвоночных углеводы составляют основную массу сухого вещества (70–80% (трава, зерно, плоды), даже у бобовых до 60%). При этом значительная часть углеводов (7–30%) представлена клетчаткой — опорной тканью растений (см. табл. 1).

Большие колебания зольных веществ у гидробионтов (от 3 до 44%) связаны с наличием у ряда беспозвоночных раковины, панциря, жестких покровных тканей.

### 1.2.3. Источники энергии

Белки, жиры, углеводы пищи обеспечивают организм животного не только пластическим материалом для роста и обмена тканей, но и энергией.

В табл. 2 представлен ориентировочный расчет энергетической ценности естественной пищи рыб. При расчете использовались усредненные по группам организмов данные о соотношении питательных веществ у гидробионтов (см. табл. 1). Энергетическая ценность беспозвоночных приводится не в виде калорийности, а только в виде обменной ее части, т. е. той энергии, которую рыбы способны извлечь из пищи и использовать.

Таблица 2

Энергетическая ценность питательных веществ в естественной пище пресноводных рыб (обменная энергия)

Пища	В % от общей энергии			Энергия 100 г сухого вещества	
	энергия белка	энергия жира	энергия углеводов	ккал	кДж
Зоопланктон	60,6	36,0	3,4	398,8	1671,0
Зообентос	61,8	34,5	3,7	334,2	1400,3
Рыбы	50,0	48,5	1,5	466,3	1953,8
Мировые водоросли	59,0	26,1	14,9	297,6	1246,9
Водные высшие растения	30,6	11,7	57,7	170,0	716,1
Дерит	56,4	20,7	22,9	127,8	535,5
Наземная растительность (трава, зерно, семена, плоды, корнеплоды) *	15,6	10,7	73,7	386,6	1620,0

\* Для сравнения приведена в среднем по группам энергетическая ценность наземной растительности, рассчитанная с использованием коэффициентов, принятых для теплокровных позвоночных: 1 г белка — 4,0, жира — 9,0 и углеводов — 4,0 ккал (Кремитон, Харрис, 1972).

При расчете применяли калорийные коэффициенты, предложенные Филлипсом (Phillips, 1970) для лососевых: 1 г белка — 3,9, 1 г жира — 8,0, 1 г углеводов — 1,6 ккал.

Для карповых рыб обменная энергия пищи за счет лучшей утилизации углеводов будет несколько выше. Калорийный коэффициент для 1 г углеводов у этой группы рыб равен примерно 2,5 ккал.

Как видно, в естественной пище рыб (зоопланктон, зообентос) около 60% всей энергии представлено энергией белка. В отличие от этого наземная растительная пища богата энергией углеводов, которая составляет более 70% всей обменной энергии растительной массы.

Подытоживая общую количественную характеристику биохимического состава природного рациона большинства рыб, отметим, что он богат белком, который составляет более половины сухого вещества пищи и является преобладающим источником энергии (около 60%). Углеводы находятся в минимальных количествах.

В противоположность этому основная масса пищи большинства наземных позвоночных на 70-80% по сухому веществу состоит из углеводов, которые являются поставщиками более 70% всей получаемой с пищей энергии.

### 1.3. Качественная характеристика биохимического состава естественной пищи рыб

#### 1.3.1. Диспергированность белка

Ткани водных беспозвоночных содержат большое количество растворимых диспергированных белков и продуктов белкового обмена, среди которых значительное место занимают низкомолекулярные соединения (мелкие пептиды и свободные аминокислоты). Все гидробенты, включая рыб, характеризуются более высоким содержанием азотистых экстрактивных веществ, чем наземные теплокровные животные. Из общего количества азота на долю азота экстрактивных веществ мышцы теплокровных приходится 6,5-10, в то время как у морских беспозвоночных и рыб — 8-38%. При этом значительную часть его представляют свободные аминокислоты (САК), доля которых у беспозвоночных может достигать 80% от всего экстрактивного азота (Кизеветтер, 1973).

Исследованиями 60-70-х гг. было показано (табл. 3), что в зоопланктоне Атлантики содержание САК может в среднем составить 14-20% (Cowey, Corner, 1963; Corner, Cowey, 1968), а в зоопланктоне Черного моря даже 44-45% по отношению ко всей сумме аминокислот (Степанюк, 1973а, б). Если в пробах преобладал фитопланктон, количество свободных аминокислот резко снижалось.

Содержание САК колеблется у разных видов и экологических групп беспозвоночных. В зоопланктоне их гораздо больше, чем у донных животных. Уровень САК постоянно меняется в зависимости от экологических факторов, сезона, возраста, т. е. от всего того, что влияет на интенсивность белкового обмена. При адаптации беспозвоночных к холоду отмечено снижение САК в жидкостях и тканях (Памнатт, 1964). У моллюсков Черного моря (мидии) максимальное содержание САК наблюдалось в период интенсивного роста (в июле) и минимальное — в октябре. У мелких особей их было больше, чем у крупных (Калддок и др., 1979). В икре креветок обнаружена значительно более высокая концентрация САК, чем в целом организме (Степанюк, 1967). Молодь мидий была богаче САК, чем

Таблица 3

## Содержание свободных аминокислот у морских беснозючных

Объект	В % к сухому веществу	В % к сумме аминокислот	Источник
Ракообразные Атлантики ( <i>Salix</i> )		14—20	Cowey, Somet, 1963 Somet, Cowey, 1968
Планктон Черного моря преобладают ракообразные	9—24,5	44—45	Степанюк, 1973а, б
преобладают фитопланктон	0,35—3,46	6—38	Степанюк, 1973а, б
Длинные беснозючные Черного моря			Степанюк, 1966
мидии	8,6	18	
полякеты	7,9	17	Степанюк, 1966
креветки	3,2	6	Степанюк, 1966

старшие возрастные группы, особенно весной, когда содержание САК оказалось на 46% выше у молоди, чем у половозрелых особей (Ярошенко, Степанова, 1971).

Снижение содержания САК по мере роста и развития замечено и в раннем онтогенезе позвоночных животных, в том числе у рыб дороса (Рыжков и др., 1980), осетровых (Северин, Вульфсон, 1959), а также у птиц и млекопитающих. Уровень САК повышается у беснозючных с увеличением солености воды: у морских животных больше, чем у пресноводных, что связывают с осморегуляторной функцией некоторых аминокислот (Степанюк, 1967; Хлебювич, 1974).

В работах 80-х гг. для пресноводных беснозючных стали указывать более низкие цифры содержания САК, чем для морских организмов в работах 60-70-х гг., но тенденции их динамики в зависимости от экологии, размеров, возраста организма и других факторов подтвердилась. Так, содержание САК в зоопланктоне Черепетского водохранилища составило 3,4% сухого вещества, в то время как у гаммарусов и личинок ручейников оно равнялось 1,4—2,2% (Остроумова и др., 1987). С увеличением размеров беснозючных снижался уровень САК (Dabrowski, Ruzicki, 1983):

Объекты, размер, мкм	Сумма свободных аминокислот, % сухого вещества
<i>Cyclops strenuus</i>	
540—730	2,79
810—1147	2,15

*Ceriodaphnia* sp.

405—540	2,30
607—810	0,72
810—945	0,52

В то же время у дафний (*Daphnia pulex*), по данным тех же авторов, с увеличением размеров от 607—945 до 945—1350 мкм снижение наблюдалось лишь для отдельных аминокислот (метионин, глутаминовая кислота, гистидин, аргинин).

Уменьшение уровня САК у беснозючных отмечалось и при вынужденном голодании, например, у науплиусов артемии — полноценном корме для личинок рыб (табл. 4). Интересно, что, несмотря на снижение количества САК в сухом веществе, их отношение к общей сумме аминокислот долгое время (более чем двое суток после выклева) поддерживалось на одном уровне — 4—6% (Dabrowski, Ruzicki, 1983; Остроумова и др., 1987), т. е. расход белковых и свободных аминокислот происходил параллельно. Но на исходе четвертых суток произошло резкое падение САК (в 2—3 раза), свидетельствующее о нарушении регуляции. В это же время доля содержания всех аминокислот в сухом веществе резко увеличилась, что связано, по всей вероятности, с истощением жировых резервов.

Подытоживая представленные данные, отметим, что уровень свободных аминокислот отражает интенсивность белкового обмена и синтетических процессов в организме. Их содержание повышено у мелких быстро-

Таблица 4

## Суммарное значение аминокислот у науплиусов артемии салина в зависимости от времени после выклева

Время после выклева, ч	Аминокислоты, % сухого в-ва	Свободные аминокислоты, % сухого в-ва	Свободные аминокислоты, % от суммы аминокислот	Источник
2—4	64,4	3,6	5,6	Остроумова и др., 1987
6	53,1	3,3	6,2	Остроумова и др., 1987
24	43,7	2,8	5,9	Остроумова и др., 1987
34	57,0	2,5	4,2	Dabrowski, Ruzicki, 1983
58	40,7	2,79	6,4	Dabrowski, Ruzicki, 1983
94	70,1	1,56	2,18	Dabrowski, Ruzicki, 1983
142	62,5	1,32	2,07	Dabrowski, Ruzicki, 1983

растущих форм; оно увеличивается с весенней и летней интенсификацией метаболизма, снижается к осени и в условиях голодания. С повышением солёности уровень свободных аминокислот нарастает. В тканях морских беспозвоночных их содержание выше, чем у пресноводных форм.

**Новый этап** в изучении биохимического состава кормовых беспозвоночных начался с использованием метода гельфильтрации (хроматография, основанная на принципе молекулярных сит), который позволяет разделять растворимые белки и продукты белкового обмена гидробионтов по молекулярной массе. Эта работа была предпринята в ГосНИОРХе после получения положительных результатов от введения в состав стартовых кормов для личинок карпа ферментализата БВК (ферментализат напрана), который содержал расщепленные низкомолекулярные продукты белка, что оказалось необходимым для начальной пищи личинок. В связи с этим интересно было выяснить, присутствуют ли такие соединения в естественном живом корме молоди рыб.

При изучении зоопланктона Черепетского водохранилища (преимущественно босмины, коловратки, молодь циклопов), а также при анализе науплиусов артемии салина, полученных при искусственной инкубации яиц, было обнаружено, что растворимые азотистые соединения составляют 70—73% от всего белка зоопланктона. При этом 40—56% их представлены низкомолекулярными пептидами и свободными аминокислотами (Остроумова и др., 1980; Остроумова, Ильина, 1981; Ильина и др., 1983). Другая половина растворимых соединений состояла из пептидов с молекулярной массой (м.м.) выше 700 и из белков.

Дальнейшие исследования особенностей состава белков гидробионтов методами гельфильтрации подтвердили и расширили представление об их диспергируемости и фракционности (Кузьмина и др., 1990; Пономарев, 1995). Наибольшее количество низкомолекулярных продуктов белкового метаболизма с м.м. ниже 1000 найдено у зоопланктонных форм. Так, растворимая белковая фракция зоопланктона Рыбинского водохранилища составляла 32% (Кузьмина и др., 1990), и практически все она (90,4%) была представлена пептидами и аминокислотами с м.м., не превышающей 1000. По данным другого автора (Пономарев, 1995), на долю растворимого белка пресноводного зоопланктона приходилось 66—73% (что полностью совпадало с нашими результатами), и преимущественная часть его (65—86%) состояла из свободных аминокислот и пептидов с м.м. 120—1300, причем у мелкого зоопланктона таких низкомолекулярных соединений было больше, чем у крупного. Бесполовые формы (хирономиды, олигохеты, гаммарусы) содержали меньше растворимых белковых ком-

понентов (44—46%), и среди них преобладали высокомолекулярные пептиды (м.м. выше 1300) и белки с м.м. от 10000 до 300000. Свободные аминокислоты и мелкие пептиды у бентосных форм не превышали 7—25%. Подобное же количество низкомолекулярных пептидов и свободных аминокислот (15% от растворимых азотистых компонентов) обнаружили и исследователи, изучавшие личинок хирономид из Рыбинского водохранилища (Кузьмина и др., 1990). По у моллюсков и олигохет содержание низкомолекулярных соединений (м.м. ниже 1000) было значительно больше (52—82%). Возможно, эти колебания связаны с возрастными и экологическими факторами. Общее количество растворимых белковых компонентов у бентосных форм, по данным разных авторов, было сходным (44—54%). Наименьшее их содержание отмечено у молоди рыб (23,5%).

Таким образом, применение метода гельфильтрации дало возможность подробно изучить структуру фракционности белковых соединений у пресноводных гидробионтов, обозначить присутствие не только свободных аминокислот, но и низкомолекулярных пептидов. В то же время было подтверждено замеченное в работах 60—70-х гг. на морских беспозвоночных наличие у гидробионтов значительного количества не связанных в большие белковые молекулы азотистых соединений. По общему представлению, наибольшую диспергируемость белковых компонентов имеют мелкие организмы. По-видимому, присутствие у них большого количества промежуточных продуктов азотистого метаболизма связано с интенсивным обменом, высокой скоростью роста и размножения этих форм. Таким образом, именно мелкий зоопланктон содержит много расщепленных легкоусвояемых соединений белкового обмена, в то время как у более крупных бентосных форм их значительно меньше.

Вскрыты особенности фракционного состава белка водных беспозвоночных, особенно у мелких форм, играют важную роль в питании личинок и ранней молоди рыб, у которых пищеварительная система находится еще в стадии становления. Это стало очевидным после интенсивных исследований, проводимых в связи с разработкой стартовых кормов для личинок рыб в условиях аквакультуры, о чем пойдет речь в главе 2.

### 1.3.2. Аминокислотный состав белка

Естественная пища рыб богата аминокислотами. Так, общее содержание их у веслоногих и ветвистоусых рачков, а также у коловраток превышает половину сухого вещества — 52—71% (табл. 5). Высокое содержание аминокислот обнаружено у мшанки, культиvirusной в хорь-

Аминокислотный состав первичного люпинктона в зообентосе, % сухого вещества

Аминокислоты	Зоопланктон <sup>1</sup> Черного моря (взрослый зоопланктон (пресмыкающиеся и моллюски))	Коловратки (Евпатория)	Ресускоиды <sup>1</sup> (Сухопутные, Евпатория, Сосуды в пресмыкающихся)	Инвазивные <sup>1</sup> (Дарданеллы, Сосуды в пресмыкающихся)	Метель <sup>1</sup> (исследования в булгаковской лаборатории)	Инвазивные <sup>1</sup> (различные лаборатории)	Рыбная мука (для кормления)
Динет	6,78	5,37	4,61	3,81	6,59	4,06	5,07
Метметионин	1,21	1,48	1,22	1,21	3,17	0,67	1,80
Цистин	1,22	1,86	0,87	1,04	1,04	0,39	1,04
Аргинин	5,13	4,04	4,19	3,25	6,45	2,02	3,64
Гистидин	3,96	3,16	1,28	1,26	2,87	1,27	1,62
Лейцин	4,87	4,89	4,09	3,68	5,53	3,94	5,07
Изолейцин	2,42	2,90	2,54	2,12	2,95	1,36	3,53
Фенилаланин	2,36	4,11	2,40	3,16	3,38	1,63	2,85
Треонин	2,59	2,83	2,47	2,84	3,21	1,57	2,85
Вален	2,76	4,46	3,26	3,15	2,63	1,66	3,12
Глицин	2,54	2,93	3,26	2,69	3,80	1,70	3,97
Алианин	4,08	3,73	4,72	4,00	4,58	1,84	3,97
Серин	1,92	3,46	2,21	2,55	3,51	1,60	2,85
Аспарагиновая кислота	5,35	6,33	4,91	5,12	6,56	3,89	6,69
Глютаминовая кислота	7,79	9,60	7,50	5,74	8,65	4,40	7,87
Тирозин	2,97	3,88	3,23	3,63	2,75	1,50	1,94
Пролин	3,03	0,97	3,39	2,46	3,09	2,15	1,85
<b>Всего:</b>	<b>60,0</b>	<b>66,0</b>	<b>56,2</b>	<b>51,7</b>	<b>70,8</b>	<b>35,65</b>	<b>59,7</b>

1) Остроумова и др., 1987; 2) Dabrowski and Kuleski, 1983; 3) Томма, Мартыненко, 1972.

Аминокислотный состав водорослей, наземных растений, % сухого вещества

Аминокислоты	Цианобактерии <sup>1</sup> Курдюково (значительно фитоциантин с преобладанием синезеленых водорослей)	Диатомовые <sup>2</sup>	Хлоrella <sup>3,4</sup>	Трава <sup>3</sup> естественных угодий	Зерно <sup>3</sup> злаковых культур (бураура, овес, пшеница, рожь, ячмень)	Зерно <sup>3</sup> бобовых (горох, соя)
Динет	1,92	2,41	3,95	0,56	0,45	1,99
Метметионин	0,69	1,12	1,00	0,25	0,23	0,39
Цистин	2,57	0,22	0,72	0,19	0,18	0,37
Триптофан		0,66	1,17	0,09	0,15	0,26
Аргинин	2,54	2,04	4,78	0,77	0,59	2,18
Гистидин	1,96	0,71	1,37	0,43	0,30	0,86
Лейцин	12,65	3,43	4,37			
Изолейцин		1,86	2,52	1,08	1,42	3,33
Фенилаланин	5,39	1,99	2,60	0,40	0,56	1,28
Треонин	7,35	1,86	3,13	0,50	0,44	1,18
Вален	1,90	2,42	2,92	0,50	0,59	1,35
Глицин	3,52	2,93	3,24	0,40	0,47	1,00
Алианин	14,65	1,81	4,90	0,77	0,73	1,47
Серин	3,64	1,86	2,61	0,74	0,51	1,45
Аспарагиновая кислота	3,68	3,63	5,11	0,43	0,74	1,80
Глютаминовая кислота	8,87	6,38	6,49	1,15	1,91	4,04
Тирозин	1,11	1,57	2,22	0,50	0,38	0,77
<b>Всего:</b>	<b>72,4</b>	<b>36,9</b>	<b>54,1</b>	<b>8,8</b>	<b>18,4</b>	<b>23,7</b>

1) Антанисене, Янвявичюс, 1981; 2) Rahman, 1996; 3) Томма, Мартыненко, 1972; 4) Трубицын, 1981.

Содержание нуклеиновых кислот у микроорганизмов и водных беспозвоночных

Объект	Нуклеиновые кислоты, % сухого вещества	Источник
Бактериальная биомасса (в т. ч. из метанооксиляющих и водородных бактерий)	11-16	Брауде, 1979; Остроумова, Абрамова, 1981; Трубочев, 1981
Хлорелла, спирулина	4,5—5,0	Трубочев, 1981
Дрожжи ( <i>Candida</i> , <i>Saccharomyces</i> и др.)	3,9—8,2	Вловин et al., 1996
Дрожжи кормовые (гидролизные и БНК)	5,5—8,5	Остроумова, Абрамова, 1981
Зоопланктон Черепетского водохранилища	12,2	Остроумова, Абрамова, 1981
Наутили артемии сакина	10,5	Остроумова, Абрамова, 1981
Коловратки	6,9	Коккова, 1982
Монна	4,7-5,2	Коккова, 1982
Монна, культивируемая в ГЭС "Ропша" в среднем	9,1	Остроумова и др., 1987
март	6,2	
май	11,7	
Личинки ручейников	8,2	Остроумова и др., 1987
Личинки хирономид	7,5	Остроумова и др., 1987

ших условиях кормности - в ГЭС «Ропша». Относительно низкий уровень аминокислот (36%) у бентосных форм объясняется большим содержанием в их сухом веществе элементов высшего скелета.

Совсем иное количество аминокислот содержит наземные растения. В сухом веществе зеленой массы, зерна, семена оно в несколько раз меньше, чем у водных беспозвоночных, и составляет 9—24% (табл. 6), редко отличаясь по этому признаку не только от животных, но и от микроводорослей. У последних соотношение аминокислот может быть иным, чем в животных организмах. Так, в планктонной биомассе, 78% которой состояло из фитопланктона, с преобладанием синезеленых водорослей повышенное количество аминокислот (72% сухого вещества) обеспечивалось за счет присутствия необычайно большого количества лейцина и аланина (около 40% всех аминокислот). У диатомовых и в хлорелле они распределялись более равномерно. Низкое процентное содержание аминокислот у диатомовых (36,9) объясняется наличием панциря, который составляет около 30% сухого вещества (Rahman, 1996).

Количество отдельных аминокислот в сухом веществе живых кормов рыб так же резко отличается от уровня их в растительных компонентах. Важнейшая аминокислота лизин составляет в среднем у водных беспозвоночных 5,3% сухого вещества при дозах от 4,1 до 6,8%, в то время как в растительных компонентах в среднем не превышает 1% (0,5—2,0%), метионин — соответственно 1,6 (0,78—3,2) против 0,3% (0,23—0,39) у растений, аргинин — 4,1 (2,0—6,4) против 1,2% (0,77—2,18) и т. д. (см. табл. 5, 6). Вместе с тем содержание аминокислот у водных беспозвоночных по общему количеству и по уровню отдельных аминокислот сходно с таковым у рыб и других позвоночных животных.

Таким образом, натуральная пища рыб является высококонцентрированным источником аминокислот, что резко отличает ее от преимущественно растительной пищи наземных позвоночных.

### 1.3.3. Нуклеиновые кислоты

Особенностью естественной пищи рыб является высокое содержание в ней нуклеиновых кислот. Эти соединения, представленные преимущественно рибонуклеиновыми и дезоксирибонуклеиновыми кислотами (РНК и ДНК), являются важнейшими азотистыми небелковыми веществами клетки. Им принадлежит ведущая роль в биосинтезе белка. С увеличением интенсивности белкового синтеза содержание нуклеиновых кислот (НК) существенно возрастает. Их уровень в организме зависит от возраста

животного, его размеров, обеспеченности пищей, температуры воды и других условий, влияющих на скорость роста и обмена веществ.

Мелкие организмы, включая зоопланктон, бентосные формы, молодую рыбу, а также бактерии, дрожжи, одноклеточные водоросли отличаются высоким уровнем НК — 4—16% (табл. 7, 8). Все эти организмы обладают большим количеством белка и интенсивным белковым синтезом. Содержание НК коррелирует со скоростью роста и зависит от биологических особенностей организма и его физиологического состояния.

РНК и ДНК представляют собой высокомолекулярные соединения. Вместе с тем при анализе биохимического состава мелкого зоопланктона и наутилиусов артемии методом гельфильтрации было обнаружено большое количество (26-31% к сумме НК) низкомолекулярных соединений нуклеиновой природы (Ильина и др., 1983).

У высших растений, характеризующихся низким уровнем белка (см. табл. 1), содержание НК обычно не превышает нескольких десятых

Таблица 8

Содержание нуклеиновых кислот у рыб разного возраста  
и в некоторых животных и растительных продуктах

Объект	Нуклеиновые кислоты, % сухого вещества	Источник
Личинки карпа, чира, радужной форели	6,8-8,8	Остроумова, Абрамова, 1981
Мышцы карпа массой 2,3 г	3,2	Абрамова и др., 1986
6,7 г	2,9	Абрамова и др., 1986
300-500 г	1,8-2,1	Абрамова и др., 1986
Рыбная мука	2,1	Остроумова, Абрамова, 1981
Мясо	0,8	Трубачев, 1981
Рыба	1,6	Трубачев, 1981
Пшеничная мука	0,2	Трубачев, 1981
Картофель	0,2	Трубачев, 1981
Рис	0,1	Трубачев, 1981

долей процента, что хорошо видно при анализе растительных продуктов (см. табл. 8).

В отличие от теплокровных позвоночных рыбы растут в течение всей жизни, и именно этой их особенностью можно объяснить обычно более высокий уровень НК в тканях рыб по сравнению с тканями сельскохозяйственных животных (см. табл. 8).

Присутствие большого количества НК в естественной пище рыб дает возможность использовать в составе их кормов высоконуклеиновые продукты, избыток которых вреден для сельскохозяйственных животных и птиц. Известно, что и в рационе человека НК строго лимитированы.

Эти вопросы, в том числе и биохимические особенности метаболизма нуклеиновых кислот у разных групп животных, будут рассмотрены подробнее в разделе об использовании продуктов микробиосинтеза в кормлении рыб (см. гл. 2).

### 1.3.4. Жирные кислоты

Основной особенностью липидов водных организмов является их высокая степень ненасыщенности, обеспечивающая текучесть жиров в условиях относительно низких температур обитания. Жиры водных беспозвоночных, рыб, взрослых солят большое количество высоконенасыщен-

ных длинноцепочечных жирных кислот. Число атомов углерода в типичных жирных кислотах морских и пресноводных организмов колеблется в основном от  $C_{14}$  до  $C_{22}$ , в то время как у наземных — преимущественно от  $C_{14}$  до  $C_{18}$  для растений и от  $C_{14}$  до  $C_{20}$  для позвоночных животных. Из полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК), т. е. кислот, содержащих две двойные связи и более, у наземных организмов наиболее распространена линолевая кислота, имеющая 18 атомов углерода и две двойные связи (18:2 n-6). Символом n-6 (или ω 6) обозначается положение первой двойной связи в структуре молекулы жирной кислоты, считая от конца, где расположена метильная группа. У животных линолевая кислота может служить предшественником арахидоновой кислоты с 20 атомами углерода и 4 двойными связями (20:4 n-6). Значительно реже и в очень малых количествах у наземных обитателей встречается представитель другого семейства ненасыщенных жирных кислот — линоленовая кислота (18:3 n-3).

Для водных беспозвоночных, рыб, водорослей, например, характерным является именно семейство линоленовой кислоты (n-3), т. е. собственно линоленовая, а также ее длинноцепочечные производные с 5-6 двойными связями. Среди них преобладают эйкозапентаеновая (20:5 n-3) и докозагексаеновая (22:6 n-3) кислоты. Существенную роль, особенно у пресноводных, играет и линолевая кислота, которая частично преобразовывается в арахидоновую. Выделяют морской и пресноводный тип жирнокислотного состава. Для обитателей моря характерны длинноцепочечные ПНЖК ( $C_{20}$ ,  $C_{22}$ ) с 5 и 6 двойными связями семейства n-3. Такой состав жирной обеспечивается не соленостью воды, а характером пищи (Askman, 1976; Сидоров и др., 1977; Коуи и Сарджент, 1983 и др.). У пресноводных организмов преобладают ПНЖК с 18 атомами углерода и с 2—3 двойными связями, т. е. собственно линолевая и линоленовая кислоты.

В целом гидробионты отличаются от наземных организмов более разнообразным жирнокислотным составом, преимущественно за счет высоконенасыщенных жирных кислот. Ниже перечислим основные их формы:

Линолевая	18:2 n-6
Арахидоновая	20:4 n-6
Линоленовая	18:3 n-3
Эйкозапентаеновая	20:5 n-3
Докозагексаеновая	22:6 n-3

Помимо этих ПНЖК обнаруживаются и другие, например, 20:3 n-6, 22:5 n-6; 20:4 n-3, 22:5 n-3, а также с более высоким содержанием двойных связей, доходящих до 14 (Сидоров и др., 1977). Количество таких кислот

минимально, поэтому рассмотрим лишь наиболее часто встречающиеся формы. В табл. 9—11 представлены, по данным разных авторов, основные ПНЖК\* липидов некоторых пресноводных, морских и наземных животных, растений и продуктов из них.

Как видим, общее количество высокопределных жирных кислот достаточно велико у всех гидробионтов, включая липиды животных и водорослей. У представителей пресноводных оно колеблется в пределах 20—40% от суммы всех жирных кислот (см. табл. 9), у морских — нередко достигает 50% и более (см. табл. 10). Среди наземных обитателей только растения характеризуются высоким содержанием ПНЖК — 30—60% (преимущественно за счет п-6 кислот). Это обеспечивает их жирам низкую точку плавления. В продуктах животного происхождения ПНЖК не превышают 3—11% (см. табл. 11). Постоянно высокая температура тела высших позвоночных создает условия для нормального обмена липидов с большим содержанием насыщенных жиров. Что касается соотношения разных типов полиеновых жирных кислот, то оно резко отличается у морских и пресноводных организмов. У морских при доминировании п-3 кислот отношение п-3/п-6 достигает порой очень больших величин — 10—20 (см. табл. 10). В липидах пресноводных (зоопланктон, гаммариды, одноклеточные водоросли, рыбы) это отношение не превышает 2,0—3,7, а у некоторых представителей даже падает до 0,2, как у хирономид и олигохет (см. табл. 9).

У пресноводных организмов на фоне низкого содержания полиненасыщенных жирных кислот семейства п-3 с 5 и особенно 6 двойными связями отмечается несколько более высокий уровень арахидоновой кислоты. Эта жирная кислота с 20 атомами углерода и 4 двойными связями (семейство п-6) как бы компенсирует многим пресноводным гидробионтам дефицит длинноцепочечных полиеновых кислот типа п-3.

Поскольку в естественных условиях спектр питания рыб разнообразен, очевидно, что совокупность потребленных беспозвоночных и водорослей обеспечивает рыбам необходимый уровень полиненасыщенных жирных кислот разного типа.

Среди ненасыщенных жирных кислот наземных объектов доминирует линолевая кислота, что хорошо видно из результатов анализа жирнокислотного состава некоторых продуктов растительного и животного происхождения (см. табл. 11). Линоленовая присутствует лишь в небольших

\* Содержание ПНЖК указывается в таблицах в % к сумме всех полученных жирных кислот, включая не приведенные здесь насыщенные и мононенасыщенные. В нижней части таблицы даны сумма ПНЖК семейств п-3, п-6 и отношение п-3 к п-6 кислотам.

Таблица 9

Полиненасыщенные жирные кислоты липидов пресноводных организмов, %\*

Жирные кислоты	Истисловые (16 атомов)	Зоопланктон <sup>1</sup> (10 проб из водохранилищ, пруды, озера)	Гаммарусы <sup>2</sup>	Хирономиды <sup>3</sup> , олигохеты <sup>4</sup>	Молоса <sup>5</sup> до-сося из рогов	Пресноводные <sup>6</sup> рыбы (лещ, сомик, сазан)	Хлорелла <sup>7</sup>	Другие водные <sup>8</sup>
18:2 п-6	5,6	5,7	6,4	20,9	6,8	8,8	12,1	6,5
20:4 п-6	3,1	3,1	—	5,0	0,5	2,5	0,9	1,8
18:3 п-3	7,6	7,5	4,2	2,6	7,2	1,8	21,0	3,4
20:5 п-3	9,1	10,4	15,8	0,9	4,0	3,0	1,8	25,8
22:6 п-3	1,1	4,3	2,8	0,6	2,1	4,0	—	1,6
<b>Сумма ПНЖК</b>	<b>26,5</b>	<b>31,0</b>	<b>29,2</b>	<b>30,0</b>	<b>20,6</b>	<b>20,1</b>	<b>35,8</b>	<b>30,1</b>
в т.ч. п-3	17,8	22,2	22,8	4,1	13,3	8,8	22,8	30,8
п-6	8,7	8,8	6,4	25,9	7,3	11,3	13,0	8,3
п-3/п-6	2,0	2,5	3,6	0,2	1,8	0,8	1,7	3,7

\* Здесь и в табл. 10, 11 полиненасыщенные жирные кислоты приводятся в % к сумме всех жирных кислот, включая насыщенные и мононенасыщенные.

<sup>1</sup>1) Svengren et al., 1978

<sup>2</sup>2) Голубицкий, 1986

<sup>3</sup>3) НИО «Масложирпромо», 1993

<sup>4</sup>4) Сержанов, 1982

<sup>5</sup>5) Ахметов, 1976

<sup>6</sup>6) Рязанская, 1976



Содержание каротиноидов у некоторых представителей гидробионтов и наземных растений

Объект	Каротиноиды	Содержание *, мкг	Источник
<b>Зоопланктон</b>			
оз. Дальнее	Астаксантин, лютеин	30-110	Яржомбек, 1970
оз. Тондоловое	Астаксантин, лютеин	352	
оз. Зеленое	Астаксантин	1280	
оз. Боденское	Астаксантин	195,5	Bisak et al., 1989
	Кантаксантин	45,6	
	$\beta$ -каротин	35,0	
Крыль ( <i>Eurhynchia</i> spp., <i>E. pacifica</i> , <i>Megalocoryphus norvegicus</i> )	Астаксантин	22-130	Torrissen et al., 1989
Личинки хирономид Подосковье	Зеаксантин	57,8	Яржомбек, 1970
<i>Rhaphia rhodoluziti</i> (дрожжи)	Астаксантин	30-800	Яржомбек, 1970
Диатомовые	Преимущественно фукоксантин	610 **	Goodwin, 1980
Хлорелла	Лютеин	117 **	Goodwin, 1980
Трава люцерны, клевер, вики	Каротин	42	Сальникова, 1977
Морковь	$\beta$ -каротин	80	Хим. состав, 1987

\* Содержание каротиноидов приводится, как у авторов, в расчете на натуральную влажность объекта.

\*\* Отмечены случаи, когда пересчет на натуральную влажность сделан нами с использованием ориентировочных сведений о содержании влаги в подобных объектах.

У водных беспозвоночных и рыб преобладающим является красный пигмент — астаксантин, реже встречается другой розовый пигмент — кантаксантин. Именно астаксантин придает тканям лососевых характерную яркую окраску. У наземных обитателей этот пигмент почти не встречается. Кантаксантин обнаруживается чаще; например, от него может зависеть оранжевый цвет желтка птичьих яиц, окраска перьев.

Желтые пигменты — лютеин и зеаксантин — распространены как на земле, так и в подводном мире.

Введение в культуральную среду морской хлореллы, дрожжей, личинок эмудсии, рыбьего и пальмового жиров обогащает жирнокислотный состав разводимых колорадок, моин, артемий, личинок хирономид и т. п. (Watanabe, 1979; Habib et al., 1997; Rainuzzo et al., 1997; Sheikh-Eldin et al., 1997).

Соотношение жирных кислот липидов животных определяется видовыми особенностями, условиями обитания, характером питания. Последнее имеет принципиальное значение для искусственного кормления рыб. К сожалению, в силу различных причин в составе отечественных рыбных кормов часто резко пониженное содержание п-б кислот, что не свойственно рыбам и приводит к дисбалансу липидов у разводимых объектов. В природе они потребляют большое количество кислот типа п-3, и именно семейство линоленовой кислоты преобладает обычно в жирах рыб, выловленных из естественных водоемов. Этим актуальным проблемам полноценного кормления рыб будет уделено особое внимание (см. гл. 3).

### 1.3.5. Каротиноиды

Естественная пища рыб богата каротиноидами (табл. 12). Каротиноиды — это жирорастворимые пигменты, повсеместно распространенные в живой природе. Им принадлежат важнейшие функции в биологии: они принимают активное участие в фотосинтезе растений, являются предшественниками витамина А у животных, играют важную роль в антиоксидантной системе, сдерживая, наряду с другими биоантиоксидантами, развитие перекисного окисления липидов. Общеизвестна роль каротиноидов в разноокраске многих животных (рыбы, птицы, насекомые) и растений, в том числе в дифференцированной окраске представителей разных полов, и брачных нарядах, в яркой привлекающей пигментации цветов и плодов.

В природе существует большое разнообразие каротиноидов — свыше 600 видов. По своему строению они представляют собой длинные углеводородные цепочки с многочисленными двойными связями и в большинстве случаев с гексановыми кольцами на концах. Каротиноиды делятся на две большие группы: каротины, состоящие только из углерода и водорода, и ксантофиллы, содержащие в своем составе кислород (Бриттон, 1986).

Как каротины, так и ксантофиллы присутствуют повсеместно, но у наземных растений и животных и основном преобладают  $\beta$ -каротины, в то время как у водорослей, водных беспозвоночных и рыб доминируют ксантофиллы. Для водорослей наиболее характерными являются фукоксантин (основной пигмент диатомовых, водистых и бурых), диодиноксантин, виолаксантин и др. (Goodwin, 1980). Что же касается  $\beta$ -каротина, то он найден практически у всех водорослей, но в небольших количествах.

Каротиноиды синтезируются только растительными организмами и к животным постунают исключительно по трофическим путям. Не образуясь заново, но попадая с пищей, они могут трансформироваться в организме животных из одной формы в другую.

В водной среде основную массу каротиноидных структур синтезируют одноклеточные водоросли. Вместе с тем характерный для водных животных астаксантин у микроводорослей встречается крайне редко. Он обнаруживается лишь у отдельных видов (Boussiba et al., 1992). Имеются единичные случаи присутствия астаксантина в значительном количестве и у дрожжей, например, у *Phaffia rhodozyma* (см. табл. 12).

Подавляющее же большинство микро- и макроорганизмов растительного происхождения не содержит данный пигмент. При этом установлено, что многие рыбы, в том числе лососевые, не обладают способностью трансформировать полученные с пищей каротиноиды ( $\beta$ -каротин, лютеин, зеаксантин, кантаксантин и др.) в астаксантин. Они потребляют его в большом количестве с живым кормом. Основная метаболическая работа в водоемах по трансформации каротинов и ксантофилов фитопланктона в астаксантин происходит в организме беспозвоночных, особенно ракообразных (Castillo et al., 1981). Именно ракообразные, в том числе пресноводный и морской зоопланктон, бентос — рачки, гаммарусы, креветки и др. — являются главным обильным источником астаксантина для большинства рыб. Лишь у некоторых видов карповых (каarp, карась) обнаружена способность модифицировать  $\beta$ -каротин и лютеин в астаксантин (Goodwin, 1984), что связано, по всей вероятности, с тем, что в их пище часто присутствуют фрагменты водорослей, макрофитов, детрита, содержащих  $\beta$ -каротин и желтые ксантофиллы (Остроумова, 1998).

Все эти моменты очень важны при организации физиологически полноценного кормления рыб в рыбоводстве. К сожалению, в состав отечественных кормов, в том числе для форели, астаксантина не входит, что наносит ущерб здоровью молоди, снижает качество производителей, а также ухудшает вид товарной продукции — бледная окраска покровов, мышья, икры. О том, как решаются эти проблемы в современной аквакультуре, пойдет речь в главе 5.

### 1.3.6. Минеральные вещества

В отличие от наземных животных рыбы так же, как и другие гидробионты, получают макро- и микроэлементы не только с пищей, но и непосредственно из воды, главным образом через жабры. В наибольшей мере вода является источником минеральных веществ для морских рыб,

но и в организмах пресноводных постунают из воды Ca, Mg, Na, K, Fe, Zn, Cu, Se, если они там присутствуют (Covey, 1992). Фосфор содержится в морских водах в минимальных количествах, и пресноводные водоемы обычно тоже бедны этим элементом. Несмотря на очень большие колебания концентрации минеральных веществ в природных водоемах, содержание фосфора как в море, так и в пресных водоемах на несколько порядков ниже, чем кальция (табл. 13). Столь большие различия в содержании этих элементов в природных водах обусловили и разные пути поступления этих ведущих элементов минерального обмена в организм гидробионтов. Доминирующий путь проникновения кальция в организм рыб — из воды, в то время как фосфора — из пищи.

Наибольшее количество кальция и фосфора содержится в организме позвоночных животных, о чем косвенно можно судить по уровню этих элементов в рыбной и мясо-костной муке (табл. 14). Подавляющая часть их входит в состав скелета, 98–99% кальция и 80–85% фосфора взрослых животных находится в костной ткани в виде прочных нерастворимых в нейтральной среде соединений — гидроксиапатитов.

У гидробионтов, являющихся пищей рыб, содержание кальция колеблется в очень широких пределах — от 1 до 100 мкг сухого вещества и более (см. табл. 14). Это связано с наличием или отсутствием внешнего скелета панциря, раковины. В их состав в том или ином количестве входят карбонаты кальция. У моллюсков они составляют 99% раковины (Процсер, Браун, 1967). У многих ракообразных органическое вещество панциря — хитин (слюкозамин) — пропитано соединениями кальция, что увеличивает его прочность. Растворенный в воде Са является для беспозвоночных, так же как и для рыб, основным источником элемента. Его

Таблица 13

Усредненное содержание кальция и фосфора в природных водах, мг/л\*

Воды	Кальций	Фосфор
<b>Морские</b> (внутриконтинентальные моря)	150–2550	0,001–0,07
<b>Пресные</b> (пруды, озера, реки)		
Слабая концентрация	4–10	0,0–0,02
Средняя (наиболее массовая)	30–80	0,05–0,2
<b>Высокая</b>	250–600	0,4–2,0

\*Использованы данные из работы В. Д. Романенко и др., 1982а.

Таблица 14

## Минеральный состав преслованных гидробитов в некоторых кормовых продуктах

Объекты	100г сухого вещества							100г сырого вещества					Источники
	Зола	Ca	P	Mg	Na	K	Fe	Cu	Zn	Mn			
Землякост (Сибирь-21%) Сурьиде-75%)		21,7	—	1,8			—	30	480	1280		Арденин, 198	
Варшавский	167,5	96,0	14,8			—	954,5					Машкина, 1971	
Самарский	280,5	106,3	12,1		1,0	1,2	1496	71	40			НИО Масловар пром, 1993	
Харьковский	52,4	2,6	8,3	—	5,4	8,0	804,3	32	124	—		Машкина, 1971, НИО Масловар пром, 1993	
Ленинградский, смун- дид, строк	66,9	10,0	18,7	—	3,0	3,1	414,6	8,8	52	—		Машкина, 1971, НИО Масловар пром, 1993	
Степной лесост	133,4	34,2	22,8	—	—	—	144,4	—	—	—		Машкина, 1971	
Хорезмский	—	1,3	13,3	5,6	12,3	18,8	852,2	16,3	47,7	192,7		1-рибаша, 1986	
Интермедиальная масса (поларальные биострой)	—	1,4	18,4	3,6	1,7	5,8	1500	30	86	45,0		Трубилов, 1981	
Дрожжи кормовые	96,0	3,8	14,9	1,3	0,1	18,8	43,0	11,9	84	28,0		Клейменов и др 1987	
Рыбная мука	274,0	74,0	40,2	5,0	12,3	18,4	125	16,9	118,3	26,3		Клейменов и др 1987	
Мясо-костная мука	298,0	143,0	74,0	1,8	7,3	14,0	50	1,5	85,0	12,3		Клейменов и др 1987	

38

Продолжение табл. 14

Объекты	100г сухого вещества							100г сырого вещества					Источники
	Зола	Ca	P	Mg	Na	K	Fe	Cu	Zn	Mn			
Травяная мука	89,0	12,7	2,7	3,0	1,3	16,2	288,7	4,5	30,1	39,4		Клейменов и др. 1987	
Зерно злаковых (пшеница, явс, ячмень)	30,0	1,2	3,8	1,4	0,5	4,6	36,7	5,7	22,7	51,4		Клейменов и др. 1987	
Кормовые сушеные (кар- тофель, морковь, свекла)	11,7	2,6	2,3	2,5	5,2	23,0	102,8	10,1	18,6	44,3		Клейменов и др. 1987	

39

концентрация в воде служит ограничивающим фактором для расселения некоторых видов животных. Например, бокоплавки во время линьки теряют 3/4 содержащегося в них кальция, а для восстановления панциря необходим определенный уровень его в воде. Подобные бесзвонковые очень чувствительны к содержанию Са в воде и избегают водоемов с его дефицитом (Ромашенко и др., 1982а). Именно растворенный Са в определенной концентрации является основным источником для восполнения его потерь во время линьки.

Соотношение Са и Р у гидробионтов очень разное и зависит от наличия внешнего скелета. У организмов, имеющих панцирь или раковину, количество Са резко превышает содержание фосфора; у остальных, напротив, содержание фосфора значительно больше, чем кальция. В теле бесзвонковых, микроорганизмов, одноклеточных водорослей он находится преимущественно в составе органических соединений (нуклеиновые кислоты, фосфолипиды, макроэрги и др.) и легко усваивается рыбой. По данным И. А. Шехановой (1959), годовики карпа утилизируют 85% фосфора потребленных кормовых объектов (Cladocera, Copepoda, хирономиды). Как уже сообщалось, водные бесзвонковые и микроорганизмы содержат много нуклеиновых кислот. Подсчитано, что у дафний и Eudiaptomus наибольшая часть всего фосфора сосредоточена именно в нуклеиновых кислотах. На долю панциря дафний остается лишь 14% (Tobias, 1998).

Гидробионты значительно богаче фосфором, чем наземные растения. По данным ряда авторов (см. табл. 14), в планктонных и бентосных формах, в дрожжах, бактериях, одноклеточных водорослях содержание фосфора колеблется в пределах 8—19 г/кг сухого вещества. Сходные цифры получены и И. А. Шехановой (1959), которая обнаружила присутствие фосфора у дафний, пиллонов, олигохет и хирономид в количестве 1,4—2,3 г/кг сырого вещества, что в пересчете на сухое вещество составляет примерно 11—13 г/кг. Вместе с тем в сухом веществе наземных растений (трава, зерно, корнеплоды) содержание этого элемента не превышает 2—4 г/кг, причем в зерне (семенах) фосфора несколько больше, чем в траве, но основная его масса входит в состав фитатов — солей фитиновой кислоты, из которых он плохо усваивается некоторыми животными, в том числе птицами (Георгиевский и др., 1979) и рыбами (Коуи и Сарджент, 1983). В отличие от этого в траве фосфор представлен главным образом растворимой легкоусвояемой фракцией.

Морские организмы отличаются от пресноводных более высоким содержанием некоторых микроэлементов, особенно натрия и хлора (Химический состав..., 1987), в граммах на 1 кг сырого вещества:

	Натрий	Хлор
Мясо кальмара, креветки	1,1	
Мясо морских рыб (судак, скумбрия, треска, хек, мойва, минтай)	1,0—1,3	1,4—1,6
Мясо пресноводных рыб (карап, судак, сом, щука)	0,35—0,55	0,50—0,60

Содержание микроэлементов у разных групп организмов зависит от видовой специфики обмена веществ, физиологического состояния, геохимической зоны обитания, антропогенного загрязнения среды и других факторов. В связи с этим уровень микроэлементов варьирует в значительных пределах. Гидробионты в основном характеризуются более высоким содержанием микроэлементов по сравнению с наземной растительностью (см. табл. 14). Для морских организмов характерно высокое содержание ряда элементов, например, таких, как йод. И. В. Кизветтер (1973) приводит следующие величины содержания йода у морских животных и растений (мг/кг сухого вещества):

морской зоопланктон	—	30—42
морской фитопланктон	—	180—275
морские растения	—	1600—8000
мясо костистых рыб		
морских	—	3,2—29,0
пресноводных	—	0,1—3,7

Для сравнения — в наземной траве, зерне, корнеплодах йод содержится в количестве, не превышающем 1 мг/кг сухого вещества, и его уровень колеблется в пределах 0,06—0,4 мг/кг.

Значительные различия в содержании фтора обнаружены у морских рыб по сравнению с пресноводными. В мясе скумбрии, трески, хека, мойвы, минтая этот элемент составлял 4,3—14,0 мг/кг (по сырому веществу), в то время как в мясе карпа, судака, сома, щуки его количество не превышало 0,25—0,30 мг/кг (Химический состав..., 1987).

\*\*\*

В заключение кратко перечислим основные особенности биохимического состава природной пищи рыб, которые обусловлены обитанием в водной среде. В отличие от большинства наземных позвоночных, приспособленных к усвоению низкобелковой растительной пищи, подавляющее большинство рыб питается легкоусвояемыми высокобелковыми кор-

мами — животными организмами, микроорганизмами, которыми и обитает водная среда.

Белки гидробионтов диспергированы и содержат большое количество водорастворимых фракций. Из-за высокой скорости роста и размножения мелкие гидробионты отличаются значительной концентрацией нуклеиновых кислот.

Жиры водных организмов характеризуются высокой степенью насыщенности, благодаря чему обеспечивается нормальная проницаемость клеточных мембран в условиях относительно низких температур.

Для водных беспозвоночных, особенно ракообразных, и многих видов рыб характерен каротиноид астаксантин, который почти не встречается у обитателей суши. Астаксантин отличается сильнейшими антиоксидантными свойствами, что позволяет стабилизировать полиненасыщенные жирные кислоты, которыми богаты гидробионты.

Благодаря водной среде обитания многие макро- и микроэлементы поступают в организм рыб не только с пищей, но и из воды. Это особенно характерно для кальция, который содержится в водоемах часто в больших количествах, достаточных для полного удовлетворения рыб в этом элементе. Исключение составляют некоторые водоемы Севера и Северо-Запада (Ленинградская обл., Карелия, Кольский п-ов), в которых концентрация кальция часто не превышает 5—10 мг/л.

Другой важнейший элемент — фосфор — находится в воде в минимальных количествах и поступает в основном с пищей. При этом водные беспозвоночные отличаются высоким содержанием фосфора.

Все эти особенности должны учитываться при разработке полноценного кормления рыб.

## Белковое питание рыб

Значение белка как основного незаменимого фактора питания животных общеизвестно. Являясь структурной основой биомассы животного организма, белки обеспечивают рост и обновление тканей. Они играют первостепенную роль и в функционировании живой материи, катализируя и регулируя физиологические процессы. Все ферменты и ряд гормонов, например, инсулин, имеют белковую природу. Велика роль белков в транспорте кислорода (гемоглобин), питательных веществ (белки сыворотки крови). Входя в иммунную систему организма (антитела), белки выполняют защитную функцию. С помощью белков и нуклеиновых кислот реализуется генетическая информация.

Полноценность белка для синтетических процессов определяется составом аминокислот. Наряду с жирами и углеводами белки могут служить источником энергии в организме.

### 2.1. Потребности в белке

Потребность в полноценном белке пищи различна у разных представителей животного мира и зависит от особенностей их обмена веществ, экологии и физиологии. Рыбы отличаются высокой потребностью в белке, которая существенно превышает таковую у высших позвоночных. Впервые эта особенность питания рыб была замечена при составлении кормовых рационов в условиях искусственного разведения рыб.

В ранних работах ошибочно назывались сравнительно низкие цифры потребностей лососевых в белке — 14%. Такой уровень поддерживался в пастообразных кормах, т. е. в кормах, содержащих большое количество воды. В пересчете на сухое вещество белок составляет в них около 25% от всей массы корма. В более поздних работах и пастообразные корма лососевым рыбам рекомендовалось вводить до 28% белка, что по сухому веществу составляло уже более 50% (Phillips, Brockway, 1956). В дальнейшем,

при появлении сухих гранулированных кормов, многие исследователи подтвердили необходимость высокого уровня белка в рационах форели и лосося разного возраста — 40—60% (Halver et al., 1964; Mann, 1968; Hashimoto, Okaiti, 1968; Phillips, 1970; Остроумова, 1971, 1974, 1977а; Cowey, 1975; Каниэль, Гамыгин, 1975а, 1977 и др.), что сначала связывали с хищническим питанием лососевых рыб. Но затем выяснилось, что и такая мирная рыба, как карп, также требует для оптимального роста высокого уровня белка в корме — 40—50% для сетотеток и 30—40% — для годовиков карпа (Hashimoto, Okaiti, 1968; Steffens, 1969; Meske, 1973; Остроумова, Тимошина, 1975; Остроумова, 1976а; Pfeffer et al., 1977; Желтов, Фелюренко, 1978; Sen et al., 1978; Скларов и др., 1981а).

Сходные цифры потребности в белке указывались для лосося, чавычи, кумжи, радужной и ручьевой форели, угря, сиговых, карпа, сазана, буффало, амура, толстолобика, канального сомика, леща и других рыб. При этом оптимальное содержание белка для молоди было выше, чем для старших возрастных групп рыб.

Стало очевидным, что потребность в высокобелковой пище свойственна не только данным объектам рыбоводства, но является характерной чертой и для большинства видов рыб.

Уровень белка в составе корма рыб, необходимый для их оптимального роста и развития, в 2—3 раза превышает процент его в рационах сельскохозяйственных животных (таб. 15). Так, согласно сельскохозяйственной литературе, в кормах крупного рогатого скота, свиней, овец, кур, уток полноценный белок должен составлять 10—17%, а в пище для раннего телятняка в среднем 16—22%. Потребность в протеине у пушных зверей

(Афанасьев, Перельдик, 1966) в первые недели жизни составляет около 22, в дальнейшем — 16%.

Потребность рыб в высокобелковой пище сложилась исторически и связана с их питанием в природе преимущественно животными организмами. Всякие попытки кормить рыб дешевыми растительными рационами, предназначенными для сельскохозяйственных животных, терпели и теряют неудачу. Применение таких кормов в рыбоводстве не позволяет выявить истинные возможности индустриальных методов разведения рыб, резко снижает рост, истощает иммунную систему, увеличивает затраты кормов на единицу прироста, загрязняет воду непереваренными остатками, а в целом наубо отражается на экономической эффективности работы рыбоводных хозяйств.

### 2.1.1. Адаптированность к высокобелковой пище

Поскольку рост рыб зависит прежде всего от удовлетворения потребности в белке, мы подробнее остановимся на этой важнейшей стороне питания, обратив особое внимание на морфофизиологическую и биохимическую приспособленность рыб к высокобелковому корму. Об адаптивности к легкоусвояемой животной пище свидетельствуют их биологические, морфофизиологические и биохимические особенности, в том числе:

1. Высокая скорость роста, требующая обеспечения достаточным количеством белка.
2. Короткий пищеварительный тракт, приспособленный для утилизации легкоусвояемой белковой пищи.
3. Отсутствие проблемы выведения конечных продуктов азотистого обмена, которые благодаря водной среде обитания удаляются преимущественно через жабры.
4. Высокая доля участия белка в энергетическом обмене.

Остановимся подробнее на этих особенностях.

Заметим попутно, что этот материал уже освещался нами в печати (Остроумова, 1983а), но здесь мы почитали уместным вернуться к нему, добавив новые данные.

#### Высокая скорость роста

Рыбы переходят на внешнее питание при очень малых размерах и должны расти чрезвычайно интенсивно, чтобы в сравнительно короткий период достичь дефинитивной массы. Суточный прирост личинок форели

Таблица 15

Потребности в белке у рыб и сельскохозяйственных животных  
(% к сухому веществу корма)

Возраст, масса	Рыбы		Возраст	Животные						
	Карп	Форель		Коровы	Свиньи	Куры, утки	Пушные звери			
Личинки и ранняя молодь 1 мг — 1 г	50—55	55—60	Молодняк	16	17	17—22	17	21	22	
Сетотетки, 1—40 г	40—45	45—50		Взрослые особи	10	13	11—15	14	17	12—17
Годовики и двухлетки, 40—100 г	35—36	42—45	Сычужь 100 г		30	35—40				

ли, например, в первые дни достигает 15–20% к массе тела, а карповых — 80–100% и выше. Это подтверждает общепризнанную закономерность: более высокой темп роста мелких и молодых организмов по сравнению с животными больших размеров и старших возрастов (Винберг, 1956; Заика, 1972 и др.). Многие рыбы отличаются продолжительным периодом интенсивного роста, который с возрастом постепенно снижается. Нам прежде всего интересует проблема обеспечения питательными веществами рыб, обладающих потенциальными возможностями активного биологического роста.

Если у млекопитающих стадии высокой скорости роста проходят в материнском организме на «полном обеспечении», то ранняя молодь рыб после резорбции желтка вынуждена добывать необходимое количество пластического и энергетического материала только за счет внешнего питания. Известно, что период начала экстенсивного питания является наиболее уязвимым в жизни рыб и смертность личинок происходит в основном от недостатка соответствующей пищи (Шатуловский, 1979 и др.).

В табл. 16 приведено сравнение кратности увеличения массы тела разных животных, включая рыб, после рождения и после перехода полностью на внешнее питание. Данные по наземным животным взяты из сельскохозяйственной литературы. Как видим, разница огромна. Чтобы достичь размеров взрослых животных, жеребят и телятм после молочного периода остается увеличить свои размеры за счет внешней пищи лишь в 5–6 раз, цыплятам — в 30–40 раз, а личинкам рыб в сопоставимые сроки после резорбции желтка — в 5 тыс. (форель) — в 1,5 млн. раз (кари). Очевидно, что такое стремительное нарастание биомассы возможно лишь при наличии легкоусвояемой белковой пищи.

Как известно, рост животного, в том числе и рыб, является прежде всего белковым (Карвинкин, 1952; Шудман, 1972). Особенно интенсивным темпом роста обладает молодь на ранних этапах развития. За 1–2 месяца личинки многих рыб увеличивают свою массу в 1000 раз (с нескольких миллиграммов до нескольких граммов). Именно в этом возрасте основным питанием всех видов рыб является мелкий зоопланктон, состоящий на 60–70% (по сухому веществу) из белка, а также содержащий диспергированные продукты его гидролиза (см. главу 1).

По мере увеличения размеров темп роста рыб быстро снижается и уже в конце первого и на второй год часто составляет у многих рыб 1–2% в сутки (Карвинкин, 1952; Винберг, 1956). Но и эта сравнительно невысокая скорость роста рыб, растущих в течение всей жизни, а особенно до половой зрелости и наступления фазы старения (Шатуловский, 1980), по

Таблица 16

Кратность увеличения массы животного в постэмбриональный период \*

Вид животного	Масса при рождении, выхлещ, г	Масса ** при переходе полностью на внешнее питание, кг	Масса в раслово животного, кг	Продолжительность роста от рождения до раслово, год	Кратность увеличения массы до раслово животного, раз с момента рождения	Кратность увеличения массы до момента перехода полностью на внешнее питание
Лошадь	50	90	500	5	10,0	5,6
Крупный рогатый скот	35	100	500	4,5	14,3	5,0
Овца	4	25	55	2	13,7	2,2
Свинья	1,2	9	250	3	208,3	27,8
Курица	0,06	0,7	3	0,8	50,0	4,3
Норка	0,012	0,5	0,8	0,5	66,6	1,6
Лисица	0,10	1,6	5,0	0,6	50,0	3,1
Курица	0,065	0,065	2,0	1,0	30,8	30,8
Форель радужная	$9 \times 10^{-4}$	$2 \times 10^{-4}$	1	3***	11100	5000
Сиг (чир)	$6 \times 10^{-4}$	$9 \times 10^{-4}$	3	3	$5 \times 10^4$	$3,3 \times 10^4$
Кари	$1 \times 10^{-4}$	$2 \times 10^{-4}$	3	3	$3 \times 10^4$	$1,5 \times 10^4$

\* Приведены приблизительные массы женских особей.

\*\* Для млекопитающих — после окончания молочного периода, для рыб — после резорбции желтка.

\*\*\* Для рыб указывается в зависимости от температуры воды.

много раз превышает быстро затухающий с возрастом рост вышних натежных животных. Поэтому и рыбы старших возрастов нуждаются в доступном высокобелковом корме, особенно быстрорастущие крупные виды, к которым относятся и объекты разведения.

Таким образом, интенсивный рост рыб в условиях сравнительно низкой температуры среды обитания обеспечивает высокобелковая пища, которая в концентрированном виде содержит все необходимое для роста и не требует больших затрат жизненных ресурсов на обработку и переваривание.

#### *Размеры пищеварительного тракта рыб в связи с условиями питания*

Большинство рыб обладает чрезвычайно коротким пищеварительным трактом. Так, относительная длина кишечника большинства рыб-хищников, зоопланктофагов, бентофагов, так называемых всеядных рыб, обычно превышает длину тела не более чем в два раза, равна длине тела или меньше ее. Лишь у растительноядных относительная длина кишечника составляет в среднем 4—10.

Наземные животные характеризуются значительно более высокими относительными размерами кишечника, достигающими 30 у травоядных, 8—10 у всеядных и около 4 даже у хищных пушных зверей (Слоним, 1962; Афанасьев, Перельдик, 1966).

Короткий пищеварительный тракт рыб адаптирован к утилизации легкоперевариваемой животной пищи и не приспособлен к переработке трудноперевариваемой растительной. На обширном экспериментальном материале М. А. Щербина (1973) показала, что даже карпы усваивают растительные кормовые компоненты значительно менее эффективно, чем сельскохозяйственные животные, несмотря на то что в естественном рационе этих рыб часто встречаются остатки растений, детрит, ил.

Длина кишечника рыб изменяется в зависимости от возраста, характера пищи, температуры воды. Особенно четко связь размеров кишечника с характером пищи проявляется в онтогенезе. После выклева у молоди всех видов кишечника представляет собой прямую трубку, которая значительно короче тела. Это соответствует потребляемому мелкому зоопланктону, содержащему большое количество растворимого диспергированного белка. В дальнейшем с переходом на другую пищу рост кишечника опережает линейный рост рыб. Более сильно это выражено у растительноядных (Веригина, Жолдосова, 1982).

Так, у молоди белого амура в возрасте 15 дней (длина молоди 16,3 мм) размер кишечника по отношению к телу составил 0,7, в возрасте 48 дней (длина рыбы 42,2 мм) — 1, а в возрасте 210 дней длина кишечника уже заметно превышала длину тела и составляла 1,5—1,8 (Stroband, 1977).

Изменение характера пищи и условий питания способствует тому, что уже через 1,5—2 месяца длина кишечника рыб (на примере карпа, форели) под влиянием животной пищи достоверно укорачивается, а под влиянием растительной увеличивается (Поляков, 1966; Остроумова, 1983а). Переход с влажного пастообразного корма на сухой гранулированный приводит к удлинению желудочно-кишечного тракта форели во всех его отделах, причем на гранулах с преобладанием растительных компонентов относительная длина его повысилась на 25, а с преобладанием животных — на 12—19%. В целом колебания длины пищеварительного тракта форели не выходили за пределы 0,7—1,0 по отношению к длине тела.

Отмечалась также обратная зависимость изменения длины кишечника от температуры воды. При снижении температуры с 29—30 до 10—13° относительная длина кишечника карпа увеличивалась на 19—20%; на кормах с преобладанием животных компонентов она менялась у карпа от 1,98 (температура 29—30°) до 2,35 (10—13°), а с преобладанием растительных компонентов — соответственно с 2,29 до 2,74.

По-видимому, уменьшение и увеличение размеров кишечника по отношению к длине тела рыб отражают изменение скорости его роста по отношению к линейному росту тела. Сухие корма создают большую функциональную нагрузку на пищеварительный тракт, вызывают обильное выделение пищеварительных соков, слизи; растительная пища в связи с обилием клетчатки трудно переваривается и также повышает работу пищеварительного тракта, что вызывает увеличение его относительной длины. При возрастании температуры воды в пределах оптимальной рост рыб опережает рост кишечника и относительная длина его снижается. Сама по себе высокая температура повышает эффективность усвоения пищи, равно как и эффективность других физиологических и синтетических процессов, и прирост биомассы на единицу длины кишечника возрастает.

Таким образом, факторы, усиливающие прирост рыб (более полноценная по составу и доступная по консистенции пища, высокая в пределах оптимума температура), ведут к снижению относительной длины кишечника, и, наоборот, факторы, снижающие эффективность роста (трудноперевариваемая пища, низкая температура), вызывают увеличение размеров желудочно-кишечного тракта по отношению к длине тела. Характерно, что коэффициент упитанности рыб коррелировал, как правило, с длиной



кишечника в любых условиях, т. е. большей упитанностью отличались те особи, которые имели более длинный кишечник. Отмеченные колебания признаков отражают лишь небольшую часть активных приспособительных акций, которые повсеместно присущи живым организмам при изменении условий питания.

Высокая морфофизиологическая пластичность пищеварительного тракта (в сочетании с известными адаптациями пищеварительных ферментов к характеру и составу пищи) позволяет варьировать рецептуру корма и условия питания разводимых рыб и отбирать наиболее экономичные варианты без ущерба для роста и развития. Но в то же время необходимо учитывать, что приспособительные изменения размера пищеварительного канала обычно не превышают 20—25% его длины и поэтому не могут существенно повлиять на усвоение труднопереваримого корма. Очевидно, что короткий желудочно-кишечный тракт, несмотря на присутствие у многих видов рыб приспособлений к увеличению его поверхности (пилорические придатки, спиральный клапан), отражает исторически сложившуюся адаптированность большинства видов рыб к легкоусвояемой, содержащей большое количество белка пище.

#### *Особенности выведения конечных продуктов азотистого обмена у рыб*

Потребление высокобелковой пищи предполагает и наличие механизмов постоянного выведения повышенного количества продуктов азотистого обмена. Экспериментально установлено, что выделение азота у рыб возрастает пропорционально уровню белка в корме (Kaushik, 1980; Shimeno et al., 1981; Chakraborty, Chakraborty, 1998).

Важной физиологической особенностью рыб с точки зрения высокобелкового питания является удобная форма выведения конечных продуктов азотистого обмена благодаря специфическим условиям водной среды обитания. Пресноводные и многие морские рыбы относятся к аммонотелическим животным. В отличие от наземных позвоночных, у которых обезвреживание аммиака идет в основном путем синтеза мочевины, мочевой кислоты и выведения их с мочой через почки, у рыб легко растворимые в воде азотистые продукты — аммиак (в виде иона аммония) и мочевины — удаляются преимущественно внепочечным путем. Практически почти весь аммоний у рыб — 90% и более — выводится через жабры (Smith, 1929; Vellas, Serfaty, 1974).

Таким образом, именно водная среда обитания не только обеспечивает рыб легкоусвояемой высокобелковой пищей, но и создает возможность постоянного удаления конечных продуктов метаболизма белка внепочечным путем. Следовательно, рыбы практически не встречаются с проблемой избытка азотистых метаболитов в организме и перегрузки печени и почек работой по обезвреживанию аммиака и его удалению.

#### *Использование белка в энергетическом обмене*

Питаясь преимущественно животной пищей, рыбы потребляют значительно больше белка, чем требуется для синтеза и обновления белков организма. Поэтому в метаболизме рыб белок пищи играет существенную роль не только как основное пластическое вещество, необходимое для роста, но и принимает активное участие в энергетическом обмене. В этом случае при окислении аминокислот белка от них отщепляются аминокетильные группы и количество выделяемых из организма азотистых продуктов увеличивается. Но, как было показано выше, рыбы не испытывают проблемы с удалением азота, так как почти весь он выводится через жабры.

Важная роль белка в энергетическом обмене у низших животных — у беспозвоночных и рыб — установлена многими исследователями (Сорвачев, 1959; Муравская, 1967, 1972; Вержбинская, Савина, 1969; Шульман, 1972, 1978; Creach, 1976; Waarde, 1983 и др.). При этом отмечено, что удельный вес белка в энергетическом обмене рыб ниже, чем у многих беспозвоночных, но гораздо выше, чем у высших позвоночных.

Роль белка в энергетическом обмене в зависимости от подвижности рыб изучена Г.Е. Шульманом с сотрудниками на морских рыбах. Показано, что у малоподвижных рыб доля белка в энергетическом обмене повышается (до 70% у скорпены) по сравнению с более подвижными (30—44% у ставриды), у которых основным источником энергии являются жиры (Шульман, 1972, 1978). В покое у сариды, кефали, ставриды за счет белка обеспечивалось 30—44% энергии, а при активном движении — только 20—28%. Использование белка в качестве источника энергии увеличивалось при низкой температуре воды.

Большую роль играют белки в качестве источников энергии и при голодании рыб — физиологическом и вынужденном. Показано, что при длительном голодании рыб в зимний и летний периоды энергетические расходы во многом покрываются за счет белка (Creach et al., 1971; Щербина и др., 1973; Муравская, 1976).

Использование белка для покрытия энергетических расходов определяется его постоянно высоким уровнем в естественной пище рыб по сравнению с уровнем специфических источников энергии жиров и углеводов. В табл. 17 представлено расчет энергетической ценности (калорийности) белка, жиров и углеводов естественных кормов рыб. Для сравнения приведены усредненные данные для наземной растительности. При расчете использованы соотношения питательных веществ в кормах (см. табл. 1), которые здесь даны усредненно по группам организмов.

Как видно, в основной природной пище рыб больше половины всей энергии составляет энергия белка (свыше 60%). В отличие от этого у сельскохозяйственных животных большая часть энергии растительной пищи представлена углеводами (70%) и лишь 20% — энергией белка.

До сих пор времени нет четкого представления о возможности равноценной замены белка, используемого в организме рыб для энергетических нужд, на другие источники энергии, хотя работа в этом направлении ведется давно и будет рассмотрена нами в главе 3. В 80-е гг. было показано (Pfeifer, 1982), что при промышленном выращивании форели более половины аюга корма выводится в воду в виде аммония, что свидетельствует о покрывании энергетических потребностей форели в значительной степени за счет белка пищи.

## 2.1.2. Расход белка и энергии корма на прирост биомассы рыб и сельскохозяйственных животных

Питательные вещества являясь необходимыми пойкилотермным (холоднокровным) животным, в том числе рыбам, для обеспечения роста, обновления тканей и осуществления физиологических процессов, связанных с жизнедеятельностью. Гомойотермные (теплокровные) позвоночные помимо этого производят затраты энергии на выработку тепла для поддержания постоянной температуры тела. Эти затраты составляют более трети всей энергии, поступающей с пищей. Мы постараемся рассчитать, какое количество белка и энергии (в абсолютном значении) тратят рыбы и сельскохозяйственные животные на единицу прироста массы (на 1 кг прироста).

Расчеты по сельскохозяйственным животным сделаны на основании сведений, приведенных в работах М. Бейера и др. (1974), В. А. Афанасьева и Н. Ш. Перельдика (1966), по рыбам — усредненные материалы многочисленных опытов ГосНИОРХ, проведенных с сетотетками карпа в садках на теплых водах ( $t 25-30^{\circ}\text{C}$ ) и с двухлетками форели ( $t 12-14^{\circ}$ ), в том числе в последние годы (Остроумова и др., 1998). Рыба находилась в оптимальных для роста условиях и получала полноценные корма разного состава строго по нормам, обеспечивающим сравнительно низкие кормовые затраты. Нормативные данные использованы и для сельскохозяйственных животных. Сведения приводятся для молодых организмов, обладающих близкой удельной скоростью роста  $1,5-3,0\%$  к массе тела в день. Чтобы сравнить расход белка и энергии на прирост у одинаково растущих животных и рыб, пришлось рассматривать ранние этапы жизни сельскохозяйственных особей (в случае млекопитающих — после молочного периода) и более поздние у рыб (неполовозрелые возрастные группы). Только в этом случае их суточные приросты были сходными.

Обращает на себя внимание (табл. 18) сопоставимость величин переваримого белка, необходимого для прироста 1 кг живой массы, у разных животных — в среднем 550—650 г; то же отмечается и для основной лимитирующей в кормах «ростовой» аминокислоты лизина (30—40 г на 1 кг прироста). Последнее свидетельствует о полноценности протеина в применяемых кормах.

Сравнимость этих величин у таких разных по экологии и физиологии животных позволяет говорить о существовании общевойсконой биологической закономерности, согласно которой молодым позвоночным животным (как пойкилотермным, так и гомойотермным) в периоды, совпадающие по ско-

Таблица 17

### Энергетическая ценность питательных веществ естественной пищи рыб\*

Пища	В % общей энергии пищи			Общая энергия 100 г сухого вещества пищи	
	Энергия белка	Энергия жиров	Энергия углеводов	кал	кДж
Зоопланктон	66,9	21,4	11,7	378,9	1587,6
Зообентос	65,9	23,4	10,7	347,4	1455,6
Рыбы	60,2	38,6	1,2	426,2	1785,8
Микроводоросли	60,3	23,6	16,1	342,5	1435,1
Водные наземные растения	23,5	8,8	67,7	227,6	953,6
Детрит	43,7	22,1	34,2	188,5	789,8
Наземная растительность (для сравнения)	19,3	10,0	70,7	274,4	1149,7

\* Расчет энергетической ценности сделан на основании табл. 1.

Количество белка и энергии корма, необходимое для прироста 1 кг живой массы у разных животных

Вид животного	Средняя масса тела, кг	Прирост в сутки, %	Перевариваемый протеин, г	Лейцин, г	Объемная энергия		Загрязн. корма, в % по сухому веществу
					ккал	кДж	
Молочные свиньи отъемыши	25 кг	1,8	454	26,6	7560	31676	3,1
Молочные свиньи	40 кг	1,3	503	30,0	8945	37480	3,7
Цыплята легкого порода до 10 недель	396 г	2,6	579	34,9	8064	33788	3,6
Цыплята тяжелых пород до 10 недель	487 г	2,4	638	39,1	8755	36683	3,9
Птицы откормочные до 10 недель	650 г	2,9	715	49,2	7485	31462	3,3
Утки до 9 недель	700 г	2,8	686	47,1	7144	29933	3,1
Гуси до 10 недель	1100 г	3,0	593	36,5	9555	40035	4,2
Кролики до 14 недель	1800 г	2,8	611	35,5	9555	40948	4,2
Кролики до 14 недель	1270 г	2,0	656	38,4	6836	28643	3,1
Лейцин переносимый 8 недель	1650 г	2,0	651	41,9	8189	34102	3,2
<b>В среднем по животным</b>		2,3	609	37,5	8204	34375	3,7
Карп	155 г	3,2	480	30,3	4560	19106	1,2
Карп	308 г	2,4	570	34,0	5250	21938	1,5
Карп	500 г	1,8	630	38,1	5400	22626	1,8
Разноцветная форель	80 г	2,3	450	35,2	4200	17598	1,0
Разноцветная форель	130 г	2,1	590	39,9	4900	20531	1,2
Разноцветная форель	200 г	1,4	610	40,1	4940	20280	1,3
<b>В среднем по рыбам</b>		2,2	555	36,3	4858	20356	1,3

рости роста, требуется сходное количество белка для единицы прироста живой массы. Вместе с тем в количестве необходимой энергии в рационе наблюдается устойчивое различие (см. табл. 18) — для рыб на 1 кг прироста используется около 4000-5000 ккал энергии корма, а для гомойотермных — 7000—9000 ккал и выше. Эта добавочная энергия в пище гомойотермных организмов расходуется, очевидно, в значительной мере для терморегуляции. Характерно, что и общее потребление корма у них выше: кормовые затраты на единицу прироста составляют по сухому веществу 3—4 против 1,0—1,8 у рыб. То есть сельскохозяйственные животные для обеспечения сходной потребности в количестве белка на прирост должны потреблять в 2-3 раза больше низкобелкового корма, чем рыбы — высокобелкового.

Таким образом, высокая потребность рыб в белке является лишь относительной. При расчете на единицу массы у растущих с одинаковой скоростью животных существенной разницы в абсолютной потребности белка не обнаруживается. Для рыб большей массы, чем указано в табл. 18, у которых темп роста соответственно снижается, усвоение белка и энергии продолжительное время остается высоким. Так, А. Филлипс (Phillips, 1970), обобщая свой обширный опыт работы с форелью, заключает, что для получения 1 кг товарной форели (при средней массе рыбы 450 г) требуется 560—670 г протеина и 4000 ккал энергии в корме. Как видим, цифры совпадают с приведенными нами для форели меньших размеров. То же можно сказать и на основании собственных результатов выращивания карпа на теплых водах. Сходные величины белка и энергии необходимы карпу для прироста 1 кг массы по крайней мере до навески 800—900 г (суточный прирост 0,5—1%). Подобные же количества белка и энергии в рационах форели и карпа называются многими авторами при оценке эффективности диет, разрабатываемых для рыб разного возраста (Кавидьен, Гамыгин, 1974; Гамыгин и др., 1976; Скляров и др., 1981а).

Вместе с тем для указанных сельскохозяйственных животных количество белка и энергии, расходуемые на единицу прироста массы, уже в последующие месяцы значительно увеличивается, что объясняется быстрым затуханием роста с возрастом и относительным повышением использования питательных веществ корма на обмен.

Таким образом, у рыб эффективная утилизация белка на рост характерна в течение значительно более длительного периода жизни. Основным неудобством, с точки зрения организации их кормления, является необходимость иметь высокий уровень белка в каждой порции корма при малом общем объеме пищи. Это достигается включением животных и других

высокобелковых компонентов. Ограниченные возможности использования такого рода кормов требуют более тщательного подхода к определению динамики потребностей в белке. Необходимы сведения о пищевых потребностях рыб разного вида и возраста в зависимости от экологических и физиологических факторов, а также тщательное балансирование белка с другими компонентами рациона и поиск доступных и эффективных источников белка.

### 2.1.3. Особенности белкового питания личинок рыб в связи с развитием пищеварительной функции

В молодом возрасте рыбы обладают высокой скоростью роста и поэтому требуют более высокой концентрации белка в пище, чем старшие возрастные группы. Потребности личинок в белке имеют свои особенности из-за незавершенности развития пищеварительной функции.

Недостаточная сформированность пищеварительной системы в раннем онтогенезе при подготовке к внешнему питанию характерна для позвоночных животных. Первое время они существуют за счет ресурсов материнского организма (молоку у млекопитающих, резервы желточного мешка у рыб), что решает проблему обеспечения полноценным белковым материалом для быстрого роста в начальные периоды развития.

В зависимости от видовых и экологических особенностей рыб их личинки переходят к внешнему питанию при неодинаковом развитии пищеварительной функции, причем продолжительность подготовки и перехода к активному потреблению пищи существенно отличается у разных видов. Можно выделить несколько групп по этому признаку (Остроумова, 1983а):

1. К первой группе относятся лососевые с продолжительным (несколько месяцев) желточным и смешанным питанием. Активное потребление пищи у них начинается при сравнительно хорошо дифференцированном желудке и кишечнике. Уже ко времени смешанного (индогенного и экзогенного) питания происходит резкое (в 6—7 раз) нарастание щелочных протеаз (трипсина). С формированием желудка появляются и активируются кислые протеазы — пепсин (Деметьева, 1976).

2. Ко второй группе мы относим сиговых, у которых период желточного и смешанного питания короче — несколько недель. Они переходят к питанию задолго до образования желудка. Он формируется лишь спустя 15—20 дней после перехода к внешнему питанию (Богданова, 1979; Кляшева и др., 1984; Костюничев, 1986). Только к этому времени у сиговых

отмечается присутствие кислых протеаз, в то время как в первые недели питания активны лишь трипсиноподобные щелочные ферменты (Ильина, 1982).

К этой же группе можно отнести и окуневых (судак, окунь), у которых, согласно В. В. Васнецову (1953), желудок и пилорические придатки образуются значительно позднее начала потребления пищи.

3. Безжелудочные карповые (третья группа) имеют чрезвычайно короткий период желточного и смешанного питания (несколько дней) в зависимости от температуры воды — 2—5 дней. Питание начинается очень рано при массе личинок около 2 мг (смешанное питание — этап В по Брагинской, 1960), и первая пища может проходить по короткому прямому пищеварительному каналу непереваренной. Несмотря на способность к исключительно интенсивному росту (до 100% в сутки), активность протеолитических ферментов у питающихся уже личинок карпа очень низка (Kawai, Ikeda, 1973; Kainz, 1976; Кавидьев, Деметьев, 1978). Поджелудочная железа находится еще в стадии формирования (Остроумова, Деметьева, 1981). В это время экзокринный отдел ее на гистологических препаратах представляет собой небольшое скопление клеток в непосредственной близости от стенки кишечника и печени. Цитоплазма клеток гомогенна и не содержит еще секреторных гранул. Таким образом, панкреас не функционирует как секреторный орган, о чем свидетельствует и низкая протеолитическая активность кишечника. Она существенно увеличивается лишь спустя 11—15 дней после начала питания, когда молодь карпа достигает массы 50—60 мг (этап Е), что совпадает с появлением большого числа ацидарных клеток в гепатопанкреасе, наполненных секреторными гранулами. Этап Е является ключевым в развитии пищеварительной функции (Остроумова, 1983а). К этому времени рост кишечника опережает линейную скорость роста рыбы, образуя первые петли. Активное включение панкреаса в работу пищеварительной системы, резкое нарастание в связи с этим активности щелочных протеаз в полости создают условия для более полного переваривания и утилизации белковой пищи.

Из практики рыбоводства известно, что личинки рыб, отнесенных к I и II группам (лососевые, сиговые), с самого начала питания могут выращиваться на высокобелковых кормах, основой которых является рыбная мука. Личинки карповых на таких рационах в первое время резко отстают в росте, а затем практически полностью погибают. Между тем при массе 50—60 мг (этап Е) личинки карпа иначе относятся к искусственному корму. Они начинают хорошо усваивать обычные высокобелковые диеты, что обеспечивает им интенсивный рост при хорошей выживаемости.

### Диспергированные продукты белка в стартовых кормах

Очевидно, что стартовые корма для карпа должны содержать не просто большое количество белка, состоящего из крупномолекулярных структур, — часть его должна быть представлена в виде лет коусоеваемых продуктов, не требующих глубокой ферментативной обработки. Как уже сообщалось в главе I, естественный корм личинок большинства видов рыб, мелкий зоопланктон, богат растворимыми белками и диспергированными азотистыми продуктами — мелкими пептидами, свободными аминокислотами. Именно поэтому попытки кормить личинок карпа обычными высокобелковыми кормами долгое время в нашей стране и за рубежом оканчивались неудачей, если к рациону не добавлялись живые организмы. Проблему удалось решить (Остроумова и др., 1979б, 1980а) путем включения в состав стартовых кормов в качестве основных белковых продуктов углеводородных дрожжей (БВК, паприл) и их ферментолизата. Последний представляет собой дрожжи, предварительно обработанные протеолитическими ферментами по технологии ВНИИСинтезбелок, и содержит продукты гидролиза белка. Дрожжи и ферментолизат составляли основную массу рациона — 70% (по 35% каждого), рыбная мука — только 18%. На этом сухом корме, названном Эквиго, впервые в мировой практике удалось получить достаточно высокую скорость роста и выживаемость (60—70%) личинок карпа без применения живых кормов. Лучшие результаты отмечены при высокой температуре (28—30°) оптимальной для карпа. На рис. 1 представлен рост личинок на Эквиго при разных температурах. Темп роста приближался к нормативному, который был рекомендован рыбоводами для личинок карпа при содержании на естественных кормах (Баранова и др., 1979). На стартовых кормах 12 и-77 с большим количеством рыбной муки личинки, как видно из рисунка, с первых же дней отставали в росте и к 10—15-му дню потибали. Только если к корму 12 и-77 с самого начала питания (масса личинок около 2 мг) добавляли живой корм (примерно половина суточного рациона), личинки хорошо росли и имели высокую выживаемость, а спустя 11—15 дней при достижении массы 50—60 мг зоопланктон можно было полностью исключить из рациона. К этому периоду у личинок активизировалось полоежное питание и они легко утилизировали обычную высокобелковую пищу. В естественных условиях на этой стадии (этап E) молодь карпа переходит с зоопланктона на питание главным образом личинками хирономид.

После отработки биотехники выращивания личинок на сухом корме (Остроумова, Турецкий, 1981; Турецкий, 1981) и успешной производст-

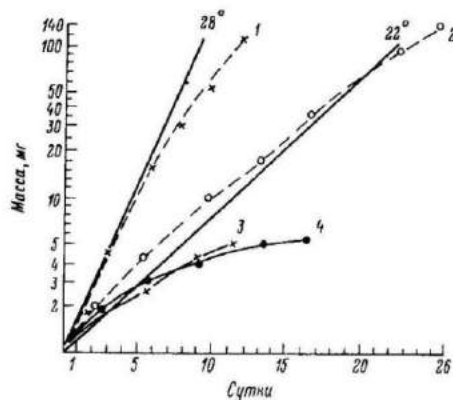


Рис. 1. Рост личинок карпа на Эквиго (по сравнению с нормативным ростом на живом корме) и на контрольном стартовом корме (рецепт 12 и-77 без ферментолизата, содержит 50% рыбной муки).

1 — Эквиго при 28—30°, 2 — Эквиго при 20—23°, 3 — контрольный корм при 28—30°, 4 — контрольный корм при 20—23°.

Сплошные линии — нормативный рост на живом корме при температуре 28 и 22°.

венной проверки Эквиго был рекомендован к внедрению в промышленность. В течение многих лет он повсеместно применяется в тепловодном рыбоводстве в качестве стартового корма для карпа.

Дальнейшими опытами было установлено (Иванов, 1983), что рост и выживаемость личинок карпа, получавших Эквиго при высоких температурах (28—30° C), всегда оказывались ближе к таковым у личинок на живых кормах, чем при низких температурах (18—20°). В последнем случае для улучшения результатов рекомендовалась добавка живого корма.

Интересно отметить, что в опытах с включением в стартовые корма вместо рыбной муки углеводородных дрожжей (паприл), не обработанных ферментами, удавалось, тем не менее, сохранить до 30% личинок, но добавление ферментолизата всегда давало лучший эффект (табл. 19), приближая его к результату на живом корме, особенно по выживаемости.

Таблица 19

## Рост и выживаемость личинок карпа при включении в стартовые корма паприна и его ферментолизата\*

№ варианта	Белковые компоненты, % к рациону	Конечная масса личинок, мг	Выход, %
1	Рыбная мука 70		0
2	Паприн — 70	127 149	28 33
3 (Эквиво)	Паприн — 35 Ферментолизат паприна 35	176 251	56 73
4	Ферментолизат паприна 70	150—213	26 58
5	Живой корм	357	71

\* Продолжительность опыта 26 дней, температура воды 19—23°.

По-видимому, дрожжи, являясь одноклеточными организмами и обладая чрезвычайно высокой скоростью обмена и размножения, содержат в своем составе определенное количество промежуточных продуктов синтеза белка, которые позволяют некоторой части личинок благополучно преодолевать ответственный период становления собственной пищеварительной функции.

В табл. 20 приводятся результаты определения методом гельфильтрации (Остроумова, Ильина, 1981) диспергированных легкоусвояемых продуктов гидролиза белка в компонентах, используемых в стартовых кормах

Таблица 20

## Распределение белковых фракций кормов по молекулярной массе (м.м.)

Корм	Растворимый белок, %	% к растворимому белку		
		м.м. выше 700	мелкие пептиды, м.м. ниже 700	Свободные аминокислоты, м.м. ниже 240—140
Паприн	21	71	26,1	2,9
Ферментолизат паприна	43	57,9	37,7	4,4
Эквиво	28	51,5	45,3	3,2
Живые дрожжи артемии салина	70	44 60	39 51	1 5

Как видно из табл. 20, количество низкомолекулярных пептидов в растворимой белковой фракции Эквиво было сопоставимо с их содержанием у пауллии артемии прекрасного живого корма для личинок, но общий уровень растворимого белка значительно ниже. Это является одной из причин того, что на Эквиво рост и выживаемость личинок обычно несколько ниже, чем на естественных кормах в тех же условиях. Но тем не менее даже сравнительно небольшого количества диспергированного белкового материала оказалось достаточно, чтобы сохранить более половины (до 70%) личинок при хорошем темпе роста и нормальном физиологическом состоянии. Избыток ферментолизата 70% к рациону — ухудшал биологические показатели (см. табл. 19). Рыбная мука вызывала массовую гибель.

По всей вероятности, присутствие мелких пептидов и свободных аминокислот в начальном корме надо рассматривать в качестве пускового механизма для развития собственной пищеварительной функции молодки. Согласно некоторым наблюдениям (Стрельбицкий, 1985), оказалось достаточно одноразовой выдачи живого корма — пауллии артемии, чтобы получить в конце опыта (26 дней) более высокую массу и выживаемость личинок карпа по сравнению с контролем, где они с первого до последнего дня содержались только на Эквиво. Пауллины были даны один раз (половина суточной нормы) на второй день питания. В дальнейшем молодь получала только Эквиво.

Эффективность включения в стартовые корма диспергированных белковых компонентов (в том числе ферментолизата ББК, различных гидролизатов, автолизатов), содержащих низкомолекулярные пептиды и свободные аминокислоты, была показана в дальнейшем и на других видах рыб — на сиговых (Кулерский, Князева, 1985; Пономарев и др., 1988; Князева, 1991), на кете (Фомин, 1991), на осетровых (Семеновка, 1983; Бондаренко, 1984, 1985; Saenko, 1993; Абросимова, 1997; Раузовская, Биджи, 2000), на морском окуне (Сафу et al., 1998) и подтверждена на карпе (Канидьеv и др., 1983; Раденко и др., 1994; Сафу et al., 1998).

Было установлено, что рыбная мука содержит мало растворимых белковых фракций (21%) и очень низкий уровень мелких пептидов и аминокислот — 9% (6 и 3 соответственно). В то же время аналогичные дрожжи имеют благоприятные для стартовых кормов характеристики — 60% растворимых белковых фракций, причем почти половину из них (45%) составляют мелкие пептиды и аминокислоты — 40 и 5% соответственно (Пономарев и др., 1988). Вместе с тем живые дрожжи, несмотря на довольно высокое содержание растворимого белка (43%), практически не

имели низкомолекулярных пептидов. Полученные данные нашли подтверждение при включении компонентов в начальные рационы личинок сиговых. Увеличение этаноловых дрожжей в стартовых кормах с 15 до 40% повышало их эффективность; пивные дрожжи негативно отразились на росте и выживаемости. Предварительная обработка рыбной муки протеолитическими ферментами (ферментализат рыбной муки) значительно улучшила биологические показатели ранней молоди.

Таким образом, необходимость использования диспергированного белкового материала, установленная нами для личинок карпа, оказалась полезной для многих видов рыб, в том числе для сиговых, в плане повышения эффективности их роста и выживаемости. Различие заключается в том, что личинки сиговых к моменту перехода на внешнее питание уже обладают активными тринисиноподобными ферментами в кишечнике (Ильина, 1982) и способны переваривать определенное количество пищи, содержащей преимущественно высокомолекулярные белки, в то время как личинки карпа на таких кормах погибают. Некоторое повышение скорости роста и выживаемости отмечено и у личинок атлантического лосося, получавших гидролизаты рыбного белка в стартовых кормах (Berge, Storebakken, 1996). Но они, так же как и сиговые, могут выращиваться, в отличие от карповых, и без применения этих продуктов.

Вплоть до последних лет в качестве белковой основы стартовых кормов для карповых рыб в экспериментальных работах на Западе используют сухие дрожжи в количестве 40—60% и более. Замена дрожжей на другие компоненты — яичный порошок, соевые продукты, казеин, гидролизат казеина — обычно снижает показатели роста и выживаемости личинок (Alami-Durante et al., 1991; Szlaminska et al., 1993; Escaffre et al., 1997; Cabu et al., 1998).

Адекватным заменителем углеводородных дрожжей (паприны) и его ферментализата в Эквию оказался гапрын и ферментализат гаприна (Остроумова и др., 1986, 1991б). В отличие от паприна гапрын не дрожжевая, а бактериальная биомасса (метанооксиляющие бактерии), получаемая на природном газе по технологии ВНИИСинтезбелок. Во всех опытах при полной замене в стартовых кормах паприна и его ферментализата на гапрын и ферментализат гаприна повышалась скорость роста и выживаемость личинок карпа.

Как видим, эффективность стартовых кормов связана с включением в их состав биомассы быстрорастущих и размножающихся организмов. Видимому, при высокой скорости обмена у этих организмов всегда присутствует определенное количество продуктов гидролиза белка, нуклеиновых кислот, других соединений, т. е. всего того материала, который легко

усваивается при еще недостаточном развитии пищеварительной функции личинок и обеспечивает высокую интенсивность белкового синтеза.

К сожалению, в последние годы выпуск в нашей стране паприна, гаприна, их ферментализатов, а также эприна (этаноловые дрожжи) прекращен. Это создает туниковую ситуацию при промышленном производстве стартовых кормов для карпа, поскольку адекватной замены этим продуктам пока не найдено, и осложняет выпуск стартовых кормов для личинок сиговых, осетровых, канального сома, в состав которых входили вышеназванные компоненты.

#### *Физиологические механизмы начального переваривания*

Чтобы лучше понять физиологические механизмы начального питания и переваривания белка у рыб, сравним их с более изученными особенностями пищеварения высших животных в раннем постэмбрионале. Согласно учению А. М. Уголева (1967, 1985), у новорожденных млекопитающих, не имеющих еще развитого полости пищеварения, в молочный период доминирующую роль играет пристеночное (мембранное) переваривание, осуществляемое ферментами, локализованными на внешней поверхности мембран клеток кишечного эпителия. Оно способно гидролизовать только высокодиспергированную пищу, не требующую значительной пищеварительной обработки в полости. Такой пищей в этот период является молоко. В дальнейшем, с переходом на дефинитивное питание, основная обработка пищевой комка происходит полостными ферментами, и только после этого в диспергированном виде пищевой субстрат поступает на щеточную кайму кишечного эпителия, где и происходит заключительная стадия его гидролиза. А. М. Уголев (1985) обращает внимание на то, что всасывание гидролизатов белков, состоящих преимущественно из мелких пептидов, происходит быстрее, чем эквивалентной смеси свободных аминокислот.

По аналогии с высшими животными можно предположить, что у личинок карпа до вступления поджелудочной железы в фазу активной секреции гидролиз диспергированного белкового материала осуществляется благодаря ферментам пристеночного пищеварения (Остроумова, Деметьева, 1981; Остроумова, Ильина, 1981; Кузьмина, Гельман, 1998). Этим можно объяснить низкую протеолитическую активность у личинок карпа, уже перешедших к внешнему питанию и имеющих исключительно высокой темп роста.

Недостаточным развитием полости переваривания в период перехода на внешнее питание отличаются и многие другие виды рыб, о чем свидетельствуют положительные результаты включения в состав их раци-

онов гидролизатов кормовых компонентов, что особенно характерно для рыб с коротким периодом переходного смешанного питания, в том числе островых.

Очевидно, что вслед за резервами желточного мешка «роль молока» для ранней молоди рыб в естественных условиях играют мелкие водные беспозвоночные (а для некоторых и простейшие, бактерии, фитопланктон), обладающие интенсивным обменом и содержащие большое количество промежуточных продуктов синтеза белка.

Интересно, что после оплодотворения икры благодаря активности внутриклеточных протеиназ в желтке значительно возрастает доля низкомолекулярных белков (Нисова, 1992). У выклюнувшихся личинок белки желтка под влиянием лизосомальных кислых протеаз (катепсин D) подвергаются деградации до строительных блоков, необходимых для построения белков организма. У личинок карпа, уже перешедших к внешнему питанию, как было показано выше, такие строительные блоки должны первое время поступать с пищей, но крайней мере до того момента, пока панкреатическая железа не начнет работать в полном объеме.

Рассматривая особенности переваривания в раннем онтогенезе животных, отметим еще способность клеток стенки кишечника новорожденных млекопитающих, преимущественно в первые дни, усваивать путем пиноцитоза молекулы белка целиком, без их расщепления (Уголев, 1967, 1985; Кушак, 1983). С переходом от молочного к дефицитному питанию этот процесс обычно прекращается. Пиноцитозная активность энтероцитов отмечена и у рыб, например, у личинок карпа и белого амура (Iwai, 1969; Storeband, 1977). Играет ли она какую-нибудь роль в снабжении белковым материалом личинок для роста, — не ясно. У млекопитающих этот процесс способствует выработке первых иммуноглобулинов новорожденных и, таким образом, выполняет, скорее, функцию создания иммунитета, чем доставки питательных веществ.

#### *Экзогенные ферменты и кишечная микрофлора*

Известную роль в гидролизе естественной пищи рыб могут играть собственные ферменты проточечной жертвы. Роль экзогенных ферментов в пищеварительном процессе хищника давно уже дискутируется в литературе. Но в последнее время эти вопросы разрабатываются особенно интенсивно (Уголев, Кузьмина, 1993; Высоцкая, 1999; Кузьмина и др., 1999). Сообщается, что вклад ферментов (особенно тканевых лизосомальных) умерщвленной жертвы в деградацию ее собственных тканей под

влиянием кислой среды желудка хищника (индуцированный аутолиз) может быть достаточно высоким. Иногда он сопоставим с ферментативной активностью организма, потребившего жертву.

Возможно, на ранних этапах, при не сформированной еще пищеварительной функции личинок, деструктивные изменения белка жертвы под влиянием аутолиза могут составлять более весомую долю в пищеварительном процессе молоди, чем у старших возрастных групп рыб. Вместе с тем следует учитывать, что у личинок многих рыб переваривание в кишечном тракте происходит в отсутствие кислой среды. Для безжелудочного карпа это характерно в течение всей жизни, для сиговых — только в первые недели до появления желудка. Между тем аутолиз жертвы стимулируется именно кислой средой в пищеварительном тракте хищника.

Какова роль экзогенных ферментов для рыб, выращиваемых в искусственных условиях? Сохраняется ли протозооцическая активность в сухих кормах после двойной интензивной температурной обработки — во время изготовления кормового сырья (сушка) и в процессе производства комбикормов? Как ни странно, ферментативная активность обнаруживается, причем интенсивность ее различна в разных компонентах. В гидролизных дрожжах она в несколько раз выше, чем в других кормовых компонентах (Таранов, Сабиров, 1987). Так, протозооцическая активность 1 кг гидролизных дрожжей составила в кислой и щелочной среде в сумме 634 мг (294 мг пепсина при pH 1,6 и 340 мг трипсина при pH 7,2), 1 кг рыбной муки — только 104 мг (104 при pH 1,6 и 0 при pH 7,2), мясо-костной — 222 мг (222 и 0 соответственно), жмыха подсолнечного — 134 (51 и 83 соответственно). В других растительных ингредиентах протозооцическая активность в сумме колебалась от 50 до 130 мг на 1 кг корма.

При сравнении ферментативной активности кормов в зависимости от способа их приготовления (Ивашкина, 1975) было обнаружено, что 1 кг живого корма (не указано, какого) проявлял протозооцическую активность, равную 720 мг, замороженного — 200 мг и высушенного только 100 мг. Способ приготовления кормов повлиял и на пищеварительные ферменты молоди карпа, получавшей эти корма. Протозооцическая активность была существенно выше у рыб при содержании на живых кормах.

Помимо остаточной ферментативной активности живых организмов ферменты могут привноситься в корма и микрофлорой, загрязняющей кормовое сырье и готовую продукцию во время их хранения. Какова доля тех и других и играют ли они существенную роль в пищеварительном процессе рыб, — еще предстоит и изучить. Сейчас же можно лишь констатировать, что огромный опыт мировой аквакультуры, которая производит уже



миллионы тонн рыбной продукции, свидетельствует о том, что рыбы могут эффективно расти и размножаться, получая в течение всей жизни только сухие корма, и, таким образом, обходиться без большого количества «свежих» протезов только что умерщвленных организмов. Очевидно, пищеварительная система обладает способностью компенсировать недостаток поступления экзогенных ферментов.

Определенное значение для переваривания пищи, в том числе и белка, у личинок может иметь и микрофлора кишечника, роль которой в пищеварении давно уже привлекала внимание, но главным образом у рыб других возрастов (Halver, 1970; Stickney, Shumway, 1974; Лубинские и др., 1975; Уголев, Кузьмина, 1993). О микрофлоре пищеварительного тракта на ранних этапах постэмбрионального развития рыб, когда кишечник представляет собой еще короткую, часто прямую или с небольшим изгибом трубку, известно очень мало. Есть наблюдение о том, что у личинок морского окуня, у которых в 15-дневном возрасте еще не сформирован желудок и отсутствует панкреатическая секреция, количество бактерий при содержании на искусственной диете резко возрастало по сравнению с контрольной (живой корм). Определение микрофлоры проводили у личинок в 20-дневном возрасте после 10 дней кормления (Gatesoupe et al., 1997). Температура воды в этом опыте 18—19°, соленость — 34,5‰.

С другой стороны, у ливня и белого амура старших возрастов, питающихся комбикормом, количество бактерий в кишечнике оказалось значительно меньше, чем у выросших на естественной пище (Уголев, Кузьмина, 1993). Возможно, на развитие микрофлоры влияют консистенция и химический состав корма.

Заканчивая раздел о белковом питании личинок рыб, можно сказать, что вопрос этот еще мало разработан. Не удается пока создать стартовые корма, совпадающие по составу с естественными но биологическому воздействию на личинок. Интенсивность роста, жизнестойкость ранней молоди рыб, выращенной на искусственных рационах, обычно всегда ниже, чем на естественных. Конечно же, большое значение имеет сбалансированность всех питательных веществ, в том числе липидов, незаменимых жирных кислот, витаминов и т.д., но ведущую роль играет удовлетворение потребности в особом белковом материале. Приоритетность этого положения подтверждается фактом массовой гибели личинок карпа при содержании его на кормах с 70% рыбной муки, которая содержит достаточно полный набор питательных веществ для нормального обмена веществ, но не имеет нужного количества диспергированных продуктов белка для начального питания карпов. Дальнейшие исследования в области станов-

ления пищеварительной функции в раннем онтогенезе рыб, так же как и изучение роли экзогенных ферментов и микрофлоры в переваривании пищи в этот период, несомненно, будут способствовать разработке более эффективного стартового кормления рыб разных видов. Пока же можно заключить, что в момент перехода на внешнее питание в илце личинок карпа обязательно должны присутствовать мелкие пептиды и свободные аминокислоты. И у личинок лососевых и сиговых присутствие таких соединений в начальном рационе улучшает биологические показатели: увеличивает скорость роста и жизнестойкость. Но, как показывает опыт кормления, для этих рыб они (пептиды и свободные аминокислоты) не являются жизненно необходимыми, что объясняется более развитой пищеварительной функцией, а именно наличием полного переваривания к моменту перехода на экзотрофное питание.

#### 2.1.4. Необходимое количество белка в Центральном сеголеток и рыб старших возрастов

По мере накопления массы с возрастом потребность в белке (в % к рациону) у рыб уменьшается, что связано со снижением потенциальной способности их к росту с увеличением размера.

В 70-е гг. мы проводили работу с сеголетками и двухлетками радужной форели и карпа с целью установления необходимого количества белка для их максимального роста. Все эксперименты ставились в оптимальных для рыб условиях температурной и газового режима при нормативной плотности посадки. Опыты проводили в бассейнах и садках на большом объеме материала (для сеголеток — несколько тысяч, для двухлеток несколько сотен в каждой емкости). Продолжительность — 3—4 месяца в летний период. С форелью опыты ставили на Центральной экспериментальной станции ГосНИОРХ (Рошша, Ленинградская обл.), с карпом в Черепетском рыбхозе на теплых водах ГРЭС (Тулская обл.). Температура воды для форели — 14—16, для карпа — 24—30 °С. Начальная масса сеголеток — 0,5—1,0 г, т.е. молодь поступала в опыт уже после окончания личиночного периода.

Разное количество белка в кормах создавали путем изменения содержания рыбной муки, частично мясо-костной, а для карпа еще и белковых продуктов микробиосинтеза. Таким образом, белок был высокого качества. Поскольку в состав этих компонентов входили и другие элементы питания, влияющие на рост, в конце опытов определяли коэффициенты корреляции скорости роста рыб в зависимости от содержания разных

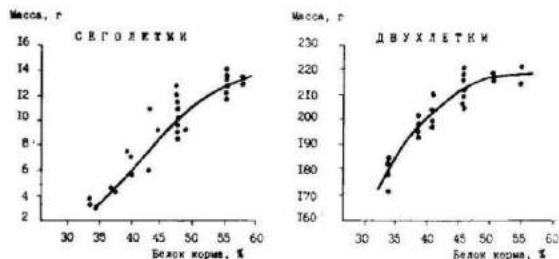


Рис. 2. Влияние количества белка в корме на рост (конечную массу) форели разного возраста

питательных веществ в корме (белок, жир, зола, калорийность, энерго-протеиновое отношение). На рис. 2 представлена конечная индивидуальная масса рыбы, полученной при взвешивании всей рыбы в конце опыта. Как видим, скорость роста в наших опытах тесно коррелирует с уровнем белка в корме. Коэффициент корреляции ( $r$ ) = 0,87—0,93 (табл. 21).

Таблица 21

**Корреляция между скоростью роста форели и показателями питательности корма\***

Показатели питательности	Коэффициент корреляции между конечной массой рыбы и питательными веществами корма	
	Сеголетки	Двухлетки
Белок, %	0,93	0,87
Жир, %	-0,75	0,63
Углеводы, %	-0,87	0,84
Зола, %	0,32	0,80
Калорийность 100 г, ккал	-0,28	0,27
Энерго-протеиновое отношение	0,88	0,30

\* Питательность корма меняли путем включения разного количества рыбной муки и частично мясо-костной.

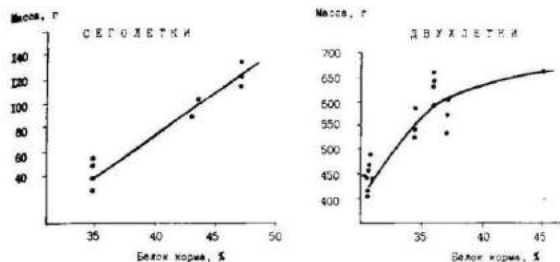


Рис. 3. Влияние количества белка в корме на рост (конечную массу) карпа разного возраста

По отношению к другим элементам питания коэффициент корреляции либо не превышает 0,3 (кроме золь для двухлеток), либо имеет отрицательную связь. Таким образом, влияние рыбной и мясо-костной муки в кормах рыба на их рост прежде всего определялось высоким содержанием в них белка.

Наибольший уровень белка, при котором наблюдается максимальный прирост, отмечен для сеголеток форели при содержании белка 57—60%, для двухлеток уплотнение кривой происходит после 40%, а максимальный прирост установлен на кормах с 45—50% белка, дальнейшее увеличение его не эффективно.

Повышение уровня белка в рационах карпа на теплых водах так же резко стимулировало их рост (рис. 3), при этом скорость роста сеголеток и двухлеток карпа, так же как и форели, более тесно коррелировала с содержанием протеина в корме ( $r$  = 0,8—0,9), чем с количеством других питательных веществ. Лучшие результаты по интенсивности роста были получены для сеголеток карпа на кормах, содержащих 45—47% белка, для двухлеток — 35—36%.

В дальнейших исследованиях (Остроумова, 1983а, б) удалось установить, что в постличиночный период при массе молоди 0,5—1 г оптимальное содержание белка в рационе составляет 50—55%, а в последующие периоды по мере роста снижается (рис. 4). У карпа, достигнувшего массы 40—50 г, уровень белка в рационе можно снизить до 35% без уменьшения скорости роста, а для более крупных — даже до 30%. Хороший темп роста

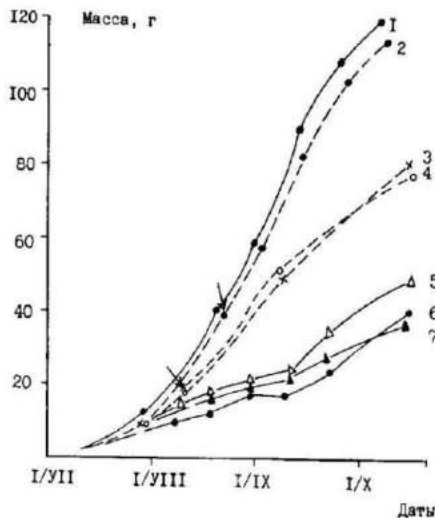


Рис. 4. Рост семеголовых карпов на рационах с постепенным снижением уровня белка. 1 — 45% белка в течение всего опыта; 2 — 45% белка до массы 40 г, далее — 35% белка; 3, 4 — 45% белка до массы 20 г, далее — 35% белка; 5, 6, 7 — 35% белка в течение всего опыта.

Стрелками указывается момент перехода на рацион с более низким содержанием белка.

в условиях высокой температуры при выращивании карпа массой до 500—700 г на кормах с 30—32,5% белка получали и другие исследователи (Скляр и др., 1981а; Троицкий и др., 1981 и др.).

Опыт, накопленный в нашей лаборатории, включая и изложенные выше результаты, позволяет заключить, что для обеспечения высокого темпа роста при оптимальных температурах (25—30°) рацион карпа должен содержать, в зависимости от массы рыбы, следующие количества полноценного белка:

Масса карпа, г	Содержание белка, %
0,5—1,0	50—55
1,0—2,0	43—45
20—40	40—42
150 и выше	30—35

Эти данные были положены в основу разработки и совершенствования стандартных рецептов гранулированных кормов для карпа разного возраста, которые широко применяются в тепловодном рыбоводстве (Остроумова, 1983б).

### 2.1.5. Влияние температуры воды на потребность рыб в белке

Температура воды является ведущим фактором среды, который определяет интенсивность метаболизма рыб, скорость всех жизненных процессов, в том числе и роста рыб. Для каждого вида существует свой диапазон температур, в котором рост протекает особенно интенсивно. Так, для форели этот оптимум лежит в пределах 12—16, для карпа — 25—30 °С.

Очевидно, что именно при этих температурах потребность в белке будет максимальной.

Еще в работах 60-х гг. было показано, что потребность лососей в белке при температуре 15 °С составляет 52—55%, а при температуре 8 °С снижается до 40—42% (De Long et al., 1958). Впоследствии эти данные подтвердились в опытах, проведенных на других лососевых рыбах — кижуче, нерке, форели (Halver, 1970; Гамыгин, Канидьев, 1975). Для форели при температуре 15° потребность в белке составила 45, при более низкой температуре — 35—40%.

Характерно, что и при температуре выше оптимальной для форели (18—22 °) потребность в протеине также снижается. Для молоди массой 4,5 г она не превышает 40% (Hecht, McEwan, 1992).

В условиях наших карповых прудовых хозяйств, в которых температура воды чаще всего ниже оптимальной для роста карпа, кормление его осуществляется обычно низкобелковыми (20—25% протеина) кормами с большим количеством растительных компонентов. При возникновении тепловодного рыбоводства на сбросных подогретых водах ГРЭС и ТЭС сначала пытались распространить на него опыт кормления карпа в прудах. Но интенсивного темпа роста и эффективного усвоения корма не получали, несмотря на высокую температуру воды. Оказалось, что повышенный темп роста при температуре 25—30 ° могут обеспечить только корма с

содержанием протеина не менее 33—37 для двухлеток и 43—46% для сеголеток (Steffens, 1968; Meske, 1973; Остроумова, Тимошина, 1975; Остроумова, 1976а; Тимошина, 1976б; Желтов, Федоренко, 1978; Скарлов и др., 1981а).

Высокая температура воды в тепловодных хозяйствах держится летом в течение нескольких месяцев. Осенью она снижается до 20, а в декабре-феврале — до 8—12 °С. По свидетельству А. Н. Корнеева (1969б), карпа в садках при 20° практически прекращают расти. Крупные опыты, проведенные нами с содержанием карпа на высокобелковых (43—47% белка) и низкобелковых (20% белка) кормах, показали (Остроумова, 1977б), что преимущественно высокобелковых кормов проявляются лишь в течение 3—4 летних месяцев (температура 25—30 °), в дальнейшем же при снижении температуры воды осенью до 20° рост рыб резко падает независимо от уровня белка, а зимой при 10—12° полностью прекращается. При этом в течение всего осенне-зимнего периода карпы продолжают потреблять выдаваемый им в небольших количествах (в соответствии с низкой температурой) корм. Поскольку рост рыб прекращается, питательные вещества при температуре ниже 12° расходуются лишь на поддерживающий обмен и разницы в применении кормов с содержанием белка 20 и 43—47% не отмечается. Оказалось, что зимой в качестве поддерживающего корма для карпа массой 70—100 г можно использовать даже зерносмесь (Комарова, 1979) с содержанием белка около 10%.

Проведенными опытами доказана неэффективность применения в осенне-зимний период (более 6 месяцев) дорогих высокобелковых кормов. Это нашло подтверждение и в исследованиях других авторов, работавших с сеголетками карпа в условиях тепловодного рыбоводства (Докучкина, 1978; Сузимов, 1978). Правда, по свидетельству К. И. Докучкиной, благоприятное действие на сеголеток карпа зимой оказывает включение в тестообразные углеводистые корма большого количества жировых добавок — фосфатидов — до 20%. В наших опытах 3% фосфатидов в составе сухих гранулированных кормов не оказало заметного влияния на сеголеток карпа в зимних условиях.

Для выявления потребностей карпа в белке при разных температурах рассмотрим прирост его на разнобелковых кормах в зависимости от температуры воды на основании многолетних экспериментов, проводимых на теплых водах (рис. 5, 6). Среднесуточный прирост контрольного варианта, получавшего корм с наименьшим количеством белка (24 сеголетки и 20% — двухлетки), принят на каждом отрезке времени за 100%.

Рационы с высоким содержанием белка существенно ускоряют скорость роста карпа лишь при высоких температурах. В диапазоне темпера-

тур 28—30° сеголетки, получавшие корма с уровнем белка 45, 38 и 35%, имели прирост выше контрольных соответственно на 450, 320 и 280% (см. рис. 5). У двухлеток, получавших рационы с 36—45% протеина, разницы была еще выше. Их среднесуточный прирост более чем в 10 раз превышал контрольный (см. рис. 6).

Снижение температуры резко уменьшало разницу в скорости роста сеголеток и двухлеток карпа, содержащихся на разнобелковых рационах. При температуре 19—21° она практически полностью исчезала.

Отметим некоторую инерционность увеличения скорости роста, особенно у сеголеток, на высокобелковых кормах с повышением температуры (см. рис. 5), что, видимо, объясняется периодом адаптации пищеварительной системы к перевариванию и усвоению большого количества высокобелкового корма. Снижение же температуры обычно сразу вызывало затухание роста.

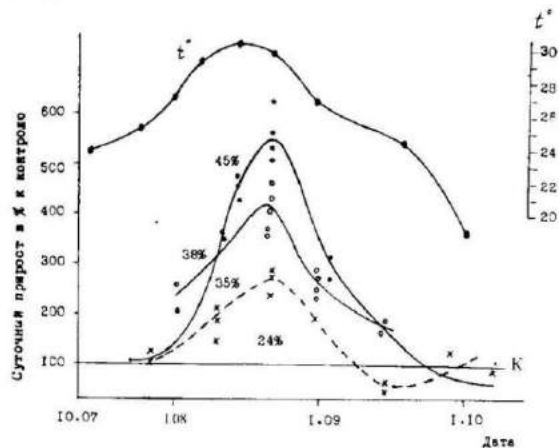


Рис. 5. Влияние температуры на скорость роста сеголеток карпа, получавших разнобелковые корма (белок указан в % к рациону). К — контроль (24% белка),  $\times$  — 35%,  $\square$  — 38%,  $\bullet$  — 45% белка

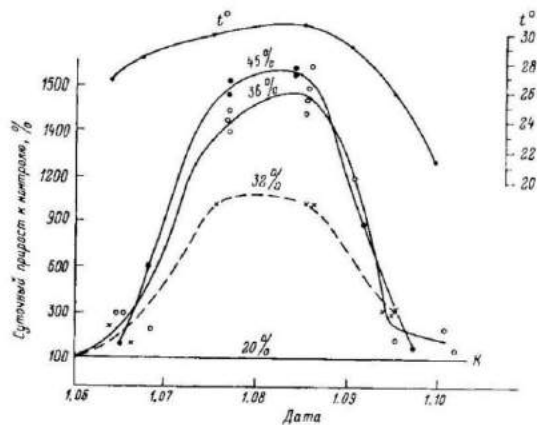


Рис. 6. Влияние температуры на скорость роста двухлеток карпа, получавших разное количество белка (белок указан в % к рациону): К — контроль (20% белка), х — 32%, о — 36%, ● — 45% белка

Таким образом, наиболее эффективное усвоение высокобелковых кормов отмечено при температуре 28—30°. Эти данные согласуются с результатами других авторов (Дикуншикова и др., 1976), показавших, что наиболее продуктивной температурой для синтеза белка карпа является 29°, optimum весового роста для товарного карпа — 29—32°. Характерно, что и у другой теплолюбивой рыбы канального сомика при температуре 28—29° белок корма утилизируется более эффективно, чем при 23° (Hastings, 1970; Muttay et al., 1977). Повышение эффективного использования белка с увеличением температуры отмечено и для тилляпии (Herber et al., 1983).

На основании представленных данных мы пришли к заключению, что оптимальный рост или поддерживающий обмен (последний при 10—15°) у карпа обеспечивается следующим количеством белка в рационах в зависимости от температуры:

Температура, °С	Белок корма, %	
	Карпы до 40 г	Карпы 70—100 г
28—30	45	36
23—24	38	32
19—22	24	20
10—15	20	10—20

Полученные результаты хорошо согласуются с закономерностями, установленными физиологами для рыб из естественных водоемов. По свидетельству многих авторов, в зоне оптимальных высоких температур рыбам свойственна наибольшая эффективность усвоения азота (Карзинкин, 1952) и всей энергии ассимилированной пищи (Рыжков, 1976; Винберг, 1983 и др.). Таким образом, высокая усвояемость питательных веществ и их эффективное использование на рост при оптимальных температурах является общей закономерностью для рыб, а также, по всей вероятности, и для других пойкилотермных животных.

В заключение отметим, что именно в зоне интенсивного пластического обмена при высоких оптимальных для данного вида рыб температурах наиболее четко проявляется преимущество тех или других биологически активных веществ, вводимых в состав корма (Остроумова, 1988б). Так, активный ил оказал наиболее заметное влияние на рост карпа при температуре выше 25°, а на рост форели — при температуре ниже 17°. Растворимый легкодоступный фосфор в стартовых кормах для личинок карпа был более эффективен при 29°, чем при 24° (Аршавский, 1986). Новые минеральные премиксы особенно существенно повлияли на рост карпа в летний период в условиях теплых вод (Романенко, 1983). Недоучетом этого фактора можно объяснить противоречивость результатов, полученных разными исследователями при оценке влияния на рост испытываемых кормовых компонентов, физиологически активных препаратов и других кормовых добавок. Особенно часто это наблюдается при проведении опытов на карпе, когда работу проводят в аквариумах при комнатной температуре, не намного превышающей 20—22°. Иными словами, эффект от биологически активных веществ в наибольшей степени проявляется в оптимальных для роста рыб температурах (для карпа 25—30°). Именно в этой зоне температур подопытная рыба более заметно отрывается от контрольной по росту. При температурах ниже и выше оптимальной показатели роста рыб в контроле и опыте сближаются.

## 2.2. Аминокислоты

Биологическая ценность белка в питании определяется соотношением аминокислот и их доступностью для организма. В состав белков входит свыше 20 аминокислот. Если растения способны синтезировать все необходимые для построения своих белков аминокислоты, то позвоночные животные, в том числе рыбы, синтезируют в достаточном количестве примерно половину из них. В связи с этим аминокислоты делятся на заменимые (синтезируемые) и незаменимые. Первые либо поступают с кормом, либо образуются в организме из других соединений и аминокислот. Все незаменимые (эссенциальные) аминокислоты должны поступать с пищей.

Для рыб незаменимыми являются 10 аминокислот (табл. 22), некоторые из них частично используются для образования заменимых. Так, метионин участвует в образовании цистина, а фенилаланин — в образовании тирозина. Поэтому при определении потребностей в метионине и фенилаланине принимается во внимание содержание в корме заменимых цистина и тирозина (Halver, 1970; Ogino, 1980; Walton et al., 1982; Koju, Сарджент, 1983; Steffens, 1985). Последние иногда называются условно заменимыми. Если эти аминокислоты отсутствуют в составе корма, потребность в метионине и фенилаланине возрастает, так как часть их будет израсходована на образование указанных заменимых аминокислот. Обратное превращение невозможно, т. е. в животном организме цистин не превращается в метионин, в то время как у растений и микроорганизмов такой процесс происходит (Ленинджер, 1974).

Таблица 22

Аминокислоты белков

Незаменимые	Заменимые
Лизин	Аспарагиновая кислота
Метионин	Серин
Триптофан	Глютаминовая кислота
Аргинин	Пролин
Гистидин	Глицин
Фенилаланин	Аланин
Треонин	Цистин
Валин	Тирозин *
Лейцин	
Изолейцин	

\* Условно заменимые

Иногда в литературе можно встретить сообщение о замене метионина на цистин в рационах рыб. В этом случае речь может идти только о замене той части метионина, которая принимает участие в образовании цистина при его дефиците, сам же цистин не может трансформироваться в метионин в организме рыб. То же относится к фенилаланину и тирозину.

Недостаток эссенциальных аминокислот в корме прежде всего резко тормозит рост рыб, снижает усвояемость пищи, негативно отражается на аппетите и жизнестойкости. Дефицит некоторых аминокислот вызывает патологические отклонения: например, удаление триптофана из рациона чавычи, перки, радужной форели через 4 недели привело к искривлению позвоночника (лордоз, сколиоз) более чем у половины особей (Halver, 1970). Эти признаки исчезли после включения триптофана в диету. В более поздних работах (Коюи, Сарджент, 1983) было подтверждено возникновение сколиоза у радужной форели при недостатке триптофана и обнаружено аномальное отложение кальция в костных тканях и почках. У канального сома при дефиците триптофана патологических отклонений не отмечалось (Wilson et al., 1978).

При дефиците метионина у радужной форели наблюдалась катаракта глаз и снижалась жизнестойкость рыб (Smith, 1981). Недостаток в рационе метионина и цистина (Walton et al., 1982) вызывал увеличение размеров печени у форели — индекс 4,22% (при норме до 2,0%). О влиянии на рыб дефицита лизина данные противоречивы: повышенную смертность и эрозию хвостовой плавники у форели наблюдали одни исследователи (Ketola, 1983) и не отмечали каких-либо отклонений от нормы другие (Walton et al., 1984). Не замечено негативных симптомов при дефиците лизина, кроме торможения роста, и у других видов — атлантического лосося, канального сома, чавычи, кеты, карпа, японского угря (Anderson et al., 1993).

Главное внимание в аминокислотном питании рыб обычно обращают на эссенциальные аминокислоты. Однако это не означает, что роль заменимых аминокислот, поступающих с кормом, менее значительна. Из опыта животноводства известно, что если корм состоит только из незаменимых аминокислот, рост животных тормозится. По данным разных авторов, заменимые аминокислоты должны составлять 33—50% от всех аминокислот рациона (Кошаров, 1979). Но нет необходимости строго подходить к их составу, так как в организме они перемешиваются и могут трансформироваться в другие аминокислоты.

Наиболее существенную роль в этом процессе играет глютаминовая кислота. Она поступает с кормом или образуется в организме, в том числе и с использованием аммония, и принимает активное участие в качестве

донора аминокрупп при биосинтезе большинства других заменимых аминокислот (Ленинджер, 1974).

Неоднократно отмечалось участие аминокислот, особенно заменимых, в энергетическом обмене рыб и использование их углеводородных остатков в качестве субстрата для глюконеогенеза — образования глюкозы из неуглеводных соединений (Creach, 1976; Коун, Сарджент, 1983). К важным глюкотенным аминокислотам у форели, угря, линя относят такие заменимые аминокислоты, как аланин, серин, глицин (Walton, Cowey, 1979a, b, 1982; Nayashi, Oosiro, 1979; Renaud, Moon, 1980; Коун, Сарджент, 1983 и др.). Методом меченых атомов установлено, что пищевые аминокислоты у карпа также легко вовлекаются в энергетический обмен, их углеводородные цепочки используются для превращения в углеводы и липиды. А. А. Яржомбек с соавторами (1981) показал, что только 50—60% меченых глицина и глутаминовой кислоты используется в организме карпа для построения белка. Остальная часть глицина превращается в основном в углеводы, а глутаминовая кислота — в жиры. Характерно, что незаменимый фенилаланин использовался преимущественно (75%) в пластическом обмене, т. е. участвовал в синтезе белка.

### 2.2.1. Потребности в незаменимых аминокислотах

Обычно корма содержат все необходимые аминокислоты, но их количество и соотношение могут быть далекими от оптимального уровня.

По количеству аминокислот растительные компоненты беднее животных. Они часто дефицитны по лизину, триптофану, аргинину, метионину. Важнейшим элементом полноценного питания является сбалансированность аминокислотного состава рациона в соответствии с потребностями организма, при определении которых устанавливают, сколько и каких незаменимых аминокислот должно быть в корме для нормального роста и жизнедеятельности рыб. Недостаток какой-либо одной эссенциальной аминокислоты неизбежно ограничивает использование для синтеза белка других аминокислот, что снижает его эффективность. Неиспользованные («лишние») аминокислоты быстро вовлекаются в обмен с выделением азота во внешнюю среду. В отличие от углеводов и жиров аминокислоты не резервируются в организме, но могут принимать участие в синтезе других соединений и в энергетическом обмене.

Потребности в аминокислотах выражают либо в % к сухому веществу корма (или в граммах на 1 кг сухого корма), либо в % к белку. В первом случае оценивается количество каждой аминокислоты в рационе, во

втором — только качество белка, и если не указано его количество в корме, то остается неизвестным, сколько всего содержится той или иной аминокислоты в рационе.

У разных животных потребности в аминокислотах могут иметь свои особенности. В табл. 23 приведены потребности разных видов рыб в незаменимых аминокислотах, разработанные в 60—70-х гг. в ряде зарубежных научных центрах и ставшие классическими. Они многократно уточнялись и подтверждались, преимущественно по отдельным аминокислотам, в том числе в 90-е гг. (табл. 24), и до сего времени принимаются часто за точку отсчета при балансировании аминокислотного состава рыб. Для сравнения представлены по монографии Штеффена (Steffens, 1985) потребности некоторых теплокровных животных в периоды их интенсивного роста. Отметим сразу же особенности потребностей животных в аргинине и гистидине. Для теплокровных они незаменимы лишь в молодом возрасте, когда животные быстро растут (Maister, 1961; Проппер, 1977). Эти аминокислоты могут образовываться в их организме, но в недостаточном количестве, чтобы покрыть потребности интенсивно растущего животного. В дальнейшем, по мере затухания роста, гистидин и аргинин переходят в разряд заменимых аминокислот. Для рыб же, в частности для лосося, чавычи, радужной форели, карпа, канального сомика и других, аргинин и гистидин незаменимы для всех возрастов (Маликова, 1957, 1968; Klein, Halver, 1970; Щербина, 1973; Nose, 1979; Ogino, 1980; Wilson et al., 1980; Ketola, 1982, 1983; Riley et al., 1996; Small, Soares, 1998 и др.). Постоянная незаменимость аргинина и гистидина в питании рыб объясняется их способностью к росту в течение всей жизни и является характерной чертой аминокислотного обмена среди других позвоночных животных.

Потребность в незаменимых аминокислотах (в % к рациону) у рыб по сравнению с теплокровными животными необычайно высока, особенно таких, как лизин, аргинин, валин (Коун, Сарджент, 1983). Это видно и из представленной выше табл. 23, где различия достигают по ряду аминокислот более чем двухкратной величины. Такая характерная особенность отражает необходимость высокого количества белка в кормах рыб. Между тем оптимальное соотношение аминокислот в самом белке более сходно для всех организмов. Это лишний раз подтверждает единство биохимического строения животных, стоящих на разных ступенях эволюционного развития, сходство состава их белков, которые необходимо постоянно обновлять и вновь синтезировать за счет питательных веществ пищи.

Для построения 1 кг массы тела, как уже сообщалось, всем позвоночным, включая сельскохозяйственных животных, птиц и рыб, в периоды одинакового темпа роста требуется примерно одно и то же количество

Потребности в незаменимых аминокислотах, %\* (см. список на стр. 81)

Аминокислоты	Карп <sup>1</sup> 0,5-8,0 г	Карп <sup>2</sup> 60-200 г	Форель <sup>2</sup> 70-250 г	Щучка <sup>3,4</sup> 2-4 г	Угерь <sup>5</sup>	Щипуляк <sup>6</sup>	Пурескок <sup>6</sup>
Белок корма	38,5	40	40	40	37,7	18	13 **
Лизин	2,2	2,1	2,1	2,1	2,0	1,4	0,65
	5,3	5,3	5,3	5,0	5,3	6,1	4,7
Метионин	1,2 (инст. фвд)	—	—	1,6 (инст. фвд)	—	0,8	0,6
	0,8 (инст. фвд)	0,64 (инст. фвд)	0,2 (инст. фвд)	0,5 (инст. фвд)	0,9 (инст. фвд)	4,4	3,0
	2,2	1,6	1,8	1,5	2,4	—	—
Триптофан	0,3	0,2	0,2	0,2	0,4	0,2	0,2
	0,8	0,6	0,5	0,5	1,1	1,1	0,8
Аргинин	1,6	1,5	1,4	2,5	1,7	1,1	0,2
	4,3	3,8	3,5	6,0	4,5	6,1	1,5
Гистидин	0,8	0,6	0,6	0,2	0,8	0,3	0,2
	2,1	1,4	1,6	1,8	2,1	1,7	1,5
Фенилаланин	2,5 (инст. фвд)	—	—	2,0 (инст. фвд)	2,2 (инст. фвд)	—	—
	6,5	1,3	1,4	5,1	5,8	1,3	0,6
	1,3 (инст. фвд)	1,2 (инст. фвд)	1,2 (инст. фвд)	1,7 (инст. фвд)	1,2 (инст. фвд)	7,2	3,6
	3,4	2,9	3,1	4,1	3,2	—	—
Треонин	1,5	1,3	1,4	0,8	1,5	0,6	0,3
	3,9	3,3	3,4	2,2	4,0	3,3	3,0
Валин	1,4	1,2	1,2	1,5	1,5	0,8	0,4
	3,6	2,9	3,1	3,2	4,0	4,4	3,1
Лейцин	1,2	1,8	1,8	1,5	2,0	1,2	0,6
	3,5	4,1	4,4	3,9	5,3	6,7	4,6
Пролейцин	0,9	0,9	1,0	1,0	1,5	0,8	0,6
	2,5	2,3	2,4	2,2	4,0	4,3	4,6

белка — 550-650 г со сходным, как видим, соотношением и количеством аминокислот. Но у рыб доля белка и отдельных аминокислот по отношению к сухой массе корма значительно выше, чем у теплокровных. Последнее большую часть рациона (преимущественно углеводов) расходуют на энергетические нужды. У рыб же более половины всей энергии корма приходится на белок. Отсюда и высокие значения оптимального уровня незаменимых аминокислот в рационе.

У разных видов рыб больших различий в необходимом уровне эссенциальных аминокислот нет, что подтверждается и работами последних лет (см. табл. 24). Например, для таких разных рыб, как обычный карп и радужная форель, потребность в сумме серосодержащих аминокислот (цистин+метионин) практически одинакова и составляет 1,28-1,29%.

Удивительно близкими оказались и потребности в незаменимых аминокислотах у морского окуня при сравнении с пресноводными рыбами. Таким образом, нет больших различий в необходимом уровне аминокислот в корме рыб, отличающихся друг от друга по биологии, экологии и далеко отстоящих в систематическом положении. Это хорошо согласуется с давно установленным сходством аминокислотного состава мышечных белков у самых разных видов рыб.

Некоторые колебания потребностей в аминокислотах могут быть связаны с возрастными особенностями рыб, с условиями опыта, а также с несовершенством методов. В табл. 23 представлены в среднем потребности карпа и форели разной массы по работам разных лет. Оптимальный уровень ряда аминокислот в рационе с возрастом снижается: например, необходимый уровень лизина для молоди карпа составляет 2,2% (Nose, 1979) к сухой диете, а для крупных рыб массой 570 г — 1,7% (Viola, 1992). Это согласуется с результатами, получаемыми в течение многих лет лабораторией физиологии и кормления рыб ГосНИОРХ. В разработанных для карпа специально для высоких температур (25—30°) эффективных кормах, которые успешно применялись повсеместно в тепловодном рыбоводстве, содержание лизина в рационах седелеток массой до 40 г составляло 2,4% к сухому корму, для карпа от 40 до 150 г — 2,0%. Для рыб от 150 г до 1 кг и выше оказалось возможным снизить уровень лизина без потери роста до 1,6%.

К табл. 23

\* Над чертой — % к сухому корму, под чертой — % к белку.

\*\* Потребности поросят в аминокислотах определены при разных уровнях протеина, в основном при 13%, для метионина — при 20 и для триптофана — при 25%.

1 — Nose, 1979; 2 — Ogino, 1980; 3 — Halver, 1970; 4 — Steffens, 1985.



Потребности в отдельных аминокислотах

Аминокислоты	Карп <sup>1,2</sup> 570 г	Индийский карп <sup>3</sup>	Радужная форель <sup>4,5</sup> 1-2 г
Белок корма	40	40	—
Лизин	1,7	—	2,9 6,1
Метионин	0,855 (цист. 0,42%) 2,13	1,15 (цист. 0,14%) 2,88	—
Триптофан	—	—	0,6 1,4
Аргинин	—	—	2,5 5,4
Гистидин	—	—	—
Фенилаланин	—	—	—
Треонин	—	—	—
Валин	—	—	—
Лейцин	—	—	—
Изолейцин	—	—	—

\* Над чертой и без черты — в % к сухому корму, под чертой — в % к протеину.  
1) Viola, 1992 (лизин); 2) Schwarz et al., 1998 (метионин, цистин); 3) Muthy, Varghese, 1998; 4) Ktola, 1983 (лизин, аргинин); 5) Poston, Rumsey 1983 (триптофан); 6) Rodebushcord et al., 1995 (метионин-цистин); 7) Riley et al., 1996 (аргинин, белок 47%); 8) Нефедов, 1994; 9) Andersen et al., 1993; 10) Small, Soares, 1998.

Замечено существенное влияние температуры воды на оптимальный уровень незаменимых аминокислот в кормах карпа (Viola, 1992). Так, у семголеков потребность в лизине при температуре 20° составляет 1,45% к корму, а при 25° повышается до 2,25%. Общий протеин рациона был равен 45%. Увеличение лизина в корме при низких температурах (22°) оказалось неэффективным, а при 24–28° значительно стимулировало рост.

Снижение потребностей в аминокислотах с возрастом происходит и у лососевых рыб, что видно на примере радужной форели (табл. 25). Недавно Мурай (Murai, 1992) проанализировал данные многих авторов по оптимальному уровню аргинина, лизина, триптофана в рационах семголеков радужной форели, расположив их по массе рыб (табл. 26). Была получена четкая картина снижения потребностей (как в % к диете, так и к протеину) с увеличением массы молоди от 1–2 до 14–26 г.

по данным работ последнего времени\*

Радужная форель <sup>1,2</sup> 50–150 г	Радужная форель <sup>3</sup> (продукционные корма)	Атлантический лосось 4,7 г	Морской окунь <sup>4</sup> 100–900 г
—	40	50	36
—	—	1,99 3,98	2,2
0,85 (цист. 0,3–0,58%)	—	—	1,0 (мет. + цист)
—	—	—	0,3
1,41–2,81 3,3–6,3	—	—	1,4
—	0,7	—	0,6
—	0,9 (гир. 0,8%)	—	1,7 (фенил. + гир)
—	1,0	—	1,1
—	1,1	—	1,0
—	1,6	—	1,9
—	0,9	—	0,9

Снижение с возрастом потребностей в аминокислотах, так же как и потребностей в белке, объясняют постепенным падением темпа роста у рыб в связи с накоплением биомассы и с факторами, его определяющими. Вместе с тем есть сведения о том, что после прохождения ранних периодов онтогенеза и перехода полностью на внешнее питание состав белков тканей уже практически не меняется, несмотря на изменение скорости роста. Это установлено для сельскохозяйственных животных — ягнят, поросят, свиней (Шманенков, Бурин, 1971) и для рыб. У радужной форели массой от 1 до 400 г (Нефедова, 1991, 1995), в том числе выращенной в садках и пойманной из естественного водоема, аминокислотный состав был идентичен.

Возможно, изменение с возрастом необходимого количества аминокислот в рационах связано с тем, что молодь более активно, чем старшие возрастные группы, использует аминокислоты не только для синтеза белка, но и в качестве источников энергии. С увеличением массы у рыб возрастает доля участия липидов и углеводов в энергетическом обмене, и потребности в аминокислотах снижаются.

Потребности в незаменимых аминокислотах карпа и лососевых разного возраста и массы, в % к сухой корму (в среднем)

Аминокислоты	Карп 0,5 кг	Карп 6д-200 г	Карп 570 г	Радужная форель 1-2 г	Радужная форель 50-280 г	Чинча 2-4 г
Лизин	2,2	2,1	1,7	2,9	2,1	2,0
Метионин+цистин	1,6 (0,8-0,8)*	0,94 (0,6-0,3)	1,27 (0,85-0,42)		1,29 (0,85-0,44)	1,5 (0,5-1,0)**
Триптофан	0,3	0,2		0,6	0,2	0,2
Аргинин	1,6	1,5		1,8	1,8	2,4
Гистидин	0,8	0,6			0,65	0,7
Фенилаланин+тирозин	2,1 (1,3-0,8)**	2,0 (1,2-0,8)			2,0 (1,2-0,8)	2,1 (1,7-0,4)**
Треонин	1,5	1,3			1,2	0,9
Валин	1,4	1,2			1,2	1,3
Дейонин	1,2	1,8			1,7	1,6
Изолейцин	0,9	0,9			0,95	0,9

\* При отсутствии значения потребности в метионине 1,2 (для молодой карпа) и 1,6 (для молодой чинчи).

\*\* При отсутствии тирозина потребность в фенилаланине 2,5 (для молодой карпа) и 2,2 (для молодой чинчи).

Изменение потребностей в незаменимых аминокислотах у форели в зависимости от массы (по Mugaй, 1992)

Аминокислоты	Индивидуальная масса, г	Потребности		Температура воды, °С
		В % к сухой диете	В % к протеину	
Аргинин	2,2	2,5	5,4	9,4
	12	1,4	4,0	15
	26	1,2	3,3	12
Лизин	1,1	2,9	6,1	0,4
	5	1,9	4,2	1,5
	13,7	1,3	3,7	1,5
Триптофан	1,1	0,6	1,4	9
	13	0,2	0,6	1,5
	14	0,25	0,5	14

В работах Кима с соавторами (Kim et al., 1991; Kim, 1997) утверждается, что из 40% белка в рационах для семголеток радужной форели (масса 10—15 г) 24% удовлетворяет потребности в незаменимых аминокислотах, в то время как 16% используется в качестве источников энергии. Оказалось, что для молодежи не безразлично, в каком виде представлены источники энергии. Так, часть белка, используемого в качестве энергии, можно было заменить на один аланин или смесь заменимых аминокислот, но нельзя — на углевод декстрин. На основании проведенных исследований указанные авторы устанавливают необычно низкие потребности в ряде незаменимых аминокислот для семголеток форели: лизин — 1,3% к сухой диете, метионин+цистин — 0,8; триптофан — 0,2; фенилаланин+тирозин — 1,5 и аргинин — 1,4%. Дальнейшие исследования должны вскрыть истинные потребности, но уже сейчас очевидно, что часть аминокислот необходима в качестве источников энергии и эта доля с возрастом заменяется на углеводы и жиры. Особенно характерно это для карпа. Известно, что крупные карпы способны утилизировать повышенное количество растительной пищи, богатой энергией углеводов. Отсюда и сниженные потребности в незаменимых аминокислотах.

Причиной колебания потребностей в аминокислотах может быть и выбор метода и условий их определения. Среди применяемых методов чаще других используется изучение скорости роста рыб на рационах с разным содержанием испытуемой аминокислоты. Для корректировки состава учитывается аминокислотный спектр икры рыб, и к базовой диа-

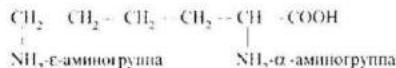
те добавляется смесь аминокислот с дефицитом одной из них. Но, по свидетельству многих авторов, рыбы, потребляющие смесь аминокислот, растут хуже, чем на диетах из кормовых компонентов, содержащих тот же состав аминокислот. Это может снижать точность определения потребностей.

Редко для уточнения потребности используются аминокислотный состав тканей рыб. При анализе неоплодотворенной икры, эмбрионов, желточного мешка радужной форели И. П. Нефедова (1991, 1994) установила идентичность аминокислотного состава их белка и предложила использовать его для стартовых кормов личинок. При переходе полностью на внешнее питание соотношение аминокислот в теле форели меняется: снижается содержание лизина, аргинина, метионина, гистидина и других аминокислот, которое с возрастом практически уже не претерпевает изменений. За оптимальное количество аминокислот в продукционных кормах автор предлагает принять их содержание в теле. Отдавая должное тому сравнительно быстрому методу, обращаем все же внимание на его ориентировочный характер, так как он не учитывает двух факторов изменения потребностей с возрастом и особенностей усвоения аминокислот пицци.

### 2.2.2. Доступность аминокислот

Усвояемость аминокислот может существенно отличаться от их валового содержания, установленного биохимическим путем. Некоторые аминокислоты корма трудно поддаются действию пищеварительных ферментов и плохо утилизируются. Доступность некоторых аминокислот для животных, в том числе и рыб, снижается в процессе производства кормовых компонентов и комбинирован под влиянием способа изготовления, особенностей обработки — чрезмерно высокой температуры, влаготермического воздействия и др. (Шманенков, 1970; Щербина, 1973; Ермакова, 1978). Потери аминокислот происходят в результате их распада, нарушения всасывания, образования трудноперевариваемых соединений по разным причинам: технологии производства, присутствие в некоторых растительных ингредиентах ядов, например, госсипола, наличие ингибиторов трипсиона, подавляющего расщепление белка, и т. д.

Высокой чувствительностью ко всем перечисленным факторам отличается важнейшая незаменимая аминокислота лизин, которая чаще других бывает дефицитной в кормах с высоким содержанием растительных компонентов. Такая чувствительность объясняется особенностью строения лизина, имеющего две аминогруппы —  $\alpha$  и  $\epsilon$ :



$\epsilon$ -группа обычно свободна и легко вступает под влиянием разных факторов в связь с различными соединениями, отчего при попадании в пищеварительный тракт изменяются контакты белка корма с протеолитическими ферментами (трипсином) и степень доступности аминокислоты снижается (Эрберсдоблер, 1980). По данным И. Д. Шманенкова (1970), доступность лизина из разных компонентов для сельскохозяйственных животных составляет 70–90%, еще меньше — для рыб (Щербина, 1973, 1984). Для двухлесток карпа переваримость лизина хлопчаточкового шрота составила лишь 47, соевого шрота — 66,5, подсолнечного жмыха — 63,2%. Более доступным для карпа был лизин гороха и злаковых (пшеницы, ячменя, овса, ржи) — 83–93%. Наиболее быстро и полно из всех изученных компонентов извлекается аргинин. Хоршей доступностью отличались гистидин, лейцин, иsoleйцин, фенилаланин.

Существенное влияние на питательную ценность белка оказывают условия и длительность хранения рыбных кормов. При хранении кормов для тепловодной карпа на складе при температурах от  $-10$  до  $+10^\circ\text{C}$  доступность лизина снизилась с 95,8 (свежий корм) до 93,7% через 4 мес. и до 78,9% — через 11 мес. (Ермакова, 1981). При хранении в условиях высокой температуры ( $+25^\circ\text{C}$ ) уже через 4 мес. произошло разложение серосодержащих аминокислот — метионина и цистина. На хроматограммах пики этих аминокислот разделились на несколько частей (Ермакова, Мосейчук, 1986). Известно, что серосодержащие аминокислоты высокочувствительны к тепловой обработке (цистин) и к окислению (цистин и метионин). Метионин легко разрушается при окислении и превращается в метионинсульфоксид, а в дальнейшем в метионинсульфон (Эрберсдоблер, 1980), что может быть причиной их разрушения при длительном хранении рыбных кормов.

Все вышесказанное объясняет, почему при определении лимитирующих аминокислот в кормах форели и карпа на первое место чаще других выходят метионин и лизин (Тимошина, 1976а, 1981; Щербина и др., 1992), причем даже в кормах, где нет преобладания растительных компонентов.

Балансирование аминокислотного состава кормов в соответствии с потребностями рыб проводят с помощью кормовых компонентов, содержащих разное количество незаменимых аминокислот. Иногда прибегают к добавкам синтетических аминокислот, особенно лизина и метионина.

## 2.3. Источники белка и аминокислот в кормах рыб

### 2.3.1. Корма животного происхождения

Наиболее богаты белком и незаменимыми аминокислотами корма животного происхождения, и на первом месте среди них стоит рыбная мука, которая повсеместно применяется в рыбных кормах. Мясная и отчасти мясо-костная мука также служат ценным источником протеина и аминокислот. Одним словом, компоненты, состоящие преимущественно из мышечной ткани — основного фонда аминокислот организма, — и являются главным их поставщиком.

В зависимости от сырья, из которого производится рыбная мука, она содержит разное количество белка и соответственно аминокислот

Содержание протеина и незаменимых аминокислот

Компоненты	Сырой протеин	Лизин	Метионин	Метионин + цистин	Триптофан
<b>Рыбная мука</b>					
Протеин 63%	63,0	5,56	1,80	2,39	0,65
Протеин 68%	68,5	5,65	2,00	3,05	0,71
Норвежская I.T.94	68,0	5,44	2,04	2,72	0,75
<b>Мясо-костная мука</b>					
1 сорт	50,0	3,19	0,78	1,32	0,46
2 сорт	44,0	2,43	0,59	1,01	0,41
Мясная мука	54,0	3,41	0,86	1,34	0,38
Кровяная мука	82,0	6,72	0,98	2,54	1,15
Молоко сгущенное обезжиренное	33,3	2,85	0,86	1,13	0,46
Казеинат натрия	86,0	6,01	0,45	0,92	1,25
Перьевая мука	79,9	1,57	0,42	3,52	0,40
Яичный порошок	46,0	2,38	1,21	2,20	0,72
Сухой белок яйца	87,4	5,04	3,18	5,13	1,27
Крылевая мука	52,8	3,30	1,03	2,52	0,47

\* Таблица составлена в основном по «Методическим указаниям по расчету процентов» 1998, кроме рыбной муки I.T.94 (Berge, Storebakken, 1996), кровяной муки (Полов и др., 1975), казеината натрия, яичного порошка и сухого белка яйца (Хим. состав..., 1979).

(табл. 27). Для нее характерен высокий уровень лизина, метионина, аргинина и других дефицитных незаменимых аминокислот, определяющих нормальный рост и обмен рыб.

В рыбных кормах обычно используют муку с содержанием протеина 63—68% и выше. Импортная рыбная мука марки I.T.94 применяется на Западе в составе кормов для личинок и молоди. Она отличается повышенным качеством, готовится при шадящем низкотемпературном режиме из особо свежей рыбы определенных видов. Такие меры предосторожности не случайны. Благодаря высокой степени ненасыщенности жиры рыбной муки могут быстро окисляться и прогоркать. К сожалению, окисленная рыбная мука в отечественных кормах нередко является причиной массовой гибели рыб в хозяйствах. В результате этого повышенный спрос рыбководов на импортные корма. Проблема качества жира в рыбных кормах будет посвящен специальный раздел в главе 3. Здесь лишь отметим,

Таблица 27

в кормах животного происхождения, % \*

Аргинин	Истинный	Фенилаланин	Тreonин	Валин	Лейцин	Изолейцин
3,82	1,68	2,67	2,71	3,43	4,82	3,04
3,73	1,43	2,75	3,00	3,81	5,30	3,27
4,01	1,56	2,79	2,79	3,33	5,10	2,99
3,43	0,81	1,66	1,61	2,26	2,94	1,42
3,08	0,61	1,33	1,22	1,77	2,27	1,10
3,40	0,86	1,54	1,59	2,16	2,80	1,43
3,61	5,25	5,82	3,36	7,38	10,33	1,07
1,21	0,99	1,70	1,48	2,23	3,43	1,94
2,77	1,92	4,72	4,21	5,9	7,89	4,43
6,40	0,35	4,00	3,92	7,41	1,08	4,60
2,46	0,90	2,20	2,64	2,55	3,77	1,77
4,72	1,82	5,06	3,68	5,46	7,02	4,86
2,30	0,40	1,70	1,7	1,90	2,50	1,80

что выбору качественной рыбной муки при и в изготовлении кормов необходимо уделять самое пристальное внимание, отчего во многом зависит дальнейший успех применения кормов. То же следует сказать и о других жиросодержащих компонентах — мясо-костной муке, рыбьем жире, фосфатидах и т. д.

К наиболее сбалансированным по соотношению аминокислот относятся белки ивн, икры, в которых есть все необходимое, чтобы обеспечить полностью потребности растущего организма. Их называют часто «идеальными» и используют для корректировки аминокислотного состава в рыбных кормах (Halver, 1970; Тимошина, 1981; Smith, 1981; Ketola, 1982 и др.).

Полноценным по аминокислотному составу является и молоко для детенышей млекопитающих. Правда, казеин (основной белок молока) характеризуется недостаточным уровнем серосодержащих аминокислот, но это компенсируется большим количеством их в сывороочном белке лактоглобулине (Штрауб, 1963). Таким образом, молоко отличается лучшей сбалансированностью аминокислот, чем его основной белок казеин. Для рыб в казеине не хватает не только метионина, но и аргинина. При очень высоком содержании лизина (6%) отношение последнего к аргинину составляет в казеине 2,2, в то время как оптимальным для рыб является 0,8—1,2. Это обычно учитывают, добавляя указанные аминокислоты, при использовании казеина в специальных опытных диетах, применяемых для определения потребностей рыб в аминокислотах (Rumsey, Ketola, 1975; Walton et al., 1982; Kim et al., 1991; Kim, 1997 и др.).

Несмотря на высокое содержание белка, не все животные компоненты полноценны по аминокислотному составу. Например, кровяная мука, которую часто используют в кормлении рыб из-за высокого количества белка (около 80% и выше), имеет специфическое соотношение ряда аминокислот, что снижает ее ценность. Она богата лизином, фенилаланином, валином, лейцином, но бедна метионином и изолоейцином (см. табл. 27). Мука из перьев птиц содержит значительное количество серосодержащих аминокислот (в основном — цистина), в ней много аргинина, но недостаточно триптофана и лизина. Желатин (каллаген после кипячения в воде) малополезен по аминокислотному составу, он почти не содержит триптофана, гистидина и очень беден цистином и тирозином. Желатин так же, как и казеин, иногда используется при составлении специальных опытных диет рыб.

Кроме животных компонентов богатым источником протеина и аминокислот являются белковые продукты микробного синтеза — пепсин, гапсин, эпсин и др. (табл. 28). Эти продукты, выпускавшиеся в нашей стране микробиологической промышленностью, показали высокую эффективность в качестве заменителей рыбной муки и других белковых компонентов в кормах рыб (Остроумова, 1977а, 1983б; Складов, 1982, 1985; Кандильс и др., 1985; Щербина и др., 1986; Остроумова и др., 1991б и т. д.). Несмотря на то, что их выпуск сейчас прекращен, мы считаем необходимым остановиться на них, так как надеемся, что они или их аналоги будут вновь производиться, хотя бы в объемах, нужных для рыбного хозяйства.

Белковые продукты микробиосинтеза представляют собой сухую биомассу одноклеточных микроорганизмов, полученных на различных субстратах. Пепсин, называемый ранее БВК (белково-витаминный концентрат), — это дрожжи рода *Candida*, культивируемые на очищенных жидких парафинах нефти (Пепсин, проспект .... 1988). Эпсин — тоже дрожжи рода *Candida*, но выращиваемые на этиловом спирте (Эпсин, проспект .... 1988). Гапсин, в отличие от двух предыдущих компонентов, является бактериальной массой (метаноноксигляющие бактерии), получаемой на природном газе. Особенно ценным продуктом для рыб оказался гапсин. По уровню белка и аминокислотному составу он близок к рыбной муке (Остроумова и др., 1991б). Включение его в корма рыб разного возраста неизменно давало хорошие результаты. Пепсин тоже богат белком и аминокислотами, но содержит меньше метионина и аргинина. Этот недостаток приходится компенсировать добавкой к рациону синтетического метионина и соответствующим балансирующим компонентов. По некоторым данным (Щербина и др., 1986), первыми лимитирующими аминокислотами в пепсине являются фенилаланин и гистидин и лишь затем аргинин и метионин.

К важным особенностям белковых продуктов микробиосинтеза следует отнести большое содержание нуклеиновых кислот (НК), связанное с высокой скоростью белкового синтеза у микроорганизмов. В дрожжах количество НК составляет 8—10% сухого вещества, в бактериальной массе — 12—14% и выше. По уровню нуклеиновых кислот эти продукты сильно отличаются от традиционных кормовых компонентов. В рыбной муке НК не превышает 2, в мясо-костной — 1, в растительных кормах — ниже 0,5%.

Такое повышенное содержание НК является одним из основных факторов, ограничивающих уровень применения белковых продуктов

Содержание протеина и незаменимых аминокислот в белковых

Компоненты	Сырой протеин	Лизин	Метионин	Метионин + цистин
Паприн (БВК)	56,0	4,37	0,78	1,01
Гаприн	66,4	4,29	2,39	2,39
Эприн	56,6	4,35	0,75	1,52
Дрожжи кормовые гидролизные	45,5	2,73	0,23	0,59
Белотин	34,0	1,40	0,38	0,74
Шроты подсолнечные, протеин 36—40%	38,8	1,39	0,81	1,62
Шроты соевые, тогстер, протеин 41—45%	42,0	2,71	0,60	1,30
Пшеница	11,5	0,36	0,18	0,38
Пшеничная мука	14,2	0,37	0,29	0,54
Пшеничные отруби	15,0	0,55	0,16	0,37
Соя	32,4	2,17	0,42	0,84
Бобы кормовые	25,0	1,62	0,24	0,48
Горох	20,4	1,48	0,25	0,53

\* Таблица составлена в основном по «Методическим указаниям по расчету рационов...» 1998, кроме паприна, гаприна (Остроумова и др., 1991), пшеничной муки, сои (Тумма, Мартыненко, 1972).

микробиосинтеза в кормлении сельскохозяйственных животных и в том числе птиц (Медико-биологические исследования..., 1972). Чувствительность к избытку НК в рационе связывают с тем, что многие животные не способны к глубокому расщеплению пуринов, составляющих основную массу (до 70%) нуклеиновых кислот. Продукты неполного распада пуринов накапливаются в организме и при избыточном поступлении вызывают патологические явления.

Что касается рыб, то они, особенно карпы, могут эффективно усваивать значительно (в несколько раз) большее количество микробных продуктов без каких-либо признаков нарушения физиологического состояния.

Заинтересовавшись этим удивительным обстоятельством, мы (Остроумова, Абрамова, 1981) попытались найти ему объяснение, обратившись к особенностям обмена нуклеиновых кислот у разных позвоночных.

продуктов микробиосинтеза и в растительных кормах, % \*

Триптофан	Аргинин	Гистидин	Фенилаланин	Треонин	Валин	Лейцин	Изолейцин
0,46	2,04	1,14	2,26	2,37	2,14	3,81	2,31
1,40	4,95	1,41	4,10	2,86	3,69	5,64	2,89
0,70	2,91	1,73	2,64	2,82	2,30	3,59	2,62
0,59	2,23	0,69	1,78	1,82	2,64	4,49	2,77
0,34	1,24	0,54	0,95	1,24	1,61	1,69	0,97
0,50	3,02	0,98	1,80	1,40	2,03	2,40	1,70
0,59	3,07	1,08	2,13	1,68	2,17	3,24	2,05
0,16	0,70	0,13	0,68	0,40	0,61	1,03	0,49
0,13	0,55	0,34	0,58	0,48	0,54	1,05	0,64
0,21	0,88	0,38	0,51	0,33	0,76	0,93	0,64
0,36	2,40	0,80	1,30	1,23	1,52	1,90	1,89
0,25	1,66	0,74	1,53	1,06	1,50	2,40	1,50
0,17	1,52	0,70	0,93	0,82	1,00	1,01	1,00

Согласно существующим в сравнительной физиологии и биохимии животных представлениям (Флоркен, 1947; Кемпбелл, 1977), у рыб имеются ферменты (у наземных животных они утрачены), благодаря которым у них происходит более полное расщепление пуринов — до мочевины и аммиака. Последние легко растворимы в воде и постоянно удаляются через жабры. Поэтому для рыб высокое содержание НК в пище не опасно, и они могут с успехом усваивать большое количество микробных продуктов.

Кроме того, выяснилось, что природная пища рыб — зоопланктон и зообентос — содержит много нуклеиновых кислот — 10—12% сухого вещества, т. е. количество, сопоставимое с их уровнем в продуктах микробиосинтеза (Остроумова, Абрамова, 1981). Далее оказалось, что отношение НК к белку, отражающее интенсивность роста и размножения организмов, было близким у личинок рыб, бесплодных, служащих им

пищей, а также в дрожжах и бактериальной массе, составив 13–19%. С другой стороны, содержание НК (1–2%), равно как и их отношение к белку (2,8–3,1%), в традиционных животных кормовых компонентах значительно ниже. Таким образом, продукты микробного синтеза являются адекватной пищей для рыб, к которой они хорошо приспособлены. Как уже сообщалось выше, в широко применяемых на теплых водах кормах ГосНИОРХ для личинок карпа (Эквиво) белковые продукты микробиосинтеза составляли основную массу рациона — 70, в кормах для сеголеток — 14–20, для товарного карпа — 10%.

Специальными исследованиями было установлено, что содержание НК в мышцах рыб не зависит от их уровня в кормах (Абрамова и др., 1986). Концентрация НК в мышцах карпа коррелировала с интенсивностью роста рыб, снижаясь с возрастом и увеличиваясь с повышением температуры воды.

В свое время в нашей стране была осуществлена обширная программа разработки, испытания и производства микробных продуктов. ГосНИОРХ принимал в них самое активное участие. Результаты исследований и производственных испытаний отражены в многочисленных статьях и специальном сборнике ГосНИОРХ (Белковые продукты микробиосинтеза в кормлении рыб..., 1991). Разработанные для карпа разного возраста корма, в которых значительная доля рыбной муки была заменена на паприн, использовались повсеместно в тепловодном рыбоводстве более 15 лет. На их воле выращено от личинок до производителей несколько поколений карпа.

Хорошо зарекомендовали себя белковые продукты микробиосинтеза и в составе стандартных кормов для молоди сиговых (Князева, 1991), причем они оказались эффективными для рыб с разным типом питания — планктофагов, бентосоядов, хищников — и использовались в кормлении пеляди, муксуна, чира, воложского сига, нельмы. Эти корма успешно применялись для сиговых в условиях Северо-Запада, Урала, Сибири.

Несмотря на высокую требовательность лососевых, так же как и сиговых, к качеству корма, замена части рыбной муки на паприн и гаприн в рационах сеголеток и товарной форели (Тимошина, 1991) тоже была эффективной. Форель отличалась высоким темпом роста при нормальных физиологических показателях. Эти корма прошли производственные испытания в ряде хозяйств Ленинградской области.

Перспективным оказалось использование белковых продуктов микробного синтеза и в составе кормов для молоди кеты (Фомин, 1991).

Замена дрожжей (паприна) на бактериальную массу (гаприн) в составе кормов для рыб разного возраста улучшала биологические показатели. При этом так же, как в случае с паприном, у рыб не наблюдалось отклонений от физиологической нормы. Изучение развития воспроизводительной системы у самок карпа, выращиваемых в условиях тепловодного хозяйства на искусственных кормах с гаприном, не выявило каких-либо изменений в состоянии половых желез (Григорьева 'Аршавская', 1991; Аршавская, 2000). Репродуктивные показатели самок карпа, получавших в течение всей жизни (от личинок) корма с включением бактериальной биомассы, соответствовали селекционным стандартам. Качество икры и личинок, полученных от этих производителей, было высоким.

В связи с бурным развитием аквакультуры на Западе и ограниченными возможностями увеличения производства рыбной муки в последнее время в ряде стран возрос интерес к бактериальным и дрожжевым компонентам как источникам белка и аминокислот для рыб, в том числе для форели и лосося (Steffens et al., 1992; Berge et al., 1995; Perera et al., 1995; Brown et al., 1996; Storebakken et al., 1998a). В Норвегии вводится в эксплуатацию завод по производству бактериальной массы. Остается только отметить, что гидролизные кормовые дрожжи, которые в течение многих десятилетий применяются в кормах рыб, имеют более низкую питательную ценность, чем описанные выше микробные компоненты, и содержат значительно меньше белка и аминокислот (см. табл. 28). Такой же или еще более низкой питательной ценностью характеризуются недавно освоенные новые продукты микробиосинтеза белотин (см. табл. 28), биотрин, биокорн, получаемые на зерновом сырье, на отрубях. По моему мнению, они значительно уступают паприну, гаприну, зирину по своим продукционным свойствам при включении их в состав кормов рыб, и причиной этому прежде всего служит низкий уровень белка и аминокислот. При их производстве в готовый продукт помимо микроорганизмов попадает определенное количество растительного субстрата, что и снижает их качество. Предложенные, не выпускаемые сейчас микробные продукты в силу особенностей субстратов представляли собой чистую биомассу микроорганизмов (отсюда и их высокая питательная ценность).

В заключение отметим, что многочисленные результаты экспериментальных работ на разных видах рыб, полученные разными институтами, а также многолетний практический опыт использования белковых продуктов микробиосинтеза в рыбном хозяйстве свидетельствуют о том, что они являются адекватным кормовым сырьем в рыбных кормах и могут сыграть ведущую роль в решении проблемы белка в индустриальном

рыбоводстве как в период становления его в нашей стране, так и в перспективе. На особой уникальной значимости этих продуктов в составе стартовых кормов мы уже останавливались ранее. Все это свидетельствует о необходимости приложить максимальные усилия и изыскать возможности восстановления производства таурина, пантрина, зирина или их аналогов для целей интенсивного рыбоводства.

### 2.3.3. Корма растительного происхождения

Растительные корма по сравнению с животными бедны аминокислотами, и, кроме того, их соотношение часто неполноценно. Так, в зерне злаковых мало лизина и часто триптофана; особым дефицитом их отличается кукуруза. Наибольшим содержанием аминокислот среди растений характеризуются бобовые. Уровень белка в сое (35–40%) приближается к его уровню в животных и микробных продуктах, горохе — 20–25, бобах — 29–31%. Характерным недостатком бобовых является низкое содержание метионина (см. табл. 28).

Шроты и жмыхи — концентрированные растительные компоненты, содержат значительно больше белка, чем семена, из которых они производятся. Эти компоненты часто служат источниками аминокислот особенно для старших возрастов рыб и в наибольшей степени — для карпа. Но как уже сообщалось, при тепловой обработке, которой подвергаются семена для извлечения масла, происходит снижение доступности ряда аминокислот, особенно такой дефицитной, как лизин. Соевые шроты, так же как и сама соя, характеризуются высоким содержанием лизина, но низким уровнем метионина.

Большая часть шротов и жмыхов отличается повышенным количеством аргинина, что очень важно при использовании их в рационах рыб. К отрицательным их свойствам относится высокое содержание клетчатки, что ограничивает их применение в кормах лососевых и других рыб, чувствительных к этому фактору.

### 2.3.4. Синтетические аминокислоты

В целях лучшего балансирования аминокислотного состава в кормах добавляют синтетические аминокислоты или специальные их кормовые препараты. Чаще других добавляют лизин и метионин, так как именно они оказываются лимитирующими в кормах рыб.

Многочисленные опыты, проведенные в разных странах на разных объектах рыбоводства, по включению в диеты отдельных незаменимых аминокислот или их комбинации давали неоднозначные результаты. В одних случаях получали ускорение роста, снижение смертности, улучшение кормового коэффициента (на лососевых — Rumsey and Ketola, 1975; Тимошина, 1976a; Arzel et al., 1995; на карпе — Садыхов, 1971; Viola, 1992; на карпе и канальном соме — Murai et al., 1982), в других — рыболовный эффект не зафиксирован или мало заметен (на карпе Корнесс, 1969a; Albrecht, 1972; Тимошина и др., 1977; на канальном соме — Lovell, 1976).

Причинами такой противоречивости могут быть различные обстоятельства:

1. Отдельные аминокислоты вводили часто в состав кормов с большим содержанием растительных компонентов без корректировки рациона по другим аминокислотам, т.е. практически опытные корма, несмотря на добавки, продолжали быть несбалансированными. Как показали исследования (Rumsey and Ketola, 1975), лишь добавление к несбалансированному рационам комплекса 6–8 незаменимых аминокислот существенно улучшало рыболовные результаты. Добавка одного-двух и даже трех аминокислот (гистидина, лизина, метионина) к рациону, основанному на соевой муке, не улучшала результатов.

2. Отрицательные результаты могли получаться и при избыточности добавляемых аминокислот, если они вводились в корма, где уже преобладали животные компоненты, и, следовательно, их добавление было излишним.

3. Даже при правильном расчете баланса аминокислот в рационах трудно учесть все факторы, влияющие на их усвоение, например доступность отдельных аминокислот из основного рациона, которая изменяется в процессе хранения кормов и под влиянием других факторов.

4. При потреблении кормов с аминокислотными добавками может происходить нарушение синхронности всасывания аминокислот. Белковые связанные аминокислоты освобождаются только в процессе гидролиза белка, в то время как добавленные синтетические аминокислоты быстро всасываются и при отсутствии или недостатке других незаменимых аминокислот в клетках подвергаются катаболизму. Таким образом, они уже будут потеряны для синтеза белка, который осуществляется только при наличии всего комплекса незаменимых аминокислот.

Для замедления всасывания добавляемых аминокислот предпринимались попытки их капсулирования с помощью различных органических



веществ. На кормах, содержащих добавку аргинина с агаровым покрытием, рост форели был значительно интенсивнее, чем при использовании аргинина без покрытия (Coweу, 1992). Казеиновая «сулаковка» метионина также стимулировала рост карпа, но не отражалась на скорости роста канального сома (Murai et al., 1982).

Было отмечено, что радужная форель использует кристаллические аминокислоты эффективнее, чем карп. Возможно, это связано с более медленной абсорбцией аминокислот в кишечнике у холодолюбивых рыб (Murai, 1992).

Очевидно, что необходимо дальнейшее изучение возможности и эффективности корректировки аминокислотного состава рыбных кормов путем введения отдельных аминокислот.

В собственных исследованиях мы включали синтетический DL-метионин в состав стартовых кормов для карпа, содержащих большое количество цанрина, дефицитного по метионину. Аминокислота вводилась в количестве 0,5, 1,0 и 1,5% к рациону. Наблюдали четкую корреляцию темпа роста личинок с увеличением метионина в корме (рис. 7). Лучшие результаты прироста отмечены при 1,0 и 1,5% метионина, а более высокая выживаемость молоди — при 0,5 и 1,0%. В связи с этим остановились на доле метионина 1% к рациону, обеспечивающей высокую скорость роста и жизнестойкость ранней молоди.

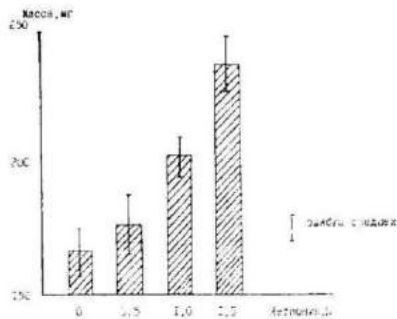


Рис. 7. Рост личинок карпа при добавлении метионина в стартовые корма

\*\*\*

В заключение еще раз подчеркнем, что потребности рыб в высоком уровне белка определяются их биологическими особенностями, и попытки использовать в рыбоводстве малобелковые дешевые растительные корма не принесут успеха. Они не могут обеспечить интенсивную скорость роста рыб при минимальных затратах корма.

Помимо основного источника протеина в питании рыб — рыбной муки, важнейшим резервом остаются белковые продукты микробного синтеза, к усвоению которых рыбы хорошо приспособлены.

Большую экономию можно получить, подробно исследовав потребности рыб в белке и аминокислотах в зависимости от температуры воды и разработав на этой основе специальные корма для разных сезонов. В условиях оптимальных температур они должны обеспечить интенсивный пластический обмен, а при низких для вида температурах поддерживающий. В последнем случае корма могут быть значительно дешевле.

Наиболее острой проблемой кормления рыб в настоящее время является отсутствие или неэффективность стартовых кормов, особенно для карповых. Для решения этой задачи необходимы дальнейшие исследования особенностей пищеварительной функции в раннем онтогенезе у рыб разных видов и научный поиск адекватных источников белка в рационах личинок с учетом их потребностей в диспергированной пище из-за слабого развития полостного переваривания.

## Жиры в питании рыб

Жиры, поступающие с кормом, играют первостепенную роль в энергетическом обмене рыб. При окислении они освобождают в два раза больше энергии, чем белки, и в несколько раз больше, чем углеводы корма. Велико значение липидов пищи и для структуры тканей. Они являются источником незаменимых жирных кислот и составляют в комплексе с белками основу клеточных мембран. От липидов зависит эффективность тканевой проницаемости и ее адаптация к разным температурам. Кроме того, с жирами связано поступление и накопление в организме рыб жирорастворимых физиологически активных веществ — каротиноидов, ряда витаминов (А, Е, Д, К) и др.

## 3.1. Жир как источник энергии

Поскольку незаменимые жирные кислоты составляют малую величину и, кроме того, эффективно удерживаются в организме, а источником энергии помимо жиров могут быть белки и углеводы, потребность рыб в жирах как поставщиках энергии не имеет четких границ.

## 3.1.1. Количество жира и жировое перерождение печени у радужной форели

Точка зрения на необходимое содержание жира в кормах рыб неоднократно менялась. Так, в 50-60-е гг. предлагалось ограничить его в составе пастообразных кормов люцисея до 3-5% (Phillips, Podoliak, 1957; Rasmussen, 1961; Phillips, 1970 и др.), что объяснялось широко распространенным в те годы заболеванием форели, потребляющей некачественные корма, жировой дегенерацией печени, которую часто связывали с обилием липидов в корме. Вместе с тем причиной этого заболевания, как выяснилось, было употребление недоброкачественных кормов с окисленным жиром.

У форели, потреблявшей такие корма, развивалось зернистое перерождение печени, которое сопровождалось анемией и массовыми отходами рыб (Малп, 1952; Факторович, 1956, 1963; Остроумова, 1957; Хасимото, Окаити, 1968 и др.). Другой причиной жировой дегенерации печени могла быть несбалансированность кормов, в том числе избыток углеводов, дефицит витаминов, отдельных аминокислот.

Известно, например, что у высших животных недостаток метионина — незаменимой аминокислоты — приводит к патологическому накоплению жира в печени (Черес, 1953).

Исследованиями ГосНИОРХ под руководством проф. Т. И. Привольнева в 60-е гг. (Привольнев и др., 1964, 1969), удалось установить, что включение в пастообразный рацион форели 10% подсолнечных фосфатидов предохраняет рыб от жировой дегенерации печени и сопутствующей ей анемии. При этом рыба лучше росла, имела минимальный отход, количество жира в печени снижалось более чем в 2 раза при повышении общей жирности рыб, содержание гемоглобина и эритроцитов нормализовалось. Далее было показано (Шестакова, 1976б), что присутствие фосфатидов в корме обогащает печень форели фосфолипидами, особенно за счет лецитиновой фракции (фосфатидилхолин), отличающейся своими сильными антиоксидантными свойствами. В зависимости от уровня фосфатидов в корме содержание фосфолипидов в печени увеличивалось следующим образом (Сернунина-Шестакова, 1979):

Фосфатиды в корме, %	Фосфатиды в печени, % от общего содержания липидов в органе
2	35,2
6	43,9
10	45,5

Анализируя полученные в нашей лаборатории данные и используя сведения, известные из биохимии животных, механизм благотворного влияния подсолнечных фосфатидов на жировой обмен печени форели можно объяснить по крайней мере следующими тремя факторами:

1. Фосфатиды — естественные антиоксиданты — сдерживают процессы перекисного окисления липидов.
2. Фосфатиды, входя в структуру липопротеинов крови, осуществляют липотропную функцию, т. е. выводят избыточные жиры из печени.

Липотропной функцией обладают структурные элементы фосфатидов холин и инозит.

3. Фосфатиды, благодаря присутствию в их составе холина — соединения, богатого метильными группами, — оказывают сберегающее действие по отношению к метионину. Известно, что при недостатке холина для его синтеза используются метильные группы метионина и, таким образом, дефицитная аминокислота тратится для белкового синтеза. Сбережение метионина может быть одной из причин стимуляции белкового роста рыб, подучающих добавку фосфатидов к кормам. Кроме того, включение фосфатидов в рацион форели повышает степень переваримости и усвоения белка (Бризинова, Стрельцова, 1969).

В рационах с фосфатидами содержание жира в кормах форели достигало 13—17%. По свидетельству ряда авторов того времени (Schäperclaus, 1954; Маликова и др., 1969; Шабалина, 1979), присутствие 10—17% свежего жира в пастообразных кормах форели и молоди лосося не наносило вреда. Напротив, оно благоприятно отражалось на скорости роста и живучести рыб. Японские авторы подняли цифру безопасного уровня жира в кормах лососевых до 25% (Хасимото, Оканти, 1968).

### 3.1.2. Жиры в сухих гранулированных кормах

Новый шаг в кормлении рыб — применение сухих гранулированных кормов, изготавляемых на комбикормовых заводах, вызвал необходимость уменьшить количество жира в составе рецептов. Этого требовали особенности технологии производства гранулированных кормов. Включение большого количества липидов резко снижало прочность гранул. Количество жира приходилось снижать до 3—5%. Но скоро появился новый способ включения жиров в гранулированные корма — обволакивание (спрыскивание) жирами уже готовых гранул. Такой способ дает возможность значительно увеличить количество липидов в корме. В последнее десятилетие это направление получило развитие, особенно в зарубежной практике, в связи с неблагоприятной экологической ситуацией в водоемах. Повышение жира в составе рациона способствует более эффективной утилизации питательных веществ кормов, снижению количества выделяемых экскрементов. Считается, что если рацион богат холином, метионином, токоферолом, то рыбы способны усваивать корма с 20—30% жира (Lee, Sinnhuber, 1972). Именно такой высокий уровень липидов и даже выше (33—36% Rorvik et al., 1998) может содержаться в современных импортных кормах для лососевых. Между тем в последнее время появи-

лись сигналы об избыточной жирности рыб, выращенных на наших рыболовных предприятиях на зарубежных кормах. Будущее покажет, что является причиной этого — состав кормов, ошибки в технологии их применения или особенности условий содержания рыб. В ГосНИОРХе недавно получены хорошие результаты при разработке новых высококачественных экструдированных кормов для форели с содержанием жира 17—18% (Остроумова и др., 1998). Приrost двухлеток форели был в 2 раза выше, чем на стандартных отечественных кормах, а кормовые коэффициенты в условиях оптимальной температуры составляли 1,0—1,1. По рыбоводно-биологическим показателям форель не уступала рыбе, содержащейся на импортных (финских) кормах.

### 3.1.3. Соотношение жира и белка в рационах. Энерго-протеиновое отношение

Поскольку энергетический и пластический обмен — две стороны единого процесса, потребность в жире и белке взаимосвязаны. Поэтому при разработке рецептуры кормов специальное внимание уделяется соотношению белка и жира в рационах. Еще в 60-е гг. американские исследователи Фишлинс с сотрудниками (Phillips et al., 1966; Phillips, 1970) показали, что увеличение липидов с высоким йодным числом в кормах форели повышает эффективность использования белка на рост и, следовательно, выполняет белоксберегающую функцию.

Белоксберегающая роль липидов установлена для разных видов рыб, в том числе для тюрбó, канального сома, карпа, камбалы, морского караса, атлантического нахтуса и др. (Yone et al., 1971; Stickney, Andrews, 1972; Щербина и др., 1975; Cowey et al., 1975; Adron et al., 1976; Andersen, Alsted, 1993; Aksnes et al., 1996), а также подтверждена на радужной форели (Остроумова, 1972б, 1974а; Коуи, Сарджент, 1983 и др.). При этом липиды проявляют более значительный белоксберегающий эффект, чем углеводы, по крайней мере в рационах холодолюбивых рыб (Phillips et al., 1966; Остроумова, 1988а, б).

Повышение липидов в корме снижает вовлечение белка в энергетический обмен, способствует его удержанию в организме и использованию для роста. При изучении метаболизма печени европейского угря, получающего разные соотношения белка и жира в рационах, было установлено, что увеличение жира ведет к подавлению катаболизма аминокислот и сохраняет, таким образом, их для синтеза белка. В то же время повышение

протеина в составе рациона вызывало ускорение глюконеогенеза (Suarez et al., 1993), т. е. образования глюкозы из белка, и, включение, таким образом, последнего в энергетический обмен организма.

Следовательно, потребность в белке можно регулировать путем включения разных количеств жира. По свидетельству Огино (Ogino, 1979), при низких количествах жира в рационах форели должно содержаться не менее 40—50% белка, но эти цифры можно понизить до 35% без изменения скорости роста рыб, если главным источником энергии будут липиды. Углеводы лишь не могут выполнять у форели энергетическую функцию столь же эффективно, как белки и жиры. В современных условиях идут другим путем — более решительно увеличивают количество жира в кормах (до 30—36%), сохраняя достаточно высокий уровень белка, что приводит к лучшей усвояемости питательных веществ. При этом происходит снижение кормовых затрат на прирост, уменьшается загрязнение воды экскрементами. Например, при увеличении жира с 22 до 30% в рационах атлантического лосося экскреция аммония снизилась на 35, фосфора — на 22 и органических соединений — на 23% (Johnsen et al., 1993). Несмотря на то, что уровень белка уменьшился в рационе с 44,2 до 38,2%, интенсивность роста рыбы несколько повысилась, и кормовые затраты снизились.

Изложенное выше свидетельствует о том, что искусственные корма обычно существенно отличаются по химическому составу от естественных, в которых значительная доля протеина является источником энергии. Известно, например (Шульман, 1972, 1978), что доля белка в энергетическом обмене некоторых рыб в естественных условиях достигает 70% (скорпиона). Это характерно для малоподвижных рыб. С понижением температуры воды доля участия белка в энергетическом обмене повышается.

При составлении рецептов искусственных кормов стараются свести до минимума использование белка для энергии, сохраняя его для роста и обновления тканей.

Пока еще нет четкого количественного представления о том, какую часть белка, используемого в организме рыб для энергетических целей, можно заменить в разных условиях для разных рыб на другие источники энергии, хотя работа в этом направлении ведется давно. Ранее было показано (Pfeffer, 1982), что при промышленном выращивании форели более половины азота корма выводится в воду в виде аммония, следовательно, более половины поступившего протеина теряется для роста и расходуется в качестве источника энергии.

Очевидно, что степень использования белка и жира в энергетическом и пластическом обмене зависит от физиологических и абиотических факторов.

Потребность в энергетических и пластических веществах у рыб меняется с возрастом. В наших опытах в пастообразные корма сеголеток и двухлеток форели с целью увеличения липидов (Остроумова и др., 1971; Остроумова, 1972б, 1974а) вводили разное количество подсолнечных фосфатидов. Сеголеткам давали 0, 5, 10 и 15% этих жироподобных веществ, содержание жира в сухом веществе корма увеличивалось при этом соответственно до 11; 19; 27 и 35%. Содержание белка в расчете на сухое вещество было постоянным — 55,8%. Энерго-протеиновое отношение (ЭПО), т. е. количество килокалорий корма на 1 г белка, рассчитывали с использованием calorimetric coefficients, установленных Филлипсом (Phillips, 1970) для форели и отражающих обменную энергию (т. е. энергию, которую усваивает рыба из корма): при потреблении 1 г белка — 3,9 ккал, 1 г жира — 8,0 и 1 г углеводов (сырой крахмал) — 1,6 ккал. Полученную calorimetricity 100 г корма, выраженную в ккал, делили на количество граммов белка в 100 г корма. И, таким образом, получали ЭПО рациона. По мере увеличения жира в наших рационах ЭПО увеличивалось следующим образом: 5,8; 7,0; 8,2; 9,4 ккал на 1 г белка.

Оказалось, что при потреблении этих кормов интенсивность роста (жончная масса) сеголеток повышалась только с увеличением ЭПО от 5,8 до 7,0 (рис. 8). Лучшие результаты роста сеголеток получены при введении 5% фосфатидов. В сухом веществе этого корма содержалось 55,8 белка,

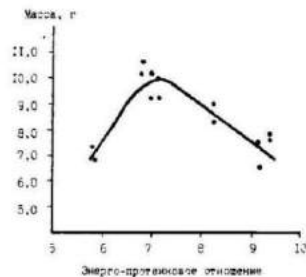


Рис. 8. Рост сеголеток форели в зависимости от энерго-протеинового отношения в рационах

19 — жира и 13,8% углеводов (БЭВ). На долю белка приходилось более половины всех килокалорий рациона (55%). ЭПО составляло 7,0. Дальнейшее увеличение калорийности корма путем увеличения липидов при неизменном белке снижало скорость роста молоди, вызывало повышенный процент гибели, избыточное отложение жира в теле, изменяло обычное соотношение альбуминов и глобулинов крови.

Особенно неблагоприятным оказалось высокое количество жира (32% сухого вещества) при пониженном содержании белка (30%) в другом опыте с молодькой форели. Энерго-протеиновое отношение при этом увеличилось до 12,8. Скорость роста молоди резко упала, появились признаки патологического ожирения и анемии, жирность повысилась до 15% вместо 9,4 на рационе с тем же уровнем жира, но при более высоком содержании белка (55,8% сухого вещества).

Полученное в эксперименте с молодькой форели резкое повышение жирности на рационах с низким содержанием белка отражает общую закономерность энергетического обмена животных: избыточное отложение жира в организме на кормах, дефицитных по белку, но с достаточным содержанием других источников энергии.

Накопление большого количества жира в тканях при дефиците белка свойственно разнообразным, далеко отстоящим друг от друга в систематическом отношении организмам. Характерно, что даже у микроорганизмов, например у дрожжей, недостаток атома в питательной среде приводит к «ожирению» клетки, т. е. к избыточному накоплению липидов (Грачев и др., 1980).

В опытах с двухлетками форели, проводившихся по той же схеме, в корма вводилось разное количество фосфатидов (от 2 до 15%). ЭПО и изменялось от 6,1 до 11,0 ккал на 1 г белка.

В отличие от молоди у двухлеток форели увеличение энерго-протеинового отношения до 10–11 (верхний предел не был установлен) стимулировало рост и повышало жирность рыб без каких-либо патологических отклонений, включая картину крови. При этом 23–25% поступившего с кормом белка использовалось на рост (рис. 9). В сухом веществе таких кормов содержалось 42,5% белка, 29,8 — жира, 16,1% углеводов (БЭВ). Доля энергии, представленная белком, составляла 38,5%.

Таким образом, оптимальным для интенсивно растущей молоди, не откладывающей большого количества жира в теле, являются рационы, в которых на 1 г белка приходится около 7 ккал энергии. Для интенсивного роста двухлеток форели 1 г белка должен сопровождаться 10–11 ккал энергии, а возможно, и выше. В этом случае можно ожидать высокого темпа роста и хорошей жирности рыбы. Доля энергии, представленная бе-

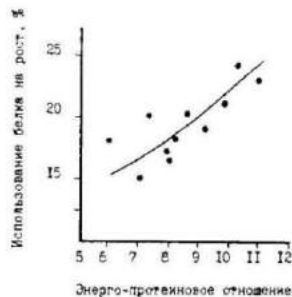


Рис. 9. Использование белка на рост двухлеток форели в зависимости от энерго-протеинового отношения в корме

ком, может быть понижена в рационах рыб старших возрастов до 36–40%, в то время как для седелеток не должна быть ниже 55%.

Поскольку у растущего организма потребность в белке выше, нарушения, возникающие при недостаточном поступлении белка, в молодом организме более глубоки и наступают быстрее, чем у взрослого (Кремер, 1965).

Сходные оптимальные энерго-протеиновые отношения для рыб разного возраста были названы и в рационах других видов: для молоди голяка — 7,5 (Ringrose, 1971), для молоди лосося — 6,9–7,2 (Рыжков, Позина, 1976; Маликова и др., 1978а). Недавно испанскими авторами (Pérez et al., 1997) при выращивании молоди морского окуня массой от 2–3 до 14–16 г установлены наиболее благоприятные соотношения белка, жира и углеводов. Они составили соответственно 45, 13 и 25%. Если рассчитать энерго-протеиновое отношение этого рациона, то оно тоже оказывается равным 7,1 ккал на 1 г белка. Для молоди морского леща более крупных размеров (42–46 г) лучшим оказался рацион, в котором на 1 г белка приходилось 35,7 кДж (т. е. 8,5 ккал) энергии при содержании в корме переваримого протеина 48% и переваримого жира 15,8% (Vergara, Jaussey, 1993).

В работе Коуи и Сарджента (1983) приведен расчет усвоения белка в организме взрослой форели в зависимости от отношения его калорийности к общей калорийности рациона. Наибольшая эффективность усвоения белка, если выразить приведенные этими авторами цифры в энерго-

Эффективность форелевых районов с разным содержанием белка, жира, энерго-протеинового отношения\*

Показатели	Районы для молоди			Районы для старших групп			
	1	2	3	4	5	6	7
Белок, %	43,5	42,0	40,3	48,0	46,0	44,4	42,0
Жир, %	6,3	12,3	18,6	12,0	15,2	18,4	22,6
ЭПО	5,1	6,2	7,6	5,9	6,5	7,3	8,2
Суточный прирост, %	5,06	6,13	7,8	1,23	1,37	1,46	1,55
Кормовой коэффициент	1,15	0,97	0,85	1,32	1,16	1,11	1,04

\* По Cottage, 1994. ЭПО рассчитано нами.

протеиновом отношении, получается при использовании кормов, в которых на 1 г белка приходится 10—12,5 ккал, т. е. совпадающие с нашими наиболее эффективными районами для двухлеток форели.

Также же оптимальные соотношения энергии и белка получены и для канального сома (конечная масса 300 г). Более высокий темп роста отмечен на районах с ЭПО 10—11 (Robinson, Meng, 1997). Но в отличие от районов лососевых, богатых жирами, в кормах сомов большая часть энергии была представлена углеводами растительных компонентов (соя, кукуруза, пшеница). Снижение ЭПО до 8,9, равно как и повышение до 13,1 и 16,2, вызывало заметное падение скорости роста сомов.

Энерго-протеиновое отношение оказывает прямое влияние на аккумуляцию жира в организме рыб. Количество депонированного жира зависит не столько от его уровня в корме, сколько от его соотношения с уровнем белка. Чем выше ЭПО, т. е. чем выше калорийность корма при одинаковом содержании белка, тем больше липидов резервируется в организме рыбы; и, наоборот, при повышении количества белка в корме без изменения содержания жира (т. е. при снижении ЭПО) происходит обеднение организма липидами.

Как уже сообщалось, в 70—80-е гг. стремились снизить содержание белка в рационах рыб путем увеличения других источников энергии (Ogino, 1979 и др.). В последнее время появилась новая тенденция — сильно увеличивать количество жира в рационах (особенно для лососевых) при сохранении высокого уровня белка — 40—50%, что способствует повышению интенсивности роста рыб и эффективности усвоения корма. В этой связи интересным было определить, как отразились новые соотношения белка и липидов в кормах на энерго-протеиновое отношение (ЭПО).

В табл. 29 приведен сделанный нами расчет ЭПО для таких современных районов. Использованы данные Корразе (Cottage, 1994), в работе которого представлены суточные нормы и кормовые коэффициенты для форели разного возраста по мере постепенного повышения уровня жира при достаточно высоком содержании белка в кормах. При таких концентрированных районах содержание углеводов минимально и им можно пренебречь. Оно не приводится автором.

Оказалось, что на лучших районах, при которых получены наиболее высокой прирост и низкие кормовые затраты, ЭПО для молоди (начальная масса 0,5 г) составило 7,6, а для старших возрастных групп — 8,2, т. е. было близким к ЭПО, установленным ранее для менее калорийных кормов (для молоди — 7,0—7,5; для старших групп — 10—11). Но всей вероят-

ности, для взрослых рыб ЭПО высококалорийных кормов можно увеличить до 9—12, что в последнее время и происходит: в районах для лососевых количество жира повышается до 30—38% при содержании протеина около 40%. При этом кормовые коэффициенты снижаются до минимума (ниже единицы).

В современном (2000 г.) проспекте датской фирмы BioMar, производящей рыбные корма, указывается, как менялось по годам соотношение белка, жира и углеводов в кормах для старших возрастных групп лосося (% от корма):

	1975	1984	1987	1995	1997	1998
Белок	58	45	42	40	40	38
Жир	8	22	26	33	38	38
Углеводы	24	17	15	11	9	12

Увеличение жира в районах положительно сказалось на скорости роста рыб и кормовых затратах, которые стали меньше единицы.

Если рассчитать энерго-протеиновое отношение в районах по годам, то оказывается, что в 1975 г. оно было очень низким — 5,7. В этом случае значительная доля белка расходовалась для получения энергии. В дальнейшем, с увеличением жира в кормах, ЭПО постепенно нарастало и достигло 10—12 ккал на 1 г белка: в 1984 г. — 8,4; 1987-м — 9,4; 1995-м — 10,9; 1997-м — 11,86 и в 1998-м — 12,4. Это позволило сократить непроизводительный расход белка на энергетические цели и более рационально использовать его на рост рыб.

Рассмотренные материалы показывают, что независимо от концентрации кормов и их консистенции (настообразные, сухие) лучшие результаты получаются при сходном соотношении белка и энергии. Каждый грамм белка должен сопровождаться одним и тем же количеством энергии, различающимся для рыб разного возраста: около 7 ккал для мальков и 10—12 ккал для старших возрастов рыб.

В заключение отметим, что сверхвысокие дозы жира в кормах (30% и выше) из-за способности к быстрой проторкаемости требуют особой тщательности к подбору качественных компонентов и к составу биологически активных веществ, а в хозяйствах — создания идеальных условий выращивания рыб и хранения кормов.

### *Температура*

С увеличением температуры в пределах оптимума у рыб повышается интенсивность энергетического и пластического обмена, при этом скорость увеличения пластического обмена опережает скорость нарастания энергетического. Поэтому при повышении температуры, как уже сообщалось, увеличивается потребность в белке. Но при этом возрастает (в меньшей мере) и потребность в энергии. На холодолюбивых рыбах (на форели) исследовали влияние разных температур (12 и 16 °С) при кормлении рыб низко- и высокожировой диеты при одинаковом содержании белка (Atherton, Aitken, 1970; Atherton, 1975). Если форель при повышении температуры с 12 до 16° продолжала получать низкожировую диету, то у нее возрастал расход белка на энергетические нужды. Об этом свидетельствовало увеличение экскреции азота. При высокожировой диете этого не происходило. Жир оказывал белокосберегающую роль, азот удерживался в организме, и скорость роста повышалась.

При снижении температуры повышенного содержания жира не требовалось.

Для карпа эффект от прибавления жира к рациону проявлял себя только начиная с 22° и выше (Щербина, 1980). В то же время при очень низких зимних температурах (3°) было замечено благоприятное действие на лососей в морской воде (крупная рыба — 3—5 кг) рационов с более высоким уровнем жира — 36% против 33 (Rorvik et al., 1998). Отмечено снижение кормового коэффициента (1,2 против 1,45) и повышение прироста. В летнее время при температуре 15°, напротив, подобные тенденции замечены при меньшем содержании жира — 33%: кормовой коэффициент 0,87 против 0,93 и более высокий прирост. Таким образом, согласно результатам нор-

вежских исследователей, содержание жира зимой в рационах лососей может быть выше, чем летом, тогда как доля белка, наоборот, должна быть выше летом.

Есть сведения и о преимуществе для сеголеток карпа зимой на теплых водах кормов с высоким (20%) содержанием фосфатидов и 1% рыбьего жира по сравнению с кормами без этих жировых добавок (Дюкукина, 1978; Корнеев, 1982). В наших опытах включение 3% фосфатидов в корма сеголеткам карпа с октября по май не повлияло на результаты зимовки в условиях теплых вод.

### *Реакция холодолюбивых и теплолюбивых рыб на включение жира в корма*

Рыбы разных видов и экологии по-разному реагируют на введение жира в корма. Как было показано выше на лососевых, жир оказывает благоприятное действие — стимулирует рост, улучшает физиологическое состояние.

Несмотря на то, что вопросами кормления сиговых стали заниматься сравнительно недавно (Канищев, Люкшина, 1975; Радеко и др., 1983; Князев и др., 1984), можно уже сейчас с уверенностью сказать, что потребности сиговых в энергии корма сходны с потребностями форели и могут удовлетворяться теми же источниками. Исследованиями Л. М. Князевой с соавторами (Князев и др., 1984; Князев, Богданова, 1986; Князев, 1988) показано, что увеличение жира от 3 до 9% при неизменном белке (47,4%) в кормах для мальков сига и сигади стимулировало скорость их роста и повышало выживаемость. Те же результаты были получены и при введении фосфатидов в количестве от 1,5 до 5,0%. Для мальков сигади лучшие рыбопродуктивные показатели были продемонстрированы на рационах с 3—5% фосфатидов. В стандартных кормах, разработанных ГосНИОРХ для ранней молды сиговых, содержание белка составляет 42—43, жира — 8—9%, ЭПО 6,4—6,6 ккал на 1 г белка. Последнее несколько ниже, чем предусмотрено для молды форели, лососей, только (7—7,5), но возможны и дальнейшие корректировки рецептуры кормов. Так, в работе С. А. Головачева (1986) утверждается, что стартовые корма для сиговых должны содержать свыше 9—10% жира, а это уже приблизит ЭПО к 7.

Преимущественное использование жира, а не углеводов в качестве энергии у форели и лососей часто объясняют их хищническим типом питания и ограниченными возможностями утилизировать углеводы. Но, как видим, и такие в основном мирные рыбы, как сиговые, обладают теми же

свойствами. Общим для этих видов рыб является их низкая температура обитания. Они относятся к холодолюбивым видам, и именно этим объясняется (Остроумова, 1988б), что основными источниками энергии в кормах у этих рыб являются белки и жиры.

В этой связи остановимся на теплолюбивых рыбах, среди которых есть также мирные (например, карпы) и хищники (канальный сом и др.).

Работами японских исследователей (Watanabe et al., 1975) было показано, что, в отличие от форели, карпы могут существовать поразительно долго (несколько месяцев) на рационах вообще без жиров и при этом лишь немного отстают в скорости роста. У форели в таких случаях довольно быстро возникает шоковое состояние.

Включение разных видов жира в корма карпа, по данным ряда авторов, вызывает лишь небольшое (по сравнению с дососевыми) ускорение роста и часто не дает четкой корреляции с нарастанием массы (Марченко и др., 1969; Щербина и др., 1975; Steffens, Albrecht, 1984). В условиях тепловодного рыбоводства для интенсивного роста карпа массой 40–350 г оказалась достаточным около 5% жира (4,3–4,9%) при уровне белка 35–40% и 35–36% углеводов вместе с клетчаткой (Остроумова, 1988а). Для более крупного карпа (около 900 г) оптимальный уровень жира в рационе при том же содержании белка и углеводов составил 6–7%. Дальнейшее увеличение жира не влияло на скорость роста рыб, так как основным источником энергии были углеводы.

В условиях оптимальных для теплолюбивого канального сома температурах (27–30 °С) очень высокий темп роста его был отмечен при содержании жира до 10% (Stickney, Andrews, 1972). При повышении жира с 8 до 16% существенных изменений в скорости роста не отмечено (Стинки, 1986).

Таким образом, в условиях высокой температуры источником энергии для теплолюбивых рыб служат углеводы, которые и проявляют белок-сберегающую функцию. Увеличение жира в рационах свыше 5–6% не оказывает существенного влияния. Обычно в состав рационов теплолюбивых рыб (как с хищным, так и мирным типом питания) вносят значительно больше растительных компонентов, чем для холодолюбивых.

## 3.2. Жирные кислоты

### 3.2.1. Общие сведения и физиологическая роль

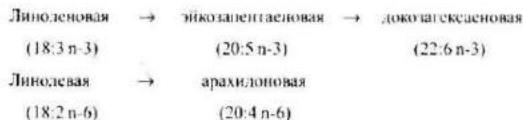
Долгое время жир в питании рыб оценивали только с энергетической точки зрения. В дальнейшем выяснилось, что биологическая ценность жира зависит от присутствия незаменимых (эссенциальных) полинасы-

щенных жирных кислот. На морских и пресноводных объектах было показано, что жирнокислотный спектр липидов рыб отражает в той или иной степени состав жира беспозвоночных, которыми они питаются.

С пищей в организм рыб поступают насыщенные, мононенасыщенные (с одной двойной связью) и полиненасыщенные (с несколькими двойными связями) жиры. Насыщенные в основном представлены пальмитиновой (16:0) и стеариновой (18:0) кислотами, мононенасыщенные — пальмитолеиновой (16:1 n-7) и олеиновой (18:1 n-9). Насыщенные и мононенасыщенные жирные кислоты могут синтезироваться в организме рыб из углеводородных остатков углеводов и белков. Основная масса этих кислот входит в большое количество в состав резервных нейтральных жиров — триацилглицеринов (триглицериды), которые являются главным энергетическим запасом организма.

Полиненасыщенными (полиеновыми, высоконепредельными) жирными кислотами (ПНЖК) называют кислоты, имеющие от 2 до 6 и более двойных связей (Ржавская, 1976). Они не образуются в организме животных, в том числе рыб, и их источником служит только пища. Этим кислотам принадлежит исключительно важная структурная и функциональная роль в составе полярных липидов фосфолипидов, образующих вместе с белками основу клеточных мембран.

К ПНЖК относятся линоленовая и линолевая кислоты, а также их производные — эйкозапентаеновая, докозагексаеновая и арахидоновая, которые образуются через ряд промежуточных стадий путем пролонгации (удлинения углеводородной цепи) и десатурации (повышения ненасыщенности за счет увеличения числа двойных связей):



Первая цифра в формуле жирных кислот обозначает число углеродных атомов ( $C_{18}$ ,  $C_{20}$ ,  $C_{22}$ ), вторая — число двойных связей (2, 3, 4, 5, 6). Третья — положение первой двойной связи, считая от метильного конца (n-3, n-6). Эти последние цифры определяют и принадлежность кислот к

\* Жирнокислотный состав липидов пресноводных и морских организмов подробно рассмотрен нами в главе 1 (см. табл. 9, 10).



семейству линценовой (n-3) и/ли линценовой (n-6). Часто их обозначают ω 3 и ω 6. Среди полиеновых кислот у рыб встречаются жирные кислоты и с более высоким содержанием двойных связей, но их количество незначительно.

По сравнению с жирами на земных животных липиды рыб и других водных организмов отличаются гораздо более высокой степенью ненасыщенности, что связано с относительно низкой температурой обитания. Для них, особенно для морских организмов, характерны жирные кислоты с 5 и 6 двойными связями (ω-козапентаэновая и докозагексаэновая) линценового ряда (n-3), в то время как для наземных животных — семейство линценовой кислоты (n-6). Это правило меняется для рыб, живущих в условиях высокой температуры, их жиры имеют большое количество жирных кислот n-6 ряда (карп, канальный сом, тиляпия), содержание которых нередко превышает уровень n-3 кислот.

Важной особенностью жирных кислот является способность быстро реагировать на изменяющиеся условия и участвовать в перестройке биомембран путем увеличения или уменьшения насыщенности их липидов (Хочачка, Сомеро, 1977). Входя в состав фосфолипидов клеточных оболочек, жирные кислоты обеспечивают им соответствующую проницаемость и пластичность при разных условиях среды. Хорошо известна тесная связь между содержанием ПНЖК в тканях рыб и температурой воды. Установлена их связь с гидростатическим давлением, с соленостью, рН и другими факторами (Крепе, 1979; Шульман, Юнева, 1990 и др.). Так, при низких температурах «жидкостность» липидной фазы мембран увеличивается за счет повышения степени ненасыщенности, а при высоких температурах текучесть жиров снижается путем уменьшения количества двойных связей. Академик Е. М. Крепе (1979) назвал и изменение насыщенности липидных компонентов мембран, прежде всего жирных кислот фосфолипидов, одним из важных механизмов компенсации у пойкилотермных животных.

Г. Е. Шульман и соавторами (1983, 1990) отмечают особую роль в обмене веществ рыб — докозагексаэновой кислоты (шесть двойных связей) — самой ненасыщенной из полиеновых жирных кислот и поэтому самой активной. Обнаружена отчетливая тенденция увеличения содержания этой кислоты у подвижных рыб по сравнению с малоактивными. Более того, авторы, проанализировав большое количество литературы по этому вопросу, приходят к выводу, что любое повышение функциональной активности у водных беспозвоночных и рыб под влиянием различных факторов (температура, соленость, давление, изменение поведения во время перерыва, в течение суток и т. д.) сопровождается увеличением содержа-

ния докозагексаэновой кислоты в липидах и прежде всего в фосфолипидных клеточных мембранах (Шульман, Юнева, 1990). Характерно, что и у млекопитающих, содержащих незначительное количество этой кислоты, ее находят в таких функционально активных тканях, как сердечная мышца, мозг, сетчатка глаз.

### 3.2.2. Жирные кислоты в онтогенезе рыб

Наибольшим содержанием ПНЖК отличаются фосфолипиды. Триацилглицериды имеют более насыщенный состав жиров. Для энергетического обмена у рыб в первую очередь расходуются резервные жиры. Но в зависимости от потребности рыб на разных этапах годовых циклов при разных условиях жизни (зимнее голодание, перестовые миграции и др.) могут использоваться и фосфолипиды. Активное участие они принимают в генеративном обмене в процессе созревания гонад (Шагуновский, 1980). Это было установлено на примере трески, камбаловых, сельдевых рыб. Сначала расходуются фосфолипиды печени, затем — мышц. Таким образом, развивающиеся половые продукты обладают высокой потребностью в фосфолипиды, содержащих большое количество ПНЖК.

Яичники, икра, личинки отличаются богатым содержанием ПНЖК типа n-3 (Castell, 1979; Головачев, 1983, 1986; Сергеева, 1989; Rainuzzo et al., 1997). У выклюнувшихся личинок чира, муксуна, форели полиеновые кислоты составляют около половины всего фонда жирных кислот (табл. 30). При этом большая часть их представлена длинноцепочечными n-3 кислотами с 5 и 6 двойными связями (Головачев, 1983, 1986; Сергеева, 1989).

Таблица 30

Жирные кислоты у личинок и молоди рыб (% суммы жирных кислот)

Жирные кислоты	Личинки после выклева			Молодь лососей из реки		
	Форель	Чир <sup>1</sup>	Муксун <sup>2</sup>	Полетный жир <sup>3</sup>	Мякляц цесарток <sup>4</sup>	Мякляц серебринок <sup>4</sup>
Насыщенные	24,5	31,2	27,5	22,8	33,5	28,5
Мононенасыщенные	29,5	22,6	21,3	41,3	30,3	20,7
ПНЖК	46,0	49,0	49,0	23,1	25,2	40,1

1) Сергеева, 1989; 2) Головачев, 1983; 3) Волкова и др., 1977; 4) Волкова и Щуров, 1987.

С возрастом доля ПНЖК среди жирных кислот снижается. Так, у речных пестряток лосося количество полиеновых кислот в мышцах и полостном жире, составляющих основную массу липидов тела, оказалось в 2 раза ниже, чем у личинок (см. табл. 30). Интересно, что в процессе смольфикации — под отовке молоди к морскому образу жизни, когда резко активизируется обмен веществ, — количество ПНЖК у серебрянок лосося существенно возросло еще в речной период и преимущественно за счет доказанной эксаеновой кислоты. У пестряток оно составляло 9,3, а у серебрянок — 20,7% от суммы всех жирных кислот.

Полиненасыщенные жирные кислоты являются основными донаторами энергии на ранних стадиях развития рыб (Шатуновский, 1980). По свидетельству Олсена с соавторами (Olsen et al., 1991), личинки трески, перешедшие к питанию, нуждаются в фосфолипидах пищи не только как поставщиках ненасыщенных жирных кислот, но и как источниках энергии, так как переваримость нейтральных липидов (триацилглицеринов) у них ограничена.

С возрастом доля фосфолипидов у рыб постепенно уменьшается, а доля триацилглицеринов — резервных жиров — увеличивается. При этом снижается и количество полиненасыщенных жирных кислот по отношению к насыщенным и мононенасыщенным (Шатуновский, 1980).

Преобладание *n*-3 над *n*-6 кислотами свойственно холододобивым рыбам. У теплолюбивых содержание кислот линолевой ряда (*n*-6) повышается, но обычно в ихре этих рыб отношение *n*-3 к *n*-6 кислотам выше, чем в липидах всего тела.

### 3.2.3. Жирные кислоты в кормлении рыб

Все вышесказанное свидетельствует о важности присутствия в рационе рыб достаточного количества полиненасыщенных жирных кислот. Проблема для рыбоводства состоит в том, что жирные кислоты структурно *n*-3 и *n*-6 (семейство линоленовой и линолевой) не синтезируются в организме рыб, в отличие от *n*-7 и *n*-9 (семейство пальмитолединовой и олеиновой кислот). При образовании жира из аминокислот и углеводов образуются лишь насыщенные и мононенасыщенные кислоты. Жирные кислоты типа *n*-3 и *n*-6 относятся к незаменимым факторам питания и должны поступать с пищей. Для холододобивых рыб это преимущественно семейство линоленовой (*n*-3) кислоты, для теплолюбивых — *n*-3 и *n*-6.

Состав жирных кислот липидов рыб в значительной мере зависит от жирнокислотного спектра корма. Исключения составляют яйца,

липиды которых отличаются от жиров мышц и других тканей более высокой степенью ненасыщенности и относительной независимостью от жиров пищи.

### Жирные кислоты речных и разводимых на искусственных кормах лососевых рыб

Несмотря на важную роль *n*-3 кислот в обмене лососевых, в отечественные лососевые корма часто вместо рыбьего жира, богатого *n*-3 кислотами, вводят подсолнечное масло, которое имеет совсем другой состав: ПНЖК представлены главным образом линолевой кислотой. Именно этим можно объяснить замеченное рядом исследователей (Болгова и др., 1977; Сорвачев, 1982; Сидоров, 1983; Болгова, Щуров, 1987) значительное преобладание *n*-6 над *n*-3 кислотами в липидах заводской молоди лосося, в противоположность выловленной из естественных водоемов. Так, в полостном жире молоди с Выгского завода содержалось в 5,7 раза больше линолевой кислоты, чем у дикой молоди, а свойственной для лосося линоленовой кислоты в 9 раз меньше, чем у рыб из реки. То же наблюдали и у пестряток лосося с Кандалакшского завода (табл. 31), у которых в жабрах и мышцах оказалось в 6–9 раз больше линолевой кислоты, а линоленовой — в 9,5 раза меньше, чем у молоди из реки Лувеныга. Резко (в 3–4 раза) было понижено и содержание арахиноидной (20:4 *n*-6), несмотря на большое количество ее предшественника — линолевой кислоты. Характерно, что на фоне снижения содержания эйкозапентаеновой кислоты, количество важнейшей для нормального функционирования организма доказанной эксаеновой поддерживалось на близком к оптимальному уровню. Это свидетельствует о происходящих в организме адаптационных про-

Таблица 31

Жирнокислотный состав общих липидов тканей у речных и заводских пестряток лосося, % от суммы жирных кислот (по: Болгова, Щуров, 1987)

Жирные кислоты	Жабры		Мышцы		Печень	
	речные	заводские	речные	заводские	речные	заводские
18:2 <i>n</i> -6	5,5	34,9	4,4	38,1	7,8	23,2
20:4 <i>n</i> -6	1,3	0,5	2,1	0,7	4,7	4,9
18:3 <i>n</i> -3	5,7	0,6	5,7	0,6	3,2	0,8
20:5 <i>n</i> -3	5,2	1,5	8,3	1,9	4,8	1,8
22:6 <i>n</i> -3	2,6	2,1	9,3	7,3	12,0	17,8

песах преодоления дефицита незаменимых кислот, что подтверждается минимальным уровнем в мышцах и жабрах 18:3 n-3 и низким содержанием 20:5 n-3 кислот, которые послужили источником образования особо значимой для организма докозагексаеновой кислоты.

Дисбаланс в соотношении незаменимых жирных кислот безусловно является одной из главных причин снижения скорости роста молодки, ухудшения физиологического состояния, жизнестойкости, адаптационных возможностей. Например, экспериментальным путем доказана более высокая устойчивость молодки досося (Thompson et al., 1996) к инфекции, если она получала корма с рыбьим жиром (отношение жирных кислот корма n-3 / n-6 = 5,2), по сравнению с молодью, которую кормили диетами с несовершенным маслом n-3 / n-6 = 0,3).

Известна низкая выживаемость заводской молодки, выпущенной в реки, и существенно меньший промысловый возврат от нее, чем от диких рыб.

Сходные сдвиги жирнокислотного состава обнаружены и у радужной форели при выращивании заводских и речных особей (Сергеева, 1995). У рыб, содержащихся на искусственных кормах, в мышцах и сердце повышено содержание триглицеридов и снижено, в том числе и в печени, содержание фосфолипидов по сравнению с речной рыбой. В мышцах заводской форели отношение линолевой кислоты к линоленовой существенно выше, чем у рыб из реки (4 : 9 вместо 1 : 4). Эти данные свидетельствуют об избыточном поступлении линолевой кислоты с искусственными кормами, что, во всей вероятности, связано с использованием в них растительного масла. В экспериментальной работе того же автора (Сергеева и др., 1991) показано преимущество рыбьего жира в кормах форели перед подсолнечным маслом. При его включении в корма нормализовался жирнокислотный состав тканей форели и существенно улучшились рыбопродуктивные показатели. Прирост рыб оказался выше более чем на 50%, а кормовые затраты и отход — значительно ниже, чем на рационах с подсолнечным маслом.

Обеспечиваясь более низким отношением жирных кислот типа n-3 к n-6 в пище разводимых рыб по сравнению с их дикими сородичами выражают и некоторые зарубежные исследователи (Vliet, Katan, 1990). Авторы считают, что подобные изменения жирнокислотного состава уменьшают ценность рыбной продукции для человека.

Кроме диетической ценности мяса, липиды рыб могут влиять и на органолептические качества (вкус, запах, цвет). При использовании кормов с растительными жирами у рыб иногда отмечался менее выраженный «досолевой» вкус и запах, а также более слабую интенсивность окраски мышц (Сотгазе, 1994).

### Роль ПНЖК для карпа в зимних условиях

Для теплолюбивых рыб большую роль играют как n-3, так и n-6 кислоты. При их дефиците карпы плохо приспосабливаются к понижению температуры. Так, карпы, получавшие при высокой температуре (25 °С) корма с недостатком линоленовой кислоты, не могли образовать необходимое количество докозагексаеновой кислоты при снижении температуры до 5 °С (Farkas et al., 1980).

Известно, что зимовка сеголеток карпа является одной из проблем прудового рыбоводства. В течение зимы, когда сеголетки длительное время не питаются, часто происходит массовая гибель рыб. Недостаток полиненасыщенных жирных кислот в питании карпов летом делает их беззащитными перед зимними холодами, несмотря даже на высокое содержание общего жира в теле. В серии опытов, проведенных ГосНИОРХом в 70-х гг., включение 10% подсолнечных фосфатидов летом в рацион сельди карпа сеголеткам не только повысило общее содержание липидов в тканях, но и изменило их качество — два раза повысилось общее число липидов мышц (Шабалина, 1972), что свидетельствовало об увеличении их ненасыщенности. Это произошло, видимо, в основном за счет линолевой кислоты (n-6), которой богаты подсолнечные фосфатиды, и органического фосфора. Рыбы оказались более устойчивыми к зимним условиям содержания; выход из зимовки составил 64–82% против 3,5–38,0 в контрольной группе (Стрельцова, 1972). В процессе зимовки у этих рыб обнаруживался постоянно более высокое, по сравнению с контрольными карпами, содержание негидрированных жирных кислот в сыворотке крови (Шабалина, 1972), увеличивалось гемоглобин в эритроцитах и общее количество лейкоцитов в крови (Остроумова, 1972а).

Эти факты свидетельствуют о более активном поддерживающем обмене у рыб, получавших летом фосфатиды, которые повысили жизнестойкость их жиров и обеспечили тем самым лучшую выносливость в условиях зимних температур. По нашему мнению, причиной гибели карпа зимой является не его истощение, как часто считают, а нарушение под влиянием длительного действия низких температур качественной стороны обмена, что мешает осуществлять нормальные физиологические функции. Так, при обследовании карпов, которые не могли приспособиться к зимним условиям и погибли в большом количестве, отмечалось резкое нарушение гомеостаза внутренней среды: сахар крови «подскакивал» до 350 мг%, осмотическое давление сыворотки крови падало до 0,350, рН сдвигалось в щелочную сторону до 8,5 и т. д. (Остроумова и др., 1979а).

Возможно, при добавлении к кормам карпа одновременно с фосфатидами жира, богатого *n-3* кислотами, результаты зимовки сеголеток могли быть и лучше. В прудах, по данным ряда авторов, карповые рыбы, питающиеся летом естественными животными кормами и зелеными микроводорослями и получавшие рыбную муку, т. е. имевшие в составе пищи достаточное количество *n-3* и *n-6* кислот, хорошо переносят зимние условия и имели меньший отход (Щербина и др., 1987; Дума, Щербина, 1987; Гирьев, Щербина, 1990).

### *ПНЖК речных и заводских рыб, постоянно живущих в условиях высокой температуры*

В противоположность изложенным данным по лососевым и карповым рыбам, у некоторых рыб Австралии, выловленных из реки, обнаружены более высокое содержание в жирах *n-6* по сравнению с *n-3* кислотами, в то время как у таких же рыб, но разводимых на искусственных кормах, преобладали жирные кислоты *n-3* ряда (Sheikh-Eldin et al., 1996), что для этих рыб было отклонением от нормы. Более высокую значимость *n-6* жирных кислот перед *n-3* отмечают и для тилапии. У тех и других рыб преобладание в жирах семейств линоленовой кислоты относительно ограничилось на продукции икры и ее качество. По всей вероятности, содержание в их тканях липидов преимущественно *n-6* ряда объясняется обитанием этих рыб в условиях постоянно высоких температур, когда не требуется «растяжения» жиров. А повышенное содержание *n-3* кислот у искусственно разводимых рыб связано, видимо, с тем, что в большинстве случаев во все европейские и другие импортные рыбные корма вводят большое количество рыбьего жира, получаемого из морских рыб, богатых жирными кислотами линоленового ряда, особенно из рыб средних и северных широт.

Таким образом, существует сложная проблема дифференцированного подхода к жирнокислотному составу кормов для рыб, содержащихся в разных условиях. Это имеет важное значение и для качества рыбы как продукта питания человека, особенно если учесть способность полиненасыщенных жирных кислот уменьшать здоровье людей, в том числе предотвращать сердечно-сосудистые заболевания (Шульман, Юнева, 1990; Vliet, Katan, 1990; Steffens, 1997; Мамонтов, Остроумова, 1999; Ahlgren et al., 1999).

### *Существует ли избирательность в расходовании жирных кислот при голодании?*

Несколько слов о расходовании жирных кислот в процессе голодания рыб. Сведения об этом не всегда однозначны. В большинстве случаев авторы обнаруживают у рыб избирательность жирных кислот при использовании последних в энергетических целях. В первую очередь расходуются резервные жиры и с ними насыщенные и мононенасыщенные кислоты. В меньшей степени при голодании происходит потеря фосфолипидов. Это хорошо видно из опытов, проведенных в ГосНИОРХ (Головачев, 1986) с голодающими личинками сиговых (табл. 32). Через 28 дней голодания сохранилось только 37% триацилглицеринов, в то время как больше половины фосфолипидов (60%) продолжало функционировать. Что касается ПНЖК, то к этому времени было израсходовано около половины *n-6* кислот и только 20% — *n-3*. Экономное расходование фосфолипидов и *n-3* кислот определяется их особой структурой и физиологической значимостью для организма.

При зимнем голодании прудовых сеголеток карпа, если летом они не испытывали дефицит высокопределельных жиров, преимущественно расходовались насыщенные, мононенасыщенные кислоты и линолевая кислота (Щербина и др., 1987). На их долю приходилось 80—90% общего количества утилизированных жирных кислот. По данным японских авторов (Murata, Higashi, 1980), у карпов, не получавших пищу в течение 66 дней, резко уменьшилось количество триацилглицеринов и изменился их жирнокислотный состав. Содержание мононенасыщенной олеиновой кислоты (18:1 *n-9*) и линолевой сократилось до 23% от первоначального

Таблица 32

*Динамика содержания липидов у личинок чира при голодании (по: Головачев, 1986)*

Голодающие сулки	Общие липиды, %	Триацилглицерины		Фосфолипиды		Жирные кислоты, % к исходному	
		% сырого вещества	% к исходному	% сырого вещества	% к исходному	<i>n-3</i>	<i>n-6</i>
Вылов	5,66	3,39	100	2,27	100	100	100
10	4,19	2,39	70,5	1,18	52,0	95	95
20	2,99	1,58	46,6	1,41	61,1	87	66
28	2,61	1,25	36,9	1,36	59,9	80	48

уровня, а количество линоленовой и арахидоновой кислот остается без изменения. Использование доказанаекаеновой кислоты в энергетических целях было минимальным.

Асинхронность использования жирных кислот во время голодания может служить доказательством избирательности вовлечения их в энергетический обмен, даже из запасных триацилглицеринов. В то же время существует и другая точка зрения, согласно которой при использовании жира в качестве энергии рыбы не делают различий между насыщенными и ненасыщенными жирными кислотами (Коуи, Сарджент, 1983; Болтова и др., 1987).

### 3.2.4. Потребности в незаменимых жирных кислотах

Изучением потребностей рыб в ПНЖК занимаются уже в течение двух-трех десятилетий. Их пределы постоянно корректируются, что связано с трудностью определения истинных параметров, так как они зависят от многих факторов, в том числе от вида, возраста, этапов жизненного цикла рыб, от температуры воды, состава корма и других условий. Отсюда и имеющиеся расхождения результатов.

Между тем важность проведения исследований в этом направлении очевидна, так как дефицит и дисбаланс незаменимых жирных кислот приводят к многочисленным нарушениям обмена веществ у рыб, вызывая патологию внутренних органов, внешние морфологические отклонения, снижение сопротивляемости к негативным воздействиям среды.

#### *Симптомы дефицита ПНЖК*

Для всех видов рыб в качестве общих признаков дефицита полиненасыщенных жирных кислот называют потерю аппетита, снижение скорости роста, эффективности усвоения пищи. У радужной форели при недостатке жирных кислот линоленового ряда особенно часто отмечают избыточное накопление жира в печени и ее периодное перерождение, эритему хвостового плавника, шоковый синдром (Castell et al., 1972a, b; Castell, 1979; Watanabe, 1982; Коуи, Сарджент, 1983; Wanakowat et al., 1993; Cortez, 1994). Наблюдаются также уменьшение числа эритроцитов крови, снижение гемоглобина и гематокрита, отклонения в сердечной мышце, почках, поджелудочной железе. С дисбалансом жирных кислот пищи и недостатком линоленовой кислоты, по мнению В. С. Сидорова (1983),

связан широко распространенный некроз спинного и грудных плавников у заводской молоди досося. Иногда это заболевание поражает 95% выпускных рыб и плавников (Wanakowat et al., 1993), у тюрбо — изменение в жаберных структурах и кровяточность жабр.

Снижение обеспеченности карпа в прудах естественной пищей и повышение в связи с этим доли искусственной (растительной) приводит к падению активности питания, угнетению роста, уменьшению общих запасов белка, жира и углеводов в теле рыб, увеличению воды в теле, что можно объяснить дефицитом незаменимых жирных кислот (Шербина и др., 1992).

Важную роль играют полиненасыщенные жирные кислоты в репродуктивных процессах рыб. При дефиците n-3 кислот в корме падает плодовитость, ухудшается качество ии, снижается процент вылова, увеличивается число уродливых личинок и их гибель у радужной форели, ряда морских рыб (Watanabe, 1982; Mourente, Odriozolo, 1990; Rainuzzo et al., 1997).

У рыб, живущих при постоянно высоких температурах, несоответствие жирнокислотного состава потребностям также приводит к снижению плодовитости и ухудшению качества икры. Но у них нарушения репродуктивных процессов, напротив, связаны с преобладанием n-3 кислот и с дефицитом n-6, особенно арахидоновой. Это было отмечено у некоторых речных австралийских рыб и тилпии (Sheikh-Eldin et al., 1996).

#### *Необходимые количества ПНЖК в пище разных видов рыб*

В табл. 33 представлены потребности рыб в незаменимых жирных кислотах на основании ряда обзорных статей и других публикаций. Эти потребности различны для разных видов рыб, что объясняется неодинаковой способностью их пролонгировать и десатурировать линоленовую кислоту до эйкозапентаеновой и докозагексаеновой, а линолеювую — до арахидоновой.

Для пресноводных и проходных рыб в пресноводный период жизни потребность в незаменимых жирных кислотах удовлетворяется линоленовой и линолевой кислотами, так как эти рыбы способны трансформировать данные короткоцепочные кислоты с 2–3 двойными связями (18:3 n-3 и 18:2 n-6) до длинноцепочных производных (20:5 n-3, 22:6 n-3, 20:4 n-6) с 4–6 двойными связями. У морских рыб эта способность отсутствует или ограничена, и их пища должна содержать в достаточном коли-

Потребности рыб в незаменимых жирных кислотах

Объект (масса)	Жирные кислоты	Потребность, % к рациону	Примечание	Источник
Радужная форель	Линоленовая	1	—	Castell et al., 1972a
Радужная форель	Линоленовая	1	При 5% жира в корме	Watarabe, 1982
Радужная форель	Линоленовая	0,8—1,6	Линоленовая кислота составляет 20% от жира в корме	Watarabe, 1982
Личинки сиговых	Линоленовая и линолевая	2,5—3,0	При максимальном отношении $n-3/n-6$ $n-3$ составляет не менее 2% к белку корма	Головачев, 1988
Молодь кеты	Линоленовая и линолевая	1 1	—	Watarabe, 1982
Карп (0,65 г)	Линолевая и линоленовая	1 1	—	Watarabe, 1982
Карп (15—25 г)	Линоленовая	1,5	—	Csengeri et al., 1979
Карп, сеголетки	Линоленовая, линолевая, арахидоновая	Не указана	В соотношении 1:1:1	Шербина и др., 1992
Осетр	Линоленовая и линолевая	Не указана	—	Xu et al., 1996
Угорь	Линоленовая и линолевая	0,5 0,5	—	Castell et al., 1994
Тилapia (0,5 г)	Линолевая или арахидоновая	1,0	—	Kawajwa and Awa, 1980
Тилapia	Линолевая	0,5	—	Cottare, 1994
Красный морской карась	Эйкозатетраеновая и докозагексаеновая	0,5	—	Wanakowat et al., 1993
Желтомост	Эйкозатетраеновая и докозагексаеновая	2,0	—	Wanakowat et al., 1993
Торбо	Эйкозатетраеновая и докозагексаеновая	0,8	—	Wanakowat et al., 1993

Объект (масса)	Жирные кислоты	Потребность, % к рациону	Примечание	Источник
Торбо (0,5—5,0 г)	Докозагексаеновая и арахидоновая	0,6—1,3 0,3—1,0	—	Castell et al., 1994
Личинки морских рыб	Длинноцепочные $n-3$	0,9—3,5	—	Legardo, 1996
Личинки морских рыб	Эйкозатетраеновая, докозагексаеновая и арахидоновая	Не указана	—	Sargent et al., 1997

честве уже пролонгированные и десатурированные кислоты — 20:5  $n-3$ , 22:6  $n-3$ , а для многих и 20:4  $n-6$ . Такая ситуация сложилась исторически и объясняется обилием длинноцепочных высоконенасыщенных жирных кислот (особенно  $n-3$  ряда) в морских организмах, которые служат пищей для рыб.

У рыб, живущих в условиях постоянно высоких температур (например, тилapia), в качестве незаменимых указываются лишь кислоты  $n-6$  ряда — линолевая и ее производная арахидоновая, что сближает их по этим признакам с теплокровными животными. Вместе с тем даже для человека, особенно в последнее время, считается полезным включать в рацион небольшое количество полиненасыщенных жирных кислот  $n-3$  ряда, например, путем включения в пищу рыбной продукции (Steffens, 1993; Xu et al., 1996; Ahlgren et al., 1999).

Чаще всего в качестве незаменимых жирных кислот для рыб указывают кислоты обоих рядов — как  $n-3$ , так и  $n-6$ . Для пресноводных это короткоцепочные ( $C_{18}$ ) с 2—3 двойными связями, а для морских — длинноцепочные кислоты ( $C_{20}$  и  $C_{22}$ ) с 5—6 двойными связями.

Такой подход больше соответствует биологической логике. Все водные организмы — беспозвоночные и рыбы (как пресноводные, так и морские) — имеют в своем составе как  $n-3$ , так и  $n-6$  кислоты. Различие существует лишь в их количестве и соотношении. (Это подтверждают и наши сводные таблицы, приведенные в главе 1.) Потребности в соотношении жирных кислот у рыб разных видов и возраста разработаны еще очень слабо.

В связи со сказанным выше отметим, что Castell с соавторами (Castell et al., 1972a), которые впервые в 70-е гг. определили потребности радуж-

ной форели в незаменимых жирных кислотах, ограничили их в то время одной линоленовой кислотой. В количестве 1% к рациону она предотвратила появление всех признаков дефицита жирных кислот у форели. Комбинация ее с линолевой, равно как и одна линолевая, улучшала состояние форели по сравнению с рыбой, получавшей корм вообще без полиненасыщенных жирных кислот, но при этом сохранялся ряд признаков дефицита. Позднее Кастелл (Castell, 1979) в обзоре, посвященном потребностям рыб в липидах, заметил, что, может быть, форель все же нуждается в некотором количестве  $n-6$  кислот, но это требует доказательств. Таким образом, автор не исключил необходимости для форели жирных кислот обоих рядов (как  $n-3$ , так и  $n-6$ ).

Расхождения в потребностях карпа в ПНЖК, по данным различных авторов (см. табл. 33), возможно, связаны с условиями содержания исследуемых рыб. Венгерские исследователи (Sargenti et al., 1979) остановились лишь на одной линоленовой кислоте как незаменимом факторе питания карпа; другие авторы указали как линоленовую, так и линолеую кислоты, а М. А. Щербина с соавторами (1992) еще и арахидоновую, предполагая, видимо, недостаточную способность карпа пролонгировать и десатурировать линолеую кислоту до арахидоновой. В этой связи отметим, что приведенные в табл. 33 потребности не являются абсолютными. Они не вызывают симптомов дефицита, но длительное непользование кормов с указанным уровнем и набором ПНЖК в отдельных случаях могут отрицательно сказаться на росте рыб. Так, например, появились сведения о том, что пресноводные или частично пресноводные рыбы (кари, угорь, чавыча, кумжа) лучше растут при наличии в корме 0,5% эйкозапентаеновой и докозагексаеновой кислот, чем при 1% линоленовой (Cottage, 1994); то же отмечено и для форели. Существуют данные (Серегина, 1989) о более высокой переваримости докозагексаеновой кислоты у форели, чем жирных кислот с меньшим числом двойных связей. Видимо, все же небольшое количество длинноцепочечных кислот в пище полезно и для пресноводных рыб, несмотря на устоявшееся классическое представление о том, что потребности этих рыб обеспечиваются короткоцепочечными ненасыщенными кислотами (18:3  $n-3$  и 18:2  $n-6$ ).

С другой стороны, не является абсолютным и невозможность морских рыб трансформировать короткоцепочечные кислоты в длинноцепочечные. Например, у тюрко с помощью меченых атомов была обнаружена небольшая способность (3–15%) превращения линоленовой и линолеовой кислот в их длинноцепочечные производные (Owen et al., 1975; цит. по Watanabe, 1982). Но это явное недостаточное, чтобы покрыть потребности

в незаменимых жирных кислотах. Поэтому для этих рыб, как и других морских, кислоты 20:5  $n-3$  и 22:6  $n-3$  считаются незаменимыми. Кроме того, в последнее время подчеркивается большая значимость и незаменимость арахидоновой (20:4  $n-6$ ) кислоты в питании личинок и ранней молоди морских рыб (Castell et al., 1994; Sargenti et al., 1997). Этой кислоте вообще уделяется особое внимание в кормлении рыб в связи с ее важной ролью в образовании предшественников простагландинов (Castell, 1979; Bell et al., 1996).

Появились также и новые данные о приоритетной роли докозагексаеновой кислоты по отношению к эйкозапентаеновой, по крайней мере для личинок морских рыб. Ранее основное внимание обращал на то, что эти рыбы не способны трансформировать линоленовую кислоту до ее длинноцепочечных производных, но теперь выясняется, что и возможность превращения 20:5  $n-3$  далее в 22:6  $n-3$  у них ограничена. Оказалось, что личинки не могут перераспределить 20:5  $n-3$  и 22:6  $n-3$  в нужной для них пропорции. Сильно повышенное отношение 20:5  $n-3$  к 22:6  $n-3$  в корме создает дисбаланс в структурной композиции фосфолипидов, который отрицательно влияет на физиологическое состояние личинок и их рост (Castell et al., 1994; Rainuzzo et al., 1997; Sargenti et al., 1997). Например, и меньше в рационе отношение эйкозапентаеновой кислоты к докозагексаеновой (20:5  $n-3$  22:6  $n-3$ ) с 13,8 до 2,2 значительно снизило смертность. Общее количество ПНЖК  $n-3$  в корме составило при этом 1,3%. В природе личинки потребляют пищу, богатую фосфолипидами, в которых отношение 22:6  $n-3$  к 20:5  $n-3$  равно примерно 2:1, в искусственных кормах часто преобладают триацилглицеридные жиры, где это отношение равно единице (1:1) и меньше.

По аналогии с морскими рыбами можно предположить, что роль докозагексаеновой кислоты важна и для самых ранних этапов постэмбрионального развития у личинок пресноводных рыб в периоды, когда процессы роста и становления функций протекают особенно интенсивно. Известны значение этой кислоты в адаптациях рыб к воздействию внешней среды и снижение их устойчивости при дефиците докозагексаеновой кислоты в организме (Шульман, Юсва, 1987, 1990). Выше уже сообщалось о благоприятном влиянии небольших количеств длинноцепочечных кислот  $n-3$  на рост форели и лучшей переваримости докозагексаеновой кислоты по сравнению с другими ПНЖК.

Исходя из данных, приведенных в табл. 33, общее количество незаменимых жирных кислот, необходимых для нормального существования рыб, в основном колеблется в пределах 0,5–1,6% к рациону. По свиде-

тельству Ватанабе (Watanabe, 1982), с увеличением жира в корме потребность в незаменимых жирных кислотах повышается и составляет для форели примерно 20% от всех липидов корма. У личинок этот процент должен быть выше, так как икра, эмбрионы, ранняя молодь богаты полиненасыщенными жирными кислотами с преобладанием n-3 кислот. По данным, полученным в нашей лаборатории С. А. Головачевым (1988), потребность личинок сиговых (чир, муксун, пелядь) в ненасыщенных жирных кислотах составляет 2,5–3,0% к рациону при уровне жира около 9% и выше. При этом количество n-3 кислот, по свидетельству автора, должно быть не менее 2% по отношению к содержанию белка в рационе.

У личинок морских рыб (см. табл. 33) потребность в высоконасыщенных жирных кислотах колебалась очень сильно (от 0,9 до 3,5% сухого корма), но у большинства исследованных рыб составляла 3,0–3,5%.

Негативное влияние на молодь оказывает не только низкое содержание n-3 кислот, но и слишком высокое (Watanabe, 1982; Головачев, 1988); например, четырехкратное превышение потребностей в n-3 кислотах резко замедляет рост радужной форели.

С другой стороны, при чрезмерном повышении содержания n-6 над n-3 кислотами n-6 препятствуют включению n-3 в фосфолипиды, что вызывает нарушение в обмене веществ. В этом случае жирные кислоты n-3 ряда накапливаются в резервных жирах, а их инкорпорация в фосфолипиды блокируется кислотами n-6 (Yu, Sinnhuber, 1976; Головачев, 1988). Возможно, именно такое состояние является причиной ухудшения рыбопродуктивных показателей молоди лососевых, когда они получают корма с водосолевым маслом вместо рыбьего жира.

### 3.2.5. Фосфолипиды как незаменимый фактор питания личинок рыб

В последнее время на многих видах рыб показано, что в личиночный период незаменимыми являются не только полиненасыщенные жирные кислоты, но и более сложные структуры — фосфолипиды. Это было установлено на личинках многих морских рыб (Kawazawa, 1993, 1997; Coitseau et al., 1997), форели и лосося (Poston, 1990a, b), карповых рыб (Szlaminski et al., 1993; Geurden et al., 1998). Причем отмечено, что потребность в фосфолипиде проявляется особенно в ранний период быстрого роста и в дальнейшем снижается. В период интенсивного роста и развития личин-

ки нуждаются в структурных и функциональных липидах значительно больше, чем в резервных жирах.

Потребность в фосфолипидах колебалась для личинок разных видов рыб в пределах 1,0–3,0% к сухой диете. Их включение в рацион стимулировало рост и развитие, повышало выживаемость и сопротивляемость стрессовым факторам.

При испытании разных фракций фосфолипидов в стартовых кормах (фосфатидилхолин, фосфатидилинозитол, фосфатидилэтанолламин, фосфатидилсерин и др.) лучшие результаты получали на фосфатидилхолине — фракции, которая обычно преобладает в фосфолипидах.

## 3.3. Источники жира и незаменимых жирных кислот в кормах рыб

### 3.3.1. Рыбная мука

Основным источником полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК) среди сухих компонентов рыбных кормов является рыбная мука. Анализ жирнокислотного состава муки, выполенный в нашей лаборатории С. А. Головачевым, приводится ниже:

	% сухого вещества	% суммы жирных кислот
Липиды	21,87	
Жирные кислоты	19,68	100
В том числе		
16:0	4,6	23,37
16:1	1,74	8,84
18:0	0,34	1,73
18:1 n-9	2,97	15,09
18:2 n-6	0,29	1,47
18:3 n-3	0,09	0,46
20:4 n-6	0,11	0,56
20:5 n-3	1,75	8,90
22:6 n-3	1,48	7,52
Сумма ПНЖК	3,72	18,91
В том числе:		
n-3	3,32	16,88
n-6	0,40	2,03



Анализ рыбной муки, сделанный другими исследователями (Сергеева, Нефедова, 1987), также показал высокое содержание п-3 кислот — 25,2% к сумме жирных кислот (18:3 п-3 — 0,7; 20:5 п-3 — 12,2 и 22:6 п-3 — 13,3%). Рыбная мука содержала, по данным этих авторов, 16,8% общих липидов. Таким образом, п-3 кислоты составляют чуть больше 4% ко всей массе муки. Очевидно, что, если рыбная мука содержит около 3,5—4,0% жирных кислот линоленового типа, достаточно включить ее в рацион в количестве 30%, чтобы обеспечить потребность форели (1%) в этих кислотах. Если же учесть, что в рыбной муке преимущественно содержатся кислоты с длинной цепью (20:5 п-3 и 22:6 п-3), которые лучше перевариваются, потребность может быть обеспечена и меньшим количеством муки в рационе. Содержание липидов в рыбной муке сильно колеблется, составляя в среднем 4—18% (Сергеева, 1989). Это отражается и на количестве ПНЖК, что необходимо учитывать при балансировании жирнокислотного состава рациона.

Для повышения энергетической ценности корма и обеспечения потребности в незаменимых жирных кислотах в состав кормов рыб чаще всего вводят рыбий жир и растительные масла.

### 3.3.2. Рыбий жир и жиры других животных

В зависимости от рыбы, используемой для изготовления рыбьего жира, состав его может меняться (табл. 34, 35). Поскольку этот жир готовится преимущественно из морских организмов, в его составе преобладают п-3 кислоты, свыше 90% которых представлено кислотами с длинной цепью ( $C_{20}$ ,  $C_{22}$ ) и с 5—6 двойными связями. Это свойство важно и китовому жиру, который отражает жирнокислотный состав пищи китов (морские беспозвоночные). Согласно ГОСТу 9393-82, ветеринарный жир выработывается с повышенным содержанием и внутренних рыб и морских млекопитающих и поэтому богат высококонцентрационными жирными кислотами. Особенно высокая ненасыщенность липидов характерна для морских беспозвоночных — кальмара, мидий (см. табл. 34).

Жиры пресноводных рыб отличаются значительно меньшим количеством ПНЖК и иным их соотношением — много п-6 кислот и незначительное количество кислот п-3 с 5-6 двойными связями (см. табл. 35). В жирах наземных млекопитающих вообще отсутствуют эйкозатетраеновая и докозагексаеновая кислоты, а арахидоновая содержится в небольших количествах.

Таблица 34

Жирные кислоты морских рыб и других морских животных

Липиды, %	Мидия	Сельдь-голец оленевая <sup>1)</sup>	Треска	Кальмар	Крыль платани- чекский	Ендрю- волок <sup>1)</sup> мидий	Жиры	
							треско- вый <sup>1)</sup>	песчаный трески
0,90	12,10	0,60	4,2	—	—	100	100	
0,71	10,18	0,35	2,88	—	—	95,24	98,5	
14,1	15,9	22,8	26,7	18,3	24,8	10,3	12,8	
5,6	8,3	2,8	1,0	1,8—5,6	7,5	14,8	23,9	
4,2	1,8	2,8	5,5	1,7—2,9	следы	1,0	1,8	
11,3	22,0	14,3	6,9	16,8—21,9	9,9	22,3	21,9	
1,4	1,2	1,0	1,0	1,3—2,2	2,6	1,7	3,4	
1,4	0,5	0	0	0,9—1,5	3,7	0,4	1,4	
4,2	0,8	2,8	1,4	1,1—1,8	следы	1,3	0,7	
0	8,8	17,1	13,9	8,7—21,4	13,7	6,2	14,0	
0	1,4	1,7	0	0	0	0,8	8,9	
26,8	6,1	28,6	36,0	10,1—26,7	21,5	9,7	24,0	
33,8	18,8	50,2	52,3	22,1—53,6	42,3	28,2	26,1	
28,2	16,8	47,4	49,9	19,7—49,6	39,7	25,2	22,0	
5,6	2,0	2,8	2,4	2,4—4,0	2,6	3,0	4,1	
5,0	8,4	16,9	20,8	8,2—12,4	16,3	8,4	5,4	

Сумма ПНЖК  
в том числе:  
п-3  
п-6  
п-3+6

1) Химический состав пищевых продуктов, 1987

2) Рыльск, 1976

3) Импроброу-Джес

4) Radwin/Neu et al., 1994

Жирные кислоты пресноводных рыб и наземных позвоночных

	Карп <sup>1</sup>		Лещ <sup>2</sup>		Форель <sup>2</sup>		Канальный сом <sup>2</sup>		Жиры некоторых позвоночных (Смешан <sup>1</sup> ) Головадь	
	%	% суммарных жирных кислот	%	% суммарных жирных кислот	% суммарных жирных кислот	% суммарных жирных кислот	% суммарных жирных кислот	% суммарных жирных кислот	%	%
Липиды	5,3	—	4,1	100	—	—	99,7	90,7	90,7	90,7
Жирные кислоты (суммарно)	4,09	100	3,41	100	—	—	95,8	94,7	95,8	94,7
Без липидной основы	0,78	19,1	0,62	18,2	20,9	15,3	22,2	24,3	24,7	24,3
16:1 n-7 пальмитолиновая	0,38	9,3	0,78	22,9	3,9	2,9	5,6	7,5	3,0	3,0
18:0 стеариновая	0,52	12,8	0,13	3,8	8,3	3,9	9,3	12,5	20,0	20,0
18:1 n-9 олеиновая	2,08	50,8	1,07	31,4	18,4	29,7	49,7	43,0	46,5	46,5
18:2 n-6 линолевая	0,27	6,6	0,16	4,7	7,3	10,0	15,7	9,4	2,5	2,5
18:3 n-3 линоленовая	0,03	0,7	0,11	3,2	1,6	2,2	2,9	0,7	0,6	0,6
20:4 n-6 архаидионовая	0,02	0,5	0,08	2,3	1,7	0,8	5,5	0,5	0,1	0,1
20:5 n-3 эйкозопентаеновая	0,01	0,24	—	0	—	—	2,2	0	0	0
22:6 n-3 докозагексаеновая	0,02	0,49	0,07	2,0	0	—	1,3	0	0	0
Суммарно ПНЖК	0,35	8,53	0,45	13,1	23,4	12,3	34,0	10,6	3,2	3,2
В том числе:										
n-3	0,06	1,43	0,21	6,1	14,4	1,5	12,8	0,7	0,6	0,6
n-6	0,29	7,1	0,24	7,0	9,0	10,8	21,2	9,9	2,6	2,6
n-3:n-6	0,2	0,2	0,87	0,8	2,6	0,14	0,6	0,07	0,07	0,02

1) Химический состав пищевых продуктов, 1987

2) Асман, 1976

Жиры рыб и других водных организмов благодаря высокой степени ненасыщенности подвержены быстрому окислению и прогорканию под влиянием кислорода воздуха. При этом происходит потеря ПНЖК и накопление токсичных продуктов перекисного окисления. Такие жиры непригодны для включения в корма рыб.

Стабилизацию рыбьего жира и жиросодержащих продуктов производят путем добавления антиокислителей нопола (бутилоксиантолол), сантохина, дилудина, кармолана и др. (Борисочкина, 1976; Шабалина, 1976; Гольденберг и др., 1993), что увеличивает сроки их хранения до шести месяцев и более.

### 3.3.3. Растительные масла

Растительные масла (табл. 36) содержат очень большое количество ПНЖК, что обеспечивает им жидкостную консистенцию. Но эти кислоты представлены полностью короткоцепочечными ( $C_{18}$ ) соединениями с 2 и 3 двойными связями. Растительные масла не имеют в своем составе ни эйкозапентаеновой, ни докозагексаеновой, ни арахидионовой кислот, что важно учитывать при включении их в рационы рыб. ПНЖК растительных масел представлены либо только линолевой кислотой (надсолнечное масло), либо линолевой с минимальным содержанием линоленовой (кукурузное, арахисовое), либо с более значительным ее содержанием (около 10% соевое и рапсовое). Очень богаты линоленовой кислотой льняное масло и продукт его переработки линетол. У них содержание этой кислоты в 2—3 раза превышает уровень линолевой. Линетолом и льняным маслом иногда пользуются для повышения содержания n-3 кислот в кормах для молоди рыб, например, сиговых и лососей (Головачев, 1983; Гамыгин и др., 1989). Несмотря на присутствие n-3 кислот в составе ряда масел растительного происхождения, рыбьему жиру все же отдают предпочтение. Так, Корразе (Corraze, 1994) считает возможным обеспечить потребность радужной форели в n-3 кислотах (1% линоленовой) путем добавления 10% соевого или рапсового масла, но лучше — 4% рыбьего жира. У осетра аккумуляция n-3 кислот при потреблении рыбьего жира была выше, чем при потреблении льняного масла (Xu et al., 1996).

Датская фирма Биомар не исключает возможности замены 1:4 рыбьего жира в лососевых кормах на соевое масло.

При выборе источников жирных кислот для включения в корма рыб учитывают отрицательное влияние не только дефицита, но и избытка n-3, который вызывает те же симптомы, и прежде всего снижение скорости

Состав жирных кислот растительных масел и фосфатидных концентратов (% суммы жирных кислот)

Жирные кислоты	Соевое <sup>1</sup>		Куркумовое <sup>2</sup>		Льняное <sup>3</sup>		Арахисовое <sup>4,5</sup>		Рапсовое <sup>6</sup> (тонна-крушное)		Дистелло <sup>4</sup>		Фосфатидный концентрат	
	Подсо- лецное	Соевое	Куркумовое	Льняное	Арахисовое	Рапсовое	Дистелло	Подсо- лецный	Соевый	Подсо- лецный	Соевый	Подсо- лецный	Соевый	Подсо- лецный
16:0 пальмитиновая	6,2	10,3	8,3	3,8—6,2	10,2	4,8	0	9,6	11,5	0	9,6	0	9,6	11,5
16:1 пальмитолиновая	следы	0	0	0,3	0	0,3	0	0	0	0	0	0	0	0
18:0 стеариновая	4,1	3,5	0,7—3,2	2,2	3,3	1,4	0	4,0	3,0	0	5,4	0	4,0	3,0
18:1 n-7 олеиновая	23,7	19,8	23,3	12,9—21,1	54,5—59,2	54,0	0	34,4	13,7	0	34,4	0	13,7	13,8
18:2 n-6 линолевая	59,8	50,9	53,5	14,3—24,0	20,2—22,1	22,5	19,9	49,8	42,7	0	19,9	0	49,8	42,7
18:3 n-3 диенолевая	0	10,3	0,3	45,0—60,8*	0,2	9,9	41,2	0	6,3	0	41,2	0	6,3	6,3
Сумма ПНЖК	59,8	61,2	53,8—69,5	59,3 и выше	20,4—23,1	32,4	61,1	49,8	49,0					

\* — 20:1

<sup>1</sup> Химический состав пищевых продуктов, 1987<sup>2</sup> Желтков, 1976<sup>3</sup> Radtitz-Neto et al., 1984<sup>4</sup> Препарат, выработанный из льняного масла. Составляет из липовых эфиров жирных кислот, не содержащих насыщенных жирных кислот. Анализ проведен в ГоссНИИЖХ, 1986.

роста рыб (Watanabe, 1982). Но особенно негативно влияет на рост преобладание n-6 кислот в кормах при включении растительных масел. Этим обстоятельством объясняется и известная осторожность в дозировках жировых компонентов. Например, при подращивании личинок чира и пеляди на кормах, содержащих 18% рыбной муки (Эквизо), проверялось включение очень небольших количеств подсолнечных фосфатидов. Лучшие результаты роста и жирнокислотного обмена были получены при добавлении 1,5% фосфатидов (Головачев, 1988):

Фосфатиды, % к рациону	Конечная масса личинок чира, мг
Без добавки	21,8
0,5	21,9
1,5	44,3
2,5	32,8

При включении подсолнечного масла в количестве 2,5% конечная масса личинок чира составила 29,1 мг, а при добавке 2,5% смеси рыбьего жира с фосфатидами — 31,9 мг.

Важную роль в определении необходимого уровня ПНЖК пищи играет температура. В экспериментах Н. Т. Сергеевой (1989) добавка 1% кальмарового жира, известного своей высокой ненасыщенностью (см. табл. 34), в состав корма радужной форели массой 40 г оказала благоприятное действие на скорость роста и физиологическое состояние рыб лишь при температуре ниже 7°, способствуя адаптации рыб к низким температурам. Этот же корм с 1% кальмарового жира в летний период вызвал торможение роста рыб, что автор объяснила избыточным накоплением ПНЖК, которое не соответствует потребностям форели при более высоких температурах.

Если состав кормов обеспечен необходимым уровнем кислот n-3, дальнейшее увеличение липидов в качестве источников энергии предлагается проводить с помощью свиного или говяжьего жиров, которые на 90% состоят из насыщенных и мононенасыщенных кислот и практически не влияют на баланс ПНЖК. Положительное действие свиного жира на радужную форель подтверждена рядом авторов (Yu et al., 1977; Сергеева, 1984). Так, в опытах Н. Т. Сергеевой включение 10% свиного жира в корма трехлеткам форели (масса рыб 208 г) существенно повысило усвоение белка (с 14—19 до 27%) и энергии (с 37 до 42%) по сравнению с особями,

получившими такое же количество рыбьего жира или подсолнечного масла. Опыты проводились при температуре 13–17 °С.

Утилизация жиров разного происхождения может меняться под влиянием температуры воды. Так, изменение температуры от 15 до 5° не повлияло на достаточно высокую переваримость рыбьего жира и подсолнечного масла. Вне зависимости от температуры она составляла 80–95%, в то время как на переваривание свиного, говяжьего и бараньего жиров уменьшение температуры оказывало определенное влияние (Соттаге, 1994). На фоне довольно низкой переваримости она еще больше понизилась: с 15 до 5° для свиного жира — с 78 до 70%, для бараньего и говяжьего — с 66 до 58%. Видимо, использование насыщенных жиров животных в кормлении рыб при обеспечении их n-3 кислотами целесообразно лишь в условиях высоких температур.

### 3.4. Проблема качества жира в кормлении рыб

Полноценные корма для индустриального рыбоводства отличаются высокой концентрированностью питательных веществ, которые могут активно взаимодействовать друг с другом, вызывая гидролиз и окисление липидов с образованием перекисных радикалов. Эти процессы влекут за собой разрушение жирных кислот, витаминов, каротиноидов, аминокислот, накопление токсических веществ. Применение таких кормов снижает скорость роста рыб, вызывает заболевания, а порой и массовую гибель. Особенно чувствительны к качеству жира рыбы ценных видов — лососевые, сиговые, осетровые.

Для предотвращения автоокисления липидов в состав кормов вводятся антиоксиданты, но проблема качества жира не решена до сих пор. Недоброкачественность отечественных рыбных кормов является традиционным бедствием нашего рыбоводства.

С этой проблемой мы столкнулись, когда приступили к разработке первых отечественных сухих гранулированных кормов для радужной форели. В течение двух месяцев головки форели, получавшие сухие гранулированные корма, изготовленные на комбикормовом заводе по нашим рецептам, хорошо росли без каких-либо признаков нарушения здоровья. Но спустя 2–2,5 мес. у них началось падение гемоглобина, числа эритроцитов крови, появились признаки жирового перерождения печени. Если же через 2 мес. рыб переводили на вновь изготовленные по тем же рецептам корма, показатели крови и печени оставались в норме в течение всего летнего периода (Остроумова, 1971, 1973). Как выяснилось, примерно

через два-три месяца хранения в липидах гранулированных кормов происходили качественные изменения — повышались перекисные и кислотные числа (Шабалина, 1974), что свидетельствовало об усилении перекисного окисления и гидролиза жира.

Причиной низкого качества рыбных кормов чаще всего оказывается рыбная мука, которая входит в их состав в большом количестве. Из-за высокой ненасыщенности жиры рыбной муки быстро окисляются и прогоркают. В зависимости от вида рыб, используемых для изготовления муки, и технологий производства процессы окисления протекают с разной интенсивностью.

На Западе в последнее время широким спросом пользуется особая рыбная мука марки LT-94, которая и изготавливается по специальной охлаждающей низкотемпературной технологии из очень свежей рыбы. Все ведущие фирмы по производству рыбных кормов вводят эту муку в состав рецептов для ранней молодки и сеголеток.

Быстрому прогорканию подвержены и другие продукты из гидробиотиков — крилевая, кальмаровая мука, липиды которых содержат еще более высокое, чем в рыбной муке, количество полиненасыщенных жирных кислот (см. табл. 34). Но они не производятся в больших объемах и поэтому редко используются в промышленном кормлении рыб.

#### 3.4.1. Степень окисления липидов и методы ее оценки в рыбных кормах

Реакция окисления липидов представляет собой цепь сложных последовательных и параллельных преобразований, при которых сначала возникают первичные промежуточные перекисные продукты, а на более глубоких стадиях — вторичные (Егорова, Трещева, 1971; Шабалина, 1976; Абрамова и др., 1981). К первичным продуктам относятся гидроперекиси, образующиеся в результате взаимодействия ненасыщенных соединений с кислородом. В силу высокой активности гидроперекиси вступают в серию реакций, образуя другие перекисные соединения, а в дальнейшем более устойчивые вторичные продукты окисления — альдегиды, кетоны, оксикислоты.

Даже относительно высокое содержание перекисей в жире не сказывается существенно на его органолептических показателях (Борисочкина, 1976). По внешнему виду окисленные компоненты и сухие гранулированные корма обычно не имеют каких-либо отличительных признаков, поэтому требуется проведение специальных анализов для контроля за качеством

вом кормов. Степень окисления липидов устанавливают по уровню перекисных, альдегидных, кислотных чисел, по содержанию оксикислот. В ранних работах определяли йодное число — показатель ненасыщенности липидов. По мере окисления жира йодное число падало, что свидетельствовало о потере ценных полиеновых жирных кислот (Шабалина, 1974):

Сроки хранения рыбной муки, мес.	Йодное число
До опыта	164,2
9	92,9
15	76,5

В настоящее время для характеристики окисленности жира чаще всего определяют перекисные и кислотные числа. Перекисное число характеризуется количеством йода, выделенным из йодистого калия перекисными соединениями в 100 г жира, и выражается в процентах йода. Кислотное число показывает, сколько миллиграммов КОН потребовалось для нейтрализации свободных жирных кислот, содержащихся в 1 г жира.

Значительно реже обращаются к определению оксикислот из-за сложности и длительности анализа.

Для ориентировочного контроля качества кормов разработан ряд экспресс-методов: назовем физический, основанный на свойстве продуктов окисления жира гасить люминесценцию липидов (Абрамова и др., 1988); физико-химический индикаторный (Шабалина и др., 1997), позволяющий визуально определять перекисные и кислотные числа липидов кормов; биологический, с использованием инфузорий гилландии (Гроздов и др., 1992). Последний определяет токсичность кормов, но не всегда коррелирует со степенью окисленности липидов (Харенко и др., 1998). Во всяком, это связано с тем, что повышенная окисленность липидов обычно не вызывает внезапной гибели организмов, например, рыб, а также, видимо, и инфузорий при анализе качества. Постоянно функционирующая в живом организме антиоксидантная система — ряд витаминов, ферментов, гормонов, каротиноиды, глутатион и другие (Абрамова, Оксенгендер, 1985) — тормозит свободнорадикальное окисление липидов в течение определенного времени, но в дальнейшем она истощается и возникают патологические явления, а в тяжелых случаях и гибель.

Поскольку продукты перекисного окисления липидов присутствуют даже в свежих жирах, важную роль играет определение их допустимой

концентрации в кормах. В 70-е гг. А. А. Шабалиной (1974, 1976) были установлены предельно допустимые значения в кормах форели для перекисных чисел (не выше 0,3% J<sub>2</sub>) и кислотных (30—70 мг КОН/г). Эти нормативные показатели сохранились до сих пор времени. Недавно они были подтверждены автором (Шабалина и др., 1997); перекисное число 0,3 и кислотное — 30. Последняя величина — для молоди рыб.

Сложность оценки степени окисления липидов заключается в том, что гидроперекиси (первичные продукты) не устойчивы. Количество их в начале возрастает, а через несколько месяцев снижается с образованием вторичных соединений.

В ходе проведения анализов Ж. И. Абрамова и др. (1981), Н. Е. Картацева и др. (1987) обратили внимание на существенные изменения величины перекисных чисел в зависимости от времени настаивания проб жира с йодистым калием. Они предложили модифицировать метод определения перекисных чисел путем разного времени настаивания, отделив таким образом первичные перекиси от перекисных соединений, возникающих при дальнейшем окислении.

В целом унифицированная методика определения качества жира в кормах рыб, по предложению этих авторов, представляет собой следующий комплекс анализов:

1. Перекисное число, состоящее из двух показателей, — гидроперекисей (20 мин. настаивания) — количества первичных продуктов окисления — и пероксидов (2 ч. настаивания) — суммы гидроперекисей и других перекисных соединений, образующихся при дальнейшем окислении.
2. Альдегидное число, отражающее накопление вторичных продуктов.
3. Кислотное число, характеризующее в большей степени гидролиз жира.

В качестве предельно допустимых величин для разных видов рыб рекомендовались следующие значения:

для гидроперекисей — 0,2	0,3% J <sub>2</sub>	
для пероксидов — 0,6	0,7% J <sub>2</sub>	
		1 г/100 мл
для альдегидных чисел — 0,7	1,0 Е	
		1 см
для кислотных чисел — 50	70 мг КОН/г	

В одной из работ последнего времени соавторницы ВНИРО Е. Н. Харенко с соавторами (1998) провели комплексный анализ 120 проб рыбной муки, выработанной рыбопромышленными предприятиями и флотами

Каспийского, Северного, Дальневосточного бассейнов, которые в качестве сырья использовали разные виды рыб и отходы от их разделки (килька, мойва, салака, сельдь, путассу, минтай, скумбрия и др.). Показатели окисления липидов в рыбной муке варьировали в очень широких пределах — от нормальных до сильно завышенных:

перекисные числа — от 0,03 до 10,2%  $J_{20}$ ,  
кислотные числа — от 9,63 до 160,5 мг КОН/г,  
окислительные — от 1,1 до 12,7%.

Для объективной оценки качества жира авторы предложили использовать только кислотное число с нормативом 55 мг КОН/г. Применять перекисное число вообще не рекомендовалось из-за дискретности его изменения. Проверка качества рыбной муки с кислотным числом 55 мг КОН/г проводилась на цыплятах, в рацион которых вводилось 5—8% муки.

Поскольку рыбы более чувствительны к качеству жира и в их корма вводится обычно значительно больше рыбной муки, кислотное число для рыб не должно превышать 30, особенно для молоди. В этом вопросе мы разделяем точку зрения А. А. Шабалиной с соавторами (1997). Среди приведенных в работе Е. Н. Харенко с соавторами (1998) результатов определения кислотного числа в 44 образцах рыбной муки пригодным для включения в корма рыб (кислотное число ниже 30) можно признать лишь 5 образцов, т. е. 11% от всех исследованных партий. Следовательно, вероятность попадания некачественной рыбной муки в промышленные корма достаточно высока.

### 3.4.2. Влияние качества жира на рост и физиолого-биохимические показатели рыб

В процессе автоокисления липидов в кормах разрушаются полиненасыщенные жирные кислоты (Егорова, Трещева, 1971; Шабалина, 1974, 1976; Борисюккина, 1976; Watanabe, 1982; Гольдштейн и др., 1993; Сергеева и др., 1996), витамины А, С, Е (Кизветтер, Алексеева, 1972; Князева, Остроумова, 1976; Князева, 1977, 1979; Soliman et al., 1987; Лукошкина, 1988; Остроумова и др., 1991а), снижаются содержание и доступность незаменимых аминокислот — лизина, аргинина, метионина (Ермакова, 1981; Ермакова, Мосейчук, 1986). Все эти процессы обедняют питательную ценность кормов и снижают их продуктивные качества. На разных видах рыб было продемонстрировано резкое торможение роста и ухудшение физиологических показателей у рыб, получавших корма с истекшим сроком хранения или специально отобранные для эксперимента окисленные корма

Торможение роста отмечали у радужной форели и лосося (Остроумова и др., 1975; Рыжков и др., 1977; Шабалина и др., 1986), у карпа (Остроумова, 1978; Лысенко и др., 1989), у сиговых (Костюничев, 1988) и т. д.

На основании изучения зависимости скорости роста карпа и кормовых затрат от уровня гидроперекисей, пероксидов и альдегидов в кормах были рассчитаны коэффициенты (Остроумова, 1986), используя которые можно количественно прогнозировать снижение рыбопродукции и увеличение расхода кормов на единицу прироста в рыбоводных хозяйствах, применяющих недоброкачественные корма. Расчеты показывают, что если, например, уровень гидроперекисей, пероксидов и альдегидного числа липидов корма превышают допустимые величины в сумме на 50% (скажем, на 20, 16 и 14% соответственно), то будет реализовано только 65% возможного прироста карпа, а кормовые затраты повысятся при этом на 30%. Отметим, что в рыбхозы нередко поступают корма и со значительно более высоким превышением допустимой окисленности липидов. Кроме того, корма теряют свое качество и в процессе хранения.

Реакция рыб неодинакова на недоброкачественность жира кормов. Радужная форель гораздо более чувствительна к переокислению липидов, чем карп. Спустя 2-3 месяца у форели возникают признаки анемии — сначала у отдельных, а затем у большинства особей снижается уровень гемоглобина, числа эритроцитов, бледнеют жабры. На мазках крови обнаруживаются в массовом количестве мелкие патологические незрелые формы эритроцитов, что свидетельствует о сильном напряжении кроветворной функции. Картина белой крови теряет свойственный рыбам лимфоцитарный характер, лейкоцитарная формула сдвигается в сторону увеличения содержания моноцитов и полиморфноядерных клеток.

Благодаря своей информативности гематологический анализ используется для оперативного контроля за качеством потребляемых кормов и ранней диагностики алиментарных заболеваний рыб, особенно лососевых, сиговых, осетровых, которые вызываются недоброкачественностью и несбалансированностью рационов питания (Остроумова, 1957, 1979; Маликова, 1967, 1968; Шабалина, 1976; Князева, 1981а, б; Голovina, 1996).

Характерным признаком избыточного количества продуктов перекисного окисления в корме форели является жировая инфильтрация печени, которая часто переходит в цирроз и легенегию. В печени резко снижается уровень витаминов С, А, Е, ее размеры увеличиваются, окраска приобретает светлый песочный оттенок. Наряду с анемией у таких рыб нередко отмечается некроз плавников, пучеглазие, серебристый цвет исчезает, плавники темнеют. Рыба теряет активность, реакция на внешние раздражи-

тели ослабевает. В тяжелых случаях форель перестает брать корм и погибает в массовом количестве (Факторович, 1956; Привольнев и др., 1969; Остроумова и др., 1975).

Повышенное содержание липоперексидов в рационе молоди форели вызывало отклонение и в формировании половых продуктов на ранних этапах развития воспроизводительной системы (Алешин, 1986).

Образование крупных капель жира в клетках под влиянием токсического действия свободнорадикального окисления липидов — один из известных симптомов в биологии (Журавлев, 1975), свидетельствующий об ослаблении противокислительной защиты. Функционирующая в организме система антиоксидантов регулирует и сдерживает свободнорадикальное окисление липидов, но при избыточном образовании перекисных соединений происходит ее истощение. Исчезновение из тканей сильного природного антиоксиданта  $\alpha$ -токоферола (витамин Е) сопровождается накоплением перекисей ненасыщенных жирных кислот, которые в дальнейшем могут образовывать полимеры с аминными группами белков — липофусин (агерод). Видимо, подобные процессы происходят и у форели под влиянием окисленных липидов корма.

Как уже сообщалось, включение в состав рациона форели 5—10% подсолнечных фосфатидов, обладающих противокислительной функцией (лецитин), предотвращало возникновение липонидной дегенерации печени (Привольнев и др., 1964, 1969). Затормозить развитие анемии и жирового перерождения печени у форели удается и путем ежедневного окискивания кормов по методу Л. М. Князевой (1979) водным раствором витамина С (природный антиоксидант) при первых признаках снижения гемоглобина и эритроцитов крови. Этот метод можно применять и в профилактических целях. Автор рекомендует добавлять аскорбиновую кислоту из расчета 1 г витамина на 1 кг корма.

Ниже представлены наиболее информативные физиологические параметры форели с сильно выраженными нарушениями обмена под влиянием недоброкачественной пищи (Остроумова, 1979). Для сравнения приводятся показатели здоровых рыб:

Показатели	Здоровая форель	Больная форель
Гемоглобин, г%	8—10	ниже 1—2
Число эритроцитов, млн мм <sup>3</sup>	1,1—1,3	0,04—0,2
Незрелые эритроциты, %	5—10	80—90
Лимфоциты, %	90—95	20—70
Полиморфоядерные лейкоциты и моноциты	5—10	30—80

Белок сыворотки крови, г%	5—6	2—4
Индекс печени, %	1,1—1,4	выше 2,2
Витамин А в печени, мг%	4—7	следы
Витамин С в печени, мг%	7—11	1,0—2,0

Карп менее чувствителен к качеству липидов корма. Даже длительное потребление кормов с истекшим сроком хранения вызывает лишь снижение скорости роста, уменьшение содержания витаминов А и Е в печени, но обычно не отражается на гематологических показателях.

Наиболее частым признаком длительного воздействия окисленных липидов на карпа, по данным японских авторов, является дистрофия мышц, называемая в Японии болезнью «Сэкоке» или болезнью «острой спити» (Хасимото, Окаити, 1968; Хасимото и др., 1975; Watanabe, 1982). Это заболевание объясняют обеднением организма природным антиоксидантом —  $\alpha$ -токоферолом. Мышечная дистрофия появлялась у карпов после длительного (90 дней) кормления диетой, лишенной витамина Е. Интенсивность заболевания зависела от количества жира в корме. При одинаковом уровне  $\alpha$ -токоферола (5 мг на 1 кг корма) патология нарастала пропорционально увеличению жира (Watanabe et al., 1981; цит. по: Steffens, 1985):

Жир корма, %	Смертность рыб, %	Дистрофия мышц у рыб, %	$\alpha$ -токоферол в печени, мг%
5	0	0	0,4
10	0	6,6	
15	23,3	34,6	следы
20	43,3	66,6	

Таким образом, с повышением жира в корме потребность в витамине Е для торможения процессов его окисления нарастала. Добавление к корму (содержащему 10% жира) витамина Е в количестве 50 мг/кг вызывало резкое увеличение его уровня в печени карпа (36,5 мг%) при полном отсутствии патологических явлений. Побутно отметим, что в нашей практике дистрофия мышц у карпа при содержании на искусственных кормах ни разу не отмечалась. Количество витамина Е в печени здоровых карпа и форели обычно не превышало 5—6 мг% (см. главу 7).

Такую разную реакцию форели и карпа на качество жира в кормах можно объяснить известной способностью карпа синтезировать в доста-

точном количестве аскорбиновую кислоту, являющуюся природным антиоксидантом, и отсутствием такой способности у дороселых. Кроме того, форель, выращиваемая в искусственных условиях, часто лишена астаксантина — сильнейшего биоантиоксиданта, который в большом количестве содержится в естественной пище рыб, но до сих пор времени не вводится регулярно в отечественные корма. Отсутствие каротиноидов делает форель более уязвимой к развитию свободнорадикального окисления липидов, усугубляемое при недостаточном поступлении с кормом витамина С. Импортные корма в последние годы обычно обогащаются каротиноидами, что несомненно повышает их качество.

Подробнее на этих вопросах мы остановимся в главах 5 и 7.

### 3.4.3. Включение антиоксидантов в корма рыб

Для торможения процессов окисления липидов применяют синтетические и природные антиоксиданты, которые, вступая в реакцию со свободными радикалами жирных кислот, сдерживают развитие процессов перекисления. Добавление синтетических антиоксидантов является сложным и ответственным делом, так как в зависимости от их природы и дозировки они могут оказывать и токсическое воздействие на рыб. Среди большого числа антиоксидантов чаще других для стабилизации рыбной муки и кормов в разные годы использовали бутилоксанизол (БОА), бутилокситолуол (БОТ, инол), сантохин (токсиквин), дилуидин (Егорова, Трещева, 1971; Борисочкина, 1976; Шабалина, 1976; Маликова и др., 1978), кормолан (Гольденберг и др., 1993; Сергеева и др., 1996), эхинолан, инфелеи (Харенко и др., 1998). Л. Н. Егорова и В. И. Трещева (1971) показали, что введение антиоксидантов на более ранней стадии технологического процесса производства рыбной муки (в рыбное сырье), когда свободных радикалов в системе еще немного, обеспечивает лучшую сохранность жира. Некоторые антиоксиданты, например, этилендиаминитрауксусная кислота (ЭДТА), способны затормозить процесс и на довольно глубоких стадиях (Маликова, 1988).

По свидетельству А. А. Шабалиной (1976), бутилоксанизол, введенный в состав кормов для форели в количестве 0,02%, более эффективно сдерживает нарастание перекисных чисел, чем кислотных. Через 7 мес. ингибирующий эффект бутилоксанизола уменьшается в 2 раза. Кормолан, согласно данным В. И. Гольденберга и др. (1993), существенно превосходит по антиоксидантной активности инол и сантохин и значительно менее токсичен.

Поступление с кормом синтетических антиоксидантов усиливает и сохраняет от разрушения систему биоантиоксидантов, в том числе повышают ее резервы витаминов А, Е, С (Егорова, Трещева, 1971; Шабалина, 1976, 1978; Мельникова, 1988; Гольденберг и др., 1993; Сергеева и др., 1996). В печени форели, получавшей корма с дилуидолом, отмечалось увеличение количества фосфолипидов, полиненасыщенных жирных кислот, витаминов. В мышцах реке возрастало содержание каротиноидов (Маликова и др., 1978). При сравнении действия кормолана и инола оказалось, что у форели на кормах, стабилизированных кормоланом, по сравнению с инолом значительно улучшился жирнокислотный состав (Гольденберг и др., 1993; Сергеева и др., 1996). В полярных липидах уровень полиненасыщенных жирных кислот повысился на 28%, а содержание моноеновых и насыщенных кислот снизилось на 9 и 6% соответственно.

Комплексное введение инола (0,1%) и сантохина (0,04%) в рыбную муку (Шербина, Салькова, 1990) предотвращало развитие свободнорадикального окисления липидов и улучшало жирнокислотный состав. В теле карпа, получавшего с кормом эту муку, возросло содержание дефицитных эйкоза- и докозагексаеновых кислот — в 1,7 и 1,4 раза, что положительно отразилось на скорости роста.

Способность тормозить перекисное окисление липидов рыбной муки была выявлена и у природных цеолитов (Остроумова, Мосейчук, 1997), которые благодаря своей микровпористой структуре отличаются уникальными сорбционными свойствами. Через 3,5 мес. хранения рыбная мука с 15 и 20% чувашских цеолитов не отличалась от исходной по уровню перекисного числа, в то время как в рыбной муке без цеолитов содержание гидроперекисей выросло на 40, а пероксидов — на 46%.

Одновременно с опытами по хранению рыбной муки с цеолитами проводили эксперименты с радужной форелью. Рыбную муку, предварительно смешанную с 10 и 20% цеолитов, ввели в состав кормов в количестве 20% к рациону, т.е. уровень цеолитов в рационе составил 2 и 4%. Наиболее эффективным оказался корм, в состав которого была включена рыбная мука с 20% цеолитов (4% цеолитов в рационе). На этом корме получены лучшие рыбопродуктивные показатели:

Цеолиты в корме, %	Конечная масса рыбы, г	Кормовой коэффициент	Коэффициент вариации массы, %
0	159,4	2,3	26,3
2	158,3	2,2	25,3
4	176,0	1,8	18,7



## Роль углеводов в кормлении рыб

На этом же корме у форели отмечена более компактная печень и повышение в ней резервов витаминов А и Е:

Цеолигты в корме, %	Индекс печени, %	Витамины в печени, мг%		
		А	Е	С
0	2,41	0,41	3,56	19,0
2	1,88	0,47	4,98	22,5
4	1,85	0,50	5,65	18,8

Содержание витамина С в печени и показатели крови (гемоглобин, эритроциты) были в норме как у контрольных, так и у подопытных рыб. Это свидетельствовало о том, что процессы автоокисления липидов в контрольном корме еще не зашли слишком далеко (они бы продолжались 2 месяца) и антиоксидантная система справлялась с подавлением избыточного перекисного окисления липидов.

В заключение отметим, что используемое в отечественных рыбных кормах сырье, и прежде всего рыбная мука, несмотря на имеющиеся разработки антиоксидантов, часто не соответствует необходимым стандартам. Это требует от изготовителей кормов повышенного внимания к выбору кормовых компонентов и качеству выпускаемой готовой продукции.

Постоянный простейший физиологический контроль (количество гемоглобина, число эритроцитов крови, индекс печени и др.) за выращиваемой в хозяйствах рыбой и вовремя принятые меры по нормализации кормления являются обязательным условием эффективного производства посадочного материала и товарной рыбы в аквакультуре.

Углеводы — лабильные вещества, являются главным источником энергии в кормах теплокровных позвоночных, в том числе сельскохозяйственных животных.

Основная масса углеводов содержится в растительных компонентах, в сухом веществе которых они достигают 80—90%. В животном организме углеводы резервируются в небольших (несколько процентов сухого вещества) количествах в виде гликогена, преимущественно в печени и мышцах.

Природная пища рыб не богата углеводами, и большинство рыб не приспособлены к высокому содержанию их в рационе. Энергетические потребности покрываются у них в основном за счет белка и липидов. Большую роль у рыб играет процесс гликолиза — образование глюкозы из неуглеводных предшественников (особенно из аминокислот), который в той или иной мере происходит у всех животных, но у пизших, в том числе у беспозвоночных и рыб, его удельный вес выше, чем у более высокоорганизованных существ.

Определенное количество углеводов пищи рыбы могут утилизировать, но эта способность неодинакова у разных видов.

При разработке искусственных кормов стремятся снизить до минимума нерациональное использование белка в качестве источника энергии, сохраняя его для роста. При этом часть высокобелковых компонентов заменяют более дешевыми растительными.

Основной вопрос состоит в том, в каком количестве, при каких условиях и какие рыбы способны утилизировать растительные компоненты без потери роста и здоровья, почему эта способность различна у разных видов рыб.

Совершенно необоснованно переносить бездумно на рыбоводство опыт кормления сельскохозяйственных теплокровных животных, для которых естественно усвоение большого количества растительных кормов.

В практике кормления углеводы делят на две большие группы: клетчатка и безазотистые экстрактивные вещества (БЭВ).

**Клетчатка** представляет собой основу оболочек растительных клеток, выполняет защитную и опорную функцию. Она состоит преимущественно из жестких полисахаридов — целлюлозы, гемицеллюлозы, включает пектиновые вещества и при одревеснении — лигнин. Клетчатка относится к трудногидролизуемым углеводам. Подвояющее большинство животных не имеет собственных ферментов, расщепляющих жесткие структуры клетчатки. Ее частичное переваривание осуществляется ферментами микрофлоры, населяющей пищеварительный тракт животного, что приобрело особенно большие масштабы у жвачных.

**К безазотистым экстрактивным веществам** относятся легкогидролизуемые углеводы, содержащиеся преимущественно внутри растительной клетки, — крахмал (главный резервный полисахарид растений) и различные сахара.

Эффективность использования растительных ингредиентов у рыб ограничивается двумя факторами — сравнительно низкой их перевариваемостью и проблемой утилизации избытка углеводов в межклеточном обмене.

#### 4.1. Переваримость углеводов

Степень переваримости углеводов у рыб зависит от сложности их строения, от молекулярной массы. Простые сахара — моносахариды (глюкоза, галактоза и др.) всасываются почти полностью у радужной форели, голяка, карпа, белого осетра и других рыб (Phillips, 1970; Щербина, 1973; Herold, Hung, 1995 и др.). Дисахариды, которые сначала подвергаются расщеплению, всасываются менее интенсивно, кроме мальтозы. Ее переваримость, например, у форели и осетра, одинакова с моносахаридами (свыше 90%). Дисахариды сахара и фруктоза перевариваются в среднем в пределах 52–73%, лактоза у форели — 60, у осетра — 36%. Слабее сахаров расщепляются и всасываются полисахариды. Переваримость крахмала в зависимости от происхождения может сильно варьировать: например, у форели утилизация картофельного крахмала не превышала 5%, в то время как пшеничного достигала 60% (Bergot, 1993). В среднем переваривание форелью крахмала составило 38–54% (Bergot, Breque, 1983) и лишь при обработке его высокой температурой (110–120°) повышалось до 86–90%, а при экстремии — 96% (Bergot, 1993). У белого осетра переваримость нативного крахмала не превышает 36% (Herold, Hung, 1995).

Ограниченные возможности переваривания крахмала подтверждены недавно для атлантического лосося (Brudeseth et al., 1995) вне зависимости от его уровня в корме. Не выявлено существенных различий в ферментативной активности рыб, получавших диеты с разным содержанием крахмала.

Напомним, что крахмал, являясь запасным веществом, составляет часто основную массу углеводов растительных компонентов и от интенсивности его расщепления и всасывания сильно зависит степень использования этих ингредиентов в кормах.

Значительно лучше усваивается крахмал у карпа. Так, по данным японских авторов (Chiou, Ogino, 1975), карпы переваривали 85% картофельного  $\alpha$ -крахмала независимо от его количества в корме (от 19 до 48% к рациону) и несколько хуже  $\beta$ -крахмал — 45–65%.

Трудногидролизуемые углеводы клетчатки, в частности ее основной полисахарид — целлюлоза, расщепляются у рыб только в присутствии микрофлоры. Это установлено на многих видах рыб (Stickney, Shumway, 1974). Радужная форель переваривала лишь 10–20% от поступившей с кормом целлюлозы, а после обработки пищеварительного тракта бактерицидным препаратом целлюлолитическая активность вообще исчезла (Halver, 1970). У канального сомика при включении антибиотиков в рацион также подавлялась активность ферментов, переваривающих целлюлозу (Стилкин, 1986). Об участии микрофлоры кишечника в расщеплении клетчатки у прудового карпа сообщил М. А. Щербина (1984). В. Н. Лубянские с соавторами (1975) обнаружили в кишечнике растительноядных рыб (белая амур) специфические виды микроорганизмов, интенсивно разлагающих клетчатку, — *Bacillus aurantius*. Найдены также и виды, широко распространенные на поверхности растений и детрита, которые выявлены и в кишечниках карпа и линя. Наибольшее количество микроорганизмов (по числу и массе) в кишечниках рыб обнаружено в июле при высоких температурах.

Оценивая в целом переваримость углеводов в кормах форели, А. Филиппс и Д. Броквей (Phillips, Brockway, 1956) на основании многочисленных исследований предложили принять ее в среднем за 40% от всей массы углеводов, поступающих с кормом, и впоследствии подтвердили эту цифру (Phillips, 1970).

Несмотря на то, что пищеварительный тракт карповых больше приспособлен к переработке растительных компонентов, чем у лососевых, карп, тем не менее, также отличается сравнительно низкой способностью к перевариванию этих ингредиентов. Так, переваримость углеводов

жмыхов, шротов, пшеницы, ржи, овса, гороха составила у прудового карпа 46–73% (Орман, 1971; Щербина, 1973), а кормовых смесей, в составе которых было свыше 90% компонентов растительного происхождения, в среднем 64%.

М. А. Щербина (1973, 1980), проведя обширные исследования и обобщив большой материал по переваримости карпом многих злаковых культур, пришла к заключению, что пищеварительная система карпа не может перерабатывать растительные компоненты так же полно, как у сельскохозяйственных животных. Следовательно, не только лососевые, но и карповые рыбы имеют ограниченные возможности в переваривании углеводной пищи.

#### 4.2. Утилизация углеводов в организме рыб

О дальнейшей судьбе углеводов после их всасывания имеется много противоречивых, часто полярных мнений: от полного отрицания способности рыб использовать углеводы лишь в энергетическом обмене и трансформировать их в жиры до абсолютного уравнивания рыб по этим функциям с высшими позвоночными.

Такое расхождение во взглядах можно объяснить использованием в опытах рыб разных видов, возраста, массы, а также неодинаковыми условиями содержания, состава корма, набора ингредиентов. Именно эти факторы, как будет видно из дальнейшего изложения, определяют часто судьбу углеводов в организме рыб.

Для объяснения различий в утилизации углеводов чаще всего оперируют характером питания рыб в природе — хищные, мирные, всеядные. Вместе с тем имеющийся у нас опыт работы и анализ литературных данных позволяют сделать заключение о том, что ведущим фактором в усвоении углеводов является температура обитания рыб. Обоснованию этого положения будет уделено особое внимание.

В целом представление об утилизации углеводов сводится к тому, что в определенных пределах (неодинаковых для разных видов) углеводы пищи используются у рыб как источник энергии. Это демонстрируется всеми экспериментами, в которых показано повышение скорости роста рыб при включении углеводов в их рацион. Иными словами, подтверждается белоксберегающая роль углеводов, когда часть белка, расходуемого на энергетические нужды, сохраняется для роста, а углеводы включаются в энергетический обмен.

#### 4.2.1. Влияние углеводов корма на рост рыб

В работах 60-х гг. (Buhler, Halver, 1961; Halver, 1970) на молоди чавычки было установлено, что утилизация углеводов зависит от сложности их структуры. При включении в диеты моносахаридов (глюкозы, фруктозы, маннозы), дисахаридов (сахарозы, мальтозы), полисахаридов (декстрина, крахмала) скорость роста падала по мере увеличения молекулярной массы углеводов. Наиболее высокую скорость роста показала молодь на корме с глюкозой. В то же время по данным других авторов (Hilton, Atkinson, 1982) 14–20% глюкозы в рационах форели тормозит рост, несмотря на ее хорошую переваримость. Вместе с тем положительное влияние моносахаридов на рост замечено еще на ряде рыб (ручьевая форель, осетр). Так, осетр, получавший глюкозу, удерживал в организме больше энергии, чем при получении полисахаридов — декстрина или кукурузного крахмала (Hung et al., 1989).

Обратную картину наблюдали для карпа, морского карася, канального сома, тилапии (Furuchi, Yone, 1982; Anderson et al., 1984; Wilson, Poe, 1987; Shiau, Chuang, 1995; Shiau, 1997). Диеты с крахмалом обеспечивают для этих рыб более интенсивный рост, чем рационы с глюкозой. Канальный сом был не способен утилизировать моно- и дисахариды в качестве источников энергии (Wilson, Poe, 1987).

Подобная закономерность была хорошо продемонстрирована на гибридах тилапии, которым давали различные углеводы — глюкозу, сахарозу, мальтозу, кукурузный крахмал — все по 44% к рациону. Наибольший прирост молоди (427%), лучший кормовой коэффициент (1,49) и самый высокий процент жира в теле (9,5) отмечены на диете с крахмалом. Наименьший прирост (100%), худший кормовой коэффициент (4,11) и самый низкий уровень жира были получены на рационе с глюкозой (Shiau, Chuang, 1995). Авторы предположили, что глюкоза слишком быстро всасывается в кишечнике, опережая поступление других питательных веществ, которые проходят более длительную обработку в пищеварительном тракте. Опыты проводили при температуре 26 °С. В дальнейшем (Shiau, 1997) было установлено, что частое кормление (6 раз в сутки вместо 2 раз) повышает утилизацию углеводов. При 6-разовом кормлении степень усвоения глюкозы была заметно выше, что проявилось на разнице в приросте.

Оценивая столь неодинаковые данные, полученные для разных видов рыб по усвоению углеводов, можно заметить, что эти различия определяются не характером их питания, а температурными условиями обитания. Холодололюбивые чавычка, форель лучше усваивают простые сахара,

в то время как теплолюбивые карпы, канальные сомики, тилания эффективно используют крахмал и декстрин, чему способствует высокая температура воды.

Белоксберегающую роль углеводов в кормах прудового карпа отмечали многие авторы (Срман, 1969; Шербина, 1973, 1979; Ufodike, Mattu, 1983 и др.). В условиях теплых вод увеличение растительных компонентов в рационе карпа с 21 до 48% (углеводы возросли при этом на 12%) повышало эффективность использования белка на рост с 19,9 до 23,7% (Остроумова, 1988а).

Во всех приведенных выше работах не ставилось под сомнение участие углеводов в энергетическом обмене рыб. Но существует и другая точка зрения.

#### 4.2.2. Трансформация углеводов в липиды

##### *Участие в энергетическом обмене*

В серии работ, выполненных на карпе с применением радиоизотопных методов, японские авторы (Nagai, Ikeda, 1971а, б, 1972) пришли к неожиданному заключению. Они установили, что у карпа глюкоза слабо используется в качестве источника энергии. Главным источником энергии является белок (аминокислоты). В образовании жира, по мнению этих авторов, преобладающую роль также играют аминокислоты. Глюкоза с трудом превращается в липиды в организме карпа. Лишь незначительная ее часть откладывается в гепатопанкреасе в виде гликогена. Отмечена низкая, в отличие от млекопитающих, взаимопревращаемость между гликогеном печени и глюкозой крови, а следовательно, и замедленная регуляция гликемии. Результаты этих исследований широко используются при рассмотрении обеспеченности энергетического обмена у рыб в известной книге «Биоэнергетика и рост рыб» (1983).

Более низкая, несомненная у разных видов способность рыб к регуляции сахара крови, в отличие от высших позвоночных, и ее причины не раз обсуждались в статьях и монографиях (Phillips, Blackwey, 1956; Плисецкая, 1975; Yone, 1979). Что же касается заключения японских авторов о том, что карпы с трудом превращают углеводы в липиды, то оно не согласуется с общепринятыми представлениями. Возможно, такое расхождение объясняется различными условиями, в которых проходили исследования, и размерами объектов. Авторы работали с мелкими карпами массой 15–25 г преимущественно при температуре 20 °С.

Весь имеющийся опыт работы с карпом, особенно на теплых водах, убеждает в том, что эти рыбы постоянно используют углеводы пищи в качестве источников энергии и откладывают их избыток в виде резервных липидов. Многократно отмечалось активное жироскопление в теле (в том числе в гепатопанкреасе) карпов, выращиваемых на растительных кормах при высоких температурах — 25–30° и выше (Дикущникова и др., 1976; Романенко, 1978, 1983; Остроумова, 1978, 1986а, 1988а, б). Темп роста карпа на этих кормах был низким, но аккумуляция жира в теле всегда высокая.

Обычно эти наблюдения проводили на большом объеме материала с использованием крупных рыб (от 200 до 800 г и выше) при содержании их в садках и бассейнах на теплых водах. В наших опытах карпы, получавшие корма с высоким уровнем растительных компонентов (63% против 48 в контроле) при количестве углеводов соответственно 50 и 35%, всегда имели более высокий уровень жира в теле, причем эта разница в опыте и контроле сохранялась и при разных нормах кормления (рис. 10).

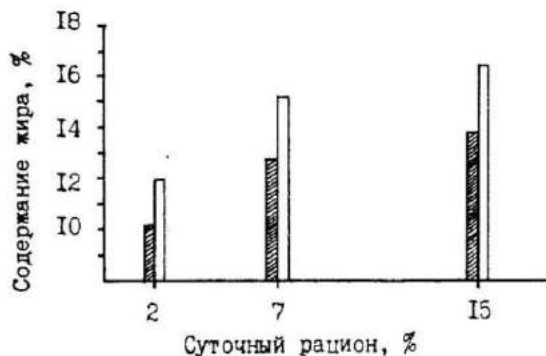


Рис. 10. Влияние содержания углеводов в корме и суточного рациона на количество жира у карпа

■ углеводы 35%, □ углеводы 50%

О температурной зависимости превращения углеводов в жиры свидетельствуют их колебания в связи с сезонными изменениями температуры. В зимнее время на теплых водах при температуре 8–10° содержание полостного жира у карпа было небольшим на всех рационах, включая растительные (рис. 11), а с повышением температуры его количество на углеводных кормах резко возрастало (Остроумова, Комарова, 1979). О том же свидетельствует и отмеченное М. А. Щербиной (1980) существенное уменьшение липидов у карпа (на 25–34%) при снижении температуры воды на 3° в интервале 22–18°, несмотря на продолжающееся потребление рыбой богатой углеводами пищи.

Следовательно, высокая температура способствовала лучшей утилизации углеводов и превращению их избытка в липиды, а при падении температуры эта способность ослабевала.

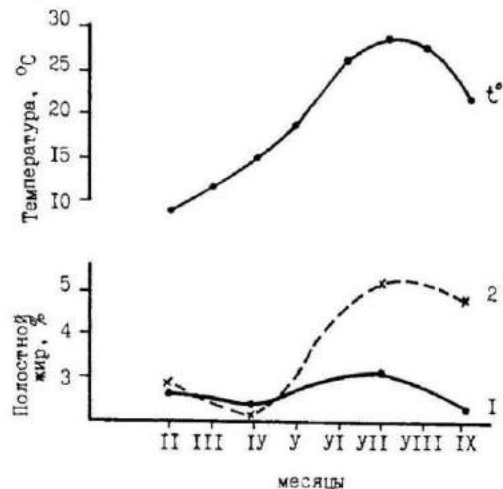


Рис. 11. Количество полостного жира у карпа в зависимости от температуры воды и содержания углеводов в корме: 1 — 35%, 2 — 50%.

### Способность разных видов рыб трансформировать углеводы в жиры

Разные рыбы обладают неодинаковой возможностью преобразования углеводов в липиды. У дросеовых она ограничена. Так, включение сравнительно легко конвертируемых дисахаридов мальтозы и сахарозы в рацион форели не только не увеличивало, но, напротив, снижало отложение жира в теле и в различных органах рыб (Phillips et al., 1967; Leger et al., 1975). Интересно, что добавление мальтозы в несколько раз повышало содержание гликогена в печени. Следовательно, горю илился лишь процесс превращения углеводов в жиры, но не их полимеризация. По данным Ч. Огино (Ogino, 1973), высокое содержание декстрина в рационе существенно снижало количество общего жира у форели, но увеличивало его у карпа. Тилкити, получавшие крахмальную диету, накапливали значительно больше жира, чем на диете с тем же количеством глюкозы (Shiau, Chuang, 1995; Shiau, 1997). Обратную зависимость между количеством растительной пищи и содержанием жира в теле форели отметили Е. А. Гамыгин и соавторами (1976).

Неодинаковую способность разных видов рыб превращать углеводы в жиры косвенно подтверждают расчеты, сделанные нами (Остроумова, 1988а) на основании многолетних опытов по разработке эффективных кормов для карпа, форели, сиговых, проведенных лабораторией физиологии и кормления рыб ГосНИОРХ. Все рыбы выращивались в оптимальных для них условиях температуры: карпы — выше 25°, форель и сиговые — ниже 16°C. Корма имели минимальное количество белка, необходимое для интенсивного роста. Таким образом, использование белка в энергетическом обмене сокращалось до минимума, так как он преимущественно расходовался на рост.

Основными источниками аккумулированного в теле рыб жира могли быть жиры и углеводы пищи. При рассмотрении коэффициента О.П. (отношение количества отложенного в теле рыб жира к количеству потребленного с кормом) было установлено, что у карпа начиная с массы 200 г этот коэффициент значительно превышает единицу: для рыб массой 200–600 г — в 1,5 раза, а для рыб массой 900 г — в 3 раза (табл. 37). У форели и сиговых это отношение так же, как у карпа, нарастало с увеличением массы рыбы, но всегда было ниже единицы и во всех случаях ниже, чем у карпа. Это особенно хорошо видно из тех опытов, в которых карп и форель получали один и те же корма и, следовательно, примерно одинаковое количество белка, жира и углеводов (табл. 38). При снижении углеводов в корме коэффициент О.П. уменьшался.

Таблица 37

Баланс жира у рыб разных видов и массы

Вид рыбы	Конечная масса рыбы, г	Питательные вещества рациона, %			О.П.
		Белок	Жир	Углеводы	
Карп	41,6	43,0	5,5	27,0	$\frac{8,6}{8,8} = 0,98$
Форель	47,2	43,0	13,2	21,0	$\frac{8,1}{21,1} = 0,39$
Сиговые (музун, пельдь, пелцир)	32,7	42,8	7,6	25,1	$\frac{6,9}{17,5} = 0,39$
Карп	215	35,7	3,9	40,0	$\frac{10,3}{7,0} = 1,47$
Форель	202	36,9	7,5	32,6	$\frac{7,2}{15,7} = 0,46$
Сиговые (музун, пелцир)	220	42,8	7,6	25,1	$\frac{10,5}{15,2} = 0,69$
Карп	634	34,9	3,7	44,2	$\frac{12,9}{8,14} = 1,58$
Карп	886	33,1	3,2	43,1	$\frac{17,6}{5,76} = 3,06$

**Примечание.** Здесь и в табл. 38 О.П. — отношение количества отложенного жира к 100% прироста рыбы к количеству потребленного жира с кормом, обеспечивающим 100% прироста.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что карпы широко используют углеводы корма в энергетическом обмене и избыток их трансформируют в липиды. У сиговых и форели эти процессы ограничены.

Анализ работ, где в рационах форели с целью экономии было увеличено количество углеводных компонентов (вместо животных), дает возможность констатировать, что удовлетворительные результаты получаются обычно при одновременном добавлении жиров (Phillips et al., 1967; Koops et al., 1974; Канидьев, Гамыгин, 1975б; Канидьев, Скляров, 1978). Следовательно, небелковая энергия в корме повышается в данном случае не только за счет углеводов, но и может быть, в основном за счет липидов.

Ограниченность утилизации углеводов у форели обычно объясняют ее хищническим характером питания в природе. Но, как видим, и мирные сиговые рыбы — планктофаги, бентофаги так же плохо утилизируют углеводы. С другой стороны, известно, что хищные канальные сомы и угри отличаются высокой степенью утилизации углеводов (Page, Andrews,

Таблица 38

Баланс жира у карпа и форели, содержащихся на кормах одного состава

Вид рыбы	Рецепт корма	Конечная масса рыбы, г	Питательные вещества рациона, %			О.П.*
			Белок	Жир	Углеводы	
Карп	5вр-80	220	35,1	2,7	44,6	$\frac{7,0}{5,1} = 1,37$
			37,9	2,5	43,2	$\frac{7,7}{4,5} = 1,71$
Форель	5вр-80	190	35,1	2,7	44,6	$\frac{4,6}{6,5} = 0,71$
			37,9	2,5	43,2	$\frac{3,8}{6,2} = 0,61$
Карп	12-75	40	43,5	9,9	21,4	$\frac{9,4}{12,4} = 0,76$
			43,5	9,9	21,4	$\frac{10,9}{12,9} = 0,84$
Форель	12-75	10	43,5	9,9	21,4	$\frac{6,4}{16,8} = 0,38$
			43,5	9,9	21,4	

\* См. примечание к табл. 37.

1973; Шпаннохф, 1976; Garling, Wilson, 1977; Сигкин, 1986). И в этом плане они ближе к мирным карпам. Одинаковое белокосберегающее действие при температуре выше 25° оказало включение в рацион канального сома 120 г/кг жира и 250 г/кг крахмала, при этом повысилась интенсивность аккумуляции жира в теле (Page, Andrews, 1973). Не уменьшилась скорость роста угря при введении 50% крахмала в корма, в то время как уже 25% крахмала негативно сказалось на росте форели (Шпаннохф, 1976).

Известно, что в стандартных кормах для сомика и угря содержится обычно значительно больше растительных компонентов, чем в кормах лососевых. Таким образом, несмотря на хищнический образ питания в природе, угри и канальные сомы способны активно использовать углеводы в качестве источников энергии.

Очевидно, что главным фактором, повышающим утилизацию углеводов у рыб, является не характер питания, а температура обитания. Наиболее интенсивный рост карпа, канального сома, угря происходит при температуре около 25° и выше (вплоть до 30°), и именно в этих условиях у них активируется способность эффективного усвоения углеводов.

#### 4.2.3. Влияние витаминов и других биологически активных веществ на утилизацию углеводов

Помимо температуры воды на утилизацию углеводов оказывает влияние состав корма, особенно биологически активные вещества. Переваримость крахмала обратно коррелирует с его содержанием в корме и имеет обратную зависимость от уровня жира (Grisdale-Helland, Helland, 1997). Так, в кормах для атлантического лосося (масса 80 г) при разном содержании желатинизированного крахмала (от 9 до 23%) его переваримость на «низкожировых диетах» (16–17% жира) составила 82–90,6%, а на «высокожировых» (24–30% жира) — 75–87%.

Еще в работах 60-х гг. предполагалось (по аналогии с высшими позвоночными), что эффективность утилизации углеводов у лососевых возрастает под влиянием витаминов (Buhler, Halver, 1961). Л. Шпанхоф (1976) на основании проведенных экспериментов установил, что повышение концентрации крахмала в рационах форели требует увеличения дозы витамина  $B_1$ . Видимо, это связано с физиологической ролью тиамина в углеводном обмене, что установлено для теплокровных животных. Тиамин активизирует переход углеводов в жиры и способствует их аккумуляции в организме (Емелина и др., 1970; Сергеев, 1998). В наших опытах на карпах в условиях теплых вод двойная доза витаминного премикса в кормах с высоким уровнем углеводов увеличивает скорость роста рыб, отложение жира в теле, переваримость углеводов (Остроумова и др., 1990). Характерно, что повышение переваримости углеводов под влиянием двойной дозы витаминов отмечалось лишь при высокой температуре — 30° (Шумилина, 1997).

По полученным ранее в нашей лаборатории данным (Шестакова, 1976а), включение премикса витаминов или отдельно витамина А в состав основной рациона форели снижает содержание резервных триацилглицеридов в печени и увеличивает количество фосфолипидной фракции, т. е. транспортной формы жира. Эти наблюдения свидетельствуют о том, что «твердые» насыщенные жиры, образовавшиеся в печени в результате разных причин, в том числе и из накопленного гликогена, могут выводиться из органа и перераспределяться в организме под влиянием повышенного поступления витаминов с кормом.

Г. А. Подоскина (1996) сообщает о благоприятном действии на форель высокоуглеводных кормов при добавлении 0,5% лижина и комплекса, состоящего из трехвалентного хрома (5 мг на 1 кг корма) и смеси витаминов С,  $B_3$ ,  $B_5$ ,  $B_6$ ,  $B_{12}$ .

Хром в виде  $Cr_2O_3$  способствовал повышению усвояемости высокоуглеводных кормов и утилизации (Shiau, 1997). При этом отмечено увеличение прироста рыб, удержание энергии и аккумуляция гликогена в печени. Хром, как известно на примере теплокровных позвоночных, играет важную роль в механизме регуляции уровня сахара крови (Хенниг, 1976). При его дефиците снижается устойчивость к глюкозе и ее уровень в крови может резко возрастать. Включение хрома в рацион нормализует регуляцию глюкозы в крови, в том числе путем перехода ее в гликоген печени.

#### 4.3. Особенности и изменения уровня углеводов и липидов в гепатопанкреасе карпа при разных температурах

В связи с рассмотренным влиянием температуры на углеводный обмен обусловлены имеющиеся у нас данные о сезонных изменениях углеводного и жирового обмена в печени карпа в условиях теплых вод.

Наиболее четко влияние температуры проявлялось в изменении уровня гликогена и липидов в гепатопанкреасе карпа (Комарова, 1979; Остроумова, Комарова, 1979; Остроумова, 1986а). Уровень сильно колебался в зависимости от сезона: летом содержание липидов в печени достигало 18–22, зимой падало до 6–7% (рис. 12). Высокое содержание липидов летом у карпа не является патологией подобно жировой инфильтрации печени у форели; оно зависело в основном от температуры воды. Динамика гликогена носила противоположный характер. При снижении температуры воды жир печени замещался на гликоген, который зимой достигал 15–16, а летом при высокой температуре падал до 3%. При этом состав потребляемых кормов не перекрывал влияния температуры воды на характер источника энергии, аккумуляированного в печени. Температурные границы, при которых начинались описанные изменения, лежали в пределах 10–15°С.

Подобные же изменения содержания гликогена наблюдались и в гепатопанкреасе прудового карпа: максимальное содержание зимой (несмотря на то, что при температуре ниже 4–5° карп перестает питаться) и минимальное — летом (Герасимова, 1970; Мороз, 1971; Шерстнева, 1972, 1975; Svobodova, 1978). Поскольку летом в прудах средней полосы температура воды часто не превышает 20°, летнее увеличение липидов обнаруживалось значительно реже. Это дало повод даже отнести карпа к видам рыб, имеющих незначительный уровень липидов в печени.

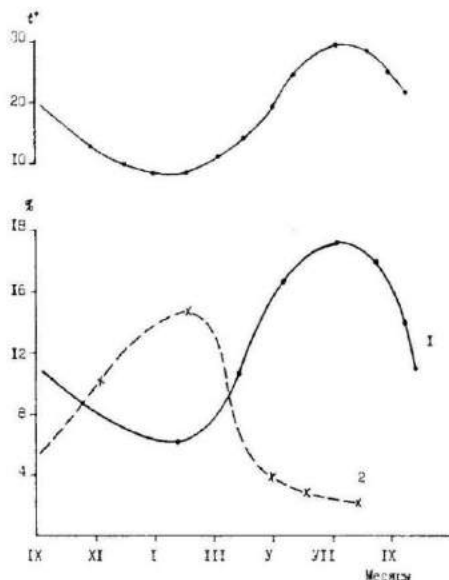


Рис. 12. Изменение содержания жира (1) и гликогена (2) в гепатопанкреасе карпа в зависимости от температуры воды

Высокий уровень гликогена в печени карпа зимой поддерживается за счет белка мышц, из которого он образуется путем глюконеогенеза (Щербина, Мукаева, 1978), т.е. образования углеводов из неуглеводных предшественников, в основном аминокислот. Преимущественная роль белка мышц в качестве источника энергии при голодании показана и на других рыбах — на скорпене (Муравская, 1979) и тихоокеанских лососях в ходе их нерестовой миграции (Максимович, 1990). Подчеркивается, что в тот

период, когда лососи не питаются, уровень гликогена в печени даже значительно увеличивается. Автор предполагает, что образование глюкозы в процессе глюконеогенеза в этом случае перекрывает потребности в ней.

Сходные с карпом сезонные изменения содержания гликогена и жира в печени леща из естественных условий описаны А. И. Кирееву и К. Э. Лаугасте (1979). Так же, как и у карпа, начало смены энергетического субстрата в печени леща происходит при температуре 10 °С.

Таким образом, существуют температурные границы, при которых отмечаются изменения в характере обмена углеводов и жиров у рыб. Выше температуры 10–15° углеводы пищи хорошо усваиваются и утилизируются, принимая участие в энергетическом обмене, а избыточное их количество трансформируется в липиды и аккумулируется в тканях, в том числе в печени. Ниже этих температур особую значимость в энергетическом обмене у рыб приобретают белки, из которых путем глюконеогенеза образуется гликоген. Процесс этот достаточно активен, о чем свидетельствует накопление гликогена в печени, но превращение его в липиды в условиях низких температур тормозится.

#### *Связь температурно-зависимых изменений углеводов и жиров в гепатопанкреасе карпа с биологическими и биоэнергетическими процессами*

Интересно сопоставить (Остроумова, 1986а, 1988а) приведенные данные о зависимости изменений в жировом и углеводном обмене печени карпа с его биологическими функциями и с внутриклеточными биоэнергетическими процессами в печени при разных температурах.

Карпы способны существовать, а значит, осуществлять энергетический обмен в очень широком диапазоне температур — от 0 до 35–36°. Но ряд важнейших жизненных функций требует более узких температурных границ. Так, потребление пищи и ее переваривание начинается лишь с 5°С, а белковый рост — только с 11–12°. С повышением температуры воды скорость роста усиливается, опережая интенсивность энергетического обмена, а наиболее активный рост происходит при температуре 25–30°. При дальнейшем повышении температуры белковый синтез снижается и усиливается жиронакопление (Дикущикова и др., 1976; Капитонова, 1977).

С температурой 10–15° ряд авторов связывает начало превышения интенсивности аэробного дыхания в клетках печени у карпа над анаэробным гликолизом (Арсан, Соломатина, Романенко, 1984; Арсан, 1985). С дальнейшим повышением температуры воды вплоть до 25° резко увели-



чиваются окислительно-восстановительные процессы в клетках печени, повышается потребление кислорода митохондриями, увеличивается активность сукцинатдегидрогеназы — важнейшего регуляторного фермента цикла трикарбоновых кислот, снижается уровень лактата, повышается скорость окислительного фосфорилирования. В. Д. Романенко (1983) подчеркивает, что нарастание в этот период в печени концентрации фокарных макроэргических соединений (не только АТФ, но и АДФ и АМФ) свидетельствует о высокой интенсивности биоэнергетических процессов в клетках печени, связанных как с накоплением, так и с расходом энергии.

Как видим, температурные границы белкового синтеза и изменения физиологических процессов в печени совпадают с биоэнергетическими изменениями в клетках этого органа. Начало роста (11—12°) и дальнейшая резкая стимуляция его (вышле до 25° и выше) обеспечивается сложными перестройками метаболизма на клеточном, тканевом и биохимическом уровне, свидетельствующими о значительном увеличении аэробного дыхания. Совпадение температуры начала белкового роста и смены энергетического субстрата (глюкоза на липиды) в печени с усилением аэробного дыхания, равно как и совпадение температуры наивысшей активности всех этих процессов, свидетельствует об их глубокой взаимосвязи. Белковый синтез сам по себе, так же как и комплекс функций, который его обеспечивает (активное движение рыбы к корму, потребление, переваривание, всасывание пищи), являются энергетическими процессами и могут происходить при взрослых температурах у карпа лишь на фоне резко повышенной интенсивности обмена с переключением его в основном на аэробную фазу.

Способность теплолюбивого карпа выживать при крайне низкой температуре воды (близкой к 0°) связана с перестройкой обмена в печени преимущественно на анаэробную фазу (Хочачка, Сомеро, 1977). По данным этих авторов, существует определенная температурная зависимость путей распада глюкозы: пентозофосфатный, с одной, и гликолитический, с другой стороны, которые преобладают в зависимости от температуры воды. Возможно, именно этот биохимический механизм получения энергии и лежит в основе описанной смены одного энергетического субстрата на другой, который способен обеспечить потребности растущего карпа в энергии. Высокая температура создает условия теплолюбивым рыбам для более эффективного усвоения углеводов, в отличие от форели, сига, досося, для которых даже оптимальная температура не превышает обычно 12—16°. Даже длительное потребление большого количества углеводов с

кормом не вызывает адаптации к ним у этих видов (Brudeseth et al., 1995; Garcia-Riera, Hemre, 1995).

Изложенное выше свидетельствует о необходимости различного подхода к включению углеводов в рацион рыб с разной экологией.

#### 4.4. Пределы включения углеводов в состав кормов холодолюбивых и теплолюбивых рыб

Еще в 60-е гг. рекомендовалось ограничить 9—12% содержание переваримых углеводов в рационе форели (Phillips, Brockway, 1956). Поскольку средняя переваримость поступающих с пищей углеводов, по данным этих же авторов, составляет 40%, фактовое их содержание в рационе форели не должно превышать 23—30%. Позднее Коуи и Сарджент (1983) подтвердили, что допустимая величина углеводов в кормах рыб составляет 25% и в этом случае они могут служить эффективным источником энергии для многих видов рыб. Теперь уже очевидно, что эта величина справедлива лишь для холодолюбивых рыб — как для форели и досося, так и для других, в том числе сиговых. В стандартных кормах, разработанных в ГосНИОРХе для разных видов сиговых, содержание углеводов колеблется в пределах значений, указанных для форели. В рационах для личинок и молодых сиговых углеводы не превышают 24—25, а для старших возрастных групп колеблются около 30%. На этих кормах получают высокую выживаемость и скорость роста сиговых разных видов (пелядь, волховский и чудской сиги, чир, мусун, нельма и др.) без каких-либо нарушений в развитии, при нормальных морфобиологических и биохимических показателях (Князева и др., 1984; Князева, 1986, 1988; Костюничев, 1986; Князева, Костюничев, 1988; Шумилина, Антонова, 1988).

Во всех приведенных здесь экспериментах в составе кормов использовались растительные компоненты, которые не подвергались предварительной тепловой обработке. Корма готовились преимущественно методом сухого прессования.

Пределы включения углеводов в корма теплолюбивых рыб значительно выше. Так, оптимальный уровень углеводов для прудового карпа составляет 40—50% (Щербина и др., 1992), однако, по мнению авторов, при хорошей обеспеченности естественной пищей эти цифры могут быть увеличены за счет повышения в рационах зерна злаковых, содержание углеводов в которых достигает 70—80%. В более ранней работе М. А. Щербина (1979) сообщалось, что общее содержание углеводистых веществ в кормах прудового карпа может составлять около 70% рациона.

При содержании на кормах, разработанных в ГосНИОРХе для выращивания карпа на теплых водах в садках и бассейнах, высокую эффективность и хорошие рыбопродуктивные результаты получали при следующем уровне углеводов: для сетчаток массой от 1 до 150 г — 29—37, а для более крупных карпов (от 150 г до 1 кг) — 34—43% рациона (Остроумова, Тимошина, 1976; Тимошина, 1976б; Остроумова, 1978, 1987, и др.).

Высокий процент углеводов считается нормальным и в кормах других теплолюбивых рыб: канального сома — 40 (Стикин, 1986), угря — около 40 и выше (Garcia-Gallego et al., 1993), тилапии — до 44% (Shiao, 1997).

Таким образом, количество углеводов в кормах теплолюбивых рыб, как мирных, так и хищных, может быть почти в 2 раза выше, чем для холодолюбивых.

Лососевые очень чувствительны к избытку углеводов в рационе. Попытки превысить их валовое количество в составе корма выше указанных пределов вызывает ряд нарушений в обмене веществ. Печень переполняется гликогеном и жиром, ее размеры резко (в 2 раза и более) увеличиваются, наблюдается жировое перерождение органа, нарушение функции шитовидной железы и другие отклонения от физиологической нормы (Phillips, Brockway, 1956; Hilton, Atkinson, 1982; Spannhof, Plantikow, 1983). Избыточное количество крахмала в рационах лососевых повышало уровень сахара в крови. При этом ускорялось прохождение пищи по короткому пищеварительному тракту, что негативно отражалось на всасывании питательных веществ. Обычно первое, на что обращают внимание при вскрытии форели, получавшей избыток углеводов, — это очень большие размеры печени, которая часто имеет бугристый характер.

#### 4.4.1. Новая технология производства кормов (экструдирование) и проблема углеводного обмена у рыб

Проблема ограниченной утилизации углеводов у лососевых и других холодолюбивых рыб вновь неожиданно возникла в связи с появлением новой технологии производства рыбных кормов. До сих пор времени в нашей стране корма изготавливаются преимущественно традиционным методом сухого прессования (гранулирование). На Западе ведущие фирмы давно уже перешли на метод экструдирования. Постепенно современные экструдеры, в том числе и модели ИКП ТЕХНОРД, распространяются и у нас.

Процесс экструдирования является весьма привлекательным для рыбоводства, он относится к ресурсосберегающим технологиям, так как

при этом повышается доступность для рыб питательных веществ корма. В ходе экструдирования кормовая смесь или отдельные компоненты подвергаются кратковременной (несколько секунд) обработке в условиях высокого давления, влажности и повышенной температуры (150—170° в течение 0,25—0,5 сек.). Согласно Н. П. Черняеву (1992), в основе экструдирования лежат два процесса — механикохимическая деструкция на всех этапах и на последнем, при выходе из зоны высокого давления в атмосферу, — «взрыв», декомпрессионный шок.

В отличие от гранулирования, в кормовых продуктах, подвергнутых экструзии, происходят существенные структурные изменения: разрываются клеточные оболочки, разрушаются молекулярные структуры; происходит желатинизация крахмала, расщепление крупной крахмальной молекулы на мелкие молекулы декстрина; денатурируются белки, инактивируются токсины, уничтожаются патогенная микрофлора. Структурные изменения компонентов при экструзии повышают переваримость питательных веществ, снижают затраты корма на единицу прироста рыб, уменьшают загрязнение воды экскрементами (Шустин, 1987; Pfeiffer et al., 1991; Bergot, 1993; Щербина и др., 1996; Гамыгин и др., 1997; Остроумова и др., 1998; Hemre, Hansen, 1998).

Ряд авторов обращает внимание на то, что экструзия неодинаково влияет на разные составные элементы корма: в наибольшей степени разрушению подвергаются растительные компоненты. Главным положительным эффектом экструзии считается разрушение кристаллической решетки крахмала (Щербина и др., 1996). Обработанные таким способом растительные компоненты имеют высокую переваримость. Например, после желатинизации и экструзии маиса переваримость его форелью (Bergot, 1993) повысилась до 96% вместо 32—34 до обработки, переваримость желатинизированных пшеницы и кукурузы у атлантического лосося достигла 90% (Hemre, Hansen, 1998).

При проведении испытаний разработанных в ГосНИОРХ для товарной форели экструдированных кормов, содержащих 36% белка, 18 — жира и 27 — углеводов (БЭВ), были получены следующие результаты (Остроумова и др., 1998): интенсивность роста форели на них была значительно выше, чем на гранулированных того же состава и на гранулированных стандартных кормах (табл. 39). Заметно снизились кормовые затраты, существенно повысилась переваримость углеводов — на 37% (Шумилина, 1999). Активность переваривания белка и минеральных веществ практически не изменилась, жир переваривался даже несколько хуже (80,8% вместо 87,7 на гранулированных). Тем не менее общее содержание

Таблица 39

Влияние процесса экструдирования корма на биологические показатели форели

Показатели	Стандартный корм ТСФ-86	Корма одного состава	
		Гранулированный	Экструдированный
Начальная масса, г	101,0	104,0	103,0
Конечная масса, г	159,0	177,5	193,0
Среднесуточный прирост, %	1,0	1,18	1,46
Кормовой коэффициент	2,3	1,7	1,4
Общий жир, %	6,4	7,9	9,3
Индекс печени, %	2,41	1,77	3,38

жира у рыб на экструдированных кормах было немного выше (9,2—9,3 против 7,9—8,9%). По поведению рыб, экстерьеру, физиологическим показателям (гематология, химический состав тела) не было замечено каких-либо отклонений от нормы. Форель быстро двигалась и активно реагировала на корм. Однако при вскрытии у рыб, получавших экструдированные корма в течение двух месяцев, обнаружили резко увеличенную, светло и неровно окрашенную печень с бугристой поверхностью. Индекс ее почти в 2 раза превышал индекс печени форели, содержащейся на гранулированных кормах того же состава (см. табл. 39). В последнем случае печень была нормального цвета и вида. В ходе проводимых экспериментов температура воды составляла 6—10° (в среднем 8,8).

Увеличенные размеры печени являются следствием более высокой доступности углеводов в результате экструзионной обработки, которая резко повышает количество легкопереваримых углеводов. Высокая переваримость, возможно, связана с разрушением крахмальных зерен, которые легко атакуются в этом виде многочисленными ферментами (Подоскина, 1996). В любом случае при потреблении экструдированных кормов, содержащих одинаковое с гранулированными количество растительных компонентов, в обмен включается повышенное количество углеводов, которое форель не способна метаболизировать. Избыток углеводов накапливается в виде гликогена в печени, частично он превращается в насыщенные жиры (отмечалось повышение жира в печени в 2 раза и более), и содержится проблема с выведением этих соединений из органа.

Увеличение печени у форели при содержании на экструдированных кормах бывает очень большим. Например, индексы повышались до 4,4—4,9% против 1,8 в контроле при включении в корма 43% экструдированной

пшеницы, или 43 — экструдированной кукурузы, или 30% крахмала и т. д. (Подоскина, Подоскин, 1989; Pfeffer et al., 1991; Krogdahl and Olli, 1995). Неблагоприятные явления при избытке углеводов в экструдированных кормах наблюдались и в опытах на других рыбах.

Включение в состав рациона сибирского осетра (начальная масса 49 г, температура воды 17°) 20% желатинизированного крахмала привело к повышению индекса печени до 3,21% (Medale et al., 1991), а при 30% крахмала, который давали в предыдущих опытах, увеличение размеров печени было еще выше. По заключению авторов, липиды в кормах осетровых являются более эффективными источниками энергии, чем эквивалентные по энергии углеводы.

Треска, получавшая экструдированную пшеницу (общее количество углеводов в рационе 25%), оказалась более чувствительной к стрессу при транспортировке (Hemre et al., 1991). В ее печени резко увеличилось содержание гликогена, а в крови — глюкозы, чего не наблюдали у контрольных рыб. Авторы предполагают, что повышенная смертность трески при перевозке обусловлена избыточным количеством легкопереваримых углеводов в рационах.

Противоречивы данные о влиянии экструдированных кормов на атлантического лосося (Hemre et al., 1996). Расхождение, возможно, объясняется разными размерами рыб, используемых в опытах. Крупные лососи усваивали углеводы эффективнее, чем мелкие. Существенно колеблются по данным разных авторов, пределы включения желатинизированного крахмала в рационы. В одном случае (лосось массой 80 г) рекомендуется не превышать уровень крахмала выше 17% (Grisdale-Helland, Helland, 1997), в другом (масса 200 г) хорошие результаты получают при 23% (Krogdahl, Olli, 1994).

Приблизить размер печени к норме нам удалось путем введения в состав рационах форели каротиноида астаксантина в количестве 40 мг/кг корма (Осгурмова и др., 1998). Испытывали два экструдированных корма, в состав которых включалось 30% пшеницы (рецепт 1), или 20% пшеницы и 20% шротов при некотором снижении рыбной муки (рецепт 2). Количество БЭВ в кормах равнялось соответственно 24,2 и 24,9%. Температура воды в опыте 11° (6—15°). Включение каротиноида существенно улучшило состояние печени (табл. 40): снизились индексы и количество жира в печени, нормализовались ее вид и окраска. Такое действие астаксантина можно объяснить его сильной антиоксидантной функцией (Miki, 1991). Замечено, что каротиноиды или компоненты, их содержащие, улучшают липидный статус у форели и осетра, повышая количество полиено-

Таблица 40

Показатели форели при включении в состав  
экструдированных кормов каротиноидов

Показатели	Стандартный гранулиро- ванный корм	Рецепт 1		Рецепт 2	
		без астаксан- тина	с астаксан- тином	без астаксан- тина	с астаксан- тином
Начальная масса, г	82,5	81,0	80,5	86,0	81,0
Конечная масса, г	143,9	194,7	196,0	166,0	180,5
Среднесуточный прирост, %	1,35	2,55	2,61	1,69	2,23
Кормовой коэффициент	1,7	1,1	1,0	1,6	1,1
Общий жир, %	6,0	9,2	8,8	9,9	9,5
Жир печени, %	2,04	3,08	2,68	2,88	1,44
Индекс печени, %	1,4	3,8	2,59	2,30	1,85

вых жирных кислот и фосфолипидов в организме (Сергеева и др., 1986; Абросимова, 1997). Роль же фосфолипидов (фосфатидилхолина) в выведении жиров из печени широко известна. Видимо, именно со сбережением фосфолипидов, которые тоже относятся к антиоксидантам, можно связать роль каротиноидов в нормализации метаболизма в печени и оптимизации ее размеров.

Очевидно, что экструдированные корма для лососевых и других холодолюбивых рыб требуют более жесткого ограничения растительных компонентов, чем привычные для нас гранулированные (Остроумова и др., 1999).

Пределы включения углеводов в экструдированные корма холодолюбивым рыбам зависят от многих причин, в том числе от температуры воды, массы рыбы, состава корма. По-видимому, вряд ли целесообразно повышать содержание БЭВ в экструдированных кормах форели выше 15—16%. Эта величина будет зависеть от температуры, размера рыбы, содержания витаминов, каротиноидов. Очевидно, она могла быть меньше указанных величин при низкой температуре и повышаться при ее увеличении и под влиянием других факторов. Например, С. П. Тряпкина (1973) показала, что пшеничная мука в корме для форели может оказывать белоксберегающее действие. Опыты ставились при высокой для этих рыб температуре 19,7°. При включении 15% муки скорость роста повышалась. Т. А. Подоскина (1996) пришла к заключению, что если провести сходную с экстру-

цией специальную гидротермическую обработку зерна злаковых, то их можно включать в состав кормов форели в следующих количествах: 43% кукурузы, или ячменя, или овса. Поскольку увеличение пшеницы до 43% вызвало повышение индекса печени до 4,5%, ее содержание в рационе форели автор предлагает ограничить 37%. В этом случае содержание БЭВ будет существенно выше, чем в предлагаемых нами пределах (15—16%). Возможно, такие расхождения связаны с температурными условиями содержания форели или с особенностями обработки компонентов. Экструзия, которой мы пользовались, может вызвать более глубокие структурные изменения растительных ингредиентов и в большей степени увеличивать их доступность, чем гидротермическое воздействие. Все эти вопросы требуют дальнейшего пристального внимания.

#### 4.5. К вопросу о физиологических причинах ограниченной утилизации углеводов у холодолюбивых рыб

##### *Влияние температуры воды*

В течение многих лет предпринимаются попытки объяснить физиологическую суть низкой усвояемости углеводов у лососевых рыб. Длительное время эту особенность форели связывали с дефицитом инсулина (Phillips, Brockway, 1956) — ключевого гормона, который регулирует уровень глюкозы в крови, способствует ее окислению, трансформации в гликоген и липиды, перемещению к периферическим тканям и мышцам. Низкая устойчивость к поступлению большого количества углеводов с кормом и слабая секреция инсулина наблюдались и на других видах (Palmer, Ruman, 1972; Yone, 1979 и др.), что послужило основанием отнести рыб к потенциальным диабетикам.

В дальнейшем гипотеза о дефиците инсулиновой секреции у форели была опровергнута (Hilton et al., 1987; цит. по: Hung, Fynn-Aikins, 1993). Показано, что если форель потребляет большое количество переваримых углеводов, то в плазме крови соответственно повышается содержание инсулина, что свидетельствует об адекватности гормональной реакции на избыток углеводов. Это косвенно подтверждают и результаты опытов Т. А. Подоскиной (1996). На фоне высокого количества растительных ингредиентов (43% вареного овса) в рационе форели вводились антидиабетические, стимулирующие увеличение инсулина препараты (инсуламид и

бутамид). Ожидаемого эффекта улучшения углеводного обмена не произошло, более того, отмечена тенденция к ухудшению рыболовных показателей.

Не подтвердилась (Mommson, Plisetskaya, 1991; цит. по: Hung and Full-Akins, 1993) и гипотеза о пониженном у рыб уровне инсулина с его рецепторами в скелетных мышцах.

Отрицательную утилизацию углеводов у форели и других рыб связывали, кроме того, с низкой активностью гексокиназы и отсутствием глюкокиназы (Walton, Cowey, 1982; Коуи, Сарджент, 1983; Shiau, 1997) — ферментов, катализирующих преобразование глюкозы на первых этапах гликолиза. Например, гексокиназная (+глюкокиназная) активность в печени крыс оказалась в 10 раз выше, чем в печени рыб. Мышь окисляла 80% меченой глюкозы за 8 ч, в то время как морская камбала (температура воды 15°) — лишь 12–23% за 18 ч.

Изложенные выше особенности межтучного обмена углеводов не рассматривались при разной температуре, которая, как уже сообщалось, играет решающую роль в усвоении углеводов у рыб.

Интересны с точки зрения зависимости углеводного обмена от температуры данные, полученные Д. Диксоном и Дж. Хилтоном (Dixon, Hilton, 1985). При температуре воды 10° у форели, получавшей рацион с 25,6% глюкозы, ухудшалась утилизация углеводов. Это выразилось в избыточном накоплении гликогена в печени и увеличении ее индекса до 2,53% против 1,49 в контроле. С повышением температуры до 15° содержание гликогена в печени упало примерно в 2 раза, а индекс печени оказался ниже 2,0% как у подопытных, так и у контрольных рыб.

У крупного атлантического лосося (1,8–3,5 кг), потреблявшего корма с высоким содержанием желатинизированного крахмала, замечено снижение активности ферментов гексокиназы или глюкокиназы в печени при температуре 8° и повышении при 12° (Nemre, Waagbø, 1996). То есть ферменты, катализирующие трансформацию глюкозы, проявили температурную зависимость. Такая же зависимость обнаружена у разных животных для ферментов, способствующих расщелению гликогена — гликогенфосфорилазы. По свидетельству В. К. Шмелева и Г. П. Серебрянниковой (1992), сростки гликогенфосфорилазы с гликогеном усиливаются с повышением температуры. Высокое средство фермента с углеводным субстратом обнаружено авторами у пойкилотермных животных, обитающих в условиях высокой температуры — тропиках (в том числе у акул) и у теплокровных позвоночных с постоянной температурой тела. Очевидно, что влияние температуры на утилизацию углеводов имеет общебиологичес-

кий характер. Оно установлено для ферментов, катализирующих как метаболизм глюкозы, так и расщеление гликогена.

Приведенные данные могут пролить свет на характерные изменения концентрации гликогена в печени карпа и других рыб в зависимости от температуры: накопление его зимой, когда гликоген слабо расходуется, несмотря на голодание, и падение — летом. Описанным выше влиянием температуры на активность ряда ферментов углеводного обмена можно объяснить и ограниченную способность холодолюбивых рыб метаболизировать углеводы пищи, в результате чего при избыточном поступлении они перенасыщают печень.

Если взглянуть на проблему с общебиологических позиций, то очевидно, что эффективное потребление растительной пищи требует высокой температуры: это либо температура обитания (растительноядные рыбы и растительноядные пресмыкающиеся живут преимущественно в южных широтах), либо постоянно высокая температура тела высших травоядных позвоночных. Даже хищные теплокровные, что хорошо известно из пушного звероводства, эффективно используют в качестве энергии углеводы растительных кормов и преобразуют их в жиры. Высокая температура играет важную роль и для развития кишечной микрофлоры, расщепляющей клетчатку. Возможно, в эволюционном процессе позвоночных при выходе их на сушу проблема утилизации обильной растительной пищи сыграла важную роль в возникновении гомотермии (Остроумова, 1988б).

Возвращаясь к вопросам кормления рыб, следует отметить, что разработка практических диет требует дифференцированного подхода к выбору источников энергии для теплолюбивых и холодолюбивых рыб. В кормах для теплолюбивых в качестве источников энергии используются в значительных количествах углеводы растительных компонентов, для холодолюбивых — преимущественно липиды, при этом особого внимания требуют жирнокислотный состав и качество применяемых жиров. Интересен вопрос, касающийся степени утилизации углеводов холодолюбивыми рыбами при повышении температуры до верхних пределов их оптимума.

Малоразученным остается сезонное кормление рыб. Полученные материалы о зависимости углеводного обмена от температуры могут послужить отправной точкой для решения вопросов обеспечения рыб адекватными источниками энергии при снижении температуры воды в осенне-зимний период.

## Каротиноиды в кормлении рыб

### 5.1. Общие сведения и функции каротиноидов

Известно, что радужная форель, выращиваемая на отечественных искусственных кормах без добавления натуральной пищи, не имеет естественной «лососевой» окраски. Бледные мышцы, икра, плавники, покровы делают форель непривлекательной для потребителя.

В природе яркий розовый цвет тканям лососевых придает астаксантин — основной каротиноид многих водных животных. Каротиноиды не синтезируются животными и поступают в их организм по трофическим цепям. Большое количество астаксантина содержат беспозвоночные, населяющие толщу воды, придонные и донные участки водоемов. Особенно богаты этим каротиноидом ракообразные (см. главу 1), являющиеся пищей рыб. Таким образом, астаксантин присутствует практически постоянно в ежедневном рационе рыб, живущих в естественных условиях.

Большинство каротиноидов водных организмов, в том числе астаксантин, кантаксантин и другие, относится к ксантофиллам — кислородо-содержащим пигментам, в то время как среди наземных животных широко распространены каротины, главным образом,  $\beta$ -каротин — основной каротиноид зеленых растений.

Роль каротиноидов не ограничивается только пигментацией тканей, хотя и эта их функция имеет важное значение для размножения рыб, птиц, насекомых. Функции каротиноидов активно изучаются, но до сих пор времени нет полной ясности в вопросе о биологической роли этих уникальных соединений. Установлено, что они являются предшественником витамина А у животных, принимают участие в регуляции свободнорадикального окисления липидов, являясь природными антиоксидантами. Считается, что каротиноиды участвуют в обезвреживании аммиака, в обмене кальция, в восприятии света и в защите от его избытка. Много лет ведется дискуссия по поводу дыхательной функции каротиноидов.

В литературе в течение долгого времени обсуждается физиологическая роль каротиноидов у гидробионтов, в том числе у рыб на ранних

этапах развития (Яржомбек, Грачев, 1964; Соин, 1967; Микулин, Соин, 1975; Tacon, 1981; Craik, 1985; Choubert, 1986; Карнаухов, 1988; Torrissen et al., 1989; Микулин, 1998; Остроумова, 1998 и др.).

Наибольшее внимание в последнее время уделяется антиоксидантной функции каротиноидов и связанной с ней роли их в образовании витамина А, который тоже известен своими про-окислительными свойствами.

У высших позвоночных механизм образования витамина А из  $\beta$ -каротина хорошо изучен — молекула  $\beta$ -каротина расщепляется по центральной двойной связи на две равные части, образуя две молекулы витамина А. Временность трансформации астаксантина рыб во витамин А долгое время подвергалась сомнению. Но в последние годы были открыты метаболические пути редукции астаксантина у рыб, в процессе которой он проходит стадию  $\beta$ -каротина (Schiedt et al., 1985), т. е. непосредственного предшественника ретинила. Таким образом, стали понятны механизмы образования витамина А и у водных животных (Goodwin, 1992), которые потребляют с пищей и накапливают большое количество астаксантина, но практически не получают  $\beta$ -каротина. Показано, что у радужной форели не только астаксантин, но и кантаксантин и зеаксантин участвуют по той же схеме в образовании витамина А<sub>1</sub> и затем А<sub>2</sub> (Schiedt et al., 1985; Al-Khalifa, Simpson, 1988; Torrissen et al., 1989).

Антиоксидантные свойства каротиноидов подтверждены и наиболее полно рассмотрены в работах последнего десятилетия (Terao, 1989; Miki, 1991; Palozza, Krinsky, 1992; Капитонов, Пименов, 1996). Эти свойства определяются особенностями структуры каротиноидов, которые являются высоконасыщенными соединениями и имеют в своем составе 9 и более двойных сопряженных связей. Благодаря этим реактивным связям они способны «гасить» агрессивные свободные радикалы, тормозить чрезмерное развитие перекисного окисления липидов и тем самым предохранять биомембраны и другие ключевые структуры от повреждения.

Каротиноиды, относящиеся к жирорастворимым соединениям, проявляют свои про-окислительные свойства в липидной фазе, как и витамин Е. По современным представлениям (Terao, 1989; Miki, 1991; Капитонов, Пименов, 1996), каротиноиды относятся к наиболее эффективным экзогенным антиоксидантам, действующим в липидной фазе. Их активность зависит от локализации и близости к субстрату, который они защищают. Встраиваясь в фосфолипидно-белковые структуры мембран, в липопротеидные системы, они стабилизируют их, осуществляя про-окислительную защиту одновременно с  $\alpha$ -токоферолами, причем их антиоксидантные свойства оказываются в десятки раз сильнее, чем у витами-

Динамика каротиноидов в мышцах и коже кеты, мг/кг (по Kitahara, 1983)

Пол	Начало нерестовой миграции	Нерест
	Мышцы	
Самка	6,59	0,40
Самец	6,28	0,36
Кожа		
Самка	1,11	9,57
Самец	1,64	13,6

на Е. Интенсивность подавления свободнорадикального окисления липидов зависит также и от особенностей их структуры разных видов каротиноидов. Антиоксидантные свойства усиливаются от каротинов к ксантофидам, а среди последних повышаются с появлением в их структуре гидрокси- (лютеин, зеаксантин) и кетогрупп (кантаксантин). Наибольшей активностью обладает астаксантин, имеющий в структуре как гидроксил-, так и кетогруппу. Этот ксантофил был назван даже «супервитамином», так как его противокислительная способность оказалась в несколько раз выше, чем у зеаксантина, тапксантина,  $\beta$ -каротина, и в десятки раз выше активности витамина Е (Miki, 1991). Создав этот суперактивный каротиноид (астаксантин), природа обеспечила надежную защиту высоконасыщенных липидов гидробионтов.

Подробнее о строении, распространении и функции каротиноидов, а также об их применении в рыбоводстве можно прочесть в опубликованном нами обзоре (Остроумова, 1998).

Все вышесказанное свидетельствует о важности присутствия каротиноидов в организме рыб. Недостаточное поступление с кормом сильнейшего природного антиоксиданта астаксантина ослабляет антиоксидантную систему рыб, делает их более уязвимыми к экстремальным воздействиям — недоброкачественным кормам, инфекциям, загрязнению воды, дефициту кислорода и т. д.

## 5.2. Динамика распределения каротиноидов в тканях рыб

При включении каротиноидов в состав кормов необходимо иметь представление об их распределении в тканях. Оно подчиняется строгой закономерности и изменяется в зависимости от возраста и половой зрелости рыбы. Общая схема перераспределения астаксантина у лососевых такова: у молоди каротиноиды аккумулируются в покровных тканях и лишь позднее начинают депонироваться в мышцах и в печени, которые служат резервом пигмента для половых продуктов и кожи. С началом роста яйцеклеток астаксантин перемещается из мышц и печени в овоциты, а также в кожу самок и особенно самцов, создавая яркий брачный наряд.

У дальневосточных лососей, которые в период длительного речного пути к нерестилищам не питаются, созревание гонад, оформление брачного наряда происходят за счет резервов, накопленных в морской период. Перед нерестовой миграцией более 90% всех каротиноидов кеты находят-

лось в мышцах (табл. 41) (Kitahara, 1983). После миграции к моменту нереста у всех изучаемых представителей рода *Oncorhynchus* происходило полное обеднение мяса (Яржомбек, 1970; Kitahara, 1983; Ando, Natano, 1987), а астаксантин перераспределялся в яичники и кожу.

Перемещение каротиноидов из мышц и печени в гонады в ходе их созревания наблюдали и у радужной форели, но в отличие от тихоокеанских лососей падение уровня каротиноидов в мышцах на заключительных этапах не было столь катастрофическим (Логинова, 1967; Синцева, 1982; Schiedt et al., 1986). Мышцы сохраняли окраску, хотя и не столь интенсивную. Подобное же перераспределение каротиноидов из мышц и печени в созревающие гонады происходило и у других рыб — окунеобразных, голавля, усача, карпа, пигалора, наваги, колюшки (Яржомбек, 1970; Шнаревич, Сахненко, 1971 и др.). У рыб с белым мясом, несмотря на более низкое абсолютное содержание каротиноидов в тканях, перераспределение происходит по той же схеме, что и у лососевых. При этом изменение содержания пигментов в тканях отражает сезонные особенности созревания половых продуктов у различных по экологии рыб. После нереста у ледяной форели отмечено накопление витаминов и каротиноидов в печени из резорбирующейся икры (Шумилина, Колямина, 2000).

Несмотря на то, что икра лососевых содержит обычно большое количество астаксантина, в ходе эмбриогенеза он расходуется незначительно (Гудвин, 1953; Яржомбек, 1970; Choubert, 1985), лишь в малой степени перераспределяясь из желтка в зародыш, и к концу эмбриогенеза сохраняется почти полностью, например, у кеты и ручьевой форели. При выклеве 92% всего астаксантина находилось в желточном мешке, из которого он по мере развития поступал в личинку. Двухмесячные, не питающиеся мальки кеты содержали все еще 80% пигмента от всего первоначального количества каротиноидов икры. Такой незначительный расход каротиноидов в

ходе эмбрионального развития вызывал много дискуссий о роли их в эмбриогенезе рыб.

Недавно исследователи (Ronnestad et al., 1995), работавшие с паутинком, обнаружили многократное увеличение витамина А (в расчете на одну особь) в ходе эмбриогенеза, когда поступления извне не происходит. В икринке содержалось 0,15 мг/шт, а в личинке перед переходом на внешнее питание — 4,7 мг/шт витамина А, т. е. его содержание возросло более чем в 30 раз. Наибольшее увеличение (на 50%) отмечено на последнем этапе личиночного развития. Авторы предположили, что потребность в витамине А в ходе эмбриогенеза обеспечивается предшественниками ретинола, в том числе каротиноидами. Если это так, то одна из важнейших функций каротиноидов (помимо антиоксидантной) в икре рыб, а затем в желточном мешке личинок заключается в «складировании» каротиноидных структур, из которых по мере развития образуется витамин А. Повышенный расход каротиноидов и увеличение содержания витамина А на заключительных этапах связаны, очевидно, с возросшей потребностью постоянного присутствия витамина в период завершения формирования эмбриона и интенсивного роста личинок. Известна роль витамина А в белковом обмене, в кальцификации скелета, в образовании и функционировании зрительных органов, нервной ткани.

После перехода личинок паутинка к питанию потребность в каротиноидах как провитамина А сохранялась. Зоопланктон содержал лишь небольшое количество ретинола, тем не менее уровень витамина постоянно увеличивался в организме молодки. Источником его в этот период были каротиноиды бентозооночных. К этому следует добавить, что, по свидетельству Христиансена и Торрисена (Christiansen, Torrisen, 1996), потребность в астаксантине как провитамина А возникает у личинок атлантического лосося с самого начала питания. При отсутствии астаксантина в стартовых кормах личинки плохо росли и отличались высокой смертностью. Они слабо усваивали витамин А из искусственных премиксов, где он находился в виде соединений ацетата или пальмитата. Эти новые данные свидетельствуют об исключительной значимости каротиноидов в кормлении как прооводителей в период формирования половых продуктов, так и личинок рыб.

### 5.3. Включение каротиноидов в корма рыб

Из множества известных каротиноидов (их насчитывают свыше 600) только два окрашивают ткани лососевых в натуральный розовый цвет. Это основной их пигмент астаксантин и второй — кантаксантин. Послед-

ний является естественным каротиноидом птиц, насекомых, а также встречается у ракообразных и рыб, но в меньшем количестве, чем астаксантин. Например, в зоопланктоне Боденского озера содержание астаксантина составило 195,5, а кантаксантина — 45,6 мг/кг, т. е. в 4 раза меньше (Blaziak et al., 1989). Попадая с пищей в организм лососевых, кантаксантин не превращается в астаксантин, но откладывается в их тканях, придавая им цвет, близкий к естественному.

Попытки обеспечить естественную пигментацию тканей радужной форели путем включения в рацион других каротиноидов не увенчались успехом. В ГосНИОРХе в 60-е гг. в опытах Т. А. Иринкиной (1969) радужная форель в течение 8,5 мес. получала с кормом масляный экстракт  $\beta$ -каротина — розового пигмента моркови. Разницы в окраске мышц подопытных и контрольных рыб не обнаружено: они оставались бледными. При проведении анализов ни в коже, ни в мышцах не найдено даже следов астаксантина. Подобные же результаты были получены и японскими исследователями (Mitsuo, Masahiro, 1973), которые показали, что  $\beta$ -каротин, лютеин, зеаксантин, поступающие с пищей, не превращаются в организме форели в астаксантин, в отличие от карновых рыб. У последних отмечена способность трансформирования  $\beta$ -каротина и лютеина пищи в астаксантин (Goodwin, 1984).

Включение синтетического и микробного  $\beta$ -каротина в корм ручьевой и радужной форели не оказало влияния и на содержание витамина А в их печени (Poston, 1969; Князева, 1976). В дальнейшем выяснилось, что форель практически не всасывает  $\beta$ -каротин, поступающий с кормом (Schiedt et al., 1986, 1993), и, таким образом,  $\beta$ -каротин пищи не может служить ни предшественником астаксантина, ни предшественником витамина А для лососевых рыб.

#### 5.3.1. Естественные источники каротиноидов в кормлении рыб

На Западе нормальную окраску лососевых долгое время получали путем включения в состав рационов компонентов из морских ракообразных и других естественных источников астаксантина (Saito, Regier, 1971; Torrisen, 1985; Torrisen et al., 1989). Восемь недель оказалось достаточно, чтобы мышцы форели, получавшей в рационе 20–30% отходов креветки, приобрели розово-оранжевый цвет, а покровы — натуральную окраску. В Норвегии традиционным естественным источником пигментов в кормах атлантического лосося и радужной форели были панцирь креветок и другие отходы переработки водных организмов (табл. 42). Количество



Таблица 42

Содержание астаксантина в продуктах из некоторых водных организмов  
(по Torrissen et al., 1989)

Источник	Количество астаксантина, мг/кг
<b>Панцирь, креветок</b>	
Снят вручную	60 168
Снят машинной	20 48
После сילдсования	74
<b>Мука из ракообразных</b>	
Краб (лиофильная сушка)	76
Кривль (высушивание с жиром)	200
Рак	137
Креветка (сушка паром + антиоксидант)	192
<b>Масляный экстракт</b>	
Из рака	750
Из краба	1.55
<b>Жиры</b>	
Мойна	6—94
Макрель	6 11
Кальмара	520
Крыля	727
<b>Дрожжи</b>	
<i>Phaffia rhodozyma</i>	30 180

астаксантина существенно менялось в зависимости от сезона и времени вылова бесплодных личинок, от техники отделения панциря и способов сушки отходов (Torrissen et al., 1989). Колебания достигли десятков и сотен раз, что создавало большие неудобства для использования их в рационах рыб из-за неперекладуемости количества пигмента.

Встречается астаксантин и у отдельных водорослей, например, у таких, как *Chlamydomonas nivalis*, *Haematococcus pluvialis*, *Euglena rubida*, *Acetabularia mediterranea* (Boussiba et al., 1992), у которых содержание его может достигать очень больших величин (до 3% сухого вещества). Но не всегда высокий уровень астаксантина в естественной нише оказывается эффективным при использовании в кормлении рыб. Например, дрожжи *Phaffia rhodozyma* содержали много астаксантина (до 800 мг/кг), но пигмент был мало доступным из-за жесткой оболочки дрожжей. Через 45 дней опыта окраска мышц форели практически не изменилась, количество астаксантина в них повысилось незначительно (до 1,5 мг/кг), и только после предварительной обработки дрожжей культурой *Bacillus circulans* содержание астаксантина в мышцах рыб резко возросло — до

11,9 мг/кг (Jonson et al., 1980; Torrissen et al., 1989). Недавние исследования (Маслобойщиков, 1998) подтвердили отсутствие пигментации тканей форели, получавшей дрожжи *Phaffia rhodozyma*, несмотря на богатое содержание в них астаксантина.

В 70–80-е гг. проводили испытание крилевой муки в качестве заменителя рыбной в составе кормов для радужной форели. Замена 10–40% рыбной муки на крилевую повышала свихрность созревания гонад, увеличивала плодовитость самок и конденсацию спермиев самцов, размеры икры, повышала эффективность оплодотворения и снижала смертность икры в процессе инкубации (Шабалина и др., 1979, 1981; Сычев и др., 1981; Цень и др., 1981). Отмечалась высокая жизнестойкость и повышение скорости роста личинок и ранней молодежи от родителей, питавшихся кормами с крилевой мукой. Наибольший эффект получался на рационах с 30% крилевой муки. Накопление пигмента в тканях форели разного возраста коррелировало с содержанием муки в рационе, с длительностью кормления и размером рыб (Котик и др., 1979). Лучшие результаты зафиксированы на трехлетках (2,8 мг/кг астаксантина в мышцах), получавших 30% крилевой муки в течение 4 мес. У товарной форели замена части рыбной муки на крилевую привела к стимуляции роста и снижению кормовых коэффициентов (Канцельс и др., 1979).

При испытании крилевого жира в кормах форели обнаружилось его преимущество перед подсолнечным маслом (Гамыгин и др., 1978). Обезжиренная крилевая мука резко теряла свои продукционные свойства.

Положительное влияние оказала крилевая мука не только в составе ренеттов кормов для дороселых, но и в составе кормов для других видов рыб. Она заметно стимулировала рост сегиеток карпа в садках на теплых водах (Остроумова, 1976а), а в прудах повышала рыбопродуктивность (Слепнев и др., 1977).

Недавно установлено положительное влияние беспанцирной крилевой муки на личинок карпа и сиговых (Раденя, Алимов, 1995). Включение ее в рацион вместо 20% рыбной муки вызвало повышение выживаемости молодежи. Авторы связывают полученные результаты с присутствием астаксантина в муке.

Японские исследователи выявили важную роль астаксантина полярных липидов крыля в повышении качества яиц производителей красного морского караса (Watanabe, Miki, 1993). Улучшение качества икры объясняют антиоксидантными свойствами астаксантина в неполярных липидах, в то время как в полярных липидах, по мнению авторов, эту роль выполняют фосфатидилхолин и витамин E.

Несмотря на впечатляющие результаты, полученные в нашей стране в 70–80-е гг., крилевая мука не заняла прочного места в составе отечественных кормов, а когда производство ее сократилось до минимума, ей не нашлось замены.

### 5.3.2. Синтетические каротиноидные препараты

Сложность вылова беспозвоночных в промышленных объемах и непредсказуемость уровня содержания в них каротиноидов потребовали поиска новых путей решения проблемы.

В 70-е гг. известная швейцарская фирма Хоффман — Ла Рош (Hoffman — La Roche) разработала технологию и организовала производство синтетического кантаксантина, а позднее и синтетического астаксантина (Torrissen et al., 1989).

Каротиноидные препараты представляют собой сухие стабилизированные антиоксидантами порошки, в которых пигмент тонко распределен на желатиновой основе, что защищает каротиноиды от окисления и обеспечивает длительный срок хранения.

Товарное название кантаксантина — Роксантин (Roxanthin), а в дальнейшем Керофил Ред (Carophyll Red). В 1 кг препарата содержится 100 г синтетического кантаксантина, т.е. чистый пигмент составляет 10% от массы продукта.

Товарное название астаксантина — Керофил Пинк (Carophyll Pink). Количество пигмента — 50, 80 или 98 г в 1 кг препарата (соответственно 5, 8 или 9,8%).

Многочисленные эксперименты, проведенные в разных странах на лососевых рыбах, показали перспективность использования синтетических кантаксантина и астаксантина в качестве источника пигментов в кормах радужной форели (Foss et al., 1984, 1987; Rehulka, Zak, 1986; Torrissen et al., 1990; Storebakken, Choubert, 1991; Тимошина, Мосейчук, 1993; Остроумова и др., 1997), атлантического лосося (Torrissen, Torrissen, 1985; Storebakken et al., 1987), арктического голец (Metusalach et al., 1996; Hatlen et al., 1996).

При сравнении усвояемости астаксантина и кантаксантина выяснилось, что эффективность усвоения астаксантина выше. При добавлении пигментов в равных количествах к рациону форели астаксантин аккумулировался в мышцах примерно в 1,5 раза интенсивнее, чем кантаксантин (Storebakken, Choubert, 1991):

Каротиноиды	Накопление в мышцах	
	форели, мг/кг	% от поступившего с кормом
Астаксантин	2,9	11,3
Кантаксантин	2,0	7,3

Более высокая усвояемость характерна только для свободного астаксантина. В связанной форме (в виде эфиров) он утилизируется медленнее (Foss et al., 1987; Torrissen, 1989). В этом случае он попадает в мышцы уже после гидролиза и откладывается здесь в свободном виде. В препарате Керофил Пинк астаксантин находится только в свободной форме. Применение свободного астаксантина вместе с кантаксантином дает лучший эффект, чем использование каждого в отдельности. Наиболее эффективное накопление обнаружено при одновременном включении в рацион 60% астаксантина и 40% кантаксантина (Torrissen, 1989), но отношение содержания астаксантина к кантаксантину в мышцах всегда выше, чем в корме. Это может быть связано не только с лучшей перевариваемостью, но и с лучшей способностью мышц удерживать астаксантин. Известно, например, что у тихоокеанских лососей связь астаксантина с актомиозином выше, чем связь кантаксантина с ним.

### 5.4. Условия, повышающие эффективность накопления каротиноидов в тканях лососевых рыб

Появление синтетических каротиноидов, которые легко дозируются, позволило более точно изучить влияние разных факторов на усвоение пигментов.

Коэффициент усвоения каротиноидов (процент накопления пигментов в тканях по отношению к поступившим с пищей) очень низок. Это относится как к естественным, так и к синтетическим каротиноидам. В зависимости от разных факторов колебания коэффициента могут быть очень большими (в среднем от 1 до 18%). Для рассмотрения этих факторов остановимся прежде всего на том, при каком содержании астаксантина в тканях интенсивность окраски можно принять за оптимальную.

Согласно одним авторам, приятная розовая окраска возникает при содержании 3–4 мг астаксантина в 1 кг мышц лососевых (Torrissen et al., 1989; Остроумова и др., 1997). У радужной форели массой от 200 до 500 г из Альпийского озера и из прудов Ропши (Ленинградской обл.), где она

питалась только естественной пищей, уровень каротиноидов в мышцах не превышал 3,2 мг/кг, в среднем — 2,7—2,9 мг/кг (Логшинова, 1967; Schiedt et al., 1986), что, видимо, и можно считать нормой для форели указанных размеров. По другим данным (Storebakken, No, 1992), пигментация мышц лососевых должна быть выше — 6—7 мг/кг. В Японии ценится еще более интенсивная степень окраски (свыше 10 мг/кг), что объясняется привычным ярко-красным цветом мышц тихоокеанских лососей.

Скорость и эффективность накопления астаксантина в мышцах лососевых зависит от многих факторов — дозировки каротиноида в корме, сроков кормления, массы рыбы, стадии полового созревания, состава рациона и т.д. Кратко остановимся на них.

#### 5.4.1. Доза каротиноидов

Определение необходимой дозировки пигментов в кормах лососевых проводили многие авторы. Испытывали разные нормы — от 10 до 450 мг чистого пигмента в 1 кг корма. Высокие дозы (160—450 мг/кг) не нашли применения. Значительно чаще исследовали влияние на рыб 15—100 мг каротиноида в 1 кг корма. Наиболее удачным оказалось включение 30—50 мг астаксантина, т. е. 1 г 5%-ного препарата Керофилд Пинк на 1 кг корма, или 0,62 г 8%-ного препарата на такое же количество корма.

В опытах ГосНИОРХ форель, получавшая в течение месяца 50 мг астаксантина на 1 кг корма, приобретала приятную натуральную окраску, в отличие от бледных тканей контрольных рыб. Накопление каротиноидов в мышцах и печени четко коррелировало с его содержанием в корме. Через месяц после начала опыта при температуре 8—12° в мышцах накопилось следующее количество пигментов в зависимости от дозы (Остроумова и др., 1997):

Доза пигмента в корме, мг/кг	Каротиноиды в мышцах, мг/кг
0	1,2
10	1,3
15	1,4
30	1,9
50	2,8

Прекращение поступления астаксантина вызывало снижение его уровня в мышцах и печени в первые же недели (рис. 13).

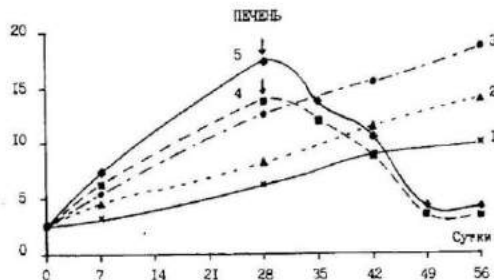
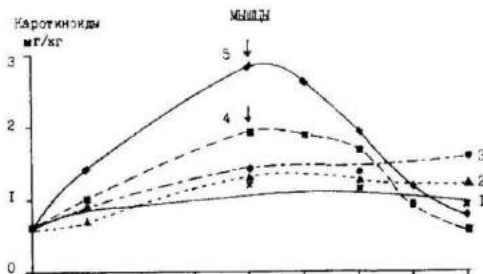


Рис. 13. Накопление каротиноидов в мышцах и печени форели, получающей разные дозы астаксантина: 1—0, 2—10, 3—15, 4—30, 5—50 мг/кг. Стрелками обозначен момент прекращения поступления астаксантина с кормом в вариантах с дозами 30 и 50 мг/кг

#### 5.4.2. Сроки кормления

Накопление каротиноидов в мышцах коррелирует со временем поступления каротиноидов с пищей. Более длительное применение одной и той же концентрации пигмента в корме усиливает накопление. Ниже приводятся результаты наших опытов (Остроумова и др., 1997) в течение пер-

ного месяца кормления при дозе 50 мг/кг и данные других авторов (Torrissen, 1986; Foss et al., 1987), которые кормили форель более продолжительное время рационом со сходным уровнем астаксантина:

Сроки кормления, недели	Каротиноиды мышц, мг/кг
2	1,9—2,0
4 5	2,7 2,8
9—10	4,5—6,1
15	8,3
22	10,7

Температура воды в течение проведения экспериментов составляла 9—12°. За 22 недели опыта масса форели увеличилась со 100 до 400 г, а концентрация астаксантина в мышцах при этом сильно возросла (в 5 раз). Отмечена линейная зависимость между ростом форели и накоплением каротиноидов.

#### 5.4.3. Температура воды

Скорость накопления каротиноидов в мышцах лососевых зависит от температуры воды. Так, при 9—12° в предыдущем нашем опыте концентрации пигментов в мышцах 2,7—2,8 мг/кг удалось достигнуть за 1 месяц, а при температуре 7,4°, по данным других авторов (Storebakken, Choubert, 1991), на такой же дозе астаксантина (50 мг/кг) концентрация его в мышцах форели составила 2,9 мг/кг лишь после двухмесячного кормления. Интересно, что у арктического гольца при температуре 5—6° накопление кантасантина в мышцах до 2,6 мг/кг произошло только через 2,5 мес. (Metusalach et al., 1996).

При повышенной температуре воды скорость накопления каротиноидов в мышцах форели возрастала (Остроумова и др., 1997) при всех дозах. Близкую концентрацию каротиноидов в мышцах форели (3,0—3,5 мг/кг) и естественную окраску можно было достичь за 1 месяц при температуре 17—20° уже при дозе астаксантина 30 мг/кг, а при более низких температурах (8—12°) — лишь при дозе 50 мг/кг. При этих температурах доза 30 мг/кг обеспечивала за месяц накопление каротиноидов в мышцах только до 2 мг/кг.

Зависимость скорости накопления каротиноидов в мышцах от температуры воды совпадает с зависимостью роста рыб от температуры. Следова-

тельно, аккумуляция каротиноидов в мышцах происходит одновременно с нарастанием биомассы. Было установлено (No, Storebakken, 1991), что одну и ту же концентрацию астаксантина в мышцах форели (6,8 мг/кг) можно получить при температуре 15° за шесть недель, а при температуре 5° — только за 18 недель. В том и другом случае рыба достигла примерно одной и той же массы (958—976 г) при начальной в 506 г. При этом накопление пигмента в коже, печени, кишечнике не имело такой четкой зависимости от температуры, как аккумуляция в мышцах. П. Ф. Шамаков и В. С. Маслובойщиков (1997) также пришли к заключению, что накопление каротиноидов в мышцах форели зависит от температуры воды и количества дней кормления. Авторы выразили эту зависимость в градуco-днях:

#### 5.4.4. Размер рыбы

Эффективность накопления каротиноидов в мышцах повышается с увеличением размеров рыб (Котик и др., 1979; Torrissen, 1985; Storebakken, No, 1992; Остроумова и др., 1997). Так, радужная форель массой 0,1—0,5 кг достигает удовлетворительной пигментации при удвоении размеров (Storebakken, No, 1992), а при массе 0,5—1,0 кг уже при увеличении размера на 30—50%. У форели массой более 1 кг интенсивность накопления астаксантина еще выше. Максимальный уровень каротиноидов в мышцах форели может быть очень высоким и повышается с увеличением размеров рыб (Storebakken, No, 1992):

Масса рыбы	Каротиноиды мышц, мг/кг
5 г	2,5
0,5—1 кг	10
Более 1,0—1,5 кг	20—25

Результаты наших исследований показали, что крупные рыбы не только активнее аккумулируют каротиноиды, но и после прекращения поступления пигмента с кормом эффективнее удерживают его в мышцах по сравнению с мелкими.

#### 5.4.5. Половое созревание

В процессе созревания гонад меняется характер распределения каротиноидов в органах и тканях рыб, поэтому не всегда можно получить желаемую окраску мышц. У двухлетней форели даже с личинками только

на II стадии зрелости астаксантин, полученный с кормом, прежде всего устремлялся в гонады (рис. 14). Это происходило при всех дозировках его в рационе — 10, 15, 30 и 50 мг/кг (Остроумова и др., 1997). Значительно медленнее он накапливался в мышцах. После прекращения поступления астаксантина с кормом, содержащим 30 и 50 мг/кг, концентрация кароти-

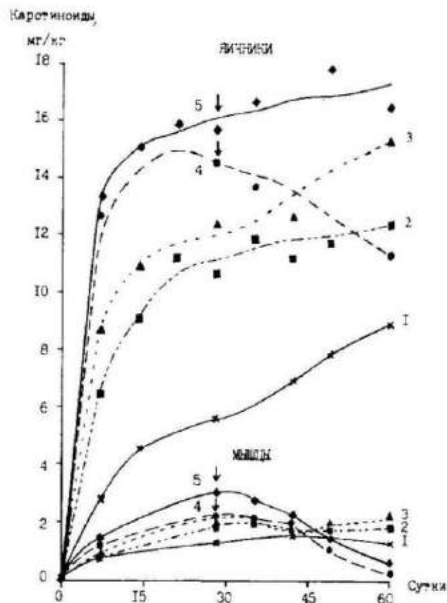


Рис. 14. Влияние разных доз астаксантина в корме на аккумуляцию каротиноидов в гонадах и мышцах: 1—0, 2—10, 3—15, 4—30, 5—50 мг/кг. Стрелками обозначен момент прекращения поступления астаксантина с кормом в вариантах с дозами 30 и 50 мг/кг.

ноида в яичниках либо продолжала нарастать (доза 50 мг/кг), либо оставалась высокой (доза 30 мг/кг) в течение наблюдаемого периода (1 месяц). Поддержание уровня каротиноидов в яичниках происходило в это время за счет резервов мышц и печени, в которых он заметно снижался (см. рис. 14). Спустя месяц после прекращения выдачи кормов с дозами 30 и 50 мг/кг уровень астаксантина в этих тканях сравнялся с исходным. Рационы с низким содержанием каротиноида (10 и 15 мг/кг) выдавались форели в течение всего опыта (около двух месяцев), но мышцы этих рыб и в конце экспериментов имели лишь слабо-оранжевый оттенок.

Таким образом, гонады в первую очередь аккумулировали астаксантин и в последнюю отдавали, что свидетельствует о высокой значимости каротиноидов для воспроизводительной системы самок уже на ранних стадиях формирования и роста овоцитов.

У форели, имевшей гонады на III—IV стадии зрелости, сохранялась та же тенденция эффективного накопления астаксантина. Так, через 2,5 мес. при дозе его в корме 50 мг/кг содержание каротиноида в гонадах увеличилось в 10 раз, в коже — в 3 раза, а в мышцах — только в 1,5 раза (Тимошина и др., 1997). Вместе с тем, в отличие от полностью обесцвеченных мышц тихоокеанских лососей ко времени нереста, у разводимых лососевых падение уровня каротиноидов не столь катастрофично. Например, у атлантического лосося в мышцах сохраняется около 40% астаксантина (Torrissen et al., 1989); у гольца, получавшего диету с 50—80 мг каротиноида, содержание пигмента в мышцах не падало ниже 50% (Hatlen et al., 1996). Интересно отметить, что снижение интенсивности пигментации мышц по мере созревания гонад происходит параллельно у самок и самцов дальневосточных и европейских лососей, гольцов, радужной форели (Лозникова, 1967; Kitahara, 1983; Torrissen et al., 1989; Hatlen et al., 1996), по тому нет заметной разницы в окраске мяса у рыб разных полов, включая диких и разводимых.

Путем увеличения количества астаксантина с 50 до 100 мг/кг корма удавалось несколько затормозить депигментацию мышц форели во время созревания гонад (Storebakken, No, 1992), но не на столько, как хотелось бы. В отличие от мышц, в покровных тканях гольца при обогащении диеты астаксантином сравнительно легко повышалась концентрация пигмента, независимо от половой зрелости (Hatlen et al., 1996). Уровень астаксантина в коже удалось увеличить с 10 до 40 мг/кг.

Следует отметить, что созревание половых продуктов влечет за собой изменение химического состава мышц, что ухудшает качество мяса. На Западе форель после вымета икры обычно не поступает в продажу. В дальнейшем качество мяса снова улучшается.

#### 5.4.6. Состав рациона и режим кормления

На эффективность накопления каротиноидов в мышцах оказывает влияние состав корма, особенно содержание жира и жирорастворимых витаминов. Поскольку каротиноиды относятся к жирорастворимым соединениям, их усвоение коррелирует с присутствием липидов в рационе и зависит от насыщенности последних. Увеличение содержания жира в диете форели способствует переваримости пигментов и их прохождению через стенку кишечника (Poza et al., 1988; Torrissen et al., 1989, 1990). При повышении количества липидов с 4,1 до 23% переваримость кантаксантина возросла почти линейно. Расчеты показали, что интенсивность накопления астаксантина в мышцах форели повышается примерно до 0,018 мг/кг массы при увеличении жира в корме на 1%. Отложение каротиноидов в мышцах повышалось с увеличением насыщенности жирных кислот и снижалось при включении в рацион сала вместо рыбьего жира (Poza et al., 1988; Storebakken, No, 1992).

Между содержанием витамина А в рационе и усвоением каротиноидов, являющихся предшественникам этого витамина, существует обратная зависимость. Высокое содержание ретинола в корме препятствует накоплению каротиноидов в тканях. Образование витамина А из атаксантина происходит лишь при дефиците этого витамина в организме (Schiedt et al., 1985; Al-Khalifa, Simpson, 1988). В противоположность этому высокие дозы витамина Е способствуют накоплению каротиноидов в мышцах, особенно если они даются одновременно с высоким уровнем полиненасыщенных жирных кислот типа n-3. В диету, содержащую кантаксантин (50 мг/кг), витамин Е (26 мг/кг), 15% сельдевого жира, добавили 500 мг  $\alpha$ -токоферола (Poza et al., 1988). После 60 дней кормления уровень кантаксантина в мышцах форели повысился до 10 мг/кг (в контроле — 7,3 мг/кг). Атлантическому лососю к диете, содержащей 50 мг/кг атаксантина, добавляли полиненасыщенные жирные кислоты типа n-3 в количестве 1,0; 2,5 или 5,0% и витамин Е в количестве 30 и 300 мг/кг. Наибольшее отложение атаксантина в мышцах отмечено у лосося, получавшего одновременно высокое количество ПНЖК n-3 и витамина Е (Christiansen et al., 1993). Эти эффекты авторы объясняют ослаблением окислительной дегградации каротиноидов в присутствии большого количества  $\alpha$ -токоферола. Возможно, они связаны и со сберегающим действием одних антиоксидантов (витамина Е) по отношению к другим (каротиноидам).

Из других компонентов корма, влияющих на усвоение каротиноидов, следует отметить железо и медь, которые их разрушают, и синтетические

антиоксиданты (сантохин, бутилгидроксианизол, дигидрохинон), предохраняющие каротиноиды от окисления и поэтому способствующие их накоплению в тканях.

Каротиноиды медленно перевариваются и усваиваются в организме рыб. По данным Шуберга с соавторами (Choubert et al., 1987), первое появление кантаксантина в крови форели замечено лишь спустя 3 ч после его потребления, пик наступал через 24 ч, а через 72 ч содержание его в крови все еще было высоким. Была сделана попытка использовать эти особенности для прерывистого поступления пигмента с кормом (Wathne et al., 1998). Лосось (масса 0,5 кг) давался диеты с большим (41,4 мг/кг) и незначительным (2,1 мг/кг) количеством атаксантина при разном чередовании (через одно кормление, через два, через четыре, через день). Максимальная пигментация мышц установлена у рыб при наиболее частом поступлении атаксантина с кормом. Таким образом, пропуски потребления пищи с каротиноидами оказались неэффективными.

### 5.5. Влияние каротиноидов на физиологические и рыбоводные показатели лососевых рыб

Многочисленными экспериментами установлено, что синтетические атаксантин и кантаксантин при включении их в рацион личинок, сеголеток, двухлеток и производителей лососевых не только придают их тканям естественную окраску, но и выполняют функции природных антиоксидантов, в результате чего увеличиваются резервы витаминов в печени, повышаются жизнеспособность молоди и скорость их роста, улучшается качество производителей и их половых продуктов.

#### 5.5.1. Накопление витаминов в тканях

Во всех случаях при добавлении синтетического атаксантина в рацион форели разного возраста мы наблюдали стойкий эффект накопления витаминов А и Е в печени и других тканях (Мосейчук, 1995а, б; Остроумова и др., 1997; Тимошина и др., 1997). Скорость нарастания витаминов увеличивалась пропорционально дозе пигмента в корме и времени кормления (рис. 15, табл. 43). У производителей форели по мере увеличения количества атаксантина в рационе повышалось содержание витаминов А и Е в печени, мышцах, в икре (табл. 44). Между тем содержание аскорбиновой кислоты практически не менялось или колебалось незначи-

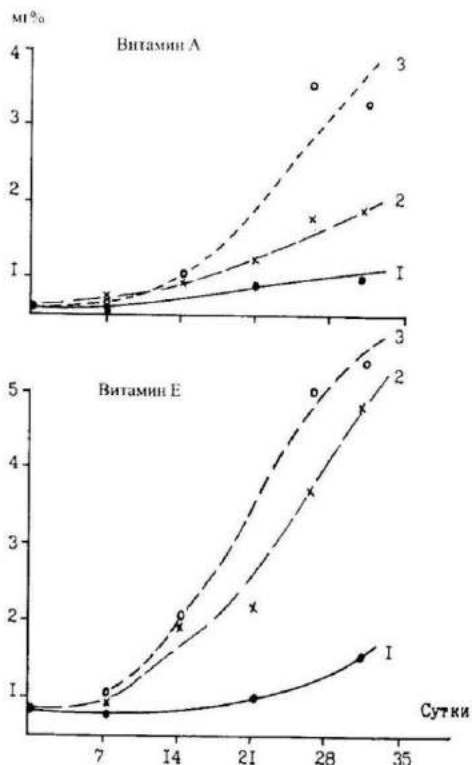


Рис. 15. Накопление витаминов А и Е в печени двухлеток форели, получающей разное количество астаксантина в корме: 1 - 0; 2 - 15; 3 - 30 мг/кг

Таблица 43

Изменение уровня витаминов (мг%) в тканях форели под влиянием астаксантина

Астаксантин, мг/кг	Тушка без головы, селезенки		Печень, двухлетки		
	А	С	А	Е	С
0	0,22	7,2	1,94	2,3	7,8
20	0,35	5,7	2,17	3,0	7,3
50	0,54	5,8	3,52	5,7	6,2

Таблица 44

Динамика содержания витаминов (мг%) в тканях и икре производителей форели, получающих разное количество астаксантина

Астаксантин, мг/кг	Печень			Яичники			Икра после оплодотворения		
	А	Е	С	А	Е	С	А	Е	С
0	0,8	20,2	12,2	0,1	16,0	20,0	0,22	18,4	18,6
20	2,7	24,3	12,2	0,4	18,6	20,6	0,58	24,3	20,4
50	3,1	26,6	12,4	0,6	20,3	19,6	0,69	25,3	21,8

тельно, не обнаруживая четкой зависимости от поступления пигмента с кормом. Исключение составила лишь оплодотворяющая икра, у которой наметилась тенденция к нарастанию уровня аскорбиновой кислоты по мере увеличения астаксантина в рационе самок.

Концентрация витамина А в яичниках и икре оказалась небольшой — в 5–6 раз ниже, чем в печени. В то время как уровень каротиноидов в икре был высоким. При дозе пигмента в корме производителей 0; 20 и 50 мг/кг количество каротиноидов в икре увеличивалось соответственно до 9,0; 45,7 и 62,4 мг/кг. Это лишний раз может свидетельствовать о том, что витамин А в свободной форме не депонируется в яйцеклетках в большом количестве. Видимо, в процессе развития икры он образуется из астаксантина и переходит в организм зародыша.

Накопление витаминов в печени рыб, получавших синтетический астаксантин, наблюдалось и на других объектах. Сходное, но еще более интенсивное увеличение витаминов А, Е и даже С обнаружили в печени молоди (пестряток) атлантического лосося Христиансен с соавторами (Christiansen et al., 1995). Молодь в течение 10,5 мес. получала корм с

Рыбоводные показатели личинок и молоди форели, получивших астаксантин

Астаксантин в корме, мг/кг	Средняя масса рыб, г		Прирост, % к контролю	Кормовой коэффициент	Выживаемость, %
	начальная	конечная			
0	0,136	7,8	100	1,96	84,7
20	0,136	7,7	98,7	1,94	86,8
50	0,136	9,2	118,3	1,64	88,3

60 мг/кг астаксантина. В конце эксперимента содержание витамина А в печени подошчатых рыб по сравнению с контрольными оказалось в 10 раз, а витамина Е — в 20 раз выше. Значительно меньшая разница (в 1,8 раза) отмечена по витамину С, но все же в отличие от наших данных повышенные уровни аскорбиновой кислоты в печени зафиксировано.

Приведенные данные свидетельствуют о том, что синтетический астаксантин принимает участие в обмене подобно естественному каротиноиду. Он не только пигментирует ткани, но так же, как природный ксантофилл, выполняет и функции антиоксиданта, проявляя себя как предшественник витамина А, что подтверждается постоянным увеличением резервов ретинола в печени. Кроме того, рост концентрации этого витамина в печени, так же как  $\alpha$ -токоферола и аскорбиновой кислоты, может быть связан с эффектом сбережения и взаимозаменяемости, которые свойственны антиоксидантам.

Пока мы затрудняемся объяснить относительную независимость уровня витамина С или его меньшее изменение под влиянием каротиноидов в составе рационов. Причиной этого может быть водорастворимая природа аскорбиновой кислоты. Жирорастворимые пигменты работают в липидной фазе (Капитонов, Пименов, 1996) и, видимо, больше взаимодействуют с жирорастворимыми витаминами.

### 5.5.2. Рост и выживаемость личинок, сеголеток и двухлеток

В большинстве случаев синтетические астаксантин и кантаксантин повышают жизнестойкость и стимулируют скорость роста молоди радужной форели и атлантического лосося (Torrissen et al., 1989; Мосейчук, 1995b; Christiansen, Torrissen, 1996; Маслобойщикова, 1998). Стимуляция роста, по данным разных авторов, колебалась в среднем в пределах 14–25%. Вместе с тем есть расхождения в оптимальных дозировках каротиноидов в пище молоди. В опытах ГосНИОРХ наиболее высокие скорость роста и выживаемость и низкие кормовые коэффициенты (Мосейчук, 1995b) получили при включении астаксантина в рацион в количестве 50 мг/кг (табл. 45), причем эту дозу давали с первых дней перехода личинок на внешнее питание. Норвежские авторы (Christiansen et al., 1995) сначала рекомендовали использовать для личинок лосося дозу в 5 мг/кг, но уже на следующий год повысили ее до 36 мг/кг (Christiansen, Torrissen, 1996). Используя чистые казеиновые диеты, авторы пришли к важному и интересному заключению, что астаксантин необходим для личинок, выращиваемых в искусственных условиях, с первых дней питания. В это вре-

мя они плохо усваивают из предлагаемых им кормов витамин А, где он находится в связанной форме (в виде ацетата или пальмитата). В природе с живым зоопланктоном личинки получают свободный витамин А и большое количество астаксантина.

По данным В. С. Маслобойщикова (1998), каротиноиды должны вводиться в состав корма форели в строго определенном количестве, меняясь в зависимости от достигнутой массы: личинкам до 2,0 г — 10, при массе молоди 2,0—5,0 г — 25, при 5,0–10,0 г — 35 и, наконец, при массе 100 г — 50 мг/кг корма. Уменьшение и превышение этих доз, по свидетельству автора, отрицательно сказывается на результатах выращивания. В то же время, как уже сообщалось выше, экспериментами ГосНИОРХ и норвежскими авторами показано, что добавление пигмента в количестве 36 и 50 мг/кг улучшает рыбоводные параметры и не отражается негативно на физиологии личинок и сеголеток форели и лосося.

Судя по рекламным проспектам, представленным на международных выставках Нирибприм—95 и Нирибприм—2000, европейские фирмы, производящие рыбные корма, тоже не имеют единого мнения о нормах введения каротиноидов в рационы лососевых. Так, датская фирма «Альтер Аква» включает каротиноиды в корма лососевым начиная с массы 80—100 г и дает их в количестве 40 мг на 1 кг корма. Финская фирма «Райсисо» вводит разное количество астаксантина в зависимости от массы рыбы: молоди до 70 г — 5, от 70 до 125 г — 15, от 125 до 600 г — 25 и свыше 600 г — 35 мг на 1 кг корма.

Как видим, представление о нормах включения пигментов в рационы молоди лососевых противоречиво: уровень их колеблется от 0 до 50 мг/кг.

В процессе изготовления кормов и их хранения часть астаксантина теряется. Например, перед гранулированием лососевый корм содержал 227, после гранулирования 221, а через два месяца хранения — 180 мг/кг (Choubert, 1982).



Разное количество атаксантина в кормах не отражает того естественного уровня, который рыба получает в природе. С зоопланктоном в организм поступает очень большое количество каротиноидов. Трудно предположить, что высокая концентрация их может негативно отразиться на здоровье молоди. Видимо, снижение уровня каротиноидов в искусственных кормах личинок связано с эконимической целесообразностью, особенно если атаксантин рассматривается преимущественно как пигмент. Физиологическую же норму предостой еще разработать.

При включении атаксантина в состав кормов товарной рыбе руководствуются обычно по ментированностью (каней). Существенных изменений биологического характера от введения каротиноидов двухлеткам форели в большинстве случаев не отмечается (Rehulka, Zak, 1986; Тимошина, Мосейчук, 1993; Мосейчук, 1995а; Шамаков, Маслобойщиков, 1997). В наших опытах, в которых атаксантин стали давать годовикам форели после сортировки на «крупную» ( $\approx 100$  г) и «среднюю» ( $\approx 60$  г) группы, «средняя» группа, получавшая каротиноид в количестве 10, 15, 30 и 50 мг/кг, показала на высоких дозах и более высокую скорость роста по сравнению с контролем. Так, у рыб, потреблявших корм с 30 мг/кг атаксантина, прирост был выше, чем в контроле, на 14, а при 50 мг/кг — на 21% (Остроумова и др., 1997). Особи, получавшие атаксантин, отличались более однородными размерами (коэффициент вариации массы — 13–21,5% против 28% в контроле), что всегда свидетельствует о более благоприятных условиях содержания, включая кормление. При низких дозах пигмента 10 и 15 мг/кг отличий половозрелых рыб от контрольных не наблюдалось.

Отметим также, что более пигментированные рыбы оказываются более устойчивыми к экстремальным воздействиям. Они менее подвержены грибковым и бактериальным заболеваниям (Czeczuga, 1979, 1980; Christiansen et al., 1995).

### 5.5.3. Производители и качество их половых продуктов

Давно уже замечено, что яркоокрашенная икра лососевых обладает повышенной стойкостью к воздействию неблагоприятных экологических факторов — света, дефициту кислорода, высокому содержанию аммиака в воде, высокой температуре и др. (Боровик, 1966; Логниова, 1967; Гайкина, 1969; Яржомбек, 1970; Милулин, Соин, 1975; Craik, 1985; Choubert, 1986). Содержание каротиноидов в икре лососевых может колебаться от 0,07 до 100 мг/кг (Craik, 1985). Ниже единицы оно падает при использовании кормов без каротиноидов.

Включение атаксантина в рационы производителей форели на всех стадиях созревания гонад, в том числе на ранних — II стадии зрелости (Остроумова и др., 1997) и на заключительных этапах созревания (Тимошина и др., 1997), резко повышало концентрацию каротиноидов в яичниках и продуцируемой икре. Так, у производителей, получавших атаксантин в течение 2,5 мес. до нереста, яичники содержали в 10 раз, а икра после оплодотворения — в 12 раз больше каротиноидов, чем половые продукты контрольных самок. Увеличение концентрации каротиноидов с 15 до 25 мг/кг произошло даже в икре производителей, в рацион которых атаксантин добавлялся только за две недели до нереста (Маслобойщиков, 1998).

В незначительных количествах пигмент обнаружен в семенниках и молоках (Choubert, 1986).

Присутствие каротиноидов в рационе производителей рыб положительно влияет на весь репродуктивный процесс: отмечено увеличение плодовитости и размеров яйцеклеток, ускорение и синхронизация созревания самок и самцов, более высокая оплодотворяемость икры и повышение ее жизнестойкости (Deufel, 1965; Choubert, 1986; Rehulka, Zak, 1986; Robb et al., 1995; Тимошина и др., 1997; Маслобойщиков, 1998).

Вместе с тем результаты опытов разных авторов не всегда идентичны. Например, введение кантаксантина в рационы американской палии и радужной форели не повлияло на их плодовитость, но способствовало увеличению размеров икры (Choubert, 1986). В то же время дозы 25 и 50 мг/кг атаксантина в корме производителей форели повысили ее плодовитость на 11–12%, увеличили размер икры, процент оплодотворения, выживаемость (Тимошина и др., 1997). Крилевая мука, богатая атаксантином, также способствовала повышению плодовитости самок форели (Шабалина и др., 1981; Цень и др., 1981). Включение синтетического атаксантина в корма производителей атлантического лосося существенно способствовало увеличению оплодотворяемости икры и ее выживаемости (Robb et al., 1995), но не изменило воспроизводительных свойств самок. Бледная икра от не получавших пигмент самок не имела преимуществ, даже если оплодотворялась молоками самцов, в рационах которых присутствовал атаксантин. В икре форели, питавшейся только две недели до нереста кормом с каротиноидами, содержание пигмента было выше, как уже указывалось, в 2 раза, во столько же раз снизился ее отход в ходе оплодотворения, а в течение 42 дней инкубации гибель икры сократилась с 43,3 в контроле до 16,3% (Маслобойщиков, 1998). В этих экспериментах низкое качество икры, выражающееся в слабой жизнестойкости (выживаемости

мость менее 60%), существенно повысилась даже в результате кратковременного обогащения рациона производителей астаксантином.

Таким образом, согласно многим экспериментальным данным, включение синтетических астаксантина и кантаксантина в рацион (даже кратковременное) существенно улучшает качество производителей лососевых и их половых продуктов. Тем не менее нельзя обойти вниманием появившиеся в последние годы неожиданные свидетельства того, что каротиноиды не оказывают влияния на воспроизводительные процессы самок лососевых. Так, не обнаружено положительного влияния астаксантина корма на оплодотворимость и выживаемость икры атлантического лосося (Christiansen, Torrissen, 1997). Не установлено влияния каротиноидов на скорость созревания, относительную плодовитость форели, размер яиц (Choubert et al., 1998). Причина такого расхождения результатов новых работ с ранее полученными многочисленными данными объясняется повышением общей культуры кормопроизводства, рыбобразования и кормления рыб, лучшей сбалансированностью витаминов и других микрокомпонентов в современных рационах. То есть в идеальных условиях содержания и кормления каротиноиды оказались как бы невостребованными.

Нам представляется, что такие результаты лишней раз свидетельствуют об антиоксидантной функции каротиноидов, которой обладают и многие другие соединения. Именно экзогенным, поступающим с пищей антиоксидантам (витаминам Е, А, В<sub>1</sub>, В<sub>2</sub>, С, каротиноидам и другим, а также синтетическим антиоксидантам) свойственна способность оказывать сберегающее действие по отношению к другим биоантиоксидантам. Подобные результаты получали многократно на сельскохозяйственных животных, птицах, разводимых рыбах. Так, с введением в рацион животных аскорбиновой кислоты отмечалось увеличение обеспеченности их не только витамином С, но и витаминами В<sub>1</sub>, В<sub>6</sub> и каротиноидами (Богданов и др., 1981). Введение только синтетических антиоксидантов в рацион снизило расход естественных, повысил уровень витаминов А, С, Е в тканях цыплят (Вальдман и др., 1973), увеличило в 2 раза концентрацию каротиноидов в мышцах форели (Маликова и др., 1978б). Обогащение рационов астаксантином не только приводило к стойкому накоплению самого пигмента, но и увеличивало содержание витамина А и Е в печени форели разного возраста (Остроумова и др., 1997; Тимошина и др., 1997).

В организме рыб существует многоуровневая система защиты от неблагоприятных условий, с которыми они встречаются в природе. Значительно больше экстремальных воздействий могут испытывать разводимые объекты, особенно в нашей стране, где еще нет такого богатейшего опыта

аквакультуры, как на Западе, и условия содержания и кормления рыб далеки от идеальных. К факторам риска прежде всего безусловно относятся недоброкачественные корма — неполноценность, недостаточная сбалансированность рецептуры, дефицит витаминов, отсутствие каротиноидов, окисленные компоненты (рыбная мука, рыбий жир и др.), прогорклость жиров в ходе хранения и эксплуатации кормов и т.д. Часто использование таких кормов приводит к истощению антиоксидантной системы у рыб, что выражается в жировом перерождении печени, анемии, катаракте глаз, некрозе плавников и др.

Включение в корма такого сильного природного антиоксиданта, как астаксантин, обеспечивает рыбам значительно более высокую устойчивость к экстремальным воздействиям и является надежным фактором повышения эффективности рыбоводных процессов.

## 5.6. Каротиноиды в кормах рыб с белыми мышцами

В заключении раздела необходимо отметить, что в природе не только лососевые, но и рыбы с белым мясом получают ежедневно с зоопланктоном и бентосом большое количество каротиноидов, роль которых в их организме мало изучена. В литературе имеются сведения о благоприятном действии их на рост и физиологические показатели карпа, сиговых, осетров (Остроумова, 1976а; Слепнев и др., 1977; Салькова и др., 1989; Склярюв, Серета, 1989; Абросимова, Абросимов, 1991; Абросимов, 1992; Радеико, Алимов, 1995). Недавно (Климов, 1999) экспериментальным путем была показана возможность получения красной пигментации пчоровых золотой рыбки путем включения астаксантина в рацион. Окраска особенно четко проявилась при дозе астаксантина 45 мг/кг корма, который вылавали в течение 1,5—2 мес.

Обнадеживающие результаты были получены при проведении специальных опытов с карпами и осетровыми по включению в их корма препарата КПКМ, представляющего собой β-каротин микробного происхождения. В корма прудового двухлетнего карпа препарат КПКМ вводили в количестве 0,01%, что составляло 3,1 мг β-каротина на 1 кг корма. Скорость роста рыб существенно повысилась, рыбопродуктивность выросла на 30%, а затраты корма сократились на 13% (Салькова и др., 1989).

В других опытах (Склярюв, Серета, 1989) в рацион карпа в садках на теплых водах КПКМ вводили с таким расчетом, чтобы количество β-каротина соответствовало 20 и 30 мг витамина А. В результате была получена стимуляция роста рыб на 16–17% и снижение кормовых затрат на 13–14%.

## Минеральное питание рыб

Добавка препарата КПКМ в рацион молоди осетровых (Абросимов, Абросимов, 1991; Абросимов, 1992) также повысила скорость роста молоди (на 20–30%) и увеличила выживаемость на 10%, особенно на первом этапе. Присутствие  $\beta$ -каротина в корме положительно сказалось на липидном статусе рыб — на 14–34% повысилось в общих липидах содержание фосфолипидов и полиненасыщенных жирных кислот, в основном за счет докозагексаеновой кислоты, на 18–26% выросла концентрация витамина А в печени. Полученные результаты могут свидетельствовать как об антиоксидантной функции  $\beta$ -каротина в организме осетра, так и об его участии в качестве провитамина А. Попутно отметим, что препарат КПКМ, состоящий из микробного  $\beta$ -каротина, не перспективен для лососевых. Как уже сообщалось, каротины (растительный и микробный  $\beta$ -каротин) не окрашивают их ткани (Ирискина, 1969; Mitsuo, Masahiro, 1973) и не усваиваются в организме этих рыб (Schiedt et al., 1986, 1993). В кормах лососевых необходимо использовать кетокаротиноиды — астаксантин и кантаксантин.

Все вышесказанное свидетельствует об исключительном значении каротиноидов в кормлении рыб, особенно лососевых, и о бесперспективности производства кормов без этих мощных природных антиоксидантов. Их присутствие является важнейшим резервом для организма, защищающим его от экстремальных воздействий, которыми пока еще изобилуют условия содержания рыб в индустриальном рыбоводстве.

Минеральные вещества делятся на две большие группы: макроэлементы (Ca, P, Mg, K, Na, Cl, S) и микроэлементы (Fe, Cu, Mn, Zn, Co, Se, J, Cr и др.). Количество последних, вместе взятых, не превышает у рыб 0,05–0,1% массы тела. Среди микроэлементов выделяют иногда группу ультрамикроэлементов, содержание которых в организме составляет миллионные доли процента. Из биогенных к ним относятся селен, кобальт, хром.

Минеральные вещества не обладают энергетической ценностью подобно белкам, жирам и углеводам, но без них невозможна жизнедеятельность организма. Они составляют основу опорных и покровных тканей рыб — скелета, чешуи, кожи (кальций, фосфор, магний); принимают активное участие в биоэнергетических процессах (входя в состав макроэргов — фосфор, гемоглобина — железо), регуляции осмотического давления (Na, Cl, K), кислотно-щелочного равновесия, в активации кровотока (Co, Se, Cu), костеобразования (Zn, Mn), играют основополагающую роль в синтезе белка, входя в структуру нуклеиновых кислот (фосфор), активизируют обмен белков, жиров, углеводов, ферментативную и гормональную деятельность, участвуют в антиоксидантной системе (Zn, Mn, Se, Cu и др.).

Особенность минерального питания рыб состоит в том, что макро- и микроэлементы поступают в их организм не только с пищей, но и непосредственно из воды. При этом у пресноводных рыб вода и многие неорганические ионы абсорбируются (главным образом жабрами (в меньшей степени в этом процессе участвует поверхность тела) и сразу же поступают в общий кровоток, у морских рыб — в основном эпителием кишечника, а в артериальную кровь они попадают уже из печени (Романенко и др., 1982a; Vielma, Lall, 1998). Два ведущих элемента минерального обмена — кальций и фосфор — поступают в организм рыб разными путями: кальций — преимущественно через жабры из водной среды, фосфор — из пищи (из-за его минимальной концентрации в водоемах).

Источником минеральных веществ для разводимых рыб служат входящие в состав кормов компоненты: рыбная, мясо-костная мука, продукты микробного синтеза, растительные концентраты, а также растворенные в воде элементы. Кроме того, применяются специальные минеральные добавки в виде комплексных премиксов или отдельных минеральных соединений.

При расчете количества минеральных веществ, поступающих с кормом, значительные затруднения возникают из-за их низкой усвояемости. Макро- и микроэлементы часто находятся в составе трудноперевариваемых соединений и мало доступны рыбе.

Естественно, что морская вода является более богатым источником минеральных веществ, чем пресная, хотя и из пресной воды многие присутствующие там ионы также проникают в организм рыб. Коун (Cowe, 1992) сообщает, что непосредственно из воды рыбы могут получать ионы кальция, магния, натрия, калия, железа, цинка, меди и селена.  $PO_4$ ,  $Cl$  и  $SO_4$ , вероятно, в основном поступают с пищей. Для морских рыб, как предполагает автор, нет необходимости включать в рацион весь набор минеральных элементов. Следует добавлять только фосфор, железо и цинк.

Потребности в минеральных веществах могут варьировать в зависимости от их содержания в воде, но это обычно не учитывается при организации кормления рыб. В современных условиях глобального загрязнения окружающей среды, включая почву, водоемы, воздух, в результате массовых атмосферных переносов токсиканов практически не сохранилось водоемов, которые не подвергались бы антропогенному воздействию (Первошников, Болданова, 1999). Количество токсических веществ в воде, в том числе и тяжелых металлов, нередко в несколько десятков и даже сотен раз превышает предельно допустимые концентрации. Это касается и таких биогенных микроэлементов, как Fe, Cu, Mn, Zn. Все это существенно осложняет решение вопросов о минеральном питании рыб, так как предполагает поиск золотой середины между необходимостью обеспечить потребности рыб в жизненно важных макро- и микроэлементах и в то же время избежать опасности их передозировки из-за присутствия в окружающей среде. Отметим также, что многие растворенные в воде ионы элементов, попадая через жабры в кровеносное русло, быстрее и эффективнее усваиваются рыбой, чем получаемые через пищеварительную систему.

В табл. 46 и 47 приводятся потребности рыб в макро- и микроэлементах по данным разных авторов. Потребности в макроэлементах выражаются в граммах, в микроэлементах — в миллиграммах на 1 кг корма.

Потребности рыб в макроэлементах, г/кг сухого корма\*

Макроэлемент	Лососевые	Карп	Канальный сом
Кальций	2,0-2,7	2,0-2,4	1,0-4,5
Фосфор	6,0 <sup>1</sup> 9,0 <sup>2</sup>	6-7	3,6 <sup>3</sup> -4,5
Магний	0,33 <sup>4</sup> 0,7	0,4-0,7	—
Натрий	0,22-2,2	—	—
Калий	1,6	—	—

\* Использованы данные, приведенные в сводных работах Штеффенса (Steffens, 1985), Н.Т. Сергеевой (1998), а также статьи: 1) Watanabe et al., 1980; 2) Baeverfjord et al., 1998; 3) Robinson et al., 1996; 4) El-Mowafi, Maago, 1998.

Таблица 47

Потребности рыб в микроэлементах, мг/кг сухого корма

Микроэлементы	По Watanabe et al., 1997	По Сергеевой, 1998			По Шывакову и Яржомбеку, 1980б		
		Лососевые	Карп	Канальный сом	Радужная форель		
					молодь	сегазлетки	двулетки
Железо	30-170	150-300	200	20	11	9	7
Медь	1-5	1-3	3	4,8	1,1	5,2	9,3
Марганец	2-20	8-15	12-13	2,4	2,7	1,0	2,9
Цинк	15-40	15-30	15-30	20,0	185	61	288
Кобальт	0,05-1,0	0,05-0,1	0,1	—	—	—	—
Селен	0,15-0,5	0,15-0,38	—	0,25	—	—	—
Йод	1-4	3,5-4,0	—	—	—	—	—

## 6.1. Макроэлементы

### 6.1.1. Кальций и фосфор

Кальцию и фосфору принадлежит ведущая роль в минеральном обмене. Количество их в организме в несколько раз превышает содержание других макроэлементов. 99% всего кальция и 85% фосфора в организме высших позвоночных находится в скелете. У рыб основная масса этих

элементов также сосредоточена в скелете в виде нерастворимых соединений гидроксипатитов (Vaerfjord et al., 1998) при соотношении Са и Р 5:3. Но помимо костных образований значительная доля кальция и фосфора у рыб содержится в чешуе. У обычного карпа количество Са в целой рыбе в 1,1–1,5 раза больше, чем Р (Ogino, Takeda, 1976), в то время как у зеркального со слабо развитым чешуйчатым покровом уровень Са, по данным Кима с соавторами (Kim et al., 1998), превышает Р в 2,7–3,5 раза.

У разных видов рыб отношение Са и Р может существенно меняться. И. В. Кизветтер (1973) приводит следующее содержание юлы, Са и Р в костях и чешуе в среднем по рыбам (% нативного вещества):

	Юла	Са	Р
Кости	5,0—15,6	1,5—5,7	0,68—2,4
Чешуя	16,5—32,0	1,3—3,2	0,3—8,0

Роль кальция и фосфора в организме рыб не ограничивается только их участием в формировании костных и покровных тканей. Сосредоточенные в скелете и чешуе, они благодаря постоянному ионному обмену активно способствуют поддержанию необходимого уровня этих элементов в других тканях. Кальций нормализует деятельность нервной системы, участвует в сократительной функции мышц, в системе, регулирующей проницаемость мембран, в свертываемости крови, активизирует работу многих ферментов.

Физиологическую роль фосфора в организме рыб трудно переоценить. Входя в состав нуклеопептидов и нуклеиновых кислот, в состав аккумуляторов энергии АТФ, он принимает активное участие во всех синтетических и биоэнергетических процессах. Важная роль принадлежит фосфору, являющемуся частью фосфолипидов, в функционировании мембран клеток, в транспорте жиров, в работе антиоксидантной системы и др.

Кальциевый обмен тесным образом связан с фосфорным как в составе костных и покровных образований, так и в межклеточном метаболизме. Поэтому недостаток в организме одного элемента сказывается на использовании другого, что прежде всего отражается на скорости роста и конвертируемости пищи. Считается, что рост может служить информативным показателем обеспеченности этими макроэлементами (Li, Robinson, 1996), поэтому часто при изучении минерального обмена кальций и фосфор рассматриваются вместе. Кальциевый обмен связан и с магнием, который также принимает участие в формировании скелета. При недостатке Mg и избытке кальция возникает кальцинияция мягких тканей, их уплотнение. У

радушной форели в таких случаях отмечалось появление камней в почках (Cowey, 1976).

### 6.1.1.1. Пути поступления кальция и фосфора в организм рыб и потребности в этих элементах

Основной путь поступления кальция в организм рыб — из воды, в то время как фосфора — из пищи. Это связано с тем, что в водной среде концентрация этих элементов в водоемах. Кальций в воде в сотни раз больше, чем фосфора (см. табл. 13).

Скорость абсорбции кальция из воды значительно выше, чем из пищи. Так, молель осетра потребляла из воды в 3—34 раза больше кальция, чем из корма (Карзинкин, 1962). Только при низкой его концентрации в воде (например, 5 мг/л) он больше усваивался из пищи (Steffens, 1985).

Основным местом проникновения Са из воды являются жабры. У годовиков карпа 68—88% меченого Са проникало через жабры и только 12—32% — через поверхность тела (Боговяльская, 1955), у серебряного караса через жабры проходило в 6,4 раза больше ионов Са, чем через кожу (Карзинкин, 1962), у зеркального карпа со слабо развитым чешуйчатым покровом роль поверхности тела в этом процессе возрастала.

### Потребность в кальции

При отсутствии Са в пище 94% необходимого его количества рыба может получить из воды. При концентрации кальция в воде 40—60 мг/л его потребность для карпа практически полностью удовлетворяется из воды (Казлаускаене, 1975), независимо от присутствия его в корме.

Напомним, что концентрация Са в воде 30—80 мг/л и выше является наиболее типичной для внутренних водоемов средней полосы России, включая и искусственные водосмы. Например, содержание кальция в Черепетском водоеме-охладителе (Тулская обл.), где нам приходилось много работать с тепловодным карпом, колебалось в 80-е гг. в пределах 70—94 мг/л (Амелюгин, 1986). В то же время для водоемов Северо-Запада (Ленинградская обл., Карелия, Кольский п-ов) характерно пониженное содержание Са — нередко менее 10 мг/л.

Избыток поступившего в организм рыбы кальция быстро выводится через кишечник. У прудового карпа, получавшего различные растительные ингредиенты, содержащие кальций, в кишечнике на всем его протяже-

нии отмечалось значительно больше кальция, чем поступало с кормом (Щербина, 1973), что могло быть связано с его пропихиванием из воды. Экскреция магния в кишечник была менее выражена, а экскреция фосфора вообще не наблюдалась.

Вопрос о введении специальных добавок кальция в рацион рыб, если он присутствует в воде и в компонентах корма (рыбная, мясо-костная мука и т. д.), до его времени остается не вполне ясным. Включение его в виде мела ( $\text{CaCO}_3$ ) в рацион карпам вызывает даже снижение скорости роста рыб и повышенную экскрецию элемента из организма (Каздауекене, 1975; Романенко и др., 1982а). Нерастворимые карбонаты кальция практически недоступны для безжаберного карпа, не имеющего кислого пептического переваривания. Более приемлемым соединением считается лактат кальция. В опыте с радужной форелью (масса 131 г), содержащейся в воде с концентрацией Ca 90 мг/л, из корма он не извлекался (Сергеева, 1991), т. е. вся потребность в кальции обеспечивалась из воды. То же отмечено и для магния при высокой концентрации его в воде — 130 мг/л. В другом опыте при содержании Ca в воде 80 и Mg 19 мг/л годовалая форель (средняя начальная масса 31 г) извлекала из поступивших с кормом 29,6% кальция и 26,2% магния (Сергеева, 1987). Что же касается фосфора, то и в том и в другом опыте основная его масса поступала в организм форели с кормом.

Результаты экспериментов, проведенные на разных рыбах (осетры, карпы, форели), подтверждают, что кальций проникает в организм гидробионтов преимущественно из воды, если присутствует в ней в достаточном количестве — 40—100 мг/л.

Высокую чувствительность к содержанию кальция в воде испытывают рыбы на ранних этапах онтогенеза. При дефиците кальция снижалась оплодотворимость икры, замедлялись минерализация скелета личинок и рост сеголеток (Романенко и др., 1982а). Максимальное накопление кальция было обнаружено у молоди форели, достигшей массы 1 г (Шмяков, Яркомбек, 1980а), что совпадало с периодом усиленного окостенения скелета и развития чешуи.

Низкое содержание кальция в воде ухудшает адаптивные способности рыб (Steffens, 1985); снижается их устойчивость к высокой температуре, изменению pH, интоксикации.

Зависимость роста молоди форели и карпа от взаимодействия кальция с фосфором и пути поступления их в организм наглядно продемонстрировали японские исследователи (Ogino, Takeda, 1976, 1978). При содержании Ca в воде 20–23 мг/л и фосфора 0,002 мг/л увеличение кальция в рационе молоди форели (начальная масса 1,2 г) с 0,3 до 3,4 г/кг не изменило ее

скорость роста. Не отразилось повышение Ca в корме (с 0,3 до 9,7 г/кг) и на росте мальков карпа (масса 4,5 г). Интенсивность роста молоди коррелировала только с увеличением фосфора в рационе; кальций же сорбирывался из воды.

Недавно эти данные были подтверждены в опыте с атлантическим дрососем (Vielma, Laß, 1998). Дрососю начальной массой 42 г вводили в рацион разное количество Ca в виде  $\text{CaCO}_3$  и P в виде  $\text{NaH}_2\text{PO}_4$  и  $\text{KH}_2\text{PO}_4$  (50:50). Базовый рацион содержал Ca 1,3 г/кг и P 3,1 г/кг. Опыты продолжались в течение 15 недель при температуре 15° и содержании Ca в воде 14,6 мг/л. Авторы подтвердили, что скорость роста рыб ограничивается уровнем фосфора в рационе, тогда как кальций извлекается в необходимом для роста количестве из воды (табл. 48). На базовой диете без добавления Ca и P наблюдались деформация костей и низкое содержание этих элементов в позвоночнике и чешуе. Интересно, что обогащение корма кальцием до 11,3 г/кг при низком уровне фосфора (3,1 г/кг) улучшало минерализацию позвоночника и чешуи, но не стимулировало рост рыб. Доведение же доступного фосфора в воде монофосфатов Na и K до общего уровня в диете (7,8 г/кг) без добавки Ca повышало не только минерализацию, но и скорость роста рыб. Это происходило на фоне довольно низкой концентрации Ca в воде (14,6 мг/л), которая в присутствии P оказалась достаточной для нормального развития скелета и интенсивного роста лосося.

Из изложенного выше следует, что представления о необходимом уровне Ca в воде и корме для нормального роста рыб противоречивы. Видимо, поэтому, принимая во внимание разные результаты, полученные многими авторами, считается, что независимо от присутствия Ca в воде рацион карпа и форели должны содержать некоторое количество кальция, 2,0–2,4 г/кг (Steffens, 1985) или 2,0—2,7 г/кг (Сергеева, 1998). Для форели эта доза (2 г/кг) оказалась приемлемой как в воде с низким содержанием кальция (3 мг/л), так и при более высоком (45 мг/л). Немецкие же исследователи (Frenzel, Pfeffer; цит. по: Steffens, 1985) убедились в сходном действии на радужную форель содержания кальция в корме от 1,9 до 22,8 г/кг и в воде — 84 мг/л. В том и другом случае рыба хорошо росла и эффективно усваивала корм.

Для канального сома наиболее эффективным, согласно ранним работам (Andrews et al., 1973; Dove et al., 1976; цит. по: Steffens, 1985), было высокое содержание Ca в корме (15 г/кг) при P 8–9 г/кг и достаточно высокой концентрации Ca в воде (56 мг/л). Эти величины содержания кальция в корме были явно завышены и в дальнейшем не подтверждались.

Влияние разного содержания Са и Р в диете на рост и минерализацию позвоночника и чешуи атлантического лосося (по Vielma, Lall, 1998)

Кальций, г/кг		Фосфор, г/кг		Концентрация в позвоночнике, % обезжиренного сухого вещества	Концентрация в чешуе, % сухого вещества						
Общее содержание в диете (анализ)	Добавка к диете	Общее содержание в диете (анализ)	Добавка к диете		Ca	P	Ca	P			
0,0	1,3	0,0	0,0	124,3	3,1	42,0	17,0	6,0	33,0	15,5	6,6
7,5	11,5	0,0	0,0	101,6	3,1	52,0	21,0	10,3	42,8	19,0	8,6
0,0	1,3	5,0	7,8	170,7	54,8	22,7	10,8	10,8	47,0	19,2	9,7
7,5	9,5	5,0	8,3	147,8	54,8	22,3	10,7	10,7	47,6	19,4	9,8
15,0	17,4	5,0	8,3	157,9	54,4	23,2	10,7	10,7	46,0	18,6	9,4

Противоречивость данных о необходимом для нормального роста уровне Са в кормах рыб (от 1,3 до 15 г/кг) может быть вызвана различными факторами, влияющими как на сорбцию кальция из воды, так и на его усвояемость из корма. К таким факторам можно отнести как условия, в которых проводились исследования (концентрация Са в воде, температура, состав корма, присутствие фосфора, магния, витамина D), так и особенности исследуемых рыб — вид, возраст и т. д.

### Потребность в фосфоре

Поскольку фосфор поступает в организм рыб преимущественно одним путем (из пищи), то потребности в нем, установленные разными авторами, колеблются меньше, чем потребности в кальции.

Карпу атлантического лосося, кете, радужной форели оказалось достаточным введение 6–9 г доступного фосфора на 1 кг сухого вещества корма (Ketola, 1975; Ogino, 1979; Watanabe et al., 1980; Skonberg et al., 1997; Baeverfjord et al., 1998; Vielma, Lall, 1998). Для канального сома называются значительно более низкие цифры — от 3,0–3,5 (Robinson et al., 1996) до 4,5 г/кг (Lovell, 1978), что можно объяснить отсутствием чешуи у данного вида. Например, Ким с соавторами (Kim et al., 1998) сообщает, что зеркальному карпу (масса 107 г) с неразвитым чешуйчатым покровом достаточно было введения в рацион доступного фосфора в количестве 3,4 г/кг, т. е. почти в 2 раза меньше, чем для обычного чешуйчатого (6–7 г/кг, Ogino, 1979). Только в периоды интенсивного роста молоди зеркального карпа (масса 18 г) требовалось фосфора столько же, сколько чешуйчатому, около 7 г/кг корма.

Современными представлениями о низкой потребности в фосфоре у канального сома не подтверждаются данные более ранних работ, инициируемых Штеффенсом (Steffens, 1985), на которых мы уже останавливались. Там лучшие результаты роста у сомика получали при содержании фосфора 8–9 г/кг и кальция 15 г/кг рациона.

Дефицит фосфора в корме, по данным практически всех авторов, вызывает у рыб снижение скорости роста и повышение кормовых коэффициентов. Отмечаются деформация и укорочение позвоночника, искривление ребер, размягчение костей, недоразвитие чешуи, аномалии черепа (у молоди) и т. д. При проведении анализов обнаруживаются ухудшение минерализации костной ткани, чешуйчатого покрова, снижение количества воды, падение уровня не только фосфора, но и кальция и магния в теле.

Недавними экспериментами (Baeverfjord et al., 1998) установлено, что нарушение минерализации тканей у атлантического лосося при дефиците фосфора начинается задолго до видимого снижения роста. Опыты проводили с пестрятками начальной массой 4,7 г в пресной воде и с пост-смолтами начальной массой 113 г — в морской. Сравнивались корма с дефицитом фосфора (3,5 г/кг — преимущественно фосфор казеина) и с адекватным содержанием его (9,0 г/кг). Для этого в казеиновой диете добавляли до указанного уровня неорганический фосфор в виде одновалентного фосфата Са. Как видим, авторы исходили из более высоких уровней потребностей в фосфоре у лосося (9 г/кг), чем это указывалось в ранних работах: 6 — для атлантического лосося (Ketola, 1975), 6–8 — для радужной форели (Ogino, 1979) и 5–6 г/кг — для молоди кеты (Watanabe et al., 1980).

Рыбы, получавшие корма с равным количеством фосфора, в пресной воде росли одинаково в течение первых шести недель, и лишь затем на

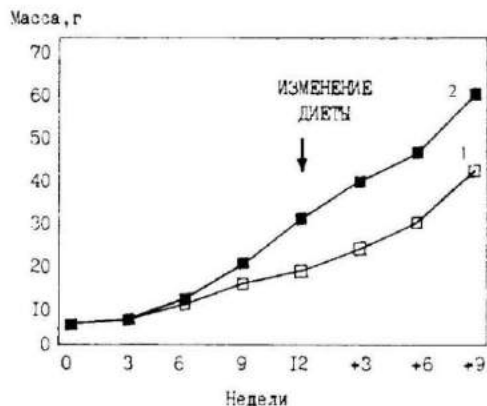


Рис. 16. Рост молоди атлантического лосося в пресной воде на кормах с низким (1) фосфором (3,5 г/кг) и адекватным (2) (9,0 г/кг). После 12 недель все рыбы получили фосфор в количестве 9 г/кг диеты в течение девяти дополнительных недель (Baeverfjord et al., 1998)

% к исходной концентрации

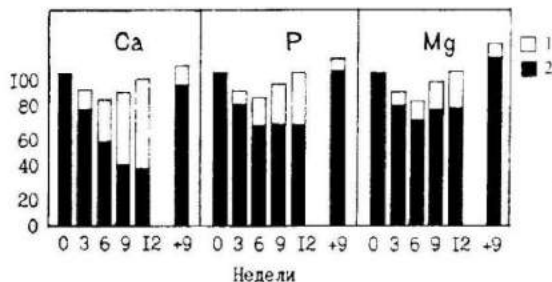


Рис. 17. Концентрация в теле (по сырому веществу) Са, Р и Mg у рыб, получавших корма с разным содержанием фосфора. Концентрация выражена в процентах к исходной: 1 — 9 г/кг, 2 — 3,5 г/кг Р (Baeverfjord et al., 1998)

диете с низким содержанием фосфора рост их стал отставать от роста рыб, получавших адекватное количество фосфора (рис. 16). Снижение же общего количества золь, Са, Р, Mg в теле рыб обнаружили уже через 3 недели опыта (рис. 17). В дальнейшем в целой рыбе сохранилось лишь 40% Са и 65% Р от первоначального содержания.

Уже через 6 недель начала опыта на дефицитной по фосфору диете у рыб отмечали размягчение и деструктивные изменения костей: сколиоз позвоночника, искривление ребер. Позвоночник и ребра были короче и тоньше нормальных. После того как рыб в пресной воде перевели на корм с содержанием фосфора 9 г/кг, уровень минеральных веществ в их теле через 9 недель вернулся к норме, но морфологическое состояние костей не восстановилось, и по росту лососи продолжали сильно отставать от рыб, получавших в течение всего опыта фосфор в соответствии с потребностями (см. рис. 16, 17).

В морской воде отставание в росте у рыб началось с самого начала. В конце опыта различия в содержании минеральных веществ у рыб на диетах с низким и адекватным уровнем фосфора были сходны в пресной (12 недель) и морской (15 недель) воде. Наиболее существенная разница



Таблица 49

Содержание минеральных веществ в тканях лосося в морской воде после 15 недель кормления рационами с низким и адекватным уровнем фосфора (по Baeverfjord et al., 1998)

Объект исследования	Количество		Зола, * %	Са, * г/кг	Р, * г/кг	Mg, * г/кг
	Р, г/кг диеты	Сухое вещество, %				
Рыба (целенью)	3,5	32,0	1,44	1,89	3,32	0,37
	9,0	30,1	1,86	3,50	4,26	0,43
Кости	3,5	48,4	9,0	32,55	17,85	0,68
	9,0	54,1	17,1	64,29	35,87	1,29
Кожа и чешуя	3,5	56,5	3,9	11,27	8,12	0,48
	9,0	59,4	7,6	24,27	15,65	0,90
Мышцы	3,5	30,0	1,4	0,087	2,84	0,38
	9,0	31,6	1,6	0,13	3,09	0,41

\* В % и г/кг сырого вещества.

(= в 2 раза) обнаружены в содержании минеральных веществ в костях, коже и чешуе (табл. 49). В мышцах она была менее значительной.

Полученные в работе признаки ранней (опережающие отставание в росте) деминерализации скелета послужили основанием липшиц раз убедиться в подвижности минеральных элементов костной и покровных тканей и их роли в поддержании гомеостаза Са, Р, Mg, необходимых для межклеточного метаболизма.

К такому же выводу пришли авторы другой работы (Skonberg et al., 1997), изучавшие концентрацию Р, Са, Mg в коже и чешуе у форели. Покровные ткани также оказались очень чувствительны к дефициту Р и диете. Чешуя, кожа, как и скелет, являются резервуаром лабильных минеральных элементов в организме рыб. Например, резорбция чешуи отмечалась как при ограниченном питании, так и при половом созревании форели, когда возникала повышенная потребность в минеральных веществах.

Наблюдаемые при дефиците фосфора искривления ребер (Baeverfjord et al., 1998) соотносятся с результатами, полученными ранее в ГосНИОРХ Д. С. Аршавским (1983, 1986, 1987). Искривление ребер — одно из распространенных скелетных нарушений у молоди карпа в теплых водах, причем без видимых морфологических отклонений во внешнем облике рыб. Среди факторов, вызывающих эти аномалии, отмечали высокую температуру

воды, травмы, токсический эффект некоторых веществ, наследственность, несбалансированность искусственных кормов. Д. С. Аршавскому удалось показать, что наиболее вероятной причиной искривления ребер является несоответствие минерального состава искусственных кормов потребностям рыб, которое усиливается при высокой температуре. Добавление доступного фосфора в состав стартовых кормов снижало число личинок с подобными аномалиями.

Поскольку искривление ребер отмечалось и у карпа, получавшего живой корм (но в меньшей степени), можно предположить, что причиной этих нарушений является недостаток доступного фосфора (будь то искусственные или живые корма) при наличии всех других факторов, необходимых для интенсивного роста (высокая температура, питательные вещества пищи, минеральный состав воды).

Одним из характерных признаков дефицита фосфора является повышение содержания жира в теле рыб, отмечаемое многими авторами (Ogino et al., 1979; Shitanda et al., 1979; Аршавский, 1987; Щербина и др., 1992; Rodehutsord, 1996; Skonberg et al., 1997 и др.). Например, обеспечение потребностей 150-граммового карпа доступным фосфором (6–10 г/кг корма) привело к уменьшению содержания общего жира у рыб более чем в 2 раза (Shitanda et al., 1979). В качестве причины изменений в жировом обмене при дефиците Р рассматривают снижение окислительного фосфорилирования, затруднение использования липидов как источников энергии, активацию в связи с этим глюконеогенеза и синтеза жирных кислот из аминокислот (Steffens, 1985; Skonberg et al., 1997; Сергеева, 1998).

Обратная корреляция между фосфором и липидами отражает универсальную общепатологическую закономерность. Даже у микроорганизмов дефицит фосфора вызывает повышенное липидообразование (Грачева и др., 1980), а избыток фосфора повышает синтез белка. Таким образом, влияние фосфора аналогично действию белка, который стимулирует интенсивность роста, а дефицит его в присутствии других источников энергии усиливает отложение жира.

#### 6.1.1.2. Доступность фосфора кормовых компонентов для рыб

Расчет фосфора в рационах рыб часто проводится по его абсолютному содержанию в компонентах без учета усвояемости. Между тем доступность фосфора из компонентов рыбных кормов колеблется в очень широких пределах и может быть крайне низкой, что отражается на его общей утилизации рыбами.

По данным разных авторов, степень усвоения рыбами фосфора из кормов не превышает 14–33% у радужной форели — 20–33 (Сергеева, 1998), 14–22% (Ketola, Herland, 1993), в среднем для рыб из коммерческих кормов — 15% (Kibria et al., 1996). Недавню М. А. Щербина с соавторами (1999) привели сходные цифры степени доступности для карпа фосфора из промышленных комбикормов СБС-РЖ и К-111—1 — соответственно 25 и 31%. Более высокие средние величины (50 и 53%) доступности установлены для кормов КТП-86 и ВБС-РЖ-81 при большом разбросе показателей.

Низкая степень утилизации фосфора объясняется тем, что он находится в малодоступной форме в ингредентах, которые широко используются в кормовых рационах рыб.

Практически весь фосфор рыбной муки входит в состав труднорастворимых гидроксиапатитов скелетных тканей. 60–70% фосфора зерна и семян злаковых и масличных культур, в том числе бобовых, содержится в малодоступных солях фитиновой кислоты (фитагах).

Неусвоенный фосфор выводится с фекалиями в окружающую среду, что в условиях интенсивной аквакультуры представляет угрозу загрязнения природных вод. Общеизвестна ключевая роль фосфора в евтрофикации водоемов. Поэтому стратегия кормления рыб предусматривает как обеспеченность необходимым уровнем фосфора, так и максимальную степень усвоения его из корма.

Исключительная роль фосфора в жизнедеятельности рыб, его влияние на рост, кормовые затраты, а, следовательно, на эффективность рыбоводных процессов, с одной стороны, и, с другой, опасность избыточного поступления в водоемы, вызывают пристальное внимание к утилизации фосфора и поиску путей ее повышения у рыб.

### Неорганические источники фосфора

Прежде всего остановимся на неорганических соединениях фосфора, которые у нас в кормах рыб применяются мало, а в мировой практике широко используются для корректировки доступности фосфора в рыбных рационах. Содержание чистого элемента в наиболее часто применяемых фосфатах составляет около 20% (табл. 50).

Очень хорошо усваивают рыбы фосфор из растворимых однозамещенных фосфатов натрия, кальция, калия ( $\text{NaH}_2\text{PO}_4$ ,  $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$ ,  $\text{KH}_2\text{PO}_4$ ). Это продемонстрировано на молоди карпа (Ogino, 1979; Аршанский, 1986; Kim et al., 1998), на канальном соме (Lovell, 1978; Eya, Lovell, 1997), на атлантическом лососе (Nordrum et al., 1997) и др. Наибольшее

Фосфаты, используемые в кормах

Фосфаты <sup>1</sup>	Содержание чистого элемента в фосфатах, %	Доступность Р, %		
		Канальный сом <sup>2,3,4</sup>	Лососевые <sup>5,6</sup> (форель, лосось)	Карп <sup>7</sup>
<b>Однозамещенные</b> $\text{NaH}_2\text{PO}_4$ $\text{Ca}(\text{H}_2\text{PO}_4)_2$	P-24-25; Na-10-11 P-22-24; Ca-17,9	88,6–100 81,2–94	86	90
<b>Двухзамещенные</b> $\text{Na}_2\text{HPO}_4$ $\text{CaHPO}_4$ (гирсинипитат)	P-20-21; Na-29-30 P-20,5; Ca-26	— 64–82	71–91	—
<b>Тризамещенный</b> $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$	P-12-18; Ca-30-34	54,8	—	—
Обесфосфоренные фосфаты из фосфоритов и апатитового концентрата $2 \text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$ $\text{Ca}_3\text{P}_2\text{O}_7$ -Mg	P-13-18; Ca-24-34 * микроэлементы	55,8*	—	—

1) Георгиевский и др. (1979); Петрухин (1989); 2) Lovell (1978); 3) Eya, Lovell (1997); 4) Li, Robinson (1996); 5) Ogino et al. (1979); 6) Nordrum et al. (1997); 7) Kim et al. (1998).

\* По Eya and Lovell (1997) для обесфосфоренных фосфатов горных пород крупного помола (остаток на сите с отверстием диаметром 0,85 мм — 92,1%). Фосфор из обесфосфоренных фосфатов горных пород мелкого помола (89% проходит через отверстие 0,125 мм) усваивался сомиком значительно лучше — 81,7%.

количество фосфора рыбы способны извлекать из монофосфатов Na (см. табл. 50), иногда до 100% — канальный сомик (Li, Robinson, 1996) и атлантический лосось (Nordrum et al., 1997). По данным других авторов, усвояемость фосфора из этих соединений у канального сома колебалась в пределах 88,6–90,0% (Lovell, 1978; Eya, Lovell, 1997). Близкими по величине доступности фосфора являются и монофосфаты кальция для лососевых, карпа и канального сома — 81–94%.

В опытах, проведенных в нашей лаборатории Д. С. Аршанским (1986), личинкам карпа в стартовых кормах Эквино добавлялся 1% однозамещенного фосфата калия. Это вызвало существенное увеличение скорости роста и выживаемости рыб, а также снижение жира в их организме. Особенно впечатляющие результаты получены при высокой, оптимальной для роста личинок температуре воды — 30° (табл. 51).

Таблица 5

Рост и выживаемость личинок карпа при добавлении к стартовым кормам легкодоступного фосфора в условиях разной температуры (по Аршавскому, 1986)

	23°		30°	
	Конечная масса, мг	Выживаемость, %	Конечная масса, мг	Выживаемость, %
Контроль	48,4	56,9	66,4	40,4
1% $K_2HPO_4$	57,9	80,0	97,8	84,8

Несмотря на то, что общий уровень фосфора в Эквизо был высоким (около 20 г/кг рациона) и в основном состоял из фосфора углеводородных дрожжей (паприн) и рыбной муки, он оказался мало доступным для личинок, в то время как фосфор из монофосфата калия активно усваивался.

Высокая доступность фосфора из монофосфатов Na и K продемонстрирована недавно для атлантического лосося (Vielta, Lall, 1998), о чем уже сообщалось выше. Авторы наблюдали повышенные скорости роста и улучшение минерализации позвоночника и чешуи (см. табл. 48).

Двузамещенные фосфаты Ca и Na ( $CaHPO_4$ ,  $Na_2HPO_4$ ) усваиваются рыбами несколько хуже, чем монофосфаты (см. табл. 50). Это показано на карпе, форели, канальном соме (Lovell, 1978; Ogino, 1979; Ogino et al., 1979; Li, Robinson, 1996; Eya, Lovell, 1997). Например, канальный сомик усваивал 65—74,8% (Lovell, 1978; Eya, Lovell, 1997) или 82% (Li, Robinson, 1996) фосфора из двузамещенного фосфата кальция, а радужная форель — 71% (Ogino et al., 1979). Между тем у атлантического лосося наблюдается высокая доступность фосфора не только из монофосфата Ca (86%), но и из дифосфата (91%) (Nordrum et al., 1997).

Значительное повышение скорости роста удалось получить у карпа массой 150 г при добавлении в корм с рыбной мукой 0,6—1,0% растворимого двузамещенного фосфата натрия (Shitanda et al., 1979). Известно, что дифосфаты Na и K растворимы в воде, но значительно слабее, чем монофосфаты.

Хуже всего усваивается фосфор из тризамещенного нерастворимого фосфата кальция —  $Ca_3(PO_4)_2$ , даже у рыб, имеющих желудок. Например, канальный сомик извлекал из этого соединения только немногим больше половины фосфора (54,8% — Eya, Lovell, 1997). Но особенно плохо переваривается фосфор из трифосфатов Ca у безжелудочного карпа. В опытах Ogino (Ogino, 1979) конечная масса молоди форели и карпа, получавших монофосфаты Ca, была соответственно на 27 и 42% выше, чем на рацио-

нах с  $Ca_3(PO_4)_2$ . В пищеварительном канале карпа, не имеющего кистой среды, нерастворимые трифосфаты кальция практически не переваривались. То же было продемонстрировано и другими авторами (Shitanda, Ukita, 1979). Они добавляли в рацион карпам массой 60 г различные неорганические соли в количестве 1,8—2,4%, в том числе двузамещенный фосфат Na или K, одно-, дву- и трехзамещенные фосфаты Ca. На всех фосфорных добавках, кроме 3-кальцийфосфата, заметно ускорился рост рыб и через час после выдачи корма в крови рыб увеличилось содержание фосфора.

Таким образом, неорганический фосфор в виде хорошо растворимых монофосфатов Na, Ca, K и менее растворимых дифосфатов широко используется в мировом рыбоводстве для балансирования фосфора в диетах рыб.

Установлена способность рыб, в частности канального сома, переваривать фосфор труднорастворимых обесфосфоренных фосфатов (Robinson et al., 1996). В рационы сома вводили 1% этих соединений и сравнивали их действие с двузамещенными фосфатами кальция — традиционной добавкой фосфора в коммерческие корма для этого вида рыб. Результаты по росту рыб, кормовым затратам, минерализации костей оказались сходными. Авторы приходят к заключению, что для рыб, обладающих желудком, плохая растворимость в воде некоторых фосфорных солей не является преградой, так как они растворяются в кислой среде желудка. В дальнейшем выяснилось, что доступность фосфора из обесфосфоренных фосфатов горных пород в значительной степени зависит от тонны их помола (Eya, Lovell, 1997). При крупном помоле (см. табл. 50) усвояемость P была низкой (55,8%), при мелком — существенно повысилась и достигла 81,7%. Таким образом, выяснилось, что включение фосфора из фосфатов зависит не только от их растворимости, но и от размера частиц.

В заключение отметим, что большой интерес к неорганическим фосфатам возник на Западе особенно в связи с заменой рыбной муки на высокобелковые растительные компоненты, преимущественно соевые продукты. Они содержат значительно меньше фосфора, чем рыбная мука, и, кроме того, большая его часть находится в недоступных для рыб соединениях — солях фитиновой кислоты (фитатах). Особое внимание уделяется неорганическим фосфатам при кормлении теплолюбивого канального сомика, получающего обычно большое количество соевых продуктов. В наших условиях наиболее перспективным является включение фосфатов в корма карпа, рационы которого часто содержат много растительных компонентов, но и холодноклюбивые рыбы могут испытывать дефицит фосфора из-за возможной низкой усвояемости его из рыбной муки.

Включение в корма фосфатов не усугубляет проблему загрязнения воды. Они вводятся в небольшом количестве (1—2%), и только нежная часть их представлена фосфором, который к тому же почти полностью (80—100%) усваивается. Есть прямые доказательства снижения экскреции фосфора на единицу прироста карпа при добавлении в его рацион 2% монофосфата Ca (Kim et al., 1998).

#### Фосфор компонентов животного происхождения

В компонентах животного происхождения, содержащих скелетные и покровные ткани, фосфор имеется в большом количестве: в рыбной муке — 2,0—3,5, в мясо-костной — 4,5—7,0, в костной — 10—13%.

Меньше фосфора находится в сухих ингридиентах, изготовленных из жидких субстанций, — кровяной муке, молочных сухих продуктах — 0,4—1,0%. Добавим, что натуральный творог и казеин содержат 0,7—0,9% фосфора, компоненты из высушенных водных безвоздушных — 0,7—1,3% (лафини, мойны, гаммарусы, хирономиды).

Доступность фосфора из компонентов, содержащих скелетные ткани, в том числе и из наиболее широко используемой в рыбоводстве рыбной муки, не одинакова для разных рыб. Особенно мало доступен фосфор рыбной муки для карпов. Отсутствие желудка и кислого пепсинового переваривания является препятствием для усвоения фосфора и нерастворимых в нейтральной среде гидроксидов фосфора.

Огино с соавторами (Ogino et al., 1979) нашли, что карпы могут усвоить из рыбной муки не более 10—33% содержащегося в ней фосфора, что подтвердили и другие исследователи: 25% (Сергеева, 1998), в среднем 10—30% (Щербина и др., 1999). При этом доступность фосфора зависела от вида рыбы, используемой для изготовления рыбной муки, технологии ее выработки и сроков хранения. Особенно удивителен тот факт, что, по данным М. А. Щербины с соавторами, частичная доступность фосфора (20%) рыбной муки, изготовленной прессово-сушильным методом, после экструзии была полностью утрачена для карпа.

Низкая способность карпов извлекать фосфор из рыбной муки была хорошо продемонстрирована еще в работах 70-х гг. (Shitanda et al., 1979). Рыбам массой 150 г добавляли в рацион равное количество фосфора в виде растворимого двуаммониевого фосфата натрия. В базовой контрольной диете уже присутствовал фосфор рыбной муки в количестве 1,5%, т. е. значительно выше, чем необходимо для карпа (0,6—0,7%). Несмотря на это, добавление 0,6—1,0% доступного фосфора стимулировало рост рыб.

Эффективность переваривания фосфора из рыбной муки разных видов у радужной форели \* (по Riche, Brown, 1996)

Рыбная мука	Переваримость, %	
	Видимая	Истинная
Сельдевая	50,5	55,4
Личиносовая	32,8	35,7
Менделеевская	19,6	21,5
Сардиновая	34,4	37,1

\* В опытах использовали форель массой от 58,8 до 191,1 г.

Таблица 53

Доступность фосфора для лососевых из компонентов животного происхождения, %\* (по Sugiura et al., 1998)

Наименование	Компоненты		Радужная форель	Кижуч
	Содержание P, %			
Сельдевая мука	2,05		44,4	57,3
Личиносовая мука	2,90		50,4	47,4
Менделеевская мука	3,43		36,5	40,4
Бескостная мука из белой рыбы	1,69		46,8	54,8
Мука из птицы	2,17		63,5	67,7
Перевая мука	0,75		61,7	75,4
Казеин	0,74		84,5	91,0

\* В опытах использовали радужную форель двух размеров — средней начальной массой 42,5 и 170,3 г и кижуча массой 110,7 г.

повышало содержание Ca и P в их теле и снижало уровень жира. То есть налицо были все признаки недостаточности (недоступности) фосфора рыбной муки для карпа и эффективной утилизации его из добавленного неорганического соединения.

Рыбы, обладающие желудком, значительно лучше переваривают фосфор рыбной муки, но данные о величине доступного фосфора и для них сильно колеблются. Степень переваривания фосфора из рыбной муки у молоди радужной форели составляла 60—80% (Ogino et al., 1979), для молоди канального сома — 39—40% (Lovell, 1978).

В последние годы приводятся более низкие цифры доступности для лососевых фосфора из разных видов рыбной муки (табл. 52, 53). Для радужной форели она колеблется от 19 до 50, для кижуча — от 40 до 57%. Особенно низкой переваримостью отличается фосфор менхеденовой муки — 19,5–36,5% (Riche, Brown, 1996; Sugiura et al., 1998), которая характеризуется высоким содержанием общей золы (свыше 20%) и кальция (свыше 6%), что обычно снижает доступность фосфора. Но и фосфор бескостной муки из белой рыбы тоже имел невысокую переваримость (46,8%) у форели. Отметим, что эти авторы работали с лососевыми более крупных размеров (40–190 г).

Что повлияло на усвояемость фосфора? Особенности и качество рыбной муки или возраст и масса подопытных рыб? А возможно, и методы исследований. Так, например, Ловелл (Lovell, 1978), применив традиционный метод с использованием окиси хрома в качестве маркера, установил, что для молоди канального сома (начальная масса 1,8 т) доступность фосфора из менхеденовой и анчоусовой муки составляет соответственно 39 и 40%. Но недавно другие авторы (Li, Robinson, 1996), сравнив количество фосфора, отложенного в природе, с количеством, поступившим в течение всего опыта с кормом, отметили высокое его усвоение из менхеденовой муки у молоди канального сома (начальная масса 7,8 т) — 75%. Опыты продолжались 12 мес., в течение которого прирост рыб составил 64–72 г, т. е. их масса увеличилась в 8–9 раз.

Таким образом, колебания доступности фосфора из рыбной муки для лососевых, по данным разных авторов, составили 19–80, а для канального сома — 39–75%. Очевидно, что этот вопрос требует дальнейшего изучения; особенно это относится к качеству рыбной муки, методам исследования, размерам рыб, температуре воды и др.

Низкая степень доступности фосфора из рыбной муки у радужной форели (19–50%), установленная в работах последнего времени (см. табл. 52, 53), ставит под сомнение реальную возможность удовлетворить потребности лососевых в фосфоре только за счет рыбной муки, как это обычно принято считать. Если принять в среднем усвояемость фосфора радужной форелью за 40%, а общее содержание этого элемента в муке примерно 2,8%, то, чтобы получить в 1 кг корма даже 7 г доступного фосфора (нижний предел потребности), надо ввести в рацион не менее 63% рыбной муки, что обычно не практикуется в отечественных кормах в силу ряда причин.

Из табл. 53 видно, что для лососевых фосфор из пшичьей и персевой муки более доступен (62–63%), чем из рыбной.

Характерно, что как желудочные, так и безжелудочные рыбы наиболее эффективно утилизируют фосфор из тех компонентов, где он преимуще-

ственно находится в составе органических соединений. Так, фосфор казеина, который часто используется на Западе при составлении экспериментальных диет, переваривается на 72% у атлантического лосося (Nordrum et al., 1997) и на 84,5–91,0% — у радужной форели и кижуча (см. табл. 53).

85% фосфора извлекли годовики карпа из живых водных беспозвоночных — дафний, хирономид и др. (Шеханова, 1959). По расчетам Тобиаса (Tobiass, 1998), лишь 14% фосфора у дафний приходится на долю панциря. Основная его масса сосредоточена в нуклеиновых кислотах, а также в фосфолипидах, макроэргах и других лабильных легкоусвояемых соединениях. Прочность же внешнего скелету ракообразных придает вкрапленный в хитин кальций, содержание которого в организме дафний в несколько раз выше, чем фосфора. Так, по данным Е. М. Маликовой (1971), количество кальция у *Daphnia pulex* составляло 96, в то время как фосфора — 14,8 г/кг.

#### Фосфор растительных компонентов

Растительные кормовые компоненты содержат по сравнению с животными небольшое количество фосфора, и к тому же около 70% его находится в составе труднопереваримых солей фитиновой кислоты — фитатов.

В зерне пшеницы и других злаковых фосфор содержится в количестве 0,3–0,4, в горохе, соевой муке — 0,4–0,8, в шротах, пшеничных отрубях, зародышках пшеницы — 0,7–1,2%.

Низкая степень утилизации рыбами фосфора из растительных продуктов была замечена уже давно (Щербина, 1973; Lovell, 1978; Ogino et al., 1979). Так, М. А. Щербина установила, что прудовой карп извлекает из пшеницы лишь 10,7% фосфора, из овса — 25,6, из подсолнечного и соевого шротов — соответственно 28,7 и 37,7%, и высказала предположение (по аналогии с сельскохозяйственными животными, птицами), что слабая усвояемость фосфора из растительных ингредиентов связана с тем, что большое количество его входит в состав нерастворимых солей фитиновой кислоты. Это предположение подтвердилось. Ogino и соавторами (Ogino et al., 1979) выявили низкую доступность фосфора из фитина для карпа (8–38%) и для форели (19%). Ловелл (Lovell, 1978) отметил плохое извлечение фосфора из пшеницы и кукурузы (25–28%), для канального сома.

В последние годы появились новые данные о переваримости фосфора растительного происхождения у рыб. Используя различные методы на разных видах рыб, авторы в общем подтвердили слабую усвояемость фосфора из кормов растительного происхождения. Это видно уже по двум-

Таблица 54

Доступность фосфора из растительных компонентов, %

Компоненты	Карп	Радужная форель		Кижуч	Атлантический лосось	Канальный сомик	
		10,7°	55,3°			28°	38°
Пшеница	10,7° 45,0°	55,3°		41,0°		28°	38°
Соевая мука	32°	22,0°	25,0°	28,4°		50-54°	49° 29°
Соевый белковый концентрат	—	—	—	—	29,7°	—	—

1) Шербина, 1973, прудовой карп; 2) Шербина и др., 1999; 3) Sugiura et al., 1998, кижуч 110,7 г (температура 12-15°), форель 42 и 170 г (17°); 4) Lovell, 1978, сомик 1,8 г (26°); 5) Li and Robinson, 1996, сомик 7,8 г (30°); 6) Schafer et al., 1995 (цит. по: Eya, Lovell, 1997); 7) Rodehutsord and Pfeiffer, 1995 (цит. по: Eya, Lovell, 1997); 8) Wilson et al., 1982 (цит. по: Eya, Lovell, 1997); 9) Storebakken et al., 1998b, лосось 100 г (7-9°), морская вода.

трем компонентам (табл. 54). Хотя колебания утилизации Р очень значительны, все же в более поздних работах они меньше (22—49%), а абсолютные величины несколько выше, особенно по пшенице. М. А. Шербина с соавторами (1999) объясняет более высокие цифры доступности фосфора, получаемые в работах последних лет, либо генетическими особенностями сортов пшеницы, либо специальной обработкой. Гидробаротермическая (экструзионная) обработка растительного сырья в отдельных случаях может разрушать фитаты и переводить фосфор в доступную форму. Но, напомним, что экструзия рыбной муки, по данным тех же авторов, вызвала прямо противоположный эффект — доступность фосфора для карпа стала нулевой. В рыбной муке фосфор сосредоточен в нерастворимых гидроксиапатитах костной ткани.

При определении переваримости фосфора (см. табл. 54) в основном использовали традиционный метод с инертным веществом, преимущественно с оксидом хрома, а в последнее время и с оксидом иттрия, что считают предпочтительнее (Storebakken et al., 1998; Sugiura et al., 1998). Для определения усвояемости применялся также метод расчета отложенного в приросте рыбы фосфора и использованного с пищей в течение продолжительного времени (Li, Robinson, 1996), что, как нам кажется, заслуживает внимания. Анализ и расчеты проводили на канальном соме после длительного (12 недель) выращивания его на испытываемых диетах.

Таблица 55

Содержание фитатного фосфора в некоторых растительных компонентах (по Riche, Brown, 1996)

Компоненты	Общий фосфор, % сухого компонента	Фитатный фосфор, % от общего содержания
Хлопчатая мука	0,85	63,1
Соевая мука (не обезжиренная)	0,95	73,5
Кукурузная клейковина	0,76	51,9
Канола (протеин 26%)	1,05	81,3
Канола (протеин 30%)	1,17	56,3

Рич и Броун (Riche, Brown, 1996) сравнивали видимую переваримость фосфора из разных компонентов у радужной форели с истинной (в последнем случае вычитался эндогенный фосфор, экскретируемый в кишечник). Наибольшие различия были получены при определении доступности фосфора растительных компонентов. Например, видимая переваримость фосфора соевой муки составляла только 8,4, в то время как истинная — 31,5%.

Теперь уже очевидно, что причиной низкой усвояемости фосфора из фитатов является отсутствие в пищеварительном канале рыб, так же как и у других моногастричных животных, фермента фитазы, которая бы расщепляла молекулу фитатов и освобождала фосфор. 50-70% и выше фосфора растительных ингредиентов связано в фитатах (табл. 55), из которых он слабо извлекается рыбами. Это касается лишь зерна и семян. Они-то и составляют основу растительных кормовых компонентов для рыб. В траве фосфор находится преимущественно в водорастворимой лабильной фракции, поэтому во время сенокоса в дождливую погоду происходят его потери (Георгиевский и др., 1979).

Избыток фосфора в рационе, так же как присутствие в недоступной для рыб форме, вызывает усиленное выделение его из организма в окружающую среду. Считается, что 85% потребляемой рыбой из искусственных кормов фосфора теряется. При больших масштабах рыбоводства это способствует эвтрофикации и нарушению экологического равновесия в водоемах (Kibria et al., 1996). На Западе этой проблеме уделяют большое внимание и стремятся, по возможности, повысить утилизацию фосфора. С развитием аквакультуры в России и с планируемым ростом объемов продукции рыбноводства проблемы загрязнения воды фосфором и результате рыбноводных процессов несомненно возникнут и у нас.

**Повышение доступности фосфора растительных компонентов с помощью экзогенной фитазы**

В последнее время проводятся интенсивные поиски способов повышения усвояемости фосфора растительных компонентов, где 2/3 его находится в составе трудноперевариваемых солей фитиновой кислоты. Наиболее перспективным признается использование фермента фитазы. Кратко остановимся на этих работах.

Фитазу микробного происхождения применяют в основном в кормах с большим количеством соевых продуктов, которые используются в качестве заменителя рыбной муки как источника белка. Фермент либо вводят в состав рационов, либо проводят предварительную обработку им растительных продуктов, после чего включают в состав кормов. Практически во всех опытах получены ощутимые положительные результаты: на радужной форели (Cain, Garling, 1995; Riche, Brown, 1996), на атлантическом лососе (Storebakken et al., 1998b), на карпе (Schäfer et al., 1995; цит. по Eya, Lovell, 1997), на канальном соме (Jackson et al., 1996; Eya, Lovell, 1997), на морском окуне (Paratyrphon et al., 1999). Расщепления молекулу фитатов, фитаза освобождает ортофосфаты, и доступность фосфора резко повышается. Ниже приводятся изменения абсорбции фосфора из корма с добавлением в рацион канального сома разного количества фитазы (по Eya, Lovell, 1997):

Фитаза, единицы активности на 1 кг корма	Абсорбция фосфора из корма, %
0	32
1000	55,1
3000	62,5

При включении фитазы в рацион наблюдали стимуляцию скорости роста рыб, снижение затрат корма на прирост, увеличение минерализации костей, чешуи, уменьшение фосфора в фекалиях, т. е. признаки, которые указывают на повышение усвояемости фосфора.

Для морского окуня (начальная масса - 23, конечная - 60—80 г), получавшего с кормом фитазу в количестве 500, 1000 и 2000 единиц активности/кг, лучшей оказалась активность в 1000 ед. (Paratyrphon et al., 1999). В этом случае отмечены самый высокий темп роста рыб и низкие затраты корма. У рыб заметно увеличилось содержание золы в позвоночнике и

Таблица 56

**Влияние добавления фитазы на рост и минерализацию костей канального сома (по Li, Robinson, 1997)**

№ корма	Фитаза, ед/кг корма	Прирост рыбы, г	Кормовой коэффициент	Выживаемость, %	Зола костей, %	Фосфор костей, %	Фосфор в фекалиях, % суточной в-ва
1	0	46,5	2,53	98,0	42,0	7,4	0,78
2	250	65,0	2,07	97,0	53,6	9,6	0,28
3	500	65,6	2,01	96,7	53,9	9,8	0,22
4	750	61,1	2,19	97,0	54,2	9,9	0,12
5	1% диалкил-ной фосфата	55,2	2,35	93,8	51,7	9,1	0,96

чешуе и отложение фосфора в теле. Добавление фитазы в количестве 2000 ед/кг корма вызвало дальнейшее нарастание зольности позвоночника, существенное повышение усвояемости P, Ca, Fe, Zn, по перевариваемости белка снизилась до 79,4% по сравнению с вариантом в 1000 ед/кг (87,4%), и конечная масса рыбы была несколько меньше, а затраты корма чуть выше.

Для молоди канального сома (начальная масса — 6—7, конечная 60—70 г) эффективнее оказались более низкие дозы фитазы — 500 (Jackson et al., 1996) и 250 ед/кг (Li, Robinson, 1997). В последней работе использовались корма с содержанием соевой муки 53,5 и кукурузы 33,4%. В 4 дестах фитаза была включена в количестве 0, 250, 500 и 750 ед/кг корма. В следующем, пятом варианте в корм добавляли неорганический фосфор - 1% двузамещенного фосфата кальция. Расчетное количество доступного фосфора в контрольном корме составило 0,39%. Добавление фитазы стимулировало рост рыб, снижало затраты корма, улучшало минерализацию костей, в несколько раз уменьшало потери фосфора с фекалиями (табл. 56). Дифосфат кальция также улучшал показатели, но количество фосфора в фекалиях было выше, чем в контрольном варианте. Наиболее эффективной дозой фитазы считают 250 ед/кг.

Применяется и другая технология использования экзогенной фитазы. Так, предварительная обработка соевой муки этим ферментом более чем в 8 раз (с 0,06 до 0,5%) повысила содержание неорганического фосфора в продукте (Cain, Garling, 1995), т. е. фосфор фитина освободился и стал доступен для рыб. После включения обработанной соевой муки в состав кормов форели увеличилась интенсивность роста рыб и еще более —

Таблица 57

Некоторые физиологические показатели лосося после обработки фитазой компонентов диеты (по Storebakken et al., 1998b)

Показатели	Основные компоненты трех опытных диет		
	1 Рыбная мука, 61%	2 Соевый концентрат рыбная мука 50%, 18%	3 Обработанный фитазой соевый концентрат 50%
Переваримость фосфора, %	40,9	29,7	48,8
Экскреция фосфора с фекалиями, г/г прироста	8,1	8,7	6,3
<b>Содержание в теле, г/кг</b>			
Зола	21,0	19,2	21,5
Ca	4,20	3,50	4,0
P	4,44	4,0	4,36

минерализация костей. Количество фосфора в стоках из бассейнов, где содержалась рыба, за 20 недель выращивания снизилось до 0,34 г/кг потребленного корма, или до 0,29 г/кг прироста. Авторы отметили, что форель, получавшая корма с соевой мукой, обработанной фитазой, была более агрессивной и отличалась лучшим аппетитом, чем рыба на кормах с необработанной мукой.

В процессе исследований выяснилось, что в масляных и злаковых растениях фитиновые кислоты создают фитат-минеральные комплексы, связывая двувалентные и тривалентные катионы — Fe, Zn, Mg, Cu, Mn, Ca, а также образуют протеин-фитатные комплексы, что снижает доступность этих нутриентов (Hossain, Jauncey, 1993; Paratryphon et al., 1999). Таким образом, при большом количестве фитатов ухудшается доступность для рыб протеина и ряда минеральных веществ. Например, высокий уровень фитиновой кислоты в рационе снижает интенсивность роста и утилизацию Zn у канального сома; ухудшал скорость роста, кормовые коэффициенты, утилизацию протеина, кальция и цинка у карпа. Антипитательная природа фитатов проявлялась у молодых чавычи в образовании катаракты, что, видимо, связано с нарушением усвоения Zn, в изменении эпителия пилорических придатков и других нарушениях.

Предварительная обработка фитазой соевого концентрата, содержащего 18 г/кг фитиновой кислоты, привела к полному ее гидролизу (Storebakken et al., 1998b): все фитаты были разрушены. После замены 50% рыбной муки в составе кормов лосося (нач. массой 100 г) на обработанный и

необработанный фитазой соевый концентрат у рыб, получавших обработанный концентрат, повысилось усвоение белка, P, Ca, Mg и Zn. Утилизация этого корма оказалась эквивалентной диете, основанной на рыбной муке, а уровень фосфора в фекалиях был самым низким (табл. 57).

Таким образом, создание технологии обработки фитазой растительных концентратов кормов или ее введения в состав рационов открывает большие возможности по замене рыбной муки на высокобелковые растительные компоненты. При этом исключается необходимость дополнительно вводить доступный фосфор. Особый интерес такая технология представляет у нас для теплолюбивого карпа, в рационы которого включается большое количество растительных компонентов. Вместе с тем положительные результаты, полученные для радужной форели и атлантического лосося, свидетельствуют о перспективности применения фитазы и в кормах досоевых и, по-видимому, ситовых при использовании в их рационах высокобелковых растительных ингредиентов — шротов, соевых продуктов, пшеничных отрубей и др.

#### Фосфор продуктов микробиологического синтеза

Содержание фосфора в отечественных микробных продуктах сходно или несколько выше его содержания в растительных и концентрированных компонентах — шротах, отрубях. Оно колеблется в пределах 0,9—3,1% (табл. 58). В напине и эприне оно выше (1,3—3,1%), чем в гидролизных дрожжах (0,9—1,5%). Мало фосфора (около 1%) в новых дрожжевых продуктах — белотине и биотрине, получаемых на сырье с низким содержанием фосфора — зерне злаковых.

Доступность фосфора из продуктов микробиологического синтеза определялась в основном во ВНИИПРХе для карпа. Эти сведения обобщены в недавно опубликованной работе М. А. Шербицы с соавторами (1999). Как видно из табл. 58, степень переваримости карпом фосфора гидролизных дрожжей, напина, эприна колеблется в пределах 60—85%. Для новых продуктов она в 2 раза ниже — 30—40%. Вместе с тем японские исследователи приводят очень высокие величины степени утилизации фосфора из дрожжей — 91% для форели и 93—99% — для карпа. Поскольку фосфор находится в дрожжевых клетках преимущественно в органической форме, он должен хорошо усваиваться рыбой. Но, видимо, в процессе изготовления отечественных продуктов часть легкопереваримого фосфора переходит в труднодоступную форму. Возможно, это и послужило причиной тех результатов, которые получены в работе с личинками карпа



Таблица 5х

## Содержание фосфора в продуктах микробсинтеза и его доступность для рыб

Продукт	Содержание фосфора, %	Доступность, %	Источники
Кормовые гидролитные дрожжи	1,49	—	Клейменов и др., 1987 Геприевский и др., 1979 Шербина и др., 1999 Трофимова, 1984
	1,20	—	
	1,0	62,3	
	0,9	61,6	
Паприл — сухая биомасса дрожжей рода <i>Candida</i> , получаемая на очищенных и-парафинах (БВК, углеводородные алифатические дрожжи)	2,2-2,5	—	Рекомендации по использованию паприла, 1985; Паприл — Пролетек ВНИИСинтезбелок, 1988; ГосНИОРХ; Шербина и др., 1999 Шербина и др., 1999 Трофимова, 1984
	1,75	—	
	2,1	60,2	
	1,3	85,1	
	1,3	84,9	
Эприл — сухая биомасса дрожжей рода <i>Candida</i> , получаемая на глицеринном спирте (этаноловые дрожжи)	3,1	—	Назначение по использованию эприла, 1987; Эприл — Пролетек ВНИИСинтезбелок, 1988 Шербина и др., 1999
	2,0	79,7	
Сухая дрожжевая биомасса на зерновом сырье: Белотин Быготин	1,0	39,5	Шербина и др., 1999 Шербина и др., 1999
	0,9	29,4	
Японские продукты: Углеводородные дрожжи Кормовые дрожжи Сухие дрожжи	4,6	99	Takeda, Ogiro, 1976 * Takeda, Ogiro, 1976 * Ogiro et al., 1979
	1,8	93	
	—	91—93	
Паприл — сухая биомасса метанооксилюющих бактерий, получаемая на природном газе	1,1	—	ГосНИОРХ
Водородные бактерии — сухая биомасса водородокисляющих бактерий	1,84	—	Трубачев, 1981

\* Цит. по Шербина и др. (1999).

Д. С. Аршавским (1986) (см. табл. 51). Личинки плохо усваивали фосфор паприла и его ферментализата. Несмотря на высокое водное содержание фосфора в стартовых кормах (2,1% преимущественно за счет паприла), добавление доступного неорганического фосфора заметно улучшило интенсивность роста и выживаемость ранней молоди, что свидетель-

ствовало о первоначальной недостаточности элемента в доступной для личинок форме.

В заключении раздела следует отметить необходимость более тщательной балансировки усвояемого фосфора в отечественных кормах. Есть основание считать, что далеко не всегда он содержится в достаточном количестве. Обеспеченность этим исключительно важным элементом в перспективе может значительно улучшить рыбопродуктивные показатели. При корректировке фосфора в рационах хорошие результаты дает включение растворимых моно- и дифосфатов. Но при этом необходима детальная отработка норм введения, чтобы свести к минимуму загрязнение воды выделяемым фосфором.

## 6.1.2. Магний

Паряду с кальцием и фосфором магний принимает участие в формировании скелета и чешуи, но содержится в них в значительно меньших количествах — менее 0,3% (Процсер, 1977). Например, у атлантического лосося (Baeverfjord et al., 1998) массой около 350 г, выращиваемого в морской воде при достаточном количестве пищевого фосфора, концентрация магния в костях составила 0,13% (1,29 г/кг), а в чешуе вместе с кожей — 0,09% (0,9 г/кг) нативного вещества (см. табл. 49). Несмотря на такие малые количества, именно в костных и покровных тканях содержится основная масса магния, имеющегося в организме. Находится он здесь в виде фосфорнокислого магния и способствует повышению прочности скелета и чешуи. В других тканях он содержится преимущественно в ионном состоянии (Сергеева, 1998). Магний является внутриклеточным катионом и играет важную роль в фундаментальных клеточных реакциях, участвуя в межклеточном обмене как активатор ферментов. Он катализирует процессы окислительного фосфорилирования в митохондриях, стимулирует нуклеиновый обмен, усиливает образование антител.

Магний может поступать в организм рыб как из воды, так и из пищи. При выращивании рыб в морской воде специального добавления Mg в рацион не требуется, так как концентрация его в среде достаточно высокая (Steffens, 1985). В усредненном составе морской воды океанической солености (34,3‰) концентрация Ca составляет 0,41, магния — 1,32 г/л (Процсер, 1977), в то время как в пресной воде содержание Mg в сотни раз меньше. Поэтому пресноводные рыбы должны получать магний с пищей, хотя частично потребность в нем покрывается и из воды. Эффективность поступления магния из воды зависит от содержания в ней кальция, что было

хорошо продемонстрировано еще в 50–60-е гг. работами Г.С. Карзинкина и его сотрудников (Боговлянская, Карзинкин, 1958; Карзинкин, 1962).

Молодь осетровых выращивали на олигохетах в воде с различным содержанием Са (30, 50 и 150 мг/л) и одинаковой концентрацией Mg (13,5 мг/л). Лучший рост наблюдали при концентрации Са 50 мг/л и Mg — 13,5 мг/л, т. е. Са:Mg — 3,7:1, наилучший при Са 150 мг/л, т. е. Са:Mg — 11:1. При последнем соотношении кальций, несмотря на его высокую концентрацию в воде, проникал в организм молоди хуже, чем в других вариантах. Угнетающее действие Са на рост молоди удалось преодолеть путем повышения магния в воде до соотношения Са:Mg — 3,7:1. При этом рыбы стали лучше расти и перешли по темпу роста рыб, содержавшихся в воде с высоким содержанием Са и малым — Mg. Таким образом, естественно не абсолютное количество элементов в воде, а их соотношение.

Характерно, что и в опытах с кормлением (Cowe, 1976) избыток кальция (2,65 г/100 г корма) при высоком уровне фосфора (2,48 г/100 г) и низком Mg (4 мг/100 г) вызвал у радужной форели неблагоприятные явления: на фоне снижения скорости роста развивалась кальциноз тканей. В почках содержание кальция повысилось до 287,8 и фосфора — до 416,4 мг/100 г ткани. Рыбы же, питавшиеся дитами с тем же высоким количеством Са и Р, но обогащенные Mg (до 100 мг/100 г корма), росли гораздо лучше, а интенсивность отложения кальция в почках была в 7 раз ниже (40 мг/100 г ткани). Уменьшилось и содержание фосфора в почках (до 320,5 мг/100 г).

С другой стороны, резкое повышение концентрации Mg в воде (с 4 до 130 мг/л), при практически почти неизменном содержании Са (80–90 мг/л), увеличило накопление Mg в теле радужной форели в 2,5 раза (Сергеева, 1998). Повысилась аккумуляция Mg в позвоночнике и в мышцах. Накопление его в тканях сопровождалось увеличением фосфора и снижением кальция.

Таким образом, у рыб существует определенное взаимодействие между Са, Р и Mg под влиянием их содержания в воде и корме. При увеличении количества первых двух необходимо повышение магния для нормализации обмена веществ и в росте рыб. Избыток кальция и фосфора подает всасываемость магния. Снижают всасывание магния и фитиновые кислоты, жирные кислоты, избыточные фосфаты (Сергеева, 1998).

Потребности в магнии, определенные в пресной воде, колеблются для разных видов рыб: для радужной форели, карпа, канального сома, тляпии, гуппи, сетолок уря, молоди лосося — от 330 до 800 (El-Mowafi, Maage, 1998), для молоди карпа — 400–500, радужной форели — 500–700 мг/кг корма (Ogino, Chiu, 1976). Но есть и единичные случаи, пока-

завшие очень высокую потребность форели в Mg при использовании кальциевой диеты — 1300 мг/кг или, наоборот, очень низкие — 78 мг/кг корма при содержании в воде Mg 46 мг/л (El-Mowafi, Maage, 1998). Потребности в магнии в среднем у лососевых и карпа приведены в табл. 45.

Такие расхождения в величине потребностей могли быть связаны с колебаниями концентрации Mg в воде и составе корма при проведении опытов.

В последнее время в Норвегии обеспокоены подкислением пресной воды, где выращиваются лосося, кислотными дождями. Это приводит к снижению содержания Са и Mg в воде, что создает проблему для лососеводства. Для улучшения ситуации к пресной воде добавляют морскую, а в качестве буфера — гидроокись Na. В связи с этим была проведена работа по выяснению потребности в Mg у атлантического лосося, содержащегося в таких условиях. К пресной воде добавляли 10–20 мл/л морской, после чего средняя концентрация Mg в воде составила 54, Са — 14,3 мг/л (El-Mowafi, Maage, 1998). Добавление 10 мл/л морской воды увеличивало содержание Mg с 0,8 до 54 мг/л, что, безусловно, повышало у рыб интенсивность сорбции Mg из воды. Испытывали 7 вариантов диет с добавлением Mg (в виде сульфата Mg) от 0 до 500 мг/кг корма, при этом уровень элемента в диете колебался от 196 (без добавки) до 713 мг/кг (табл. 59). Температура воды — 10°, продолжительность опытов — 12 недель.

Как видим, рост на всех кормах, включая базовый, был примерно одинаковым. Конечная масса колебалась в среднем от 41,2 до 44,6 г. Содержание Mg в теле рыб и в позвоночнике увеличивалось в основном лишь от первого (базового) варианта до второго, в котором уровень Mg составлял 325 мг/кг. Дальнейшее увеличение элемента в корме практически не влияло на аккумуляцию Mg в теле и позвоночнике. Содержание Mg в теле стабилизировалось на уровне 301–302 мг/кг нативной массы, а отношение Са/Mg в позвоночнике — на величине 40–43, что, видимо, является нормой для лосося массой около 50 г. Авторы пришли к заключению, что для атлантического лосося при содержании в воде Mg 54 мг/л потребность в нем составляет 325 мг/кг корма. Для роста достаточно около 200 мг/кг. Концентрация Mg во всем теле и позвоночнике является более чувствительным показателем обеспеченности магнием, чем рост рыб. Концентрация Mg в воде около 50 мг/л не может обеспечить нормальную минерализацию скелета и аккумуляцию Mg в тканях даже в присутствии 200 мг/кг Mg в корме. Для этого необходимо, чтобы рацион содержал магния выше 300 мг/кг.

Основными признаками дефицита магния является снижение аппетита, скорости роста, появление вялости, а в дальнейшем — судорожных

Таблица 59

Влияние повышения магнезии в рационе атлантического лосося на рост и аккумуляцию в организме (по El-Mowafi and Maage, 1998)

Варианты	Корм		Прирост * рыб через 12 недель, %	Кол-во Mg в теле, мг/кг вещества натуральной влажности	Позвоночник		
	Добавка Mg, мг/кг	Кол-во Mg в корме, мг/кг (анализ)			Кол-во Mg и Ca, мг/кг сухого вещества		Соотно- шение Ca/Mg
					Mg	Ca	
1	0	196	259	273	1,9	103	54
2	100	325	259	299	2,4	100	42
3	200	433	264	301	2,4	105	43
4	300	541	252	302	2,6	104	41
5	400	638	258	305	2,6	103	40
6	500	713	244	302	2,5	99	40

\* Начальная масса рыбы — 11,5 г.

движений, высокая смертность. При этом в теле и отдельно в костной ткани, чешуе снижается уровень Mg, а по некоторым наблюдениям и Ca. Отмечаются кальциноз почек, деформация позвоночника, дегенерация мышечных волокон, эпителиальных клеток гиларических придатков и жаберных лепестков (Ogino, Chiou, 1976; Steffens, 1985; Сергеева, 1998; El-Mowafi, Maage, 1998).

Источниками Mg в кормах могут быть как компоненты животного, так и растительного происхождения. В рыбной муке он содержится в количестве 2–4, в мясо-костной — около 2, в костной — 5–6, а в мясной ниже 0,8 г/кг. Большое количество Mg имеется в растительных концентрированных компонентах — шротах, пшеничных отрубях — 3–5 г/кг. Мука из зерна злаковых (пшеница, ячмень, овес) содержит его в количестве 1–1,3, продукты микробного синтеза (карманные дрожжи, шларин, гаптин) — 2–2,5 г/кг. Вместе с тем следует учитывать, что Mg в скелетных образованиях входит в состав труднорастворимых гидроксиапатитов, а Mg растений может входить в фитат-минеральные комплексы (Papatryphon et al., 1999), что снижает его доступность.

Недавно было продемонстрировано (Sugiura et al., 1998), что радужная форель и кижуч могут извлекать из компонентов животного происхождения (рыбная мука разных видов, птичья, перьевая мука) в среднем от 50 до 70% магния. Исключение составила лишь мексиканская мука (доступность Mg — 26,4% для форели и 42% для кижуча). Была установлена

обратная корреляция между зольностью и усвоением магния. Наибольшее количество зольности отмечалось в мексиканской муке (20% против 9–16 в других видах рыбной муки). Именно в ее составе было больше всего Ca — 6,3 (против 2,7–4,7% в других видах) и P — 3,4% (против 2–2,9%). Избыток Ca и P негативно влиял на доступность Mg. Усвоение Mg из бесжирной белой рыбной муки (зольность — 9,1, Ca — 2,9, P — 1,69%) оказалось самым высоким среди других видов рыбной муки и составило 63,8 и 60,9% соответственно для форели и кижуча.

Доступность магния из растительных ингредиентов (сочная, пшеничная мука, кукурузная клейковина и др.) для этих рыб колебалась в более широких пределах — 35–87%. Наиболее высокая усвояемость (79–87%) установлена для магния из пшеничной муки, наименьшая — из кукурузной клейковины (35,5%).

### 6.1.3. Натрий, хлор, калий

Натрий, хлор и калий играют важную роль в функционировании разнообразных органов, систем, тканей, жидкостей. Если Na составляет основу катионов плазмы и внеклеточной жидкости, то калий сконцентрирован в клетках. Общим для всех трех является участие в осморегуляции. Пресноводные рыбы, находясь в гипотонической среде, постоянно выводят через почки излишки воды, которая поступает к ним по законам осмоса. При удалении большого количества воды с ней выводится и часть хорошо растворимого NaCl, несмотря на реабсорбционный механизм почек и разбавленную мочу. Для сохранения солевого гомеостаза пресноводные рыбы должны извлекать из внешней среды необходимое количество ионов при малой их концентрации в воде.

Морские рыбы активно пьют морскую соленую воду, обеспечивая необходимый уровень воды для нормальной жизнедеятельности, а лишние соли удаляют из организма. Обмен ионами хлора, натрия, калия между организмом и средой как у пресноводных, так и у морских рыб происходит через специальные хлоридные клетки, расположенные в жабрах, но у пресноводных они служат для извлечения ионов из воды, а у морских — для удаления их из организма. Процесс этот требует затрат энергии, так как происходит против градиента. Энергия обеспечивается участием натрия и калия.

«Жаберный насос», создавший возможность постоянного восполнения солей у пресноводных рыб, обладает высокой эффективностью и способен извлекать ионы натрия и хлора из воды с миллимольной и даже более низкой концентрацией (Сергеева, 1998).

В связи с активной способностью получать NaCl из воды добавление его в корма не всегда существенно отражается на рыбопродуктивных результатах. Тем не менее поваренную соль, в составе которой содержится 39,6% Na и 60,4% Cl (Георгиевский и др., 1979), с давних времен использовали в кормах рыб в качестве консерванта, для повышения аппетита рыб, улучшения всасываемости, стимуляции роста, а у молоди проходных рыб — для подготовки к морскому периоду жизни.

В. Д. Романенко с соавторами (1978) рекомендуют вводить в состав минеральных премиксов для карпа натрий как в виде двуокиселого, так и хлористого. В первом случае, по мнению авторов, Na служит субстратом реакции карбоксилирования, во втором — создает благоприятные условия для всасывания кальция в кишечнике.

Поваренная соль вводится в состав отечественных кормов для старших возрастов карпа, содержащегося на галтельных водах, в количестве 0,5% (Остроумова, 1983б), а также в корма форели, лосося, осетра — 0,5—1,0% (Склярин и др., 1984; Гамзин и др., 1989).

В. Н. Раденко и О. А. Радичева (1993) отметили благоприятное влияние более высокого количества поваренной соли в стартовых кормах личинок карпа. При испытании 0,02, 0,5 и 2,5% соли лучшие результаты по темпу роста и выживаемости получены при наибольшей дозе. Эффект был достигнут и при введении в состав кормов морской соли (при 2% — лучшие показатели). В том случае, когда морскую соль растворяли в воде до уровня солёности 6‰, интенсивность роста личинок и их выживаемость были аналогичны добавке в корм 1% морской соли.

Благодаря активному обмену натрия и хлора со средой, постоянному их поступлению в организм рыб и удалению вместе с большим объемом жидкости рыба, по крайней мере взрослые, не боится высокого содержания хлористого натрия в корме.

В ранних работах ГосНИОРХ (Штерман, 1960) был получен результат, удививший в то время всех. Добавление в пастообразный корм голубикам радужной форели 10% NaCl не отразилось негативно на скорости роста и здоровье рыб. Нарушения начались лишь при увеличении соли до 11—15% к рациону. Эти данные были важны, так как в составе кормов приходилось иногда использовать подсолённые отходы рыбной и консервной промышленности.

В дальнейшем подобные результаты были получены и другими авторами, которые обобщены в работе Штеффенса (Steffens, 1985). Включение смолтам кижуча (масса 40—130 г) 12% NaCl в рацион не вызывало отклонений от нормы ни в пресной, ни в солёной воде. Радужная форель (масса

34 г), получавшая 8,5% NaCl с кормом, также не имела отклонений. Добавление 2% соли к рациону молоди канального сома (масса 8,4 г) не вызвало каких-либо достоверных изменений. В то же время потребность рыб обеспечивалась за счет небольших количеств растворенного в воде NaCl (10 мг/л) и присутствия Na и Cl (0,06 и 0,17%) в составе рыбной муки (Mittay, Andrews, 1979). Вместе с тем большие дозы в рационах ранней молоди лососевых, не вызывая, по наблюдениям ряда авторов, потерь и серьезных нарушений, несколько снижали их скорость роста. Кормление мальков форели (масса 3 г) в течение 12 недель рационами с количеством NaCl от 1,5 до 5% вызвало в конце незначительное отставание в росте лишь на корме с 5% соли. Молодь кижуча (масса 0,6 г) при получении в корме 3,6 и 12% NaCl имела некоторое отставание в росте. Ее прирост составил по отношению к контролю соответственно 85, 77 и 70% (Zaug, McLain, 1969; цит. по: Steffens, 1985). Однако эти мальки, особенно получавшие NaCl с добавкой KCl, оказались в дальнейшем более устойчивыми к морской воде.

В опытах, проведенных нашим аспирантом И. Е. Хованским (1992) на молоди кеты, кратковременное (в течение месяца) введение в рацион 12% NaCl способствовало становлению адаптационных механизмов к гипертонической среде. Автор наблюдал приспособительные изменения микроструктуры тканей желудка и кишечника. Эта молодь оказалась более приспособленной к переходу и солёную воду. Так, при переносе в пресной воде в морскую (солёность — 35‰) у контрольных рыб в желудочно-кишечном тракте наблюдались разрушения и разрывы эпителиальных клеток, чего не обнаружено у молоди, предварительно получавшей солевую добавку. После 24 ч выдерживания в морской воде эти рыбы эффективно сдерживали нарастание Na в крови. Он повысился с 136,8 до 167,1 ммоль/л, в то время как у контрольных вырос до 184,9, что отразилось на выживаемости рыб. При переводе в морскую воду погибло 40% контрольной молоди и только 10% кеты, получавшей ранее солевую добавку.

Калий содержится в большом количестве в компонентах как животного, так и растительного и микробного происхождения — от нескольких граммов до 10—20 г/кг компонента. Усвояемость его из разных животных и растительных продуктов очень высокая, по крайней мере для лососевых, — приближается к 100% (табл. 60). Усвоение К оказалось значительно выше, чем всех других исследованных макро- и микроэлементов (Ca, P, Mg, Na, Cu, Fe, Mn, Sr, Zn) из разных кормовых продуктов (Sugiura et al., 1998).

Таблица 60

Доступность калия и натрия из разных компонентов корма для радужной форели и кижуча (по Sugita et al., 1998)

Компонент	Содержание в компоненте, %		Доступность, %			
	K	Na	Радужная форель		Кижуч	
			K	Na	K	Na
<b>Рыбная мука</b>						
сельдевая	0,70	0,57	99,0	81,6	97,3	92,8
анчоусовая	1,07	1,35	99,9	90,3	97,9	92,9
менкденонная	1,04	0,69	98,3	72,9	96,2	84,4
бескостная из белой рыбы	0,52	0,57	99,0	98,0	97,9	78,5
Мука из птицы	1,81	0,82	99,9	86,7	99,2	92,4
Перловая мука	0,25	0,53	96,9	63,5	90,8	64,1
Соевая мука	2,50	следы	98,9	—	97,6	—
Пшеничная клейковина	0,27	следы	98,2	—	100	—
Кукурузная клейковина	0,24	следы	94,0	—	90,7	—
Пшеница	1,33	следы	98,2	—	92,1	—
Пшеничная мука	0,48	следы	96,5	—	83,5	—
Квиноа	0,74	0,41	99,0	87,0	96,6	80,9

\* Масса радужной форели 42,5 или 170,3 г, кижуча — 110,7 г.

\*\* Концентрация Na в испытуемых растительных компонентах была очень низкой.

Несмотря на высокое содержание и доступность калия из используемых обычно в рыбных кормах компонентов, немецкие авторы (Frenzel, Pfeiffer, 1982; цит. по: Steffens, 1985) получили ускорение роста радужной форели при добавлении калия к корму в количестве 1,6 г/кг.

**Натрий** в живом организме присутствует повсеместно, являясь ведущим катионом внеклеточных жидкостей, но в процессе изготовления кормовых компонентов может теряться. В животных и их редиентах он сохраняется лучше. При определении Na в составе разных продуктов (Sugita et al., 1998) было установлено (см. табл. 60), что в рыбной муке разных видов он содержится в количестве 0,6–1,3, в птичьей и перловой — 0,5–0,8%. В то же время в различных растительных и их редиентах (соевая и пшеничная мука, пшеничная и кукурузная клейковина) обнаружены лишь следы Na. Доступность его из животных компонентов в основном была высокой (но ниже, чем калия) и колебалась в пределах 78–93%.

## 6.1.4. Сера

Значение серы для организма рыб определяется главным образом тем, что она входит в состав серосодержащих аминокислот метионина и цистина, которые принимают участие в образовании белка и других необходимых для жизни соединений (глутатион, инсулин и др.). Входя в состав белковых аминокислот, сера распространена практически повсеместно в тканях и органах рыб. Основное поступление серы в организм происходит с белками, небольшое количество ее поступает с некоторыми серосодержащими витаминами — тиамином, биотином.

Сера может поглощаться и из воды как в виде сульфатов, так и в виде органических соединений (Сорвачев, 1982). Но из пищи она поступает в значительно большем количестве — в 100 раз больше, чем из воды (Steffens, 1985). Во время обмена веществ много серы выводится в воду. Поскольку она входит в состав незаменимой аминокислоты метионина и некоторых витаминов, поступление серы с кормом зависит от балансирования этих питательных веществ в рационе в соответствии с потребностями рыб. Специальной добавки серы в рацион рыб не требуется.

## 6.2. Микроэлементы

Микроэлементы содержатся в животном организме в минимальных количествах, но, тем не менее, они абсолютно необходимы для нормального роста и осуществления важнейших функций — дыхания, кровотока, размножения и др. Микроэлементы участвуют в образовании скелета и гемоглобина крови, в поддержании осмотического давления и кислотно-щелочного равновесия, активизируют ферментативную и гормональную деятельность.

Роль микроэлементов в организме рыб сходна с их ролью у других животных. Основное отличие от наземных позвоночных состоит в том, что рыбы получают микроэлементы не только с пищей, но и непосредственно из воды, что при современном загрязнении водоемов требует повышенного внимания к накоплению их в тканях рыб.

Изучение микроэлементов в питании рыб ведется давно, но интерес к ним особенно возрос в последние 10–15 лет, о чем свидетельствует ряд сводных отечественных и зарубежных работ (Евтушенко, 1985; Steffens, 1985; Hilton, 1989; Watanabe et al., 1997; Сергеева, 1998).

К биогенным микроэлементам у рыб относят железо, медь, марганец, цинк, кобальт, селен, йод, хром. Имеются отдельные сведения о положи-

тельном влиянии на рыб микродоз молибдена, никеля, ванадия (Кузнецова, 1990; Watanabe et al., 1997; Сергеева, 1998).

К высокотоксичным микроэлементам для животных и человека относят ртуть, кадмий, свинец, мышьяк (Химический справочник пищевых продуктов, 1987).

### 6.2.1. Железо

Железо является важной составной частью гема простетической группы дыхательного пигмента гемоглобина, который связывает и переносит кислород. Входя в состав гемосодержащих ферментов, катализирующих тканевое дыхание (цитохромы, каталаза, пероксидаза и др.), железо принимает активное участие в окислительно-восстановительных процессах. По сравнению с млекопитающими рыбы обладают очень малым количеством железа, что объясняется небольшим объемом крови. В 1 л рыбы содержится в 2—3 раза меньше этого элемента, чем у млекопитающих (Steffens, 1985). Причем если у высших позвоночных большая часть всего железа (60—65%) сосредоточена в гемоглобине, то у рыб — лишь 25—50%. Являясь неотъемлемой частью молекулы гемоглобина, заключенной в эритроцитах, железо расходуется очень экономно, совершая кругооборот в организме. При разрушении эритроцитов 9:10 железа вновь используется для синтеза гемоглобина (Сергеева, 1998). Если гемоглобин находится в клетках крови эритроцитах, то содержащий железо трансферрин входит в состав плазмальных белков и осуществляет перенос его к различным тканям (Watanabe et al., 1997). Дефицит железа в организме рыб вызывает падение уровня гемоглобина и эритроцитов в крови. Микроцитарную гипохромную анемию при недостаточном поступлении железа наблюдали у форели, карпа, канального сома, желтохвоста, морского карася. У форели анемия сопровождалась снижением темпа роста, у карпа же она отражалась на росте меньше. Канальные сомики, не получавшие добавку железа к корму, теряли аппетит и плохо росли. У них отмечалось падение гемоглобина, эритроцитов (Lim et al., 1996), уменьшение трансферрина в плазме крови (Garlin, Wilson, 1986).

Рыбы способны абсорбировать железо из воды через жабры, но считается, что из-за низкой его концентрации в водоемах основным источником железа у рыб служит пища (Lim et al., 1996; Сергеева, 1998). О возможности поступления его непосредственно из воды имеется достаточно большая информация. С увеличением в воде  $Fe^{2+}$  ( $FeSO_4$ ) повышалась скорость роста рыб, возрастал объем эритроцитов (гематокрит), более чем на 50% снижались потери личинки (Steffens, 1985).  $Fe^{3+}$  в форме  $Fe(NO_3)_3$  добав-

ленный в воду, не давал подобного эффекта. У лососевых была обнаружена положительная корреляция содержания железа в водной среде и в плазме крови (Watanabe et al., 1997). О способности рыб абсорбировать ионы железа из воды свидетельствует и тот факт, что, например, у гуппи потребность в пищевом железе снижалась при увеличении его концентрации в воде.

Потребности в железе у разных видов рыб, по данным разных авторов, колеблются в широких пределах — от 7 до 300 мг/кг сухого корма (см. табл. 47), в среднем 30—200 мг/кг.

Доступность железа для рыб из кормов и отдельных компонентов очень низкая (Сергеева, 1987; Sugiura et al., 1998). Радужная форель, по данным Н.Т. Сергеевой (1987), могла извлекать из стандартной форелевого корма РГМ—5В только 8,2% присутствующего в нем железа.

Слабую усвояемость железа из растительных компонентов объясняют тем, что значительная его часть входит в состав труднопереваримых фитатинеральных комплексов (Papatryphon et al., 1999). Причиной низкой переваримости железа из животных ингредиентов может быть высокое содержание фосфора, который подавляет усвояемость железа (Sugiura et al., 1998). Относительно высоким уровнем железа (768 мг/кг) и его доступностью для форели и кукуча (53—55%), по свидетельству этих авторов, отличалась первая мука, которая содержала в своем составе значительно меньше фосфора (0,75%), чем рыбная мука разных видов (2,0—3,4%).

При введении в состав корма разных солей железа хлориды оказались наиболее эффективными в предотвращении анемии у морского карася, чем соли лимонной кислоты (Watanabe et al., 1997).

В составе кормов железо может играть и негативную роль, способствуя перекисному окислению липидов. Оно катализирует образование гидроперекисей и пероксидов. Добавление сероукислого железа в корма может значительно повысить интенсивность окисления жиров, особенно при высоком содержании полиненасыщенных жирных кислот в корме, и вызвать разрушение аскорбиновой кислоты (Watanabe et al., 1997).

Железо содержится практически во всех компонентах, используемых в кормах рыб. Наибольшим его количеством отличаются компоненты животного происхождения и микробиологического синтеза. В рыбной и мясо-костной муке оно составляет 300—700, в кровяной муке и папирне (улеводородные дрожжи на *n*-парафинах) — 1000—1600, в гапирне (бактериальная масса на природном газе) — 640 мг/кг. Растительные ингредиенты не богаты железом. В зерле злаковых оно содержится в пределах 40—50 мг/кг, несколько выше — в сое (120) и шротах (200—300).

В заключении раздела нельзя не обратить внимание на то, что большие расхождения величины потребностей рыб в железе, приведенные выше по данным разных авторов, могли быть связаны как с низкой доступностью его из кормовых компонентов, так и с разным содержанием его в воде. К бытующей точке зрения о минимальной концентрации железа в водоемах надо относиться с известной осторожностью. В результате промышленной и бытовой деятельности человека, а также вследствие атмосферных переносов загрязненность почвы и воды тяжелыми металлами в современных условиях приобрела глобальный характер (Перевозников, Богданова, 1999). Содержание железа в водоемах часто в десятки и сотни раз превышает установленные нормы. Например, в реке Хривце у водозабора Лужского рыболовного завода оно колебалось в пределах 0,17–0,34 мг/л, что в 34–68 раз выше установленных в настоящее время предельно допустимых концентраций (ПДК) для рыбохозяйственных водоемов (уровень железа не должен быть выше 0,005 мг/л). Подобное и еще более значительное превышение обнаружено во многих водоемах европейской части России (Перевозников, Богданова, 1999).

Содержание железа в воде, мг/л

Руслло р. Волги	0,35
р. Волхов	0,04–0,196
р. Нарова	— 0,12–0,40
Куйбышевское водохранилище	2,5
Нарвское водохранилище	— 0,12–0,39
оз. Ладожское и его основные притоки	0,05–4,50
ПДК для рыбохозяйственных водоемов	— 0,005

При избытке железа в организме животных происходит пересыщение им печени, ухудшается усвояемость фосфора, меди, снижаются резервы витамина А в печени, стимулируется перекисное окисление липидов. Высокие дозы железа токсичны (Орлинский, 1984; Сергеева, 1998).

### 6.2.2. Медь

Медь принимает активное участие в обмене веществ, регулируя многие реакции клеточного дыхания. В больших количествах медь находят у рыб в органах и тканях с активным метаболизмом — в глазах, печени, мозгу, сердце (Watanabe et al., 1997).

Между железом и медью имеются определенные взаимоотношения. Медь способствует всасыванию железа, необходимого для синтеза гемоглобина, и, таким образом, ее недостаток, так же как и дефицит железа, может вызывать анемию (Steffens, 1985).

В организм рыб медь поступает как из воды, так и из пищи и обладает способностью накапливаться в тканях. Печень является депо для меди и может служить индикатором обеспеченности микроэлементом. В период нереста рыб уровень меди в печени падает и повышается в половых органах (Воробьев, 1979).

Низкое содержание меди в корме форели (0,7 мг/кг) не оказало влияния на рост, тогда как у молоди карпа при этом количестве меди интенсивность роста снизилась по сравнению с дозой 3 мг/кг. В то же время у обоих видов дефицит меди в корме вызвал выход ее из разных органов и тканей — из позвоночника, печени (Ogino, Yang, 1980; цит. по: Steffens, 1985). Минимально необходимое содержание меди в кормах форели и карпа составило 3 мг/кг корма. Ближе к этому значению названо и для канального сома — 4 мг/кг корма. При содержании в корме меди в количестве 1,5 мг/кг не обнаружилось каких-либо признаков дефицита, но включение в рацион во много раз большего количества микроэлемента — 16 и 32 мг/кг — негативно отразилось на скорости роста и существенно повысило уровень меди в печени канального сома (Murai et al., 1981; цит. по: Steffens, 1985). Между тем форель оказалась способной выносить без каких-либо отклонений и поврежденной очень большие дозы меди в рационе — до 500–600 мг/кг (Watanabe et al., 1997; Сергеева, 1998). Лишь при дозах выше 730 мг/кг понизились скорость роста и аппетит. Токсичность чрезмерно высокого содержания меди в рационе форели проявилась в нарушении структуры жаберных лепестков, некрозе печени и почек.

Высокую устойчивость к большому содержанию меди в рационе подтвердили и наши опыты, проводимые с карпом и радужной форелью во включению в их рацион продукта микробного синтеза гаприна — бактериальной массы на природном газе (Остроумова и др., 1991б; Тимошина, 1991; Аршавский, 1991). В соответствии с технологией производства гаприна в культуральную жидкость вводят сернокислую медь, которая повышает эффективность окисления метана бактериями (Осокина и др., 1983). В результате этого в готовом сухом продукте гаприна содержится высокое остаточное количество меди — 290–300 мг/кг. В паприне дрожжи на и-парафинах — уровень меди значительно ниже — 40 мг/кг. В опытах в составе рационов рыб паприн заменяли гаприном. Сеголеткам карпа вводили 20–30% гаприна, т. е. медь гаприна составляла 60

90 мг/кг корма против 8—12 в контроле. Двухлеткам карпа давали 13% гаприна, т. е. они получали меди 39 мг/кг против 5 в контроле. В рацион сеголеток форели входило 10% гаприна, и, таким образом, количество меди, привносимого этим продуктом, было равно 30 мг/кг против 4 в контроле за счет паприна. Опыты проводили в течение 4—4,5 мес. при оптимальной для карпа (25—30°) и форели (12—13°) температуре.

В течение всего времени рыбы росли более интенсивно в опытных вариантах, что объясняется высокой питательной ценностью гаприна. Они не имели каких бы то ни было повреждений и отклонений от физиологической нормы. Результаты анализа меди в тканях приведены в табл. 61 и 62. В печени сеголеток карпа уровень меди возрос в 2 раза, а двухлеток — в 4,6 раза. У сеголеток форели уровень меди в печени был даже ниже, чем в контроле. У всех рыб, включая карпа и форель, содержание меди в мышцах не отличалось от контрольных рыб и составляло у карпа разного возраста 1—3,7, у сеголеток форели — 0,43 мг/кг и, таким образом, далеко не достигало допустимого уровня Си в пищевых продуктах (10 мг/кг).

Как видим, несмотря на высокое содержание меди в корме, рыбы лег-

Таблица 61

Содержание меди в мышцах и печени карпа, получавшего гаприн, мг/кг сырого вещества (по Арнавскому, 1991)

Количество меди в корме, мг/кг	Опыт 1 Сеголетки		Опыт 2 Сеголетки	
	Мышцы	Печень	Мышцы	Печень
Контроль (8—12)	4,23	18,1	1,0	19,7
Гаприн (60—90)	3,73	45,1	0,96	38,2
Контроль (5)	2,96	15,2		
Гаприн (39)	2,94	69,8		—

Таблица 62

Содержание меди в мышцах и печени сеголеток форели, получавших гаприн, мг/кг сырого вещества (по Арнавскому, 1991)

Количество меди в корме, мг/кг	Опыт 3	
	Мышцы	Печень
Контроль (4)	0,59	74,1
Гаприн (30)	0,43	46,7

до справляются с избыточным поступлением ее в организм и это не отражается на их росте и здоровье. Между тем мы неоднократно замечали, что избыток меди в корме при значительном увеличении уровня микроэлементов в печени существенно (в несколько раз) снижает в ней концентрацию витамина А. Это совпадает с результатами, полученными на цыплятах (Вальдман и др., 1965). Очень высокие дозы меди в рационах цыплят (1270 мг/кг корма) снижали содержание витамина А в печени. Такие дозы тормозили рост цыплят и вызывали падеж.

Оптимальный уровень меди в кормах, по данным разных авторов, колеблется в пределах от 1 до 9 мг/кг (см. табл. 47). Потребность в меди зависит от разных условий, в том числе от физиологического состояния рыбы, концентрации меди в воде, уровня Zn, Fe, Cd и Mo, которые являются метаболическими антагонистами меди (Watanabe et al., 1997).

Доступность меди из кормов у радужной форели, по наблюдениям Н. Т. Сергеевой (1987, 1998), составляет 22—32%. Высокие колебания усвояемости меди отмечены для кижуча и форели из компонентов разного происхождения. Из рыбной муки разных видов степень утилизации варьировала от 25 до 85, а из растительных ингредиентов — от 40 до 96% (Sugiura et al., 1998).

Поскольку потребности в меди у рыб сравнительно небольшие (несколько мг/кг корма) и этот микроэлемент присутствует практически во всех компонентах и природных водах, ряд авторов считает, что рыбы могут обеспечить себя адекватным для максимального роста количеством меди из искусственных кормов без специальных добавок (Евтушенко, 1985; Steffens, 1985; Watanabe et al., 1997).

Животные и растительные компоненты обычно содержат небольшое количество меди — 2—24 мг/кг. Исключение составляют белковые продукты микробиосинтеза — паприн и особенно гаприн (до 300 мг/кг). Много меди в крилевой муке — 89—138 мг/кг (Сергеева, 1998).

Содержание меди в водной среде в связи с загрязнением бывает часто высоким, что следует из материалов, приведенных в недавно опубликованной сводной работе М. А. Перевозникова и Е. А. Богдановой (1999). Согласно их данным, концентрация меди в воде нередко в несколько раз, часто в десятки, а иногда даже в сотни раз превышает официальные предельно допустимые концентрации (ПДК) для воды рыбохозяйственных водоемов (табл. 63).

Особенно высокое содержание меди обнаружено в р. Хренице — до 0,4 мг/л, т. е. 400 ПДК, а в бассейнах Лужского завода, куда поступает вода из этой реки, уровень меди достиг 0,8 мг/л, т. е. 800 ПДК. Высокое количе-



Таблица 63

## Содержание меди в воде и в мышцах рыб (по Первозинову, Богдановой, 1999)

Водоём, год	Вода, мкг	Мышцы рыб, мкг/кг сырого вещества
Северная зона Куйбышевского водохранилища, 1991	0,005	Судак 1,56; стерлядь — 9,6; лещ 0,4; сибица 0,98
Саратовское водохранилище, 1992	0,0001-0,02	Судак 12,9; лещ — 1,0—6,3
Волгоградское водохранилище, 1992	0,004-0,008	Судак — 1,4—7,5; лещ — 0,8—13,6
Шекснинское водохранилище, 1994	0,009-0,021	Лещ — 4,5—18,8; налим 6,1; щука — 1,7
Ладожское оз., 1976		Сиг — 0,7; ряпушка 0,94;
Ладожское оз., 1990—1991	0,01-0,023	Сиг — 3,55—4,56; ряпушка 3,3; судак 4,14-4,8; лещ — 8,0; налим 3,6
р. Волхов, 1990-е гг.	0,015—0,031	Судак 1,2-2,6; лещ — 1,8-6,1
р. Нарва. Водоизбор Нарского рыбозводного завода, 1990	0,002	Лещ — менее 0,1; щука — 2,1
Рыбозводные хозяйства Центральной России (15 хозяйств), 1990—1992	0,001-0,019	Карп — 0,6—1,82; карась — 2,59; форель 0,56; осётр 0,8; сом 0,96; канальный сом 1,06
р. Хронца у водоизбора Лужского рыбозвод. бассейна завода	0,08—0,4 0,1-0,8	
Пределы содержания* меди в мышцах пресноводных рыб, данные 50—60-х гг.	—	0,01-0,4
ПДК меди** для воды рыбохозяйственных водоемов	0,001	
ДОК меди** в пищевых продуктах	—	10

\* Кизеветтер, 1973.

\*\* Пределы допустимых концентраций (ПДК) для воды рыбохозяйственных водоемов и допустимые остаточные количества (ДОК) в пищевых продуктах здесь и далее приводятся по Первозинову, Богдановой (1999).

ство меди обнаружено в р. Волхове, Ладожском озере, Шекснинском водохранилище и др. Из 15 обследованных рыбохозяйственных хозяйств в 11 из них уровень меди оказался в 12—13 раз выше ПДК.

Попытаемся сравнить содержание меди в мышцах рыб, обитающих в водоемах в современных условиях, с таковым у рыб в 50—60-е гг., когда загрязнение еще не было таким глобальным. Согласно данным, взятым

из монографии И. В. Кизеветтера (1973), в которой обобщаются исследования 50—60-х гг., пределы колебаний меди в мышцах пресноводных рыб составляли 0,01—0,4 мг/кг (см. табл. 63). Эти величины можно условно признать за физиологическую норму, при которой рыбы нормально росли, развивались и размножались. В современных условиях содержание меди в мышцах практически всех исследованных рыб значительно более высокое, чем это требуется для оптимальной жизнедеятельности. В мышцах сигов и ряпушки Ладожского озера содержание меди в 1990—1991 гг. оказалось соответственно в 5 и 3,5 раза больше, чем таковое в 1976 г.

Характерно, что в водоемах концентрации меди в мышцах рыб (максимум 13,6—18,8 мг/кг) значительно выше, чем в рыбоводных хозяйствах (максимум — 1,8—2,6 мг/кг), несмотря на сходную концентрацию в воде. Очевидно, что бесизовоночные, обитающие в тех же водоемах и являющиеся нишей рыб, содержат также избыточные количества микроэлемента, в отличие от искусственных кормов, в которых уровень доступной меди может быть значительно меньше.

В подавляющем большинстве случаев содержание меди в мышцах, к счастью, не достигает допустимого количества для пищевых продуктов (10 мг/кг), но есть и опасные исключения — судак Саратовского и лещ Волгоградского и Шекснинского водохранилищ 12; 13,6; 18,8 мг/кг. Здесь не приводятся значительно более высокие величины содержания микроэлементов в печени и чешуе, но последние обычно не употребляются в пищу.

В заключение отметим, что в различных регионах содержание меди в воде колеблется от резко повышенного до соответствующего ПДК. Поэтому для балансирования минерального состава кормов необходимы сведения о концентрации меди в воде, где проводится выращивание рыбы.

## 6.2.3. Марганец

Марганец входит в состав многих ферментных систем, активизирует обмен белков, жиров, углеводов, оказывает влияние на фосфорно-кальциевый обмен. От присутствия марганца зависит рост рыб, образование костей, кроветворение, размножение (Воробьев, 1979).

Основным депо Mn является скелет, где он присутствует преимущественно в виде неорганических соединений. Даже небольшое повышение Mn в корме форели (Сергеева, 1987) с 17 до 22 мг/кг снизило расход этого микроэлемента из скелета на 66%. При дефиците Mn происходят отклонения в костеобразовании, наблюдается укорочение тела.

Марганец обладает литотропным действием, являясь активатором супероксидсмутазы — ферментов, обезвреживающих продукты перекисного окисления липидов. Дефицит Mn может привести к жировому перерождению печени. Так, низкое содержание Mn в корме (1,3 мг/кг) и в воде (0,0033 мг/л) не вызвало у радужной форели массой 180 г заметных видимых изменений в скорости роста, размере печени, состоянии крови, но привело к падению активности супероксидсмутазы в сердце и печени (Knox et al., 1981). При этом в печени снизилось содержание многих минеральных элементов — Mg, Na, K, Zn, Cu, P.

Одним из нарушений, встречающихся при дефиците марганца у рыб, является развитие катаракты глаз. Это заболевание вызывается не столько недостатком Mn, сколько взаимосвязанностью его обмена с другими элементами, в данном случае с цинком. Катаракта — характерный признак дефицита цинка. Например, исключение из рациона цинка вызывало у радужной форели катаракту в 100% случаев, а удаление Mg и Mn в 80 и 29% случаев (Sato et al., 1983a). Исключение марганца из диеты карпа привело к возникновению катаракты в 70% случаев, а также к укорочению тела и торможению роста почти в 2 раза (Sato et al., 1983b).

Марганец поступает в организм рыб как через жабры, так и через кишечник. Не я еще достаточной ясности в том, какой из этих путей преобладает. Считается, что Mn хорошо абсорбируется из воды, но все же лучше из пищи (Watanabe et al., 1997).

Потребность рыб в Mn, по данным разных авторов, колеблется от 2 до 20 мг/кг корма (см. табл. 47). Для молоди карпа и форели (масса 1—2 г) дефицит Mn проявился уже при 4 мг/кг корма. Заметно снижалась скорость роста, потребление пищи, у форели отмечался слабый рост хвостового отдела, ненормальное уменьшение длины тела, что связано с нарушениями в формировании скелета (Ogino, Yang, 1980; цит. по: Steffens, 1985). Оптимальным уровнем Mn в рационах молоди карпа и форели было признано 12—13 мг/кг. При этой дозе рыбы хорошо росли и не имели существенных отклонений от нормы. Увеличение темпа роста рыб примерно на 50% в условиях теплых водохранилищ наблюдал Н. Ю. Егупченко (1985) при включении в рацион 22,5 мг/кг сернистого марганца.

Очень малой оказалась потребность тилатии в марганце — 1,7 мг/кг корма. При более низкой дозе у этих рыб снижалась скорость роста, наблюдались потеря равновесия и высокая смертность (Watanabe et al., 1997). Минимально необходимый уровень Mn для канального сома был несколько выше — 2,4 мг/кг.

Доступность Mn как из животных, так и из растительных компонентов у дорослых рыб (форель, карп) очень низкая (Sugiura et al., 1998). По

наблюдениям Н. И. Сергеевой (1987), радужная форель (начальная масса 31 г) извлекала из стандартного форелевого корма РГМ—5В только 11,6% Mn. В 1 кг этого корма содержалось 17,2 мг марганца. Форель получала из этого количества 2 мг, из которых в теле оставалось лишь 0,5 мг, т. е. около 3% от содержащегося в корме. Поскольку за период опыта (90 дней) в теле и скелете количество Mn снизилось на 49 и 42%, автор считает необходимым довести уровень доступного Mn в данном корме до 12—13 мг/кг, т. е. к доступным 2 мг добавить еще 10 для полного удовлетворения потребностей в микроэлементе. Эти величины совпали с необходимым уровнем Mn для молоди форели и карпа, установленным японскими авторами (см. выше). Значительно более низкие «чистые» потребности для форели предложили Н. Ф. Шмаков и А. А. Яржомбек (1980б) — 1,0—2,9 мг/кг корма. Они рассчитали их на основании экспериментально полученных обменных грам Mn при голодании рыб, а также накопления Mn в среднем приросте с учетом потребленного микроэлемента с кормом. Но, как видим, цифры оказались крайне малыми.

Степень усвоения Mn меняется в зависимости от разных факторов. Избыток в корме кальция и фосфора угнетает всасывание Mn у рыб. Например, включение в рацион карпа трифосфата Ca резко тормозило усвоение Mn и Zn из рыбной муки. Корма карпа и форели, основанные на белой рыбной муке, содержащей большое количество кальция и фосфора, так же как рационы карпа с преобладанием и других видов рыбной муки (темная мука, мука из сардины, но обесцвечивали потребности в марганце (Sato et al., 1989, 1991; цит. по: Watanabe et al., 1997). Признаки дефицита этого микроэлемента сжимало лишь добавление к этим рационам 10—15 мг Mn на 1 кг корма.

Несмотря на плохое усвоение Mn из компонентов животного и растительного происхождения, приведем все же некоторые сведения о содержании в них Mn. В рыбной муке разных видов оно колеблется от 9 до 24 (Клейменов и др., 1987) и от 3 до 70 мг/кг (Sugiura et al., 1998). По приведенным в работе Н. И. Клейменова с соавторами данным, концентрация Mn в мясо-костной муке составляет 12,3, в кровяной — 6,0 мг/кг. Сухие молочные продукты содержат 2,0—2,2, шроты — 37—48, злаковые — 13—46, кормовые дрожжи — 28 мг/кг. Согласно данным В. П. Балахонцевой с соавторами (1984) и И. Н. Остроумовой с соавторами (1991б), белковые продукты микробиосинтеза имеют много Mn: пшеница — 160—220, пшеница — 113—190 мг/кг.

В естественных и рыбохозяйственных водоемах марганец содержится в количестве как ниже ПДК, так и выше него (табл. 64). Учитывая сла-

Содержание марганца в воде естественных и рыбохозяйственных водоемов, мг/л

Водоем, год	Марганец, мг/л	Источник
Вода Конкаовского животноводного завода, 1976—1979	0,01—0,2	Циркульская, Локшина, 1981
Днепр, р-н водозабора для водоема охладителя Киевской ТЭЦ-5	0,062	Романенко и др., 1982б
Водоем-охладитель Киевской ТЭЦ	0,068	Романенко и др., 1982б
Выростные пруды рыбхоза "Нивка"	0,24	Романенко и др., 1982б
Основные притоки Ладожского озера, 1982—1983	0,01—0,88	Первоинников, Богданова, 1999
Озера Кольского полуострова		
3 км от металлургического комбината (20 км от него), 1991	0,057 0,000001	2—
р. Нарва, 1996	0,002—0,005	2
Нарвское водохранилище, 1996	0,003—0,012	2—3
р. Нева, 1997	0,0045—0,0122	2—3
р. Луга и ее приток Хривита, 1997	0,002—0,012	5
ЦДК "марганца" для рыбохозяйственных водоемов	0,01	2—

\* См. примечание к табл. 63.

бую утилизацию Mn из кормовых компонентов, следует вводить гарантированные дозы его в корма рыб при контроле за уровнем его в воде.

Из pisciculture и животноводства известно, что лишь дозы Mn, превышающие норму в 10—100 раз, могут вызывать неблагоприятные эффекты: снижение скорости роста, уменьшение гемоглобина крови (Георгиевский, 1970; Георгиевский и др., 1979).

#### 6.2.4. Цинк

Цинк вовлекается во многие метаболические пути в организме, в том числе он связан с метаболизмом простогландинов, нуклеиновых кислот, белков, жиров, углеводов. Цинк оказывает влияние на рост рыб, размножение, принимает активное участие в образовании костей, в кроветворении, влияет на зрение.

Дефицит цинка у рыб проявляется в плохом росте, потере аппетита, повышенной смертности. Для радужной форели помимо этих общих признаков характерны катаракта, зрение плавников, укорочение тела (Steffens, 1985; Watanabe et al., 1997; Сергеева, 1998).

Цинк — незаменимый компонент в кормлении производителей. Если из рациона, основанного на рыбной муке, удалять добавку Zn, минеральный состав гонад карпа сильно и меняется. Обогащение цинком рациона производителей форели увеличивало содержание его в яичниках самок форели (Satoh et al., 1987; Hardy et al., 1984; цит. по: Watanabe et al., 1997). Замечена связь иммунологической активности рыб с наличием цинка.

Цинк поступает в организм рыб из воды и с пищей, причем первый путь может иметь больший удельный вес, особенно при высокой концентрации цинка в воде (Романенко и др., 1985). Содержание цинка в мышцах, печени и других органах и изменялось у карпа в одинаковой степени при его поступлении перорально и через жабры, что свидетельствовало о равном значении этих путей поступления микроэлемента в организм рыб. При увеличении концентрации цинка в воде с 0,003 (контроль) до 0,013 и 0,103 мг/л накопление этого микроэлемента в печени повысилось на 48,6 и 80,5% по сравнению с контролем (Евтушенко, 1985), что говорит о свободной утилизации цинка из воды.

Потребности в пищевом цинке колеблются в среднем в пределах 15—40 мг/кг корма (см. табл. 47), но иногда приводятся и более высокие цифры. Для радужной форели расчетным путем были установлены очень большие величины необходимого количества цинка в корме 61—288 мг/кг (Шмаков, Яркюбек, 1980б). Средний уровень цинка в кормах лососевых не превышает, по данным других авторов (Tacon, De Silva, 1983; цит. по: Watanabe et al., 1997), 80—118 мг/кг. Добавление от 15 до 600 мг Zn/kg корма не вызывало каких-либо отклонений в росте, усвоении пищи и здоровье молоди форели. В то же время для карпа содержание цинка в количестве 294 мг/кг корма оказалось избыточным и препятствовало нормальному росту.

Лучший рост канального сома был получен Ловеллом (Lovell, 1994) на рационе с соевой мукой при содержании Zn в количестве 80 мг/кг. В исследованиях других авторов потребность в цинке канального сома (начальная масса 80—90 г) была определена в 20 мг/кг (Gatlin, Wilson, 1983). При испытании 5, 10, 20, 30, 40, 50, 60 и 100 мг Zn в 1 кг корма, где основным источником протеина был сухой яичный белок, именно добавка 20 мг/кг дала наиболее впечатляющий прирост — 69,5% против 27,5 в контроле и концентрацию Zn в костях — 206,2 против 61,4 мг/кг. Однако для молоди

сомки массой 3,7—4,2 г эти же авторы рекомендовали вносить цинк в количестве 150 мг/кг в промышленные корма, содержащие 42% соевой муки и 9% рисовых отрубей.

Такие расхождения могут быть связаны с разной доступностью Zn из компонентов корма, а также с разной концентрацией его в воде.

Доступность цинка из кормов колеблется в широких пределах: по данным Н. Т. Сергеевой (1998) — от 22 до 72%. Очень большие различия в утилизации цинка из некоторых видов рыбной муки установлены для радужной форели и кижуча (Sugiura et al., 1998). Так, радужная форель смогла извлечь из селыдовой муки только 3% цинка, в то время как кижуч примерно такого же размера (111 г) — 62, из анчоусовой соответственно — 17,2 и 55,1, из менделеевой — 0 (видимая переваримость) и 26,0%.

Интенсивность поглощения цинка из разных источников может быть неодинаковой из-за антагонизма с другими минеральными веществами. Так же, как марганец, цинк плохо усваивается из некоторых видов рыбной муки, особенно из белой, содержащей много костей, что связывают с присутствием большого количества Са и Р в составе гидроксиапатитов скелета (преимущественно трикальцийфосфаты). Если из минеральных добавок к рациону, основанному на белой рыбной муке, удаляли цинк, то у 50% радужной форели возникала катаракта и 25% имели укороченное тело. Если рационы состояли в основном из темной рыбной муки, удаление цинка вызывало катаракту у 37% и укорочение тела у 16%, а если из сардинной муки, то эти признаки дефицита Zn обнаруживались лишь у 10% (Satoh et al., 1987; цит. по: Watanabe et al., 1997). В опытах со специальным включением трикальцийфосфата  $\text{Ca}_3(\text{PO}_4)_2$  в рационы форели установлено четкое негативное влияние его на усвояемость цинка.

Отрицательное действие на доступность цинка оказывает и фитиновая кислота растительных компонентов, которая образует малодоступные фитат-минеральные комплексы, связывая двувалентные и трехвалентные катионы, в том числе Zn (Paratryphon et al., 1999). Н. Ю. Евтушенко (1979) добавлял к кормам карпа, состоявшим в основном из растительных компонентов (репент К П11-1), сернистый цинк в количестве 15 мг/кг корма. Несмотря на то, что содержание микроэлемента в самом корме составляло около 40 мг/кг, т. е. в пределах потребностей рыб, добавление цинка существенно (на 58%) повысило скорость роста карпа и благоприятно отразилось на жировом обмене печени, понизив биосинтез липидов в органе. Автор подчеркивает ярко выраженный липотропный эффект Zn. Результаты опытов свидетельствовали о слабой способности карпа извлекать цинк из стандартного прудового корма.

В качестве добавки Zn часто используют его неорганические соединения. При сравнении  $\text{ZnSO}_4$ ,  $\text{ZnNO}_3$ ,  $\text{ZnCl}_2$  и  $\text{ZnO} \cdot 2\text{CO}_2$  лучшим оказался  $\text{ZnSO}_4$ . Форель, получавшая добавки его в количестве 40 мг/кг корма (общее содержание Zn в диете 80,2 мг/кг), имела лучший темп роста. У нее отсутствовали признаки дефицита минерала (катаракта и укорочение тела). При добавлении в таком же количестве других указанных соединений цинка рыбы хуже росли, а иногда у них возникали признаки его недостаточности (Watanabe et al., 1997).

В последнее время на Западе появился интерес к применению в рыбных кормах хелатов цинка, которые используются в птицеводстве. Хелатами называют комплексы микроэлементов с органическими соединениями (с протеином, пептидами, аминокислотами). Они лучше растворяются и легче проникают через мембраны клеток животных, чем неорганические соединения. Ловелл (Lovell, 1994) провел сравнение хелатов цинка (использовался цинк-метионин) с неорганическим (сульфат цинка) в кормах ранней молодежи канального сомика (личинки через месяц после перехода на внешнее питание). Оказалось, что хелат цинка воздействовал на рыб значительно эффективнее, чем сульфат.

При содержании на кормах на основе яичного белка, в которые добавляли 0, 5, 10 и 20 мг/кг цинка в виде хелата и сульфата, максимальный рост молодежи сомика отмечен на корме с 5 мг/кг хелатного цинка и только с 15—30 мг/кг сульфата цинка. В кормах на основе соевой муки, в которые цинк разных видов вводили в количестве 0, 5, 20 и 80 мг/кг, максимальный рост был получен при 10—20 мг/кг хелатного цинка и только 80 мг/кг — сульфата. При использовании цинко-метионинового комплекса лучшим были и показатели концентрации цинка в скелете. Автор оценивает эффективность хелатного цинка по отношению к сульфату цинка для молодежи канального сома в 300—400%.

Цинк содержится во всех кормовых компонентах. Больше всего его находится в рыбной муке и продуктах микробиосинтеза: в рыбной муке разных видов — 97—160, в шпирине — 400—480, в гаприне — 184—220 мг/кг. В кормовых гидролитных дрожжах его меньше — 84 мг/кг. Много Zn в костной муке — 285 мг/кг, но из-за большого количества в ней Са и Р он вряд ли доступен для рыб, так же как и из многих видов рыбной муки. В растительных компонентах цинка мало, в злаковых и бобовых — 22—33, в шротах — 40—41, в шелухе отрубей — 81 мг/кг. Сухие молочные продукты так же не богаты цинком — 20—47 мг/кг.

В водоемах концентрация цинка либо не превышает ПДК (0,01 мг/л) либо в несколько раз выше нее (табл. 65). Наиболее высоким из приведен-

Таблица 65

## Содержание цинка в воде и мышцах рыб (по Перезовникову, Богдановой, 1999)

Водоем, год	Вода, мкг	Мышцы рыб, мкг/сырого вещества
Северная зона Куйбышевского водохранилища, 1991	0,034	Судак 2,3; стерлядь 5,69; лещ — 10,6; синца 1,51
Саратовское водохранилище, 1992	0,0035 — 0,168	Судак 5,0; лещ 11,2 21,2
Волгоградское водохранилище, 1992	0,0014 — 0,028	Судак 6,0 8,8; лещ — 3,7 17,1
Шекснинское водохранилище, 1994	Меньше 0,010	Лещ 23,4; щука — 17,5
Ладожское оз., 1976	—	Сиг 7,2; ряпушка 8,5;
Ладожское оз., 1990—1991	0,01 0,04	Сиг — 20,0—44,9; ряпушка — 7,1; судак — 28,8—30,73; лещ — 30,8; налим 44,1
р. Волхов, 1990	0,03 — 0,07	Судак — 29,56 — 59,21; лещ 30,13 30,81
р. Нарва. Водозабор Нарвского рыболовного завода, 1996	0,017	Лещ 5,6; щука 17,8
Рыбоводные хозяйства Центральной России (15 хозяйств), 1990—1992	0,005 0,09	Карп — 9,66; карась 12,8 23,57; форель — 6,5; осетр — 9,0; сом — 13,1; канальный сом — 16,3
Пределы содержания* цинка в мышцах пресноводных рыб, данные 50—60-х гг.	—	1,1—6,0
ЦДК цинка** для воды рыбохозяйственных водоемов	0,01	—
ДОК цинка** в пищевых продуктах	—	40,0

\* Кизветтер, 1973.

\*\* См. примечание к табл. 63.

ных оказалось содержание цинка в Саратовском водохранилище (до 17 ЦДК). В мышцах рыб из естественных водоемов в последние годы по сравнению с 50—60-ми годами (по Кизветтеру, 1973) содержание цинка в основном существенно повысилось, но в ряде случаев осталось на том же уровне. Нам не удалось зафиксировать ни одного случая, где бы в современных условиях содержание Zn в мышцах оказалось ниже предельного нижнего уровня его у рыб в 50—60-х гг., который можно принять за физиологическую норму. В современных условиях мышцы всех проанализированных рыб как из естественных водоемов, так и из рыбоводных хозяйств содержали либо нормальное, либо (чаще) избыточное количество Zn.

Животный организм устойчив к большим дозировкам Zn в кормах. Так, птицы и свиньи переносят без последствий 20—30-кратные дозировки этого микроэлемента (Соргиевский и др., 1979). Но наземные позвоночные получают его только с кормом. Решение о допустимом включении Zn в рационы рыб должно приниматься при контроле за его концентрацией в воде. Избыточное включение цинка в рационы, если оно даже не наносит вреда рыбе, будет повышать загрязненность водоема выделяемым микроэлементом.

## 6.2.5. Кобальт

Кобальт входит в структуру витамина B<sub>12</sub> и составляет 4,5% его молекулы. Большинство животных, в том числе рыбы, нуждаются в кобальте для обеспечения синтеза витамина B<sub>12</sub> кишечной микрофлорой. Устранение кобальта из диеты рыб угнетает синтез витамина B<sub>12</sub> в их организме (Limzuwan, Lowell, 1981; цит. по: Watanabe et al., 1997), что было показано на канальном соме.

В составе витамина B<sub>12</sub> кобальт принимает участие в синтезе гемоглобина и мышечных белков, он необходим для работы ферментов, витаминов, гормонов (в том числе инсулина), влияющих на белковый, жировой и углеводный обмен.

Кобальт поступает в организм рыб как из воды, так и из пищи, но в водной среде он содержится обычно в минимальных количествах. Например, в воде Кокаковского живорыбного завода в 1976—1979 гг. кобальт вообще не был обнаружен (Цирульская, Люкшина, 1981). В 70-х гг. на Украине концентрация кобальта в воде ряда водоемов (Днепр, водоем-охладитель Киевской ТЭЦ-5, выростные пруды рыбхоза «Нивка») составляла 0,01 мг/л (Романенко и др., 1982б). Согласно информации, приведенной в работе М. А. Перезовникова и Е. А. Богдановой (1999), в реках, озерах, водохранилищах Северо-Запада России кобальт находится в количестве < 0,001—0,0035, в воде различных хлорноводных и лепноводных рыбохозяйств — 0,004—0,005, лишь в одном случае в хозяйстве Владимирской обл. — 0,008 мг/л. Следовательно, в наших водоемах содержание кобальта обычно далеко не достигает предельно допустимых концентраций для воды рыбохозяйственных водоемов 0,1 мг/л.

Минимальное содержание кобальта в воде усиливает значение этого элемента в составе кормов рыб. Например, добавление хлористого кобальта в состав форелевых кормов (25 мг/кг) в условиях полного его отсутст-

вия в воде стимулировало рост форели на 30,4% и повысило выживаемость в 2 раза (Цирульская, Люткина, 1981). При включении кобальта в растительные корма двухлетним карпам в тех же условиях скорость их роста увеличилась на 35–66%.

Влияние кобальта на рыб интенсивно изучалось отечественными исследователями в 60-е гг., особенно во ВНИРО, ВНИИПРХе, ГосНИОРХе, БалтНИИРХе. Рассматривалось воздействие растворенного в воде и введенного в состав пищи элемента обычно в виде хлористого кобальта. Объектами изучения были в основном радужная форель и карп. К сожалению, при включении кобальта в состав кормов его доза приводилась в этих работах чаще всего в расчете на 1 кг рыбы, без указания норм кормления, что затрудняет сравнение дозировок с современными данными, которые даются, как правило, в расчете на 1 кг корма.

Согласно этим работам добавление кобальта в определенных количествах в воду и пищу повышало уровень гемоглобина и эритроцитов в крови рыб и стимулировало их рост. А. А. Шабазина (1964, 1968а, б) отметила влияние кобальта и на жировой обмен форели. У двухгодовалых, получавших кобальт с пищей, происходило перераспределение жира в тканях; в 2 раза увеличилось количество депонированного жира и на 12% уменьшилось содержание липидов в печени при неизменном уровне его в тушке. Температурная точка плавления жира снизилась, а йодное число возросло, т. е. жиры под влиянием кобальта стали менее насыщенными. Форель проявила более высокую устойчивость к температуре. У годовиков форели, питающихся настообразным кормом, опанованным на мороженой кильке, кобальт сдерживал развитие анемии. А. А. Шабазина обратила внимание на то, что кобальт особенно интенсивно стимулирует рост молодки форели (на 30%) лишь в первое время, в дальнейшем наблюдалось снижение эффекта. Очень высокие дозы кобальта оказывали токсическое действие, вызывая кровоизлияние в кишечнике и изменения в лейкоцитарной формуле крови.

По современным представлениям, минимальные потребности в кобальте колеблются в пределах 0,05–1,0 мг/кг корма у разных видов рыб (см. табл. 47). Между тем кобальт содержится, по данным зарубежных авторов (Tacon, De Silva, 1983; цит. по: Watanabe et al., 1997), в комбикормах рыб в более высоких количествах — 1–6 мг/кг. По всей вероятности, такая повышенная концентрация достигалась добавлением неорганических соединений Co, так как в кормовых компонентах его содержание обычно не превышает 1 мг/кг (исключение составляют продукты микробиосинтеза). Е. М. Маликова (1967) на основании комплекса рыбоводных

и физиологических исследований рекомендовала введение в корма балтийского лосося 3 мг/кг кобальта одновременно с другими микроэлементами.

В 60-е гг. приводились сведения о благоприятном, по мнению авторов (Виноградов, Ерохин, 1962), влиянии более высоких доз кобальта, в частности на сеголеток и двухлеток карпа в прудах, — 5 и 50 мг/кг корма. Обе дозы вызвали более интенсивный рост рыб, уменьшение количества нестандартных по размерам сеголеток, рост числа эритроцитов и концентрации гемоглобина в крови. Вместе с тем произошли существенные сдвиги в лейкоцитарной формуле в сторону снижения процента лимфоцитов и увеличения моноцитов и полиморфноядерных клеток, что могло свидетельствовать об испытываемом дискомфорте.

В основных кормовых компонентах в рыбной, мясо-костной и кровяной муке кобальт содержится в небольших количествах — 0,1–0,7, в зерне злаковых и семенах бобовых — не выше 0,1–0,2, в пиратах — 0,2–0,4 мг/кг. Концентрация кобальта в продуктах микробиосинтеза (в гидролизатах и углеводородных дрожжах) несколько выше — 1,3–2,5, в гаптрине — 3,3 мг/кг.

Низкое содержание кобальта в воде и кормовых компонентах не может обеспечить потребности рыб, и поэтому требуется включение его в состав кормов, особенно при дефиците  $V_{12}$ , который характерен для большинства компонентов (см. гл. 7).

Судя по приведенным результатам ранних работ, разница между физиологической и токсической дозой кобальта у рыб достаточно большая, и передозировка практически маловероятна. Такое же положение отмечают и птвичевки. Даже стократная дозировка кобальта в рационах цыплят не вызвала токсического эффекта (Георгиевский, 1970).

### 6.2.6. Селен

Селен — необходимый элемент питания. Обладает высокой биохимической активностью. Вместе с витамином Е он участвует в регуляции перекисного окисления липидов и в антиоксидантной системе организма, защищая клетки от повреждающего действия перекисей. Селен входит в состав глутатионпероксидазы, которая обезвреживает возникающие в ходе автоокисления жиров перекиси. Токоферол (витамин Е) подавляет перекиселение ненасыщенных жирных кислот и, таким образом, сдерживает образование перекисей, а селен в составе глутатионпероксидазы разрушает уже образовавшиеся соединения (Вальдман, 1977). При дефи-

пите витамина Е потребность в селене возрастает. Существуют определенные взаимоотношения между селеном, токоферолом и серосодержащими аминокислотами (Абрамова, Оксенгендер, 1985). Недостаток токоферола и селена тормозит преобразование метионина в цистин, и цистин становится незаменимой аминокислотой. При его недостатке у животных возникает мышечная дистрофия. Соединения селена могут защищать организм от токсического действия тяжелых металлов. Для рыб, богатых ненасыщенными легкоокисляемыми жирными кислотами, присутствие в организме достаточного количества веществ, участвующих в противокислительной защите, крайне важно. Поскольку селен, витамин Е, метионин являются незаменимыми факторами питания, т. е. не синтезируются в организме, они должны поступать с пищей.

Дефицит селена вызывает у рыб, по многим наблюдениям, потерю аппетита, заторможенность движений, депрессию роста, повышенную смертность. У рыб обнаруживаются мышечная дистрофия, жировая дегенерация печени, накопление жидкости в брюшной полости, гемолиз эритроцитов, снижение гематокрита (Lovell, 1996; Watanabe et al., 1997 и др.). Эти признаки свидетельствуют об ослаблении и истощении антиоксидантной системы. Большое количество ненасыщенных жирных кислот в корме увеличивает потребность рыб в витамине Е и селене.

По данным разных авторов, потребность в селене у разных видов рыб колеблется в основном в пределах 0,15—0,5 мг/кг корма (см. табл. 47).

В работе Ваганабе с соавторами (Watanabe et al., 1997) обобщаются данные ряда авторов по влиянию селена на рыб. Показателем обеспеченности селеном может служить активность глутатионпероксидазы, в состав которой входит селен. Максимальная активность глутатионпероксидазы в плазме форели была обнаружена при содержании селена в рационе в количестве 0,15—0,38 мг/кг. Различные комбинации селена и витамина Е могут предотвращать признаки дефицита селена: например, у форели — высокое содержание селена (0,9 мг/кг) и сравнительно небольшая концентрация витамина Е (41 мг/кг) или, в другом случае, у лосося на фоне низкого уровня селена в корме (0,1 мг/кг) повышенное содержание витамина Е (500 мг/кг). Для канального сома уровень селена 0,25 мг/кг оказался адекватным 30 мг/кг витамина Е в корме. Эти дозы были достаточны для нормального роста рыб и активности глутатионпероксидазы. Добавляется селен в корма рыб обычно в виде селенита натрия.

В повышенных количествах селен вреден. В качестве токсичных называют дозы от 3 до 15 мг/кг. Например, у канального сома при включении 13 мг селена и у форели — 15 мг/кг корма обнаружилось снижение аппе-

тита, усвояемости пищи, ухудшение роста, увеличение гликогена в печени. По другим данным, уже 10 мг/кг селена приводит к почечному кальцинозу у радужной форели. Но этот признак наблюдался и при дефиците микроэлемента. И наконец, при длительном применении небольшого количества для форели оказалась даже доза селена в 3 мг/кг. Таким образом, уровни потребностей в селене и токсические дозы оказываются близкими, что создает определенную проблему при использовании селена в кормлении рыб.

Ловелл (Lovell, 1996) сообщает о способности форели легко выводить избыток селена через жабры и мочу. Так, при концентрации селена от 0,38 до 13 мг/кг корма в тканях рыб обнаружены относительно небольшие изменения в содержании селена. Следовательно, он не накапливается в организме подобно тяжелым металлам, но это, видимо, не мешает при высокой концентрации его в корме копать токсическое воздействие на рыб, о чем сообщалось выше. Выводимый из организма рыб селен увеличивает загрязнение водоемов. По свидетельству Ловелла, анализ воды прудов, местной растительности, беззловонных показал, что уровень в них селена выше обычного. Следовательно, селен в рационах должен содержаться в минимальных, необходимых для удовлетворения потребностей количествах, чтобы максимально удерживаться в организме рыб.

Рыбы легко абсорбируют селен из воды, где он находится в виде растворимых ионов.

Исследованиями, выполненными в 60—70-х гг. и обобщенными в сводной работе В. В. Ермакова и В. В. Ковальского (1974), установлено, что в природных водах концентрация селена чрезвычайно низка. В речных водах его содержание колеблется приблизительно в пределах 0,00035—0,00088 мг/л, т. е. ниже тысячной доли миллиграмма. Лишь в подземных водах найдены более высокие концентрации — 0,08—0,012 мг/л. По современным официальным документам, ПДК селена в воде для рыбохозяйственных водоемов составляет 0,0016 мг/л, т. е. указанные выше концентрации содержания селена в природных водах не достигают ПДК. Вместе с тем существуют и зоны повышенного содержания селена в почве и воде. На территории бывшего СССР такие биогеохимические провинции избыточного селена обнаружены в Туве, Узбекистане, в районе Южного Урала, где зафиксированы случаи отравления селеном сельскохозяйственных животных. И избыточную концентрацию селена часто связывают с древними вулканическими процессами.

В. В. Ермаков и В. В. Ковальский (1974) приводят следующие концентрации селена в некоторых растительных компонентах (мг/кг): зерно пшеницы — 0,304, ячменя — 0,033—0,257, овса — 0,275, гороха — 0,281, кукурузы — 0,008. Содержание селена в них может быть в десятки раз выше, если почва загрязнена им.

Поскольку физиологические и токсические дозы селена близки и недостаточно точно выявлены, то, прежде чем добавлять микроэлемент к рациону, необходимо тщательно проверить его присутствие в воде и кормовых компонентах.

### 6.2.7. Йод

Йод является необходимым элементом в питании животных, хотя потребность в нем исчисляется очень малыми величинами. Более половины всего йода организма входит в состав гормонов щитовидной железы тироксина и трийодтиронина, регулирующих метаболическую активность животных, в том числе рыб. Эти гормоны играют большую роль в окислительных процессах в клетках, в осуществлении нейромусккулярного контроля, циркулирующих жидкостей, метаболизма нутриентов, роста рыб (Watanabe et al., 1997). Дефицит йода нарушает деятельность щитовидной железы, при этом соединительная ткань ее разрастается, образуя зоб. Появление зоба у доросевых при дефиците йода было описано впервые около ста лет тому назад. Хищные рыбы более склонны к образованию зоба, чем другие. Недостаточное содержание йода в пище снижает его уровень в организме и приводит к угнетению роста еще до появления признаков гипертрофии щитовидной железы. Замечено, что концентрация йода в корме в количестве 0,1 мг/кг не вызывало депрессии роста и изменения щитовидной железы у чавычи, но снижало запасы йода в тиреоидных тканях (Woodall, La Roche, 1964; цит. по: Watanabe et al., 1997).

Добавление йода в пастообразные корма двухлеткам радужной форели вызывало ускорение роста, уменьшение вариабельности размера рыб (Штерман, Слободской, 1972) и редкое увеличение общего йода в плазме крови. Многократное увеличение йода в плазме крови рыб при высоком содержании в пище отмечалось и другими авторами (Steffens, 1985).

Йод легко поступает через жабры рыб из воды и активно извлекается из пищи в пищеварительном тракте. Морская вода содержит значительно больше йода, чем пресная, поэтому морские рыбы обычно не страдают от его дефицита.

И. В. Кизеветтер (1973) приводит следующие пределы содержания йода в мышцах рыб в зависимости от среды обитания:

	Йод, мг/кг нативного в-ва	Йод, мг/кг сухого в-ва
Мясо морских костистых рыб	0,12—7,6	3,2—29,0
Мясо пресноводных рыб	0,02—0,7	0,1—3,7

В пресных водах содержание йода может быть минимальным. В России имеется много биогеохимических провинций с дефицитом йода в почвах, воде, растительных кормах. Этим отличаются центральные и северо-западные области, Карелия, многие районы Сибири. В них количество йода в воде не превышает 0,0002—0,002 мг/л, в то время как обычно его концентрация в водоемах составляет 0,002—0,015 мг/л (Клишиско, 1975). Поэтому пресноводные рыбы больше зависят от источника йода в пище. Потребность у большинства рыб в йоде точно не установлена. Ловелл (Lovell, 1979; цит. по: Watanabe et al., 1997) рекомендует в качестве минимального уровень йода 2,8 мг/кг корма. По другим данным, нижняя граница йода в рационах форели и карпа не должна быть менее 0,1—1,0 мг/кг. В среднем потребности у рыб, по свидетельству разных авторов, могут колебаться в пределах 1,0—4,0 мг/кг (см. табл. 47).

Богатым источником йода в пище рыб могут быть морские растения и животные. Мука из селди и мойвы содержит йод в количестве 5—10, а из белой рыбы — даже 60—90 мг/кг (Watanabe et al., 1997). В морских растениях содержание йода иногда бывает очень высоким. Например, бурые водоросли накапливают йода в сотни и тысячи раз больше, чем его содержится в морской воде (Кизеветтер, 1973). Уровень йода в сухом веществе этих водорослей достигает 1600—8000 мг/кг. Между тем водорослевая мука из Латвии содержала этот микроэлемент в минимальном количестве — 0,920 мг/кг (Томма, 1968).

Согласно сводной таблице, приведенной в книге Н. И. Клейменова с соавторами (1987), количество йода в рыбной муке в среднем составило 2,6, в мясо-костной и кровяной — 1,2—1,3 мг/кг. Значительно меньше йода в растительных ингридиентах, где его уровень не превышает 0,3—0,4 мг/кг (шроты), и еще ниже (0,06—0,2) — в зерне злаковых и бобовых. В продуктах микробиосинтеза он колеблется в пределах 0,3—0,5, в сухих молочных продуктах — 0,04—0,4 мг/кг.

Учитывая, что центральные и северо-западные области нашей страны относятся к зонам, дефицитным по йоду, необходимо обратить внимание на его содержание в кормах. Видимо, опасаться и избытка йода не следует, так как животный организм устойчив к его высокому содержанию. Напри-



мер. у кур лишь при увеличении дозы в 300–1000 раз выше оптимальной наблюдалось временное нарушение яйцекладки и ухудшение качества яиц (Георгиевская и др., 1979).

### 6.2.8. Хром

Хром необходим для нормального обмена углеводов и липидов в организме животных. Его дефицит вызывает расстройство механизма регуляции обмена глюкозы, так как хром является активатором гормона инсулина, играющего ведущую роль в углеводном обмене. Хлориды хрома повышают устойчивость к глюкозе, увеличивают скорость липогенеза и влияют на аккумуляцию гликогена в присутствии инсулина. Действие хрома пищи на метаболизм глюкозы у карпа исследовалось Хертцом с соавторами (Hertz et al., 1989; цит. по: Watanabe et al., 1997). Соли хрома повышали утилизацию глюкозы и подавляли глюконеогенез (образование глюкозы из аминокислот и жирных кислот), вероятно, путем изменения инсулиновой активности.

У тилляпии, содержащейся на глюкозной диете (40% рациона), добавление хрома (2 мг/кг) повышало скорость роста, отложение протеина и энергии в теле и гликогена в печени — с 7,4 до 13,1% (Shiau, 1997). При включении разных соединений хрома в рацион ( $\text{CrCl}_3$ ,  $6\text{H}_2\text{O}$ ,  $\text{Na}_2\text{Cr}_2\text{O}_7$ ,  $4\text{H}_2\text{O}$  и  $\text{Cr}_2\text{O}_3$ ) выяснилось, что эффективность утилизации глюкозы была значительно выше на рационе с  $\text{Cr}_2\text{O}_3$ .

По сравнению с млекопитающими и птицами рыбы очень бедны хромом (Хенин, 1976). Возможно, это связано с той незначительной ролью, которую играют богатые углеводами водные растения в природном рационе большинства рыб. При повышении углеводов в искусственных кормах у лососевых часто происходит нарушение обмена веществ, избыточное накопление углеводов и жира в печени, резкое увеличение ее размеров. Включение трехвалентного хрома в комплексе с витаминами С и группы В в рацион форели способствовало более эффективному использованию кормов с повышенным содержанием углеводов (Подоскина, Подоскин, 1991). Хром вводили в виде раствора соли  $\text{Cr}_2(\text{SO}_4)_3$  из расчета 5 мг  $\text{Cr}^{3+}$  на 1 кг корма. Доза витаминов в рационе была удвоена по сравнению с контролем.

Потребности в хrome для рыб не установлены. Для птиц и млекопитающих жизненно необходимой считается доза 0,3–0,5 мг/кг корма, но у обесьян отмечались признаки недостаточности даже при 3 мг хрома в 1 кг корма (Хенин, 1976). Этот автор приводит следующее содержание хрома в кормах (мг/кг):

Рыбная мука	—	0,57
Мясная	-	1,35
Дрожжи рода <i>Torula</i>	-	0,52
Пшеничные отруби	—	0,07
Шрот соевый	-	0,14
Овес	—	0,17
Ячмень	-	0,21

### 6.3. Неорганические источники микроэлементов

При недостатке микроэлементов в кормах животных в их рационы включают минеральные добавки в виде солей. Ниже приводятся применяемые в животноводстве и птицеводстве (по Орлианскому, 1984) соли микроэлементов, которые при необходимости используются и для рыб:

Наименование*	Содержание элемента, %
Железо сернокислое (ГОСТ 4148-66, МРТУ 6-09-3868-75)	Железо — 20, сера — 11
Медь сернокислая (ГОСТ 4165-48, ГОСТ 4165-68)	Медь — 25, сера — 12
Медь углекислая основная (ГОСТ 8927-71)	Медь — 57,5
Кобальт хлористый (ГОСТ 4525-68)	Кобальт — 24,8
Кобальт углекислый (ГОСТ 5407-68)	Кобальт — 49,5
Цинк углекислый (ОП 4141-59, МРТУ 6-09-3676-74)	Цинк — 52,0
Цинк сернокислый (ГОСТ 5407-68)	Цинк — 22,7

\* Все соли микроэлементов, кроме углекислых солей меди, кобальта и цинка, хорошо растворимы в воде.

Марганец сернистый                      Марганец — 19,8  
(ГОСТ 435-67; ТУ 6-09-1731-72)

Марганец хлористый                      Марганец — 27,8  
(ГОСТ 612-67)

Йодид калия                                  Йод — 76,4  
(ГОСТ 4332-74)

\*\*\*

Представленные материалы свидетельствуют о том, что минеральные вещества играют важную роль как в качестве структурных элементов, так и в качестве активных участников метаболизма в организме рыб. Многие из них, усиливая работу ферментов, гормонов, витаминов, тесно взаимодействуют между собой, и поэтому дефицит различных элементов вызывает сходные морфологические нарушения (табл. 66). Например, деформация позвоночника, укорочение тела возникают не только при

Таблица 66

**Наиболее характерные признаки дефицита макро- и микроэлементов у рыб\***

Нарушение	Дефицит элементов
Искривление и деформация позвоночника, ребер, укорочение тела, слабая минерализация костей	P, Ca, Mg, Zn, Mn
Нарушение кроветворения, снижение содержания гемоглобина, эритроцитов, уменьшение гематокрита	Fe, Cu, Se, Si
Повышенное отложение жира в теле	P
Жировое перерождение печени, анемия, мышечная дистрофия, эксудативный диатез	Mn, Se, Zn, Cu
Катаракта, некроз плавников	Zn, Mn
Зуб	I
Кашляющие чешки	Mg при избытке Ca
Нарушение устойчивости к гниению	Cr

\* Снижение скорости роста рыб, анкетиза, увеличение кормовых затрат происходит практически при недостатке любого жизненно необходимого минерального элемента и в таблице не указывается, чтобы сконцентрировать внимание на более специфических нарушениях.

недостатке основных, составляющих скелет, кальция, фосфора, магния, но и при дефиците цинка и марганца, активно участвующих в процессе формирования костей.

Патологические изменения в системе красной крови наблюдаются не только в условиях дефицита железа, входящего непосредственно в молекулу гемоглобина, но и при недостатке кобальта и меди. Кобальт повышает всасываемость железа в кишечнике, в присутствии достаточного количества меди участвует в процессе гемопоэза, обеспечивая нормальный синтез гемоглобина и созревание эритроцитов. Состояние красной крови зависит и от уровня селена, который оказывает сберегающее действие на витамин E — стабилизатор мембран эритроцитов и, таким образом, опосредованно способствует повышению устойчивости эритроцитов, снижая возможность их гемолиза.

Ряд микроэлементов принимает активное участие в противокислительной защите организма. Они входят в систему супероксидисмутаз (Zn, Mn, Cu), обезвреживающих продукты перекисления липидов, способствуют подавлению свободнорадикальных процессов (селен), оказывают липотропное действие. Дефицит этих элементов проявляется в ослаблении и истощении антиоксидантной системы, признаком чего является жировое перерождение печени, мышечная дистрофия, эксудативный диатез, катаракта, некроз плавников, анемия, т. е. налицо те же симптомы, к которым приводит и использование в корме окисленной прогорклой рыбной муки.

Недостаток практически любого из рассмотренных элементов вызывает снижение темпа роста рыб, поэтому в табл. 66 этот общий для всех признак не указывается. У рыб, обладающих исключительно высокой скоростью роста в молодом возрасте и продолжающих расти в течение всей жизни, темп роста служит информативным показателем обеспеченности организма всеми питательными веществами, в том числе и минеральными. Полное отсутствие какого-либо из них приводит к гибели рыб.

Долгое время считалось, что рыбная мука, на которой основаны многие корма рыб, обеспечивает рацион необходимыми минеральными веществами. Кроме того, кальций и другие минеральные вещества могут поступать из воды. Определенное их количество вносится и с растительными ингредиентами. Поэтому данной стороне питания уделялось недостаточное внимание, особенно при разработке кормов для лососевых, а часто и для карпа в условиях тепловодного рыбоводства. В дальнейшем выяснилось, что минеральные элементы в компонентах животного и растительного происхождения находятся в малодоступной для рыб форме.

Не исключено, что во многих отечественных кормах среди макроэлементов может оказаться недостаточно доступного фосфора, а из микроэлементов — скорее всего, возможен дефицит кобальта и йода, но избыток других микроэлементов.

Обращение к минеральным добавкам требует известной осторожности. Прежде всего, включение металлов с переменной валентностью, особенно железа и меди, в корма с большим количеством высокоокислительных жирных кислот вызывает их ускоренное окисление, что влечет за собой не только потерю незаменимых полиеновых кислот, но и быстрое разрушение ряда витаминов (например, С, А, Е), каротиноидов, других важнейших физиологически активных веществ.

Специального внимания требует современная экологическая ситуация в водоемах — повсеместное загрязнение тяжелыми металлами, в том числе и абсолютно необходимыми для жизни микроэлементами. Неучет этого обстоятельства может привести к передозировке их в кормах, избыточному накоплению в мышцах рыб, дальнейшему загрязнению воды.

Вопросы биохимической ориентации кормления рыб поднимались в нашей стране преимущественно в связи с разведением рыб в прудах и нерестово-выростных хозяйствах (Воробьев, 1979; Сорвачев, 1982). При содержании рыб в садках и бассейнах, где они не соприкасаются с грунтами, в которых накапливаются тяжелые металлы, и не потребляют естественных кормов, внимание к этой важной проблеме как-то притупилось.

Применительно к индустриальным формам рыбоводства рассмотрены минерального питания рыб с учетом присутствия в воде минеральных веществ проводилось лишь отдельными авторами, например, З. И. Цирульской и В. Д. Люкиной (1981). Очевидно, что сейчас назрела необходимость постоянного контроля за минеральным составом воды в рыбных хозяйствах с учетом влияния на него как геологических особенностей местности, так и антропогенных воздействий. Не менее важны дальнейшие исследования минерального обмена у рыб, в частности, уточнение такого вопроса, как способности рыб полностью покрывать свои потребности в микроэлементах только за счет получения их из воды, если они там присутствуют.

В условиях 10—100-кратного превышения ПДК железа в водоемах вряд ли нужно вводить его в стандартные премиксы для рыб. То же относится и к меди, цинку, марганцу. Напомним, что в состав птичьих витаминно-минеральных премиксов, которые часто используются в нашем рыбоводстве, — П5-1 (для бройлеров), П2-1 (для ремонтного молодняка) входят железо, медь, цинк, марганец и другие микроэлементы. Избыток

их поступления с кормом в организм рыб может вызвать снижение рыбопродуктивных физиологических показателей, а обильное выведение из организма повысит загрязнение воды. Поэтому следует отказаться от использования в аквакультуре минеральных премиксов, предназначенных для животноводства и птицеводства.

С другой стороны, при отсутствии или минимальной концентрации кобальта в наших водах требуется его дополнительное включение в корма, особенно при дефиците  $V_{12}$ . То же можно сказать и про йод. Особое внимание следует уделить селену — важнейшему элементу питания, у которого слишком близки и слабо отработаны биологическая и токсическая концентрации. Его включение в рацион может осуществляться только при тщательном контроле за содержанием в воде и в кормах.

Таким образом, повышение эффективности выращивания рыб, которое в значительной степени зависит от полноценности минерального питания, требует развертывания исследований в этом направлении и организации постоянного контроля за концентрацией макро- и микроэлементов в окружающей среде и в компонентах корма. При разработке и составлении премиксов микроэлементов необходим дифференцированный подход с учетом экологической ситуации в водоемах, где они будут использоваться.

## Витамины в кормлении рыб

Витамины представляют собой низкомолекулярные биологически активные органические соединения, которые в очень малых количествах абсолютно необходимы для жизнедеятельности организма. Витамины не являются ни пластическим материалом, ни источником энергии, но, тем не менее, они повсеместно участвуют в обмене веществ, выполняя роль стимуляторов и регуляторов физиолого-биохимических процессов. Входя в кофакторы и простетические группы белков, они выступают как постоянные биологические катализаторы химических реакций. От присутствия витаминов зависит нормальное развитие и рост рыб, воспроизводительная функция, устойчивость к стрессам и болезням.

Витамины поступают в организм рыб с основными компонентами, из которых состоит рацион. Но главным источником витаминов для выращенных рыб служат включаемые в состав кормов витаминные премиксы (смесь витаминов с наполнителем). Сложность разработки состава премиксов связана с тем, что потребности в витаминах зависят от многих биотических и абиотических факторов, которые будут рассмотрены ниже.

По растворимости в разных средах витамины делятся на две группы: жирорастворимые (витамины А, Е, D, К) и водорастворимые (витамины С и группы В).

Большинство витаминов не синтезируются в организме рыб и должны поступать с пищей. Однако существует несколько исключений: например, витамин А может не только поступать в готовом виде с животной пищей, но и образовываться из предшественников каротиноидов, получаемых с кормом. Некоторые рыбы, например карпы, караси, способны синтезировать витамин С. Другие же, в том числе лососевые, осетровые, елпи и обладают этой способностью, но не в такой степени, чтобы покрыть потребности. В отличие от карпа форель очень чувствительна к дефициту аскорбиновой кислоты в корме.

У жвачных животных источником витаминов группы В и К служит микрофлора пищеварительного тракта. Среди рыб микробный синтез

витаминов может играть заметную роль лишь у видов, обитающих в условиях высоких температур, особенно у растительноядных, имеющих сравнительно длинный объемистый кишечник.

При отсутствии того или иного витамина в корме у рыб возникают авитаминозы; при недостаточном поступлении, что в практике встречается чаще, — гиповитаминозы. Длительное поступление значительных (во много раз превышающих норму) количеств витаминов приводит к гипervитаминозам. Случаи последних отмечены в основном для жирорастворимых витаминов, которые удерживаются в организме более продолжительное время, чем быстро вовлекаемые в обмен и выводимые водорастворимые.

### 7.1. Потребности в витаминах и признаки их недостаточности

Величина потребностей в витаминах у рыб и симптомы их недостаточности (табл. 67, 68) являются предметом пристального изучения на протяжении всего активного периода развития интенсивных форм рыбоводства, т. е. начиная с 50—60-х гг. Вплоть до последнего времени они постоянно рассматриваются и корректируются. Сложность их изучения состоит в том, что потребности в витаминах у рыб, равно как и отклонения от физиологической нормы при гиповитаминозах, зависят от многих факторов — вида и возраста рыб, этапа жизненного цикла (личинки, молодь, производители в период созревания гонад и нереста и т. д.), температуры воды, состава корма. Известно, что при недостатке белка в пище тормозится усвоение некоторых витаминов (А, В<sub>2</sub>, В<sub>3</sub>). При повышении уровня белка увеличивается потребность в витаминах В<sub>1</sub>, В<sub>6</sub>, С, а при избытке жира — в витамине Е. Обмен аминокислот тесно связан с обменом отдельных витаминов. При недостатке метионина повышается потребность в витамине В<sub>12</sub>. При дефиците никотиновой кислоты она может синтезироваться из триптофана и тем самым снижать резервы этой незаменимой аминокислоты, что отражается на белковом росте.

Недостаток жира в корме приводит к снижению всасывания и нарушению обмена жирорастворимых витаминов. С другой стороны, при высоком содержании жира дефицит витаминов-антиоксидантов (Е, А, С и др.) приводит к развитию перекисного окисления липидов.

Отметим еще способность витаминов к взаимодействию и взаимозаменяемости. Наибольшей заменяющей потенцией, установленной на теплокровных животных, обладает аскорбиновая кислота (Терруан, 1969).

Потребность рыб в витаминах

Витамины	Единицы ИЕ/кг и мг на су- хого корма	Лесев <sup>1</sup>	Форель <sup>2</sup>	Карп <sup>3</sup>	Карп <sup>4</sup>	Камчатский сом <sup>5</sup>	Осетровые <sup>6,7</sup>
A (ретинол)	ИЕ	2500	5000—20000	4000—20000	5500	1000—2000	7500
D (2,6-дихолиферол)	ИЕ	2400	2000—3000	2000	1000	500—1000	3000
E (α-токоферол)	мг	30	100—500	100—500	50	50	20—40 <sup>8</sup>
K (викасол)	мг	10	10—20	3	10	—	2,5
C (аскорбиновая кислота)	мг	100	200—400	50—100	30—100	50—200	500—1000 <sup>9</sup>
B <sub>1</sub> (тиамин)	мг	10	10—20	10	20	1	15—30 <sup>10</sup>
B <sub>2</sub> (рибофлавин)	мг	20	10—20	5—10	20	10	30
B <sub>3</sub> (пантотеновая кислота)	мг	40	50—100	30—90	42—50	30	50
B <sub>5</sub> (коллалин)	мг	3000	500—1000	1000—2000	550—2000	20	500
B <sub>6</sub> (пиридоксин)	мг	150	50—150	30—50	100	20	175
B <sub>7</sub> (биотин)	мг	10	10—20	5—10	20	2—3	8
B <sub>8</sub> (инозитол)	мг	1	1—2	1	1—1,2	1	3 <sup>11</sup>
B <sub>9</sub> (фолиевая кислота)	мг	400	300—500	400—500	100—300	5	—
B <sub>12</sub> (цианокобаламин)	мг	0,02	0,02—0,05	—	0,02	—	5

<sup>1</sup> Halver, 1982; <sup>2</sup> Steffens, 1985; <sup>3</sup> Шербина и др., 1992.<sup>4</sup> Для камчатского сома потребности в A, D, E — Lovell, 1987; потребности в B<sub>1</sub>, <sup>5</sup> Wilson et al., 1983; остальные — Steffens, 1985.<sup>6</sup> Скрипкин Д. С., 1997 — для осетровых все значения, кроме помеченных \*.<sup>7</sup> Помочарева и др., 1999. Новые данные о потребностях рыб в витаминах см. в заключении.

которая иногда может полностью снять симптомы дефицита других витаминов. Удивительные свойства этого витамина хорошо известны и в практике форелеводства.

В процессе изготовления и хранения кормов витамины могут разрушаться под влиянием продуктов перекисного окисления липидов, при воздействии ряда микроэлементов в кормах (особенно железа, меди, кобальта, йода). Так, в присутствии указанных микроэлементов потери витамина А в корме за три дня составили 40, а за семь дней — 100% (Захарченко и др., 1969). Витамин В<sub>12</sub> в присутствии микроэлементов разрушился через две недели на 57—68%.

В настоящее время для предохранения витаминов от прямого контакта с химически активными веществами в комбикормовой промышленности применяют в основном стабилизированные формы ряда витаминов (А, Е, D и др.) в виде мельчайшей крупицы, в которой витамин заключен в желатиновую капсулу. Капсула может разрушаться при сильном механическом воздействии, например, при сверхдлительном перемешивании кормовой смеси.

Большие потери витаминов могут происходить уже в процессе и изготовления кормов, и зависит они от применяемой технологии. Так, по нашим данным, содержание витамина С в форелевых кормах при их гранулировании снизилось на 22, а при экструдировании кормов той же рецептуры на 47—68, витамина Е — соответственно на 11 и 25% (Остроумова и др., 1998). В связи с этим в технологический процесс экструдирования были внесены изменения, позволившие практически полностью сохранять витамины, которые стали вводиться после проведения экстракции основной кормовой смеси.\*

Потребности в витаминах у рыб, определяемые разными авторами, обычно сильно колеблются (см. табл. 67), в том числе и по причинам, указанным выше.

Для характеристики активности жирорастворимых витаминов часто используют интернациональные единицы (ИЕ). Ниже приводится перевод их в весовые единицы:

1 ИЕ витамина А соответствует 0,3 мкг чистого ретинола;

1 ИЕ витамина D соответствует 0,025 мкг кристаллического D<sub>3</sub>;

1 ИЕ витамина Е соответствует 1,0 мг α-токоферола (Halver, 1982).

Признаки дефицита витаминов представлены в табл. 68, в которой собраны сведения многих авторов, в том числе учтен и опыт ГосНИОРХ.

## Признаки недостаточности

Витамины	Дососые
1	2
А (ретинол)	Плохой аппетит, снижение скорости роста, высокая смертность. Плохое зрение, катаракта, слепоты. Покраснение окраски тела, деформация жаберных крышек (кулообразный вид). Кровоизлияние в кожу, глаза, анемия (снижение гемоглобина, числа и объема эритроцитов), уменьшение индекса печени.
Д, (холекальциферол)	Низкая эффективность использования корма, снижение скорости роста, ухудшение процессов костеобразования, нарушение кальциевого гомеостаза, что проявляется в изменении ультраструктуры белых мышечных волокон и нарушении их фракции — суlorии.
Е ( $\alpha$ -токоферол)	Плохой рост, повышенная смертность, жировая и нерожденная дегенерация печени, анемия (незрелые эритроциты разных размеров и формы). Скопление жидкости в полости тела, пучеглазие, оттопыривание жабр.
К, (викасол)	Замедление свертываемости крови, снижение объема эритроцитов, легкая анемия. Снижение индекса печени.
С (аскорбиновая кислота)	Плохой рост, плохая усвояемость корма, высокая смертность. Искажение позвоночника (лордоз, сколиоз), деформация жаберных крышек, кровоизлияние в кожу, печени, почки, мышечные массы. Анемия. Снижение содержания С в печени, нарушение гистоструктуры капилляров в глазах, жабрах, плавниках, скопление жидкости в брюшной полости.
В (витамины)	Снижение аппетита, плохой рост. Крайняя нервозность, конвульсии, неустойчивость, потеря равновесия, торжание жаберных крышек. Потемнение окраски. Атрофия мышц, отеки. Нарушение эритроцитов, побледнение печени.
В <sub>2</sub> (рибофлавин)	Пониженный аппетит, резкое снижение скорости роста вплоть до полного прекращения), вялость, высокая смертность. Нарушение координации движений, темная пигментация покровов. Нерод жаберных крышек и плавников, кровоизлияние в глаза, помутнение роговой оболочки глаз, анемия.
В <sub>3</sub> (пантотеновая кислота)	Плохой рост, плохой аппетит, крайне высокая смертность, быстрый летальный исход, раскрытые жабры, разрастание жаберного энделия, вздутие жаберных лепестков, их склеивание, вялость и ненормальность движений, ожирение печени, анемия.
В <sub>12</sub> (кобальт)	Плохой рост и усвоение корма, высокая смертность, ожирение печени, увеличение ее размера, кровоизлияния в почках и кишечнике, анемия, вздутие брюшка. Пучеглазие, побледнение окраски тела.

## витаминов у рыб\*

Карпы	Канальный сом
3	4
Плохой рост и аппетит, побледнение окраски тела, кровоизлияния в кожу, плавники. Пучеглазие, искривление жаберных крышек (сводчатость). Скопление жидкости в полости тела, отечность.	Плохой рост, кровоизлияние в почках, отеки, пучеглазие. Скопление жидкости в полости.
Признаки недостаточности не выявлены.	Плохое использование корма, плохой рост, низкое содержание фосфора, кальция в теле.
Плохой рост, снижение аппетита и усвояемости пищи. Мышечная дистрофия.	Дистрофия мышц. Отек сердечной мышцы, анемия (мелкие эритроциты, снижение объема эритроцитов). Периодические гемокридные отложения во внутренних органах. Побледнение покровов, скопление жидкости в теле.
Анемия, замедление свертываемости крови.	Кровоизлияние в кожу.
Снижение скорости роста. Наиболее выражены явления недостаточности у личинок на стартовых кормах и при сверхвысоких плотностях посадки. Искривление позвоночника. Точечные кровоизлияния в различных органах и тканях. Пучеглазие глаз.	Плохой рост, лордоз, сколиоз, кровоизлияния, снижение в теле кальция, плохая заживаемость ран, низкий гематокрит.
Плохой аппетит и рост, судороги, пучеглазие, побледнение покровов, мышечная атрофия, уменьшенное дыхание, инверсия плавников, кровоизлияние в кожу.	Плохой аппетит, плохой рост, повышенная смертность. Дисбаланс окраски, потеря равновесия.
Снижение аппетита и роста, высокая смертность, поражение нервов, слепоты, кровоизлияния в кожу, плавников, сердечной мышце.	Плохой рост, уморение позвоночника, помутнение хрусталика глаза, высокая смертность.
Снижение аппетита, плохой рост, одышка, склеивание жабр, отеки, кровоизлияния, анемия, пучеглазие.	Снижение аппетита, плохой рост и усвояемость корма, вялость движений, склеивание жабр, высокая смертность.
Плохой рост, жировое перерождение печени, увеличение ее размеров, кровоизлияние в кишечник.	—

1	2
$B_6$ (никотиновая кислота, РР)	Снижение темпа роста, плохой аппетит, резкие или затрудненные движения, мышечные спазмы во время покоя, повышенная чувствительность к солнечным лучам, отеки в желудке и заднем отделе кишечника
$B_{12}$ (пиридоксин)	Потеря аппетита, низкий темп роста, высокая смертность, быстрый летальный исход, расстройство координации движений, спиральные вращения, частое дыхание, сильная нервозность, судорожные движения, анемия, отеки в брюшной полости, обезбачивание серозной жидкости
Биотин ( $B_7$ , Н)	Потеря аппетита, прекращение роста, высокая смертность. Появление голубой слизи на плавничках, повреждение кожи, конвульсии. Дегенерация жаберного аппарата и чешуек. Жировая инфильтрация печени, нарушение синтеза жирных кислот и глицерина. Тромбоцитоз эритроцитов. Атрофия мышц
Ингилин (инозитол, инозитол, Н)	Плохой аппетит и рост, высокая смертность, повреждение кожи и хвостового плавника. Вздутое брюшко, жировая дегенерация печени, анемия
Фолиевая кислота ( $B_9$ , $V_3$ )	Плохой рост, вялость движений, темная окраска тела, деформация хвостового плавника, повышение индекса печени, сильная анемия, много незрелых эритроцитов
$B_{12}$ (цианокобаламин)	Анемия, медкие незрелые эритроциты, темная, низкий гемоглобин. Плохой аппетит и снижение темпа роста

\* При составлении таблицы использованы данные сводных обзорных работ и отдельные статьи: Kitamura et al., 1967; Halver, 1972, 1982; Остроумова, 1976б; Stefels, 1985; Шербина и др., 1992; Сепрева, 1998; Gayford et al., 1998; Waagbø et al., 1998.

## 7.2. Жирорастворимые витамины

### 7.2.1. Витамин А

Витамин А (ретинол) присутствует только в организме животных и содержится в продуктах животного происхождения. В растениях находится его предшественник — каротиноиды. Ретинол не синтезируется у животных из низкомолекулярных соединений, а поступает с животной пищей в готовом виде или образуется в результате расщепления каротиноидов, полученных с кормом. Предшественником витамина А у наземных позвоночных являются каротины (главным образом,  $\beta$ -каротины) телесных

3	4
Снижение аппетита, плохой рост, кровоподтеки на коже, высокая смертность, анемия, отеки слизистой желудка и кишечника	Плохой рост, анемия, кровяное слюнение, пучеглазие, высокая смертность, вялость, судороги, нарушение равновесия, повреждение кожи и плавников, деформация челюсти, болянь глаза
Снижение аппетита, плохой рост, высокая смертность, судороги, пучеглазие, скопление жидкости в брюшной полости, анемия, потеря ориентации и равновесия, быстрая гибель, пучеглазие	Снижение аппетита, плохой рост, нервные нарушения, судороги, высокая смертность
Снижение аппетита и роста. Снижение активности, мышечная дистрофия, конвульсии. Побледнение кожи, исчезновение пигментации	Плохой рост, депигментация кожи
Снижение аппетита, плохой рост, кожные язвы, особенно у основания спинного плавника	Не выявлены
Не обнаружены	Плохой рост, снижение аппетита, вялость
Анемия, снижение содержания белка в плазме крови, плохой рост, плохая усвояемость корма	Плохой рост, снижение гематокрита

растений. Для рыб провитамином А служат в основном ксантофиллы — астаксантин, кантаксантин, зеаксантин (Goodwin, 1984; Torrissen et al., 1989), которыми богаты водные беспозвоночные. Наибольшее количество астаксантина (главный каротиноид лососевых и многих других рыб) содержат ракообразные, являющиеся пищей рыб в молодом возрасте, а для многих и в течение всей жизни.

Таким образом, основным источником витамина А у рыб в природе является либо готовый витамин А, либо каротиноиды беспозвоночных, преимущественно ксантофиллы.  $\beta$ -каротин может поступать в небольшом количестве с микроводорослями, но, по современным представлениям, он даже не всасывается в кишечнике ряда рыб, например, у лососевых (Schiedt et al., 1985, 1986).

Отсутствие астаксантина — основного каротиноида лососевых в искусственных форельских кормах — приводит к дефициту витамина А в организме и негативно отражается на качестве производителей и их

потомства (см. тл. 5). В процессе созревания гонад астаксантин поступает с кормом, активно накапливается в овоцитах и в дальнейшем в ходе эмбриогенеза служит источником витамина А для развивающихся зародышей и выклюнувшихся личинок до перехода их к внешнему питанию. Кроме того, астаксантин необходим как источник витамина А и в стартовых кормах. Замечено (Christiansen, Torrissen, 1996), что личинки атлантического лосося слабо усваивают ретинол в связанной форме (ацетат, пальмитат), в которой он обычно находится в витаминных премиксах. При малом содержании астаксантина в корме личинки плохо росли, имели низкую концентрацию витамина А в печени и повышенную смертность. Увеличенные дозы астаксантина в рационе нормализовали эти показатели.

В организме рыб, особенно у пресноводных, основной витамин А ( $A_1$  — ретинол) может частично превращаться в форму  $A_2$  (детидоретинол).

Функции ретинола в организме рыб многообразны. Он оказывает влияние на рост, скелетообразование, плодовитость, зрение, обеспечивает нормальное состояние эпителия, является природным антиоксидантом.

### *Признаки недостаточности*

Признаки недостаточности ретинола проявляются в плохом аппетите, низком темпе роста, светобоязни, анемии, кровоизлиянии в глазах, коже, искривлении жаберных крышек, пучеглазии, сухости и тусклости рогового слоя глаза и др. (см. табл. 68). Многие эти признаки связаны с тем, что витамин А играет важную роль в защите эпителия различных физиологических систем (образование слизи с помощью мукополисахаридов), в том числе глаз. При отсутствии ретинола слизистая пленка подсыхает и функция тканей снижается (Steffens, 1985). При добавлении ретинола в пищу все явления, за исключением морфологических изменений жаберных крышек, обычно исчезают в течение нескольких недель.

### *Потребности*

Потребность в витамине А колеблется в пределах 1000—20000 ИЕ на 1 кг сухого корма, в среднем в пределах 2000—10000 ИЕ/кг для разных видов рыб (см. табл. 67).

Жирорастворимые витамины, в том числе и ретинол, накапливаются в организме и при избыточном поступлении могут быть токсичными. Но у рыб признаки гипervитаминоза появляются только при очень больших

дозах витамина А. Например, у речного гольца при поступлении витамина А с кормом в количестве 600000 ИЕ/кг не было установлено каких-либо отклонений от нормы. Неотоксичной для радужной форели оказалась доза в 124000 ИЕ/кг сухого корма (Steffens, 1985). Но добавление к рациону форели витамина А в количестве 2200000 ИЕ/кг привело к отставанию в росте, снижению гемоглобина, числа и объема эритроцитов, к появлению некроза хвостового плавника (Poston et al., 1966).

### *Витамин А в печени в зависимости от разных факторов*

В большом количестве ретинол может накапливаться в печени рыб; что служит показателем обеспеченности организма витамином. В серии работ, выполненных в лаборатории физиологии и кормления рыб ГосНИОРХ, была установлена зависимость накопления витамина А в печени рыб от сезона, температуры, возраста, половых циклов (Лоянич, 1974; Рождественская, 1976; Коморкина, 1993; Шумилина, Козьмина, 2000). Расход ретинола в процессе интенсивного роста и созревания овоцитов у форели отражался на его содержании в печени, которое снижалось у самок в 1,2—2,8 раза по сравнению с самцами (Лоянич, 1974; Рождественская, 1976). После нереста в ходе резорбции икры у пеляди отмечено увеличение витамина А по сравнению с преднерестовым периодом примерно в 2 раза как у озерных рыб, так и у рыб, содержащихся на искусственных кормах в садках. Так, содержание витамина А в печени озерной пеляди возросло с 4,0 до 7,7, а у садковой — с 3,1 до 6,2 мг% (Шумилина, Козьмина, 2000). Заметно повысилась концентрация в печени в это время и других физиологически активных веществ — каротиноидов, витамина Е.

В условиях низких зимних температур в большинстве случаев наблюдалось уменьшение витамина А в печени у форели и карпа. Так, по данным Н. А. Коморкиной (1993), постепенное (0,5—1,0° в сутки) снижение температуры воды с 20 до 7°С вызвало значительное падение содержания витаминов А и Е в печени сегодеток карпа (массой около 50 г). При этом снижение отмечалось не только у рыб, не получивших витаминную добавку с кормом, но и, в меньшей степени, у сегодеток, корма которых обогащались этими витаминами. Автор объясняет полученные результаты участием ретинола и токоферола в адаптивных процессах у рыб к низким температурам. Косвенно это подтверждается и в опытах Е. Н. Рождественской (1976), отметившей очень медленное накопление ретинола (при добавлении его в корм) в печени форели при низких температурах. В условиях 5—6° в рацион форели, не получившей ранее добавки ретинола, стали



вводить высокие дозы витамина А (30000 ИЕ/кг корма). В течение трех недель его уровень в печени не менялся и держался около 0,2 мг%. Лишь на 23-й день содержание ретинола поднялось до 1,6 и к 45-му дню достигло 3,5 мг%. Таким образом, витамин использовался в жизнедеятельности форели при низких температурах, и только после длительного его поступления в значительных дозах он стал резервироваться в печени. Отметим, что во всех этих опытах в рационы не добавлялись каротиноиды, и поэтому источником витамина А были только компоненты корма и добавки ретинола.

#### Витамин А в кормах при хранении их в разных условиях

Витамин А быстро окисляется под воздействием кислорода воздуха и солнечного света. Он разрушается в присутствии продуктов перекисного окисления липидов, при контакте с тяжелыми металлами с переменной валентностью (железо, медь). В комбикормовой промышленности обычно для приготовления витаминных премиксов используется стабилизированная форма ретинола в виде порошка, состоящего из мелкой крупки, в которой частицы витамина окружены желатиновой капсулой, предохраняющей его от окисления. Капсулы могут разрушаться при механическом воздействии, под влиянием влаги и т. д. В этом случае витамин входит в прямой контакт с другими активными веществами премикса или корма и разрушается. Определенное количество ретинола теряется уже при изготовлении гранул. В дальнейшем потери его увеличиваются в зависимости от длительности и условий хранения.

В специальных опытах, проводимых в нашей лаборатории по определению сохранности ретинола в рыбных гранулированных кормах, получали очень пеструю картину. При хранении гранулированных кормов в них происходило взаимосвязанное биохимическое и изменение. Продукты окисления липидов вызывают потерю биологически активных форм витаминов, в том числе ретинола, и, наоборот, некоторые витамины, например Е, С, являясь природными антиоксидантами, способствуют сохранению липидов, а следовательно, и сбережению витамина А. Изменение содержания ретинола в гранулированных кормах зависело от качества исходного сырья (которое влияет на дальнейшую скорость окисления липидов в кормах: Шабалина и др., 1986), от состава корма (реципура), присутствия других витаминов — природных антиоксидантов, от вида упаковки, в которой хранились гранулы, от света, температура и т. д. (Остроумова и

др., 1975; Князева, Остроумова, 1976; Лукошкина, 1988; Остроумова и др., 1991а). Наши данные подтвердили положение о том, что с генезисом разрушения витамина А находится в прямой зависимости от величины перекисных чисел липидов (Кизеветтер, Алексеева, 1972).

При хранении форелевых кормов с высоким содержанием рыбной муки (50%) потери витамина А уже через 3 мес. составили 75, а через 5 — 83% (Князева, Остроумова, 1976). Именно к этому времени, по данным А.А. Шабалиной (1976), в этих кормах значительно ухудшились показатели качества жира — к 3-5-му месяцу хранения кислотное число возросло с 40 до 66—72 мг КОИ/г; а окислительности — с 1,3 до 2,0—6,4%.

Снижение витамина А в кормах по мере их хранения отражалось и на аккумуляции ретинола в печени форели (табл. 69), потреблявшей эти корма (Остроумова и др., 1975).

В карповых кормах, содержащих, по сравнению с форелевыми, значительно меньше рыбной муки (5—20%), витамин А в течение первых трех месяцев практически не разрушался, если исходные компоненты кормов были достаточно качественными (Лукошкина, 1988). В дальнейшем потери витамина А зависели от условий хранения кормов (рис. 18—20). Потери были меньше в разных кормах при хранении в темноте, при низких температурах (8—9°), при упаковке в бумажные мешки вместо полиэтиленовых (Остроумова и др., 1991а).

Источником витамина А является рыбий жир — 200—500 тыс. ИЕ/кг (Хенниг, 1976). Провитамином А для рыб служат астаксантин, кантаксантин, зеаксантин, а для карповых — еще и β-каротин.

Таблица 69

Изменение содержания витамина А в кормах и печени форели в ходе опытов, мг%

Варианты корма *	Витамин А			
	В корме		В печени	
	август	октябрь	август	октябрь
1	0,180	0,150	0,430	0,112
3	0,256	0,150	0,750	0,024
5	0,476	0,342	2,01	1,254

\* Варианты кормов отличались разным содержанием рыбной, мясо-костной муки, фсфатидов

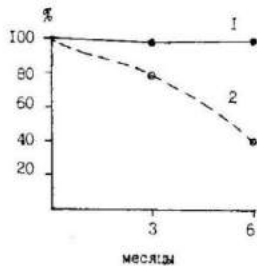


Рис. 18. Содержание витамина А (в % к исходному) в стартовом корме Эквиво при хранении без света (1) и на свету (2)

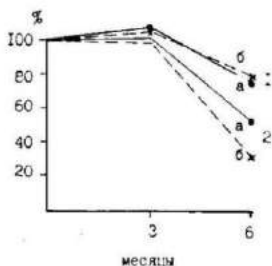


Рис. 19. Содержание витамина А (в % к исходному) в кормах при хранении их в условиях 9° (1) и 18° (2): а корм 12, 80,6; корм 16 — 82

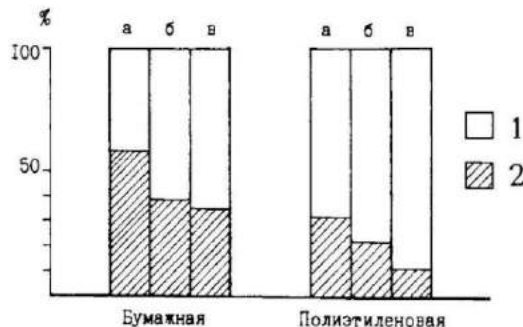


Рис. 20. Влияние вида упаковки на содержание витамина А (в % к исходному) в разных кормах. Хранение в холодильнике (9°С) в течение 9 мес.: а корм 12, 80,6 — корм 16, 80, в — корм 17, 89  
1 — исходное содержание витамина А,  
2 — содержание витамина А после 9 мес. хранения

## 7.2.2. Витамин D

Витамин D (кальциферол,  $D_2$  — эргокальциферол,  $D_3$  — холекальциферол) играет важную роль в минеральном обмене высших животных. Он способствует поглощению кальция и фосфора из кишечника, поддерживает их уровень в крови, активизирует переход из крови в костную ткань, непосредственно влияя на минерализацию скелета (Емельяна и др., 1970). В тканях животных и растений имеются физиологически неактивные провитамины D, которые переходят в активную форму только под влиянием ультрафиолетовых лучей.

Роль витамина D в организме рыб изучена мало. По имеющимся сведениям, потребности разных видов рыб в витамине D колеблются от 500 до 3000 ИЕ/кг корма (см. табл. 67). Эффективность действия холекальциферола ( $D_3$ ) более высокая, чем эргокальциферола ( $D_2$ ).

Потребности молоди форели в витамине  $D_3$  в условиях температуры 15° и низком Са в воде находятся в пределах 1600–2400 ИЕ/кг диеты (Halver, 1982). Признаки дефицита у форели выражались в плохом росте, изменении структуры скелетной белой мускулатуры и ее функции (см. табл. 68). В плазме увеличивалось содержание триптофанона. У ситов отмечены недоразвитие жаберных крышек и искривление позвоночника (Сергеева, 1998).

При дефиците витамина D потребность в кальции и фосфоре увеличивается.

Передозировки витамина D опасаться не следует, так как признаки гипervитаминоза возникают лишь при очень больших дозах, превышающих потребности в несколько сотен раз. Так, у молоди форели, получавшей витамин D в количествах 4000, 104000 и 1004000 ИЕ/кг корма, не обнаружили изменений в скорости роста, затрат корма, выживаемости. Однако рыбы, получавшие наивысшую дозу (свыше 1 млн ИЕ/кг), имели повышенное содержание Са, Mg и P в коже (Steffens, 1985). Но при скормливаниях молоди гольца в течение 40 недель витамина  $D_3$  в еще большей дозе (3750000 ИЕ/кг) отмечалось увеличение уровня кальция в крови и объема эритроцитов. Но даже и в этом опыте не наблюдали изменения скорости роста и выживаемости рыб (Halver, 1982).

В комбикормовой промышленности при изготовлении премиксов  $D_3$  используется в виде стабилизированного порошка на желатиновой или желатиново-сахаро-крахмальной основе, которая предохраняет его от окисления. Хорошим источником витамина D служит рыбий жир. При его применении обращают внимание на срок годности и содержание витами-

на в жире. Если в корме присутствуют окисленные жиры, костная мука, мел, сернистые соли микроэлементов, то в течение месяца витамин D рыбьего жира в таких кормах полностью разрушается (Емелина и др., 1970).

### 7.2.3. Витамин E

Витамин E (токоферолы) объединяет группу соединений, близких по химической структуре, но различных по биологической активности. Токоферолы широко распространены в растительном и животном мире, но не синтезируются в организме животных и должны поступать с пищей. Наибольшей активностью обладает  $\alpha$ -токоферол. Он преимущественно и используется для кормления.

Витамин E является природным антиоксидантом и, будучи жирорастворимым соединением, действует в липидной фазе. Он подавляет свободнорадикальные процессы в фосфолипидах мембран клеток и субклеточных структур, богатых легко окисляющимися высоконенасыщенными жирными кислотами. Сдерживая развитие перекисного окисления липидов, витамин E стабилизирует клеточные мембраны, предохраняя их от разрушения, и в этом его главное биологическое значение.

Дефицит витамина E приводит к нарушению целостности клеточных мембран, вызывает дегенеративные и дистрофические изменения в мышцах, в нервных клетках, клетках печени, повышает проницаемость и ломкость капилляров, снижает устойчивость эритроцитов (Абрамова, Оксенгендлер, 1985), нарушает целостность половых клеток. Одной из первых реакций на недостаток E является повышение хрупкости оболочек эритроцитов и увеличение их гемолиза под влиянием перекисей (Емелина и др., 1970). При обогащении рационов животных  $\alpha$ -токоферолом состояние эритроцитов нормализуется. Устойчивость клеток красной крови к окисляющим агентам используется в качестве теста на обеспеченность животного витамином E.

Действие витамина E взаимосвязано с селеном и серосодержащими аминокислотами — метионином, цистеином (Вальман, 1977). При совместном их применении антиоксидантный эффект усиливается. Возможна и их частичная взаимозаменяемость.

Существует взаимосвязь витамина E и с другими антиоксидантами — витамином A, C, каротиноидами. Все вышесказанное относится и к рыбам.

### Признаки недостаточности

Дефицит витамина E в рационах рыб вызывает многочисленные нарушения, из которых у лососевых наиболее часто встречается анемия, появление в крови незрелых эритроцитов разных размеров (анизоцитоз) и разной формы (пойкилоцитоз), периодная дегенерация печени, скопление жидкости в полости, пучелание и др. (Halver, 1982; Steffens, 1985). Все эти симптомы указывают на избыточность продуктов перекисного окисления липидов в организме, на истощение антиоксидантной системы и, в том числе, на дефицит витамина E.

Подобные симптомы широко известны в практике форелеводства при использовании недоброкачественных окисленных кормов, что вызывает ослабление противокислительной защиты и, как следствие этого, жировое перерождение печени, снижение стойкости эритроцитов, напряжение в кровотоке, когда в русло крови выбрасываются мелкие, далеко не созревшие еще эритроциты. При этом уровень гемоглобина часто падает до 2 г% и ниже (при норме 8—10 г%), цвет крови становится розовым, количество эритроцитов снижается до 0,04—0,2 млн/мм<sup>3</sup> крови (норма 1,1—1,3 млн/мм<sup>3</sup>), мелкие незрелые формы их в таких случаях составляют основную массу клеток крови — 80—90% (Остроумова, 1979а, 1997). Эти признаки наблюдались у форели уже через 2—3 мес. потребления кормов с высокими перекисными числами (выше 0,3% J<sub>2</sub>; Шабадина, 1976; Карташова и др., 1987).

Карпы менее требовательны к качеству корма. Симптомами дефицита антиоксидантов у них отмечаются реже, позднее и выражаются чаще в дистрофии мышц — болезни «острой спины», болезни «Секоке» (Хасимото, Окаити, 1968; Watanabe, 1982), снижении скорости роста.

В опытах, проводимых в условиях теплых вод в садках (Остроумова, 1978), карпы, получавшие корма с истекшим сроком хранения, значительно (на 28—35%) отставали по росту от рыб, питавшихся кормами того же состава, но при нормальных сроках хранения (табл. 70). Опыт продолжался в течение июня—октября. Температура воды летом составляла 26—30°, в сентябре—октябре опустилась до 18—19 °С. Гематологические показатели у рыб из всех вариантов не отклонялись от нормы. В продолжение всего вегетационного периода других симптомов нарушения, кроме отставания в росте, не появлялось.

Нам представляется, что причина большей устойчивости карпа к недоброкачественным кормам связана с известной их способностью, в отличие от форели, синтезировать в достаточном количестве аскорбино-

Таблица 76

Влияние продолжительности хранения корма на рост и показатели крови карпа

Рецепт корма	Срок хранения корма, мес.	Индивидуальная масса рыбы, г		Продукция с 1 м <sup>2</sup> , кг	Белок сыворотки крови, г%	Гемоглобин, г%	Число эритроцитов, млн·мм <sup>-3</sup>
		начальная	конечная				
1-75	1-4	68	898	188	3,67	10,6	1,62
1-75	8-12	65	647	122	3,39	11,1	1,70
16-76	1-4	72	867	170	4,08	12,6	1,72
16-76	8-12	68	563	106	4,26	11,7	1,66

ую кислоту, которая, будучи антиоксидантом, сберегает другие соединения, обладающие противоокислительной активностью, в том числе и витамин Е. Такое взаимодействие С и Е известно из животноводства (Вальдман, 1977). Кроме того, карпы не испытывают, видимо, недостатка и в других антиоксидантах, поступающих с пищей. В отличие от форели они способны утилизировать β-каротины растительных компонентов корма. Специфический же каротиноид лососевых астаксантин более или менее постоянно стал включаться в рацион форели лишь в 90-е гг. (на Западе), а в отечественные форелевые корма, не говоря уже о карповых, до сих пор обычно не вводится. При дефиците Е и отсутствии астаксантина форель страдает двух сильнейших экзотических антиоксидантов и оказывается беззащитной перед развитием процессов перекисления липидов, что выражается в жировом перерождении печени, анемии и в других признаках.

Длительное воздействие дефицита витамина Е практически у всех видов рыб вызывает возникновение сходных признаков, в том числе и у карпа. Иногда и у него, помимо дистрофии мышц, отмечаются жировое перерождение печени, анемия, пучеглазие, скопление жидкости в полости и т. д. Эти симптомы сопровождаются у всех рыб плохим ростом, потерей аппетита, высокой смертностью.

Введение в состав кормов рыб витамина Е повышает эффективность антиоксидантной системы в организме рыб. Например, включение в состав диеты африканского сомика α-токоферола в количестве 80, 200 и 500 мг/кг корма пропорционально увеличивало накопление витамина Е в печени, плазме крови, в мышцах и усиливало защиту липидов тканей от перекисления (Baker, Devis, 1996). В наших опытах (Остроумова и др., 1997; Остроумова, Мосейчук, 1997) добавление к пище форели астаксантина и природных дезитов во всех случаях приводило к значительному

(часто в несколько раз) увеличению резерва α-токоферола в печени. Таким образом, каротиноиды и дезиты, обладающие способностью тормозить развитие перекисного окисления липидов, оказывали сберегающее действие по отношению к биоантиоксиданту — витамину Е.

### Потребности

Потребности рыб в витамине Е зависят от количества жира, входящего в состав корма, особенно от степени его ненасыщенности. Большое количество полиненасыщенных жирных кислот в корме увеличивает потребности в витамине Е и селене (Lovell, 1996). Значительные колебания потребности в витамине Е (по данным разных авторов, от 20 до 500 мг/кг корма; см. табл. 67) могут быть связаны как с количеством жира, так и с содержанием биоантиоксидантов в кормах. При содержании в корме 1% линолевой кислоты потребность в витамине Е у радужной форели составляет 20—30 мг/кг корма. В форелевые корма с 15% липидов рекомендуется вводить витамин Е в количестве 100 мг/кг корма, а в корма с 5% сельдевого жира — 5—30 мг Е на 1 кг сухого корма (Steffens, 1985; Сергеева, 1998). В современных кормах для лососевых, содержащих до 30% жира и выше, витамин Е может достигать 500 мг/кг корма.

Показателем обеспеченности рыб витамином Е может служить его уровень в печени. По данным Н.Т. Сергеевой (1998), при содержании α-токоферола в корме форели (масса 50 г) 20 и 100 мг/кг его уровень в печени соответственно составил 4,4 и 10,7 мг/100 г сырой ткани.

Признаки гипервитаминоза витамина Е наблюдались при очень больших дозах в кормах голяка — 5000 мг α-токоферола и 1 кг корма (в контроле — 500 мг/кг). Через 20 недель кормления темп роста рыб, получавших гипердозу, понижился на 6,5%, объем эритроцитов — на 18% и уменьшилось содержание линолевой кислоты в печени по сравнению с контролем (Steffens, 1985).

### Витамин Е в кормах проoxidителей и при разных температурах воды

Сдерживая перекисное окисление высоконенасыщенных липидов, витамин Е способствует их накоплению в организме. Большую роль играет витамин Е в те периоды жизни рыб, когда потребность в полиненасыщенных жирных кислотах особенно велика. Например, для созревания гонад токоферола требуется больше, чем для роста самих проoxidителей.

Увеличение в рационе досося витамина Е с 60 до 270 мг/кг (Rosenlund, 1997) не повлияло на рост рыб, но повысило качество их половых продуктов (икры, спермы) и выживаемость молоди. Л. М. Кизязева (1981а) показала, что включение витамина Е и С (200 и 700 мг/кг) в корма производителей форели повышает абсолютную и относительную плодовитость самок, увеличивает размер икры и снижает ее смертность (табл. 71). Наибольшие различия по ряду показателей отмечены при добавлении витаминов к длительно хранящимся кормам.

С понижением температуры воды увеличивается содержание ненасыщенных жирных кислот в тканях и потребность в  $\alpha$ -токофероле повышается. При 6° она у форели выше, чем при 15° (Coweу et al., 1983; цит. по Сергеева, 1998). Это хорошо согласуется с данными, полученными Н. А. Коморкиным (1993, 2000), который показал, что адаптация семги к снижению температуры с 20 до 7° сопровождается повышенным расходом витамина Е и А и усилением перекисного гемолиза эритроцитов. Содержание витамина Е в печени падает с 5,11 до 0,84 мг%. Дополнительное включение  $\alpha$ -токоферола в рацион карпа в этих условиях (50 мг/кг корма) сдерживает падение концентрации его в печени и повышает устойчивость эритроцитов. В. К. Калкун (1990) отметила, что карпы, получавшие на теплых водах летом добавку витамина Е, имели зимой больше фосфолипидов в мышцах. По сравнению с летним периодом количество фосфолипидов у них возросло на 108, а в контроле — только на 27%. Видимо, избыточные непредельных жирных кислот при добавлении витамина Е

дало возможность в условиях низких температур повысить образование фосфолипидов, богатых высоконенасыщенными жирными кислотами, и тем самым лучше приспособиться к этим условиям.

### Витамин Е и рыбные продукты

Антиоксидантные свойства витамина Е проявляются не только в живом организме: он сдерживает прогоркание жира уже в кормах, а попадая в организм рыб, накапливается в мышцах, что в дальнейшем улучшает качество рыбных продуктов. Филе из таких рыб оказалось устойчивее к окислению при разных способах хранения — замораживании и др. (Cottage-1994; Albrektsen, Wathne, 1997; Gaylord et al., 1998). Для повышения качества рыбных продуктов рекомендуется включать более высокие дозы витамина Е в корма, чем это требуется для нормальной жизнедеятельности и роста рыб. Например, в рацион канального сома предлагается вводить 25—50 мг Е/кг корма, вместо необходимых для нормального роста 15 мг/кг (Gaylord et al., 1998). Низкие нормы Е в рационах сома объясняются малым количеством жира в его кормах.

Высокое содержание  $\alpha$ -токоферола (400 вместо 200 мг/кг) в корме с 30% жира для досося повысило после 12—15 недель кормления уровень Е в мышцах на 30% и заметно увеличило усвояемость каротиноидов, о чем свидетельствовали цвет филе, копченых продуктов и котлет из этой рыбы (Albrektsen, Wathne, 1997).

**Источники.** Витамин Е может поступать в организм рыб с растительными компонентами, особенно с их жирами (маслами). Зерно пшеницы, ячменя, кукурузы, овса содержит токоферол в количестве 20—60, горох, соя — 91—99, растительные масла — 150—300 мг/кг (Кушнев и др., 1994). Много витамина Е в молодой пастбищной траве, его количество в травяной муке — 170—210 мг/кг. Богаты токоферолами пшеничные зародышки 130—300 (Steffens, 1985), а особенно их масло — 2500—3000 мг/кг (Сергеева, 1998). В рыбной муке токоферол составляет 20—30 мг/кг.

### 7.2.4. Витамин К

Витамин К — антигеморрагический, необходимый для процесса свертывания крови, относится к группе хинонов. Известно несколько форм природного витамина К, в том числе филлохинон ( $K_1$ ), менахинон ( $K_2$ ), менадиол ( $K_3$ ). В практике кормления обычно используют синтетизированный  $K_2$  — викасол (бисульфитное производное менадиона). Иногда

Таблица 71

Влияние на показатели производительности форели добавления витаминов Е и С в корма (по Кизязевой, 1981а)

Корма	Абсолютная плодовитость, тыс. икр.	Относительная плодовитость, тыс. икр./кг	Средняя масса икринок, мг	Гибель икры при инкубации, %
12—75 (контроль)	3,22	2,34	45,5	40,3
12—75 + витамины Е и С	3,75	3,21	49,6	19,4
12—75 "старые" (контроль)	2,85	3,57	43,8	71,0
12—75 "старые" + витамины Е и С	3,73	3,47	48,3	42,0

применяют менадион-натрий-бисульфит. При хранении витамин К неустойчив.

Рыбам витамин К требуется для синтеза плазменных белков, принимающих участие в свертывании крови — протромбина и тромбoplastина (Halver, 1982). Синтез витамина К кишечной микрофлорой, который обеспечивает всю потребность в витамине у теплокровных животных (особенно у жвачных), для рыб либо вообще не описан, либо, по другим данным, если и существует, то не может покрыть полностью потребности в витамине. Поэтому витамин К должен присутствовать в рационе рыб. Дефицит его в пище проявляется в замедлении свертываемости крови, появлении кровоизлияний в тканях, снижении гематокрита (см. табл. 68), но обычно не отражается на скорости роста и выживаемости рыб.

Потребность в витамине К колеблется в среднем в пределах 3—10 мг/кг корма (см. табл. 67). Избыточные дозы витамина К в виде менадион-натрий-бисульфита (2400 мг/кг) не отражались негативно на свертываемости крови, уровне гематокрита, скорости роста и выживаемости рыб (Halver, 1982). В то же время Штреффенс (Steffens, 1985) считает, что повышенные количества менадиона могут быть токсичными, в отличие от  $K_1$  и  $K_2$ , а Н. Т. Сергеева (1998) сообщает о более высокой токсичности и меньшей активности синтетических витаминов по сравнению с естественными, но из синтетических самый высокоактивный и малотоксичный — викасол ( $K_3$ ).

Витамин К богата мука из водорослей, травяная мука. В клеверной муке его содержится до 80, в люцерновой — 18—25 мг/кг. Мало витамина К в зерне злаковых (0,5—0,8 мг/кг) и бобовых (2,5 мг/кг), так же как и в рыбной муке — 2—5 мг/кг (Хенни, 1976).

### 7.3. Водорастворимые витамины

#### 7.3.1. Витамин С

Большинство животных могут синтезировать витамин С (аскорбиновую кислоту) для нормального роста и жизнедеятельности. Но приматы, морские свинки, беспозвоночные, некоторые виды птиц и большинство рыб не обладают этой способностью. У них отсутствует фермент L-гуано-лактон-оксидаза, которая катализирует последнюю ступень синтеза витамина (Lovell, 1987; Miyasaki, 1995). При проведении специальных исследований активность этого фермента не обнаружена (Yamamoto et al.,

1978) у многих костистых рыб, в том числе у радужной форели, аю, угря, морского караса, желтохвоста, тилапии. Слабая активность отмечена у карпа и канального сома, что свидетельствует о возможном синтезе витамина С. Но по другим данным, в печени и почках канального сома этот фермент отсутствовал (Wilson, 1973), и для этих рыб неоднократно описаны типичные признаки дефицита витамина С. С другой стороны, несмотря на обнаруженную слабую активность фермента у карпа, убедительными опытами (Sato et al., 1978b) на рыбах разного возраста и массы (0,25 и 35 г) показано, что для карпа аскорбиновая кислота не является незаменимым фактором питания. Никаких симптомов дефицита витамина не наблюдалось в течение 84 недель содержания на диете, лишенной аскорбиновой кислоты, и, следовательно, карп может синтезировать ее в достаточном количестве. Навб большой опыт работы с карпом на теплых водах также свидетельствует о том, что он малочувствителен к дефициту аскорбиновой кислоты в корме.

#### Признаки недостаточности

Для многих видов рыб, в том числе для радужной форели, ручьевой форели, кижуча, канального сома, японского угря, морского караса и других видов, обнаружены характерные признаки дефицита витамина С: искривление позвоночника (дурью, склиоз), кровоизлияние во внутренних органах, в глаза, кожу, снижение гемоглобина, числа эритроцитов крови, деформация (укорочение) жаберных крышек, эрозия плавников, уменьшение аппетита, скорости роста и др. Эти многочисленные симптомы объясняются широким спектром действия аскорбиновой кислоты в организме рыб благодаря исключительной биологической активности, участием в окислительно-восстановительных процессах. Многие типичные признаки недостаточности витамина (дурью, склиоз, плохое заживление ран и др.) объясняются нарушением синтеза коллагена, в основном снижением интенсивности образования гидроксипролина, входящего в его состав. Так, у страдающих от дефицита аскорбиновой кислоты сомиков содержание коллагена уменьшилось на 42%, и он был обделен гидроксипролином (Wilson, Poe, 1973).

Коллаген — важный компонент костей, кожи, хряща, эндотелия сосудов крови, и именно эти ткани повреждаются при недостатке витамина С. Играющего большую роль в образовании этого белка опорных тканей (участие в синтезе гидроксипролина, гидроксизина).

Витамин С играет важную роль в работе антиоксидантной системы. Благодаря антиоксидантным свойствам он защищает клетки от окислительного повреждения, восстанавливает витамин Е в его метаболически активную форму, сберегая токоферолы для участия в предотвращении перекисного окисления липидов. Аскорбиновая кислота действует как синергист витамина Е и селена. Поэтому от обеспеченности витамином С зависит уровень в организме таких важных компонентов противоокислительной биологической системы, как токоферолы и глутатионпероксидаза, в состав которой входит селен (Абрамова, Оксегендлер, 1985). Аскорбиновая кислота обладает способностью проявлять защитный эффект и при недостатке витаминов А, В<sub>1</sub>, В<sub>2</sub>, В<sub>6</sub> и других, что тоже, видимо, можно объяснить провитаминистым действием аскорбиновой кислоты и этих витаминов. Предполагается, что и существенная роль ее в усилении иммунных реакций и повышении устойчивости рыб к инфекционным заболеваниям объясняется антиоксидантными свойствами (The effect of vitamin C in fish health, 1997 — пресект фирмы Roche).

Между витаминами С и А существуют сложные взаимоотношения. Гипервитаминоз витамина А снижает содержание аскорбиновой кислоты в организме животных и может вызвать признаки С-авитаминоза. Некоторые авторы (Primbs, Sinnhuber, 1971) даже склоняются к мысли о том, что дефицит витамина С у форели вызывает лишь избыток витамина А в корме. Но с другой стороны, известно, что при нормальных дозах ретинол способствует улучшению обмена аскорбиновой кислоты, а витамин С снижает расход витамина А и увеличивает его депонирование в печени. При дефиците витамина А наблюдается торможение синтеза и снижение аккумуляции витамина С в печени животных (Терруан, 1969; Вальман, 1977).

Анемия, возникающая у радужной форели и других рыб при дефиците витамина С, может быть связана с нарушением синтеза гемоглобина из-за недостатка железа, в обмене которого аскорбиновая кислота играет большую роль (всасывание железа, освобождение его из трансферрина — транспортного белка, поступление в ткани). Кроме того, витамин С восстанавливает в метаболически активную форму фолиевую кислоту, которая играет важную роль в кроветворении. Считается, что при быстром разрушении витамина С в кормах анемия наступает именно из-за нарушения обмена фолиевой кислоты.

Потребности в витамине С у рыб колеблются в широких пределах — от 30 до 1000 мг/кг сухого вещества корма (см. табл. 67). То же отмечают и для других видов рыб, не приведенных в данной таблице. Например, у ранней молоди гибрида морского окуня (масса 0,55 г) потребность оказалась низкой (температура воды 25—27°) и составила, по мнению авторов, 22 мг С/кг корма (Sealey, Gatlin, 1999), а у молоди индийского карпа (Mahajan, Agrawal, 1980) — очень высокой — 650—750 мг/кг (испытывали дозу от 60 до 1200 мг при 0 в контроле) в условиях оптимальной температуры (25—30 °С). Симптомами дефицита витамина С у молоди индийского карпа — деформация тела, кровоизлияния, искривление позвоночника, некроз плавников, потеря аппетита, проявились при меньших дозах на 65—150-й день опыта. Характерно, что деформация тела зарегистрирована уже на 65-й день, а потеря аппетита — только на 150-й. Смертность на авитаминозной диете к концу опыта (240 дней) достигла 42, в то время как с оптимальным уровнем витамина С — лишь 10%.

Включение в рацион личинок чира высокой дозы витамина С (1000 мг/кг по сравнению с 300 мг/кг) вызвало повышенную активность питания, ускорение развития и темпа роста, благоприятно отразилось на выживаемости (Князев, Богданова, 1983).

Большие колебания потребностей могут быть связаны с видом рыб, возрастом (размерами), этапами жизненного цикла, здоровьем рыб, условиями содержания (особенно температура), составом корма, присутствием других витаминов и т.д. На величине указываемого необходимого уровня витамина С может отражаться желание авторов компенсировать его потери в процессе изготовления и применения кормов. Уникальная физиологическая роль аскорбиновой кислоты и безвредность при некотором избытке поступления является причиной того, что вводимые дозы часто превышают истинные потребности рыб.

Молодые быстрорастущие рыбы требуют больше витамина С, чем рыбы старшего возраста. Это показано как на лососевых (Sato et al., 1978a; Halver, 1982), так и на канальном соме (Lovell, 1987). Чтобы обеспечить нормальный рост радужной форели и кижучу массой менее 1 т, нужно было вводить соответственно 100 и 50 мг/кг витамина С (Halver, 1982), в то время как радужной форели массой 7 г — 40 мг/кг корма (Hilton et al., 1978). Однако при составлении рецептов коммерческих кормов это количество (40 мг/кг), по мнению авторов, следует повысить в расчете на потери витамина в процессе изготовления кормов и их эксплуатации.

Для оптимального роста канального сомика массой 10 г и развития костей требовалось витамина С 60 мг в 1 кг корма, а подростки рыбы (масса 50 г) — уже только 30 (Lovell, 1987).

#### **Витамин С при болезнях и стрессах**

Качество витамина С, необходимое для нормального роста и предотвращения симптомов дефицита, сильно отличается от потребности в витамине у рыбы, пораженной бактериальной инфекцией, страдающей каким-нибудь другим недугом или находящейся в стрессовой ситуации. Например, у радужной форели, получавшей в рацион свыше 500 мг/кг аскорбиновой кислоты, существенно увеличивалось количество антител, что помогло ей лучше справиться с бактериальной инфекцией (Navarro, Halver, 1989). При включении в рацион атлантического лосося в течение шести месяцев витамина С в дозах 40, 400, 2000 и 4000 мг/кг, впоследствии подверженного бактериальному заражению (*Aeromonas salmonicida*), наиболее устойчивыми оказались особи, содержащиеся на максимальной дозе — 4000 мг/кг (Waagbø et al., 1993). У этих рыб через 11 и 17 недель после вакцинации продукция специфических антител, активность лизоцима и комплемента были значительно выше, чем у рыб из других вариантов. Так же реагировала и молодь канального сома (Li, Lovell, 1985), получавшая дозы витамина от 0 до 3000 мг/кг корма. Смертность рыб при экспериментально вызванной бактериальной инфекции (*Edwardsiella ictaluri*) снижалась по мере увеличения количества витамина в корме: 100% гибель при его дефиците, 15 — при дозе 300, 0 — при 3000 мг/кг. Соответственно при высоких дозах улучшались показатели иммунной реакции. При увеличении содержания витамина от 30 до 300 мг/кг разницы в продуцировании антител, активности комплемента и фагоцитоза не замечено. Однако при 3000 мг/кг эти показатели существенно повысились.

Для молоди канального сома, получавшей аскорбиновую кислоту в количестве от 0 до 150 мг/кг (Durve, Lovell, 1982) в течение 14 недель 30 мг/кг витамина С было достаточно для нормального роста и предотвращения развития типичных признаков дефицита (лордоз, сколиоз, снижение уровня коллагена в костях). Однако более высокую устойчивость к инфекции (*Edwardsiella tarda*), особенно при низкой температуре (23 °С), проявили рыбы, получавшие витамин в количестве 150 мг/кг диеты. При 33° эта добавка оказала меньший эффект в повышении устойчивости, что автор связывает с усилением естественных механизмов резистентности у рыб в условиях, близких к оптимальным высоким температурам (33°), и ослаблением этих механизмов при низкотемпературном режиме.

Важную роль играет витамин С при стрессовых ситуациях. Так, периодически возникающую гипоксию лучше переносят рыбы, которым в корму добавляли высокие дозы аскорбиновой кислоты — 3000 мг/кг (Ishibashi et al., 1992).

Согласно проспекту фирмы Roche (The effect of vitamin C on fish health, 1997), в рацион рыб рекомендуется вводить следующие количества витамина С на 1 кг корма:

Форель	}	150 - 300 мг/кг
Лосось		
Угорь		
Карп	}	150 - 250 мг/кг
Тилapia		
Канальный сом		
Морской карась		
Морской окунь		

Витамин С вводится в стабилизированной фосфатной форме. Приводимые дозы выражены в свободной форме витамина С. В проспекте указано, что для поддержания здорового статуса при стрессах и болезнях норма витамина для всех рыб повышается до 1000 мг/кг и дается в течение 2—4 недель перед началом и после стрессовой ситуации. Такой режим введения витамина С рекомендуется при обловах, сортировках рыб, вакцинации, при выпуске рыб, в том числе смолтов, в естественные водосмы, в качестве профилактики заболеваний, при ослаблении после зимовки и т. д., т. е. во всех случаях ослабленности организма или при неадекватных условиях, когда предполагается напряженная работа иммунной системы и возникает необходимость усилить защитные силы организма.

#### **Витамин С в кормах производителей лососевых**

Аскорбиновая кислота является незаменимым фактором питания производителей. Овоциты, икра, личинки рыб богаты легкоокисляющимися высоконепредельными жирными кислотами. Стабилизирующую роль выполняют биоантиоксиданты, особенно токоферолы, витамин А, каротиноиды. Витамин Е играет, кроме того, важную роль в синтезе гормонов, участвующих в размножении. Аскорбиновая кислота, благодаря своим антиоксидантным свойствам, как уже сообщалось, сберегает витамин Е.



переводит его в активную форму и тем самым способствует нормализации развития, повышению качества и количества половых продуктов.

Крупные рыбы, не получая витамина С, могут хорошо расти, но способность к воспроизводству у них снижается. При недостатке аскорбиновой кислоты обнаружено уменьшение полового гормона у самок радужной форели и снижение количества протеина в желтке икры (Rosenlund, 1997). Производители требуют более высокого уровня витамина С и Е, чем молодь. Дефицит аскорбиновой кислоты влияет и на качество спермы — ее концентрацию, подвижность, а следовательно, и на эффективность оплодотворения икры.

При изучении распределения витамина С в тканях форели наибольшее его количество обнаружено в гонадах, а далее, с уменьшением концентрации, — в мозгу, головной почке, селезенке, печени, глазах, мышцах, сердце (Hilton et al., 1978).

Исследованиями, проводимыми в лаборатории физиологии и кормления рыб ГЕИНИОРХ (Князева, 1981а; Комаров, Князева, 1984), было показано, что длительное ежедневное добавление 700 мг С/кг (опрыскивание) даже к недавно изготовленным и гранулированным кормам (они изготавливались дважды в течение лета) в несколько раз увеличивает содержание витамина в печени и гонадах производителей форели, повышает концентрацию общего белка и холестерина в сыворотке крови, абсолютную и относительную плодовитость самок (табл. 72). При этом улучшается качество икры, которая имеет более высокую массу и меньшую (в 2 раза) смертность при инкубации. Производители, содержащиеся на кормах того же состава, которые хранились в течение 7 мес., плохо росли, половые продукты их отличались худшим качеством. Гибель икры превысила 70%. Ежедневное добавление витамина С в том же количестве (700 мг/кг) практически полностью восстанавливало плодовитость самок и жизнестойкость икры.

Положительное воздействие аскорбиновой кислоты на разные стадии репродуктивного процесса у рыб наблюдалось многими авторами на выголовенети (Waagbo et al., 1989), на качество яиц, выживаемость эмбрионов и личинок (Sandnes et al., 1984; Blom, Dabrowski, 1996). Добавление 115 мг С/кг корма радужной форели существенно повысило процент выклюнувшихся личинок (Sandnes et al., 1984). Авторы отметили, что производители форели должны получать столько аскорбиновой кислоты, чтобы обеспечить 1 г икры более 0,02 мг витамина, т. е. 2 мг на 100 г икры.

В современных условиях при содержании на хорошо витаминизированных кормах в гонадах самок форели и в икре после оплодотворения обнаруживается примерно в 10 раз больше витамина С: в яичниках —

Эффект добавления витамина С к кормам производителей радужной форели (по Князевой, 1981а)

Корм, рецепт	Длина, см	Масса, г	Плодовитость		Витамин С, мг%		Средняя масса икринок, мг	Отход при инкубации, %
			Абсолютная, тыс. шт.	Относительная, тыс. шт./кг	Печень	Яичники		
12—75	46,8	1400	3,22	2,34	4,6	13,9	45,6	40,3
12—75 - витамин С	45,0	1206	3,49	3,01	18,1	49,7	46,1	22,2
12—75 "старые"	40,5	843	2,85	3,57	3,5	13,1	43,8	71,0
12—75 "старые" - витамин С	43,7	1099	4,11	3,95	10,3	37,0	44,7	46,5

19,6—20,6, в икре — 20,4—21,8 мг% (Тимошина и др., 1997). Примерно такое же количество витамина было и в яичниках пеляди перед нерестом при содержании в садках на искусственных кормах (23,4 мг%) и в естественных условиях из озера (18,9 мг%) (Шумилина, Козьмина, 2000). При ежедневном опрыскивании гранулированных кормов большой дозой витамина С (700 мг/кг) уровень его в яичниках форели повышался до 40—50 мг% (см. табл. 72), что положительно сказалось на плодовитости рыб и качестве икры.

#### Витамин С в кормах при хранении их в разных условиях

Аскорбиновая кислота быстро окисляется под влиянием кислорода воздуха. Ее разрушение в кормах ускоряется при повышении температуры, в присутствии тяжелых металлов, продуктов перекисного окисления липидов.

В первые годы работы с гранулированными кормами для форели (Остроумова, 1973) мы обратили внимание на то, что через 2—3 мес. содержания на сухих кормах у рыб начинает снижаться уровень гемоглобина, число эритроцитов, количество сывороточного белка в крови. Содержание гемоглобина в дальнейшем падало до минимальной величины (менее 1 —

2 г% при норме 8—10), кровь становилась слабо-розовой, печень и жировое перерождения приобретала песочный оттенок. Эти патологические явления не возникали, если корма и подавали через каждые два месяца. Теперь уже очевидно, что подобные симптомы в первые месяцы были связаны прежде всего с быстрым разрушением витамина С в гранулах и неспособностью фореда синтезировать его в достаточном количестве. Положение усугублялось еще и отсутствием в кормах аскорбината (каротиноида), являющегося сильнейшим антиоксидантом.

Потери аскорбиновой кислоты происходят как во время и в процессе, так и в процессе хранения кормов. При гранулировании (сухом прессовании) теряется 22—25%, во время как при экструдировании, при котором создаются более жесткие условия (высокая температура 150—160°, повышенные давление и влажность), потери достигают 50—70% (Lovell, 1987; Остроумова и др., 1998). Окисление витамина С происходит уже в первые месяцы хранения гранулированных кормов (Soliman et al., 1987; Лукошкина, 1988; Остроумова и др., 1991а). При этом в первую очередь, одновременно с гидролизом жиров разрушается аскорбиновая кислота, и лишь затем, по нашим данным, после ее окисления происходят потери витаминов Е и А. Так, уже через 3 мес. хранения на складе в кормах разного состава терялось более 70% витамина С, а при хранении в холодильнике (9°) — менее 20—30% (табл. 73). Содержание витаминов Е и А в этот пе-

Таблица 73

Содержание витаминов (мг %) в кормовых кормах при хранении в условиях разных температур\*

Проценты кормов	Сроки хранения, месяцы	Витамин С		Витамин А		Витамин Е	
		18°	9°	18°	9°	18°	9°
12	0	41,4	41,4	0,21	0,21	11,70	11,70
	3	15,1	34,1	0,22	0,22	11,99	12,00
	6	8,4	27,8	0,09	0,14	2,12	3,98
16	0	46,1	46,1	0,25	0,25	11,34	11,34
	3	17,5	33,4	0,24	0,26	11,22	11,50
	6	8,4	27,8	0,08	0,17	2,79	4,99
Эквиво	0	38,2	38,2	0,33	0,33	7,48	7,48
	3	11,5	—	0,31	0,32	—	—
	6	8,9	19,5	0,33	0,32	5,02	5,04

\* Корма хранились в полиэтиленовых мешках на складе (средняя температура 18°) и в холодильнике (9°).

риод не изменилось, но через шесть месяцев, вне зависимости от температуры, их количество резко уменьшилось (кроме стартовых кормов Эквиво).

Высокую сохраняемость витаминов А и Е в Эквиво к шестому месяцу можно объяснить присутствием в этом корме большого количества (70%) углеводородных дрожжей на n-парафинах — паприне и его производного — ферментолізата паприна. Известна позитивная роль n-алканов в регуляции перекисного окисления липидов и повышении антиоксидантной активности в клеточных мембранах.

На сохранность витамина С в кормах помимо температуры оказывали влияние свет и вид упаковки. Лучшие результаты были получены при хранении кормов в бумажных мешках (вместо полиэтиленовых) в холодильнике при отсутствии света (рис. 21). В этом случае витамин С не разрушался в течение нескольких месяцев.

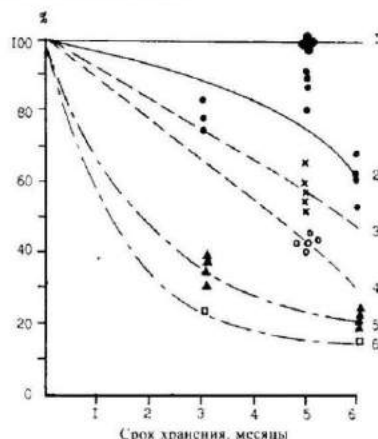


Рис. 21. Влияние комплекса факторов на содержание витамина С в кормах в процессе хранения (в % к исходному): 1 — холодильник, бумажная упаковка, без света; 2 — холодильник, полиэтиленовая упаковка, без света; 3 — склад, бумажная упаковка, без света; 4 — склад, бумажная упаковка, на свету; 5 — склад, полиэтиленовая упаковка, на свету; 6 — склад, полиэтиленовая упаковка, на свету.

С учетом быстрой прогоркаемости жиров в гранулированных кормах и потери витаминов, особенно аскорбиновой кислоты, предельные сроки хранения гранулированных кормов обычно не превышали двух месяцев (Шабалина, 1976) даже при введении синтетических антиоксидантов. В течение этого времени при условии использования в составе кормов качественной рыбной муки перекисные числа, характеризующие степень окисления липидов, обычно не увеличивались выше допустимого предела — 0,3% J<sub>2</sub>, а кислотные не превышали 30 мг КОН г. Л. М. Князева (1979) предложила способ, продлевающий время использования кормов, основанный на уникальных свойствах аскорбиновой кислоты. Способ заключался в ежедневном опрыскивании кормов во истечении гарантированных сроков хранения водным раствором витамина С (из расчета 1 г на 1 кг корма), что неизменно давало хорошие результаты — увеличивалось содержание гемоглобина и эритроцитов в крови, повышалась скорость роста рыб, снижались отходы молоди (Князева, 1981б).

Эффективность сохранения витамина С в кормах и накопление его в организме повышается с включением в состав кормов ряда синтетических антиоксидантов. Нарастание его содержания в печени отмечено при добавлении в рацион форели антиоксидантов этилендиаминтетрауксусной кислоты — ЭДТА (Мельникова, 1988) и кармолана (Сергеева и др., 1996; Лемперт, 2000).

### *Стабилизированные формы витамина С*

Проблема быстрого окисления аскорбиновой кислоты в рыбных кормах была решена в последние 10—15 лет за рубежом путем разработки и применения стабилизированных форм витамина С, которые отличаются повышенной устойчивостью (Lovell, 1987; Halver et al., 1993; Miyasaki, 1995 и др.). Существует много подобных производных аскорбиновой кислоты. Суть стабилизации состоит в том, что активная свободная группа витамина С защищается фосфатами или сульфатами, пальмитатами, глюкозидами и т. д.: L-аскорбил-2-монофосфат, L-аскорбил-2-полифосфат, L-аскорбил-2-сульфат, L-аскорбил-6-пальмитат, L-аскорбил-2-глюкозил и т. д. Наибольшее распространение в рыбных кормах получили фосфатные производные аскорбиновой кислоты. Именно они показали лучшие результаты при испытаниях на рыбах. Проведены многочисленные исследования по изучению влияния этих форм витамина С на организм разных видов рыб по сравнению с обычной аскорбиновой кислотой.

Кратко остановимся на некоторых работах последних лет.

В Японии (Miyasaki, 1995) подробно изучена судьба стабилизированной формы Аскорбил-2-фосфат (точнее — азаний-L-аскорбил-2-монофосфат) в организме радужной форели. По свидетельству автора, превосходную стабильность эта форма проявила уже в процессе изготовления кормов и при их хранении по сравнению с обычным витамином С. Через месяц сохранилось свыше 90% витамина С (в контроле — менее 20%). При проведении опытов молодь форели (масса 0,64 г) получала калорийно-крахмальную диету без витамина С (контроль), в другом варианте к этой базовой диете добавляли витамин в количестве 10, 20, 50 и 200 мг/кг и в третьем — эквивалентные этим дозам витамина аскорбил-2-фосфат в количестве 22, 43, 108 и 431 мг/кг корма. Температура воды в ходе опытов составляла около 16°.

Через 9 недель кормления у контрольных рыб появились типичные признаки дефицита аскорбиновой кислоты (портоз, сколиоз, кровоизлияния, пучеглазие). В конце 12-й недели снизился аппетит, что не замедлило отразиться на росте. У всех рыб других вариантов, получавших разное количество стабилизированной и обычной формы витамина С, даже при самом минимуме его (10 мг/кг) признаков авитаминоза не обнаружено. В печени и плазме подошвчатых рыб аскорбил-2-фосфат отсутствовал, что свидетельствовало о его быстром расщеплении до витамина С. Основной гидролиз происходил в пилорической области и стенке кишечника. Концентрация аскорбиновой кислоты в печени и крови в конце эксперимента была значительно выше у рыб, получавших стабильную форму, что, видимо, свидетельствует о постепенном разрушении в ходе опыта нестабильной иррадиантной формы витамина С в кормах. Что касается роста, конвертируемости пищи, гематокрита крови, то различия удалось установить только между контрольными рыбами (конечная масса 7,5 г), с одной стороны, и получавшими разные дозы того и другого витамина, с другой (конечная масса — 8,34–10,57 г).

Таким образом, опыты показали, что испытываемая стабильная форма аскорбиновой кислоты легко превращается в витамин С в организме форели и проявляет физиологическую активность, подобно витамину С (Miyasaki, 1995).

Далее автор рассмотрел мегадозы (1000 мг С/кг корма и соответствующую ему 2156 мг/кг стабилизированной формы С) и пришел к выводу, что такое количество аскорбил-2-фосфата не наносит заметного вреда, но все же снижает некоторые показатели, и поэтому новую форму С предлагается использовать при умеренных дозировках витамина.

Несмотря на то, что применяемый аскорбил-2-фосфат синтезирован промышленным способом, автор приходит к заключению, что это соединение может образовываться в печени форели так же, как и в других тканях многих рыб и животных. У них обнаружены ферменты, катализирующие как синтез, так и расщепление фосфатной формы С. Следовательно, она не является чужеродным соединением для рыб. Интересно, что другие авторы (Tucker, Halver, 1984; цит. по: Miyasaki, 1995), работавшие с сульфатной формой витамина С (L-аскорбил-2-сульфат), пришли к заключению, что она также образуется в организме рыб из витамина С, более того, является основным видом его резерва, поставляя аскорбиновую кислоту по мере надобности. Однако по другим данным, в печени атлантического лосося такой формы не обнаружено, но найдены другие связанные формы витамина С.

На молодых тилляпин (масса 0,1 г) исследовали возможность применения в кормах сульфатной и полифосфатной формы витамина С — аскорбил-2-сульфат и аскорбил-2-полифосфат (Abdelghany, 1996). Каждую форму вводили в расчете на активное вещество С по 5 и 50 мг/кг. В следующем варианте рыбы получили такое же количество обычной аскорбиновой кислоты. Выяснилось, что тилляпин, так же как и лососевые, не могут синтезировать С в достаточном количестве. Через 10 недель в контроле без добавления С и в опыте только с 5 мг/кг нестабилизированного витамина, который, видимо, уже окислился к этому времени, у рыб появились классические признаки его дефицита —lordоз, сколиоз, потемнение кожи, укороченные жаберные крышки, кровоизлияния. На кормах, включающих стабильные формы, при 5 и 50 мг/кг этих признаков не наблюдали. Лучший рост, конвертируемость пищи, выживаемость, накопление витамина С в печени имели рыбы, получавшие стабилизированную форму, эквивалентную 50 мг витамина С. При этом интенсивность роста была выше на 27,9% у рыб на сульфатной форме и на 36,2% — на полифосфатной, чем у рыб на корме с нестабилизированным витамином. В процессе хранения стабилизированный витамин С практически не разрушался в кормах в течение 14 месяцев.

Таким образом, для предотвращения симптомов дефицита аскорбиновой кислоты у тилляпин оказалось достаточно ввести стабилизированную форму в количестве, соответствующем 5 мг витамина С на 1 кг корма, а для интенсивного роста — 50 мг/кг. Обе испытываемые формы показали хорошие результаты, но, судя по приведенным в таблицах работы цифрам (Abdelghany, 1996), лучшие данные получены на аскорбил-2-полифосфате. Некоторое снижение скорости роста при использовании сульфат-

ных форм стабильной аскорбиновой кислоты по сравнению с фосфатными отмечали и другие авторы при проведении опытов на канальном соме, радужной форели и тилляпин.

Недавно (Amerio et al., 1998) было показано, что для морского окуня (масса 337 г) аскорбат-2-полифосфат (Rovimix Stay C — 25) с 25% активного витамина С имеет большую доступность и быстрее усваивается, чем аскорбат-2-сульфат. Rovimix Stay C — 25 содержит 1:3 монофосфата, 1:3 дифосфата и 1:3 полифосфата. В другой недавней работе (Seale, Gatlin, 1999) при скормливаннии молоди гибрида морского окуня (масса 0,55 г) такой же полифосфатной формы витамина С (Rovimix Stay C — 25) в количестве 0, 10, 20, 30, 45, 60, 75 и 150 мг/кг (в пересчете на активный витамин С) хорошие результаты получены при 20–30 мг/кг. У рыб, не получавших добавку витамина в течение 10 недель (в рационе обнаружено лишь 10 мг С/кг), снижались скорость роста, выживаемость и концентрация С в печени. Это и было признаком недостаточности его в организме. Других симптомов не отмечалось.

Во всех приведенных работах последнего времени обращают на себя внимание крайне малые количества (5–10 мг/кг) витамина С, необходимые для предотвращения типичных признаков его дефицита у разных видов рыб. Причем полное отсутствие витамина в корме приводит к появлению симптомов недостаточности (например, у молоди форели и тилляпин) только через 2–3 мес. Такое положение может служить объяснением разногласий, существующих в литературе по вопросам способности синтезировать витамин С (у радужной форели, канального сома). Заключение делается часто на основании отсутствия признаков дефицита аскорбиновой кислоты. Но, как видим, даже минимальные остаточные количества витамина в компонентах корма могут предотвратить возникновение этих признаков или, по крайней мере, отсрочить время их появления.

Интерес к стабилизированным формам витамина С возник и в нашей стране. Е. А. Гаматын и О. Г. Лемперт (1991) провели опыты с фосфорным эфиром аскорбиновой кислоты. В контроле молодь форели (начальная масса 0,5 г) получала 500 мг С/кг корма, в опыте — от 1 до 4 г испытываемой формы на 1 кг донца. Лучший результат получили при включении около 3 г этого соединения. Скорость роста повысилась на 25% при снижении затрат корма на 16%. По сравнению с контролем увеличился обмен белков, углеводов, липидов. Основные отличия в росте зафиксированы в последний период работы (продолжительность опыта — 60 дней). Видимо, к этому времени в контрольном корме произошли потери нестабилизированной формы витамина С, что и отразилось на интенсивности роста. То

же, по всей вероятности, имело место и в экспериментах, поставленных О. Т. Лемлерт (2000) с аскорбил-полифосфатом, который был введен в количестве 2000 мг/кг в рацион радужной форели (начальная масса 35 г). Эта доза соответствовала 500 мг/кг витамина С. В другом варианте форель получала 500 мг/кг обычной аскорбиновой кислоты, а в контроле — без ее добавки.

Через 90 дней кормления в печени рыб, получавших стабилизированную форму, концентрация витамина С была на 21,4% выше, чем у рыб, получавших обычный витамин, и на 93,7% выше, чем в контроле. Различия зафиксированы и в скорости роста, и в затратах корма на прирост. Кроме того, было продемонстрировано взаимодействие  $\alpha$ -токоферола со стабилизированной аскорбиновой кислотой. Добавление витамина Е (200 мг/кг корма) в корм способствовало еще большему сохранению витамина С, введенного в стабильной форме, и повысило эффективность действия аскорбиновой кислоты в организме форели, получавшей этот корм. Отмечена стимуляция скорости роста рыбы.

Приведенные результаты свидетельствуют о перспективности применения стабилизированных форм витамина С в отечественных кормах.

Отсутствие положительных результатов в работе В. Н. Раденко (1997), которая испытала несколько разных форм стабилизированной аскорбиновой кислоты на молоди радужной форели (начальная масса 7—8 г), скорее всего, связана с малой продолжительностью опыта (35 дней). Обычно признаки дефицита витамина С появляются в конце второго месяца кормления и позднее.

**Источники.** Поскольку витамин С подвергается быстрому окислению, его обычно нет в сухом кормовом сырье. Аскорбиновая кислота должна добавляться в корма. Наибольший эффект получается при добавлении ее в виде стабилизированной формы.

### 7.3.2. Витамины группы В

Витамины группы В (свыше 10 витаминов) входят в большинство случаев в состав основных ферментов, катализирующих различные реакции белкового, жирового и углеводного метаболизма. Относясь к водорастворимым, витамины группы В, в отличие от жирорастворимых, не накапливаются в больших количествах в организме и поэтому должны постоянно поступать с пищей. Очень богаты этими витаминами (за исключением  $B_{12}$ ) все виды дрожжей — гидролизные (кормовые), углеводородные на разных средах (пшенин, эрриш). Но в дрожжах нет витамина  $B_{12}$ , зато в

большом количестве он обычно содержится в бактериальной массе, в том числе в гаптрине.

У сельскохозяйственных животных потребности в витаминах группы В покрываются за счет кишечной микрофлоры: у жвачных животных — полностью (кроме молодняка), у моногастричных — в меньшей степени, у рыб — лишь в незначительной степени и в основном у теплолюбивых.

Поскольку витамины группы В принимают участие в пластическом и энергетическом обмене (белки, жиры, углеводы), их дефицит обычно вызывает снижение скорости роста, эффективности усвоения корма, а часто и повышенную смертность, особенно у молоди. Потребности в витаминах группы В и признаки дефицита каждого из них представлены в табл. 67 и 68.

**$B_1$  (тиамин)** — антиневротический витамин, входит в состав клеточных ферментов, которые играют большую роль в углеводном и жировом обмене. Являясь частью ферментов, участвующих в азотном окислении глюкозы, тиамин способствует утилизации углеводов пшени, превращению их в жиры. Потребность в  $B_1$  растет с увеличением углеводов в рационе. Еще Л. Шпаннофф (1976) экспериментально показал, что повышение крахмала в рационах форели требует увеличения дозы витамина  $B_1$ , что в дальнейшем неоднократно подтверждалось.

У телят животных тиамин представлен главным образом в виде фосфорилированной формы — тиаминдифосфата, который входит в качестве кофермента (компонента небелковой природы) в состав некоторых декарбокситаз, катализирующих разложение углеводов (Хеннин, 1976). Эти ферменты принимают участие в окислительном декарбокислировании (отщеплении  $CO_2$ ) важнейших промежуточных продуктов углеводного обмена — пировиноградной и  $\alpha$ -кетоглутаровой кислот. Дефицит  $B_1$  сопровождается торможением распада этих соединений, в результате чего они накапливаются в крови, моче, мозге, что вызывает токсикозы и нервные расстройства. Этим объясняется крайняя нервозность рыб, потеря равновесия, конвульсии при дефиците тиамина в корме (см. табл. 68).

Ощутимые потери витамина  $B_1$  могут происходить под влиянием фермента тиаминазы, присутствующей в некоторых кормовых компонентах, например в рыбном фарше. Тиаминаза встречается в организме многих пресловодных рыб, главным образом во внутренностях (Steffens, 1985). Например, у карпов концентрация ее наиболее высокая в селезенке с постепенным уменьшением в ядре: печень, кишечник, кожа, внутренний жир, икра. В мышцах тиаминазы мало. Экстракт внутренностей карпа очень быстро подавляет активность витамина  $B_1$ . Тиаминаза встречается также у дождевых и сельдевых (Сергеева, 1998). Она не устойчива к высо-

кой температуре и полностью разрушается после 10–15 минут кипячения. На этом основаны рекомендации 70–80-х годов, в которых предлагалось перед использованием малоценной рыбы в кормах варить ее для инактивации тиаминазы.

Дефицит витамина  $B_3$  вызывает потерю аппетита, низкий темп роста и высокую смертность рыб. Потребности в витамине колеблются для разных видов рыб от 1 до 30 мг/кг корма (см. табл. 67). Витамин  $B_3$  богатые кормовые дрожжи (до 50–70 мг/кг), папирин (32–72 мг/кг), папирин (7–11 мг/кг). Относительно много его в зерновых компонентах (7–12 мг/кг), в шротах, отрубях (7–16 мг/кг), но при изготовлении гранулированных и особенно экструдированных кормов значительная часть тиамина разрушается. В животных кормах витамина  $B_3$  мало.

$B_2$  (рибофлавин) участвует в качестве протективной (побочковой) группы многих ферментов окислительно-восстановительных реакций, играющих ключевую роль в процессах генерации энергии (Хенниг, 1976; Halver, 1982). Дефицит  $B_2$  приводит к потере аппетита, ослаблению роста, иногда до полного его прекращения. Типичными признаками недостатка рибофлавина являются кровоизлияние в глазах в результате поражения сосудистой системы роговой оболочки, помутнение зрачка, ухудшение зрения, потемнение покровов, нарушение координации движений. При переводе форели на полноценное питание болезнь глаз не излечивалась (Phillips et al., 1958; цит. по: Сергеева, 1998). Наступала полная слепота, форель теряла способность питаться и погибала.

Потребность в  $B_2$  колеблется у разных видов рыб в количестве от 5 до 30 и в среднем 10–15 мг/кг корма (см. табл. 67). На потребность в рибофлавине влияют размер рыбы, температура воды, состав корма. Повышение уровня  $B_2$  до 20 мг/кг в рационах карпов не вызывало у них каких-либо повреждений (Steffens, 1985). Не установлено влияния жира в корме на величину потребности в рибофлавине.

Витамин  $B_2$  легко разрушается на свету под влиянием ультрафиолетового облучения. Хранить, взвешивать и растворять витамин рекомендуется только в затемненном помещении и быстро использовать его (Емелина и др., 1970).

Витамин  $B_2$  широко распространен в кормах микробного, растительного и животного происхождения. Богатым источником его являются кормовые дрожжи (20–60 мг/кг), папирин и гапирин (60–150 мг/кг), сухие молочные продукты (20–30 мг/кг), рыбная мука (5–11 мг/кг), шроты (2–5 мг/кг). Меньше рибофлавина содержится в зерновых кормах (0,8–1,5 мг/кг), несколько больше — в бобах и сое (0,9–3,0 мг/кг).

$B_3$  (пантотеновая кислота) участвует как часть кофермента А в метаболическом освобождении энергии из всех трех источников (углеводы, жиры, белки) и поэтому играет ведущую роль в клеточном обмене (Halver, 1982), а в жабрах и почках — в осморегуляции с поддержанием гидроминерального гомеостаза.

Типичными симптомами дефицита  $B_3$  являются разбухание жаберного эпителия, склеивание жабр, их отеки (Steffens, 1985), что приводит к быстрой гибели. Причем это характерно для разных видов рыб (см. табл. 68). Недостаток пантотеновой кислоты тормозит обмен веществ, снижает скорость роста и эффективность усвоения корма.

Обычно витамин  $B_3$  применяется в виде кальциевой (или натриевой) соли пантотеновой кислоты. Пантотенат кальция может быть в форме dl и d, которые имеют разную витаминную ценность. 1000 мг dl-пантотената кальция равны 460 мг пантотеновой кислоты, а 1000 мг d-пантотената кальция — 920 мг витамина  $B_3$  (Емелина и др., 1970), т. е. d-пантотенат в 2 раза активнее формы dl. Как пантотеновая кислота, так и ее указанные соли быстро теряют активность при высокой температуре, под влиянием щелочей и кислот.

Потребности в  $B_3$  колеблются у разных видов рыб в основном в пределах 40–100 мг/кг корма (см. табл. 67). Особенно высокими потребностями в пантотеновой кислоте отличаются личинки и молодь рыб (Steffens, 1985).

Богатым источником пантотеновой кислоты служат продукты микробного синтеза: кормовые дрожжи — 50–100, углеводородные дрожжи на л-парафинах (папирин) — 150–170 и на этиловом спирте (жирин) — 54–68 мг/кг. Много витамина  $B_3$  в полноценном шроте (40–45 мг/кг), меньше в соевом (12–16 мг/кг). Зерно злаковых содержит пантотеновую кислоту в количестве 7–10, бобы, горох, соя — 9–20, рыбная мука — 8–17, сухие молоко и сыворотка — 24–50, в сухом образе (после сепарирования) его значительно меньше — 2–4 мг/кг.

$B_4$  (холин). Присутствие трех метильных ( $CH_3$ ) групп в молекуле холина делает его метильным донором в различных биологических реакциях (Halver, 1982). Он принимает участие в образовании лецитина и сфингомиелина — главных компонентов фосфолипидов. Поскольку фосфолипиды составляют основу клеточных мембран, от присутствия достаточного количества  $B_4$  зависит проницаемость и стабильность клеточных оболочек. Холин оказывает липотропное действие и в составе фосфолипидов способствует выведению лишних жиров из печени. Поэтому дефицит холина приводит к избыточному накоплению липидов (триацилглицери-

нов) в этом органе, что многократно отмечалось у разводимых рыб, особенно у форели. Активным переносчиком жира является  $\beta$ -липопротеидный комплекс, который также содержит фосфолипиды (Сергеева, 1998).

Холин может синтезироваться в организме рыб в присутствии достаточного количества метионина, фолиевой кислоты и витамина  $B_{12}$ . Тем не менее он считается незаменимым фактором в питании рыб, способствующим нормальному росту, эффективности конвертирования пищи и предотвращению жировой дегенерации печени. Холин относится к макро-витаминам, т. е. он должен присутствовать в корме в относительно больших количествах. Его потребность у рыб колеблется от 500 до 3000 мг/кг в корме (см. табл. 67). С повышением жира в корме потребность в холине возрастает.

Источником холина могут служить практически все кормовые компоненты рациона. Особенно много его в продуктах микробносинтеза и рыбной муке. Так, кормовые дрожжи содержат холин в количестве 2500—3200, папирин — 4000, эйрини — 5100—5500, гапирин — 2800—3400 мг/кг. В рыбной муке его содержание колеблется в пределах 3000—3500 мг/кг. Много холина в сухих молоке и сыворотке (1000—2000 мг/кг), но в сухом обрате — меньше (100—300 мг/кг). В зерне злаковых количество холина обычно не превышает 400—900, в зерне бобовых (соя, горох, бобы) — 1500—2200, в шротах подсолнечных и соевых — 1500—2750 мг/кг.

**$B_6$  (РР, никотиновая кислота, ниацин)** принимает участие в многочисленных превращениях углеводов, жиров, белков, катализирует окислительно-восстановительные реакции. Витамин  $B_6$  необходим для освобождения энергии из всех трех ее источников в организме (углеводы, жиры, белки) (Halver, 1982). Витаминной активностью обладают сама никотиновая кислота и ее производное — амид никотиновой кислоты (никотинамид).

Очень многие виды животных могут синтезировать никотиновую кислоту из триптофана, если эта незаменимая аминокислота содержится в организме в достаточном количестве для белкового синтеза. Но у рыб, по крайней мере у лососевых, триптофан не является адекватным предшественником никотиновой кислоты (Poston, Combs, 1980; цит. по: Halver, 1982; Steffens, 1985). Кроме того, в большинстве случаев и микрофлора кишечника у рыб не является поставщиком никотинамида. Поэтому потребность в  $B_6$  у рыб больше, чем у теплокровных позвоночных. Дефицит никотиновой кислоты чаще всего проявляется у рыб в злом росте, снижении аппетита, высокой смертности (до 100%). Отмечаются также кровоизлияния в коже, в плавниках, анемия, иногда — пучеглазие, ненормальные движения, оттопыренные жаберные крышки.

Потребность в никотиновой кислоте колеблется у разных видов рыб от 50 до 175 мг/кг корма (см. табл. 67). Она зависит от размера рыб. Так, есть сведения (Steffens, 1985) о том, что у крупных карпов (масса 800 г) синтез никотинамида может осуществляться микрофлорой кишечника.

Очень высокие дозы витамина (10000 мг/кг против 100) в рационе речного голаца (Steffens, 1985) вызвали повышенное отложение жира в печени независимо от содержания его в корме. Избыток никотинамида может снизить рост рыб (Halver, 1982). Вместе с тем включение в рацион молодки карпа 800 мг/кг никотинамида не оказало никакого вреда.

Никотиновая кислота присутствует во всех кормах микробного, животного и растительного происхождения. Наибольшее ее количество содержится в кормовых дрожжах (50—450 мг/кг), в папирине и эйринии (400—480 мг/кг), в гапирине (208—250 мг/кг). Количество  $B_6$  в рыбной и мясо-костной муке составляет 45—90, в зерне пшеницы и ячменя — 30—60, в сое — 28—49 мг/кг. Много витамина  $B_6$  в подсолнечном шроте (200—250 мг/кг), меньше в соевом (22—40 мг/кг).

**Витамин  $B_6$  (пиридоксин)** играет важную роль в белковом обмене, принимая участие в качестве коферментов в декарбонилировании и трансаминировании аминокислот, а также в метаболизме жирных кислот и углеводов. Эти коферменты необходимы для синтеза многих нейромедиаторных субстанций (Halver, 1982), и соответственно признаки дефицита пиридоксина у рыб проявляются в общем расстройстве нервной системы: эпилептикоподобные движения, крайняя нервозность, повышенная чувствительность при облогах, ненормальное спиралеобразное плавание, частые дыхательные движения и др. При недостатке пиридоксина отмечают также анемию, наблюдаемое на гистологических срезах повреждение клеток кишечника, почек, печени, поджелудочной железы (Steffens, 1985). К неспецифическим признакам дефицита  $B_6$  относится потеря аппетита, снижение скорости роста, низкая эффективность усвоения корма.

При дефиците  $B_6$  быстро появляются симптомы авитаминоза и детальной исход для молоди форели через 4—6, для молоди карпа и канального сома — через 6—8 недель.

С повышением температуры воды, скорости роста, с увеличением белка в корме потребность в пиридоксине повышается. Потребность возрастает весной и летом. Поскольку рыбные корма содержат много белка, оптимальное количество витамина  $B_6$  в рационах должно быть выше, чем в рационах сельскохозяйственных животных и птиц. Оно колеблется для разных видов рыб от 2 до 20 мг/кг (см. табл. 67).

Ввиду крайней опасности дефицита пиридоксина в организме Штеффенс (Steffens, 1985) считает, что его уровень в кормах лососевых не дол-

жен быть ниже 10–20, а у карпа — ниже 5,5 мг/кг, тем более если учесть, что пиридоксин повышает устойчивость рыб к неблагоприятным воздействиям. Потребности канального сома обеспечиваются более низким количеством  $V_6$  в рационе — 2–3 мг/кг. Вместе с тем и высокие дозы нежелательны. Например, у канального сома при 20 мг  $V_6$ /кг корма и выше отмечались анемичные явления, в то время как у карпа даже 40 мг/кг не вызвало отклонений от нормы.

Пиридоксин содержится в большом количестве в микробных продуктах (кормовые дрожжи — 8–50, пивни — 25, гапсин — 17–25 мг/кг), в растительных и животных компонентах его меньше. Шроты подсолнечные содержат 11,0, соевые — 5–6, зерно злаковых — 2–4, соя — 6–8, рыбная мука — 4,0; мясо-костная — 1,3–2,0 мг/кг.

**Н ( $V_7$  — биотин)** — компонент нескольких коферментов, которые катализируют карбоксилирование и декарбоксилирование во многих процессах, в том числе таких, как синтез жирных кислот, окисление углеводов, синтез микросомальных белков, образование лактоэтической аммиаки и др. (Halver, 1982). Биологически активен только D-биотин (Steffens, 1985). Биотин находится в тканях растений, животных, микроорганизмов в очень малых количествах. Как правило, в живом организме он присутствует в связанной с липином форме (биотинин).

Признаками дефицита биотина у рыб являются потеря аппетита, низкая скорость роста, слабая усвояемость корма, высокая смертность. У форели и лосося отмечают также дегенерацию жаберной нити и депестков, появление голубоватой слизи на теле, побледнение цвета печени, нарушение синтеза жирных кислот и гликогена, дегенерацию ацинарных клеток поджелудочной железы.

Рыбы очень чувствительны к дефициту биотина (Lovell, 1987). Признаки недостаточности его появляются у молоди форели уже через 4 недели, у молоди карпа и канального сома — соответственно через 8 и 14 недель. Минимальная потребность в витамине Н очень низкая. Даже присутствие в корме форели 0,01 мг/кг не выявило симптомов дефицита в течение 110 дней (Kitamura et al., 1967). Считается, что потребность форели в биотине удовлетворяется его содержанием в рационе в количестве 0,35–1,35 для карпа и канального сома — 0,25–1,0 мг/кг (Steffens, 1985; Lovell, 1987). Возможно поступление некоторого количества биотина с кишечной микрофлорой, особенно у теплолюбивых рыб.

Биотин устойчив к высокой температуре. Большинство промышленных рыбных кормов, содержащих рыбную муку и в сочетании с микробными и растительными компонентами, видимо, имеют достаточное коли-

чество биотина для нормального роста и жизнедеятельности (Halver, 1982; Steffens, 1985; Lovell, 1987). Добавки биотина, очевидно, нужны лишь для стартовых кормов, но не более 1–2 мг/кг.

Как видно из табл. 67, потребности в биотине определены для разных видов рыб в количестве 1–2 мг/кг корма, иногда приводятся и более высокие цифры. Видно, принимается во внимание ограниченная доступность его из многих компонентов. Известно, что щиплята извлекают лишь половину биотина из пшеницы, мясной и рыбной муки (Lovell, 1987). Однако доступность его из соевой муки выше. Потребность в биотине растет с увеличением жира в рационе.

Кормовые дрожжи содержат биотин в количестве 1,6–2,8 мг/кг, пивни, эрпин, гапсин — от 0,06 до 0,7, рыбная и мясо-костная мука — 0,1–0,22, шроты и травяная мука из люцерны, сухое молоко — 0,3–0,4 мг/кг.

**Инозит (миоинозит, инозитол,  $V_8$ )** — структурный компонент живых тканей. Встречается в виде девяти изомеров, но только миоинозит (мезоинозит) имеет витаминную активность (Хеннинг, 1976). Так же, как и холин, инозит обладает липотропной функцией. Входя в состав фосфолипидов, инозит вместе с холином принимает участие в регуляции липидного обмена, предотвращая жировую дегенерацию печени и способствуя выведению избыточного жира из органа.

Инозит в относительно большом количестве содержится в тканях растений и животных. У растений он обычно входит в состав фитиновой кислоты (ее солей, которая представляет собой эфир инозита и фосфорной кислоты (гексофосфорнокислый эфир). Она образует нерастворимые кальциево-магниево соли фитаты, которые встречаются в большом количестве в зерне, во внеклеточном опорном материале тканей высших растений (Левинджер, 1974). Фитиновая кислота и ее соли плохо усваиваются животными, в том числе и рыбами, из-за отсутствия или недостаточной активности фермента фитазы. Вместе с тем было замечено, что, например, японская креветка может утилизировать инозит фитиновой кислоты после дефосфорилирования ее в кишечнике (Civera, Guillaume, 1987; цит. по: Waagbø et al., 1998).

У животных инозит входит в состав некоторых фосфатидов и содержится в мышцах, печени и других тканях и органах.

Рыбы и другие позвоночные животные так же, как и их кишечная микрофлора, синтезируют инозит, но не всегда в достаточном количестве.

Симптомами недостаточности инозита у рыб являются жировая дегенерация печени, мышечная дистрофия, а также более общие признаки — плохой аппетит, анемия, снижение скорости роста, трещины плавников.



повреждение кожи, быстрая эвакуация пищи из кишечника при неэффективном переваривании (Halver, 1982; Waagbo et al., 1998). Например, у карпа симптомы недостаточности инозита были замечены через 3—5 недели содержания на инозитдефицитной диете и проявились в геморагии, повреждении кожи и плавников, снижении скорости роста и неэффективном усвоении белка и энергии корма.

Инозит относится к макровитаминам, т. е. к витаминам, потребности в которых превышают 100 мг/кг. Размах колебаний потребностей в инозитах для разных видов рыб варьирует от 100 до 500 мг/кг (см. табл. 67), по современным представлениям — 250—500 мг/кг корма.

У радужной форели, лишеной поступления инозита с кормом, наблюдалось накопление в печени триацилглицеридов и холестерина при снижении уровня фосфолипидов по сравнению с рыбами, корм которых обогащали инозитом в количестве 500 мг/кг. В то же время у канального сома не обнаружено симптомов дефицита инозита при содержании инозита в диете от 0 до 400 мг/кг (Waagbo et al., 1998).

Считается, что в кормах присутствует достаточное количество инозита за счет компонентов, чтобы удовлетворить потребности рыб. Это подтверждается и экспериментами последнего времени. Так, в опытах норвежских исследователей (Waagbo et al., 1998) не отмечено каких-либо и менений биологических показателей у молоди атлантического лосося, получавшего корма, основанные на рыбной муке с добавлением от 0 до 1600 мг инозита на 1 кг корма. Лишь в первые 4 недели с увеличением инозита в корме наблюдался ускорение роста личинок. На основании полученных результатов авторы рекомендуют добавлять инозит только в стартовые корма лосося в количестве 200 мг/кг. В дальнейшем, если в промышленных кормах инозит содержится в количестве 300 мг/кг, то дополнительного введения его, по мнению авторов, не требуется. Другие исследователи (Steffens, 1985) считают нужным добавлять инозит в корма радужной форели в количестве 300—500 мг/кг рациона.

Инозит содержится практически во всех компонентах микробного, животного и растительного происхождения, так как входит в структуру их тканей. Много его находится в пшенице — 1100—1700, в углеводородных дрожжах (пашпин, элрин) — 1350—1890 мг/кг. Количество его в рыбной муке зависит от вида рыбы, используемой для производства мукки. Так, при уровне белка 70% содержание инозита в рыбной муке колеблется в пределах 700—800 мг/кг (Waagbo et al., 1998).

**Витамин В<sub>9</sub> (В<sub>12</sub> — фолиевая кислота)** входит в состав ферментов, которые участвуют в синтезе аминокислот, холина, структурных компо-

нентов нуклеиновых кислот. Фолиевая кислота оказывает влияние на синтез гемоглобина, стимулирует кроветворение, ускоряет созревание эритроцитов крови. У рыб при дефиците фолиевой кислоты нарушается образование эритроцитов и развивается анемия. Эти симптомы характерны для лососевых. В их крови появляется масса незрелых форм эритроцитов, отмечаются анизоцитоз (разные размеры клеток), пойкилоцитоз (разная форма эритроцитов), амилоты (эритроциты с перетяжками посредине ядра). Уровень гемоглобина резко падает, что вызывает побледнение жабер. В кроветворной ткани головного отдела почки обнаруживается большое количество мегалобластических эритробластов, что свидетельствует о напряжении гемопоэза. Развитие анемии отмечают у форели, не получавшей фолиевую кислоту в течение 6 недель. Анемия исчезает, и картина крови нормализуется после 8 недель добавления витамина в рацион рыб (Halver, 1982). Одновременный дефицит фолиевой кислоты и витамина В<sub>12</sub> усугубляет анемичные явления и делает их более резко выраженными. Признаки недостатка фолиевой кислоты у форели сопровождаются потерей аппетита, замедлением роста, повышением кормовых затрат.

У угря и канального сома при дефиците фолиевой кислоты снижается скорость роста. У карпа симптомы недостатка этого витамина не выявлено (Steffens, 1985; Lovell, 1987). В кишечнике карпа обнаружен синтез фолиевой кислоты микрофлорой, что объясняет отсутствие признаков авитаминоза.

Потребности лососевых в В<sub>9</sub> колеблются в пределах 5—10 мг/кг корма. Фолиевая кислота синтезируется микрофлорой и растениями. Она может разрушаться под влиянием света и при тепловой обработке кормов. Тем не менее она присутствует в большом количестве в сухих кормовых дрожжах (18—36 мг/кг), в заметных количествах в шротах, особенно в соевом (3,8—7,7 мг/кг), в подцеровой муке (2,4—9,2 мг/кг), меньше в зерне злаковых: например, в пшенице — 0,1—0,8 мг/кг. Рыбная мука бедна фолиевой кислотой (0,2 мг/кг). Пашпин и элрин содержат ее лишь в количестве 1—2 мг/кг.

**Витамин В<sub>12</sub> (цианкобаламин)** один из наиболее сложных по строению и единственный витамин, который содержит в своем составе металл (кобальт). В качестве коферментов В<sub>12</sub> участвует во многих биохимических реакциях в организме животных. Он необходим для нормального роста, кроветворения, работы нервной системы. Специфической его функцией является участие совместно с фолиевой кислотой в синтезе и переносе метильных групп и других одноуглеродных соединений (Halver, 1982; Lovell, 1987). Благодаря этому В<sub>12</sub> играет большую роль в метаболиз-

ме метионина, оказывая метионинсберегающее действие, а также в синтезе нуклеиновых кислот, в том числе ДНК, для гомеостатических тканей, где процессы обновления идут очень быстро. Вместе с холином и метионином витамин В<sub>12</sub> обладает мощным инотропным действием, предотвращая отложение избыточного количества насыщенных жиров в печени.

Функции В<sub>12</sub> тесно связаны с фолиевой кислотой. Он участвует в образовании ее коферментов, переводит фолицин в активную форму. Фолиевая кислота и цианкобаламин, таким образом, работают в комплексе. При дефиците В<sub>12</sub> фолиевая кислота может остаться в неактивной форме, что вызовет появление признаков ее недостаточности.

Витамин В<sub>12</sub> не синтезируется ни растениями, ни животными. Первичными его продуцентами являются микроорганизмы. Потребность в витамине у жвачных сельскохозяйственных животных полностью удовлетворяется за счет мощного микробного синтеза в пищеварительном тракте, моногастричные животные должны получать дополнительно витамин с кормом. У рыб, живущих в условиях низких температур и не обладающих длинным кишечником, основным источником В<sub>12</sub> служит пища. У некоторых теплолюбивых рыб обнаружен синтез витамина В<sub>12</sub> кишечной микрофлорой.

Признаки дефицита В<sub>12</sub> у моногастричных животных и человека возникают как при его недостатке в пище, так и при нарушении всасывания из-за отсутствия в кишечнике так называемого «фактора Кастла», представляющего собой, как выяснилось, гликопротеид (Сергеева, 1998). При этом нарушаются процессы кроветворения и развивается тяжелая форма анемии. При авитаминозе В<sub>12</sub> у рыб, особенно у холодолюбивых, также отмечается патология кроветворения. У лосося и форели возникает микроцитарная гипохромная анемия с большим количеством незрелых эритроцитов разных размеров и формы. Содержание гемоглобина резко падает, жабры бледнеют. Эти явления сопровождаются снижением скорости роста.

Анемия не обнаружена при недостатке В<sub>12</sub> в пище канального сома и карпа (Lovell, 1987), но у канального сома наблюдалось некоторое отставание в темпе роста. Имеются сведения о наличии микробного синтеза витамина В<sub>12</sub> в кишечнике этой теплолюбивой рыбы.

Потребность в В<sub>12</sub> составляет у лососевых 0,02—0,05 мг/кг корма (см. табл. 67).

Поскольку В<sub>12</sub> синтезируется почти исключительно микроорганизмами, преимущественно бактериями, он отсутствует в растительных кормовых компонентах, его нет и в дрожжах. В небольшом количестве витамин находят в рыбной муке — 0,025—0,330 мг/кг, что, по-видимому, связано с деятельностью кишечной микрофлоры.

Особенно богаты витамином В<sub>12</sub> компоненты, в которых присутствует бактериальная биомасса: в частности он содержится в количестве 3,0—6,0 мг/кг; много витамина В<sub>12</sub> в активном иле очистных сооружений, который представляет собой скопление бактерий и других микроорганизмов. Так, высушенный активный ил из аэротенков Сясьского целлюлозно-бумажного предприятия содержит В<sub>12</sub> в количестве 2,3—7,2. Котласского и Амурского — 7. Байкальского — 1,4—2,4 мг/кг (Остроумова и др., 1976). Много В<sub>12</sub> и в озерном иле сапропеле 0,3—2,0 мг/кг сухого вещества (Витаминное питание животных, 1989).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Развитие аквакультуры в нашей стране, в том числе и интенсивных методов выращивания посадочного материала, товарной рыбы, производителей, невозможно без разработки полноценных конкурентоспособных отечественных кормов. Эффективность индустриального рыбноводства зависит от сбалансированности рационов, которая базируется на комплексе знаний в области физиологии и биохимии питания. В работе рассмотрены современные представления о потребностях рыб в питательных веществах — белке, незаменимых аминокислотах, жирных кислотах, каротиноидах, макро- и микроэлементах, витаминах с учетом особенностей вида, экологии, этапов жизненного цикла. Обсуждаются специфические и неспецифические симптомы дефицита питательных веществ, приводятся их источники в кормах.

Кратко подытожим представленные материалы, остановимся на наиболее существенных моментах и наметим ряд перспективных направлений исследований в области кормления рыб.

Рыбы относятся к уникальным представителям позвоночных животных, которые благодаря водной среде обитания и пойкилотермности (холоднокровности) обладают исключительными биологическими свойствами. Если теплокровные животные более трети энергии пищи вынуждены расходовать на поддержание постоянной температуры тела, то рыбы довольствуются существенно меньшим количеством корма для обеспечения интенсивного роста и жизнедеятельности. Но ежедневный рацион рыб должен содержать значительно более высокий, чем рацион теплокровных животных, уровень полноценного по аминокислотному составу белка — основного фактора роста. Лишь в этом случае можно рассчитывать на снижение кормовых затрат на природу до минимума. Попытки уменьшить корм за счет несобстоятельного увеличения низкобелковых растительных компонентов в рационах рыб без учета их биологических особенностей обречены на неудачу.

Потребность в высоком уровне белка объясняется биохимической структурой рационов рыб в природе, потребляющих преимущественно животную пищу.

Белки гидробионтов, в том числе водных беспозвоночных, характеризуются высокой растворимостью и диспергируемостью. Эти свойства особенно необходимы для начального кормления личинок рыб, у которых пищеварительная система находится еще в стадии становления.

Основным источником протеина в рыбных кормах служит рыбная мука. Ее дефицит постоянно нарастает со стремительным развитием мировой аквакультуры. Для решения проблемы белка в рыбноводстве необходимо вернуться к производству высокобелковых качественных продуктов микробиосинтеза — лаприна, гаприна (или их аналогов) адекватной белковой пище для рыб, прекрасно зарекомендовавшей себя при длительном (10–15 лет) применении в индустриальном рыбноводстве. На многих тепловодных хозяйствах с использованием этих компонентов было выращено несколько поколений карпа от личинок до производителей. За рубежом уже оценили эффективность подобных продуктов. В Норвегии строится завод по производству бактериальной биомассы (типа гаприна), при испытании которой получены положительные результаты на таком чувствительном объекте, как атлантический лосось.

Особо подчеркнем, что эти продукты и их производные — ферментолиты — оказались адекватной пищей и для личинок рыб и начиная с 80-х гг. составили основу многих стартовых кормов, позволяющих выращивать молодь без добавления живых кормов. На сегодняшний день им не найдено равноценной замены в мировой практике аквакультуры. Приходится констатировать, что состояние кормления личинок, особенно карповых, находится сейчас в тупике и требуются серьезные исследования и поиск соответствующих компонентов для решения этой важнейшей проблемы. Нам представляется, что материалом для обеспечения исключительно высокого темпа роста личинок могут служить, скорее всего, быстрорастущие организмы, как в случае дрожжевой и бактериальной биомассы.

Для гидробионтов характерен особый состав липидов, включающий большое количество полиненасыщенных жирных кислот (ПНЖК) динеленового ряда (n-3). Это позволяет поддерживать жиры в текучем состоянии при сравнительно низких температурах воды. ПНЖК богаты фосфолипиды, которые вместе с белками составляют основу клеточных мембран и обеспечивают их проницаемость, а следовательно, обмен веществ в клетках при разных условиях. В связи с этим постоянное поступление в организм достаточного количества ПНЖК является важнейшим условием

нормального физиологического состояния, развития и интенсивного роста рыб.

Особую значимость незаменимые жирные кислоты приобретают в кормлении производителей рыб. Они используются в процессе формирования многочисленных половых клеток, а значит, и большого объема мембранных структур. Кроме того, в этот период создаются резервы питательных веществ для развития эмбрионов, которые также нуждаются в реактивных ПНЖК.

Не менее значимы линоленовая кислота и ее производные и в кормлении личинок, отличительной чертой которых является чрезвычайно быстрый рост и активное наращивание клеточной массы при минимальном резервировании липидов. Поэтому главную роль в жировом обмене ранней молоди играют не резервные триглицериды, а участвующие в создании структуры клеточных мембран фосфолипиды, богатые ПНЖК.

Ряд зарубежных исследователей, работая с морскими объектами, в последние годы пришел к заключению, что фосфолипиды оказываются незаменимым фактором питания личинок. Известно, что в организме рыб постоянно происходит синтез этих соединений, но, видимо, на ранних этапах, в период исключительно быстрого роста, необходимы «строительные блоки». Это интересное наблюдение может быть использовано при разработке стартовых кормов, особенно для личинок карпа, отличающихся чрезвычайно активным ростом (до 100% в день).

Источником жирных кислот линоленового ряда является рыбий жир. Полная замена его на подсолнечное масло, имеющее совсем другой жирнокислотный состав, приводит к дисбалансу жирных кислот, что немедленно отражается на рыбоводных показателях. К сожалению, рыбий жир дефицитен и далеко не всегда имеет хорошее качество, что необходимо учитывать при использовании его в рыбных кормах.

Важным направлением исследований в области липидного питания рыб является выяснение возможности частичной замены дорогого рыбьего жира на растительные жиры. Наиболее эффективными в этом плане будут соевое и рапсовое масла, имеющие в своем составе около 10% линоленовой кислоты, или льняное масло и продукты из него, содержащие еще больше этой незаменимой жирной кислоты. Например, датская фирма Биомар предлагает, что замена четверти рыбьего жира на соевое масло в кормах для лососевых рыб не наносит вреда.

Необходимы также дополнительные исследования по уточнению возможности частичного включения в рацион рыб подсолнечного масла как наиболее доступного и традиционного у нас источника растительного

жира. При этом отношение жирных кислот линоленового ряда к линолевому (n-3:n-6) должно быть выше единицы.

Очевидно, что результаты этих исследований, равно как и пропорции рыбьего и растительного жиров, будут различными для рыб разных видов и возраста, а также будут зависеть от температуры воды, при которой проводится опыты.

Углеводы корма не имеют той значимости для рыб, какую они имеют в питании сельскохозяйственных животных. В природе основным пищевым источником энергии для подавляющего большинства рыб служат белки и жиры. В организме они могут превращаться в глюкозу путем глюконеогенеза. В противоположность теплокровным позвоночным рыбы, особенно холодолюбивые, плохо утилизируют углеводы корма. Это относится как к перевариваемости, так (в еще большей степени) и к дальнейшему усвоению их в межклеточном обмене. Степень усвоения увеличивается с повышением температуры воды и возраста (размера) рыб. Способствует утилизации углеводов и добавление к корму некоторых физиологически активных компонентов — витаминов, особенно группы В, каротиноидов, некоторых металлов, например, трехвалентного хрома.

Живущие в условиях высоких температур рыбы, независимо от характера питания их в природе (растительные, бентосоядные, хищники), могут использовать определенное количество углеводов в энергетическом обмене и трансформировать их в жиры. Исключение растительных компонентов, при наличии достаточного уровня белка, в корма карпа, канального сома, тилапии и других теплолюбивых рыб оказывает белокосберегающий эффект, снижая расход протеина для энергетических целей. Жиры вводятся в корма этих рыб в небольших количествах и нужны им в основном в качестве источника незаменимых жирных кислот, в то время как основным источником энергии могут быть углеводы и белки. У молоди роль углеводов пищи в энергетическом обмене снижается.

Форель, лосось, сиг и — холодолюбивые рыбы, неспособные метаболизировать большое количество углеводов пищи. Они очень чувствительны к их избытку, который приводит к переполнению печени гликогеном и «свердлым» насыщенными жирами. При этом размер печени может увеличиваться в 2 раза и более. Слабая утилизация гликогена печени у холодолюбивых рыб объясняется, по всей вероятности, снижением в условиях низких температур скорости ферментов к углеводам, т.е. тех ферментов, которые катализируют метаболизм глюкозы и расщепление гликогена.

Основным источником энергии в кормах холодолюбивых рыб служат жиры и белки. В современных западных кормах для лососевых с боль-

шим содержанием протеина уровень жира поднимают до очень высоких значений (до 30–35%), что сохраняет белок для роста и обеспечивает низкие затраты корма.

Раньше содержание углеводов в кормах рыб ограничивали 25–30%. Но с появлением новой технологии изготовления кормов — экструдирования — эта величина пересматривается в сторону уменьшения. В процессе экструзионной обработки компонентов доступность углеводов повышается и их количество становится избыточным. В экструдированных кормах для форели содержание легкоперевариваемых углеводов, видимо, нужно ограничить 15–16%. Эта величина может изменяться в зависимости от температуры, размера рыб, присутствия физиологически активных веществ.

Таким образом, разработка рыбных кормов требует дифференцированного подхода к выбору источников энергии для теплолюбивых и холодолюбивых видов. Поскольку утилизация углеводов зависит от температуры, перспективными представляются исследования их усвояемости холодолюбивыми рыбами при температурах, близких к верхнему пределу их оптимума. Мало изученными остаются вопросы сезонного кормления рыб, решение которых позволит значительно повысить эффективность кормления, если обеспечить рыб адекватными источниками энергии в зависимости от температуры.

Многие положительные результаты от включения в рацион лососевым **каротиноидов** объясняются их антиоксидантными свойствами. Укрепляя противоокислительную систему, каротиноиды повышают сопротивляемость рыб к неблагоприятным факторам, увеличивают их адаптационные возможности. Относительно корма для форели и лосося не должны выпускаться без астаксантина — главного каротиноида лососевых. Он не только придает тканям натуральную лососевую окраску, но, являясь предшественником витамина А и сильнейшим биоантиоксидантом, способствует накоплению ретинола и токоферола в печени, предохраняет организм от антиоксидантной недостаточности. При отсутствии астаксантина усугубляется хорошо известная в практике форелеводства высокая чувствительность форели к недоброкачественным кормам: часто возникают жировое перерождение печени, анемия, катаракта, некроз плавников и другие сопутствующие явления, связанные с истощением антиоксидантной системы.

Исключительное значение имеют каротиноиды в кормлении производителей лососевых. Поступая с пищей в организм, они устремляются в овоциты, создавая резерв, который в эмбриональный и ранний постэмбриональный периоды используется для обеспечения зародыша витами-

ном А и для участия в противоокислительной защите. Отсутствие астаксантина в рационах самок форели снижает качество производителей и их потомства.

Разногласия авторов при определении необходимого количества астаксантина в стартовых кормах для личинок лососевых свидетельствуют о необходимости проведения дальнейших исследований. Перспективность их очевидна, так как, по общему мнению, каротиноиды стимулируют рост и снижают смертность ранней молоди.

Совершенно не изучены потребности в каротиноидах у рыб с белыми мышцами сиговых, осетровых, карповых и др. Постоянное присутствие их в большом количестве в естественной пище большинства рыб (зоопланктон, бентос) позволяет предполагать важную физиологическую роль каротиноидов и для этих видов, не связанную с пигментацией. Цвет каротиноидов, попадающих в организм с пищей, может изменяться при их биотрансформации.

В качестве источника астаксантина чаще всего используют препарат Керофил Пинк шведской фирмы Hoffman — La Roche.

**Минеральное питание** рыб недостаточно разработано; между тем его сбалансированность имеет большое значение в повышении эффективности рыбоводства. Среди макроэлементов особого внимания заслуживает фосфор. При валовом подсчете он содержится в достаточном количестве практически во всех вырабатываемых у нас кормах, но плохо утизируется из-за низкой доступности его для рыб из растительных и животных компонентов. Поэтому первоочередной задачей следует считать отработку норм введения доступного фосфора, в том числе и в виде растворимых неорганических соединений — моно- и дифосфатов. Эффективность проведения таких исследований очевидна, так как фосфор оказывает непосредственное влияние на рост и энергетический обмен рыб. Он составляет вместе с кальцием основу скелета и входит в соединения, играющие важнейшую роль в биосинтезе и энергетическом обмене. Ждут еще своего решения и вопросы обмена кальция у рыб, обитающих в водоемах с низкой минерализацией.

Интересным направлением в изучении минерального питания рыб в последние годы является исследование в составе кормов хелатов микроэлементов, т. е. комплексов микроэлементов с органическими соединениями — протеином, пептидами, аминокислотами. Хелаты отличаются лучшей растворимостью и более свободным проникновением в клетки, чем неорганические соли.

Опыты с молодькой капального сомика (Lovell, 1994; Paripatananont, Lovell, 1998) показали, что переваримость меди, железа, марганца, селена

и цинка на 30—40% выше из хелатов, чем из сульфатов и других неорганических соединений этих элементов. Кроме того, хелаты эффективнее воздействуют на рыб, повышая скорость их роста и минерализацию скелета. Вместе с тем обратим внимание и на другую сторону минерального питания рыб.

Современная экологическая ситуация в водоемах — глобальное загрязнение тяжелыми металлами — требует переосмысления и разработки новых подходов к включению микроэлементов в состав корма рыб, поскольку многие из них могут и выщелачиваться непосредственно из воды. В настоящее время нередки случаи, когда содержание ряда биогенных элементов в воде — железа, меди, цинка, марганца — в десятки, а для железа и в сотни раз превышает предельно допустимые концентрации. И это иногда отмечается вблизи водозаборов рыбозоводных предприятий или непосредственно в воде, где происходит выращивание. Между тем в составе кормов рыб часто используется весь набор микроэлементов. Это относится и к смешанным сельскохозяйственным витаминно-минеральным премиксам, которые нередко применяются в рыбоводстве, например, премиксы для бройлеров, содержащие все вышеуказанные биогенные металлы. Очевидно, настало время разработки дифференцированных премиксов микроэлементов с учетом биогеохимической специфики местности и загрязненности воды тяжелыми металлами.

В связи со сложившейся экологической ситуацией важным направлением исследований должно стать выяснение возможности рыб полностью обеспечить потребность в том или другом микроэлементе только за счет извлечения его из воды.

К биогенным микроэлементам, которые либо вообще не обнаружены в пресных водоемах центральных и северо-западных областей России, либо найдены в минимальных количествах, относятся кобальт, йод, селен. Поэтому повышается роль их присутствия в пище.

Потребности рыб в витаминах обеспечиваются обычно путем введения комплекса витаминов в виде премиксов. Но в процессе перевозки, хранения, эксплуатации кормов витамины разрушаются, особенно под воздействием продуктов перекисного окисления липидов, присутствия металлов с переменной валентностью (железо, медь) и др. Наименее устойчивым является витамин С. Он же обладает уникальными свойствами — возможностью заменять частично или даже полностью другие витамины. Аскорбиновая кислота сохраняется в кормах обычно не более 1,5—2,0 мес. Этим сроком часто и определяется непродолжительный (2 мес.) гарантированный срок хранения отечественных кормов.

В современном производстве кормов для рыб следует учесть зарубежный опыт и переходить на использование импортной стабилизированной аскорбиновой кислоты, особенно ее фосфатной формы. Это даст возможность в несколько раз удлинить время сохранности витамина С, сберечь другие витамины и существенно увеличить сроки хранения кормов. К сожалению, стабилизированные формы витамина С у нас не производятся. Полифосфатная стабилизированная форма витамина С (Rovimix Stay C—25) выпускается швейцарской фирмой Hoffman — La Roche.

Потребности рыб в витаминах постоянно изучаются и корректируются, в последнее время в основном в сторону уменьшения. Ниже представлены данные о необходимом уровне витаминов в кормах для молоди радужной форели, опубликованные Национальным научным Советом США (National Research Council — NRC) в разные годы, а также в более позднем обзоре Вудварда (Woodward, 1994; цит. по: Kaushik et al., 1998). Сведения приводятся по публикации Кауника и др. (Kaushik et al., 1998):

Витамины в 1 г. И. Е. или в мг/кг сухого корма

	NRC, 1981	NRC, 1993	Woodward, 1994
A, И.Е.	2500	2500	2500—5000
D <sub>3</sub> , И.Е.	2400	2400	2400
E, мг	30	50	27,5
K, мг	10	—	0,45
Аскорбиновая кислота, мг	100	50*	10*
Тиамин (B <sub>1</sub> ), мг	10	1	1
Рибофлавин (B <sub>2</sub> ), мг	20	4	3,6
Пантотеновая кислота, мг	40	20	19,1
Холин, мг	3000	1000	430—4050
Никотиновая кислота, мг	150	10	10
Пиридоксин (B <sub>6</sub> ), мг	10	3	2
Биотин, мг	1	0,15	0,08
Инозитол, мг	400	300	250
Фолиевая кислота, мг	5	1	0,6
B <sub>12</sub> , мг	0,02	0,01	0,007

\* Используется стабилизированная форма.

Очевидно, что взгляды на потребности рыб в витаминах претерпели в 90-е гг. существенные изменения. Как видно из приведенных данных, содержание большинства водорастворимых витаминов предлагается снизить в кормах молоди рыб в несколько раз. Это особенно касается тиамина, рибофлавина, пиридоксина, биотина, никотиновой, аскорбиновой и фолиевой кислот. Уровень витаминов по NRC (1993) оказался достаточным в практических целях не только для молоди форели, но и для чавдчи и морского окуня (Kaushik et al., 1998).

По всей вероятности, изменения представлений о потребностях рыб в витаминах можно объяснить улучшением технологии производства кормов, повышенным вниманием к качеству кормового сырья (использование специальных сортов рыбной муки, рыбьего жира), включением в состав рациона сильнейших природных антиоксидантов каротиноидов, стабилизированной формы аскорбиновой кислоты, которая претерпевает период сдерживания перекисного окисления липидов. Все это приводит к уменьшению потребности в других соединениях, обладающих противовоспалительными свойствами, к которым относятся и многие витамины.

Вместе с тем в отечественной практике кормопроизводства пока еще рано переходить на минимальный уровень витаминов, так как нет уверенности в высоком качестве компонентов, полном наборе (согласно современным данным) физиологически активных веществ в составе рыбных кормов, а также в достаточной культуре и изготовлении кормов (в том числе премиксов) и их использования в рыбоводных хозяйствах.

Важным направлением исследований в области витаминного питания рыб и повышения экономической эффективности кормления может быть уточнение состава и дозировки витаминов с целью повышения усвояемости растительных компонентов. Эта проблема только намечена, но не развернута в исследованиях, посвященных разработке рыбных кормов.

Непосредственно с витаминизацией, а включением в состав кормов каротиноидов, высоконепредельных жирных кислот, подверженных быстрому окислению, связаны проблемы качества кормового сырья (рыбной муки, рыбьего жира). Оно должно отвечать требованиям мировых стандартов. Только тогда можно рассчитывать на конкурентоспособность и эффективность вновь разрабатываемых и совершенствуемых российских кормов.

Важную роль при выращивании рыб на искусственных кормах играет разработка системы информативных морфофизиологических и биохимических показателей, позволяющих проводить раннюю диагностику алиментарных заболеваний. В эту систему входят показатели, свидетельст-

вующие о дефиците витаминов, макро- и микроэлементов, высоконепредельных жирных кислот и других незаменимых факторов питания. Подробные сведения о патологических отклонениях у рыб под влиянием несбалансированного кормления могут быть полезными в современных условиях и для выяснения причин заболеваемости рыб в природе. Все чаще появляются свидетельства нарушений обмена веществ у рыб в водоемах, точные причины которых пока не установлены. Обращает на себя внимание то, что многие описываемые признаки патологии сходны с характерными симптомами дефицита ряда физиологически активных веществ у рыб, содержащихся на неполноценных искусственных кормах, — анемия, нарушение липидного обмена, жировая дегенерация печени, дистрофия мышц и т. д. В природе подобные отклонения обычно связывают непосредственно с влиянием на рыб токсических веществ, растворенных в воде. Вместе с тем следует обратить внимание и на возможную ослабленность рыб из-за неполноценности питания в водоемах, которые подвержены сильной антропогенной нагрузке. В таких водоемах рыбы могут испытывать, помимо воздействия токсических веществ непосредственно из воды, постоянный дефицит поступления с пищей витаминов, каротиноидов, высоконепредельных жирных кислот, единственным источником которых для них являются организмы, живущие в той же неблагоприятной среде и объединяемые этими соединениями (Остроумова, 1997).

Поскольку многие из указанных физиологически активных веществ относятся к экзогенным антиоксидантам, их дефицит истощает противовоспалительную систему рыб и снижает устойчивость к экстремальным факторам. В ряде случаев уже описано уменьшение содержания витаминов у рыб из естественных водоемов. Так, при известном массовом заболевании осетров Волго-Каспийского бассейна, основным симптомом которого является расхождение мышц, было обнаружено резкое (на 75%) падение  $\alpha$ -токоферола (витамина E) и ретинола (витамина A) в мышцах (Дулкин, 1990). Дефицит витаминов C и B<sub>6</sub> (Сидоров и др., 1990). Наряду с дегенеративными процессами в мышечной ткани у осетров отмечались падение гемоглобина, патология красных клеток крови — анизоцитоз, пойкилоцитоз, резкое снижение осмотической резистентности эритроцитов; в мышцах и органах уменьшалось количество высоконепредельных жирных кислот и фосфолипидов, в то время как процент насыщенных твердых жиров и резервных липидов триацилглицеридов возрастал (Сукьяненко, 1990; Лукьяненко и др., 1990). В индустриальном рыбоводстве такие отклонения наблюдаются при дефиците витаминов E, A, C, других физиологически активных веществ и сопровождаются частоacro-

ным перерождением печени и анемией (особенно у лососевых). дистрофией мышцу карпа. Причиной подобных симптомов являются обычно окисленные корма или первоначальная несбалансированность витаминного состава рациона (недостаток витаминов А, Е, С), отсутствие каротиноидов, других соединений, участвующих в антиоксидантной защите. Осмотическая резистентность трифитов может служить тестом обеспеченности организма витамином Е.

В последнее время на Западе большую озабоченность вызывает периодически возникающая глобальная смертность личинок лососей в Великих озерах США и Балтике. Это заболевание называют «Синдром М-24» или «Смертность личинок лососевых на ранних стадиях», ему недавно были посвящены специальный симпозиум (Early Life stage..., 1998) и Сборник докладов (Nordic Research cooperation...1999). Одной из наиболее вероятных причин заболевания считают дефицит тиамина (витамина В<sub>1</sub>) и астаксантина (каротиноида) в пище производителей в период созревания гонад, что не позволяет им сформировать полноценные половые продукты. В сложившейся экологической ситуации ощущается острый дефицит детальных исследований биохимического состава водных беспозвоночных и других трофических звеньев в водоемах, по которым рыбы получают все незаменимые соединения для роста и развития.

В заключение отметим, что в условиях глобального загрязнения воды естественная пища рыб уже не всегда может служить эталоном для разработки полноценных рационов питания. Напротив, интенсивно изучаемые пищевые потребности рыб и способы их удовлетворения позволяют создавать сбалансированные корма, с использованием которых можно получать в аквакультуре высококачественную экологически чистую рыбную продукцию. Важнейшим условием этого является тщательный контроль за качеством кормового сырья, кормов и грамотный выбор мест расположения рыбозводных хозяйств.

## ЛИТЕРАТУРА

- Абрамова Ж. И., Карташова Н. Е., Николаева Л. А. Исследование процессов окисления липидов в искусственных кормах рыб и сравнительная оценка методов их определения. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1981, вып. 176: 103—116.
- Абрамова Ж. И., Оксенсвтер Г. И. Человки и противокислительные вещества. Л., Наука, 1985: 230 с.
- Абрамова Ж. И., Афанасьева Ю. О., Остроумова И. Н. Содержание нуклеиновых кислот в тканях карпа и форели, выращиваемых на искусственных кормах. Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1986, вып. 246: 53—62.
- Абрамова Ж. И., Карташова Н. Е., Гребенкина В. М., Кладовицкая Л. Ю. Люминесцентный метод оперативного контроля качества рыбной муки и гранулированных кормов для рыб. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1988, вып. 275: 120—125.
- Абросимов С. С. Рост и развитие молоди русского осетра в связи с обеспеченностью стартового корма каротиноидами. Автореф. канд. дис. М., 1992: 24 с.
- Абросимова Н. А. Корма и кормление молоди осетровых рыб в индустриальной аквакультуре. Дис. в виде науч. докл. на соискание ученой степени докт. биол. наук. М., 1997: 74 с.
- Абросимова Н. А., Абросимов С. С. Белоксбергающий эффект каротиноидных пигментов в составе стартовых комбикормов для осетра. Сб. науч. трудов ВНИИПРХ, 1991, вып. 62: 37—41.
- Алешин С. А. Особенности формирования фонда половых клеток у молоди радужной форели при выращивании на кормах с повышенным содержанием продуктов окисления жиров. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1986, вып. 246: 142—147.
- Амелятин В. М. Особенности питания карпа кормами с продуктами микробиосинтеза при автокормлении в тепловодном рыбоводстве. Автореф. канд. дис. Л., 1985: 22 с.
- Амелятин В. М. Изучение обмена кальция и фосфора у карпа (*Cyprinus carpio*) при выращивании на кормах с различным содержанием продуктов микробиосинтеза. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1986, вып. 247: 71—74.
- Амелицаев А. С., Яковлевое К. К. Аминокислотный состав планктона, растворенного органического вещества и грунта в северной части залива Курило-Марес. — Труды АН Литовской ССР, серия В, 1981, т. 4(76): 53—59.



Арсан О. М. Бионергетические механизмы адаптации рыб к изменению экологических факторов водной среды. Экологическая физиология и биохимия рыб. Тез. докл. VI Всесоюз. конф. Вильнюс, 1985: 9—11.

Арсан О. М., Сельвашина В. Д., Романенко В. Д. Температурная акклиматизация и внутриклеточные бионергетические процессы у карпа. Гидробиол. журн., 1984, вып. 6, т. XX: 55—60.

Ариашская С. В. Развитие воспроизводительной системы самок карпа при выращивании на кормах с включением бактериальной биомассы. Автореф. канд. дис. СПб, 2000: 25 с.

Ариашский Д. С. Искривление ребер у молоди карпа, выращиваемой на теплых водах под влиянием температуры и корма. Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1983, вып. 206: 107—109.

Ариашский Д. С. Влияние добавки легкодоступного фосфора в стартовый корм Эквизо на рост и некоторые показатели личинок карпа. Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1986, вып. 247: 83—86.

Ариашский Д. С. Биологические показатели личинок карпа при выращивании на кормах различного минерального состава в условиях теплых вод. Автореф. канд. дис. Л., 1987: 22 с.

Ариашский Д. С. Содержание меди в тканях карпа и радужной форели при выращивании на кормах с включением гаптрина. Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1991, вып. 306: 93—96.

Ариашев В. А., Петрович Н. Ш. Клеточное пушиное звероводство. М., Колос, 1966: 399 с.

Ариашский С. И. Биохимия животных. М., Высшая школа, 1970: 611 с.

Балашовцева В. П., Дубинская А. В., Волкова Л. С., Киселева Л. А., Степанова В. Ф., Иванова Т. Д., Поляжова В. А., Рыжик В. А., Сидорова И. П., Федорова Р. М., Фадеева Т. Н. Характеристика качества новых кормовых белковых продуктов микробиологического синтеза и состояние их биологических испытаний. Сб. науч. трудов ВНИИФВ и И, 1984, т. XXIX: 125—134.

Баранова В. И. Опыт кормления личинок канального сомника искусственными кормами. Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1981, вып. 175: 143—151.

Баранова В. И., Галкина З. И., Сахаров А. М., Кондрат А. Г. Методические указания по выращиванию ранней молоди карпа в тепловодных хозяйствах на водоемах-охладителях ЛРЭС. Л., изд. ГосНИОРХ, 1979: 12 с.

Бейсер М., Хувей А., Хофман Б., Хофман Л., Ели В., Лубе Б., Нерте К., Шлеманн Р. Новая система оценки кормов в ГДР. М., Колос, 1974: 246 с.

Безменова продукты микробиосинтеза в кормлении рыб и другие вопросы интенсификации рыбоводства. Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1991, вып. 306: 163 с.

Биотермостика и рост рыб. М., Легкая и пищевая промышленность, 1983: 407 с.

Боброя Ю. И. Питание и рост белого амура в условиях прудовых хозяйств центральной зоны РСФСР. — В кн.: Новые исследования по экологии и разведению прудовых рыб. М., Наука, 1968: 106—116.

Болотова И. Б. Рыбоводная гидробиология. М., Легкая и пищевая промышленность, 1980: 168 с.

Болотова И. Б., Фисатов В. П., Сидоров Д. Р. Химический состав некоторых представителей пресноводного зоопланктона. — Сб. науч. трудов ВНИИПРХ, 1971а, вып. 6, т. 70: 82.

Болотова И. Б., Щербина М. А., Опаликова В. В., Тасирова И. А. Химический состав некоторых планктонных животных при разных условиях выращивания. Гидробиол. журн., 1971б, № 5: 54—58.

Болотов П. Г., Вильямская М. П., Голцова Л. Г. К механизму взаимодействия в организме витаминов антиоксидантного действия. Материалы симпозиума по витаминам антиоксидантного действия. М., 1981: 23—27.

Болотова Л. С. Гистофизиологический анализ пищеварительной системы личинок *Coregonus lavaretus* Pallasi, *x. exilis* при кормлении естественными и искусственными кормами. — Экология, физиология и биохимия рыб. Тез. докл. IV Всесоюз. конф. Астрахань, 1979, т. 2: 61—62.

Болотовская М. П. Возможность использования  $Ca^{45}$  в качестве метки рыб. — Рыб. хозяйство, 1955, № 11: 50—51.

Болотовская М. П., Карпович Г. С. Некоторые данные по изучению кальциевого обмена при помощи радиоактивного изотопа  $Ca^{45}$ . — Труды совещ. по физиологии рыб. М., изд. АН СССР, 1958: 322—326.

Болгова О. М., Сидоров В. С., Смирнов Ю. А., Сорокин К. Ф. Жирнокислотный состав подкожного жира мюлли досооса (*Salmo salar* L.) в естественных условиях и при заводском выращивании, 1977, т. 17, вып. 6: 1090—1095.

Болгова О. М., Залорских О. М., Нефедова З. М. Динамика жирнокислотного состава триацилглицерин и фосфатидилхолина мышц карпа в процессе зимовки. — В кн.: Биохимия молоди рыб в зимовальный период. Петрозаводск, 1987: 21—26.

Болгова О. М., Щурин И. Л. Адаптационные изменения жирнокислотных спектров тканевых липидов дикой и заводской молоди атлантического лосося *Salmo salar* в процессе смолтификации. — Журн. эволюц. биологии и физиологии, 1987, т. XXIII, № 2: 211—215.

Бондаренко Л. Г. Опыт выращивания личинок бестера на сухих гранулированных кормах с включением гидролизованых компонентов. Морское рыбководство. Сб. науч. трудов ВНИРО, 1984: 175—185.

Бондаренко Л. Г. Биологические основы разработки сухих гранулированных кормов для личинок осетровых рыб на примере бестера и русского осетра. Автореф. канд. дис. М., 1985: 24 с.

Борисовская Л. И. Антиоксиданты, консерванты, стабилизаторы, красители, вкусовые и ароматические вещества в рыбной промышленности. М., Пищевая промышленность, 1976: 183 с.

Боровик Е. А. К вопросу о функциональном значении каротиноидов в эмбриогенезе рыб. — Тез. докл. совещ. по экологии физиологии рыб. М., 1966: 50—51.

Борухай Е. В. Материалы о питании амурского подуста (*Xenopus macrolepis* Bleeker). — Труды Амурской ихтиол. экспедиции 1945—1949 гг., 1950, т. 1: 319—330.

*Борудий Е. В.* Питание белого и пестрого толстолобика в естественных водоемах и прудах СССР. — В кн.: Трофология водных животных. М., Наука, 1973; 299—322.

*Брасинская Р. Я.* Этапы развития культуры карпа. — Труды Ин-та морфологии животных им. А. Н. Северцова, 1960, 28: 129—149.

*Браудс Р.* Небелковый азот в питании свиней. В кн.: Источники пищевой белки. М., Колос, 1979; 196—200.

*Бриллима И. Н., Стрельцова С. В.* Интенсивность переваривания белкового компонента корма радужной форелью. — Изв. ГосНИОРХ, 1969, т. 68: 46—59.

*Бриттон Г.* Биохимическая природа пигментов. М., Мир, 1986: 422 с.

*Вальман А. Р.* Витамины в животноводстве. Рига, Зинатне, 1977: 352 с.

*Вальман А. Р., Таушова Э. Я., Сеиджаке А. Б., Грудман Г. А.* Влияние уровня микроэлементов в рационе лососля на их рост, условие микроэлементов и обмен веществ. — В кн.: Биологические активные кормовые добавки. Рига, Зинатне, 1965: 149.

*Вальман А. Р., Строжи И. К., Олоз А. Я., Кушак Р. П., Фельдман А. М., Ансипте М. Р., Циделе Э. А., Борзовская С. М., Гайдуке И. Я.* Биологическая роль антоцианов. — Изв. АН Латв. ССР, 1973, № 5: 13—24.

*Васильев В. В.* Этапы развития костистых рыб. В кн.: Обзор по общим вопросам ихтиологии. М., изд. АН СССР, 1953: 207—217.

*Верзилина И. А., Савина М. В.* Гликолиз и его регуляция в мышцах холоднокровных животных. Журн. эволюц. биохимии и физиологии, 1969, т. 6, № 2: 234—240.

*Верзилин Б. В.* Возрастные изменения молодежи толстолобика в связи с ее биологией. — Труды Амурской ихтиологической экспедиции 1945—1949 гг., 1950, т. 1: 303—318.

*Верзилин Б. В., Пуген Вьет, Пуген Дюнг.* Материалы по избирательности в пище и суточному рациону белого амура. В кн.: Проблемы рыбхоза: использование растительноводных рыб в водоемах СССР. Материалы совещания. Ашхабад, изд. АН Туркменской ССР, 1963: 192—194.

*Верзилина И. А., Жолдашова И. М.* Эволюц.-морфологические особенности пищеварительной системы костистых рыб. Ташкент, изд. ФАН Узбекской ССР, 1982: 152 с.

*Витберг Г. Г.* Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. Минск, изд. БГУ, 1956: 251 с.

*Витберг Г. Г.* Температурный коэффициент Ван-Гоффа и уравнение Аррениуса в биологии. — Журн. общей биологии, 1983, т. XI IV, № 1: 31—42.

*Витберг Г. Г., Фролова Л. В.* Применение кобальта при выращивании сетотеток карпа. Труды ВНИИПРХ. Вопр. прудового рыбоводства, 1962, т. XI: 18—26.

*Витберг Г. Г., Фролова Л. В.* Биохимический состав антарктического планктона. — В кн.: Биохимия морских организмов. Киев, Наукова думка, 1967а: 7—17.

*Витберг Г. Г., Фролова Л. В.* К биохимии планктона экваториальной Атлантики. В кн.: Биохимия морских организмов. Киев, Наукова думка, 1967б: 27—35.

*Витаминное питание сельскохозяйственных животных.* М., Агропромиздат, 1989: 71 с.

*Вокп П. С.* Биология дальневосточных растительноводных рыб и их хозяйственное использование в водоемах Украины. Киев, Наукова думка, 1976: 246 с.

*Воробьева В. И.* Микроэлементы и их применение в рыбоводстве. М., Пищевая промышленность, 1979: 183 с.

*Вунди Г. Г.* Питание, пищеварение и обмен веществ у рыб. — В кн.: Руководство по кормлению и обмену веществ сельскохозяйственных животных, т. II. Сельхозгиз, 1937: 582—666.

*Висоцкая Р. У.* Лизосомальные ферменты у рыб и влияние на них природных, антропогенных и патогенных факторов. Автореф. докт. дис. Петрозаводек, 1999: 42 с.

*Галкина Э. И.* Влияние размеров и интенсивности окраски икринок на эмбриональное развитие и рост молоди радужной форели. Изв. ГосНИОРХ, 1969, т. 68: 173—185.

*Гамалин Е. А., Камидьев А. Н.* Рациональное кормление форели в разных типах тепловодных хозяйств. — Тез. докл. Всесоюз. совещ. по рыбохоз. использованию теплых вод энергетических объектов. М., 1975: 93—95.

*Гамалин Е. А., Камидьев А. Н., Мухомор Р. И.* Эффективность утилизации протеина в составе гранулированного корма для форели при замене животного протеина растительным. — Труды ВНИИПРХ, 1976, т. XXVI: 68—77.

*Гамалин Е. А., Подоскин А. Г., Камидьев А. Н.* Обезжиренная крилевая мука и крипленый жир в составе корма для форели. — Рыбн. хоз-во, 1978, № 12: 27—28.

*Гамалин Е. А., Лысенко В. Я., Скуларов В. Я., Турецкий В. И.* Комбикорма для рыб. Производство и методы кормления. М., ВО Агропромиздат, 1989: 168 с.

*Гамалин Е. А., Лещин О. Т.* Применение фосфорного эфира аскорбиновой кислоты в кормлении форели. Корма и обмен веществ у рыб. — Сб. науч. трудов Калинингр. технич. ин-та рыбн. пром. и хоз-ва, 1991: 32—36.

*Гамалин Е. А., Савина И. А., Шергина М. А.* Экструдированные корма как один из способов минимизации пищевой экскреции у карпа. Первый конгресс ихтиологов России. Тез. докл. Астрахань, 1997: 329 с.

*Георгиевский В. И.* Минеральное питание сельскохозяйственной птицы. М., Колос, 1970: 328 с.

*Георгиевский В. И., Антчиков Б. И., Савыхин В. Т.* Минеральное питание животных. М., Колос, 1979: 471 с.

*Герасимов Т. Л.* Влияние условий выращивания на углеводный обмен у двухлеток карпа. Изв. ТСХА, 1970, вып. 4: 200—209.

*Гиряев А. С., Шергина М. А.* Влияние условий летнего выращивания на химический статус и выживаемость молоди белого толстолобика в зимний период. — Второй симпозиум по экол. биохимии рыб. Тез. докл. Ярославль, 1990: 53—55.

*Головченко С. А.* Жирнокислотный состав личинок сигов, выращенных на кормах с различными жировыми добавками. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1983, вып. 194: 103—106.

Головачев С. А. Изменение жирнокислотного состава липидов личинок чира в процессе голодания и питания. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1986, вып. 246, 99—108.

Головачев С. А. Повышение эффективности выращивания личинок сиговых рыб путем улучшения жирнокислотного состава стартовых кормов. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1988, вып. 281: 105—115.

Голован Н. А. Морфофункциональная характеристика крови рыб — объектов аквакультуры. Автореф. докт. дис. М., ВНИИПРХ, 1996: 53 с.

Гольдштейн В. И., Сергеева Н. Г., Виртовская В. М. Проект «Марикорм». Рыбн. хозяйство, 1993, № 5, 22—24.

Гривас И. М., Гавришани Н. Н., Иванова Л. А. Технологии микробных белковых препаратов, аминокислот и жиров. М., Пищев. пром-сть, 1980: 448 с.

Грибовская И. В. Минеральный состав некоторых видов зеленых и синезеленых водорослей. — В кн.: Параметрическое управление биосинтезом микроводорослей. Новосибирск, Наука, 1980: 36—43.

Григорьева (Ариаская) С. В. Развитие воспроизводительной системы у самок карпа при содержании на кормах с галпримом. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1991, вып. 306: 104—114.

Гризов А. О., Цыганов О. П., Харченко Е. Н. Определение качества кормов и их компонентов. Рыбн. хозяйство, 1992, № 6: 28—30.

Губкин Т. Каротиноиды рыб. В кн.: Биохимия рыб. М., ИЛ, 1953: 89—116.

Губкин Т. Сравнительная биохимия каротиноидов. М., ИЛ, 1954: 396 с.

Деметрива М. А. Активность пищеварительных ферментов у молоди радужной форели, содержащейся на сухом (порошкообразном и гранулированном) корме. — Изв. ГосНИОРХ, 1976, т. 72: 179—186.

Докучаева Ф. С., Корнеев А. П., Корнеева Л. П., Фарберов В. Г. К вопросу оптимальной температуры и режима при выращивании карпа индустриальными методами. — Труды ВНИИПРХ, 1976, т. XXVI: 13—20.

Докучаева К. И. Зимнее содержание сегодеток карпа в бассейнах на обработанных водах ГРЭС. — Сб. науч. трудов ВНИИПРХ, 1978, вып. 19: 238—253.

Дубкин С. И. А- и В-дефицитное состояние при мизантрофии у воднокожного оскера. Второй симпозиум по экологической рыб. Тез. докл. Ярославль, 1990: 77—78.

Дула Л. Н., Шербаина М. А. Влияние углеводородных дрожжей в рационе сегодеток карпа на рост и обмен веществ в зимний период. — В кн.: Биохимия молоди рыб в зимовальный период. Петрозаводск, 1987: 53—59.

Евтушенко Н. Ю. Влияние магния, марганца и цинка на показатели липопротеинового обмена в печени карпа. — Рыбн. хозяйство, Киев, 1979, вып. 28: 33—40.

Евтушенко Н. Ю. Роль макро- и микроэлементов в метаболизме пресноводных рыб. Автореф. докт. дис. М., 1985: 41 с.

Егорова Л. М., Трещева В. И. Прогнозирование рыбной муки, стабилизированной антиоксидантом. М., Пищев. пром-сть, 1971: 40 с.

Емелина Н. Т., Крылова В. С., Петухова Е. А., Бродский И. В. Витамины в кормлении сельскохозяйственных животных и птиц. М., Колос, 1970: 312 с.

Ермаков В. В., Ковальский В. В. Биологическое значение селена. М., Наука, 1974: 298 с.

Ермакова С. В. Влияние гранулирования на доступность азота в кормах рыб. — Изв. ГосНИОРХ, 1978, т. 137: 52—56.

Ермакова С. В. Влияние длительного хранения гранулированных карповых кормов на их аминокислотный состав. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1981, вып. 175: 44—51.

Ермакова С. В., Мосейчук К. Б. Влияние условий хранения на аминокислотный состав корма. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1986, вып. 246: 132—134.

Есипова М. А. Роль дextrина в питании некоторых Cladocera. Автореф. канд. дис. М., 1971: 28 с.

Желтилов Ю. А., Федоренко В. А. Экспериментальные кормосмеси для выращивания разновозрастных групп карпа на теплых водах. Освоение теплых вод энергетических объектов для интенсификации рыбоводства. Материалы науч. конф. Киев, Наукова думка, 1978: 115—118.

Журавлева А. И. Биохитоксикозы в животном организме. — В кн.: Биохитоксикозы. М., Наука, 1975: 15—29.

Зинка В. Е. Удельная продукция водных беспозвоночных. Киев, Наукова думка, 1972: 147 с.

Захарченко И. М., Баум А. Е., Абдраман А. И., Мазик А. П. Производство белково-витаминных добавок и премиксов. М., Колос, 1969: 167 с.

Зелатина З. К. Особенности питания молоди белого амура при переходе к фитопланкту. — Труды ВНИИПРХ, 1976, т. XXV: 22—23.

Иванов Д. И. Рост и физиолого-биохимическая характеристика личинок карпа, получавших корма типа Эквитро при разных температурах. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1983, вып. 194: 69—73.

Ивакина Е. Я. К вопросу о влиянии живого корма на активность пищеварительных ферментов сетчатых карпа, выращенных на теплых водах. — Всесоюз. совещ. по рыбовод. использованию теплых вод энергет. объектов, тез. докл. М., 1975: 56—57.

Ивакина И. Д. Сравнительное исследование активности пищеварительных протеаз в равном постэмбриональном возрасте рыб. — V Всесоюз. конф. по экол. физиологии и биохимии рыб, ч. 3, тез. докл. Киев, Наукова думка, 1982: 45—47.

Ивакина И. Д., Гроздильская В. М., Остроумова И. И. Предварительное исследование фракционного состава кормов для личинок рыб методом гельфильтрации. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1983, вып. 194: 88—92.

Ирисавина Т. А. Введение в рацион радужной форели β-каротина. — Изв. ГосНИОРХ, 1969, т. 68: 197—201.

Казулаев О. П. Экскреция кальция через кишечник рыбы как показатель его чрезмерного поступления в организм. — Сб. науч. трудов ВНИИПРХ, 1975, вып. 12: 15—23.

Кизила В. К. Влияние введения в корма подсолнечных фосфатидов и витаминов Е на липидные фракции тканей тепловодного карпа. — Тез. докл. IV Всесоюз. совещ. по рыбовод. использованию теплых вод. Курчатов, М., 1990: 82—84.

*Китюк Р. П., Степанюк И. А., Петрычак Т. Д., Голыченко В. К., Еремич Н. Э., Полудина В. П.* Биохимическая характеристика бесполовых личинок Северо-Западного шельфа Черного моря. Киев, Наукова думка, 1979. 178 с.

*Китюков А. Н., Гамыслин Е. А.* Гранулированный корм для форели на основе протеина растительного происхождения. — Рыбн. хоз-во, № 8, 1974: 15—17.

*Китюков А. Н., Гамыслин Е. А.* Новые рецепты полнценных гранулированных кормов для форели и лосося в индустриальном рыболовстве. Сб. науч. трудов ВНИИПРХ, 1975а, вып. 15: 203—220.

*Китюков А. Н., Гамыслин Е. А.* Повышение эффективности полнценных гранулированных кормов для форели путем замены животного протеина на растительный. Труды ВНИИПРХ, 1975б, т. XXIV: 33—50.

*Китюков А. Н., Гамыслин Е. А.* Руководство по кормлению радужной форели полнценными гранулированными кормами. М., изд. ВНИИПРХ, 1977: 91 с.

*Китюков А. Н., Гамыслин Е. А., Подоскин А. Г.* Новые кормосмеси для радужной форели с использованием муки из криля. — Сб. науч. трудов ВНИИПРХ, 1979, вып. 24: 44—59.

*Китюков А. Н., Гамыслин Е. А., Бюва Т. М., Мисюславина Е. А.* Стартовые корма для личинок карпа. — Рыбн. хоз-во, 1983, № 2: 38—39.

*Китюков А. Н., Гамыслин Е. А., Бюва Т. М., Мисюславина Е. А.* Теория и практика использования искусственных кормов в аквакультуре рыб. Аквакультура в СССР и США. Материалы сов.-амер. симпозиума по аквакультуре. М., ВНИРО, 1985: 52—62.

*Китюков А. Н., Лукина В. Д.* Гранулированный корм для молоди сига. — Рыбн. хоз-во, 1975, № 1: 25—27.

*Китюков А. Н., Деметченко М. С.* Пути повышения эффективности кормления личинок прудовых рыб. Сб. науч. трудов ВНИИПРХ, 1978, вып. 21: 171—183.

*Китюков А. Н., Скворцов В. Я.* Влияние добавок высококачественного жира на рост и физиологическое состояние радужной форели. — Сб. науч. трудов ВНИИПРХ, 1978, вып. 21: 68—74.

*Китятин А. Б., Пименов А. М.* Каротиноиды как антиоксидантные модуляторы клеточного метаболизма. Успехи соврем. биологии, 1996, т. 116, № 1—2: 176—193.

*Китянова И. Г.* Определение оптимальной температуры воды при выращивании молоди карпа индустриальным методом. — Рыбн. хоз-во, 1977, № 11: 60—61.

*Китянов Г. С.* Основы биологической продуктивности водоемов. М., Пищепромиздат, 1952: 341 с.

*Китянов Г. С.* Использование радиоактивных изотопов в рыбном хозяйстве. М., Пищепромиздат, 1962: 71 с.

*Китянов В. Н.* Биологические функции каротиноидов. М., Наука, 1988: 240 с.

*Китянцева И. Е., Абрамова Ж. И., Строилова И. П., Шабалина А. А.* Временная инструкция по определению степени окисления липидов в кормах и оценке влияния качества кормов на рыб. Л., изд. ГосНИОРХ, 1987: 28 с.

*Клибис Д.* Выделение продуктов азотистого обмена. — В кн.: Сравнительная физиология животных, 1977, т. 1, М., Мир: 536—606.

*Кливеттер И. В.* Биохимия сырья водного происхождения. М., Пищевая пром.-сть, 1973: 424 с.

*Кливеттер И. В., Алексеева Т. И.* Влияние природы жира на сохранность витамина А. — Изв. ТИИРО, 1972, т. 83: 152—156.

*Кирсанов А. П., Лагунова К. Э.* Качественные изменения обмена веществ леща в зависимости от температуры воды. — Экол. физиология и биохимия рыб, т. 1, тез. докл. IV Всесоюз. конф. Астрахань, 1979: 85—86.

*Клейменов Н. И., Магомедов М. Ж., Венедиктов А. М.* Минеральное питание скота на комплексах и фермах. М., Россельхозиздат, 1987: 191 с.

*Климов А. В.* Влияние добавки аскастатина в корм на интенсивность окраски тела у золотой рыбки. — Проблемы рыбного хозяйства на внутр. водоемах (23—25 марта 1998 г.), тез. докл. СПб, изд. ГосНИОРХ, 1999: 64.

*Клишкова Г. Т.* Минеральное питание сельскохозяйственных животных. Киев, Урожай, 1975: 182 с.

*Клюева Л. М.* Влияние каротиноидной добавки *Mycobacterium Phlei* в корм на рост и накопление витаминов в печени семголец и двухлеток форели. Изв. ГосНИОРХ, 1976, т. 72: 161—165.

*Клюева Л. М.* Динамика содержания витамина С в печени радужной форели при кормлении пастообразными и гранулированными кормами. — Изв. ГосНИОРХ, 1977, т. 127: 71—76.

*Клюева Л. М.* Рекомендации по увеличению сроков хранения гранулированного корма для молоди форели путем опрыскивания его водным раствором витамина С. Л., изд. ГосНИОРХ, 1979: 12 с.

*Клюева Л. М.* Роль витаминов корма в повышении качества производителей форели и их потомства. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1981а, вып. 176: 50—58.

*Клюева Л. М.* Повышение эффективности гранулированных кормов для молоди форели путем введения в них витаминов перед кормлением. Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1981б, вып. 176: 126—132.

*Клюева Л. М.* Рост и физиологические показатели молоди леща при массовом выращивании в бассейнах на искусственных кормах. Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1986, вып. 246: 63—67.

*Клюева Л. М.* Итоги и перспективы выращивания и кормления сиговых в условиях индустриального рыболовства. Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1988, вып. 275: 26—37.

*Клюева Л. М.* Использование продуктов микробсинтеза в кормах для сига. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1991, вып. 306: 55—66.

*Клюева Л. М., Богданова Л. С.* Введение повышенной дозы витамина С в искусственный корм для личинок чира. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1983, вып. 194: 97—103.

*Клюева Л. М., Богданова Л. С.* Влияние различных кормов на рост и развитие личинок чира. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1986, вып. 246: 94—98.

*Клюева Л. М., Костюков В. В.* Опыт выращивания сиговых от личинок до товара на искусственных кормах. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1988, вып. 275: 38—45.

Князева Л. М., Остроумова И. И. Исследование витаминов А и В<sub>12</sub> в гранулированных кормах и в печени форели, выращиваемой на этих кормах. — Изв. ГосНИОРХ, 1976, т. 72: 139—147.

Князева Л. М., Остроумова И. И., Коваленко Л. С. Влияние разных искусственных кормов на рост и развитие личинок чира *Coregonus nasus* (Pallas) (Salmonidae). — Вопр. ихтиологии, 1984, т. 24, вып. 1: 114—121.

Кокота В. Е. Непрерывное культивирование беспозвоночных. Новосибирск, Наука, 1982: 168 с.

Комаров И. П., Князева Л. М. Влияние обогащенного витамином С гранулированного корма на физиологическое состояние производителей радужной форели. — Гидробиол. журн., 1984, т. XX, вып. 2: 41—46.

Комарова Г. В. Рост и липидный обмен у сеголеток карпа зимой на теплых водах. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1979, вып. 143: 75—82.

Комаркин И. А. Эффективность введения витаминов Е и А в рацион сеголеток карпа при переводе их из режима высоких температур в режим зимовки в условиях искусственного тепловодного рыбоводства. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1993, вып. 324: 103—110.

Комаркин И. А. Изменение содержания витаминов Е и А в печени сеголеток карпа под действием гипотермии. — Эксп. физиология и биохимия рыб. Тех. докл. IX Всерос. конф. Ярославль, 2000: 132—133.

Корнеев А. И. Опыт использования синтетических аминокислот (метионина и лизина) при кормлении карпа в садках. — Сб. научно-исслед. работ по прудовому рыбоводству М., ВНИИПРХ, 1969а: 196—201.

Корнеев А. И. Биологические предпосылки рыбохозяйственного использования теплых промышленных вод. — В кн.: Рыбоводство в теплых водах СССР и за рубежом М., ВНИРО, ВНИИПРХ, 1969б: 3—20.

Корнеев А. И. Разведение карпа и других видов рыб на теплых водах. М., Легкая и пищевая пром-сть, 1982: 150 с.

Костинев Э. Ф. Биохимический состав гипонейстона северо-западной части Черного моря. — В кн.: Биохимия морских организмов. Киев, Наукова думка, 1967: 83—90.

Костиничев В. В. Развитие пищеварительной системы личинок пеляди при использовании искусственных кормов. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1980, вып. 246: 68—75.

Костиничев В. В. Влияние кормов разного качества на рост и физиологическое состояние личинок мускуна. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1988, вып. 275: 46—50.

Котик Л. В., Толкачиков Г. Ю., Дубрович В. И. Влияние добавок крилевого мукса в кормовую смесь на пигментацию мускулатуры радужной форели *Salmo gairdneri* Rich. — Вопр. ихтиологии, 1979, т. 19, вып. 5: 902—906.

Коуш К., Сардженет Дж. Питание. — В кн.: Биоэнергетика и рост рыб. М., Легкая и пищевая пром-сть, 1983: 8—69.

Котларов А. И. Особенности азотистого обмена и эффективность использования азота корма организмом пиявки. — В кн.: Использование протеина кормов животными. М., Колос, 1979: 246—241.

Кремль Ю. И. Биохимия белкового питания. Рига, Зинатне, 1965: 468 с.  
Кремль Ю. И., Харри Т. Э. Практика кормления сельскохозяйственных животных. М., Колос, 1972: 372 с.

Кренин Е. М. Клеточные липиды и их роль в адаптации водных организмов к условиям существования. — В кн.: Физиология и биохимия морских и пресноводных животных. Л., Наука, 1979: 3—21.

Кудерский Л. А. Проблема обеспечения рыбных хозяйств индустриального типа полноценными гранулированными кормами. — Тех. докл. совещ. по проблеме «Основы разработки рецептуры гранулированных кормов для выращивания товарной рыбы». Л., изд. ГосНИОРХ, 1976: 3—6.

Кудерский Л. А. Рыбное хозяйство внутренних водоемов России: индустриальное рыбоводство. Обзорная информация. Сер. Аквакультура, 1999, вып. 1, ВНИЭРХ: 54 с.

Кудерский Л. А., Князева Л. М. Выращивание сеголеток пеляди на искусственных кормах. — Тех. докл. Всесоюз. совещ. по биологии и биотехнике разведения силовых рыб. Тюмень, 1985: 302—304.

Кутяшов И. И., Павлова Е. В., Елизарова Т. И., Космачев В. К. Протеиновая, минеральная и витаминная питательность кормов и проблема полноценного питания животных. Воронеж, изд. Воронеж. гос. агр. ун-та, 1994: 68 с.

Кутяшов И. И. Биологическая роль молибулена в жизнедеятельности рыб. Автореф. канд. дис. М., 1990: 24 с.

Кузьмина В. В., Лисицкая И. Б., Попова С. Н., Сидкина И. И., Быханова А. И. Биохимический состав некоторых кормовых объектов рыб Рыбинского водохранилища. — Биология внутренних вод. Информ. бюлл., 1979, № 44: 58—61.

Кузьмина В. В., Латов В. К., Писковцова Е. А. Молекулярно-массовые характеристики белковых компонентов некоторых кормовых объектов рыб. — Биология внутренних вод. Информ. бюлл., 1990, № 88: 73—77.

Кузьмина В. В., Гельман Л. Г. Особенности становления пищеварительной функции рыб. — Вопр. ихтиологии, 1998, т. 38, № 1: 115—122.

Кузьмина В. В., Головатова И. Л., Скобцова Е. Г. Вклад ферментов кормовых объектов в процессы пищеварения рыб. Влияние природных и антропогенных факторов. — Вопр. ихтиологии, 1999, т. 39, № 3: 383—393.

Кушак Р. И. Пищеварительно-транспортная система энтероцитов. Рига, Зинатне, 1983: 202 с.

Лавровский В. В. Пути интенсификации форелеводства. М., Легкая и пищевая пром-сть, 1981а: 167 с.

Лавровский В. В. Биологические основы механизации и автоматизации процессов кормления рыб в тепловодных хозяйствах. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1981б, вып. 175: 52—65.

Лемперт О. Т. Повышение эффективности комбикормов для радужной форели путем применения стабильных форм витамина С и антиоксидантов. Автореф. канд. дис. Калининград, 2000. 24 с.

Лейшиджер А. Биохимия. Молекулярные основы структуры и функции клетки. М., Мир, 1974: 957 с.

Лосинова Т. А. Каротиноиды радужной форели при развитии гонад и икры. — В кн.: Обмен веществ и биохимия рыб. М., Наука, 1967: 336—340.

Лявичус А. Влияние различных факторов на содержание витамина А в печени радужной форели. — Изв. ГосНИОРХ, 1974, т. 97: 92—95.

Лубицкий В. И., Яковичаев К. М., Третьяков О. П., Пичоженас А. П. Роль микроорганизмов пищеварительного тракта в питании прудовых рыб (9. Микрофлора пищеварительного тракта 3-леток карпа, белого амура, линя). — Труды АН Лит. ССР, 1975, 2 (75): 81—89.

Лукошкина М. В. Изменение степени окисления липидов и содержание витаминов в кормах в первые месяцы хранения. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1988, вып. 275: 139—144.

Лукьяненко В. И. (отв. ред.). Физиолого-биохимический состав водно-кастийских осетровых в норме и при расщеплении мышечной ткани (кумулятивный посттоксикоз). Рыбинск, Ин-т биологии внутр. вод., 1990: 262 с.

Лукьяненко В. И., Дубинин В. И., Сухопарова А. Д. Влияние экстремальных условий природной зоны реки на осетровых рыб. Рыбинск, Ин-т биологии внутр. вод., 1990: 272 с.

Лысенко И. В., Щербина Т. В., Бекина Е. Н. Влияние окисленного жира в корме на сеготетков и головков карпа. — Сб. науч. трудов ВНИИРХ, 1989, вып. 57: 134.

Майстер А. Биохимия аминокислот. М., Иностранная лит-ра, 1961: 530 с.

Максимович А. А. Гормональная регуляция углеводного обмена у тихоокеанских лососей. Л., Наука, 1990: 224 с.

Малкова Е. М. Химический состав некоторых кормовых беспозвоночных. — Труды Латв. отд-ния ВНИРО, 1953, вып. 1: 213—224.

Малкова Е. М. Биохимический состав молодки лосося при искусственном выращивании на полноценных и авитаминозных кормах. — Труды Латв. отд-ния ВНИРО, 1957, т. 2: 257—281.

Малкова Е. М. К разработке метода ускоренного выращивания на рыболовных заводах молодки лосося до половой зрелости. — Рыбхоз. исслед. в бассейне Балт. моря, Рига, Звайгзне, 1967, сб. 3: 146—193.

Малкова Е. М. Искусственное воспроизводство балтийского лосося в условиях зарегулирования рек. Автореф. докт. дис. Рига, 1968: 30 с.

Малкова Е. М. Биохимический состав беспозвоночных и его зависимость от экологических условий их обитания. — Сборник работ кафедры зоологии и рыболовства и научно-исследовательской лаборатории рыбного хозяйства ВЗНИИ, вып. 1. М., Пищевая пром-сть, 1971: 30—43.

Малкова Е. М., Котова Н. И., Резникова Н. С. Выращивание молодки балтийского лосося на рыболовных заводах. Биотехника и приготовление искусственного корма КРГ. Рига, Зинатне, 1969: 35 с.

Маликова Е. М., Игнатов У. П., Аулина Р. Э., Бонрова Т. И., Глазалева Т. П., Селина А. Э., Солдаткина А. К. Выращивание молодки балтийского лосося на гранулированном корме до половой зрелости. — В кн.: Искусственное разведение радужной форели и балтийского лосося. Рига, Звайгзне, 1978a: 13—30.

Маликова Е. М., Сергеева Н. Т., Степанова С. А., Игнатов У. П. Влияние липотропных добавок (мелитонина и лиудина) на липидный обмен сеготетков форели. — В кн.: Искусственное разведение радужной форели и балтийского лосося. Рига, Звайгзне, 1978b: 59—68.

Мамонтов Ю. П., Остроумова И. Н. Будущее на аквакультуре. Рыбное хозяйство. Сер. Аквакультура. Проблемы и достижения. ВНИГРХ, 1999, вып. 6: 3—10.

Марченко Н. И., Коричнев Л. А., Корнев А. Н. Эффективность различных доз фосфатидов в рационах товарного карпа при садковом выращивании на водоемах-окислителях ГРЭС. — В кн.: Рыбоводство в теплых водах в СССР и за рубежом. М., ВНИИР, ВНИИРХ, 1969: 43—49.

Маслобойщик В. С. Рыбоводно-биологическая эффективность каротиноидов в комбикормах радужной форели. Рыбн. хозяйство. Сер. Аквакультура. Проблемы и достижения. ВНИГРХ, 1998, вып. 1: 1—34.

Маслова-биологические исследования углеводородных дрожжей. Под ред. А. А. Покровского. М., Наука, 1972: 468 с.

Мельникова А. Г. Эффективность введения этилендиаминтетрауксусной кислоты в корм длительного срока хранения. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1988, вып. 275: 126—131.

Мельничук Г. Д. Экология питания, пищевые потребности и баланс энергии молодки рыб водохранилищ Днепра. — Изв. ГосНИОРХ, 1975, т. 101: 288 с.

Методические указания по расчету рецептов комбикормовой продукции. М., Минсельхозпрод РФ, 1998: 80 с.

Микулин А. Е. Функциональное значение пигментов и пигментации в онтогенезе рыб. Автореф. докт. дис. М., 1998: 49 с.

Микулин А. Е., Соин С. Г. О функциональном значении каротиноидов в эмбриональном развитии костистых рыб. — Всп. ихтиологии, 1975, т. 15, вып. 5: 833—844.

Мороз И. Е. Динамика обмена веществ у карпа в период зимовки. — Всп. ихтиологии, 1971, вып. 4: 702—706.

Москвичев К. В. Окрашивание мыщц радужной форели каротиноидным препаратом Керофил Пинк. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1995a, вып. 315: 144—149.

Москвичев К. В. Влияние каротиноидной добавки синтетического астаксантина Керофил Пинк на рост и физиологическое состояние сеготетков радужной форели. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1995b, вып. 315: 149—153.

Муравская Э. А. Соотношение интенсивности аэробного и энергетического обмена у рыб с различной экологией. — Материалы 3-го Всесоюз. совещ. по экологии и физиологии. Новосибирск, изд. Сиб. отд-ния АН СССР, 1967: 99—101.

Муравская Э. А. Интенсивность экскреции азота и потребление кислорода у некоторых черноморских рыб с различной экологией. — Бюлл. науки, 1972, № 4: 39—42.

Муравская З. А. Изучение изменений в составе тела у *Scorpaena porcus* L. в аспекте энергетических затрат при голодании. — Биология моря, 1976, вып. 37: 81—85.

Муравская З. А. Энергетические траты у скорпены при длительном голодании. — Экологическая физиология и биохимия рыб, т. 1, лет. докл. IV Всесоюз. конф. Астрахань, 1979: 103—104.

Найбрежнов А. И., Зелин Н. П., Ялтыскай П. И. Трофических взаимоотношений растительноядных рыб в водоемах Молдавии. — В кн.: Биология и биотехника выращивания растительноядных рыб. Кишинев, Штинца, 1972: 27—42.

Наставления по использованию дрожжей (кормовые дрожжи, выращенные на среде с наноловом) в рационах сельскохозяйственных животных и птиц. М., 1987: 10 с.

Петрова Н. П. Витрикетоломные протеиназы в эколого-биохимических адаптациях у рыб. Автореф. докт. дис. М., 1992: 42 с.

Нефедова Н. П. Аминокислотный состав радужной форели (*Salmo gairdneri* Rich.) в эмбриональном и постэмбриональном периодах. — Сб. науч. трудов КТИРПХ, Калининград, 1991: 21—31.

Нефедова Н. П. Повышение эффективности кормов для форели путем оптимизации ее белкового питания. Автореф. канд. дис. Калининград, 1994: 24 с.

Нефедова Н. П. Аминокислотный состав форели (*Salmo gairdneri* Rich.), обитающей в естественных водоемах. — Сб. науч. трудов КИТУ, Калининград, 1995: 17—21.

Николевский Г. В. О закономерностях пищевых отношений у пресноводных рыб. — В кн.: Очерки по общим вопросам ихтиологии. М. — Л., АН СССР, 1953: 261—281.

Николевский Г. В. О причинах большого воздействия хищников на популяции мирных рыб в низких широтах. — Журн. общей биологии, 1974, т. XXXV, № 3: 346—352.

Ортинский Б. С. Добавки и премиксы в рационах. Россельхозгиз, 1984: 173 с.

Оскаина Н. В., Лазов В. В., Григорян А. К. Минеральное питание метаноксиляющих микроорганизмов при производстве кормового белка. — Обзорная информ. ОНТИПЭИМикробпром., 1983: 32 с.

Остапеня А. И. Детрит и его роль в водных экосистемах. — В кн.: Обитание и изучение водных экосистем. Л., Наука, 1979: 257—271.

Остроумова И. И. Показатели крови и кроветворение в онтогенезе рыб. — Изв. ГосНИОРХ, 1957, т. 43, вып. 3: 3—63.

Остроумова И. И. Об опыте кормления радужной форели сухими гранулированными кормами. — Рыбохоз. изучение внутр. водоемов, 1971, № 6: 14—17.

Остроумова И. И. Динамика состава крови зимующих седелетков карпа, выращенных на разных рационах. — Изв. ГосНИОРХ, 1972а, вып. 81: 36—50.

Остроумова И. И. Использование белка на рост радужной форели в зависимости от энерго-протеинового отношения в рационах. Энергетические аспекты роста и обмена водных животных. — Материалы симпозиума (Севастополь). Киев, Наукова думка, 1972б: 162—164.

Остроумова И. И. Первые отечественные гранулированные корма для форели. — Рыбн. хоз-во, № 5, 1973: 25—27.

Остроумова И. И. Повышение эффективности выращивания радужной форели путем сбалансирования питательных веществ корма. Изв. ГосНИОРХ, 1974а, т. 97: 29—41.

Остроумова И. И. Выращивание личинок, седелетков и двухлеток радужной форели на сухих гранулированных кормах. — Изв. ГосНИОРХ, 1974б, т. 97: 42—53.

Остроумова И. И. Гранулированные корма для седелетков карпа. — Рыбн. хоз-во, 1976а, № 4: 28—30.

Остроумова И. И. Методические указания по применению сухого гранулированного корма при выращивании товарной форели. Л., изд. ГосНИОРХ, 1976б: 22 с.

Остроумова И. И. Проблема белка и биостимуляторов в кормлении рыб. — Изв. ГосНИОРХ, 1977а, т. 127: 3—13.

Остроумова И. И. Круглогодичное выращивание карпа на гранулированных кормах в условиях теплых вод. — Рыбн. хоз-во, 1977б, № 7: 29—32.

Остроумова И. И. Роль сбалансированности корма при выращивании карпа на теплых водах. — Рыбн. хоз-во, 1978, № 12: 24—26.

Остроумова И. И. Физиолого-биохимическая оценка состояния рыб при искусственном разведении. — В кн.: Современные вопросы экол. физиологии рыб. М., Наука, 1979а: 59—67.

Остроумова И. И. Инструкция по выращиванию крупного посадочного материала карпа в условиях теплых вод на полноценных гранулированных кормах. Л., изд. ГосНИОРХ, 1979б: 24 с.

Остроумова И. И. Потребность рыб в белке и ее особенности у личинок в связи с этапами развития пищеварительной системы. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1983а, вып. 194: 3—19.

Остроумова И. И. Повышение эффективности выращивания карпа в тепловодном рыбоводстве путем физиологически обоснованного кормления. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1983б, вып. 206: 84—97.

Остроумова И. И. Особенности роста, физиологии и пищевых потребностей карпа при разных температурах. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1986а, вып. 246: 5—16.

Остроумова И. И. Количественная оценка влияния степени окисления нитритов в кормах на скорость роста и кормовые затраты у карпа в условиях теплых вод. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1986б, вып. 254: 36—39.

Остроумова И. И. Совершенствование рецептуры кормов и методов кормления в индустриальном рыбоводстве. — Рыбоводство, 1987, № 3: 13—14.

Остроумова И. И. Особенности пищевых потребностей у рыб с различной температурой обитания и пути повышения эффективности их кормления. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1988а, вып. 275: 5—25.

Остроумова И. И. Эколого-физиологические основы пластических и энергетических потребностей рыб и пути их удовлетворения. — В кн.: Современные проблемы экологической физиологии и биохимии рыб. Вильнюс, 1988б: 201—221.

Остроумова И. Н. Симптомы дефицита биоантиоксидантов у рыб при недостаточном питании. — Экол. физиология и биохимия осетровых рыб. Материалы международного симпозиума. Ярославль, 1997. 94—96.

Остроумова И. Н. Каротиноиды и их роль в кормлении рыб. Обзорная информация. Сер. Аквакультура, 1998, вып. 3, ВНИЭРХ: 68 с.

Остроумова И. Н., Шабалина А. А., Овсянникова Л. Ю. Об энергетическом отношении в рационах радужной форели. — Материалы XVI конф. по изучению внутр. водоемов Прибалтики. Петрозаводск, 1971, ч. 1: 267—270.

Остроумова И. Н., Тимошина Л. А. Результаты выращивания карпа в теплых водах на новых высокобелковых гранулированных кормах. — Рыбное хозяйство, 1975, № 8: 27—29.

Остроумова И. Н., Шабалина А. А., Тимошина Л. А., Князева Л. М., Шерстнева Т. А., Поздняк И. С., Рождественская Е. П. Составление сухих гранулированных кормов и влияние их на физиолого-биохимические показатели двухлеток радужной форели *Salmo gairdneri* Rich. — Вопр. ихтиологии, 1975, т. 15, вып. 3: 544—553.

Остроумова И. Н., Тимошина Л. А. Влияние качества ботки в гранулированных кормах на интенсивность роста и физиологические показатели карпа в условиях теплых вод. — Рыбхоз, изучение внутр. водоемов, 1976, № 18: 36—67.

Остроумова И. Н., Тимошина Л. А., Князева Л. М., Шабалина А. А., Дикун П. П., Баранова Л. Н., Розановская И. С., Рождественская Е. П., Чернушова Ю. И., Волков А. И., Стрельцова С. В., Шерстнева Т. А. Использование активного ила целлюлозно-бумажной промышленности в качестве стимулирующей добавки к кормам рыб. — Изв. ГосНИОРХ, 1976, т. 122: 3—10.

Остроумова И. Н., Комарова Г. В. Рост карпа и распределение липидов в его тканях в условиях теплых вод при различных рационах питания. — Гидробиол. журн., 1979, № 6: 66—71.

Остроумова И. Н., Штерман Л. Я., Черникова В. В., Шерстнева Т. А. О нарушении постоянства внутренней среды у седелетков карпа под влиянием низкой температуры воды в период зимовки. — В кн.: Современные вопросы экол. физиологии рыб. М., Наука, 1979а: 246—249.

Остроумова И. Н., Турецкий В. И., Иванов Д. И., Григорьев А. И., Катруш Р. В., Скляков А. А., Головкина Г. П., Балдохина В. Н. Корм для молды рыб. Анн. экон. № 961176. Заявл. 19.11.1976.

Остроумова И. Н., Турецкий В. И., Иванов Д. И., Деметрива М. А. Полноценный стартовый корм для личинок карпа в условиях теплых вод. — Рыбное хозяйство, 1980а, № 6: 41—44.

Остроумова И. Н., Турецкий В. И., Ильина И. Д. Физиологические основы кормления личинок рыб. — В кн.: Второе Всесоюз. совещ. по использованию теплых вод ГЭС и АЭС для рыбного хозяйства. Тез. докл. М., 1980б: 82—83.

Остроумова И. Н., Деметрива М. А. О начале функционирования поджелудочной железы в пищеварительном процессе личинок карпа *Cyprinus carpio*. — Журн. эволюц. биохимии и физиологии, 1981, т. XVII, № 3: 302—304.

Остроумова И. Н., Ильина И. Д. Физиологические основы разработки стартовых кормов типа «Эквизио» для рыб. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1981, вып. 175: 66—92.

Остроумова И. Н., Турецкий В. И. Временные рекомендации по кормлению личинок и ранней молодежи карпа стартовым кормом «Эквизио». Л., изд. ГосНИОРХ, 1981. 12 с.

Остроумова И. Н., Абрамова Ж. И. Теоретические основы использования высокобелковых и высокожирных продуктов микробиосинтеза для замены рыбной муки в кормах рыб. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1981, вып. 176: 33—36.

Остроумова И. Н., Абрамова Ж. И., Мельник В. М. Влияние фосфатидов и селена на эффективность замены рыбной муки белковыми продуктами микробиосинтеза в кормах карпа на теплых водах. — Вопр. ихтиологии, 1985, т. 25, № 6: 1017—1024.

Остроумова И. Н., Аршавский Д. С., Иванов Д. И. Включение ферментализата габрина в стартовые корма для личинок карпа. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1986, вып. 257: 102—106.

Остроумова И. Н., Потапова М. И., Рыбачук В. К., Петропавловский В. А., Галайчев С. А. Биохимический состав кормовых бесплозочных как основа для совершенствования искусственных кормов для рыб. Гидробиол. журн., Делюпир. в ВИНТИ, 1987, № 592, В. 87: 18 с.

Остроумова И. Н., Аршавский Д. С., Шумилов А. К., Лукошкина М. В., Григорьева С. В. Пути повышения эффективности кормления карпа на теплых водах. — IV Всесоюз. совещ. по рыбовод. использованию теплых вод. Тез. докл. М., 1990. 9—11.

Остроумова И. Н., Лукошкина М. В., Калькина А. В. Изменение содержания витаминов С, А и Е в рыбных кормах с БВК при хранении их в разных условиях. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1991а, вып. 306: 14—26.

Остроумова И. Н., Аршавский Д. С., Калкин В. К., Мосейчук К. Б., Смирнова Л. В., Трапез Ю. О. Эффективность использования габрина в рационах карпа разного возраста. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1991б, вып. 306: 27—46.

Остроумова И. Н., Мосейчук К. Б. Роль цесолитов в торможении перекисного окисления липидов рыбной муки. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1997, вып. 325: 31—39.

Остроумова И. Н., Тимошина Л. А., Мосейчук К. Б. Влияние каротиноидов в рационе радужной форели на рост, аккумуляцию астаксантина в тканях и витаминов в печени. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1997, вып. 325: 3—15.

Остроумова И. Н., Костюничев В. В., Черников В. В., Штак Д. Г., Шумилов А. К., Смирнова Л. В. Разработка технологического режима экструдирования высококалорийных форелевых кормов и их биологическая оценка. — Рыбное хозяйство, Серия Аквакультура. Корма и кормление рыб, 1998, вып. 3, ВНИЭРХ: 1—12.

Остроумова И. Н., Костюничев В. В., Черников В. В., Штак Д. Г., Шумилов А. К., Смирнова Л. В. Премислов и проблемы экструдированных кормов для радужной форели. — Второй международный симпозиум «Ресурсосберегающие технологии в аквакультуре», Материалы докл. Россия, Адлер, 1999: 208 с.



- Панкратов А. П. Пищевая ценность детрита для водных животных. — В кн.: Общие основы и изучения водных экосистем. Л., Наука, 1979: 106—113.
- Панкратов Р. Некоторые биохимические механизмы акклиматизации тропических пойкилотермных животных к низкой температуре. — В кн.: Клетка и температура среды. М., Л., Наука, 1964: 73—81.
- Патрик. Эффективная белково-витаминная кормовая добавка. Проект мин. мед. микробиол. пром. СССР. НИИМ Витте-Белок, 1988: 17 с.
- Перетяжко М. А., Боданова Е. А. Тяжелые металлы в пресноводных экосистемах. СПб, изд. ГосНИОРХ, 1999: 26 с.
- Петрухин И. В. Корма и кормовые добавки. М., Росагропромиздат, 1989: 527 с.
- Пирс Н. В. Водоросль Spirulina. — В кн.: Источники животного белка. М., Колос, 1979: 54—56.
- Плещинская Э. М. Гормональная регуляция углеводного обмена у высших позвоночных. Л., Наука, 1975: 215 с.
- Подоскин Т. А. Эффективность использования углеводов растительного происхождения в комбикормах для радужной форели *Oncorhynchus mykiss*. Автореф. канд. дис. М., 1996: 23 с.
- Подоскина Т. А., Подоскин А. Г. Влияние вида обработки пшеницы на рост и утилизацию корма радужной форелью. — Тез. докл. на секции рыбных биоресурсов и экологии гидробионтов. Науч. конф. НПО по рыбоводству и ВЗНИИ. М., 1989: 52—53.
- Подоскина Т. А., Подоскин А. Г. Влияние некоторых биологически активных веществ на утилизацию корма с повышенным содержанием углеводов. — Сб. науч. трудов ВНИИПРХ, 1991, вып. 62: 64—68.
- Покровский А. А. Перспективы использования белков одноклеточных организмов. — В кн.: Медико-биол. исследования углеводородных дрожжей. М., Наука, 1972: 9—58.
- Ползков Г. Д. Изменчивость длины кишечника в связи с условиями питания. Зоол. журн., т. 45, вып. 8, 1966: 1196—1203.
- Поповларев С. В. Биологические основы кормления лососевых рыб в раннем постэмбрионале. Автореф. докт. дис. М., 1995: 43 с.
- Поповларев С. В., Катинцев А. Н., Слободяшкова Т. С., Литов В. К. Ферментативный гидролиз рыбной муки как способ совершенствования стартового корма для ранней молоди сиговых рыб. — Сб. науч. трудов ВНИИПРХ, 1988, вып. 53: 121—130.
- Поповларев Е. Н., Бахарева А. А. Новый поливитаминный премикс для осетровых. — Второй международный симпозиум «Ресурсосберегающие технологии в аквакультуре». Материалы докл. Россия, Адлер, 1999: 212—213.
- Попов Н. С., Дмитриченко А. П., Крылов В. М. Протеиновое питание животных. М., Колос, 1975: 368 с.
- Пригольнев Т. И., Стрельцова С. В., Бриллиана П. И., Острижмина И. Н., Корозова Н. В. Преподхранение от липодной дегенерации печени радужной форели введением в рацион фосфатидов. — ДАН СССР, 1964, т. 156, № 5, 1241—1243.

- Пригольнев Т. И., Стрельцова С. В., Бриллиана П. И., Острижмина И. Н., Корозова Н. В. Ускорение роста радужной форели и предохранение ее от липодной дегенерации печени введением в кормовые смеси фосфатидов. — Изв. ГосНИОРХ, 1969, т. 68: 23—35.
- Процесс Л. Неорганические новы. — В кн.: Сравнительная физиология животных, т. 1. М., Мир, 1977а: 177—240.
- Процесс Л. Питание. — В кн.: Сравнительная физиология животных, т. 1. М., Мир, 1977б: 241—284.
- Процесс Л., Браун Ф. Сравнительная физиология животных. М., Мир, 1967: 766 с.
- Раденко В. Н. Использование стойких к разрушению заместелей аскорбиновой кислоты в комбикормах для рыб. Рыбн. хозяйство. Серия Аквакультура. Корма и кормление рыб. ВНИЭРХ, 1997, вып. 2: 1—12.
- Раденко В. Н., Терентьев П. В., Филиппов М. Л. Подращивание личинок сельди и нельмы с использованием естественных и искусственных стартовых кормов. Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1983, вып. 195: 49—54.
- Раденко В. Н., Радичева О. Л. Влияние добавок поваренной и морской соли на рост и выживаемость личинок карпа. — Рыбн. хозяйство. Серия Аквакультура. Корма и кормление рыб. ВНИЭРХ, 1993, вып. 3: 1—5.
- Раденко В. Н., Терентьев П. В., Алимов И. А., Радичева О. Л., Босва Н. П., Трещина В. И. Повышение эффективности стартовых комбикормов за счет продуктов переработки подпрессованного рыбного бульона. — Рыбн. хозяйство. Серия Аквакультура. Корма и кормление рыб. ВНИЭРХ, 1994, вып. 2: 1—13.
- Раденко В. И., Алимов И. А. Эффективность замены рыбной муки крилеиной в составе стартовых комбикормов для личинок карпа. Рыбн. хозяйство. Серия Аквакультура. Корма и кормление рыб. ВНИЭРХ, 1995, вып. 1: 1—7.
- Раулюсская Р. Г., Билды А. И. Разработка технологии получения гидролизата — основного ингредиента корма для молоди осетровых рыб. Обработка рыбы и морепродуктов. Информ. пакет ВНИЭРХ, 2000, вып. 4: 10—15.
- Рекомендации по использованию напарина (кормовых дрожжей БВК) в рационах сельскохозяйственных животных и птиц. Краснодар, 1985: 17 с.
- Ржанская Ф. М. Жиры рыб и морских млекопитающих. М., Пищевая промышленность, 1976: 470 с.
- Рождественская Е. Н. Накопление витамина А в печени форели при содержании ее в условиях низких температур на гранулированном и пастообразном корме с добавками витаминов. — Изв. ГосНИОРХ, 1976, вып. 72: 148—154.
- Романенко В. Д. Печень и регуляция межтучного обмена (млекопитающие и рыбы). Киев, Наукова думка, 1978: 183 с.
- Романенко В. Д. Эколого-физиологические основы теплового рыбоводства. Киев, Наукова думка, 1983: 139 с.
- Романенко В. Д., Аркан О. М., Созоматина В. Д., Епифаненко П. Ю., Вессельский С. П. Физиолого-биохимические принципы подбора и применения солевого обогащения комбикормов для выращивания рыб в тепловых хозяйствах. Освоение

теплых вод энергетических объектов для интенсивного рыбоводства. — Материалы науч. конф. Киев. Наукова думка, 1978: 51—56.

*Романенко В. Д., Арсан О. М., Солмашина В. Д.* Кальций и фосфор в жизнедеятельности гидробионтов. Киев. Наукова думка, 1982а: 151 с.

*Романенко В. Д., Евтушенко Н. Ю., Желтов Ю. А.* Методические рекомендации по применению и технологии обогащения искусственных гранулированных комбикормов для рыб витаминно-минеральными премиксами. Киев. Наукова думка, 1982б: 15 с.

*Романенко В. Д., Мазыжени Т. Д., Евтушенко Н. Ю.* Роль отдельных органов в механизме регуляции обмена цинка у рыб. — Гидробиол. журн., 1985, т. 21, № 3: 57—62.

*Рыжков Л. П.* Морфофизиологические закономерности и трансформация вещества и энергии в рваном онтогенезе пресноводных лососевых рыб. Петрозаводск. Карелия, 1976: 287 с.

*Рыжков Л. П., Палина А. В.* Физиологические основы кормления личинок лососевых. Тез. докл. совещ. по проблеме: биол. основы разработки рецептур гранулированных кормов для выращивания товарной рыбы. Л., изд. ГосНИИОРХ, 1976: 14—16.

*Рыжков Л. П., Палина А. В., Попова Э. К., Чеческич А. В., Грушец А. И., Лисицко Е. И.* Морфофизиологическая характеристика озерного лосося (*Salmo salar* L., *sebago Girard*) при разведении в искусственных условиях. — Сб. науч. трудов Сев.-рыбНИИПроект, Мурманск, 1980: 42—66.

*Савина А. А.* Питание белугой токтолобика в условиях прудовых хозяйств в РСФСР. — В кн.: Новые исследования по экологии и разведению растительноядных рыб. М., Наука, 1968: 116—123.

*Садыхов Д. Р.* Использование синтетических аминокислот при кормлении товарного карпа. — Сб. науч. трудов ВНИИПРХ, 1971, вып. 6: 122—133.

*Салыкова Н. А., Шербица М. А., Дума Л. И.* О влиянии кормового препарата β-каротина на питательные свойства комбикорма КТН—86 для карпа. Сб. науч. трудов ВНИИПРХ, 1989, вып. 57: 62—70.

*Салыикова М. Я.* Хлорелла — новый вид корма. М., Колос, 1977: 94 с.

*Северин С. Е., Вулфовиц П. Л.* Азотистые экстрактивные вещества в мышцах рыб. — Биохимия, 1959, т. 24, вып. 6: 1002—1009.

*Семеткина Т. Б.* Рост, выживаемость и физиологические показатели личинок и молоди ленского осетра *Acipenser baeri stenophynchus* A. Nikolsky, выращенных на кормах типа «Экви». — Сб. науч. трудов ГосНИИОРХ, 1983, вып. 194: 107—111.

*Сергеева Н. Т.* Влияние жиров различного происхождения на перешариваемость, усвоение и ретенцию основных питательных веществ комбикорма трехлетками радужной форели. Сб. науч. трудов ВНИИПРХ, 1984, вып. 42: 26—33.

*Сергеева Н. Т.* К вопросу о минеральном составе корма РМ-5В для форели, выращиваемой в установке с замкнутым водоснабжением. — Сб. науч. трудов ВНИИПРХ, 1987, вып. 52: 18—28.

*Сергеева Н. Т.* Физиолого-биохимические основы повышения эффективности питания радужной форели (*Salmo gairdneri* Rich.) в аквакультуре. Автореф. докт. дис. М., 1989: 51 с.

*Сергеева Н. Т.* О минеральном питании радужной форели (*Salmo gairdneri* Rich.), выращиваемой на солоноватых водах на корме РМ-5В. Сб. науч. трудов Калининград. техн. ин-та рыбн. пром-сти и хоз-ва, 1991, 3—15.

*Сергеева Н. Т.* Особенности липидного питания радужной форели. — Сб. науч. трудов Калининград. гос. техн. ун-та. Физиолого-биохим. основы кормления рыб в аквакультуре, 1995: 4—16.

*Сергеева Н. Т.* Биохимия витаминов и минеральных элементов. Калининград. гос. техн. ун-т, 1998: 122 с.

*Сергеева Н. Т., Жбанов Ю. И., Кательникова И. А.* Обмен жирных кислот и индивидуальных фосфолипидов у форели, выращиваемой на комбикормах РМ-5В и РМ-13В. — Сб. науч. трудов ВНИИПРХ, 1986, вып. 49: 132—140.

*Сергеева Н. Т., Нефедова Н. И.* Питательная ценность компонентов комбикормов животного происхождения для радужной форели. — Сб. науч. трудов ВНИИПРХ, 1987, вып. 52: 34—44.

*Сергеева Н. Т., Ломако Н. В., Самойкина С. П., Доманевский М. Л., Клименко С. В.* Влияние подсолнечного масла и рыбьего жира в составе промышленного корма на обмен жирных кислот у форели, выращиваемой в установке с окисленной морской водой. — Сб. науч. трудов Калининград. техн. ин-та рыбн. пром-сти и хоз-ва. Комбикорма и обмен веществ у рыб, 1991: 36—45.

*Сергеева Н. Т., Левитов О. Т., Киселько С. В., Гольденберг В. И.* Влияние иноуля и кормлана на обмен жирных кислот и содержание витамина С в организме молоди форели. — Сб. науч. трудов Калининград. гос. техн. ун-та, 1996: 44—51.

*Сергунина-Шестакова Л. Т.* Влияние подсолнечных фосфатидов корма на состав тканевых липидов радужной форели в период ее зимнего выращивания. — Экол. физиология и биохимия рыб. Т. 1. Тез. докл. Астрахань, 1979: 122—123.

*Ситцева Л. В.* Качественный состав и распределение каротиноидов и витаминов А в органах и тканях радужной форели *Salmo gairdneri* Rich. — Вопр. ихтиологии, 1982, т. 22, вып. 1: 104—107.

*Ситоров В. С.* Экологическая биохимия рыб. Липиды. Л., Наука, 1983: 240 с.

*Ситоров В. С., Лисицко Е. И., Рипатти И. О., Болдова О. М.* Липиды рыб (литературный обзор). В кн.: Сравнительная биохимия рыб и их гельминтов. Петрозаводск, 1977: 5—56.

*Ситоров В. С., Лукьяненко В. И., Юртыцкий Ю. Г.* Возможный биохимический механизм «расщепления» мышц у волжского осетра. — Второй симпозиум по экол. биохимии рыб. Тез. докл. Ярославль, 1990: 218—219.

*Склярин В. Я.* Этиловые дрожжи — эффективный заменитель рыбной муки в рационах форели. — Рыбн. хоз-во, 1982: 33—34.

*Склярин В. Я.* Биологические основы рационального использования протеина в комбикормах для рыб при индустриальном выращивании. Автореф. докт. дис. Краснодар, 1985: 43 с.

Скворов В. Я., Овечаров А. Ф., Таран Л. В., Тропачев В. П. Биологические основы рационального использования протеина в комбикормах для товарного откорма седелеток карпа в садках. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1981а, вып. 176: 117—125.

Скворов В. Я., Стуевцова Н. А., Таран Л. В., Сердюков А. Г. Изучение эффективности включения ферментных препаратов в комбикорма для рыб при промышленном выращивании. — В кн.: Освоение теплых вод энергетических объектов для интенсивного рыбоводства. Киев, Наукова Думка, 1981б: 251—259.

Скворов В. Я., Гамысян Е. А., Рыжков Л. П. Кормление рыб. М., Легкая и пищевая пром-сть, 1984: 120 с.

Скворов В. Я., Серова В. В. Эффективность использования микробиоокаротина в рационах карпа при промышленном выращивании. — Сб. науч. трудов ВНИИПРХ, 1989, вып. 57: 70—76.

Скрябин С. С. Влияние витаминов на рост и физиологическое состояние молоди осетровых рыб при промышленном выращивании. Автореф. канд. дис. Краснодар, 1997: 23 с.

Систов В. А., Шергина М. А., Ибрагимов И. И. Интенсивность обмена у седелеток карпа, выращиваемых на рационах с включением крилевой муки. — Сб. науч. трудов ВНИИПРХ, 1977, вып. 18: 165—172.

Ситни А. Д. Частная экологическая физиология млекопитающих. М., ЦИ, изд. АН СССР, 1962: 498 с.

Ситни А. Д. Экологическая физиология животных. М., Высшая школа, 1971: 448 с.

Ситни С. Г. Эколого-морфологические данные о связи каротиноидов с процессом эмбрионального дыхания рыб. — В кн.: Обмен веществ и биохимия рыб. М., Наука, 1967: 340—350.

Сирачев К. Ф. К вопросу об автотом обмене мышц у рыб. — Биохимия, 1959, т. 24, вып. 3: 489—495.

Сирачев К. Ф. Основы биохимии питания рыб. М., Легкая и пищевая пром-сть, 1982: 247 с.

Степанов И. А. Сравнительно-биохимическая характеристика аминокислотного состава донных беспозвоночных Черного моря. — Изв. ИДРИБЛ журн., 1966, т. 2, № 4: 67—71.

Степанов И. А. Биохимический состав донных беспозвоночных северо-западной части Черного моря. — В кн.: Биохимия морских организмов. Киев, Наукова думка, 1967: 101—117.

Степанов И. А. Аминокислотный состав планктона Черного моря. — В кн.: Биохим. аспекты биол. структуры южных морей. Биология моря, 1973а, вып. 30: Киев: 55—68.

Степанов И. А. Свободные и связанные аминокислоты планктонных ракообразных Черного моря. — В кн.: Биохим. аспекты биол. структуры южных морей. Биология моря, 1973б, вып. 30: Киев: 68—79.

Стилкин Р. Приемы тепловой аквакультуры. М., Агропромиздат, 1986: 288 с.

Стрепыцкий А. Р. Улучшение рыбопродуктивных показателей при лотковом выращивании личинок карпа на Эквимо с минимальной дозой добавок маулинов артемии салина. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1985, вып. 219: 51—57.

Стрельцова С. В. Влияние фосфатидов и кормовых дрожжей на рост, жирноконтент и зимостойкость седелеток карпа. Изв. ГосНИОРХ, 1972, т. 81: 5—11.

Стрелов В. С. Избирательная способность амуров к пище. В кн.: Проблемы рыболов. использования растительноводных рыб в водоемах СССР. Материалы совещ. Ашхабад, изд. АН Туркменской ССР, 1963: 181—191.

Султанов А. С. Зимовка седелеток карпа в условиях тепловодных хозяйств. Рыб. хозяйство, 1978, № 11: 17—19.

Сычев Г. А., Гамысян Е. А., Потапов И. П. Совершенствование рецептуры кормов для ремонтно-маточного стада форели в условиях промышленных хозяйств на подогретой воде ГРЭС. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1981, вып. 175: 181—191.

Тамаша Г. Зеленые микроводоросли. — В кн.: Источники пищевого белка. М., Колос, 1979: 56—61.

Таранов М. Т., Сабиров А. Х. Биохимия кормов. М., ВО «Агропромиздат», 1987: 224 с.

Терруэл Т. Взаимодействие витаминов. М., Мир, 1969: 372 с.

Тимошина Л. А. Добавление синтетических аминокислот в корм радужной форели. — Изв. ГосНИОРХ, 1976а, т. 72: 75—85.

Тимошина Л. А. Усовершенствование комбикормов для двухлеток карпа, выращиваемых в садках на теплых водах. Рыб. хозяйство, 1976б, № 9: 25—27.

Тимошина Л. А. Теоретические предпосылки балансирования аминокислотного состава корма для карпа на теплых водах. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1981, вып. 175: 25—43.

Тимошина Л. А. Использование гаффина в кормах для радужной форели. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1991, вып. 306: 47—54.

Тимошина Л. А., Ермилова С. В., Соколов Ю. И. Введение синтетических аминокислот в корм двухлеткам карпа при содержании его в садках на теплых водах. — Изв. ГосНИОРХ, 1977, т. 127: 64—70.

Тимошина Л. А., Масленчук К. Б. Добавление в корм форели синтетического каротиноида. Рыб. хозяйство, 1993, № 5: 49.

Тимошина Л. А., Масленчук К. Б., Остроумова И. П., Смирнова Л. В. Влияние каротиноидов на биохимические показатели производителей форели в период созревания гонад. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1997, вып. 325: 16—26.

Томаш М. Ф. Минеральный состав кормов. М., Колос, 1968: 256 с.

Томаш М. Ф., Мартыненко Р. В., Нерисов К., Платишанов Н., Гальберг Г., Кетинский Я., Пхазару Э., Говорка Ф., Церзельсма Р. Переваримость кормов. М., Колос, 1970: 463 с.

Томаш М. Ф., Мартыненко Р. В. Аминокислотный состав кормов. М., Колос, 1972: 288 с.

Тропачев В. П., Скворов В. П., Китидов А. Н. Темп роста карпа в зависимости от содержания протеина в кормосмесях. — Рыб. хозяйство, № 9, 1981: 30—31.

*Трифимова Л. И.* Питательная ценность продуктов микробиологического синтеза для двухлетков карпа. — Сб. науч. трудов ВНИИПРХ, 1984, вып. 42: 39—45.

*Трибачев И. И.* Биохимическая оценка биомассы водородных бактерий как возможного источника кормовых и пищевых веществ. — В кн.: Производство белка на водорослях. Новосибирск, Наука, 1981, 74—94.

*Трякина С. П.* Влияние пищевых мук на интенсивность пищеварительных и обменных процессов в организме форели. — Сб. науч. трудов ВНИИПРХ, 1973, вып. 10: 182—191.

*Турецкий В. И.* Нормирование стартовых кормов и условия кормления линнокarpa. Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1981, вып. 175: 93—106.

*Уголев А. М.* Физиология и патология пристеночного (контактного) пищеварения. Л., Наука, 1967: 230 с.

*Уголев А. М.* Эволюция пищеварения и принципы эволюции функций. Л., Наука, 1985: 544 с.

*Уголев А. М., Кузьмина В. В.* Пищеварительные процессы и адаптации у рыб. СПб, Гидрометеоиздат, 1993: 238 с.

*Факторович К. А.* Заболевания двухлеток радужной форели при выращивании на искусственных кормах. — Вопр. икhtiологии, 1956, вып. 6: 156—164.

*Факторович К. А.* Пищевые потребности лососевых и основные корма, применяемые в лососеводстве. — Изв. ГосНИОРХ, 1963, т. 54: 64—89.

*Флоренс М.* Биохимическая эволюция. М., Иностранная лит-ра, 1947: 175 с.

*Фомин А. В.* Использование галерина и ферментолита БВК в стартовом корме для молоди кеты. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1991, вып. 306: 67—75.

*Харенко Е. Н., Боева Н. И., Ситни А. В.* Научно обоснованные нормативы показателей качества и безопасности кормовой муки из гидробионтов. — Рыбн. хоз-во. Сер. Аквакультура, Корма и кормление рыб. НИИОРХ, 1998, вып. 2: 1—10.

*Хасимото Е., Окаити Т.* Питание рыб и корма в рыбоводстве. Токио, 1968: 209 с. (пер. с японского).

*Хасимото Е., Аоэ К., Исэда С., Окаити Т., Огэно Ч., Китакура С., Носэ Т.* Разведение рыб. Токио, 1975: 356 с. (пер. с японского).

*Хенниг А.* Минеральные вещества, витамины, биостимуляторы в кормлении сельскохозяйственных животных. М., Колос, 1976: 559 с.

*Химический состав пищевых продуктов*, кн. 1, 2. М., ВО «Агропромиздат», 1987: 359 с.

*Химический состав пищевых продуктов*. М., Пищевая промышленность, 1979: 247 с.

*Хлебонин В. В.* Критическая соленость биологических процессов. Л., Наука, 1974: 235 с.

*Хованский И. Е.* Физиологические и функциональные аспекты улучшения качества молоди тихоокеанских лососей, выращиваемой на рыбных заводах Магаданской области. Автореф. канд. дис. СПб, 1992: 20 с.

*Хочава П., Салмеро Дж.* Стратегия биохимической адаптации. М., Мир, 1977: 398 с.

*Цель А. И., Шабалина А. А., Арсеньев Н. Г.* Влияние крилевой муки, введенной в корм производителей, на потомство радужной форели. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1981, вып. 175: 202—215.

*Цырульская З. И., Дюжанина В. Д.* Включение в корма микрорезонансов для улучшения роста рыб. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1981, вып. 176: 151—154.

*Черев С. Л. А.* Холин как пищевой фактор и патология холинового обмена. М., 1953: 184 с.

*Черняев И. П.* Технология комбикормового производства. М., Колос, 1992: 368 с.

*Шабалина А. А.* Влияние хлористого кобальта на развитие и рост радужной форели (*Salmo irideus* Gib.). Изв. ГосНИОРХ, 1964, т. 58: 139—149.

*Шабалина А. А.* Действие хлористого кобальта на физиологические показатели радужной форели (*Salmo irideus* Gib.). — Вопр. икhtiологии, 1968а, т. 8, вып. 5: 931—938.

*Шабалина А. А.* К вопросу о применении хлористого кобальта в прудовом рыбоводстве. — Рыбхоз. изучение внутр. водоемов, 1968б, № 1: 40—42.

*Шабалина А. А.* Влияние фосфатидов и кормовых дрожжей на личинок зимующих сеголетков карпа. — Изв. ГосНИОРХ, 1972, т. 81: 12—19.

*Шабалина А. А.* Оценка качества жира кормов форели при длительном хранении. Изв. ГосНИОРХ, 1974, т. 97: 67—73.

*Шабалина А. А.* Теоретические предпосылки увеличения сроков хранения гранулированного корма для форели. — Изв. ГосНИОРХ, 1976, т. 72: 42—65.

*Шабалина А. А.* Рекомендации по хранению кормов для радужной форели. Л., изд. ГосНИОРХ, 1978: 14 с.

*Шабалина А. А.* Липидная характеристика кормов и форели, выращенной на них. — В кн.: Совр. вопросы экол. физиологии рыб. М., Наука, 1979: 196—201.

*Шабалина А. А., Князева Л. М., Тимошани Л. А.* Физиологические особенности производителей форели, выращенных на рационах с добавлением крилевой муки. — Экол. физиология и биохимия рыб. Тез. докл. IV Всесоюз. конф., т. 1. Астрахань, 1979: 218—220.

*Шабалина А. А., Князева Л. М., Тимошани Л. А., Комаров И. П.* Введение крилевой муки в корма производителей форели с целью повышения качества потомства. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1981, вып. 166: 110—113.

*Шабалина А. А., Карпачева И. Е., Казкин В. К.* Влияние кормов разного качества на рыбоводно-физиологические показатели форели. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1986, вып. 246: 119—123.

*Шабалина А. А., Никольский Г. Ф., Васильева В. С.* Окисление и гидролиз липидов лососевых кормов и разработка индикаторного экспресс-метода определения их доброкачественности. — Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1997, вып. 325: 48—56.

*Шатунковский М. И.* Роль исследований обмена веществ в решении некоторых вопросов динамики численности рыб. — В кн.: Совр. вопросы экол. физиологии рыб. М., Наука, 1979: 34—41.

*Шатунковский М. И.* Экологические закономерности обмена веществ морских рыб. М., Наука, 1980: 283 с.

Шерстисова Т. А. Показатели углеводного обмена у зимующих сеголетков карпа. Изв. ГосНИОРХ, 1972, т. 81: 27—29.

Шерстисова Т. А. Динамика углеводного обмена у карпа в период зимовки. — Вopr. ихтиологии, 1975, т. 15, вып. 2: 324—331.

Шестакова Л. Т. Состав желчи и содержание липидов в печени форели, выращенной на пастобразном и гранулированном корме. Изв. ГосНИОРХ, 1976а, т. 72: 103—110.

Шестакова Л. Т. Характеристика липидного и желчнокислотного состава рачужной форели в условиях зимнего содержания на пастобразном и гранулированном корме. — Изв. ГосНИОРХ, 1976б, т. 122: 108—119.

Шехатова И. А. Изучение радиофарма обмена у молоди карповых и осетровых рыб с применением радиоактивного фосфора. М., ВНИРО, 1959: 88 с.

Шмаков И. Ф., Яржомбек А. А. Обмен и потребности рачужной форели в фокаре, кальции и магнии. Сб. науч. трудов ВНИИПРХ, 1986а, вып. 27: 103—112.

Шмаков И. Ф., Яржомбек А. А. Обмен и потребности рачужной форели в микроэлементах (марганец, медь, цинк, железо). Сб. науч. трудов ВНИИПРХ, 1980б, вып. 29: 72—80.

Шмаков И. Ф., Маслובицаков В. С. Исследование синтетических каротиноидов в кормах для товарной форели. Первый конгресс ихтиологов России. Тез. докл. М., ВНИРО, 1997: 341—342.

Шмаков Н. А. Аминокислоты в кормлении животных. М., Колос, 1970: 88 с.

Шмаков Н. А., Бурин В. И. Видовые особенности аминокислотного состава тела животных. В кн.: Физиология-биохим. основы повышения продуктивности сельскохозяйств. животных. М., Колос, 1971: 5—9.

Шмелев В. К., Серебряникова Г. П. Исследование взаимодействия ферментов гликолизиса эктодермных животных с глюкозой. — VIII науч. конф. докт. физиологии и биохимии рыб, т. 2. Тез. докл. Петрозаводск, 1992: 167—168.

Ширшова И. Д., Суханко Е. Г. О динамике каротиноидов в тканях и органах рыб в связи с половым циклом. — Гидробиол. журн., 1971, № 6: 90—93.

Шорыгин А. А. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря. М., Пищепромиздат, 1952: 268 с.

Штакоф А. Изучение обмена углеводов у речного угря *Anguilla anguilla* L. и рачужной форели *Salmo gairdneri* Rich. — Вopr. ихтиологии, 1976, т. 16, вып. 1: 178—180.

Штерман Л. Я. Допустимые количества поваренной соли в кормовых рационах рачужной форели. — Научно-техн. бюлл. ГосНИОРХ, 1960, № 11: 53—56.

Штерман Л. Я., Слободской В. Р. Влияние бетаина и воды на рост, функциональное состояние питательной железы и показатели крови рачужной форели (*Salmo irideus* Gib.). — Вopr. ихтиологии, 1972, т. 12, вып. 3: 545—553.

Штрауб Ф. К. Биохимия. Будапешт, АН Венгрии, 1963: 715 с.

Шульман Г. Е. Физиолого-биохимические особенности годовых циклов рыб. М., Пищевая пром-сть, 1972: 367 с.

Шульман Г. Е. (редактор). Элементы физиологии и биохимии обидого и активного обмена у рыб. Киев, Наукова думка, 1978: 202 с.

Шульман Г. Е., Яковлева К. К. Тексаеновая кислота и естественная подвижность рыб. — Журн. общей биологии, 1983, т. XLIV, № 4: 529—540.

Шульман Г. Е., Юнева Т. В. Роль докозагексаеновой кислоты в адаптациях рыб (обзор). Гидробиол. журн., 1990, т. 26, № 4: 43—52.

Шумилина А. К. Переваримость карпом искусственных кормов с высоким содержанием растительных компонентов. Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1997, вып. 325: 40—47.

Шумилина А. К. Переваримость форелью питательных веществ экструдированных кормов. — Второй междунар. симпозиум. Ресурсосберегающие технологии в аквакультуре. Материалы докл. Россия, Адлер, 1999: 226—227.

Шумилина А. К., Антонова Г. С. Физиолого-биохимическая характеристика молоди пеляди, выращиваемой на искусственных кормах. Сб. науч. трудов ГосНИОРХ, 1988, вып. 275: 71—76.

Шумилина А. К., Козьмина А. В. Содержание витаминов и каротиноидов в печени и тонадах самок пеляди в пред- и посленерестовый период. — Экол. физиология и биохимия рыб. Тез. докл. IX Всерос. конф. Ярославль, 2000: 204—206.

Шуштин А. Г. Влияние экструзии на пищевую ценность комбикормов для рачужной форели. Сб. науч. трудов ВНИИПРХ, 1987, вып. 52: 84—91.

Шербина М. А. Переваримость и эффективность использования питательных веществ искусственных кормов у карпа. М., Пищевая пром-сть, 1973: 131 с.

Шербина М. А. Физиолого-биохимические основы повышения эффективности кормления рыб. В кн.: Бюлл. ресурсы внутр. водоемов СССР, М., Наука, 1979: 100—114.

Шербина М. А. Физиологические закономерности пищеварения у рыб в связи с морфологическими особенностями пищеварительного тракта и экологическими условиями. Автореф. докт. дис. М., 1980: 52 с.

Шербина М. А. Особенности формирования химуса и всасывания питательных веществ у рыб с различным строением пищеварительного тракта. В кн.: Бюлл. основы рыбоводства. Актуальные проблемы экол. физиологии и биохимии рыб. М., Наука, 1984: 245—274.

Шербина М. А., Баженова К. Я., Махатко В. А. Роль различных органических и минеральных соединений мыши, гепатопанкреаса и внутренних органов в процессе зимнего эндогенного питания сеголетков карпа. Экол. физиология рыб. Тез. докл. Всероссий. конф. М., 1973: 232—234.

Шербина М. А., Казыахметов О. П., Вайсбах Г. В., Дзюбарова И. И. Введение жира в пищевую рацион как способ повышения эффективности использования корма карпом. — Труды ВНИИПРХ, 1975, т. 24: 16—27.

Шербина М. А., Мусатов А. А. Глюкозогенез как один из источников энергетического обеспечения карпа в период зимнего голодания. — Вopr. ихтиологии, 1978, т. 18, вып. 3: 557—561.

Шербина М. А., Трофимов Л. П., Савельева И. А., Гринь А. В. Доступность аминокислот углеводородных дрожжей для карпа. — Вopr. ихтиологии, 1986, т. 6: 1010—1015.

Щербина М. А., Касаткина А. Е., Копылова Т. В., Бурлацкая Ю. И. Утилизация липидов и жирных кислот в голодном обмене зимующих сегментов карпа. В кн.: Биохимия молоди рыб в зимовальный период. Петрозаводск, 1987: 26—36.

Щербина М. А., Салькова И. А. Изменение в химическом статусе карпов под влиянием антиоксидантов, стабилизирующих процессы окисления жиров в рыбной муке. — Второй симпозиум по экол. биохимии рыб. Ярославль, 1990: 288—290.

Щербина М. А., Киселев А. Ю., Касаткина А. Е. Выращивание карпа в прудах. Минск, «Ураджай», 1992: 136 с.

Щербина М. А., Гамалин Е. А., Салькова И. А. Влияние экструзии на питательную ценность кормового сырья для рыб. — Рыбн. хозяйство. Сер. Аквакультура. Карма и кормление рыб. ВНИЭРХ, 1996, вып. 2: 1—11.

Щербина М. А., Гамалин Е. А., Салькова И. А. О доступности фосфора различных кормовых средств для карпа (*Cyprinus carpio* L.). — Сб. науч. трудов ВНИЭРХ, 1999, вып. 74: 76—89.

Эртин. Эффективная белково-витаминная кормовая добавка. Проспект. Мин. мед. микробиол. пром-сти СССР. ВНИИСинтезбелок, 1988. 16 с.

Эрберсдоблер Г. Доступность аминокислот. — В кн.: Белковый обмен и питание. М., Колос, 1980: 100—115.

Эрман Е. Т. Об азотсберегающем эффекте углеводов у карпа. — Вопр. ихтиологии, 1969, т. 9, вып. 4: 760—762.

Эрман Е. Т. К вопросу о переваривании углеводов искусственных кормов двухлетним карпом. — Труды ВНИЭРХ, 1971, вып. 18: 267—271.

Эрст Л. К., Остроумова И. Н., Тихонова Л. А., Мосейчук К. Б., Лангов Г. Ю., Солодкова В. В., Бартоля М. А., Прудкоцева В. И., Смирнова Л. В. Рост и физиологические показатели карпа и радужной форели под влиянием микробного препарата целлобактерина. Сельскохозяйственная биология, 1995, № 6: 94—103.

Яржибицкая А. А. Каротиноиды лососевых рыб и их связь с воспроизводством этих рыб. — Труды ВНИРО, 1970, т. 69: 234—267.

Яржибицкая А. А., Грачев Л. Е. К познанию функционального значения каротиноидов лососевых рыб. — Вопр. ихтиологии, 1964, т. 4, вып. 3: 606—610.

Ярошиско М. Ф., Степанова Г. М. Сезонные и возрастные изменения биохимического состава *Limnodynastes benedicti* Czern. — В кн.: Биол. ресурсы водоемов Молдавии, вып. 9. Кишинев, АН Молдавской ССР, изд. Штиинца, 1971: 12—21.

Abdelghany A. E. Growth response of Nile Tilapia *Oreochromis niloticus* to dietary L-ascorbic acid, L-ascorbyl-2-sulfate and L-ascorbyl-2-polyphosphate. — J. of the World Aquacult. Society, 1996, v. 27, № 4: 449—455.

Ackman R. G. Fish oil composition. Objective Methods for Food Evaluation. National Academy of Sciences, Washington, 1976: 103—131.

Adron J. W., Blair A., Cowey C. B., Shanks A. M. Effects of dietary energy level and dietary energy source on growth, feed conversion and body composition of turbot (*Scophthalmus maximus* L.). — Aquaculture, 1976, v. 7, № 2: 125—132.

Alghren G., Carlstein M., Gustafson A. Effects of natural and commercial diets on the fatty acid content of European grayling. — J. of Fish Biology, 1999, № 6, v. 55: 1142—1155.

Aksoy A., Hjertnes T., Opstvedt J. Effect of dietary protein level on growth and carcass composition in atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus* L.). — Aquaculture, 1996, v. 145, № 1—4: 225—233.

Alami-Durante H., Charlon N., Escaffre A.-M., Bergot P. Supplementation of artificial diets for common carp (*Cyprinus carpio* L.) larvae. — Aquaculture, 1991, v. 3, № 2: 167—175.

Albrecht M. L. Untersuchungen über die Auswirkungen eines Zusatzes von Lysin zu Mischfuttermitteln für Karpfen. — Z. Binnenfischerei, 1972, Bd. 19, № 6: 181—184.

Albrektsen S., Wathne E. Vitamin E et kvalitetsbegrep. — Norsk. fiskeoppdr., 1997, № 8: 34—37.

Al-Khalifa A. S., Simpson K. Metabolism of astaxanthin in the rainbow trout (*Salmo gairdneri*). — Comp. Biochem. Physiol., 1988, 91B: 563—568.

Amerio M., Ruggi C., Rovelli R. M., Volner L. Ascorbic acid and availability from ascorbyl-2-polyphosphate and ascorbyl-2-sulfate in sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). — Aquaculture, 1998, v. 159, № 3—4: 233—237.

Anderson J., Jackson A. J., Maty A. J., Capper B. S. Effects of dietary carbohydrate and fiber on the tilapia, *Oreochromis niloticus* (Linn.). — Aquaculture, 1984, 37: 303—314.

Anderson N. G., Abled N. S. Growth and Body Composition of Turbot (*Scophthalmus maximus* L.) in relation to different lipid-protein Ration. — In: Fish Nutrition in

Practice. IV Intern. Symp. on Fish Nutrition and Feeding. Biarritz (France), Ed. INRA, Paris, 1993: 479-491.

Anderson J. S., Lall S. P., Anderson D. M., Meniven M. J. Uysin requirement for Atlantic salmon (*Salmo salar*) fingerlings. Fish Nutrition in Practice. Ed. INRA, Paris, 1993: 867-872.

Ando S., Hatano M. Metabolic pathway of carotenoids in chum salmon *Oncorhynchus keta* during spawning migration. - Comp. Biochem. Physiol., 1987, 87B: 411-416.

Arzel J., Metaller R., Kerleguer C., Le Deltou, Guillaume J. The protein requirement of brown trout (*Salmo trutta*) fry. - Aquaculture, 1995, v. 130, No 1: 67-78.

Atherton W. D. The effect of different levels of dietary fat on the growth of rainbow trout (*Salmo gairdneri* Richardson). - J. Fish. Biol., 1975, No 7: 565-571.

Atherton W. D., Aitken A. Growth, nitrogen metabolism and fat metabolism in *Salmo gairdneri* Rich. - Comp. Biochem. Physiol., 1970, v. 36: 719-747.

Baeverfjord G., Asgard T., Shearer K. D. Development and detection of phosphorus deficiency in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.), parr and post-smolts. - Aquacult. Nutrition, 1998, v. 4, No 1: 1-11.

Baker R. T. M., Davies S. J. Changes in tissue  $\alpha$ -tocopherol status and degree of lipid peroxidation with varying  $\alpha$ -tocopherol acetate inclusion in diets for the African catfish, *Aquacult. Nutrition*, 1996, v. 2, No 2: 71-79.

Bell M. V., Dick J. R., Trish M., Navarro J. C. Decreased 20:4 n-6:20:5 n-3 ratio in sperm from cultured sea bass, *Dicentrarchus labrax*, broodstock compared with wild fish. - Aquaculture, 1996, v. 144, No 1-3: 189-199.

Berge G. M., Storebakken T., Baeverfjord G. A new bacterial protein source for Atlantic salmon. In: Quality in Aquaculture. Short communications and abstracts of contributions presented at the Intern. Conf. Aquaculture Europe '95 and the satellite meeting Nutrition and Feeding in cold water species. European Aquac. Soc. Special publicat., No 23, Gent, Belgium, 1995: 104-105.

Berge G. M., Storebakken T. Fish protein hydrolyzate in starter diets for Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) fry. - Aquaculture, 1996, v. 145, No 1-4: 205-212.

Bergot F. Digestibility of native starches of various botanical origins by Rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). In: Fish Nutrition in Practice. IV Intern. Sympos. On Fish Nutrition and Feeding. INRA, Paris, 1993: 857-865.

Bergot F., Breqne J. Digestibility of starch by rainbow trout: effects of physical state of starch and of the intake level. - Aquaculture, 1983, 34: 203-212.

Błaziak S., Gluchowska D., Krupinski S. Barwinski firmy La Roche w tuczu pstrąga tęczowego. - Biuletyn Informacyjny Przemysłu Paszowego, 1989, R. XXXIII, No 3-4: 26-33 (BŁAZIAK).

Blom J. H., Dabrowski K. Ascorbic acid metabolism in fish: is there a maternal effects on the Progeny? - Aquaculture, 1996, v. 147, No 3-4: 215-224.

Boussiba S., Fan L., Vomshak A. Enhancement and determination of astaxanthin accumulation in green alga *Haematococcus pluvialis*. - Methods in Enzymology, 1992, v. 213: 386-391.

Brown M. R., Barrett S. M., Volkman J. K., Nearhos S. P., Nell J. A., Allan G. I. Biochemical composition of new yeasts and bacteria evaluated as food for bivalve aquaculture. - Aquaculture, 1996, v. 143, No 3, 4: 341-360.

Brudeseth L. K., Sorvosen M., Bakke-McKeller A. M., Krogdahl A. Digestion and absorption of starch along the gastrointestinal tract of the Atlantic Salmon. In: Quality in Aquaculture. Short communications and abstracts of contributions presented at the Intern. Conf. Aquaculture Europe '95 and the satellite meeting Nutrition and Feeding in cold water species. European Aquac. Soc. Special publicat., 1995, No 23: 72-73.

Buhler D. R., Halver J. E. Nutrition of salmonid fishes. IX. Carbohydrate requirements of chinook salmon. - J. Nutr., 1961, 74: 307-318.

Cahu C., Zambonino I. J., Escaffre A.-M., Bergon P., Kaushik S. Preliminary results on sea bass (*Dicentrarchus labrax*) larvae rearing with compound diets from first feeding. Comparison with carp (*Cyprinus carpio*) larvae. - Aquaculture, 1998, v. 169, No 1-2: 1-7.

Cain K. D., Gurling D. L. Pretreatment of soybean meal with phytase for salmonid diets to reduce phosphorus concentration in hatchery effluents. - Progr. Fish. Cult., 1995, v. 57, No 2: 114-119.

Castell J. D. Review of lipid requirements of finfish. - Proc. World simp. on Finfish Nutrition and Fishfeed Technology, Hamburg 20-23 June, 1978, v. 1. Berlin, 1979: 59-84.

Castell J. D., Simhuber R. O., Wales J. H., Lee J. D. Essential fatty acids in the diet of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). Growth, feed conversion and some gross deficiency symptoms. - J. Nutr., 1972a, 102: 77-86.

Castell J. D., Simhuber R. O., Lee J. D., Walls J. H. Essential fatty acids in diet of rainbow trout (*Salmo gairdneri*): Physiological symptoms of fatty acid deficiency. - J. Nutr., 1972b, 102: 87-92.

Castell J. D., Bell J. G., Tocher D. R., Sargent J. R. Effects of purified diets containing different combinations of arachidonic and docosahexaenoic acids on survival, growth and fatty acid composition of juvenile turbot (*Scophthalmus maximus*). - Aquaculture, 1994, v. 128, No 3-4: 315-333.

Castillo R., Negre-Sadargues G., Lenel R. General survey of the carotenoids in Crustacea. Carotenoids chemistry and biochemistry. - Proceedings of the 6th Intern. Symp. on Carotenoids, Liverpool, July 1981: 211-224.

Chakraborty S. C., Chakraborty S. Effect of dietary protein level on excretion of ammonia in Indian major carp, *Labeo rohita*, fingerlings. - Aquacult. Nutrition, 1998, No 4: 47-51.

Chiao J. Y., Ogino Ch. Digestibility of starch in carp. - Bull. Jap. Soc. of Sci. Fish., 1975, 41: 465-466.

Choubert G. Effects d'un pigment caroténoïde la canthaxanthine, sur la pigmentation de la truite ar-en-ciel *Salmo gairdneri* Rich. - Bull. fr. piscicult., 1982, 55, No 289: 112-127.

Choubert G. Effects of starvation and feeding on canthaxanthin depletion in the muscle of rainbow trout (*Salmo gairdneri* Rich.). - Aquaculture, 1985, v. 46, No 4: 293-298.

- Chaubert G.* Pigments caroténoïdes et reproduction des poissons. — Bull. Fr. Pêche Piscic., 1986, 300: 25–32.
- Chaubert G., Guillou A., Fumconneau B.* Absorption fate of labeled canthaxanthin 15,15'-H<sub>2</sub> in rainbow trout (*Salmo gairdneri* Rich.). — Comp. Biochem. Physiol., 1987, v. 87A, № 3: 717–720.
- Chaubert G., Blanc J. M., Poisson H.* Effects of dietary keto-carotenoids (canthaxanthin and astaxanthin) on the reproductive performance of female rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum). — Aquacult. Nutrition, 1998, № 4: 249–254.
- Christiansen R., Waagbø R., Torrissen O. J.* Effects of polyunsaturated fatty acids and vitamin E on flesh pigmentation in Atlantic salmon (*Salmo salar*). — Fish Nutrition in Practice. Biarritz (France), June 24–27, 1991. Ed. INRA. Paris, 1993, 339–343.
- Christiansen R., Glette J., Lie O., Torrissen O. J., Waagbø R.* Antioxidant status and immunity in Atlantic salmon, *Salmo salar* L., fed semi-purified diets with and without astaxanthin supplementation. — J. of Fish Diseases, 1995, v. 18: 317–328.
- Christiansen R., Torrissen O. J.* Growth and survival of Atlantic salmon *Salmo salar* L. fed different dietary levels of astaxanthin. *Juvenilis*. — Aquacult. Nutrition, 1996, v. 2, № 1: 55–62.
- Christiansen R., Torrissen O. J.* Effects of dietary astaxanthin supplementation on fertilization and egg survival in Atlantic salmon (*Salmo salar* L.). — Aquaculture, 1997, v. 153, № 1, 2: 51–62.
- Cornel E. D. S., Cowey C. B.* Biochemical studies on the production of marine zooplankton. — Biological Reviews of the Cambridge Philosophical society, 1968, v. 43, № 4: 393–426.
- Corraze G.* Nutrition lipidique des poissons: importance et conséquences. — La piscicult. franc., 1994, № 117: 25–36.
- Coiteau P., Geurden I., Camara M. R., Bergot P., Sorgeloos P.* Review on the dietary effects of phospholipids in fish and crustacean larviculture. — Aquaculture, 1997, v. 155, № 1–4: 149–164.
- Cowey C. B.* Aspects of protein utilization by fish. — Proc. Nutr. Soc., 1975, 34: 57–63.
- Cowey C. B.* The use of synthetic diets and biochemical criteria in the assessment of nutrient requirements of fish. — J. Fish. Res. Board. Can., 1976, 33: 1040–1045.
- Cowey C. B.* Nutrition: estimating requirements of rainbow trout. — Aquaculture, 1992, v. 100, № 1–3: 177–189.
- Cowey C. B., Corner E. D.* Amino acids and some other nitrogenous compounds in *Calanus finmarchicus*. — J. Mar. Biol. Ass. U.K., 1963, 43: 485–493.
- Cowey C. B., Aldon J. W., Brown D. A., Shamus A. M.* Studies on the nutrition of marine flaffish. The metabolism of glucose by plaice (*Pleuronectes platessa*) and the effect of dietary energy source on protein utilisation in plaice. — Br. J. Nutr., 1975, 33: 219–231.
- Craik J. C. A.* Egg quality and pigment content in salmonid fishes. — Aquaculture, 1985, v. 47, № 1, 61–68.

- Creach Y.* Importance des besoins azotes chez les poissons. — Ann. Inst. M. Pacha, 1976, № 9: 91–92.
- Creach Y., Vellas F., Bouche G., Serfaty A.* Pertes d'azote chez le carpe au cours du jeune polonge. — J. physiol. (France), 1971, v. 63, № 7: 683–688.
- Csengeri J., Farkas T., Majoros F., Olah J., Rajvanszki M.* Fatty acid composition of liver and muscle tissues of silver carp (*Hypophthalmichthys molitrix* V.) and Big Head (*Hypophthalmichthys nobilis* R.) in relation to diet. — Aquacultura Hungarica, 1978, № 1: 35–43.
- Csengeri J., Majoros F., Olah J., Farkas T.* Investigations on the essential fatty acid requirement of carp (*Cyprinus carpio* L.). — Proc. World simp. on Finfish Nutrition and Fishfeed Technology. Hamburg 20–23 June, 1978, v. 1, Berlin, 1979: 157–173.
- Czeżuga B.* Carotenoids in fish. XIX. Carotenoids in the eggs of *Oncorhynchus keta* (Walbaum). — Hydrobiologia, 1979, v. 63, Issue 1: 45–47.
- Czeżuga B.* Carotenoids of fish. XI. Carotenoid level in tench *Tinca tinca* L., affected by the presence of parasiting *Ergasilus sieboldi* Nordm. (Crustacea, Cope-poda). — Acta parasitologica Polonica, 1980, v. XXVII, Fasc. 12: 101–107.
- Dabrowski K.* Protein requirements of grass carp fry (*Ctenopharyngodon idella* Val.). — Aquaculture, 1977, v. 12, № 1: 63–67.
- Dabrowski K., Rusiecki M.* Content of total and free amino acids in zooplanktonic food of fish larvae. — Aquaculture, 1983, v. 30, № 1–4: 31–42.
- De Long D. C., Halver J. E., Mertz E. T.* Nutrition of salmonid fishes. 6. Protein requirements of chinook salmon at two water temperature. — J. Nutr., 1958, 65: 589–599.
- Deufel J.* Pigmentierungsversuche mit canthaxanthin bei Regenbogenforellen. — Arch. Fischereiwiss., 1965, Jg. 16, № 2: 125–132.
- Dixon D. G., Hilton J. W.* Effects of Available Dietary Carbohydrate and water Temperature on the Chronic Toxicity of Water borne Copper to Rainbow Trout (*Salmo gairdneri*). — Canad. J. Fisher. and Aquatic Sciences, 1985, v. 42, № 5: 1007–1013.
- Durve S., Lovell R. T.* Vitamin C and disease resistance in channel catfish (*Ictalurus punctatus*). — Can. J. Fish. Aquat. sci., 1982, 39: 948–951.
- Early Life Stage mortality syndrome in fishes of the Great lakes and Baltic Sea.* — American Fisheries Society Symposium 21, Maryland, 1998: 177 p.
- Ellis S. C., Reigh R. C.* Effects of dietary lipid and carbohydrate levels on growth and body composition of juvenile red drum, *Sciaenops ocellatus*. — Aquaculture, 1991, v. 97, № 4: 383–394.
- El-Mowali A. F. A., Maage A.* Magnesium requirement of Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) parr in seawater-treated fresh water. — Aquacult. Nutrition, 1998, v. 4, № 1: 31–38.
- EscOFFRE A. M., Zambonino Infante J. L., Cahu C. L., Mambrini M., Bergot P., Kanushik S. J.* Nutritional value of soy protein concentrate for larvae of common carp (*Cyprinus carpio*) based on growth performance and digestive enzyme activities. — Aquaculture, 1997, v. 153, № 1–2: 63–80.



Eva J. C., Lovell R. T. Net absorption of dietary phosphorus from various inorganic sources and effect of Fungal phytase on net absorption of plant phosphorus by Channel catfish (*Ictalurus punctatus*). — *J. of the World Aquac. Society*, 1997, v. 28, № 4: 386–391.

Furkus T., Csengery I., Majoros F., Olah J. Metabolism of fatty acids in fish III. Combined effect of environmental temperature and diet on formation and deposition of fatty acids in the carp, *Cyprinus carpio* Linnaeus 1758. — *Aquaculture*, 1980, v. 20, 29–40.

Fischer Z. The elements of energy balance in grass carp (*Ctenopharyngodon idella* Val.), Part III. Assimilability of proteins, carbohydrates and lipids by fish fed with plant and animal food. — *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 1972a, v. 19, № 1: 83–95.

Fischer Z. The elements of energy balance in grass carp (*Ctenopharyngodon idella* Val.), Part II. Fish fed with animal food. — *Pol. Arch. Hydrobiol.*, 1972b, v. 19, № 1: 65–82.

Foss P., Storebakken T., Schiedt K., Llaaen-Jensen S., Austreng E., Streiff K. Carotenoids in diets for salmonids. I. Pigmentation of rainbow trout with the individual optical isomers of astaxanthin in comparison with canthaxanthin. — *Aquaculture*, 1984, v. 41, № 3: 213–226.

Foss P., Storebakken T., Austreng E., Llaaen-Jensen S. Carotenoids in diets for salmonids. V. Pigmentation of rainbow trout and sea trout with astaxanthin and astaxanthin dipalmitate in comparison with canthaxanthin. — *Aquaculture*, 1987, v. 65, № 3–4: 293–305.

Furuchi M., Yone Y. Availability of carbohydrate in nutrition of carp and red sea bream. — *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1982, 48, 945–948.

García M., Zamora S., Lopez M. A. The influence of partial replacement of protein by fat in the diet on protein utilisation by the rainbow trout. — *Comp. Biochem. and Physiol.*, 1981, v. 68, № 3: 457–460.

García-Gallego M., Buzaco J., Sanz A., Suarez M. D. A comparative study of the nutritive utilization of Dietary Carbohydrates by eel and trout. — In: *Fish Nutrition in Practice. IV Intern. Sympos. on Fish Nutrition and Feeding*. INRA, Paris, 1993: 939–943.

García-Riera M. P., Hemre G. I. Labelled glucose incorporation in organs of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*) previously adapted to increasing dietary carbohydrate. — In: *Quality in Aquaculture. Short communications and abstracts of contributions presented at the Intern. Conf. Aquaculture Europe '95 and the satellite meeting Nutrition and Feeding in cold Water species*. European Aquac. Soc. Special publicat., № 23, Gent Belgium, 1995: 58.

Garling D. L., Wilson R. P. Effect of dietary carbohydrate to lipid rations on growth and body compositions of fingerling channel catfish. — *Progr. Fish-Cult.*, 1977, v. 39, № 1: 43–47.

Gatesoupe F., Zambonini Infante J., Cahu C., Quazaquel P. Early weaning of seabass larvae, *Dicentrarchus labrax*: the effect on microbiota, with particular attention to iron supply and exoenzymes. — *Aquaculture*, 1997, v. 158, № 1–2: 117–127.

Galzin III, D. M., Wilson R. P. Dietary zinc requirement of fingerling channel catfish. — *J. Nutr.*, 1983, 113, № 3: 630–635.

Galzin III, D. M., Wilson R. P. Zinc supplementation of practical channel catfish diets. — *Aquaculture*, 1984, 41: 31–36.

Galzin III, D. M., Wilson R. P. Characterization of iron deficiency and the dietary iron requirement of fingerling channel catfish. — *Aquaculture*, 1986, v. 52: 191–198.

Gaylord T., Rawles S. D., Galzin D. M. III. Reevaluation of vitamin E supplementation of practical diets for channel catfish, *Ictalurus punctatus*, production. — *Aquacult. Nutrition*, 1998, v. 4, № 2: 109–114.

Geurden L., Marion D., Charbon N., Cousteau P., Bergot P. Comparison of different soybean phospholipidic fractions as dietary supplements for common carp, *Cyprinus carpio*, larvae. — *Aquaculture*, 1998, v. 161, № 1–4: 225–235.

Goodwin T. W. The biochemistry of the carotenoids. — *Plants*, v. 1. London, 1980: 396 p.

Goodwin T. W. The biochemistry of the carotenoids. — *Animals*, v. 2. London, 1984: 396 p.

Goodwin T. W. Distribution of carotenoids. — *Methods in Enzymology*, 1992, v. 213: 167–172.

Grisdale-Helland B., Helland S. J. Replacement of protein by fat and carbohydrate in diets for Atlantic salmon (*Salmo salar*) at the end of the freshwater stage. — *Aquaculture*, 1997, v. 152, № 1–4: 167–180.

Habib M. A. B., Yusoff F. M., Phang S. M., Ang K. J., Mohamed S. Nutritional values of chromid larvae grown in palm oil mill effluent and algal culture. — *Aquaculture*, 1997, v. 158, № 1, 2: 95–105.

Halver J. E. Gold-water fish nutritional requirements. Report of the 1970 workshop on Fish feed technology and nutrition. FAO/EIFAC and USDI/BSFW, Washington, 1970: 141–152.

Halver J. E. The vitamins. — In: *Fish nutrition*. Academic press New York and London, 1972: 31–103.

Halver J. E. The vitamins required for cultivated Salmonids. — *Comp. Biochem. Physiol.*, 1982, v. 73 B, № 1–3: 50.

Halver J. E., Bates L. S., Mertz E. T. Protein requirements for sockeye salmon and rainbow trout. — *Fed. Proc. Fed. Am. Soc. exp. Biol.*, 1964, v. 23: 1778.

Halver J. E., Felton S., Palmisano A. N. I: efficacy of L-ascorbyl-2-sulfate as a vitamin C source for rainbow trout. — *Fish Nutrition in Practice*. Biarritz (France). Ed. INRA, Paris, 1993: 137–147.

Hashimoto J., Okaiti T. Nutrition of fish and feed stuffs for fish culture Tokyo (Jap.). Tokyo, 1968: 209 p. (rep. e nonecoro)

Hastings W. H. Warmwater fish feeds and feeding. — Report of the 1970 Workshop on fish feed technology and nutrition. FAO/EIFAC and USDI/BSFW, Washington, 1970: 64–67.

Hatten B., Arnesen A. M., Jobling M. Muscle carotenoid concentration in sexually maturing and immature arctic charr, *Salvelinus alpinus* L. — *Aquacult. Nutrition*, 1996, v. 2, № 4: 207–212.

Hayashi S., Ooshiro Z. Glucogenesis in isolated liver cells of the eel. — *J. comp. Physiol.*, 1979, 132B, 343–350.

Hocht Th., McEwan A. G. Change in gross protein and lipid requirements of rainbow trout at elevated temperatures. — *Aquaculture*, 1992, v. 100, № 1–3: 231.

Hemre G. I., Lamberston G., Luo O. The effects of dietary carbohydrate on the stress response in cod (*Gadus morhua*). — *Aquaculture*, 1991, v. 96, № 3–4: 319–328.

Hemre G. I., Waagbø R., Hjeltnes B., Aksnes A. Effect of gelatinized wheat and maize in diets for large Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) on glycogen retention, plasma glucose and fish health. — *Aquaculture Nutrition*, 1996, v. 2, № 1: 33–39.

Hemre G. I., Hansen T. Utilization of different dietary starch sources and tolerance to glucose loading in Atlantic salmon (*Salmo salar*), during parr-smolt transformation. *Aquaculture*, 1998, v. 161, № 1–4: 145–157.

Hepher B., Liao I. C., Cheng S. H., Haich C. S. Food utilization by red tilapia: effects of diet composition, feeding level and temperature on utilization efficiencies for maintenance and growth. — *Aquaculture*, 1983, v. 32, № 3–4: 255–275.

Herold M. A., Hung S. S. O. Apparent digestibility coefficient of carbohydrates for white Sturgeon. — *Progr. Fish. Cult.*, 1995, v. 57, № 2: 137–140.

Hilton J. W., Atkinson I. L. Response of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) to increased levels of available carbohydrate in practical trout diets. *The British J. of Nutrition*, 1982, v. 47, № 3: 597–601.

Hilton J. W. The interaction of vitamins, minerals and diet composition in the diet of fish. — *Aquaculture*, 1989, 79: 223–244.

Hilton J. W., Cho C. Y., Slinger S. J. Effect of Graded levels of Supplemental ascorbic acid in practical diets fed to rainbow trout (*Salmo gairdneri*). — *J. Fish. Res. Board Can.*, 1978, 35: 431–436.

Hilton J. W., Cho C. Y., Brown R. G., Slinger S. J. The synthesis, half-life and distribution of ascorbic acid in rainbow trout. — *Comp. Biochem. Physiol.*, 1979, v. 63 A: 447–453.

Hossain M. A., Jamney K. The effects of varying dietary phytic acid, calcium and magnesium levels on the nutrition of common carp (*Cyprinus carpio*). — *Fish Nutrition in Practice*, Biarritz (France), June 24–27, 1991. Ed. INRA, Paris, 1993: 705–715.

Hung S. S. O., Fynn-Aikins F. K., Lutes P. B., Xu R. Ability of juvenile white sturgeon (*Acipenser transmontanus*) to utilize different carbohydrate sources. — *J. Nutr.*, 1989, 119: 727–733.

Hung S. S. O., Fynn-Aikins K. Carbohydrate utilization and its impact on some metabolic and histological parameters in white sturgeon. — In: *Fish Nutrition in Practice*, IV Intern. Sympos. on Fish Nutrition and Feeding. INRA, Paris, 1993: 127–136.

Ishibashi Y., Kato K., Ikeda S., Murata O., Nasu T., Kumai H. Effects of dietary ascorbic acid on tolerance to intermittent hypoxic stress in Japanese parrot fish. — *Nippon Suisan Gakkaishi*, 1992, 58: 2147–2152.

Iwai T. Fine structure of gut epithelium cells of larvae and juvenile carp during absorption of fat and protein. — *Archiv. Histol. Jap.*, 1969, 30: 183–199.

Izquierdo M. S. Review Article Essential fatty acid requirements of cultured marine fish larvae. — *Aquacult. Nutr.*, 1996, v. 2, № 4: 183–191.

Jackson L. S., Li M. H., Robinson E. H. Use of microbial phytase in channel catfish (*Ictalurus punctatus*) diets to improve utilization of phytate phosphorus. — *J. of the World Aquacult. Society*, 1996, v. 27, № 3: 309–313.

Johnson F., Lillestad M., Austreng E. High energy diets for Atlantic salmon. Effects on pollution. — In: *Fish Nutrition in Practice*, IV Intern. Sympos. on Fish Nutrition and Feeding. Biarritz (France), Ed. INRA, Paris, 1993: 391–401.

Jonson E. A., Villa T. G., Levits M. J. *Phaffia rhodozyma* as an astaxanthin source in salmonid diets. — *Aquaculture*, 1980, v. 20: 123–134.

Kaiz E. Weitere Versuche zur Aufzucht der Brut des Karpfens mit Trockenfüttermitteln. — *Osterr. Fisch.*, 1976, v. 29, № 4: 58–62.

Kanazawa A. Essential phospholipids of fish and crustaceans. — *Fish Nutrition in Practice*, Biarritz (France) June 24–27, 1991, Ed. INRA, Paris, 1993: 519–530.

Kanazawa A. Effects of docosahexaenoic acid and phospholipids on stress tolerance of fish. — *Aquaculture*, 1997, v. 155, № 1–4: 129–134.

Kanazawa A., Awal M. A. Requirements of *Tilapia zillii* for essential fatty acids. — *Bull. Jap. Soc. Sci. Fisheries*, 1980, 46: 1353–1356.

Kaushik S. Influence of nutritional status on the daily patterns of nitrogen excretion in the carp and rainbow trout. — *Rep. nutr. develop.*, 1980, v. 20, № 6: 1751–1765.

Kaushik S. J., Goullou-Coustans M. F., Cho C. Y. Application of the recommendations on vitamin requirements of finfish by NRC (1993) to salmonids and sea bass using practical and purified diets. — *Aquaculture*, 1998, v. 161, № 1–4: 463–474.

Kawai S. H., Ikeda S. Studies on Digestive Enzymes of Fishes. IV. Development of the Digestive Enzymes of Carp and Black Sea Bream after Hatching. — *Bull. of the Japan Soc. of Scient. Fisheries*, 1973, v. 39, № 8: 877–881.

Keetola H. G. Requirement of Atlantic salmon for dietary phosphorus. — *Trans. Americ. Fish. Soc.*, 1975, v. 104, № 3: 548–551.

Keetola H. G. Amino acid nutrition of fishes: requirements and supplementation of diets. — *Comp. Biochem. Physiol.*, 1982, 73B, № 1: 17–24.

Keetola H. G. Requirement for dietary lysine and arginine by fry of rainbow trout. — *J. Anim. Sci.*, 1983, v. 56: 101–107.

Keetola H. G., Harland B. F. Influence of phosphorus in rainbow trout diets on phosphorus discharges in effluent water. — *Trans. Americ. Fish. Soc.*, 1993, v. 122: 1120–1126.

Kibria G., Nugegoda D., Lam P., Fairclough R. Aspects of phosphorus pollution from aquaculture. — *Naga: ICCLARM Quart.*, 1996, 19, № 3: 20–24.

Kim K. I. Re-evaluation of protein and amino acid requirements of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). — *Aquaculture*, 1997, v. 151, № 1–4: 3–7.

Kim K. I., Kayes T. B., Amundson C. H. Purified diet development and re-evaluation of the dietary protein requirement of fingerling rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). — *Aquaculture*, 1991, v. 96, № 1: 57–67.

Kim J. D., Kim K. S., Song J. S., Lee J. Y., Jeong K. S. Optimum level of dietary mono-calcium phosphate based on growth and phosphorus excretion of mirror carp, *Cyprinus carpio*. — *Aquaculture*, 1998, v. 161, № 1–4: 337–344.

Kitahara T. Behavior of carotenoids in the chum salmon (*Oncorhynchus keta*) during anadromous migration. — *Comp. Biochem. Physiol.*, 1983, 76B: 97–101.

Kitamura S., Suwa T., Ohara S., Nakagawa N. Studies on vitamin requirements of rainbow trout. II. The deficiency symptoms of fourteen kinds of vitamin. — *Bull. Soc. Sci. Fish.*, 1967, v. 33, № 12: 1120–1125.

Klein R. G., Halver J. E. Nutrition of salmonoid fishes. 14. Arginine and histidine requirements of chinook and coho salmon. — *J. Nutr.*, 1970, 100: 1105.

Knox D., Conway C. B., Adron J. W. The effect of low dietary manganese intake on rainbow trout (*Salmo gairdneri*). — *Brit. J. Nutr.*, 1981, v. 46, № 3: 495–501.

Knoops H., Tiews K., Tiews J., Grop J. Starke- und fettverwertung netzkügelgehälter Regenbogenforellen (*Salmo gairdneri*). — *Aquaculture*, 1974, 4: 288–286.

Krogdahl A., Olli J. J. Karbohydrater i laksefôr. — *Norsk Fiskeoppdr.*, 1994, № 11a: 5–7.

Krogdahl A., Olli J. J. Nutrient digestibility and utilization in Atlantic salmon and rainbow trout fed high and low carbohydrate diets in fresh and salt water. — *Quality in Aquaculture. Short communications and abstracts of contributions presented at the Intern. Aquaculture Europe '95 and the satellite meeting Nutrition and feeding in cold water Species. European Aquac. Soc. Special publicat.*, № 23, 1995: 76–77.

Lee D. J., Simshuber R. O. Lipid requirements. — *Fish nutrition*, Ed. Halver, J. Academic press, New-York and London, 1972: 145–180.

Leger C., Luquet P., Boudon M. Effets de la suppression des glucides dans l'alimentation de la truite arc-on-ciel a la temperature de 10°C. II. Evolution des compartiments corporels avec reference particuliere aux acides gras des familles  $\omega 9$ ,  $\omega 6$ ,  $\omega 3$ . — *Ann. Hydrobiol.*, 1975, v. 6, № 1: 71–93.

Li M. H., Robinson E. H. Phosphorus availability of common feedstuffs to channel catfish (*Ictalurus punctatus*) as measured by weight gain and bone mineralization. — *J. of the World Aquacult. Soc.*, 1996, v. 27, № 3: 297–302.

Li M. H., Robinson E. H. Microbial phytase can replace inorganic phosphorus supplements in channel catfish (*Ictalurus punctatus*) diets. — *J. of the World Aquacult. Soc.*, 1997, v. 28, № 4: 402–406.

Li Y., Lovell R. T. Elevated levels of dietary ascorbic acid increase immune responses in channel catfish. — *J. Nutr.*, 1985, 113: 123–131.

Lim Ch., Scalev W. M., Klestus P. H. Iron methionine and iron sulfate as sources of dietary iron for channel catfish (*Ictalurus punctatus*). — *J. of the World Aquacult. Soc.*, 1996, v. 27, № 3: 290–296.

Lim Ch., Klestus P. H. Responses of channel catfish (*Ictalurus punctatus*) fed iron-deficient and replete diets to Edwardsiella ictaluri challenge. — *Aquaculture*, 1997, v. 157, № 1, 2: 83–93.

Lovell R. T. Fish feed and nutrition, formulating fish feeds. — *The commercial Fish farmer and Aquaculture News* March, 1976, № 2, № 3: 42–43.

Lovell R. T. Dietary phosphorus requirement of channel catfish (*Ictalurus punctatus*). — *Trans. Amer. Fish. Soc.*, 1978, v. 107, № 4: 617–621.

Lovell R. T. Nutrition and feeding of fish. New-York, Auburn University, 1987: 253 p.

Lovell R. T. Chelated zinc reduces the zinc requirement of channel catfish. — *Aquacult. Mag.*, 1994, v. 20, № 2: 66–68.

Lovell R. T. Selenium in fish feeds: nutritional, environmental and legal aspects. — *Aquacult. Mag.*, 1996, v. 22, № 1: 76–81.

Mahajan C. L., Agrawal V. K. Nutritional requirement of ascorbic acid by Indian major carp, *Cirrhina mrigala*, during early growth. — *Aquaculture*, 1980, 19, № 1: 37–48.

Mann H. Zur Frage der lipoiden Leberdegeneration bei Forellen. — *Fischereiwelt*, 1952, Jg. 2, № 3.

Mann H. Ein Fütterungsversuch mit Trockenfutter unterschiedliche Proteingehaltes. — *Fischwirt.*, 1968, № 9: 230–231.

Medal F., Blanc D., Kaushik S. J. Studies on the nutrition of Siberian sturgeon, *Acipenser baeri* II. Utilization of dietary nonprotein energy by sturgeon. — *Aquaculture*, 1991, v. 93, № 2: 143–154.

Meske Ch. Aquakultur von Warmwasser-Nutzfischen. — *Biotechniken und Tierversuche*. Stuttgart, Ulmer, 1973: 163.

Metusalach, Synowiecki J., Brown J., Shahidi F. Deposition and metabolism of dietary canthaxanthin in different organs of Arctic charr (*Salvelinus alpinus* L.). — *Aquaculture*, 1996, v. 142, № 1: 2–99–106.

Miki W. Biological function and activities of animal carotenoids. — *Pure and Appl. Chem.*, 1991, v. 63, № 1: 141–146.

Mitsun H., Masahiro H. Studies on astaxanthin formation in some fresh-water fishes. — *J. Arg. Res.*, 1973, v. 24, № 4: 192–196.

Miyasaki T. Metabolism and physiological activity of ascorbyl-2-phosphate in fish. — *J. of Shimonoseki University of fisheries*, 1995, 43 (2): 45–107.

Mourente G., Odriozola J. M. Effect of broodstock diets on lipid classes and their fatty acid composition in eggs of gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.). — *Fish. Physiol. Biochem.*, 1990, v. 8: 93–101.

Murai T. Protein nutrition of rainbow trout. — *Aquaculture*, 1992, v. 100, № 1: 191–207.

Murai T., Ogata H., Noshi T. Methionine coated with various materials supplement to Soybean meal diet for fingerlings carp *Cyprinus carpio* and channel catfish *Ictalurus punctatus*. — *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1982, v. 48, № 1: 85–88.

Murata H., Higashi T. Ибирательная утилизация жирных кислот в качестве источника энергии у карпа. — *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1980, v. 46, № 11: 1333–1338 (англ.).

Murray M. W., Andrews J. W., De Louch. Effects of dietary lipids, dietary protein and environmental temperatures on growth, feed conversion and composition on channel catfish. — *J. Nutr.*, 1977, v. 107, № 2: 272–280.

Murray M. W., Andrews J. M. Channel catfish: the absence of an effect of dietary salt on growth. — *Progr. Fish-Cult.*, 1979, 41, № 3: 155—156.

Murthy H. S., Varghese T. J. Total sulphur amino acid requirement of the Indian major carp, *Labeo rohita* (Hamilton). — *Aquac. Nutr.*, 1998, v. 4, № 1: 61—65.

Nagai M., Ikeda S. Carbohydrate Metabolism in Fish. I. Effects of Starvation and Dietary Composition on the Blood-Glucose level and Hepatopancreatic Glycogen and Lipid contents in Carp. — *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1971a, v. 37, № 5: 404—409.

Nagai M., Ikeda S. Carbohydrate Metabolism in Fish. II. Effect of Dietary composition on Metabolism of Glucose-6-<sup>14</sup>C in Carp. — *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1971b, v. 37, № 5: 410—414.

Nagai M., Ikeda S. Carbohydrate Metabolism in Fish. III. Effect of Dietary Composition on Metabolism of Glucose-U-<sup>14</sup>C and Glutamate-U-<sup>14</sup>C in Carp. — *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1972, v. 38, № 2: 137—143.

Nuvarre O. and Halver J. E. Disease resistance and humoral antibody production in rainbow trout fed high levels of vitamin C. — *Aquaculture*, 1989, 79: 207—221.

No H. K., Storebakken T. Pigmentation of rainbow trout with astaxanthin at different water temperatures. — *Aquaculture*, 1991, v. 97, № 2/3: 203—216.

Nordic Research cooperation on reproductive disturbances in fish. *TemaNord*, 1999: 530, 166.

Nordram S., Asgard T., Shearer K. D., Arnesen P. Availability of phosphorus in fish bone meal and inorganic salts to Atlantic salmon (*Salmo salar*) as determined by retention. — *Aquaculture*, 1997, v. 157, № 1—2, 51—61.

Nose T. Summary report on the requirements of essential amino acids for carp. — *Fish Nutrition and Fishfeed Technol. Proc. World Symp.*, Hamburg, 1978, 1. Berlin, 1979: 145—154.

Ogino C. Методика исследований определения кормовой ценности белков. — *Суйсан досюку*, 1973, т. 20, № 4—5: 219—229 (пер. с японского).

Ogino C. The present situation of studies on fish nutrition. — *Proceeding of the Seventh Japan-Soviet Joint Symp. on aquacult.* Tokai University, Tokyo, 1979: 11—18.

Ogino C. Requirements of carp and rainbow trout for essential amino acids. — *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1980, v. 46, № 2: 171—174.

Ogino C., Kamizono M. Mineral Requirements in Fish. I. Effects of Dietary Salt-Mixture Levels on Growth, Mortality and Body composition in Rainbow trout and Carp. — *Bull. of the Japan. Soc. of Scient. Fisheries*, 1975, 41, № 4: 429—434.

Ogino C., Chiu J. Y. Mineral requirements in fish. II. Magnesium requirement of carp. — *Bull. Jap. Soc. Sci. Fisher.*, 1976, 42: 71—75.

Ogino C., Takeda H. Mineral requirement in fish. III. Calcium and phosphorus requirement in carp. — *Bull. Jap. Soc. Sci. Fisher.*, 1976, 42: 793—799.

Ogino C., Takeda H. Requirement of rainbow trout for dietary calcium and phosphorus. — *Bull. Jap. Soc. Sci. Fisher.*, 1978, v. 44: 1019—1022.

Ogino C., Takeuchi L., Takeda H., Watanabe T. Availability of dietary phosphorus in carp and rainbow trout. — *Bull. Jap. Soc. Sci. Fisher.*, 1979, 45: 1527—1532.

Olven R. E., Henderson R. J., Pedersen T. The influence of dietary lipid classes on the fatty acid composition of small cod *Gadus morhua* L. Juveniles reared in an enclosure in northern Norway. — *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 1991, 148: 59—76.

Page J. W., Andrews J. W. Interactions of dietary levels of protein and energy on a channel catfish *Ictalurus punctatus*. — *J. Nutr.*, 1973, 103: 1339—1346.

Palmer T. M., Ryman B. E. Studies of oral glucose intolerance in fish. — *J. Fish Biol.*, 1972, 4: 311—319.

Palozza P., Krinsky N. J. Antioxidant effects of carotenoids in vivo and in vitro: An overview. — *Methods in Enzymology*, 1992, v. 213: 403—420.

Papatryphon E. Growth and mineral absorption by striped Bass (*Morone saxatilis*) fed a plant feedstuff based diet supplemented with phytase. — *J. of the World Aquacult. Soc.*, 1999, v. 30, № 2: 161—173.

Paripatananon T., Lovell R. T. Comparative digestibilities of chelated and inorganic trace minerals in channel catfish (*Ictalurus punctatus*) diets. — *Aquaculture*, 1998, v. 161, № 1—4: 381.

Perera B. W., Carter C. G., Houlhan D. F. Feed consumption, growth and growth efficiency of rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum) fed on diets containing a bacterial single-cell protein. — *Brit. Journal of Nutrition*, 1995, v. 73, № 4: 591—603.

Percz L., Gonzalez H., Jover M., Fernandez-Carmona J. Growth of European sea bass fingerlings (*Dicentrarchus labrax*) fed extruded diets containing varying levels of protein, lipid and carbohydrate. — *Aquaculture*, 1997, v. 156, № 3—4: 183—193.

Pfeffer E. Utilization of dietary protein by salmonid fish. — *Comp. Biochem. and Physiol.*, 1982, 73B, № 1: 51—57.

Pfeffer E., Beckman-Toussaint J., Henrichfreise B., Jansen H. D. Effect of extrusion on efficiency of utilization of maize starch by rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). — *Aquaculture*, 1991, v. 96, № 3—4: 293—303.

Phillips A. M. Trout feeds and feeding. *Manual of Fish Culture. Part 3 management, sec. B, Hatchery operations, ch. 5, 1970, 49 p.*

Phillips A. M., Brockway D. R. The nutrition of trout. II. Protein and carbohydrate. — *Progr. Fish-Cult.*, 1956, v. 18, № 4: 159—164.

Phillips A. M., Podoliak H. A. The nutrition of trout. III. Fats and minerals. — *Progr. Fish-Cult.*, 1957, v. 19, № 2: 68—75.

Phillips A. M., Livingston D. L., Poston H. A. The effect of changes in protein quality, calorie sources and calorie levels upon the growth and chemical composition of brook trout. — *Fish. research bull. № 29, The Nutrition of trout, 1966: 6—14.*

Phillips A. M., Poston H. A., Livingston D. L. The effect of calorie sources and body chemistry. — *Fish. research Bull.*, 1967, № 3: 25—34.

Poston H. A. The conversion of Beta-carotene to vitamin A by fingerling brook trout. — *Fish. res. Bull.*, № 32. The Nutrition of trout. Cortland, New-York, 1969: 41—43.

Poston H. A. Effect of Body size on Growth, Survival and Chemical composition of Atlantic Salmon Fed Soy Lecithin and Choline. — *Progr. Fish-Cult.*, 1990a, v. 52, № 4: 226—230.

Poston H. A. Performance of Rainbow Trout Fry Fed Supplemental Soy Lecithin and Choline. — Progr. Fish-Cult., 1990b, v. 52, № 4: 218–225.

Poston H. A., Livingston D. L., Pyle E. A., Phillips A. M. The toxicity of high levels of vitamin A in the diet of brook trout. — Fish res. Bull., № 29, The Nutrition of Trout, Cortland, New-York, 1966, 20–24.

Poston H. A., Rumsey G. L. Factors affecting dietary requirement and deficiency signs of L-tryptophan in rainbow trout. — J. Nutr., 1983, v. 113: 2568–2577.

Pozo R., Lavety J., Love R. M. The role of dietary  $\alpha$ -tocopherol (vitamin E) in stabilizing the carotenanthin and lipids of rainbow trout muscle. — Aquacult., 1988, v. 73, № 1–4: 165–175.

Primbs E. R., Sinnhuber R. O. Evidence for the nonessentiality of ascorbic acid in the diet of rainbow trout. — Progr. Fish. Cult., 1971, v. 33, № 3: 141–149.

Radunz-Nein J., Corraze G., Charlon N., Bergot P. Lipid supplementation of casein-based purified diets for carp (*Cyprinus carpio* L.) larvae. — Aquaculture, 1994, v. 128: 153–161.

Rahman A. S. H. Evaluation of various diets for the optimum growth and survival of larvae of the penaeid Prawn *Penaeus japonicus* Bate. — Aquacult. Nutrition, 1996, v. 2, № 3: 151–155.

Rainuzzo J. R., Reitan K. I., Olsen Y. The significance of lipids at early stages of marine fish: a review. — Aquaculture, 1997, v. 155, № 1–4: 103–115.

Rasmussen C. J. Die Bedeutung und die Aufgaben der Danischen Forellenteichwirtschaft. — Deutsche Fischerei Zeitung, 1961, Bd VIII: 206–214.

Rehulka J., Zak J. Testing the effect of carotenanthin in dry pellets on the output and some condition and physiological characteristics of market rainbow trout (*Salmo gairdneri* R.). — Prace vurn vednany, 1986, № 15: 79–90.

Renaud J. M., Moon T. W. Characterization of gluconeogenesis in hepatocytes from the American eel. — J. comp. Physiol., 1980, 135B: 115–125.

Riche M., Brown P. H. Availability of phosphorus from feedstuffs fed to rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss*. — Aquaculture, 1996, v. 142, № 3, 4: 269–282.

Riley W. B., Higgs D. A., Dosaanj D. S., Eales J. G. Influence of dietary arginine and glycine content on thyroid function and growth of juvenile rainbow trout, *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum). — Aquacult. Nutrition, 1996, v. 2, № 4: 235–242.

Ringrose R. C. Calorie-to-protein ratio for brook trout (*Salvelinus fontinalis*). J. Fish. Res. Board Can. 1971, 28: 1113–1117.

Robb D., Volker L., Horrevorts H., Kestin S. The effect of astaxanthin on the survival of eggs from Atlantic salmon (*Salmo salar*). Quality in aquaculture. Short communications and abstracts of contributions presented at the International Conference Aquaculture Europe '95, Trondheim, Norway, August 9–12, 1995. — European aquaculture Soc. Spec. publ. № 23, Gent, Belgium, 1995: 100–101.

Robinson E. H., Jackson L. S., Li M. H. Supplemental phosphorus in practical channel catfish diets. — J. of the World Aquacult. Soc., 1996, v. 27, № 3: 303–308.

Robinson E. N., Meng H. L. Low protein diets for channel catfish (*Ictalurus punctatus*) raised in earthen ponds at high density. — J. World Aquacult. Soc., 1997, v. 28, № 3: 224–229.

Rodehultsvord M. Response of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) growing from 50 to 200 g to supplements of dibasic sodium phosphate in purified diet. — J. Nutr., 1996, 126: 324–331.

Rodehultsvord M., Jacobs S., Pack M., Pfeffer E. Response of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) growing from 50 to 150 g, to supplements of DL-methionine in a semipurified diet containing low or high levels of cystine. — J. Nutr., 1995, v. 125: 964–969.

Romestad I., Hemre G. I., Lie O. Ny kunnskap om vitamin A i tidlige stadier av kveitens utviling. — Fiskets Gsang., 1995, № 7: 53–54.

Rorsvik K. A., Austreng E., Morkore T., Lein R. Er det riktig med hoyt fettnhold i foret til oppdrettslaks hele året? — Norsk Fiskeoppdr., 1998, № 18: 34–35.

Rosenlund G. Ernæringsbehov hos stamfisk-betydning for produksjonen av egg yngel. Norsk Fiskeoppdr., 1997, № 8: 30–33.

Rumsey G. L., Ketola H. G. Amino acid supplementation of casein in diets of Atlantic salmon (*Salmo salar*) fry and of soybean meal for rainbow trout (*Salmo gairdneri*) fingerlings. — J. Fish research Board Canada, 1975, v. 32, № 3: 422–426.

Saenko E. M. Effect of dietary protein class composition on growth and survival on sturgeon fry. — Inter Simp. Sturgeons. Abstract Bull. Sept. 6–11, 1993, Moscow-Kostroma, M. Russia, VNIRO, 1993: 93.

Sato A., Regier L. W. Pigmentation of brook trout (*Salvelinus fontinalis*) by feeding dried crustacean waste. — J. Fish. Res. Board Canada, 1971, v. 28, № 4: 509–512.

Sandnes K., Ulgenes Y., Braekkan O. R., Ume F. The effect on ascorbic acid supplementation in broodstock feed on reproduction of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) — Aquaculture, 1984, v. 43: 167–177.

Sargent J. R., McEvoy L. A., Bell J. G. Requirements, presentation and sources of polyunsaturated fatty acids in marine fish larvae feeds. — Aquaculture, 1997, v. 155, № 1–4: 117–127.

Sato M., Yoshimaka R., Ikeda S. Dietary ascorbic acid requirement of rainbow trout for growth and collagen formation. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 1978a, 44 (9): 1029–1035.

Sato M., Yoshimaka R., Yamamoto Y., Ikeda S. Nonessentiality of ascorbic acid in the diet of carp. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 1978b, 44 (10): 1151–1156.

Sato S., Yamamoto H., Takeuchi T. and Watanabe T. Effects on growth and mineral composition of rainbow trout on deletion of trace elements or magnesium from fish meal diet. Nippon Suisan Gakkaishi, 1983a, 49: 425–429.

Sato S., Yamamoto H., Takeuchi T. and Watanabe T. Effects on growth and mineral composition of carp on deletion of trace elements or magnesium from fish meal diet. Nippon Suisan Gakkaishi, 1983b, 49: 431–435.

Schäperclaus W. Fischkrankheiten. Berlin, 1954.

Scheidt K., Lennenberger F. J., Vecchi M., Glinz E. Absorption, retention and metabolic transformation of carotenoids in rainbow trout, salmon and chicken. — Pure and Appl. chem., 1985, v. 57, № 5: 685–692.

Schmidt K., Vecchi M., Glinz E. Astaxanthin and its metabolites in wild rainbow trout (*Salmo gairdneri* R.). — Comp. Biochem. Physiol., 1986, v. 83 B, № 1, 9: 12.

Schmidt K., Btschhof S., Glinz E. Metabolism of Carotenoids and *in vivo* racemization of (3S, 3'S) — Astaxanthin in the crustacean Penaeus. — Methods in Enzymology, 1993, v. 214: 148—168.

Schmidt P. J., Baker E. G. Indirect pigmentation of Salmon and Trout flesh with canthaxanthin. — J. Fish. Res. Bd. Canada, 1969, v. 26, № 2: 357—360.

Schwarz F. J., Kirchgessner M., Deuringer U. Studies on the methionine requirement of carp (*Cyprinus carpio* L.). — Aquaculture, 1998, v. 161, № 1—4: 121—129.

Sealey W. M., Gatlin D. M. III. Dietary vitamin C requirement of hybrid striped bass *Morone chrysops* самка x *M. saxatilis* самец. — J. of the World Aquacult. Society, 1999, v. 30, № 3: 297—301.

Sen P. R., Rao N. G. S., Chosh S. R., Rout M. Observations of the protein and carbohydrate requirements of carps. — Aquaculture, 1978, v. 13, № 3: 245—255.

Shafer A., Koppe W. M., Meyer-Burgdorff K. H., Gunter K. D. Effect of a microbial phytase on the utilization of native phosphorus by carp in a diet based on soybean meal. — Proc. Int. Symp. Nutrition Strategies and Management of Aquacult. Waste, Rebild, Denmark, 24—27 April, 1994, Water Sci. Technol., 31: 149—155.

Shansudin L., Yusof M., Aziz A., Shukri Y. The potential of certain indigenous copepod Species as live food for commercial fish larval rearing. — Aquaculture, 1997, v. 151, № 1—4: 351—356.

Sheikh-Eldin M., De Silva S. S., Anderson T. A., Goolcy G. Comparison of fatty acid composition of muscle, liver, mature oocytes and diets of wild and captive Macquarie perch, *Macquaria australasica*, brood fish. — Aquaculture, 1996, v. 144, № 1—3: 201—216.

Sheikh-Eldin M., De Silva S. S., Ingram B. A. Effects of diets and feeding rate on the survival and growth of Macquarie perch (*Macquaria australasica*) larvae, a threatened Australian native fish. — Aquaculture, 1997, v. 157, № 1, 2: 35—50.

Shiau S. Y. Utilization of carbohydrates in warmwater fish—with particular reference to tilapia, *Oreochromis niloticus* x *O. aureus*. — Aquaculture, 1997, v. 151, № 1—4: 79—96.

Shiau S. Y., Chuang J. Ch. Utilization of disaccharides by juvenile tilapia *Oreochromis niloticus* x *O. aureus*. — Aquaculture, 1995, v. 133, № 3/4: 249—256.

Shimeno S., Takeda M., Takayama S., Fukui A., Sasaki K., Kujiyama H. Адаптация ферментов гепатопанкреаса карпа к содержанию углеводов в пище. — Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 1981, v. 47, № 1: 71—77 (яп.).

Shitanda K., Azuma R., Ukita M. Действие добавки фосфора к пище на эффективность кормления, состав крови и тела карпа. — Суйсан дзюсюку Aquacult., 1979, 27, № 1: 26—32 (яп.).

Shitanda K., Ukita M. Влияние добавок различных фосфатов к комбикормам на рост, эффективность использования пищи и содержание неорганических фосфатов и кальция в плазме крови карпа на экзотомии белой рыбной муки. — Суйсан дзюсюку, 1979, 27, № 2: 98—104 (яп.).

Skonberg D. J., Yoyev L., Hardy R. W., Dong F. M. Metabolic response to dietary phosphorus intake in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). — Aquaculture, 1997, v. 157, № 1, 2: 11—24.

Small B. C., Soares J. H. Estimating the quantitative essential amino acid requirements of striped bass *Morone saxatilis*, using fillet A/E ratios. — Aquacult. Nutrition, 1998, v. 4, № 4: 225—232.

Smith H. W. The excretion of ammonia and urea by the gills of fish. — J. Biol. Chem., 1929, 81: 727—742.

Smith R. Amino acid patterns in eggs help formulate fish rations. Feedstuffs, 1981, June 15, 16.

Soliman A. K., Jauncey K., Roberts R. J. Stability of L-ascorbic acid (vitamin C) and its forms in fish feeds during processing, storage and leaching. — Aquaculture, 1987, 60: 73—83.

Spannhof L., Plantikow H. Studies on carbohydrate digestion in rainbow trout. — Aquaculture, 1983, v. 30, № 1—4: 95—108.

Steffens W. Warmwasseraufzucht von Salzkarpfen (*Cyprinus carpio* L.). In: Netzkäfigen bei unterschiedlicher Besatzdichte. — Z. Fischerei N.F., 1969, 17: 33—45.

Steffens W. Grundlagen der Fischernahrung. — VEB Gustav Fischer Verlag Jena, 1985: 226 c.

Steffens W. Effects of variation in essential fatty acids in fish feed on nutritive value of freshwater fish for humans. — Aquaculture, 1997, v. 151, № 1—4: 97—119.

Steffens W., Albrecht M. L. Fettsäureinsatz im Trockenmischfutter für Karpfen (*Cyprinus carpio*). — Arch. Tierernähr., 1984, Bd. 34, H. 8: 579—585.

Steffens W., Richter H., Golbs S., Bentz H., Martin S., Schleicher J. Use of alkane yeast and methanol-grown bacterial biomass as protein sources in the diet of rainbow trout. Aquaculture, 1992, v. 100, № 1: 3: 235.

Steffens W., Wirth M., Mith G., Lieder U. Freshwater fish as a source of to 3 polyunsaturated fatty acids and their application to human nutrition. — Fish Nutrition in Practice, Biarritz (France), Ed. INRA, Paris, 1993: 469—474.

Stückney R. R., Andrews J. W. Effects of dietary lipids on growth, food conversion, lipid and fatty acid composition of channel catfish. — J. Nutr., 1972, 102: 249—258.

Stückney R. R., Shumway S. E. Occurrence of cellulase activity in the stomach of fishes. J. Fish. Biol., 1974, 6: 779—790.

Storebakken T., Foss P., Schiedt K., Austreng E., Lützen-Jensen S., Mains U. Carotenoids in diets for salmonids. IV. Pigmentation of Atlantic salmon with astaxanthin, astaxanthin dipalmitate and canthaxanthin. — Aquaculture, 1987, v. 65, № 3—4: 279—292.

Storebakken T., Choubert G. Flesh pigmentation of rainbow trout fed astaxanthin and canthaxanthin at different feeding rates in freshwater and saltwater. Aquaculture, 1991, v. 95, № 3/4: 289—295.

Storebakken T., Na H. K. Pigmentation of rainbow trout. — Aquaculture, 1992, v. 100, № 1—3: 209—229.

Storebakken T., Kvien I. S., Shearer K. D., Grisdale-Helland B., Helland S. J., Berge G. M. The apparent digestibility of diets containing fish meal, soybean meal or bacterial meal fed to Atlantic Salmon (*Salmo salar*): evaluation of different faecal collection methods. — *Aquaculture*, 1998a, v. 169, № 3-4, 195-210.

Storebakken T., Shearer K. D., Roem A. J. Availability of protein, phosphorus and other elements in fish meal, soy-protein concentrate and phytase-treated soy-protein-concentrate based diets to Atlantic salmon, *Salmo salar*. — *Aquaculture*, 1998b, v. 161, № 1-4, 365-379.

Stroband H. W. Growth and digestive tract in juvenile grass carp (*Ctenopharyngodon idella* Val.). — *J. Fish. Biol.*, 1977, v. 11, № 2: 167-174.

Suarez M. D., Hidalgo M. C., Sanz A., Garcia-gallego M., De La Higuera M. Intermediary metabolism response of the European to dietary protein to Lipids Ratio. — In: *Fish Nutrition in practice*, IV Intern. Sympos. on Fish Nutrition and Feeding. Biarritz (France), June 1991. Ed. INRA, Paris, 1993: 327-331.

Sugiura S. H., Dong F. M., Raiborne C. K., Hardy R. W. Apparent protein digestibility and mineral availabilities in various feed ingredients for salmonid feeds. — *Aquaculture*, 1998, v. 159, № 3, 4: 177-202.

Svoboda Z. Seasonal changes of glycogen content in the hepatopancreas and musculature of the carp (*Cyprinus carpio* L.). — *Acta vet. Brno*, 1978, 47: 39-50.

Szlaminska M., Escalfe A. M., Charlon N., Bergot P. Preliminary data on semi-synthetic diets for goldfish (*Carassius auratus* L.) larvae. — *Fish Nutrition in Practice* Biarritz (France), June 24-27, 1991. Ed. INRA, Paris, 1993: 607-612.

Tacon A. G. J. Speculative review of possible carotenoid function in fish. — *Prog. Fish-Cult.*, 1981, v. 43, № 4: 205-208.

Terao J. Antioxidant activity of  $\beta$ -carotene-related carotenoids in solution. *Lipids*, 1989, v. 24, № 7: 659-661.

The effect of vitamin C on fish health. — Roche, 1997: 30.

Thompson K. D., Tather M. F., Henderson R. J. Effects of dietary (n-3) and (n-6) polyunsaturated fatty acid ratio on the immune response of Atlantic salmon, *Salmo salar* L. — *Aquacult. Nutr.*, 1996, v. 2, № 1: 21-31.

Thobias Y. The role of Crustacean zooplankton in pelagic nutrient cycling. — *Acta Univ. usal. comp. Sum. Uppsala Dis. Fac. Sci. and Technol.*, 1998, № 365: 1-36.

Torrissen O. J. Pigmentation of salmonids: factors affecting carotenoid deposition in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). — *Aquaculture*, 1985, v. 46, № 2: 133-142.

Torrissen O. J. Pigmentation of salmonids a comparison of astaxanthin and canthaxanthin as pigment sources for rainbow trout. — *Aquaculture*, 1986, v. 53, № 3-4: 271-278.

Torrissen O. J. Pigmentation of salmonids: interactions of astaxanthin and canthaxanthin on pigment deposition in rainbow trout. — *Aquaculture*, 1989, v. 79, № 1-4: 363-374.

Torrissen K. R., Torrissen O. J. Protease activities and carotenoid levels during the sexual maturation of Atlantic salmon (*Salmo salar*). — *Aquaculture*, 1985, v. 50, № 1-2: 113-122.

Torrissen O. J., Hardy R. W., Shearer K. D. Pigmentation of salmonids-carotenoid deposition and metabolism. *CRC Crit.Rev. Aquat. Sci.*, 1989, v. 1, Issue 2: 209-225.

Torrissen O. J., Hardy R. W., Shearer K. D., Scott T. M., Stone F. E. Effects of dietary canthaxanthin level and lipid level on apparent digestibility coefficients for canthaxanthin in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). — *Aquaculture*, 1990, v. 88, № 3-4: 351-362.

Ufjorde E. B. C., Matry A. J. Growth responses and nutrient digestibility in mirror carp fed different levels of cassava and rice. — *Aquaculture*, 1983, v. 31, № 1: 41-50.

Urban E. Survival rate of fry of *Ctenopharyngodon idella* Val. and *Cyprinus carpio* L., cultured jointly under laboratory conditions. — *Pol. arch. hydrobiol.*, 1980, v. 27, № 3: 413-418.

Vellus F., Serfaty A. L'ammouque et l'urée chez in Teleosteen d'eau douce La Carpe (*Cyprinus carpio* L.). — *J. de Physiol.*, 1974, v. 68: 591-614.

Vergara J. M., Jauncey K. Studies on the use of dietary energy by gilthead sea bream (*Sparus aurata* L.) juveniles. — In: *Fish Nutrition in Practice*. IV Intern. Sympos. on Fish Nutrition and Feeding. Biarritz (France), June 1991. Ed. INRA, Paris, 1993: 453-458.

Vielma J., Lall S. P. Phosphorus utilization by Atlantic salmon (*Salmo salar*) reared in freshwater is not influenced by higher dietary calcium intake. — *Aquaculture*, 1998, v. 160, № 1, 2: 117-128.

Viola S. Response of Israeli carp, *Cyprinus carpio* L., to lysine supplementation of a practical ration at varying condition of fish size, temperature, density and ration size. — *Aquaculture, Fish. Managem.*, 1992, v. 23, № 1: 49-58.

Vliet V., Katan M. B. Lower ratio of n-3 to n-6 fatty acids in cultured than in wild fish. — *Americ. Journ. for Clinic. Nutr.*, 1990, 51: 1-2.

Waagbø R., Thorsen T., Sandnes K. Role of dietary ascorbic acid in vitellogenesis in rainbow trout (*Salmo gairdneri*). — *Aquaculture*, 1989, v. 80: 301-314.

Waagbø R., Glette J., Raa-Nilsen E., Sandnes K. Dietary vitamin C, immunity and disease resistance in Atlantic salmon (*Salmo salar*). — *Fish physiol. Biochem.*, 1993, v. 12, № 1: 61-73.

Waagbø R., Sandnes K., Lie O. Effects of inositol supplementation on growth, chemical composition and blood chemistry in Atlantic salmon, *Salmo salar* L., fry. — *Aquacult. Nutrition*, 1998, № 4: 53-59.

Waarde I. A. Aerobic and anaerobic ammonia production by fish. — *Comp. Biochem. and Physiol.*, 1983, v. 74B, № 4: 675-684.

Walton M. J., Cowey C. B. Gluconeogenesis by isolated hepatocytes from rainbow trout. — *Comp. Biochem. and Physiol.*, 1979a, 62B: 75-79.

Walton M. J., Cowey C. B. Gluconeogenesis from serine in rainbow trout liver. — *Comp. Biochem. and Physiol.*, 1979b, 62B: 497-499.

Walton M. J., Cowey C. B. Aspects of intermediary metabolism in salmonid fish. — *Comp. Biochem. and Physiol.*, 1982, 73B, № 1: 59-79.

- Walton M. J., Cowey C. B., Adron J. W. Methionine metabolism in rainbow trout fed diets of differing methionine and cystine content. — *J. Nutr.*, 1982, v. 112: 1525—1535.
- Walton M. J., Cowey C. B., Adron J. W. The effect of dietary lysine levels on growth and metabolism of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). — *Br. J. Nutr.*, 1984, v. 52: 115—122.
- Wanankawaj J., Boonvaratpalin M., Watanabe T. Essential fatty acid requirement of Juvenile Sealeass. — *Fish Nutrition in Practice*, Biarritz (France) Ed. INRA, Paris, 1993: 807—817.
- Warechi E. The Ecology of lake Nakuru (Kenya). 2. Biomass and spatial distribution of fish (*Tilapia grahami* Boulenger-Saratherodon alealum grahami Boulenger). *Oecologia*, 1979, v. 37, № 3: 321—335.
- Watanabe T. Nutritional Quality of living Feeds used in Seed Production of Fish. — *Proc. 7th Jap.-Soviet Joint Symp. Aquaculture*, sept. 1978, Tokio, 1979, 49—60.
- Watanabe T. Lipid Nutrition in Fish. — *Comp. Biochem. Physiol.*, 1982, v. 73 B, № 1: 3—15.
- Watanabe T., Utsue O., Kobayashi I., Ogino C. Effect of dietary methyl linoleate and linolenate on growth of carp. — *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1975, 41, № 2: 257—262.
- Watanabe T., Murakami A., Takeuchi L., Nose T., Ogino C. Requirement of chum salmon held in freshwater for dietary phosphorus. — *Bull. Jap. Soc. Sci. Fish.*, 1980, v. 46, № 3: 361—367.
- Watanabe T., Miki W. Astaxanthin: an effective dietary component for red sea bream broodstock. — *Fish Nutrition in Practice*, Biarritz (France), 1991, ed. INRA, Paris, 1993: 27—36.
- Watanabe T., Kiron V., Satoh S. Trace minerals in fish nutrition. — *Aquaculture*, 1997, v. 151, № 1—4: 185—207.
- Wathne E., Bjerkgeng B., Størebakken T., Vassvik V., Odland B. Pigmentation of Atlantic salmon (*Salmo salar*) fed astaxanthin in all meals or in alternating meals. — *Aquaculture*, 1998, v. 159, № 3, 4: 217—231.
- Wilson R. Absence of ascorbic acid synthesis in channel catfish, *Ictalurus punctatus* and blue catfish, *Ictalurus nebulosus*. — *Comp. biochem. physiol.*, 1973, v. 46B: 635—638.
- Wilson R. P., Poe W. E. Impaired collagen formation in the scorbutic channel catfish. — *J. Nutr.*, 1973, 103: 1359—1364.
- Wilson R. P., Allen O. W., Robinson E. K., Poe W. E. Tryptophan and Threonine Requirements of Fingerling channel catfish. — *J. Nutr.*, 1978, v. 108, № 10: 1595—1599.
- Wilson R. P., Poe W. E., Robinson E. H. Leucine, isoleucine, valine and histidine requirements of fingerling channel catfish. — *J. Nutr.*, 1980, 110: 627—633.
- Wilson R. P., Bowser P. R., Roe W. E. Dietary pantothenic and requirement of fingerling channel catfish. — *J. Nutr.*, 1983, 113, № 10: 2124—2128.
- Wilson R. P., Poe W. E. Apparent inability of channel catfish to utilize dietary mono- and disaccharides as energy sources. — *J. Nutr.*, 1987, 117: 280—285.

- Xu R., Hung S. S. O., German J. B. Effects of dietary lipids on the fatty acid composition of triglycerides and phospholipids in tissues of white Sturgeon. — *Aquac. Nutr.*, 1996, v. 2, № 2: 101—109.
- Yamamoto Y., Sato M., Ikeda S. Existence of L-gulonolactone oxidase in some teleosts. — *Bull. Japan. Soc. Sci. Fish.*, 1978, 44: 775—779.
- Yone Y. The utilization of carbohydrate by fishes. — *Proc. of the seventh Japan-Soviet joint Symposium on aquaculture*, Tokai: University, 1979: 39—48.
- Yone Y., Furuchi M., Sakamoto S. Studies on nutrition of red sea bream. III. Nutritive value and optimum content of lipids in diet. — *Rep. Fish. Res. Lab. Kyushu Univ.*, 1971, № 1: 49—60.
- Yu T. C., Sinnhuber R. O. Growth response of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) to dietary  $\omega$ 3 and  $\omega$ 6 fatty acids. — *Aquaculture*, 1976, v. 8: 309—317.
- Yu T. C., Sinnhuber R. O., Putnam G. B. Use of swine fat as an energy source in trout rations. — *Progr. Fish-Cult.*, 1977, v. 39, № 2: 95—97.



Химический состав кормовых компонентов, %\*

Компоненты	Протеин	Жир	БЭВ	Клетчатка	Зола	Длин.	Метионин + цистин	Аргинин	Жирные кислоты, г/кг		Са	Р	
									п-3	п-6			
Компоненты животного происхождения													
Рыбная мука, протеин 63%	63,0	7,4	5,0	0,5	14,6	5,56	1,80	2,39	3,82	1,43	0,27	5,00	2,60
Рыбная мука, протеин 68%	66,5	7,4	2,3	0,5	11,8	5,65	2,00	3,05	3,73	1,43	0,27	4,60	2,50
Мясная мука	54,0	14,1	8,0	0,6	15,4	3,41	0,86	1,34	3,40	0,20	0,58	5,84	2,82
Мясо-костная мука 2 с.	44,0	16,6	10,4	2,0	18,0	2,43	0,59	1,01	3,08	0,20	0,20	8,70	3,95
Кровяная мука	82,0	2,0	2,5		4,4	6,72	0,98	2,54	3,61			0,46	0,30
Перьевая мука	79,9	4,6	2,9		4,6	1,57	0,42	3,52	6,40	0,42	0,40	0,72	
Яичный порошок	46,0	37,3	4,5		4,9	2,38	1,21	2,20	2,46	0,25	2,87	1,19	0,72
Цельное сухое молоко	26,0	25,0	37,5		6,0	1,47	0,63	0,85	0,67	0,20	0,74	1,20	0,79
Обезжиренное сухое молоко	33,3	0,8	53,3		7,6	2,85	0,86	1,13	1,21	0,02	0,03	1,29	0,98
Сухая сыворотка	11,5	0,8	79,6		3,1	0,87	0,40	0,47	0,30	0,05		1,18	0,65
Кристаллическая мука	52,8	12,8	7,3	1,3	10,5	3,3	1,03	2,52	2,3	4,4	0,41	3,08	1,7
Кальциевая мука	63,8	13,5	15,4			4,2	1,7	2,59		6,7	0,32	1,05	1,48
Сухая молочная (от культуры)	63,3	17,2	10,3		12,0	6,59	3,17	4,21	6,45	4,45	2,68		

\* В таблице приведен в сокращенном виде комплексный состав кормовых компонентов, неглазученых в продаваемых и стартовых кормах рыб. Более подробно соотношение питательных веществ и источников предоставления соответствующих главок

## Производители прикормов

Компоненты	Протеин	Жир	БЭВ	Клетчатка	Зола	Длин.	Метионин + цистин	Аргинин	Жирные кислоты, г/кг		Са	Р	
									п-3	п-6			
Компоненты растительного происхождения													
Перец острый (экстракт) протеин 41, 45%	42,0	1,2	34,7	5,0	6,1	2,70	0,60	3,30	3,07		1,0	0,38	0,65
Перец подорожечный протеин 36, 40%	38,8	1,7	33,1	12,1	6,3	1,39	0,81	1,62	3,02		1,2	0,34	1,2
Пшеница	11,5	2,2	69,0	2,7	1,6	0,26	0,18	0,38	0,70	0,07	0,5	0,04	0,3
Пшеничная мука	13,6	2,0	69,6	0,7	1,1	0,39	0,20	0,41	0,88		0,04	0,77	0,03
Пшеничные отруби	15,0	4,2	53,8	9,0	4,5	0,55	0,16	0,37	0,88		1,9	0,14	1,0
Пшеничный дрожжи	29,9	10,9	37,6	3,0	5,6	1,38	0,76	0,67			0,59	0,89	
Соя	34,0	16,6	23,8	4,9	5,0	2,19	0,46	0,99	2,56	1,56	8,77	0,48	0,31
Горох	29,4	1,5	56,1	5,4	2,6	1,48	0,25	0,53	1,52	0,12	0,91	0,14	0,77
Люфа вермиче	25,0	1,5	49,9	6,6	3,0	1,62	0,24	0,48	1,66			0,15	0,41
Овес	10,5	4,5	59,2	10,3	3,0	0,38	0,14	0,34	0,61	0,13	1,49	0,12	0,35
Ячмень	11,0	2,2	64,9	5,5	2,4	0,40	0,18	0,39	0,48	0,07	0,24	0,06	0,34
Кормушка	9,0	4,0	70,5	2,2	3,3	0,26	0,16	0,27	0,29	0,1	1,28	0,03	0,25
Мука и отруби подорожечные (дрожжи)	6,0	2,5	39,3	10,0	17,2	1,23	0,47	0,73	0,89			0,5	0,1
Производители эмбрионетов													
Дрожжи кормовые (пшеничные)	45,5	1,5	37,5	0,2	6,3	2,73	0,23	0,59	2,23	0,02	0,09	0,38	1,49
Пшеница - дрожжи на отрубях	56,0	5,0	26,3	1,5	7,15	4,37	0,78	1,01	2,04	0,02	0,69	0,13	2,5

Компоненты	Протеин	Жир	БЭВ	Клетчатка	Зола	Лигнин	Метнонин	Метнонин - шистин	Аргинин	Жирные кислоты г/дл			р
										р-3	р-6	р-6	
Гиприм биотерапевтическая масса на природном газе	66,4	12,0	15,2	1,5	5,3	4,29	2,39	2,39	4,95	0	0	0,31	1,1
Эприм — дрожжи на пивоваренном солоде	56,6	7,2	16,2	0,7	8,1	4,35	0,75	1,52	2,91			0,25	1,3
Белотин — дрожжи на отрубях	34,0	2,7	46,0	1,2	7,1	1,49	0,38	0,74	1,24			0,39	1,05

## Жиры и масла

Рыбий жир	97,0									25,08	2,82		
Фосфатиды подсолнечное	96,5									0	40,8		
Фосфатиды соевые	96,5									6,3	42,7		
Масло подсолнечное	99,9									0	59,8		
Масло соевое	99,9									10,3	50,9		
Масло рапсовое	99,8									9,9	22,5		