

УДК 597.587.9-113.32(268.45)

Пищевые рационы и потребление пищи у черного палтуса Баренцева моря

А.В. Долгов, А.Н. Бензик

Полярный научно-исследовательский институт морского рыбного хозяйства и океанографии им. Н.М. Книповича (ПИНРО)

Аннотация. Рассчитаны суточные и годовые пищевые рационы черного палтуса Баренцева моря по данным количественного анализа питания за 2001-2010 гг. с использованием информации о скорости переваривания пищи, массы тела рыб и температуры воды. Полученные оценки позволили определить общее потребление пищи и потребление наиболее важных промысловых объектов всей популяцией черного палтуса в Баренцевом море.

Abstract. Daily and yearly feeding rations have been calculated for Greenland halibut in the Barents Sea basing data on quantitative analysis of stomach contents for 2001-2010 and using information on gastric evacuation rate, fish body weight and water temperature. These estimations have allowed determining total food consumption as well as consumption of the most important commercial fish and invertebrates by whole population of Greenland halibut in the Barents Sea.

Ключевые слова: черный палтус, Баренцево море, пищевой рацион, потребление пищи
Key words: Greenland halibut, the Barents Sea, feeding ration, food consumption

1. Введение

В морских экосистемах для количественной оценки трофических взаимоотношений, обеспеченности рыб пищей и масштабов выедания кормовых организмов, в том числе важных для промысла, необходима оценка величин суточных и годовых рационов наиболее массовых и ключевых видов гидробионтов. В Баренцевом море для оценки хищничества и его учета при определении запасов и величины общего допустимого улова (ОДУ) трески, пикши и мойвы проводятся расчеты количества потребляемой пищи рядом промысловых видов Баренцева моря – треской и некоторыми другими массовыми видами рыб (*ICES*, 2011). В то же время, для такого важного и ценного промыслового объекта как черный палтус Баренцева моря расчеты потребления пищи ранее не выполнялись. В последние годы произошло восстановление его запаса после длительного периода депрессии (*Смирнов*, 2006; *ICES*, 2011), что привело к открытию его промысла и одновременно к возрастанию роли этого вида в экосистеме Баренцева моря. Кроме того, в 1990-2010 гг. были получены новые количественные данные по составу пищи и интенсивности питания палтуса в Баренцевом море (*Dolgov et al.*, 2007). В связи с этим основной целью настоящей работы являлась оценка суточных и годовых пищевых рационов и определение количества пищи, ежегодно потребляемой популяцией черного палтуса.

2. Материалы и методы

В работе использовались материалы количественно-вещного анализа питания черного палтуса в Баренцевом море за 2001-2010 гг., всего более 30 тыс. желудков рыб в возрасте от 0 до 25 лет и длиной от 6 до 123 см. Кроме того, дополнительно были использованы материалы полевого анализа питания этого вида за 1957-2010 гг. (361 тыс. экз. желудков). Оценка потребления пищи выполнялась отдельно для пяти различных размерно-возрастных групп черного палтуса в каждом месяце. Биомасса каждой возрастной группы палтуса была взята из материалов Рабочей группы ИКЕС по арктическому рыболовству (*ICES*, 2011).

Сбор материала и обработку содержимого желудков проводили по стандартным методикам, принятым в ПИНРО (*Инструкции и методические рекомендации...*, 2001). Для оценки интенсивности питания использовали индекс наполнения (ИН) желудков, а значимость отдельных пищевых компонентов – в процентах от общей массы пищевого комка (*Методическое пособие по изучению...*, 1974). В отдельные месяцы при отсутствии количественных данных для восстановления величин ИН использовались данные по величине среднего балла наполнения желудков.

При расчетах пищевых рационов использованы средние придонные температуры, полученные с использованием стандартных STD-зондов на траловых станциях, на которых производились сборы желудков черного палтуса.

3. Результаты и обсуждение

Методические подходы к определению величины суточного рациона черного палтуса. Одним из важных условий получения надежных оценок пищевых рационов рыб является правильный выбор оптимальной модели скорости переваривания пищи. Процесс пищеварения имеет свои особенности у различных видов рыб, что, однако, не исключает существования общих закономерностей этого процесса. Большинство разработанных методов оценки скорости переваривания имеет общую теоретическую основу и сводится к решению дифференциального уравнения (Краснопер, 1988):

$$dS/dt = -VS^b, \quad (1)$$

где S – содержимое желудка, V – скорость переваривания (мгновенная скорость на промежутке S_0-St), b – константа.

Нахождение параметра b определяется выбором модели, описывающей процесс уменьшения веса содержимого желудка: линейная (Olson, Mullen, 1986), кубическая (Hopkins, 1966), площадного расширения (Fänge, Grove, 1979), простая экспоненциальная (Eggers, 1977; Elliott, Persson, 1978). Существуют различные модификации таких моделей (Sainsbury, 1986; Jarre et al., 1991; Temming, Andersen, 1994; dos Santos, Jobling, 1995). Вместе с тем, как указывал В.И. Чучукало (1996), чрезмерная математизация моделей потребления, при которой в используемые уравнения вводятся различного рода коэффициенты, заставляет относиться к этим методам с известной долей осторожности. Так как изменения скорости уменьшения содержимого в общем случае могут быть описаны степенной функцией, мы попытались оценить пищевые рационы черного палтуса с помощью простой экспоненциальной модели (Elliot, Persson, 1978), использованной для подобных исследований черного палтуса в Беринговом море (Yang, Livingston, 1988).

Эта модель предполагает, что скорость уменьшения содержимого желудка находится в зависимости от количества пищи в желудке:

$$Wt = W_0e^{-Rt}, \quad (2)$$

где W_0 и W – вес содержимого желудка в начале и в конце промежутка времени dt , R – мгновенная скорость переваривания. При этом подразумевается, что скорость эвакуации пищи является экспоненциальной функцией температуры, и мгновенная скорость R может быть найдена с использованием уравнения:

$$R = ae^{bT}, \quad (3)$$

где R – скорость переваривания, T – температура.

Экспериментальные данные по скорости переваривания пищи черным палтусом отсутствуют, поэтому для расчета использовались коэффициенты, полученные в ходе лабораторных наблюдений за скоростью переваривания других камбаловых – лиманды и зимней камбалы (Pandian, 1970; Frame, 1973). Коэффициент a был определен экспериментально для двух типов жертв – рыбы и двустворчатых моллюсков и составил 0.032 и 0.021 соответственно. Коэффициент b является константой для различных видов рыб и равен 0.115 (Dwyer et al., 1987). Для упрощения расчетов нами было принято допущение, что пища палтуса состоит только из двух групп (рыбы и прочая пища), поэтому последующие вычисления проводили по двухкомпонентной модели с использованием этих коэффициентов.

Количество потребляемой пищи за сутки определялось по формуле:

$$DR = 24 \times S \times R, \quad (4)$$

где DR – суточный рацион, % от массы тела рыбы, S – масса пищевого комка (% от массы рыбы с учетом рыб с пустыми желудками).

Оценки потребления различных пищевых объектов рассчитывались на основе их фактического соотношения (% от массы пищевого комка) в желудках палтуса каждой размерно-возрастной группы:

$$C_{ij} = DR_{ij} \times D_i \times B_{ij} \times P_{ij}, \quad (5)$$

C_{ij} – потребленная пища, i – месяц, j – размерно-возрастная группа, DR_{ij} – суточный рацион (в % от массы тела), D_i – количество дней в месяце, B_{ij} – биомасса вида, P_{ij} – массовая доля пищевого объекта в составе пищи j -й возрастной группой.

Модель скорости эвакуации пищи. Для проверки обоснованности использования выбранной величины коэффициента a в уравнении (3) мы попытались смоделировать процесс переваривания с использованием доступных литературных данных относительно скорости переваривания пищи другими видами рыб (в соответствии с рис. 1).

На основании оценок экспериментальных наблюдений за скоростью переваривания пищи различных видов рыб, нами был принят коэффициент a , а затем с его использованием рассчитан суточный рацион палтуса. Расчеты суточного рациона были выполнены для палтуса в возрасте 8 лет,

длиной 55 см и массой 1.6 кг, в желудках которого была отмечена сайка длиной 13 см и массой 22 г, что составляло 1.4 % от массы тела. Палтус данной модельной группы обитает в центральных районах Баренцева моря при средней температуре +3 °С.

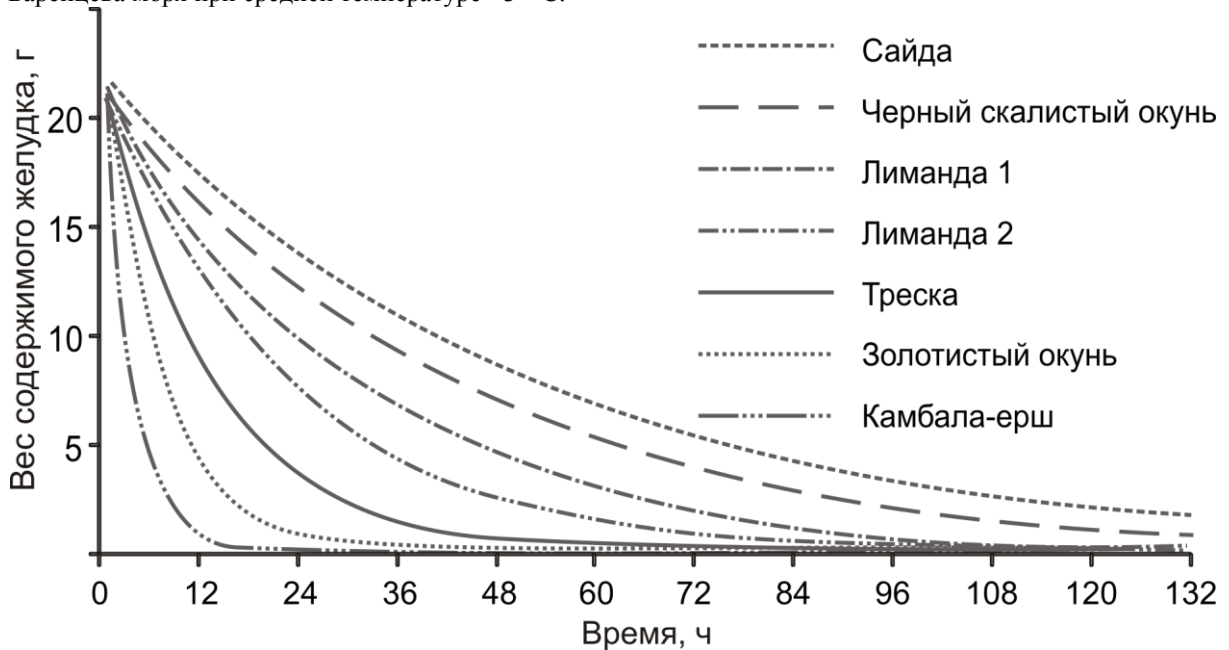


Рис. 1. Рассчитанная скорость переваривания пищи черным палтусом по уравнениям 2 и 3, коэффициент a для различных видов рыб (лиманда 1 – при температуре 5.5 °С, лиманда 2 – при температуре 15.5 °С)

В табл. 1 представлены входные данные и расчетные значения параметра a и R , на основании которых смоделирован процесс уменьшения массы содержимого желудка по уравнению (2).

Значение коэффициента a , использованное нами для черного палтуса на основе данных о скорости переваривания лиманды (0.024), оказалось меньше средней величины между таковыми, с одной стороны, камбалы-ерша и трески, характеризующихся высокой скоростью переваривания, и с другой, – черного скалистого окуня и сайды, имеющих низкую скорость переваривания. На наш взгляд, скорость переваривания, при которой сайка в желудке достаточно крупного палтуса полностью переваривается в течение четырех-пяти дней, наиболее близка к реальности.

Таблица 1. Скорость переваривания R и расчетные значения коэффициента a на основании оценок скорости переваривания различных видов рыб

Источник	Хищник	Жертва	T, C°	Вес рыбы, кг	R^*	a
Орлова, 1991	Треска	Сельдь	0.9	0.3	0.076	0.054
Dwyer et al., 1987	Сайда	Сайда	9	0.561	0.020	0.014
Орлова, 1991	Золотистый окунь	Тресковые	7.5	0.25	0.125	0.089
Brodeur, 1984	Черный скалистый окунь	Рыба	11	1.37	0.024	0.017
Берестовский, 1990	Камбала-ерш	Черви	1.45	0.420	0.303	0.215
Pandian, 1970	Лиманда	Рыба	5.5	0.138	0.045	0.032
Pandian, 1970	Лиманда	Рыба	15.5	0.83	0.033	0.024

* Скорость переваривания определена по уравнениям 2-4.

Оценки скоростей, полученные с другими значениями коэффициента a , оказались слишком высоки, поскольку такие скорости наиболее характерны для рыб, отличающихся по типу переваривания от палтуса. Так, высокая скорость переваривания камбалой-ершом, по всей видимости, объясняется безжелудочным устройством пищеварительного тракта этого вида и, вероятно, характеризует время эффективного переваривания в желудке (65-70 %) и эвакуации пищи из желудка в кишечник. Кроме

того, высокая скорость переваривания у этого вида также обусловлена типом жертвы, поскольку черви, используемые в эксперименте для камбалы-ерша, перевариваются значительно быстрее рыб. Высокая скорость переваривания у тресковых рыб также не может быть применена при оценках скорости переваривания черным палтусом, так как треска является более активным хищником с более высокой двигательной активностью и темпом роста по сравнению с черным палтусом. В сравнении с треской, скорость переваривания у лиманды оказалась меньше, что обусловлено низкими темпами роста этого вида камбаловых. Дальневосточная сайда показала наиболее низкую скорость переваривания из всех представленных видов.

Состав пищи и интенсивность питания. Для объективной оценки и выявления необходимого уровня детализации расчетов пищевых рационов и потребления пищи нами предварительно были проанализированы материалы количественно-весового анализа питания черного палтуса в 2001-2010 гг. На основе данных по интенсивности питания и составу пищи, методом кластерного анализа (K-средних), были выделены пять размерно-возрастных групп, имеющих различное распространение в Баренцевом море и состав пищи.

I – неполовозрелая молодь длиной до 15 см в возрасте до двух лет. Эти особи обитают в северных районах моря, основу их питания составляют гиперииды. Молодь питается несколько раз в сутки, зачастую вторичное наполнение желудка происходит при неполном удалении предыдущих порций пищи.

II – созревающий палтус длиной 16-35 см в возрасте 2-4 лет. Особи данной размерно-возрастной группы также обитают на севере моря (севернее 78° с.ш.), питаются молодькой сайки, в меньшей степени мойвой и промысловыми видами рыб.

III и IV группы – созревающие и половозрелые рыбы длиной 36-55 см и 56-80 см в возрасте 5-8 и 9-15 лет соответственно. Массовые скопления созревающих особей располагаются в северных районах, которые при достижении длины 30-40 см питаются обычно сайкой и мойвой. Откорм половозрелых особей происходит в центральной и южной части Баренцева моря, а в период нереста половозрелые рыбы концентрируются на континентальном склоне. Основными объектами питания половозрелого палтуса являются молодь пикши и палтуса, сельдь и треска.

V – старшие особи более 81 см, рыбы данной размерной группы не совершают протяженных миграций и держатся на нерестилищах, потребляют собственную молодь, крупных тресковых и отходы промысла.

Осредненный за 2001-2010 гг. состав пищи каждой из этих 5 размерно-возрастных групп черного палтуса представлен на рис. 2. Последующие вычисления проводились отдельно для каждой группы.

Для более объективной оценки пищевых рационов, был выполнен расчет среднего индекса наполнения желудков палтуса в различные месяцы. Материалы количественного анализа за 2001-2010 гг., к сожалению, не позволили получить такие оценки для каждой размерно-возрастной группы по каждому месяцу. Поэтому для восстановления данных о сезонной динамике интенсивности питания разноразмерного черного палтуса были использованы данные полевого анализа питания за 1957-2010 гг. С использованием корреляционного анализа были получены линейные уравнения зависимости между баллом наполнения и индексом наполнения ИН желудков. С помощью полученных коэффициентов регрессии были рассчитаны среднегодовые индексы наполнения для различных размерно-возрастных групп для каждого месяца, которые использовались при отсутствии фактических данных о величинах ИН.

Пищевые рационы. Величины суточных рационов черного палтуса изменялись от 0.04 % до 1.96 % массы тела рыб (табл. 2). Самые высокие рационы (0.9-1.2 %) наблюдались у молоди длиной до 35 см и крупного палтуса длиной >50 см. Минимальные рационы (0.2-0.5 %) были отмечены у среднеразмерных особей длиной 35-55 см.

Высокие рационы молоди (<15 см) были обусловлены потреблением гиперидов, составлявших в среднем более 85 % от массы пищевого комка. Это, вероятно, обусловлено наличием у ракообразных трудно перевариваемого хитинового покрова и их относительно низкой калорийностью. У крупных особей (>55 см) наблюдалась четкая сезонная ритмичность интенсивности откорма. В осенне-зимний период интенсивность питания палтуса снижалась, а весенне-летний период – увеличивалась. Снижение интенсивности питания вызвано участием половозрелых особей в нересте в октябре-январе. Кроме того, учитывая высокую численность этих размерных групп, причиной низких рационов, вероятно, также могли быть высокая степень внутривидовой пищевой конкуренции и низкая доступность пищи.

Величины годовых рационов колебались от 159 % у 5-8 летних особей, до 497 % у годовиков.

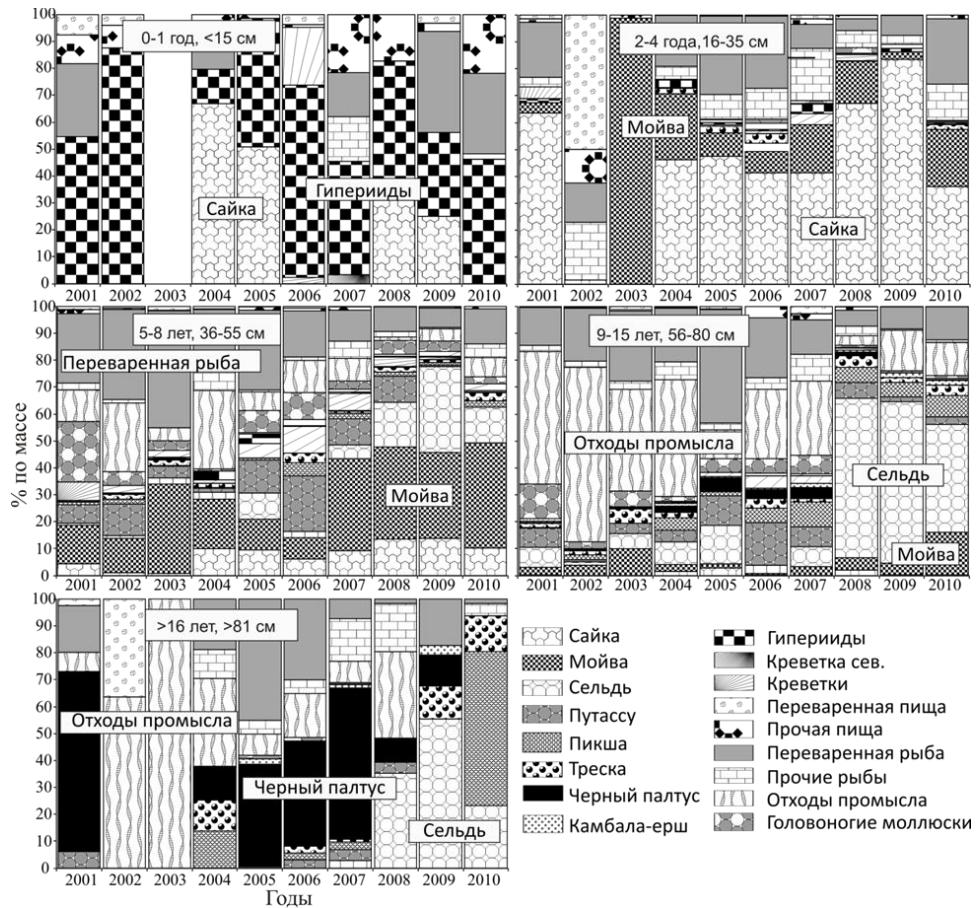


Рис. 2. Среднегодовая массовая доля основных кормовых объектов различных размерно-возрастных групп черного палтуса в 2001-2010 гг.

Таблица 2. Средний суточный рацион черного палтуса различных размерно-возрастных групп, % от массы тела

Месяц	Размерно-возрастные группы черного палтуса (см/лет)				
	<15	16-35	36-55	56-80	>81
	0-1	2-4	5-8	9-15	16-25
1	1.12*	1.28	0.41	0.78	0.04
2	1.17*	1.19	0.33	0.45	0.18
3	1.17*	0.74*	0.23	0.56	0.11
4	1.17*	0.09	0.37	0.64	1.26
5	1.17*	0.47	0.3	0.37	0.74
6	1.17*	0.13	0.28	0.44	0.37
7	1.17*	0.35	0.95	0.19	0.39
8	1.20	0.74	0.26	0.52	1.39
9	1.28	1.11	0.27	0.42	0.64
10	1.25*	1.01	0.47	0.47	0.8
11	1.19*	0.95	0.38	0.55	0.61
12	1.25*	1.87	0.48	0.6	0.61
Годовой	435	301	144	182	218

* Экстраполяция данных.

Наши оценки пищевых рационов хорошо согласуются с оценками рационов черного палтуса из других районов Мирового океана. Так, по данным С.Г. Подражанской и А.К. Чумакова (1989), рационы черного палтуса в Северо-Западной Атлантике, рассчитанные по балансовому равенству Г.Г. Винберга (1956), оказались очень близки к нашим и составили 0.3-1.2 % массы тела для рыб в возрасте от 5 до 20 лет. Наши результаты сходны также с суточными рационами черного палтуса в Беринговом море

(Yang, Livingston, 1988), где величины рационов изменялись от 0.3 % до 1.7 %, при этом они были наиболее высокими у крупных рыб, и относительно низкими у среднеразмерных особей.

Рационы других видов рыб, известные из литературы, значительно выше. Так, у трески Баренцева моря суточные рационы составляли от 0.5 % до 4 % (Орлова, 1997). Таким образом, низкие величины рационов палтуса вполне реальны, учитывая большую продолжительность жизни и более низкие темпы его роста, по сравнению с тресковыми. Величины рационов других камбаловых также превышают полученные нами оценки. Так, в Северном море у лиманды, потребляющей рыбные объекты, он в среднем составил 2.1 % (Jobling et al., 1977), а у морской камбалы, питавшейся полихетами, – 8-11 % (Jobling, Spencer Davies, 1980). Высокие рационы бентоядных камбаловых обусловлены потреблением низкокалорийных и трудно перевариваемых организмов, таких как двустворчатые моллюски и иглокожие.

Потребление пищи. Биомасса пищи, ежегодно потребляемой популяцией черного палтуса в Баренцевом море, в 2001-2010 гг. изменялась от 251 до 530 тыс. т и в среднем составила 311 тыс. т (табл. 3).

В этот период ежегодное потребление палтусом сайки, мойвы и сельди составляло 35-45 тыс. т, путассу – 17 тыс. т, трески и северной креветки – от 5 до 6 тыс. т. Молодь потребляет до 5 тыс. т гипериид ежегодно. Большая часть пищи (150-200 тыс. т или 79 % от общей биомассы) потребляется промысловым запасом черного палтуса – возрастными группами 5-15 лет.

Таблица 3. Среднегодовое потребление черным палтусом основных объектов питания в 2001-2010 гг., тыс. т

Жертва	Возрастные группы черного палтуса (см/лет)					Общее
	<15	16-35	36-55	56-80	>81	
	0-1	2-4	5-8	9-15	16-25	
Мойва	0.10	7.04	33.46	5.20	0.00	45.8
Сайка	1.34	22.11	11.12	0.73	0.00	35.3
Сельдь	0.01	0.00	12.06	21.65	0.67	34.4
Путассу	0.09	0.00	10.93	6.39	0.10	17.5
Пикша	0.01	0.16	2.23	4.33	0.44	7.2
Треска	0.01	0.52	2.20	2.65	0.23	5.6
Палтус черный	0.00	0.02	0.00	1.77	1.34	3.1
Камбала-ерш	0.00	0.00	0.10	0.92	0.04	1.1
Креветка сев.	0.05	0.42	4.14	1.13	0.00	5.7
Гиперииды	3.38	0.57	1.18	0.03	0.00	5.2
Креветки	0.20	0.54	3.11	0.45	0.00	4.3
Головоногие моллюски	0.04	0.27	9.09	4.51	0.02	13.9
Отходы промысла	0.19	0.00	15.70	30.32	1.35	47.6
Прочие рыбы	1.37	12.79	33.85	23.00	1.14	72.2
Прочая пища	0.83	7.16	1.99	1.69	0.41	12.1
Всего	8	52	141	105	6	310.9

Была выявлена межгодовая динамика потребления основных видов жертв (рис. 3), причем биомасса потребленной пищи изменялась синхронно с изменениями биомассы запаса палтуса. Максимальное количество пищи (до 500 тыс. т) потреблялось в 2009-2010 гг. Одновременно с возрастанием биомассы палтуса возросло потребление мойвы с 20 тыс. т в 2001 г. до 100 тыс. т в 2009-2010 гг. В 2008-2010 гг. наблюдался чрезвычайно высокий уровень потребления сельди – 110-210 тыс. т. Высокий уровень потребления путассу (до 45 тыс. т) совпал с увеличением численности этого вида в Баренцевом море в середине 2000-х гг.

В целом, наибольшее влияние популяция палтуса оказывает на мойву, сайку, сельдь и путассу, среднегодовое потребление которых оценивается от 20 до 40 тыс. т, в то время как выедание трески, камбалы-ерша, собственной молоди и гипериид не превышает 1-5 тыс. т в год.

В сравнении с оценками потребления пищи у других баренцевоморских рыб, уровень потребления пищи оказался довольно высоким (310 тыс. т в год). Это несколько выше, чем потребление у камбалы-ерша и звездчатого ската (165-240 тыс. т) (Dolgov et al., 2011), но значительно ниже, чем потребление пищи пикшей (1.1 млн т) (Dolgov et al., 2011) и треской (3.4 млн т) (ICES, 2011). Из них потребление треской только мойвы оценивается 1.3 млн т. Потребление сельди популяцией палтуса (34 тыс. т) сходно с уровнем потребления этого вида пикшей.

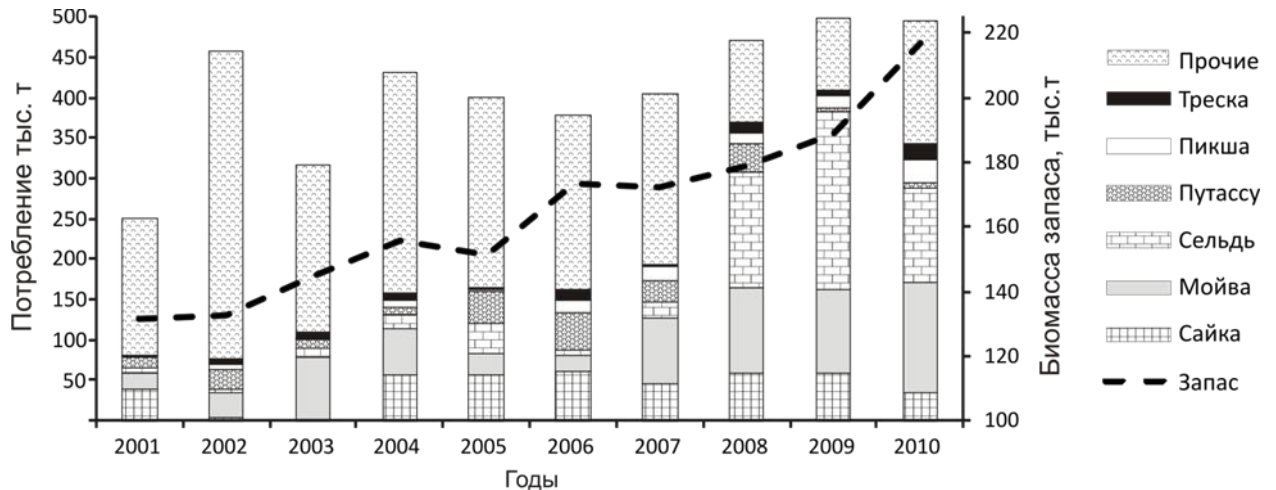


Рис. 3. Биомасса запаса и уровень потребления основных пищевых объектов черного палтуса в 2001-2010 гг.

4. Заключение

Таким образом, впервые были получены оценки суточных и годовых рационов питания черного палтуса различных размерно-возрастных групп для Баренцева моря. Рассчитанные величины рационов вполне соответствуют величинам, полученным для черного палтуса из других районов Мирового океана, и в целом характерны для хищных камбаловых.

Приведенные оценки уровня потребления пищи черным палтусом показывают, что роль этого хищника в экосистеме Баренцева моря и, особенно, его хищничество на популяции промысловых гидробионтов, довольно значительны. Среднегодовое потребление пищи черным палтусом и выедание отдельных промысловых видов рыб и беспозвоночных сравнимо с уровнем выедания другими хищными рыбами Баренцева моря (тресковые и камбаловые). Несмотря на то, что скорость переваривания пищи палтусом значительно ниже скорости переваривания другими рыбами, высокий уровень хищничества обусловлен высокой численностью черного палтуса.

Литература

- Brodeur R.D.** Gastric evacuation rates for two foods the black rockfish, *Sebastes melanops* (Girard). *J. Fish. Biol.*, v.24, p.287-298, 1984.
- Dolgov A.V., Johannesen E., Bogstad B., Skern-Mauritzen M.** An overview of trophic interactions in the Barents Sea. In: *The Barents Sea – Ecosystem, Resources, Management. Half a century of Russian-Norwegian cooperation.* Trondheim, p.431-437, 2011.
- Dolgov A.V., Yaragina N.A., Orlova E.L., Bogstad B., Johannesen E., Mehl S.** 20th anniversary of the PINRO-IMR cooperation in the investigations of fish feeding in the Barents Sea – results and perspectives. In: *Long-term bilateral Russian-Norwegian scientific cooperation as a basis for sustainable management of living marine resources in the Barents Sea. Proc. of the 12th Norwegian-Russian Symp.* Bergen, IMR, p.44-78, 2007.
- Dos Santos J., Jobling M.** Test of a food consumption model for the Atlantic cod. *ICES J. Mar. Sci.*, v.52, N 2, p.209-219, 1995.
- Dwyer D.A., Bailey K.M., Livingston P.A.** Feeding habits and daily ration of walleye pollock (*Theragra chalcogramma*) in the eastern Bering Sea, with special reference to cannibalism. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, v.44, p.1972-1984, 1987.
- Eggers D.M.** Factors in interpreting data obtained by diel sampling of fish stomachs. *J. Fish. Res. Board Can.*, v.34, p.290-294, 1977.
- Elliot J., Persson L.** The estimation of daily rates of food consumption for fish. *J. Anim. Ecol.*, v.47, p.977-991, 1978.
- Fänge R., Grove D.J.** Digestion. In: *Fish physiology.* Eds. W.S. Hoar et al. New York, Academic Press, v.7, p.161-260, 1979.
- Frame D.W.** Conversion efficiency and survival of young winter flounder (*Pseudopleuronectes americanus*), under experimental conditions. *Trans. Am. Fish. Soc.*, v.3, p.614-617, 1973.

- Hopkins A.** The pattern of gastric emptying: A new view of old results. *J. Physiol.*, v.182, N 1, p.144-149, 1966.
- ICES. Report of the Arctic Fisheries Working Group (AFWG). ICES CM 2011/ACOM: 05, 659 p., 2011.
- Jarre A., Palomares M.L., Soriano M.L., Sambilay Jr.V.C., Pauly D.** Some new analytical and comparative methods for estimating the food consumption of fish. *ICES Mar. Sci. Symp.*, v.193, p.99-108, 1991.
- Jobling M., Gwyther D., Grove D.J.** Some effects of temperature, meal size and body weight on gastric evacuation time in the dab *Limanda limanda* (L.). *J. Fish Biol.*, v.10, N 3, p.291-298, 1977.
- Jobling M., Spencer Davies P.** Effects of feeding on metabolic rate, and the specific dynamic action in plaice, *Pleuronectes platessa* (L.). *Fish Biol.*, v.16, N 6, p.629-638, 1980.
- Olson R.J., Mullen A.J.** Recent developments for making gastric evacuation and daily ration determinations. *Environ. Biol. Fish.*, v.1-3, p.183-191, 1986.
- Pandian T.J.** Intake and conversion of food in the fish *Limanda limanda* exposed to different temperatures. *Mar. Biol.*, v.5, p.1-17, 1970.
- Sainsbury K.** Estimation of food consumption from field observations of fish feeding cycles. *J. Fish Biol.*, v.29, p.23-36, 1986.
- Temming A., Andersen N.G.** Modelling gastric evacuation without meal size as a variable. A model applicable for the estimation of daily ration of cod (*Gadus morhua* L.) in the field. *ICES J. Mar. Sci.*, v.51, p.429-438, 1994.
- Yang M.S., Livingston P.A.** Food habits and daily ration of Greenland Halibut (*Reinhardtius hippoglossoides*) in the eastern Bering Sea. *Fish. Bull.*, v.86, p.675-690, 1988.
- Берестовский Е.Г.** Питание и потенциальные возможности роста камбалы-ерша Баренцева моря. *Экология, воспроизводство и охрана биоресурсов морей северной Европы. Тезисы докл. Всес. конф., Мурманск*, с.167-168, 1990.
- Винберг Г.Г.** Интенсивность обмена и пищевые потребности рыб. *Минск, БГУ*, 252 с., 1956.
- Инструкции и методические рекомендации по сбору и обработке биологической информации в районах исследований ПИНРО. *Мурманск, ПИНРО*, 291 с., 2001.
- Краснопер Е.В.** Обзор методов определения рационов по величине наполнения пищеварительного тракта у рыб. *Вопросы ихтиологии*, т.28, вып. 4, с.664-670, 1988.
- Методическое пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях. *М., Наука*, 254 с., 1974.
- Орлова Э.Л.** Методы расчетов суточных рационов хищных рыб и некоторые предпосылки их использования (на примере трески Баренцева моря). Препринт. *ММБИ, Апатиты, КНЦ РАН*, 36 с., 1991.
- Орлова Э.Л.** Трофические отношения и структурно-функциональная роль трески в экосистеме Баренцева моря. *Автореф. дис. ... д-ра биол. наук, М., ВНИРО*, 56 с., 1997.
- Подражанская С.Г., Чумаков А.К.** Питание, пищевые рационы и пищевые потребности черного палтуса Северо-Западной Атлантики. *Сб. научн. тр.: Суточные рационы и ритмы питания промысловых рыб Мирового океана. Отв. ред. С.Г. Подражанская. М., ВНИРО*, с.123-140, 1989.
- Смирнов О.В.** Черный палтус норвежско-баренцевоморской популяции. *Мурманск, ПИНРО*, 113 с., 2006.
- Чучукало В.И.** К методике расчетов суточных пищевых рационов рыб. *Известия ТИНРО*, т.119, с.289-305, 1996.