

УДК 597.562-153(268.45)

Питание неполовозрелой сайды (*Pollachius virens* L.) в губах Западного Мурмана

С.В. Долгов (ПИНРО)

Сайда Баренцева моря первые годы жизни, до наступления половой зрелости, проводит в прибрежной зоне как Норвегии, так и России [Лукманов, 1975]. В этот период наблюдаются самые высокие темпы роста ее молоди, связанные с интенсивным откормом. Лишь в возрасте 3 лет и старше (в основной массе 5–7 лет) она из Российской зоны мигрирует в воды Норвегии, где и проводит большую часть жизни.

Данные о питании сайды в открытом море представлены в ряде работ [Nordgaard, 1901; Bertelsen, 1942; Миронова, 1961; Лукманов и др., 1975; Голубятникова, 1980 и др.]. Однако сведения о составе пищи молоди сайды в губах Восточного Мурмана приведены только в работе И. В. Мироновой [Миронова, 1956]. В нашей предыдущей работе [Долгов, 2002] приводятся данные качественного анализа питания разновозрастной сайды в губе Кислая Западного Мурмана.

Задачами настоящей работы были количественная оценка состава пищи молоди сайды, анализ сезонных изменений состава пищевого комка и интенсивности питания, а также выявление размерной доступности кормовых организмов.

Материал и методика

Материал был собран с апреля по сентябрь 2002 г. в губах Ура и Кислая Баренцева моря (рис. 1).

Для облова рыбы использовали мальковую сеть и ручные уды с искусственной приманкой. В уловах присутствовала сайда длиной 4–71 см.

У 750 экз. неполовозрелой сайды исследовано содержимое желудков.

Пищевые объекты сайды определялись по возможности до наиболее мелких таксономических рангов. Обработку содержимого желудков проводили по стандартным методикам [Методическое пособие..., 1974; Инструкции и методические рекомендации..., 2001].

Пищевой комок и крупные пищевые организмы взвешивали с точностью до 0,01 г, а массу мелких организмов рассчитывали с использованием данных о размерно-массовых соотношениях [Зависимость между..., 1989] по способу, предложенному А. А. Шорыгиным, пропорционально уменьшая до такой степени, чтобы сумма масс всех компонентов пищевого комка совпадала с его полной массой [Шорыгин, 1952].

В качестве показателей питания использовали долю питавшихся особей, общий индекс наполнения желудков (в продецимилле), а также частоту встречаемости кормовых объектов (в % к общему числу проанализированных желудков с пищей) и долю их массы (в % массы пищевого комка).

У 532 экз. сайды был определен возраст. Для выявления особенностей питания рыб по мере их роста все особи с проанализированными желудками были

разделены на пять условных размерных групп, соответствующих пяти возрастным группам (табл. 1).

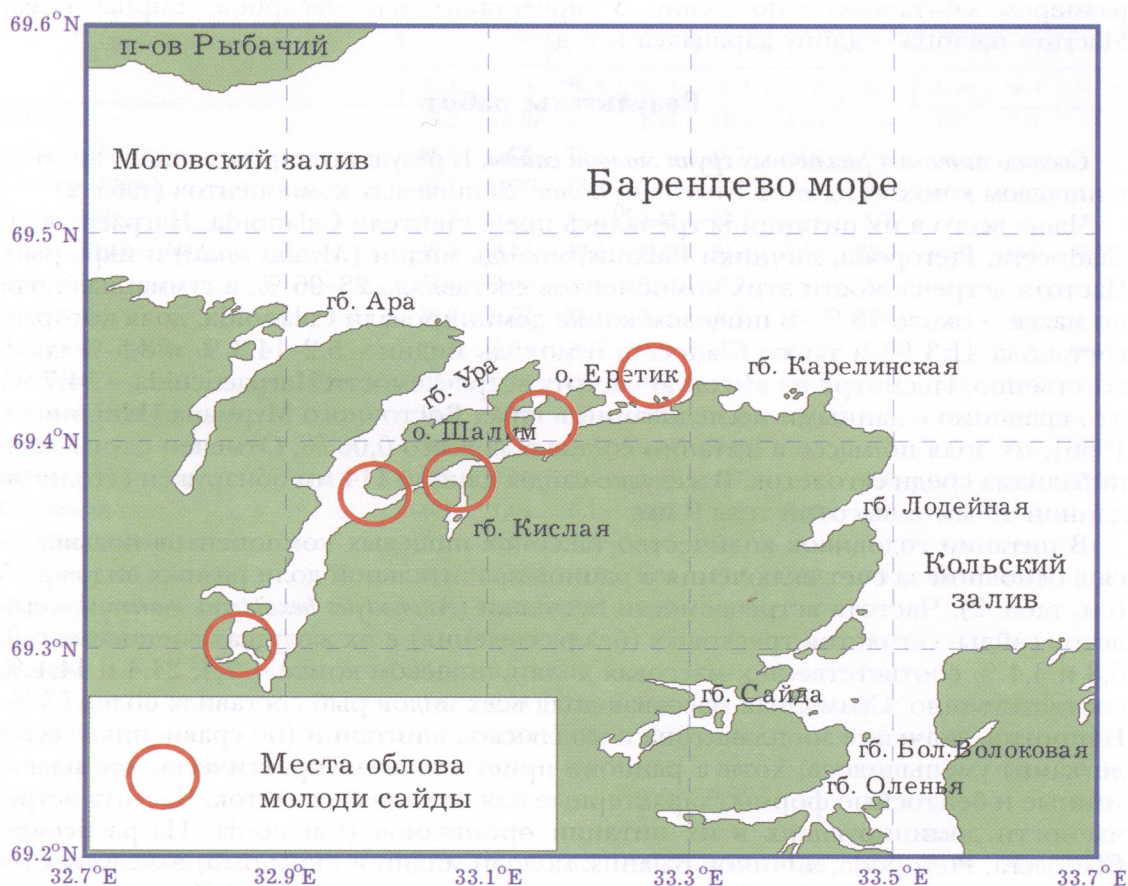


Рис. 1. Районы сбора материалов по сайде с апреля по сентябрь 2002 г.

Таблица 1. Возрастные и условные размерные группы сайды, выделенные для выявления особенностей питания рыбы по мере ее роста в губах Западного Мурмана в апреле – сентябре 2002 г.

Возрастные группы	Размерные группы, см	Число проанализированных желудков, экз.
0	4–13	159
1	14–23	150
2	24–31	146
3	32–40	203
4–5	41–53	92

Для удобства восприятия в работе выделенные группы сайды представлены по возрастной группе (0-группа, или сеголетки, 1-группа, или годовики и т. д.).

Для сравнения состава питания особей разных групп рассчитывали индекс сходства пищи – СП-коэффициент [Шорыгин, 1952].

Вертикальное и горизонтальное раскрытие рта сайды измерено у 351 экз. Относительный размер рта рассчитывали как среднее между вертикальным и горизонтальным его раскрытием.

В большинстве работ по размерной доступности кормовых организмов учитывают лишь длину хищника и его жертвы, не обращая внимания на форму жертв [Попова, Сьерра, 1985]. Такой подход не всегда объективно отражает доступность пищевых организмов для рыб, так как при удлиненной форме тела жертвы хищник заглатывает ее обычно вдоль тела. В этом случае доступность жертвы определяет не ее длина, а ширина и высота. Нами была предпринята попытка оп-

ределять размеры жертв соразмерно с формой их тела. У рыб за размер принимали высоту тела, у мелких планктонных ракообразных и крылоногих моллюсков размером считали общую длину. У представителей Decapoda, Euphausiacea, *Macrura natantia* — длину карапакса и т. д.

Результаты работ

Состав питания различных групп молоди сайды. В результате проведенного анализа в пищевом комке сеголеток отмечено более 25 пищевых компонентов (табл. 2).

Чаще всего в их питании встречались представители Calanoida, Harpacticoida, Cladocera, Pteropoda, личинки Balanus, молодь мидии (*Mytilus edulis*) и икра рыб. Частота встречаемости этих компонентов составляла 23–96 %, а суммарная доля по массе — около 73 %. В пищевом комке доминировали Calanoida, доля которых составила 41,3 %, а также Cladocera и молодь мидии — 5,2–14,3 % и 8,5 % соответственно. Несмотря на высокую частоту встречаемости Harpacticoida — 54,7 %, что сравнимо с данными исследований в губах Восточного Мурмана [Миронова, 1956], их доля по массе в питании составляла всего 0,06 %. Отмечен случай каннибализма среди сеголеток. В желудке сайды длиной 114 мм обнаружен сеголеток длиной 49 мм и высотой тела 9 мм.

В питании годовиков количество таксонов пищевых компонентов повышается в основном за счет включения в рацион значительной доли разных видов рыб (см. табл. 2). Частота встречаемости песчанки (*Ammodytes hexapterus marinus*), сеголеток сайды, сеголеток тресковых (без разделения) в их желудках составляла 6,8, 6,8 и 3,4 % соответственно, массовая доля в пищевом комке — 7,4, 24,4 и 14,1 % соответственно. Суммарная массовая доля всех видов рыб составила более 53 %. Напротив, значение зоопланктона и моллюсков в питании (по сравнению с сеголетками) уменьшилось, хотя в рационе присутствовали практически все планктонные и бентосные формы, характерные для питания сеголеток. Частота встречаемости доминирующих в их питании организмов (Calanoida, Harpacticoida, Cladocera, Pteropoda, личинок Balanus, молоди мидии и икры рыб) в желудках годовиков не превышала 40 %, а доля по массе составила всего 20 %.

В питании неполовозрелой сайды старшего возраста (2–5 лет) преобладали рыбные объекты (от 92,9–93,0 % по массе у рыб размерных групп 24–31 см и 32–40 см до 96,3 % у особей длиной 41–53 см). Частота встречаемости сеголеток сайды и песчанки в их питании составляла 23,6–34,4 % и 24,1–40,0 %, доля по массе в пищевом комке — 49,5–61,9 и 19,2–45,8 % соответственно. Количество таксонов планктонных и бентосных организмов, характерных для питания рыбы младшего возраста, уменьшается. Их частота встречаемости не превышает 31,4 % (молодь мидии в желудках сайды длиной 24–31 см), а массовая доля — 3,0 % (представители эвфаузиид у сайды размером 32–40 см).

Сравнение сходства пищи у рыб разных размерных групп с использованием СП-коэффициента показало, что состав пищи сеголеток в наибольшей степени совпадает с таковым у годовиков (31,8 %) и в меньшей — с составом пищи у особей старшего возраста (17,9–20,2 %) (табл. 3).

Сходство пищи у сеголеток и годовиков главным образом обеспечено потреблением планктонных организмов.

У годовиков и двухгодовиков сходство питания выше — 47,2 % в основном за счет потребления рыбных объектов.

У сайды в возрасте 2 лет и старше при преимущественном питании рыбой сходство состава пищи очень велико и достигает 72–89 % (см. табл. 3).

При сравнении состава питания необходимо учитывать, что чем точнее будет определена пища видов-потребителей, тем меньше будет их СП-коэффициент [Шорыгин, 1952]. При обработке материала мы определяли планктонные и большую часть донных организмов с точностью до класса (Polychaeta, Hydroidea и т. п.), отряда (Cirripedia, Pteropoda) и подотряда (Calanoida, Harpacticoida и т. д.), и лишь некоторые организмы были определены до вида (личинки *Hyas araneus*, личинки *Pagurus pubescens*, молодь мидии). Вместе с тем практически все рыбные объекты определены до вида. В такой ситуации СП-коэффициент в наших расче-

Таблица 2. Состав (%) пищевого комка молоди сайды в губах Западного Мурмана в апреле – сентябре 2002 г.

Компонент питания	Возрастная группа сайды									
	0		1		2		3		4-5	
	%, f	%, m	%, f	%, m	%, f	%, m	%, f	%, m	%, f	%, m
<i>Calanoida</i>	96,2	41,30	29,3	1,17	10,9	0,08	9,6	0,34	3,3	+
<i>Cladocera (Evdne)</i>	88,7	5,22	19,7	1,66	3,7	0,04	0,6	+	-	-
<i>Cladocera (Podon)</i>	88,7	14,27	18,4	2,86	3,7	0,14	0,6	+	-	-
<i>Harpacticoida</i>	54,7	0,06	24,5	0,43	13,1	+	1,7	+	-	-
Молодь <i>Mytilus edulis</i>	49,7	8,54	40,1	4,25	31,4	1,11	13,5	0,10	15,6	0,46
<i>Pteropoda</i>	34,6	2,65	2,0	0,03	0,7	+	1,1	+	-	-
Икра рыб	30,2	0,77	23,1	0,15	2,2	0,01	0,6	+	1,1	+
Личинки <i>Cirripedia</i>	23,3	0,07	26,5	9,46	7,3	1,32	1,1	+	1,1	0,53
<i>Hydroidea</i>	10,7	0,33	23,1	3,65	10,9	0,93	7,3	0,13	12,2	0,19
Личинки <i>Polychaeta</i>	10,7	0,02	6,1	0,01	1,5	-	-	-	-	-
<i>Gastropoda</i>	8,8	1,30	4,8	0,14	2,9	-	-	-	2,2	0,01
<i>Balanus</i>	7,5	3,00	3,4	1,20	0,7	-	3,4	0,59	4,4	0,42
<i>Gammaridea</i>	6,3	1,84	6,1	0,07	4,4	0,09	-	-	-	-
<i>Nauplius Cirripedia</i>	6,3	0,02	1,4	+	-	-	-	-	-	-
<i>Polychaeta</i>	3,1	2,28	16,3	9,34	17,5	1,92	7,3	0,61	10,0	0,55
Икра беспозвоночных	3,1	0,25	2,0	0,02	-	-	-	-	-	-
Личинки <i>Chironomidae</i>	2,5	0,02	0,7	+	-	-	-	-	-	-
<i>Caprellidea</i>	2,5	0,11	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Euphausiacea</i>	1,9	0,03	13,6	3,48	27,7	0,78	25,8	3,02	16,7	1,80
<i>Phaeophita</i>	1,9	0,29	8,8	2,94	1,5	+	2,2	0,07	1,1	0,02
Личинки <i>Macrura natantia</i>	1,9	0,06	6,8	0,33	4,4	0,09	2,8	0,06	1,1	0,10
<i>Isopoda</i>	1,3	0,14	3,4	0,74	5,8	+	1,7	0,01		0,04
<i>Bryozoa</i>	1,3	0,39	-	-	1,5	+	0,6	0,01	-	-
Сеголетки <i>Pollachius virens</i>	0,6	16,15	6,8	24,37	30,7	61,85	23,6	58,89	34,4	49,53
<i>Macrura natantia</i>	0,6	0,86	2,7	3,81	0,7	0,19	-	-	-	-
Личинки <i>Pagurus pubescens</i>	0,6	0,01	7,5	0,02	9,5	0,07	6,2	0,01	6,7	+
Молодь <i>Bivalvia</i> без определ. (0,3–0,5 мм)	0,6	0,02	1,4	0,03	-	-	-	-	-	-
<i>Ammodytes hexapterus marinus</i>	-	-	6,8	7,44	24,1	19,17	36,0	24,26	40,0	45,77
Личинки рыб	-	-	3,4	0,57	1,5	0,05	1,7	+	-	-
Сеголетки <i>Gadidae</i> без разделения	-	-	3,4	14,07	8,0	5,62	4,5	2,90	3,3	0,08
<i>Clupea harengus harengus</i>	-	-	2,7	4,50	-	-	1,7	1,14	-	-
Остатки рыб (чешуя, хрусталики и т.п.)	-	-	2,0	+	-	-	0,6	0,03	-	-
Личинки <i>Hyas araneus</i>	-	-	2,0	+	1,5	+	-	-	-	-
Воздушные насекомые	-	-	2,0	0,21	0,7	0,01	-	-	-	-
Сеголетки <i>Gadus morhua</i>	-	-	1,4	2,99	10,2	6,32	10,7	5,75	5,6	0,95
<i>Mysidacea</i>	-	-	1,4	0,06	-	-	-	-	-	-
<i>Hiperiida</i>	-	-	1,4	+	0,7	+	1,7	0,17	-	-
Куколки <i>Chironomidae</i>	-	-	1,4	0,01	0,7	+	-	-	-	-
<i>Pagurus pubescens</i>	-	-	-	-	1,5	+	-	-	1,1	0,06
<i>Chaetognatha</i>	-	-	-	-	0,7	0,10	7,9	0,77		
Прочее (грунт, отбросы пр.)	-	-	-	-	0,7	0,08	1,1	+	-	-
<i>Medusae</i>	-	-	-	-	0,7	+	-	-	1,1	+
Личинки <i>Paralithodes camchaticus</i>	-	-	-	-	0,7	+	1,7	+	-	-
Прочий бентос (актинии, моллюски, мшанки)	-	-	-	-	-	-	0,6	0,07	-	-
Переваренная рыба	-	-	-	-	-	-	1,1	+	3,3	+
Сеголетки <i>Cyclopterus lumpus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1,1	+
<i>Polychaeta</i> (планктонная)*	-	-	-	-	-	-	-	-	1,1	0,06
Личинки <i>Decapoda</i> без разделения	-	-	-	-	-	-	-	-	1,1	+
<i>Pholis gunnellus</i>	-	-	-	-	-	-	0,6	0,90	1,1	+
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	-	-	-	-	-	-	0,6	0,18	-	-
Сеголетки <i>Gasterosteus aculeatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1,1	+

Примечание. Здесь и далее f – частота встречаемости; m – массовая доля, % от массы пищевого комка; + – доля по массе в пищевом комке менее 0,01 %.

*Икраные полихеты *Nereidae*, в период нереста поднимающиеся в толщу воды.

Таблица 3. Коэффициент сходства пищи молоди сайды разных групп в весенне-осенний период 2002 г., %

Группы сайды	0	1	2	3	4-5
0	-	31,8	20,2	18,1	17,9
1		-	47,2	43,8	37,2
2			-	88,6	72,3
3				-	78,1
4-5					-

тах несколько завышен для сеголеток и годовиков сайды, у которых сходство в питании достигается за счет потребления планктонных и бентосных организмов. Достаточно объективно он характеризует сходство питания лишь сайды в возрасте 2 года и старше, предпочитающей питаться рыбой.

Сезонные изменения состава пищи. Анализ полученных нами данных позволяет определить сезонную динамику питания сайды всех групп.

Руководящими компонентами питания сеголеток с июля по сентябрь являются Cladocera (*Evadne*, *Podon*), представители Calanoida и молодь мидии. В разные месяцы (без учета случая каннибализма) эти организмы составляли от 82,5 до 94,1 % общей массы пищевого комка сеголеток сайды (табл. 4).

При этом массовая доля Cladocera и молоди мидии в пищевом комке сеголеток с июля по сентябрь постепенно уменьшалась с 10,0–58,8 до 1,2–2,3 %, а представителей Calanoida увеличивалась с 5,1 до 77,4 %. Остальные компоненты пи-

Таблица 4. Состав пищевого комка сайды 0-группы в губах Западного Мурмана в июле – сентябре 2002 г.

Компонент питания	Месяц					
	Июль		Август		Сентябрь	
	%, f	%, m	%, f	%, m	%, f	%, m
<i>Cladocera (Evadne)</i>	100,0	9,96	92,1	7,48	70,5	1,55
<i>Cladocera (Podon)</i>	100,0	58,79	93,7	8,21	68,2	1,24
<i>Calanoida</i>	92,3	5,07	98,4	13,63	97,7	77,39
<i>Harpacticoida</i>	59,6	0,20	61,9	0,04	38,6	0,01
Икра рыб	42,3	1,51	34,9	1,33	9,1	0,05
Молодь <i>Mytilus edulis</i>	36,5	20,26	66,7	10,53	40,9	2,32
Личинки <i>Cirripedia</i>	25,0	0,17	27,0	0,10	15,9	0,02
<i>Hydroidea</i>	9,6	0,13	14,3	0,61	6,8	0,20
<i>Nauplius Cirripedia</i>	5,8	0,03	11,1	0,04	-	-
Икра беспозвоночных	5,8	0,03	-	-	4,5	0,53
<i>Gastropoda</i>	3,8	2,39	12,7	2,11	9,1	0,23
<i>Euphausiacea</i>	3,8	0,09	1,6	0,04	-	-
Конечности <i>Balanus</i>	1,9	0,39	7,9	0,60	13,6	5,92
<i>Gammaridea</i>	1,9	0,08	7,9	3,30	9,1	1,40
Личинки <i>Chironomidae</i>	1,9	+	1,6	0,02	4,5	0,03
Личинки <i>Macrura natantia</i>	1,9	0,08	3,2	0,14	-	-
<i>Isopoda</i>	1,9	0,78	-	-	2,3	+
Личинки <i>Pagurus pubescens</i>	1,9	0,04	-	-	-	-
<i>Pteropoda</i>	-	-	52,4	3,60	50,0	2,97
Личинки <i>Polychaeta</i>	-	-	27,0	0,06	-	-
<i>Polychaeta</i>	-	-	-	-	11,4	4,97
<i>Caprellidea</i>	-	-	-	-	9,1	0,23
<i>Phaeophita</i>	-	-	3,2	0,60	2,3	0,16
Сеголетки <i>Pollachius virens</i>	-	-	1,6	45,05	-	-
<i>Bryozoa</i>	-	-	1,6	0,10	2,3	0,78
<i>Macrura natantia</i>	-	-	1,6	2,39	-	-
Молодь <i>Bivalvia</i> без определ. (0,3-0,5 мм)	-	-	1,6	0,05	-	-
Количество желудков	52	63	44			

Примечание. Обозначения те же, что и в табл. 2.

тания при достаточно широком спектре не играли существенной роли в откорме сеголеток.

Годовики сайды с мая по июль предпочитали планктонных и бентосных ракообразных, составлявших от 87,4 до 100,0 % всего рациона (табл. 5).

Таблица 5. Состав пищевого комка 1-й группы сайды в губах Западного Мурмана в мае – сентябре 2002 г.

Компонент питания	Месяц									
	Май		Июнь		Июль		Август		Сентябрь	
	%, f	%, m	%, f	%, m	%, f	%, m	%, f	%, m	%, f	%, m
Личинки <i>Cirripedia</i>	93,9	85,89	7,7	+	16,3	0,01	-	-	-	-
<i>Harpacticoida</i>	69,7	0,08	61,5	10,44	11,6	+	-	-	-	-
<i>Calanoida</i>	42,4	0,04	69,2	28,12	32,6	0,04	7,0	+	20,0	0,13
Личинки <i>Polychaeta</i>	27,3	0,05	-	-	-	-	-	-	-	-
Икра рыб	24,2	0,40	-	-	44,2	0,53	14,0	0,07	6,7	+
Личинки <i>Pagurus pubescens</i>	24,2	0,13	-	-	4,7	0,01	-	-	6,7	+
<i>Polychaeta</i>	18,2	4,30	46,2	23,15	16,3	23,04	7,0	8,56	13,3	3,09
Личинки <i>Macrura natantia</i>	15,2	0,16	7,7		2,3	0,01	4,7	0,56	6,7	0,24
Личинки рыб	12,1	5,10	7,7	0,26	-	-	-	-	-	-
<i>Euphausiacea</i>	9,1	3,32	53,8	19,40	4,7	0,02	4,7	0,01	40,0	9,02
Личинки <i>Hyas araneus</i>	9,1	0,04	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Nauplius Cirripedia</i>	6,1	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Остатки рыб (чешуя, хрусталики и т.п.)	6,1	+	-	-	2,3	+	-	-	-	-
<i>Cladocera (Podon)</i>	3,0	+	30,8	0,01	51,2	19,89	-	-	-	-
<i>Gammaridea</i>	3,0	0,01	7,7	+	2,3	0,00	7,0	0,01	20,0	0,24
<i>Macrura natantia</i>	3,0	0,47	-	-	-	-	2,3	3,41	13,3	8,63
<i>Hiperiida</i>	3,0	0,01	7,7	+	-	-	-	-	-	-
<i>Cladocera (Evadne)</i>	-	-	30,8	0,01	55,8	11,56	2,3	+	-	-
Молодь <i>Mytilus edulis</i>	-	-	23,1	0,19	58,1	17,72	60,5	3,72	33,3	0,09
<i>Isopoda</i>	-	-	15,4	18,30	-	-	-	-	20,0	0,05
Куколки <i>Chironomidae</i>	-	-	15,4	0,13	-	-	-	-	-	-
<i>Hydroidea</i>	-	-	-	-	32,6	12,11	46,5	4,26	-	-
Икра беспозвоночных	-	-	-	-	7,0	0,12	-	-	-	-
<i>Phaeophita</i>	-	-	-	-	7,0	2,16	20,9	5,76	6,7	0,19
<i>Ammodytes hexapterus marinus</i>	-	-	-	-	7,0	12,55	14,0	12,14	6,7	0,80
Воздушные насекомые	-	-	-	-	4,7	0,04	2,3	0,45	-	-
<i>Gastropoda</i>	-	-	-	-	2,3	0,04	11,6	0,29	6,7	0,02
Личинки <i>Chironomidae</i>	-	-	-	-	2,3	0,01	-	-	-	-
Молодь <i>Bivalvia</i> без определ. (0,3–0,5 мм)	-	-	-	-	2,3	0,15	2,3	0,01	-	-
<i>Balanus</i>	-	-	-	-	-	-	11,6	2,68	-	-
Сеголетки <i>Gadidae</i> без разделения	-	-	-	-	-	-	9,3	17,29	6,7	24,47
Сеголетки <i>Pollachius virens</i>	-	-	-	-	-	-	9,3	23,85	40,0	52,99
<i>Clupea harengus harengus</i>	-	-	-	-	-	-	9,3	10,07	-	-
<i>Pteropoda</i>	-	-	-	-	-	-	4,7	0,06	6,7	+
Сеголетки <i>Gadus morhua morhua</i>	-	-	-	-	-	-	4,7	6,69	-	-
<i>Mysidacea</i>	-	-	-	-	-	-	2,3	0,12	6,7	0,04
Количество желудков	33	13	45	44	15					

Примечание. Обозначения те же, что и в табл. 2.

Доминирующими организмами в мае являлись личинки Cirripedia — 85,9 % по массе, в июне — Calanoida, Polychaeta, Euphausiacea и Isopoda (18,3–28,1 %), а в июле — полихеты, молодь мидии, Cladocera и Hydroidea (11,6–23,0 %). Начиная с июля в питании присутствовала песчанка — 12,5 %. В августе и сентябре основу питания составляли рыбные объекты. Сеголетки сайды, сеголетки тресковых, песчанка и атлантическая сельдь в разных пропорциях составляли в августе 70,0 %, а в сентябре — 78,3 % общей массы пищевого комка.

Практически во все месяцы исследований основу рациона сайды старших групп (2–3-й и 4–5-й) составляла рыба, за исключением двухгодовиков, которые в мае, как и годовики, активно потребляли личинок Cirripedia, составлявших 52,6 % содержимого желудков (табл. 6, 7, 8).

С апреля по июнь из рыб преобладала песчанка, и лишь в июле — августе, после массового подхода сеголеток сайды, этот вид начал превалировать в желудках, достигнув к сентябрю по массе 89,3–99,0 % массы пищевого комка у особей сайды старших групп.

Интенсивность питания. На протяжении всего весенне-осеннего периода рыба активно питалась. Доля питавшихся особей разных возрастных групп сайды была не ниже 80 % (табл. 9).

В среднем за весь период исследований питались 100,0 % проанализированных сеголеток и 94,7 % годовиков. Количество питавшихся особей старше одного года также было высоким и в среднем составляло 87,7–96,8 % проанализированных рыб.

Индекс наполнения желудков у молоди сайды разных возрастных групп в разные месяцы варьировал в широких пределах — от 40,8 до 601,5 ‰ (табл. 10).

Наибольшее наполнение желудков у молоди сайды всех групп отмечено в сентябре. Данные хорошо соотносятся с составом питания рыб в разные месяцы. В апреле несмотря на то, что основу питания сайды старше одного года составляла песчанка, по визуальным наблюдениям, заходы ее были незначительны и не обеспечивали высокую накормленность. В мае ситуация с наличием на акватории доступных рыбных объектов для сайды групп 3 и 4–5 существенно не изменилась, а двухгодовики стали активно потреблять личинок Cirripedia (изобиловавших в этот период в планктоне), что сразу повысило индекс наполнения их желудков. К сожалению, мы не имеем данных по питанию годовиков в апреле для проведения сравнения с питанием двухгодовиков. С июня по август индекс наполнения желудков особей всех групп варьировал в сравнительно небольших пределах (61–211 ‰) в зависимости от наличия на акватории тех или других доступных кормовых организмов. В сентябре отмечается его резкое повышение по сравнению с предшествующим месяцем: у сеголеток до 259 ‰ за счет увеличения потребления Calanoida (совпадающее по срокам с осенним увеличением биомассы планктона), а у рыб старшего возраста до — 317–601 ‰ за счет откорма на плотных скоплениях сеголеток сайды. Это подтверждает зависимость между накормленностью сайды и наличием на акватории массовых, легкодоступных пищевых организмов в те или иные месяцы исследований.

Размерная доступность кормовых организмов. Размерный состав пищевых компонентов является одним из главных факторов, определяющих их доступность для хищника. В свою очередь он зависит от строения и размеров ротового аппарата самого хищника и формы тела жертвы.

Относительный диаметр раскрытия рта сайды составлял в среднем $8,42 \pm 0,03$ % длины тела. Он почти не меняется с изменением длины рыбы — для сайды характерна линейная зависимость размеров рта от длины тела (рис. 2).

Отсюда следует, что возможность захвата хищником более крупной добычи изменяется пропорционально увеличению его длины по линейной зависимости. Однако в реальных условиях это правило практически никогда не выполняется, и наиболее верное представление об оптимальных размерах пищевого объекта для каждого хищника могут дать только средние размеры его жертвы [Попова, 1965].

Таблица 6. Состав пищевого комка 2-й группы сайды в губах Западного Мурмана в апреле – сентябре 2002 г.

Компонент питания	Месяц											
	Апрель		Май		Июнь		Июль		Август		Сентябрь	
	%, f	%, m	%, f	%, m	%, f	%, m	%, f	%, m	%, f	%, m	%, f	%, m
<i>Calanoida</i>	50,0	7,63	33,3	0,04	14,8	0,29	3,4	0,01	4,7	0,00	9,1	+
<i>Euphausiacea</i>	50,0	0,60	41,7	1,86	51,9	6,67	24,1	0,18	23,3	1,26	-	-
Личинки <i>Pagurus pubescens</i>	25,0	0,40	33,3	0,04	-	-	6,9	0,02	14,0	0,27	-	-
<i>Chaetognatha</i>	25,0	13,11	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Ammodytes hexapterus marinus</i>	25,0	78,25	25,0	33,67	55,6	91,22	24,1	37,55	14,0	10,79	4,5	0,26
Личинки												
<i>Paralithodes camchaticus</i>	25,0	0,02	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Личинки <i>Cirripedia</i>	-	-	83,3	52,57	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Narpecticoidea</i>	-	-	66,7	0,01	22,2	0,00	3,4	+	4,7	+	4,5	+
<i>Polychaeta</i>	-	-	33,3	5,92	14,8	0,76	10,3	0,02	11,6	3,00	36,4	2,47
Личинки <i>Macrura natantia</i>	-	-	25,0	0,04	-	-	3,4		4,7	0,39	-	-
Икра рыб	-	-	16,7	0,04	-	-	3,4	0,02	-	-	-	-
<i>Hydroidea</i>	-	-	16,7	0,09	-	-	27,6	1,64	11,6	2,07	-	-
Личинки <i>Polychaeta</i>	-	-	16,7		-	-	-	-	-	-	-	-
Личинки рыб	-	-	16,7	1,93	-	-	-	-	-	-	-	-
Личинки <i>Hyas araneus</i>	-	-	16,7	0,06	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Gammaridea</i>	-	-	8,3	0,60	3,7	+	3,4	0,05	2,3	0,03	9,1	0,13
<i>Phaeophita</i>	-	-	8,3	0,06	-	-	3,4	0,01	-	-	-	-
Прочее (грунт, отбросы и др.)	-	-	8,3	3,02	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pagurus pubescens</i>	-	-	8,3	0,04	3,7	+	-	-	-	-	-	-
Молодь <i>Mytilus edulis</i>	-	-	-	-	22,2	0,20	55,2	1,00	46,5	3,45	4,5	0,01
<i>Isopoda</i>	-	-	-	-	22,2	+	-	-	-	-	9,1	+
<i>Cladocera (Evadne)</i>	-	-	-	-	7,4	0,17	6,9	0,12	-	-	4,5	+
<i>Cladocera (Podon)</i>	-	-	-	-	3,7	0,69	10,3	0,37	2,3	+	-	-
<i>Balanus</i>	-	-	-	-	3,7	+	-	-	-	-	-	-
Куколки <i>Chironomidae</i>	-	-	-	-	3,7	+	-	-	-	-	-	-
Сеголетки <i>Pollachius virens</i>	-	-	-	-	-	-	51,7	59,01	20,9	41,49	81,8	89,33
<i>Gastropoda</i>	-	-	-	-	-	-	3,4	0,01	4,7		4,5	0,00
<i>Bryozoa</i>	-	-	-	-	-	-	3,4	+	2,3	0,01	-	-
<i>Hiperiida</i>	-	-	-	-	-	-	3,4	+	-	-	-	-
Сеголетки <i>Gadus morhua</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	25,6	14,24	13,6	7,10
Сеголетки <i>Gadidae</i> без разделения	-	-	-	-	-	-	-	-	23,3	22,97	4,5	0,18
<i>Pteropoda</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	2,3	+	-	-
<i>Medusae</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	2,3	0,02	-	-
<i>Macrura natantia</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4,5	0,48
Воздушные насекомые	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4,5	0,03
Количество желудков	5	12	30	31	46	22						

Примечание. Обозначения те же, что и в табл. 2.

Таблица 7. Состав пищевого комка 3-й группы сайды в губах Западного Мурмана в апреле – сентябре 2002 г.

Компонент питания	Месяц											
	Апрель		Май		Июнь		Июль		Август		Сентябрь	
	%, f	%, m	%, f	%, m	%, f	%, m	%, f	%, m	%, f	%, m	%, f	%, m
<i>Euphausiacea</i>	63,6	12,38	43,8	31,81	-	-	20,7	0,48	5,9	0,02	5,6	0,05
<i>Ammodytes hexapterus marinus</i>	56,8	78,79	75,0	67,81	100,0	99,66	48,3	71,32	14,7	10,09	-	-
<i>Chaetognatha</i>	29,5	6,37	6,3	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Calanoida</i>	22,7	0,03	-	-	-	-	17,2	3,16	1,5	+	5,6	+
Личинки <i>Pagurus rubescens</i>	15,9	0,08							5,9	+	-	-
<i>Polychaeta</i>	11,4	0,21	6,3	0,34			3,4		5,9	1,61	11,1	0,38
<i>Isopoda</i>	6,8	0,09	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Hiperiida</i>	6,8	1,41	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Личинки												
<i>Paralithodes camchaticus</i>	6,8	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Harpacticoida</i>	4,5	+	-	-	-	-	3,4	+	-	-	-	-
Личинки <i>Macrura natantia</i>	4,5	+	-	-	-	-	-	-	4,4	0,26	-	-
<i>Cladocera (Evadne)</i>	2,3	+	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Прочий бентос: актинии, моллюски, мшанки	2,3	0,62	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Личинки рыб	2,3	0,03	12,5	0,02	-	-	-	-	-	-	-	-
Прочее (грунт, отбросы и др.)	-	-	12,5	+	-	-	-	-	-	-	-	-
<i>Pteropoda</i>	-	-	6,3	+	-	-	-	-	1,5	+	-	-
Икра рыб	-	-	6,3	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Личинки <i>Cirripedia</i>	-	-	6,3	0,02	-	-	-	-	1,5	+	-	-
Молодь <i>Mytilus edulis</i>	-	-	-	-	33,3	0,34	20,7	0,27	23,5	0,27	5,6	+
Сеголетки <i>Pollachius virens</i>	-	-	-	-	-	-	17,2	22,18	29,4	42,63	94,4	98,50
<i>Balanus</i>	-	-	-	-	-	-	10,3	2,33	4,4	1,41	-	-
Остатки рыб (чешуя, хрусталики и т.п.)	-	-	-	-	-	-	3,4	0,25	-	-	-	-
<i>Hydroidea</i>	-	-	-	-	-	-	6,9	0,01	16,2	0,52	-	-
<i>Phaeophyta</i>	-	-	-	-	-	-	3,4	0,01	4,4	0,27	-	-
Переваренная рыба	-	-	-	-	-	-	3,4	0,01	1,5	0,01	-	-
Сеголетки <i>Gadus morhua</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	26,5	21,73	5,6	1,07
Сеголетки <i>Gadidae</i> без разделения	-	-	-	-	-	-	-	-	11,8	11,98	-	-
<i>Clupea harengus harengus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	4,4	4,71	-	-
<i>Cladocera (Podon)</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1,5	-	-	-
<i>Bryozoa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1,5	0,04	-	-
<i>Pholis gunnellus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1,5	3,71	-	-
<i>Gasterosteus aculeatus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	1,5	0,75	-	-
Количество желудков	46	16	3	34	85	19						

Примечание. Обозначения те же, что и в табл. 2.

Таблица 8. Состав пищевого комка 4–5-й группы сайды в губах Западного Мурмана в апреле – сентябре 2002 г. (за июнь данные отсутствуют)

Компонент питания	Месяц									
	Апрель		Май		Июль		Август		Сентябрь	
	%, f	%, m	%, f	%, m	%, f	%, m	%, f	%, m	%, f	%, m
<i>Ammodytes hexapterus marinus</i>	62,5	94,35	57,1	42,61	75,0	98,45	10,7	23,93	-	-
Eurhausiacea	37,5	4,58	57,1	55,29	3,1	0,01	25,0	0,25	-	-
Переваренная рыба	25,0	+	-	-	3,1	+	-	-	-	-
Молодь <i>Mytilus edulis</i>	12,5	1,07	-	-	12,5	0,03	32,1	5,58	-	-
Личинки Decapoda без разделения	12,5	+	-	-	-	-	-	-	-	-
Polychaeta	-	-	28,6	0,09	-	-	17,9	1,31	13,3	0,97
Личинки Cirripedia	-	-	14,3	+	-	-	-	-	-	-
<i>Pagurus pubescens</i>	-	-	14,3	2,01	-	-	-	-	-	-
Сеголетки <i>Cyclopterus lumpus</i>	-	-	14,3	+	-	-	-	-	-	-
<i>Pholis gunnellus</i>	-	-	14,3	+	-	-	-	-	-	-
Сеголетки <i>Pollachius virens</i>	-	-	-	-	9,4	0,76	46,4	48,98	100,0	99,03
Hydroidea	-	-	-	-	6,3	+	32,1	2,47	-	-
Calanoida	-	-	-	-	3,1	+	7,1	0,00	-	-
Balanus	-	-	-	-	3,1	0,74	10,7	1,47	-	-
Личинки <i>Pagurus pubescens</i>	-	-	-	-	3,1	+	17,9	0,02	-	-
Medusae	-	-	-	-	3,1	+	-	-	-	-
Сеголетки <i>Gadus morhua</i>	-	-	-	-	-	-	17,9	12,40	-	-
Сеголетки Gadidae без разделения	-	-	-	-	-	-	10,7	1,06	-	-
Gastropoda	-	-	-	-	-	-	7,1	0,19	-	-
Икра рыб	-	-	-	-	-	-	3,6	+	-	-
Phaeophyta	-	-	-	-	-	-	3,6	0,20	-	-
Личинки <i>Macrura natantia</i>	-	-	-	-	-	-	3,6	1,28	-	-
Polychaeta (планктонная)*	-	-	-	-	-	-	3,6	0,82	-	-
Сеголетки <i>Gasterosteus aculeatus</i>	-	-	-	-	-	-	3,6	0,04	-	-
Количество желудков	8		8		32		29		15	

Примечание. Обозначения те же, что и в табл. 2.

Таблица 9. Доля питавшихся особей (%) молоди сайды разных возрастных групп в весенне-осенний период 2002 г.

Месяц	Возрастная группа				
	0	1	2	3	4-5
Апрель	-	-	80,0	95,6	100,0
Май	-	93,9	100,0	100,0	87,5
Июнь	-	92,3	90,0	100,0	-
Июль	100,0	95,6	93,3	85,3	100,0
Август	100,0	97,7	93,5	80,0	96,5
Сентябрь	100,0	86,7	100,0	94,7	100,0
Среднее	100,0	94,7	93,7	87,7	96,8

Таблица 10. Индекс наполнения желудков (%оо) молоди сайды разных возрастных групп в весенне-осенний период 2002 г.

Месяц	Возрастная группа				
	0	1	2	3	4-5
Апрель	-	-	68,2	73,6	40,8
Май	-	108,8	104,9	87,5	62,2
Июнь	-	87,7	86,8	128,9	-
Июль	187,6	60,6	211,2	81,1	257,1
Август	146,8	117,2	151,9	70,1	63,4
Сентябрь	258,6	143,1	317,5	601,5	527,3
Среднее	191,1	98,4	177,5	124,7	207,4

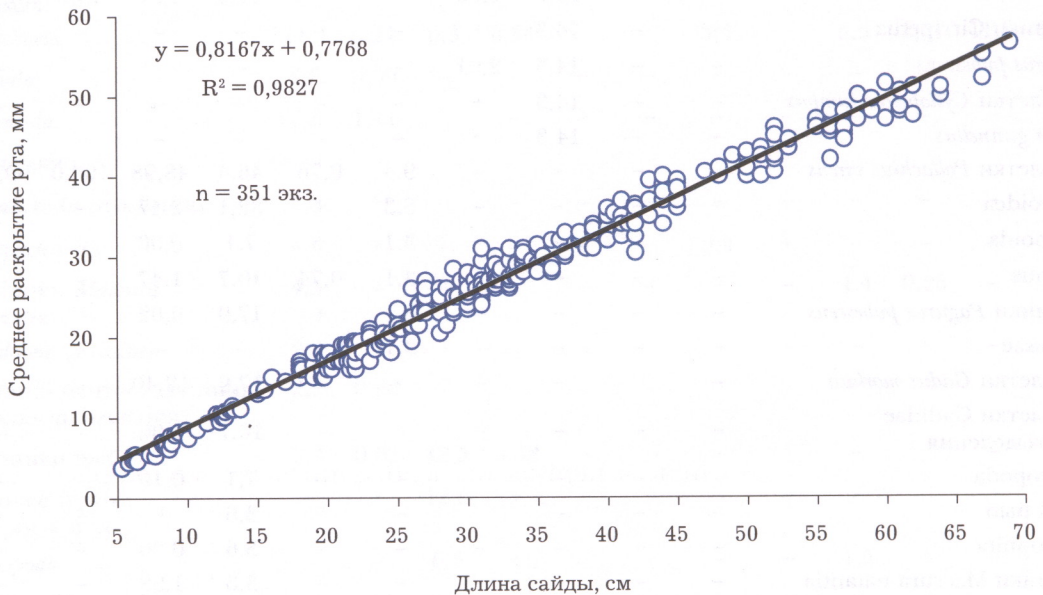


Рис. 2. Величина раскрытия рта у сайды разной длины (данные аппроксимированы прямой линией)

Относительные размеры жертв сайды (в % от длины хищника) находились в пределах 0,5–1,8 % у сеголеток (без учета случая каннибализма) и 0,5–4,4 % у наиболее крупных рыб (рис. 3).

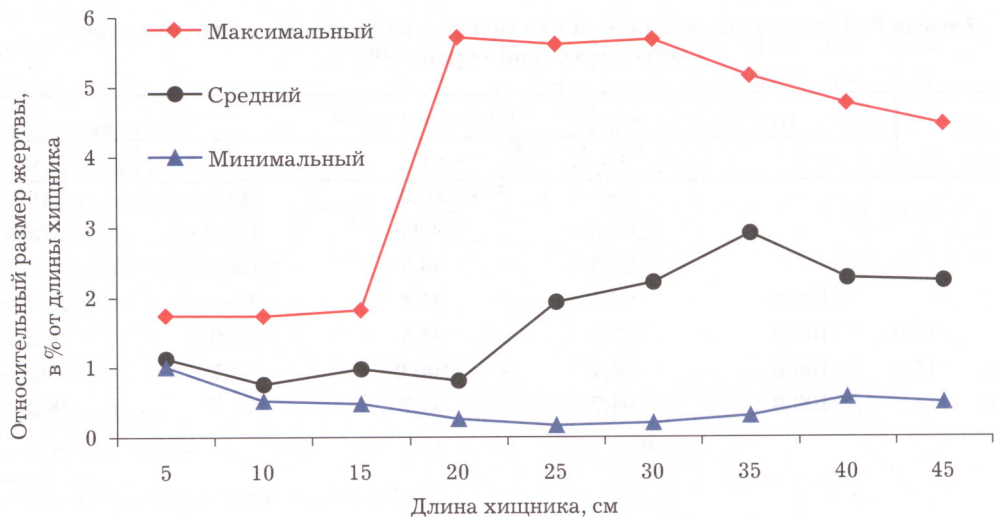


Рис. 3. Соотношение длины хищника и размера жертвы у молоди сайды в весенне-осенний период 2002 г. в губах Западного Мурмана

Средние относительные размеры кормовых организмов для сеголеток находятся в пределах 0,7–1,1 %. Анализ кривой средних относительных размеров жертв сайды показывает, что у сеголеток она смещена ближе к кривой минимальных размеров, что характерно для планктоноядных рыб [Ивлев, 1955]. При длине сайды 20–35 см происходит повышение средних относительных размеров жертв до 2,9 % с последующим плавным снижением до 2,2–2,3 % у особей длиной более 35 см, очевидно, связанное с переходом хищника на активное питание рыбой, на что указывают резкое повышение максимальных относительных размеров жертв до 5,6–5,7 % и результаты анализа состава пищи. У сайды длиной выше 20 см отношение среднего относительного размера жертв к максимальному составляло 0,45, что характерно для рыб бентофагов [Михеев, 1984].

Обсуждение

Результаты исследования показали, что количество питавшихся особей и индекс наполнения желудков были высокими и сравнимыми с аналогичными данными для молоди сайды в губах Восточного Мурмана [Миронова, 1956].

Состав питания сеголеток подтверждает известные сведения о том, что в этом возрасте сайда является планктонофагом. Отмечено, что наибольшую роль в питании сайды играют представители Calanoida и Cladocera. Остальные организмы даже при высокой частоте встречаемости в желудках представлены малой долей по массе. Неожиданной оказалась малая доля представителей Harpacticoida — 0,06 % при том, что частота их встречаемости сравнима с данными аналогичных исследований в губах Восточного Мурмана [Миронова, 1956].

Потребление рыбных объектов, по нашим данным, оказалось значительно выше, чем по данным 50-х годов, относящимся к губам Восточного Мурмана [Миронова, 1956]. Молодь сайды в этом возрасте переходит на активное хищничество при наличии на акватории доступных по размерам рыбных объектов, а для сайды длиной 20 см каннибализм становится регулярным и относительные размеры жертв резко увеличиваются. Обычно длина молоди сайды достигает 20 см на втором году жизни, к августу — сентябрю [Миронова, 1956; Лукманов, 1975]. В этот период на акватории исследования в изобилии присутствуют сеголетки сайды, которые и являются самыми крупными жертвами двухлеток. Кроме собственных сеголеток, сайда в этом возрасте активно потребляет сеголеток других видов рыб и песчанку. При отсутствии достаточного количества доступной по размерам рыбы двухлетки продолжают активно потреблять планктонные и бентосные организмы [Долгов, 2002]. В результате трофический статус сайды в этом возрасте зависит от наличия или отсутствия на акватории скоплений некрупных рыб.

В возрасте двух лет и старше сайда становится ярко выраженным хищником-ихтиофагом. Планктонные и бентосные организмы встречаются в ее желудках часто, но их доля по массе в пищевом комке в среднем за сезон редко превышает 1 %. Исключение составляют эвфаузииды, доля которых составляет 0,8–3,0 %. По-видимому, потребление этих организмов сайдой большей частью вынужденное или случайное, связанное с временными уменьшениями на акватории количества доступной по размеру рыбы. Отсюда следует, что состав пищи определяется прежде всего доступностью для сайды тех или иных пищевых организмов.

При анализе сезонных изменений спектра питания и накормленности сайды замечена определенная динамика этих показателей в разные месяцы исследований у рыб всех возрастных групп. Вероятно, это связано с сезонными сменами сукцессий планктона, “вспышками” его биомассы, заходами массовых рыб и др.

При изучении размерного состава пищевых организмов оказалось, что кривая средних относительных размеров жертв у двух-пятигодовиков сайды симметрична показателям максимальных и минимальных относительных размеров жертв. Такое расположение кривой оптимальных размеров наиболее характерно для рыб-бентофагов [Ивлев, 1955]. Это подтверждает и характерное для них отношение оптимального размера жертв к максимальному, равное 0,45. В наших исследованиях данное отношение наблюдается у активного хищника. О.А. Попова

[1965] отмечала, что ситуация нехарактерного понижения средних абсолютных размеров жертв хищника может сложиться в условиях, когда в пище преобладают некрупные, но легкодоступные организмы. Ею также было замечено, что соотношение размеров хищника и жертвы может быть одним из показателей обеспеченности пищей разных возрастных групп хищников. Действительно, каннибализм сеголетки явно показал, что максимальные размеры жертв сайды в отдельных случаях могут быть больше, чем у основной массы рыб (относительный размер жертвы в данном случае составлял 7,9 %). Для сайды длиной 45 см при аналогичном относительном размере молоди сайды в качестве жертвы длина последней составила бы около 18 см. Молодь сайды такого размера в изобилии присутствовала на тех же участках акватории, что и самые крупные из проанализированных особей. Однако наиболее крупными жертвами особей старшей группы сайды были сеголетки длиной 9–10 см при относительных размерах 4,4–4,7 %. Средние относительные размеры жертв были еще меньше – 2,2–2,3 %. Дело в том, что расход энергии и время, затраченное на поимку крупной жертвы, часто очень велики, а калорийность пищи недостаточна для насыщения, и хищник очень быстро переходит на питание добычей таких размеров, энергетическая стоимость которой уравнивается энергетическими затратами на поимку [Попова, 1985]. На основании всего вышесказанного нам представляется, что количество песчанки, сеголеток сайды, трески, сельди на акватории в период исследования было достаточным для хорошей обеспеченности пищей молоди сайды. Поэтому кривая среднего относительного размера жертв не принимает характерного для хищников (близкого к максимальному) положения у особей сайды длиной более 20 см.

Выводы

1. Активность питания молоди сайды в период исследований была высокой. Доля питавшихся особей разных возрастных групп сайды в различные сезоны была не ниже 80,0 %.

2. У сайды разного возраста выявлены различия в составе пищи. На первом году жизни сайда является типичным планктофагом, а с возрастом постепенно становится активным ихтиофагом. Наибольшие различия в составе питания молоди сайды наблюдались между особями трех младших возрастных групп.

3. При наличии на акватории достаточного количества доступных рыбных объектов молодь сайды по достижении длины около 20 см начинает активно ими питаться. Потребление годовиками рыбных объектов, по нашим данным, оказалось значительно выше, чем по данным 50-х годов, относящимся к губам Восточного Мурмана [Миронова, 1956].

4. На втором году жизни сайде присущ каннибализм. Сеголетки составляли в ее рационе 24–53 % массы пищевого комка.

5. Существует сезонная изменчивость состава пищи и накормленности молоди сайды, обусловленная “вспышками” планктона и наличием рыб, составляющих ее рацион.

6. Максимальное наполнение желудков у рыб всех возрастных групп отмечено в сентябре: у сеголеток до 259 ‰ за счет потребления Calanoida, а у рыб старшего возраста до 317–601 ‰ за счет откорма на плотных скоплениях сеголеток сайды.

7. Доля по массе представителей Nauplasticoida в питании сеголеток составила всего 0,06 % при том, что частота встречаемости превышала 54,7 %.

8. Для сайды характерна линейная зависимость размеров рта от длины тела. Относительный диаметр раскрытия рта сайды составляет в среднем около 8,4 % длины тела.

9. Средние относительные размеры кормовых организмов в % от длины сайды увеличиваются с ее ростом от 0,7–1,1 у сеголеток до 2,2–2,9 у рыб в возрасте одного года и старше.

Автор выражает глубокую благодарность специалистам ПИНРО — А.М. Сенникову, В.Б. Матюшкину, П.Н. Золотареву, В.П. Нестеровой, Н.В. Зуйковой за консультации в определении пищевых организмов и возраста сайды. Искренне благодарит Э.Л. Орлову, А.В. Долгова, Е.А. Рощина за оказанную помощь при подготовке рукописи.

Литература

- Голубятникова И.П.** 1980. Рост и питание сайды *Pollachius virens* (L.) Северного моря // Исследования биологических ресурсов Атлантического океана. Калининград: АтлантНИРО. С. 74–80.
- Долгов С.В.** 2002. Состав пищи и динамика питания разновозрастной сайды в отсеченной плотинной ПЭС губе Кислая Баренцева моря // Биоресурсы и аквакультура в прибрежных районах Баренцева и Белого морей: Сб. научных трудов ПИНРО. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 78–90.
- Зависимость** между размерами и массой тела некоторых беспозвоночных и рыб Северо-Восточной Атлантики (справочно-информационный материал). 1989. / Берестовский Е.Г., Анисимова Н.А., Денисенко С.Г., Луппова Е.Н., Савинов В.М., Тимофеев С.Ф. Изд-во Кольский научный центр им. С. М. Кирова. АН СССР. 23 с.
- Илев В.С.** 1955. Экспериментальная экология питания рыб. М.: Пищепромиздат. 251 с.
- Инструкции** и методические рекомендации по сбору и обработке биологической информации в районах исследований ПИНРО. 2001. // Мурманск: Изд-во ПИНРО. 291 с.
- Лужманов Э.Г., Бараненкова А.С., Клименков А.И.** 1975. Биология и промысел сайды в североевропейских морях. Мурманск: Мурманское книжное изд-во. 64 с.
- Мантейфель Б.П., Гирса И.И., Лецева Т.С., Павлов Д.С.** 1965. Суточные ритмы питания и двигательной активности некоторых пресноводных хищных рыб // Питание хищных рыб и их взаимоотношения с кормовыми организмами / Отв. ред. Б.П. Мантейфель. М.: Наука. С. 12–20.
- Методическое** пособие по изучению питания и пищевых отношений рыб в естественных условиях / Под ред. Е.В. Борущкого. 1974. М.: Наука. 337 с.
- Миринова И.В.** 1956. Питание и рост молоди тресковых рыб в прибрежной зоне Восточного Мурмана. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 99 с.
- Миринова И.В.** 1961. Миграции, состав косяков и питание сайды (*Pollachius virens* L.) в Баренцевом море // Гидрологические и биологические особенности прибрежных вод Мурмана. АН СССР, Кольский филиал им. С. М. Кирова. Мурманск: Мурманское книжное изд-во. С. 59–89.
- Михеев В.Н.** 1984. Размеры потребляемых жертв и избирательность питания у молоди рыб // Вопросы ихтиологии. Т. 24. Вып. 2. С. 243–252.
- Попова О.А.** 1965. Экология щуки и окуня в дельте Волги // Питание хищных рыб и их взаимоотношения с кормовыми организмами / Отв. ред. Б. П. Мантейфель. М.: Наука. С. 91–172.
- Попова О.А., Сьерра Л.М.** 1985. Питание и пищевые взаимоотношения рыб кубинского шельфа // Экология рыб Кубинского шельфа. М.: Наука. С. 64–138.
- Шорыгин А.А.** 1952. Питание и пищевые взаимоотношения рыб Каспийского моря (осетровых, карповых, бычковых, окуневых и хищных сельдей). М.: Изд-во ВНИРО. 286 с.
- Nordgaard O.** 1901. Oplysninger om Sciens vekst aate // Bergens Museum Aarbog. № 3.
- Bertelsen E.** 1942. Contributions to the biology of the coalfish (*Gadus virens* L.) in Faroe waters. Meddel//fra kommissionen for Danemarks Fiskeri og Havundersogelser Serie Fiskeri.-København. Bind XI, № 2.