УДК 597.552.51(265.51)

А.Е. Лаженцев, О.А. Мазникова*Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр,
690091, г. Владивосток, пер. Шевченко, 4**СЕГОЛЕТКИ ГОРБУШИ И КЕТЫ В ОСЕННИЙ ПЕРИОД
(СЕНТЯБРЬ-ОКТАБРЬ 2013 Г.) В ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ
БЕРИНГОВА МОРЕА. РАСПРЕДЕЛЕНИЕ, ПИТАНИЕ,
ЗАКОНОМЕРНОСТИ РОСТА**

Описывается часть морского онтогенеза горбуши и кеты одного поколения после перераспределения сеголеток из неритических акваторий в глубоководные участки западной части Берингова моря в сентябре-октябре 2013 г. Состав рациона сеголеток формировали гиперииды, крылоногие моллюски и молодь эвфаузиид. Интенсивность питания высокая. Траты на прирост составляли более 20 % от потреблённой пищи, что свидетельствует о значительных энергетических тратах на движение, кроме того, по мере увеличения размеров тела животного уровень обменных функций возрастает с убывающей скоростью и приводит к снижению темпов роста и количества потребляемой пищи. Для основных компонентов питания сеголеток характерно низкое содержание сухого вещества, невысокое содержание липидов и соответственно относительно невысокая калорийность, т.е. сеголетки потребляют в основном белковую пищу с низким содержанием жира. Химический состав тканей сеголеток горбуши и кеты практически не имеет межвидовых различий. Для обоих видов характерно низкое содержание липидов в мышечной ткани. Жиронакопления на данном этапе онтогенеза не происходит. Вся энергия, полученная с пищей, за вычетом трат на движение и обмен, у рыб описываемого возраста расходуется на белковый (линейный) рост.

Ключевые слова: сеголетки, горбуша, кета, темп роста, суточный пищевой рацион, биохимический состав, энергетическая ценность.

Lazhentsev A.E., Maznikova O.A. Juveniles of pink and chum salmon in fall season (September-October 2013) in the western Bering Sea. Distribution, feeding, and strategy of growth // *Izv. TINRO*. — 2015. — Vol. 181. — P. 49–56.

Ontogeny of one generation of pink and chum salmon is described for the period after the juveniles redistribution from coastal waters to deep-water areas in the western Bering Sea in September-October, 2013. They fed intensively; their diet included hyperiids, pteropods and young euphausiids, i.e. the protein food with low lipid content and low caloricity. They spend only 20 % of their consumption for growth because of decreasing of the growth rate with body size increasing and significant energy expenditure for moving activity. Chemical composition of the juveniles tissues was almost the same for both species, the muscle tissue was distinguished by low fat content, without interspecies differences. So, fat accumulation doesn't occur at this stage of ontogeny, the whole energy obtained from food is spent for moving, linear growth and metabolism.

* Лаженцев Артем Евгеньевич, кандидат биологических наук, старший научный сотрудник, e-mail: lagencev@mail.ru; Мазникова Ольга Александровна, младший научный сотрудник, e-mail: olyatinro@yandex.ru.

Lazhentsev Artem E., Ph.D., senior researcher, e-mail: lagencev@mail.ru; Maznikova Olga A., junior researcher, e-mail: olyatinro@yandex.ru.

Key words: juvenile, pink salmon, chum salmon, growth rate, daily ration, biochemical composition, energy value.

Введение

Настоящая работа продолжает цикл исследований, посвящённых описанию осеннего периода жизни покатников горбуши и кеты в дальневосточных морях. Ключевым понятием в этих работах является рост рыб как итог различных физиологических процессов и поведенческих актов, начиная с питания и заканчивая отложением веществ в организме животного. Чтобы понять, как многочисленные факторы среды влияют на рост, нельзя, несмотря на кажущуюся простоту измерения роста, упускать из виду основные функциональные зависимости скоростей различных процессов от тех или иных факторов. Совершенно ясно, что рост невозможно изучать в отрыве от потребления пищи. В этом смысле рост, в отличие от таких процессов, как плавание или дыхание, непосредственно связан с мощным биотическим фактором — пищей, так что любой абиотический фактор неизбежно вовлекается во взаимодействие между ними. При разработке теоретической модели роста лососевых Стоффер (Stauffer, 1973) оценил значение различных факторов, влияющих на рост, и пришел к выводу, что при любой попытке моделирования в качестве важнейших независимых переменных должны быть введены по меньшей мере три из них — рацион, размер тела и температура.

Цель нашей работы — анализ темпа роста берингоморских сеголеток на фоне взаимодействия некоторых абиотических и биотических факторов.

Материалы и методы

Материал для статьи собран в процессе траловой съемки в Беринговом море с 9 сентября по 10 октября 2013 г. Траловые съемки эпипелагиали выполняли по традиционной для «лососевых» экспедиционных исследований методике, принятой в практике экосистемных исследований ТИНРО-центра в дальневосточных морях России. В течение рейса все траловые работы по учету нектона и макропланктона в верхней эпипелагиали выполнялись разноглубинным канатным тралом 80/396 м с мелкойячейной вставкой в кутце, вооруженным по 4-кабельной схеме. Длина кабелей трала составляла 120 м. В качестве распорных средств использовались прямоугольные щелевые доски Polar Jupiter площадью в плане 5,5 м² и массой 1600 кг каждая. На всем протяжении экспедиции контроль за ходом трала (помимо дневных визуальных наблюдений за ходом щитка трала по поверхности с фиксацией характерного пенного следа) осуществлялся с помощью датчиков прибора SIMRAD FS 20/25, позволяющего производить фактические измерения вертикального и горизонтального раскрытия устья трала. Эти показатели были использованы в дальнейших расчетах численности и биомассы гидробионтов.

Важным методическим моментом при оценке численности и биомассы конкретных видов нектона на единицу облавливаемой площади — квадратный километр — было применение дифференцированных коэффициентов уловистости (КУ) от 0,01 (личинки и мальки) до 1,0. В частности, для молоди лососей до 30 см применялся КУ, равный 0,4, а для особей крупнее 30 см — 0,3. Для мелких эпи- и мезопелагических рыб использовался КУ 0,1.

Вычисления проводились по формулам

$$\frac{N}{A} \cdot \frac{p}{k} = \frac{N \cdot p}{1,852 \cdot v \cdot t \cdot 0,001 \cdot a \cdot k} \quad \text{и} \quad \frac{M}{A} \cdot \frac{p}{k} = \frac{M \cdot p}{1,852 \cdot v \cdot t \cdot 0,001 \cdot a \cdot k},$$

где N — число экземпляров; M — масса рыб в улове, кг; A — площадь, обловленная во время траления, км²; v — скорость траления, уз; t — продолжительность траления, ч; a — горизонтальное раскрытие трала, м; k — поправочные коэффициенты уловистости; 1,852 — число километров в морской миле; p — коэффициент компенсации ступенчатости траления; 0,001 — число километров в метре.

Трофологические исследования проводили в соответствии с разработанной в ТИНРО-центре экспресс-методикой групповой обработки желудочно-кишечных трактов рыб и беспозвоночных (Руководство ..., 1986; Чучукало, 1996, 2006). В этом случае

как единая проба рассматривались взятые из улова каждого трала по 20–25 желудков каждой размерной группы конкретного вида нектона. Желудки обрабатывали сразу же после вскрытия рыб без предварительной фиксации формалином, что даёт возможность определения доли недавно заглоченной пищи. По возможности определяли массу каждого пищевого компонента, степень переваренности по 4 стадиям, значимость массовых видов (доля по массе, общие и частные индексы наполнения желудков). Для подсчёта суточных рационов применяли метод Г.П. Романовой (1958) для рыб со смешанным типом питания, метод А.В. Коган (1963) для планктофагов с двумя и более максимумами в питании в течение суток. В основе второго метода лежит определение ритмики питания и потребления пищи с учётом скорости её переваривания. Полученные данные усредняли по стандартным биостатистическим районам (Шунтов и др., 1986; Волвенко, 2003).

Непосредственно в экспедиции проводили первичную обработку и заготовку образцов зоопланктона и мышечной ткани лососей для биохимических исследований. Калорийность устанавливали расчетным способом исходя из общего содержания белков, липидов, углеводов. Массовую долю воды и золы устанавливали по стандартным методикам (Журавская и др., 1985). Содержание белков определяли методом Кьельдаля по количеству азота белковых соединений с использованием анализатора азота «Kjeltec 2300» (Япония), углеводов — фотоколориметрически с использованием антронового реагента (Крылова, Лясковская, 1965), липидов — гравиметрически после их экстракции из ткани методом Фольча (Folch et al., 1957).

Результаты и их обсуждение

Пространственное распределение сеголеток горбуши в общих чертах соответствовало наблюдаемому в предыдущие годы (в том числе и четные, за исключением 2008 и 2010 гг., когда оценки ее численности в западной части моря были исторически максимальными) — основные скопления посткатадромной горбуши были обнаружены в центральной части Командорской котловины моря.

Начиная с 26 сентября в границах указанного района горбуша начала регулярно встречаться в уловах, величина которых нарастала к центральной части района. Три самых крупных улова сеголеток горбуши, полученные здесь, составили 371, 555 и 690 экз./час траления (рис. 1). Все высокие уловы горбуши в пределах моря приходились на акваторию с температурой поверхностного слоя 8–9 °С, так же как и максимальный улов (955 экз./час траления), который был получен в Камчатском проливе. Горбуша, отловленная в юго-западной части Берингова моря, была разнокачественной по размерному составу. На большей части акватории преобладали сеголетки с размерами тела 22–23 см.

Рис. 1. Пространственное распределение уловов (экз./час траления) (цифры в кружках) и плотности концентраций (экз./км²) сеголеток лососей в верхней эпилепелагии Берингова моря 09.09–10.10.2013 г. Изолинии — температура воды на поверхности

Fig. 1. Spatial distribution of CPUE, ind./hour (numbers in circles) and abundance, ind./km² of salmon fingerlings in the upper epipelagic layer in the Bering Sea on September 9 — October 10, 2013, SST is shown by isolines

Распределение уловов посткатадромной кеты осенью 2013 г. было аналогично наблюдавшемуся годом ранее. При невысокой численности и разреженном распределении их встречаемость в уловах, тем не менее, достигла трети (29,8 %) от числа выполненных в Беринговом море тралений. Первые штучные уловы сеголеток кеты были получены в самом начале съемки — 10 сентября — в наваринском районе у границы ИЭЗ РФ. Все дальнейшие траления, выполненные в наваринском районе и северной части Алеутской котловины, также показали ее присутствие, а максимальный улов посткатадромной кеты здесь составил 10 экз./час траления (рис. 1).

Основные уловы сеголеток кеты пришлось на западную часть Командорской котловины, где они достигали максимальных концентраций — до 89–95 экз./час траления (или 464,9–520,3 экз./км²) — перед Камчатским проливом при температуре в верхнем слое 8–9 °С. В центральной части Командорской котловины, как и у ее северной и северо-западной периферии, уловы сеголеток кеты были штучными, а максимальные из них составили 6,8 и 13,0 экз./час траления (рис. 1). Размеры посткатадромной кеты на исследованной акватории варьировали от 14,0 до 30,0 см (средняя длина по данным всех тралений — 21,1 см) с преобладанием особей размерами 20,0–23,0 см (44,3 %).

Питание. В составе пищи сеголеток горбуши заметно выделяются две доминирующие группы кормовых объектов, на три четверти формирующие рацион. В первую очередь это гиперииды, в отношении которых у молоди лососей традиционно отмечалась избирательность питания, и крылоногие моллюски (табл. 1). Доля эвфаузиид составила всего 10 %. Значение остальных компонентов, в том числе мелкого нектона, было несущественным. Сеголетки демонстрировали высокую пищевую активность на протяжении всего светлого времени суток, при этом доля свежезаглоченных объектов не опускалась ниже 75 % массы содержимого желудка (рис. 2). В ночное время питание прекращалось. В целом интенсивность питания сеголеток можно охарактеризовать как относительно высокую. Суточный пищевой рацион составил 5,4 %.

Рис. 2. Суточная ритмика питания сеголеток горбуши и кеты в Командорской котловине в сентябре-октябре 2013 г.

Fig. 2. Daily rhythm of feeding for pink and chum juveniles in the Commander Basin in September-October, 2013

Доминирующим компонентом рациона сеголеток кеты были гиперииды, интенсивно потреблявшиеся в первой половине суток (рис. 2) и формировавшие один из максимумов интенсивности питания. Второстепенные компоненты: молодь эвфаузиид и птероподы (табл. 1), а также ойкоплевры — потреблялись во второй половине суток, при этом наполнение желудков достигало 200 %00, формируя второй максимум интенсивности питания. СПР составил 5,1 %.

Таким образом, прослеживается очевидное сходство в составе рационов берингоморских сеголеток обоих видов на данном этапе морского периода жизни.

Химический состав кормовых объектов. Данные по биохимическому составу гидробионтов получены для широкого ряда организмов зоопланктона, составляющих рацион сеголеток и включающих ракообразных, щетинкочелюстных, крылоногих моллюсков, а также представителей желетелого зоопланктона. Заметные различия в биологии и экологии видов способствуют тому, что биохимические показатели ва-

Таблица 1

Состав пищи сеголеток горбуши и кеты в Командорской котловине Берингова моря
в сентябре-октябре 2013 г.

Table 1

Diet composition for pink and chum juveniles in the Commander Basin of the Bering Sea
in September-October, 2013

Компонент пищи	Горбуша	Кета
Эвфаузииды	10,7	22,2
<i>Thysanoessa longipes</i>	—	2,7
<i>Thysanoessa longipes</i> juv.	3,9	8,3
<i>Thysanoessa raschii</i> juv.	6,8	11,2
Амфиподы	38,8	43,8
<i>Themisto pacifica</i>	38,7	43,8
<i>Hyperia</i> sp.	0,1	—
Копеподы	3,3	5,3
<i>Neocalanus plumchrus</i>	3,3	5,3
Декаподы	0,6	1,0
Larvae decapoda	0,4	1,0
Megalopa gen. sp.	0,2	—
Птероподы	36,0	15,7
<i>Clione limacina</i>	3,7	0,3
<i>Limacina helicina</i>	32,3	15,4
Ойкоплевры	—	7,1
<i>Oikopleura labradoriensis</i>	—	7,1
Сагитты	4,1	4,0
<i>Sagitta elegans</i>	4,1	4,0
Желетелые	—	0,6
<i>Aglantha digitale</i>	—	0,6
Кальмары	5,5	—
Cephalopoda gen. sp. (juv.)	5,5	—
Рыбы	1,0	0,2
Hexagrammidae gen. sp. (juv.)	—	0,2
<i>Theragra chalcogramma</i> (juv.)	1,0	—
Ср. ИНЖ, ‰	113,2	98,7
Кол-во проб	28	17
Кол-во желудков	470	108
Ср. длина, см	22,9	22,3
Ср. масса, г	122,7	118,4
Доля свежезаглоченной пищи, %	48	37

рыруют в широких пределах. Содержание сухого вещества наиболее значительно у ракообразных — эвфаузиид и гипериид — и составляет, по нашим данным, 14–19 % (табл. 2). Сильное обводнение тела характерно для щетинкочелюстных, содержание сухих веществ у них составляет около 8 %. Относительно однообразны по химическому составу желетелые организмы, тело которых на 96 % состоит из воды. В сухом веществе желетелых содержание органических компонентов не превышает 17 %, более 80 % массы сухого вещества составляют минеральные вещества.

Компоненты органического вещества в теле гидробионтов — липиды и белки — также варьируют в широком диапазоне как среди зоопланктона вообще, так и внутри его отдельных групп. Самое высокое содержание липидов наблюдается у половозрелой формы *Thysanoessa longipes*, также относительно высоко содержание липидов у крылоногих моллюсков (*Clione limacina*) и молоди терпугов. Копеподы р. *Neocalanus*,

Таблица 2

Биохимический состав (в сыром веществе, %) и энергетическая ценность кормового зоопланктона Берингова моря

Table 2

Biochemichal composition (% for wet weight) and calorie content of zooplankton in the Bering Sea

Вид	Сух. в-во	Белки	Липиды	Калорийность, кал/г
<i>Thysanoessa longipes</i>	19,3	10,4	5,2	1084
<i>Thysanoessa longipes</i> juv.	17,4	11,8	1,3	790
<i>Thysanoessa raschii</i> juv.	16,6	11,4	1,1	751
<i>Themisto pacifica</i>	18,6	12,4	1,7	865
<i>Neocalanus plumchrus</i>	9,9	6,8	1,2	497
Larvae decapoda	14,6	8,4	1,6	630
<i>Clione limacina</i>	14,2	7,7	2,4	661
<i>Limacina helicina</i>	18,3	7,8	0,7	508
<i>Oikopleura labradoriensis</i>	11,2	7,3	1,7	617
<i>Sagitta elegans</i>	8,2	6,4	0,8	444
<i>Aglantha digitale</i>	4,3	0,7	0,1	46
Cephalopoda gen. sp. (juv.)	17,9	14,6	1,5	968
Hexagrammidae gen. sp. (juv.)	24,8	17,0	4,4	1378
<i>Theragra chalcogramma</i> (juv.)	21,2	17,6	1,5	1139

представленные копеподитными стадиями III–IV, имели довольно низкие показатели как белка, так и липидов, тем самым заметно отличаясь от охотоморского калянуса, химический состав которого описан нами в предыдущей работе (Лаженцев, Мазникова, 2014). Содержание белка в тканях разных видов ракообразных изменяется в относительно узком диапазоне и составляет в зависимости от вида 7–12 %. Наиболее высокое содержание белка среди ракообразных отмечено у гипериид. Заметно выше содержание как белка, так и липидов у представителей мелкого нектона (табл. 2), что определяет их высокую пищевую ценность.

Рассмотрим влияние показанных биотических и абиотических факторов и количественных характеристик питания на темп роста сеголеток. При этом фундаментальной является зависимость темпа роста от величины рациона (Бретт, 1983). Температура же действует как контролирующий фактор, определяющий величину метаболических потребностей в пище и управляющий скоростями процессов, из которых складывается усвоение пищи. Основные скопления обоих видов сеголеток были приурочены к акватории с поверхностной температурой 8–9 °C, что, по-видимому, является температурным оптимумом их обитания. Суточные рационы при этом составляли более 5 %, а доминирование в составе пищи традиционно предпочитаемых кормовых объектов при высокой интенсивности их потребления позволяет сделать вывод о благоприятных кормовых условиях. Это подтверждается постоянно высоким ИНЖ с большой долей свежезаглоченных объектов в светлое время суток, свидетельствующим о высокой скорости метаболических процессов и конвертации усвоенной пищи и доказывающим тезис о температурном оптимуме. Темп роста сеголеток и количество потребляемой за сутки пищи показывают, что траты на прирост составляли немногим более пятой части от потреблённой пищи (табл. 3). Во-первых, это говорит о значительных энергетических тратах на движение. Во-вторых, по мере увеличения размеров тела животного уровень обменных функций обычно возрастает с убывающей скоростью и у рыб, в зависимости от вида, он пропорционален массе тела в степени от 0,65 до 0,85 ($W^{0,65-0,85}$) (Beamish, 1964; Glass, 1969). Ранее нами было показано снижение темпов роста и количества потребляемой пищи по мере увеличения размеров у охотоморских сеголеток (Лаженцев, Мазникова, 2014).

Немаловажным фактором, влияющим на рост рыб, является качественный состав рациона. Если в состав пищи входят необходимые питательные вещества, рыбы могут возмещать ее низкую энергетическую ценность (в калориях на грамм), увеличивая количество потребляемой пищи. Однако поскольку рыбы, рацион которых

Таблица 3

Размерно-весовые и биохимические показатели сеголеток горбуши и кеты
и биохимические показатели рациона в Командорской котловине Берингова моря
в сентябре-октябре 2013 г.

Table 3

Size, weight and biochemical patterns of pink and chum juveniles and their diet
in the Commander Basin of the Bering Sea in September-October, 2013

Показатель	Горбуша	Кета
Ср. длина, мм	226,9	212,5
Ср. масса, г	121,2	101,7
СПР, % от массы тела	5,4	5,1
Потребление пищи, г/сут	6,54	5,19
Темп роста, мм/сут	0,90	0,65
Темп роста, г/сут	1,5	1,1
Траты энергии на прирост, % от рациона	22,9	21,2
<i>Биохимический состав рациона</i>		
Содержание липидов в пище, %	1,3	1,5
Содержание белка в пище, %	10,3	10,7
Калорийность пищи, кал/г	708,8	736,4
Рацион, калорий в сутки	4637	3821
<i>Биохимический состав мышечной ткани сеголеток</i>		
Сух. в-во, %	23,9	24,0
Содержание липидов в тканях, %	1,1	1,1
Содержание белка в тканях, %	20,8	20,9
Калорийность, кал/г	1279	1283

обладает высокой энергетической ценностью, могут потреблять больше питательных веществ и усваивать их эффективнее, они способны расти быстрее. В литературе (Brett, 1971) описан эксперимент, в котором наибольший эффект (высокий темп роста) при кормлении нерки достигался при использовании опытного корма Халвера, содержащего казеин в качестве основного источника белка, а самый медленный рост наблюдался при скармливании мороженого морского зоопланктона, главным образом *Neocalanus plumchrus*. При этом с переходом от наиболее эффективного к наименее эффективному кормлению величина максимального потребления пищи возрастала. В нашем случае основные компоненты питания сеголеток — гиперииды, птероподы и молодь эвфаузиид, для которых характерно довольно низкое содержание сухого вещества, невысокое содержание липидов и соответственно относительно невысокая калорийность (см. табл. 2, 3). Сеголетки потребляют в основном белковую пищу с низким содержанием жира, чем объясняется их практически непрерывное питание в светлое время суток (рис. 2) и относительно высокие СПР. Улучшение качественного состава рациона привело бы к снижению СПР, как в случае с охотоморскими сеголетками, в рационе которых содержание липидов было в три раза выше (Лаженцев, Мазникова, 2014).

Химический состав тканей сеголеток горбуши и кеты практически не имеет межвидовых различий (табл. 3), что определяется главным образом весьма близкими эколого-биологическими характеристиками видов на данном этапе онтогенеза и идентичностью рационов. Избыточная энергия пищи, поглощенная в виде белков, должна быть запасена в виде жира. Однако для сеголеток обоих видов характерно низкое содержание липидов в мышечной ткани, т.е. говорить о каком-либо жиронакоплении не приходится. Вся энергия, полученная с пищей, за вычетом трат на движение и обмен, у рыб описываемого возраста расходуется на белковый (линейный) рост. Известная для рыб закономерность, когда увеличение отношения усвоенной энергии к усвоенному белку приводит к интенсификации отложения липидов в теле рыб, наблюдается у лососей только при достижении крупных размеров и замедлении темпов роста.

Заключение

Из вышесказанного следует, что темп роста сеголеток определяется взаимодействием ряда ключевых биотических и абиотических факторов: качественного и количественного состава рациона, размера-возраста рыб и температуры. Из перечисленных факторов основополагающим (лимитирующим) является именно рацион. Поскольку такой абиотический фактор, как температура, влияет на величину и скорость обмена, температура и рацион должны взаимодействовать таким образом, что характер влияния каждого из этих факторов все более изменяется с изменением значения другого фактора. В итоге, находясь в условиях температурного оптимума (8–9 °C), сеголетки расходуют на прирост около 20 % получаемой с пищей энергии, при этом содержание жира в мышечной ткани не превышает 1,1 %, т.е. наблюдаются значительные траты на активный обмен (движение, добыча пищи). Фактически происходит избегание сеголетками акваторий с более высокими температурами, где скорость обменных процессов выше, соответственно возрастает потребление пищи. Такая ситуация в случае низких концентраций кормовых объектов (что для Берингова моря весьма актуально), а также низкой кормовой ценности последних, несомненно, приведёт к ещё большему возрастанию активного обмена и к снижению интенсивности катаболических процессов (пластический обмен), вплоть до полного прекращения соматического роста.

Список литературы

- Бретт Дж.Р.** Гл. 5. Факторы среды и рост // Биоэнергетика и рост рыб / под ред. У. Хоара, Д. Рендолла, Дж. Бретта. — М.: Лег. и пищ. пром-сть, 1983. — С. 275–345.
- Волвенко И.В.** Морфометрические характеристики стандартных биостатистических районов для биоценологических исследований рыболовной зоны России на Дальнем Востоке // Изв. ТИНРО. — 2003. — Т. 132. — С. 27–42.
- Журавская Н.К., Алехина Л.Т., Отряшенкова Л.М.** Исследования и контроль качества мяса и мясoproдуктов: моногр. — М.: Агропромиздат, 1985 — 294 с.
- Коган А.В.** О суточном рационе и ритме питания чехони Цимлянского водохранилища // Зоол. журн. — 1963. — Т. 42, вып. 4. — С. 596–601.
- Крылова Н.Н., Лясковская Ю.Н.** Физико-химические методы исследования продуктов животного происхождения: моногр. — М.: Пищепромиздат, 1965. — 233 с.
- Лаженцев А.Е., Мазникова О.А.** Сеголетки горбуши и кеты южной части Охотского моря в позднеморской период (август-октябрь 2012 г.). Распределение, питание, закономерности роста // Изв. ТИНРО. — 2014. — Т. 176. — С. 51–61.
- Романова Г.П.** Питание сеголетков судака в Рыбинском водохранилище // Тр. биол. станции «Борок». — 1958. — Вып. 3. — С. 20–25.
- Руководство по изучению питания рыб** / сост. В.И. Чучукало, А.Ф. Волков. — Владивосток: ТИНРО, 1986. — 32 с.
- Чучукало В.И.** К методике расчетов суточных пищевых рационов рыб // Изв. ТИНРО. — 1996. — Т. 119. — С. 289–305.
- Чучукало В.И.** Питание и пищевые отношения нектона и нектобентоса в дальневосточных морях: моногр. — Владивосток: ТИНРОцентр, 2006. — 482 с.
- Шунтов В.П., Волков А.Ф., Матвеев В.И. и др.** Особенности формирования продуктивных зон в Охотском море в осенний период // Биол. моря. — 1986. — № 4. — С. 57–65.
- Beamish F.W.H.** Influence of starvation on standard and routine oxygen consumption // Trans. Am. Fish. Soc. — 1964. — Vol. 93. — P. 103–107.
- Brett J.R.** Growth responses of young sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) to different diets and planes of nutrition // J. Fish. Res. Board Can. — 1971. — Vol. 28. — P. 1635–1643.
- Folch J., Lees M., Sloane-Stanley G.H.** A simple method for the isolation and purification of total lipids from animal tissues // J. Biol. Chem. — 1957. — Vol. 226(1). — P. 497–509.
- Glass N.R.** Discussion of calculation of power function with special reference to respiratory metabolism in fish // J. Fish. Res. Board Can. — 1969. — Vol. 26. — P. 2643–2650.
- Stauffer G.D.** A growth model for salmonids reared in hatchery environments: Ph. D. Thesis. — Seattle: Univ. of Wash., 1973. — 213 p.

Поступила в редакцию 13.01.15 г.