

УДК 597-152.6

ЗАКОНОМЕРНОСТИ ФОРМИРОВАНИЯ ПРОМЫСЛОВЫХ СТАД И ИЗМЕНЕНИЯ БИОЛОГИЧЕСКИХ СВОЙСТВ ПОПУЛЯЦИЙ РЫБ КАК ОБОСНОВАНИЕ ДЛЯ ПРОМЫСЛОВЫХ ПРОГНОЗОВ

Т. Ф. ДЕМЕНТЬЕВА

Для научного планирования добычи рыбы и дальнейшего развития рыбной промышленности производится оценка состояния запасов основных промысловых рыб и разрабатывается методика прогнозирования возможных уловов.

Промысловые прогнозы обычно составляют по двум направлениям: первое — ежегодная оценка состояния запасов для прогнозирования уловов на следующий год, второе — характеристика состояния запасов для обоснования перспективного плана развития рыбного хозяйства на длительный срок. Оба направления требуют применения различных методик. Если в первом случае необходимы количественные расчеты составных частей запаса и биологические обоснования их изменений, то во втором — достаточно учитывать лишь возможные изменения в составе стад в зависимости от климатических факторов и развития отечественного и иностранного промысла. Ниже мы рассмотрим методы определения ежегодных изменений в состоянии запасов рыб.

Видовая специфика рыб и особенности водоемов обязывают применять различные методы оценки запасов и прогнозирования уловов этих рыб. Но, несмотря на различие формы, они все должны быть объединены общими биологическими закономерностями.

В практике морского рыболовства применяются преимущественно методы учета относительной численности и прямого учета стад рыб. В связи со значительным расширением океанического рыболовства и применением новой техники исследования методы прямого учета рыб приобретают особо важное значение.

Прогнозирование ежегодных изменений запаса проводится преимущественно путем определения относительной численности рыб. Если показатели относительной численности пересчитать на весь улов в соответствии с временем, местом и орудием лова, то можно получить «взвешенный запас», базируясь на подсчитанной величине пополнения и промысловой смертности или на учтенной плотности скоплений рыб, пойманных на известной акватории.

Достоверность показателей относительной численности рыб зависит от степени изученности экологических условий обитания и воспро-

изводства данного вида рыб, а также репрезентативности собираемого материала. Критерием достоверности служат корреляционные связи между показателями относительной численности пополнения, подсчитанного на стадии сеголетка, и величины поколения, подсчитанного по убыли от лова (промысловой смертности). Для определения изменений в величине ихтиомассы и темпе созревания рыб используется характеристика роста. Естественная смертность подсчитывается, если это возможно и необходимо, на основании косвенных показателей, но главным образом на основании результатов мечения рыб.

Таким образом, основу метода определения относительной численности рыб, как и других методов, составляют четыре исходных процесса динамики популяции: пополнение, рост, вылов и естественная смертность. Их рассмотрению, количественному определению и анализу посвящена вся основная литература по теории рыболовства и методам оценки рыбных запасов.

Задачей настоящего сообщения является рассмотрение некоторых положений, касающихся определения величины пополнения и уточнения методики оценки относительной численности рыб. Это уточнение требует расчета прогноза возможного улова, основанного на знании механизма изменения запаса, как в результате вылова, так и в результате динамики его пополнения.

В настоящее же время больше внимания стали привлекать методы оценки общего запаса рыб с применением математического моделирования. Целью многочисленных исследований, указывают И. Гемпель и Д. Саархаге (1961), было нахождение такого математического выражения, которое описывает зависимости между пополнением, ростом, естественной и промысловой смертностью в наглядной форме и без чрезмерного упрощения. На модели экспериментально изучается динамика запаса, причем каждый раз изменяется какой-либо фактор, а прочие остаются постоянными.

Следует, однако, отметить, что рассмотрение изменения одного фактора по отношению к постоянным другим часто не приводит к желаемым результатам, так как в самой основе изменений этого фактора уже заложено его взаимодействие с другими процессами и расчленить их таким путем невозможно. Кроме того, гипотезы, обуславливающие степень изменения рассматриваемых факторов, часто базируются на ряде еще не решенных биологических вопросов, в особенности в отношении влияния величины пополнения на состав стада рыб и условий, обуславливающих численность поколений.

Так, при разработке теории рыболовства часто исходят из положения, что величина пополнения, хотя и является величиной переменной, но зависит от плотности запаса. Р. Бивертон и С. Холт (1957) не отрицают того, что у большинства популяций морских рыб пополнение не зависит от плотности запаса, но тем не менее они разработали математическую модель, теоретически отражающую лишь зависимость между количеством выметанной икры и пополнением. Такой же концепции придерживаются В. Риккер (1958), Г. В. Никольский (1963) и др. Если пополнение колеблется по годам, то тогда при моделировании используется вместо фактического средняя величина пополнения для предсказания среднего улова на какой-то период и для обоснования регулирования промысла.

Однако для рыбной промышленности важно иметь прогноз не только на какой-то осредненный период, но и на каждый очередной год. Запасы рыб колеблются ежегодно. Эти колебания зависят не

только от воздействия промысла, но главным образом от величины пополнения популяции, как было установлено на большом фактическом материале по многим видам рыб из различных водоемов.

Установлено также, что колебания пополнения зависят главным образом от условий воспроизводства рыб и биологических свойств популяций. Отсюда вытекает, что зависимость между величиной поколения и условиями среды является основой для прогнозирования и для применения метода «Учета состава пополнения», синтезированного Г. Н. Монастырским (1952). Этот метод ориентирован на определение величины пополнения, как величины переменной и независимой от плотности (численности) стада. В этом заключается его преимущество, как метода наиболее комплексного и динамичного.

В других методах пополнение в большинстве случаев рассматривается как величина постоянная или зависящая от плотности популяции, т. е. от количества производителей. Поскольку количество производителей зависит от промысла, то в обоснование этих методов положена зависимость изменения запаса от изменений самого промысла. При моделировании, которое производилось до настоящего времени, учитываются преимущественно изменения в рыболовстве.

В различиях этих обоснований заключается принципиальное расхождение в толковании причин, обуславливающих изменения в запасах рыб.

Поскольку пополнение зависит преимущественно от природных процессов, которые никогда не бывают постоянными, то, как видно из предыдущего, применяемое в настоящее время моделирование не всегда может дать ответ на вопрос о величине пополнения и о причинах его изменений. Поэтому в последнее время даже самими лидерами английской школы динамики популяций рыб (обсуждение доклада Гулланд, 1962) ставится вопрос о необходимости включения в модели данных об условиях окружающей среды.

Промысловое стадо ежегодно формируется из остатка, который остался от предыдущего лова, и того пополнения, которое в каком-то объеме вступило в промысловый запас, т. е. достигло зрелости или товарного размера.

Определение соотношения нарастающих и убывающих частей в формирующемся стаде — основная задача при составлении прогноза улова и оценки запаса. Задача старая и широко известная, но постоянно новая, так как все время обновляется вновь устанавливаемыми факторами и закономерностями.

Нельзя сказать, что и устанавливаемые закономерности являются новыми. Многие из них были новыми только в начале нашей работы или даже еще раньше, но они оставались непринятыми и потребовалось много времени, пока практика не показала их значения и не подтвердила необходимость их использования. К таким закономерностям относится взаимосвязь между условиями воспроизводства и величиной поколения, а отсюда между высотой паводка и урожайностью полупроходных рыб, между величиной берегового стока и численностью морских рыб, размножающихся в береговой зоне и др. В ряде случаев эти связи (через пищевую обеспеченность личинок) имеют ведущее значение.

Важное значение имеет разная степень интенсивности взаимосвязанных атмосферных и гидрологических процессов, в конечном итоге сказывающихся на характере водообмена морей и величине материкового стока. Уровни этих гидрологических процессов периодически

меняются. В зависимости от этого часто бывает, что биологические закономерности, установленные при одном уровне, уже не повторяются при изменении его.

Задача ихтиологов — установить количественное значение влияния того или иного фактора на динамику популяций, в особенности ведущего.

Нашей задачей не является давать в этой статье последовательного описания всех хорошо известных параметров, входящих в состав элементов прогноза и оценки формирующегося промыслового стада. Необходимо отметить ряд моментов и закономерностей, которые нуждаются во внедрении в исследовательскую работу. Они должны быть приняты во внимание при расчете прогнозируемого улова и не должны быть забыты при разработке моделей динамики популяций и оценке запаса.

Расчет промыслового прогноза зависит не только от динамики возрастного состава, но и от степени изменений биологических свойств популяций (темпа роста, темпа созревания и продолжительности жизненного цикла), происходящих в зависимости от условий внешней среды и численности этих популяций, ежегодно меняющейся в соответствии с условиями воспроизводства, интенсивностью промысла и другими причинами.

Последовательность расчета включает следующие действия: определение величины поколений главным образом на основании количественного учета молоди к промысловому возврату; расчет темпа пополнения промыслового стада от этой величины в зависимости от темпа созревания особей; определение темпа созревания в зависимости от характера роста рыб и причин, его изменяющих; определение темпа использования поколений промыслом с учетом указанных выше характеристик, данных статистики об общих уловах и об уловах на промысловое усилие.

Расчет величины пополнения может быть проведен по результатам количественного учета молоди на разных стадиях ее развития, а именно: по средним уловам выметанных икринок на разных стадиях развития с учетом процента живых эмбрионов в соответствии с условиями внешней среды; по средним уловам личинок в период их развития после стадии перехода на активное питание; по средним уловам сеголетков для оценки плотности их распределения на единицу площади и по средним уловам младших возрастных групп рыб (до наступления зрелости) на промысловое или исследовательское орудие лова.

Метод учета сеголетков имеет преимущество перед другими в том отношении, что он позволяет учитывать молодь рыб уже после того, когда произошел массовый отход икринок и личинок. Доказательством этому служит наибольшая коррелятивная зависимость между промысловым возвратом и средним уловом сеголетков данного поколения. Указанная зависимость служит основанием для использования этого показателя при расчете величины пополнения промыслового стада и для суждения о том, что после стадии сеголетка и до наступления массового созревания естественная смертность пропорциональна величине поколения, если нет ярко выраженного влияния хищников, численность которых также колеблется. В таких случаях промысловой смертностью можно оперировать как общей.

Сеголетки являются наименее активными и в связи с этим лучше улавливаются: они в меньшей степени избегают трала, чем годовики и двухлетки. Если представляется необходимым проводить количествен-

ный учет именно по этим двум последним группам, то нужно соответственно изменить конструкцию трала и скорость траления.

Учет икринок и личинок также дает основание для суждения о различиях в мощности поколений, но эти данные в меньшей степени могут быть использованы для цифрового расчета. В большинстве случаев они показывают лишь тенденцию к изменению численности поколений и используются для изучения причин, обуславливающих выживание эмбрионов и личинок на ранних стадиях их развития.

В числе закономерностей, обуславливающих динамику популяций, следует отметить большую пластичность приспособительных свойств популяции, связанных с условиями питания, в сравнении с отношением особей к абиотической среде, в особенности на ранних стадиях развития. Изменение условий пищевой обеспеченности рыб, обмена веществ и другие вызывает изменения роста, темпа созревания и других биологических свойств популяции, определяющих динамику ее структуры, степени промыслового использования, общей смертности и т. д.

Сумма приростов за первые годы жизни обуславливает время наступления полового созревания, поскольку созревание связано с достижением рыбой определенного размера, а не возраста. При хорошем росте рыба созревает в более раннем возрасте, а при плохом — созревание опаздывает не менее чем на год. Бывают случаи, когда в условиях, изменяющихся в сторону, неблагоприятную для вида, наблюдается обратный процесс: при слабом росте увеличивается скорость развития организма и половая зрелость наступает при меньшем возрасте и размере. Однако этот процесс имеет длительный характер, тогда как первый может меняться от года к году.

Примером более раннего созревания при хорошем росте может служить североморская сельдь в начале пятидесятых годов (Анселлин, 1960; Кушинг, 1962), лещ Северного Каспия (Дементьева, 1952 и Земская, 1958), треска Балтийского моря (Токарева, 1963) и др. Так, при хорошем росте в трехгодовалом возрасте созревает 30—40% особей северокаспийского леща, а при плохом — 10—20%; у балтийской трески, созревающей в три года, плохо росшие трехгодовики ловились на местах нереста в количестве 13—17% от поколения, а в годы хорошего роста — в количестве 32%. Все эти данные имеют большое значение при расчете промыслового прогноза.

Рост рыб зависит как от количества кормов в водоеме, так и от численности их потребителей. Как показали исследования К. А. Земской (1958), изменения в численности потребителя чаще оказывают влияние на рост рыб, чем изменения в кормовой базе.

Колебания в росте рыб могут быть и результатом различной интенсивности обмена веществ. Разница в средней длине рыб одного и того же возраста в зависимости от интенсивности обмена веществ может достигать значительной цифры. Так, у балтийской салаки она составляла 3 см, у трески Баренцева моря — 10—12 см.

Доказательством того, что причиной таких изменений являются изменения, вызванные разной интенсивностью обмена веществ под влиянием изменений температурного режима, служит следующий способ сравнения показателей приростов, предложенный Т. Ф. Дементьевой (1952).

Приросты, полученные по обратным расчислениям по чешуе или отолитам, сравнивают между собой по каждой из наиболее многочисленных возрастных групп отдельно. Это помогает получить большую

точность сравнения, принимая во внимание отклонение возрастной специфики роста.

Выражая приросты в отклонениях от средней многолетней, К. А. Земская (1958) получила сумму отклонений за каждый год роста по всем поколениям, составляющим общий запас рыб в данном году (см. таблицу).

Отклонения ежегодных приростов длины тела северокаспийского леща от среднего многолетнего (четырёхгодовики)

Поколение	Год роста							
	1940	1941	1942	1943	1944	1945	1946	1947
1939	+1,4	+0,6	-0,1					
1940	+0,1	+0,9	+0,3	-0,1				
1941		-0,2	-0,3	0	-0,2			
1942			-0,1	-0,2	-0,9	-0,1		
1943				-0,4	-0,2	-0,4	-0,5	
1944					-0,4	-0,2	+0,6	+0,7
1945						-0,4	0	+1,6
1946							+0,4	+0,1
1947								+0,1
Сумма отклонений	+1,5	+1,3	-0,2	-0,7	-1,7	-1,1	+0,5	+2,5

Анализ приростов, произведенный при помощи таблицы, показывает, что в один и тот же год тенденции роста могут быть одинаковыми у ряда поколений (т. е. у различных возрастных групп в соответствии со спецификой их роста). Отсюда следует, что какие-то общие причины послужили причиной изменения роста рыб в данном году как у молодых, так и более старых особей, несмотря на то что пастища их и объекты питания могут быть разными.

О взаимосвязи температурного режима водоёма, интенсивности обмена веществ и скорости роста у рыб неоднократно указывали многие авторы, в том числе Г. Альм (1959), Г. В. Никольский (1961), В. Пегель (1950), П. Хансен (1954), В. Ньюман (1959), Г. С. Карзинкин (1952), И. Хела и И. Лавесту (1961), И. Гемпель (1958), Е. Лекрен (1958) и др. Повышение температуры до определенного предела, оптимального для вида, способствует более активному перемещению рыбы в поисках пищи, интенсивному ее усвоению, увеличению вегетативного периода и т. д. Показатели роста, расположенные по горизонтали, дают возможность судить о характере роста каждого поколения на протяжении его жизни.

Одним из примеров изменения роста могут служить многолетние материалы по средним размерам возрастных групп трески Баренцева моря, обработанные Э. М. Манкевич. Оказалось, что в течение 1934—1938 гг. и с середины сороковых годов до 1958 г. происходило постепенное увеличение роста трески. Средние размеры возрастных групп представляют собой результат всех фаз роста, которые проходит поколение в своей жизни до этого момента. На рис. 1 показаны изменения средних размеров старших возрастных групп и молодых возрастов в отклонениях от средней многолетней с 1934 по 1960 г.

Подобные изменения размеров трески Баренцева моря, а также и у трески из района Лофотенских о-вов, наблюдались и ранее, но причины их не указывались (Роллефсен, 1938, 1953; Маслов, 1944).

Мы предполагаем, что эти причины заключаются в изменении интенсивности метаболизма у рыб под влиянием общего потепления вод в Северной Атлантике. Зависимость изменения роста трески от температурного режима показана на рис. 2 и 3. На этих рисунках колебания средних размеров трех основных возрастных групп трески показаны в соотношении с суммой средних температур, наблюдавшихся за время существования поколений, входящих в состав этих возрастных групп. Коэффициент корреляции между двумя параметрами равен 0,7.

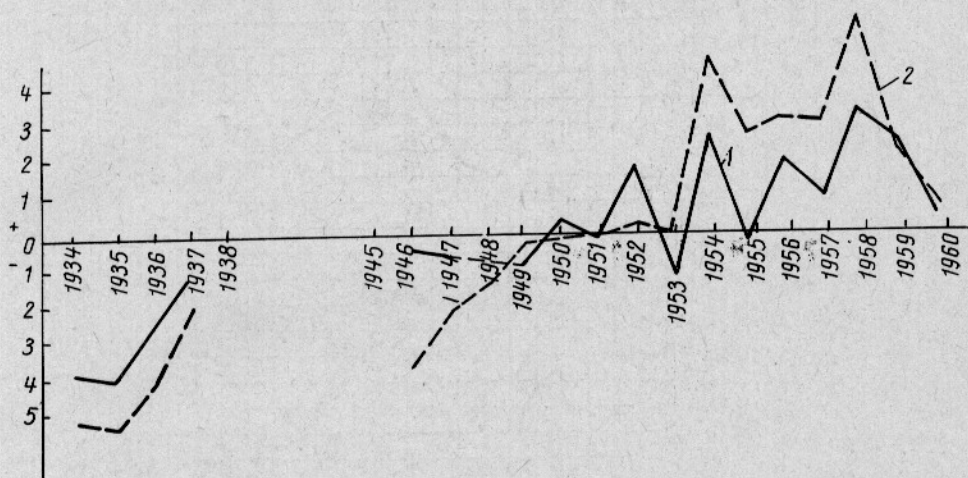


Рис. 1. Средняя длина возрастных групп трески Баренцева моря по годам в отклонениях от средней многолетней:

1 — старшие возраста; 2 — молодые особи.

Похолодание в 1956—1958 гг. вызвало постепенное снижение средних размеров. Это снижение произошло не сразу, так как совпало с резким уменьшением численности стада, что могло способствовать увеличению роста рыб.

О том, что обнаруженные изменения в скорости роста трески являются результатом интенсивности обмена, говорят также и следующие обстоятельства: условия питания трески в Баренцевом море, по-видимому, являются достаточными как в холодные годы (большие скопления мойвы и медленный отход ее от берегов), так и в теплые (раннее оседание капшака на дно); аналогичные изменения роста наблюдались и у сельди Северного моря, несмотря на разные условия питания обоих видов (рис. 4). То обстоятельство, что изменения роста выражены в одинаковой тенденции у совершенно различных видов рыб Северной Атлантики, имеющих различный спектр питания и темп промысловой смертности, и заставляет считать основной причиной этих изменений интенсивность процессов метаболизма. Интенсивность обмена веществ связана, по-видимому, с изменением общего температурного режима вод Северной Атлантики, в том числе и в районе обитания рассматриваемых видов¹. В этом сказывается общность процессов физической среды и их значение в формировании биологической продуктивности морей, установленные Г. К. Ижевским (1961).

¹ В Северном море в теплые годы увеличивалась также биомасса кормового планктона.

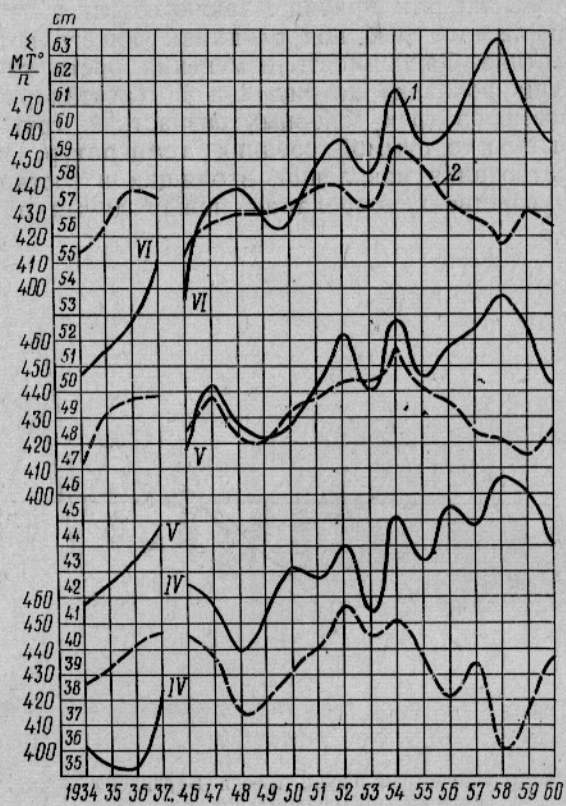


Рис. 2. Колебания средних размеров трески и теплосодержания вод в период нагула за время существования особей.

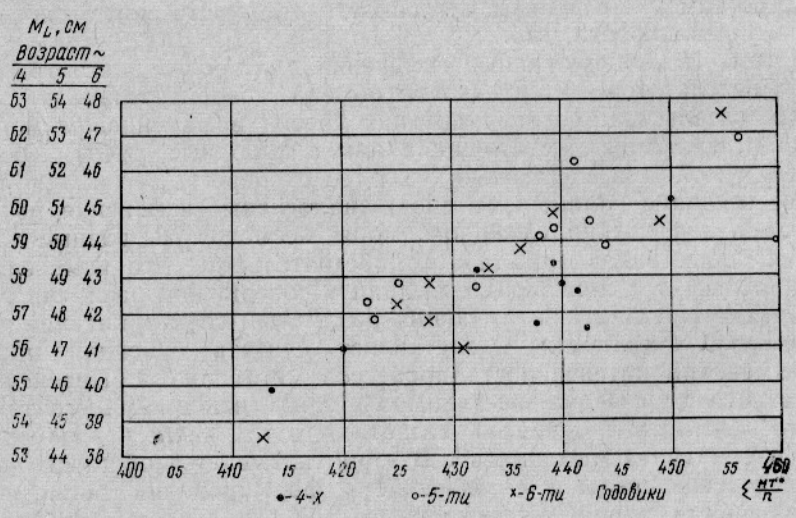


Рис. 3. Соотношение средних размеров возрастных групп трески с суммой средних температур в период нагула за время существования особей в период с 1946 по 1956 г.

Увеличение роста трески, возможно, вызвало также и несколько более раннее созревание трески, как и у сельди Северного моря, хотя основное омоложение стада и было вызвано усиленным промыслом. Первый вывод подтверждается тем, что омоложение норвежского стада зрелой трески («скрей») было отмечено еще в 1949 г., т. е. тогда, когда интенсивность промысла этих поколений в Баренцевом море еще не была достаточно высокой (в послевоенные годы).

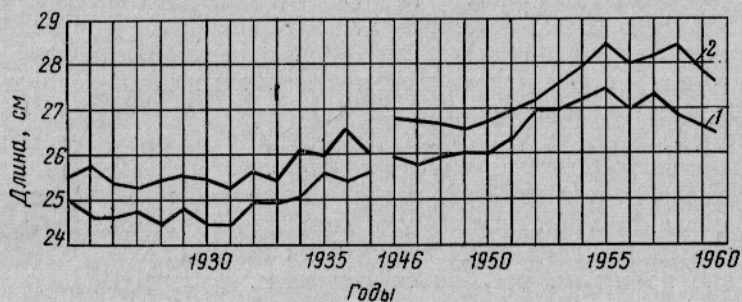


Рис. 4. Средние размеры 5 и 6-годовалых сельдей в Северном море (по Кушингу).

Анализ зависимости между темпом созревания и величиной пополнения привел также и к следующему положению: чем раньше наступает зрелость, тем короче жизненный цикл рыбы, т. е. тем раньше данное поколение заканчивает свой жизненный цикл и выходит из промыслового использования. Эту закономерность необходимо иметь ввиду при анализе причин омоложения промысловых стад рыб, несмотря на то что главную роль в этом процессе играет интенсивный промысел. Примеры дифференцированной смертности, при которой быстрорастущие особи раньше созревают и раньше гибнут, чем медленно растущие, можно найти у любых видов рыб (Хайл, 1936; Смит, 1956 и др.).

Ниже приводятся вычисленные данные по треске Балтийского моря и лещу Северного Каспия. Так, Г. И. Токарева подсчитала, что при хорошем росте в двухгодовалом возрасте треска старше 5 лет встречается в промысловом стаде в количестве всего лишь 22—30% от всего поколения, а при плохом — в количестве 35—45%. По данным автора оказалось, что при плохом росте поколение леща 1933 г. рождения, несмотря на меньшую численность, дольше держалось в уловах, чем поколение 1934 г., характеризовавшееся лучшим ростом и более ранним созреванием. По данным К. А. Земской такое же соотношение прослеживалось у поколений леща 1939 и 1942 г.

Все эти материалы указывают на необходимость изучения биологических свойств популяций рыб, от изменения которых зависит темп пополнения стада при его формировании и промысловой смертности.

Задача ихтиологов также состоит и в том, чтобы установить коэффициент возможного изъятия от запаса для сохранения необходимого количества производителей (в соответствии с площадью нерестилищ) и получения максимального улова.

Влияние промысла на структуру популяции у долгоживущих и короткоцикловых рыб — разное. Первая очень чувствительна к рыболовству. У короткоцикловых видов влияние рыболовства на плотность запаса значительно меньше. Обладая в большинстве случаев большой воспроизводительной способностью, короткоцикловые рыбы

могут выдерживать большой темп эксплуатации. Однако в связи с присущими им резкими колебаниями численности необходима соответствующая маневренность в их эксплуатации с целью поддержания рентабельности промысла.

Стадо долгоживущих видов рыб, состоящее из нескольких промысловых поколений (более трех)¹, может выдерживать высокий темп эксплуатации. В этих случаях ухудшение воспроизводства только в одном сезоне не может вызвать резкого снижения запаса. Если условия воспроизводства остаются неблагоприятными в течение ряда лет, то численность промыслового вида оказывается в депрессивном состоянии, пока новое урожайное поколение не компенсирует потери, усиленные воздействием промысла.

Само собой разумеется, что изложенные выше закономерности формирования промыслового стада рыб определены для рационально используемого запаса рыб. В тех случаях, когда рыболовство становится настолько интенсивным, что пополнение изымается промыслом в первые один или два года его вступления в промысловое стадо, — воздействие промысла становится основным фактором, который ведет лишь к снижению уловов. Примером такого рыболовства может служить тресковый промысел в Баренцевом море.

Воздействие промысла сказывается особенно сильно на возрастной структуре промыслового стада в годы его депрессивного состояния, как это наблюдалось в последние годы в Каспийском и Азовском морях. То же самое количество орудий лова обычно используется промыслом, несмотря на то, что запасы в связи с ухудшением условий воспроизводства уменьшились в два и более раз. В таких случаях изъятие рыб по отношению к запасу резко увеличивается. Особи не дорастают до старших возрастов. Процентное соотношение молодых поколений в уловах увеличивается. Происходит так называемое омоложение стада. В. Риккер (1963) подсчитал, что при постоянном пополнении даже 10% ежегодного вылова уменьшает весовой запас почти наполовину.

С другой стороны, омоложение стада может произойти и в результате нового богатого поколения, которое с возрастом будет значительно дольше сохраняться в уловах в сравнении с предыдущими малочисленными и сильно использованными поколениями.

Дальнейшее уточнение методов определения относительной величины запаса и прогнозирования уловов рыб должно идти по пути установления числовых показателей влияния различных факторов на количество и состав промыслового стада и подсчета запаса на основании данных об относительной плотности стада на разных этапах его жизни. В решении всех этих вопросов применение счетно-вычислительных устройств могло бы оказать большую помощь.

ВЫВОДЫ

1. При оценке пополнения и остатка, формирующих промысловое стадо, следует учитывать степень изменений биологических свойств популяций в зависимости от условий среды и численности этих популяций, ежегодно меняющейся в соответствии с условиями воспроизводства и интенсивностью промысла.

2. В числе закономерностей, обуславливающих формирование промыслового стада, необходимо отмечать большую пластичность приспособительных свойств популяции, связанных с условиями питания, в сравнении с отношением особей к абиотической среде. Измене-

¹ За исключением осетровых.

ния условий пищевой обеспеченности (интенсивность обмена веществ под влиянием изменений температурного режима, численность потребителей, величина кормовой базы и др.) вызывают изменения роста, темпа созревания и других биологических свойств популяции, определяющих динамику ее структуры, степень промыслового использования, смертность и т. д.

3. Раннее созревание соответственно укорачивает жизненный цикл особи, что должно приниматься во внимание при расчете промысловой смертности и регулировании промысла.

ЛИТЕРАТУРА

- Дементьева Т. Ф. Методика оценки относительной численности популяции, формирования промыслового стада и темпа использования его промыслом. Труды ВНИРО. Т. 50. Изд-во «Пищевая промышленность», 1964.
- Земская К. А. Рост и половое созревание северокаспийского леща в связи с изменением его численности. Труды ВНИРО. Т. 34. М., Пищепромиздат, 1958.
- Ижевский Г. К. Океанологические основы формирования промысловой продуктивности морей. М., Пищепромиздат, 1961.
- Карзинкин Г. С. Основы биологической продуктивности водоемов. М., Пищепромиздат, 1952.
- Маслов Н. А. Донные рыбы Баренцева моря и их промысел. Труды ПИПРО. Вып. 6. М., Пищепромиздат, 1944.
- Монастырский Г. Н. Динамика численности промысловых рыб. Труды ВНИРО. Т. 21. М., Пищепромиздат, 1952.
- Никольский Г. В. Экология рыб. М., Изд-во «Высшая школа», 1961.
- Никольский Г. В. О биологических основах математического моделирования динамики популяций рыб. Вопросы ихтиологии. Т. 3. Вып. 4 (29), 1963, стр. 591—609.
- Пегель В. А. Физиология пищеварения рыб. Изд-во Томского государственного университета, 1950.
- Токарева Г. И. Некоторые данные об особенностях роста балтийской трески. Труды АтлантНИРО. Вып. 10, 1964.
- Alm G. Connection between maturity, size and age in Fishes. Inst. Freshwater Res. Drottningholm, Report No 40, 1959.
- Ancellin J. Observation sur le Hareng du Sud de la Mer du Nord et de la Manche Orientale. Comité du Hareng, No 26, R. d. ICES, 1960.
- Beverton R. J. H. a. Holt C. J. The dynamics of exploited fish populations. Fishery Investigations, Ser. II, vol. XIX, 1957.
- Cushing D. N. Recruitment to the North Sea herring stocks. Fishery Investigations, Ser. I, vol. XXIII, No 5, 1962.
- Gulland J. A. Populations studies. Proc. Roy. Soc. A 265, No 1322, 1962.
- Hansen P. M. The stock of cod in Greenland waters during the year 1924—52. Rapp. Proc. Verb., vol. CXXXVI, 1954.
- Hela I. a. Laevasty J. Fisheries hydrography. Fishing News.
- Hempel G. u. Sahrhage, D. Neuere Modellverstellungen über die Dynamik der Grundfischbestände. Berichte d. Deutsch. Wissenschaftl. Kommission für Meeresforsch. N. F. (B. XVI), Heft 2, 1961.
- Hile R. Age and growth of the Leucichthys artedi in the lakes of the northeastern Highlands, Wisconsin. Bull. Bureau of Fish., vol. XLVIII, Bull. N 19, 1936.
- Le Cren E. D. Observations on the growth of perch over twenty—two years with special reference to the effects of temperature and changes in population density. J. Animal Ecol., 27 (2); 1958.
- Nümann W. Das Wachstum d. Blaufelchen u. seine Berechnung bei Erfassung aller Individuen d. einzelnen Jahrgänge in Abhängigkeit von der Stärke des Jahrganges, den jährlich variierenden Aussenfaktoren, der Eutrophierung und d. regionalen Unterschieden des Sees. Arch. Fischereiwiss. Bd. X, Heft 1/2, 1959.
- Ricker W. E. Handbook of computations for biological statistics of fish populations. Fish. Res. Bd. Canada, Bull. 119, 1958.
- Ricker W. E. Big effects from small causes: two examples from fish population dynamics. J. Fish. Res. Bd. Canada, 20, N 2, 1963.
- Rollefsen G. Changes in mean age and growth—rate of the year—classes in the Arcto—Norwegian stock of cod. Rapp. et Proc. Verbaux, vol. CVIII, 1938.
- Rollefsen G. Observations on the cod and cod fisheries of Lofoten. Rapp. e. Proc. Verb., vol. CXXXVI, 1954.
- Smith St. H. Life history of lake herring of Green Bay, Lake Mickigan. Fish. Bull., 109, vol. 57, 1956.
- Taylor, G. Cod growth and temperature. J. d. Conseil, vol. XXIII, N 3, 1958.