

УДК 597-154

ПОПУЛЯЦИОННАЯ СТРУКТУРА КЕТЫ *ONCORHYNCHUS KETA* МАТЕРИКОВОГО ПОБЕРЕЖЬЯ ОХОТСКОГО МОРЯ

С.Л. Марченко

Советник, к. б. н.; Всероссийский научно-исследовательский институт
рыбного хозяйства и океанографии
107140, Москва, ул. Верхняя Красносельская, 17
Тел.: (499) 264-93-87. E-mail: slm@vniro.ru

КЕТА, ПОПУЛЯЦИЯ, СТАДО, ТЕМПОРАЛЬНЫЕ ГРУППИРОВКИ

В работе обобщены многолетние материалы по кете материкового побережья Охотского моря, отражающие межгодовую динамику численности и изменение биологических показателей на протяжении нерестовой миграции. В ходе исследований было показано, что географическая структура кеты материкового побережья Охотского моря представлена семью локальными стадами, а ее темпоральная структура — тремя расами. Впервые описаны темпоральные группировки, совершающие миграцию в июне и в сентябре.

POPULATION STRUCTURE OF CHUM SALMON *ONCORHYNCHUS KETA* OF THE SEA OF OKHOTSK CONTINENTAL COAST

S.L. Marchenko

Councillor, Ph. D. (Biology); Russian Federal Research Institute
of Fisheries and Oceanography
107140, Moscow, V. Krasnoselskaya, 17
Tel.: (499) 264-93-87 E-mail: slm@vniro.ru

CHUM SALMON, POPULATION, STOCK, TEMPORAL GROUPS

Long term data illustrating interannual population dynamics and variety of biological patterns of chum salmon on the continental coast of the Sea of Okhotsk during its spawning migration are generalized in this work. The research has it demonstrated that geographical structure of chum salmon in the continental coast of the Sea of Okhotsk consists of seven local stocks, and the temporal structure – of three races. The temporal groups, migrating for spawning in June and September, are described for the first time.

Изначальные представления об темпоральных группировках кеты материкового побережья Охотского моря были даны Л.С. Бергом (1932). По его мнению, в регионе воспроизводится летняя раса кеты, у которой нет ходов, обособленных длительным перерывом. В более поздних публикациях было сделано предположение о возможности существования летней и осенней форм у кеты материкового побережья Охотского моря (Правдин, 1940; Костарев, 1970), и в начале 1980-х гг. видным исследователем кеты В.В. Волобуевым для р. Тауй были описаны ранняя и поздняя форма (Волобуев, 1983, 1984, 1986, 1990). Первая мигрирует на нерест в бассейн р. Кава (приток р. Тауй тундрового типа) в июне–июле, вторая занимает нерестилища, расположенные в р. Челомджа (приток р. Тауй горного типа). В дальнейшем темпоральная неоднородность североохотоморской кеты была подтверждена как В.В. Волобуевым (Волобуев и др., 1990, 1992), так и другими исследователями (Бачевская, 1983, 1990, 1992, 2002; Викторовский и др., 1986; Медников и др., 1988; Макоедов, Бачевская, 1992; Макоедов, 1999).

Первое деление кеты материкового побережья Охотского моря на локальные стада было сделано В.К. Клоковым (1975, 1976). В качестве критерия он использовал данные о динамике численности и биологических признаков. Им были выделены четыре локальных стада кеты: пареньское, гижигинское, ямское и тауйское. Развитие этого направления позволило сделать вывод, что корректнее говорить не о пареньском, а о пенжинском локальном стаде, и, кроме того, было показано существование на материковом побережье еще нескольких локальных стад кеты: охотского и удского (Волобуев, Волобуев, 2000; Волобуев, Марченко, 2011), а также ульбано-искинского (Кульбачный, 2010).

Целью исследования является представление современной схемы темпоральной и географической структуры кеты материкового побережья Охотского моря.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Основой для настоящей работы стали материалы по кете материкового побережья Охотского моря, собранные в 1945–2014 гг. сотрудниками МагаданНИРО, Охотскрыбвода, Охотской лаборатории Хабаровского филиала ТИНРО-Центра и Охотского территориального управления Росрыболовства, сведенные в формат электронных баз данных С.Л. Марченко.

Биологические данные собирались на протяжении большей части нерестового хода кеты в реки с периодичностью 4–5 дней. Во время разреженной миграции отлов рыб проводили при помощи ставных сетей, в период рунного хода — при помощи закидных неводов. Объем пробы составлял до 100 экз.

Морфометрический анализ проводили по схеме, предложенной И.Ф. Правдиным (1966). Для анализа отбирались рыбы без брачного наряда. Минимальный объем выборки составлял 25 экз. Промеры выполняли при помощи штангенциркуля с точностью ±0,1 мм. Для нивелирования размерной, половой и преднерестовой изменчивости экстерьерные признаки были трансформированы в индексы Хаксли (Huxley, 1932):

$$M_H = M_i \left(\frac{\bar{A}}{A_i} \right)^b,$$

где M_H — значение индекса Хаксли; M_i — значение исходного признака данной особи; \bar{A} — средняя длина тушки (OD) в группе; A_i — длина тушки данной особи; b — коэффициент аллометрии признака в группе, вычисленный по уравнению регрессии $\ln M_i = b \cdot \ln A_0$.

Общая численность подходов оценивалась как сумма рыб, учтенных на нерестилищах и добытых промыслом. Учет численности кеты, пропущенной в реки на нерест, с 1966 г. выполнялся аэровизуальным методом. Сведения об ее вылове получены из архива МагаданНИРО и дополнены материалами Охотскрыбвода и Охотского территориального управления Росрыболовства. Данные о динамике нерестовой миграции кеты собирались как самостоятельно, так и в рыболовецких бригадах.

Статистическая обработка материалов выполнена С.Л. Марченко с применением оригинальных процедур, написанных на VBA для MS Excel в соответ-

ствии с рекомендациями Н.А. Плохинского (1990). Обобщение материалов проведено в MS Excel, кластерный и дискриминантный анализы — в статистическом пакете Statistica.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Темпоральная структура

Нерестовая миграция кеты в реки материкового побережья Охотского моря очень растянута. Согласно данным промысловой статистики, в реки материкового побережья Охотского моря она начинает заходить уже в конце июня, а заканчивается ее ход в сентябре (табл. 1).

Исследования, проведенные в 2012–2014 гг. в верховьях р. Кава (р. Тауй), показали, что производители кеты уже в конце мая – начале июня находятся на нерестилищах, расположенных на удалении свыше 180 км от устья р. Тауй, а со слов жителей пос. Балаганного, расположенного в устье р. Тауй, гонцов кеты они ежегодно в начале мая отлавливают короткими сетями, выставляемыми в промоины во льду.

По экологии воспроизводства тихоокеанских лососей, первыми на нерест проходят самцы. Обобщение многолетних материалов показало, что кривая, отражающая динамику их относительной численности в р. Тауй, имеет несколько переломов (рис. 1). Один из них, который приходится на конец июля – начало августа, и был описан В.В. Волобуевым (1983) как смена в подходах кеты ранней и поздней форм.

Сходная с р. Тауй динамика численности самцов кеты отмечена и в других реках материкового побе-

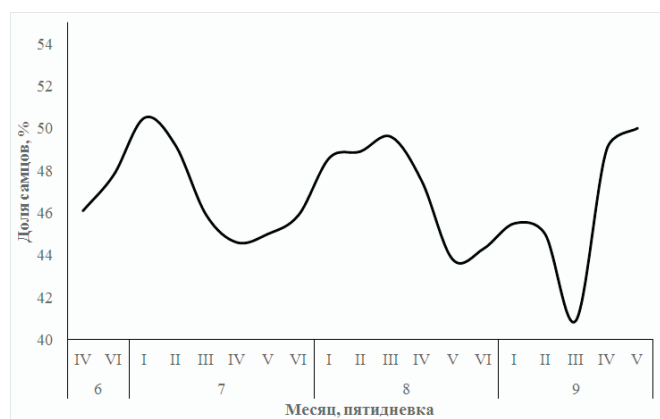


Рис. 1. Динамика относительной численности самцов на протяжении нерестовой миграции кеты в р. Тауй в 1960–2014 гг.

Таблица 1. Динамика анадромной миграции кеты в реки материкового побережья Охотского моря в 1959–2014 гг., %

Река	Месяц, пятидневка																								
	Июнь						Июль						Август						Сентябрь						Октябрь
	V	VI	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI	I	II	III	IV	V	VI	I				
Гижига	ед.	ед.	ед.	0,4	1,8	9,2	12,7	11,9	10,5	11,5	15,4	13,6	3,7	2,3	1,7	4,0	1,3	ед.	ед.	ед.	ед.				
Наяхан	–	–	1,1	0,5	1,6	2,4	4,1	11,3	14,0	13,1	18,7	11,5	12,1	5,8	1,3	1,7	0,8	–	–	–	–				
Туманы	–	–	0,2	3,4	1,9	7,5	8,5	11,0	10,4	7,7	6,8	10,5	13,9	8,5	5,3	4,4	–	–	–	–	–				
Яма	–	–	–	0,1	3,4	4,1	6,4	15,7	12,7	18,9	19,1	7,9	3,6	4,9	1,9	1,2	0,1	–	–	–	–				
Тауй	0,2	3,9	11,9	4,7	8,7	7,2	4,0	3,5	10,2	6,2	8,2	13,0	2,6	14,7	1,0	ед.	ед.	ед.	ед.	ед.	ед.				
Кухтуй	–	–	–	–	–	0,1	0,6	1,2	28,7	37,6	11,5	1,5	7,6	9,6	0,7	0,2	0,4	0,3	ед.	ед.	ед.				

режья Охотского моря (рис. 2). Так, у кеты р. Гижига, также как и у кеты р. Тауй, есть темпоральная группировка, совершающая миграцию в июне. Отметим, что у гижигинской кеты во II пятидневке июня доля самцов в подходах составляла 93,8%, что говорит о начале ее миграции в реку.

Проявление темпоральных форм на протяжении нерестовой миграции напрямую зависит от их численности. Например, поздняя форма (в понимании В.В. Волобуева (1983)) у кеты р. Гижига относительно малочисленная, и на кривых динамики относительной численности самцов просматривается слабо, тогда как у кеты р. Кухтуй она составляет основу нерестовой миграции (рис. 2).

Темпоральные группировки кеты, совершающие миграции в реки материкового побережья Охотского моря в июне и в сентябре, в литературе не описаны. Вероятно, по срокам хода и по нересту на ключевых нерестилищах июньская кета является аналогом весенней кеты, воспроизводящейся в реках Камчатки (Абрамов, 1948; Николаева, Овчинников, 1988; Макоедов, Овчинников, 1992; Заварина, 1994; Овчинников, Макоедов, 1994; Николаева и др., 1995; Кузищин и др., 2010), а сентябрьская — аналогом амурской осенней кеты (Берг, 1932, 1948, 1953).

На протяжении нерестовой миграции кеты в реки материкового побережья Охотского моря изменение доли самцов синхронизовано с изменением ее экстерьера (рис. 3). Применение морфометрического анализа для разделения темпоральных группировок показало достаточно высокую чувствительность и надежность этого метода исследований. Экологические формы кеты различаются нерестовыми биотопами, поэтому основной вклад в их дискриминацию

вносят признаки, формирующиеся под влиянием температуры (длина основания спинного и анального плавников), глубины (наибольшая высота спинного и анального плавников, длина грудных плавников, наибольшая высота тела) и скорости течения на нерестилищах (ширина лба).

Из выявленных темпоральных группировок кеты наименьшими размерами характеризуется осенняя раса, а наиболее крупной является летняя (ранняя и поздняя) раса. Здесь необходимо отметить, что в большинстве исследованных рек ранняя форма летней расы либо крупнее, либо имеет такие же линейно-весовые показатели, как и поздняя форма летней расы, и только в р. Тауй она всегда существенно мельче поздней формы летней расы. Весенняя и осенняя расы характеризуются наименьшей плодовитостью. Кроме того, обращает на себя внимание, что на протяжении нерестовой миграции в пределах темпоральных групп наблюдается снижение возраста полового созревания: в начале хода основу формируют рыбы, созревающие, в основном, в возрасте 4+, а конце — в возрасте 3+ (табл. 2).

Темпоральная подразделенность кеты южной части материкового побережья Охотского моря была описана С.Е. Кульбачным (2010): для кеты р. Тугур им выделены летняя и осенняя расы.

Географическая структура

В литературе не удалось найти ни одного анализа динамики численности подходов кеты в реки материкового побережья статистическими методами, направленного на выявление локальных стад. Для восполнения этого пробела был проведен кластерный анализ динамики подходов кеты в 16 рек побережья,

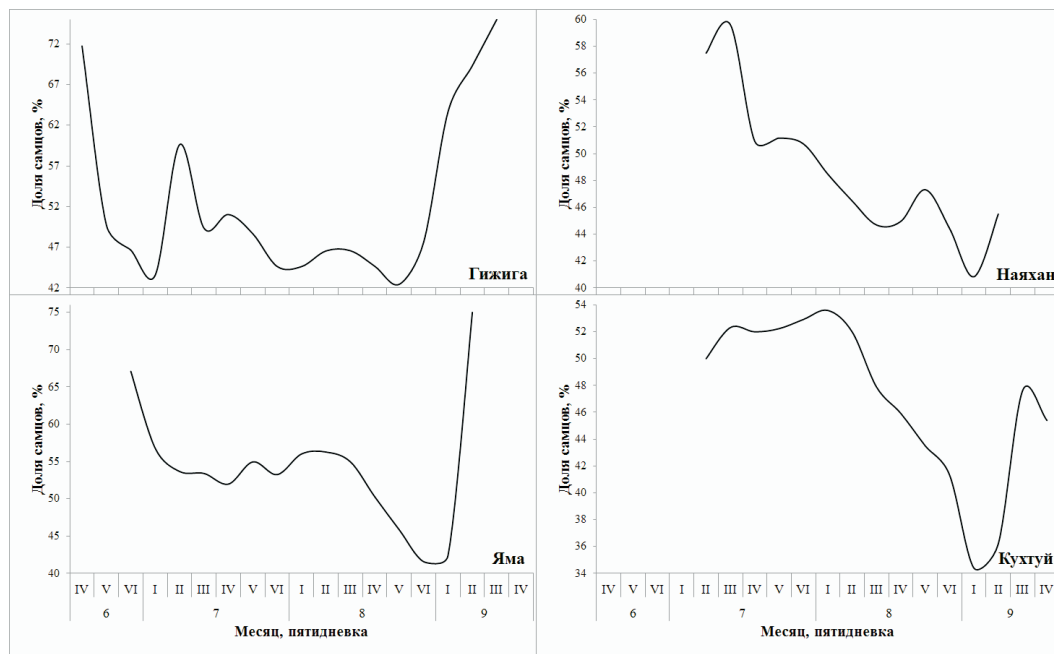


Рис. 2. Динамика относительной численности самцов на протяжении нерестовой миграции кеты в основные реки материкового побережья (обобщенные многолетние данные за 1945–2014 гг.)

для которых есть протяженные ряды наблюдений, позволяющие оценить численность поколений. В результате кластерного анализа была построена дендрограмма (рис. 4А), которая в соответствии с данными, приведенными на рис. 4Б, распадается на три кластера, объединяющих, соответственно, реки зал. Шелихова, Тауйской губы и Охотского района. Полученная схема локальных стад кеты отличается от схемы, описанной нами в работе В.В. Волобуева и

С.Л. Марченко (2011). Причиной объединения гижигинского и ямского стада в общий кластер является отсутствие протяженных рядов наблюдений по динамике численности поколений кеты для рек, расположенных на отрезке побережья от р. Широкой до р. Яма, что не дает нам весомых оснований для отказа от ранее разработанной схемы, в которой реки гижигинского и ямского стад являются самостоятельными географическими единицами.

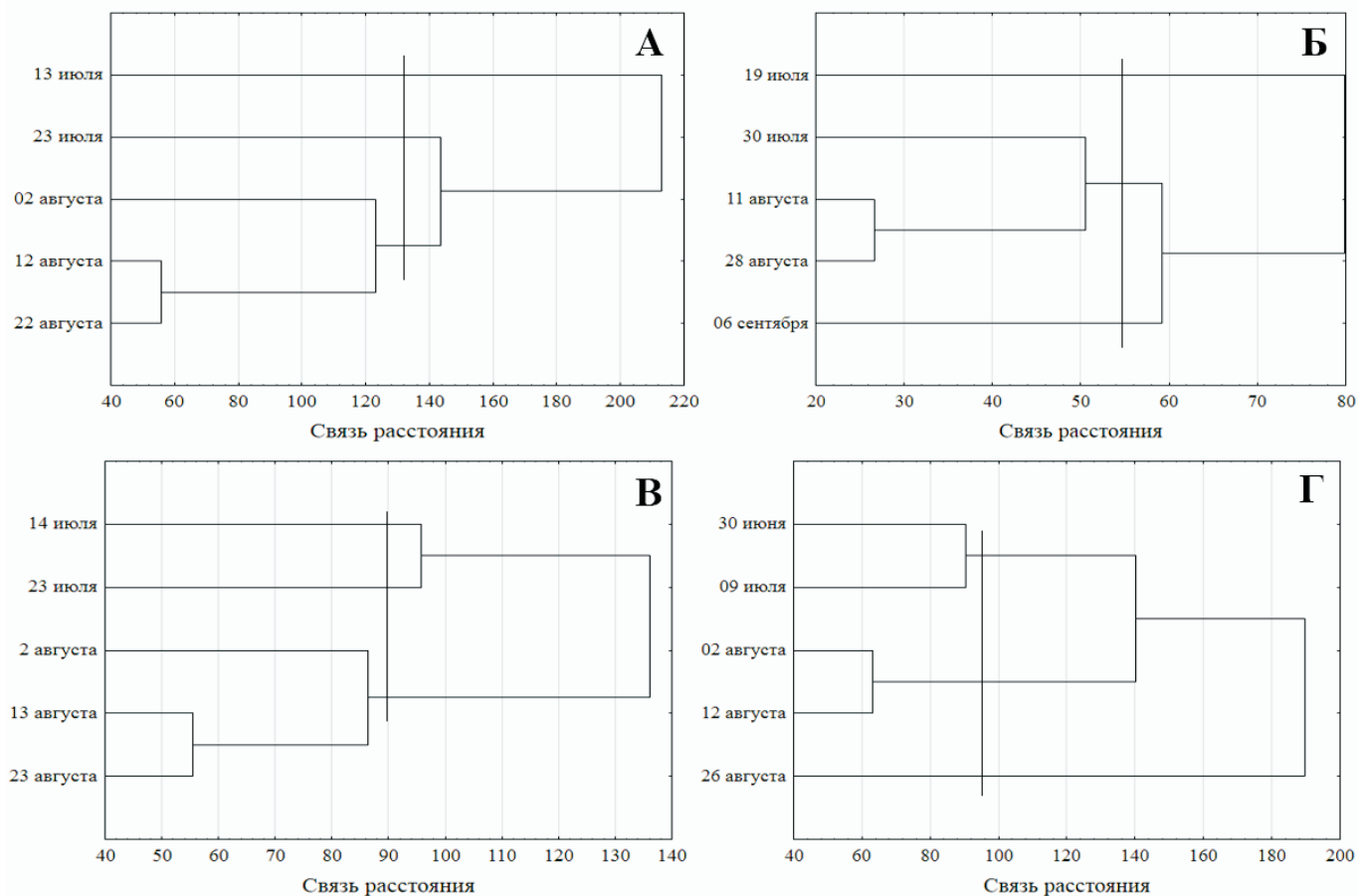


Рис. 3. Дендрограмма сходства морфометрических выборок кеты разных сроков хода в реки Гижига (А), Туманы (Б), Яма (В) и Тауй (Г), построенная по значениям расстояний Махаланобиса непарно-групповым методом (UPGMA)

Таблица 2. Биологическая характеристика темпоральных группировок кеты материкового побережья Охотского моря в 1959–2014 гг.

Река	Темпоральная группа	Длина тела по Смитту, см			Масса тела, кг			ИП, икр.	Возрастной состав, %				
		самцы	самки	оба пола	самцы	самки	оба пола		2+	3+	4+	5+	6+
Гижига	весенняя	65,3	63,0	64,2	3,32	2,92	3,13	2502	–	9,2	84,3	6,5	–
	летняя ранняя	66,8	64,0	65,3	3,88	3,32	3,59	2720	0,2	29,0	66,7	4,1	ед.
	летняя поздняя	66,1	63,5	64,7	3,84	3,28	3,54	2668	3,9	51,3	42,5	2,3	ед.
Наяхан	летняя ранняя	65,7	63,2	64,5	3,70	3,25	3,48	2705	0,2	20,1	65,9	13,7	0,1
	летняя поздняя	64,3	62,2	63,1	3,53	3,14	3,32	2546	2,8	51,5	41,0	4,6	0,1
	осенняя	64,9	62,1	63,3	3,38	2,98	3,15	2939	4,2	54,2	41,2	0,4	–
Яма	весенняя	67,2	63,5	66,0	3,58	2,92	3,37	1862	–	2,5	84,8	11,4	1,3
	летняя ранняя	67,8	64,4	66,2	3,99	3,35	3,69	2553	8,2	15,7	60,3	15,5	0,3
	летняя поздняя	67,0	63,8	65,4	3,95	3,32	3,64	2654	8,5	46,6	40,3	4,5	0,1
	осенняя	65,0	61,7	63,1	3,56	3,09	3,29	2676	4,8	68,6	25,9	0,7	–
Тауй	весенняя	63,6	60,1	61,8	3,32	2,71	3,00	2402	0,6	25,0	56,3	16,2	1,9
	летняя ранняя	64,6	60,8	62,6	3,59	2,87	3,21	2450	0,6	30,9	57,9	10,3	0,3
	летняя поздняя	66,5	63,0	64,6	4,21	3,46	3,81	2528	2,6	50,1	43,8	3,4	0,1
	осенняя	65,1	62,1	63,4	3,78	3,18	3,46	2503	9,6	61,0	27,4	2,0	–
Кухтуй	летняя ранняя	65,1	62,4	63,8	4,07	3,41	3,76	2667	0,9	30,9	58,8	9,3	0,1
	летняя поздняя	65,3	62,4	63,8	4,08	3,42	3,74	2693	4,2	55,7	38,5	1,6	–
	осенняя	62,6	60,5	61,2	3,40	3,01	3,15	2487	29,2	57,0	13,4	0,4	–

Примечание: ИП — индивидуальная плодовитость

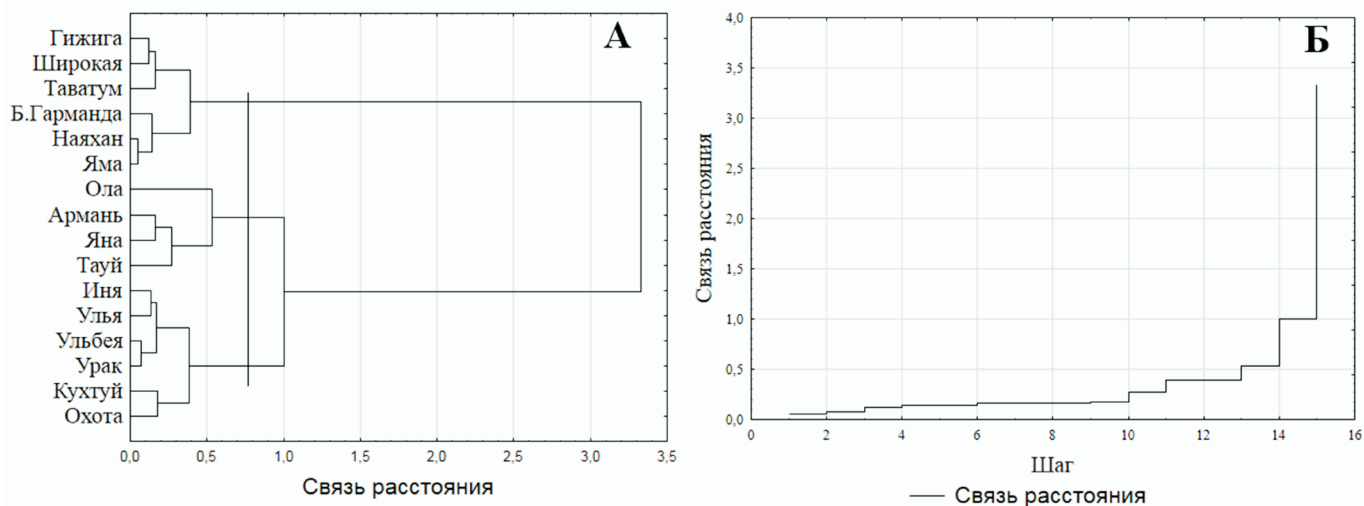


Рис. 4. Дендрограмма рек материкового побережья Охотского моря, построенная непарно-групповым методом (UPGMA) по численности поколений кеты в 1966–2014 гг. (А), и график объединения (Б)

Восточная граница удского стада кеты приводится в работе С.Е. Кульбачного (2010) (где он удское стадо именуется как аяно-тугурское). Там же он описывает границы ульбано-искинского локального стада, в которое входят реки на отрезке побережья от рек заливов Ульбанского и Николая до рек Сахалинского залива (материковое побережье) включительно. По данным исследователя, эти стада приурочены к разным гидрогеологическим бассейнам и различаются сроками и направлением миграции кеты в нерестовые реки (например, в водотоки, входящие в состав удского стада, кета подходит с северо-востока, а в реки ульбано-искинского стада — с юго-востока).

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Подводя итог изложенному, отметим более сложную темпоральную структуру кеты материкового побережья, чем считалось ранее. Она представлена тремя расами: весенней, летней и осенней, при этом летняя раса подразделяется на две формы (хода) — раннюю и позднюю. Географическая структура кеты остается без изменений и состоит из семи локальных стад: пенжинского, гижигинского, ямского, тауйского, охотского, удского и ульбано-искинского.

БЛАГОДАРНОСТЬ

Автор выражает свою искреннюю благодарность сотрудникам МагаданНИРО, Охотскрыбвода, Охотской лаборатории Хабаровского филиала ТИНРО-Центра и Охотского теруправления Росрыболовства, участвовавшим в сборе данных для настоящей работы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Абрамов В.В. 1948. Осенняя форма кеты на Камчатке // Докл. АН СССР. Т. 63. № 1. С. 89–91.
 Бачевская Л.Т. 1983. Генетические различия локальных стад кеты некоторых рек охотоморского побережья // Тез. Докл. XX

Всес. симп. «Биологические проблемы Севера». Магадан. Ч. 2. С. 143–144.

Бачевская Л.Т. 1990. Межпопуляционные различия и внутрипопуляционная дифференциация кеты Севера Охотского моря. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 17 с.

Бачевская Л.Т. 1992. Генетическая дифференциация кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) североохотоморского побережья и некоторых рек Камчатки // Популяционная биология лососей Северо-Востока Азии. Владивосток: ДВО РАН СССР. С. 42–52.

Бачевская Л.Т. 2002. Популяционно-генетическая структура кеты некоторых рек североохотоморского побережья // Современные проблемы физиологии и экологии морских животных. Ростов н/Д: Биос. РГУ. С. 10–12.

Берг Л.С. 1932. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Часть 1. Л.: ВНИОРХ. 543 с.

Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Часть 2. М.-Л.: АН СССР. 466 с.

Берг Л.С. 1953. Яровые и озимые расы у проходных рыб // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М.-Л.: АН СССР. С. 242–260.

Викторовский Р.М., Бачевская Л.Т., Ермоленко Л.Н., Рудминайтис Э.А., Рябова Г.Д., Макоедов А.Н., Шевченко Н.Г., Гутин Л.И. 1986. Генетическая структура популяций кеты Северо-Востока СССР и проблемы рационального использования ее запасов // Биология моря. № 2. С. 51–59.

Волобуев В.В. 1983. О внутривидовой дифференциации кеты р. Тауй (Североохотоморское побережье) // Тез. докл. X Всес. симп. «Биологические проблемы Севера». Ч. 2. С. 155–156.

Волобуев В.В. 1984. Об особенностях размножения кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) (Salmonidae) и экологии ее молоди в бассейне р. Тауй // Вопр. ихтиологии. Т. 24. Вып. 6. С. 953–963.

Волобуев В.В. 1986. О внутривидовой неоднородности кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря // Тез. докл. XI Всес. симп. «Биологические проблемы Севера». Вып. 4. Якутск. С. 22–23.

Волобуев В.В. 1990. Внутривидовая структура и пути формирования популяций кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) материкового побережья Охотского моря // Тез. докл. Междунар. симп. по тихоокеанским лососям. Владивосток. С. 15–17.

Волобуев В.В., Волобуев М.В. 2000. Экология и структура популяций как основные элементы формирования жизненной стратегии кеты *Oncorhynchus keta* континентального побережья Охотского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 4. С. 510–529.

Волобуев В.В., Марченко С.Л. 2011. Тихоокеанские лососи континентального побережья Охотского моря (биология, популяционная структура, динамика численности, промысел). ФГУП «МагаданНИРО». Магадан: СВНЦ ДВО РАН. 303 с.

- Волобуев В.В., Рогатных А.Ю., Кузицин К.В. 1990. О внутривидовых формах кеты *Oncorhynchus keta* материкового побережья Охотского моря // *Вопр. ихтиологии*. Т. 30. Вып. 2. С. 221–228.
- Волобуев В.В., Рогатных А.Ю., Царев Ю.И., Кузицин К.В. 1992. Морфологическая дифференциация ранней и поздней кеты *Oncorhynchus keta* (Walb.) р. Тауй // *Популяционная биология лососей Северо-Востока Азии*. Владивосток. С. 72–80.
- Заварина Л.О. 1994. Некоторые черты биологии весенней формы кеты реки Камчатки // *Матер. V Всерос. совещ. Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб*. СПб.: ГосНИОРХ. С. 66–67.
- Клоков В.К. 1975. Популяционная структура и динамика численности кеты северного побережья Охотского моря. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. ТИНРО. 27 с.
- Клоков В.К. 1976. Пространственная структура кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) на северном побережье Охотского моря // *Экология и систематика лососевых рыб* Л.: ЗИН АН СССР. С. 49–51.
- Костарев В.Л. 1970. Промысел охотской кеты // *Изв. Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центра*. Т. 71. С. 133–143.
- Кузицин К.В., Груздева М.А., Савваитова К.А., Павлов Д.С., Стэнфорд Д.А. 2010. Сезонные расы кеты *Oncorhynchus keta* и их взаимоотношения в реках Камчатки // *Вопр. ихтиологии*. Т. 50. № 2. С. 202–215.
- Кульбачный С.Е. 2010. Экология и структура популяций кеты северо-западной части континентального побережья Охотского моря: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Владивосток. 24 с.
- Макоедов А.Н. 1999. Кариология, биохимическая генетика и популяционная фенетика лососевых рыб Сибири и Дальнего Востока. М.: УМК «Психология». 301 с.
- Макоедов А.Н., Бачевская Л.Т. 1992. Генетические и фенетические особенности кеты разного времени нерестового хода // *Биол. моря*. № 3–4. С. 62–68.
- Макоедов А.Н., Овчинников К.А. 1992. Внутрипопуляционная дифференциация кеты *Oncorhynchus keta* (Walbaum) р. Хайрюзовой (охотоморское побережье Камчатки) // *Популяционная биология лососей Северо-Востока Азии*. Владивосток. С. 53–71.
- Медников Б.М., Волобуев В.В., Горшков В.А., Максимов В.А., Савоскул С.П., Царев Ю.И. 1988. Структура нерестовой популяции кеты *Oncorhynchus keta* бассейна реки Тауй (по данным молекулярной гибридизации ДНК) // *Вопр. ихтиологии*. Т. 28. Вып. 5. С. 724–731.
- Николаева Е.Т., Заварина Л.О., Николаева А.А. 1995. Морфологическое описание «весенней» и «летней» кеты *Oncorhynchus keta* р. Камчатки (Камчатка) // *Тр. КамчатНИРО*. Вып. 3. С. 125–129.
- Николаева Е.Т., Овчинников К.А. 1988. О внутривидовой структуре кеты *Oncorhynchus keta* на Камчатке // *Вопр. ихтиологии*. Т. 28. Вып. 3. С. 493–496.
- Овчинников К.А., Макоедов А.Н. 1994. Особенности сезонных группировок кеты северо-западного побережья Камчатки // *Систематика, биология и биотехника разведения лососевых рыб*. СПб.: Госниорх. С. 142–144.
- Плохинский Н.А. 1990. Биометрия. М.: МГУ. 365 с.
- Правдин И.Ф. 1940. Обзор исследований дальневосточных лососей // *Изв. Тихоокеан. науч.-исслед. рыбохоз. центра*. Т. 18. 107 с.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-ть. 376 с.
- Huxley J.S. 1932. Problem of relative growth. New York: Dail Press. 276 p.