ОТОЛИТЫ РЫБ КАК ИНДИКАТОРЫ СОСТОЯНИЯ ЗАПАСА

Н.М. Тимошенко

*ФГБНУ «АтлантНИРО», г. Калининград
timoshenko@atlantniro.ru*

Тимошенко Н.М. Отолиты рыб как индикаторы состояния запаса // Труды АтлантНИРО. 2018. Том 2, № 1(5). Калининград: АтлантНИРО. С. 96–105.

Рассмотрены количественные данные об изменчивости индекса отношения длины отолита к длине рыбы при промысловом воздействии разной интенсивности на эксплуатируемые популяции. Уменьшение величины этого индекса по мере увеличения длины рыб оказалось характерно и для облавливаемых, и для необлавливаемых популяций. Для последних причина этого явления – разная продолжительность воздействия естественной смертности на особей с отличающейся скоростью роста. Медленно растущие рыбы имеют сравнительно крупные сагиттальные отолиты по сравнению с другими особями такой же длины, обладающими высокими скоростями роста. Их количество в старших возрастных и, соответственно, в наиболее крупных размерных группах постепенно уменьшается по сравнению с количеством особей, растущих быстрее. Промысел делает этот процесс более интенсивным. В результате с ростом интенсивности промысла в уловах меняется такой показатель, как линия тренда зависимости относительных размеров отолита от длины рыбы. Угол наклона этого тренда для путассу района Поркьюпайн-Роколл в 1973 г., когда еще практически не было промысла, составил 75% от величины этого угла наклона в 2017–2018 гг. За эти годы коэффициент общей мгновенной смертности увеличился с 0,2 до 0,6. Таким образом, имеются две пары значений величин, характеризующих степень эксплуатации запаса и дающих основу для продолжения её независимых оценок. Измерение отолитов сардинеллы, собранных в 2004 и 2017 гг. у побережья Северо-Западной Африки, также продемонстрировало увеличение угла тренда зависимости относительных размеров отолитов от длины рыб по мере роста интенсивности эксплуатации запаса. Предложенный способ, очевидно, может использоваться для оценки состояния других запасов, для которых сохранились долговременные коллекции отолитов.

Ключевые слова: путассу, сардинелла, скорость роста, относительный размер отолитов, степень эксплуатации запаса

Timoshenko N.M. Fish otoliths as indicators of stock status // Trudy AtlantNIRO. 2018. Vol. 2, № 1(5). Kaliningrad: AtlantNIRO. P. 96–105.

Ratio of the otolith length and fish length under differently exploited stocks examined. Decrease in the mean value of such index with increase in fish length both in the unexploited and exploited populations was found. Different duration of the effect of natural mortality on the fishes having different growth rates is as the reason of that phenomenon in the first case. Slow-growing fish have relatively large sagittal otoliths compared to fast-growing ones of the same size. Their amount in the older age groups and, accordingly, in the large size groups decreases gradually relative to the number of the fast-growing fishes. Fishing makes this process more intensive. As a result, the trend-line of the dependence of the relative otolith size vs the fish length in the catches become to be changed with increasing intensity of the fishery. The inclination angle of this trend in blue whiting in the Porcupine-Rockall area in 1973, when there

was almost no fishing, was 75% of such slope in 2017-2018. The fisheries mortality increased from 0.2 to 0.6 for the years mentioned. Thus, there are two pairs of values characterizing the current status of the stock exploitation and providing a basis for continuing its independent estimates. Measurement of otoliths in *Sardinella* collected in 2004 and 2017 off the coast of North-West Africa, also demonstrated an increase in the angle of those trend while the intensity of the stock exploitation increased. The proposed method seems to be useful to assess the status of other stocks for which long-term otolith collections have been preserved.

Key words: blue whiting, sardinella, growth rate, relative otolith size, stock exploitation level

Введение

Оценка состояния запасов, осуществляемая с помощью сложных имитаций, нуждается в проверке независимыми методами. Это особенно актуально для слабо обеспеченных исходными данными модельных построений, когда нет уверенности ни в количественных характеристиках происходящих изменений в состоянии и структуре запаса, ни относительно направления этих изменений. В таких случаях полезно вспомнить, что под воздействием промысла меняются не только возрастная структура и улов на усилие. В запасе происходят и другие трансформации. В частности, из-за того, что медленно растущие особи достигают больших размеров за большее количество лет, чем быстрорастущие, их относительное содержание в популяции снижается. Количественно охарактеризовав этот процесс, можно использовать его для оценки состояния запаса.

Материал и методика

Использованы собранные на промысловых судах правые отолиты рыб и их оцифрованные изображения из двух районов Мирового океана. Отолиты круглой сардинеллы *Sardinella aurita* Valenciennes, 1847 были собраны в октябре–ноябре 2004 г. и 2017 г. на североафриканском шельфе между 21 и 24° с.ш. Отолиты путассу *Micromesistius poutassou* Risso, 1826 района Поркьюпайн-Роколл Северо-Восточной Атлантики собирались в феврале–мае 1973, 2017 и 2018 гг.

В пригодном для измерений виде сохранились 288 отолитов сардинеллы и 722 отолитов путассу. У путассу измерялись наибольшая длина L_0 отолитов, у сардинеллы – их передний радиус R_0 . Измерения выполнялись с помощью окуляр-микрометра при увеличении 8×2 . Затем другим оператором измерения повторялись на фотографиях отолитов с помощью программы, автоматически фиксирующей расстояние между точками. Определенные двумя способами расстояния переводились в миллиметры. Сопоставление полученных результатов позволило выявить и устранить случайные ошибки. Размеры отолитов сопоставлялись с зоологической длиной рыбы L_p . Для характеристики меры и вида связи между рядами полученных величин использованы коэффициенты ранговой корреляции. Далее величины индексов отношения радиусов отолитов к длине рыбы у сардинеллы и индексов относительной длины отолитов у путассу кратко обозначаются как **ИО** ($= L_0/L_p$ или R_0/L_p – индекс отолита).

Результаты

Полученные величины ИО сардинеллы образуют облако значений, постепенно понижающихся по мере увеличения длины особей. В этом же направлении происходило изменение ИО у половозрелой путассу. Во всех случаях темп такого уменьшения в 2017–2018 гг. был выше, чем в более ранние периоды (рис 1). Последовательности средних значений ИО, сгруппированных по сантиметровым интервалам длины взрослой рыбы (табл. 1),

поддавались описанию линейными регрессиями [Елисеева, Юзбашев, 2005]. При включении в такой анализ размерных групп, характерных для еще не полностью вступивших в промысел особей, форма общей линии тренда усложнялась (рис. 2).

Рис. 1. Средние величины ИО – отношения радиуса (Ro, А) и длины (Lo, Б-Г) отолита к длине рыбы (Lp), 95%-е доверительные интервалы средних, линейные тренды
 Fig.1. Average OI values – ratio of radius (Ro, A) and length (Lo, Б-Г) of otolith to fish length (Lp), 95% confidential intervals of means, linear trends

Таблица 1

Коэффициенты ранговой корреляции величин ИО при уровне значимости 0,05
Coefficients of rank correlation of OI values at significance level of 0.05

Сопоставляемые ряды	Самки пугассу 1973/2017, Lo/Lp	Самки пугассу 1973/2018, Lo/Lp	Самцы пугассу 1973/2017–2018, Lo/Lp	Сардинелла 2004/2017, Ro/Lp
Количество измерений	205	257	335	288
Коэффициенты Спирмена	0,89	0,95	0,68	0,48

Рис. 2. Величины ИО путассу, включая неполовозрелых особей, в пробах 2018 г. n=417
 Fig.2. OI values of blue whiting, including immature individuals, in samples taken in 2018 n=417

Обсуждение

Предложенный материал может быть полезен для выяснения вопроса – являются ли описанные закономерности характерными именно для данных видов рыб или они свойственны рыбам вообще и, далее, являются ли описанные тенденции следствием какой-то сегрегации по длине рыб в массовом материале либо имеет место свойство развития скелетных пропорций, присущее рыбам.

По-видимому, раньше других на изменение соотношений между размерами отолитов и длиной рыб по мере роста их размеров обратили внимание Темплеман и Сквайрс [Templeman, Squires, 1956], анализирувавшие сведения о массе и размерах отолитов. После обнаружения явления сезонных изменений массы отолита [Кривобок, Шатуновский, 1976] стало ясно, что размер отолита – характеристика более консервативная. Для путассу были найдены доказательства зависимости величин ИО от скорости роста и предложены пути использования этого феномена при определении возраста [Тимошенко, 1981; Timoshenko, 1982; Worsøe Clausen et al., 2001]. При анализе результатов такого рода исследований были выявлены случаи весомого воздействия на рост отолита других факторов помимо скорости роста рыбы [Reznik et al., 1989]. Следует при этом подчеркнуть, что такие результаты были получены на личинках и молоди. Для взрослых рыб в полученных на промысле пробах постепенное уменьшение отношения L_o к L_p практически всегда оказывается связанным со скоростью роста.

Второй вопрос – можно ли считать промысел причиной постепенного уменьшения величин ИО по мере увеличения размеров рыб в пробах. Отчасти ответом может быть сопоставление данных, представленных на рис. 1 и 3: у путассу этот тренд существовал и в период практически отсутствовавшего вылова. Сходную закономерность можно обнаружить и у других явно не подвергающихся промысловому воздействию видов, например арктического крючкорогого бычка *Arctiellus europeus* Knipovitsch [Светочева, Эриксен, 2013]. Выполнив по данным этих авторов деление L_o на L_p , вновь получаем нисходящий линейный тренд (рис. 4). Таким образом, и без воздействия промысла соотношение ИО в массовом материале по мере роста рыб уменьшается.

Рис. 3. Динамика вылова путассу в Северо-Восточной Атлантике [ICES, 1981, 2017]
 Fig.3. Dynamics of blue whiting catch in the North-East Atlantic [ICES, 1981, 2017]

Рис. 4. Величины отношения длины отолита крючкоротого бычка к длине его тела по исходным материалам [Светочева, Эриксен, 2013]
 Fig.4. Values of ratio of *Artediiellus europaeus* Knipowitsch otolith length to its body length based on source materials [Svetocheva, Ericson, 2013]

Третий вопрос – каков механизм связи различий в скорости роста с конфигурацией расположения значений ИО на рис.1. Для понимания основной причины различий этих трендов в разные годы следует учесть зависимость размера отолита от скорости роста рыбы. Для рыб характерна изменчивость показателей роста на индивидуальном и популяционном уровнях [Мина, Клевезаль, 1976] при наличии в любой популяции особей с чрезвычайно различающимися показателями роста. Каким образом это явление сказывается на вышеуказанных трендах можно понять, обратившись к данным об изменчивости другой характеристики запаса – полового состава уловов. Самки путассу растут быстрее самцов [Saemundsson, 1929]. Вследствие разного количества прожитых лет и вследствие более быстрого роста самок путассу крупных размеров даже при практически не существующем промысле представлена в уловах преимущественно самками, и это преимущество увеличивается по мере роста степени эксплуатации запаса (рис 3, 5).

Сходным образом формируются средние значения Lo/Lp (рис 1). Достигшая определенной длины особь в зависимости от скорости роста проживает большее или меньшее количество лет и промысловых сезонов. Допустим, половина особей запаса

растут быстро, другая половина – медленно, и по этой причине до достижения некоторой, для данного вида большой длины, вторые подвергнутся воздействию естественной и промысловой смертности в течение вдвое большего количества лет. Поэтому вторых к моменту достижения названной длины будет меньше, чем быстрорастущих. Соответственно, средняя величина ИО в этой размерной группе будет меньше, чем она могла бы быть при отсутствии промысла. Если бы все рыбы росли одинаково, а естественной смертности не было – линии трендов на рис. 1, вероятно, были бы параллельны оси абсцисс. С другой стороны, при предположении об отсутствии промысловой смертности наклон этого тренда соответствовал бы воздействию естественной смертности на набор отолитов у рыб с разными скоростями роста. Близкая к этому ситуация имела место в 1973 г., когда масштабы промысла путассу были невелики (рис. 3).

Рис. 5. Доля самок путассу в промысловых уловах в районе Западно-Европейской котловины
 Fig.5. Share of blue whiting females in commercial catches in the area of West-European Basin

Рис. 6. Динамика вылова круглой сардинеллы в Центрально-Восточной Атлантике [FAO, 2017]
 Fig.6 Dynamics of round sardinella catch in the Eastern-Central Atlantic [FAO, 2017]

С ростом степени эксплуатации запаса можно ожидать увеличения наклона этого тренда из-за роста в нем доли рыб с высокой скоростью роста. Очевидно, это и происходило по мере роста масштабов промысла путассу. Если бы он увеличивался и уменьшался в той же пропорции, что и величина запаса, наклон тренда не должен был меняться. По такой же причине, по-видимому, увеличился наклон линии тренда и у

сардинеллы, степень эксплуатации запаса которой в последние годы (рис. 6) серьезно возросла [FAO, 2017]. Разумеется, этот наклон как независимый критерий степени эксплуатации характеризует накопленную, интегральную ее величину подобно тому, как обусловленный определенным сочетанием численности рыб разных возрастов наклон «кривой улова» способен давать представление об интегральной величине общей смертности. Преимуществом описываемой зависимости и возможных на ее основе дальнейших построений является отказ от использования возрастных определений, надежность которых не всегда удовлетворительна.

При интенсивном промысле в уловах среди крупных рыб уже почти не встречаются медленно растущие особи. Они изымаются из запаса в ходе многократно повторявшихся промысловых сезонов. Неудивительно, что после воздействия промысла меняются и оценки размеров наступления половой зрелости и параметров роста, рассчитанные по новой структуре вылова. Такие изменения зачастую интерпретируются как свойство популяции рыб реагировать на пресс промысла [Никольский, 1974]. Соглашаясь с такого рода выводами, на основе приведенных материалов представляется обоснованным уточнить, что дело при этом не столько в изменениях скорости роста у особей популяции, сколько в разной продолжительности пребывания в запасе рыб с различающимися показателями роста. Такой процесс не может не существовать, в то время как процесс ускорения роста особей популяции как реакции на снижение плотности заселения нуждается в доказательствах. Это, впрочем, не меняет сути дела – средняя скорость роста в любом случае меняется и дает основания для выводов о степени эксплуатации запаса. Аналогичным образом на изменение состояния запаса указывает и изменение темпа наступления половой зрелости независимо от того, фиксируется ли оно в пробах как результат изменений темпа метаболизма или как результат описанной селективности по скорости роста.

Четвертый вопрос – какие обстоятельства могут влиять на качество оценки степени эксплуатации по размерам отоликов. Прежде всего, следует иметь в виду, что наклон выстраиваемого непосредственно по облаку значений ИО тренда может меняться в зависимости от количества измерений отоликов в размерных группах, поэтому правильнее формировать его на основе средних показателей по размерным интервалам. Если измерений мало и доверительные пределы слишком широки – допустимо уменьшить их посредством привлечения материалов следующего или предыдущего года (см.: рис 1В). Такое дополнение не противоречит основной идее – оценке интегрального показателя наклона тренда, значение которого складывается в течение нескольких лет.

Рис. 7. Величины ИО молоди путассу в уловах на банке Роколл в августе 2000 г. и феврале 2001 г.

Fig.7. OI values of blue whiting juveniles in the catches in the Rockall Bank area in August 2000 and February 2001

На выводы в этой области может влиять и выбор сезона сбора данных, поскольку доступность для облова рыбы в разном биологическом состоянии нередко существенно различается. На рис. 7 представлены данные об отолитах путассу мелких размеров. Можно было бы предположить, что в феврале на место обитавшей на участке рыбы пришла другая, с иными значениями ИО. На самом деле это происходящая от одного и того же короткого весеннего нереста на удаленной от шельфа подводной возвышенности неполовозрелая рыба, которая не совершает каких-либо протяженных миграций. В августе это была 0-группа. Осенью рыбы с быстрым ростом достигли длины, например, 15 см. К февралю она должна вырасти до размеров, характерных для правой части рис. 7. На смену ей в эту размерную группу войдут медленнорастущие рыбы, обитавшие здесь же в августе. Но они тогда были совсем мелкими и не все из них присутствовали в уловах. Рыб такой же длины с такими же размерами отолитов в феврале уже не будет – нерест непродолжителен, и такие особи, которые родились бы на полгода позже и росли в том же темпе, отсутствуют. Если для изучения зависимости ИО взять материал, например, из левой и правой частей графика зимой, а из центральной части – летом, можно прийти к выводу об аллометрическом характере роста отолитов. Если же требования о месте и времени сбора отолитов соблюдены – отклонения ИО от характерных значений в сторону увеличения и уменьшения будут равновероятны.

Важен и выбор первой точки для построения тренда, чтобы и в дальнейшем анализ можно было начинать с такого же размерного интервала. Быстрорастущие особи раньше достигают промысловой длины, поэтому с началом промыслового периода жизни доля таких рыб в когорте, но не в уловах, постепенно снижается. Длина, при которой рыба вступает в промысел, не является точной величиной и представляет собой некий интервал в левой части диаграмм размерного состава промысловых уловов. Присутствие в нём особей с признаками быстрого роста еще не сопровождается ростом доли таких рыб в уловах. Наоборот, по мере вхождения в такой размерный интервал отстававших в росте рыб средняя величина ИО может увеличиваться (рис. 2). В дальнейшем, когда промысловых размеров достигают все особи поколения, рыбы с разными скоростями роста подвергаются облову с одинаковой интенсивностью. В когорте складывается определенное количественное соотношение между быстро и медленно росшими особями. Независимо от того, каково это соотношение, в запасе в целом оно начинает сдвигаться в сторону преобладания быстрорастущих рыб. Особи разных поколений постепенно достигают некоторой определенной длины. Медленнорастущие особи достигают ее за большее количество лет. Интенсивность промыслового воздействия для всех рыб одинакова, поэтому с её увеличением среди рыб названной длины остается всё меньше медленнорастущих. В динамике величин соотношения ИО относительно размерного ряда происходят соответствующие изменения – в правой части размерного ряда (рис. 1 А-Г) преобладают отметки, характерные для быстрого роста. Темп эволюции этого признака неизбежно должен меняться по мере изменения интенсивности эксплуатации запаса. Рисунки 1Б-Г иллюстрируют возможность количественной оценки степени такого изменения, чему способствует близкая к линейной форма зависимости средних характеристик скорости роста отолита от длины путассу. В 1973 г. наклон такого тренда составляет $-0,0003$. Он складывался под воздействием естественной смертности и незначительного по масштабам вылова, который в 1960–1972 гг. был минимален (рис. 3), ввиду чего интегральную величину мгновенной общей смертности можно считать приближающейся к естественной смертности – 0,2. В соответствии с длительностью жизненного цикла последовательность значений показателя скорости роста в 2017–2018 гг. сложилась под воздействием вылова 2004–2016 гг. Величина общей смертности в промысловом диапазоне возрастов в 2017 г. составила 0,6 [ICES, 2017], что соответствует наклону тренда $-0,0004$ на рис. 1Б. Таково же его значение и по данным, собранным в 2018 г. (рис 1В).

Таким образом, имеются два сочетания величин, связанных с состоянием данного запаса, и накопление таких пар значений могло бы обеспечивать получение представления о степени его эксплуатации при отсутствии возможности ее оценки традиционными способами. Однако этот подход корректен лишь при условии выбора в качестве первой точки для построения тренда такого размерного класса, при котором вся рыба действительно вступила в промысел.

Полезно также, хотя и трудноосуществимо, получение доказательств отсутствия у исследуемого вида межгодовых и межкогортных флюктуаций зависимости L_0/L_p от темпа роста. Маловероятное существование таких флюктуаций можно было бы доказать лишь посредством прижизненных измерений отолитов. Как правило, признаки аллометрии роста их длины делают при анализе массового материала из интенсивно облавливаемых популяций [Апс и др., 1990], формирование которого происходит под воздействием описанных выше процессов селективной элиминации, и не обнаруживают у слабо облавливаемых [Gombo, 1991]. Для молодежи сардины удалось выявить признаки сезонных изменений величин ИО [Thomas, 1983], но при этом не было оснований утверждать, что носители разных величин ИО в разное время присутствовали в запасе в одинаковом соотношении. Можно полагать, что, как и у путассу (рис. 7), у мелкой сардины такой эффект связан с наличием или отсутствием в уловах в конкретный период рыбы определенной длины с определенным темпом роста. В течение жизни особи возможны изменения характера роста, для личинок и молодежи иногда удается даже доказывать наличие «компенсационного роста», но у взрослых рыб после периода такого ускорения заметных изменений траектории роста не происходит. Они, как и другие особи популяции, могут считаться носителями определенной скорости роста. Во всяком случае, при снижении интенсивности промысла «увеличение плотности группировок рыб и ограничение ресурса сами по себе не являются причиной роста индивидуальной изменчивости роста» [Дгебуадзе, 2001], а «процессы, связанные с плотностью, затухают с возрастом рыб до такой степени, что влияние плотности на рост редко может быть обнаружено у старших возрастных групп» [Кушинг, 1979]. Даже для молодежи «начиная с определенного уровня уменьшение плотности посадки приводит лишь к очень небольшому увеличению веса рыбы» [Поляков, 1975]. Поэтому, хотя пробы из промысловых уловов каких-либо видов рыб, возможно, охарактеризуют связь между L_0 и L_p как нелинейную, это может соответствовать истинному положению для запаса в целом, особенно при интенсивной убыли от внешних причин. Но для отдельной взрослой особи в случаях эквидистантного роста отолита логичнее считать ее линейной. Что же касается рассмотренных здесь материалов, то если даже допустить, что в условиях изменившейся степени эксплуатации запаса линии тренда меняют свое положение не по изложенной схеме, а из-за каких-то изменений индивидуальных величин ИО, это не создает препятствий для применения данных о трендах ИО в качестве инструмента оценки состояния запаса.

Список литературы

Апс Р.А. Аллометрия роста балтийского шпрота / Апс Р.А., Гентцен В., Широков С.В., Устинова Л.А. // *Fischerei-Forschung*, 1990. Т. 28. S. 28–31. / Electronic resource / – Mode of access:

<http://www.oceandocs.org/bitstream/handle/1834/9577/R.Aps.B.Gentcen.S.Shirokov.L.Ustinova.1990.pdf?sequence=1>

Дгебуадзе Ю.Ю. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 2001. 276 с.

Елисеева И.И., Юзбашев М.М. Общая теория статистики. М.: Финансы и статистика, 2005. 657 с.

Кривобок М.Н., Шатуновский М.И. Влияние созревания половых желез балтийской трески (*Gadus morhua callarias* L.) на весовой рост ее отолигов // Вопр. ихтиол., 1976. Т. 16, вып. 3 (98). С. 454–460.

Кушинг Д.Х. Морская экология и рыболовство. М.: Пищевая промышленность, 1979. 288 с.

Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. М.: Наука, 1976. 291 с.

Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб. М.: Пищевая промышленность, 1974. 447 с.

Поляков Г.Д. Экологические закономерности популяционной изменчивости рыб. М.: Наука, 1975. 159 с.

Светочева О.И., Эриксен Е. Морфологическая характеристика отолигов некоторых донных рыб Баренцева моря // Вест. Кольского науч. центра РАН, 2013. Т. 4 (15). С. 91–104. / Electronic resource / – Mode of access: <https://cyberleninka.ru/article/v/morfologicheskaya-harakteristika-otolitov-nekotoryh-donnyh-ryb-barentseva-morya>

Тимошенко Н.М. Некоторые результаты исследований роста и миграций путассу в Кельтском море // ЦНИИРЭИРХ. Деп. 10.12.1981, № 357. 21 с.

FAO, 2017. FAO/CECAF Working Group on the Assessment of Small Pelagic Fish off Northwest Africa // FAO/CECAF, Nouadhibou, Mauritania, 22–27 May 2017. (In press). / Electronic resource / – Mode of access: <https://www.fao.org/fishery/nems/40939/en>.

Gombo D. Otolith size versus weight and body-length relationship for eleven fish species of Baja California, Mexico // Fishery Bulletin, 1991. Vol. 89 (4). P. 701–706.

ICES, 1981. Blue whiting assessment working group report // Copenhagen, 6–12 May 1981. ICES C.M. 1981/ H:12. 51 p. / Electronic resource / – Mode of access: https://community.ices.dk/ExpertGroups/wkarblue2/2017%20Meeting%20docs/02.%20Background%20documents/Papers/CM_1981_H_12.pdf#search=Blue%20whiting%20assessment%20working%20group%20report (Data of access 10.06.2018).

ICES, 2017. Report of the Working Group on Widely Distributed Stocks (WGWISE) // ICES CM 2017/ACOM: 23 (30 August – 5 September 2017). Copenhagen. 34 p.

Reznik D., Lindbeck E., Bryga H. Slower growth results in larger otoliths // An experimental test with Guppies (*Poecilia reticulata*) // Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 1989. Vol. 46, № 1. P. 108–112.

Saemundsson B. On the age and growth of the coalfish (*Gadus virens* L.), the Norway cod (*Gadus esmarki* Nilsson) and the poutassou (*Gadus poutassou* Risso) in Icelandic waters // Medd. Komm. Havundersogelser, Ser. Fiskeri. Kobenhavn, 1929. Bd 8, № 7. P.1–37.

Templeman W., Squires H.J. Relationship of otolith lengths and weights in the haddock *Melanogrammus aeglefinus* (L.) to the rate of growth of the fish // Journal of the Fisheries Research Board of Canada, 1956. Vol. 13 (4). P. 467–487.

Thomas R.M. Seasonal variation in the relationship between otolith radius and fish length in the pilchard off South West Africa // S. Afr. J. Mar. Sci., 1983. Vol. 1. P. 133–138.

Timoshenko N. Preliminary results of studies on blue whiting from the areas south of Ireland // ICES C.M. 1982/HL25. 1982. 36 p.

Worsøe Clausen L. [et al.]. Report of the Blue Whiting Otolith Ageing Workshop. ICES Planning Group on Commercial Catch, Discards and Biological Sampling (PGCCDBS) / Worsøe Clausen L., Power G., Timoshenko, N., Tangen O. DIFRES, (Hirtshals, 13–16 June 2005). 2005. 36 p. URL: <https://community.ices.dk/ExpertGroups/wkarblue2/2017%20Meeting%20docs/02.%20Background%20documents/Papers/whb.agewk2005.pdf#search=PGCCDBS%20No%201639%2F2001>