

综 述

# 鱼类生产力研究的方法与进展

## METHODS AND ADVANCES ON FISH PRODUCTION

张堂林 崔奕波

(中国科学院水生生物研究所, 武汉 430072)

ZHANG Tang-Lin, CUI Yi-Bo

(Institute of Hydrobiology, CAS, Wuhan 430072)

关键词 鱼类生产力, 种群生态学

KEYWORDS Fish production, Population ecology

鱼类生产力的研究, 大约始于 40 年代, 因研究群落代谢和深入研究种群生态学(population ecology) 的需要而被提出[ Ivlev 1945, Ricker 1946], 随后得到了迅速的发展。鱼类生产力是种群现存量、补充量、生长和死亡等重要种群参数的综合体现, 不仅可用于评价水体生态系统的变化对种群的影响, 而且可用于估算鱼类种群最适捕捞量, 因此在渔业管理中有着重要的意义。国外许多学者在河流和湖泊广泛开展了鱼类生产力研究, 但是, 在国内有关这方面的资料特别少。本文介绍了鱼类生产力概念、研究方法及进展。

## 1 生产力的概念

Ivlev[ 1945] 最先提出生产力的定义, 即“生产力是某个种群在一定时间内合成的组织量, 即使不是所有的成员都可以存活到那段时间的末期”。后来, Chapman [ 1978] 又对生产力进行了定义, 即“生产力是种群中所有成员在一年中的任何时间生长量的总和”。在许多早期的渔业出版物中, 生产力常被误为人类利用的鱼产量(Yield), 或与其它概念相混淆, 因此, Chapman 强调要正确使用“生产力”这个概念。

生产力可以用干重、湿重或鲜重、氮含量或能量含量测定。从理论上讲, 按能量测定生产力是最真实、合理的, 具有可比性, 特别是在研究生态系统的物流和能流时更应如此。但是几乎所有的生产力测定都是以重量为标准; 若有必要, 则可将生物量换算成能量。由于单位体重的能量是随季节、年龄和性别等变化的, 因此在换算时应该考虑这些变化, 否则难以得到可靠的结果。生产力常用的单位是  $g \cdot m^{-2} \cdot yr^{-1}$ 、 $kg \cdot hm^{-2} \cdot yr^{-1}$  或  $kcal \cdot hm^{-2} \cdot yr^{-1}$ 。

## 2 生产力研究的方法

### 2.1 计算方法

#### 2.1.1 Allen 图形法

用在  $t$  时间的种群数量  $N_t$  对平均个体重量  $W_t$  作图, 可以得到一条曲线, 即为 Allen 曲线。从理论上讲,

国家自然科学基金资助项目(湖泊食鱼性鱼类生产潜力估算方法的研究), 39670575 号, 中国科学院资源与生态环境局资助项目(长江中下游浅水湖群比较湖沼学研究), KZ951- A1- 102 号和 KZ951- B1- 104 号及国家“九五”攻关课题资助项目(湖群规模化养殖技术研究), 96- 008- 02- 03 号。

收稿日期: 1998- 04- 28

曲线与 X 轴所夹的面积即为生产力。如果取样间隔为 1 个月, 则全年生产力(P) 为各月生产力之和, 计算公式[ Pitcher 1982] 为:

$$P = \sum_{i=0}^{12} P_i = \sum_{i=0}^{12} \bar{N}_i (W_{i+1} - W_i) = \sum_{i=0}^{12} \bar{N}_i \cdot \Delta W \approx \int_0^{12} \bar{N}_i dW \quad (1)$$

在使用 Allen 曲线时, 不需要生长和死亡有固定的模型, 只需要 t 时刻  $N_t$  和  $W_t$  的数据, 据此可以构成曲线, 然后按上述公式或利用求积仪可计算出生产力。用 Allen 图形法计算生产力, 比较直观、简便, 在鲑科鱼类生产力研究中, 这种方法的使用频率为 73% [Mann 和 Penczak 1986]。

### 2.1.2 Ricker 公式法

如果瞬时增长率(G) 和瞬时死亡率(Z) 是恒值, 即生长和死亡都是指数形式, 那么在  $\Delta t = t_2 - t_1$  期间生产力(P) 的有关计算公式[ Chapman 1971] 为:

$$G = \frac{\ln W_2 - \ln W_1}{t_2 - t_1} \quad (2) \quad Z = \frac{-(\ln N_2 - \ln N_1)}{t_2 - t_1} \quad (3)$$

$$\bar{B} = \frac{B_0(e^{(G-Z)} - 1)}{G - Z} \quad [G > Z] \quad \text{或} \quad \bar{B} = \frac{B_0(1 - e^{-(Z-G)})}{Z - G} \quad [G < Z] \quad (4) \quad P = G \cdot \bar{B} \quad (5)$$

上式中,  $W$ - 平均个体重量,  $N$ - 种群数量,  $\bar{B}$ - 平均生物量(在  $\Delta t$  期间),  $B_0$ - 起始生物量,  $e$ - 自然数。

式 5 是 Ricker[ 1946] 提出的, 尽管该公式后来被 Allen 进一步发展, 但是一般仍然将之称为 Ricker 式。虽然该式是按指数生长和死亡推导出来的, 但它并不意味着种群或个体一定是指数生长和死亡。一般而言, 只要  $\Delta t$  较小(如一个月), 生长和死亡可以视为近似的指数模型, 在这种情形下, 可以应用式 5。在实际应用中, 一般用  $\bar{B} = (B_1 + B_2) / 2$  计算  $\Delta t$  的平均生物量。但是, 在鱼类生活史的早期阶段的计算只能使用式 4, 因为 Z 非常大, 且数量急剧变化[ Chapman 1971]。

### 2.1.3 其他方法

如果事先知道生长和死亡属于哪类模型, 那么可直接应用数学方法计算生产力, 这样可以节省许多人力和物力。Allen[ 1971] 详细地论及了这个问题, 并提出了不同的生长和死亡模型组合时的生产力、平均生物量及  $P/\bar{B}$  系数的计算公式。由于公式繁多, 在此没有列出。

## 2.2 误差估算

Chapman[ 1978] 提出了生产力的近似方差的估算方法。假定种群大小(N) 和生长的样本是在非常短的时间间隔内获得的, 那么

$$\begin{aligned} \bar{B} &= (B_1 + B_2) / 2 \quad V(\bar{B}) = \frac{1}{4} [V(B_1) + V(B_2)] \\ V(P) &= V(G, \bar{B}) = G^2 V(\bar{B}) + \bar{B}^2 V(G) + 2G \bar{B} \text{COV}(G, \bar{B}) \\ \text{COV}(G, \bar{B}) &= r \sqrt{V(G) V(\bar{B})} \quad (r = G \text{ 与 } \bar{B} \text{ 的相关系数}) \\ V(G) &= \frac{k \sum G_i^2 - (\sum G_i)^2}{k(k-1)} \quad (k = \text{估算 } G \text{ 的样本数量}) \end{aligned}$$

式中,  $V$  为方差,  $\text{COV}$  为协方差, 其它符号意义同上。根据以上公式, 可以计算出在一个较短时间间隔内生产力的方差。生产力的 95% 置信限为  $P \pm 2 \sqrt{V(P)}$ 。但是, 应该注意,  $W$ 、 $G$ 、 $B$  是在同一时间测定的, 种群大小常常是依据标志回捕法获得的,  $W$  是根据实际测定的重量计算的, 而不能用根据长度换算的数据, 因为这样的换算必然会增加  $G$  的误差, 以致在计算  $V(P)$  时也得考虑这种误差。

## 2.3 取样次数

在鱼类生产力研究中, 一周年中的种群取样次数不等, 一般是 2~ 5 次, 如 Hanson 和 Waters[ 1974]、Petrovsky 和 Waters[ 1975] 和 Kelso[ 1988], 大部分研究每年只有一次取样, 并用生长推算的数据计算生产力, 如 Penczak[ 1992]; 极少的研究是每隔一个月取样的, 如 Staples[ 1975]。Chapman[ 1971] 讨论过取样次数问题, 他指出, 如果  $G$ 、 $Z$  是平行变化的, 取样间隔时间延至数月甚至一年是可以的, 但是这种情况是罕见的, 因此不能做

这样的假设。野外条件和调查者的目的是确定取样次数的决定因素, 当  $G$ 、 $Z$  没有剧烈变化时, 每月或每隔一个月取样一次可能是满意的。在生长快和死亡率高的阶段, 每半月取样一次是比较好的, 特别是为了获得种群数量和个体平均重量的数据。但是, 在一个较小的生境内进行研究时, 过于频繁的取样对鱼类种群可能产生较大的干扰。

### 3 生产力

在北美河流中, 鱼类生产力变幅为  $0.01 \sim 9.26$  (均值为  $1.16$ , 下同)  $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$ , 在欧洲河流中, 则变动于  $0.01 \sim 52.8$  ( $4.52$ )  $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$ 。对于在河流中广泛分布的鲑科鱼类, 生产力变化于  $0.01 \sim 54.7$  ( $8.16$ )  $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$  [Mann 和 Penczak 1986]。在湖泊中鱼类生产力变化于  $0.01 \sim 62.5$  ( $4.15$ )  $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$  [Downing 和 Plante 1993]。由此可知, 不同鱼类的生产力有很宽的变幅, 这从一个侧面反映了鱼类之间在丰度、生长和死亡等方面存在较大的差异。除了种类之间的差异外, 同种鱼类的不同种群的生产力也存在较大的差异, 在河流中 11 个溪红点鲑 (*Salvelinus namaycush*) 种群的生产力变化于  $0.64 \sim 30.0$   $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$  [Mann 和 Penczak 1986], 在湖泊中 10 个河鲈 (*Perca fluviatilis*) 种群的生产力为  $0.24 \sim 7.82$   $\text{g} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$  [Downing 和 Plante 1993], 这种差异可能与水体生产力水平有关。

Randall 等 [1995] 比较分析了河流 ( $n=55$ ) 和湖泊 ( $n=22$ ) 中的鱼类生产力数据, 发现河流中鱼类群落的平均生产力约为湖泊的 3 倍, 这主要归因于河流中有很高的鱼类密度和较大的生物量。一般而言, 在河流中, 特别是上游, 生物群落常常是异养型, 依赖外源物质作为营养源; 相反地, 湖泊生物群落则是自养型的。与湖泊相比, 河流与其周围的陆生环境有着更密切、更广泛的联系, 这可能是河流中鱼类生产力较高的根本原因。

### 4 $P/\bar{B}$ 系数

$P/\bar{B}$  系数又称为周转率 (Turnover ratio) [Waters 1969], 是在一定时间内 (通常为一年) 鱼类种群生产力与平均生物量的比值 [Allen 1971]。在北美河流中鱼类的  $P/\bar{B}$  系数变化于  $1.13 \sim 3.92$  (均值为  $2.87$ , 下同), 在欧洲河流中  $P/\bar{B}$  系数变幅为  $0.20 \sim 3.58$  ( $1.26$ ), 河流中的鲑科鱼类  $P/\bar{B}$  系数变幅为  $0.48 \sim 2.70$  ( $1.30$ ) [Mann 和 Penczak 1986]。在湖泊中鱼类  $P/\bar{B}$  系数变化于  $0.2 \sim 5$  [Downing 和 Plante 1993]。

同种鱼类在同一水域中,  $P/\bar{B}$  系数也有一定的变化, 特别是当环境不稳定时。在 Valley 河, 溪红点鲑在 15 年的  $P/\bar{B}$  系数变化于  $0.98 \sim 1.86$ , 鳟 (*Salmo trutta*) 变动于  $0.43 \sim 2.30$  [Waters 1983]。鲑科鱼类的  $P/\bar{B}$  系数与种群年龄组的数量有关, 随着年龄组数量的增加,  $P/\bar{B}$  系数有减小的趋势; 对于给定的种类, 不同年龄组的强度也影响  $P/\bar{B}$  系数, 较强的年轻年龄组可以增大  $P/\bar{B}$  系数, 相反地, 较弱的年轻年龄组会降低  $P/\bar{B}$  系数 [Waters 等 1990, Waters 1992]。但是, 河流中大部分鲑科鱼类的  $P/\bar{B}$  系数变化于  $1.0 \sim 1.5$ , 比较稳定, 可以根据它们平均的  $P/\bar{B}$  系数和实测的平均生物量估算鲑科鱼类的生产力 [Waters 1992]。Mann 和 Penczak [1986] 也认为鲑科鱼类的  $P/\bar{B}$  系数完全可以应用于渔业管理, 利用  $P/\bar{B}$  系数和平均生物量计算生产力是一条很有希望的捷径, 但同时指出, 这样的计算只能粗略地估算生产力, 因为平均生物量有着较宽的置信区间。对于非鲑科鱼类, 由于资料不多, 从现有的数据看,  $P/\bar{B}$  系数变幅较大, 比较分散, 还需要进行广泛、深入的研究。

Banse 和 Mosher [1980] 和 Dickie 等 [1987] 依据少量样本数据, 发现性成熟个体的平均体重 ( $W$ ) 对  $P/\bar{B}$  系数有负影响, 且它们之间的关系为:  $\lg P/\bar{B} = a - b \lg W$ 。Downing 和 Plante [1993] 收集并分析了自 1969 年以来有关湖泊鱼类生产力的数据, 发现鱼类周年生产力 ( $P$ ,  $\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$ ) 与平均生物量 ( $\bar{B}$ ,  $\text{kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ ) 及最大个体重量 ( $W_{\max}$ ,  $g$ ) 之间的关系为:  $\lg P = 0.32 + 0.91 \lg \bar{B} - 0.17 \lg W_{\max}$  ( $R^2 = 0.84$ ,  $n = 100$ ,  $P < 0.0001$ )

从以上方程可以看出: (1) 与  $\lg \bar{B}$  有关的斜率接近于 1, 这表明鱼类种群的生产力与生物量呈正相关, 且  $P/\bar{B}$  并不随  $\bar{B}$  的变化而显著地变化; (2)  $P$  和  $P/\bar{B}$  与  $W_{\max}$  呈负相关, 由此推知, 大型鱼类种群  $P/\bar{B}$  系数应该比小型鱼类低。由于  $P/\bar{B}$  系数与  $\bar{B}$  没有系统相关, 给定的鱼类种群的平均  $P/\bar{B}$  系数可以应用于相同种群的生产力估算 [Downing 和 Plante 1993]。

## 5 生产力研究中的特殊情形

### 5.1 0 龄鱼的生产力

在鱼类生产力研究中,0 龄鱼的生产力常被忽视,主要原因是难以估算 0 龄鱼的起始种群数量。在许多研究中,0 龄鱼起始种群数量一般是根据种群繁殖力估算的,假定起始种群数量为种群繁殖力的 1%,起始种群的个体重量常用成熟卵粒的平均重量表示,如 Penczak[1992]。一般而言,0 龄鱼的生长和死亡符合指数模型,只要能够估算 0 龄鱼在当年起始和结束时的数量和个体平均重量,就可以通过 Ricker 式估算 0 龄鱼的生产力[Chapman 1971]。

在许多鱼类种群中,0 龄鱼对总生产力的贡献是比较大的。在 Valley 河,溪红点鲑在连续 4 年中 0 龄鱼生产力占总生产力的 34.4%~70.7%,粘杜父鱼(*Cottus cognatus*)则为 65% [Petrovsky 和 Waters 1975],在河流中许多鱼类 0 龄鱼对总生产力的贡献变化于 28%~84%,平均为 58% [Mann 和 Penczak 1986]。

### 5.2 性产物的生产力

从理论上讲,性产物的生产力应该与体组织分开估算,因为它们的能量含量存在一定的差异。在这种情况下,生产力倾向于用能量做单位,以便将性产物的生产力和体组织的生产力合并。Chapman[1971]论及过性产物和体组织的生产力问题,并讨论过它们与取样时间的关系。性产物生产力可以通过排出的性产物的重量得到估算。Staples[1975]用下式估算性产物的生产力( $P_s$ ):  $P_s = W_s N$ ,式中  $W_s$  为每尾鱼排出的性产物的平均重量, $N$  为给定年龄组的鱼数。Goldspink[1978]也通过类似的方法估算了拟鲤性产物的生产力。

对于不同的种类,性产物的生产力变化较大。米氏杜父鱼(*Cottus gobio*)的性产物生产力占总生产力的 0.9%~7.5%,河鲈大约为 50%,短头鳊塘鳢(*Philypnodon bruceps*)性产物生产力占总生产力的 0.96% [Staples 1975],Backiel[1971]发现几种鱼类的性产物生产力占总生产力的比例平均为 10%,且生长缓慢的种类所占的比例较高。

## 6 影响鱼类生产力的主要外在因子

### 6.1 鱼类种群的更新和开发

许多温水鱼类处于平衡状态时密度高,生长缓慢, $P/\bar{B}$  系数低[Backiel 和 Le Cren 1967]。对于未开发种群,这种情况可能是存在的,其生产力往往平衡了自然死亡率。在渔业管理中,常常希望用捕捞死亡率替代一部分自然死亡率,并通过这种适度调节提高剩余种群的生产力。因开发种群由年轻的快速生长的年龄组构成,其生产力高于没有开发的种群[Downing 和 Plante 1993]。但是 Clady[1975]对两个湖泊中的一个未开发的鱼类种群进行了连续三年的模拟捕捞,并没有提高剩余种群的生产力和  $P/\bar{B}$  系数。然而他认为试验期限可能太短,尚若延长,则结果可能会有所不同,补偿反应有可能在三年之后出现。Clady[1975]认为,在未开发种群中,如果存在种内竞争,通过开发可以增加剩余种群的生产力。

种群的更新和开发有个适度的问题,渔获量不能超过种群的生产力,否则,最终导致种群走向衰亡[Downing 和 Plante 1993]。鱼类种群的生物量、生产力与持续渔获量的关系,一直是渔业生态学者特别关注的一个重要领域。但是很少有人同时测定鱼类生产力和持续渔获量。Downing 和 Plante[1993]认为初级生产力能够很好地预测鱼类群落的生产力。Oglesby[1977]发现已知初级生产力的湖泊,大约 10% 的鱼类群落生产力可被持续利用。Downing 和 Plante[1993]讨论过持续渔获量与现存量和生产力的关系,假设持续渔获量为鱼类种群生产力的 10%,那么鱼类种群现存量的很小部分能够被持续利用,虽然对于热带小型鱼类,这样计算的持续渔获量可高达 50% 的现存量;但是 80% 的湖泊其鱼类种群的持续渔获量小于  $4 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$ 。

## 6.2 捕食

捕食对鱼类生产力可能产生影响。O' Connor 和 Power[1973]估算了 Bill 湖的溪红点鲑的生产力, 由于该湖鳗(*Anguilla rostrata*)的产量相当高, 它主要捕食溪红点鲑(占食物体积的 56%), 且与被食者存在食物竞争, 导致溪红点鲑的生产力非常低, 只有  $0.34 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$ 。他们认为这主要归因于捕食者的严重影响, 因为在其他几个没有鳗的类似湖泊, 溪红点鲑的生产力相当高, 在 Matamek 湖, 为  $3.14 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$ , 在 ⊙ 湖和 Macrae 湖, 分别为 1.6 和  $4.34 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$ 。

## 6.3 湖泊的营养状况及水体生产力

鱼产量是鱼类生产力的一部分, 鱼产量的限制因子可能也是生产力的限制因子。许多研究者通过统计分析, 发现初级生产力、总溶解固体物质、总磷、平均水深、土壤形态指数(Morphoedaphic index)能够较好预测湖泊或水库的鱼产量[Liang 等 1981, Prepas 1983, Ryder 1982, Quires 1990]。Downing 等[1990]发现湖泊中整个鱼类群落的生产力与藻类生产力和总磷密切相关; 通过大量数据分析, 发现鱼类种群生产力与总磷也存在正相关, 虽然土壤形态指数是预测鱼产量的一个重要指标, 在渔业管理上常被使用, 但是, 当鱼类周年平均生物量和最大个体重量被考虑进去的时候, 它与鱼类生产力没有显著相关( $P > 0.05$ ) [Downing 和 Plante 1993]。

McQueen 等[1986]试图确定生产者和消费者在控制鱼类群落结构方面的相对重要性, 鱼类种群生产力与总磷的正效应表明水体生态系统中存在着上行(Bottom-up)机制, 即每个营养水平受到其次级营养水平的限制, 在淡水中上层生态系统(Freshwater pelagic ecosystems)中每个营养级潜在的最大生物量最终由营养物的可供程度决定的。

## 6.4 湖泊酸化

湖泊酸化对鱼类生产力和生长有负的影响。Schindler 等[1985]的试验结果表明鱼类的生产力随着 pH 下降而急剧降低; 酸化湖泊鱼类生产力低, 可能归因于食物贫乏, 因为低 pH 对浮游生物、底栖动物有负的影响。在湖泊中, 当 pH=4 时, 鱼类种类几乎完全绝灭[Rahel 和 Magnuson 1983]。

## 6.5 纬度

温度影响鱼类生长和能量的转化率, 纬度对鱼类生产力的影响可能是通过温度起作用。鱼类种群的生产力与周年的平均气温相关[Downing 和 Plante 1993, Beamish 和 Bouillon 1993]。粘杜父鱼在纬度截然不同的水域, 生产力存在较大的差异, 在 Valley 河中生产力和  $P/\bar{B}$  系数分别为  $5.94 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$  和 1.2 [Petrovsky 和 Waters 1975], 然而在一个极冷的较高纬度的 Toolik 湖, 生产力和  $P/\bar{B}$  系数分别只有  $0.40 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2} \cdot \text{yr}^{-1}$  和 0.36 [McDonald 等 1982]。

## 6.6 洪水和泥沙

在河流中, 洪水及其携带的泥沙对鱼类生产力有着较大的影响。在 Valley 河, 1965~1966 年的特大洪水及泥沙严重地降低了鲟鱼卵和幼鱼的成活率, 导致 1965 世代的统计群生产力(Cohort production)只有  $15 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$ , 但是没有受到洪水和泥沙影响的 1968 世代的统计群生产力却为  $190 \text{ kg} \cdot \text{hm}^{-2}$  [Hanson 和 Waters 1974]。洪水携带的泥沙还可能通过减少饵料生物而间接地影响鱼类生产力[Waters 1982, 1988]。

## 参 考 文 献

- Allen K R. 1971. Relation between production and biomass. J Fish Res Bd Can. 28: 1573~1581  
 Backiel T, Le Cren E D. 1967. Some density relationships for fish population parameters. In: Gerking S D, ed. The biological basis of freshwater fish production. Oxford: Blackwell Sci Publ. 261~293

- Backiel T. 1971. Production and food consumption of predatory fish in the Vistula River. *J Fish Biol.* 3(4): 369~ 405
- Banase K, Mosher S. 1980. Adult body-mass and annual production/biomass relationships of field populations. *Ecol Monogr.* 50: 355~ 379
- Beamish R J, Bouillon R. 1993. Pacific salmon production trends in relation to climate. *Can. J Fish Aquat Sci.* 50(5): 1039~ 1044
- Chapman D W. 1971. Production. In: Ricker W E, ed. *Methods for assessment of fish production in fresh waters.* IBP Handbook No. 3. Oxford: Blackwell Sci Publ. 199~ 214
- Chapman D W. 1978. Production in fish populations. In: Gerking S D, ed. *Ecology of freshwater fish production.* Oxford: Blackwell Sci. Publ. 5~ 25
- Clady M D. 1975. The effects of a simulated angler on biomass and production in lightly exploited populations of small mouth and large mouth bass. *Trans Am Fish Soc.* 2: 270~ 276
- Dickie L M, Kem S R, Schwinghamer P. 1987. An ecological approach to fisheries assessment. *Can J Fish Aquat Sci.* 44 (Suppl. 2): 68 ~ 74
- Downing J A, Plante C, Lalonde S. 1990. Fish production correlated with primary productivity, not the morphoedaphic index. *Can J Fish Aquat Sci.* 47: 1929~ 1936
- Downing J A, Plante C. 1993. Production of fish populations in Lakes. *Can J Fish Aquat Sci.* 50: 110~ 120
- Goldspink C R. 1978. The population density, growth rate and production of bream, *Abramis brama*, in Jeukemeer, The Netherlands. *J Fish Biol.* 13: 499~ 517
- Hanson D L, Waters T F. 1974. Recovery of standing crop and production rate of a brook trout population in a flood-damaged stream. *Trans Am Fish Soc.* 103: 431~ 439
- Ivlev V S. 1945. The biological productivity of waters (in Russian). *Advances in Modern Biology.* 19: 198~ 220. (English version). *J Fish Res Bd Can.* 1966, 23: 1727~ 1759
- Kelso J R M. 1988. Fish community structure, biomass, and production in the Turkey lakes Watershed, Ontario. *Can J Fish Aquat Sci.* 45 (Suppl. 1): 115~ 120
- Liang Y, Melack J M, Wang J. 1981. Primary production and fish yields in Chinese ponds and Lakes. *Trans Am Fish Soc.* 110: 346~ 350
- Mann R H K, Penczak T. 1986. Fish production in rivers: A review. *Pol Arch Hydrobiol.* 33: 233~ 247
- McDonald M E, Cuker B E, Mozley S C. 1982. Distribution, production and age structure of slimy sculpin in a Arctic lake. *Env Biol Fish.* 7 (2): 171~ 176
- McQueen D J, Post J R, Mills E L. 1986. Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems. *Can J Fish Aquat Sci.* 43: 1571~ 1581
- O' Connor J F, Power G. 1973. Trout production and eels in Bill Lake, Saguenay County, Quebec. *J Fish Res Bd Can.* 30: 1398~ 1401
- Oglesby R T. 1977. Relationship of fish yield to lake phytoplankton standing crop, production, and morphoedaphic factors. *J Fish Res Board Can.* 34: 2271~ 2279
- Penczak T. 1992. Fish production in the Warta River Polland: a preimpoundment study. *Hydrobiologia.* 237: 117~ 129
- Petrovsky C E, Waters T F. 1975. Annual production by the slimy sculpin population in a small Minnesota trout stream. *Trans Am Fish Soc.* 104: 237~ 244
- Pitcher T. 1982. *Fisheries ecology.* INC: the AVI Publishing Company, 109~ 147
- Prepas E E. 1983. Total dissolved solids as a predictor of lake biomass and productivity. *Can J Fish Aquat Sci.* 40: 92~ 95
- Quires R. 1990. Predictors of relative fish biomass in lakes and reservoirs of Argentina. *Can J Fish Aquat Sci.* 47: 928~ 939
- Rahel F J, Magnuson J J. 1983. Low pH and the absence of fish species in naturally acidic Wisconsin lakes: inferences for cultural acidification. *Can J Fish Aquat Sci.* 40: 3~ 9
- Randall R G, Kelso J E M, Minns C K. 1995. Fish production in freshwater: Are rivers more productive than lakes. *Can J Fish Aquat Sci.* 52: 631~ 643
- Ricker W E. 1946. Production and utilization of fish populations. *Ecol Monogr.* 16: 374~ 391
- Ryder A. 1982. The morphoedaphic index-use, abuse, and fundamental concepts. *Trans Am Fish Soc.* 111: 154~ 164
- Schinder D W, Mills K M, Mallery D F. 1985. Longtem ecosystem stress: the effects of experimental acidification on a small lake. *Science (Wash. DC).* 228: 6~ 25
- Staples D J. 1975. Production biology of the upland bully *Philypnodon brevicaps* Stokell in a small New Zealand Lake III. Production, food consumption and efficiency of food utilization. *J Fish Biol.* (7): 47~ 69
- Waters T F. 1969. The turnover ratio in production ecology of freshwater invertebrates. *Am Nat.* 103: 173~ 185
- Waters T F. 1982. Annual production by a stream brook charr population and its principal invertebrate food. *Environ Biol Fish.* (7): 165 ~ 170
- Waters T F. 1983. Replacement of brook trout by brown trout over 15 years in a Minnesota stream: Production and abundance. *Trans Am Fish Soc.* 112: 137~ 146
- Waters T F. 1988. Fish production-benthos production relationships in trout streams. *Pol Arch Hydrobiol.* 35: 545~ 561
- Waters T F. 1992. Annual production, production/biomass ratio, and the ecotrophic coefficient for management of trout in streams. *N Am J Fish Manag.* 12: 34~ 39
- Waters T F, Doherty M T, Krueger C C. 1990. Annual production and production: biomass ratios for three species of stream trout in Lake Superior tributaries. *Trans Am Fish Soc.* 119: 470~ 474