

УДК 593.953

М.Н.Белый
(МагаданНИРО, г. Магадан)

**О ВОЗМОЖНОМ ПОДХОДЕ К ОЦЕНКЕ
ЕСТЕСТВЕННОЙ СМЕРТНОСТИ ЗЕЛЕННОГО МОРСКОГО ЕЖА
(*STRONGYLOCENTROTUS DROEBACHIENSIS*)**

Обосновывается возможность оценки естественной смертности зеленого морского ежа по данным о его весовом и линейном росте с использованием некоторых методик, применяемых в ихтиологии.

Belyj M.N. On possible approach to estimation of natural mortality for the green sea urchin (*Strongylocentrotus droebachiensis*) // Izv. TINRO. — 2006. — Vol. 144. — P. 91–100.

An opportunity is discussed to estimate the natural mortality for the green sea urchin on the data on its weight and linear growth, using some techniques borrowed from ichthyology. Within the framework of common representations on a generation biomass dynamics, the moment of its culmination is the age of complete realization of the species' potential adaptation to environments, when natural mortality is minimal. On the other hand, the growth and natural mortality are balanced at this moment. So, the minimum of natural mortality could be defined from the equation of weight growth. The age of the culmination of biomass is the moment when an absolute linear growth rate is equal to an absolute linear gain, and could be determined by analysis of the diagram with these coordinates. The natural mortality has the minimum in the age of the highest biomass and a symmetric parabolic dependence on a biological parameter which value increases twice from the age of minimal mortality to the eldest age (for the sea urchin, this parameter is the area of its armour surface). Under supposition that an exchange between a sea urchin organism and environment is proportional to its armour surface, the dependence of natural mortality on the armour surface is interpreted as the dependence of natural mortality on exchange activity.

Оценка показателей естественной смертности является одной из наиболее актуальных задач рыбохозяйственных исследований, связанных с прогнозированием состояния запаса промысловых видов и регламентацией их использования. В представлении П.В.Тюрина (1972), коэффициент естественной смертности вида, как функция его долговечности, есть также видовой и наследственный признак, и он должен быть признан одним из важнейших биологических критериев для суждения о приспособительных способностях вида к воздействию факторов внешней среды, в том числе — опосредованно — и к изъятию промыслом.

Наибольшее развитие изучение вопросов естественной смертности биологических объектов в рамках рыбохозяйственных исследований получило в ихтиологии. Что же касается промысловых беспозвоночных, то оценка количественных характеристик смертности является одним из наименее изученных направлений исследований их биологии. В рамках настоящей статьи предпри-

нята попытка использования теоретической базы и методологических подходов, разработанных в ихтиологии, к оценке естественной смертности зеленого морского ежа.

Основой для исследований послужили результаты работ по изучению группового роста зеленого морского ежа бухты Гертнера Тауйской губы, выполненных в 2003–2004 гг. В ходе работ ежи были дифференцированы по возрасту методом, предложенным Йенсен (Jensen, 1969, по: Брыков, 1975) и основанным на подсчете количества зон роста на пластинках интерамбулакрального ряда панциря. Для возрастных групп были определены средние значения диаметра, высоты панциря и общей массы ежа, что позволило с использованием уравнения Берта-

ланфи описать линейный и весовой рост ежа: $D_t = 69,6 \left(1 - e^{-0,148(t-0,14)} \right)$;

$$W_t = 130,7 \left(1 - e^{-0,148(t-0,14)} \right)^{2,94}.$$

Анализ аллометрического роста морских ежей дал возможность установить соотношение высоты панциря и массы ежа с диаметром и описать их уравнениями: $H = 0,3605D^{1,09}$; $W = 0,0005D^{2,94}$. Значения степенных показателей свидетельствуют об изометрическом характере линейного роста панциря морских ежей и об отставании их весового роста от линейного с возрастом.

Анализ графиков абсолютного и относительного темпов роста позволил установить, что массовое половое созревание зеленого морского ежа наступает в возрасте 3+. Продолжительность жизни, рассчитанная по максимально возможному диаметру панциря, оценивается нами около 17 полных лет.

Теоретические предпосылки

На основании полученных данных и с учетом особенностей биологии зеленого морского ежа можно отнести в соответствии с представлениями П.В.Тюрина (1972) к долговечным видам, обладающим высоким потенциалом размножения и не проявляющим заботы о потомстве. Для таких видов свойственны: S-образный характер кривой переживания (в логарифмической системе координат) и кривая смертности, имеющая форму асимметричной параболы. При этом точки перегиба кривой переживания и минимума кривой смертности будут приходиться на период минимальных значений коэффициентов естественной смертности (КЕС), соответствующий в общем случае возрасту полного расцвета жизненных и воспроизводительных сил. В ихтиологической практике для большинства видов рыб со средней продолжительностью жизни этому возрасту соответствует возраст массового полового созревания. В то же время известно (Лукашов, 1970; Кудерский, 1983; Зыков, 1986), что, рассматривая этот вопрос в более широком аспекте, при определении возраста с минимальными значениями КЕС следует ориентироваться на возраст кульминации ихтиомассы.

Ихтиомасса поколения формируется под действием двух процессов, механизмы которых применительно к виду являются наследуемыми морфобиологическими признаками и реализуются как реакция вида на условия окружающей среды: естественной смертности и весового роста составляющих его особей (Никольский, 1965; Лукашов, 1970; Тюрин 1972; Мина, Клевезаль, 1976). Известно, что динамика ихтиомассы поколения по возрастам (рис. 1) в общем виде описывается одновершинной куполообразной кривой (Лукашов, 1970; Кудерский, 1983; Зыков, 1986). При этом точка максимума кривой характеризует состояние, когда мгновенный абсолютный прирост ихтиомассы составляющих это поколение особей точно соответствует ее мгновенной абсолютной убыли. Благодаря равенству прироста и убыли ихтиомассы поколения ее величина в точке максимума не повышается и не убывает, некоторое время оставаясь на посто-

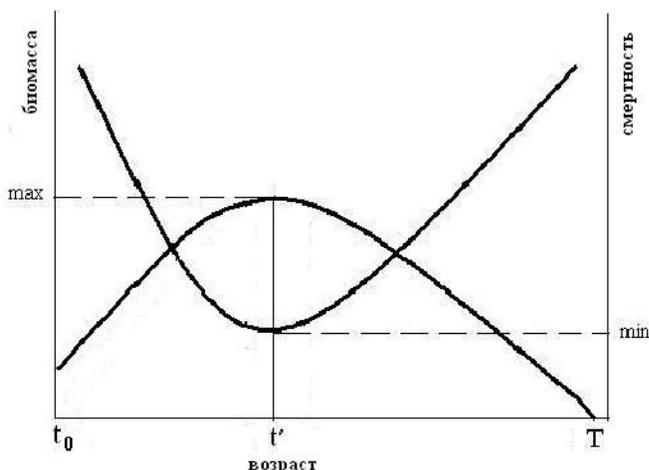
янном уровне (Зыков, 1986). Математическим выражением данного утверждения является:

$$N(dW/dt) = W(dN/dt), \quad (1)$$

где W — масса тела одной особи, dW/dt — скорость роста массы особи, N — число особей в поколении, dN/dt — скорость убыли особей этого поколения (Зыков, 1986).

Рис. 1. Зависимость коэффициентов естественной смертности и биомассы поколения от возраста организма

Fig. 1. Dependence of factors of natural death rate and a biomass of generation on age of an organism



Теоретическая основа данного подхода позволяет использовать его (с заменой понятия “ихтиомасса” на “биомассу”) применительно не только к рыбам, но и к беспозвоночным. Логично предположить, что равновесное состояние процессов естественной смертности и роста свидетельствует о достижении особями вида наиболее высокого уровня адаптации к условиям окружающей среды в момент кульминации биомассы поколения. Соответственно этот момент может быть определен как возраст наиболее полного проявления потенциала приспособленности вида к существующим условиям среды (или полного расцвета жизненных и воспроизводительных сил в формулировке П.В.Тюрина (1972)), которому соответствуют минимальные значения КЕС.

Необходимо отметить, что в идеальном случае следует рассматривать динамику биомассы одного поколения в течение продолжительности его жизни, так как влияние определяющих ее процессов не остается постоянным от поколения к поколению (Лукашов, 1970). В практике рыбохозяйственных исследований это достаточно трудно выполнимо и наиболее часто приходится иметь дело со структурой биомассы, сформированной разными поколениями. Таким образом, возраст кульминации биомассы получает несколько усредненное значение и может колебаться в некоторых пределах в разные годы.

Представим выражение (1) в виде $dW/Wdt = dN/Ndt$. Левая часть полученного равенства представляет собой выражение удельной скорости роста массы в момент кульминации биомассы (t'), а правая часть равенства определяет значение мгновенного коэффициента общей смертности Z_k , соответствующее этому моменту. Для популяций, не испытывающих влияние промысла, общая смертность равна естественной: $Z_k = M_k$.

При асимптотическом типе роста зависимость массы от времени может быть выражена уравнением Берталанфи $W_t = W_\infty(1 - e^{-kt})^b$, а удельная скорость роста в любой момент времени t определяется по формуле (Алимов, 1989):

$$\frac{dW}{Wdt} = \frac{W_\infty b(1 - e^{-kt})^{b-1} k e^{-kt}}{W_\infty(1 - e^{-kt})^b}$$

В результате преобразований для момента времени t' получаем:

$$\frac{dW}{Wdt} = \frac{bk}{e^{kt'} - 1} = M_k, \quad (2)$$

где b и k — константы из уравнения Берталанфи.

Таким образом, значение мгновенного коэффициента естественной смертности (или применительно к необлавливаемым популяциям — общей смертности) в момент кульминации биомассы можно рассчитать по параметрам уравнения роста при условии определения возраста поколения, соответствующего этому моменту.

Для определения возраста, соответствующего максимуму биомассы, рассмотрим кривую, описывающую ее динамику, более подробно (рис. 2). В момент времени t_0 , от которого отсчитывают рост, организм уже имеет некоторую массу W_0 . Соответственно в момент своего зарождения поколение уже обладает некоторой биомассой. Экстраполируя график динамики биомассы назад по оси времени, получаем точку пересечения его с этой осью — t_n , отстоящую от начала отсчета на величину t_0 , в которой индивидуальная масса организма, а соответственно и биомасса поколения равны нулю.

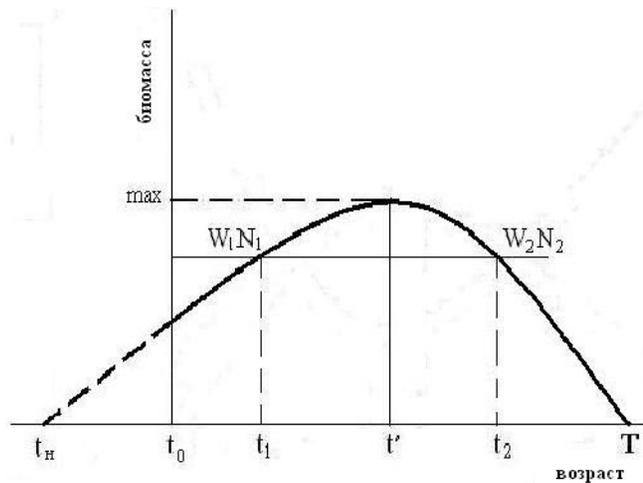


Рис. 2. Динамика биомассы поколения с возрастом

Fig. 2. Dynamics of a biomass of generation with age

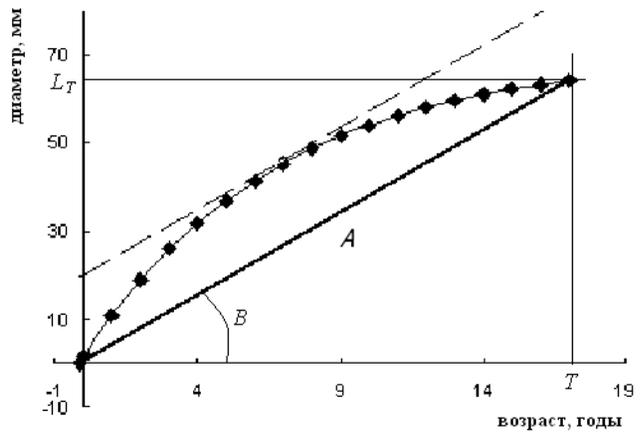
Таким образом, график динамики биомассы представляет собой одновершинную куполообразную кривую, состоящую из двух ветвей. Точки касания кривой с осью абсцисс характеризуют начальное и конечное состояние биомассы, при котором она равна нулю. Моменту кульминации биомассы соответствует максимум кривой, в котором скорость изменения биомассы равна нулю. Иными словами, производная функции зависимости биомассы от времени в точке максимума равна нулю, а касательная, проведенная к этой точке, параллельна оси абсцисс. Линии, проведенные параллельно оси абсцисс или касательной к точке максимума функции, будут пересекать восходящую и нисходящую ветви кривой динамики биомассы в точках, имеющих равные значения биомассы.

Возраст организма можно определить как период времени, в течение которого организм достигает некоторых размеров. Следовательно, ось абсцисс на рис. 2 можно представить в единицах линейного размера, и в таком случае нулевое значение биомассы будет соответствовать размерам организма $L_n = 0$ и L_T .

Построим по установленному уравнению роста график зависимости линейного размера от возраста организма для периода времени от t_n до T (рис. 3). Прямая A , проходящая через начальную и конечную точки графика, по своей сути представляет ось абсцисс графика динамики биомассы на рис. 2, выраженную в линейных единицах.

Рис. 3. Асимптотический линейный рост организма (на примере роста зеленого морского ежа)

Fig. 3. Asymptotic linear growth of an organism (on an example of growth of a green sea urchins)



Таким образом, две системы координат развернуты относительно друг друга на некоторый угол B . Так как касательная к максимуму кривой биомассы параллельна оси абсцисс в своей системе координат, то в новой системе координат она также будет иметь угол наклона B . Соответственно для момента кульминации биомассы значение производной от функции ее зависимости от времени в новой системе координат будет равно тангенсу угла B и скорости линейного роста в точке, касательная для которой параллельна линии A . Абсцисса этой точки, которую приближенно можно определить графически, будет соответствовать возрасту кульминации биомассы. Более точно определить ее можно следующим образом.

Тангенс угла B представляет собой отношение величины предельного линейного размера организма (L_T) к продолжительности периода времени от момента t_0 до момента T . Если t_0 в уравнении Берталанфи, описывающем рост организма, имеет отрицательное значение, то выражение имеет вид:

$$\operatorname{tg} B = \frac{L_T}{T - t_0}. \quad (3)$$

Производная от функции зависимости линейного размера от возраста, которая описывается уравнением Берталанфи, представляет собой:

$$L'(t) = (L_\infty(1 - e^{-k(t-t_0)}))' = L_\infty k e^{-k(t-t_0)}. \quad (4)$$

Для момента кульминации биомассы в выражении (4) $t = t'$ и выполняется равенство:

$$\frac{L_T}{T - t_0} = L_\infty k e^{-k(t' - t_0)},$$

где левая часть равенства определяет абсолютный линейный прирост организма за весь период его жизни с учетом поправки t_0 , а правая часть — абсолютную скорость линейного роста в момент времени, соответствующий кульминации биомассы. Преобразуя равенство относительно t' , получаем:

$$t' = \frac{\ln L_T - \ln(L_\infty k(T - t_0))}{-k} + t_0. \quad (5)$$

Таким образом, используя уравнения (5) и (2), мы можем определить возраст, соответствующий кульминации биомассы, и адекватное ему значение коэффициента естественной смертности, определяющее минимум кривой естественной смертности.

Определение коэффициентов естественной смертности зеленого морского ежа

Исследования роста зеленых морских ежей бухты Гертнера, выполненные автором в 2003–2004 гг. в рамках научных программ МагаданНИРО, позволили установить, что максимальная продолжительность их жизни $T \approx 17$ лет ($L_T \approx 64,1$ г), а линейный рост описывается уравнением Берталанфи вида $D_t = 69,6(1 - e^{-0,148(t - 0,14)})$.

Используя уравнение (5), определяем возраст кульминации биомассы:

$$t' = \frac{\ln 64,1 - \ln(69,6 \times 0,148 \times (17 + 0,14))}{-0,148} - 0,14 = 6,7.$$

Асимметрия кривой смертности составит $t'/T = 6,7/17 = 0,39$, что удовлетворяет предположению, выдвинутому в соответствии с представлениями П.В.Тюрина (1972), по которому период минимальных значений КЕС для зеленого морского ежа должен находиться в пределах 0,35–0,4 от долговечности вида. Здесь следует заметить, что как по нашим, так и по литературным данным массовое половое созревание зеленого морского ежа наступает в возрасте 3,5–4,0 года. Таким образом, в отличие от большинства рыбных объектов, у зеленого морского ежа возраст массового полового созревания и возраст кульминации биомассы, характеризующийся минимальной естественной смертностью, не совпадают.

По формуле (2) рассчитываем значение мгновенного коэффициента естественной смертности для возраста кульминации биомассы:

$$M_k = \frac{2,94 \times 0,148}{2,718^{0,148 \times 6,7} - 1} = 0,26.$$

Соответственно наименьшее значение коэффициента естественной смертности в возрасте t' , определяющего минимум кривой смертности, составит:

$$\varphi_{t'} = 1 - e^{-M_k} = 0,23.$$

Зависимость коэффициента естественной смертности от возраста и построение кривой смертности производилось на основании подхода Л.А.Зыкова и В.Н.Слепокурова (1982). В основе этого метода лежит построение кривой смертности в зависимости от биологического показателя, коррелирующего с возрастом. При этом в точке минимума КЕС значение показателя должно составлять 50 % его величины в предельном возрасте, что определяет график смертности по отношению к выбранному параметру как симметричную параболу. Для большинства рыб таким параметром является длина. Как было установлено в результате просмотра большого объема биостатистического материала П.А.Дрягиным (1934), для большинства рыб размеры, достигаемые особью ко времени полового созревания (как правило, имеющего наименьшие значения КЕС), примерно вдвое меньше максимальных размеров. Подобных работ по морским ежам не проводилось. Основываясь на собственных данных, предположим, что для морских ежей биологическим параметром, величина которого от возраста минимальной смертности до предельного возраста увеличивается в два раза, может являться площадь поверхности панциря.

Форма тела зеленого морского ежа близка к полушарию и имеет изометрический характер роста, что свидетельствует о сохранении геометрического подобия формы тела растущего организма. Для рыб, имеющих в основном вытянутую форму, абсолютные приросты длины, ширины и высоты тела за один и тот же промежуток времени не равны между собой, хотя и находятся в определенном соотношении. Для морских ежей изменение диаметра панциря свидетельствует о практически равнозначном увеличении по всем направлениям — дли-

на, ширина, высота. Таким образом, линейный рост ежа следует рассматривать не как простое увеличение диаметра, а как увеличение площади поверхности его тела. Принимая во внимание собственные и литературные данные (Брегман, 2000; Бажин, Степанов, 2002) о соотношениях диаметра и высоты панциря морских ежей, приняли допущение о приближении формы тела ежа к шаровому сегменту. В таком случае основными размерными характеристиками являются радиус основания (радиус панциря $R = D/2$) и высота (H), определение которых производится в ходе стандартной обработки проб. Площадь поверхности шарового сегмента (P) рассчитывается по формуле:

$$P = \pi(2R^2 + H^2). \quad (6)$$

С использованием формулы (6) были рассчитаны площади поверхностей морских ежей в пробах и определены средние величины по возрастным группам (табл. 1). Также был произведен расчет средних величин P с использованием уравнения линейного роста и аллометрического соотношения диаметра и высоты панциря морских ежей бухты Гертнера.

Таблица 1
Площадь поверхности панциря зеленого морского ежа бухты Гертнера
Table 1
The surface area of an armour of a green sea urchins of Gertner Bay

Возраст, годы	Фактические данные			Расчетные данные		
	D , мм	H , мм	P , мм ²	D_p , мм	H_p , мм	P_p , мм ²
2	15,3	7,6	554,7	16,7	7,8	646,6
3	23,2	11,2	1248,6	24,0	11,5	1357,2
4	27,0	13,5	1740,4	30,3	14,8	2187,7
5	35,0	17,6	2938,5	35,7	17,8	3068,4
6	40,6	21,3	4044,0	40,4	20,3	3951,9
7	45,5	24,0	5068,5	44,4	22,5	4806,7
8	49,6	26,3	6049,4	47,9	24,4	5613,5
9	52,3	28,1	6807,9	50,8	26,1	6361,3
10	53,9	29,0	7236,8	53,4	27,6	7045,2
11	55,3	29,5	7553,1	55,6	28,8	7663,9
12	57,2	30,9	8171,3	57,6	29,9	8219,3
13	58,4	31,6	8506,5	59,2	30,8	8714,4
14	60,7	33,1	9273,9	60,7	31,6	9153,4
15	—	—	—	61,8	32,3	9540,9
16	—	—	—	62,9	32,9	9881,9
17	—	—	—	63,9	33,5	10180,9

Возраст кульминации биомассы был определен $t' = 6,7 \approx 7$ полных лет. Площадь поверхности панциря в этом возрасте составляет: по наблюдаемым данным — 5068,5 мм²; по расчетным — 4806,7 мм². Площадь поверхности панциря, соответствующая предельному возрасту ежей, определена только расчетным путем и составила 10180,9 мм². Соответственно площадь панциря в возрасте 7 полных лет по наблюдаемым данным составляет 0,498 от предельной величины, а по расчетным — 0,486. В обоих случаях соотношения P_7/P_T близки к 0,5, при этом использование наблюдаемых данных как более корректных показывает большую точность.

Таким образом, соотношение площадей поверхности панциря морских ежей в возрасте минимальных значений КЕС и в предельном возрасте, близкое к 0,5, позволяет построить кривую смертности по отношению к этому параметру как симметричную параболу, уравнение для которой с использованием обозначений площади (P) и смертности (ϕ) в общем виде можно записать как:

$$\phi = aP^2 + bP + c.$$

Дальнейшие расчеты производятся в полном соответствии с подходом Л.А.Зыкова, В.Н.Слепокурова (1982). Коэффициент c приравнивается к 1, а определение коэффициентов a , b производится путем решения системы уравнений:

$$\left. \begin{aligned} \varphi_{P_T} &= aP_T^2 + bP_T + 1 \\ \varphi_{P_{t'}} &= aP_{t'}^2 + bP_{t'} + 1 \end{aligned} \right\},$$

где φ_{P_T} — коэффициент смертности при предельной площади поверхности, $\varphi_{P_{t'}}$ — коэффициент смертности при площади поверхности, равной 0,5 предельной, что соответствует времени t' .

Подставляя в уравнения определенные ранее значения $P_T = 2P_{t'}$; $\varphi_{P_T} = 1$; $P_{t'} = 5068,5$; $\varphi_{P_{t'}} = \varphi_{t'} = 0,23$, получаем:

$$\left. \begin{aligned} 0 &= 102746604,96a + 10136,4b \\ 0,23 &= 25686651,24a + 5068,2b + 1 \end{aligned} \right\}.$$

Решая эту систему уравнений, получаем:

$$b = -30,31 \cdot 10^{-5}; \quad a = 2,99 \cdot 10^{-8}.$$

Таким образом, уравнение смертности зеленого морского ежа бухты Гертнера в зависимости от площади поверхности панциря приобретает вид:

$$\varphi_{(P)} = 2,99 \cdot 10^{-8} P^2 - 30,31 \cdot 10^{-5} P + 1. \quad (7)$$

Учитывая, что между диаметром панциря морского ежа и площадью его поверхности существует аллометрическая зависимость, описываемая уравнением $P = 1,8904D^{2,0672}$, а зависимость диаметра от времени, в свою очередь, описывается уравнением Берталанфи вида $D_t = 69,6(1 - e^{-0,148(t-t_0)})$, выражение (7) можно преобразовать в уравнение зависимости смертности от возраста морского ежа:

$$\varphi(t) = 4,44(1 - e^{-0,148(t-0,14)})^{4,134} - 3,69(1 - e^{-(t-0,14)})^{2,0672} + 1. \quad (8)$$

Кривые смертности для зеленого морского ежа бухты Гертнера в зависимости от увеличения площади поверхности панциря и возраста, рассчитанные по уравнениям (7) и (8), представлены на рис. 4. Кривая зависимости смертности от возраста в общем плане соответствует требованиям “нормальных кривых” П.В.Тюрина (1972). Максимальная смертность приходится на начало и окончание жизненного цикла. Относительно постоянные и наименьшие значения КЕС соответствуют средним возрастам на протяжении 4 лет (поколения 6–9-годовиков). Минимум кривой приходится на возраст около 7 лет, что соответствует асимметрии, близкой к 0,39. Значения КЕС по возрастным группам, рассчитанные по уравнению (8), приведены в табл. 2.

Дополнительно нельзя не отметить следующий момент. Рассматривая возможные зависимости площади поверхности панциря морских ежей от других биологических параметров, было установлено, что ее соотношение с общим (сырым) весом описывается уравнением $P = 413,9W^{0,68}$ (по средним значениям $P = 451,97W^{0,663}$). Ю.Э.Брегманом (1971), как на основании расчетов по данным роста, так и экспериментальным путем, было показано, что обмен серого морского ежа пропорционален поверхности его тела и может быть описан уравнением $Q = 0,0724W^{0,666}$, где Q — потребление кислорода, мл·экз⁻¹·ч⁻¹ при 20 °С; W — сырая масса тела, г. Величина 0,0724 соответствует Q для животного мас-

сой, равной единице (Алимов, 1989). Следовательно, воспринимая обмен морского ежа как функцию площади его поверхности, можно предположить, что уравнение $P = 413,9W^{0,68}$ является отображением уровня обмена зеленого морского ежа. Таким образом, зависимость смертности морского ежа от площади поверхности его панциря есть не что иное, как зависимость естественной смертности от скорости обмена. Подтверждение этому предположению следует искать в дальнейших исследованиях на основе данных прямых наблюдений.

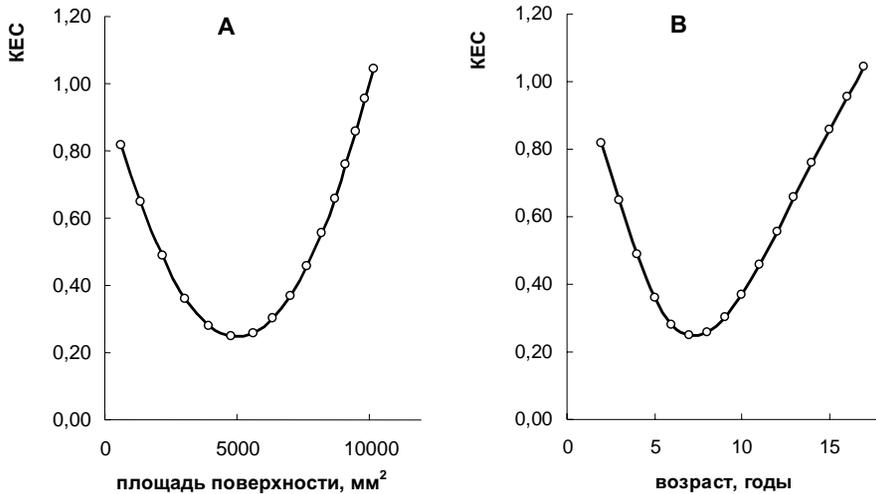


Рис. 4. Графики зависимости коэффициентов естественной смертности (КЕС) зеленого морского ежа бухты Гертнера от увеличения площади поверхности панциря (А) и возраста (В)

Fig. 4. Diagrams of dependence of factors of natural death rate (КЕС) of a green sea urchins of Gertner Bay from growth of the surface area of an armour (А) and age (В)

Таблица 2

Значения коэффициентов естественной смертности
зеленого морского ежа бухты Гертнера

Table 2

Values of factors of natural death rate green sea urchins of Gertner Bay

Возраст, годы	КЕС	Возраст, годы	КЕС	Возраст, годы	КЕС
1	0,95	7	0,23	13	0,63
2	0,82	8	0,24	14	0,73
3	0,64	9	0,28	15	0,83
4	0,48	10	0,35	16	0,92
5	0,35	11	0,43	17	1,01
6	0,27	12	0,53	—	—

Заклучение

Результаты исследований биологии зеленого морского ежа показывают, что знание особенностей его роста позволяет прогнозировать изменение его биологических характеристик с возрастом. Кроме того, это дает возможность определить максимальную продолжительность жизни, возраст массового полового созревания, период кульминации биомассы, дать примерное представление о коэффициентах естественной смертности в разных возрастных группах и, возможно, в какой-то мере судить об обменных процессах.

Литература

Алимов А.Ф. Введение в продукционную гидробиологию. — Л.: Гидрометеиздат, 1989. — 152 с.

Бажин А.Г., Степанов В.Г. Морфологическая изменчивость некоторых видов морских ежей рода *Strongylocentrotus* в зависимости от факторов среды // Зоол. журн. — 2002. — Т. 81, № 12. — С. 1487–1493.

Брегман Ю.Э. Взаимозависимость интенсивности обмена и скорости роста у морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* (Echinodermata, Strongylocentrotidae) // Зоол. журн. — 1971. — Т. 50, вып. 10. — С. 1530–1538.

Брегман Ю.Э. К изучению популяционной структуры и роста серого морского ежа *Strongylocentrotus intermedius* (A. Agassiz) у северо-западного побережья Японского моря // Изв. ТИНРО. — 2000. — Т. 127. — С. 397–415.

Брыков В.А. Об индивидуальном возрасте и продолжительности жизни некоторых видов морских ежей Японского моря // Биол. моря. — 1975. — № 2. — С. 39–44.

Дрягин П.А. Размеры рыб при наступлении половой зрелости // Рыб. хоз-во. — 1934. — № 4. — С. 24–30.

Зыков Л.А. Метод оценки коэффициентов естественной смертности дифференцированных по возрасту рыб // Сб. тр. ГосНИОРХ. — 1986. — Вып. 243. — С. 14–21.

Зыков Л.А., Слепокуров В.Н. Уравнение для оценки естественной смертности рыб (на примере пеляди оз. Ендырь) // Рыб. хоз-во. — 1982. — № 3. — С. 36–37.

Кудерский Л.А. Кульминация ихтиомассы возрастных групп у промысловых рыб внутренних водоемов и стратегия рыболовства // Рыб. хоз-во. — 1983. — № 7. — С. 41–43.

Лукашов В.Н. Метод расчета наименьшей промысловой меры на рыбу // Тр. ВНИРО. — 1970. — Т. 71. — С. 281–293.

Мина М.В., Клевезаль Г.А. Рост животных. Анализ на уровне организма. — М.: Наука, 1976. — 291 с.

Никольский Г.В. Теория динамики стада рыб. — М.: Наука, 1965. — 377 с.

Тюрин П.В. “Нормальные” кривые переживания и темпов естественной смертности рыб как теоретическая основа регулирования рыболовства // Изв. ГосНИОРХ. — 1972. — Т. 71. — С. 71–128.

Поступила в редакцию