

УДК 597.556.33

ВОЗРАСТ, РОСТ И СОЗРЕВАНИЕ КАМЕННОГО ОКУНЯ *SERRANUS SCRIBA* (SERRANIDAE) ЧЁРНОГО МОРЯ У БЕРЕГОВ КРЫМА

© 2023 г. Д. Н. Куцын¹, *, И. Ю. Тамойкин¹, Ю. В. Самотой¹, П. И. Дончик¹

¹Институт биологии южных морей РАН – ИнБЮМ РАН, Севастополь, Россия

*E-mail: makaira88@gmail.com

Поступила в редакцию 07.02.2023 г.

После доработки 22.02.2023 г.

Принята к публикации 24.02.2023 г.

Каменный окунь *Serranus scriba* – слабоизученный в Чёрном море субтропический вид рыб семейства Serranidae. Является синхронным гермафродитом. В статье приведены данные о возрасте, росте, созревании каменного окуня из прилегающей к Крыму акватории Чёрного моря, а также его географической изменчивости в пределах всего ареала. Исследовано 537 экз., выловленных с июля по октябрь 2022 г. Зарегистрирована самая крупная для Чёрного моря особь, общая длина которой составляла 26.1 см, масса – 265.1 г, возраст – 15 лет. Рассчитаны значения параметров уравнения Бергаланфи: асимптотическая длина составляла 28.3 см, асимптотическая масса – 358.6 г, константа роста – 0.17 год⁻¹. Значение показателя степени в уравнении зависимости массы от длины составляло 3.10 (положительная аллометрия). Созревание 50% особей происходило при общей длине 12.0 ± 0.2 см на третьем году жизни. Установлено, что географическая изменчивость параметров жизненного цикла особей вида выражена слабо. Каменный окунь Чёрного моря по возрасту, размерам и росту мало отличается от представителей вида Эгейского и Адриатического морей, при этом наиболее крупные и быстрорастущие формы чаще регистрируют в условиях низких широт, у побережья Египта и Канарских островов.

Ключевые слова: каменный окунь *Serranus scriba*, жизненный цикл, возраст, рост, созревание, Крым, Чёрное море.

DOI: 10.31857/S0042875223050077, **EDN:** VQCGWG

Каменный окунь *Serranus scriba* (Linnaeus, 1758) – субтропический морской демерсальный вид рыб семейства Serranidae. Прибрежный, наиболее часто встречается на глубинах до 35 м, однако у побережья Восточной Атлантики его регистрировали до глубин 150 м (Reiner, 1996; Aydin, 2017). Распространён в Атлантическом океане у берегов Европы и Африки, от Бискайского залива на севере до Мавритании на юге, включая воды у Канарских и Азорских о-вов. В пределах Средиземного и Чёрного морей встречается у всех берегов (Световидов, 1964). Предпочитает скальные грунты с многочисленными укрытиями, но иногда встречается на мягких грунтах и в зарослях морских трав. Питается рыбой и ракообразными (Tortonese, 1986). Является синхронным гермафродитом (Fisher, Petersen, 1987). Хозяйственное значение невелико, встречается в качестве прилова при промысле других прибрежных видов; является объектом спортивного и рекреационного рыболовства (Froese, Pauly, 2022). Являясь важным компонентом прибрежных экосистем, занимает нишу придонного хищника-засадчика.

Несмотря на широкое распространение, каменный окунь остаётся слабоизученным видом. Данные о размножении и росте в пределах восточноатлантической части ареала известны для популяции побережья Канарских о-вов (Tuset et al., 2005). Сведения о размножении вида в Центральной Адриатике представлены в работе Зорица с соавторами (Zorica et al., 2005). В исследовании Алос с соавторами (Alós et al., 2010) изучен индивидуальный рост каменного окуня из акватории у Балеарских о-вов. В другой работе рассматривается территориальное поведение каменного окуня из акватории у о-ва Мальорка Балеарского архипелага (March et al., 2010). Некоторые морфометрические особенности отолитов каменного окуня Эгейского моря приведены в статье Билге (Bilge, 2018), в то время как возраст и рост проанализированы в работе Узун с соавторами (Uzun et al., 2008). Имеются данные о росте этого вида у побережий Египта (Abdel-Aziz, 1991) и Туниса (Bouain, 1983). Практически неизученным остаётся каменный окунь Чёрного моря. Попытка определить некоторые популяционные параметры этого вида по небольшой выборке (15 экз.) из прибрежных вод

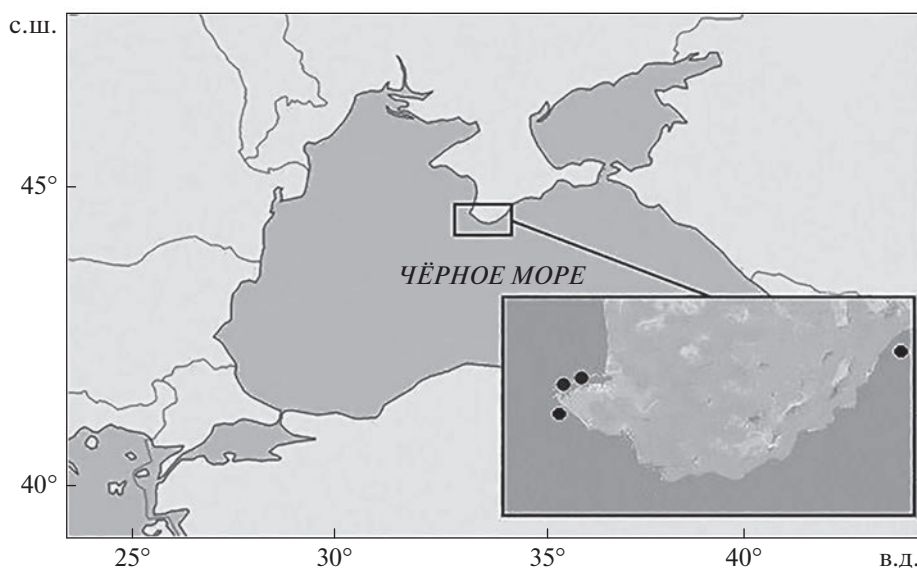


Рис. 1. Карта-схема района исследований: (●) — места отбора проб.

Турции была предпринята в работе Айдин (Aydin, 2017). Данные о биологии каменного окуня у берегов Крыма в литературе крайне малочисленны и датируются серединой прошлого столетия. Распределение по размерам и массе особей этого вида в районе Карадага (Восточный Крым) приведено в статье Смирнова (1959), некоторые сведения по размножению — в исследовании Ткачевой (1952).

Одним из актуальных направлений эволюционной биологии в настоящее время является изучение механизмов влияния климатических изменений на жизненные циклы рыб (McKenzie et al., 2021). В рамках таких исследований целесообразно анализировать географическую и временную изменчивость биологических особенностей рыб (продолжительность жизни, максимальные размеры тела, рост, созревание и другие). Изучение возможного влияния факторов среды на основные параметры жизненного цикла каменного окуня поможет создать теоретическую основу для охраны этого вида и сохранения прибрежных экосистем Чёрного моря.

Цель работы — изучить размерно-возрастную структуру, рост и созревание каменного окуня у черноморских берегов Крыма, а также проанализировать географическую изменчивость некоторых биологических параметров этого вида.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Сбор материала осуществляли в 2022 г. в нерестовый период каменного окуня, с июля по октябрь. Район сбора охватывал участок акватории Чёрного моря у южных берегов п-ова Крым (рис. 1). В качестве орудий лова использовали донные

ставные невода с ячеей в кутце 12 мм, установленные на глубинах от 4 до 7 м. Часть материала была собрана посредством подводной охоты на глубинах 7–14 м. Объём исследованного материала составил 537 экз.

Биологический анализ включал в себя измерение общей (TL) и стандартной (SL) длины с точностью 0.1 см, общей массы тела (W) с точностью 0.1 г. Определяли стадию зрелости гонад по 5-балльной шкале (Manual ..., 1974); особь считали половозрелой, если её гонады были 4-й или 5-й стадии зрелости.

В качестве регистрирующей структуры использовали отоциты (сагитты). После очистки и просушки их просматривали в отражённом свете на тёмном фоне при 20-кратном увеличении. Годовым приростом считали opakовую и последующую транслюцентную зоны (Alós et al., 2010) (рис. 2). Измеряли радиус отоцита (OR) как прямую, соединяющую ядро отоцита и постростральный край (с точностью до 0.01 мм). Построили обратные расчисления по формуле Фрейзера–Ли (Lee, 1920): $L_i = [S_i(L_c - c)/S_c] + c$, где S_i — радиус годового кольца, соответствующий возрасту i ; L_c — TL рыбы при поимке, S_c — OR при поимке, c — интерсепт линейной регрессии TL от OR .

Для моделирования линейного и весового роста применяли уравнения Берталанфи (Bertalanffy, 1938; Мина, Клевезаль, 1976; Рикер, 1979): $L = L_\infty[1 - e^{-k(t - t_0)}]$ и $W = W_\infty[1 - e^{-k(t - t_0)}]^b$, где L_∞ — предельная (асимптотическая) длина, W_∞ — асимптотическая масса; k — константа, характеризующая скорость приближения к L_∞ или W_∞ ; t_0 — возраст рыбы, когда её длина и масса в рассматриваемой модели равна 0; b — показатель степе-

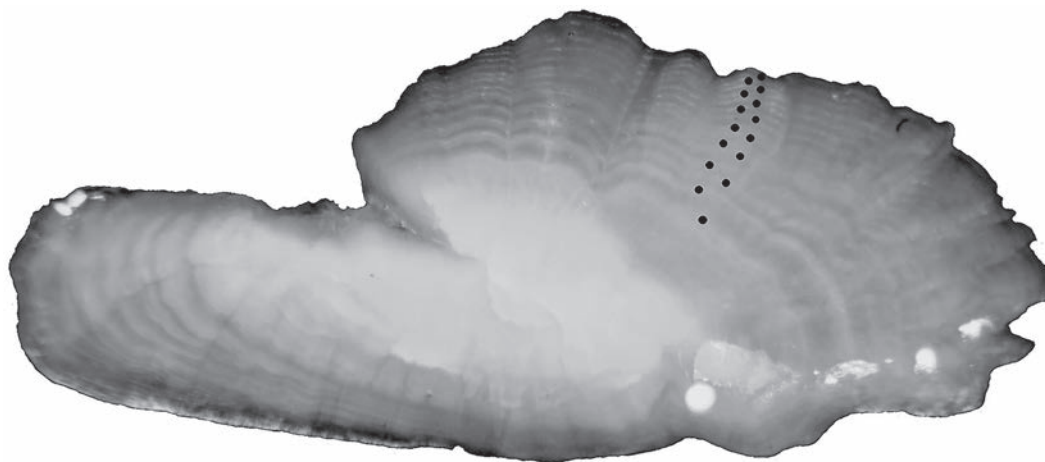


Рис. 2. Отолит 15-летней особи камЕННОГО окуня *Serranus scriba* TL 26.1 см, выловленной в Чёрном море у побережья Юго-Западного Крыма: (●) — годовые кольца.

ни в зависимости массы от длины ($W = aTL^b$). Для анализа темпа роста рассчитывали начальную мгновенную скорость роста (Gallucci, Quinn, 1979): $G_{init} = kL_{\infty}$; индексы линейного и весового роста (Pauly et al., 1988): $\phi' = \lg k + 2 \lg L_{\infty}$ и $\phi = \lg k + (2 \lg W_{\infty})/3$.

При изучении созревания использовали логистическую модель $Y_{TL} = 100/[1 + e^{-a(TL - b)}]$, где Y_{TL} — доля половозрелых особей при длине TL , a — угловой коэффициент; b — точка перегиба, которая будет являться длиной, при которой созревает 50% особей (TL_{50}) в принятой модели (Shiraishi et al., 2010).

Для оценки достоверности различий между наблюденной и расчисленной длиной использовали непараметрический критерий Колмогорова—Смирнова. Для анализа корреляции между линейными размерами, возрастом и глубиной поймки рассчитывали коэффициент Пирсона. Для определения изометричности зависимости массы от длины применяли t -критерий Стьюдента (Sokal, Rohlf, 1987). Статистический анализ осуществляли в программах MS Excel и Statistica 12.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Размерно-возрастная структура. Размерно-возрастной ключ для камЕННОГО окуня у черноморских берегов Крыма, составленный по результатам определения возраста 537 экз., представлен в табл. 1.

Общая длина особей варьировала в пределах 9.3–26.1 см, средняя TL составляла 13.05 ± 0.07 см, $n = 537$. Масса особей находилась в пределах 10.8–265.1 г при среднем значении 34.3 ± 0.88 г. Максимальный возраст составил 15 лет (рис. 2) — у особи TL 26.1 см и массой 265.1 г — этот экзем-

пляр на данный момент может считаться самым крупным зарегистрированным для Чёрного моря.

Следует отметить, что ~80% особей в выборке были представлены двухгодовиками. Учитывая продолжительность жизни, маловероятно, что такое выраженное преобладание двухгодовиков в выборке отражает естественную структуру популяции. По всей видимости, наблюдаемое нами распределение по размерам и возрасту связано с селективностью орудий лова и сегрегацией камЕННОГО окуня по глубинам. Так, самых крупных и старых особей мы регистрировали на глубинах >10 м. Установлены статистически значимые положительные линейные корреляции ($p < 0.05$) между TL и глубинами ($r = 0.34$) и возрастом и глубинами ($r = 0.39$).

Рост. Данные о длине и массе камЕННОГО окуня у черноморских берегов Крыма представлены в табл. 2. Значение параметра c в формуле Фрейзера—Ли для обратных расчислений составляло 2.26 см. Статистически значимые различия наблюденных и расчисленных значений TL установлены только для годовиков (тест Колмогорова—Смирнова, для группы годовиков $p < 0.001$, для остальных групп $p > 0.1$). Расчисленная общая длина годовиков оказалась ниже наблюденной — 10.3 ± 0.05 против 11.8 ± 0.10 см, что может быть обусловлено селективностью ставного невода, улавливающего только самых крупных особей этого возраста. В связи с этим при описании и моделировании роста мы будем использовать данные обратных расчислений. Другим возможным объяснением может являться феномен Ли (Рикер, 1979): наиболее крупные экземпляры являются медленно растущими, в связи с чем расчисленные оценки длин в младших возрастных группах этих особей будут ниже наблюденных.

Таблица 1. Размерно-возрастной ключ для каменного окуня *Serranus scriba* у черноморских берегов Крыма

Общая длина, см	Возраст, годы															Число рыб, экз.
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	
9.0–9.9	1															1
10.0–10.9	13	3														16
11.0–11.9	32	49														81
12.0–12.9	29	152	1													182
13.0–13.9	9	147	1													157
14.0–14.9		58	7													65
15.0–15.9		7	10													17
16.0–16.9			4	3												7
17.0–17.9				2												2
18.0–18.9					2											2
19.0–19.9				1	1	1										3
20.0–20.9																0
21.0–21.9																0
22.0–22.9									1							1
23.0–23.9																0
24.0–24.9									1							1
25.0–25.9												1				1
26.0–26.9															1	1

Наибольший абсолютный прирост длины наблюдался в течение первого года жизни и составлял ~ 10.3 см. На втором и последующих годах жизни происходило закономерное снижение темпа роста. Общая длина в конце второго года жизни составляла в среднем 13.0 см при массе 32.5 г, в конце третьего – 15.5 см при массе 52.3 г. К концу жизненного цикла, к 15 годам, общая длина каменного окуня достигала 26.1 см при массе 265.1 г.

Зависимость массы от длины у каменного окуня из прибрежной акватории, прилегающей к Крыму, описывается степенным уравнением $W = 0.0115TL^{3.10}$, $R^2 = 0.95$ и является положительной аллометрической: значение параметра b составляет 3.10 ± 0.03 (t -критерий Стьюдента 3.04).

Линейный рост каменного окуня у черноморских берегов Крыма описывается следующим уравнением Берталанфи (рис. 3): $TL = 28.3[1 - e^{-0.17(t + 1.65)}]$. Объяснённая дисперсия для модели роста составляет 86.2%. Уравнение Берталанфи, описывающее весовой рост, имеет следующий вид: $W = 358.6[1 - e^{-0.17(t + 1.65)}]^{3.10}$. Согласно параметрам моделей, начальная мгновенная скорость роста (G_{init}) составляет 4.81 см/год, индекс линейного роста (ϕ') 2.13, индекс весового роста (ϕ) 0.93. Учитывая небольшие размеры и высокую продолжительность жизни, каменного окуня можно считать медленно растущей рыбой по сравнению с другими близкими по размерам видами Чёрного

моря, такими как спикара *Spicara flexuosa*, ставрида *Trachurus mediterraneus* и султанка *Mullus barbatus*.

Половое созревание. Мы отмечали единичных половозрелых особей каменного окуня при общей длине 9.5 см в возрасте 1 год. Связь доли половозрелых рыб с общей длиной описывается следующей логистической функцией: $Y_{TL} = 100/[1 + e^{-0.65(TL - 12.0)}]$ (рис. 4). Согласно модели, созревание 50% особей происходит при $TL\ 12.0 \pm 0.20$ см, что составляет 46% максимальной длины и соответствует третьему году жизни. Половое созревание растянуто во времени и завершается у всех особей при достижении общей длины 16 см в возрасте 4–5 лет.

ОБСУЖДЕНИЕ

Структура популяции, рост, продолжительность жизни и динамика созревания рыб характеризуются популяционной и видовой специфичностью, при этом приспособительно меняются в соответствии с условиями среды (Никольский, 1974). Изучение географических и экологических закономерностей изменчивости вышеуказанных параметров жизненного цикла является важной фундаментальной задачей эволюционной биологии. Эти знания необходимы для оценки влияния потепления климата и антропогенной нагрузки,

Таблица 2. Общая длина (*TL*) и масса каменного окуня *Serranus scriba* у черноморских берегов Крыма в разных возрастных группах

Возраст, годы	<i>TL</i> , см		Масса, г; эмпирические данные
	эмпирические данные	обратные расчисления	
1	$\frac{11.8 \pm 0.10^*}{84}$	$\frac{10.3 \pm 0.05^*}{536}$	$\frac{24.3 \pm 0.61}{84}$
2	$\frac{13.0 \pm 0.05}{416}$	$\frac{13.0 \pm 0.04}{456}$	$\frac{32.5 \pm 0.39}{416}$
3	$\frac{15.1 \pm 0.20}{23}$	$\frac{15.5 \pm 0.18}{37}$	$\frac{52.3 \pm 2.27}{23}$
4	$\frac{17.5 \pm 0.40}{6}$	$\frac{17.9 \pm 0.25}{14}$	$\frac{72.3 \pm 5.82}{6}$
5	$\frac{18.4 \pm 0.32}{3}$	$\frac{19.3 \pm 0.37}{8}$	$\frac{88.7 \pm 7.58}{3}$
6	$\frac{19.3}{1}$	$\frac{21.0 \pm 0.49}{5}$	$\frac{118.8}{1}$
7	—	$\frac{22.3 \pm 0.42}{4}$	—
8	—	$\frac{23.1 \pm 0.45}{4}$	—
9	$\frac{24.6}{1}$	$\frac{23.8 \pm 0.50}{4}$	$\frac{195.0}{1}$
10	—	$\frac{24.3 \pm 0.80}{2}$	—
11	—	$\frac{24.8 \pm 0.70}{2}$	—
12	$\frac{25.8}{1}$	$\frac{25.2 \pm 0.64}{2}$	$\frac{239.0}{1}$
13	—	$\frac{24.9}{1}$	—
14	—	$\frac{25.6}{1}$	—
15	$\frac{26.1}{1}$	$\frac{26.1}{1}$	$\frac{265.1}{1}$

Примечание. Над чертой — среднее значение и стандартная ошибка, под чертой — число особей, экз; “—” — нет данных, *различия статистически значимы при $p < 0.05$.

ведения рациональной хозяйственной деятельности и охраны окружающей среды.

Температура окружающей среды оказывает большое влияние на рост, развитие, предельные размеры и возраст водных экотермных животных (Verberk et al., 2021). Известно, что наиболее стереотипной реакцией на снижение температуры в направлении к высоким широтам является замедление развития и снижение темпа роста при

увеличении предельных размеров и максимального возраста (Pauly, 1998). В условиях потепления климата чаще всего наблюдается сокращение предельных размеров рыб при увеличении темпа роста на ранних этапах жизненного цикла. Сокращение размеров на фоне увеличения температуры связано с растущими потребностями в кислороде (увеличением скорости обмена), отрицательной аллометрией роста площади поверхности

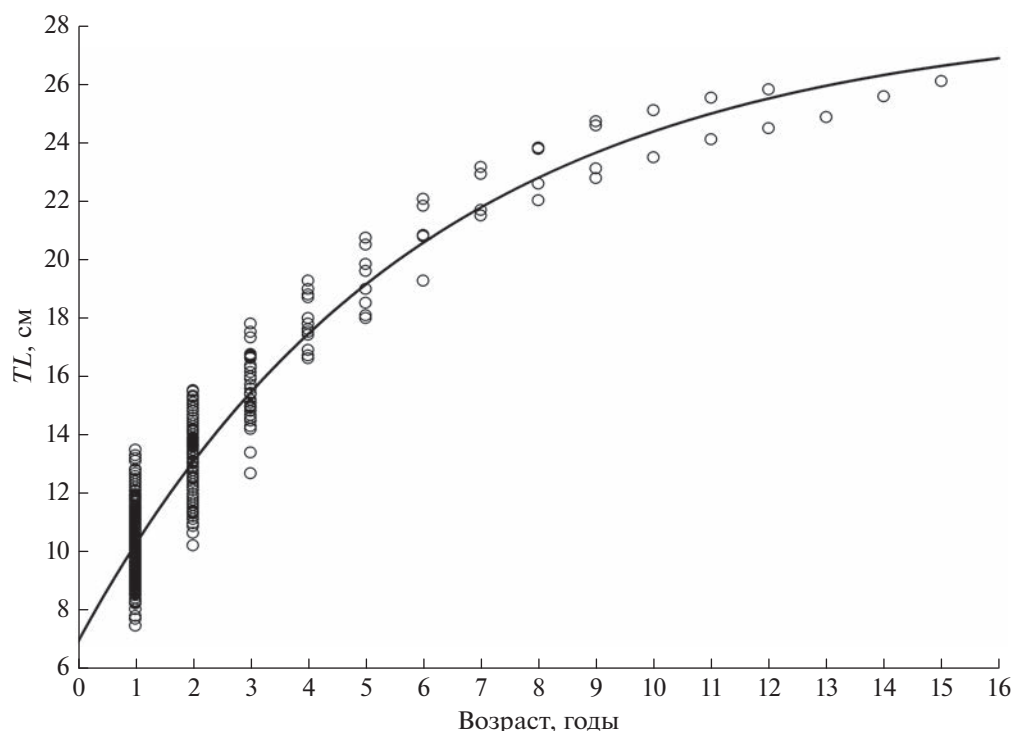


Рис. 3. Линейный рост каменного окуня *Serranus scriba* у черноморских берегов Крыма, аппроксимированный уравнением Бергаланфи: (○) — эмпирические данные, (—) — кривая роста.

органов дыхания по отношению к объёму тела и влиянием отбора (Pauly, 1981; Verberk et al., 2021). Следует отметить, что описанная выше закономерность (TSR — Temperature–Size Rule) может сталкиваться с исключениями (Audzijonyte et al., 2020). Тем не менее, если трофические условия благоприятны, а воздействие прочих факторов не принимает экстремальный характер, влияние температуры на рост и размеры у водных пойкилотермных животных считается наиболее значимым (Verberk et al., 2021).

Согласно описанным выше закономерностям, каменный окунь из “холодной” акватории Чёрного моря должен отличаться крупными размерами при низких темпах роста и высокой продолжительностью жизни. Однако анализ географической изменчивости свидетельствует о том, что данная гипотеза не находит строгого подтверждения (табл. 3). По асимптотическим и максимальным размерам, а также параметрам роста k , G_{init} и ϕ' каменный окунь Чёрного моря близок к представителям из Средиземного моря и в особенности Адриатического (Zorica et al., 2005).

Максимальная продолжительность жизни (A_{max}) в условиях низких и высоких широт в целом сопоставима: 15 лет в Чёрном море против 16 лет в Адриатическом (Zorica et al., 2005) и 13 лет у побережья Египта (Abdel-Aziz, 1991). При сравнении с самым “тёплым” районом, акваторией у

Канарских о-вов (Tuset et al., 2005), обнаруживается, что черноморские представители, вопреки TSR, мельче, созревают при меньших размерах и уступают по индексу линейного роста, при этом быстрее достигают предельных размеров, согласно параметру k .

Можно заключить, что географическая изменчивость каменного окуня в пределах всего ареала носит слабовыраженный характер. Каменный окунь Чёрного моря существенно не отличается по параметрам жизненного цикла от представителей вида из Средиземного моря, несколько уступая по размерам и темпу роста представителям из Восточной Атлантики.

Несоответствие изменчивости жизненного цикла каменного окуня TSR можно объяснить тем, что влияние температуры происходит в комплексе с другими факторами среды: трофическими условиями, численностью и плотностью популяции, давлением конкурентов и хищников, солёностью, антропогенной нагрузкой и многими другими. Температурные условия создают лишь некоторые физиологические предпосылки при формировании стратегии жизненного цикла. Однако реализация того или иного паттерна изменчивости в конечном счёте будет зависеть от результатов отбора, определяемого комплексным влиянием большого количества факторов. Например, в случае с каменным окунем Чёрного моря увеличению разме-

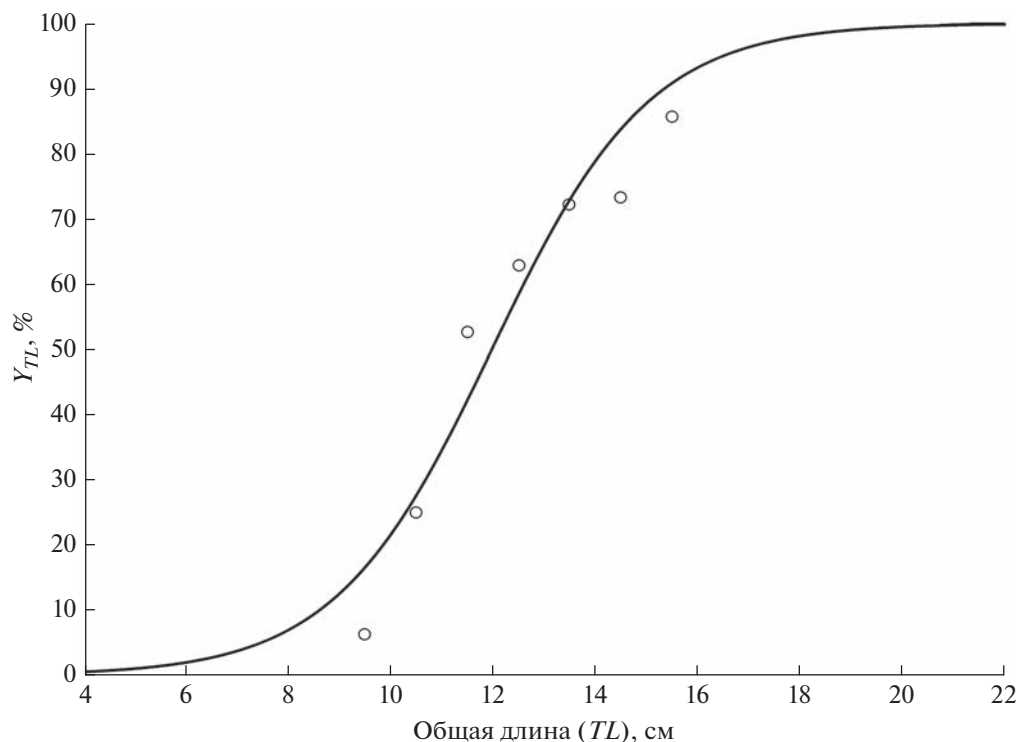


Рис. 4. Доля половозрелых особей (Y_{TL}) каменного окуня *Serranus scriba* у черноморских берегов Крыма в зависимости от общей длины (TL): (○) — эмпирические данные, (—) — кривая созревания.

Таблица 3. Параметры уравнений Берталанфи, индексы роста, размеры и возраст каменного окуня *Serranus scriba* из различных участков ареала

Регион	L_{∞} , см	k , год ⁻¹	t_0 , год	b	G_{init} , см/год	ϕ'	L_{max} , см	A_{max} , годы	Источник информации
Чёрное море:									
— Крым	28.3 ± 0.6	0.170 ± 0.008	-1.65 ± 0.08	3.10 ± 0.03	4.81	2.13	26.1	15	Наши данные
— юго-восточная часть	—	—	—	3.35	—	—	25.0	—	Aydin, 2017
Эгейское море:									
— северная часть	—	—	—	3.24	—	—	21.3	—	Karakulak et al., 2006
— Измир	—	—	—	3.14	—	—	23.5	—	Özaydin et al, 2007
	31.2	0.120	-1.69	3.05	3.74	2.06	23.2	6	Uzun et al., 2008
Адриатическое море, Хорватия	30.4	0.192	-0.37	3.16	5.84	2.25	26.7	7	Zorica et al., 2005
	—	—	—	—	—	—	32.3	16	Zorica et al., 2010
Средиземное море:									
— западная часть	—	—	—	2.97	—	—	19.8	—	Vale et al., 2003
— Испания, Балеарские о-ва	31.0	0.185	—	—	5.74	2.25	23.1	11	Alós et al., 2010
— Тунис	22.4* (26.5)	0.160	-1.36	—	4.24	2.05	—	—	Bouain, 1983
— Египет	33.18	0.219	-1.02	—	7.27	2.38	28.7	13	Abdel-Aziz, 1991
Атлантический океан, Канарские острова	34.18	0.130	-2.50	3.10	4.44	2.18	29.4	11	Tuset et al., 2005

Примечание. L_{∞} — асимптотическая общая длина (TL), k — константа скорости роста, t_0 — условный возраст, при котором длина рыбы равна 0; b — показатель степени в уравнении зависимости массы от длины, G_{init} — начальная мгновенная скорость роста, ϕ' — индекс линейного роста, L_{max} — максимальная зарегистрированная TL , A_{max} — максимальный зарегистрированный возраст, “—” — нет данных. Для наших данных после знака $\pm$ приведена стандартная ошибка. * Автор использовал длину тела по Смитту (FL); в скобках указано значение TL , рассчитанное по формуле: $TL = 1.1654FL + 0.4331$, $R^2 = 0.97$.

ров рыб может препятствовать выраженная сезонность, ограничивающая период активного питания и роста. Исходя из вышесказанного, можно предположить, что в условиях потепления климата заметное изменение жизненного цикла исследованного вида маловероятно.

Следует подчеркнуть, что к настоящему времени каменный окунь все ещё остаётся плохо изученным видом. Новые данные о его размерах, возрасте и росте в различных условиях обитания позволят внести большую ясность в понимание закономерностей изменчивости этого вида.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают благодарность заместителю директора Департамента труда и социальной защиты г. Севастополь Д.В. Шамрею за помощь в отлове каменных окуней.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа подготовлена в рамках темы государственного задания ИнБЮМ № 121030100028-0 “Закономерности формирования и антропогенная трансформация биоразнообразия и биоресурсов Азово-Черноморского бассейна и других районов Мирового океана”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Мина М.В., Клевезаль Г.А. 1976. Рост животных. М.: Наука, 291 с.
- Никольский Г.В. 1974. Теория динамики стада рыб. М.: Пищ. пром-сть, 448 с.
- Рикер У.Е. 1979. Методы оценки и интерпретации биологических показателей популяций рыб. М.: Пищ. пром-сть, 408 с.
- Световидов А.Н. 1964. Рыбы Черного моря. М.: Наука, 550 с.
- Смирнов А.Н. 1959. Материалы по биологии рыб Чёрного моря в районе Карадага // Тр. Карадаг. биол. станции. Т. 15. С. 31–109.
- Ткачева Т.С. 1952. К биологии каменного окуня (*Serranus scriba* L.) в Чёрном море // Там же. Т. 12. С. 26–28.
- Abdel-Aziz S.H. 1991. Sexual differences in growth of the painted comber, *Serranus scriba* (Linnaeus, 1758) (Teleostei, Serranidae) from the south eastern Mediterranean // Cybium. V. 15. № 3. P. 221–228.
- Alós J., Palmer M., Balle S. et al. 2010. Individual growth pattern and variability in *Serranus scriba*: a Bayesian analysis // ICES J. Mar. Sci. V. 67. № 3. P. 502–512. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsp265>
- Audzijonyte A., Richards S.A., Stuart-Smith R.D. et al. 2020. Fish body sizes change with temperature but not all species shrink with warming // Nat. Ecol. Evol. V. 4. № 6. P. 809–814. <https://doi.org/10.1038/s41559-020-1171-0>
- Aydin M. 2017. Some biological parameters of painted comber (*Serranus scriba* L., 1758) in the Black Sea // Turk. J. Marit. Mar. Sci. V. 3. № 1. P. 34–41. Available: <https://dergipark.org.tr/en/pub/trjmms/issue/40146/477545>
- Bertalanffy L. 1938. A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws. II) // Hum. Biol. V. 10. P. 181–213.
- Bilge G. 2018. Otolith biometry of *Serranus scriba* (Linnaeus, 1758) from the Southern Aegean Sea // Nat. Eng. Sci. V. 3. № 3. P. 259–264. <https://doi.org/10.28978/nesciences.468665>
- Bouain A. 1983. Croissance lineaire des serrans des cotes sud-est de la Tunisie // Rapp. Comm. Int. Mer Médit. V. 28. № 5. P. 87–91.
- Fisher W., Petersen C.W. 1987. The evolution of sexual patterns in the seabasses // BioScience. V. 37. № 7. P. 482–489. <https://doi.org/10.2307/1310420>
- Froese R., Pauly D. (eds.). 2022. FishBase. World Wide Web electronic publication (www.fishbase.org. Version 12/2022).
- Gallucci V.F., Quinn T.J. 1979. Reparameterizing, fitting, and testing a simple growth model // Trans. Am. Fish. Soc. V. 108. № 1. P. 14–25. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1979\)108%3C14:RFA-TAS%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1979)108%3C14:RFA-TAS%3E2.0.CO;2)
- Karakulak F.S., Erk H., Bilgin B. 2006. Length-weight relationships for 47 coastal fish species from the Northern Aegean Sea, Turkey // J. Appl. Ichthyol. V. 22. № 4. P. 274–278. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2006.00736.x>
- Lee R.M. 1920. A review of the methods of age and growth determinations in fishes by means of scales // Fish. Invest. London. Ser. 2. V. 4. № 2. 32 p.
- Manual of fisheries science. 1974. Pt. 2: Methods of resource investigation and their application // FAO Fish. Tech. Rep. № 115. 214 p.
- McKenzie D.J., Geffroy B., Farrell A.P. 2021. Effects of global warming on fishes and fisheries // J. Fish Biol. V. 98. № 6. P. 1489–1492. <https://doi.org/10.1111/jfb.14762>
- March D., Palmer M., Alós J. et al. 2010. Short-term residence, home range size and diel patterns of the painted comber *Serranus scriba* in a temperate marine reserve // Mar. Ecol. Prog. Ser. V. 400. P. 195–206. <https://doi.org/10.3354/meps08410>
- Özaydin O., Uçkun D., Akalin S. et al. 2007. Length-weight relationships of fishes captured from Izmir Bay, Central Aegean Sea // J. Appl. Ichthyol. V. 23. № 6. P. 695–696. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2007.00853.x>
- Pauly D. 1981. The relationships between gill surface area and growth performance in fish: a generalization of von Bertalanffy's theory of growth // Meeresforsch. Rep. Mar. Res. V. 28. № 4. P. 251–282.
- Pauly D. 1998. Tropical fishes: patterns and propensities // J. Fish Biol. V. 53. № sA. P. 1–17. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb01014.x>
- Pauly D., Moreau J., Prein M. 1988. A comparison of overall growth performance of tilapia in open waters and aquaculture // ICLARM Conf. Proc. V. 15. P. 469–479.
- Reiner F. 1996. Catálogo dos peixes do arquipélago de Cabo Verde // Publ. Avuls. Inst. Port. Invest. Mar. № 2. 339 p.
- Shiraishi T., Tanaka H., Ohshimo S. et al. 2010. Age, growth and reproduction of two species of scad, *Decapterus macrósoma* and *D. macarellus* in the waters off southern Kyushu //

- Jpn. Agric. Res. Q. V. 44. № 2. P. 197–206.
<https://doi.org/10.6090/jarq.44.197>
- Sokal R.R., Rohlf F.J. 1987. Introduction to Biostatistics. N.Y.: Freeman, 363 p.
- Tortonese E. 1986. Serranidae // Fishes of the north-eastern Atlantic and the Mediterranean. V. 2. Paris: UNESCO. P. 780–792.
- Tuset V.M., Garcia-Diaz M.M., Gonzalez J.A. et al. 2005. Reproduction and growth of the painted comber *Serranus scriba* (Serranidae) of the Marine Reserve of Lanzarote Island (Central-Eastern Atlantic) // Estuar. Coast. Shelf Sci. V. 64. № 2–3. P. 335–346.
<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2005.02.026>
- Uzun A., Toğulga M., İlhan D.U. 2008. Gülbahçe körfez’indeki çizgili hani balığının (*Serranus scriba* L., 1758) biyolojik özellikleri üzerine araştırmalar // E.U. J. Fish. Aquat. Sci. V. 25. № 1. P. 71–74.
- Vale C., Bayle J.T., Ramos A.A. 2003. Weight and length relationships for selected fish species of the Western Mediterranean Sea // J. Appl. Ichthyol. V. 19. № 4. P. 261–262.
<https://doi.org/10.1046/j.1439-0426.2003.00492.x>
- Verberk W.C.E.P., Atkinson D., Hoefnagel K.N. et al. 2021. Shrinking body sizes in response to warming: explanations for the temperature–size rule with special emphasis on the role of oxygen // Biol. Rev. V. 96. № 1. P. 247–268.
<https://doi.org/10.1111/brv.12653>
- Zorica B., Sinovčić G., Pallaoro A. 2005. Age, growth and mortality of painted comber, *Serranus scriba* (Linnaeus, 1758), in the Trogir Bay area (eastern mid-Adriatic) // J. Appl. Ichthyol. V. 21. № 5. P. 433–436.
<https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2005.00624.x>
- Zorica B., Pallaoro A., Sinovčić G., Keč V.Č. 2010. Recent data of maximum age and length of painted comber *Serranus scriba* (Linnaeus, 1758) in Mediterranean Sea // Acta Adriatica. V. 51. № 2. P. 223–226. Available: <https://hr-cak.srce.hr/64370>