

УДК 597.585.2-169:574.3(261.1)

ЭКОЛОГО-ПАРАЗИТОЛОГИЧЕСКИЙ МЕТОД В ИССЛЕДОВАНИЯХ ПОПУЛЯЦИОННОЙ БИОЛОГИИ ОКУНЯ-КЛЮВАЧА *SEBASTES MENTELLA* (SCORPAENIFORMES: SEBASTIDAE) В МОРЕ ИРМИНГЕРА

© 2023 г. Ю. И. Бакай¹, *, С. П. Мельников², А. И. Глубоков²

¹Полярный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии
("ПИНРО" им. Н.М. Книповича)

ул. Академика Книповича, 6, Мурманск, 183038 Россия

²Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии
Окружной проезд, 19, Москва, 105187 Россия

*E-mail: bakay@pinro.ru

Поступила в редакцию 27.01.2023 г.

После доработки 23.06.2023 г.

Принята к публикации 03.08.2023 г.

Представлены результаты анализа комплекса данных, полученных в ходе многолетних исследований популяционной биологии окуня-клювача *Sebastes mentella* в районах пелагиали моря Ирмингера и смежной акватории батиали Гренландии и Исландии. В основу подхода положен эколого-паразитологический метод, рассматривающий в качестве биомаркеров данные о составе сообществ паразитов и встречаемости отдельных их видов. Полученные результаты, включающие также сведения о пространственном распределении, функциональной подразделенности ареала, онтогенетических миграциях, темпе полового созревания и роста, подводном мечении, феногенетических, генетических и других особенностях окуня-клювача, позволили выявить условия дивергентного формирования и значительную обособленность его пелагической и придонной группировок, составляющих североатлантическую популяцию. Заселение этим видом больших глубин океанической пелагиали и придонного слоя батиали при увеличении темпа полового созревания и миграционной активности в пелагиали характеризует направление современного этапа его филогенеза. Обосновано единство пелагической группировки окуня-клювача на обширной акватории и по всей глубине ее распределения в морях Ирмингера и Лабрадор. Показано, что стабильные во времени и пространстве значимые различия показателей зараженности самцов и самок окуня-клювача единственным видоспецифичным паразитом (копепода *Sphyrion lumpi*) служат феном пелагической группировки североатлантической популяции этого хозяина.

DOI: 10.31857/S0044459623040036, EDN: DHJGLA

Из четырех видов североатлантических морских окуней р. *Sebastes* Cuvier, 1829 наибольший интерес с точки зрения популяционной организации представляет окунь-клювач *Sebastes mentella* Travin, 1951, являющийся наиболее массовым и филогенетически молодым. Ему свойственна высокая экологическая пластичность, выраженная в приспособленности к обитанию как в придонном слое шельфа и батиали, так и в мезопелагиали в большом диапазоне глубин на акватории от Баренцева, Гренландского и Норвежского морей до побережья Канады (Population structure..., 2004; Мельников, Бакай, 2009а, б; Melnikov, 2016; Мельников, Глубоков, 2017; Рольский и др., 2017; Бакай, 2021; Карамушко, Христиансен, 2021).

Несмотря на усилия ученых разных стран, единое представление о видовой структуре окуня-

клювача не сформировано. Результаты наших многолетних исследований и анализа литературных данных позволили сделать заключение, что этот вид в своем обширном ареале сформировал три популяции, относительно обособленные друг от друга системой постоянных морских течений: североатлантическую, норвежско-баренцевоморскую и флеминг-капскую (Melnikov, 2016; Бакай, 2021). Однако не утихают споры о структуре первой из них, населяющей море Ирмингера и смежные акватории. Так, с 1980-х годов регулирование промысла этой популяции было основано на концепции ее единства (Saborido-Rey et al., 2004; Бакай, Мельников, 2008; Мельников, Бакай, 2009а). Однако в 2010 г. она была изменена из-за принятой в ICES (International Council for the Exploration of the Sea – Международный совет по ис-

следованию моря) гипотезы о существовании в море Ирмингера трех “типов” (“популяций”) окуня-клювача (Population structure..., 2004) и соответствующего решения NEAFC (North-East Atlantic Fisheries Commission — Комиссия по рыболовству в северо-восточной части Атлантического океана) о раздельном регулировании лова двух “пелагических популяций”. Для подтверждения этой гипотезы проведены исследования с применением генетических маркеров: мтДНК (Schmidt, 2005), аллозимы (Danielsdóttir et al., 2008), RAPD-маркеры (Johansen, Dahle, 2004), микросателлиты (Pampoulie, Danielsdottir, 2008; Stefansson et al., 2009).

В работе, обобщающей итоги этих исследований (Cadrian et al., 2010), выделены четыре единицы запаса окуня-клювача в морях Северной Атлантики: “пелагическая мелководная” (обитает в пелагиали на глубине менее 500 м), “пелагическая глубоководная” (на глубине более 500 м), “склонов Исландии” (в придонном слое батиали Исландии) и “западная” (у побережья Канады). Рихтер (Rikhter, 1996), обнаружив отличия по темпу полового созревания и нескольким меристическим признакам, предположил существование двух “популяций” окуня-клювача: “океанической” (в пелагиали моря Ирмингера) и “прибрежной” (у побережья Гренландии и Исландии). Другие авторы (Roques et al., 2002) по итогам исследований микросателлитных последовательностей ДНК, напротив, указывают на наличие единой “пан-океанической” популяции окуня-клювача, населяющей пелагиаль морей Ирмингера и Лабрадор, акваторию батиали Большой Ньюфаундлендской банки (БНБ), у полуострова Лабрадор, островов Гренландии, Исландии и Фарерских.

Однако дифференциация “популяций” окуня-клювача в этих публикациях базировалась лишь на выявленной вариабельности в частоте отдельных маркеров и биологических показателей. При этом эколого-популяционное подтверждение такой дифференциации и сведения о внутренней структуре выделяемых “популяций” отсутствовали, а при отборе проб зачастую не были учтены особенности пространственного и батиметрического распределения, возраст и пол окуня, что приводило к неубедительным выводам относительно его популяционной структуры.

Учитывая экологическую пластичность окуня-клювача, населяющего разные биотопы в большом диапазоне глубин, представляется целесообразным использование в изучении его популяционной биологии экологического подхода, предусматривающего, в частности, анализ паразито-хозяйственных отношений (Яблоков, 1987). Эколого-паразитологический метод предполагает использование данных о составе и специфике формирования сообществ паразитов, встречае-

мости отдельных их видов в качестве биомаркеров различий/сходства условий обитания и питания, миграций, внутривидовых, межвидовых и филогенетических особенностей их хозяев (Коновалов, 1971; Гаевская, Ковалева, 1986; MacKenzie, Abaunza, 2005; Catalano et al., 2014; MacKenzie, Hemmingsen, 2015). Специфичные паразиты могут служить и показателями “родства” хозяина (Бакай, 2021).

Некоторые исследователи (Williams et al., 1992; MacKenzie, 2002) полагают, что применение паразитологических данных может иметь преимущества по отношению к другим подходам в популяционной биологии (морфометрическому, генетико-биохимическому, анализу структуры отолигов), где аккумуляция различий по вариабельности и частотам отдельных признаков является значительно более консервативным и длительным процессом. К тому же наличие межвидовой гибридизации среди окуней р. *Sebastes* (Roques et al., 2001; Makhrov et al., 2011; Artamonova et al., 2011, 2013) ограничивает использование морфометрических и генетико-биохимических данных в популяционных исследованиях этих рыб. Поэтому эколого-паразитологический метод взят нами за основу при использовании комплексного подхода (обеспечивающего получение и анализ взаимно дополняющих данных, направленных на изучение пространственной, популяционной структуры и филогении вида (Begg, Waldman, 1999; Catalano et al., 2014)).

Цель работы — выявить эколого-географические, биотопические, батиметрические, популяционные и филогенетические особенности окуня-клювача, обитающего в море Ирмингера и сопредельных водах, посредством анализа паразитологических данных и материалов, полученных другими методами изучения популяционной биологии рыб.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Использованы результаты полного паразитологического вскрытия (Быховская-Павловская, 1985) и изучения паразитов различных таксонов 1528 особей окуня-клювача в возрасте 5–25 лет, полученных из траловых уловов в слое 0–500 м и 501–900 м в пелагиали моря Ирмингера и придонном слое батиали (глубина 235–1040 м) Гренландии и Исландии в ходе более 40 экспедиций при проведении отечественных ихтиопланктонных съемок в апреле–мае 1985–1995 гг., отечественных (1982–1998, 2021 гг.) и международных (1999–2018 гг.) тралово-акустических съемок по оценке запаса этого вида в июне–июле и в рейсах промысловых судов в апреле–октябре 1981–2022 гг. В этих регулярных экспедициях, в большинстве которых авторы принимали участие, определены репродуктивный и нагульный ареалы, пути раз-

Таблица 1. Объем собранного и обработанного материала по окуню-клювачу в море Ирмингера и сопредельной акватории

Виды исследований	Количество рыб, экз.
Полное паразитологическое вскрытие	1528
Частичное паразитологическое вскрытие	425
Регистрация эктопаразитов*	123885
Измерение длины тела (TL), см	152611
Определение возраста	17876
Определение темпа полового созревания	100066
Определение темпа роста	4244
Анализ питания	121525
Анализ белкового полиморфизма	3803
Анализ микросателлитных последовательностей ДНК	613

Примечание: * включает определение степени и особенностей инвазии копеподой *Sphyrion lumpi*, встречаемости и локализации кожных пигментных образований (Бакай, Карасев, 1995).

носа личинок, условия формирования скоплений, размерно-возрастной состав, темп полового созревания, соотношение неполовозрелых и половозрелых рыб, линейный и весовой рост, особенности питания и состава сообществ паразитов окуня-клювача.

Сбор и обработка биологического материала выполнены согласно принятым методикам (Инструкции и наставления, 1980; Инструкции и методические..., 2001), а его объем представлен в табл. 1. Возраст рыб определен по чешуе (Павлов и др., 1992). Обработка генетических проб и анализ ее результатов выполнены в Институте проблем экологии и эволюции (ИПЭЭ) им. А.Н. Северцова РАН и во ВНИРО.

Таксономический состав сообществ паразитов представлен по данным World Register of Marine Species (<http://www.marinespecies.org/>). Для указания в таблицах принадлежности паразитов к определенным классам приняты следующие обозначения: Му — Мухозоа, Мо — Monogenea, Се — Cestoda, Тр — Trematoda, Чх — Chromadorea, Ра — Palaeacanthocephala, Нх — Hexanauplia. Выявлены многолетние особенности зараженности окуня-клювача копеподой *Sphyrion lumpi* согласно разработанной методике (Бакай, Карасев, 1995).

Показателями зараженности паразитами являлись: экстенсивность инвазии (ЭИ) — доля (%) рыб, зараженных паразитом данного вида, от числа исследованных; индекс обилия (ИО) — число паразитов данного вида, приходящихся на одну исследованную рыбу (Bush et al., 1997). Второй показатель не определяли для Мухозоа. Оценивали доверительный интервал ЭИ как интервал, покрывающий параметр с заданной надежностью (Ройтман, Лобанов, 1985). Значимость различий (p) в ЭИ паразитами и встречаемости кожных пигментных пятен у окуня-клювача определена

посредством теста критерия значимости (χ^2) при уровне значимости $p < 0.05$ (Бреев, 1976). Для выявления географических особенностей сообществ паразитов использованы расчеты меры сходства (L_0) их состава на основе коэффициента Серенсена—Чекановского по “взвешенному парно-групповому методу” (Бейли, 1970; Андреев, Решетников, 1978). Принято положение о том, что степень обособленности сравниваемых групп окуня-клювача имеет обратную зависимость от значений L_0 и прямую зависимость от величины отличий темпа полового созревания их особей (Hall et al., 2015).

Для оценки принадлежности паразитов к зоогеографическим и экологическим комплексам использованы литературные данные (Андрияшев, 1979; Зубченко, 1993; Lile et al., 1994; Hemmingsen, MacKenzie, 2001) и результаты собственных исследований. Эти комплексы имеют следующие обозначения в таблицах: АБ — арктическо-бореальный, АамБ — аркто-амфибореальный, атБ — атлантическо-бореальный, амБ — амфибореальный, К — космополиты, ПЗ — полизональный, МП — мезопелагический, МБ — мезобентальный, ЭК — эпиконтинентальный. “Ядро” сообществ паразитов формируют доминантные виды, встреченные у клювача во всех или большинстве районов. “Компонентное сообщество” паразитов рассматривается как совокупность инфрасообществ паразитов всех возрастных групп популяции или группировки хозяина (Дугаров, Пронин, 2013). Оценивали встречаемость самцов и самок окуня с кожными пигментными образованиями, используя их в качестве обоснованного фона (Бакай, 2015).

Междисциплинарный (комплексный) подход в популяционных исследованиях (Begg, Waldman, 1999; Catalano et al., 2014) включал использование

опубликованных нами ранее результатов исследований состава паразитов и обоснованных фенов окуня-клювача, обитающего в море Ирмингера и сопредельных водах. Для изучения особенностей популяционной биологии клювача применены данные о его размерно-возрастном составе, темпе полового созревания и роста, воспроизводстве, функциональной структуре ареала, онтогенетических и сезонных миграциях, океанологических условиях формирования скоплений, генетико-биохимических особенностях, итогах подводного мечения и других параметрах (Saborido-Rey et al., 2004; Мельников, 2006, 2008, 2013; Мельников, Бакай, 2006, 2009а, б; Sigurdsson et al., 2006; Melnikov, 2007, 2016; Бакай, Мельников, 2008; Мельников, Попов, 2009; Melnikov et al., 2009; Makhrov et al., 2010, 2011; Бакай, 2015). Сведения о результатах исследований состава паразитов окуня-клювача этого района другими авторами в литературных источниках отсутствуют.

Море Ирмингера расположено к юго-востоку от Гренландии. На юго-западе оно граничит с морем Лабрадор по линии от южной оконечности Гренландии до юго-востока полуострова Лабрадор, на севере — с Гренландским морем по линии северо-запад Исландии — мыс Нансен в Гренландии. На юге и востоке море Ирмингера ограничено изменяющейся пространственно и во времени зоной конвергенции, которая тянется (условно) от юга Исландии до юго-востока о-ва Ньюфаундленд (Фейрбридж, 1974). Указаны принятые обозначения Международных организаций по регулированию промысла в Северо-Восточной Атлантике (NEAFC) и Северо-Западной Атлантике (NAFO, North-West Atlantic Fisheries Organization — Организация по рыболовству в северо-западной части Атлантического океана).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Океанографические особенности района определяются макроциркуляционной системой течений в виде Субполярного циклонического круговорота (СЦК). Он прослеживается в поверхностном и промежуточном слоях морей Ирмингера и Лабрадор, формируясь течениями Северо-Атлантическим (САТ), Ирмингера, Восточно- и Западно-Гренландскими и Лабрадорским (Булатов, 1971). Границы СЦК определены рельефом дна: на востоке — хребет Рейкьянес, на западе — склоны Гренландии, Канады и о-ва Ньюфаундленд, на севере — Гренландско-Исландский порог. Субарктические воды Восточно-Гренландского течения, следуя на юг вдоль Гренландии, смешиваются с потоком западной ветви теплого течения Ирмингера — производного от САТ. Западно-Гренландское течение, формируемое у Южной Гренландии, вместе с Лабрадорским образуют западную периферию СЦК. Часть вод Лабрадорского течения, поворачивая не северо-восток у БНБ, по-

полняет САТ и замыкает СЦК (Атлас океанов, 1977).

В силу взаимодействия водных масс атлантического и субарктического происхождения на глубине до 1000 м в условиях специфической топографии дна (хребет Рейкьянес сопряжен с участками батиали Исландии и Гренландии) образованы фронтальные зоны — полярный фронт (вдоль юго-восточного побережья Гренландии) и субполярный фронт (от Исландии до БНБ) с градиентами температуры 0.5–1.5°C на 10 миль. Здесь возникают сложные процессы опускания и подъема вод, образования апвеллингов, меандров и вихрей, способствующих формированию в пелагиали моря Ирмингера участков повышенной биологической продуктивности (Дубравин, 2001; Педченко, 2001; Sutton et al., 2008). Это обеспечивает концентрирование зоопланктона, которым откармливается, создавая скопления, окунь-клювач и другие многочисленные представители ихтиофауны мезопелагического комплекса (Павлов, 1992; Мельников, Бакай, 2006, 2009а, б; Мельников, Попов, 2009; Melnikov et al., 2009; Dolgov, 2015). Такие топографические, океанологические и биотопические особенности морей Ирмингера и Лабрадор создали благоприятные условия для североатлантической популяции окуня-клювача после окончания последнего ледникового максимума (Brochmann et al., 2003). В пределах ареала этой популяции не отмечены океанологические барьеры, препятствующие онтогенетическим и сезонным миграциям клювача (Педченко, 2001).

Функциональная подразделенность ареала североатлантической популяции окуня изучена по результатам многолетних отечественных и международных исследований. Определено, что скопления окуня-клювача, распределяющиеся в пелагиали морей Ирмингера и Лабрадор на акватории более 420 тыс. кв. миль (рис. 1, районы 1–6) и в придонном слое сопредельных акваторий батиали и шельфа Гренландии, Исландии и Канады (районы 7–9), являются частями этой популяции. Из единого центра репродукции, расположенного в пелагиали (районы 4–6), молодь выносятся в потоке западной ветви течения Ирмингера и оседает на южных участках шельфа Гренландии и Баффиновой Земли, служащих вместе с акваторией шельфа Лабрадора выростной областью этой популяции (Magnusson J., Magnusson J.V., 1985; Павлов, 1992; Stransky, 2000; Population structure..., 2004; Saborido-Rey et al., 2004; Мельников, Бакай, 2009а, б; Мельников, Попов, 2009; Cadrin et al., 2010; Мельников, 2013; Мельников, Глубоков, 2015; Melnikov, 2016; Бакай, 2020б, 2021).

Нами установлено, что в североатлантической популяции окуня-клювача выделяются две группировки, различающиеся экологическими и физиологическими параметрами: пелагическая (состоит из раносозревающих особей и населяет пе-

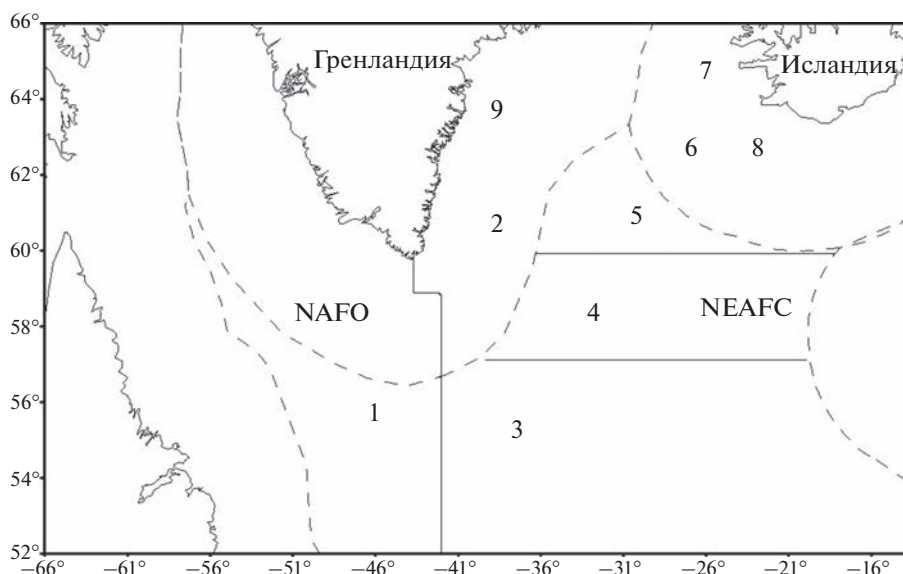


Рис. 1. Районирование акватории распределения пелагического (1–6) и придонного (7–9) окуня-клевача в морях С.А. Пунктир — границы 200-мильных зон. 1 — районы регулирования NAFO, 2 — Восточная Гренландия, 3, 4, 5 — южный, центральный и северный районы открытой части моря Ирмингера (районы регулирования NEAFC), 6 — зона Исландии, 7 и 8 — батиаль Исландии, 9 — батиаль Гренландии.

пелагиаль моря Ирмингера в слое 100–900 м) и придонная (доминируют позднеосозревающие особи, обитающие преимущественно в придонном слое сопредельной акватории батии Гренландии, Исландии и Канады на глубине 600–1200 м) (Мельников, 2006, 2008; Мельников, Бакай, 2006, 2009б; Melnikov, 2016; Мельников, Глубоков, 2017; Бакай, 2020а). В первой группе окунь в массе (50% особей) становится половозрелым при длине тела 29–33 см и возрасте 9–12 лет, во второй — при длине 35–43 см и возрасте 14–19 лет. Их биотопическая дифференциация связана с началом возвратных миграций рыб из районов обитания молоди по достижению ими половой зрелости. Так, раносозревающие особи клевача первыми покидают выростную область на акватории шельфа Гренландии и Канады, выходя в океаническую пелагиаль Северной Атлантики. Позднеосозревающие особи по мере роста в процессе продолжительной (до 5–7 лет) миграции пополняют его придонные скопления в батии.

В пелагиали морей Ирмингера и Лабрадор в июне–августе вблизи выростной области у побережья Гренландии распределяются особи клевача размером 23–32 см. С удалением от Гренландии размеры (возраст) рыб увеличиваются (Мельников, Бакай, 2009а). Кормовая миграция клевача от мест вымета предличинок самками в апреле–мае над хребтом Рейкьянес проходит в двух основных направлениях. Так, окунь длиной преимущественно 30–35 см вслед за смещающимся в западном направлении северным субполярным фронтом мигрирует в рыболовную зону Гренландии и районы регулирования NAFO, где на участках повышенной биопродуктивности в верхнем

500-метровом слое концентрируются предпочитаемые им планктонные ракообразные. Особи окуня размером 36–46 см смещаются в северном направлении вдоль западного склона хребта Рейкьянес, где на глубинах более 500 м распределяются предпочитаемые ими креветки, мезопелагические рыбы и молодь головоногих моллюсков.

Большинство особей окуня-клевача в пелагиали являются половозрелыми. Доля неполовозрелых рыб уменьшается от 10.0–13.6% на акватории к югу и юго-востоку от Гренландии до 3.0–4.5% на северо-востоке ареала (над хребтом Рейкьянес). Начало созревания окуня во всех районах происходит при одинаковой длине. Отмечаемые незначительные различия в длине рыб при массовом и полном созревании на северо-востоке ареала обусловлены миграцией в пелагиаль моря Ирмингера части медленно созревающих особей из батии Исландии (Мельников, Бакай, 2009а).

Темпы линейного, весового роста и полового созревания окуня-клевача одинаковы в слоях 100–500 и 501–900 м пелагиали моря Ирмингера (Бакай, Мельников, 2008). Это свидетельствует о том, что пополнение нерестовой части его североатлантической популяции в обоих слоях происходит при одинаковых длине и возрасте рыб.

В пелагиали северо-восточной части моря Ирмингера размерно-возрастные группы окуня-клевача сегрегированы по вертикали. Так, в верхнем 500-метровом слое обитают особи в возрасте 5–18 лет. На большей глубине возраст рыб составил 6–25 лет, из которых около трети старше 18 лет (Бакай, Мельников, 2008). Такое распределение обусловлено вертикальной зональностью

распространения кормовых организмов мезопелагического комплекса. В питании клювача прослеживается возрастная избирательность, поддерживающаяся за счет суточных вертикальных миграций вслед за подъемом или опусканием предпочитаемых им пищевых организмов.

Исследования сообществ паразитов позволили выявить 24 вида, относящихся к 7 классам: 4 вида — Myxozoa, 1 — Monogenea, 6 — Cestoda, 4 — Trematoda, 4 — Chromadorea, 2 — Palaeacanthocephala, 3 — Hexanauplia (табл. 2). Большинство из них — распространенные гетероксенные экологически пластичные виды. Три вида Myxozoa (*Leptotheca adeli*, *Myxidium obliquelineolatum*, *Pseudoalataspora seabastei*), моногенея *Microcotyle caudata* и копепода *Chondracanthus nodosus* специфичны р. *Sebastes*, представители которого обитают в морях Северной Атлантики и смежного района Северного Ледовитого океана. Лишь копепода *Sphyrion lumpi* специфична окуню-клювачу (Бакай, 2021).

Доминирование гельминтов (67% от общего количества видов) свидетельствует, что экологотрофический фактор является определяющим при формировании состава паразитов окуня-клювача в море Ирмингера, в значительной степени свойственных рыбам-планктофагам. Это обусловлено наличием как доминантных полизональных нематод *Anisakis simplex* и *Hysterothylacium aduncum*, а также мезобентальной трематоды *Podocotyle reflexa*, образующих “ядро” сообществ паразитов этого хозяина, так и многих более редких гельминтов — *Bothriocephalus scorpii*, *Scolex pleuronectis* и других цестод, *Anomalotrema koiae*, *Lecithophyllum botryophoron* и других трематод. Окунь-клювач приобретает их, потребляя в пищу планктонных беспозвоночных (эвфаузииды, каланиды, гиперииды, мизиды, щетинкожелюстные), служащих первыми промежуточными хозяевами в жизненных циклах этих гельминтов, а также планктоноядных рыб (преимущественно Myctrophidae и Paralipidae), зараженных этими паразитами (Полянский, 1958; Køie, 1981, 2000; Smith, 1983; Marcogliese, 1992, и др.).

Сообщества паразитов окуня-клювача на акватории Северной Атлантики, как и в морях Северного Ледовитого океана (Бакай, 2011), формируются преимущественно арктическо-бореальными (50.0%), в меньшей степени бореальными видами (37.5%) и видами-космополитами (12.5%) (табл. 2). Доминирование видов арктическо-бореального комплекса имеет устойчивый характер. Так, из 12 видов паразитов этого комплекса, встреченных в батиали Гренландии и Исландии, девять (75.0%) видов обычны для окуня-клювача, из них пять (55.6%) представляют “ядро” сообщества. Установлено преобладание у окуня-клювача моря Ирмингера паразитов мезобентального (41.7%), полизонального (29.2%) и мезопелагического (20.8%) экологических комплексов.

По результатам анализа географических и биотопических особенностей состава паразитов оку-

ня-клювача выделены восемь видов, в значительной степени отвечающих требованиям, предъявляемым к индикаторам эколого-популяционных особенностей рыб (Гаевская, Ковалева, 1986; MacKenzie, 2002; MacKenzie, Hemmingsen, 2015, и др.). К ним отнесены специфичные р. *Sebastes* виды (мезобентальные моногенея *Microcotyle caudata* и копепода *Chondracanthus nodosus*), мезопелагические видоспецифичная копепода *Sphyrion lumpi* и цестода *Hepatoxylon trichiuri* определены как индикаторные по принципу альтернативности заражения (Коновалов, 1971). Специфичные р. *Sebastes* миксоспории *Leptotheca adeli*, *Myxidium obliquelineolatum*, *Pseudoalataspora seabastei* и полизональная нематода *Anisakis simplex*, встречающиеся повсеместно, использованы по принципу наличия значимых различий в степени зараженности ими (см. табл. 2).

Во всем ареале окуня-клювача в пелагиали морей Ирмингера и Лабрадор, разделенной нами на шесть районов (рис. 1), установлен одинаковый уровень зараженности ($p > 0.05$) паразитами большинства (17 из 18 обнаруженных) видов (табл. 3). Большая встречаемость миксоспории *L. adeli* у клювача в районе 1 (9% по сравнению с 1–4% в других районах) обусловлена значительной долей созревающих рыб, недавно вышедших в пелагиаль из выростной области на шельфе Гренландии, где расположен центр инвазии представителями Мухозоа (Мельников, Бакай, 2009б).

Во всех районах пелагиали Северной Атлантики регистрируется стабильная во времени (с 1981 г.) и пространстве специфика локализации и встречаемости пигментных пятен на теле самцов и самок окуня-клювача (Мельников, Бакай, 2009а). Так, в 97% случаев такие пятна локализируются у самок окуня на боках тела, а у самцов — на голове и реже на плавниках. Повсеместно, на всех глубинах (Бакай, Мельников, 2008), во все годы встречаемость пятен больше у самок, чем у самцов, в 1.4–3.0 (в среднем 1.8) раза. Такие особенности встречаемости кожных пигментных пятен отсутствовали в других районах ареала клювача, что позволило обосновать это явление в качестве фено пелагической группировки его североатлантической популяции (Бакай, 2015).

Результаты расчетов меры сходства (L_0) демонстрируют высокое сходство ($L_0 = 93–100\%$) состава паразитов окуня-клювача (рис. 2) во всех (1–6) районах пелагиали морей Северной Атлантики, даже удаленных друг от друга на сотни миль (районы 1 и 5–6). Напротив, выявлены значимые различия ($L_0 = 78–81\%$) состава сообществ паразитов клювача в пелагиали (районы 1–6) и в батиали Исландии/Гренландии (районы 7–9) (Мельников, Бакай, 2006). Так, даже для смежных районов пелагиали моря Ирмингера (районы 5–6) и батиали Исландии (районы 7–8) из 21 вида встреченных здесь паразитов общими оказались лишь 12 (57.1%) видов, а также обнаружены значимые различия в степени зараженности паразитами

Таблица 2. Структура компонентных сообществ паразитов и значимость различий в экстенсивности заражения паразитами окуня-клевача в пелагиали и батиили моря Ирмингера

Паразит, индикатор*** (класс)	Комплекс видов		Батияль Юго-Восточной Гренландии		Пелагиаль		Значимость различий (p) ^в	Значимость различий (p) ^б		
	экологический	зоогеографический	глубина, м		Восточная Гренландия	открытая часть				
		235—580	700—1040	170—410	150—430	501—900	430—880			
		L _{ср} , см (n, экз.)		L _{ср} , см (n, экз.)		L _{ср} , см (n, экз.)				
		29.1 (80)	34.5 (59)	33.2 (107)	36.7 (850)	39.9 (115)	38.5 (158)			
<i>Leptothea adeli</i> *** (My)	МБ	АБ	26.2/+	23.7/+	2.8/+	1.0/+	6.1	7.0	p < 0.05	p > 0.05
<i>Myxidium incurvatum</i> (My)	МБ	амБ	12.5/+	18.6/+	8.4/+	4.9/+	10.4	22.2	p < 0.05	p < 0.05
<i>M. oblique-lineolatum</i> *** (My)	МБ	АБ	8.8/+	11.9/+	7.5/+	4.5/+	4.3	8.2	p < 0.05	p > 0.05
<i>Pseudoalataspora sebastiei</i> */**** (My)	МБ	АБ	20.0/+	23.7/+	6.5/+	2.1/+	6.1	10.1	p < 0.05	p > 0.05
<i>Microcoyle caudata</i> *** (Mo)	МБ	АБ	—	—	—	—	—	—	17.1/0.48	p < 0.05
<i>Bothrioccephalus scorpii</i> (Ce)	МП	АамБ	—	—	5.6/0.08	10.1/0.20	4.3/0.04	6.3/0.06	p > 0.05	p > 0.05
<i>Diphyllobothrium</i> sp. pl. (Ce)	МП	атБ	—	—	—	0.5/0.01	2.6/0.03	—	p < 0.05	p < 0.05
<i>Grillotia erinaceus</i> pl. (Ce)	ПЗ	амБ	—	—	0.9/0.01	0.9/0.01	3.5/0.04	—	p < 0.05	p < 0.05
<i>Hepatoxylon trichiuri</i> pl.*** (Ce)	МП	атБ	—	—	1.9/0.02	0.7/0.01	4.3/0.04	—	p > 0.05	p < 0.05
<i>Phyllobothrium</i> sp. pl. (Ce)	МБ	амБ	—	—	1.9/0.03	1.3/0.03	0.9/0.01	0.6/0.01	p > 0.05	p > 0.05
<i>Scolex pleuronectis</i> pl. (Ce)	ПЗ	К	2.5/0.03	1.7/0.03	14.9/0.40	11.4/0.30	7.8/0.08	—	p < 0.05	p < 0.05
<i>Anomalotrema koiae</i> (Tr)	МБ	АБ	3.8/0.06	11.9/0.30	1.9/0.02	1.0/0.01	0.9/0.01	3.8/0.04	p > 0.05	p > 0.05
<i>Derogetes varicus</i> (Tr)	ПЗ	К	2.5/0.13	1.7/0.02	0.9/0.01	0.7/0.01	—	—	p < 0.05	p > 0.05
<i>Lecithophyllum botryophoron</i> (Tr)	МП	АамБ	1.3/0.01	3.4/0.03	0.9/0.01	1.2/0.02	2.6/0.04	1.9/0.03	p > 0.05	p > 0.05
<i>Podocoytle reflexa</i> * (Tr)	МБ	АамБ	16.3/0.25	36.0/0.40	1.9/0.03	1.6/0.02	2.6/0.03	5.7/0.06	p > 0.05	p > 0.05
<i>Anisakis simplex</i> l.* /**** (Ch)	ПЗ	К	50.0/1.20	66.1/3.10	78.5/4.40	90.1/8.30	90.4/7.03	72.8/4.68	p < 0.05	p < 0.05
<i>Hysterothylacium aduncum</i> l.* (Ch)	ПЗ	амБ	21.3/0.30	6.8/0.09	7.5/0.10	6.8/0.10	3.5/0.04	13.3/0.29	p < 0.05	p < 0.05
<i>Pseudoterranova decipiens</i> l. (Ch)	ПЗ	АамБ	1.3/0.01	—	—	—	—	—	p > 0.05	p > 0.05
<i>Spinitectus oviflagellis</i> (Ch)	ЭК	атБ	1.3/0.01	—	—	—	—	3.2/0.11	p < 0.05	p < 0.05
<i>Corynosoma strumosum</i> l. (Pa)	ЭК	АамБ	2.5/0.05	5.1/0.05	0.9/0.01	0.2/0.002	—	1.3/0.02	p > 0.05	p > 0.05
<i>Echinorhynchus gadi</i> (Pa)	ПЗ	амБ	1.3/0.01	1.7/0.14	—	—	—	1.3/0.02	p > 0.05	p > 0.05
<i>Chondracanthus nodosus</i> *** (He)	МБ	АБ	—	—	—	—	—	0.7/0.01	p > 0.05	p > 0.05
<i>Pennella</i> sp. (He)	МБ	АБ	—	1.7/0.02	—	—	—	—	p > 0.05	p > 0.05
<i>Sphyrion lumpti</i> */** /**** (He)	МП	амБ	1.0/0.02* ¹	23.4/0.40* ²	41.1/1.00* ³	45.1/1.10* ⁴	42.9/0.88* ⁵	17.9/0.28* ⁶	p < 0.05	p < 0.05
Встречаемость пигментных пятен, %			0.2	3.8	16.8	20.1	15.0	3.0	p < 0.05	p < 0.05

Примечание: n – исследовано рыб, экз. Перед чертой – ЭИ, %; после черты – Ю, экз. (+ не определяли у Мухозоя). * Видны “ядра” сообществ. ** n – с учетом остатков инвазии, экз. *¹ – 609, *² – 731, *³ – 781, *⁴ – 10770, *⁵ – 662, *⁶ – 1077; *** индикаторы экологических особенностей. (p)^a – значимость различий установлена для значений ЭИ в батиили (глубина 235–580 м – первый столбец) и открытой части пелагиали моря Ирмингера (четвертый столбец); (p)^b – значимость различий установлена для значений ЭИ в пелагиали северной части моря Ирмингера и батиили Исландии.

Таблица 3. Структура сообществ паразитов и значимость различий в экстенсивности заражения ими окуня-кловача в пелагиали морей СА

Паразит (класс)	Комплекс видов		Море Лабрадор	Море Ирмингера					Значимость различий (p)
				Восточная Гренландия	открытая часть			зона Исландии	
					юг	центр	север		
	экологический	зоогеографический	район 1 (n = 199)	район 2 (n = 107)	район 3 (n = 183)	район 4 (n = 218)	район 5 (n = 449)	район 6 (n = 75)	
<i>Leptothea adeli</i> (My)	МБ	АБ	9,0/+	2,8/+	1,1/+	0,9/+	1,1/+	4,0/+	< 0,05
<i>Myxidium incurvatum</i> (My)	МБ	амБ	6,5/+	8,4/+	3,3/+	6,0/+	5,1/+	6,6/+	> 0,05
<i>M. oblique-lineolatum</i> (My)	МБ	АБ	9,5/+	7,5/+	4,9/+	3,2/+	4,9/+	4,0/+	> 0,05
<i>Pseudolataspora sebastiei</i> * (My)	МБ	АБ	5,0/+	6,5/+	2,2/+	2,3/+	2,0/+	5,3/+	> 0,05
<i>Bothriocerphalus scorpii</i> (Ce)	МП	АамБ	12,3/0,19	5,6/0,09	12,6/0,21	8,3/0,19	10,1/0,11	5,3/0,09	> 0,05
<i>Diphyllobothrium</i> sp. pl. (Ce)	МП	атБ	0,5/0,01	—	0,5/0,01	0,5/0,01	0,5/0,01	1,3/0,01	> 0,05
<i>Grillotia erinaceus</i> pl. (Ce)	ПЗ	амБ	1,1/0,01	0,9/0,01	1,1/0,01	0,9/0,01	0,9/0,01	1,3/0,01	> 0,05
<i>Hepatoxylon trichiuri</i> pl. (Ce)	МП	атБ	0,5/0,01	1,9/0,01	1,6/0,02	0,5/0,01	0,5/0,01	2,6/0,03	> 0,05
<i>Phyllobothrium</i> sp. pl. (Ce)	МБ	амБ	1,6/0,02	1,9/0,03	2,2/0,06	1,4/0,03	0,9/0,02	1,3/0,01	> 0,05
<i>Scolex pleuronectis</i> pl. (Ce)	ПЗ	К	8,9/0,25	14,9/0,37	15,3/0,55	13,8/0,3	8,8/0,14	8,0/0,08	> 0,05
<i>Anomalotrema koiae</i> (Tr)	МБ	АБ	2,2/0,05	1,9/0,02	1,1/0,01	1,4/0,01	0,9/0,01	1,3/0,01	> 0,05
<i>Derogenes varicus</i> (Tr)	ПЗ	К	1,1/0,01	0,9/0,01	1,6/0,02	0,5/0,01	0,5/0,01	—	> 0,05
<i>Lecithophyllum botryophoron</i> (Tr)	МП	АамБ	2,2/0,02	0,9/0,01	3,3/0,07	0,5/0,01	0,7/0,01	2,6/0,04	> 0,05
<i>Podocoryle reflexa</i> * (Tr)	МБ	АамБ	2,8/0,03	1,9/0,03	2,2/0,02	2,8/0,03	0,9/0,01	2,6/0,02	> 0,05
<i>Anisakis simplex</i> l.* (Ch)	ПЗ	К	78,8/6,2	78,5/4,4	78,7/6,0	83,9/6,6	79,0/6,3	74,7/6,0	> 0,05
<i>Hysterothylacium aduncum</i> * (Ch)	ПЗ	амБ	7,8/0,09	7,5/0,09	7,8/0,13	8,7/0,12	5,5/0,13	5,3/0,07	> 0,05
<i>Corynosoma strumosum</i> l. (Pa)	МБ	атБ	0,5/0,01	—	0,5/0,01	0,5/0,01	—	—	> 0,05
<i>Sphyrion lumpi</i> */** (He)	МП	амБ	39,7/0,89* ¹	34,6/0,73* ²	46,2/1,08* ³	46,9/0,92* ⁴	42,7/0,98* ⁵	48,0/1,08* ⁶	> 0,05

Примечание: Цифровое обозначение районов см. на рис. 1. n — исследовано рыб, экз. Перед чертой — ЭИ, %; после черты — ИО, экз. (+ не определяли у Мухозоя). * Виды «ядра» сообществ паразитов. ** С учетом остатков инвазии (n, экз.): *¹ — 991, *² — 781, *³ — 1108, *⁴ — 1902, *⁵ — 8501, *⁶ — 662. (p) — значимость различий в ЭИ установлена для ее значений в смежных парах районов.

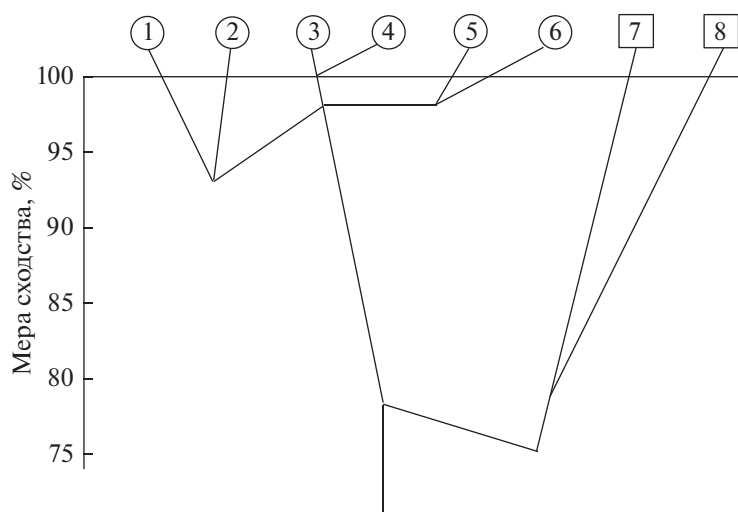


Рис. 2. Дендрограмма сходства (L_0) состава паразитов окуня-клювача пелагиали морей СА (районы 1–6) и батиали Исландии (районы 7–8).

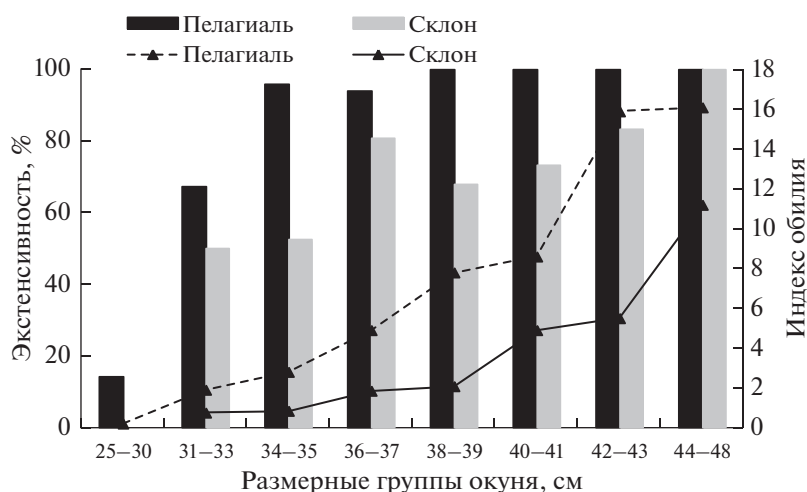


Рис. 3. Динамика экстенсивности (колонки) и индекса обилия (линии) зараженности нематодой *Anisakis simplex* окуня-клювача в батиали Исландии и смежного района пелагиали моря Ирмингера.

10 общих видов (см. табл. 2), из которых 4 отнесены к индикаторам эколого-популяционных особенностей этого хозяина.

Среди последних определены значимые различия в степени зараженности окуня-клювача доминантной нематодой *A. simplex*, локализованной на внутренних органах и в мышцах рыб. Так, зараженность ею окуня на акватории батиали Исландии оказалась значимо меньше, чем в сопредельном районе пелагиали (см. табл. 2). Данное свойство проявляется у окуня всех размерных групп (рис. 3), что определяется особенностями его рациона в этих различающихся по трофическим условиям биотопах (Мельников, Бакай, 2006). Установлены также значимые различия во встречаемости рыб с пигментными пятнами на коже (см. табл. 2).

Выявленные особенности указывают на обособленность скоплений окуня-клювача в батиали Исландии/Гренландии и в пелагиали моря Ирмингера. Эти скопления формируются, соответственно, поздно- и раносозревающими особями из единой выростной области на акватории шельфа Гренландии (Мельников, Бакай, 2006, 2009а, б). Вторым из них свойственны постоянное обитание в пелагиали и повышенная миграционная активность, выраженная в протяженных (до несколько сотен миль) миграциях, определяемых репродуктивным циклом клювача и сезонным откормом (Мельников, Попов, 2009), а также в значительных (до 200 м) суточных вертикальных кормовых миграциях (Бакай, Мельников, 2008).

Потеря связи клювача с придонными биоценозами в результате миграции его раносозрева-

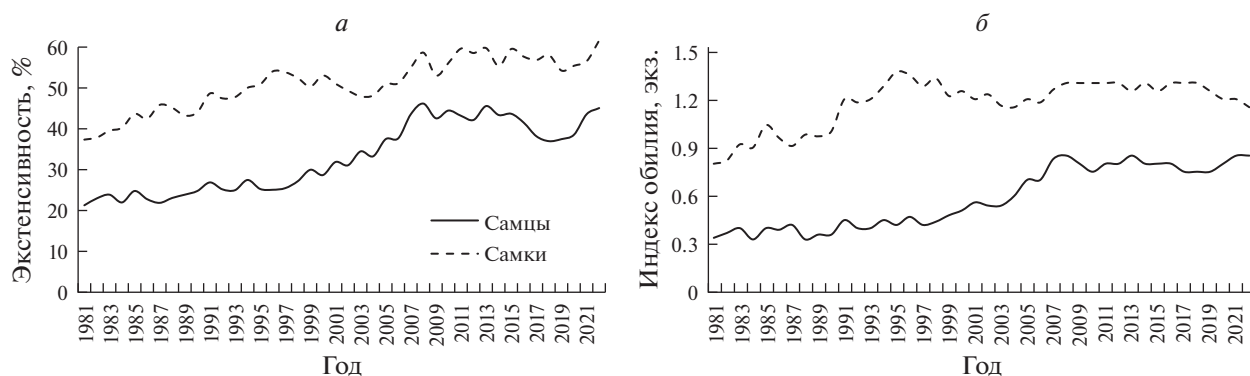


Рис. 4. Межгодовая динамика экстенсивности (а) и индекса обилия (б) зараженности окуня-клювача копеподой *Sphyrion lumpi* (с учетом следов инвазии) в пелагиали моря Ирмингера в слое 100–500 м в 1981–2022 гг.

ющих особей с акватории шельфа Гренландии в пелагиаль Северной Атлантики вызывает обеднение состава трематод, нематод и скребней (см. табл. 2) из-за исключения из его рациона придонных ракообразных. По мере удаления от побережья значимо снижается встречаемость миксоспоридий. При увеличении рациона, сопряженного с ростом (созреванием) и выходом окуня в пелагиаль, он приобретает новых гельминтов (цестоды четырех видов) при росте зараженности имевшимися (*A. simplex*, *Scolex pleuronectis*). Такое изменение состава паразитов обусловлено расширением пищевого спектра за счет копепод, увеличением роли эвфаузиид, гиперид, пелагических креветок, планктоноядных рыб, крылоногих и головоногих моллюсков (Мельников, Бакай, 2009б).

Поздносозревающие особи окуня-клювача не совершают подобных миграций, смещаясь на глубину более 600 м в батииали Гренландии и Исландии и выходя лишь в близлежащие зоны пелагиали, где продуцируют потомство (Melnikov, 2016). Отсутствие массового обмена между пелагическими и придонными скоплениями клювача у Исландии подтверждено итогами его подводного мечения, проведенного исландскими исследователями (Sigurdsson et al., 2006). Такая жизненная стратегия согласуется с “гипотезой темпа жизни”, объясняющей различия в темпе полового созревания и миграционной активности особей одной популяции (вида) наличием “медленного и быстрого темпов жизни” (Hall et al., 2015).

Отсутствуют значимые различия и в степени зараженности большинством (15 из 16 обнаруженных) видов паразитов окуня-клювача по всей глубине его обитания (100–900 м) в пелагиали моря Ирмингера, несмотря на различия в средней длине (возрасте) исследованных особей. Это демонстрируют результаты сравнительного анализа состава паразитов в пробах окуня-клювача, полученных из последовательных уловов на одной позиции в верхнем (<500 м) и нижнем (>500 м) слоях (табл. 4).

Заражение мезопелагической копеподой *Sphyrion lumpi* — специфичным окуню-клювачу паразитом — происходит впервые у его раносозревающих особей в результате возвратной миграции в пелагиаль морей Северной Атлантики (СА). Итоги наших многолетних (1981–2022 гг.) исследований указывают на сходство и постоянство особенностей зараженности окуня копеподой *S. lumpi* во всей пелагической зоне СА, отсутствующих в других районах ареала (Бакай, 2020б, 2021). Так, только в пелагиали СА зараженность *S. lumpi* встречалась достоверно чаще у самок окуня (в 1.3–1.5 раза по ЭИ и в 1.8–2.0 раза по ИО) без значимых межгодовых колебаний показателей степени инвазии (рис. 4). При оценке последних необходимо учитывать и все следы инвазии в виде остатков цефалоторакса копеподы, сохраняющихся в рыбе, вероятно, до конца ее жизни, а поэтому служащих надежным маркером (Бакай, Карасев, 1995).

Такие стабильные во времени показатели степени инвазии копеподой *S. lumpi*, регистрируемые у самцов и самок окуня-клювача во всех районах (табл. 5) и на всех глубинах (рис. 5) его распределения в пелагиали морей Ирмингера и Лабрадор, обоснованы в качестве фена (в понимании А.В. Яблокова (1982)) пелагической группировки его североатлантической популяции (Бакай, 2013). Вероятной причиной постоянства половых различий зараженности, свойственных этому хозяину во всех его размерных группах (рис. 6), может являться наличие предполагаемого отбора на устойчивость к инвазии копеподой *S. lumpi*, доминирующего у самцов окуня этой популяции (Makhrov et al., 2011). Для особей старшего возраста характерно увеличение степени инвазии копеподой *S. lumpi*, обусловленное значительной (до 26 лет) продолжительностью жизни окуня, способствующей неоднократному заражению этим паразитом.

Наличие остатков инвазии *S. lumpi* у поздносозревающих особей клювача в батииали Гренландии на глубине 700–1040 м (см. табл. 2) обуслов-

Таблица 4. Состав сообществ паразитов окуня-клювача в последовательных пробах из двух слоев пелагиали моря Ирмингера (57°57' с.ш., 36°42' з.д., 27.06.1999)

Паразит (класс)	Слой пелагиали моря				Значимость различий (p)
	190–290 м (n = 25) l = 30–38 см (L _{ср} = 35.2 см)		550–805 м (n = 30) l = 40–47 см (L _{ср} = 42.4 см)		
	Показатели степени инвазии				
	ЭИ, %	ИО, экз.	ЭИ, %	ИО, экз.	
<i>Leptothea adeli</i> (My)	8.0 (0.8–21.9)*	+	6.7 (0.6–18.4)	+	>0.05
<i>Myxidium incurvatum</i> (My)	8.0 (0.8–21.9)	+	6.7 (0.6–18.4)	+	>0.05
<i>M. obliquelineolatum</i> (My)	4.0 (0.0–15.3)	+	6.7 (0.6–18.4)	+	>0.05
<i>Pseudoalataspora sebastei</i> (My)	4.0 (0.0–15.3)	+	3.3 (0.0–12.8)	+	>0.05
<i>Bothriocephalus scorpii</i> (Ce)	8.0 (0.8–21.9)	0.08	16.7 (5.6–32.2)	0.17	>0.05
<i>Diphyllbothrium</i> sp. pl. (Ce)	4.0 (0.0–15.3)	0.04	3.3 (0.0–12.8)	0.03	>0.05
<i>Grillotia erinaceus</i> pl. (Ce)	4.0 (0.0–15.3)	0.04	6.7 (0.6–18.4)	0.07	>0.05
<i>Hepatoxylon trichiuri</i> pl. (Ce)	4.0 (0.0–15.3)	0.04	3.3 (0.0–12.8)	0.03	>0.05
<i>Phyllobothrium</i> sp. pl. (Ce)	8.0 (0.8–21.9)	0.20	26.7 (12.4–44.0)	0.67	>0.05
<i>Scolex pleuronectis</i> pl. (Ce)	8.0 (0.8–21.9)	0.08	6.7 (0.6–18.4)	0.10	>0.05
<i>Anomalotrema koiae</i> (Tr)	4.0 (0.0–15.3)	0.04	3.3 (0.0–12.8)	0.03	>0.05
<i>Lecithophyllum botryophoron</i> (Tr)	4.0 (0.0–15.3)	0.04	26.7(12.4–44.0)	0.40	<0.05
<i>Podocotyle reflexa</i> (Tr)	4.0 (0.0–15.3)	0.04	3.3 (0.0–12.8)	0.03	>0.05
<i>Anisakis simplex</i> l. (Ch)	100 (88.7–100)	11.00	100 (90.5–100)	12.02	>0.05
<i>Hysterothylacium aduncum</i> (Ch)	8.0 (0.8–21.9)	0.08	6.7 (0.6–18.4)	0.07	>0.05
<i>Sphyrion lumpi</i> ** (He)	46.0 (28.7–67.6)	1.17	51.7 (35.3–70.9)	1.05	>0.05

Примечание: n – исследовано рыб, экз. * Доверительный интервал ЭИ. + не определяли для Мухозоа. l – диапазон длины рыб. L_{ср} – средняя длина рыб. ** С учетом остатков инвазии.

лено их периодическим выходом в близлежащую пелагиаль в период воспроизводства. Отсутствие инвазии этой копеподой на глубине менее 580 м свидетельствует о невозврате окуня из пелагиали и глубоководных участков батиали в выростной район.

Некоторые исследователи (Magnusson J., Magnusson J.V., 1995; Cadrin et al., 2010; Klapper et al., 2017) ошибочно указывали, что окунь-клювач в пелагиали моря Ирмингера менее инвазирован копеподой *S. lumpi* на глубине более 500 м, где доминируют крупные (старшевозрастные) особи. Их заблуждение связано с несоблюдением требований методики регистрации инвазии этой копеподой (Bakaу, Karasev, 2001), принятой в ICES и NAFO и предусматривающей учет всех следов ее паразитирования. Меньшая зараженность наблюдается при учете инвазии живыми особями *S. lumpi*, поскольку на глубине 600–1000 м происходит подъем глубинных вод, обусловленный вертикальной составляющей течения Ирмингера и апвеллингами на склонах хребта Рейкьянес (Pedchenko, 1992). Это приводит к выносу метанауплиусов копеподы в расположенный выше (350–600 м) так называемый звукорассеивающий

слой, где они поедаются многочисленными населяющими его организмами (рыбы семейств Mucrothophidae и Paralipidae, головоногие моллюски, медузы, гребневники и др.). К тому же на глубине более 500 м скопления клювача менее плотны, что снижает возможность расселения малоподвижных метанауплиусов самок паразита.

Примером недоучета следов инвазии копеподой *S. lumpi*, не обнаруживаемых у окуня-клювача посредством ручного сканирования (пальпирования) тела рыб, примененного исследователями из Германии и Исландии в ходе международных съемок в море Ирмингера, стала незначительно меньшая общая зараженность паразитом окуня с глубин более 500 м (Klapper et al., 2017). Такое несоблюдение принятой в ICES и NAFO методики особо отразилось на итогах регистрации зараженности копеподой *S. lumpi* за 2001–2007 гг., представленных авторами из Германии лишь по доле (%) инвазированных рыб (Klapper et al., 2017). При таком подходе к регистрации инвазии копеподой доля недоучтенных при пальпировании следов ее инвазии увеличивается у доминирующих на большей глубине особей клювача старше-

Таблица 5. Степень зараженности окуня-клювача копеподой *Sphyrion lumpi* в шести районах пелагиали морей СА (по данным международной тралово-акустической съемки в июне–июле 2001 г.)

Степень зараженности копеподой <i>S. lumpi</i>		Море Ирмингера				Море Лабрадор	Значимость различий (<i>p</i>)
		зона Исландии	открытая часть моря Ирмингера		Юго- Восточная Гренландия		
			север	юг			
Экстенсивность, %	Самцы	43.4	38.2	37.9	28.9	31.2	>0.05
	Самки	59.9	49.5	58.4	44.1	44.3	>0.05
	Оба пола	52.3	42.7	46.2	36.6	37.1	>0.05
Индекс обилия, экз.	Самцы	0.6	0.6	0.6	0.5	0.6	>0.05
	Самки	1.6	1.3	1.4	1.0	1.2	>0.05
	Оба пола	1.1	1.0	1.0	0.8	0.9	>0.05

Примечание: Степень зараженности приведена с учетом следов инвазии копеподой *S. lumpi*.

го возраста, значительно занижая объективные показатели общей зараженности.

Отсутствие в представленных материалах значимых различий показателей общей зараженности копеподой *S. lumpi* самцов и самок клювача, являющихся постоянными во времени и пространстве (см. рис. 4 и табл. 5), указывает на некорректность данных, заложенных в расчеты германских авторов (Klarper et al., 2017), и, как следствие, недостоверность их выводов. Так, на основании выявленных подобным образом различий в общей доле зараженных копеподой рыб они предполагали подтвердить гипотезу о существовании “мелководного и глубоководного запасов” окуня-клювача, обитающих соответственно на глубине <500 и >500 м пелагиали моря Ирмингера.

Стабильность во времени (не позже начала 1980-х гг.) и пространстве (акватория более 420 тыс. кв. миль) паразитарной системы “копепода *S. lumpi* – окунь-клювач” и паразитоценоза этого хозяина (Бакай, Мельников, 2008; Мельников, Бакай, 2009а) косвенно свидетельствует о равновесном состоянии биоценоза пелагиали морей Северной Атлантики. Такое равновесие наблюдается на фоне чередования холодных и аномально холодных лет (1981–1995 гг., 2016–2018 гг.) с теплыми и аномально теплыми (1998–2013 и 2019 гг.) по тепловому состоянию вод деятельного слоя (Мельников, Глубоков, 2015; Состояние сырьевых..., 2020) и 42-летнего пресса международного промысла окуня.

Дискуссии о вертикальной структуре пелагических скоплений окуня-клювача начались в 1990-х гг., когда исландские исследователи (Magnusson J., Magnusson J.V., 1995) для обоснования наличия в пелагиали моря Ирмингера двух “типов” (запасов) окуня (“океанический” и “пелагический глубоководный”) сообщили о его отличиях на глубине более и менее 500 м по шести признакам: размерный состав, форма тела, длина при половом созревании, интенсивность красной окраски, степень инвазии копеподой *S. lumpi* и встречаемость пигментных пятен на теле. Нами показано, что различия по многим из этих признаков обусловлены изменением возраста рыб и нарушением методики оценки двух последних (Бакай, 2015, 2021). Также установлено, что половое созревание окуня-клювача на разной глубине наступает в сходном возрасте, а обитание на различной глубине в большом ее диапазоне вызвано его

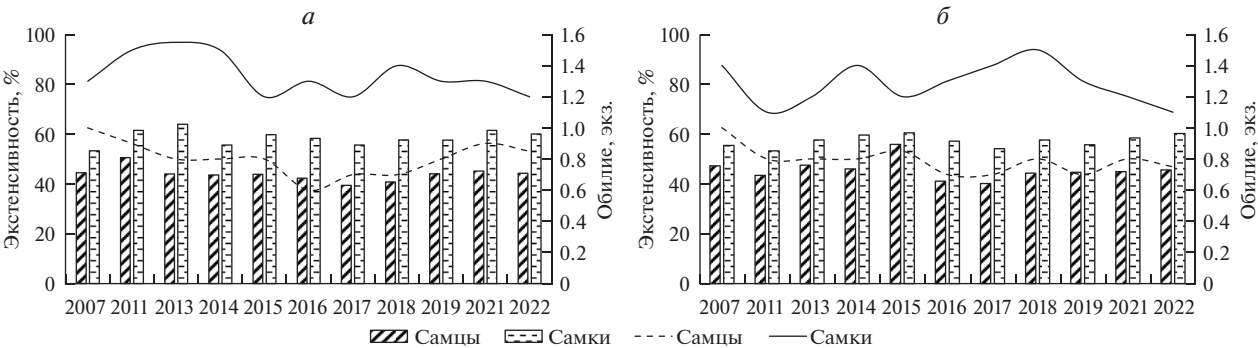


Рис. 5. Межгодовая динамика ЭИ (столбики) и ИО (линии) зараженности самцов и самок окуня-клювача копеподой *Sphyrion lumpi* (с учетом следов ее инвазии) на глубине менее 500 м (а) и более 500 м (б) в пелагиали моря Ирмингера в 2007–2022 гг.

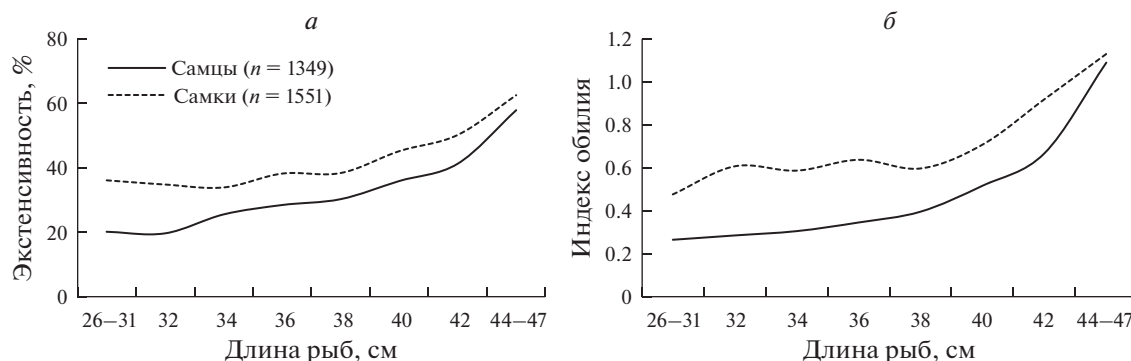


Рис. 6. Показатели зараженности копеподой *Sphyrion lumpi* окуня-клювача различных размерных групп в пелагиали моря Ирмингера в апреле–июле 2006 г.

возрастной пищевой избирательностью (Бакай, Мельников, 2008).

Некоторые авторы (Pampoulie, Danielsdottir, 2008; Stefansson et al., 2009; Cadrin et al., 2010), обосновывая состоятельность вышеприведенной гипотезы, показали, что отдельные “формы” окуня-клювача могут различаться частотами ряда генов, что, по их мнению, свидетельствует о наличии “двух популяций” этого вида, обитающих на разной глубине в пелагиали моря Ирмингера. Для объяснения возможных причин таких различий сотрудниками ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН и ВНИРО выполнен анализ достоверности результатов, приведенных в этих работах (табл. 6), с привлечением собственных данных (Makhrov et al., 2010, 2011; Artamonova et al., 2011, 2013; Zelenina et al., 2011). Итоги анализа указывают на невозможность использования данных, представленных в публикациях зарубежных исследователей, для обоснования гипотезы существования в море Ирмингера “двух популяций” окуня-клювача.

Так, результаты сравнительного анализа данных, представленных в упомянутых работах, выявили в некоторых случаях статистически значимые различия в частотах вариантов генов (аллелей, гаплотипов) в выборках, полученных в разные годы, что указывает на неустойчивость генетической структуры во времени. Обнаружение значимых различий в частотах вариантов, кодирующих белки генов (например, малик-энзим — МЕР) и мтДНК, между выборками из одной локальности, но отличающимися по биологически важным показателям, свидетельствует, что эти варианты подвержены отбору в североатлантической популяции окуня-клювача (Makhrov et al., 2011).

В ИПЭЭ РАН проведен также анализ новых данных, объясняющих возможные генетические различия клювача в выборках с различной глубины моря Ирмингера. Показано, что в обсуждаемых работах (Pampoulie, Danielsdottir, 2008; Stefansson et al., 2009; Cadrin et al., 2010) не учтено наличие межвидовых гибридов р. *Sebastes* в этом районе (Makhrov et al., 2011; Artamonova et al.,

2011, 2013) и у побережья Канады (Roques et al., 2001). Даже соавторы гипотезы “двух популяций” признали влияние межвидовой гибридизации на генетическую гетерогенность клювача (Saha et al., 2017).

Не могут служить основой для выделения “двух популяций” окуня-клювача и указанные в одной из этих работ (Danielsdottir et al., 2008) различия в частотах аллелей гена, кодирующего фермент малик-энзим (МЕР-2*), поскольку данный ген подвержен отбору (Рольский и др., 2011) и изменение его частоты с глубиной происходит постепенно (Melnikov et al., 2007). Это может быть следствием отличий в миграционной активности рано- и позднеосозревающих особей клювача (Мельников, Бакай, 2009б).

Обнаружение различий в частотах аллелей микросателлитных локусов (Stefansson et al., 2009) также не служит веским аргументом в пользу гипотезы “двух популяций” окуня-клювача, поскольку другие ее сторонники (Pampoulie, Danielsdottir, 2008), изучив частоты тех же девяти локусов, отметили, что данные по крайней мере для четырех из них не соответствуют предположению об их нейтральности. К тому же российские исследователи (Zelenina et al., 2011) не обнаружили различий по микросателлитам окуня-клювача в выборках с разных глубинных слоев пелагиали моря Ирмингера.

Другие авторы указали на морфометрически единую популяцию окуня-клювача в этом районе (Garabana, 2005), отсутствие различий в структуре и химическом составе отолинов между выборками с разной глубины и пробами из придонной и пелагической группировок в районе Исландии (Stransky et al., 2005). Установлено также высокое сходство по 19 морфометрическим признакам в пробах клювача из различных глубинных слоев пелагиали этого района (Population structure..., 2004). Таким образом, имеющиеся факты не подтверждают наличия “двух популяций” этого вида в пелагиали моря Ирмингера.

Таблица 6. Основные результаты анализа итогов генетических исследований, поддерживающих гипотезу наличия двух популяций окуня-клювача в пелагиали моря Ирмингера (по: Makhrov et al., 2011)

Используемые маркеры	Соблюдение условий для использования в качестве метода выявления популяционной структуры (Hedgcock, 1994; Waples, 1998)		
	Выборки собраны с глубин выше и ниже 500 метров?	Устойчива ли генетическая структура во времени?	Есть ли данные об отборе?
Гены, кодирующие белки мтДНК	НЕТ	НЕУСТОЙЧИВА	ЕСТЬ
Микросателлиты	Да/НЕТ	НЕ ИЗУЧЕНО	ЕСТЬ
RAPD-анализ	Да/НЕТ	НЕУСТОЙЧИВА	АНАЛИЗ НЕКОРРЕКТЕН
AFLP-анализ	Да	НЕ ИЗУЧЕНО	НЕ ИЗУЧЕНО
	НЕТ	НЕУСТОЙЧИВА	НЕ ИЗУЧЕНО

Примечание: Прописными буквами — данные о некорректном применении метода.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Благодаря действующей системе течений атлантического и субарктического происхождения в условиях специфической топографии дна на акватории центральной и западной частей СА, формируется зона повышенной биологической продуктивности и возникают благополучные условия для функционирования североатлантической популяции окуня-клювача. Ее репродуктивная часть распределяется в пелагиали морей Ирмингера и Лабрадор в слое 100–900 м, в которой из единого центра репродукции пелагическая молодь выносятся и оседает в выростной области, расположенной в придонном слое сопредельных участков шельфа и батили Гренландии и Канады.

Особенности эволюции окуня-клювача отражают присущую этому филогенетически молодому виду стратегию, направленную на расширение ареала путем заселения мезопелагиали и придонного слоя батили морей СА в большом диапазоне глубин, снижающую напряженность конкурентных отношений различного ранга. Развитие устойчивых пелагической и придонной группировок окуня-клювача, формируемых соответственно ранозревающими особями с повышенной миграционной активностью и поздозревающими особями из единого выростного ареала, свидетельствует о продолжении процесса видообразования.

Эколого-трофический фактор является ведущим в формировании “ядра” и общего состава паразитов окуня-клювача, в которых доминируют распространенные гельминты. Компонентное сообщество паразитов окуня-клювача североатлантической популяции формируется за счет преимущественно арктическо-бореальных, в меньшей степени бореальных видов и видов-космополитов. В нем доминируют виды мезобентального, мезопелагического и полизонального экологических комплексов. Выявленные особенности характеризуют этого хозяина как придонно-пелагический вид субполярной и умеренной зон морей СА.

Стабильные во времени и пространстве значимые различия степени инвазии самцов и самок

окуня-клювача единственным видоспецифичным паразитом (копепода *Sphyrion lumpi*) являются феном пелагической группировки его североатлантической популяции. Особенности инвазии этим паразитом свидетельствуют об отсутствии массового возврата окуня из пелагиали и батили в гренландскую выростную область и о том, что видоспецифичные паразиты могут служить индикаторами не только экологии хозяина, но и его “родства”.

Результаты анализа комплекса эколого-паразитологических и популяционных характеристик указывают на единство пелагической группировки североатлантической популяции окуня-клювача по всей акватории и глубине ее распределения, а также на ее обособленность от придонной группировки, обитающей на сопредельных участках батили Гренландии и Исландии. Пространственная изменчивость отдельных популяционных параметров окуня-клювача в пелагиали морей СА обусловлена особенностями его жизненного и миграционного циклов.

Результаты проведенных исследований свидетельствуют о большом потенциале эколого-паразитологического метода при изучении популяционных и филогенетических особенностей рыб. Использование паразитологических данных для исследования популяционной биологии окуня-клювача наиболее доказательно при сравнительном анализе особенностей пространственной структуры сообществ его паразитов, а не отдельных их видов. Междисциплинарный подход, включавший итоги такого анализа пространственных особенностей выявленных фенов, функциональной структуры ареала, популяционных и генетических данных, мечения клювача и океанологических условий района, позволил сформировать представление о структуре его североатлантической популяции. Оно во многом согласуется с гипотезой о существовании единой “панокеанической” популяции в морях Ирмингера и Лабрадор.

Свойственные окуню-клювачу межвидовая гибридизация, отбор и отличия в миграционной активности объясняют возможные проявления генетических различий в его выборках из разных

глубинных слоев пелагиали моря Ирмингера. Результаты анализа эколого-паразитологических и популяционных характеристик клювача указывают на некорректность интерпретации данных по вариативности отдельных признаков (различия в зараженности паразитами отдельных видов, возможные генетические различия) в качестве обоснования популяционной дифференциации. Для этого следует учитывать современные эколого-популяционные данные, специфику жизненного цикла, пространственно-временного распределения объекта и абиотические факторы.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы выражают огромную признательность коллегам из Полярного филиала ФГБНУ «ВНИРО», с которыми делили тяготы длительных морских экспедиций в дальние районы СА. Особо благодарим М.Ю. Калашникову и В.И. Попова за неоценимое содействие в сборе и обработке анализируемых материалов. Признательны анонимным рецензентам за актуальные критические замечания и рекомендации, реализация которых способствовала совершенствованию начального варианта статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Материалы подготовлены в рамках бюджетного финансирования исследовательских работ по тематическим планам ФГУП/ФГБНУ «ПИНРО».

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

Все применимые международные, национальные и институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев В.Л., Решетников Ю.С., 1978. Анализ состава пресноводной ихтиофауны Северо-Восточной части СССР на основе методов теории множеств // Зоол. журн. Т. 57. № 2. С. 165–174.
- Андряшев А.П., 1979. О некоторых вопросах вертикальной зональности морской донной фауны // Биологические ресурсы Мирового океана. М.: Наука. С. 117–138.
- Атлас океанов, 1977. Атлантический и Индийский океаны. Л.: ГУНПО. 306 с.
- Бакай Ю.И., 2011. Эколого-паразитологическая характеристика окуня-клювача *Sebastes mentella* (Scorpaeniformes: Sebastidae) Норвежского моря и смежных вод // Вопр. ихтиологии. Т. 51. № 1. С. 97–104. <https://doi.org/10.1134/S0032945211010036>
- Бакай Ю.И., 2013. Заражение копеподой *Sphyrion lumpi* как фен североатлантической популяции окуня-клювача *Sebastes mentella* (Sebastinae) // Паразитология в изменяющемся мире. Мат-лы V Съезда Паразитол. об-ва РАН: Всерос. конф. с междунар. участием (ИСИЭЖ СО РАН). Новосибирск: Гармонд. С. 20.
- Бакай Ю.И., 2015. Кожные пигментные образования как фен североатлантической популяции окуня-клювача *Sebastes mentella* Travin, 1951 (Scorpaenidae) // Биология моря. Т. 41. № 2. С. 145–148.
- Бакай Ю.И., 2020а. Паразиты и темп полового созревания как индикаторы популяционной структуры окуня-клювача *Sebastes mentella* (Sebastidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 2. С. 192–201. <https://doi.org/10.31857/S0042875220020010>
- Бакай Ю.И., 2020б. Эколого-популяционные особенности окуня-клювача *Sebastes mentella* (Sebastidae) Северо-Западной Атлантики на основе анализа фауны его паразитов // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 3. С. 341–350. <https://doi.org/10.31857/S0042875220030054>
- Бакай Ю.И., 2021. Сообщества паразитов как индикаторы экологии, внутривидовой и надвидовой структуры морских окуней рода *Sebastes* (Scorpaeniformes: Sebastidae) Атлантического и Северного Ледовитого океанов. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ВНИРО. 48 с.
- Бакай Ю.И., Карасев А.Б., 1995. Диагностика и регистрация эктопаразитов морских окуней (методическое руководство). Мурманск: Изд-во ПИНРО. 22 с.
- Бакай Ю.И., Мельников С.П., 2008. Биолого-экологическая характеристика окуня-клювача *Sebastes mentella* (Scorpaenidae) на разных глубинах в море Ирмингера // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 1. С. 73–85.
- Бейли Н., 1970. Математика в биологии и медицине. М.: Мир. 326 с.
- Бреев К.А., 1976. Применение математических методов в паразитологии // Изв. ГосНИОРХ. Т. 105. С. 109–126.
- Булатов Р.П., 1971. Исследование циркуляции и переноса вод Атлантического океана // Океанологические исследования. № 22. С. 7–93.
- Быховская-Павловская И.Е., 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука. 120 с.
- Гаевская А.В., Ковалева А.А., 1986. Паразитологический метод в популяционных исследованиях рыб Атлантического океана и его морей // Биологические ресурсы Атлантического океана. М.: Наука. С. 329–338.
- Дубравин В.Ф., 2001. Поверхностные водные массы и формирование зон биологической продуктивности Атлантического океана. СПб.: Гидрометеоздат. 116 с.
- Дугаров Ж.Н., Пронин Н.М., 2013. Динамика сообществ паразитов в возрастном ряду байкальского омуля *Coregonus migratorius* (Georgi, 1775) // Изв. РАН. Сер. биол. № 5. С. 592–604. <https://doi.org/10.7868/S0002332913050032>
- Зубченко А.В., 1993. Вертикальная зональность и особенности формирования фауны паразитов глубоководных рыб Северной Атлантики // Паразитологические исследования рыб Северного бассейна: сб. науч. тр. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 39–60.
- Инструкции и методические рекомендации по сбору и обработке биологической информации в районах исследований ПИНРО, 2001 / Сост.: Шевелев М.С., Бакай Ю.И., Готовцев С.М. и др. Мурманск: Изд-во ПИНРО. 291 с.

- Инструкции и наставления, 1980. Мурманск: ПИНРО. 246 с.
- Карамушко О.В., Христиансен Й.Ш., 2021. Новые данные о распространении окуня-клевача *Sebastes mentella* (Sebastidae) в Гренландском море // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 1. С. 52–58. <https://doi.org/10.31857/S0042875221010100>
- Коновалов С.М., 1971. Дифференциация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum). Л.: Наука. 229 с. <http://dspace.vniro.ru/handle/123456789/7039>
- Мельников С.П., 2006. Океанический окунь-клевач Северной Атлантики: биология и промысел. Мурманск: Изд-во ПИНРО. 127 с.
- Мельников С.П., 2008. Идентификация запаса окуня-клевача в море Ирмингера на основе информации о его пополнении // Вопр. рыболовства. Т. 9. № 1. С. 138–153.
- Мельников С.П., 2013. Окунь-клевач *Sebastes mentella* Атлантического и Северного Ледовитого океанов (популяционная структура, биология, промысел). Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ВНИРО. 49 с.
- Мельников С.П., Бакай Ю.И., 2006. Биолого-экологическое обоснование мер регулирования промысла окуня-клевача в районе Исландии // Рыбное хозяйство. № 1. С. 48–50.
- Мельников С.П., Бакай Ю.И., 2009а. Структура скоплений и основные популяционные характеристики окуня-клевача *Sebastes mentella* (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) в пелагиали моря Ирмингера и смежных вод // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 2. С. 200–213.
- Мельников С.П., Бакай Ю.И., 2009б. Пополнение запаса окуня-клевача *Sebastes mentella* (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) в пелагиали моря Ирмингера и смежных вод // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 5. С. 669–680.
- Мельников С.П., Глубоков А.И., 2015. Влияние климатической изменчивости на распределение и динамику численности окуня-клевача в пелагиали моря Ирмингера и сопредельных водах // Рыбное хозяйство. № 3. С. 84–88.
- Мельников С.П., Глубоков А.И., 2017. Направления внутривидовой дифференциации окуня-клевача *Sebastes mentella* (Scorpaenidae) Атлантического океана и сопредельных вод // Журн. общ. биологии. Т. 78. № 6. С. 66–75.
- Мельников С.П., Попов В.И., 2009. Распределение и особенности биологии окуня-клевача *Sebastes mentella* (Scorpaenidae) в период спаривания в пелагиали Северной Атлантики // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 3. С. 341–353.
- Павлов А.И., 1992. Биология, состояние запаса и промысел окуня-клевача (*Sebastes mentella* Travin) в море Ирмингера. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО. 23 с.
- Павлов А.И., Оганин И.А., Ваганова М.В., 1992. Возрастная структура и особенности роста окуня-клевача в море Ирмингера // Исследование биоресурсов Северной Атлантики. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 82–95.
- Педченко А.П., 2001. Океанографические условия моря Ирмингера и их влияние на распределение окуня-клевача. Автореф. дис. ... канд. геогр. наук. Мурманск: ПИНРО. 23 с.
- Полянский Ю.И., 1958. Паразитофауна и окружающая среда. Некоторые вопросы экологии паразитов морских рыб // Основные проблемы паразитологии рыб. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 55–89.
- Ройтман В.А., Лобанов А.Л., 1985. Метод оценки численности гемипопуляций паразитов в популяции хозяина // Исследования по морфологии, таксономии и биологии гельминтов птиц. М.: Наука. С. 102–123.
- Рольский А.Ю., Артамонова В.С., Махров А.А. и др., 2011. Пелагический окунь-клевач моря Ирмингера. Популяция или популяции? // Мат-лы 29 конф. молодых ученых, посвящ. 140-летию со дня рождения Г.А. Клюге “Морские исследования экосистем Европейской Арктики”. Мурманск: ММБИ КНЦ РАН. С. 180–185.
- Рольский А.Ю., Махров А.А., Артамонова В.С., 2017. Процессы видообразования морских окуней рода *Sebastes* Атлантического и Северного Ледовитого океанов // Современные проблемы биологической эволюции: Мат-лы III Междунар. конф. к 130-летию Н.И. Вавилова и 110-летию Государственного Дарвиновского музея. М.: ГДМ. С. 101–104.
- Состояние сырьевых биологических ресурсов Баренцева, Белого и Карского морей и Северной Атлантики в 2020 г., 2020 / Сост.: Александров Д.И., Амелькин А.В., Бакай Ю.И. и др.; отв. ред. Пестрикова Л.И. Мурманск: ПИНРО им. Н.М. Книповича. 145 с.
- Фейрбридж Р.У., 1974. Ирмингера море // Океанографическая энциклопедия. Л.: Гидрометеиздат. С. 199–200.
- Яблоков А.В., 1982. Состояние исследований и некоторые проблемы феноетики популяций // Фенетика популяций. М.: Наука. С. 3–14.
- Яблоков А.В., 1987. Популяционная биология: Учеб. пособие для биол. спец. вузов. М.: Высш. шк. 303 с.
- Artamonova V., Karabanov D., Makhrov A., Rolskiy A., Bakay Yu., Popov V., 2011. Hybridization of redfish (genus *Sebastes*) in the Irminger Sea and its significance for studies of population structure of beaked redfish, *S. mentella* // ICES Annual Science Conference. ICES CM/A/06. P. 3.
- Artamonova V., Makhrov A., Karabanov D., Rolskiy A., Bakay Yu., Popov V., 2013. Hybridization of beaked redfish (*Sebastes mentella*) with small redfish (*S. viviparus*) and diversification of redfishes (Scorpaeniformes) in the Irminger Sea // J. Nat. Hist. V. 47. № 25–28. P. 1791–1801. <https://doi.org/10.1080/00222933.2012.752539>
- Bakay Yu.I., Karasev A.B., 2001. Registration of ectoparasites of redfish *Sebastes* genus in the North Atlantic (methodical guidelines) // NAFO SCR Doc. 01/27. Ser. № 4401. 10 p.
- Begg G., Waldman J., 1999. A holistic approach to fish stock identification // Fish. Res. V. 43. № 1. P. 35–44. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(99\)00065-X](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(99)00065-X)
- Brochmann P., Gabrielsen V., Nordal I., Landvik J., Elven R., 2003. Glacial survival or *tabula rasa*? The history of North Atlantic biota revisited // Taxon. V. 52. № 3. P. 417–450. <https://doi.org/10.2307/3647444>
- Bush A., Lafferty K., Lotz J., Shostak A., 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. Revisited // J. Parasitol. V. 83. № 4. P. 575–583. <https://doi.org/10.2307/3284227>
- Cadrin S., Bernreuther M., Daniélsdóttir A., Hjörleifsson E., Johansen T. et al., 2010. Population structure of beaked

- redfish, *Sebastes mentella*: Evidence of divergence associated with different habitats // ICES J. Mar. Sci. V. 67. № 8. P. 1617–1630.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsq046>
- Catalano S.R., Whittington I.D., Donnellan S.C., Gillanders B.M., 2014. Parasites as biological tags to assess host population structure: Guidelines, recent genetic advances and comments on a holistic approach // Int. J. Parasitol. Parasites Wildl. V. 3. № 2. P. 220–226.
<https://doi.org/10.1016/j.ijppaw.2013.11.001>
- Danielsdóttir A., Gíslason D., Kristinsson K., Stefánsson M., Johansen T., Pampoulie C., 2008. Population structure of deep-sea and oceanic phenotypes of deepwater redfish in the Irminger Sea and Icelandic continental slope: Are they cryptic species? // Trans. Amer. Fish. Soc. V. 137. P. 1723–1740.
<https://doi.org/10.1577/T07-240.1>
- Dolgov A.V., 2015. Composition and structure of the mesopelagic fish communities in the Irminger Sea and adjacent waters // J. Ichthyol. V. 55. № 1. P. 53–68.
<https://doi.org/10.1134/S0032945215010026>
- Garabana D., 2005. The genus *Sebastes* Cuvier, 1829 (Pisces, Scorpaenidae) in the North Atlantic: Species and stock discrimination using traditional and geometric morphometrics. PhD Thesis. Vigo, Spain: Univ. of Vigo. 306 p.
- Hall M., Asten T., Katsis A., Dingemanse N., Magrath M. et al., 2015. Animal personality and pace-of-life syndromes: Do fast-exploring fairy-wrens die young? // Front. Ecol. Evol. V. 3. Art. 28.
<https://doi.org/10.3389/fevo.2015.00028>
- Hedgecock D., 1994. Does variance in reproductive success limit effective population sizes of marine organisms? // Genetics and Evolution of Aquatic Organisms / Ed. Beaumont A.R. L.: Chapman & Hall. P. 122–134.
- Hemmingsen W., MacKenzie K., 2001. The parasite fauna of the Atlantic cod, *Gadus morhua* // Adv. Mar. Biol. V. 40. P. 1–80.
[https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(01\)40002-2](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(01)40002-2)
- Johansen T., Dahle G., 2004. Discrimination among species of the genus *Sebastes* in the North Atlantic by random amplified polymorphic DNA // Sarsia. V. 89. № 6. P. 478–483.
<https://doi.org/10.1080/00364820410002695>
- Klapper R., Bernreuther M., Wischniewski J., Klimpel S., 2017. Long-term stability of *Sphyrion lumpi* abundance in beaked redfish *Sebastes mentella* of the Irminger Sea and its use as biological marker // Parasitol. Res. V. 116. P. 1561–1572.
<https://doi.org/10.1007/s00436-017-5433-y>
- Køie M., 1981. On the morphology and life-history of *Podocotyle reflexa* (Creplin, 1825) Odhner, 1905, and a comparison of its developmental stages with those of *P. atomon* Odhner, 1905 (Trematoda) // Ophelia. V. 20. № 1. P. 17–43.
<https://doi.org/10.1080/00785236>
- Køie M., 2000. Metazoan parasites of teleost fishes from Atlantic waters off the Faroe Islands // Ophelia. V. 52. № 1. P. 25–44.
<https://doi.org/10.1080/00785236.1999.10409417>
- Lile N., Halvorsen O., Hemmingsen W., 1994. Zoogeographical classification of the macroparasite faunas of four flatfish species from the northeastern Atlantic // Polar Biol. V. 14. P. 137–141.
<https://doi.org/10.1007/BF00234976>
- MacKenzie K., 2002. Parasites as biological tags in population studies of marine organisms // Parasitology. V. 124. P. 153–163.
<https://doi.org/10.1017/s0031182002001518>
- MacKenzie K., Abaunza P., 2005. Parasites as biological tags // Stock Identification Methods: Applications of Fisheries Science / Eds Cadrin S., Friedland K., Waldman J. N.-Y.: Elsevier Acad. Press. P. 211–226.
<https://doi.org/10.1016/B978-012154351-8/50012-5>
- MacKenzie K., Hemmingsen W., 2015. Parasites as biological tags in marine fisheries research: European Atlantic waters // Parasitology. V. 142. № 1. P. 54–67.
<https://doi.org/10.1017/S0031182014000341>
- Magnusson J., Magnusson J.V., 1995. Oceanic redfish (*Sebastes mentella*) in the Irminger Sea and adjacent waters // Sci. Mar. V. 59. № 3–4. P. 241–254.
- Makhrov A., Artamonova V., Popov V., Rolskiy A., Bakay Yu., 2010. Single population of beaked redfish (*Sebastes mentella*) in the Irminger Sea: Biological characteristics and dynamics of gene pool // NEAFC 29th Ann. Meet. Doc. AM 2010/30. 37 p.
- Makhrov A., Artamonova V., Popov V., Rolskiy A., Bakay Yu., 2011. Comment on: Cadrin et al. (2010) “Population structure of beaked redfish, *Sebastes mentella*: evidence of divergence associated with different habitats. ICES J. Marine Science, 67: 1617–1630” // ICES J. Mar. Sci. V. 68. № 10. P. 2013–2015.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsr132>
- Marcogliese D., 1992. *Neomysis americana* (Mysidacea) as an intermediate host for sealworm, *Pseudoterranova decipiens* (Nematoda: Ascaridoidea), and spirurid nematodes (Ascaridoidea) // Can. J. Fish Aquat. Sci. V. 49. P. 513–515.
<https://doi.org/10.1139/f92-060>
- Melnikov S.P., 2007. The use of information on parameters of the life cycle in the management of *Sebastes mentella* fisheries in the Irminger Sea // ICES CM /L:03. 19 p.
- Melnikov S.P., 2016. Intraspecific structure of beaked redfish *Sebastes mentella* of the Atlantic and Arctic oceans // J. Ichthyol. V. 56. № 1. P. 52–71.
<https://doi.org/10.1134/S0032945216010082>
- Melnikov S.P., Karsakov A.L., Popov V.I., Tretyak V.L., Tretyakov I.S., 2009. The impact of variations in oceanographic conditions on distribution, aggregation structure and fishery pattern of redfish (*Sebastes mentella* Travin) in the pelagial of the Irminger Sea and adjacent waters // ICES CM 2009/E:15. 25 p.
- Melnikov S.P., Shibanov V.N., Stroganov A.N., Novikov G.G., 2007. On the issue of biological and genetic studies of *Sebastes mentella* in the open areas of the North East Atlantic // ICES CM 2007/L:02. 25 p.
- Pampoulie C., Danielsdottir A., 2008. Resolving species identification problems in the genus *Sebastes* using nuclear genetic markers // Fish. Res. V. 93. P. 54–63.
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2008.02.007>
- Pedchenko A.P., 1992. The condition of redfish aggregations for motion in spring in the Irminger Sea // ICES CM 1992/G:58. 8 p.
- Population structure, reproductive strategies and demography of redfish (genus *Sebastes*) in the Irminger Sea and adjacent waters (ICES V, XII and XIV, NAFO 1), 2004. REDFISH QLK5-CT1999-01222 Final Report. 525 p.
- Rikhter V.A., 1996. On population structure of beaked redfish (*Sebastes mentella* Travin) in the Irminger Sea as related to larval drift // NAFO Sci. Coun. Stud. № 27. P. 49–56.
- Rouges S., Sevigny J.-M., Bernatchez L., 2001. Evidence for broadscale introgressive hybridization between two redfish (genus *Sebastes*) in the North-west Atlantic: A

- rare marine example // *Molec. Ecol.* V. 10. P. 149–165.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-294X.2001.01195.x>
- Roques S., Sevigny J.-M., Bernatchez L., 2002. Genetic structure of deep-water redfish, *Sebastes mentella*, population across the North Atlantic // *Mar. Biol. Assoc. U. K.* V. 140. P. 297–307.
<https://doi.org/10.1007/s002270100705>
- Saborido-Rey F., Garabana D., Stransky K., Melnikov S., Shibano V., 2004. Review of the population structure and ecology of *Sebastes mentella* in the Irminger Sea and adjacent waters // *Rev. Fish Biol. Fisher.* V. 14. P. 455–479.
<https://doi.org/10.1007/s11160-005-3585-9>
- Saha A., Johansen T., Hedeholm R. et al., 2017. Geographic extent of introgression in *Sebastes mentella* and its effect on genetic population structure // *Evol. Appl.* V. 10. № 1. P. 77–90.
<https://doi.org/10.1111/eva.12429>
- Schmidt C., 2005. Molecular genetic studies on species and population structure of North Atlantic Redfish (genus *Sebastes*; Cuvier 1829). PhD Thesis. Hamburg: Univ. of Hamburg. 303 p.
- Sigurðsson T., Thorsteinsson V., Gustafsson L., 2006. *In situ* tagging of deep-sea redfish: Application of an underwater, fish-tagging system // *ICES J. Mar. Sci.* V. 63. P. 523–531.
<https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.05.023>
- Smith J.W., 1983. Larval *Anisakis simplex* (Rudolphi, 1809, det. Crabbe, 1978) and larval *Hysterothylacium* sp. (Nematoda: Ascaridoidea) in euphausiids (Crustacea: Malacostraca) in the North-East Atlantic and northern North Sea // *J. Helminthol.* V. 57. P. 167–177.
<https://doi.org/10.1017/S0022149X00009433>
- Stefansson M., Reinert J., Sigurðsson P., Kristinsson K., 2009. Depth as a potential driver of genetic structure of *Sebastes mentella* across the North Atlantic Ocean // *ICES J. Mar. Sci.* V. 66. P. 680–690.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsp059>
- Stransky C., 2000. Migration of juvenile deep-sea redfish (*Sebastes mentella* Travin) from the East Greenland shelf into the central Irminger Sea // *ICES CM* 2000/N:28. 10 p.
- Stransky C., Gudmundsdóttir S., Sigurdsson T. et al., 2005. Age determination and growth of Atlantic redfish (*Sebastes marinus* and *S. mentella*): Bias and precision of age readers and otolith preparation methods // *ICES J. Mar. Sci.* V. 62. P. 655–670.
<https://doi.org/10.1016/j.icesjms.2005.01.018>
- Sutton T., Porteiro F., Heino M. et al., 2008. Vertical structure, biomass and topographic association of deep-pelagic fishes in relation to a mid-ocean ridge system // *Deep Sea Res. Part II. Top. Stud. Oceanogr.* V. 5. P. 161–184.
<https://doi.org/10.1016/j.dsr2.2007.09.013>
- Waples R., 1998. Separating the wheat from the chaff: Patterns of genetic differentiation in high gene flow species // *J. Hered.* V. 89. № 5. P. 438–450.
<https://doi.org/10.1093/jhered/89.5.438>
- Williams H., MacKenzie K., McCarthy A., 1992. Parasites as biological indicators of the population biology, migrations, diet and phylogenetics of fish // *Rev. Fish Biol. Fisher.* V. 2. P. 144–176.
<https://doi.org/10.1007/BF00042882>
- Zelenina D., Shepetov D., Volkov A., Barmitseva A., Melnikov S., Miuge N., 2011. Population structure of beaked redfish (*Sebastes mentella* Travin, 1951) in the Irminger Sea and adjacent waters inferred from microsatellite data // *Genetica.* V. 47. № 11. P. 1501–1513.
<https://doi.org/10.1134/S1022795411110202>

Ecological-parasitological method in studies of population biology of beaked redfish *Sebastes mentella* (Scorpaeniformes: Sebastidae) in the Irminger Sea

Y. I. Bakay^{a, *}, S. P. Melnikov^b, A. I. Glubokov^b

^aPolar Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography
 Academician Knipovich st., 6, Murmansk, 183038 Russia

^bRussian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography
 Okruzhnoi Lane, 19, Moscow, 105187 Russia

*e-mail: bakay@pinro.ru

The results of the analysis of the data set obtained in course of long-term studies of the population biology of beaked redfish *Sebastes mentella* are used as an interdisciplinary approach in the study of its geographical, biotopic, ontogenetic and phylogenetic features, population structure in the pelagic zone of the Irminger Sea and the adjacent bathyal zone of Greenland and Iceland. The approach is based on the ecological-parasitological method, which involves the use of data on the composition of parasite communities and the occurrence of their individual species as biomarkers for understanding the features of the hydrobionts ecology. The results obtained, which include information on the spatial distribution, functional subdivision of the area, ontogenetic migrations, maturation and growth rate, underwater marking, phenetic, genetic and other features of beaked redfish, made it possible to identify the conditions for divergent formation and significant isolation of its pelagic and benthic groupings, constituting the North Atlantic population. The colonization by this species of great depths of the oceanic pelagial and the near-bottom layer of the bathyal, accompanied with an increase in the rate of sexual maturation and migratory activity in the pelagial, characterizes the direction of the current stage of its phylogenesis. The unity of the pelagic grouping of beaked redfish in the vast water area and throughout the depth of its distribution in the Irminger and Labrador seas is substantiated. It is shown that significant differences in infestation rate between males and females of beaked redfish, stable in time and space, with the only species-specific parasite (the copepod *Sphyrion lumpyi*), serve as a phase of the pelagic grouping of the North Atlantic population of the host.