

УДК 597.585.2-169(261.1)

## ПАЗАРИТЫ И ТЕМП ПОЛОВОГО СОЗРЕВАНИЯ КАК ИНДИКАТОРЫ ПОПУЛЯЦИОННОЙ СТРУКТУРЫ ОКУНЯ-КЛЮВАЧА *SEBASTES MENTELLA* (SEBASTIDAE)

© 2020 г. Ю. И. Бакай\*

Полярный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии —  
ПИНРО, Мурманск, Россия

\*E-mail: bakay@pinro.ru

Поступила в редакцию 14.03.2019 г.

После доработки 13.06.2019 г.

Принята к публикации 25.09.2019 г.

На основании сравнительного анализа фауны паразитов и темпа полового созревания особей окуня-клювача *Sebastes mentella* в пелагических и придонных группировках североатлантической и норвежско-баренцевоморской популяций рассматривается направление филогенеза этого вида. Особям окуня-клювача в пелагиали и батии северной части Норвежского моря свойственны значительно более высокая степень сходства фауны паразитов и меньшие различия длины и возраста полового созревания, чем в пелагиали и батии морей Северной Атлантики. Это может свидетельствовать о том, что пелагическая группировка окуня-клювача в Норвежском море находится на более ранней стадии формирования, чем его пелагическая группировка в морях Ирмингера и Лабрадор, а норвежско-баренцевоморская популяция является филогенетически более молодой, чем североатлантическая. Возникновение массовых миграций особей окуня-клювача из пелагиали моря Ирмингера в Норвежское море указывает на вероятный источник происхождения его норвежско-баренцевоморской популяции.

**Ключевые слова:** окунь-клювач *Sebastes mentella*, фауна паразитов, половое созревание, филогенез, Северная Атлантика, Норвежское море.

**DOI:** 10.31857/S0042875220020010

Морские окуни рода *Sebastes* впервые были использованы Барсуковым (1981a, 1981b) как модельная группа для исследования эволюционного процесса. Согласно его гипотезе о расселении и эволюции подсемейства Sebastinae, дополненной Литвиненко (1985) и Снытко (2001), окуни рода *Sebastes*, обитающие в морях Северной Атлантики (СА) и сопредельного сектора Северного Ледовитого океана (СЛО) и называемые североатлантическими, произошли от северотихоокеанских предков. Итоги сравнительного анализа фауны паразитов окуней рода *Sebastes* этих регионов Мирового океана (Бакай, 2013) и молекулярно-генетических исследований (Рольский и др., 2017) подтверждают гипотезу о филогенетической молодости и тихоокеанском происхождении североатлантических *Sebastes*. Наличие естественной межвидовой гибридизации у *Sebastes* в морях СА (Roques et al., 2001; Artamonova et al., 2011, 2013; Saha et al., 2017), наиболее часто встречающейся, по мнению Гарднера (Gardner, 1997), у молодых или не завершивших процесс видообразования видов, также соответствует гипотезе о фи-

логенетической молодости североатлантических *Sebastes*.

Симпатрическое видообразование североатлантических *Sebastes* выражено в биотопической неполной пространственной изоляции, связанной с различиями в распределении рыб по глубине (Барсуков 1981a; Литвиненко, 1985). Оно происходило при смещении от берегов на большую глубину шельфа, в батииаль и мезопелагиаль, окуней в ряду видов: малый *S. viviparus* → золотистый *S. norvegicus* → окунь-клювач (клювач) *S. mentella* в морях СЛО и восточной части СА, а также в ряду видов: американский *S. fasciatus* → золотистый → → клювач в западной части СА. Палеоклиматические события в период плейстоцена, по мнению некоторых авторов (Литвиненко, 1985; Roques et al., 2001; Рольский и др., 2017), могли обусловить и аллопатрическое видообразование североатлантических *Sebastes*.

Результаты изучения последовательностей контрольного региона мтДНК подтвердили такое направление видообразования североатлантических *Sebastes*, указав на максимальную среди них фило-

генетическую молодость окуня-клевача (Artamonova et al., 2013; Рольский и др., 2017). Этот вид является одним из наиболее распространённых и массовых видов рыб в морях СА и смежного района СЛО, а также важным объектом международного промысла. Сложная популяционная организация этого филогенетически молодого и экологически пластичного вида, симпатрически распределяющегося с другими видами *Sebastes* во многих районах и слабо дифференцируемого от них в западных районах ареала, обусловили дискуссии о видовой структуре окуня-клевача в СА (Бакай, Мельников, 2008; Cadrin et al., 2010; Makhrov et al., 2011; Planque et al., 2013; Melnikov, 2016). Некоторые авторы по результатам генетических исследований высказали предположение о продолжении процесса видообразования у рода *Sebastes* в Атлантическом и Тихом океанах (Hyde, Vetter, 2007; Shum et al., 2015).

Существуют противоречивые данные о популяционном статусе окуня-клевача, обитающего в пелагиали Норвежского моря. Согласно одним, не найдено достоверных различий в составе и характере распределения аллелей ферментных локусов в его пробах из мезопелагиали морей Ирмингера и северной части Норвежского (Строганов и др., 2009). По другим, напротив, установлено значительное различие в распределении *MEP* генотипов клевача этих районов (Johansen et al., 2000). По данным микросателлитного анализа структуры мтДНК, высказано мнение о генетической близости клевача в пелагиали морей Ирмингера и Норвежского, а также придонного окуня батиали Фарерских о-вов и Норвегии (Stefansson et al., 2009), на основании этого предположена их принадлежность к единой метапопуляции, населяющей моря СА и СЛО (Cadrin et al., 2010; Planque et al., 2013).

Исходя из высокой меры сходства фауны паразитов окуня-клевача, установлены тесная связь и единство происхождения его скоплений в пелагиали и батиали северной части Норвежского моря, указывающие на принадлежность пелагических скоплений окуня к норвежско-баренцевоморской популяции (Бакай, 2011), которая значительно обособлена от североатлантической популяции клевача (Вакау, 2000, 2001; Бакай, 2014; Бакай, Попов, 2017).

Североатлантическую популяцию окуня-клевача формируют особи, обитающие в мезопелагиали СА (моря Ирмингера и Лабрадор) на акватории более 450 тыс. кв. миль и глубине 70–1000 м, служащей репродуктивной областью, а также в смежных районах шельфа и батиали Гренландии и Канады, являющихся выростным ареалом, и Исландии. Ареал норвежско-баренцевоморской популяции клевача охватывает западную акваторию шельфа Баренцева моря и побережье архипелага

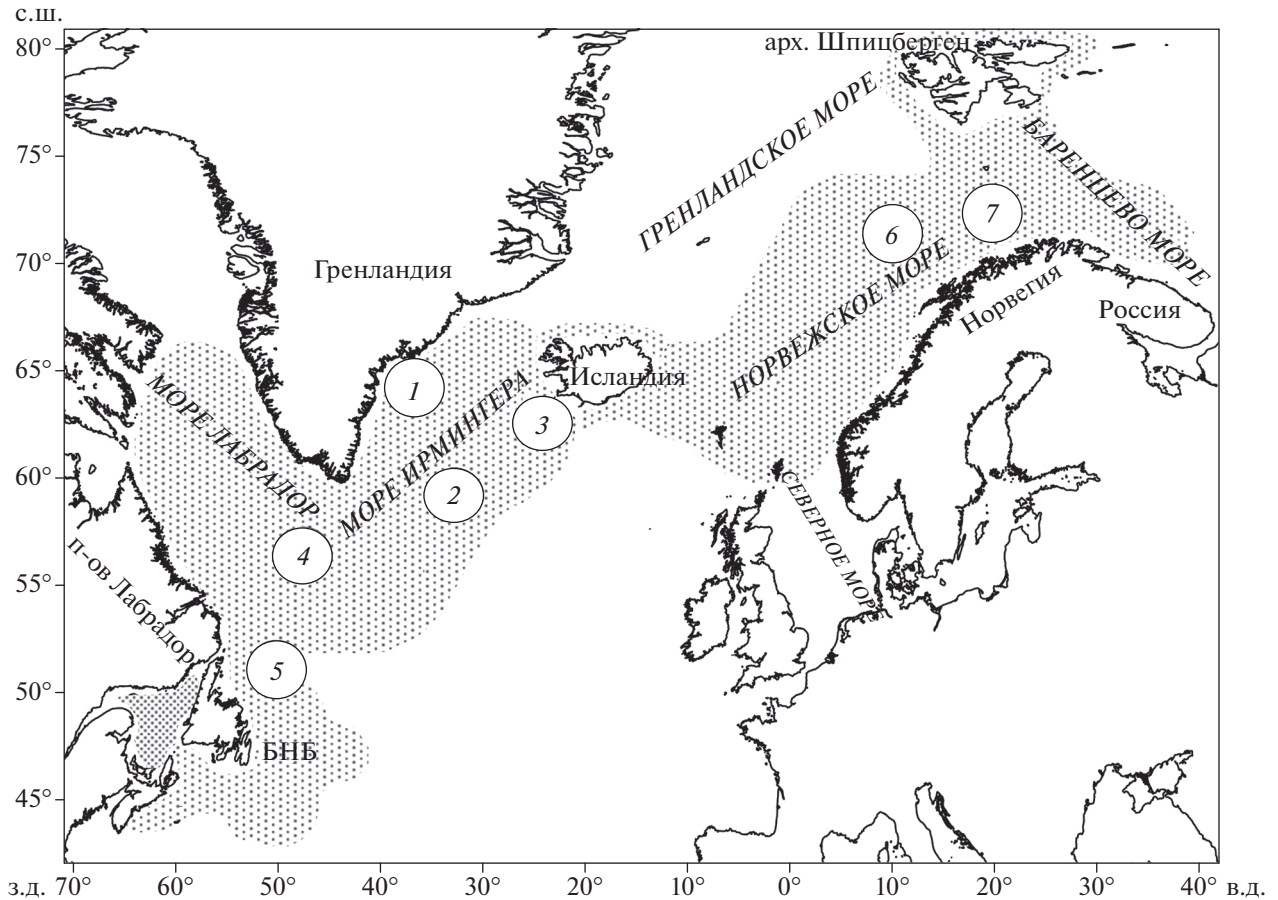
Шпицберген, служащие выростной областью, а также батиали и пелагиали Норвежского моря, где происходит воспроизводство. В этих популяциях существуют репродуктивно пока не изолированные пелагическая и придонная группировки окуня-клевача, формируемые соответственно его рано- и поздносозревающими особями (Захаров и др., 1977; Saborido-Rey et al., 2004; Мельников, Бакай, 2006, 2009б; Drevetnyak et al., 2011; Planque et al., 2013; Melnikov, 2016; Бакай, Попов, 2017). У представителей первой из них выработана повышенная миграционная активность.

Результаты применения паразитологических данных в комплексе с выявленными популяционными характеристиками окуня-клевача, одной из которых является темп полового созревания, позволили обосновать пространственное и батиметрическое единство пелагической группировки и её значительную обособленность от придонной группировки североатлантической популяции этого вида (Мельников, Бакай, 2006, 2009а; Бакай, Мельников, 2008; Бакай, 2014, 2015). Они подтверждают, что паразиты служат естественными метками для выделения локальных стад, изучения структуры скоплений и популяционной биологии, миграций и филогенетики рыб (Williams et al., 1992; MacKenzie, Hemmingsen, 2015). Выбор темпа полового созревания в качестве эколого-популяционного индикатора определён мнением о том, что рост его отличий имеет прямую зависимость от степени обособленности сравниваемых групп рыб, принадлежащих одной популяции (Hall et al., 2015).

Цель работы – выявить различия в формировании фауны паразитов и темпа полового созревания особей окуня-клевача в пелагических и придонных группировках его североатлантической и норвежско-баренцевоморской популяций. Предполагается, что величина этих различий, характеризующая степень обособленности придонных и пелагических экологических групп клевача в морях СА и СЛО, отражает направление филогенеза этого вида.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Для проведения сравнительного анализа использованы собственные опубликованные материалы по фауне паразитов и темпу полового созревания окуня-клевача (Вакау, 2000, 2001; Мельников, Бакай, 2006, 2009а, 2009б; Бакай, Мельников, 2008; Бакай, 2011; Бакай, Попов, 2017), а также данные литературы по темпу его созревания (Захаров и др., 1977) в разных районах СА и Норвежского моря. Паразитологические данные получены по результатам полного паразитологического вскрытия (Донец, Шульман, 1973; Быховская-Павловская, 1985) 1728 экз. окуня-клевача общей длиной (*TL*) 27–48 см в возрасте 7–25 лет и видо-



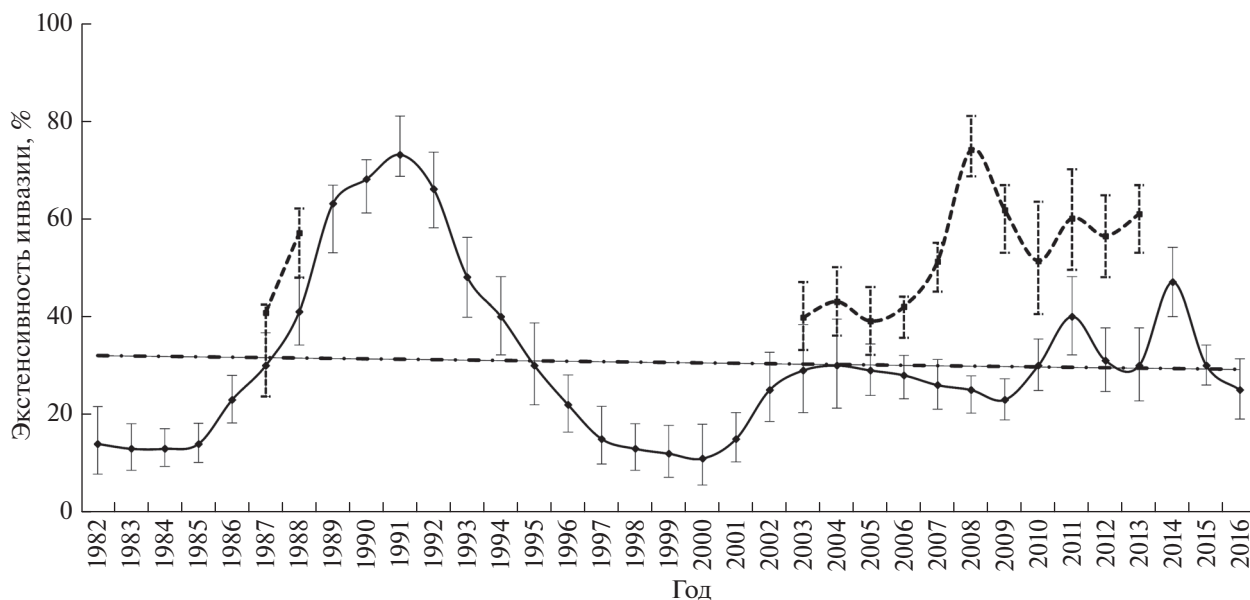
**Рис. 1.** Ареал и районы исследований окуня-клювача *Sebastes mentella*: 1 – батиаль Гренландии, 2 – пелагиаль моря Ирмингера, 3 – батиаль Исландии, 4 – пелагиаль моря Лабрадор, 5 – батиаль Северной Ньюфаундлендской банки (СНБ), 6 – пелагиаль Норвежского моря, 7 – батиаль Норвежского моря; БНБ – Большая Ньюфаундлендская банка.

вой идентификации их паразитов. Паразитов крови не исследовали. Пробы рыб взяты из траловых уловов, полученных на глубине 100–1000 м в мезопелагиали морей Ирмингера, Лабрадор и Норвежского и на сопредельных акваториях батиали Гренландии, Исландии, Канады и Норвегии в апреле–августе 1995–2009 гг. (рис. 1).

Для выявления отличий фауны паразитов окуня-клювача сравниваемых районов использованы данные по её качественному составу, а также количественные показатели заражённости паразитом каждого вида: экстенсивность инвазии (ЭИ) – доля рыб, заражённых паразитом данного вида (% числа исследованных рыб), и индекс обилия (ИО) – число паразитов данного вида, приходящихся на одну исследованную рыбу (Bush et al., 1997). Для проведения сравнительного анализа паразитофауны клювача в парах сравниваемых смежных районов пелагиали и батиали СА и Норвежского моря оценивали значимость различий в ЭИ паразитом каждого вида по тесту критерия значимости ( $\chi^2$ ) при  $p < 0.05$  (Бреев, 1976). При анализе степени обособленности сравниваемых групп

рыб исходили из её обратной зависимости от меры сходства ( $L_0$ ) фауны их паразитов (Андреев, Решетников, 1977, 1978), определяемой по коэффициенту Сёренсена–Чекановского (Бейли, 1970), а также прямой зависимости от разницы длины и возраста наступления половой зрелости рыб (Hall et al., 2015). Таксономический состав фауны паразитов указан согласно современным данным (WoRMS, 2018).

Представлены основные результаты проводимого автором на акватории пелагиали и батиали морей Ирмингера и Норвежского многолетнего (1981–2019) мониторинга степени заражённости окуня-клювача единственным специфичным ему паразитом – копеподой *Sphyrion lumpi*, поселяющейся на окуне в мезопелагиали (Вакау, 1989). При этом регистрировали как живых особей паразита, так и следы его инвазии (остатки цефалоторакса), сохраняющиеся в рыбе после отмирания копеподы долгое время (возможно, до конца жизни хозяина) и являющиеся поэтому надёжной естественной меткой (Бакай, Карасев, 1995).



**Рис. 2.** Межгодовая динамика экстенсивности инвазии окуня-клевача *Sebastes mentella* копеподой *Sphyrion lumpi* (с учётом следов её инвазии) в батиали (—) и пелагиали (---) северной части Норвежского моря в феврале–мае 1982–2002 гг. и ноябре 2003–2016 гг.; (I) – пределы варьирования показателя, (–•–) – линия тренда для батиали ( $R^2 = 0.0026$ ).

Идентификация особей окуня-клевача выполнена согласно “Методическим указаниям ...” (1984). Возраст рыб установлен по чешуе. Темп полового созревания определён у 37056 самцов и 30743 самок. Сравнительный анализ темпа полового созревания выполнен по общей длине при массовом (50%) созревании ( $TL_{50}$ ). Районирование акватории основано на общепринятых данных (Границы ..., 2000).

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

У окуня-клевача в районах пелагиали и батиали морей СА и Норвежского обнаружены паразиты 30 видов (по 15–19 видов в районе), относящихся к семи классам (Вакау, 2000, 2001; Мельников, Бакай, 2006, 2009а, 2009б; Бакай, Мельников, 2008; Бакай, 2011). Степень заражённости паразитами клевача в четырёх парах смежных районов (пелагиаль моря Ирмингера – батиаль Гренландии, пелагиаль моря Ирмингера – батиаль Исландии, пелагиаль моря Лабрадор – батиаль СНБ, пелагиаль и батиаль северной части Норвежского моря) с указанием значимости различий в ЭИ по каждой паре сравниваемых районов представлены в табл. 1. Значимые различия ( $p < 0.05$ ) в ЭИ паразитами клевача в трёх парах сравниваемых районов морей СА установлены по 42.9–59.1% видов паразитов при малой мере парного сходства ( $L_0 = 70.3–74.3\%$ ) состава их паразитофауны (табл. 2). Между пелагиалью и батиалью северной части Норвежского моря значимые различия в ЭИ отмечены лишь для 21.0% обнаруженных ви-

дов паразитов при высокой мере сходства состава паразитофауны окуня ( $L_0 = 91.4\%$ ).

Итоги многолетнего мониторинга свидетельствуют о значимых межгодовых колебаниях степени инвазии окуня-клевача мезопелагической копеподой *S. lumpi* (Бакай, 2011, 2014; Бакай, Попов, 2017) и синхронности этих колебаний в пелагиали и батиали северной части Норвежского моря (рис. 2). Североатлантическую популяцию клевача отличают отсутствие значимых колебаний заражённости копеподой *S. lumpi* в пелагиали в 1981–2019 гг., пространственное и батиметрическое постоянство значимо более высокой инвазии паразитом самок окуня (рис. 3), стабильно высокий (у 42–53% рыб при ИО 0.9–1.2) уровень инвазии копеподой в мезопелагиали и наличие лишь единичных следов её инвазии (у 12.5–15.6% рыб, ИО 0.2) на смежных акваториях батиали Гренландии, Исландии и Канады (табл. 1). Эти неизменные особенности инвазии копеподой *S. lumpi* обоснованы в качестве фена (в понимании Яблокова, 1982) пелагической группировки североатлантической популяции окуня-клевача (Бакай, 2011, 2014; Бакай, Попов, 2017), указывая на присутствие в ареале хозяина двух центров заражения этим паразитом – мезопелагиаль морей Ирмингера и Норвежского.

Темп линейного роста окуня-клевача в морях СА и в Норвежском море сходен (Захаров и др., 1977; Мельников, Бакай, 2006, 2009а, 2009б; Бакай, Мельников, 2008; Melnikov, 2016). Ежегодный абсолютный прирост длины его особей в воз-

**Таблица 1.** Встречаемость паразитов у окуня-клювача *Sebastes mentella* в сопредельных районах пелагиали и батиили морей Северной Атлантики и Норвежского моря

Паразит и другие показатели	Пелагиаль моря Ирмингера	Батияль Восточной Гренландии	Батияль Исландии	Пелагиаль моря Лабрадор	Батияль СНБ	Пелагиаль Норвежского моря	Батияль Норвежского моря
<b>Мухозоа</b>							
<i>Myxidium incurvatum</i>	5.2/+	15.1 <sup>1</sup> /+	22.2 <sup>1</sup> /+	6.5/+	7.4/+	4.4/+	8.7/+
<i>M. obliquelineolatum</i>	4.8/+	10.2 <sup>1</sup> /+	8.2/+	9.5/+	11.1/+	3.9/+	8.7/+
<i>Leptotheca adeli</i>	1.2/+	25.1 <sup>1</sup> /+	7.0 <sup>1</sup> /+	9.0/+	—	3.9/+	5.7/+
<i>L. kovaljovae</i>	—	—	—	—	—	4.5/+	5.7/+
<i>L. macroformis</i>	—	—	—	—	—	1.1/+	2.9/+
<i>Pseudoalataspora sebastei</i>	2.6/+	21.8 <sup>1</sup> /+	10.1 <sup>1</sup> /+	5.0/+	51.8 <sup>2</sup> /+	6.1/+	18.6 <sup>3</sup> /+
<b>Monogenea</b>							
<i>Microcotyle caudata</i>	—	—	17.1 <sup>1</sup> /0.48	—	—	—	—
<b>Cestoda</b>							
<i>Bothriocephalus scorpii</i>	9.6/0.19	— <sup>1</sup>	6.3/0.06	12.3/0.19	18.5 <sup>2</sup> /0.19	20.8/0.27	27.1/0.40
<i>Diphyllbothrium</i> sp. pl.	0.4/0.01	—	—	0.5/0.01	—	—	—
<i>Grillotia erinaceus</i> pl.	0.9/0.01	—	—	1.1/0.01	—	0.5/0.01	—
<i>Hepatoxylon trichiuri</i> pl.	1.1/0.01	—	—	0.5/0.01	—	—	—
<i>Phyllobothrium</i> sp. pl.	1.5/0.03	—	0.6/0.01	1.6/0.02	3.7/0.04	—	—
<i>Scolex pleuronectis</i> pl.	12.1/0.31	2.2 <sup>1</sup> /0.03	— <sup>1</sup>	8.9/0.25	3.7/0.04	25.7/2.44	14.3/0.72
<b>Trematoda</b>							
<i>Anomalotrema koiae</i>	1.6/0.01	7.2 <sup>1</sup> /0.17	3.8/0.04	2.2/0.05	3.7/0.04	5.6/0.06	11.4/0.20
<i>Derogenes varicus</i>	0.7/0.01	2.1/0.08	—	1.1/0.01	7.4 <sup>2</sup> /0.07	3.3/0.06	2.9/0.33
<i>Hemiurus levinseni</i>	—	—	—	—	3.7 <sup>2</sup> /0.04	—	—
<i>Lecithophyllum botryophoron</i>	1.1/0.02	2.2/0.02	1.9/0.03	2.2/0.02	—	2.8/0.06	5.7/0.10
<i>Podocotyle reflexa</i>	1.7/0.02	24.5 <sup>1</sup> /0.32	5.7 <sup>1</sup> /0.06	2.8/0.03	3.7/0.04	11.2/0.15	12.9/0.48
<b>Rhabditida</b>							
<i>Anisakis simplex</i> l.	88.8/7.86	56.8 <sup>1</sup> /2.01	72.8 <sup>1</sup> /4.68	78.8/6.18	33.3 <sup>2</sup> /1.00	94.4/13.35	88.7/10.33
<i>Hysterothylacium aduncum</i> l.	6.8/0.10	15.1 <sup>1</sup> /0.213	13.3 <sup>1</sup> /0.29	7.7/0.09	18.5 <sup>2</sup> /0.30	28.2/0.55	41.4 <sup>3</sup> /1.20
<i>Pseudoterranova decipiens</i> l.	—	0.7/0.01	—	—	—	1.1/0.01	4.3/0.06
<i>Spinitectus oviflagellis</i>	—	0.7/0.01	3.2 <sup>1</sup> /0.11	—	—	—	—
Rhabditida gen. sp.	—	—	1.9 <sup>1</sup> /0.03	—	—	—	—
<b>Palaeacanthocephala</b>							
<i>Corynosoma strumosum</i> l.	0.3/0.01	3.6 <sup>1</sup> /0.05	1.3/0.02	0.5/0.01	—	—	2.9 <sup>3</sup> /0.03
<i>Echinorhynchus gadi</i>	—	1.4 <sup>1</sup> /0.06	1.3 <sup>1</sup> /0.02	—	—	—	—
Palaeacanthocephala sp. l.	—	—	1.9 <sup>1</sup> /0.03	—	—	—	—
<b>Hexanauplia</b>							
<i>Chondracanthus nodosus</i>	—	—	0.7 <sup>1</sup> /0.01	—	3.7 <sup>2</sup> /0.04	—	1.4/0.01
<i>Peniculus clavatus</i>	—	—	—	—	3.7 <sup>2</sup> /0.04	—	—
<i>Pennella</i> sp.	—	0.7/0.01	—	—	—	—	—
<i>Sphyrion lumpi</i>	45.0/1.10 <sup>2</sup>	13.2 <sup>1</sup> /0.21	15.6 <sup>1</sup> /0.24	41.7/0.92	12.5 <sup>2</sup> /0.17	53.4/1.23	26.4 <sup>3</sup> /0.46
Средняя длина рыб (TL), см	35.5	31.6	38.5	34.6	36.7	36.0	34.2
Число исследованных рыб, экз.	957 (1340)	139 (11511)	158 (1077)	199 (991)	27	178 (6392)	70 (3349)

**Примечание.** СНБ — Северная Ньюфаундлендская банка; перед чертой — экстенсивность инвазии (ЭИ), %, после черты — индекс обилия (“+” — не определяли у Мухозоа); число исследованных рыб: за скобками — все виды паразитов, за исключением *S. lumpi*, в скобках — только *S. lumpi*; отличия значений ЭИ достоверны при  $p < 0.05$ : <sup>1</sup>от пелагиали моря Ирмингера, <sup>2</sup>от пелагиали моря Лабрадор, <sup>3</sup>от пелагиали Норвежского моря.

**Таблица 2.** Особенности фауны паразитов окуня-клювача *Sebastes mentella* в сравниваемых районах пелагиали и батии моря Северной Атлантики и Норвежского моря

Показатель	Сравниваемые районы			
	пМИ–бГ	пМИ–бИ	МЛ–бСНБ	пНМ–бНМ
Число обнаруженных видов паразитов	22	24	21	19
Доля видов паразитов со значимыми различиями ( $p < 0.05$ ) в экстенсивности инвазии, %	59.1	58.3	42.9	21.0
Мера парного сходства состава фауны паразитов ( $L_0$ ), %	74.3	70.3	72.7	91.4

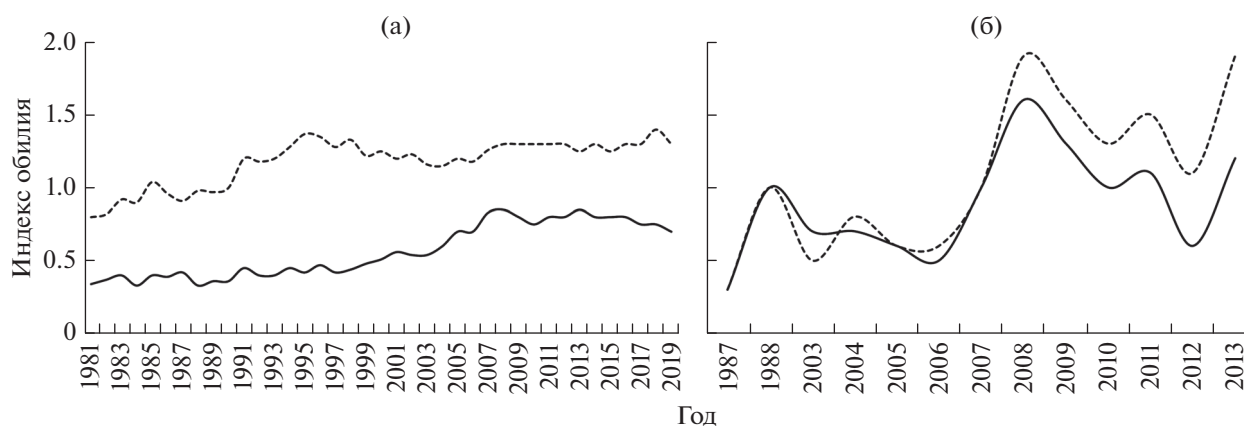
**Примечание.** пМИ – пелагиаль моря Ирмингера, бГ – батияль Гренландии, бИ – батияль Исландии, МЛ – море Лабрадор, бСНБ – батияль Северной Ньюфаундлендской банки, пНМ и бНМ – пелагиаль и батияль Норвежского моря.

расте наступления массового (50%) полового созревания (8–18 лет) варьирует в пределах 1–2 (в среднем 1.5) см. Это подтверждают результаты расчётов огив полового созревания окуня (рис. 4) и сравнительного анализа темпа его роста в пелагиали и батии СА и Норвежского моря (Мельников, Бакай, 2006, 2009а, 2009б; Бакай, Попов, 2017).

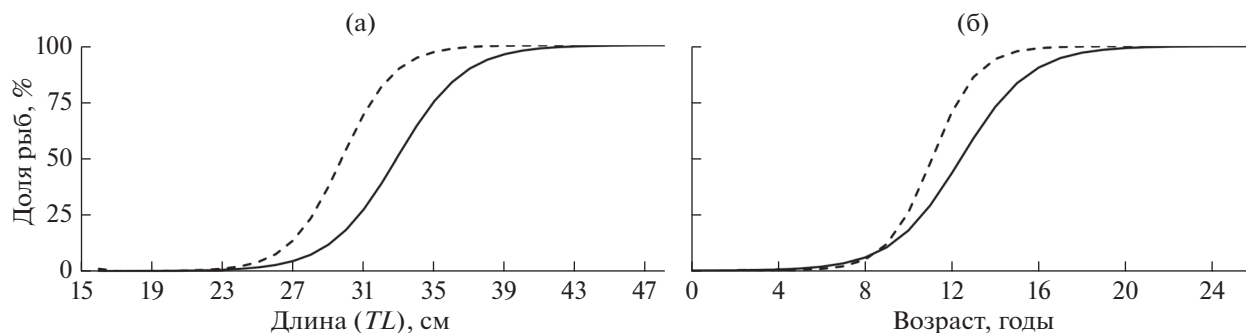
Особи окуня-клювача, обитающие в пелагиали как СА, так и Норвежского моря, достигают половой зрелости при меньшей длине и в более раннем возрасте, чем на сопредельных акваториях батии (Rikhter, 1996; Мельников, Бакай, 2006, 2009а, 2009б; Бакай, Мельников, 2008; Melnikov, 2016; Бакай, Попов, 2017). Так, массовое половое созревание рыб в пелагиали всех районов наступает при  $TL$  29–31 см в возрасте 8–11 лет, а в батии – при  $TL$  32–43 см в возрасте 13–19 лет (табл. 3). При этом в морях Ирмингера и Лабрадор разница длины массового созревания ( $TL_{50}$ ) и возраста особей окуня-клювача в пелагиали и батии составляет 6.6–9.9 (в среднем 7.9) см и 5.3 года, а в Норвежском море – лишь 3.1 см и 2.0 года. Более высокий темп полового созревания особей

клювача приводит и к более раннему полному созреванию рыб в пелагиали ( $TL_{100} = 36–44$  см, возраст 15–19 лет), чем в батии, – при максимальной для этого вида длине (44–50 см) и возрасте (22–26 лет). Поэтому доля зрелых особей клювача в пелагиали выше, чем в батии (88.6–96.7 против 13.0–60.6%).

Высокая мера сходства ( $L_0 = 91.4\%$ ) состава фауны паразитов при малой доле (21.0%) видов со значимыми различиями в степени заражённости окуня-клювача пелагической и придонной группировок в северной части Норвежского моря (Бакай, 2011) по сравнению с этими показателями в морях СА (соответственно  $L_0 = 70.3–74.3$  и  $42.9–59.1\%$ ) (Вакау, 2000, 2001; Мельников, Бакай, 2006, 2009б) свидетельствуют о меньшей обособленности между собой таких группировок в Норвежском море. Помимо этого, значимые и синхронные межгодовые колебания уровня инвазии клювача копеподой *S. lumpi* в батии и пелагиали северной части Норвежского моря (рис. 2) подтверждают предположение некоторых авторов (Drevetnyak et al., 2011) о наличии массового воз-



**Рис. 3.** Межгодовая динамика заражённости самцов (—) и самок (---) окуня-клювача *Sebastes mentella* копеподой *Sphyrion lumpi* (с учётом следов её инвазии) в апреле–июле 1981–2019 гг.: а – пелагиаль моря Ирмингера, б – северная часть Норвежского моря.



**Рис. 4.** Огивы полового созревания окуня-клевача *Sebastes mentella* в батии и пелагиали Норвежского моря: а – длина (батияль – 42526 экз., пелагиаль – 16959 экз.), б – возраст (16215 и 3205 экз.); обозначения см. на рис. 2.

врата особей окуня из пелагиали в батияль Норвежского моря после спаривания. По имеющимся данным, пелагическая группировка клевача в морях СА обитает круглогодично (Мельников, Бакай, 2009б; Melnikov, 2016), значительно обособившись от придонной группировки его североатлантической популяции. Отсутствие массового обмена особями окуня-клевача между этими группировками в районе Исландии подтверждено результатами его подводного мечения (Sigurdsson et al., 2006).

Формирование в СА и Норвежском море пелагических и придонных группировок окуня-клевача, являющегося наиболее филогенетически молодым среди видов североатлантических *Sebastes* (Artamonova et al., 2013; Рольский и др., 2017), свидетельствует о продолжении процесса его видообразования. Данный процесс обусловлен стратегией этого экологически пластичного вида на расширение ареала путём освоения мезопелагиали СА и Норвежского моря. Заселение

клевачем мезопелагиали в большом диапазоне глубин (100–1000 м) способствует снятию напряжённости пищевой конкуренции не только в придонных слоях батии Гренландии, Канады, Исландии и Норвегии, но и в мезопелагиали. Формирование пелагических группировок клевача сопровождается увеличением темпа его полового созревания и миграционной активности, расширением спектра кормовых ресурсов, приводящим к развитию у окуня эврифагии (Бакай, Мельников, 2008; Мельников, Бакай, 2009б; Долгов, 2016). Такое усложнение экологической структуры вида согласуется с гипотезой темпа жизни, согласно которой быстрый темп жизни подразумевает более быстрый рост и раннее созревание, большую активность и скорость метаболизма (Hall et al., 2015). Кроме того, у окуня-клевача в мезопелагиали морей СА произошли и морфологические изменения, способствующие росту его миграционной активности: уменьшение размеров толщины

**Таблица 3.** Длина особей, достигших полового созревания, и доля половозрелых самцов и самок окуня-клевача *Sebastes mentella* в пелагиали и батии морей Северной Атлантики и Норвежского моря

Море, биотоп	Число рыб, экз.		Длина (TL), см					Доля половозрелых рыб, %		
	Самцы	Самки	Самцы		Самки		Оба пола	Самцы	Самки	Оба пола
			TL <sub>50</sub>	TL <sub>100</sub>	TL <sub>50</sub>	TL <sub>100</sub>				
Море Ирмингера:										
– пелагиаль	2263	1612	30.3	40.0	31.2	40.8	30.7	91.2	94.6	92.9
– батияль Гренландии	415	328	35.1	44.0	39.6	45.4	37.4	32.1	14.3	23.2
– батияль Исландии	648	552	35.8	45.0	40.3	47.0	38.0	42.0	36.5	39.2
Море Лабрадор:										
– пелагиаль	6739	5047	29.1	36.0	30.2	39.0	30.5	88.1	89.0	88.6
– батияль СНБ	953	825	36.4	48.0	42.6	50.0	39.5	19.0	7.0	13.0
Норвежское море (север):										
– пелагиаль	9142	5722	29.1	43.7	30.3	44.2	29.7	96.0	97.6	96.7
– батияль	16896	16657	32.1	47.0	33.5	43.0	32.8	56.2	63.8	60.6

тела, длины головы и шипов на ней (Garabana, 2005).

Успешному освоению окунем-клювачем обширной (от Исландии до Канады) акватории мезопелагиали морей СА способствует отсутствие значительной конкуренции со стороны наиболее массовых видов рыб (северная путассу *Micromesistius poutassou*, атлантические сельдь *Clupea harengus* и скумбрия *Scomber scombrus*) пелагиали Северо-Восточной Атлантики, откармливающих преимущественно в Норвежском море. Особи первых двух из этих видов способны быть прямыми пищевыми конкурентами окуню, а скумбрии, кроме этого, могут потреблять в пищу его пелагических личинок, поднимающихся после вымета в эпипелагиаль.

Продолжающийся процесс видообразования у окуня-клювача сопровождается усилением обособленности особей его пелагической и придонной группировок при росте различий темпа их полового созревания. Результатом такой обособленности может стать и репродуктивная изоляция, предпосылки которой отмечены у клювача в Норвежском море. Так, не только вымет предличинок самками в апреле–мае, но и спаривание в августе–октябре происходят как на акватории батиали, так и в пелагиали Норвежского моря (Drevetnyak et al., 2011; Бакай, Попов, 2017). Поэтому меньшая, чем в морях СА, обособленность пелагической и придонной группировок окуня-клювача в Норвежском море, обусловленная массовым возвратом его особей в батиаль после спаривания в пелагиали, при меньших различиях длины и возраста их массового полового созревания свидетельствуют о том, что пелагическая группировка в Норвежском море находится на более ранней стадии формирования. Это может являться следствием относительной филогенетической молодости норвежско-баренцевоморской популяции окуня-клювача по сравнению с североатлантической.

Итоги исследования географической структуры фауны паразитов и пространственно-временного изменения двух обоснованных фенов окуня-клювача пелагической группировки его североатлантической популяции (Бакай, 2001; Бакай, Мельников, 2008; Бакай, 2011, 2014, 2015; Бакай, Попов, 2017) подтверждают самостоятельность его норвежско-баренцевоморской популяции. Они же указывают на возникновение в начале 2000-х гг. массовых миграций особей этого вида из пелагиали моря Ирмингера за пределы ареала североатлантической популяции в пелагиаль юго-западной части, а с 2008 г. и северной части Норвежского моря, где возникли смешанные скопления клювача двух популяций (рис. 3б). Это свидетельствует о наличии донорства североатлантической популяции окуня-клювача в отношении его

норвежско-баренцевоморской популяции и вероятном источнике происхождения второй из них, очевидно, в результате завершения Последнего ледникового максимума.

Возникновение таких миграций клювача объясняет отсутствие достоверных различий в составе и характере распределения аллелей ферментных локусов в его пробах из моря Ирмингера и северной части Норвежского моря (Строганов и др., 2009). Результатом этих массовых и невозвратных миграций окуня-клювача, возможно, могло стать значительное необъясненное снижение индексов его численности в пелагиали морей Ирмингера и Лабрадор в 2007–2013 гг., выявленное по итогам проведения четырёх международных тралово-акустических съёмок по оценке его запаса (ICES, 2013а). К сожалению, достоверные оценки индексов численности и динамики запаса окуня-клювача в Норвежском море отсутствуют (ICES, 2013б).

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев В.Л., Решетников Ю.С. 1977. Исследование внутривидовой и морфологической изменчивости сига *Coregonus lavaretus* (L.) методами многомерного статистического анализа // Вопр. ихтиологии. Т. 18. Вып. 5. С. 862–878.
- Андреев В.Л., Решетников Ю.С. 1978. Анализ состава пресноводной ихтиофауны северо-восточной части СССР на основе методов теории множеств // Зоол. журн. Т. 57. Вып. 2. С. 165–174.
- Бакай Ю.И. 2011. Эколого-паразитологическая характеристика окуня-клювача *Sebastes mentella* (Sebastidae) Норвежского моря и смежных вод // Вопр. ихтиологии. Т. 51. № 1. С. 97–104.
- Бакай Ю.И. 2013. К вопросу о происхождении североатлантических *Sebastes* (Scorpaenidae) на основе анализа их паразитофауны // Биология моря. Т. 39. № 3. С. 227–229.
- Бакай Ю.И. 2014. Экологические особенности паразитирования *Sphyrion lumpi* (Copepoda) у окуня-клювача *Sebastes mentella* // Тр. Центра паразитологии ИПЭЭ РАН. Т. XLVIII. Систематика и экология паразитов. М.: Тов. науч. изд. КМК. С. 24–26.
- 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., 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 пелагиали моря Ирмингера // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 1. С. 73–85.
- Бакай Ю.И., Попов В.И. 2017. Эколого-популяционные особенности окуня-клювача *Sebastes mentella* (Scorpaenidae) Норвежского моря на основе анализа его паразитофауны // Вестн. МГТУ. Т. 20. № 2. С. 412–421. <https://doi.org/10.21443/1560-9278-2017-20-2-412-421>



- Барсуков В.В. 1981а. Морские окуни (*Sebastinae*) Мирового океана — их морфология, экология, распространение, расселение и эволюция: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 50 с.
- Барсуков В.В. 1981б. Краткий обзор системы подсемейства морских окуней (*Sebastinae*) // Вопр. ихтиологии. Т. 21. Вып. 1. С. 3–27.
- 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.
- Быховская-Павловская И.Е. 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука, 120 с.
- Границы океанов и морей. 2000. СПб.: Изд-во ГУНиО МО РФ, 206 с.
- Долгов А.В. 2016. Состав, формирование и трофическая структура ихтиоценов Баренцева моря. Мурманск: Изд-во ПИНРО, 336 с.
- Донец З.С., Шульман С.С. 1973. О методах исследований Мухосporidia (Protozoa, Cnidosporidia) // Паразитология. Т. 7. Вып. 2. С. 191–192.
- Захаров Г.П., Никольская Т.Л., Сорокин В.П. и др. 1977. Морской окунь клюворылый (клювач) *Sebastes mentella* // Промысловые биологические ресурсы Северной Атлантики и прилегающих морей Северного Ледовитого океана. Ч. 2. М.: Пищ. пром-сть. С. 72–87.
- Литвиненко Н.И. 1985. Морские окуни (род *Sebastes*) Северной Атлантики — их морфология, экология, распространение, расселение и эволюция: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ, 22 с.
- Мельников С.П., Бакай Ю.И. 2006. Биолого-экологическое обоснование мер регулирования промысла окуня-клювача в районе Исландии // Рыб. хоз-во. № 1. С. 48–50.
- Мельников С.П., Бакай Ю.И. 2009а. Структура скопленных и основные популяционные характеристики окуня-клювача *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-клювача *Sebastes mentella* (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) в пелагиали моря Ирмингера и смежных вод // Там же. Т. 49. № 5. С. 669–680.
- Методические указания по определению видов морских окуней северной части Атлантического океана и прилежащих морей. 1984. Калининград: Изд-во АтлантНИРО, 28 с.
- Рольский А.Ю., Махров А.А., Артамонова В.С. 2017. Процессы видообразования морских окуней рода *Sebastes* Атлантического и Северного Ледовитого океанов // Матер. III Междунар. конф. “Современные проблемы биологической эволюции”. М.: ГДМ. С. 101–104.
- Снытко В.А. 2001. Морские окуни северной части Тихого океана. Владивосток: Изд-во ТИНРО-центра, 468 с.
- Строганов А.Н., Лепесевич Ю.М., Мельников С.П. 2009. Биолого-генетическая характеристика окуня-клювача *Sebastes mentella* (Scorpaenidae) открытой части Норвежского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 3. С. 333–340.
- Яблоков А.В. 1982. Состояние исследований и некоторые проблемы феноетики популяций // Фенетика популяций. М.: Наука. С. 3–14.
- Artamonova V.S., Karabanov D.P., Makhrov A.A. et al. 2011. Hybridization of redfish (genus *Sebastes*) in the Irminger Sea and its significance for studies of population structure of beaked redfish, *S. mentella* // ICES CM/A:06. 3 p.
- Artamonova V.S., Makhrov A.A., Karabanov D.P. et al. 2013. Hybridization of beaked redfish (*Sebastes mentella*) with small redfish (*S. viviparus*) and diversification of redfishes (Scorpaeniformes) in the Irminger Sea // J. Natur. Hist. V. 1. № 47. P. 1791–1801.  
<https://doi.org/10.1080/00222933.2012.752539>
- Bakay Yu.I. 1989. On infestation of marine redfishes (*Sebastes* genus) of the North Atlantic by the copepod *Sphyrion lumpi* (Krøyer, 1845) // Proc. Int. Workshop *Sphyrion lumpi*. Güstrow. GDR. P. 29–36.
- Bakay Yu.I. 2000. Parasites and pigmented patches as indicators of intraspecific structure of *Sebastes mentella* in the Irminger Sea // ICES CM 2000/Z:06. 16 p.
- Bakay Yu.I. 2001. Results from the analysis of geographical variability in parasite fauna of redfish *Sebastes mentella* from the North Atlantic // Deep-Sea Fisheries Symposium. NAFO SCR Doc. 01/153. Ser. № 4503. 11 p.
- 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.
- Cadrin S., Bernreuther M., Daniélsdóttir A. 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>
- Drevetnyak K., Nedreaas K., Planque B. 2011. Redfish // The Barents Sea: ecosystem, resources, management. Half a century of Russian-Norwegian cooperation / IMR, PINRO. Trondheim: Tapir. P. 292–307.
- Garabana D. 2005. The genus *Sebastes* Cuvier, 1829 (Pisces, Scorpaenidae) in the North Atlantic: species and stock discrimination using traditional and geometric morphometrics: Ph. D. Thesis. Vigo: Univ. Vigo, Spain, 306 p.
- Gardner J.P. 1997. Hybridization in the sea // Adv. Mar. Biol. V. 31. P. 1–78.  
[https://doi.org/10.1016/S0065-2881\(08\)60221-7](https://doi.org/10.1016/S0065-2881(08)60221-7)
- Hall M., Asten T., Katsis A. et al. 2015. Animal personality and pace-of-life syndromes: do fast-exploring fairy-wrens die young? // Front. Ecol. Evol. V. 3. Article 28. 14 p.  
<https://doi.org/10.3389/fevo.2015.00028>
- Hyde J., Vetter R. 2007. The origin, evolution, and diversification of rockfishes of the genus *Sebastes* (Cuvier) // Mol. Phylogen. Evol. V. 44. P. 780–811.
- ICES. 2013a. Report of the Working Group on Redfish Surveys (WGRS). ICES CM 2013/SSGESST:14. Copenhagen: ICES Headquarters, 56 p.
- ICES. 2013b. Report of the Arctic Fisheries Working Group (AFWG). ICES CM 2013/ACOM:05. Copenhagen: ICES Headquarters, 726 p.
- Johansen T., Daniélsdóttir A., Meland K., Nævdal G. 2000. Studies of the genetic relationship between deep-sea and oceanic *Sebastes mentella* in the Irminger Sea // Fish. Res. V. 49. № 2. P. 179–192.

- 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>
- Makhrov A., Artamonova V., Popov V. et al. 2011. Comment on: Cadrin et al. (2010) "Population structure of beaked redfish, *Sebastes mentella*: evidence of divergence associated with different habitats. *ICES Journal Marine Science*, 67: 1617–1630" // *ICES J. Mar. Sci.* V. 68. № 10. P. 2013–2015.  
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsr132>
- Melnikov S. 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/10.7868/S0042875216010094>
- Planque B., Astakhov A., Kristinsson K. et al. 2013. Monitoring beaked redfish (*Sebastes mentella*) in the North Atlantic, current challenges and future prospects // *Aquat. Liv. Resour.* V. 26. P. 293–306.  
<https://doi.org/10.1051/alr/2013062>
- 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. Doc.* 27. P. 49–56.
- Roques 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 // *Mol. Ecol.* V. 10. P. 149–165.  
<https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2001.01195.x>
- Saborido-Rey F., Garabana D., Stransky K. et al. 2004. Review of the population structure and ecology of *S. mentella* in the Irminger Sea and adjacent waters // *Rev. Fish Biol. Fish.* 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. P. 77–90.  
<https://doi.org/10.1111/eva.12429>
- Shum P., Pampoulie P., Kristinsson K., Mariani S. 2015. Three-dimensional post-glacial expansion and diversification of an exploited oceanic fish // *Mol. Ecol.* V. 24. № 14. P. 3652–3667.  
<https://doi.org/10.1111/mec.13262>
- 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>
- Stefansson M., Reinert J., Sigurðsson P. et al. 2009. Depth as a potential driver of genetic structure of *Sebastes mentella* across the North Atlantic Ocean // *Ibid.* V. 66. P. 680–690.
- Williams H., MacKenzie K., McCarthy A. 1992. Parasites as biological indicators of the population biology, migrations, diet and phylogenetics of fish // *Rev. Fish Biol. Fish.* V. 2. P. 144–176.
- WoRMS. 2018. World register of marine species (<http://www.marinespecies.org> at VLIZ. Version 12/2018).  
<https://doi.org/10.14284/170>