

УДК 597.585.2-169(261.43)

## ЭКОЛОГО-ПОПУЛЯЦИОННЫЕ ОСОБЕННОСТИ ОКУНЯ-КЛЮВАЧА *SEBASTES MENTELLA* (SEBASTIDAE) СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ АТЛАНТИКИ НА ОСНОВЕ АНАЛИЗА ЕГО ПАРАЗИТОФАУНЫ

© 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 26.04.2019 г.

После доработки 13.09.2019 г.

Принята к публикации 08.10.2019 г.

Приведены результаты исследований состава, особенностей экологии, зоогеографии и формирования фауны паразитов окуня-клювача *Sebastes mentella* на акватории четырёх районов батиали Северо-Западной Атлантики и пелагиали моря Лабрадор. Установлена высокая мера сходства состава паразитофауны этого хозяина из районов банки Гамильтон, северных и южных склонов Большой Ньюфаундлендской банки. Состав и особенности возрастной динамики формирования разнообразия фауны паразитов свидетельствуют о значительной обособленности группировки окуня-клювача, обитающей на банке Флемиш-Кап, от его скоплений в других районах побережья Канады и пелагиали моря Лабрадор. Эти факторы в совокупности с представленными эколого-популяционными характеристиками указывают на популяционный статус группировки окуня-клювача банки Флемиш-Кап.

**Ключевые слова:** окунь-клювач *Sebastes mentella*, фауна паразитов, формирование, популяция, Северо-Западная Атлантика.

**DOI:** 10.31857/S0042875220030054

Окунь-клювач *Sebastes mentella*, как и другие виды североатлантических окуней рода *Sebastes*, является придонно-пелагическим видом с внутренним оплодотворением. Многие исследователи считают морских окуней яйцеживородящими (Барсуков, 1981; Литвиненко, 1985; Saborido-Rey, 1994). Окунь-клювач имеет большой ареал: обитает на акваториях шельфа, батиали и мезопелагиали от Баренцева и Гренландского морей до побережья Канады. В настоящее время обосновано существование двух популяций окуня-клювача – норвежско-баренцевоморской и североатлантической (Литвиненко, 1985; Древетняк, 1999; Saborido-Rey et al., 2004; Мельников, Бакай, 2009а; Бакай, 2011; Planque et al., 2013; Melnikov, 2016; Бакай, Попов, 2017). Окуню-клювачу как филогенетически наиболее молодому среди североатлантических видов рода *Sebastes* (Барсуков, 1981; Artamonova et al., 2013), самому глубоководному и обладающему максимальной миграционной активностью свойственно симпатрическое распределение и слабая видовая дифференциация с американским *S. fasciatus* и золотистым окунем *S. norvegicus* во многих районах западной части ареала (Барсуков, Захаров, 1972; Литвиненко,

1985; Барсуков и др., 1990; Saborido-Rey, 1994; Valentin et al., 2002). Последнее усиливается межвидовой гибридизацией между этими видами (Roques et al., 2001; Artamonova et al., 2011; Saha et al., 2017), значительно ограничивая возможность применения результатов генетических исследований и обостряя проблему изучения популяционной структуры клювача (Planque et al., 2013; Melnikov, 2016). Кроме того, большинство данных по окуню-клювачу до 1970-х гг. относится к сборному виду, включавшему американского и золотистого окуней (Барсуков, Захаров, 1972; Барсуков и др., 1990).

Имеющиеся мнения о популяционной структуре окуня-клювача в Северо-Западной Атлантике (СЗА) весьма противоречивы. Некоторые исследователи предполагали существование у побережья Канады нескольких (до четырёх) изолированных группировок (популяций) этого вида (Templeman, 1953; Янулов, 1962; Никольская, 1969), из которых предполагается “лабрадорская популяция” клювача формируется из молодежи, принесённой из района вымета предличинки в пелагиали моря Ирмингера (Templeman, 1961). Канадские авторы (Roques et al., 2002) по результатам исследова-

дований микросателлитных последовательностей ДНК относят придонные скопления окуня-клювача в СЗА (кроме скоплений на банке Флемиш-Кап) к западной составляющей его панокеанической (североатлантической) популяции, населяющей мезопелагиаль морей Ирмингера и Лабрадор с сопредельными районами батиали Гренландии, Исландии и Фарерских о-вов. Другие исследователи (Cadrin et al., 2010), используя тот же метод, относят особей клювача в районах батиали Канады к западной единице запаса, являющейся одной из четырёх генетически обособленных единиц запаса этого вида в морях Северной Атлантики (СА). Однако эти авторы не представили иных данных по популяционной биологии окуня-клювача для дифференциации его выделяемых групп.

В результате анализа морфологических, биологических и генетических данных высказано предположение об относительной изолированности скоплений окуня-клювача на акватории банки Флемиш-Кап от смежных районов (Алтухов, 1974). По итогам анализа эколого-популяционных характеристик, представленных в литературных источниках, высказано мнение о популяционном статусе скоплений окуня-клювача, обитающего на банке Флемиш-Кап (Melnikov, 2016).

Указанные неопределённости повышают актуальность современных эколого-паразитологических исследований этого объекта, поскольку использование паразитов в качестве естественных меток для познания популяционной биологии, миграций, питания и филогении рыб является общепризнанным (Sindermann, 1961; Williams et al., 1992; MacKenzie, Abaunza, 2005; Cadrin et al., 2010). Паразитологический метод предполагает исследование не только видового состава, но и условий формирования и зоогеографии фауны паразитов изучаемого хозяина, что не отражено в немногочисленных публикациях по паразитам окуня-клювача в районах у побережья Канады (Bourgeois, Ni, 1984; Moran et al., 1996; Вакау, 2001; Marcogliese et al., 2003).

Известны попытки некоторых исследователей выделить локальные группировки окуней рода *Sebastes* у атлантического побережья Канады посредством использования дискретного характера заражения копеподами *Sphyrion lumpi*, *Chondracanthus nodosus* и *Peniculus clavatus*, личинками нематод *Anisakis* sp. и *Contracaecum* sp., цестоды *Eubothrium* sp. (Sindermann, 1961; Янулов, 1962; Kabata, 1963). Они показали различия между скоплениями клювача банки Флемиш-Кап и района моря Лабрадор (банка Гамильтон). Позже представлены отличия по этим паразитам особей клювача из зал. Святого Лаврентия и южного побережья о-ва Ньюфаундленд (Marcogliese et al., 2003). Однако недостатками многих из этих работ является упомяну-

тое выше отсутствие до 1970-х гг. достоверной дифференциации североатлантических видов рода *Sebastes* (Литвиненко, 1985), а также проведение анализа встречаемости ограниченного числа (1–6) видов паразитов. Подлежит сомнению корректная идентификация двух видов Мухозоа (*Muxidium sphaericum* и *Ceratomyxa macrospora*), выполненная некоторыми авторами (Khan et al., 1986; Marcogliese et al., 2003), поскольку в большом объёме нашего материала, собранного в этом районе от трёх видов *Sebastes*, указанные Мухозоа не встречены (Бакай, Груднев, 2009).

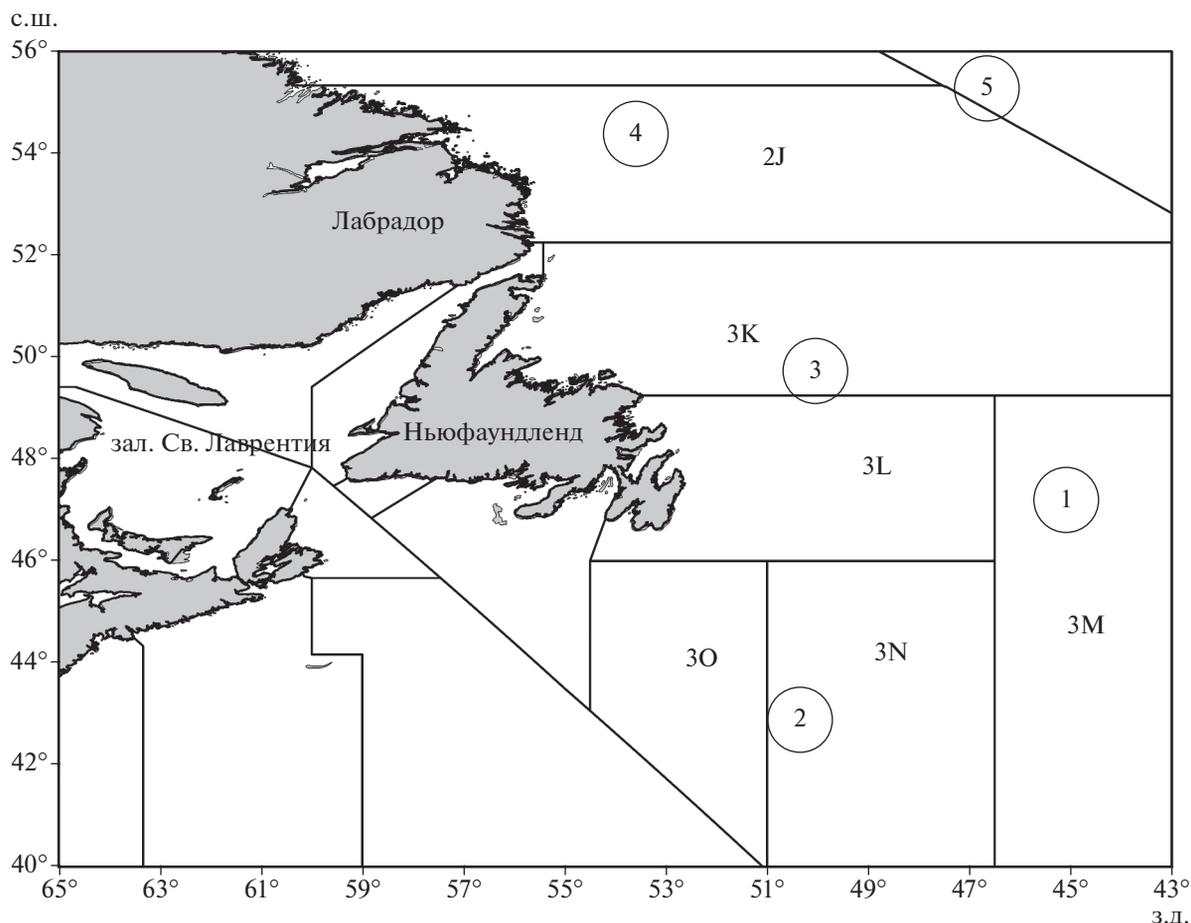
Цель настоящей работы – представить зоогеографическую и экологическую характеристику фауны паразитов окуня-клювача в западной части ареала и использовать её для выявления особенностей популяционной биологии этого хозяина.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Пробы окуня-клювача взяты из уловов донного трала, полученных на глубинах 400–630 м в апреле–июне 1986–1987 и 1990 гг. в акваториях четырёх доступных для исследований районов батиали банки Флемиш-Кап, южной и северной частей Большой Ньюфаундлендской банки (БНБ), банки Гамильтон, а также из уловов пелагического трала в море Лабрадор в слое 200–450 м в июле 1990–1993 гг. (рис. 1). Полному паразитологическому вскрытию (Донец, Шульман, 1973; Быховская-Павловская, 1985) с видовой идентификацией обнаруженных паразитов подвергли 157 экз. придонного клювача общей длиной (*TL*) 8–44 см в возрасте 2–24 лет и 199 экз. пелагического клювача *TL* 28–38 см в возрасте 8–17 лет. Паразитов крови не исследовали. Видовая идентификация особей окуня-клювача выполнена согласно “Методическим указаниям...” (1984). Возраст рыб определён по чешуе и отолитам.

Понятие “популяция” принято в формулировках Тимофеева-Ресовского с соавторами (1973), Алтухова (1974), Яблокова (1987) и других исследователей как элементарная эволюционирующая единица вида, определяющими характеристиками которой являются устойчивое самовоспроизводство, доминирование внутригруппового обмена генами между особями при освоении ими уникальной экологической ниши. Для указания принадлежности к экологическим группировкам окунь-клювач североатлантической популяции, обитающий в пелагиали морей Лабрадор и Ирмингера, назван пелагическим, а приуроченный к акватории батиали Гренландии, Канады и Исландии – придонным. Особям клювача пелагической группировки свойственно более раннее половое созревание (Мельников, Бакай, 2006, 2009б).

Показателями степени заражённости служили: экстенсивность инвазии (ЭИ) – доля рыб, за-



**Рис. 1.** Районы исследований окуня-клювача *Sebastes mentella*: 1 – банка Флемиш-Кап (3М), 2 – южные склоны Большой Ньюфаундлендской банки (3N, 3O), 3 – её северные склоны (3L, 3K), 4 – банка Гамильтон (2J), 5 – пелагиаль моря Лабрадор; (—) – границы микрорайонов 2J–3O, установленные Организацией по регулированию промысла в Северо-Западной Атлантике (NAFO, 2019).

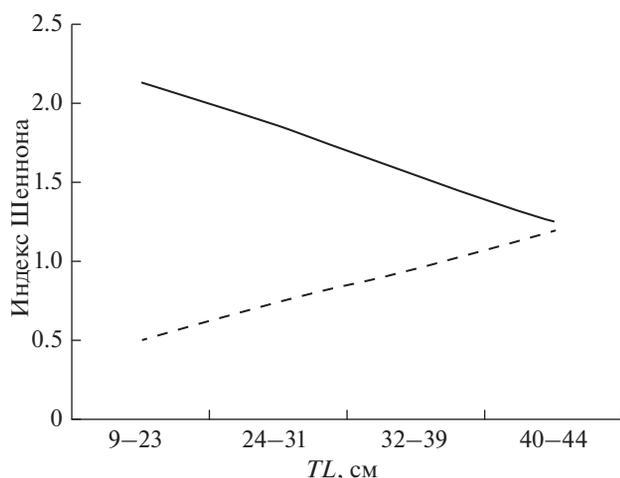
ражённных паразитом данного вида (% числа исследованных); и индекс обилия (ИО) – число паразитов данного вида, приходящихся на одну исследованную рыбу (Bush et al., 1997). При оценке заражённости рыб копеподой *Sphyrion lumpi* регистрировали как живых особей паразита, так и следы его инвазии (остатки цефалоторакса) (Баккай, Карасев, 1995). К видам, образующим ядро паразитофауны, отнесены наиболее часто (ЭИ преимущественно >10%) и во всех районах встречающиеся паразиты окуня-клювача. Значимость различий в ЭИ для паразитов окуня-клювача банок Флемиш-Кап и БНБ (суммарно по южным и северным склонам БНБ), а также банки Флемиш-Кап и пелагиали моря Лабрадор определена по тесту критерия значимости ( $\chi^2$ ) при  $p < 0.05$  (Бреев, 1976). Таксономический состав фауны паразитов указан согласно современным данным (WoRMS, 2019).

В основу экологического анализа паразитофауны положен метод вертикальной зональности

экологических группировок, предложенный Гаевской (1984). Принадлежность видов паразитов к зоогеографическим и экологическим комплексам определена по данным литературы (Зубченко, 1993; Lile et al., 1994; Hemmingsen, McKenzie, 2001) и результатам собственных исследований. При оценке степени обособленности сравниваемых групп рыб исходили из её обратной зависимости от значения меры сходства ( $L_0$ ) фауны паразитов (Андреев, Решетников, 1978), определяемой по коэффициенту Сёренсена–Чекановского (Бейли, 1970). Мерой видового разнообразия паразитов окуня-клювача разных размерных групп служит индекс Шеннона ( $H$ ) (Мэгарран, 1992).

### РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

У исследованных особей окуня-клювача в районах СЗА обнаружены паразиты 22 видов, которые принадлежат к восьми классам: Microsporea (1 вид), Muxozoa (4), Cestoda (4), Trematoda (6),



**Рис. 2.** Динамика видового разнообразия фауны паразитов окуня-клювача *Sebastes mentella* в зависимости от длины (TL) рыб на банке Флемиш-Кап (- -) и Большой Ньюфаундлендской банке (—).

Chromadorea (2), Palaeacanthocephala (1), Clitellata (1), Hexanauplia (3) (таблица). Из выявленных паразитов семь видов указаны впервые для окуня-клювача в западной части его ареала. Ядро фауны паразитов окуня-клювача формируют пять видов, среди которых доминируют (80%), как и во всей паразитофауне этого хозяина (59%), широко распространённые гетероксенные виды. Три вида Мухозоа и все три вида Hexanauplia специфичны роду североатлантических *Sebastes* (Бакай, 2016).

Эколого-трофический фактор определяет формирование фауны паразитов окуня-клювача, которая характерна для рыб-планктофагов. Это обусловлено питанием его молоди (TL < 32 см, возраст до 11 лет) планктонными беспозвоночными (Calanoida, Euphausiacea, Hyperiidea и др.), служащими промежуточными хозяевами в жизненных циклах большинства видов гельминтов (Køie, 1979, 1981, 1993; Smith, 1983). В питании клювача старшего возраста наряду с зоопланктоном присутствуют креветки (Pandalidae) и планктоноядные рыбы (Mystophidae, молодь рыб), доля которых увеличивается с возрастом окуня (Кашинцев, 1962; Янулов, 1963; Захаров и др., 1977; Albiikovskaya, Gerasimova, 1993; Saborido-Rey, 1994).

На банке Флемиш-Кап наблюдается прямая линейная зависимость видового разнообразия совокупностей инфрасообществ паразитов от длины (возраста) хозяина. Так, особям клювача в возрасте 5–7 лет (TL 18–23 см) свойствен рост заражённости видами паразитов, встречаемыми у его 2-годоваликов, в том числе составляющих ядро паразитофауны, и появление новых видов. Рост разнообразия фауны паразитов иллюстрирует динамика индекса Шеннона (H), значения которого возрастают от 0.5–0.7 у молоди (TL < 32 см) до

0.9 у созревших рыб (TL 32–39 см, 11–18 лет) и 1.2 – у рыб старшего возраста (рис. 2).

В исследованных районах БНБ наблюдается обратная зависимость формирования разнообразия фауны паразитов в онтогенезе клювача: значения H снижаются от 2.1–1.8 у молоди до 1.5 у созревших и 1.2 у наиболее старших рыб. Такая динамика разнообразия паразитофауны клювача в районах БНБ при сохранении её количественного состава (11–12 видов) является следствием роста доминирования нематод обоих видов и снижения заражённости видами Мухозоа, цестодой *Scolex pleuronectis* pl., трематодой *Podocotyle reflexa* и копеподой *Chondracanthus nodosus*. Указанные особенности онтогенетического формирования видового разнообразия фауны паразитов свидетельствуют о значимой экологической дифференциации группировок окуня-клювача, обитающих на банках Флемиш-Кап и БНБ.

В пелагиали морей Ирмингера и Лабрадор также происходит снижение разнообразия паразитофауны в онтогенезе клювача, что иллюстрируется снижением H с 1.7 у впервые созревающих рыб до 0.5 у наиболее старших (Бакай, 2016, 2018). Это обусловлено сужением пищевого спектра хозяина в результате миграции его раносозревающих особей в мезопелагиаль морей СА со смежных участков шельфа Гренландии и последующей возрастной трофической специализацией клювача (Мельников, Бакай, 2009б).

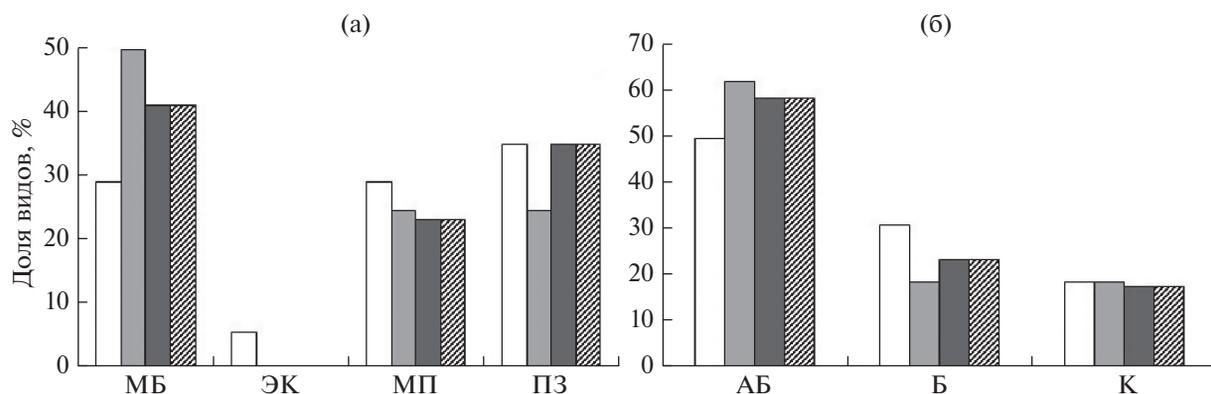
В соответствии с вертикальной зональностью паразитофауны рыб СА фауна паразитов окуня-клювача представлена видами, отнесёнными к четырём экологическим комплексам. Среди них во всех указанных районах СЗА у этого хозяина доминируют паразиты мезобентального (29–50%) и полизонального (25–35%) комплексов (рис. 3а; таблица). Из восьми видов паразитов полизонального комплекса три наиболее массовых вида формируют 60% состава ядра паразитофауны окуня-клювача. Среди паразитов мезопелагического комплекса (23–29% по районам) преобладают редкие для этого хозяина виды. Паразитофауна клювача банки Флемиш-Кап характеризуется минимальной по сравнению с другими районами долей паразитов мезобентального и максимальной долей мезопелагического комплексов (рис. 3а).

Результаты зоогеографического анализа фауны паразитов окуня-клювача свидетельствуют о том, что она представлена преимущественно (47–62% по районам) видами арктическо-бореального комплекса (рис. 3б). Виды паразитов бореального комплекса формируют 19–29%, виды-космополиты – 17–19% состава паразитофауны этого хозяина. Окуню-клювачу банки Флемиш-Кап свойственна минимальная доля видов паразитов арктическо-бореального и максимальная доля

Фауна паразитов окуня-клювача *Sebastes mentella* в пяти районах Северо-Западной Атлантики

Паразит и другие показатели	ЭК	ЗГ	Батияль					Гамильтон	Пелагиаль море Лабрадор
			Флемиш-Кап	БНБ					
				юг	север	юг + север			
Microsporea:									
<i>Pleistophora</i> sp. <sup>1</sup>	мп	атб	4.3/+					*	
Мухозоа:									
<i>Myxidium incurvatum</i>	мб	амб	9.8/+	8.7/+	7.4/+	8.1/+	6.7/+	6.5/+	
<i>M. obliquelineolatum</i> <sup>1, 3</sup>	мб	аб	—	8.7/+	11.1/+	10.0*/+	6.7/+	9.5*/+	
<i>Leptotheca adeli</i> <sup>1, 3</sup>	мб	аб	1.1/+	4.3/+	11.1/+	7.9*/+	6.7/+	9.0*/+	
<i>Pseudoalataspora sebastei</i> <sup>1, 2, 3</sup>	мб	аб	20.7/+	23.1/+	51.8/+	37.7*/+	13.3/+	5.0*/+	
Cestoda:									
<i>Bothriocephalus scorpii</i> <sup>2</sup>	мп	аамб	15.2/0.15	8.7/0.09	18.5/0.19	13.7/0.30	26.7/0.53	12.3/0.19	
<i>Diphyllobothrium</i> sp. pl.	мп	атб						0.5/0.01	
<i>Grillotia erinaceus</i> pl.	пз	амб	1.1/0.01					1.1/0.01	
<i>Hepatoxylon trichiuri</i> pl.	мп	атб						0.5/0.01	
<i>Monorygma</i> sp. pl. <sup>1</sup>	пз	амб			3.7/0.04	1.9/0.02		1.6/0.02	
<i>Scolex pleuronectis</i> pl. <sup>2</sup>	пз	к	15.2/0.72	30.4/0.43	3.7/0.04	17.2/0.22	33.3/0.80	8.9/0.25	
Trematoda:									
<i>Anomalotrema koiae</i>	мб	аб	4.3/0.10	13.0/0.17	3.7/0.04	8.5/0.09	6.7/0.07	2.2/0.05	
<i>Derogenes varicus</i>	пз	к	10.8/0.11	4.3/0.04	7.4/0.07	5.9/0.06	13.3/0.33	1.1*/0.01	
<i>Hemiurus leviseni</i>	пз	аамб	7.1/0.30		3.7/0.04	1.9/0.02	13.3/0.33	*	
<i>Lecithaster gibbosus</i>	пз	аамб					6.7/0.07		
<i>Lecithophyllum botryophoron</i>	мп	аамб	4.3/0.20	26.1/0.35	7.4/0.07	16.5*/0.19	13.3/0.33	2.2/0.02	
<i>Podocotyle reflexa</i>	мб	аамб		26.1/0.35	3.7/0.04	14.7*/0.18	46.7/1.00	2.8/0.03	
Chromadorea:									
<i>Anisakis simplex</i> l. <sup>2</sup>	пз	к	47.8/2.87	95.7/3.35	40.7/1.75	68.0*/2.24	33.3/1.87	78.8*/6.21	
<i>Hysterothylacium aduncum</i> <sup>2</sup>	пз	амб	71.7/5.72	43.5/1.22	18.5/0.30	30.7*/0.73	13.3/0.20	7.8*/0.09	
Palaeacanthocephala:									
<i>Rhadinorhynchus</i> sp. l. <sup>1</sup>	мб	аб		4.3/0.04		2.0/0.02		0.5/0.01	
Clitellata:									
<i>Johanssonia arctica</i> <sup>1</sup>	ЭК	а	1.1/0.01						
Hexanauplia:									
<i>Chondracanthus nodosus</i> <sup>3</sup>	мб	аб	16.3/0.30	17.4/0.26	3.7/0.04	10.4/0.13	6.7/0.07	*	
<i>Peniculus clavatus</i> <sup>3</sup>	мп	аб	2.2/0.02	13.0/0.17	3.7/0.04	8.5/0.09	6.7/0.07	*	
<i>Sphyrion lumpi</i> <sup>3</sup>	мп	амб	2.5/0.03	2.0/0.05	13.5/0.18	7.9/0.13	20.0/0.33	39.7*/0.89	
Длина рыб (TL), см:									
– пределы варьирования			17–44	22–39	19–44	19–44	18–37	28–38	
– средняя			30.5	29.6	29.5	29.5	29.2	34.2	
Число исследованных рыб, экз.			92	23	27	50	15	199	
Глубина лова, м			430–530	400–450	490–550	400–550	580–630	200–450	

**Примечание.** ЭК – экологические комплексы: мб – мезобентальный, мп – мезопелагический, пз – полизональный, эк – эпиконтинентальный; ЗГ – зоогеографические комплексы: а – арктический, аб – арктическо-бореальный, аамб – аркто-амфибореальный, атб – атлантическо-бореальный, амб – амфибореальный, к – космополиты; БНБ – Большая Ньюфаундлендская банка; перед чертой – экстенсивность инвазии (ЭИ), %; после черты – индекс обилия, экз. (“+” – не определяли у Мухозоа и Мисгосрога); <sup>1</sup> вид впервые указан для окуня-клювача в западной части его ареала, <sup>2</sup> вид ядра паразитофауны, <sup>3</sup> специфичный роду североатлантических *Sebastes* вид; пелагиаль моря Лабрадор – по данным Мельникова и Бакая (2009а); \*отличия значений ЭИ от банки Флемиш-Кап значимы при  $p < 0.05$ .

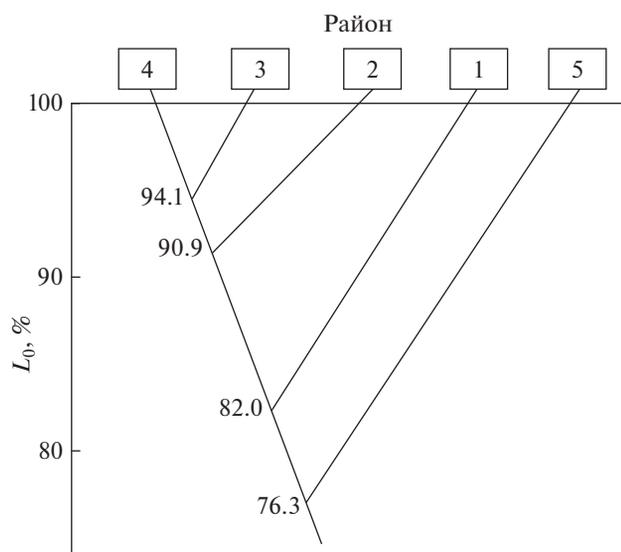


**Рис. 3.** Соотношение видов паразитов окуня-клювача *Sebastes mentella* в батиали четырёх районов: а – экологические комплексы (МБ – мезобентальный, ЭК – эпиконтинентальный, МП – мезопелагический, ПЗ – полизональный), б – зоогеографические комплексы (АБ – арктическо-бореальный, Б – бореальный, К – космополиты); (□) – банка Флемиш-Кап, (■) – южные склоны Большой Ньюфаундлендской банки, (▨) – её северные склоны, (▩) – банка Гамильтон.

видов бореального комплексов по сравнению с другими исследованными районами.

Доминирование в гетерогенном составе паразитофауны окуня-клювача видов мезобентального и полизонального комплексов с преобладанием паразитов арктическо-бореального комплекса характеризует этого хозяина как придонно-пелагический вид субполярной и умеренной зон морей СА, обитающего в районах смешения потоков вод арктического и атлантического происхождения.

Показатели мер парного сходства ( $L_0$ ) состава паразитофауны окуня-клювача пяти районов СЗА, установленные по коэффициенту Сёрсенсе-



**Рис. 4.** Дендрограмма сходства ( $L_0$ ) фауны паразитов окуня-клювача *Sebastes mentella* в пяти районах Северо-Западной Атлантики; обозначения районов см. на рис. 1.

на–Чекановского, изменяются от 68.6% (банка Флемиш-Кап и пелагиаль моря Лабрадор) до 94.1% (северные склоны БНБ и банка Гамильтон). Дендрограмма сходства паразитофауны демонстрирует значительные отличия её состава у клювача банки Флемиш-Кап от БНБ ( $L_0 = 81.8\%$ ) и банки Гамильтон ( $L_0 = 82.3\%$ ), а также пелагиали моря Лабрадор от остальных районов (рис. 4). Высокие показатели мер сходства паразитофауны окуня-клювача районов банки Гамильтон и БНБ ( $L_0 = 90.9–94.1\%$ ) обусловлены значительной миграционной активностью этого хозяина.

Относительная оригинальность фауны паразитов на банке Флемиш-Кап выражена в отсутствии специфичной роду североатлантических *Sebastes* и обычной для клювача во всех районах ареала миксоспоридии *Muxidium obliquelineolatum* (Бакай, Груднев, 2009), а также трематод *Podocotyle reflexa* и *Lecithaster gibbosus*, цестоды *Monorygma* sp. pl. и скребня *Rhadinorhynchus* sp. l. (таблица). Нигде в СЗА, кроме банки Флемиш-Кап, не обнаружены редкие для окуня-клювача паразиты – микроспоридия *Pleistophora* sp., цестода *Grillotia erinaceus* pl. и пиявка *Johanssonia arctica*. Кроме этого установлены значимые различия ( $p < 0.05$ ) в заражённости окуня-клювача банок Флемиш-Кап и БНБ паразитами пяти общих видов: *Leptotheca adeli*, *Pseudoalataspora sebastei*, *Lecithophyllum botryophoron*, *Anisakis simplex* l. и *Hysterothylacium aduncum*.

Результаты сравнительного анализа фауны паразитов окуня-клювача банки Флемиш-Кап с опубликованными ранее данными по паразитам этого хозяина в мезопелагиали морей Лабрадор и Ирмингера, где обитают особи клювача пелагической группировки его североатлантической популяции (Вакау, 2001; Мельников, Бакай, 2009а, 2009б), указывают на максимальные их различия

( $L_0 = 68.6\%$ ). Так, в мезопелагиали морей СА не встречены обычные для клювача банки Флемиш-Кап трематода *Hemiurus levinseni*, специфичные копеподы *C. nodosus* и *P. clavatus* (таблица). В свою очередь, на банке Флемиш-Кап не обнаружены специфичная североатлантическим *Sebastes* микроспоридия *M. obliquelineolatum* и гельминты шести видов (*Hepatoxylon trichiuri* pl., *Monorygma* sp. pl., *Diphyllobothrium* sp. pl., *P. reflexa*, *Corynosoma strumosum* l., *Rhadinorhynchus* sp. l.), выявленные у этого хозяина в мезопелагиали морей СА. К тому же из 12 общих для этих районов видов отмечены значимые различия в степени заражённости паразитами шести (50%) видов (*L. adeli*, *P. sebastei*, *Derogenes varicus*, *A. simplex* l., *H. aduncum*, *S. lumpi*).

Установленный рост разнообразия фауны паразитов в ходе онтогенеза окуня-клювача на банке Флемиш-Кап (рис. 2) обусловлен сопутствующим расширением спектра его пищевого рациона. Так, доминирование Calanoida в питании молоди клювача сменяется увеличением его спектра (Euphausiacea, Nuperiidea, Pandalidae, молодёжь Cephalopoda и рыб) в среднем и старшем возрасте и ростом встречаемости рыбных объектов в питании окуня в осенне-зимние месяцы (Кашинцев, 1962; Янулов, 1963; Захаров и др., 1977; Albikovskaya, Gerasimova, 1993). Обратная зависимость формирования разнообразия паразитофауны этого хозяина в районах БНБ определяется его возрастной трофической специализацией, приводящей к сужению пищевого спектра, выраженного в доминировании Euphausiacea и планктонных рыб (преимущественно Mucrophidae). Такой процесс обусловлен смещением созревающих особей клювача с участков шельфа БНБ на постоянное обитание в батии на глубинах 400–1200 м.

Результаты анализа географической структуры фауны паразитов свидетельствуют о значительной обособленности группировки окуня-клювача, обитающей на банке Флемиш-Кап, от его скоплений на соседней БНБ и от пелагической группировки его североатлантической популяции. Подтверждением этому служит также кардинальное отличие возрастной динамики формирования разнообразия паразитофауны окуня-клювача в этих районах (рис. 2).

Полученные материалы по фауне паразитов окуня-клювача из районов батии согласуются с данными других авторов, показавших различия в заражённости этого хозяина банок Флемиш-Кап и БНБ паразитами одного—шести видов (Sindermann, 1961; Янулов, 1962; Kabata, 1963; Bourgeois, Ni, 1984). Некоторые исследователи (Алтухов, 1974; Saborido-Rey, 1994) на основании сравнительного анализа биологических, морфологических и генетических данных также высказывали предположение об относительной изолированно-

сти скоплений клювача банки Флемиш-Кап от смежных районов.

В отличие от североатлантической популяции окуня-клювача, занимающей обширную акваторию батии и шельфа Гренландии, Канады, Исландии и мезопелагиали морей Ирмингера и Лабрадор (Saborido-Rey et al., 2004; Мельников, Бакай, 2006, 2009а, 2009б; Planque et al., 2013; Melnikov, 2016), ареал ведущего придонный образ жизни клювача на склонах банки Флемиш-Кап ограничен действующим над ней замкнутым антициклоническим течением. Оно образовано Флемишской ветвью Лабрадорского течения и препятствует выносу пелагической молоди окуня-клювача за пределы данной подводной возвышенности, способствуя её дрейфу преимущественно к центру этой банки (Серебряков, 1962; Захаров и др., 1977; Borovkov, Kudlo, 1980; Saborido-Rey, 1994; Боровков и др., 2005). Однако наличие такой циркуляции водных масс и глубоководного жёлоба Флемиш-Пасс, отделяющих этот район от близлежащей БНБ, не может обеспечить полную изоляцию скоплений половозрелых особей клювача этих двух банок.

На обособленность группировки окуня-клювача банки Флемиш-Кап, имеющей признаки отдельной популяции, указывают следующие факторы: наличие особей всех возрастных групп при пространственно-временной стабильности на протяжении множества поколений; регулярное спаривание рыб в августе—ноябре на глубинах > 500 м (Серебряков, 1962; Захаров и др., 1977; Saborido-Rey, 1994); массовый вымет предличинок самками в марте—мае на глубинах 400–800 м (Янулов, 1962; Bainbridge, Cooper, 1971; Барсуков и др., 1990; Vaskov, 2002, 2005; Melnikov, 2016); низкий уровень сходства и перекрытия морфологических параметров с особями соседних районов (Алтухов, 1974; Saborido-Rey, 1994). Принято считать, что окунь-клювач совершает сезонные перемещения в пределах этой подводной возвышенности (уход на большую глубину самок для вымета предличинок и молоди по мере роста) и не покидает в массовом количестве пределы банки в течение жизни при отсутствии массовой внешней миграции его особей (Захаров и др., 1977; Барсуков и др., 1990; Saborido-Rey, 1994).

В других районах СЗА отсутствуют массовое спаривание и вымет предличинок окуня-клювача. Указания на существование таковых в зал. Святого Лаврентия, на шельфе Новой Шотландии и БНБ на глубинах < 400 м (Templeman, 1959; Bainbridge, Cooper, 1971; Ni, Templeman, 1985; St-Pierre, Lafontaine, 1995; Dutil, 2003), очевидно, являются ошибочными, поскольку процессы воспроизводства этого вида приурочены к глубинам > 400 м. Вероятно, эти сообщения относятся к американскому окуню *S. fasciatus*, обитающему

здесь в массовом количестве, и вызваны некорректной видовой дифференциацией (использовано малое число параметров идентификации) этих видов *Sebastes*, имеющих значительное морфологическое сходство (Методические указания ..., 1984; Литвиненко, 1985; Барсуков и др., 1990; Saborido-Rey, 1994; Valentin, 2002).

Процессы массового воспроизводства окуня-клювача в указанных районах невозможны из-за малой доли его половозрелых особей, обитающих здесь постоянно. Так, у Баффиновой Земли и Лабрадора обитает преимущественно молодь клювача  $TL \leq 30$  см, имеющая, по мнению ряда авторов (Templeman, 1961; Saborido-Rey et al., 2004), происхождение из района вымета предличинок в мезопелагиали моря Ирмингера. Массовое созревание самок в этих районах не отмечено даже при их максимальной длине. На северных склонах БНБ на глубинах до 550 м преобладают (до 65%) особи клювача с ранним созреванием, при котором они покидают участки батиали, мигрируя в пелагиаль моря Лабрадор и пополняя пелагическую группировку североатлантической популяции этого вида (Захаров и др., 1977; Saborido-Rey et al., 2004; Melnikov, 2016). Поздно созревающие особи клювача, распределяясь над глубинами 550–1200 м, формируют западную часть придонной группировки этой популяции, в которой полное созревание самок отмечается лишь у самых старших рыб (22–25 лет,  $TL$  46–50 см), составляющих < 1% общего числа особей.

Низкий уровень парного сходства фауны паразитов окуня-клювача из пелагиали моря Лабрадор и батиали сопредельных банок Гамильтон и БНБ ( $L_0$  соответственно 74.3 и 80.0%) свидетельствует об отсутствии массового возврата его особей из пелагиали моря Лабрадор в выростные районы у канадского побережья. Однако присутствие у 13–20% рыб в батиали Канады на глубинах 550–1000 м следов прошлой зараженности (остатки цефалоторакса) мезопелагической копеподой *S. lumpi* (таблица), сохраняющихся в рыбе, возможно, до конца жизни (Бакай, Карасев, 1995), свидетельствует о непродолжительном выходе части особей клювача с участков канадской батиали в пелагиаль морей Лабрадор и Ирмингера, где расположен центр инвазии этим специфичным окуню-клювачу паразитом (Вакау, 1989; Мельников, Бакай, 2009а; Бакай, 2011, 2014).

Таким образом, имеются основания полагать, что скопления окуня-клювача, локализованные на акватории банки Флемиш-Кап, представляют отдельную (третью) его популяцию. Большинство неполовозрелых особей среднего и старшего возраста, распределяющихся в районах батиали Лабрадора, БНБ и Баффиновой Земли, формируют западную (канадскую) часть придонной группировки североатлантической популяции этого

вида. Такое же мнение о популяционной структуре клювача в западной части его ареала высказано Мельниковым (Melnikov, 2016). Особи окуня-клювача придонной группировки, обитающей в батиали вдоль побережья Канады, значительно обособлены, как и в батиали Исландии и Гренландии, от рыб пелагической группировки этой популяции, которые распределяются в мезопелагиали морей Ирмингера и Лабрадор.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алтухов Ю.П. 1974. Популяционная генетика рыб. М.: Пищ. пром-сть, 247 с.
- 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* (Scorpaeniformes: Sebastidae) Норвежского моря и смежных вод // Вопр. ихтиологии. Т. 51. № 1. С. 97–104.
- 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. С. 24–26.
- Бакай Ю.И. 2016. Особенности формирования фауны паразитов североатлантических окуней рода *Sebastes* (Scorpaenidae) // Современные проблемы теоретической и морской паразитологии. Севастополь: Издатель Н.Ю. Бондаренко. С. 208–211.
- Бакай Ю.И. 2018. Формирование фауны паразитов североатлантических окуней рода *Sebastes* (Scorpaeniformes: Sebastidae) в онтогенезе // Тр. Центра паразитологии ИПЭЭ РАН. Т. L. Биоразнообразии паразитов. С. 25–27.
- Бакай Ю.И., Груднев М.А. 2009. Фауна миксоспоридий (Мухозоа: Мухозогеа) морских окуней рода *Sebastes* северной Атлантики // Паразитология. Т. 43. Вып. 4. С. 317–329.
- Бакай Ю.И., Карасев А.Б. 1995. Диагностика и регистрация эктопаразитов морских окуней (методическое руководство). Мурманск: Изд-во ПИНРО, 22 с.
- 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. 1981. 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., Захаров Г.П. 1972. Морфологические и биологические особенности американского морского окуня // Тр. ПИНРО. Т. 28. С. 143–173.
- Барсуков В.В., Оганин И.А., Павлов А.И. 1990. Морфологические и экологические различия *Sebastes fasciatus* и *S. mentella* на Ньюфаундлендском шельфе и банке Флемиш-Кап // Вопр. ихтиологии. Т. 30. Вып. 5. С. 791–803.

- Бейли Н. 1970. Математика в биологии и медицине. М.: Мир, 326 с.
- Боровков В.А., Карсаков А.Л., Васьков А.А. 2005. Роль циркуляции вод в динамике урожайности поколений морского окуня и трески банки Флемиш-Кап // Вопр. промысл. океанологии. № 2. С. 243–252.
- 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.
- Гаевская А.В. 1984. Паразиты рыб северо-восточной Атлантики: фауна, экология, особенности формирования: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР, 35 с.
- Донец З.С., Шульман С.С. 1973. О методах исследований Мухосporidia (Protozoa, Cnidosporidia) // Паразитология. Т. 7. Вып. 2. С. 191–193.
- Древетняк К.В. 1999. Биология и промысел окуня-клювача норвежско-баренцевоморской популяции: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М.: ВНИРО, 24 с.
- Захаров Г.П., Никольская Т.Л., Сорокин В.П. и др. 1977. Морской окунь клюворылый *Sebastes mentella* Travin // Промысловые биологические ресурсы северной Атлантики и прилегающих морей Северного Ледовитого океана. Ч. 2. М.: Пищ. пром-сть. С. 72–87.
- Зубченко А.В. 1993. Вертикальная зональность и особенности формирования фауны паразитов глубоководных рыб открытой части северной Атлантики // Паразитологические исследования рыб Северного бассейна. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 39–60.
- Кашинцев М.Л. 1962. К вопросу о питании окуня в районе Ньюфаундленда // Советские рыбохозяйственные исследования в северо-западной части Атлантического океана. М.: Изд-во ВНИРО–ПИНРО. С. 263–271.
- 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 скоплений 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) 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.
- Мэгарран Э. 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир, 161 с.
- Никольская Т.Л. 1969. Размерно-возрастной состав и темп роста морского окуня-клювача (*Sebastes mentella* Travin) южных склонов Большой Ньюфаундлендской банки // Вопр. ихтиологии. Т. 9. Вып. 4(57). С. 657–664.
- Серебряков В.П. 1962. К изучению ихтиопланктона районов Ньюфаундленда и Лабрадора // Советские рыбохозяйственные исследования в северо-западной части Атлантического океана. М.: Изд-во ВНИРО–ПИНРО. С. 227–233.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В. 1973. Очерк учения о популяции. М.: Наука, 277 с.
- Янулов К.П. 1962. О группировках окуня-клювача (*Sebastes mentella* Travin) в Лабрадорско-Ньюфаундлендском районе // Советские рыбохозяйственные исследования в северо-западной части Атлантического океана. М.: Изд-во ВНИРО–ПИНРО. С. 285–296.
- Яблоков А.В. 1987. Популяционная биология. М.: Высш. шк., 303 с.
- Янулов К.П. 1963. Питание окуня-клювача (*Sebastes mentella* Travin) в водах Ньюфаундленда и Лабрадора // Вопр. ихтиологии. Т. 3. Вып. 4. С. 708–725.
- Albikovskaya L., Gerasimova O. 1993. Food and feeding patterns of cod (*Gadus morhua* L.) and beaked redfish (*Sebastes mentella* Travin) on Flemish Cap // NAFO Sci. Coun. Stud. V. 19. P. 31–39.
- 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 Annual Sci. Conf. 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. Nat. Hist. V. 1. № 47. P. 1791–1801.  
<https://doi.org/10.1080/00222933.2012.752539>
- Bainbridge V., Cooper G. 1971. Populations of *Sebastes* larvae in the North Atlantic // ICNAF Res. Bull. № 8. P. 27–35.
- Bakay Yu.I. 1989. On infestation of marine redfishes (*Sebastes* genus) of the North Atlantic by the copepod *Sphyrion lumpi* (Kroyer, 1845) // Proc. Int. Workshop *Sphyrion lumpi*. Güstrow, GDR. P. 29–36.
- 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.
- Borovkov V., Kudlo B. 1980. Results of USSR oceanographic observations on Flemish Cap, 1977–1978 // ICNAF Sel. Pap. № 6. P. 47–52.
- Bourgeois C.E., Ni I.-H. 1984. Metazoan parasites of Northwest Atlantic redfishes (*Sebastes* spp.) // Can. J. Zool. V. 62. P. 1879–1885.
- 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>
- Dutil J.-D. 2003. Timing of sexual maturation, mating, breeding and spawning in *S. fasciatus* and *S. mentella* // Can. Tech. Rept. Fish. Aquat. Sci. № 2462. P. 103–105.
- Hemmingsen W., McKenzie K. 2001. The parasite fauna of the Atlantic cod, *Gadus morhua* L. // 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)
- Kabata Z. 1963. Parasites as biological tags // ICNAF. Spec. publ. № 4(6). P. 31–37.
- Khan R., Bowering W., Bourgeois C. et al. 1986. Myxosporidian parasites of marine fish from the continental shelf off Newfoundland and Labrador // Can. J. Zool. V. 64. P. 2218–2286.  
<https://doi.org/10.1139/z86-336>
- Køie M. 1979. On the morphology and life-history of *Dero-genes varicus* (Müller, 1784) Looss, 1901 (Trematoda, Hemiuroidae) // Z. Parasitencunde. V. 59. P. 67–78.  
<https://doi.org/10.1007/BF00927847>
- 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* (Rudolphi, 1802) Odhner, 1905 (Trematoda, Opecoelidae) // Ophelia. V. 20. № 1. P. 17–43.
- Køie M. 1993. Aspects of the life cycle and morphology of *Hysterothylacium aduncum* (Rudolphi, 1802) (Nematoda, Ascaridoidea, Anisakidae) // Can. J. Zool. V. 71. P. 1289–1296.
- 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.
- MacKenzie K., Abauza P. 2005. Parasites as biological tags // Stock identification methods: applications of fisheries science / Eds. Cadrin S. et al. N.Y.: Elsevier Acad. Press. P. 211–226.  
<https://doi.org/10.1016/B978-012154351-8/50012-5>
- Marcogliese D., Albert E., Gagnon P., Sevigny J.-M. 2003. Use of parasites in stock identification of the deepwater redfish (*Sebastes mentella*) in the Northwest Atlantic // Fish. Bull. V. 101. P. 183–188.
- 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/10.7868/S0042875216010094>
- Moran J., Arthur J., Burt M. 1996. Parasites of sharp-beaked redfishes (*Sebastes fasciatus* and *S. mentella*) collected from the Gulf of St. Lawrence, Canada // Can. J. Fish Aquat. Sci. V. 53. P. 1821–1826.
- NAFO. 2019. Northwest Atlantic Fisheries Organization: Regulatory area map. (<https://www.nafo.int/Fisheries/Fishing-Activity-in-the-NRA>)
- Ni I.-H., Templeman W. 1985. Reproductive cycles of redfishes (*Sebastes*) in southern Newfoundland waters // J. Northwest. Atl. Fish. Sci. V. 6. P. 113–131.
- 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>
- 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>
- Roques S., Sevigny J.-M., Bernatchez L. 2002. Genetic structure of deep-water redfish, *Sebastes mentella*, population across the North Atlantic // J. Mar. Biol. Ass. UK. V. 140. P. 297–307.  
<https://doi.org/10.1007/s002270100705>
- Saborido-Rey F. 1994. The genus *Sebastes* Cuvier, 1829 (Scorpaenidae) in the North Atlantic: species and population identification using morphometric techniques; growth and reproduction of the Flemish Cap populations: Ph. D. Thesis. Madrid: Univ. Autonoma, 276 p.
- 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. № 1. P. 77–90.  
<https://doi.org/10.1111/eva.12429>
- Sindermann C. 1961. Parasitological tags for redfish of the western North Atlantic // Rapp. Cons. Explor. Mer. V. 150. P. 111–117.
- 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.
- St-Pierre J.-F., de Lafontaine Y. 1995. Fecundity and reproduction characteristics of beaked redfish (*Sebastes fasciatus* and *S. mentella*) in the Gulf of St. Lawrence // Can. Tech. Rept. Fish. Aquat. Sci. № 2059. 32 p.
- Templeman W. 1953. Knowledge of divisions of stock of cod, haddock, redfish and American plaice in subareas 3 and 2 of Northwest Atlantic Convention Area // ICNAF Ann. Proc. Doc. № 3, 5 p.
- Templeman W. 1959. Redfish distribution in the North Atlantic // Bull. Fish. Res. Board Can. V. 120. P. 120–173.
- Templeman W. 1961. Redfish distribution of Baffin Island, Northern Labrador, and in Ungava Bay in August–September 1959 // ICNAF Spec. Publ. № 3. P. 157–162.
- Valentin A., Sévigny J.-M., Chanut J.-P. 2002. Geometric morphometrics reveals body shape differences between sympatric redfish *Sebastes mentella*, *Sebastes fasciatus* and their hybrids in the Gulf of St Lawrence // J. Fish Biol. V. 60. P. 857–875.  
<https://doi.org/10.1006/jfbi.2002.1889>
- Vaskov A.A. 2002. Assessment of redfish stock in the Flemish Cap based on data from the Russian trawl survey in 2001 // NAFO SCR Doc. 02/9 Ser. № N4610. 16 p.
- Vaskov A.A. 2005. Reproduction of deepwater redfish *Sebastes mentella* on the Flemish Cap Bank // NAFO SCR Doc. 05/4 Ser. № N5079. 10 p.
- 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. 2019. World register of marine species. (<http://www.marinespecies.org>. Version 09/ 2019).  
<https://doi.org/10.14284/170>