

УДК 597.585.2-169 (268.9)

ФОРМИРОВАНИЕ И ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СООБЩЕСТВ ПАРАЗИТОВ МОРСКИХ ОКУНЕЙ РОДА *SEBASTES* (PERCIFORMES: SEBASTIDAE) В СЕВЕРНОМ ЛЕДОВИТОМ ОКЕАНЕ

© 2025 г. Ю. И. Бакай

Полярный филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии (“ВНИРО”) (“ПИНРО” им. Н.М. Книповича)

ул. Академика Книповича, 6, Мурманск, 183038 Россия

E-mail: bakay@pinro.vniro.ru

Поступила в редакцию 09.07.2024 г.

После доработки 16.11.2024 г.

Принята к печати 30.01.2025 г.

Представлена характеристика экологических, зоогеографических, биотопических, онтогенетических и филогенетических особенностей формирования сообществ паразитов морских окуней рода *Sebastes*, обитающих в Северном Ледовитом океане. Использованы результаты полного паразитологического вскрытия 956 особей морских окуней трех видов и идентификации обнаруженных паразитов с последующим таксономическим, гостальным, возрастным, экологогеографическим и количественным анализом механизмов формирования фауны паразитов этих хозяев. Установлено доминирование паразитов мезобентального, полизонального и мезопелагического экологических комплексов с преобладанием арктическо-бoreальных видов. Изменение видового разнообразия сообществ паразитов в онтогенезе морских окуней определяется их видовыми, биотопическими и возрастными особенностями питания. Межвидовые различия структуры сообществ паразитов выражены в увеличении доли паразитов мезопелагического и мезобентального экологических комплексов при уменьшении значения эпиконтинентального комплекса в ряду видов *Sebastes*: окунь малый → золотистый → клевач. Это свидетельствует о зависимости экологической дифференциации морских окуней от процессов и последовательности их видообразования при неполной биотопической пространственной изоляции. Последняя выражена в смещении зоны обитания *Sebastes* в указанном ряду их видов от прибрежья на большие глубины акватории шельфа и батиали, а у окуня-клевача и в мезопелагиаль Норвежского моря. По итогам анализа географических особенностей сообществ паразитов и основных популяционных параметров морских окуней высказано мнение об их видовой структуре на исследованной части ареалов. Так, жизненная стратегия окуня-клевача норвежско-баренцевоморской популяции направлена, так же как и его североатлантической популяции, на освоение глубоководных биотопов и образование внутривидовых пелагической (в мезопелагиали) и придонной (на акватории батиали) группировок в Норвежском море. Это свидетельствует о продолжении процесса видообразования этого филогенетически наиболее молодого представителя *Sebastes*. Высокие значения меры сходства составов сообществ паразитов золотистого окуня свидетельствуют о тесной взаимосвязи его особей в составе единой популяции. Напротив, значительная географическая специфичность составов сообществ паразитов малого окуня предполагает очевидное существование нескольких его популяций у побережья Мурмана и Норвегии.

DOI: 10.31857/S0044459625010054, EDN: SOKTAW

Морские окунь рода *Sebastes* Cuvier, 1829 населяют преимущественно северную часть Тихого и Атлантического океанов. Четыре вида – окунь-клевач *S. mentella* Travin, 1951 (он же – клеворылый окунь, клевач), золотистый окунь *S. norvegicus* (Ascanius, 1772), малый окунь *S. viviparus*

Krøyer, 1845 и американский окунь *S. fasciatus* Storer, 1856 – обитают в морях Северной Атлантики (СА) и смежного района Северного Ледовитого океана (СЛО) и называются североатлантическими. Из них в морях СЛО (Баренцево, Норвежское, Гренландское и Белое) распределяются первые три

вида. Экологические особенности, морфометрические признаки, молекулярно-генетические данные, состав паразитофауны, отличающие виды окуней *Sebastes* друг от друга, указывают на их филогенетическую молодость и монофилетическое тихоокеанское происхождение (Барсуков, 1981а; Литвиненко, 1985; Бакай, 2013; Рольский и др., 2023).

Морские окуньи — придонно-пелагические, яйцекладущие с внутренним оплодотворением, медленно растущие, поздно созревающие (преимущественно 8–16 лет) и достигающие возраста 35 лет рыбы. Они обитают на глубине 10–900 м акватории шельфа, батиали и мезопелагиали субполярной и умеренной зон с повышенной биопродуктивностью, создающейся в районах взаимодействия потоков вод ветвей и производных Северо-Атлантического течения (САТ) с водами арктического и прибрежного происхождения (Алексеев, Истошин, 1956; Ozhigin et al., 2011). Представителям *Sebastes* свойственны симпатрическое распределение в придонном слое с перекрывающимися диапазонами глубины, продолжение процесса видообразования и межвидовая гибридизация (Roques et al., 2001; Artamonova et al., 2013; Saha et al., 2017; Rolskii et al., 2020; Бакай, 2021; Бакай и др., 2023). Так, в СЛО у морских окуней в ряду видов малый → золотистый → клювач их обитание смещается от побережья на большую глубину акватории шельфа и батиали, а у последнего — и в мезопелагиаль Норвежского моря (Drevetnyak et al., 2011; Бакай, 2011, 2021).

Аллопатрическое распределение характерно для молоди и половозрелых особей клюворылого и золотистого окуней. Соотношение полов в их популяциях близко 1 : 1, но может меняться в зависимости от места и времени, что связано с этапами жизненного цикла этих мигрирующих видов. Так, их самки образуют относительно обособленные скопления в период развития и вымета предличинок.

В отличие от большинства других рыб, у морских окуней этап нереста в общепринятом понимании отсутствует. Годовой репродуктивный цикл самок делится на пять этапов: созревание, спаривание, оплодотворение, эмбриогенез и вымет предличинок (Сорокин, 1958; Барсуков, 1981а). Спаривание *Sebastes* проходит в августе–декабре в период откорма, а оплодотворение и созревание предличинок — в январе–апреле при миграции самок к местам вымета. Таким образом, цикл развития гонад самцов идет по типу

летненерестящихся рыб, а у самок — по типу зимненерестящихся.

Акватории шельфа Баренцева моря у побережья Норвегии, архипелага Шпицберген и Северо-Восточной Гренландии служат выростной областью для морских окуней, в первых двух из которых проходит и спаривание (Сорокин, 1958; Захаров и др., 1977; Карамушко, Христиансен, 2021). Вымет предличинок самками клюворылого и золотистого окуней приурочен к батиали у побережья Норвегии, а у первого — и к мезопелагиали Норвежского моря (Saborido-Rey, Nedreaas, 1998; Мельников, Древетняк, 2010; Drevetnyak et al., 2011; Planque et al., 2013). Полагают, что спаривание и вымет предличинок у малого окуня проходят по всему ареалу в неритической зоне у Норвегии и Западного Мурмана (Литвиненко, 1985; Drevetnyak, Kluev, 2005; Бакай, 2016).

Окунь р. *Sebastes* характеризуются недостаточно изученными эколого-популяционными особенностями и являются интересными объектами для изучения процессов формообразования (Барсуков, 1981а, б; Рольский и др., 2023). Применение эколого-паразитологического подхода при изучении популяционной биологии *Sebastes* предполагает исследование состава и механизмов формирования сообществ их паразитов, встречаемости отдельных видов в качестве биомаркеров различий/сходства экологии, миграций, внутривидовых, межвидовых и филогенетических особенностей этих хозяев (Коновалов, 1971; Яблоков, 1987; MacKenzie, Abaunza, 2005; Бакай, 2013; MacKenzie, Hemmingsen, 2015). Специфичные паразиты могут служить и показателями “родства” своего хозяина (Бакай и др., 2023).

До 1990-х годов имелись лишь фрагментарные данные о паразитах, встречаенных у морских окуней в Баренцевом (Базикарова, 1932; Полянский, 1955; Маркевич, 1956; Williams, 1963; Зубченко, Каравеев, 1986) и Белом морях (Шульман, Шульман-Альбова, 1953). Значительная их часть принадлежала тогда к сборному виду *Sebastes marinus*, объединявшему симпатрически распределяющихся слабо дифференцированных клюворылого и золотистого окуней.

Цель работы — изучить состав и условия формирования, выполнить внутри- и межвидовой эколого-фаунистический, зоогеографический, онтогенетический и биотопический анализы сообществ паразитов окуней р. *Sebastes*, обитающих в СЛО.

Полученные результаты послужат основой для оценки роли механизмов, влияющих на формирование состава таких сообществ, определяемых экологическими, зоогеографическими, возрастными и филогенетическими аспектами популяционной биологии этих рыб. Экологопаразитологический подход успешно зарекомендовал себя при таких исследованиях, поскольку паразиты как индикаторы среды тонко реагируют на ее изменения, а специфичные их виды могут служить показателями “родства” своих хозяев (Williams et al., 1992; MacKenzie, Hemmingsen, 2015; Бакай, 2020а, б; Бакай, Рольский, 2022; Бакай и др., 2023).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалом послужили опубликованные результаты исследований автора по встречаемости паразитов отдельных видов и таксономических групп (Karasev, Bakay, 1994; Бакай, Груднев, 2009; Бакай, 2014), а также экологопаразитологических особенностей отдельных видов морских окуней, обитающих в некоторых районах СЛО (Бакай, 1997, 2011, 2016, 2017). Они основаны на результатах полного и частичного паразитологических вскрытий (Донец, Шульман, 1973; Быховская-Павловская, 1985) соответственно 956 и 830 особей морских окуней трех видов, а также регистрации эктопоражений (Бакай, Караваев, 1995) у 25645 экз. рыб (табл. 1) в возрасте 5–25 лет, выполненных автором в 1982–2019 гг. в 11 районах (рис. 1).

Пробы рыб отобраны в 14 экспедициях преимущественно из траловых уловов, полученных как в придонном слое шельфа и батиали Баренцева, Гренландского и Норвежского морей (районы 1–7), так и в пелагиали последнего (районы 8–11) на глубине 70–840 м. Окунь-клювач исследован в районах 2–6 и 8–11, золотистый окунь – в районах 2–7, малый окунь – в районах 1–2 и 4. Особи малого окуня в заливе Ура (район 1) получены посредством удебного лова на глубине 10 м.

Сбор и обработка биологического материала выполнены по принятым методам (Инструкции..., 2001). Видовое определение морских окуней проведено согласно “Методическим указаниям...” (1984), а их возраста – по чешуе (Павлов и др., 1992). Районирование акватории исследований основано на современных данных (Границы океанов..., 2000). К районам пелагиали Норвежского моря относим его акваторию за пределами материкового склона и шельфа.

Принадлежность паразитов к зоогеографическим и экологическим комплексам определена по литературным данным (Андреев, 1979; Гаевская, 1984; Зубченко, 1993; Lile et al., 1994; Hemmingsen, MacKenzie, 2001) и итогам собственных исследований. Сравнительный анализ доли (%) паразитов различных экологических комплексов и специфичных р. *Sebastes* видов проведен для юго-западной части Баренцева моря (районы 2–5), где окуны всех видов симпатрически распределяются постоянно. “Ядро” сообществ паразитов формируют доминантные виды, встреченные у этих рыб во всех или большинстве районов. Показателями степени

Таблица 1. Объем собранного и обработанного материала по морским окуням рода *Sebastes* в морях Северного Ледовитого океана

Вид исследования	Исследовано по видам морских окуней, экз. рыб		
	клювач	золотистый	малый
Полное паразитологическое вскрытие	643	237	76
Частичное паразитологическое вскрытие	662	83	85
Регистрация эктопоражений*	24965	344	336
Измерение длины тела (TL)	81388	344	336
Определение пола	81388	344	336
Определение возраста	5978	261	Не определяли
Определение темпа полового созревания	59485	Не определяли	—«—
Определение темпа роста	757	—«—	—«—
Анализ питания	7214	314	161

Примечание. * Включает определение степени и особенностей инвазии копеподой *Sphyriion lumi*, встречаемости и локализации кожных пигментных образований (Бакай, Караваев, 1995).

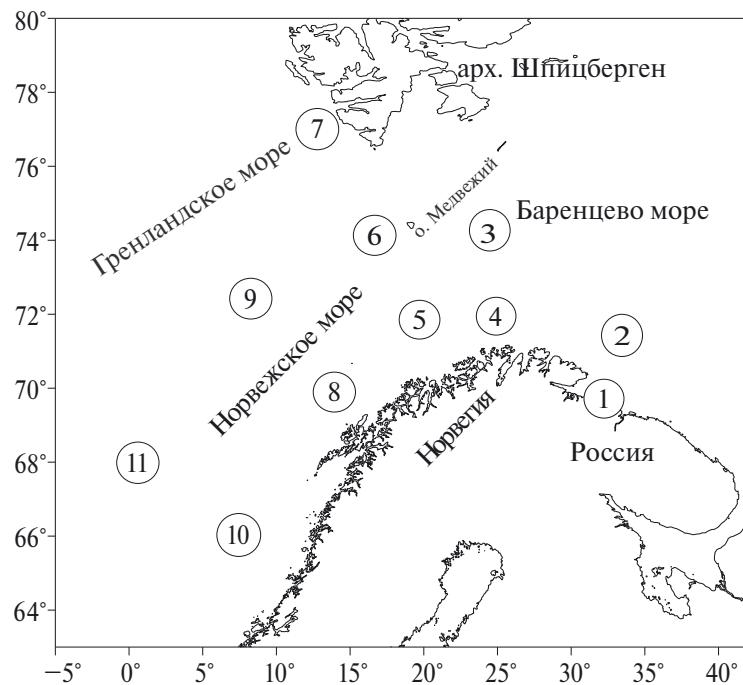


Рис. 1. Районы взятия проб морских окуней: 1 – Ура-губа, 2 – Мурманская банка, 3 – западная часть Баренцева моря, 4 – северное побережье Норвегии, 5 – район Копытова, 6 – западный склон Медвежинской банки (Карта промысловых районов..., 1957), 7 – Западный Шпицберген, 8–11 – пелагиаль Норвежского моря.

зараженности служили: экстенсивность инвазии (ЭИ) – доля рыб, зараженных паразитом данного вида (% от исследованных), и индекс обилия (ИО) – число паразитов данного вида, приходящихся на одну исследованную рыбу (Bush et al., 1997). Значимость различий (p) в ЭИ паразитами определена на основе критерия χ^2 при уровне значимости $p < 0.05$ (Бреев, 1976). Паразиты 11 видов, отнесенные автором к очень редким, случайным или ошибочно указанным для *Sebastes*, не учитывались при изучении особенностей формирования, экологии и зоогеографии сообществ паразитов этих хозяев. Классы паразитов указаны согласно World Register of Marine Species (<http://www.marinespecies.org/>).

При анализе видового разнообразия совокупностей инфрасообществ паразитов морских окуней различных размерных групп определены значения индексов Шеннона и Симпсона (Мэггарран, 1992). Компонентное сообщество составляет сумма совокупностей инфрасообществ паразитов всех возрастных групп популяции хозяина (Дугаров, Пронин, 2013). Мера сходства (L_0) составов сообществ паразитов оценена по коэффициенту Сёренсена–Чекановского

по “взвешенному парно-групповому методу” (Бейли, 1970; Андреев, Решетников, 1978).

Понятие “популяция” принято как элементарная самовоспроизводящаяся и эволюционирующая группировка вида, занимающая определенную экологическую нишу и имеющая преимущественно внутригрупповой обмен генами (Майр, 1968; Тимофеев-Ресовский и др., 1973). Под внутрипопуляционными “группировками” окуня-клювача понимаем группы его особей, характеризующихся различной степенью обособленности, приводящей к снижению обмена генетической информацией между ними. Особи окуня-клювача в возрасте наступления полового созревания и старше (> 6 лет, $TL > 26$ см), распределявшиеся в мезопелагиали морей Норвежского и СА, отнесены к его “пелагической группировке”, а полученные из уловов донным тралом на акватории батиали – к “придонной группировке” (Мельников, Бакай, 2009). Фенотипическими признаками пелагической группировки североатлантической популяции окуня-клювача служат стабильные во времени и пространстве дискретность и половые различия (значимо выше у самок) степени инвазии копеподой *Sphyriion lumi*

и встречаемость (%) кожных пигментных образований (Бакай, 2014, 2021).

Индикаторами степени обособленности группировок окуня-клювача определены выявленные различия меры сходства (L_0) состава сообществ его паразитов (обратная зависимость) и темпа полового созревания его особей (прямая зависимость) (Бакай, 2020а). Об относительном филогенетическом возрасте североатлантических видов *Sebastes* судили по итогам сравнительного анализа “возраста” отношений в системах “паразит–хозяин”, имеющего прямую зависимость доли (%) специфичных видов паразитов от общего их числа в сравниваемых сообществах (Бакай, 2013). К специфичным р. *Sebastes* паразитам отнесены виды, встреченные только (или преимущественно) у этих рыб (Шульман, 1958).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Океанографические особенности района определяются взаимодействием потоков ветвей САТ (Восточная и Средняя ветви Норвежского течения, и их производные – Нордкапское, Мурманское и Западно-Шпицбергенское течения) с холодными водными массами арктического происхождения (Медвежинское, Зюйдкапское и Центральное течения) и опресненного Норвежского прибрежного течения. Восходящие потоки, обусловленные натеканием атлантических вод на поднятия морского дна, характерны для Баренцева моря, побережья Норвегии и архипелага Шпицберген. В западной части Норвежского моря взаимодействуют потоки Западной ветви Норвежского течения с ветвями холодных Восточно-Гренландского и Восточно-Исландского (ВИТ) течений (Алексеев, Истошин, 1956; Ожигин, Ившин, 2016).

Фронтальные зоны и апвеллинги, образованные на участках взаимодействия указанных водных масс при высокой концентрации биогенов в фотическом слое, определяют высокую биологическую продуктивность Баренцева и Норвежского морей (Loeng et al., 1997; Wassmann et al., 2006; Ozhigin et al., 2011), создающую благоприятные условия для питания, воспроизводства, образования скоплений и других аспектов функционирования североатлантических окуней и иных (более 200 видов) представителей ихтиофауны этого региона Мирового океана (Карамушко, 2013; Долгов, 2016).

Течения значимо влияют на жизнь морских окуней, особенно на ранних пелагических

стадиях их онтогенеза. Так, в потоках ветвей Норвежского течения проходит разнос пелагической молоди клюворылого и золотистого окуней в Баренцево и Гренландское моря, определяя возвратные миграции их созревающих особей к местам воспроизводства (Сорокин, 1958, 1977; Planque et al., 2013; Карамушко, Христиансен, 2021). По мнению Н.И. Литвиненко (1985), личинки неритического малого окуня разносятся на незначительные расстояния в потоках Норвежского прибрежного течения.

Температура воды при вымете предличинок самками морских окуней (апрель–июнь) составляет 4–7°C. При летне-осенном откорме они могут встречаться при 1–2°C, находясь вблизи зоны полярного фронта. Температура не определяет видовую батиметрическую специфичность этих рыб, но различия и отношение видов к ней связаны между собой довольно тесно. Так, мелководные малый и золотистый окуны обитают при более высокой температуре по сравнению с глубоководным клювачом. У имеющих обширные ареалы клюворылого и золотистого окуней предпочтаемая подрастающими и взрослыми особями температура воды часто снижается на несколько градусов от юга Норвежского моря к Баренцеву морю и архипелагу Шпицберген, как и от меньших глубин обитания к наибольшим в одном районе (Травин, 1952; Захаров и др., 1977; Сорокин, 1977; Литвиненко, 1985; Drevetnyak et al., 2011; Карамушко, Христиансен, 2021).

Малый окунь обычно присутствует в уловах донного трала на акватории вдоль побережья Норвегии и Кольского п-ова на глубине 50–200 м, но нередок и в неглубоких заливах. Он редко встречался на глубинах до 600 м в Медвежинско-Шпицбергенском районе, куда его пелагическая молодь способна заноситься в усилившемся потоке Восточной ветви Норвежского течения. Золотистый окунь распределяется в придонном слое Баренцева и Норвежского морей, предпочитая глубины 150–400 м, иногда смещаясь на глубину до 700 м вдоль континентального склона. Половозрелые особи окуня-клювача при обитании в придонном слое Баренцева и Норвежского морей преобладают на глубине 400–600 м, в пелагии Норвежского моря – в слое 250–600 м, однако нередки на глубине до 900 м. Молодь каждого из видов морских окуней распределяется обычно на меньшей глубине, чем их половозрелые особи.

Функциональная подразделенность ареалов клюворылого и золотистого окуней в морях СЛО

определенена в ходе отечественных и международных исследований (Сорокин, 1958; Захаров и др., 1977; Drevetnyak et al., 2011; Planque et al., 2013; Бакай, 2017; Карамушко, Христиансен, 2021, и др.). Вырост, нагул и спаривание этих видов приурочены к областям смешения вод атлантического и арктического происхождения в Баренцевом море, у побережья Шпицбергена, Норвегии и Восточной Гренландии. Участки вымета предличинок их самками приурочены к фронтальным зонам и апвеллингам, образованным при взаимодействии Восточной ветви Норвежского течения с прибрежными водными массами и поднятиями норвежского континентального склона.

Наличие спаривания окуня-клювача в августе–октябре и вымета предличинок в апреле–мае как в батиали, так и в пелагиали Норвежского моря на глубине 300–700 м свидетельствует о существовании воспроизводящихся придонной и пелагической группировок в его норвежско–баренцевоморской популяции, отличающихся темпами полового созревания их особей, как и в североатлантической популяции этого вида (Мельников, Бакай, 2009; Бакай, Попов, 2017; Бакай и др., 2023). Так, пелагическую группировку клювача в районах 8–9 формируют раносозревающие особи с массовым (50%) созреванием при длине в среднем 29.7 см в возрасте 9–10 лет, мигрирующие в пелагиаль Норвежского моря с акватории шельфа Баренцева моря и архипелага Шпицберген. У особей его придонной группировки (районы 5–6), не покидающих акваторию батиали и шельфа, средние длина и возраст созревания больше соответственно на 3.1 см и 2 года, что меньше, чем у окуня-клювача таких группировок в североатлантической популяции, составивших в среднем 7.9 см и 5.3 года соответственно (Мельников, Бакай, 2009; Бакай и др., 2023). Наличие указанных группировок этого вида согласуется с “гипотезой темпа жизни” (pace-of-life syndrome hypothesis), объясняющей различия в скорости полового созревания и миграционной активности особей одной популяции (вида) наличием медленного и быстрого темпов жизни (Hall et al., 2015).

В пелагиали юго-западной части Норвежского моря (район 11) у фронтальной зоны, образуемой теплыми водами САТ и субарктического ВИТ, встречены в 2006–2013 гг. особи окуня-клювача, обладающие фенотипическими признаками, свойственными его североатлантической популяции (Бакай, 2011, 2015, 2021; Бакай и др., 2023).

Некоторые авторы (Литвиненко, 1985; Drevetnyak, Kluev, 2005; Бакай, 2017) полагают, что вымет предличинок самками малого окуня, совершающего лишь локальные миграции, проходит по всему ареалу в неритической зоне Норвежского и Баренцева морей. Норвежские исследователи (Johansen et al., 2002) по итогам изучения аллозимных локусов и спектров гемоглобина указывают на генетическую гетерогенность особей малого окуня различных районов у их побережья.

Результаты исследований сообществ паразитов североатлантических *Sebastes* и сравнительного его анализа указывают на значимое преобладание доли (25.6%) специфичных видов у окуней р. *Sebastes* в морях Северной Пацифики по сравнению с 8.2% в СЛО и СА (Бакай, 2013, 2021). Вторых отличает и меньшая доля специфичных видов в высокоспециализированных классах паразитов (Мухозоа, Monogenea, Copepoda) при отсутствии специфичных гельминтов. Кроме того, виды Мухозоа у *Sebastes* в морях СЛО и СА (Бакай, Груднев, 2009) относятся к самым молодым и распространенным родам *Myxidium*, *Leptotheeca* и *Pseudaalataspora* (табл. 2). Эти особенности свидетельствуют об относительной молодости отношений в системах “паразит–хозяин” у морских окуней в СЛО и СА, подтверждая, наряду с итогами молекулярно-генетических исследований (Рольский и др., 2023), гипотезу В.В. Барсукова (1981а) об их филогенетической молодости и тихоокеанском происхождении. Наличие межвидовой гибридизации морских окуней (Roques et al., 2001; Makhrov et al., 2011; Artamonova et al., 2013; Saha et al., 2017), наиболее часто встречающейся, по мнению Гарднера (Gardner, 1997), у молодых или не завершивших процесс виообразования животных, также соответствует этой гипотезе.

Для окуней р. *Sebastes* в морях СЛО есть указания на паразитов 41 вида, относящихся к 11 классам (Бакай, 1997, 2011, 2016, 2017). Из них автором отнесены к очень редким, случайным или ошибочно указанным для этих рыб 11 видов из 8 классов: *Eimeria gadi* (Conoidasida), *Cryptobia dahli* (Kinetoplastea), *Hexamita intestinalis* (Trepomonadea), *Myxidium bergense*, *Leptotheeca macrospora* и *Zschokkella* sp. (Мухозоа), *Abothrium gadi* и *Pyramicocephalus phocarum* pl. (Cestoda), *Palaeacanthocephala* gen. sp., *Calliobdella nodulifera* (Clitellata), *Naemobaphes cyclopterina* (Copepoda).

Обычные для морских окуней в СЛО паразиты 13 видов присутствовали в большинстве

Таблица 2. Наличие видов, формирующих общий облик состава и структуры компонентных сообществ паразитов морских окуней рода *Sebastes*, по укрупненным районам исследований в Северном Ледовитом океане

Паразит, класс	Комплекс видов		Малый окунь		Золотистый окунь		Окунь-клювач				
	Экологический	зоогеографический	ШБМ	СПН	ШБМ	СПН	МШР	ШБМ	СПН	МШР	ПНМ
Мухозоа											
<i>Leptotheca adeli</i> ^{1, 3}	МБ	АБ	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>L. kovaljovae</i>	ЭК	АБ	*	*						*	*
<i>L. macroformis</i> ¹	ЭК	атБ	*			*	*		*	*	*
<i>Myxidium incurvatum</i> ³	МБ	амБ	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>M. obliquelineolatum</i> ^{1, 3}	МБ	АБ	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Pseudoalataspora sebastei</i> ^{1, 2, 3}	МБ	АБ	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Monogenea											
<i>Microcotyle caudata</i>	ЭК	АБ		*		*	*				
Cestoda											
<i>Bothriocephalus scorpi</i> ^{2, 3}	МП	АамБ	*	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Grillotia erinaceus</i> pl.	ПЗ	амБ		+			+		*		*
<i>Monorygma perfectum</i> pl.	МП	амБ	+			+	+	*	*		
<i>Scolex pleuronectis</i> pl. ^{2, 3}	ПЗ	К		*	*	*	*	*	*	*	*
Trematoda											
<i>Anomalotrema koiae</i> ³	МБ	АБ		*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Brachyphallus crenatus</i>	ЭК	АамБ			*						
<i>Derogenes varicus</i> ³	ПЗ	К	**+	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>Hemius levinseni</i>	ПЗ	АамБ	*	*	*			*			
<i>Lecithaster gibbosus</i>	ПЗ	АамБ			*			+			
<i>Lecithophyllum botryophorom</i>	МП	АамБ		*	*	*	+	*	*	*	*
<i>Podocotyle atomon</i>	ЭК	АамБ	**+	*	*		*				
<i>P. reflexa</i> ^{2, 3}	МБ	АамБ	*	*	*	*	*	*	*	*	*
Chromadorea											
<i>Anisakis simplex</i> 1. ^{2, 3}	ПЗ	К	*	*	*	*		*	*	*	*
<i>Contraeicum osculatum</i> 1.	ЭК	амБ				+				+	
<i>Hysterothylacium aduncum</i> ^{2, 3}	ПЗ	АамБ	+	*	*	*	*	*	*	*	*
<i>H. rigidum</i> 1.	ЭК	АБ	*								
<i>Pseudoterranova decipiens</i> 1.	ПЗ	АамБ	+		+		*	+		*	*
<i>Spinctectus ovi flagellis</i>	ЭК	атБ	**+	*					*	*	
Palaeacanthocephala											
<i>Corynosoma strulosum</i> 1.	ЭК	АамБ	*		*	*		*	*	*	*
<i>Echinorhynchus gadi</i>	ПЗ	амБ		+			*		*	*	*
Сореропода											
<i>Chondracanthus nodosus</i> ^{1, 3}	МБ	АБ	+		*	*		*	*	*	*
<i>Peniculus clavatus</i> ¹	МП	АБ	+	+	+	+	+			**+	
<i>Sphyrion lumpi</i> ^{1, 3}	МП	амБ	**+				*	*	*	*	*

Примечание. * Встречены автором. + литературные данные. ¹ специфичны р. *Sebastes* (7 видов). ² виды “ядра” сообществ паразитов (6 видов). ³ обычные для р. *Sebastes*. ШБМ – шельф Баренцева моря (районы 1–3). СПН – северное побережье Норвегии (районы 4–5). МШР – Медвежинско-Шпицбергенский район (районы 6–7). ПНМ – пелагиаль Норвежского моря (районы 8–11). Комплексы видов: ЭК – эпиконтинентальный, МБ – мезобентальный, МП – мезопелагический, ПЗ – полизональный, АБ – арктическо- boreальный, АамБ – аркто-амфибoreальный, атБ – атлантическо- boreальный, амБ – амфибoreальный, К – космополиты.

районов со встречаемостью (экстенсивность зараженности) не менее 15% у всех или большинства видов этих хозяев. Шесть из них формируют “ядро” сообществ паразитов морских окуней (табл. 2). Относительно редкие паразиты (17 видов со встречаемостью 3–15%), обнаруженные у одного–трех видов *Sebastes*, вместе с обычными формируют общий облик сообществ паразитов этих хозяев в морях СЛО, представленный 30 видами из 7 классов: 6 видов – Мухозоа, 1 – *Monogenea*, 4 – *Cestoda*, 8 – *Trematoda*, 6 – *Chromadorea*, 2 – *Palaearcanthocephala*, 3 – *Copepoda* (см. табл. 2). Большинство из них – широко распространенные гетероксенные виды. Семь видов паразитов специфичны р. *Sebastes*, представители которого обитают в морях СЛО и СА. Лишь копепода *Sphyriion lumpi* – специфичный окуню-клювачу вид (Бакай, 2014, 2022).

Формирование сообществ паразитов морских окуней обусловлено доминированием в питании их молоди массовых представителей зоопланктона (*Euphausiacea*, *Calanoida*, *Hyperiidea*, в меньшей степени *Mysidacea*, *Chaetognatha*, *Ctenophora*), молоди креветок и головоногих моллюсков (Захаров и др., 1977; Бакай, 2011, 2016, 2017; Долгов, 2016). Эвфаузииды и копеподы служат промежуточными хозяевами в жизненных циклах преимущественно доминантных нематод сем. *Anisakidae* (*Anisakis simplex*, *Hysterothylacium aduncum*) и цестоды *Scolex pleuronectis*. Потребляя в пищу гипериид, креветок, мизид и моллюсков, морские окуны приобретают трематод большинства видов, личинок нематоды *Pseudoterranova decipiens* и *Palaearcanthocephala* (табл. 2) (Smith, 1983; Køie, 1984, 1989, 1993, 2000; Jackson et al., 1997).

В питании золотистого и клюворылого окуней среднего и старшего возрастов, наряду с беспозвоночными, растет роль рыб-планктофагов (мойва *Mallotus villosus*, молодь многих видов), редко встречаются бентосные организмы – черви и моллюски, что характеризует этих рыб как эврифагов. От рыб-планктофагов – дополнительных хозяев некоторых гельминтов – морские окуны также могут приобретать личинок нематод *A. simplex*, *H. aduncum* и *P. decipiens*, цестод *Bothriocephalus scorpii* и *S. pleuronectis* pl., трематод *Derogenes varicus* и *Hemiuirus levinseni* (Гаевская, 1984; Marcogliese, 1992; Køie, 2000), способствующему значительному возрастному росту обилия инвазии в первую очередь личинками нематод первых двух видов. Большое потребление рыбных объектов золотистым и клюворылым

окунями в Баренцевом море в 1988–2010 гг. позволило А. В. Долгову (2016) отнести их к хищно-планктоядным видам.

Сообщества паразитов окуней р. *Sebastes* в морях СЛО сформированы преимущественно (63%) арктическо- boreальными видами, из которых 53% – аркто-амфибoreальные. Реже (в 27% случаев) они представлены boreальными видами (75% из них – амфибoreальные) и видами-космополитами (10%). Доминирование арктическо- boreальных видов имеет устойчивый характер. Так, например, в юго-западной части Баренцева моря (районы 2 и 4–5), где симпатрически распределяются окуны трех видов, среди 19 видов паразитов арктическо- boreального комплекса восемь (42.1%) являются обычными для *Sebastes*, из которых четыре (50%) представляют “ядро” сообществ их паразитов (см. табл. 2). При этом из семи специфичных р. *Sebastes* видов паразитов пять (71.4%) – арктическо- boreальные. Устойчивое преобладание таких видов соответствует зоогеографическому районированию большой морской экосистемы Баренцева моря (Петров, 2009), согласно которому ареалы совершающих значительные миграции клюворылого и золотистого окуней расположены большей частью в субарктической провинции этой экосистемы, меньшей – в экстразональной провинции boreальной зоны.

Согласно вертикальной зональности паразитофауны рыб СА (Гаевская, 1984; Зубченко, 1993) и морской донной фауны (Андряшев, 1979), сообщества паразитов морских окуней в СЛО формируют виды четырех экологических комплексов: полизональный и эпиконтинентальный (по 30% видов), мезобентальный (23%) и мезопелагический (17%) (см. табл. 2).

У молоди клюворылого и золотистого окуней, вынесенной на пелагической стадии от нерестилишь и распределившейся на акватории шельфа отдельно от их половозрелых особей, происходит возрастное увеличение видового разнообразия совокупностей инфрасообществ паразитов. Такой процесс иллюстрируется увеличением значений индекса Шеннона от 0.7–1.4 до 1.9–2.0 (рис. 2) и обусловлен расширением их пищевого спектра, прекращающимся при достижении массового полового созревания. Так, в старшем возрасте (более 9 лет) обитание этих видов окуней смещается на большие глубины акватории шельфа и батиали. При этом видовое разнообразие совокупностей инфрасообществ паразитов снижается из-за утраты редких видов и роста обилия

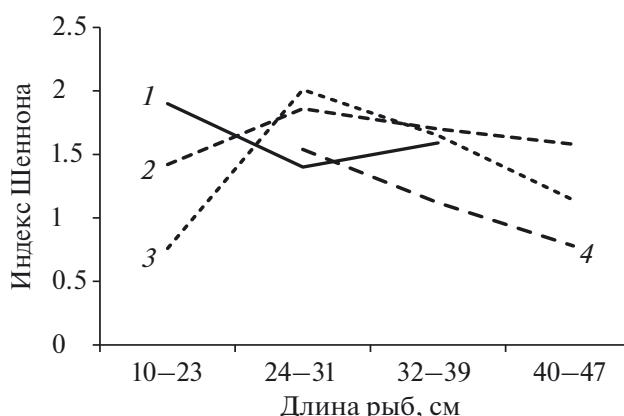


Рис. 2. Динамика индекса Шеннона у малого (1), золотистого (2), клюворылого (3) окуней на акватории шельфа юго-западной части Баренцева моря и у окуня-клювача в пелагиали северной части Норвежского моря (4) в зависимости от длины рыб.

инвазии многими гельминтами “ядра” сообществ паразитов, что подтверждается увеличением значений индекса Симпсона от 0.2 до 0.8. Такая динамика вызвана возрастным сужением пищевого спектра морских окуней при росте потребления рыб-планктофагов (Долгов, 2016), приводящих к значительному увеличению зараженности личинками доминантных нематод сем. *Anisakidae* (Гаевская, 1984; Бакай, 2011, 2017).

У неритического малого окуня при отсутствии разделения мест обитания молоди и половозрелых особей наблюдается незначительное возрастное снижение видового разнообразия совокупностей инфрасообществ паразитов (см. рис. 2). Это обусловлено относительной стабильностью его пищевого спектра, в котором в любом возрасте доминируют массовые представители гипериид, эвфаузиид и копепод.

Потеря связи с придонными биоценозами у окуня-клювача в результате онтогенетической миграции раносозревающих особей из Баренцева моря в пелагиаль Норвежского моря также приводит к уменьшению видового разнообразия сообщества его паразитов. Этот процесс, иллюстрируемый уменьшением значений индекса Шеннона с 1.6 до 0.8 (рис. 2), определяется убавлением встречаемости представителей классов *Myxozoa* и *Trematoda*, утрате приобретенных в Баренцевом море гельминтов эпиконтинентального (*Spinitectus oviflagellis*, *Corynosoma strumosum* L.), полизонального (*H. levinseni*, *E. gadii*) и копеподы *Chondracanthus nodosus* мезобентального экологических комплексов. Такие изменения вызваны

исключением из спектра питания клювача придонных ракообразных и повышением в нем роли эвфаузиид, пелагических креветок и планктоядных рыб. При этом увеличивается состав и обилие мезопелагических видов (копепода *S. lumpi*, цестода *B. scorpii*) и доминантных полизональных нематод сем. *Anisakidae*, образующих “ядро” сообщества паразитов этого хозяина (Бакай, 2011).

Межвидовые отличия сообществ паразитов морских окуней, несмотря на значительное сходство их составов (см. табл. 2), определяются экологической дифференциацией видов *Sebastes*, обусловленной степенью их связи с придонными и пелагическими биоценозами. Такие связи обеспечиваются процессами и последовательностью видообразования этих рыб, выраженными в смещении их обитания от побережья на большую глубину акватории шельфа и батиали в ряду видов окунь малый → золотистый → клювач, а у последнего и в мезопелагиаль Норвежского моря (Бакай, 2011, 2016, 2017). В этом ряду наблюдается увеличение доли паразитов мезопелагического и мезобентального экологических комплексов при уменьшении значения эпиконтинентальных видов (рис. 3).

При таком батиметрическом распределении частота встречаемости обычных и общих для видов морских окуней мезобентальных видов *Myxozoa* (*Leptotheca adeli*, *Myxidium incurvatum*, *M. oblique-lineolatum*, *Pseudoalataspora sebastei*), как правило, уменьшается в указанном ряду видов хозяев (Бакай, Груднев, 2009; Бакай, 2011,



МБ – мезобентальный, МП – мезопелагический, ЭК – эпиконтинентальный, ПЗ – полизональный

Рис. 3. Доля видов паразитов различных экологических комплексов у морских окуней трех видов в юго-западной части Баренцева моря.

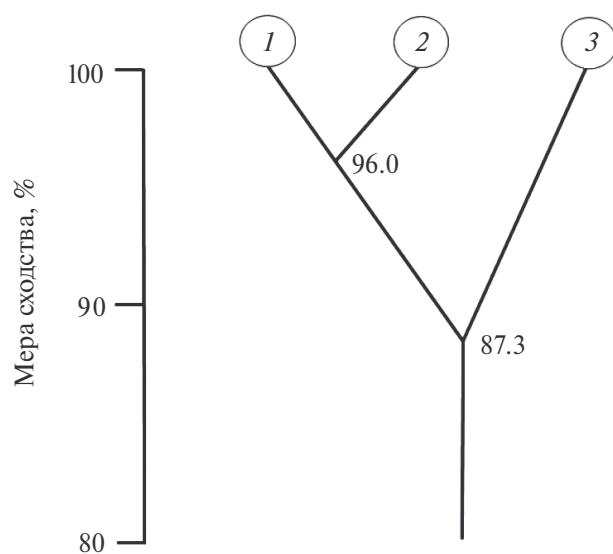


Рис. 4. Мера сходства составов сообществ паразитов клювого (1), золотистого (2) и малого (3) окуней в юго-западной части Баренцева моря.

2016, 2017). Эпиконтинентальные Monogenea, trematоды *Brachyphallus crenatus*, *Podocotyle atomon*, полизональная *Lecithaster gibbosus* встречены лишь у шельфовых золотистого и малого окуней. Цестода *Grillotia erinaceus* pl. в большей степени заражает клювого, чем золотистого окуня, отсутствуя у малого. Инвазия trematодами *H. levinseni*, *Lecithophyllum botryophoron* и *Podocotyle reflexa* снижается с уменьшением глубины обитания этих рыб. Специфичная глубоководному клювачу мезопелагическая копепода *S. lumpi* очень редка у других хозяев (Бакай, 2021).

Несмотря на межвидовые, географические и онтогенетические различия сообществ паразитов, общим для морских окуней является повсеместное присутствие видов, составляющих “ядро” их сообществ, формируемое на первых годах жизни этих хозяев (Бакай, 2011, 2016, 2017). Мера межвидового сходства составов сообществ паразитов окуней на общей части их ареалов (юго-западная часть Баренцева моря), составившая от 80 до 96%, указывает на большее сходство экологии занимающего промежуточное положение по глубине обитания золотистого окуня с клювым (рис. 4).

Экологические особенности видов *Sebastes*, выразившиеся в специфике сообществ паразитов, согласуются с итогами молекулярно-генетических исследований. Так, в результате изучения последовательностей контрольного региона mtДНК морских окуней показано, что на медианной сети гаплотипов, характеризующей

последовательность видаобразования и дифференциации этих рыб, золотистый окунь также занимает промежуточное положение в ряду видов малый → золотистый → клювач, где последний филогенетически наиболее молодой (Рольский и др., 2023).

Паразиты как индикаторы, примененные для изучения популяционной биологии окуней *Sebastes* в морях СА (Бакай, 2016, 2020а, б; Бакай, Рольский, 2022; Бакай и др., 2023), показали свою эффективность и в СЛО. Так, результаты сравнительного анализа составов сообществ паразитов окуня-клювача по девяти районам (см. рис. 1), варьирующих от 10 до 19 видов, указывают на высокую степень сходства ($L_0 = 91\text{--}97\%$) в группе районов 2–6 и 8–10 при значительных их отличиях от района 11 ($L_0 = 76\%$). Мера сходства ($L_0 = 91.4\%$) составов сообществ паразитов клювача пелагической и придонной группировок северной части Норвежского моря была значимо выше, чем у таких группировок (70.3–74.3%) в его североатлантической популяции (Бакай, 2020а).

Значимые различия в степени зараженности окуня-клювача паразитами общих видов в их сообществах пар смежных (2–6 и 8–10) районов отсутствовали ($p > 0.05$) или не превышали трех, но насчитывали пять таких видов при сравнении составов в районах 9–10 с обедненным составом (12 видов) паразитов района 11. Это указывает на относительную оригинальность сообщества паразитов этого хозяина в юго-западной части Норвежского моря, проявившего значимое сходство ($L_0 = 80\%$) с таковым в пелагиали моря Ирмингера (Бакай, 2021).

Специфика структуры сообществ паразитов окуня-клювача в Норвежском море выражена в большей доле (33%) бореальных и меньшей доле (41%) арктическо-бореальных видов в юго-западной части моря, по сравнению соответственно 22 и 60% таких видов в сообществе паразитов клювача на севере моря, где не встречены виды атлантическо-бореального комплекса. Высокая мера сходства состава сообществ паразитов этого хозяина в северных районах указывает на общность происхождения его особей в Баренцевом и северной части Норвежского морей. Особенности динамики фауны паразитов, половой зрелости и размерного состава окуня-клювача в направлении от Баренцева моря к акватории батиали и пелагиали Норвежского моря (Бакай, 2011) подтверждают мнение о пополнении скоплений этого вида на акватории батиали

Таблица 3. Встречаемость копеподы *Sphyriion lumi* (с учетом следов ее инвазии) у окуня-клювача в северной и юго-западной частях Норвежского моря в 1982–2019 гг.

Часть Норвежского моря	Годы	n, экз.	Копепода <i>Sphyriion lumi</i> *				значимость различий (p)**	
			самцы	самки	оба пола			
Северная (батиаль, районы 5–6)	1982–2007	10650	<u>30.8</u> 0.7	<u>30.0</u> 0.5	<u>30.4</u> 0.6	> 0.05		
	2008–2019	4940	<u>29.7</u> 0.6	<u>28.9</u> 0.4	<u>29.3</u> 0.5	> 0.05		
Северная (пелагиаль, районы 8–9)	1987–2007	6110	<u>50.1</u> 1.1	<u>50.6</u> 1.1	<u>50.4</u> 1.1	> 0.05		
	2008–2013	2506	<u>53.6</u> 1.1	<u>67.4</u> 1.6	<u>60.5</u> 1.3	< 0.05		
Юго-западная (пелагиаль, район 11)	2006–2013	759	<u>64.8</u> 1.3	<u>71.2</u> 1.8	<u>67.2</u> 1.6	< 0.05		

Примечание. Над чертой – ЭИ, %; под чертой – ИО, экз. n – исследовано рыб. * С учетом следов инвазии паразитом.

** Значимость различий показателей инвазии между самцами и самками.

(районы 5–6) за счет возвратной миграции созревающих особей из Баренцева моря и Шпицбергенского района (Сорокин, 1958, 1977; Захаров и др., 1977; Drevetnyak et al., 2011). Итоги анализа встречаемости паразитов четырех видов (*B. scorpii*, *A. simplex* l., *H. aduncum*, *C. nodosus*) у окуня-клювача, выполненного зарубежными коллегами (Klapper et al., 2016), также не выявили структурированности его скоплений вдоль северного и западного побережья Норвегии.

В юго-западной части моря (район 11) степень инвазии самок клювача копеподой *S. lumi* в 2006–2013 гг. оказалась значимо выше, чем у самцов (табл. 3), что служит фенотипическим признаком клювача североатлантической популяции (Бакай, 2013; Бакай и др., 2023). Особей этого вида в районе 11 отличала и другая

фенотипическая особенность его североатлантической популяции – значимо (в 1.8 раза) более частая у самок встречааемость кожных пигментных образований (Бакай, 2015).

На акватории батиали и пелагиали северной части Норвежского моря самцам и самкам окуня-клювача до 2008 г. была свойственна примерно равная во всех его размерных группах экстенсивность инвазии копеподы *S. lumi* при большем обилии инвазии у самцов. Однако в 2008–2013 гг. в пелагиали севера Норвежского моря автором установлены рост и половая дифференциация зараженности клювача этим паразитом при более высоких показателях обилия и экстенсивности инвазии самок (табл. 3, рис. 5a). Также с 2008 г. отмечены рост встречаемости кожных пигментных пятен и ее половая

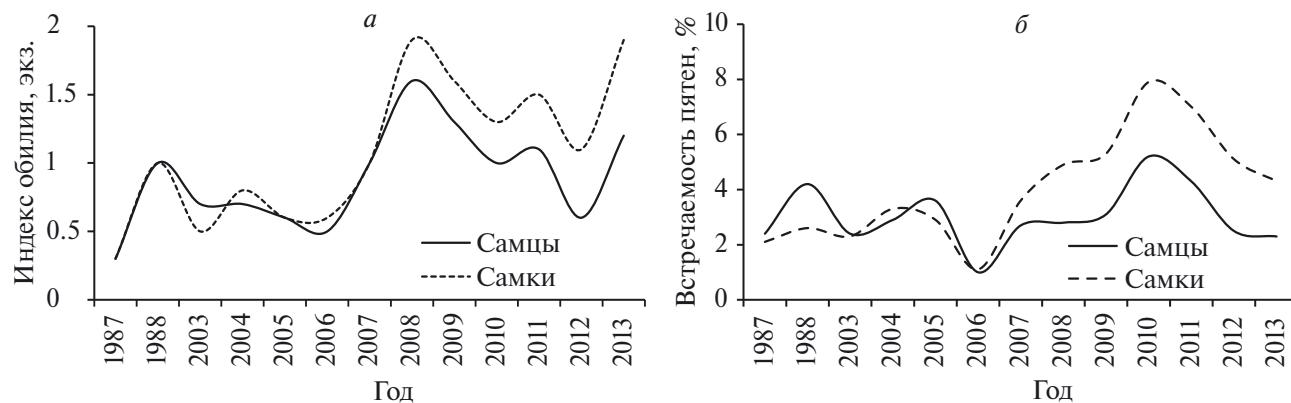


Рис. 5. Межгодовая динамика индекса обилия инвазии копеподы *Sphyriion lumi* (a) и встречаемости кожных пигментных пятен (б) у самцов и самок окуня-клювача в пелагиали северной части Норвежского моря в 1987–2013 гг.

дифференциация с большим значением у самок окуня этого района (рис. 5б).

Для выявления пространственной гетерогенности окуня-клювача в Норвежском море использованы также особенности его зараженности личинками нематоды *Anisakis simplex*. Значимые различия в общем уровне и возрастной динамике зараженности нематодой *A. simplex* 1. клювача в юго-западной и северной частях моря указывают на отличающиеся условия питания. Так, основу его рациона в районе 11 составляли эвфаузииды, служащие главным поставщиком этого паразита (Smith, 1983), и молодь путассу *Micromesistius poutassou* с высокой зараженностью личинками этой нематоды из-за преимущественного питания эвфаузиидами. На севере Норвежского моря доминантами питания клюврого окуня (в порядке убывания) были гиперииды, копеподы, креветки, эвфаузииды и молодь рыб (Мельников, Древетняк, 2010; Долгов, 2016), определяя меньшую зараженность паразитом. Напротив, сходная возрастная динамика инвазии *A. simplex* особей пелагического и придонного клювача большинства размерных групп в северной части моря (Бакай, 2011) указывает на их тесную взаимосвязь.

Золотистого окуня характеризуют относительно высокие значения мер парно-группового сходства ($L_0 = 81\text{--}90\%$) состава сообществ паразитов между районами. Его географическую гетерогенность определяет главным образом наличие редких для этого хозяина паразитов эпиконтинентального комплекса (см. табл. 2). Среди 13–17 общих видов паразитов для пар сопредельных районов лишь у 1–5 (7.7–29.4%) видов выявлены значимые различия показателей зараженности золотистого окуня. Они выражены в снижении встречаемости обычных для этого хозяина паразитов (большинство видов Мухозоа, гельминты *S. pleuronectis* pl., *A. koiae*, *D. varicus*, *P. reflexa*, *H. aduncum* и *P. decipiens* l.) в направлении от шельфа (районы 2–4 и 7) к батиали (районы 5–6). В этом направлении отмечен рост зараженности копеподой *C. nodosus*, гельминтами *B. scorpii* и *L. gibbosus* при увеличении длины и доли половозрелых особей окуня (Бакай, 2017).

Такие характеристики компонентного сообщества паразитов золотистого окуня, определяемые этапами жизненного цикла (вымет предличинок – у северо-западного побережья Норвегии, выростная область – в Баренцевом море) (Сорокин, 1958; Захаров и др., 1977), свидетельствуют о тесной взаимосвязи его особей

в сопредельных районах трех морей СЛО в составе единой совокупности – норвежско-баренцевоморской популяции. Интеграция этапов онтогенеза золотистого окуня определяет значительное географическое сходство состава сообщества его паразитов.

Малого окуня отличает высокая, по сравнению с другими видами *Sebastes*, географическая специфичность составов сообществ паразитов, мера сходства (L_0) которых не превышала 70% для соседних (1–2 и 4) районов (Бакай, 2016). Она обусловлена существенной оседлостью особей малого окуня и выметом предличинок его самками по всему ареалу в неритической зоне (Литвиненко, 1985; Drevetnyak, Kluev, 2005), предполагающими существование значительного количества популяций этого вида вдоль побережья Норвегии и Западного Мурмана. Возможное взаимодействие между ними, несмотря на отсутствие изоляционных барьеров, ограничивается обменом его пелагической молоди на первом году жизни, дрейфующей в потоках прибрежных течений.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Экологотрофический фактор является ведущим при формировании общего облика и “ядра” сообществ паразитов окуней р. *Sebastes* в морях СЛО, определяя преобладание в них распространенных гетероксенных видов. Такие особенности обусловлены доминированием в питании этих рыб массовых видов эвфаузиид, каланид, гипериид и других планктонных беспозвоночных, служащих промежуточными хозяевами в жизненных циклах многих гельминтов. Сравнительная молодость отношений в системах “паразит–хозяин” у морских окуней соответствует гипотезе о филогенетической молодости и тихоокеанском происхождении видов р. *Sebastes* в СЛО и СА.

Паразитарные сообщества этих хозяев составляют виды полизонального, эпиконтинентального, мезобентального и реже – мезопелагического экологических комплексов. Сообщества паразитов морских окуней в СЛО сформированы преимущественно арктическо- boreальными, реже – boreальными видами и видами-космополитами. Устойчивое преобладание в них арктическо- boreальных видов соответствует зоогеографическому районированию большой морской экосистемы Баренцева моря.

Возрастное формирование видового разнообразия инфрасообществ паразитов морских

окуней определяется трофическими условиями района и биотопа, а также видовыми эколого-трофическими предпочтениями хозяина на этапах его онтогенеза. Переход к частичному хищничеству золотистого и клюворылого окуней, сужающий пищевой спектр и совпадающий с периодом их массового полового созревания, обусловливает уменьшение видового разнообразия паразитов этих рыб на акватории батиали Норвежского и шельфа Баренцева морей. Этот же процесс характерен окуню-клювачу, утратившему связь с придонными биоценозами в результате онтогенетической миграции в мезопелагиаль Норвежского моря, отличающуюся меньшим разнообразием компонентов питания.

Несмотря на межвидовые, географические, биотопические и возрастные отличия фауны паразитов, характерным для морских окуней является доминирование широко распространенных гельминтов шести видов, составляющих “ядро” сообществ паразитов этих хозяев, формирующе-ся на первых годах их жизни.

Межвидовые и внутривидовые отличия сообществ паразитов служат индикаторами экологической дифференциации морских окуней, обусловленной их видовой стратегией, процес-сами и последовательностью видеообразования. Последние выражены в уходе окуней на большую глубину акватории шельфа и батиали в ряду их видов малый → золотистый → клюворылый, а у клювача и в мезопелагиаль Норвежского моря.

Высокая мера сходства составов сообществ паразитов, возрастная и пространственная их динамика у окуня-клювача в направлении от шельфа Баренцева моря к батиали и мезопелагиали Норвежского моря указывают на единство норвежско-баренцевоморской популяции. Снижение видового разнообразия паразитов клювача при нахождении в мезопелагиали Норвежского моря свидетельствует о его обитании здесь значительную часть года.

Более высокая мера сходства составов сообществ паразитов окуня-клювача пелагической и придонной группировок в северной части Норвежского моря свидетельствует о меньшей, чем в морях СА, их обособленности, определяемой массовым возвратом его особей на акваторию батиали после спаривания в августе–октябре в мезопелагиали. Наряду с этим, меньшие, чем в СА, различия длины и возраста наступления половой зрелости клювача на акватории батиали и пелагиали дают основание полагать, что его пелагическая группировка

в Норвежском море находится на более ранней стадии формирования. Это может быть следствием относительной филогенетической молодости норвежско-баренцевоморской популяции клювача по отношению к его североатлантической популяции.

Географические особенности состава со-обществ паразитов окуня-клювача указывают на единство происхождения до 2008 г. особей его пелагической и придонной группировок в северной части Норвежского моря. Специфи-ка пространственно-временной характеристики фенотипических признаков клювача свидетель-ствует о возникновении в начале 2000-х годов миграции части особей североатлантической популяции в юго-западную, а с 2008 г. и в север-ную части Норвежского моря с образованием смешанных скоплений из представителей двух популяций этого вида. Наличие такой миграции указывает на “донорство” североатлантической популяции клювача в отношении его норвежско-баренцевоморской популяции, послужившей ран-нее вероятным источником происхождения вто-рой из них.

Образование у клюворылого окуня в Норвеж-ском море, как и в североатлантической попу-ляции, пелагической и придонной группировок, формируемых соответственно рано- и поздно-созревающими особями, указывает на продол-жение процесса его видеообразования. Развитие таких группировок как вектора эволюции окуня-клювача отражает жизненную стратегию, присущую этому филогенетически наиболее молодому среди *Sebastes* виду. Она направлена на освоение окунем-клювачом мезопелагиали и придон-ных слоев батиали в большом диапазоне глуби-ны, приводящее к ослаблению конкурентных отноше-ний.

Большое сходство составов сообществ па-разитов, наряду со знаниями об этапах жизнен-ного цикла золотистого окуня, свидетельствует о тесной взаимосвязи его особей, обитающих в сопредельных районах Баренцева, Норвеж-ского и Гренландского морей в составе единой совокупности – норвежско-баренцевоморской популяции. Согласно итогам анализа мер меж-видового сходства состава паразитов, золоти-стый окунь, занимающий среди морских окуней промежуточное положение по глубине обита-ния, имеет большее сходство экологии с клюво-рылым окунем, что согласуется с результатами молекулярно-генетических исследований.

Интеграция далеко мигрирующих особей клюворылого и золотистого окуней в их единые популяции в морях СЛО обеспечивается действием системы постоянных течений, выносящих пелагическую молодь этих рыб из мест репродукции на акваторию шельфа Баренцева и Гренландского морей, и возвратными миграциями их созревших особей к местам вымета предличинок.

Наиболее высокая среди морских окуней географическая специфичность состава сообществ паразитов малого окуня обусловлена его значительной оседлостью. Такая ситуация, сопровождающаяся наличием вымета предличинок самками этого вида по всему ареалу и генетической неоднородностью его особей у побережья Норвегии, предполагает существование значительного числа прибрежных популяций малого окуня.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор выражает огромную признательность коллегам из Полярного филиала ФГБНУ “ВНИРО”, с которыми делил тяготы длительных арктических морских экспедиций. Особо благодарен М.Ю. Калашниковой, В.И. Попову и А.А. Бессонову за содействие в сборе и обработке материалов, а также анонимному рецензенту за актуальные критические замечания и рекомендации, способствовавшие совершенствованию начального варианта рукописи статьи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Материалы подготовлены в рамках бюджетного финансирования исследовательских работ по тематическому плану ФГБНУ “ПИНРО”.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ НОРМ

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

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Алексеев А.П., Истошин Б.В., 1956. Схема постоянных течений Норвежского и Баренцева морей // Тр. ПИНРО. Вып. 9. С. 62–68.
- 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.

Андрияшев А.П., 1979. О некоторых вопросах вертикальной зональности морской донной фауны // Биологические ресурсы Мирового океана. М.: Наука. С. 117–138.

Базикарова А.Я., 1932. Материалы по паразитологии мурманских рыб // Сборник научно-промышленных работ на Мурмане. М.: Снабтехиздат. С. 136–153.

Бакай Ю.И., 1997. Паразиты морских окуней рода *Sebastes* Северной Атлантики. Мурманск: Изд-во ПИНРО. 43 с.

Бакай Ю.И., 2011. Эколо-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. К вопросу о происхождении североатлантических *Sebastes* (Scorpaenidae) на основе анализа их паразитофауны // Биология моря. Т. 39. № 3. С. 227–229.

<https://doi.org/10.1134/S1063074013030036>

Бакай Ю.И., 2014. Экологические особенности паразитирования *Sphyriion lumpi* у окуня-клювача *Sebastes mentella* // Тр. Центра паразитологии ИПЭЭ РАН. Т. XLVIII. Систематика и экология паразитов. М.: Наука. 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., 2016. Эколо-паразитологическая характеристика малого морского окуня *Sebastes viviparus* (Scorpaenidae) // Паразитология. Т. 50. № 5. С. 345–356.

Бакай Ю.И., 2017. Эколо-паразитологическая характеристика золотистого окуня *Sebastes norvegicus* (Ascanius, 1772) (Scorpaenidae), обитающего в морях Северного Ледовитого океана // Биология моря. Т. 43. № 3. С. 175–180.

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. Эколо-популяционные особенности окуня-клювача *Sebastes mentella* (Sebastidae) Северо-Западной Атлантики на основе анализа его паразитофауны // 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* (Sebastidae) Атлантического и Северного Ледовитого океанов. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. М.: ВНИРО. 48 с.

- Бакай Ю.И.**, 2022. Структура сообществ паразитов и особенности популяционной биологии морских окуней Атлантического и Северного Ледовитого океанов. Мурманск: ПИНРО им. Н.М. Книповича. 258 с.
- Бакай Ю.И., Груднев М.А.**, 2009. Фауна миксоспоридий (Мухозоа) морских окуней рода *Sebastes* Северной Атлантики // Паразитология. Т. 43. № 4. С. 317–329.
- Бакай Ю.И., Карапев А.Б.**, 1995. Диагностика и регистрация эктопоражений морских окуней (методическое руководство). Мурманск: Изд-во ПИНРО. 22 с.
- Бакай Ю.И., Мельников С.П., Глубоков А.И.**, 2023. Экологопаразитологический метод в исследованиях популяционной биологии окуня-клювача *Sebastes mentella* (Scorpaeniformes: Sebastidae) в море Ирмингера // Журн. общ. биологии. Т. 84. № 4. С. 327–344.
<https://doi.org/10.31857/S0044459623040036>
- Бакай Ю.И., Попов В.И.**, 2017. Экологопопуляционные особенности окуня-клювача *Sebastes mentella* (Scorpaenidae) Норвежского моря на основе анализа его паразитофауны // Вестн. МГТУ. Т. 20. № 2. С. 412–421.
- Бакай Ю.И., Рольский А.Ю.**, 2022. Экологопопуляционная характеристика американского морского окуня *Sebastes fasciatus* Storer, 1856 (Scorpaeniformes: Sebastidae) на основе анализа состава сообществ его паразитов // Биология моря. Т. 48. № 1. С. 12–21.
<https://doi.org/10.31857/S0134347522010028>
- Барсуков В.В.**, 1981а. Морские окунь (*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. № 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.
- Гаевская А.В.**, 1984. Паразиты рыб Северо-Восточной Атлантики: фауна, экология, особенности формирования. Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Л.: ЗИН АН СССР. 35 с.
- Границы океанов и морей, 2000 / Глав. упр. навигации и океаногр. МО РФ. 2-е изд., доп. СПб.: ЦКП ВМФ. 206 с.
- Долгов А.В.**, 2016. Состав, формирование и трофическая структура ихтиоценов Баренцева моря. Мурманск: ПИНРО. 336 с.
- Донец З.С., Шульман С.С.**, 1973. О методах исследований Myxosporidia (Protozoa, Cnidosporidia) // Паразитология. Т. 7. № 2. С. 191–192.
- 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>
- Захаров Г.П., Никольская Т.Л., Сорокин В.П. и др.**, 1977. Промысловые биологические ресурсы Северной Атлантики и прилегающих морей Северного Ледовитого океана. Ч. 2. М.: Пищ. пром-сть. С. 61–87.
- 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.
- Зубченко А.В., Карапев А.Б.**, 1986. Паразитофауна рыб Баренцева моря. Морские рыбы // Ихтиофауна и условия ее существования в Баренцевом море. Апатиты: Кольский филиал АН СССР. С. 132–151.
- 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. С. 5–60.
- Карамушко О.В.**, 2013. Разнообразие и структура ихтиофауны северных морей России // Тр. Кольского науч. центра РАН. № 1 (14). С. 127–135.
- Карамушко О.В., Христиансен Й.Ш.**, 2021. Новые данные о распространении окуня-клювача *Sebastes mentella* (Sebastidae) в Гренландском море // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 1. С. 52–58.
<https://doi.org/10.31857/S0042875221010100>
- Карта промысловых районов Баренцева моря, 1957 // Тр. ПИНРО. Вып. 10: Колебания численности и условия промысла рыб в Баренцевом море. Приложение. С. 281.
- Коновалов С.М.**, 1971. Дифференциация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum). Л.: Наука. 229 с.
- Литвиненко Н.И.**, 1985. Морские окунь (род *Sebastes*) Северной Атлантики – их морфология, экология, распространение, расселение и эволюция. Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Л.: ЛГУ. 22 с.
- Майр Э.**, 1968. Зоологический вид и эволюция. М.: Мир. 597 с.
- Маркевич А.П.**, 1956. Паразитические веслоногие рыб СССР. Киев: АН УССР. 260 с.
- Мельников С.П., Бакай Ю.И.**, 2009. Пополнение запаса окуня-клювача *Sebastes mentella* (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) в пелагиали моря Ирмингера и смежных вод // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 5. С. 669–680.
- Мельников С.П., Древетняк К.В.**, 2010. Структура и особенности формирования скоплений окуня-клювача *Sebastes mentella* (Scorpaenidae)

- в пелагиали Норвежского моря // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 6. С. 796–804.
- Методические указания по определению видов морских окуней северной части Атлантического океана и прилегающих морей, 1984 / Сост.: Барсуков В.В., Литвиненко Н.И., Серебряков В.П. Калининград: АтлантНИРО. 28 с.
- Мэггаран Э., 1992. Экологическое разнообразие и его измерение. М.: Мир. 181 с.
- Ожигин В.К., Ившин В.А., 2016. Генетическая-структурная дифференциация вод Баренцева моря // Воды Баренцева моря: структура, циркуляция, изменчивость. Мурманск: ПИНРО. С. 168–173.
- Павлов А.И., Оганин И.А., Ваганова М.В., 1992. Возрастная структура и особенности роста окуня-клювача в море Ирмингера // Исследование биоресурсов Северной Атлантики. Мурманск: Изд-во ПИНРО. С. 82–95.
- Петров К.М., 2009. Большие морские экосистемы: принципы построения иерархической системы единиц районирования арктических морей на примере Баренцева моря // Биосфера. Т. 1. № 2. С. 133–152.
- Полянский Ю.И., 1955. Паразиты рыб Баренцева моря: материалы по паразитологии рыб Северных морей // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 19. С. 5–170.
- Рольский А.Ю., Артамонова В.С., Махров А.А., 2023. Эволюция морских окуней рода *Sebastes* (Perciformes: Sebastidae) Атлантического и Северного Ледовитого океанов: “видеообразование путем почкования” в “букете видов” (budding speciation in the species flock) // Изв. РАН. № 6. С. 597–608.
- Сорокин В.П., 1958. О биологии размножения морских окуней *Sebastes marinus* L. и *Sebastes mentella* Travin в Баренцевом и Норвежском морях // Тр. совещ. ихтиолог. комиссии АН СССР. Вып. 8. С. 158–170.
- Сорокин В.П., 1977. Род морские окунь // Промысловые биологические ресурсы Северной Атлантики и морей Северного Ледовитого океана. Ч. 2. М.: Пищ. пром-сть. С. 58–90.
- Тимофеев-Ресовский Н.В., Яблоков А.В., Глотов Н.В., 1973. Очерк учения о популяции. М.: Наука. 277 с.
- Травин В.И., 1952. Семейство скорпеновых // Промысловые рыбы Баренцева и Белого морей. Л.: ПИНРО. С. 183–198.
- Шульман С.С., 1958. Специфичность паразитов рыб // Основные проблемы паразитологии рыб. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 109–121.
- Шульман С.С., Шульман-Альбова Р.Е., 1953. Паразиты рыб Белого моря. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 198 с.
- Яблоков А.В., 1987. Популяционная биология: Учеб. пособие для биол. спец. вузов. М.: Выш. шк. 303 с.
- Artamonova V., Makhrov A., Karabanov D., Rolskiy A., Bakay Y., Popov V., 2013. Hybridization beaked redfish (*Sebastes mentella*) with small redfish (*S. viviparus*) and diversification of redfishes (Actinopterygii: Scorpaeniformes) in the Irminger Sea // J. Nat. Hist. V. 47. № 25–28. P. 1791–1801. <https://doi.org/10.1080/00222933.2012.752539>
- Bush A., Lafferty K., Lotz J., Shostak A., 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. Revised // J. Parasitol. V. 83. № 4. P. 575–583. <https://doi.org/10.2307/3284227>
- Drevetnyak K.V., Kluev A.I., 2005. On fecundity of *Sebastes viviparus* from the Northeast Arctic // ICES CM 2005/Q:31. 5 p.
- Drevetnyak K., Nedreaas K., Planque B., 2011. Redfish // The Barents Sea: Ecosystem, Resources, Management – Half a Century of Russian–Norwegian Cooperation / Eds Jakobsen T., Ozhigin V. Trondheim: Tapir Academic Press. P. 292–307.
- 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., 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>
- 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)
- Jackson C., Marcogliese D., Burt M., 1997. Role of hyperbenthic crustaceans in the transmission of marine helminth parasites // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 54. P. 815–820. <https://doi.org/10.1139/F96-329>
- Johansen T., Danielsdottir A., Nævdal G., 2002. Genetic variation of *Sebastes viviparus* Krøyer in the North Atlantic // J. Appl. Ichthyol. V. 18. № 3. P. 177–180.
- Karasev A.B., Bakay Yu.I., 1994. Infection of the Barents Sea cod, *Gadus norhua*, and redfish, *Sebastes mentella*, with larval anisakid nematodes: Long-term data // Bull. Scand. Soc. Parasitol. V. 4. № 2. P. 11–12.
- Klapper R., Kochmann J., O'Hara R., et al., 2016. Parasites as biological tags for stock discrimination of beaked redfish (*Sebastes mentella*): Parasite infra-communities vs. limited resolution of cytochrome markers // PLoS One. V. 11. № 4. Art. e0153964.
- Køie M., 1984. Digenetic trematodes from *Gadus morhua* L. (Osteichthyes, Gadidae) from Danish and adjacent waters, with special reference to their life-histories // Ophelia. V. 23. № 2. P. 195–222.
- Køie M., 1989. On the morphology and life-history of *Lecithaster gibbosus* (Rudolphi, 1802) Lühe, 1901 (Digenidae, Hemiproctidae) // Parasitol. Res. V. 75. № 5. P. 361–367.
- Køie M., 1993. Aspects of the life cycle and morphology of *Hysterothylacium aduncum* (Rudolphi, 1802) (Nematoda, Anisakidae) // Can. J. Zool. V. 71. P. 1289–1296.

- 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>
- Loeng H., Ozhigin V., Adlandsvik B., 1997. Water fluxes through the Barents Sea // *ICES J. Mar. Sci.* V. 54. P. 310–317.
<https://doi.org/10.1006/jmsc.1996.0165>
- MacKenzie K., Abaunza P., 2005. Parasites as biological tags // *Stock Identification Methods: Applications of Fisheries Science* / Eds Cadrian S. et al. 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>
- Makhrov A., Artamonova V., Popov V., Rolskii A., Bakay Y., 2011. Comment on: Cadrian et al., 2010. “Population structure of beaked redfish, *Sebastes mentella*: evidence of divergence associated with different habitats. *ICES J. Mar. Sci.* V. 67: 1617–1630” // *ICES J. Mar. Sci.* V. 68. № 10. P. 2013–2015.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsr132>
- Marcogliese D.J., 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>
- Ozhigin V.K., Ingvaldsen R.B., Loeng H., Boitsov V.D., Karsakov A.L., 2011. Introduction to the Barents Sea // *The Barents Sea: Ecosystem, Resources, Management – Half a Century of Russian–Norwegian Co-operation* / Eds Jakobsen T., Ozhigin V. Trondheim: Tapir Academic Press. P. 39–76.
- Planque B., Astakhov A., Kristinsson K., et al., 2013. Monitoring beaked redfish (*Sebastes mentella*) in the North Atlantic, current challenges and future prospects // *Aquat. Living Resour.* V. 26. P. 293–306.
- <https://doi.org/https://doi.org/10.1051/alr/2013062>
- Rolskii A.Y., Artamonova V.S., Makhrov A.A., 2020. Hybridization of the redfish species *Sebastes norvegicus* and *Sebastes mentella* occurs in the Irminger Sea but not in the White Sea // *Polar Biol.* V. 43. P. 1667–1668.
<https://doi.org/10.1007/s00300-020-02719-x>
- 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., Nedreaas K., 1998. Population structure of *Sebastes mentella* in the North-East Arctic // *ICES CM* 1998/AA:2. 18 p.
- Saha A., Johansen T., Hedebohm 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>
- 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>
- Wassmann P., Reigstad M., Haug T., et al., 2006. Food webs and carbon flux in the Barents Sea // *Prog. Oceanogr.* V. 71. P. 232–287.
<https://doi.org/10.1016/j.pocean.2006.10.003>
- 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>
- Williams J., 1963. The infestation on the redfish, *Sebastes marinus* (L.) and *S. mentella* Travin (Scorpaenidae) by the copepods *Peniculus clavatus* (Müller), *Sphyriion lumpi* (Krøyer) and *Chondracanthopsis nodosus* (Müller) in the Eastern North Atlantic // *Parasitology*. V. 53. P. 501–525.
<https://doi.org/10.1017/S0031182000073959>

Formation and ecological features of the parasite communities of redfish of the genus *Sebastes* (Perciformes: Sebastidae) in the Arctic Ocean

Y. I. Bakay

*Polar Branch of the Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography
Academician Knipovich, 6, Murmansk, 183038 Russia
E-mail: bakay@pinro.vniro.ru*

The study presents the ecological, zoogeographic, biotopic, ontogenetic, and phylogenetic features that contribute to the formation of diverse parasite communities in redfish of the genus *Sebastes*, which inhabit the Arctic Ocean. The study was conducted by performing a complete parasitological dissection on 956 individuals of redfish from three species. The detected parasites were identified and subjected to taxonomic, hostal, age-specific, eco-geographical, and quantitative analyses to understand the specific characteristics of the parasite fauna in these fishes. The study determined that parasite species belonging to the epicontinental, mesobenthic, and polyzonal ecological complexes were dominant, with a predominance of arctoboreal species. The species diversity of parasite communities in the ontogeny of redfish is influenced by their species, biotopical, and age-related trophic peculiarities. The variation in parasite communities' structure among various species suggests that the ecological differentiation of redfish in the *Sebastes* species is influenced by the processes and sequence of their speciation in the incompletely spatially isolated biotopes. This sequence resulted in the offshore shift of distribution to deeper shelf, bathypelagic, and mesopelagic areas in the succession of redfish species: *Sebastes viviparus* → *S. norvegicus* → *S. mentella*. The opinion is provided regarding the species structure of the researched part of their ranges, based on the findings of analyzing the geographical features of their parasite communities. Life strategy of beaked redfish *S. mentella* as the phylogenetically youngest species of the genus *Sebastes* aiming at the extension of the distribution range and colonization of new biotopes induced the formation of the pelagic and demersal intrapopulation groupings.