

На правах рукописи



**Бакай
Юрий Иванович**

**СООБЩЕСТВА ПАРАЗИТОВ КАК ИНДИКАТОРЫ ЭКОЛОГИИ,
ВНУТРИВИДОВОЙ И НАДВИДОВОЙ СТРУКТУРЫ МОРСКИХ
ОКУНЕЙ РОДА *SEBASTES* (SCORPAENIFORMES: SEBASTIDAE)
АТЛАНТИЧЕСКОГО И СЕВЕРНОГО ЛЕДОВИТОГО ОКЕАНОВ**

03.02.06 - ихтиология

АВТОРЕФЕРАТ
диссертации на соискание ученой степени
доктора биологических наук

Москва - 2021 г.

Работа выполнена в Полярном филиале Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» («ПИНРО» им. Н.М. Книповича), г. Мурманск

Официальные
оппоненты:

Михеев Виктор Николаевич

доктор биологических наук, главный научный сотрудник лаборатории поведения низших позвоночных ФГБУН «Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова (ИПЭЭ) РАН»

Касумян Александр Ованесович

доктор биологических наук, профессор, заведующий кафедрой ихтиологии биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова

Иешко Евгений Павлович

доктор биологических наук, профессор, главный научный сотрудник лаб. паразитологии животных и растений ФГБУН ФИЦ «Карельский научный центр Российской академии наук»

Ведущая организация:

ФГБОУ ВО «Дальневосточный государственный технический рыбохозяйственный университет», г. Владивосток.

Защита состоится «25» мая 2021 г. в 11⁰⁰ часов на заседании диссертационного совета по защите кандидатских и докторских диссертаций Д 307.004.04 при Федеральном государственном бюджетном научном учреждении «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (ФГБНУ «ВНИРО») по адресу: 107140, Москва, ул. Верхняя Красносельская, д. 17; тел.: +7 (499) 264-90-90; электронный адрес: **kzh@vniro.ru**

С диссертацией можно ознакомиться в библиотеке и на сайте ФГБНУ «ВНИРО»: http://www.vniro.ru/files/disser/2020/bakai_yurii_dis.pdf

Автореферат разослан « ____ » _____ 2021 г.

Ученый секретарь диссертационного совета, кандидат биологических наук



Жукова
Кристина Алексеевна

ОБЩАЯ ХАРАКТЕРИСТИКА РАБОТЫ

Актуальность исследования. Морские окуни рода *Sebastes* Cuvier, 1829 населяют преимущественно северную часть Тихого и Атлантического океанов [Барсуков, 1981 а]. Четыре их вида: *S. fasciatus* Storer, 1856 - американский морской окунь; *S. mentella* Travin, 1951 - клюворылый морской окунь (окунь-клювач, клювач); *S. norvegicus* Ascanius, 1772 (синоним *S. marinus*) - золотистый морской окунь; *S. viviparus* Krøyer, 1845 - малый морской окунь, обитающие в морях Северной Атлантики (СА) и смежного района Северного Ледовитого океана (СЛО), называют североатлантическими [Барсуков, 1981 а]. Морские окуни характеризуются обитанием в обширном ареале и различных биотопах на глубине 10-1250 м, протяженными миграциями, филогенетической молодостью и слабо изученными популяционными особенностями, служащими причиной повышенного внимания исследователей к ним [Литвиненко, 1985; Saborido-Rey, 1994; ICES, 2004; Monitoring beaked ... , 2013; Мельников, Глубоков, 2017].

Имеющиеся представления о видовой структуре морских окуней в СА и СЛО зачастую противоречивы или не изучены во многих районах [ICES, 2004; Melnikov, 2016]. Из-за сложности в идентификации симпатрически обитающих видов *Sebastes*, их объединяют в единые промысловые запасы [Valentin et al., 2006]. Результаты исследований *S. marinus* до 1970-х гг. относятся к сборному виду [Травин, 1951; Барсуков, Захаров, 1972]. Поэтому Международный совет по исследованию моря (ICES) определил задачу популяционных исследований окуней рода *Sebastes* с целью выделения реальных единиц их запасов.

Остра проблема познания структуры североатлантической популяции окуня-клювача, поскольку регулирование промысла, основанное до 2010 г. на концепции ее единства [Review of the ... , 2004; Бакай, Мельников, 2008; Мельников, Бакай, 2009 а], изменено из-за усиления позиции гипотезы наличия “двух популяций” в мезопелагиали морей СА [Population structure ... , 2010]. Обоснование неправомерности такого решения, ущемляющего рыболовные интересы России, стало актуальным. Не выявлены причины значительного снижения индексов численности этого вида в мезопелагиали СА, структура его

скоплений и миграции в Норвежском море и у побережья Канады [Monitoring beaked ... , 2013; Report WGRS ... , 2013]. Миграции, внутри- и межвидовая дифференциация других видов *Sebastes* в Северо-Западной Атлантике (СЗА) и морях СЛО остаются также малоизученными [ICES, 2004; Schmidt, 2005].

Межвидовая гибридизация и отбор среди морских окуней ограничивают потенциал генетико-биохимических данных в популяционных исследованиях [Яблоков, 1987; Comment on: Cadrin ... , 2011]. Паразитологический метод - принятый подход в изучении популяционной биологии рыб [Stock identification ... , 2005, 2014]. При использовании паразитов как индикаторов экологии хозяев, выявляются определенные преимущества [MacKenzie, 2002] по отношению к другим методам популяционной биологии рыб (морфометрический, генетико-биохимический, структура отолитов), где аккумуляция различий по вариабельности и частотам отдельных признаков является более длительным процессом. Специфичные паразиты могут служить и показателями “родства” хозяина [Бакай, 2013, 2020 а]. Однако до 1980-х гг. данные по паразитам окуней были фрагментарны, не позволяя применить их в таком качестве. Существовала проблема пищевого использования этих рыб, из-за наличия у них кожных новообразований невыясненной этиологии и заражения паразитами. Эти факторы определили актуальность исследований окуней *Sebastes* в СА и СЛО. Их результаты легли в основу комплексного (междисциплинарного) подхода [Яблоков, 1987; Stock identification ... , 2005; Parasites as biological ... , 2014] при изучении видовой структуры этой эволюционно молодой группы видов рыб.

Разработанность темы. До 1980-х гг. (начало наших исследований) большинство данных по паразитам и популяционной биологии морских окуней следует относить к сборному виду - *S. marinus*. Поэтому в работе использованы результаты собственных исследований и некоторые данные по районам у канадского побережья, где видовая идентификация окуней проведена по принятым “Методическим рекомендациям ...” [1984]. Результаты исследований подтвердили необходимость применения данных по паразитам в комплексе с популяционными характеристиками в изучении экологии, популяционной

структуры, миграций и филогении *Sebastes* в морях СА и СЛО [Бакай, 2012, 2013 а, 2020 а, б; Мельников, Бакай, 2006, 2009 а, б; Бакай, Мельников, 2008].

Попытки познания структуры скоплений окуня-клювача в мезопелагиали СА посредством отдельных методов - фенотипических и морфометрических признаков [Magnusson, Magnusson, 1995; Garabana, 2005], структуры и химического состава отолитов [Stransky et al., 2005], генетико-биохимического [Johansen, 2003; Строганов и др., 2009; Мельников и др., 2010] и других [ICES, 2004; Population structure ... , 2010] приводили к противоречивым результатам. Комплексный подход, основу которого составили паразитологические данные, указывает на недопустимость интерпретации результатов, полученных частным методом, не учитывающим эколого-популяционные особенности морских окуней [Бакай, Мельников, 2008; Мельников, Бакай, 2009 а, б; Бакай, 2020 а] и наличие у них межвидовой гибридизации [Comment on: Cadrin ... , 2011].

В других районах популяционные исследования окуней были ограничены работами по дифференциации и соотношению численности американского и клюворылого окуней, определения мест их репродукции, миграций и локальных группировок у побережья Канады [Барсуков и др., 1990; Saborido-Rey, 1994; Valentin et al., 2002; Use of parasites ... , 2003; Combining microsatellites ... , 2014]. Подобные задачи ставились в отношении клюворылого, золотистого и малого окуней в морях СЛО [Сорокин, 1977; Mukhina et al., 1992; Johansen et al., 2002; Drevetnyak et al., 2011; Monitoring beaked ... , 2013] и исландско-гренландском районе [Захаров, 1969 а, б; Stransky, 2000; ICES, 2004; Review of the ... , 2004].

Цель и задачи исследования. Цель работы - исследовать эколого-географические, биотопические и филогенетические особенности, популяционную структуру окуней рода *Sebastes* в Атлантическом и Северном Ледовитом океанах посредством паразитологических данных и материалов, полученных другими методами.

Для достижения этой цели были определены следующие **задачи**:

1. Изучить структуру, выполнить внутри- и межвидовой эколого-фаунистический, зоогеографический, онтогенетический, биотопический и батиметрический анализы состава сообществ паразитов морских окуней;

2. Исследовать гистологическую структуру и встречаемость пигментных образований на коже, особенности репродуктивного цикла у морских окуней;

3. Установить и обосновать популяционные фены, выявить паразитов-индикаторов эколого-популяционных особенностей окуней в морях СА и СЛО;

4. Изучить особенности биологии, распределения и жизненного цикла, популяционные параметры и существующие представления о видовой структуре морских окуней рода *Sebastes* в СА и СЛО;

5. Исследовать экологические, популяционные и филогенетические особенности морских окуней рода *Sebastes* в СА и СЛО по результатам анализа структуры сообществ их паразитов и данных, полученных другими методами изучения популяционной биологии рыб.

Научная новизна. Выявлены паразиты 54 видов у окуней в морях СА и СЛО, 40 из которых указаны впервые для этих хозяев, а три вида Мухозоа описаны как новые. Изучена структура сообществ паразитов окуней на большей части их ареалов. Доказана эффективность паразитологического метода в исследованиях эколого-популяционных и филогенетических особенностей, экологической дифференциации и миграций морских рыб. Обосновано, что паразитами-индикаторами могут служить виды, проявляющие половые и возрастные особенности заражения хозяина, а видоспецифичные паразиты могут являться показателями его родства.

Выявленные межвидовые, внутри- и межпопуляционные, географические отличия состава сообществ паразитов указывают на обусловленность видовой и внутривидовой экологической дифференциации окуней процессами их видообразования и жизненной стратегии. Установлено, что стабильные во времени и пространстве половая специфика встречаемости кожных пигментных образований и степени инвазии копеподой *Sphyrion lumpi* являются фенами североатлантической популяции окуня-клювача. Итоги географического анализа структуры сообществ паразитов клювача, популяционных характеристик и фенотипов позволили обосновать мнение о современном этапе филогенеза этого филогенетически наиболее молодого среди *Sebastes* вида, выраженном в заселении им мезопелагиали СА и Норвежского моря. Определены направления

миграций клювача и условия формирования его пелагических и придонных группировок в СА и СЛО. Установленное “донорство” североатлантической популяции клювача в отношении его норвежско-баренцевоморской популяции, вероятно, послужило ранее источником происхождения второй из них.

Определена гистологическая характеристика пигментных образований на коже окуня-клювача. Установлено, что нарушения оогенеза, приводящие к пропуску вымета предличинок самками клювача, выражены в значительной задержке развития или массовой резорбции ооцитов на начальном этапе их созревания. Первое характерно для впервые созревающих самок, второе - для крупных нерепродуктивных самок окуня.

Практическая значимость. Полученные данные актуальны при оценке места и роли выявленных группировок морских окуней в системе их видов. Представления о видовой структуре окуня-клювача востребованы при отстаивании позиции РФ по единицам запаса и регулированию его промысла. Структура сообществ паразитов и обоснованные фены впервые доказывают появление в начале 2000-х гг. миграции особей клювача североатлантической популяции в Норвежское море, служащей вероятной причиной снижения индексов его численности в мезопелагиали СА, отмеченного в 2007-2013 гг.

По итогам исследований автора, возобновлен промысел окуня-клювача в море Ирмингера, запрещенный Минздравом СССР из-за невыясненной этиологии его эктопоражений, и выработаны рекомендации Минрыбхоза СССР по использованию уловов пораженной рыбы (Приложение А). Результаты исследований вошли в три описания промысла окуня-клювача и четыре методических руководства. Руководство “Диагностика и регистрация ... ” принято в ИКЕС и применяется в ходе международных тралово-акустических съемок (ТАС) по оценке запасов клювача в мезопелагиали СА и СЛО (1999-2018 гг.). Данные по паразитам клювача - часть материалов “Государственного мониторинга водных биоресурсов” (Постановление Правительства РФ № 994).

Положения, выносимые на защиту:

1. Структура сообществ паразитов окуней рода *Sebastes*, обитающих в морях СА и СЛО, служит индикатором их эколого-популяционных

особенностей, внутривидовой и межвидовой экологической дифференциации, миграций и филогенетических особенностей.

2. В исследованной части ареалов окунь-клювач образует три популяции, золотистый окунь - две популяции и две формы популяционного ранга, американский окунь - шесть форм популяционного ранга, малый окунь - значительное количество форм популяционного ранга.

3. Окуню-клювачу североатлантической и норвежско-баренцевоморской популяций свойственно формирование устойчивых пелагических и придонных группировок. Мера различий состава сообществ паразитов и темпа полового созревания характеризуют степень обособленности этих группировок клювача, отражающую направление его филогенеза.

Степень достоверности. Достоверность результатов базируется на использовании стандартных методов исследований и обработки данных [Роскин, Левинсон, 1957; Инструкции ... , 1980, 2001; Быховская-Павловская, 1985], положениях экологической паразитологии [Догель, 1962; Беклемишев, 1970; Гаевская, 1984 б], популяционной экологии [Яблоков, 1982, 1987; Williams, MacKenzie, 2003], междисциплинарного подхода в изучении популяционной биологии [Stock identification ... , 2005] и корректной видовой идентификации *Sebastes* [Методические указания ...”, 1984]. Используются оригинальные данные экспедиционных и лабораторных исследований, сертифицированная оптика, судовые навигационная и гидроакустическая системы. Диагностика видов паразитов основана на материалах определителей, подтверждена данными других исследователей. Руководство “Диагностика и регистрация ...” [Бакай, Карасев, 1995] проверено многолетней практикой международного применения. Выводы по экологической дифференциации, популяционной биологии *Sebastes*, миграциям и филогении окуня-клювача не противоречат итогам генетических исследований [Алтухов, 1974; Johansen et al., 2002; Roques et al., 2002; Valentin, 2006; Строганов и др., 2009; Depth as ... , 2009; Рольский и др., 2017 и др.].

Апробация работы. Основные положения диссертации представлены на научных форумах. Международные: 1-я рабочая группа по “*Sphyrion lumpi*” (Гюстро, 1989), симпозиум НАФО по глубоководному рыболовству (Варадеро,

2001), сессии научного совета НАФО (Галифакс, 2001-2004), рабочая группа НЕАФК (Лондон, 2004, 2007, 2009-2012), конференции и исследовательские группы ИКЕС (Копенгаген, 1995, 1997, 1999-2012; Берген, 2004), симпозиумы Скандинавского общества паразитологов (Рейкьявик, 1994, 1999), конференции “Биология и систематика паразитов”, “Систематика и экология паразитов” и “Биоразнообразие паразитов” (Москва, 2006, 2014, 2018), “Паразиты Голарктики” (Петрозаводск, 2010), “MARESEU-2019” (Москва, 2019). Всероссийские конференции: “Проблемы изучения биоресурсов Северной Атлантики” (Мурманск, 1984, 1993), “По морской биологии” (Севастополь, 1988), IV и VI-VII конф. “Школа по теоретической и морской паразитологии” (Калининград, 2007, Севастополь, 2016, 2019), в рамках IV (Санкт-Петербург, 2008) и V (Новосибирск, 2013) съездов Паразитологического общества при РАН, “Современные проблемы экологии” [Тольятти, 2018], I конгресс ихтиологов России (Астрахань, 1997), I совещание по болезням гидробионтов (Бол. Утриш, 1986), межведомственное совещание по окуню-клювачу моря Ирмингера (Москва, 1986), сессии и заседания ученого совета “ПИНРО” (1990-2020 гг.).

Публикации. По теме диссертации опубликовано 67 работ, из которых 16 - статьи в изданиях, входящих в Web of Science и Scopus, 5 - в рекомендованные ВАК, 12 - в рецензируемых изданиях, 38 - в материалах конференций, 2 коллективных монографии, 4 методических руководства.

Структура и объем диссертации. Диссертация изложена на 360 стр. машинописного текста. Она состоит из шести глав, заключения, выводов и списка литературы, включающего 654 библиографических наименования. Работа иллюстрирована 119 рисунками, 48 таблицами и двумя приложениями.

Личный вклад автора. Работа является результатом исследований автора и основана на материалах морских экспедиций 1981-2015 гг., в которых он провел сбор и обработку ихтиологических, паразитологических и гистологических проб. Автором определена актуальность темы и реализованы задачи исследований, выполнены анализ данных и интерпретация результатов, создана и реализована оригинальная методика, выработаны рекомендации.

Благодарности. Автор искренне признателен сотрудникам Полярного филиала “ВНИРО” М.Ю. Калашниковой и В.И. Попову за помощь в сборе материалов, д.б.н. А.В. Гаевской, д.б.н. Л.В. Аникиевой, д.б.н. А.В. Долгову, д.б.н. Ю.С. Решетникову, к.б.н. А.Б. Карасеву, к.б.н. А.Ю. Рольскому за ценные рекомендации при подготовке работы, коллегам из “АтлантНИРО” - за помощь при идентификации Мухозоа. Творческий союз с д.б.н. С.П. Мельниковым (“ПИНРО”-“ВНИРО”), к.б.н. А.А. Махровым и к.б.н. В.С. Артамоновой (ИПЭЭ им. А.Н. Северцова РАН), профессором Г.Г. Новиковым (МГУ им. М.В. Ломоносова), д.б.н. С.П. Боговским (г. Таллин) позволил решить поставленные задачи. Признателен зарубежным коллегам S. Cadrin, C. Schmidt, J. Magnusson, F. Saborido-Rey, K. Nedreaas, T. Johansen, J. Rokicki за эффективное обсуждение проблем изучения популяционной биологии морских окуней.

СОДЕРЖАНИЕ РАБОТЫ

Глава 1 Краткая характеристика района и объектов исследований

Приведены данные по океанографии, биоэкологии, внутривидовой дифференциации североатлантических окуней. Так, их ареал охватывает моря СА и СЛО, где взаимодействуют течения системы Гольфстрим с арктическими водными массами, определяя положение фронтальных зон и апвеллингов, создающих повышенную биологическую продуктивность на акватории шельфа и батиали Баренцева моря, у побережья Норвегии, Исландии, Гренландии, Канады, в мезопелагиали СА и Норвежского моря [Дубравин, 2001; Food webs ... , 2006; Ожигин, Ившин, 2016]. Океанографические условия и рельеф дна способствуют видовой биотопической обособленности окуней, расширению их ареалов, формированию внутривидовых группировок [Литвиненко, 1985; ICES, 2004; Мельников, Бакай, 2006, 2009 б; Monitoring beaked ... , 2013].

Морские окуни *Sebastes* - яйцеживородящие придонно-пелагические рыбы шельфа, батиали и мезопелагиали субполярной и умеренной зон. Значительна роль течений в расселении пелагической молоди, миграциях, питании и образовании скоплений этих рыб [Захаров, 1969; Литвиненко, 1985; Боровков и др., 2005]. По мере роста и созревания при симпатрическом обитании видов окуней они отличаются батиметрическим распределением с перекрытием

диапазонов глубины. Так, в морях СЛО и СА у окуней в ряду видов малый → золотистый → клювач их обитание смещается на бóльшую глубину шельфа, в батиаль, а у последнего - и в мезопелагиаль. У побережья Канады такое смещение наблюдается в ряду видов американский → золотистый → клювач.

Репродуктивная изоляция видов окуней обусловлена их миграциями в свойственные каждой популяции районы спаривания, различными сроками созревания и спаривания [Сорокин, 1977; Литвиненко, 1985; Saborido-Rey, 1994; ICES, 2004]. Их спаривание проходит в августе-ноябре, а оплодотворение и созревание предличинок – в январе-мае. Таким образом, развитие гонад самцов идет по типу летненерестящихся рыб, а самок - зимненерестящихся. Американский и малый окуни спариваются и выметывают предличинок по всему ареалу, а окунь-клювач и золотистый - в батии Норвегии и банки Флемиш-Кап, в мезопелагиали и батии морей СА и Норвежского моря. Пелагическая молодь клюворылого и золотистого окуней переносится в потоках ветвей Северо-Атлантического течения (САТ), а американского окуня попадает в квазистационарные круговороты на шельфе Канады. У малого окуня она переносится на небольшие расстояния [Захаров, 1969 б; Сорокин, 1977; Литвиненко, 1985; Hureau, Litvinenko, 1987; ICES, 2004; Drevetnyak et al., 2011].

Представления о внутривидовой дифференциации морских окуней по многим районам противоречивы или не изучены. Согласно литературным данным, в ареале окуня-клювача могут существовать от одной до пяти (три в море Ирмингера, по одной в морях СЛО и у побережья Канады) его популяций [Review of the ... , 2004; Cadrin et al., 2010; Monitoring redfish ... , 2013 и др.] при наличии нескольких группировок у побережья Канады [Янулов, 1962; Литвиненко, 1985]. До 2016 г. обосновано существование двух его популяций - норвежско-баренцевоморской и североатлантической [Review of the ... , 2004; Monitoring redfish ... , 2013 и др.]. Ареал первой из них включает акваторию Баренцева моря и у побережья Норвегии, служащих ее выростной областью. Предположена принадлежность к этой популяции особей клювача в пелагиали Норвежского моря [Drevetnyak et al., 2011]. Североатлантическая популяция клювача населяет акваторию шельфа и батии у Гренландии, Исландии, Канады

и мезопелагиали СА [Павлов, 1992; Мельников, Бакай, 2007, 2009 б; Monitoring redfish ... , 2011]. Однако у этих популяций не изучены структура скоплений и миграции различного ранга, условия формирования внутривидовых группировок и взаимодействия между ними и между популяциями.

Одни исследователи не выявили достоверных различий в составе и характере распределения аллелей 9 ферментных локусов в пробах окуня-клювача из пелагиали морей Ирмингера и Норвежского [Строганов и др., 2009]. Согласно данным микросателлитного анализа структуры мтДНК [Stefansson et al., 2009], предположена генетическая близость клювача в пелагиали этих морей, а также окуня батиали Фарерских о-вов и Норвегии, на базе которой эти районы отнесены к ареалу единой метапопуляции окуня, населяющей моря СА и СЛО [Cadrin et al., 2010; Monitoring redfish ... , 2013]. Другие авторы [Johansen et al., 2000], напротив, установили значительное различие в распределении *MEP* генотипов клювача этих морей и значимые его морфометрические различия в районах батиали Норвегии, Исландии и Фарерских о-вов [Reinert, Lastein, 1992]. Некоторые исследователи [Genetic complexity ... , 2017; Geographic extent ... , 2017] по данным микросателлитного анализа выделили три генетически разнородных популяции этого вида окуней (моря СЛО, Ирмингера и СЗА).

По итогам анализа биологических, морфологических и генетических данных указано на обособленность скоплений окуня-клювача банок Большой Ньюфаундлендской (БНБ) и Флемиш-Кап [Алтухов, 1974; Saborido-Rey, 1994; Schmidt, 2005]. Предположено, что особи клювача в заливах Святого Лаврентия и Сагеней составляют единую популяцию и присутствуют две популяции вида, разделенные по глубинам в море Лабрадор [Combining microsatellites ... , 2014], связанные с “пелагической глубоководной” и “пелагической мелководной” популяциями, описанными в море Ирмингера [Cadrin et al., 2010]. Такое деление североатлантической популяции окуня-клювача на четыре части, включающие и “глубоководную придонную” в батиали Исландии, с непонятным их статусом породило дискуссии, длящиеся и в настоящее время [Monitoring ... , 2013].

Популяционные исследования американского окуня на акватории шельфа Канады были ограничены попытками его дифференциации от особей клювача и

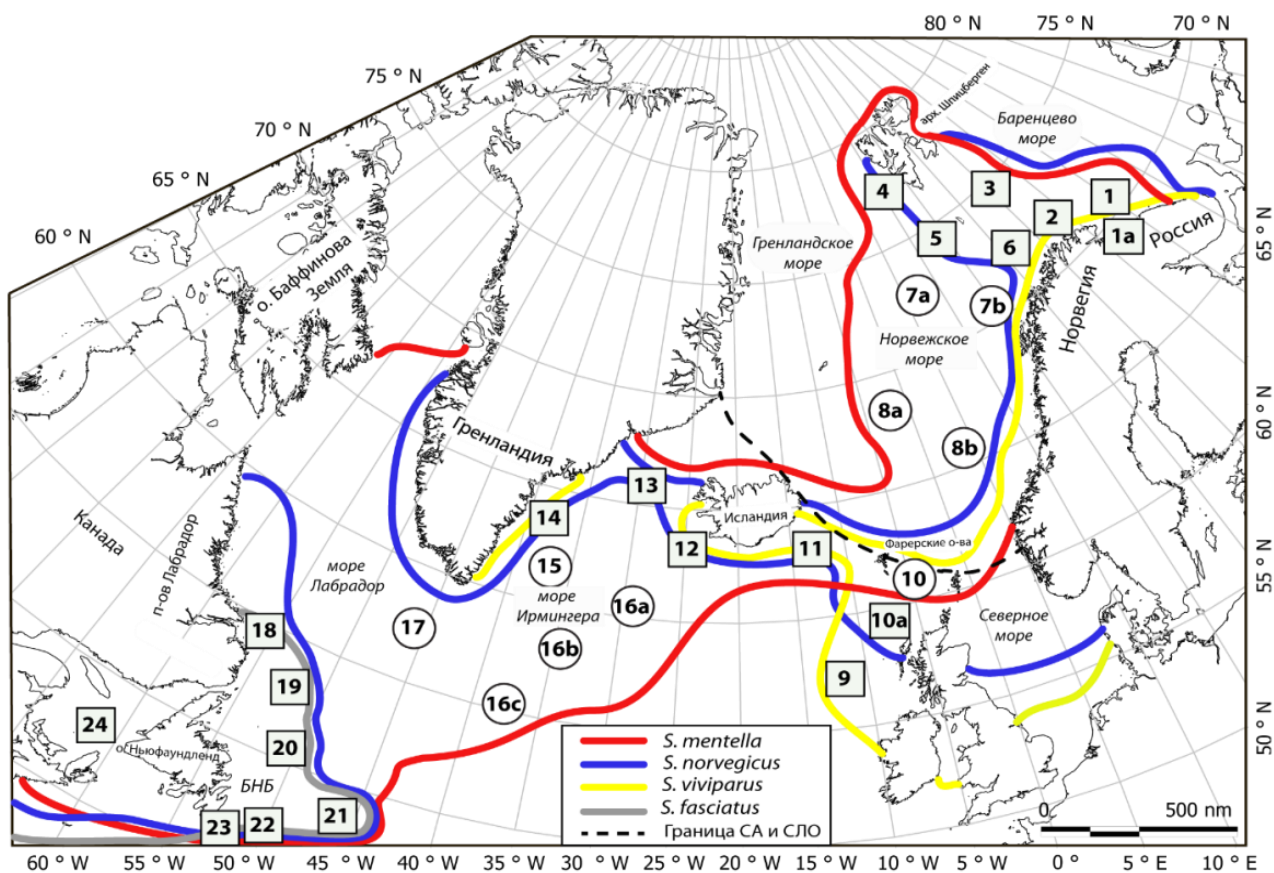
их совместных гибридов, соотношения их численности по районам, определения мест репродукции, вероятных миграций, локальных группировок. Последних предполагалось наличие до 10 единиц [Templeman, 1980; Барсуков и др., 1990; St.-Pierre, Lafontaine, 1995; Saborido-Rey, 1994; Roques et al., 2001; Valentin et al., 2002; Schmidt, Trautner, 2004]. Итоги комплексного микросателлитного и морфометрического анализов [Combining microsatellites ... , 2014] показали наличие высоко дифференцированной популяции окуня во фьорде Бонн Бэй у западного побережья Ньюфаундленда и слабую структурированность этого вида на акватории, включающей БНБ, заливы Святого Лаврентия и Мэн. Видовая структура американского окуня в меньшем масштабе, выявленная посредством генетического (залив Святого Лаврентия + Канал Лаврентия) и морфометрического (залив Мэн) анализов требует дальнейших исследований [Combining microsatellites ... , 2014]. Специализированных генетических исследований этого вида на акватории банки Флемиш-Кап не проводилось.

Обосновано существование двух популяций золотистого окуня, одна из которых обитает в Баренцевом и Норвежском морях [Захаров и др., 1977 а; Drevetnyak et al., 2011], другая – в гренландско-исландском регионе [Magnusson, Hallgrimsson, 1964; Marty, 1965; Захаров и др., 1977 а]. Их обособленность подтверждена итогами анализа 12 микросателлитных локусов [Cryptic *Sebastes norvegicus* ... , 2017]. Доказательные популяционные сведения об этом виде в районах СЗА, где он обитает на акватории банок Флемиш-Кап и БНБ [Захаров и др., 1977 а; Atkinson, 1987; Schmidt, 2005], не обнаружены.

Убедительные данные о видовой структуре малого окуня отсутствовали. Результаты исследований аллозимных локусов и спектров гемоглобина этого вида указывают на принадлежность его группировок у берегов Исландии и Норвегии к разным популяциям, а также на генетическую неоднородность его особей из районов у западного побережья Норвегии [Johansen et al., 2002].

Глава 2 Материалы и методы исследований

В основу работы положены материалы, полученные в 29 районах СА и СЛО в 1981-2019 гг. по морским окуням всех четырех видов (рисунок 1).



1 - побережье Мурмана, 1а - Ура-губа; 2 - побережье Норвегии, 3 - запад Баренцева моря, 4 - Западный Шпицберген; 5 - Медвежинская банка, 6 - район Копытова, 7аb-8аb - пелагиаль Норвежского моря, 9 - банка Роколл, 10 - Фарерские о-ва, 10а - Шотландия, 11-12 - Исландия, 13-14 - Гренландия, 15 - пелагиаль зоны Гренландии, 16аbс - пелагиаль открытой части моря Ирмингера; 17 - пелагиаль моря Лабрадор, 18 - банка Гамильтон, 19 - Северная Ньюфаундлендская банка, 20 - северо-восток Большой Ньюфаундлендской банки (БНБ); 21 - банка Флемиш-Кап; 22-23 - юг БНБ; 24 - залив Святого Лаврентия

Рисунок 1 - Схематическое изображение границ ареалов окуней рода *Sebastes* в морях СА и СЛО [по: Барсуков, 2003; Garabana, 2005; Рольский, 2016] и районы (1-23) отбора проб (□ - придонные, ○ - пелагические) для исследований

Пробы рыб отобраны из уловов донным и пелагическим травами, взятыми на глубине 100-1000 м в 34 рейсах научно-исследовательских и промысловых судов, преимущественно, в ходе тралово-акустических съемок (ТАС) в июне-августе 1982-2018 гг. и ихтиопланктонных съемок (ИПС) в апреле-мае 1985-1995 гг. Применялись сертифицированные оптика, судовые гидроакустические и навигационные системы. Видовая идентификация окуней в морях СА и СЛО выполнена согласно соответствующим “Методическим указаниям ...” [1984].

Районирование акватории исследований основано на общепринятых данных [Карта промысловых ... , 1957; Границы океанов ... , 2000; Ожигин,

2016]. Принята систематика окуней подсемейства Sebastinae, предложенная Барсуковым [2003]. Возраст рыб определен по чешуе и отолитам [Чугунова, 1959; Суркова, 1960]. Гистологические исследования [Роскин, Левинсон, 1957] проб кожи окуня-клювача выполнены в Институте экспериментальной и клинической медицины (г. Таллин). Паразитологическое вскрытие проведено по принятому методу [Быховская-Павловская, 1985], регистрация эктопоражений (пигментные пятна, копепода *S. lumpi*) - по оригинальной методике [Бакай, Карасев, 1995]. Таксономический состав фауны паразитов представлен согласно WoRMS [ER, сентябрь 2019 г.]. Сбор и обработка материалов (таблица 1) осуществлены согласно принятым методам [Инструкции ... , 1980, 2001].

Таблица 1 - Объем собранного и обработанного материала по окуням рода *Sebastes* в морях Северной Атлантики и Северного Ледовитого океана

Виды исследований	Исследовано по видам морских окуней, экз. рыб			
	клювач	золотистый	американский	малый
Полное паразитологическое вскрытие	1689 / 669**	96 / 261	110 /	100 / 76
Частичное паразитологическое вскрытие	425 / 662	95 / 83	250 /	125 / 85
Регистрация эктопоражений	123885 / 24965	133 / 247	2310 /	452 / 336
Измерение длины тела (TL), см	152611 / 81388	133 / 247	2310 /	452 / 336
Определение пола	152611 / 81388	133 / 247	2310 /	52 / 336
Определение возраста	17876 / 5978	96 / 261	110 /	/
Определение темпа полового созревания	100066 / 59485			
Определение темпа роста	4244 / 757			
Анализ питания	14119 / 7214	141 / 314	360 /	225 / 161
Гистологический анализ яичников	132 / 88			
Гистологический анализ пигментных пятен	103 /			
Определение частоты аллеля <i>MEP-2*60</i>	131 /			

** перед чертой - в морях Северной Атлантики, после черты - в Северном Ледовитом океане

При изучении нагульного, выростного и репродуктивного ареалов, разноса личинок, географического и батиметрического распределения морских окуней и океанографических условий использованы данные отечественных ИПС, отечественных и международных ТАС, в большинстве из которых участвовал автор. Участки репродукции морских окуней в районах батиали Норвегии и мезопелагиали СА указаны по литературным и собственным данным [Mukhina et al., 1992; Бакай и др., 1993; Saborido-Rey, Nedreaas, 1998; Мельников, Попов, 2009], а в пелагиали Норвежского моря - по собственным наблюдениям.

Показателями степени заражения паразитами служили: *экстенсивность инвазии* (ЭИ) - доля рыб, зараженных паразитом данного вида (% от

исследованных); *индекс обилия* (ИО) - число паразитов данного вида, приходящихся на одну исследованную рыбу [Parasitology meets ecology ... , 1997]. Значимость различий (p) в ЭИ паразитами и встречаемости пигментных пятен оценивали по тесту критерия значимости (χ^2) при $p < 0,05$ [Бреев, 1976].

При анализе разнообразия совокупностей инфрасообществ паразитов окуней различных размерных групп определены индексы Шеннона и Симпсона [Мэгарран, 1992]. Компонентное сообщество паразитов формирует сумма совокупностей инфрасообществ паразитов всех возрастных групп популяции хозяина [Пугачев, 2000; Дугаров, Пронин, 2013].

В основу экологического анализа структуры сообществ паразитов положен метод экологических группировок, предложенный Андрияшевым [1979] и Гаевской [1984 б]. Принадлежность паразитов к зоогеографическим и экологическим комплексам определена по литературным данным [Зубченко, 1993; Lile et al., 1994; Hemmingsen, McKenzie, 2001] и итогам собственных исследований. Для анализа географической структуры сообществ паразитов окуней рассчитаны меры сходства (L_0) их состава на основе коэффициента Сёрнсена-Чекановского по “взвешенному парно-групповому методу” [Бейли, 1970; Андреев, Решетников, 1977, 1978] и итоги расчетов по методу анализа главных компонент [Коросов, Горбач, 2010]. Анализ темпа полового созревания окуня-клювача проведен по общей длине (TL) его массового (50 %) созревания. Принято положение о том, что степень обособленности сравниваемых групп рыб имеет обратную зависимость от значений L_0 и прямую зависимость от величины отличий темпа полового созревания их особей [Animal personality ... , 2015].

Применена концепция паразитологического метода в изучении популяционной биологии рыб [Коновалов, 1971; MacKenzie, 1983]. Принцип альтернативности заражения паразитом-индикатором заключается в обычном его присутствии у рыб одной группировки при отсутствии или редкой встречаемости в другой. О филогенетической молодости видов *Sebastes* судили по сравнительной молодости отношений в системе “паразит - хозяин”, имеющей обратную зависимость доли (%) специфичных видов паразитов от всего их сообщества [Беклемишев, 1970]. Обоснованные автором фены [в понимании

Яблокова, 1982] пелагической группировки североатлантической популяции окуня-клювача выражены в стабильных во времени и пространстве значимых различиях во встречаемости кожных пигментных образований у самцов и самок окуня и дискретности частоты и значимой половой дифференциации степени его зараженности копеподой *S. lumpi* [Бакай, 2000, 2011, 2013, 2014, 2015].

Комплексный подход в популяционных исследованиях [Яблоков, 1987; Stock identification ... , 2005] включал использование материалов по структуре сообществ паразитов, фенам, популяционным и океанографическим параметрам, генетико-биохимическим и морфометрическим данным, мечению окуней.

Понятие “популяция” принято как элементарная самовоспроизводящаяся и эволюционирующая группировка вида, занимающая определенную экологическую нишу и имеющая преимущественно внутригрупповой обмен генами [Майр, 1968; Мина, 1986; Яблоков, 1987; Тимофеев-Ресовский и др., 1973; Глубоковский, 1995; Животовский, 2016]. “Форма популяционного ранга” - группа особей одного вида с очевидным воспроизводством, но недоказанной его постоянством и длительностью [Яблоков, 1987]. Группировки окуней - группы особей одного вида, имеющие определенную обособленность, вызывающую снижение обмена потоков генов между ними. Особей клювача в возрасте массового полового созревания и старше (> 6 лет, $TL > 26$ см), обитающих в пелагиали Норвежского моря и СА, относим к его “пелагическим группировкам”, а распределяющихся в смежных районах батиали Норвегии, Гренландии, Исландии и Канады (кроме банки Флемиш-Кап) - к “придонным группировкам” [Мельников, Бакай, 2009 б; Бакай, Попов, 2017; Бакай, 2020 а].

Глава 3 Таксономическая, гостальная и эколого-географическая характеристика паразитов морских окуней

По результатам исследований определена структура сообществ паразитов окуней рода *Sebastes* на большей части их ареалов в морях СА и СЛО. Автором обнаружены паразиты 54 видов, относящихся к 10 классам, восьми типам из трех царств. С учетом литературных данных, фауна паразитов окуней в морях СА и СЛО составила 87 видов из 41 семейства, 19 отрядов, 14 классов (таблица 2).

Таблица 2 - Таксономический состав фауны паразитов окуней рода *Sebastes* в морях СА и СЛО

Класс	Число отрядов	% от числа отрядов	Число семейств	% от числа семейств	Число родов	% от числа родов	Число видов	% от числа видов
Microsporea	2	10,6	2	4,8	4	6,7	4	4,5
Kinetoplastea	1	5,3	1	2,4	1	1,7	1	1,1
Tremomonadea	1	5,3	1	2,4	1	1,7	1	1,1
Conoidasida	1	5,3	1	2,4	1	1,7	4	4,6
Мухозоа	1	5,3	4	9,8	6	10,0	13	15,0
Monogenea	1	5,3	1	2,4	1	1,7	3	3,4
Cestoda	3	15,4	7	17,2	9	14,9	12	13,5
Trematoda	1	5,3	10	24,4	16	26,8	21	23,9
Chromadorea	1	5,3	3	7,4	6	10,0	8	9,2
Еоacanthocephala	1	5,3	1	2,4	1	1,7	1	1,1
Palaeacanthocephala	2	10,6	3	7,4	3	5,0	6	7,0
Clitellata	1	5,3	1	2,4	2	3,4	2	2,4
Hexanauplia	2	10,6	5	12,2	8	13,0	10	12,0
Malacostraca	1	5,3	1	2,4	1	1,7	1	1,1
Итого	19	100	41	100	60	100	87	100

Представлены гостальная, таксономическая и эколого-географическая характеристики паразитов всех 87 видов, сведения по встречаемости и локализация их у окуней, основанные на собственных и литературных данных.

Глава 4 Экологические и зоогеографические особенности формирования сообществ паразитов морских окуней

Большинство паразитов окуней - распространенные гетероксенные виды. *Myxidium obliquelineolatum*, *Leptotheca adeli*, *L. macroformis*, *Pseudoalataspora sebastei* (Мухозоа), *Chondracanthus nodosus*, *Peniculus clavatus* и *Sphyrion lumpi* (Hexanauplia) специфичны роду *Sebastes* в морях СА и СЛО [Казаченко, 1986; Бакай, Груднев, 2009; Бакай, 2017]. Виды паразитов по встречаемости у окуней, разделены на три группы: обычных (12 видов), относительно редких (26 видов), очень редких или случайных (49 видов). Виды двух первых групп формируют общий облик сообществ паразитов, а шесть видов, наиболее часто и постоянно встречающиеся у окуней во всех районах, образуют их “ядро” [Бакай, 2017].

Эколого-трофический фактор является ведущим при формировании “ядра” и общего облика свойственных планктофагам сообществ паразитов морских окуней. Это обусловлено преимущественным питанием планктонными

беспозвоночными (Euphausiacea, Calanoida, Hyperiidea) не только молоди, но и окуней старшего возраста [Захаров и др., 1977 а, б; Бакай, Мельников, 2008; Долгов, 2016], служащими промежуточными хозяевами в жизненных циклах многих морских гельминтов [Scott, 1969; Smith, 1971, 1983; Køie, 1981, 1993; Gibson, Bray, 1986; Marcogliese, 1992; Jakson et al., 1997]. Окуням в старшем возрасте свойственно потребление в пищу и мелких планктоядных рыб (мойва, миктофиды, молодь рыб), от которых они также приобретают некоторых распространенных гельминтов [Полянский, 1958; MacKenzie, 1979; Køie, 1993, 1995, 2000; Marcogliese, 1992], способствуя росту зараженности ими окуней.

“Ядро” и общий облик сообществ паразитов морских окуней большинства районов стабильно сформированы, главным образом, видами арктическо-бореального (51 %) и бореального (37 %) зоогеографических комплексов, свидетельствуя о приуроченности этих рыб к обитанию в районах смешения потоков вод арктического и атлантического происхождения. Доля арктическо-бореальных видов паразитов максимальна (57 % от общего числа) у окуня-клювача, вопреки мнению некоторых исследователей [Барсуков, 1981 а; Monitoring beaked ... , 2013], указывающих на его обитание в бореальных водах.

При значительном сходстве состава сообществ паразитов морских окуней, их видовые особенности выражены в соотношении количества видов паразитов различных экологических комплексов (рисунок 2), что обусловлено биотопической приуроченностью этих видов хозяев.

Биотопическая приуроченность морских окуней определена процессами их видообразования, выраженными в ряду видов малый → золотистый → клювач в морях СЛО и СА, а также ряду видов окуней американский → золотистый → клювач у канадского побережья в уходе на бóльшую глубину шельфа, в батиаль и мезопелагиаль [Литвиненко, 1985; Saborido-Rey, 1994].

Указанные особенности экологической дифференциации окуней в морях СА и СЛО согласуются с итогами молекулярно-генетических исследований, в ходе которых изучена последовательность контрольного региона мтДНК у видов *Sebastes* [Рольский и др., 2017]. Показано, что на медианной сети гаплотипов, характеризующей процесс видообразования и дифференциации морских окуней

в ряду их видов малый → американский → золотистый → клювач, последний является филогенетически наиболее молодым.

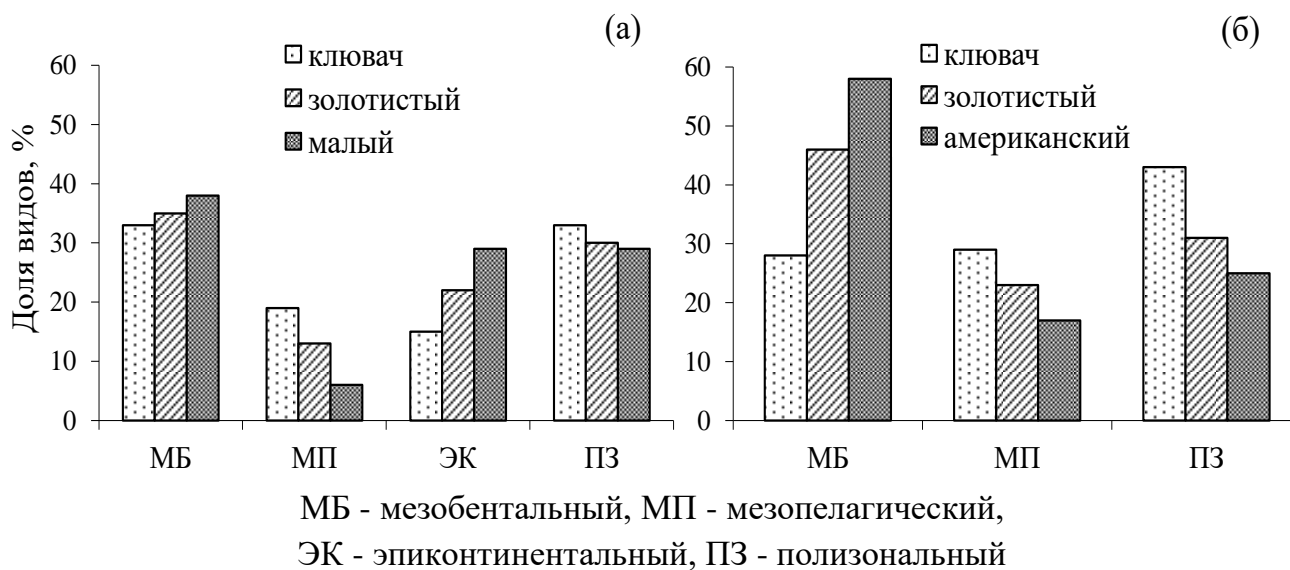


Рисунок 2 - Доля (%) видов паразитов различных экологических комплексов у трех видов *Sebastes* в юго-западной части Баренцева моря (а) и на банке Флемиш-Кап (б)

Такую последовательность видообразования окуней подтверждают итоги анализа сравнительной молодости отношений в системе “паразит - хозяин”. Она имеет обратную зависимость доли специфичных хозяину видов паразитов от общего их числа и характеризует относительный филогенетический возраст видов морских окуней [Беклемишев, 1970] (рисунок 3).

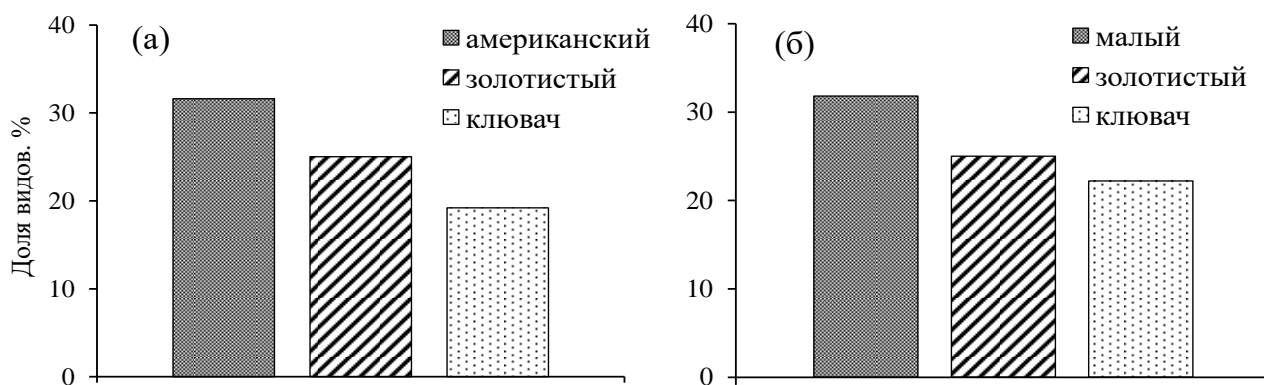


Рисунок 3 - Доля (%) специфичных роду *Sebastes* видов паразитов от общего их количества у морских окуней в СЗА (а), СВА и СЛО (б)

Возрастное формирование разнообразия совокупности инфрасообществ паразитов определяется трофическими условиями района и биотопа, видовой и популяционной эколого-трофической специализацией окуней на этапах их онтогенеза. Потеря связи клювача с придонными биоценозами в результате

онтогенетической миграции его раносозревающих особей из выростных акваторий Гренландии и Баренцева моря в мезопелагиаль морей Ирмингера и Норвежского приводит к уменьшению разнообразия паразитофауны (индекс Шеннона снижается с 1,6 до 0,6) [Мельников, Бакай, 2009 б; Бакай, 2011]. Это обусловлено сужением трофического спектра окуня-клювача из-за исключения из рациона придонных ракообразных и повышением роли гиперид, эвфаузиид, креветок, планктонных рыб и головоногих моллюсков. Однако смена окунем биотопа не приводит к кардинальным изменениям состава его паразитофауны.

Значимые изменения состава сообществ паразитов окуня-клювача по всей глубине (100-1000 м) его обитания в мезопелагиали моря Ирмингера отсутствуют. Его формирование здесь обусловлено суточными вертикальными миграциями, разнообразием пищевых объектов и возрастной трансформацией трофических приоритетов окуня-клювача [Бакай, Мельников, 2008].

Географическая специфика функционирования паразитарной системы “копепода *Sphyrion lumpi* - окунь-клювач” указывает на действие двух центров инвазии клювача этой копеподой - мезопелагиаль СА и Норвежского моря (рисунок 4). Стабильные во времени и пространстве дискретность и значимые половые различия степени инвазии этим паразитом при отсутствии значимых их межгодовых колебаний, свойственные только пелагической группировке североатлантической популяции клювача (рисунок 4 а), позволили обосновать такую специфику в качестве фона этой группировки [Бакай, 2011, 2013, 2014].

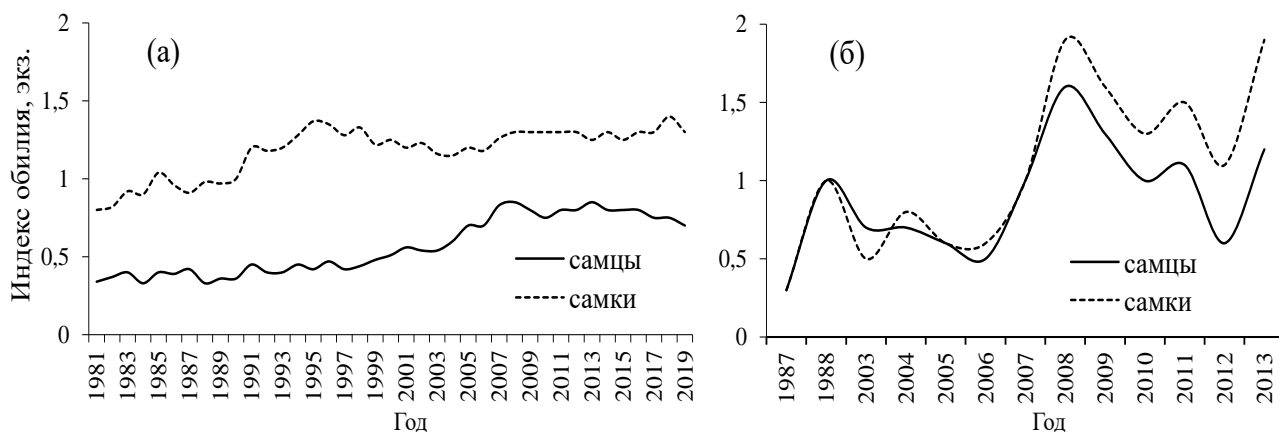


Рисунок 4 - Индекс обилия инвазии окуня-клювача копеподой *Sphyrion lumpi* в пелагиали моря Ирмингера (а) и северной части Норвежского моря (б) в 1981-2019 гг.

Глава 5 Пигментные образования и особенности репродуктивного цикла как индикаторы популяционной структуры

Пигментные образования на коже окуня-клювача представляли до 1980-х малоизученный феномен (рисунок 5). Предпринята единственная попытка [Priebe, 1965] описания гистологической структуры черных пятен у окуня.

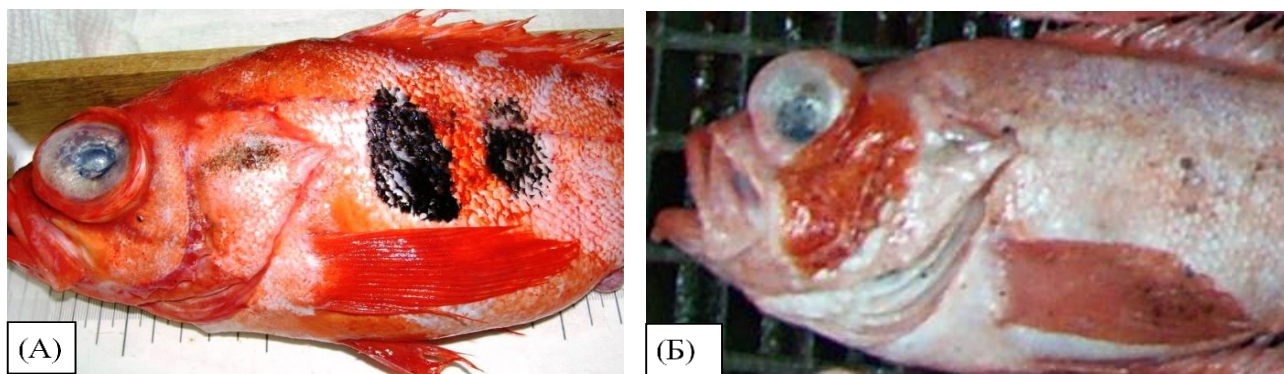


Рисунок 5 - Обычная локализация и окраска пигментных образований на теле самок (А) и самцов (Б) окуня-клювача в мезопелагиали морей Северной Атлантики

Актуальность исследований вызвана отсутствием оценки безопасности для человека продукции с такой патологией, приводящим к выбраковке до 30 % уловов и запрету промысла окуня. Нами впервые дана гистологическая характеристика красно-оранжевых и черных пигментных образований на теле клювача, обитающего в пелагиали морей СА [Бакай и др., 1987]. Черные образования (пятна) диагностированы как поверхностный и глубокий меланоз кожи. Последний присутствовал в пятнах площадью $> 10 \text{ см}^2$. Красно-оранжевые пятна представляют собой птеринофороз кожи. Птеринофоромы и смешанные хроматофоромы обнаруженного типа описаны в литературе впервые [Bogovski, Vakai, 1989]. Установлена способность пигментных пятен увеличиваться в размерах в течение жизни окуня. Большинство опухолей пигментной ткани (у 0,01 % рыб) обнаружены в пятнах площадью $> 20 \text{ см}^2$. Гистологическая картина пигментных аномалий у клювача позволяет считать поверхностный меланоз проявлением диффузной гиперплазии пигментной ткани, глубокий меланоз - очаговой гиперплазией, а опухоли пигментной ткани - доброкачественными опухолями [Боговский, Бакай, 1989], развитию которых способствует и само старение окуня. Такая последовательность стадий меланоза и птеринофороза

соответствует представлениям об онкогенезе у животных [Шабад, 1967]. У молоди клювача и других видов морских окуней это явление не встречено.

Установлена стабильная во времени и пространстве половая специфика встречаемости и локализации кожных пигментных образований у клювача в мезопелагиали морей СА. Их встречаемость у самок окуня повсеместно и на всех глубинах выше, чем у самцов, в среднем 1,8 раза (рисунок 6 а). Пятна у самок локализуются в 97 % случаев на боках тела, а у самцов - на голове и плавниках (см. рисунок 5) [Бакай, 2000, 2011, 2015]. Похожие пигментные образования присутствуют реже у клювача в пелагиали и батииали Норвежского моря, имея различия во встречаемости по районам. Так, в пелагиали северной части моря до 2008 гг. пигментные пятна отмечены у 2,7 % рыб со схожей их частотой у самцов и самок окуня. В 2008-2013 гг. встречаемость пятен у рыб в пелагиали выросла в 1,7 раза и стала значимо доминировать у самок (рисунок 6 б).

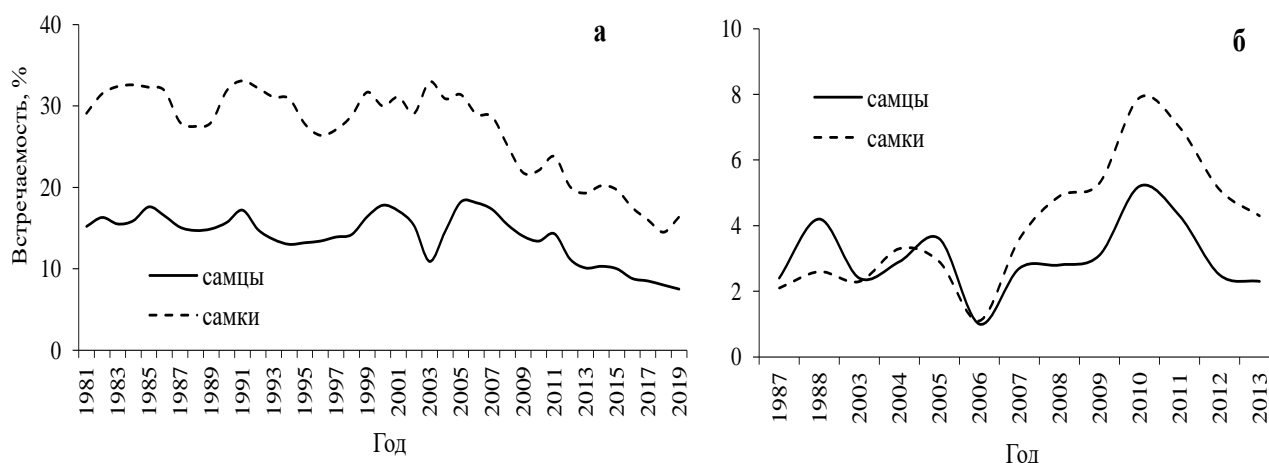


Рисунок 6 - Встречаемость кожных пигментных образований у окуня-клювача в мезопелагиали морей Ирмингера (а) и северной части Норвежского (б) в 1981-2019 гг.

В юго-западной части Норвежского моря пигментные пятна отмечены в 2006-2013 гг. у 5,0 % самцов и 11,4 % самок окуня. Их доминирование у самок всех возрастных групп и половая локализация были, как и в мезопелагиали СА. Встречаемость этого явления у клювача в других районах составляла 0-5 %.

Таким образом, долговременная (не позже 1960-х гг.) [Jones, 1969] и стабильная в пространстве встречаемость пигментных пятен с неизменным соотношением их частоты у половозрелых самцов и самок окуня-клювача всех возрастных групп только в мезопелагиали СА позволила обосновать такую специфику этого явления в качестве второго фена [в понимании Яблокова, 1982]

пелагической группировки североатлантической популяции окуня [Бакай, 2015]. Валидность этого фена, являющегося проявлением генотипического своеобразия этой группировки окуня, подтверждена итогами совместного использования обоих фенов и анализа географической структуры состава сообществ его паразитов. Вероятно, этот феномен вызван значительным уровнем межвидовой (род *Sebastes*) гибридизации окуня-клювача этой популяции [Hybridization of ..., 2011, 2013; Geographic extent ... , 2017], обуславливающей повышение его фенотипического разнообразия [Арефьев, Лисовенко, 1995].

В связи с новыми данными о большой доле (10-80 %) самок морских окуней в СА, пропускающих очередной вымет предличинок, и крупных нерепродуктивных особей [ICES, 2004] нами впервые дана гистологическая характеристика гонад крупных самок окуня-клювача (*TL* 41-48 см), не участвующих в размножении [Особенности репродуктивного цикла ..., 2017]. Причиной сбоя развития их яичников служит постоянная резорбция ооцитов на начальном этапе трофоплазматического роста. У клювача североатлантической популяции также массово присутствуют самки с нарушениями оогенеза, приводящими к пропуску сезона размножения или неучастию в репродукции. Первым из них свойственна значительная задержка развития ооцитов, характерная для впервые созревающих самок, вторым - массовая резорбция у повторно созревающих рыб этой популяции окуня. Предложена расширенная шкала зрелости гонад самок окуня-клювача, дополненная стадиями, характеризующими рыб, пропускающих сезон размножения, и крупных особей, не участвующих в воспроизводстве [Методическое руководство ..., 2015].

Глава 6 Популяционная структура и филогенетические особенности окуней в морях СА и СЛО

6.1 Происхождение окуней в морях СА и СЛО

Итоги сравнительного анализа указывают на значительное (в 3,2 раза) преобладание доли (25,6 %) специфичных роду *Sebastes* паразитов у окуней в Тихом океане, по сравнению с 8,0 % в морях СА и СЛО. Вторым из них характерна меньшая доля специфичных видов и в высокоспециализированных

классах паразитов (Мухозоа, Monogenea, Hexanauplia) при отсутствии специфичности среди гельминтов [Бакай, 2013]. Это указывает на относительную молодость отношений в системе “паразит - хозяин” у окуней в морях СА и СЛО. Наряду с этим, большое разнообразие (более 100 видов) *Sebastes* в Пацифике [Снытко, 2001] соответствует гипотезе Барсукова [1981 а] о филогенетической молодости и тихоокеанском происхождении *Sebastes* в Атлантике и СЛО. Одним из тихоокеанских предков окуней *Sebastes* в морях СА мог являться *S. iracundus* (Jordan et Starks, 1904), на что указывают их экологическое сходство [Снытко, 2001] и наличие общей специфичной североатлантическим окуням копеподы *S. lumpi* [Бакай, 2013].

6.2 Применение паразитологического метода

Паразитологические данные дают ценную информацию для обоснования дифференциации группировок рыб, а в комплексе со знаниями популяционных параметров объекта позволяют выявить особенности его экологии, видовой структуры и филогенеза [Гаевская, Ковалева, 1986; Stock identification ... , 2005].

По итогам эколого-географического анализа состава сообществ паразитов морских окуней выделены 10 видов, в различной степени отвечающих требованиям, предъявляемым к паразитам-индикаторам: специфичные роду *Sebastes* в морях СА и СЛО Мухозоа пяти видов, моногенея *Microcotyle caudata*, копеподы *S. lumpi* и *Chondracanthus nodosus*, а также встречающиеся и у других рыб личинки нематоды *Anisakis simplex* и цестоды *Hepatoxylon trichiuri*.

Автором развиты положения паразитологического метода: паразитами-индикаторами экологии хозяина являются виды, используемые как по принципу альтернативности заражения [Коновалов, 1971], так и проявляющие возрастную (нематода *A. simplex* l.) и половую (копепода *S. lumpi*) специфику инвазии хозяина [Бакай, 2013, 2018]. Структура сообществ паразитов и отдельные их виды служат не только индикаторами экологической дифференциации хозяина, но видоспецифичные паразиты могут быть и показателями его “родства”. Так, многолетняя стабильность значимых половых различий инвазии окуня-клювача специфичной ему копеподой *S. lumpi* служит феном его североатлантической

популяции [Бакай, 2011, 2013, 2020 а]. В этом проявляются преимущества применения паразитологических данных по сравнению с другими подходами в популяционной биологии (морфометрический, генетико-биохимический и др.), где аккумуляция различий по вариабельности и частотам отдельных признаков является процессом значительно более длительным и консервативным.

6.3 Популяционная характеристика окуня-клювача

По итогам расчета мер сходства (L_0) состава сообществ паразитов клювача, исследованного на большей части ареала (рисунок 7), выделены два кластера. Первый из них включает районы 1-7ab, 8b и 10, второй - 11-23 и 8a (рисунок 8).

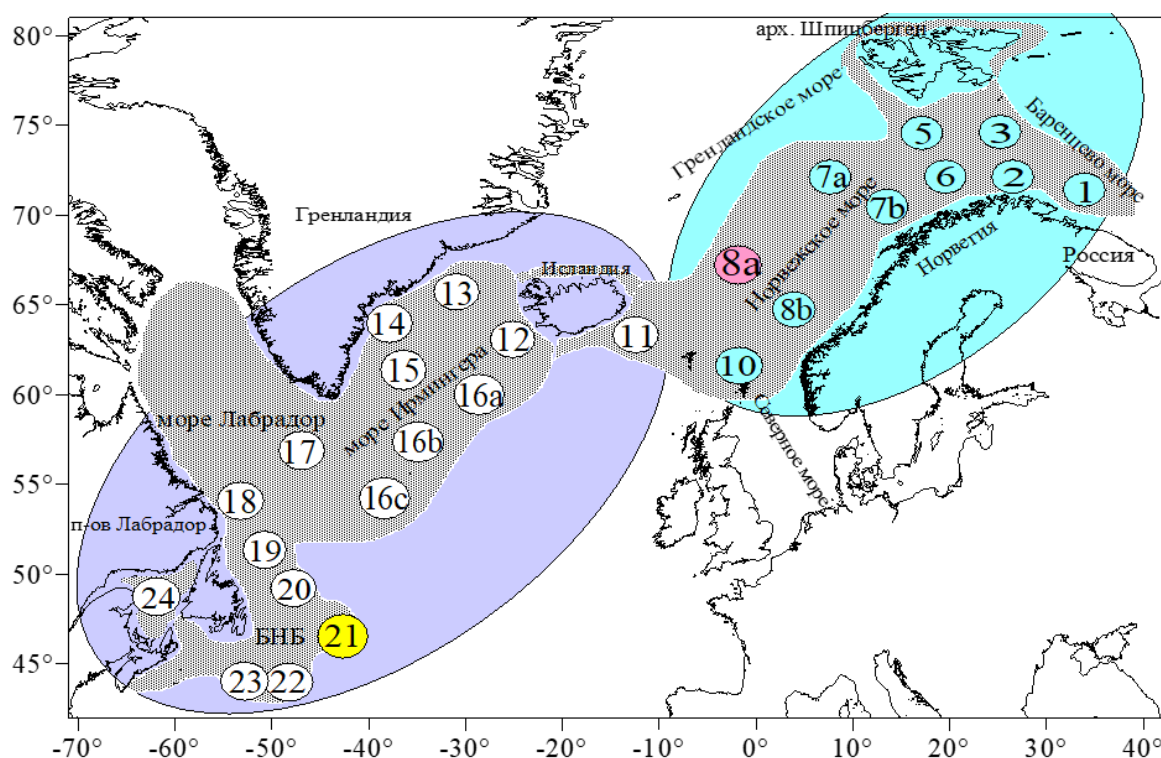


Рисунок 7 - Ареал окуня-клювача *Sebastes mentella* в морях СЛО и СА и кластеризация районов по сходству (L_0) состава сообществ его паразитов

Географическая структура сообществ паразитов клювача, рассчитанная по методу главных компонент, сформирована теми же группами районов (рисунок 9), указывая на обособленность от них района 21 (банка Флемиш-Кап).

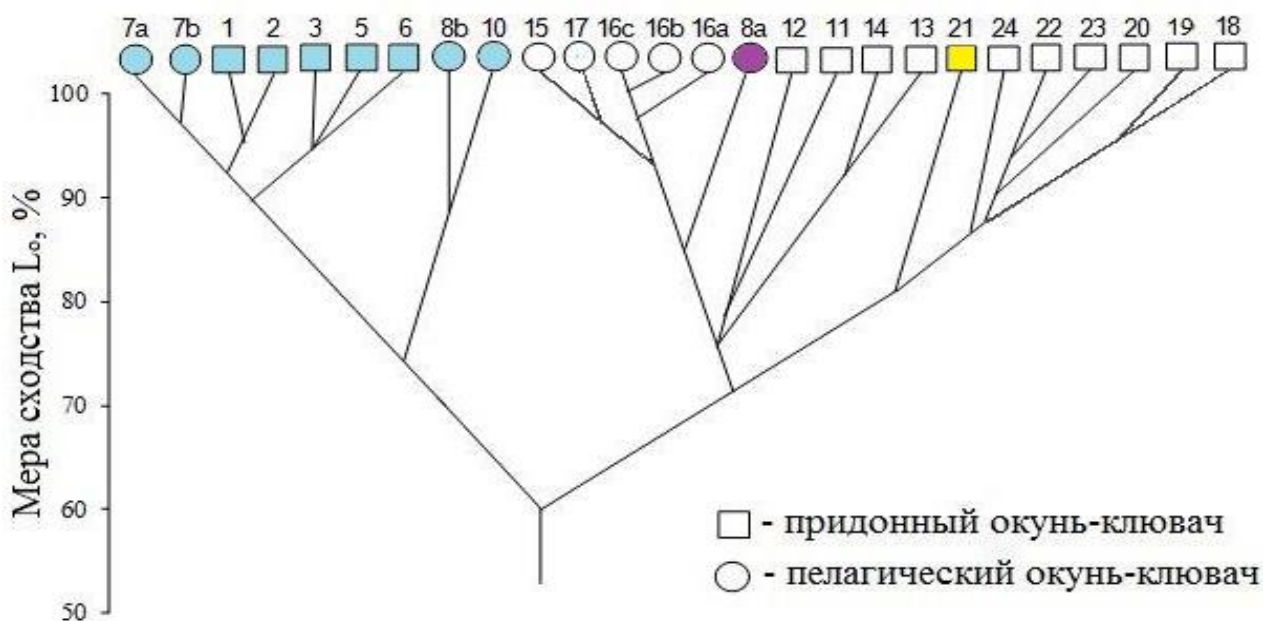


Рисунок 8 - Дендрограмма сходства (L_0) состава сообществ паразитов окуня-клювача 26 районов морей СА и СЛО. Обозначение районов как на рисунке 7

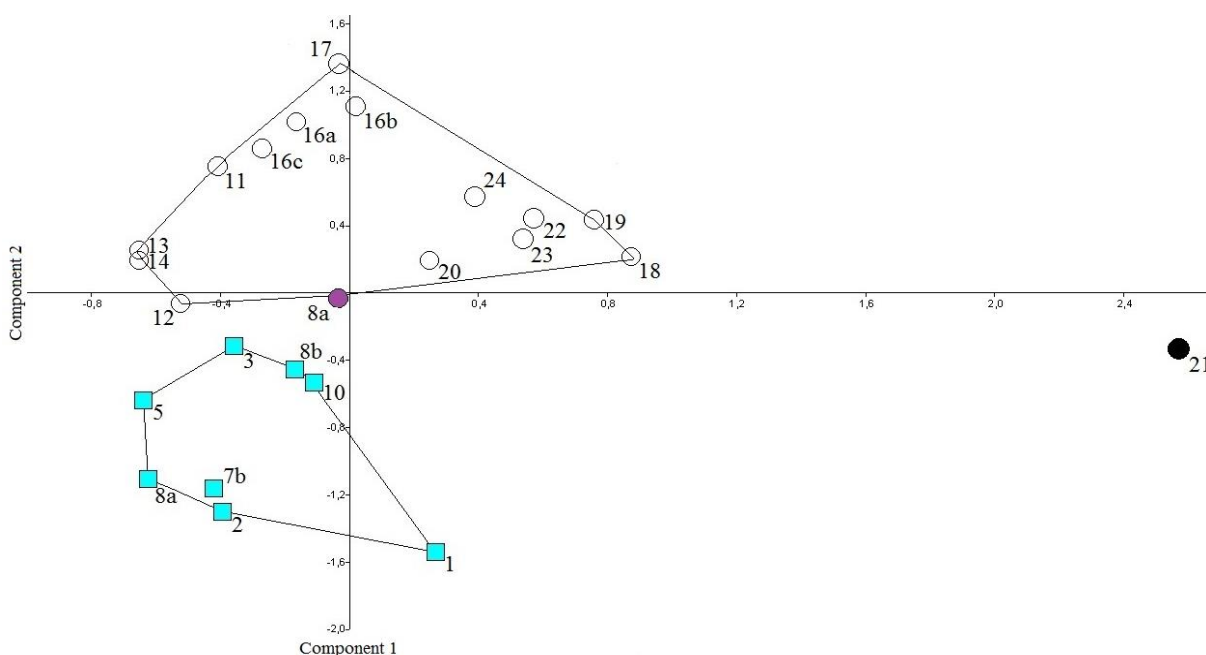
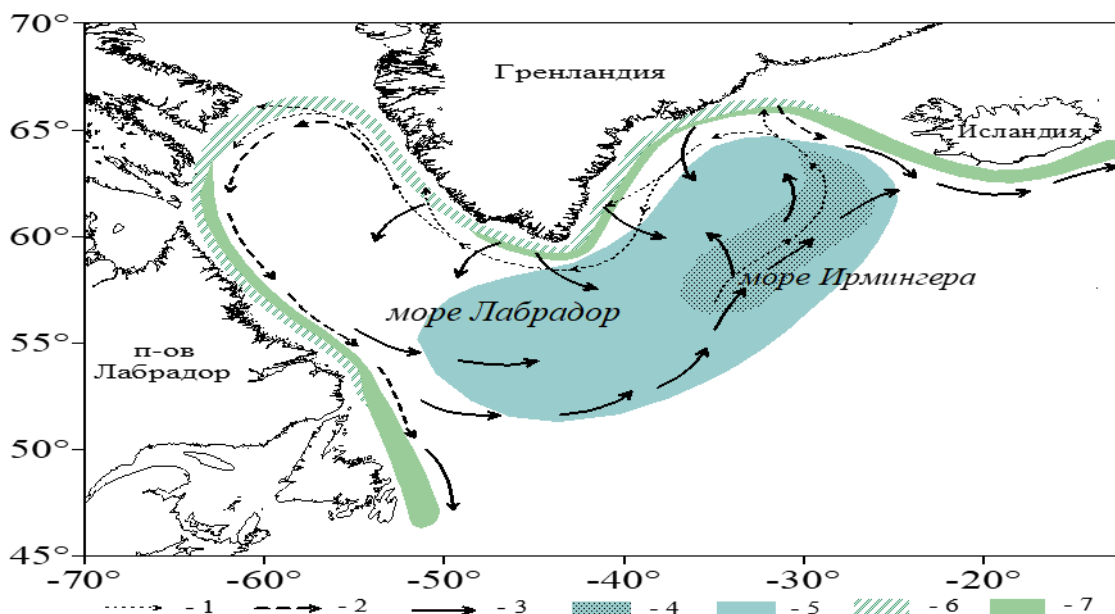


Рисунок 9 - Географическая структура сообществ паразитов окуня-клювача 26 районов, рассчитанная по методу главных компонент. Обозначение как на рис. 7 и 8

Северная Атлантика. В ходе исследований установлено, что ареал североатлантической популяции окуня-клювача простирается от побережья Канады до Фарерских о-вов (рисунок 10), находясь в пределах Субполярного циклонического круговорота, формируемого пятью течениями.



1 - дрейф личинок и мальков; 2 - миграции неполовозрелых рыб; 3 - возвратные миграции созревающих и половозрелых рыб; 4 - зона вымета предличинок; 5 - распределение пелагического окуня; 6 - выростной район; 7 - распределение придонного окуня в батии

Рисунок 10 - Схема функциональной структуры ареала и миграций окуня-клювача североатлантической популяции [из: Мельников, Бакай, 2007]

Установлены 94-100 % мера сходства (L_0) состава сообществ паразитов, отсутствие значимых различий в зараженности 18 из 20 их обнаруженных видов и встречаемости кожных пигментных образований, одинаковые темпы весового и линейного роста, массового созревания окуня-клювача по всем районам его обитания в мезопелагиали морей СА [Мельников, Бакай, 2006, 2009 а].

На востоке мезопелагиали моря Ирмингера в верхнем 500-м слое обитают особи клювача в возрасте 6-18 лет, а в нижнем слое (501-1000 м) - 6-25 лет, из которых треть старше 18 лет, что обусловлено возрастной трофической избирательностью окуня и вертикальной зональностью распределения его основных кормовых организмов, способствующих снижению пищевой конкуренции [Бакай, Мельников, 2008]. Пищевая избирательность окуня приводит к его суточным вертикальным миграциям, интегрирующим рыб всех возрастов. Выявлено полное сходство состава сообществ паразитов и отсутствие значимых различий в зараженности 15 из 16 встреченных их видов, а также значимое сходство показателей степени и половой дифференциации инвазии копеподой *S. lumpi* различных частей тела у особей клювача в верхнем и нижнем

слоях его распределения. При этом установлены одинаковые темпы линейного и весового роста, длина и возраст в начале и при завершении полового созревания особей клювача в обоих слоях его обитания [Бакай, Мельников, 2008].

Указанное выше (см. рисунок 4) постоянство половой специфики инвазии копеподой *S. lumpi* при отсутствии значительных ее межгодовых колебаний по всей акватории и глубине обитания клювача в мезопелагиали СА может быть следствием предполагаемого отбора на устойчивость к инвазии паразитом, доминирующего у самцов окуня этой популяции [Single population ... , 2011].

Таким образом, результаты анализа эколого-паразитологических данных, популяционных параметров и выявленных фенотипов свидетельствуют о единстве пелагической группировки окуня-клювача в морях СА по всей акватории (более 450 тыс. кв. миль) и глубине (100-1000 м) ее распределения. Изменчивость отдельных биологических параметров обусловлена особенностями биологии и жизненного цикла окуня [Мельников, Бакай, 2006, 2009 а, б].

Итоги исследований доказывают наличие миграции созревающих особей окуня-клювача из гренландской выростной области по двум направлениям, определяемым темпом полового созревания рыб. Так, раносозревающие особи окуня ($L_{50} = 29-31$ см, возраст 9-11 лет) мигрируют в мезопелагиаль СА (см. рисунок 10). Они пополняют пелагическую группировку окуня, обитающую здесь, вероятно, постоянно и состоящую на 88-97 % из половозрелых рыб. Поздносозревающие особи клювача ($L_{50} = 35-43$ см, 14-19 лет) не остаются в выростной области, как полагали ранее, а смещаются в батиналь (глубина 600-1250 м) Гренландии, Канады и Исландии, формируя придонную группировку его североатлантической популяции за счёт крупных, но большей частью (61-87 %) неполовозрелых рыб [Мельников, Бакай, 2009 б; Мельников, Глубоков, 2017]. Длина и возраст особей клювача его придонной группировки при L_{50} больше, чем пелагической, в среднем соответственно на 7,9 см и 5,3 года [Бакай, 2020 а]. Меньшие толщина и высота тела и длина головы у рыб в мезопелагиали морей СА [Garabana, 2005] свидетельствуют о наличии отбора по этим признакам, повышающим потенциал миграционной активности окуня-клювача.

Значительные отличия состава сообществ паразитов ($L_0 = 78 \%$), размерно-возрастного состава, темпов линейного и весового роста, созревания по размеру и возрасту [Мельников, Бакай, 2006, 2009 а, б] указывают на обособленность особей клювача пелагической и придонной группировок в морях СА [Бакай, 2020 а), что подтверждено итогами подводного мечения окуня [Sigurðsson et al., 2006]. Некоторые исследователи [Мельников, Попов, 2009] предполагают образование временных скоплений особей пелагического и придонного клювача у юго-западного склона Исландии в период их спаривания (август-октябрь).

Северо-Западная Атлантика. Сообщество паразитов окуня-клювача банки Флемиш-Кап (район 21) характеризуется минимальным сходством ($L_0 = 78-82 \%$) с другими районами батиаля у побережья Канады и пелагиали СА (см. рисунки 7-9). Оно обусловлено отсутствием на банке Флемиш-Кап обычных для окуня соседней БНБ микроспоридии *M. obliquelineolatum*, трематод *P. reflexa* и *L. gibbosus*, скребней и наличием только здесь микроспоридии *Pleistophora* sp. и пиявки *Johanssonia arctica* [Бакай, 2020 б]. Эти особенности и значимое отличие формирования совокупностей инфрасообществ паразитов в онтогенезе клювача свидетельствуют об обособленности его группировки на банке Флемиш-Кап от скоплений на соседней БНБ и в мезопелагиали морей СА [Бакай, 2020 б].

Ареал группировки окуня-клювача, обитающей на банке Флемиш-Кап, ограничен действующим над ней замкнутым антициклоническим круговоротом, (Флемишкапская ветвь Лабрадорского течения), препятствующим выносу пелагической молоди рыб за пределы этой возвышенности, отделенной от БНБ глубоководным желобом Флемиш-Пасс [Серебряков, 1962; Borovkov, Kudlo, 1980; Боровков и др., 1978, 2005]. Существование массовой репродукции окуня-клювача на банке Флемиш-Кап на протяжении множества поколений, постоянное наличие особей всех возрастов, пространственно-временная стабильность и устойчивость численности этой группировки, отсутствующих в районах БНБ, низкий уровень сходства и перекрытия морфологических, биологических и генетических параметров с клювачем соседних районов [Bainbridge, Cooper, 1971; Алтухов, 1974; Барсуков и др., 1990; Saborido-Rey,

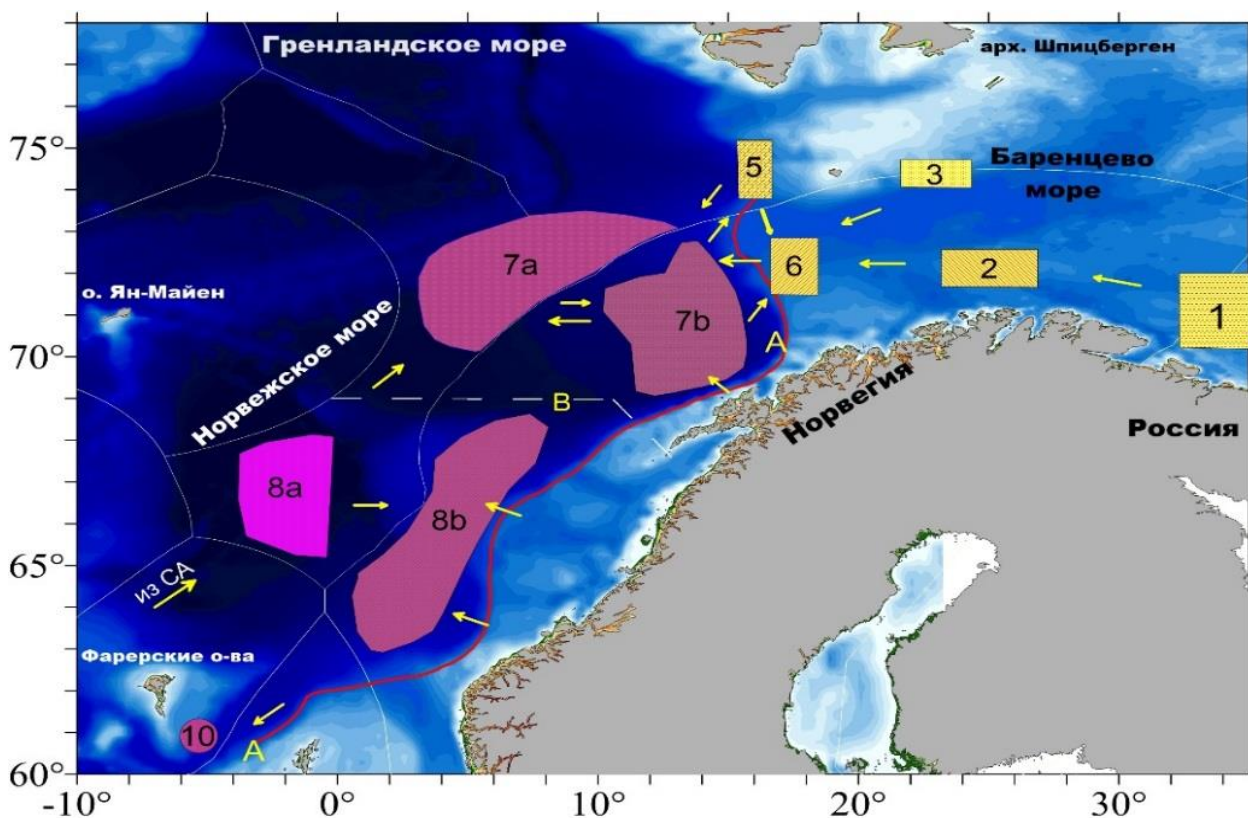
1994; Roques et al., 2002; Vaskov, 2002; Garabana, 2005] свидетельствуют о популяционном статусе группировки окуня-клевача банки Флемиш-Кап.

В других районах у побережья Канады отсутствует массовая репродукция клевача, из-за малой доли половозрелых особей, обитающих здесь постоянно. Так, у Баффиновой Земли и Лабрадора (район 18) распределяется, главным образом, молодь окуня длиной (TL) < 30 см, а созревание самок не отмечено даже при их максимальной длине (см. рисунок 7). На северных склонах БНБ (районы 19-20) на глубине до 550 м преобладают (до 65 %) особи клевача с ранним созреванием (L_{50} - при TL 27-30 см, L_{100} > 35 см), при котором они мигрируют из этих выростных участков в пелагиаль моря Лабрадор, пополняя пелагическую группировку его североатлантической популяции [Павлов, 1992; Review of the ... , 2004]. Поздносозревающие особи клевача (L_{50} - при TL 36-43 см), обитая на глубине 550-1200 м, формируют канадскую часть придонной группировки этой популяции, в которой среди рыб TL > 35 см доля неполовозрелых самок составляет 79 %, а полное их созревание отмечено при TL > 45 см, составляющих < 1 % от общего числа [Melnikov, 2016].

Северный Ледовитый океан. Высокая мера сходства ($L_0 = 94-97$ %) состава сообществ паразитов окуня-клевача в парах районов 7a-7b, 1-2, 3 и 5-6, 7ab и 6-5 (см. рисунок 8), географические особенности ее динамики, половой зрелости и размерного состава особей окуня в направлении от шельфа Баренцева моря (районы 1-3) к батиали (районы 5-6) и пелагиали Норвежского моря (рисунок 11) указывают на взаимосвязь клевача этих районов в составе отдельной популяции [Бакай, 2011]. Выявленные характеристики подтверждают вывод Сорокина [1960] о пополнении скоплений окуня-клевача в батиали его созревающими особями с востока и севера, доказывают тесную взаимосвязь окуня в пелагиали и батиали Норвежского моря [Бакай, Попов, 2017] и формирование его пелагических скоплений (районы 7ab) из Баренцева моря.

Обеднение фауны паразитов мезобентального и увеличение роли видов мезопелагического комплексов у окуня-клевача в пелагиали Норвежского моря свидетельствуют о его пребывании здесь значительную часть годового жизненного цикла. Наличие спаривания клевача как в Баренцевом море

[Травин, 1952; Сорокин, 1960], так и в пелагиали Норвежского моря в области Полярного фронта (район 7а) [Drevetnyak et al., 2011], а также вымета предличинок как в батиали вдоль изобаты 500 м [Saborido-Rey, Nedreaas, 1998], так и в районах 7b-8b пелагиали [Бакай, Попов, 2017] указывает на наличие репродукции окуня в его придонной и пелагической группировках. Как и в СА, пелагическую группировку клювача в районах 7ab формируют раносозревающие особи с массовым созреванием при средней $TL = 29,7$ см и малой доле (3,3 %) неполовозрелых рыб. Длина и возраст рыб придонной группировки при этом больше на 3,1 см и 2 года, а доля неполовозрелых рыб - 39,4 % [Бакай, 2020 а].



А - изобата 500 м (участки вымета предличинок окуня-клювача в батиали Норвежского моря); В - условная граница северной и южной частей Норвежского моря

Рисунок 11 - Районы исследований придонного (1-6) и пелагического (7-10) окуня-клювача в морях СЛО и направления (стрелки) его вероятных миграций. Обозначение районов как на рисунках 7-9

При значительных и синхронных межгодовых колебаниях степени зараженности клювача копеподой *S. lumpi* в батиали и пелагиали северной части Норвежского моря [Бакай, Попов, 2017], отсутствующих в морях СА, в 1982-2007 гг. самцам и самкам окуня всех размерных групп была свойственна схожая

зараженность этой копеподой (таблица 3). Однако в 2008-2013 гг. в пелагиали моря отмечена значимая ($p < 0,05$) половая дифференциация степени инвазии клювача этим паразитом и встречаемости кожных пигментных пятен, служащих фенами его североатлантической популяции [Бакай, 2013, 2015]. Отличия фауны паразитов и фены [Бакай, 2011] подтверждают самостоятельность норвежско-баренцевоморской популяции окуня. Эти фены (см. таблицу 3) и структура сообщества паразитов в районе 8а, имеющая минимальную меру сходства ($L_0 = 72-78\%$) с соседними районами, указывают на возникновение в начале 2000-х гг. миграции в пелагиаль Норвежского моря через его юго-западную часть особей окуня-клювача из моря Ирмингера. Межгодовая динамика характеристик этих фенов (см. таблицу 3, рисунки 4 б и 6 б) демонстрирует, что эта миграция окуня достигла северной части пелагиали Норвежского моря, где в 2008-2013 гг. существовали скопления из особей двух его популяций [Бакай, Попов, 2017].

Таблица 3 - Встречаемость копеподы *Sphyrion lumpi* и кожных пигментных пятен у окуня-клювача в северной и юго-западной частях Норвежского моря в 1982-2019 гг.

Части (районы) моря	Период, годы	n, экз.	Копепода <i>Sphyrion lumpi</i> **				Значимость различий (p)*	Пигментные пятна, %			Значимость различий (p)*
			самцы	самки	оба пола	самцы		самки	оба пола		
Северная (батыаль, 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	2,0	1,8	1,9	> 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	3,9	3,5	3,7	> 0,05	
Северная (пелагиаль, районы 7ab)	1987-2007	6110	<u>50,1</u> 1,1	<u>50,6</u> 1,1	<u>50,4</u> 1,1	> 0,05	2,3	2,2	2,3	> 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	3,4	5,8	4,5	< 0,05	
Юго-западная (пелагиаль, район 8а)	2006-2013	1486	<u>64,8</u> 1,3	<u>71,2</u> 1,8	<u>67,2</u> 1,6	< 0,05	5,0	11,4	7,4	< 0,05	

Примечания. над чертой - ЭИ, %; под чертой - ИО, экз.; * значимость различий показателей у самцов и самок окуня; ** с учётом следов инвазии паразитом

Значимое нарушение половой гомогенности степени инвазии копеподой *S. lumpi* и встречаемости пигментных пятен свидетельствует, что эта миграция окуня явилась массовой и невозвратной. Она может служить причиной значительного снижения индексов численности клювача в мезопелагиали СА, отмеченного в 2007-2013 гг. по итогам четырех международных ТАС [Report WGRS ... , 2013]. Сохранение у самцов и самок окуня в батиали моря во все годы

схожего уровня инвазии *S. lumpi* и встречаемости пигментных пятен свидетельствует, что мигранты из моря Ирмингера, в отличие от рыб норвежско-баренцевоморской популяции, не возвращаются из пелагиали в батиаль после спаривания, поддерживая тем свою жизненную стратегию и в Норвежском море.

Таким образом, особенности жизненного цикла окуня-клювача, наряду с его филогенетической молодостью и жизненной стратегией, обусловили существование трех его популяций (рисунок 12). Они имеют географически удаленные зоны массовой репродукции, обособленные системой постоянных течений. Процесс микроэволюции окуня-клювача выражается в освоении им мезопелагиали и больших глубин батиали морей СА и СЛО, усилении обособленности пелагических и придонных группировок при росте различий темпа полового созревания их особей, результатом чего может стать их репродуктивная изоляция, предпосылки которой отмечены в Норвежском море.

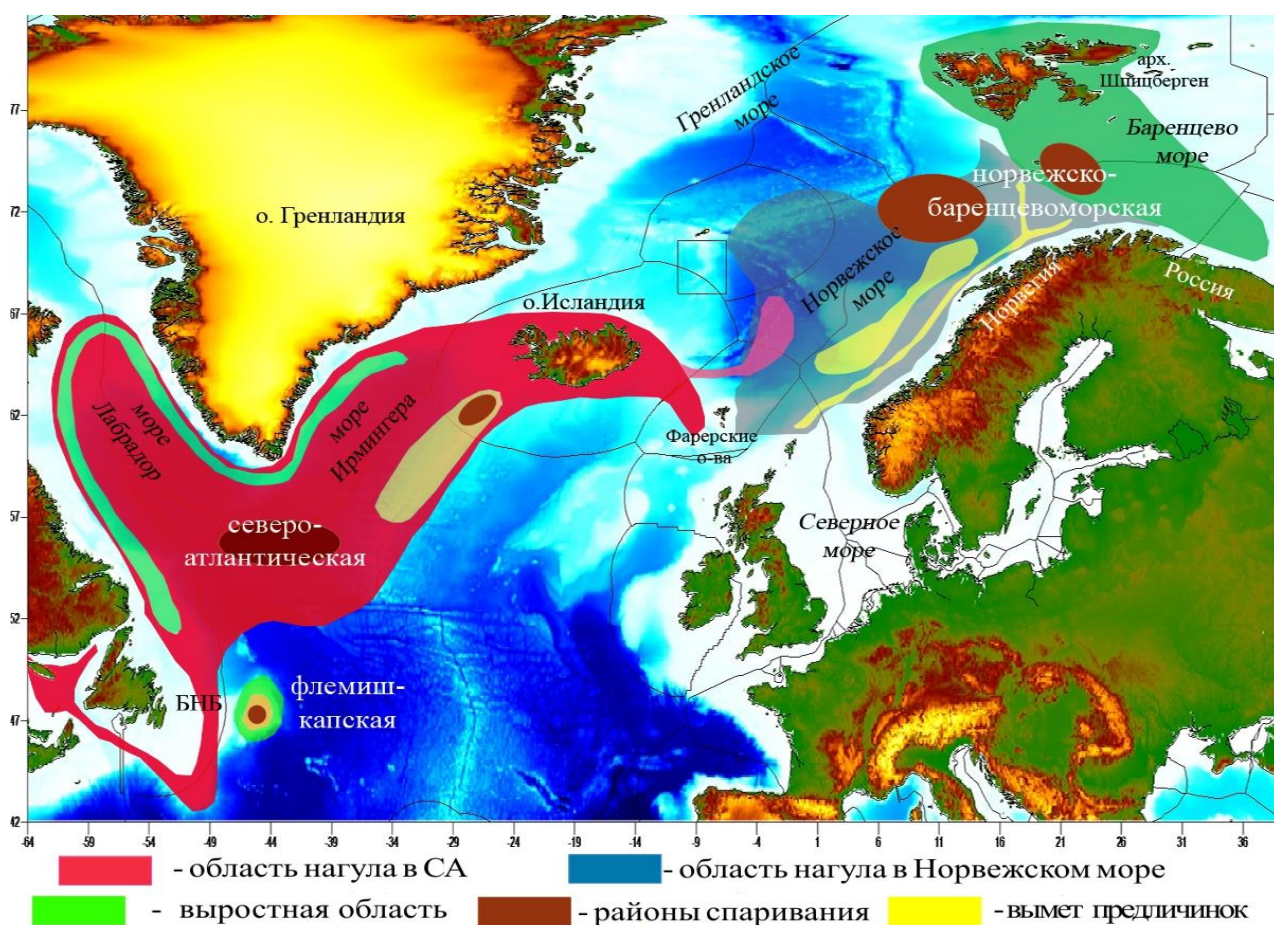


Рисунок 12 - Ареал и функциональная структура трех популяций окуня-клювача

Такой схемы видовой структуры окуня-клювача в морях СА и СЛО придерживается и С.П. Мельников [2016] по итогам анализа литературных данных, собственных [Мельников, 2008; Мельников, Попов, 2009; Melnikov, 2016; Мельников, Глубоков, 2017] и совместных с автором [Бакай, Мельников, 2008; Мельников, Бакай, 2006, 2007, 2009 а, б и др.] многолетних исследований.

6.3.1 Структура скоплений окуня-клювача в мезопелагиали моря Ирмингера

Желание некоторых стран пересмотреть величину национальных квот общего допустимого улова окуня-клювача в мезопелагиали СА стало причиной дискуссий о количестве его единиц управления [Review of the ... , 2004]. Так, Исландия заявила о наличии в мезопелагиали моря Ирмингера двух “типов” (запасов) клювача - “океанический” и “пелагический глубоководный”, обитающих на глубине соответственно менее и более 500 м [Magnusson et al., 1995]. Эта гипотеза основана на различиях по пяти признакам особей клювача: размерный состав, длина созревающих рыб, интенсивность красной окраски, степень инвазии копеподой *S. lumpi*, встречаемость кожных пигментных пятен.

Нами показано, что различия по многим из этих признаков обусловлены изменением возраста окуня и нарушением методики [Бакай, Карасев, 1995] учета двух последних признаков [Вакау, 2004], а начало и окончание созревания клювача в обоих слоях его обитания в мезопелагиали моря Ирмингера наступает при одинаковой длине и возрасте [Бакай, Мельников, 2008]. Другие авторы указали на морфометрически единую популяцию клювача [Garabana, 2005], отсутствие различий в структуре и химическом составе отолитов между его выборками с разной глубины, а также в пелагиали и батииали моря в районе Исландии [Stransky et al., 2005]. Не выявлено значимых различий в частотах аллелей большинства (кроме *MDH*20*) аллозимных локусов [Melnikov et al., 2007], установлено высокое сходство по 19 морфометрическим признакам проб окуня с различной глубины мезопелагиали моря Ирмингера [ICES, 2004]. Итоги подводного мечения указывают на обособленность пелагической и придонной группировок окуня-клювача в районе Исландии [Sigurðsson et al., 2006].

Поддерживая гипотезу “двух типов” клювача, которым придавался статус популяций, некоторые исследователи [Pampoulie, Danielsdottir, 2008; Stefansson et al., 2009; Population structure ... , 2010] показали, что пробы окуня этих “типов” в мезопелагиали моря Ирмингера могут различаться частотами ряда генов. Для понимания причин таких различий нами совместно с исследователями из ИПЭЭ РАН выполнен анализ достоверности результатов этих работ (таблица 4) и собственных исследований, итоги которого объясняют возможные генетические различия в пробах окуня-клювача с различной глубины моря Ирмингера [Comment on: Cadrin ... , 2011; Single population ... , 2011 и др.].

Таблица 4 - Характеристики анализа итогов генетических исследований, поддерживающих гипотезу “двух популяций” окуня-клювача в мезопелагиали моря Ирмингера [Comment on: Cadrin ... , 2011]

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

Примечание. Прописными буквами - данные о некорректном применении метода

Итоги анализа выборок выявили в некоторых случаях статистически значимые различия в частотах вариантов генов (аллелей, гаплотипов) между выборками разных лет (см. таблицу 4), указывая на неустойчивость генетической структуры во времени. Обнаружение значимых различий в частотах вариантов, кодирующих белки генов и мтДНК между выборками из одной локальности, но отличающимися по биологически важным показателям, свидетельствует о том, что эти варианты подвержены отбору окуня-клювача.

Также в обсужденных работах [Population structure ... , 2010] не учтено наличие межвидовых гибридов рода *Sebastes* в море Ирмингера [Schmidt, 2005; Pampoulie, Danielsdottir, 2008] и у побережья Канады [Roques et al., 2001; Valentin et al., 2002]. Нами при поиске гибридов в выборках клювача обнаружены

носители аллеля *MDH-2*100*, свойственного клювачу и золотистому окуням, и аллель *MDH-2*67*, характерный американскому и малому окуням [Hybridization of ... , 2011, 2013]. Последний находили в пробах окуня-клювача и ранее [Johansen, 2003; Biological and genetic ... , 2006].

Не служат основой для выделения “популяций” окуня в море Ирмингера и различия в частотах аллелей гена, кодирующего фермент малик-энзим (*MEP-2**) [Danielsdóttir et al., 2008], поскольку этот ген подвержен отбору [Moran et al., 1994], а изменение его частоты с глубиной происходит постепенно [Melnikov et al., 2007]. Это может быть следствием различий в миграционной активности у рано- и поздносозревающих особей клювача этой популяции. Обнаружение различий в частотах аллелей микросателлитных локусов [Stefansson et al., 2009] также не служит веским аргументом в пользу гипотезы “двух популяций” клювача, поскольку другие ее сторонники [Pampoulie, Danielsdottir, 2008] отметили, что данные, по крайней мере, для четырех из локусов не соответствуют предположению об их нейтральности. К тому же другие российские авторы не обнаружили различий по микросателлитам в выборках окуня-клювача с разных глубин [Population structure of ... , 2011].

Таким образом, свойственные клювачу межвидовая гибридизация, отбор и отличия в миграционной активности объясняют возможные проявления генетических различий в выборках окуня с разной глубины мезопелагиали СА, указывая на некорректность использования последних в качестве обоснования “двух популяций” этого вида в море Ирмингера [Melnikov et al., 2007; Comment on: Cadrin ... , 2011; Hybridization of ... , 2011, 2013; Single population ... , 2011].

6.4 Филогенетические особенности окуня-клювача

Формирование внутрипопуляционных группировок клювача в батиали и мезопелагиали морей СА и СЛО отражает присущую этому филогенетически наиболее молодому среди *Sebastes* виду стратегию на расширение ареала путем заселения мезопелагиали как современного этапа его микроэволюции. Такая жизненная стратегия клювача снижает напряженность конкурентных отношений различного ранга в обоих биотопах. Уменьшение возраста наступления половой

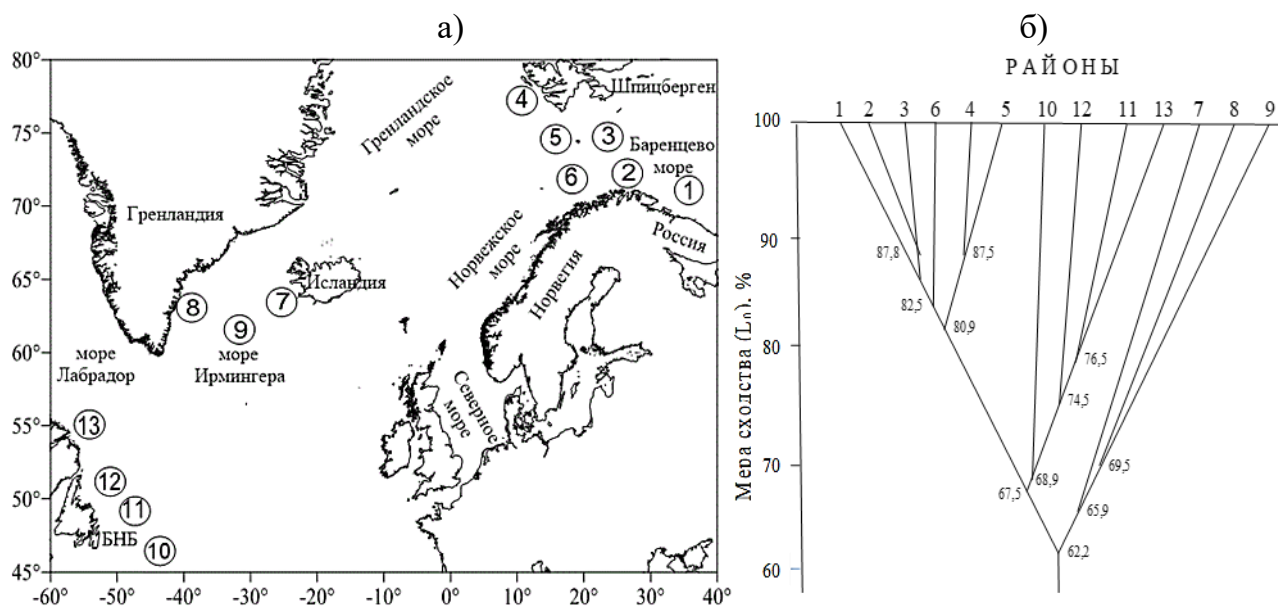
зрелости и рост миграционной активности у окуня в мезопелагиали согласуется с “гипотезой темпа жизни” [Animal personality ..., 2015].

Более высокая мера сходства ($L_0 = 92,7 \%$) состава сообществ паразитов клювача пелагической и придонной группировок в Норвежском море, по сравнению с таковой (70,3-74,3 %) в морях СА [Бакай, 2020 а], указывает на меньшую обособленность таких группировок в Норвежском море. Наличие синхронности межгодовой динамики инвазии окуня копеподой *S. lumpei* в этих биотопах Норвежского моря [Бакай, Попов, 2017] доказывает предполагавшийся возврат особей окуня-клювача из мезопелагиали в батиналь на зимний период [Drevetnyak et al., 2011], в отличие от окуня в морях СА, где его пелагическая группировка обитает постоянно [Мельников, Бакай, 2009 а, б]. Эти особенности свидетельствуют, что пелагическая группировка окуня в Норвежском море находится на более ранней стадии формирования, чем в СА, являясь следствием относительной филогенетической молодости норвежско-баренцевоморской популяции клювача по отношению к его североатлантической популяции.

Миграция окуня-клювача за пределы второй из них в Норвежское море, возникшая в начале 2000-х гг., вероятно, проявлялась и значительно ранее как источник происхождения его норвежско-баренцевоморской популяции [Бакай, 2020 а], очевидно, в результате завершения Последнего ледникового максимума. Итоги молекулярно-генетических исследований [Строганов и др., 2009; Depth as ..., 2009; Three-dimensional ... , 2015] не противоречат этому выводу.

6.5 Популяционная характеристика золотистого окуня

По итогам расчета мер сходства состава сообществ паразитов золотистого окуня 13 районов (рисунок 13 а) в дендрограмме дифференцируются три кластера районов (рисунок 13 б). Один из них объединяет районы 1-6 (СЛО), второй – районы 7-9 (море Ирмингера), третий – районы 10-13 (шельф Канады). Географическая структура сообществ паразитов, выявленная по методу главных компонент, указывает на эти же три группы районов (рисунок 14).



1 - Мурманская банка, 2 - Нордкинская банка, 3 - Западный желоб, 4 – Зап. Шпицберген; 5 - Зап. склон Медвежинской банки, 6 - район Копытова, 7 - побережье Исландии; 8 - Гренландии; 9 - пелагиаль моря Ирмингера; 10 - банка Флемиш-Кап; 11-12 - север БНБ; 13 - банка Гамильтон

Рисунок 13 - Районы исследований (а) и дендрограмма сходства состава сообществ паразитов (б) золотистого окуня *Sebastes norvegicus* 13 районов

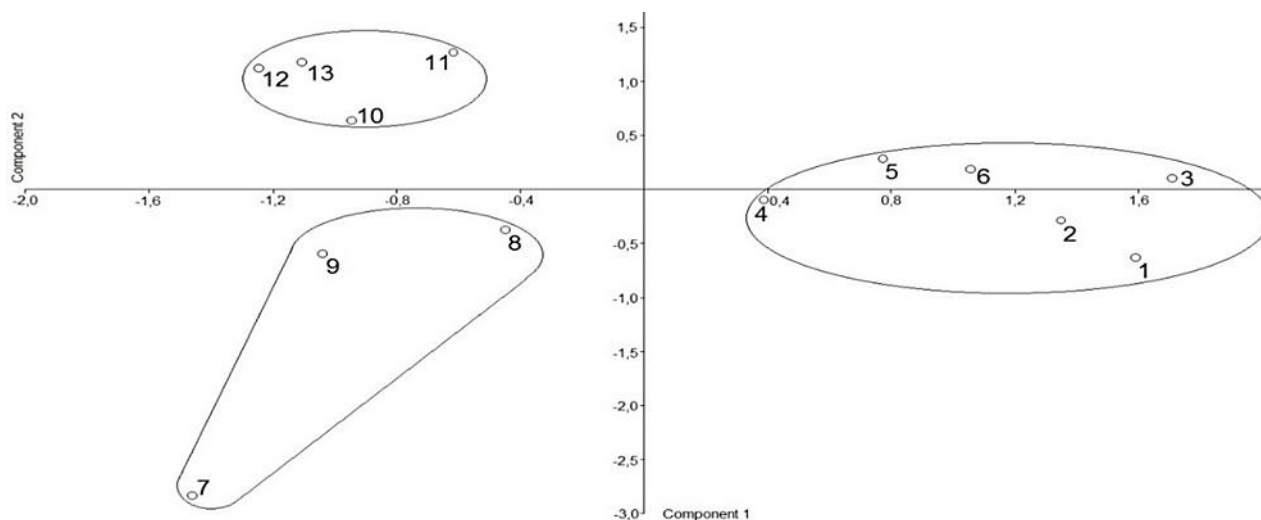


Рисунок 14 - Географическая структура сообществ паразитов золотистого окуня, рассчитанная по методу главных компонент. Обозначение районов как на рисунке 13

Установлены высокие показатели мер парного сходства ($L_0 = 73,2-89,5 \%$) состава сообществ паразитов золотистого окуня по районам 1-6 в морях СЛО [Бакай, 2017]. Среди 14-18 общих видов паразитов для пар смежных районов лишь для 1-6 видов выявлены значимые различия в значениях ЭИ ими окуня. Эти особенности, обусловленные функциональной структурой ареала золотистого окуня (выростная и нагульная области - на акватории шельфа Баренцева моря, вымет предличинок - у побережья Норвегии) [Сорокин, 1977; Захаров и др.,

1977 а; Drevetnyak et al., 2011], указывают на тесную взаимосвязь особей окуня этих районов в составе единой их совокупности - популяции [Бакай, 2017].

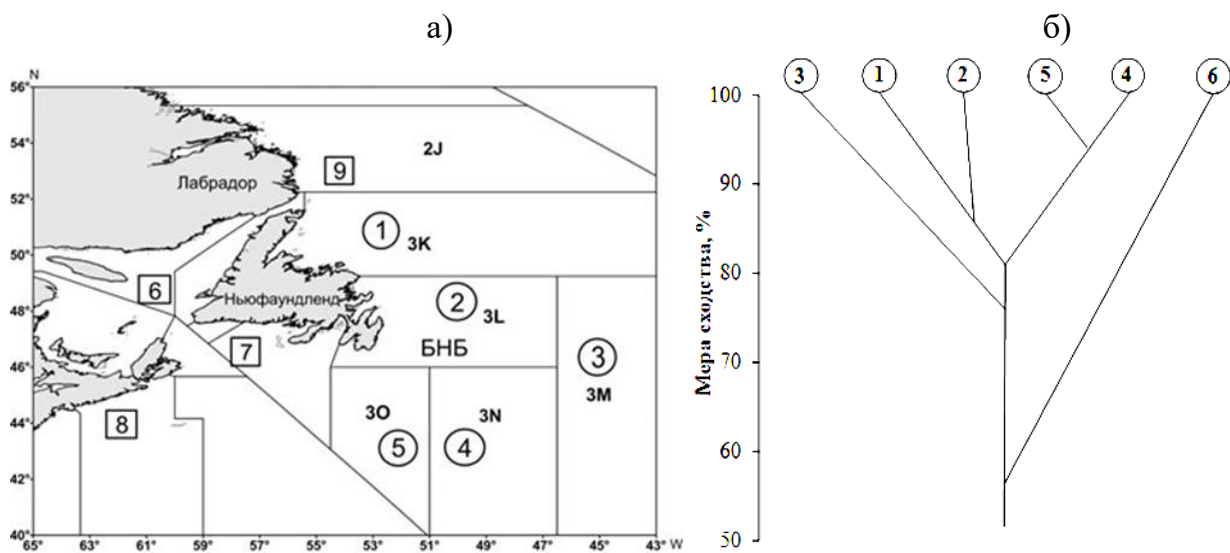
Жизненный цикл популяции золотистого окуня, населяющей акваторию у побережья Гренландии и Исландии (районы 7-8), изучен Захаровым [1969 а, б]. Ее обособленность от популяции в СЛО подтверждают итоги сравнительного анализа 12 микросателлитных маркеров [Cryptic *Sebastes norvegicus* ... , 2017].

Обитание золотистого окуня на шельфе Канады приурочено к банкам Флемиш-Кап (район 10), БНБ (районы 11-12) и побережью Лабрадора (район 13). На обособленность особей окуня группировок банок Флемиш-Кап и БНБ указывают отличия состава сообществ паразитов ($L_0 = 68,9 \%$) и значимые различия степени инвазии шестью из 13 их общих видов, что обусловлено наличием разделяющего эти районы глубоководного желоба Флемиш-Пасс и антициклонического течения над банкой Флемиш-Кап [Боровков и др., 2005]. Обособленность этих группировок золотистого окуня, в которых наблюдается репродукция [Захаров и др., 1977 а], создала условия для существования двух его форм популяционного ранга, обитающих на банках Флемиш-Кап и БНБ.

Таким образом, географические отличия сообществ паразитов, знания об этапах жизненного цикла и популяционных характеристиках золотистого окуня свидетельствуют о наличии в исследованной части его ареала двух популяций и двух форм популяционного ранга, которые по географической приуроченности можно назвать: популяции норвежско-баренцевоморская и исландско-гренландская, формы популяционного ранга банок Флемиш-Кап и БНБ.

6.6 Популяционная характеристика американского окуня

Итоги расчета мер сходства (L_0) сообществ паразитов окуня шести районов на акватории шельфа Канады (рисунок 15 а) показывают наибольшее их сходство в районах 4-5 ($L_0 = 94 \%$) и районов 1-2 ($L_0 = 86 \%$). Паразитофауне окуня района 6 [Morgan et al., 1996] и района 3 свойственна малая мера сходства (соответственно 57 и 78 %) с вышеуказанными районами БНБ (рисунок 15 б).



1 - Северная Ньюфаундлендская банка, 2 - северо-восточный склон БНБ, 3 - банка Флемиш-Кап, 4 и 5 - южные склоны БНБ, 6 - залив Святого Лаврентия, 7 - банка Сен-Пьер, 8 - шельф Новой Шотландии, 9 - Южный Лабрадор

Рисунок 15 - Районы исследований (а) автором (1-5) и по литературным данным (6-9), дендрограмма сходства сообществ паразитов (б) американского окуня шести районов

Результаты кластерного анализа также указывают на значимые различия состава сообществ паразитов окуня района 6 (залив Святого Лаврентия) и в меньшей степени района 3 (банка Флемиш-Кап) (рисунок 16).

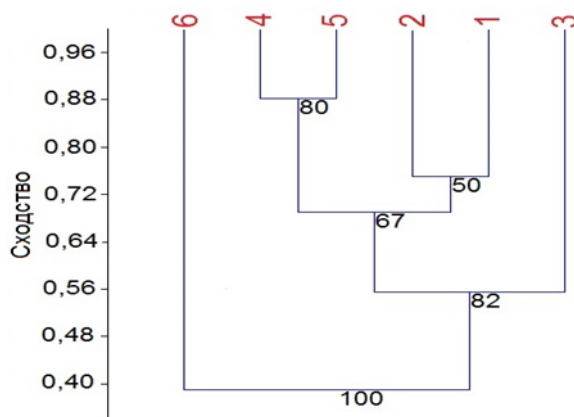


Рисунок 16 - Географическая структура состава сообществ паразитов американского окуня шести районов по результатам кластерного анализа (индекс Жаккара). Цифрами указаны значения бутстреп-анализа. Обозначение районов как на рисунке 15

Литературные данные [Bainbridge, Cooper, 1971; Барсуков и др., 1990; De Lafontaine, 1995; Dutil, 2003; Lambert et al., 2003] свидетельствуют, что из морских окуней трех видов рода *Sebastes*, обитающих у побережья Канады, выметывает предличинок во всех районах в основном американский окунь (81-90 %), доминирующий и по численности его особей (56-99 %).

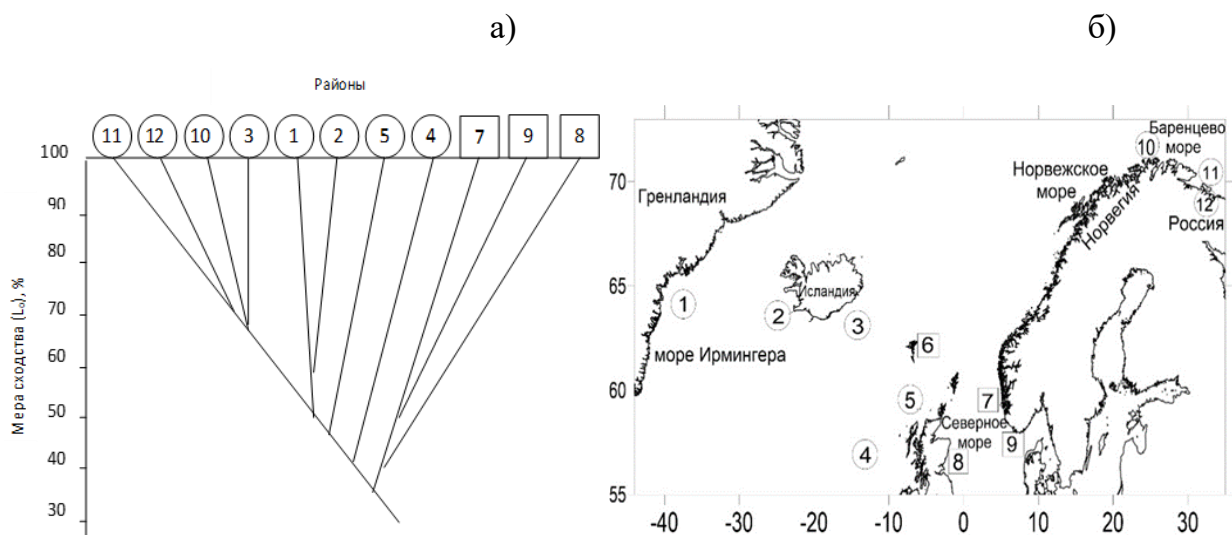
Результаты географического анализа состава сообществ паразитов американского окуня в указанных районах предполагают существование шести его группировок, наиболее обособленные из которых - в заливе Св. Лаврентия (район 6) и на банке Флемиш-Кап (район 3). Итоги изучения микросателлитных локусов и морфологических признаков свидетельствуют, что первая из них, отличаясь от других группировок, также не однородна и внутри этого залива [Valentin, 2006; Combining microsatellites ... , 2014], в направлении которого возможны миграции рыб из смежных акваторий шельфа о-ва Ньюфаундленд (район 7) и Новой Шотландии (район 8). Высокое сходство фауны гельминтов американского окуня [Bourgeois, Ni, 1983; Scott, 1988] указывает на вероятное единство его группировки в двух последних районах. Итоги микросателлитного анализа свидетельствуют о самостоятельности группировки окуня, обитающей в заливе Мэн [Roques et al., 2001; Combining microsatellites ... , 2014].

Согласно итогам анализа состава сообществ паразитов (см. рисунки 15 и 16), в южной части БНБ (районы 4-5) обитает единая группировка американского окуня. Ее обособленность от указанных выше группировок и обитающих в районах 1-2 обусловлена относительно оседлым образом жизни окуня, малыми глубинами центральной части БНБ и океанографическими условиями района. Результаты комплексных исследований генетических и морфологических особенностей [Combining microsatellites ..., 2014] также свидетельствуют о генетической неоднородности выборок американского окуня в районах БНБ.

Паразитологические данные при отсутствии специализированных генетических исследований указывают на обособленность группировки американского окуня банки Флемиш-Кап от его группировок на соседней БНБ, обусловленную ранее указанными факторами (см. разделы 6.3 и 6.5). Наличие массовой репродукции американского окуня в шести указанных группировках позволяет предположить их статус как форм популяционного ранга.

6.7 Популяционная характеристика малого окуня

Результаты географического анализа состава сообществ паразитов малого окуня свидетельствуют о значительно более выраженной его географической изменчивости, по сравнению с другими видами морских окуней (рисунок 17 а).



Прибрежные районы: 1 - Гренландии, 2-3 - Исландии, 5 - Шотландии, 6 - Фарерских о-вов, 10 - Норвегии, 11 - Мурмана, 12 - губа Кислая, 4 - банка Роколл, 7-9 - Северное море

Рисунок 17 - Дендрограмма сходства состава сообществ паразитов (а) малого окуня из 11 районов (б): круг - исследовано автором, квадрат - другими исследователями

Мера сходства (L_0) состава сообществ паразитов малого окуня большинства районов (см. рисунок 17 а) составила лишь 25-50 % и даже для пар соседних акваторий (районы 4-5, 7-9, 2-3, 10-12) не превысила соответственно 40, 50, 54 и 70 %. Так, в смежных районах северного побережья Норвегии и Мурмана с максимальной L_0 (59 и 70 %) из 20 обнаруженных здесь видов паразитов общими оказались лишь 11, из которых по девяти отмечены значимые различия ($p < 0,05$) в степени зараженности этого хозяина [Бакай, 2016 б].

Итоги кластерного анализа также указывают на выраженную географическую изменчивость состава сообществ паразитов малого окуня (рисунок 18), обусловленную его значительной оседлостью, в отличие от окуней золотистого и клювача, у которых мера межпопуляционного сходства сообществ паразитов не превышает соответственно 69 и 82 % [Бакай, 2012, 2020 а, б].

Вымет предличинок самками неритического малого окуня по всему ареалу при его оседлости [Литвиненко, 1985; Drevetnyak, Kluev, 2005] предполагает наличие значительного количества его форм популяционного ранга. Несмотря на отсутствие изоляционных барьеров, возможное взаимодействие между этими формами популяционного ранга сводится к обмену пелагической молодью, дрейфующей в потоках прибрежных течений.

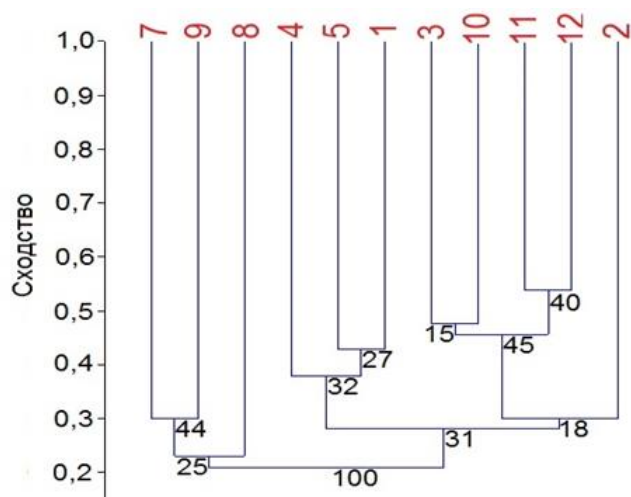


Рисунок 18 - Географическая структура состава сообществ паразитов малого окуня 11 районов по итогам кластерного анализа. Обозначение районов как на рисунке 17

Итоги исследований аллозимных локусов и спектров гемоглобина малого окуня [Johansen et al., 2002], указывающие на принадлежность его группировок у берегов Норвегии и Исландии к разным популяциям, а также на генетическую неоднородность его особей из районов у западного побережья Норвегии, подтверждают этот вывод.

ВЫВОДЫ

1. Эколого-трофический фактор определяет формирование свойственных планктофагам сообществ паразитов окуней рода *Sebastes* в морях СА и СЛО. Преобладание видов паразитов мезобентального, эпиконтинентального, полизонального и мезопелагического экологических комплексов, а также арктическо-бореальных видов характеризует окуней *Sebastes* как придонно-пелагических рыб субполярной и умеренной зон морей СА и СЛО, населяющих районы смешения потоков вод арктического и атлантического происхождения.

2. Относительная молодость отношений в системах “паразит - хозяин” у *Sebastes* в морях СА и СЛО, по сравнению с тихоокеанскими *Sebastes*, и наличие их межвидовой гибридизации соответствуют гипотезе о филогенетической молодости и тихоокеанском происхождении первых. Экологическая дифференциация и филогенетические особенности североатлантических видов окуней, выявленные посредством паразитологических данных, обусловлены процессами видообразования и жизненной стратегии этих рыб, выраженными в

смещении их обитания на бóльшую глубину шельфа, в батиаль и мезопелагиаль в ряду видов окуней: малый → американский → золотистый → клюворылый.

3. Установлены три стадии развития кожных образований у окуня-клювача в пелагиали морей СА, характеризующие поверхностный меланоз как диффузную гиперплазию пигментной ткани, глубокий меланоз - как очаговую гиперплазию, а опухоли пигментной ткани - как доброкачественные опухоли. Нарушения оогенеза, приводящие к пропуску вымета предличинок самками клювача, выражены в значительной задержке развития или массовой резорбции ооцитов на начальном этапе их созревания. Первое характерно для впервые созревающих самок окуня, второе - для крупных нерепродуктивных особей.

4. Устойчивые во времени и пространстве дискретность и значимые различия степени инвазии самцов и самок окуня-клювача копеподой *Sphyrion lumpi* являются феном североатлантической популяции этого хозяина, свидетельствуя, что видоспецифичные паразиты могут служить не только индикаторами экологии хозяина, но и показателями его “родства”. Стабильность паразитарной системы “копепода *S. lumpi* - окунь-клювач” и паразитоценоза клювача указывают на сохранение устойчивого состояния биоценоза мезопелагиали морей СА. Стабильная во времени и пространстве половая специфика встречаемости и локализации кожных пигментных образований также служит феном североатлантической популяции окуня-клювача.

5. Паразитологические и популяционные характеристики, выявленные феном окуня-клювача подтверждают представление о том, что этот филогенетически наиболее молодой среди морских окуней вид образует три популяции: североатлантическую, норвежско-баренцевоморскую и банки Флемиш-Кап. Микроэволюция клювача первых двух популяций, указывающая на продолжение процесса его видообразования, выражена в организации пелагических и придонных группировок, первые из которых формируются его раносозревающими особями с большей миграционной активностью. Пелагическая группировка клювача североатлантической популяции едина пространственно и батиметрически, значительно обособлена от ее придонной группировки. Межвидовая гибридизация, отбор и отличия в миграционной

активности особей клювача могут объяснять возможные генетические различия в его пробах с разной глубины мезопелагиали моря Ирмингера.

6. Пелагическая и придонная группировки окуня-клювача в Норвежском море служат структурными элементами его норвежско-баренцевоморской популяции. Возникновение в начале 2000-х гг. миграции особей клювача из пелагиали СА в Норвежское море указывает на существование “донорства” его североатлантической популяции в отношении норвежско-баренцевоморской популяции и вероятный источник происхождения второй из них, объясняя причину снижения индексов численности окуня в пелагиали СА. Доказанный массовый возврат клювача из пелагиали в батиналь Норвежского моря указывает на меньшую, чем в морях СА, обособленность его придонной и пелагической группировок в этом районе и более раннюю, чем в СА, стадию формирования второй из них. В возврате в батиналь не участвуют мигранты клювача из СА, поддерживая этим свою жизненную стратегию и за пределами популяции.

7. Отличия состава и особенностей формирования разнообразия сообществ паразитов в онтогенезе клювача указывают на обособленность его скоплений на банках Флемиш-Кап и БНБ. Это подтверждают популяционные, морфологические и генетические характеристики, свидетельствующие о популяционном статусе группировки окуня-клювача на банке Флемиш-Кап. Особи клювача, обитающие в батинали у побережья Канады, формируют западную часть придонной группировки его североатлантической популяции.

8. Географическая структура сообществ паразитов при повсеместной репродукции американского окуня на акватории шельфа Канады предполагает наличие у него шести форм популяционного ранга. Золотистый окунь в исследованной части ареала образует две популяции (норвежско-баренцевоморская и исландско-гренландская) и две формы популяционного ранга - банок Флемиш-Кап и БНБ. Мера сходства состава сообществ паразитов, дифференцирующая группировки и популяции клюворылого и американского окуней не превышает 82 %, золотистого - 69 %. Более высокая географическая специфичность состава сообществ паразитов малого окуня предполагает наличие в его ареале значительного числа форм популяционного ранга.

Перспективы дальнейшей разработки темы. Последующие исследования должны быть направлены на изучение степени влияния процессов межвидовой гибридизации и отбора у окуня-клювача на проявление генетической гетерогенности его особей в мезопелагиали и батииали СА и СЛЮ.

Список основных работ, опубликованных по теме диссертации

Публикации в журналах, входящих в Web of Science или Scopus

1. Bogovski, S. P. Chromatoblastomas and related pigmented lesions in deepwater redfish, *Sebastes mentella*, from North Atlantic areas, especially from the Irminger Sea / S. P. Bogovski, **Yu. I. Bakai** // J. Fish Diseases. - 1989. - Vol. 12. - P. 1-13.
2. Боговский, С. П. Пигментные образования у окуня-клювача *Sebastes mentella* / С. П. Боговский, **Ю. И. Бакай** // Экспериментальная онкология. - 1989. - Т. 11, № 3. - С. 18-21.
3. **Бакай, Ю. И.** Биолого-экологическая характеристика окуня-клювача *Sebastes mentella* (Scorpaenidae) на разных глубинах в море Ирмингера / **Ю. И. Бакай**, С. П. Мельников // Вопросы ихтиологии. - 2008. - Т. 48, № 1. - С. 73-85.
4. **Бакай, Ю. И.** Фауна микроспоридий (Мухозоа) окуней рода *Sebastes* Северной Атлантики / **Ю. И. Бакай**, М. А. Груднев // Паразитология. - 2009. - Т. 43, № 4. - С. 317-329.
5. Мельников, С. П. Структура скоплений и основные популяционные характеристики окуня-клювача *Sebastes mentella* (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) в пелагиали моря Ирмингера и смежных вод / С. П. Мельников, **Ю. И. Бакай** // Вопросы ихтиологии. - 2009 а. - Т. 49, № 2. - С. 200-213.
6. Мельников, С. П. Пополнение запаса окуня-клювача *Sebastes mentella* (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) пелагиали моря Ирмингера и смежных вод / С. П. Мельников, **Ю. И. Бакай** // Там же. - 2009 б. - Т. 49, № 5. - С. 669-680.
7. **Бакай, Ю. И.** Эколого-паразитологическая характеристика окуня-клювача *Sebastes mentella* (Scorpaeniformes: Scorpaenidae) Норвежского моря и смежных вод / **Ю. И. Бакай** // Там же. - 2011. - Т. 51, № 1. - С. 97-104.
8. Comment on: Cadrin et al. (2010) "Population structure of beaked redfish, *Sebastes mentella*: evidence of divergence associated with different habitats". ICES Journal of Marine Science, 67: 1617-1630 / А. Makhrov, V. Artamonova, V. Popov, A. Rolskiy, **Yu. Bakay** // ICES Journ. of Marine Science. - 2011. - Vol. 68, № 10. - P. 2013-2015.

9. Hybridization of beaked redfish (*Sebastes mentella*) with small redfish (*Sebastes viviparus*) and diversification of redfishes (Scorpaeniformes) in the Irminger Sea / V. Artamonova, A. Makhrov, **Yu. Bakay** [et al.] // Journ. of Natural History. - 2013. - Vol. 1, № 47. - P. 1791-1801.

10. **Бакай, Ю. И.** К вопросу о происхождении североатлантических морских окуней рода *Sebastes* (Scorpaenidae) на основе анализа их паразитофауны / **Ю. И. Бакай** // Биология моря. - 2013. - Т. 39, № 3. - С. 227-229.

11. **Бакай, Ю. И.** Кожные пигментные образования как фен североатлантической популяции окуня-клювача *Sebastes mentella* Travin, 1951 (Scorpaenidae) / **Ю. И. Бакай** // Там же. - 2015. - Т. 41, № 2. - С. 145-148.

12. **Бакай, Ю. И.** Эколого-паразитологическая характеристика малого окуня *Sebastes viviparus* / **Ю. И. Бакай** // Паразитология. - 2016. - Т. 50, № 5. - С. 345-356.

13. Особенности репродуктивного цикла самок окуня-клювача *Sebastes mentella* (Sebastidae) / Е. А. Филина, А. Ю. Рольский, **Ю. И. Бакай** [и др.] // Вопросы ихтиологии. - 2017. - Т. 57, № 1. - С. 89-95.

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

15. **Бакай, Ю. И.** Паразиты и темп полового созревания как индикаторы популяционной структуры окуня-клювача *Sebastes mentella* (Sebastidae) / **Ю. И. Бакай** // Вопросы ихтиологии. - 2020 а. - Т. 60, № 2. - С. 192-201.

16. **Бакай, Ю. И.** Эколого-популяционные особенности окуня-клювача *Sebastes mentella* (Sebastidae) Северо-Западной Атлантики на основе анализа его паразитофауны / **Ю. И. Бакай** // Там же. - 2020 б. - Т. 60, № 3. - С. 341-350.

Публикации в изданиях, рекомендованных ВАК

1. Мельников, С. П. Биолого-экологическое обоснование мер регулирования промысла окуня-клювача в районе Исландии / С. П. Мельников, **Ю. И. Бакай** // Рыбное хозяйство. - 2006. - № 1. - С. 48-50.

2. **Бакай, Ю. И.** Эколого-паразитологическая характеристика золотистого окуня *Sebastes marinus* / **Ю. И. Бакай** // Вестник МГТУ. - 2012. - Т. 15 - С. 706-715.

3. **Бакай, Ю. И.** Эколого-популяционные особенности окуня-клювача *Sebastes mentella* Норвежского моря на основе анализа его паразитофауны / **Ю. И. Бакай**, В. И. Попов // Там же. - 2017. - Т. 20, № 2. - С. 412-421.

4. Свидетельство о государственной регистрации базы данных “Паразиты рыб морей Северного Ледовитого океана и Северо-Восточной Атлантики” / А. Б. Карасев (RU), **Ю. И. Бакай** (RU) [и др.]. - № 2017621260; гос. регист. 01.11.2017 г.

5. Государственный мониторинг водных биоресурсов: паразитологические показатели безопасности промысловых рыб Северного бассейна / А. Б. Карасев, **Ю. И. Бакай** [и др.] // Рыбоводство и рыбное хозяйство. - 2018. - № 3(146). - С. 37-43.

Монографии

1. Исследования ПИНРО в районе архипелага Шпицберген / **Ю. И. Бакай**, С. В. Баканев [и др.]; ред. М. С. Шевелев. - Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2004. - 414 с.

2. Развитие отечественного рыболовства на Северном бассейне после введения 200-мильных зон: 90-летию Полярного института посвящается / **Ю. И. Бакай**, С. В. Беликов [и др.]. - Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2010. - 513 с.

Публикации в других изданиях

1. Боговский, С. П. Гистологические исследования черных пятен и меланом у морского окуня-клевача / С. П. Боговский, **Ю. И. Бакай**, А. Б. Карасев // Экспериментальная и клиническая онкология. - Таллин, 1986, вып. 7. - С. 114-120.

2. **Бакай, Ю. И.** Пигментные образования на коже окуня-клевача / **Ю. И. Бакай**, С. П. Боговский // Сб. тр. ВНИРО-ПИНРО / Паразиты и болезни морских гидробионтов. - Мурманск, 1987. - С. 18-29.

3. Атлас промысла окуня-клевача в море Ирмингера за 1990-1999 гг. / сост.: В. И. Винниченко, **Ю. И. Бакай** [и др.]. - Мурманск : ПИНРО, 2000. - 168 с.

4. Инструкции и методические рекомендации по сбору и обработке биологической информации в районах исследований ПИНРО / сост.: М. С. Шевелев, **Ю. И. Бакай** [и др.]. - Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2001. - 291 с.

5. **Bakay, Yu.** Results from the analysis of geographical variability in parasite fauna of redfish *Sebastes mentella* from the North Atlantic / **Yu. Bakay** // NAFO SCR Doc. 2001/153. No. N4547. 11 p.; Deep-sea Fisheries Sympos. : abstr. (Varadero, Cuba, 2001).

6. **Bakay, Yu.** Registration of ectolesions of redfish in the North Atlantic (methodical guidelines) / **Yu. Bakay**, A. Karasev // NAFO Doc. 2001/27. - Ser. 4401. - 7 p.

7. **Bakay, Yu.** To the question of unity of redfish *Sebastes mentella* commercial stock in the Irminger Sea / **Yu. Bakay**, S. Melnikov // Deep-Sea Fisheries Symposium (Varadero, Cuba, 2001) : abstr. / NAFO. - 2001. - Paper 3.5.

8. Изучение экосистем рыбохозяйственных водоемов, сбор и обработка данных о водных биологических ресурсах, техника и технология их добычи и переработки. Вып. 1: / ПИНРО; сост.: М. С. Шевелев, **Ю. И. Бакай**, С. М. Готовцев [и др.]. 2-е изд., испр. и доп. - М. : Изд-во ВНИРО, 2004. - 299 с.

9. Мельников, С. П. Биологическое обоснование стратегии управления запасом окуня-клювача пелагиали Северной Атлантики / С. П. Мельников, **Ю. И. Бакай** // Мат. отчет. сесс. ПИНРО / ПИНРО. - Мурманск, 2007. - С. 82-96.
10. Single population of beaked redfish (*Sebastes mentella*) in the Irminger Sea: biological characteristics and dynamics of gene pool / A. Makhrov, V. Artamonova, **Yu. Bakay** [et al.] // NEAFC 29th Annual Meeting: Doc. AM 2010/30. - 37 p.
11. **Бакай, Ю. И.** Характеристика фауны паразитов золотистого морского окуня *Sebastes marinus* / **Ю. И. Бакай** // Паразиты Голарктики: сб. науч. статей Межд. симпоз. - Петрозаводск: Ин-т биологии КарНЦ РАН. - 2010. - Т. 1. - С. 31-34.
12. Hybridization of redfish (genus *Sebastes*) in the Irminger Sea and its significance for studies of population structure of beaked redfish *S. mentella* / V. Artamonova, D. Karabanov, A. Makhrov, A. Rolskiy, **Yu. Bakay** // ICES Annual Science Conf. (Gdansk, 2011). - ICES CM 2011 / A: 06. - P. 3.
13. Monitoring beaked redfish in the North Atlantic, current challenges and future prospects / B. Planque, K. Kristinsson, **Yu. Bakay** [et al.] // ICES CM 2011 / A: 15. - 52 p.
14. Состояние биологических сырьевых ресурсов Баренцева моря и Северной Атлантики в 2011 г. / А. Л. Карсаков, Г. Г. Балякин, **Ю. И. Бакай** [и др.] // отв. ред. Ю. М. Лепесевич ; ПИНРО. - Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2011. - 119 с.
15. Результаты морских ресурсных исследований ПИНРО в 2011 г. / Д. И. Александров, **Ю. И. Бакай** [и др.] // Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2012. - 166 с.
16. Состояние биологических сырьевых ресурсов Баренцева моря и Северной Атлантики в 2012 г. / А. Л. Карсаков, Г. Г. Балякин, **Ю. И. Бакай** [и др.] // отв. ред. Ю. М. Лепесевич ; ПИНРО. - Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2012. - 123 с.
17. **Бакай, Ю. И.** Экологические особенности паразитирования *Sphyrion lumpi* (Copepoda) у окуня-клювача *Sebastes mentella* / **Ю. И. Бакай** // Тр. Центра паразитологии ИПЭЭ РАН. - Т. XLVIII. - М.: Изд-во КМК, 2014. - С. 24-26.
18. Методическое руководство по определению стадий зрелости гонад североатлантических морских окуней рода *Sebastes* (Scorpaenidae) / сост.: Е. А. Филина, В. И. Попов, **Ю. И. Бакай** [и др.]. - Мурманск: Изд-во ПИНРО, 2015. - 29 с.
19. **Бакай, Ю. И.** Формирование фауны паразитов североатлантических окуней рода *Sebastes* в онтогенезе / **Ю. И. Бакай** // Тр. Центра паразитологии ИПЭЭ РАН. Т. L: Биоразнообразие паразитов. - М.: Изд-во КМК. - 2018 б. - С. 25-27.
20. **Бакай, Ю. И.** Паразитологический метод в популяционных исследованиях окуня-клювача *Sebastes mentella* Северного Ледовитого океана / **Ю. И. Бакай** // Тр. VIII Межд. конф. "MARESEDU-2019". - Т. II. - 2020 в. - С. 256-259.
21. Состояние сырьевых биологических ресурсов Баренцева и Белого морей и Северной Атлантики в 2020 г. / Александров Д. И., Амелькин А. В., Анциферов М. Ю., **Бакай Ю. И.** [и др.]. - Мурманск: ПИНРО им. Н.М. Книповича, 2020. - 145 с.