

УДК 591.583.1.57.026.591.557

АГОНИСТИЧЕСКОЕ ПОВЕДЕНИЕ МОЛОДИ ОКУНЯ *PERCA FLUVIATILIS*: ВЛИЯНИЕ РАЗМЕРОВ РЫБ И ЗАРАЖЁННОСТИ МАКРОПАРАЗИТАМИ

© 2021 г. В. М. Сливко¹, А. Е. Жохов², М. В. Гопко¹, В. Н. Михеев¹, *

¹Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

²Институт биологии внутренних вод РАН – ИБВВ РАН, пос. Борок, Ярославская область, Россия

*E-mail: vicnikmik@gmail.com

Поступила в редакцию 13.06.2020 г.

После доработки 15.06.2020 г.

Принята к публикации 15.06.2020 г.

Исследованы заражённость макропаразитами и агрессивность молоди речного окуня *Perca fluviatilis* разного размера, отловленной в Рыбинском водохранилище. Всего обнаружены 13 видов макропаразитов, из них наиболее многочисленными были трематоды *Tylodelphys* sp., *Ichthyocotylurus* sp. и цестоды *Triaenophorus nodulosus*. Достоверная связь интенсивности заражения с размером рыб и их агрессивностью выявлена только для *T. nodulosus*. Обсуждаются возможные механизмы влияния плероцеркоидов *T. nodulosus* на размеры и поведение рыб-хозяев, передачу паразита к окончательному хозяину и фенотипическую дифференциацию в популяции окуня.

Ключевые слова: речной окунь *Perca fluviatilis*, агонистическое поведение, социальный статус, макропаразиты, плероцеркоиды *Triaenophorus nodulosus*.

DOI: 10.31857/S0042875221030164

Агонистическое, или агрессивное, поведение играет важную роль в сложных поведенческих комплексах, связанных с территориальностью, добыванием пищи, размножением животных. Агонистическое поведение широко распространено среди рыб, особенно среди обитателей коралловых рифов, где плотность и разнообразие населения высоки, что предопределяет чрезвычайно напряжённую конкуренцию за ресурсы (Sale, 2002). В пресноводных экосистемах территориальные отношения и интерференционная конкуренция не столь интенсивны, но тем не менее играют заметную роль в экологии и поведении лососёвых (Salmonidae), цихловых (Cichlidae) и окунёвых (Percidae) рыб (Wootton, 1999). Агонистические взаимодействия связаны со значительными тратами энергии и риском стать жертвой хищника, что определяет высокий уровень изменчивости этого поведения и зависимость от целого ряда абиотических и биотических факторов.

Среди абиотических факторов в регуляции агонистического поведения важную роль играет мелкомасштабная гетерогенность среды, существенно влияющая на пищевое, оборонительное и социальное поведение рыб (Levin, 1994; Михеев, 2006). Из биотических факторов выделяют обилие и характер размещения корма (Ivlev, 1961), плотность популяции конкурентов и их размеры

(Grant, 1997), присутствие хищников (Anholt, Werner, 1995). Сравнительно недавно значительное внимание при изучении биологических взаимодействий стали уделять паразитам. Стало очевидно, что паразиты влияют на разные стороны поведения рыб (Bethel, Holmes, 1977; Moore, 2013; Gopko et al., 2017), в том числе на агонистические взаимодействия (Mikheev et al., 2010). Чаще всего исследования модификаций поведения животных связаны с гипотезой об адаптивном манипулировании поведением хозяев (Parker et al., 2009; Poulin, 2010; Гопко, Михеев, 2017). Ранее мы обнаружили (Mikheev et al., 2010), что сеголетки микижи *Oncorhynchus mykiss*, заражённые трематодами *Diplostomum pseudospathaceum*, резко снижают агрессивность в первую неделю после экспериментального заражения церкариями, а в дальнейшем становятся всё более агрессивными. Через 30–45 сут после заражения, когда метацеркарии становились инвазионными (готовыми заражать окончательного хозяина — рыбоядных птиц), уровень их агрессивности значительно превышал таковой контрольных (незаражённых) рыб. Мы отнесли этот эффект к категории адаптивного манипулирования, поскольку, несмотря на повышенную агрессивность, заражённые рыбы проигрывали схватки за территорию и убежище менее агрессивным незаражённым конкурентам. Такое поведение делает их более уязвимыми для рыбо-

ядных птиц и облегчает передачу паразитов. У рыб из естественных водоёмов качественные и количественные характеристики заражённости могут сильно различаться. Будет ли агрессивность рыб зависеть от общей численности паразитов в инфрасообществе или от численности отдельных особенно “влиятельных” паразитов? Иногда вызванные паразитами изменения в поведении рыб видны невооружённым глазом, но чаще их приходится выявлять экспериментальным путём. Существуют два основных подхода: искусственное заражение лабораторных рыб в контролируемых условиях и сравнение их поведения с незаражёнными (контрольными) рыбами (Seppälä et al., 2004); регистрация поведения пойманных в природе рыб в стандартных экспериментальных ситуациях с последующим паразитологическим анализом (Wilson et al., 1993). У каждого из подходов есть свои преимущества и недостатки. В первом случае, как правило, используются выращенные в лабораторных условиях рыбы без паразитов, что делает объект более удобным для анализа. Однако сформировавшиеся в искусственных условиях рыбы могут быть лишены качеств, свойственных рыбам из природы. У пойманных в природе рыб поведение и инфрасообщества паразитов формировались в естественных условиях, но связь между заражённостью и поведением анализировать гораздо сложнее.

Цель исследования — выявить связь естественной заражённости макропаразитами молоди окуня *Perca fluviatilis* с размерами и агрессивностью особей.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Молодь речного окуня отловили волокушей в июле в прибрежной зоне (глубина 0.5–1.5 м) Рыбинского водохранилища вблизи пос. Борок Некоузского района Ярославской области. Общая длина (*TL*) рыб составляла 67–105 мм, что соответствует второму году жизни (Попова, 2002). Пойманных рыб содержали в общем аквариуме объёмом 150 л в течение 7 сут, после чего их рассадил группами по три особи в 16 аквариумов объёмом 35 л, которые были закрыты с боков непрозрачной ширмой, чтобы рыб не пугало присутствие наблюдателей. В каждую триаду подбирали рыб разного размера (крупную, среднюю и мелкую), что давало возможность различать их визуально. В каждый аквариум помещали по одному убежищу — пластиковую непрозрачную трубку длиной 10 см и диаметром 5 см. Рыб кормили раз в сутки личинками хирономид (*Chironomidae*) и рыбным фаршем. В этих условиях примерно через 10 сут стали наблюдаться акты агрессии и устанавливалась иерархия. В течение последующих 7 сут поведение рыб регистрирова-

ли по 10 мин два раза в сутки с помощью помещённых над аквариумами веб-камер, записи с которых передавались на компьютер. В сумме поведение каждой рыбы регистрировали в течение 50 мин. Наблюдения проводили в вечернее время, когда активность окуней была самой высокой (Свирский, 2005).

Выделяли и подсчитывали следующие виды агонистических взаимодействий: демонстрации, броски, укусы, преследование, отступление, бегство (Keenleyside, Yamamoto, 1962; Mikheev et al., 2005). По числу атак, совершённых особью и направленных на неё, каждая рыба получала свой статус: доминант или субдоминант. Доминанты совершали наибольшее число атак, а сами практически не подвергались нападению; они обычно держались рядом с убежищем или внутри него. Субдоминанты совершали меньше атак, но часто подвергались атакам со стороны доминанта; обычно они вытеснялись из убежища. Как правило, в группе из трёх особей выделялся один доминант, а две другие рыбы становились субдоминантами.

После наблюдений рыб усыпляли гвоздичным маслом, измеряли общую длину, вскрывали и делали полный паразитологический анализ (Быховская-Павловская, 1969), учитывая всех макропаразитов, которых идентифицировали по определителям (Определитель ..., 1987; Судариков и др., 2006). Оценивали общее число паразитов, экстенсивность инвазии — долю заражённых рыб конкретным видом паразита (ЭИ, % числа исследованных особей), интенсивность инвазии — среднее число паразитов, приходящихся на одну заражённую особь (ИИ, экз.), и индекс обилия — среднее число данного вида паразита у всех особей, включая незаражённых (ИО, экз.).

Анализируя данные, мы сравнивали агрессивность рыб с их размерами и заражённостью паразитами. Распределение интенсивности заражения рыб паразитами отклонялось от нормального (тест Шапиро–Уилка, $p < 0.0001$), поэтому при анализе данных по интенсивностям заражения использовали методы непараметрической статистики: тест Манна–Уитни (U) и коэффициент корреляции Спирмена (r_s). При дисперсионном анализе проводили логарифмическую трансформацию данных. В работе приводятся средние значения и стандартная ошибка ($M \pm SE$).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Примерно через две недели после помещения рыб в экспериментальные условия в 14 из 16 аквариумов установились устойчивые иерархические отношения; в двух аквариумах агонистические взаимодействия до окончания периода наблюдений так и не проявились; одна рыба погибла. В ито-

Таблица 1. Показатели заражённости окуня *Perca fluviatilis* наиболее многочисленными видами макропаразитов

Паразит (стадия развития)	Экстенсивность инвазии, %		Интенсивность инвазии, экз/особь		Индекс обилия, экз/особь	
	Все особи	Д/С	Все особи	Д/С	Все особи	Д/С
<i>Triaenophorus nodulosus</i> (плероцеркоид)	70	$\frac{50}{81}$	2.4 ± 0.40	$\frac{1.2 \pm 0.44}{2.9 \pm 0.61}$	1.7 ± 0.30	$\frac{0.8 \pm 0.35}{1.9 \pm 0.38}$
<i>Ichthyocotylurus</i> sp. (метацеркария)	61	$\frac{53}{63}$	6.3 ± 1.40	$\frac{5.6 \pm 3.57}{8.3 \pm 1.82}$	3.8 ± 1.01	$\frac{3.6 \pm 2.14}{4.1 \pm 1.33}$
<i>Tylodelphys</i> sp. (метацеркария)	97	$\frac{93}{100}$	38.8 ± 5.95	$\frac{46.4 \pm 10.90}{34.5 \pm 7.70}$	37.6 ± 5.90	$\frac{43.3 \pm 10.6}{34.5 \pm 7.7}$

Примечание. Д – доминанты, С – субдоминанты.

Таблица 2. Соотношение разных агонистических актов в трёх размерных категориях окуня *Perca fluviatilis*

Размерная категория рыб	Доля агонистических актов, %						Число актов*
	демонстрация	бросок	укус	преследование	отступление	бегство	
Крупная	5.5	52.6	9.1	21.4	10.6	0.8	1157
Средняя	3.8	24.9	3.6	7.4	45.6	14.7	924
Мелкая	0.5	1.7	0	0.5	68.0	29.3	574

Примечание. *Суммарное число агонистических актов в размерной категории за 50 мин.

ге при анализе учитывали 41 рыбу трёх размерных категорий: мелкую – 14 экз. ($TL\ 77.3 \pm 1.9$ мм), среднюю – 13 экз. (85.4 ± 1.6 мм) и крупную – 14 экз. (96.4 ± 1.5 мм). Средние значения ИИ составили соответственно 38.0 ± 6.7 , 48.5 ± 9.1 и 58.3 ± 16.0 экз/особь; различия между размерными категориями по этому показателю недостоверны (ANOVA, $F_{2,38} = 0.26$, $p = 0.77$). Не выявлена достоверная связь между длиной рыб и их суммарной заражённостью паразитами ($r_s = 0.15$, $p = 0.36$), а также между численностью всех паразитов и агрессивностью окуней ($p = 0.37$).

Среди обнаруженных 13 видов паразитов наиболее многочисленными были дигенетические сосальщики (Trematoda): *Tylodelphys* sp. и *Ichthyocotylurus* sp., и ленточный червь (Cestoda) *Triaenophorus nodulosus*; эти три вида гельминтов паразитируют у рыб на личиночной стадии. Остальные – *Camallanus* sp., *Desmidocercella numidica* (Nematoda), *Bunodera lucioperca*, *Diplostomum spathaceum*, *Posthodiplostomum brevicaudatum*, *Apatemon annuligerum*, *Azygia lucii*, *Phyllodistomum* sp. (Trematoda), *Acanthocephalus lucii* (Acanthocephala) и *Ergasilus sieboldi* (Copepoda) – встречались редко; их учитывали только при подсчёте общего числа паразитов.

Интенсивность заражения рыб *T. nodulosus* достоверно выше у более мелких рыб ($r_s = -0.61$, $p < 0.0001$). Достоверна разница между доминантами и субдоминантами в заражённости *T. nodulosus* (U : $p = 0.02$): у первых значения ЭИ и ИИ ниже, чем у вторых (табл. 1). ИО *T. nodulosus* достоверно

отрицательно коррелирует как с длиной рыб ($r_s = -0.49$, $p = 0.0005$), так и с их агрессивностью ($r_s = -0.32$, $p = 0.03$).

ИО метацеркарий *Tylodelphys* sp. и *Ichthyocotylurus* sp. у доминантов и субдоминантов не различается (соответственно $p = 0.28$ и 0.24). Не выявлена достоверная ИО этих трематод ни с агрессивностью рыб ($p = 0.19$ и 0.14), ни с длиной рыб ($p = 0.64$ и 0.37). Значения ИИ *Tylodelphys* sp. и *T. nodulosus* достоверно отрицательно коррелируют между собой ($r_s = -0.32$, $p = 0.042$).

Среди агонистических актов у крупных рыб, большинство из которых становились доминантами, преобладали броски, преследования и укусы; у рыб средней размерной категории и особенно у мелких чаще всего наблюдали отступление и бегство (табл. 2).

ОБСУЖДЕНИЕ

Высокая интенсивность заражения и разнообразие макропаразитов позволяют предполагать существенную связь заражённости с размером и поведением окуней. Однако достоверной связи суммарного груза паразитов с длиной рыб и их агрессивностью мы не обнаружили. Это может быть прежде всего обусловлено отсутствием связи между обилием самых многочисленных паразитов *Tylodelphys* sp. и *Ichthyocotylurus* sp. с длиной рыб и их агрессивностью в наших исследованиях. Ранее мы экспериментально обнаружили зависимость агрессивности молоди микижи от заражён-

ности сходным по экологии паразитом *D. pseudospathaceum*, который, как и *Tylodelphys* sp., обитает в глазах рыб — второго промежуточного хозяина (Mikheev et al., 2010). В первую неделю после заражения неинвазионные метацеркарии диплостомума делали рыб менее активными и неагрессивными, что можно расценивать как первую фазу манипулирования поведением хозяина (Parker et al., 2009; Gopko et al., 2015): менее заметные рыбы реже становятся жертвами хищников (птиц и рыб). Попавший в этот период в окончательного хозяина (рыбоядную птицу) паразит всё равно не может размножаться. Достижение инвазионного состояния метацеркарии резко увеличивают агрессивность и двигательную активность рыб (Mikheev et al., 2010; Gopko et al., 2015), делая их более уязвимыми для окончательного хозяина. Следует подчеркнуть, что в лабораторных экспериментах с микижей все паразиты в глазах рыб были одинакового возраста и синхронно манипулировали поведением хозяев. В случае с *Tylodelphys* sp. инфрапопуляции паразита состояли из особей разного возраста, что могло снижать эффективность манипулирования готовых к заражению особей. Конкуренция между разными возрастными когортами одного и того же паразита наблюдалась у цестод *Schistocephalus solidus* (Hafer, Milinski, 2015). Подобными внутривидовыми взаимодействиями у *Tylodelphys* sp. можно объяснить отсутствие в наших экспериментах зависимости агрессивности окуней от заражённости этим паразитом. Сходную картину мы наблюдали и для другого массового вида трематод *Ichthyocotylurus* sp.

В отличие от мелких и многочисленных метацеркарий трематод менее многочисленные, но гораздо более крупные плероцеркоиды цестоды *T. nodulosus* оказались существенно более influentialными. Самой значительной оказалась связь между ИИ *T. nodulosus* и длиной окуней: размеры заражённых особей в среднем были на 13% меньше незаражённых. Доминанты и субдоминанты достоверно различались по ИО плероцеркоидов — у субдоминантов оно было достоверно выше. Агрессивность окуней отрицательно коррелировала с их заражённостью плероцеркоидами *T. nodulosus*. Столь сильное влияние этого паразита на рост и поведение хозяев может маскировать возможное манипулирование со стороны гораздо более мелких многочисленных личинок трематод. В связи с этим уместно подчеркнуть обнаруженную нами отрицательную корреляцию между интенсивностью заражения *Tylodelphys* sp. и *T. nodulosus*, что позволяет предполагать не только отмеченные выше внутривидовые взаимодействия между паразитами разного возраста, но и межвидовые конкурентные отношения в инфрасообществах паразитов.

Остановимся подробнее на отношениях паразит—хозяин между *T. nodulosus* и *P. fluviatilis*. Основной вопрос: можно ли считать различия в размерах и поведении у рыб с разной заражённостью плероцеркоидами адаптивными для паразита? Другими словами, связаны ли эти различия с манипулированием фенотипом промежуточного хозяина (окуня), повышающим вероятность передачи паразита окончательному хозяину (щуке *Esox lucius*)? Наименее заражённые крупные и агрессивные окуни могут быть более заметными и привлекательными для щуки по сравнению с сильно заражёнными и неагрессивными мелкими окунями. Паразиту это невыгодно, поскольку в таком случае в окончательного хозяина будет попадать мало особей паразита. Если высокая агрессивность даёт крупным окуням серьёзное преимущество при конкуренции за убежище, за безопасное положение в стае или при питании, то они могут быть менее уязвимыми для хищника по сравнению с мелкими окунями. Проигрывая во всех перечисленных случаях, мелкие окуни могут оказаться в менее выгодном положении из-за недостаточно эффективного оборонительного и пищевого поведения. Их бюджет времени в таком случае будет отличаться от бюджета более крупных рыб. Имея высокие потребности в пище, связанные как с тратами на собственный рост и активность, так и на рост паразитов, мелкие окуни вынуждены расходовать больше времени на поиск и добывание корма, а следовательно, меньше на оборону. Это делает их более уязвимыми для хищников. В таком случае паразитов в окончательного хозяина будет попадать больше, что подтверждает гипотезу об адаптивном манипулировании фенотипом хозяина. Более обоснованный выбор между этими предположениями можно сделать лишь на основе результатов контролируемых экспериментов. Полезным может быть анализ связи между заражённостью рыб и соотношением разных категорий агонистических актов (в данной работе мы обсуждали лишь суммарные показатели агрессивности), но для этого необходимо больше данных.

В контексте нашей работы заслуживает внимания вопрос о механизмах (причинно-следственных связях), определяющих отрицательную связь между размером рыб и их заражённостью *T. nodulosus*. Прежде всего, напрашивается предположение о торможении роста и агрессивности у рыб, получивших большое число плероцеркоидов. Паразиты попадают в рыбу с заражёнными копеподами (Copepoda) в период активной планктофагии в первое лето жизни. Заражённые окуни вынуждены кормить не только себя, но и паразитов, что существенно замедляет их рост. Установлено (Brinker, Hamers, 2007), что рыбы со средней степенью заражения (1–3 плероцеркоида) имеют поражения печени средней тяжести; их темп ро-

ста по сравнению с незаражёнными особями ниже на 9%. Сильно заражённые рыбы (4 и более плероцеркоидов) имеют значительные поражения печени и отстают в росте ещё сильнее — на 16%. Мелкий размер и патология, по-видимому, определяют низкую агрессивность и социальный статус сильно заражённых рыб. В таком случае низкий статус формируется под влиянием изменений фенотипа, вызванных заражением сильно вирулентным паразитом. Возможен и другой сценарий: исходно более активные и агрессивные особи окуня интенсивно питаются и растут, что позволяет им быстро проходить период планктофагии и начинать потреблять более крупные жертвы — личинок насекомых, молодь рыб (Попова, 2002). Это позволяет им избежать высокой заражённости в отличие от исходно менее активных и агрессивных особей, которые, проигрывая конкуренцию за пищу, отстают в росте и дольше питаются мелким кормом, в котором преобладают копеподы (первый промежуточный хозяин *T. nodulosus*). Это повышает риск заражения плероцеркоидами. Высокая заражённость цестодами усугубляет положение мелких окуней, ещё более замедляя их рост и усиливая подчинённый статус.

Основанием для второй гипотезы служат результаты исследования механизмов поведенческой и размерной дифференциации у молоди атлантического лосося *Salmo salar* (Huntingford et al., 1990; Martin-Smith, Armstrong, 2002; Harwood et al., 2003). В период формирования территориального поведения у сеголеток лосося успех в конкуренции за корм и убежище практически не зависит от их размера, а связан с их врождённой агрессивностью. Исходно более агрессивные особи со временем становятся крупнее субдоминантов, что приводит к размерной дифференциации и высокому социальному статусу более крупных особей. Как и у молоди атлантического лосося, механизмы размерной дифференциации речного окуня в первую очередь связаны с различиями в агрессивности и эффективности пищевого поведения (Westerberg et al., 2004; Mikheev et al., 2005).

Паразиты, меняя фенотип рыб, также могут существенно влиять на их смертность и внутрипопуляционную дифференциацию. Таким образом, паразиты могут быть заметным фактором, влияющим, наряду с хищниками и пищей, на приспособленность рыб. Однако не все паразиты, составляющие инфрасообщества, служат одинаково эффективными модификаторами фенотипа рыб. В нашем исследовании многочисленные и разнообразные макропаразиты окуня значительно отличались друг от друга по влиянию на фенотип хозяина. Судя по всему, эффекты влияния на поведение и рост хозяев были не аддитивны. Самым влиятельным паразитом оказалась цестода *T. nodulosus*, что, учитывая его размеры и патогенное воздействие на хозяина, не удивительно. Как

будет выглядеть модифицирующее воздействие других членов инфрасообщества, таких как многочисленные метацеркарии трематод *Tylodelphys* sp. и *Ichthyocotylurus* sp., в отсутствие плероцеркоидов *T. nodulosus*? Этот конкретный вопрос, а также более общая проблема конкурентных отношений паразитов в инфрасообществах их промежуточных хозяев — рыб — представляют собой крайне важное и интересное направление исследований в экологической паразитологии.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Многие паразиты используют рыб как промежуточных или окончательных хозяев. Развиваясь в промежуточном хозяине, паразит прежде всего заинтересован в успешной передаче следующему хозяину. Этому в значительной степени способствуют изменения фенотипа промежуточного хозяина, делающие его более доступным для хищника — окончательного хозяина. Из разнообразных изменений физиологии, поведения, морфологии рыб, часто вызываемых их эндопаразитами, мы выбрали агонистическое поведение и размер тела. Эти характеристики нередко играют ключевую роль в оборонительном, пищевом и социальном поведении рыб. Выявленная связь размеров и агрессивности окуня с его заражённостью плероцеркоидами цестоды *T. nodulosus* позволяет считать паразитов важными модификаторами фенотипа рыб, что должно отражаться на биотических взаимодействиях. Однако использованные нами методы не дают возможности сформулировать чёткие представления о механизмах, вызывающих размерную дифференциацию и различия в агрессивности у рыб. Вопрос о роли паразитов как инициаторов индивидуальных различий среди рыб или модификаторов/ускорителей уже существующих различий остаётся открытым. Наши данные подтверждают мнение, что чем выше заражённость хозяина, тем больше он рискует стать жертвой хищника (следующего хозяина). Таким образом, паразиты сами способствуют более успешной передаче. В популяции рыб паразиты могут играть роль фактора селективной смертности, повышая вероятность гибели отстающих в росте и менее активных рыб. Впрочем, вызванная паразитами повышенная активность и агрессивность рыб может и повышать уязвимость сильно заражённых хозяев для хищника, как в случае с трематодами *D. pseudospathaceum*, манипулирующими поведением молоди лососёвых (Mikheev et al., 2010; Gopko et al., 2015). Исследования паразитов как регуляторов поведения рыб и биотических взаимодействий находятся в стадии накопления эмпирических данных, что пока затрудняет широкие обобщения.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 20-04-00239 — сбор и обработка материалов), Российского научного фонда (проект № 19-14-00015 — написание статьи) и темы государственного задания ИБВВ РАН № АААА-А18-118012690101-2 (паразитологический анализ, А.Е. Жохов).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Быховская-Павловская И.Е. 1969. Паразитологическое исследование рыб. Л.: Наука, 108 с.
- Гопко М.В., Михеев В.Н. 2017. Паразитические манипуляции фенотипом хозяина: эффекты во внутренней и внешней среде // Журн. общей биологии. Т. 78. № 6. С. 16–48.
<https://doi.org/10.1134/S2079086419010018>
- Михеев В.Н. 2006. Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. М.: Наука, 191 с.
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. 1987. Т. 3. Паразитические многоклеточные. Ч. 2. Л.: Наука, 583 с.
- Попова О.А. 2002. *Perca fluviatilis* Linnaeus, 1756 — речной окунь // Атлас пресноводных рыб России. Т. 2 / Под ред. Решетникова Ю.С. М.: Наука. С. 64–66.
- Свирский А.М. 2005. Суточный ритм двигательной активности окуня // Матер. Междунар. конф. “Поведение рыб”. М.: Акварос. С. 461–465.
- Судариков В.Е., Ломакин В.В., Атаев А.М., Семенова Н.Н. 2006. Метациркулярии трематод — паразиты рыб Каспийского моря и дельты Волги. М.: Наука, 183 с.
- Anholt B.R., Werner E.E. 1995. Interaction between food availability and predation mortality mediated by adaptive behavior // Ecology. V. 76. P. 2230–2234.
- Bethel W.M., Holmes J.C. 1977. Increased vulnerability of amphipods to predation owing to altered behavior induced by larval acanthocephalans // Can. J. Zool. V. 55. № 1. P. 110–115.
- Brinker A., Hamers R. 2007. Evidence for negative impact of plerocercoid infection of *Triaenophorus nodulosus* on *Perca fluviatilis* L. stock in Upper Lake Constance, a water body undergoing rapid reoligotrophication // J. Fish Biol. V. 71. P. 129–147.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01475.x>
- Gopko M.V., Mikheev V.N., Taskinen J. 2015. Changes in host behaviour caused by immature larvae of the eye fluke: evidence supporting the predation suppression hypothesis // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 69. P. 1723–1730.
<https://doi.org/10.1007/s00265-015-1984-z>
- Gopko M.V., Mikheev V.N., Taskinen J. 2017. Deterioration of basic components of the anti-predator behavior in fish harboring eye fluke larvae // Ibid. V. 71. Article. 68.
<https://doi.org/10.1007/s00265-017-2300-x>
- Grant J.W.A. 1997. Territoriality // Behavioural ecology of teleost fishes / Ed. Godin J.-G.J. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 81–103.
- Hafer N., Milinski M. 2015. When parasites disagree: evidence for parasite-induced sabotage of host manipulation // Evolution. V. 69. № 3. P. 611–620.
<https://doi.org/10.1111/evo.12612>
- Harwood A.J., Armstrong J.D., Metcalfe N.B., Griffiths S.W. 2003. Does dominance status correlate with growth in wild stream-dwelling Atlantic salmon (*Salmo salar*)? // Behav. Ecol. V. 14. P. 902–908.
<https://doi.org/10.1093/beheco/arg080>
- Huntingford F.A., Metcalfe N.B., Thorpe J.E. et al. 1990. Social dominance and body size in Atlantic salmon parr, *Salmo salar* L. // J. Fish Biol. V. 36. P. 877–881.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1990.tb05635.x>
- Ivlev V.S. 1961. Experimental ecology of the feeding of fishes. New Haven: Yale Univ. Press, 302 p.
- Keenleyside M.H.A., Yamamoto F. T. 1962. Territorial behaviour of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // Behaviour. V. 19. № 1. P. 139–169.
- Levin S.A. 1994. Patchiness in marine and terrestrial systems: from individuals to populations // Philos. Trans. Roy. Soc. London. V. 343B. P. 99–103.
<https://doi.org/10.1016/j.plrev.2016.07.009>
- Martin-Smith K.M., Armstrong J.D. 2002. Growth rates of wild stream-dwelling Atlantic salmon correlate with activity and sex but not dominance // J. Anim. Ecol. V. 71. P. 413–423.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2656.2002.00609.x>
- Mikheev V.N., Pasternak A.F., Tischler G., Wanzenböck J. 2005. Contestable shelters provoke aggression among 0+ perch, *Perca fluviatilis* // Environ. Biol. Fish. V. 73. P. 227–231.
<https://doi.org/10.1007/s10641-005-0558-8>
- Mikheev V.N., Pasternak A.F., Taskinen J., Valtonen E.T. 2010. Parasite-induced aggression and impaired contest ability in a fish host // Parasit. Vectors. V. 3. Article № 17.
<https://doi.org/10.1186/1756-3305-3-17>
- Moore J. 2013. An overview of parasite-induced behavioral alterations — and some lessons from bats // J. Exp. Biol. V. 216. № 1. P. 11–17.
<https://doi.org/10.1242/jeb.074088>
- Parker G.A., Ball M.A., Chubb J.C. et al. 2009. When should a trophically transmitted parasite manipulate its host? // Evolution. V. 63. № 2. P. 448–458.
<https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00565.x>
- Poulin R. 2010. Parasite manipulation of host behaviour: an update and frequently asked questions // Adv. Stud. Behav. V. 41. P. 151–186.
[https://doi.org/10.1016/S0065-3454\(10\)41005-0](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(10)41005-0)
- Sale P.F. 2002. Coral reef fishes: dynamics and diversity in a complex ecosystem. San Diego: Acad. Press, 549 p.
- Seppälä O., Karvonen A., Valtonen E.T. 2004. Parasite-induced change in host behaviour and susceptibility to predation in an eye fluke—fish interaction // Anim. Behav. V. 68. № 2. P. 257–263.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.10.021>
- Westerberg M.F., Staffan C., Magnhagen A. 2004. Influence of predation risk on individual competitive ability and growth in Eurasian perch, *Perca fluviatilis* // Ibid. V. 67. № 2. P. 273–279.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.06.003>
- Wilson D.S., Coleman K., Clark A.B., Biederman L. 1993. Shy-bold continuum in pumpkinseed sunfish (*Lepomis gibbosus*) — an ecological study of a psychological trait // J. Comp. Psychol. V. 107. P. 250–260.
<https://doi.org/10.1037/0735-7036.107.3.250>
- Wootton R.J. 1999. Ecology of teleost fishes. Dordrecht: Springer, 386 p.