

УДК 574.52.591.5.597.2/.5

ГИДРАВЛИЧЕСКАЯ СТРУКТУРА БИОТОПА ВЛИЯЕТ НА РИСК ЗАРАЖЕНИЯ РЫБ ТРЕМАТОДАМИ

© 2022 г. В. Н. Михеев¹, *, А. Ф. Пастернак², Й. Таскинен³

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

²Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

³Университет Ювяскюля, Ювяскюля, Финляндия

*E-mail: vicnikmik@gmail.com

Поступила в редакцию 25.04.2022 г.

После доработки 17.05.2022 г.

Принята к публикации 18.05.2022 г.

Представлены результаты изучения изменчивости заражённости сеголеток микижи *Oncorhynchus mykiss* трематодами *Diplostomum pseudospathaceum* при разных гидравлических режимах в экспериментальной установке с возможностью регулирования скорости течения и неоднородности среды. Средняя заражённость рыб в условиях течения снижалась в 1.5 раза по сравнению со стоячей водой. Увеличение скорости потока от 3.2 до 11.3 см/с не приводило к дальнейшему снижению заражённости, тогда как межиндивидуальная изменчивость заражённости (коэффициент вариации) монотонно возрастала от опытов в стоячей воде (20%) к условиям с быстрым течением (40%). Уменьшение средней заражённости и возрастание изменчивости в неоднородном потоке воды свидетельствует о том, что некоторые рыбы успешно избегают заражения паразитами. Это может достигаться за счёт перераспределения взвешенных в толще воды церкарий между участками с разной скоростью течения и поведения рыб, позволяющего им выбирать участки с низкой концентрацией паразитов.

Ключевые слова: сеголетки *Oncorhynchus mykiss*, трематода *Diplostomum pseudospathaceum*, церкарии, скорость течения, гетерогенность биотопа.

DOI: 10.31857/S0042875222060224

Мелкомасштабная структура течений наряду с другими абиотическими факторами формирует мозаику физической неоднородности среды, влияющую на многие стороны жизнедеятельности гидробионтов и их взаимодействия (Hughes, Dill, 1990; Wiens, 2002; Михеев, 2006). В многочисленных исследованиях, посвящённых экологии и поведению молоди лососёвых рыб (Salmonidae) в пресноводный период их жизни, наибольшее внимание уделяли гидравлической и топографической структуре биотопов, наличию убежищ, доступности корма, внутри- и межвидовой конкуренции, прессу хищников (Chapman, 1966; Parker, Barnes, 2014; Lusardi et al., 2018). Рассматривая взаимодействие биотических и абиотических факторов, исследователи чаще всего обращали внимание на роль течений в миграционном и пищевом поведении (Fausch, 1984; Grant, 1990; Pavlov, Mikheev, 2017), а также на роль физических убежищ, обеспечивающих защиту от хищников (Wilzbach, 1985; Anholt, Werner, 1995; Михеев и др., 2010).

Паразитов, как важный фактор, влияющий на поведение и биотические взаимодействия, стали рассматривать сравнительно недавно (Barber et al.,

2000; Moore, 2002). Наряду с хищниками паразитов в экологии относят к категории “естественных врагов” (natural enemies ecology) (Raffel et al., 2008; Koprivnikar, Penalva, 2015), но влияние хищников и паразитов рассматривают чаще всего по отдельности, хотя есть веские причины учитывать их взаимодействие. Под влиянием паразитов животное может быть более (Lafferty, Morris, 1996; Seppälä et al., 2004; Mikheev et al., 2010) или менее (Weinreich et al., 2013; Gopko et al., 2015) доступным для хищника. В присутствии хищника, затрачивая время и энергию на защитное поведение, животное может становиться более доступным для паразитов (Гопко, Михеев, 2017).

Течения – важнейший фактор распространения мелких гидробионтов со слабыми плавательными возможностями. Исследователей экологии и поведения рыб их пассивное перемещение, или “дрифт”, интересует как фактор, влияющий на доступность кормовых объектов для рыб, в том числе для молоди лососёвых (Hughes, Dill, 1990; Fausch, 1993). Не удивительно, что подавляющее большинство работ на эту тему связано с реками и ручьями.

Ранее мы показали, что церкарии трематод *Diplostomum pseudospathaceum*, которым рыбы служат вторым промежуточным хозяином, используют создаваемые рыбами вентиляционные токи внутри ротовой полости и проникают в хозяина преимущественно через жабры (Mikheev et al., 2014). Для паразита этот механизм крайне важен, поскольку активные движения к рыбе и попытки проникновения церкарии предпринимают, если они оказываются от неё на расстоянии не более 3–8 мм (Naas et al., 2008). Вентиляционные токи эффективно работают как механизм направленного переноса паразитов к рыбе в стоячей воде. Будет ли его эффективность меняться в условиях течения? Играет ли при этом роль скорость потока и его неоднородность, вызванная присутствием препятствий?

Для поиска ответов на эти вопросы были поставлены эксперименты в установке с регулируемой скоростью потока воды и возможностью манипулирования доступностью убежищ для рыб (сеголетки микижи *Oncorhynchus mykiss*). В качестве паразита использовали церкарий *D. pseudospathaceum*. Рабочие гипотезы предусматривали возможность изменения заражённости в условиях течения: 1) повышения заражённости за счёт образования скоплений паразитов в затишных участках, используемых рыбами как убежища; 2) снижения заражённости, если рыбы выбирают участки с повышенной скоростью течения, где концентрация и локомоторные возможности паразитов ниже.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования проводили на биологической станции Конневеси Университета Ювяскюля (Финляндия). Сеголетки *O. mykiss* (средняя длина по Смиту $\pm SD$ 6.97 ± 0.71 см) были получены с рыбной фермы, где их содержали в артезианской воде, что предотвращало заражение паразитами до экспериментов. Рыб содержали в 150-литровом проточном бассейне при температуре 14–15°C и фотопериоде 15 : 9 ч (свет : темнота). Кормили рыб два раза в день гранулированным кормом соответствующего размера. Церкарии *D. pseudospathaceum* были получены от 20 моллюсков *Lymnaea stagnalis* из озера Конневеси. Моллюсков держали в темноте в холодильнике при температуре 7°C. За 3–4 ч до экспериментов моллюсков выставляли на свет при температуре 20°C, что стимулировало выделение церкарий. Концентрация церкарий во всех экспериментах равнялась 150 экз/л. В каждой повторности использовали трёх случайно выбранных рыб, которых акклимировали к условиям эксперимента в течение 15 мин в воде без паразитов, а затем добавляли церкарий, распределяя их равномерно по всей площади бассейна. Эту процедуру проводили как в опытах со стоячей водой, так и с течением. В последнем случае паразитов до-

бавляли в стоячую воду непосредственно перед инициацией течения. Более подробно экспериментальные процедуры при изучении взаимодействий в системе “*O. mykiss*–*D. pseudospathaceum*” изложены ранее (Seppälä et al., 2004; Mikheev et al., 2010).

Эксперименты проводили в течение 15 мин в замкнутых кольцевых каналах длиной 78 см, шириной 20 см и глубиной 13 см. Они были не проточными, и в каждой экспериментальной повторности их заполняли 24 л озёрной воды, профильтрованной через планктонное сито (размер ячеек 150 мкм). Дно и стенки канала были тёмно-серого цвета. В половине экспериментов на дно канала помещали убежище – тёмную керамическую пластину 12 × 12 см, опиравшуюся углами на округлые камни диаметром ~ 4 см. Два скоростных режима течения воды (3.2 и 11.3 см/с) обеспечивали с помощью регулируемого вентилятора, расположенного в 5 см над поверхностью воды. Скорость течения на поверхности измеряли с использованием дрейфующего поплавка. В предварительных наблюдениях с устоявшимся течением (для этого требовалось ~ 5 мин) мы оценивали градиенты скорости течения на качественном уровне. Наблюдали два наиболее отчётливых градиента: 1) от поверхности до дна (с минимумом у дна); 2) от внешней к внутренней стенке канала (у внутренней стенки течение замедлялось и практически исчезало у дна). В опытах с наличием убежища образовывались участки с почти неподвижной водой, расположенные вниз по течению от камней. Таким образом, гидравлическая неоднородность имела место в обоих вариантах экспериментов, но при наличии убежища она заметно усложнялась.

Всего выполнено шесть экспериментов с разными сочетаниями гидравлических условий и наличия/отсутствия убежища: в стоячей воде, при слабом течении 3.2 см/с, при сильном течении 11.3 см/с. При каждом режиме были варианты с убежищем и без него. После экспериментов группы рыб из каждой повторности содержали в отдельных проточных аквариумах, где их кормили в прежнем режиме. Через двое суток, когда все паразиты достигали места локализации (хрусталики глаз) в рыбах, последних усыпляли раствором MS-222 и под биноклем подсчитывали число метацеркарий. В каждом из шести экспериментов было выполнено по шесть повторностей. В сумме было исследовано 108 рыб. В ходе экспериментов все рыбы оказались заражёнными, но с разной интенсивностью инвазии (заражённостью). Для каждой из шести экспериментальных групп распределение средней интенсивности инвазии (суммарное число метацеркарий в обоих глазах в среднем на одну рыбу) было проверено на нормальность с применением *W*-теста Шапиро–Уилка. Все выборки удовлетворяли критерию нормальности, что позволило использовать для дальнейшего анализа двухфакторный параметрический дисперси-

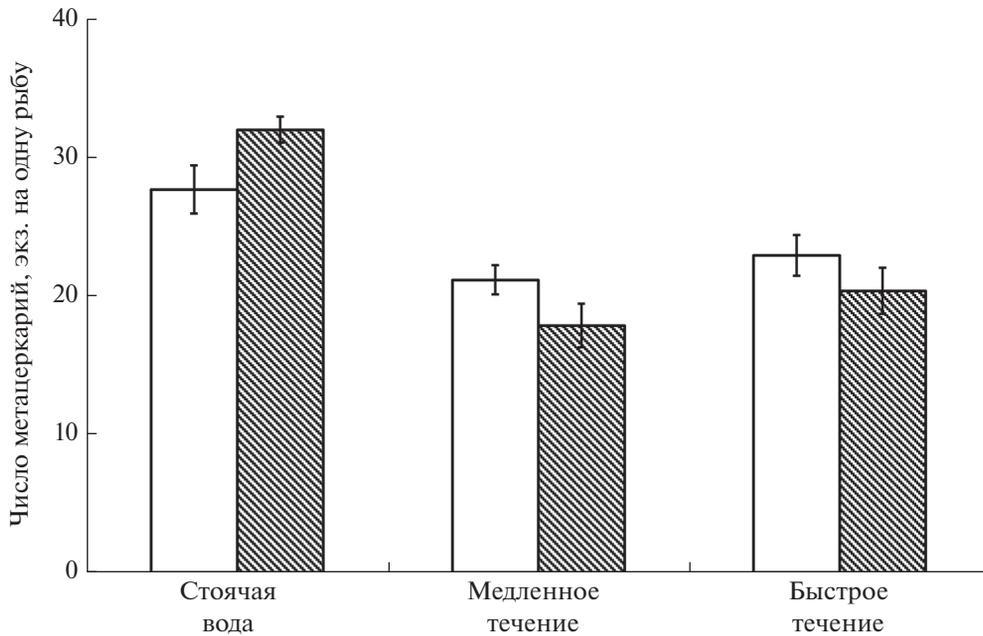


Рис. 1. Средняя интенсивность инвазии метацеркариями *Diplostomum pseudospathaceum* сеголеток микижи *Oncorhynchus mykiss* в условиях течения и в стоячей воде: (□) – без убежища, (▨) – с убежищем, (I) – стандартная ошибка.

онный анализ (Two-way ANOVA) с последующим попарным сравнением выборок (тест Тьюки).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Средняя интенсивность инвазии рыб как при низкой, так и при высокой скорости течения снижалась по сравнению с экспериментами в стоячей воде в 1.5 раза (рис. 1). Различия между заражённостью рыб в стоячей воде и на течении были высоко достоверными (Two-way ANOVA: $F = 34.5$, $p < 0.0001$). Влияние убежища было недостоверным ($p = 0.63$), но между этими факторами (течение и убежище) обнаружено достоверное взаимодействие ($p = 0.012$). Это означает, что влияние убежища на интенсивность инвазии рыб в стоячей и проточной воде было разнонаправленным. Попарные сравнения заражённости во всех вариантах “убежище–нет убежища” при разных гидравлических условиях не выявили достоверных различий (тест Тьюки).

Наряду с результатами анализа средних значений заражённости не менее интересными и неожиданными оказались изменения показателя вариативности интенсивности инвазии рыб в зависимости от гидравлических условий (рис. 2). Самые низкие значения коэффициентов вариации (~20%) зарегистрированы у рыб, контактировавших с паразитами в стоячей воде. С увеличением скорости течения вариативность интенсивности инвазии возрастала: ~30% при слабом течении и ~40% – при сильном. При столь значительном разбросе

значений и относительно низком среднем уровне интенсивности инвазии часть рыб в условиях довольно высокой скорости течения была заражена совсем слабо – одна–семь метацеркарий на рыбу при средних значениях ~20 (рис. 1).

ОБСУЖДЕНИЕ

На течении интенсивность инвазии сеголеток *O. mykiss* метацеркариями *D. pseudospathaceum* была значительно ниже, чем в стоячей воде. От скорости течения этот эффект не зависел: как на медленном (3.2 см/с), так и на быстром (11.3 см/с) течении среднее число паразитов в хрусталиках глаз рыб снижалось в 1.5 раза. Иная зависимость обнаружена для другого важного популяционного показателя – индивидуальной изменчивости по заражённости. Увеличение скорости течения вызывало монотонное возрастание коэффициента вариации интенсивности инвазии – от 20 до 40% соответственно в стоячей воде и на быстром течении.

Рассмотрим два возможных механизма, объясняющих эти результаты. Первый из них предполагает нарушение под влиянием течения вентиляционных токов воды, создаваемых рыбой и направляющих взвешенных в воде паразитов к жабрам. Ведущая роль поступления церкарий *D. pseudospathaceum* в рыбу через жабры была установлена нами ранее (Mikheev et al., 2014). Если бы нарушение вентиляционных токов играло главную роль в формировании картины заражённости, то этот эффект скорее всего зависел бы от скорости тече-

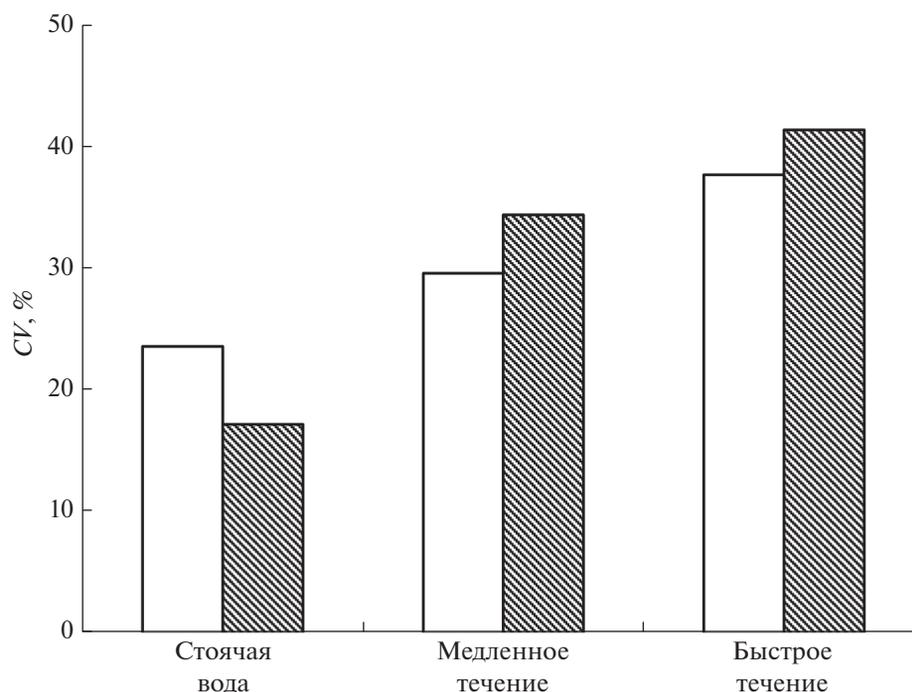


Рис. 2. Коэффициенты вариации (CV) средней интенсивности инвазии метацеркариями *Diplostomum pseudospathaceum* сеголеток микижи *Oncorhynchus mykiss* в условиях течения и в стоячей воде. Обозначения см. на рис. 1.

ния. Другой возможный механизм снижения заражённости рыб в условиях течения связан с формированием неоднородной гидравлической структуры потока, в котором образуются зоны с высокой и низкой скоростью течения, вплоть до появления у дна устойчивых застойных участков. В них могут накапливаться взвешенные в воде паразиты, что снижает их концентрацию на других участках с более высокой скоростью течения. Молодь рыб, добывающая корм в потоке воды, выбирает участки с оптимальной скоростью течения, где проносится сравнительно много потенциальных жертв (Fausch, 1984; Hughes, Dill, 1990; Михеев, 2006). Выбирая такие участки, рыбы могут не только получать больше корма, но и избегать слишком высокой заражённости паразитами.

С увеличением скорости течения гидравлическая неоднородность среды возрастает, что делает картину распределения участков с разной скоростью более контрастной. Этим можно объяснить значительное повышение индивидуальной изменчивости интенсивности инвазии рыб с увеличением скорости потока. В зависимости от социального статуса, пресса хищников или пищевой мотивации одни рыбы могут проводить больше времени в местах с более высокой, а другие — с более низкой скоростью течения, где накапливаются паразиты. Средняя заражённость будет зависеть от числа рыб в группе, использующих те или иные участки биотопа.

Другой важный аспект физической неоднородности биотопа — наличие ориентиров и убежищ, существенно влияющих на поведение рыб (Михеев, 2006; Михеев и др., 2010), что, в свою очередь, может влиять на уязвимость рыб для паразитов (Mikheev et al., 2020). Достоверных различий в заражённости рыб при сравнении ситуаций с убежищем и без него не отмечено ни при одном из исследованных нами гидравлических режимов. Вероятно, это связано с небольшой продолжительностью экспериментов (15 мин), в то время как территориальные отношения среди рыб, влияющие на заражение паразитами, развиваются в течение более длительного времени (не менее 30 мин) (Mikheev et al., 2020). Тем не менее достоверный эффект взаимодействий между факторами “течение” и “убежище” указывает на некоторую роль убежищ в отношениях рыбы-паразиты даже в наших кратковременных экспериментах. Повышение заражённости в стоячей воде при наличии убежища позволяет предположить, что в этой ситуации рыбы быстрее обследуют обстановку и начинают конкурировать за убежище, что усиливает вентиляционные токи и перенос паразитов к рыбе. Ранее было показано, что конкуренция за убежище в стоячей воде приводит к повышению заражённости (Mikheev et al., 2020). Обследование новой обстановки в более сложных и изменчивых условиях в потоке и начало конкурентных отношений, по-видимому, требуют большего времени. Для проверки этого предположения не-

обходимы продолжительные эксперименты с большим числом повторов.

Полученные результаты позволяют считать, что мелкомасштабная неоднородность водной среды, в формировании которой значительную роль играет структура течений, важна не только в миграционном, оборонительном и пищевом поведении рыб. При взаимодействиях паразит–хозяин гидравлическая структура биотопа может влиять на заражённость рыб через: 1) модификации поведения и распределения рыб и 2) неоднородное размещение паразитов, что даёт рыбам возможность выбирать участки с меньшим риском заражения. Избегать скопления паразитов могут как одиночные рыбы, так и рыбы в группе, но последние делают это с гораздо большим успехом (Mikheev et al., 2013). Эффекты, связанные с гидравлической неоднородностью среды, могут играть роль в отношениях “паразит–хозяин” не только в лотических (Hockley et al., 2014), но и в лимнических экосистемах, например, на мелководье озёр и водохранилищ, где нередки ветровые течения. Хотя течениям в прибрежных биотопах водоёмов озёрного типа внимания уделяется несравнимо меньше, чем в реках, мы считаем, что их экологическая роль явно недооценена. Это относится не только к отношениям типа “хищник–жертва”, но и, возможно, “паразит–хозяин”. Последнее может быть особенно важно, поскольку прибрежные биотопы озёр и водохранилищ отличаются высоким обилием и разнообразием беспозвоночных, прежде всего моллюсков, служащих промежуточными хозяевами многих макропаразитов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Поиск и выбор рыбой оптимального участка среды, обеспечивающего максимальную приспособленность, включает в себя соотношение между затратами и получением энергии, а также надёжную защиту от хищников. Результаты нашей работы позволяют считать, что минимизация риска заражения паразитами также важна при выборе оптимального биотопа. Мелкомасштабная неоднородность среды, которая наиболее отчётливо выражена в условиях течения, даёт рыбам возможность выбирать оптимальный участок, учитывая своё состояние и потребности, а также размещение ресурсов и угроз в биотопе. Кроме избегания повышенного риска заражения паразитами в отдельных участках среды проблема выбора оптимального участка также возникает для уже заражённых рыб. Многие паразиты, включая *D. pseudospathaceum*, способны манипулировать поведением хозяина, делая его более доступным для следующего своего хозяина — рыбоядной птицы. Заметность и доступность заражённых рыб для птиц в гидравлически неоднородном биотопе может зависеть от выбора рыбой участка с той или иной

скоростью потока и наличия убежища. При проверке этого предположения надо учитывать степень заражённости рыбы, а также возраст метациклов, от которого зависит их способность к манипулированию поведением хозяина.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена при финансовой поддержке Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 20-04-00239, обработка и анализ материалов), Российского научного фонда (проект № 19-14-00015-П, написание статьи) и в рамках государственного задания № FMWE-2021-0007.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Gopko M.V., Muxeev V.H. 2017. Паразитические манипуляции фенотипом хозяина: эффекты во внутренней и внешней среде // Журн. общ. биологии. Т. 78. № 6. С. 16–48.
- Muxeev V.H. 2006. Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. М.: Наука, 191 с.
- Muxeev V.H., Afonina M.O., Pavlov D.S. 2010. Неоднородность среды и поведение рыб: элементы неоднородности как ресурс и как источник информации // Вопр. ихтиологии. Т. 50. № 3. С. 378–387.
- Anholt B.R., Werner E.E. 1995. Interaction between food availability and predation mortality mediated by adaptive behavior // Ecology. V. 76. № 7. P. 2230–2234. <https://doi.org/10.2307/1941696>
- Barber I., Hoare D., Krause J. 2000. Effects of parasites on fish behaviour: a review and evolutionary perspective // Rev. Fish Biol. Fish. V. 10. № 2. P. 131–165. <https://doi.org/10.1023/A:1016658224470>
- Chapman D.W. 1966. Food and space as regulators of salmonid populations in streams // Am. Nat. V. 100. № 913. P. 345–357. <https://doi.org/10.1086/282427>
- Fausch K.D. 1984. Profitable stream positions for salmonids: relating specific growth rate to net energy gain // Can. J. Zool. V. 62. № 3. P. 441–445. <https://doi.org/10.1139/z84-067>
- Fausch K.D. 1993. Experimental analysis of microhabitat selection by juvenile steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) and coho salmon (*O. kisutch*) in a British Columbia stream // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 50. № 6. P. 1198–1207. <https://doi.org/10.1139/F93-136>
- 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. № 10. P. 1723–1730. <https://doi.org/10.1007/s00265-015-1984-z>
- Grant J.W.A. 1990. Aggressiveness and foraging behavior of young-of-the-year brook charr, *Salvelinus fontinalis* // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 47. № 5. P. 915–920. <https://doi.org/10.1139/F90-105>
- Haas W., Beran B., Loy C. 2008. Selection of the host's habitat by cercariae: from laboratory experiments to the field // J. Parasitol. V. 94. № 6. P. 1233–1238. <https://doi.org/10.1645/GE-1192.1>

- Hockley F.A., Wilson C.A.M.E., Graham N., Cable J.* 2014. Combined effects of flow condition and parasitism on shoaling behaviour of female guppies *Poecilia reticulata* // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 68. № 9. P. 1513–1520. <https://doi.org/10.1007/s00265-014-1760-5>
- Hughes N.F., Dill L.M.* 1990. Position choice by drift-feeding salmonids: model and test for Arctic grayling (*Thymallus arcticus*) in subarctic mountain streams, interior Alaska // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 47. № 10. P. 2039–2048. <https://doi.org/10.1139/F90-228>
- Koprivnikar J., Penalva L.* 2015. Lesser of two evils? Foraging choices in response to threats of predation and parasitism // *PLoS One.* V. 10. № 1. Article e0116569. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0116569>
- Lafferty K.D., Morris A.K.* 1996. Altered behaviour of parasitized killifish increases susceptibility to predation by bird final hosts // *Ecology.* V. 77. № 5. P. 1390–1397. <https://doi.org/10.2307/2265536>
- Lusardi R.A., Jeffres C.A., Moyle P.B.* 2018. Stream macrophytes increase invertebrate production and fish habitat utilization in a California stream // *River Res. Applic.* V. 34. № 8. P. 1003–1012. <https://doi.org/10.1002/rra.3331>
- Mikheev V., Pasternak A., Taskinen J., Valtonen E.T.* 2010. Parasite induced aggression and impaired contest ability in a fish host // *Parasites Vectors.* V. 3. № 1. Article 17. <https://doi.org/10.1186/1756-3305-3-17>
- Mikheev V.N., Pasternak A.F., Taskinen J., Valtonen E.T.* 2013. Grouping facilitates avoidance of parasites by fish // *Ibid.* V. 6. Article 301. <https://doi.org/10.1186/1756-3305-6-301>
- Mikheev V.N., Pasternak A.F., Taskinen J., Valtonen E.T.* 2014. Increased ventilation by fish leads to a higher risk of parasitism // *Ibid.* V. 7. Article 281. <https://doi.org/10.1186/1756-3305-7-281>
- Mikheev V.N., Pasternak A.F., Morozov A.Yu., Taskinen J.* 2020. Innate antipredator behavior can promote infection in fish even in the absence of predators // *Behav. Ecol.* V. 31. № 1. P. 267–276. <https://doi.org/10.1093/beheco/arcz188>
- Moore J.* 2002. Parasites and the behaviour of animals. Oxford: Oxford Univ. Press, 295 p.
- Parker T.M., Barnes M.E.* 2014. Rearing velocity impacts on landlocked fall Chinook Salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) growth, condition, and survival // *Open J. Anim. Sci.* V. 4. № 5. P. 244–252. <https://doi.org/10.4236/OJAS.2014.45031>
- Pavlov D.S., Mikheev V.N.* 2017. Downstream migration and mechanisms of dispersal of young fish in rivers // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 74 № 8. P. 1312–1323. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0298>
- Raffel T.R., Martin L.B., Rohr J.R.* 2008. Parasites as predators: unifying natural enemy ecology // *Trends Ecol. Evol.* V. 23. № 11. P. 610–618. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.06.015>
- 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>
- Weinreich F., Benesh D.P., Milinski M.* 2013. Suppression of predation on the intermediate host by two trophically-transmitted parasites when uninfected // *Parasitology.* V. 140. № 1. P. 129–135. <https://doi.org/10.1017/S0031182012001266>
- Wiens J.A.* 2002. Riverine landscapes: taking landscape ecology into the water // *Freshw. Biol.* V. 47. № 4. P. 501–515. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00887.x>
- Wilzbach M.A.* 1985. Relative roles of food abundance and cover in determining the habitat distribution of stream-dwelling cutthroat trout (*Salmo clarki*) // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 42. № 10. P. 1668–1672. <https://doi.org/10.1139/F85-208>