

УДК 597.553.2.57.084.1.57.026.591.557

СТРУКТУРА АГРЕССИВНОГО ПОВЕДЕНИЯ СЕГОЛЕТОК МИКИЖИ *ONCORHYNCHUS MYKISS* (SALMONIDAE) МЕНЯЕТСЯ ПОД ВЛИЯНИЕМ ПАРАЗИТОВ *DIPLOSTOMUM PSEUDOSPATHACEUM* (TREMATODA)

© 2023 г. В. Н. Михеев¹*, А. Ф. Пастернак²

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

²Институт океанологии РАН – ИО РАН, Москва, Россия

*E-mail: vicnikmik@gmail.com

Поступила в редакцию 26.09.2022 г.

После доработки 11.10.2022 г.

Принята к публикации 14.10.2022 г.

Представлены результаты изучения в течение 48 суток в экспериментальной гетерогенной среде динамики агрессивного поведения сеголеток микижи *Oncorhynchus mykiss*, заражённых метацеркариями трематод *Diplostomum pseudospathaceum*. За тёмный участок дна рыбы конкурировали, используя броски, укусы, преследования и демонстрации. Резко возросшая агрессивность рыб в период, когда паразиты стали инвазионными (1.0–1.5 мес. после заражения), то есть способными заражать окончательного хозяина (рыбоядные птицы), проявлялась в повышенной частоте укусов (более чем в 20 раз по сравнению с контролем) и бросков (почти в три раза) и сопровождалась быстрыми движениями, резкими манёврами и низкой способностью конкурировать за убежище. Вклад сравнительно медленных демонстраций и преследований был значительно меньше. Стратегия манипулирования *D. pseudospathaceum* поведением рыбы состоит из двух этапов: 1) защита хозяина от хищников, 2) повышение уязвимости хозяина. На первом этапе резко снижается общий уровень агрессии; на втором агрессивность стремительно возрастает, но меняется соотношение разных категорий агрессии. Повышается доля категорий, делающих хозяина более заметными для хищника. Высокая активность и низкая конкурентоспособность заражённых рыб способствуют их быстрому истреблению хищниками или перемещению в другой биотоп. Такая кочёвка/миграция рыб может повышать приспособленность паразита, способствуя его расселению в водоёме.

Ключевые слова: рыбы, *Oncorhynchus mykiss*, трематоды, метацеркарии, *Diplostomum pseudospathaceum*, агрессия, модификации поведения.

DOI: 10.31857/S0042875223040203, **EDN:** ROEVVP

Конкуренция за ресурсы (пищу, убежище, полового партнёра) у многих животных сопровождается агонистическим поведением, включающим различные проявления агрессии и подчинения (Huntingford, Turner, 1987; Arnott, Elwood, 2009). Рыбы при захвате и защите территории используют разнообразный арсенал агрессивных действий (Keenleyside, Yamamoto, 1962). Агрессивное поведение требует больших затрат времени и энергии (Katano, Iguchi, 1996), что может приводить к замедлению роста, снижению выживаемости и репродуктивного успеха у особей с высоким уровнем агрессии (Cutts et al., 1998; Grantner, Taborsky, 1998; Vøllestad, Quinn, 2003). Агрессивность обычно оценивают суммарным числом актов агрессии в единицу времени (Kalleberg, 1958; Metcalfe, 1986), но при более детальном анализе учитывают отдельные категории агрессии, формирующие структуру комплекса такого поведения: демонстрации (frontal and lateral displays), броски (charges), преследование

(chasing), укусы (biting, nipping) (Keenleyside, Yamamoto, 1962; Mikheev et al., 2005).

В исследованиях абиотических и биотических внешних факторов, влияющих на агрессивное поведение рыб (Grant, 1997; Михеев, 2006; Earley, Hsu, 2013), сравнительно недавно обратили внимание на макропаразитов, модифицирующих поведение рыб-хозяев (Mikheev et al., 2010; Сливко и др., 2021). Сеголетки микижи *Oncorhynchus mykiss*, заражённые метацеркариями трематод *Diplostomum pseudospathaceum*, проявляли возрастающую агрессивность по мере того, как паразиты развивались в хрусталиках глаз рыбы (Mikheev et al., 2010). В указанной выше работе мы регистрировали общее число актов агрессии рыб за стандартный отрезок времени, не выделяя отдельные категории агрессивного поведения. В другом исследовании (Сливко и др., 2021) мы обнаружили, что молодь речного окуня *Perca fluviatilis* с разной заражённостью плероцеркоидами цестод *Triaenophorus nodu-*

losus проявляла не только разный уровень агрессии, но и демонстрировала разные виды агрессивных действий. Резко возросшую агрессивность заражённых инвазионными метацеркариями сеголеток микижи (Mikheev et al., 2010) мы интерпретировали как пример манипулирования поведением хозяина (Parker et al., 2009; Poulin, 2010), которое способствует успеху передачи паразита.

Мы предполагаем, что агрессивность заражённых рыб контролируют как сами рыбы, так и паразиты, цели которых противоположны. Если паразиту необходимо попасть вместе с рыбой в окончательного хозяина, то рыбе важно избежать этой участи. Повышенная агрессивность рыб с инвазионными метацеркариями трематод может быть выгодна паразиту, делая хозяина более заметным для хищника. С другой стороны, если такое поведение помогает рыбе более успешно захватывать убежище, то она становится менее доступной для хищника, что противоречит интересам паразита. Рассаживая парами заражённых и контрольных рыб, мы установили, что, несмотря на повышенную агрессивность, заражённые рыбы почти всегда проигрывали борьбу за убежище, что подтверждает гипотезу о манипулировании (Mikheev et al., 2010).

Столь неожиданный результат может быть связан не только с повышением общего числа актов агрессии у заражённых рыб, но и с изменениями в структуре их агрессивного поведения, т.е. соотношении частоты проявления отдельных категорий агрессии. Возможны следующие варианты модификации структуры поведения рыб, вызванные паразитами по мере их развития в глазах рыб: 1) частота проявления всех категорий агрессивного поведения повышается в равной степени, 2) у заражённых рыб появляются новые категории агрессивного поведения; 3) возрастает доля энергетически более затратных категорий (броски, укусы), сопровождающихся повышенной двигательной активностью. Недостаток ресурсов, связанный с вызванным паразитом ухудшением пищевого поведения (Crowden, Vroom, 1980), может работать против этой гипотезы; 4) возрастает доля менее затратных категорий (демонстрации, преследование), что позволяет рыбе экономнее расходовать ресурсы.

Цель работы — исследовать динамику различных категорий агрессивного поведения сеголеток микижи, заражённых *D. pseudospathaceum*. В нашей рабочей гипотезе наиболее вероятными представляются следующие варианты модификации агрессивного поведения заражённых рыб: 1) повышение вклада категорий агрессии с высоким уровнем активности, что может резко повысить заметность (уязвимость) рыб для хищников; 2) напротив, преобладание категорий с низким уровнем активности делает рыб не столь заметными для хищников, но может продолжаться

длительное время, таким образом увеличивая “окно уязвимости” для хищников.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Эксперименты проводили на биологической станции Конневеси университета Ювяскюля (Финляндия) в июле—сентябре 2005 г. Изменения структуры агрессивного поведения (соотношение различных актов агрессии) наблюдали у сеголеток микижи (средняя общая длина тела $\pm$ стандартная ошибка (*SE*) 89.1 ± 1.6 мм), заражённых метацеркариями *D. pseudospathaceum*. Контролем служили рыбы из той же выборки (получены с рыбной фермы) с невысоким уровнем естественного заражения *D. pseudospathaceum* (среднее $\pm$ *SE* 5.6 ± 0.6 метацеркарий на рыбу). Сравнение агрессивного поведения этих рыб с поведением сеголеток микижи близкого размера, полностью лишённых паразитов, показало, что при невысокой интенсивности заражения поведение рыб не меняется (Mikheev et al., 2010). Интенсивность заражения экспериментальной группы составляла (в среднем $\pm$ *SE*) 87.9 ± 5.8 метацеркарий на рыбу. Методика оценки интенсивности заражения рыб *D. pseudospathaceum* в экспериментальных исследованиях подробно изложена ранее (Seppälä et al., 2005a; Mikheev et al., 2010).

Организация эксперимента

Рыб (всего 280 особей) заражали в четырёх 150-литровых аквариумах в течение 30 мин при концентрации церкарий в воде 200 экз. на рыбу. После заражения рыб содержали в 1000-литровом проточном бассейне при температуре 15–16°C и естественном фотопериоде, где их кормили гранулированным кормом соответствующего размера. Такое же число контрольных рыб содержали в сходных условиях. Церкарии *D. pseudospathaceum* были получены от восьми заражённых прудовиков *Lymnaea peregra*, содержащихся в холодильнике в темноте. За 4 ч до заражения рыб прудовиков поместили в банки объёмом 600 мл с профильтрованной озёрной водой, где их содержали при температуре 20°C и освещённости ~500 лк, что стимулировало выделение церкарий. Все церкарии были объединены в одной ёмкости, из которой брали 10 проб по 1 мл для оценки концентрации. Наблюдения за поведением экспериментально заражённых и контрольных рыб продолжали в течение 48 сут после заражения. Группы из пяти случайно выбранных особей (заражённых или контрольных) выпускали в средний отсек прямоугольного непрозрачного аквариума из коричневого пластика длиной 170 см и объёмом 180 л. Из среднего отсека длиной 30 см, шириной 30 см и высотой 40 см рыбы могли перемещаться в концевые отсеки (70 × 30 × 40 см) через прямоуголь-

ные отверстия у дна (5×3 см), снабжённые поднимающимися дверцами. Дно среднего и одного из концевых отсеков было покрыто белым пластиком, а дно другого концевого отсека было тёмно-коричневым. Молодь лососёвых предпочитает тёмное дно (Mikheev et al., 1996; Seppälä et al., 2005a), поэтому после периода обследования всего аквариума (от 0.5 до 1.0 ч) рыбы предпочитали держаться в отсеке с тёмным дном, что приводило к агрессивным взаимодействиям.

Экспериментальные процедуры

В начале каждого эксперимента рыб помещали в средний отсек с закрытыми дверцами, где они 15 мин привыкали к обстановке. Температуру поддерживали в пределах $15\text{--}16^\circ\text{C}$, освещённость — 150 лк. После акклимации дверцы поднимали, и рыбы могли свободно перемещаться по всему аквариуму в течение 3 ч. Подсчитывали число актов агрессии в группе из пяти рыб за 30 мин отдельно по категориям: броски, преследования, демонстрации и укусы (Keenleyside, Yamamoto, 1962). Двое наблюдателей из-за ширм с прорезями подсчитывали акты агрессии в группе два раза: 15 мин через 1.0 ч и 15 мин через 2.5 ч после акклимации. Для каждой повторности данные двух подсчётов суммировали. За два дня было выполнено по 12 наблюдений за группами заражённых и контрольных рыб. Наблюдения за поведением проводили четыре раза: через 1, 7, 30 и 48 сут после заражения. После каждого эксперимента рыб отсаживали в отдельные ёмкости и в дальнейшем в поведенческих экспериментах не использовали. В конце экспериментального периода рыб взвешивали и измеряли их длину. Интенсивность заражения (число метацеркарий в глазах рыбы) оценивали через 7 и 48 сут после заражения.

Статистическая обработка

Влияние интенсивности заражения и времени, прошедшего после заражения, на частоту актов агрессии оценивали для каждой категории агрессивного поведения с применением двухфакторного дисперсионного анализа. Для этого данные подвергали трансформации $\lg(x + 1)$. Для попарных апостериорных сравнений применяли тест Тьюки. Различия в массе тела и размерах между контрольными и заражёнными рыбами оценивали с помощью U -теста Манна—Уитни.

РЕЗУЛЬТАТЫ

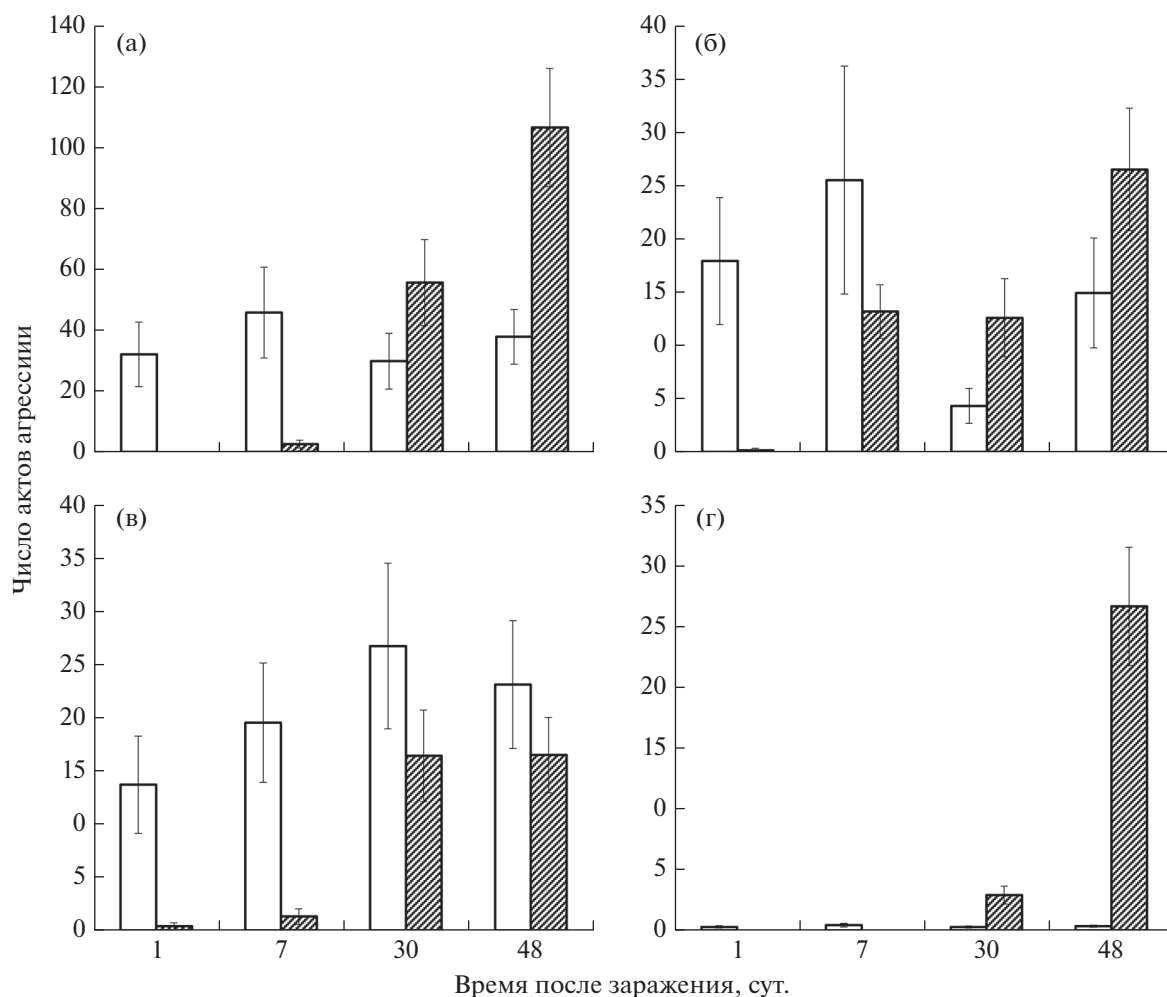
Динамика числа агрессивных взаимодействий (ЧА) в группах заражённых и контрольных рыб существенно различалась на протяжении 1.5 мес. после заражения церкариями *D. pseudospathaceum* (рисунок). При этом характер различий в первую

неделю после заражения и к концу периода наблюдений был разнонаправленным. Дисперсионный анализ показал высоко достоверный эффект фактора заражённости для всех категорий агрессивного поведения (броски: $F = 19.5$, $df = 1$, $p < 0.001$; демонстрации: $F = 33.28$, $df = 1$, $p < 0.001$; укусы: $F = 124.9$, $df = 1$, $p < 0.001$), кроме преследований ($F = 0.15$, $df = 1$, $p = 0.703$). Достоверное влияние времени после заражения отмечено для всех категорий поведения ($p < 0.001$). Взаимодействие между факторами также было высоко достоверным для всех категорий ($p < 0.001$). В контроле ЧА менялось мало во всех категориях агрессивного поведения. Во всех попарных сравнениях в контроле (кроме одного) в четырёх временных срезах ЧА не различалось (тест Тьюки: $p > 0.05$). У заражённых рыб значительное снижение агрессивности относительно контроля в начальный период после заражения сменялось резким возрастанием числа бросков и укусов к концу наблюдений (тест Тьюки: $p < 0.001$) (рисунок, а, г). Число преследований (рисунок, б) и демонстраций (рисунок, в), хотя и выросло по сравнению с контролем в первую неделю после заражения, в конце периода наблюдений не превышало уровень контроля (тест Тьюки: $p > 0.05$). Средние значения длины и массы заражённых (118.7 ± 2.4 мм, 20.9 ± 1.28 г) и контрольных (119.0 ± 1.7 мм, 21.3 ± 0.92 г) рыб после 48 сут эксперимента достоверно не различались (U -тест Манна—Уитни соответственно: $p = 0.97$ и 0.95).

ОБСУЖДЕНИЕ

Детальный анализ динамики (в течение 48 сут после заражения) агрессивного поведения заражённых *D. pseudospathaceum* сеголеток микижи показал, что резко возросшая агрессивность рыб с инвазионными метацеркариями проявлялась в повышении вклада бросков и укусов, сопровождающихся быстрыми движениями и резкими манёврами. Вклад гораздо более спокойных по проявлению демонстраций и преследований был значительно меньше и не отличался от контроля.

В первую неделю после заражения агрессивность рыб резко снижалась по сравнению с контролем. Такое изменение поведения хорошо согласуется с гипотезой “защиты хозяина от хищника” (predation suppression), предсказанной теоретически (Parker et al., 2009), и подкреплённой эмпирическими данными (Dianne et al., 2011; Weinreich et al., 2013). Не готовые к заражению окончательного хозяина (рыбоядной птицы) паразиты “не заинтересованы” в преждевременном поедании второго промежуточного хозяина (рыбы) хищниками. Манипулирование поведением хозяина в этот период направлено на минимизацию любых видов активности, делающих рыбу заметной и уязвимой для хищников. Инвазионной зрелости, т.е. способ-



Динамика среднего числа (12 наблюдений) актов агрессии за 30 мин в группах из пяти сеголеток *Oncorhynchus mykiss* в течение 48 сут после заражения рыб церкариями *Diplostomum pseudospathaceum*: а – броски, б – преследования, в – демонстрации, г – укусы; (□) – контроль, (▨) – заражённые особи, (I) – стандартное отклонение.

ности заражать окончательного хозяина (рыбоядную птицу), метацеркарии *D. pseudospathaceum* достигают за 29–47 сут при температуре 18–22°C (Sweeting, 1974; Шигин, 1986; Voutilainen et al., 2010).

С этого времени (30 сут после заражения) мы наблюдали увеличение числа актов агрессии почти во всех категориях агрессивного поведения. Наиболее выражена эта тенденция была в случаях бросков и укусов, частота проявления которых к концу периода наблюдений значительно превышала уровень контроля. Напротив, частота преследований оставалась на уровне контроля, а частота демонстраций была даже несколько ниже. В целом тенденция возрастания агрессивности рыб при достижении паразитами инвазионного состояния подкрепляет основное положение гипотезы адаптивного манипулирования поведением хозяина – повышение уязвимости промежуточного хозяина для хищника (predation enhancement) (Lafferty, 1999; Parker et al., 2009).

На фоне общего повышения агрессии рыб в период достижения паразитами инвазионного состояния особый интерес представляет дифференцированное изменение разных категорий агрессивного поведения. В контроле на протяжении всего периода наблюдений (около 1.5 мес.) соотношение числа бросков, преследований и демонстраций было близким и мало менялось со временем. Укусы наблюдались крайне редко. У заражённых рыб самое значительное увеличение по сравнению с контролем отмечено для укусов (более чем в 20 раз) и бросков (почти в три раза) – наиболее энергетически затратных категорий поведения. Расход энергии при этом повышается за счёт резких манёвров и ускорений (Katano, Iguchi, 1996; Cutts et al., 1998). Вклад менее затратного поведения (демонстрации и преследование) в этот период был гораздо ниже. Несмотря на повышенную агрессивность заражённых инвазионными паразитами рыб, они почти всегда проигрывали кон-

курению за убежище менее агрессивным контрольным рыбам (Mikheev et al., 2010).

Нарушение зрения и пищевого поведения заражённых рыб (Crowden, Broom, 1980; Seppälä et al., 2005b) может снижать их рацион и ограничивать ресурсы, особенно необходимые в периоды интенсивного роста и двигательной активности. Однако в наших экспериментах, где рыбы получали корм в избытке, мы не наблюдали снижения массы тела у заражённых рыб по сравнению с контрольными, что указывает на высокую эффективность пищевого поведения у заражённых рыб.

Резкое возрастание доли быстрых поведенческих актов в комплексе агрессивного поведения может повышать заметность второго промежуточного хозяина для хищника в тот период, когда развившийся в нём паразит готов к заражению окончательного хозяина. Мы предполагаем, что быстрые и энергозатратные акты, такие как броски и укусы, делают заражённых рыб особенно хорошо заметными для окончательных хозяев — рыбацких птиц, атакующих их с воздуха (Barber et al., 2000). Медленные и более продолжительные демонстрации и преследование, вероятно, делают заражённых рыб более уязвимыми для рыб-ихтиофагов, что паразиту невыгодно, поскольку его жизненный цикл при этом прерывается.

Анализ изменений агрессивного поведения сеголеток микижи, заражённых метациркариями *D. pseudospathaceum*, и сравнение с поведением контрольных рыб показали, что стратегия манипулирования поведением второго промежуточного хозяина состоит из двух этапов: 1) защита хозяина от хищников, 2) повышение уязвимости хозяина. На первом этапе паразит резко снижает интенсивность всех категорий агрессивного поведения; на втором уровень агрессивности стремительно возрастает, но частота проявления разных категорий агрессии различна. Повышается доля тех категорий, которые делают хозяина более заметными для хищника.

Несмотря на высокий уровень агрессии и преобладание наиболее интенсивных актов агрессии, таких как броски и укусы, заражённые рыбы проигрывают незаражённым конкуренцию за территорию и убежища. В подобной ситуации их высокая двигательная активность способствует или их быстрому поеданию хищниками, или перемещению в другой биотоп. Такая кочёвка или миграция также может повышать приспособленность паразита, способствуя его расселению в водоёме. Какой вариант в этой дилемме: привязанность к биотопу или перемещение в новый биотоп (movers или stayers — по: Grant and Noakes, 1987) — предпочитает заражённая *D. pseudospathaceum* молодь лососёвых рыб? Для ответа на этот вопрос нужны специальные экспериментальные исследования.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Что даёт рыбам способность использовать разные типы агрессивного поведения? Вероятно, это помогает им решать жизненно важные задачи в различных ситуациях, с которыми рыбы сталкиваются в неоднородной и изменчивой среде. Разнообразие и физиологические механизмы агрессии у животных давно привлекали исследователей (Moyer, 1968), но исследования этих аспектов поведения на рыбах сравнительно редки. Это довольно странно, поскольку одна из очень цитируемых статей по территориальному поведению атлантического лосося *Salmo salar*, где подробно исследованы и выделены категории агрессивного поведения (Keenleyside, Yamamoto, 1962), появилась более полувека назад. Ещё меньше внимания уделялось роли паразитов в регуляции агрессивного поведения, хотя их влияние как существенного фактора на другие аспекты поведения рыб уже давно признано (Moore, 1995; Barber et al., 2000; Poulin, 2010).

Известно, что склонные к агрессии рыбы не всегда используют свои максимальные возможности, а довольно тонко регулируют характер и интенсивность поведения в зависимости от ситуации. Так, в начальный период взаимодействий, например в борьбе за территорию, интенсивные акты агрессии в виде прямых атак на соперников наблюдаются часто; со временем, когда рыбы оценили обстановку и социальные роли определены, преобладают менее рискованные и энергетически затратные акты, такие как демонстрации (Noleto-Filho et al., 2017).

Поселившемуся в рыбе паразиту для решения своих задач (они принципиально иные, чем у рыб), вероятно, нет необходимости добавлять к весьма богатому поведенческому репертуару хозяина какие-то новые варианты агрессивного поведения. Достаточно регулировать интенсивность уже имеющихся категорий — от полного их исключения (неинвазионными паразитами) в период защиты от хищников до дифференцированной активизации (инвазионными паразитами) тех категорий поведения, которые делают хозяев гиперактивными и агрессивными. Такое поведение на фоне прочих рыб с обычной активностью значительно повышает их заметность (Landeau, Terborgh, 1986) для окончательного 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

- Мухеев В.Н. 2006. Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. М.: Наука, 191 с.
- Сливко В.М., Жохов А.Е., Гонко М.В., Мухеев В.Н. 2021. Агонистическое поведение молоди окуня *Perca fluviatilis*: влияние размеров рыб и зараженности макропаразитами // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 3. С. 356–361. <https://doi.org/10.31857/S0042875221030164>
- Шугин А.А. 1986. Трематоды фауны СССР. Род *Diplostomum*. Метациркурии. М.: Наука, 253 с.
- Arnott G., Elwood R.W. 2009. Assessment of fighting ability in animal contests // Anim. Behav. V. 77. № 5. P. 991–1004. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2009.02.010>
- 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>
- Crowden A.E., Broom D.M. 1980. Effects of eyefluke, *Diplostomum spathaceum*, on the behaviour of dace (*Leuciscus leuciscus*) // Anim. Behav. V. 28. № 1. P. 287–294. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(80\)80031-5](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(80)80031-5)
- Cutts C., Metcalfe N.B., Taylor A.C. 1998. Aggression and growth depression in juvenile Atlantic salmon: the consequences of individual variation in standard metabolic rate // J. Fish Biol. V. 52. № 5. P. 1026–1037. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb00601.x>
- Dianne L., Perrot-Minnot M.-J., Bauer A. et al. 2011. Protection first then facilitation: a manipulative parasite modulates the vulnerability to predation of its intermediate host according to its own developmental stage // Evolution. V. 65. № 9. P. 2692–2698. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2011.01330.x>
- Earley R.L., Hsu Y. 2013. Contest behaviour in fishes // Animal contests. Cambridge: Cambridge Univ. Press. P. 199–227. <https://doi.org/10.1017/CBO9781139051248.012>
- Grant J.W.A. 1997. Territoriality // Behavioural ecology of teleost fishes. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 81–103.
- Grant J.W.A., Noakes D.L.G. 1987. Movers and stayers: Foraging tactics of young-of-the-year brook charr, *Salvelinus fontinalis* // J. Anim. Ecol. V. 56. № 3. P. 1001–1013. <https://doi.org/10.2307/4962>
- Grantner A., Taborsky M. 1998. The metabolic rates associated with resting, and with the performance of agonistic, submissive and digging behaviours in the cichlid fish *Neolamprologus pulcher* (Pisces: Cichlidae) // J. Comp. Physiol. B. V. 168. № 6. P. 427–433. <https://doi.org/10.1007/s003600050162>
- Huntingford F.A., Turner A.K. 1987. Animal conflict. London: Chapman and Hall, 448 p. <https://doi.org/10.1007/978-94-009-3145-9>
- Kalleberg V. 1958. Observations in a stream tank of territoriality and competition in juvenile salmon and trout (*Salmo salar* L. and *S. trutta* L.) // Rep. Inst. Freshw. Res., Drottningholm. V. 39. P. 55–98.
- Katano O., Iguchi K. 1996. Individual differences in territory and growth of ayu, *Plecoglossus altivelis* (Osmeridae) // Can. J. Zool. V. 74. № 12. P. 2170–2177. <https://doi.org/10.1139/z96-245>
- Keenleyside M.H.A., Yamamoto F.T. 1962. Territorial behaviour of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar* L.) // Behaviour. V. 19. № 1–2. P. 139–168. <https://doi.org/10.1163/156853961X00231>
- Lafferty K.D. 1999. The evolution of trophic transmission // Parasitol. Today. V. 15. № 3. P. 111–115. [https://doi.org/10.1016/S0169-4758\(99\)01397-6](https://doi.org/10.1016/S0169-4758(99)01397-6)
- Landeau L., Terborgh J. 1986. Oddity and the “confusion effect” in predation // Anim. Behav. V. 34. № 5. P. 1372–1380. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(86\)80208-1](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(86)80208-1)
- Metcalfe N.B. 1986. Intraspecific variation in competitive ability and food intake in salmonids: consequences for energy budgets and growth rates // J. Fish Biol. V. 28. № 5. P. 525–531. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1986.tb05190.x>
- Mikheev V.N., Adams C.E., Huntingford F.A., Thorpe J.E. 1996. Behavioural responses of benthic and pelagic Arctic charr to substratum heterogeneity // Ibid. V. 49. № 2. P. 494–500. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1996.tb00044.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. № 2. 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 // Parasites Vectors. V. 3. Article 17. <https://doi.org/10.1186/1756-3305-3-17>
- Moore J. 1995. The behaviour of parasitized animals // BioScience. V. 45. P. 89–96. <https://doi.org/10.2307/1312610>
- Moyer K.E. 1968. Kinds of aggression and their physiological basis // Commun. Behav. Biol. Pt. A. V. 2. № 2. P. 65–87.
- Noieto-Filho E.M., dos Santos Gauy A.C., Pennino M.G., Goncalves-de-Freitas E. 2017. Bayesian analysis improves experimental studies about temporal patterning of aggressive fish // Behav. Proc. V. 145. P. 18–26. <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2017.09.017>
- 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)
- Seppälä O., Karvonen A., Valtonen E.T. 2005a. Impaired crypsis of fish infected with a trophically transmitted parasite // Anim. Behav. V. 70. № 4. P. 895–900. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.01.021>
- Seppälä O., Karvonen A., Valtonen E.T. 2005b. Manipulation of fish host by eye flukes in relation to cataract formation and parasite infectivity // Ibid. V. 70. № 4. P. 889–894. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2005.01.020>
- Sweeting R. 1974. Investigations into natural and experimental infections of freshwater fish by the common eye-fluke *Diplostomum spathaceum* Rud. // Parasitology. V. 69. № 3. P. 291–300. <https://doi.org/10.1017/s0031182000062995>
- Vollestad L.A., Quinn T.P. 2003. Trade-off between growth rate and aggression in juvenile coho salmon, *Oncorhynchus kisutch* // Anim. Behav. V. 66. № 3. P. 561–568. <https://doi.org/10.1006/anbe.2003.2237>
- Voutilainen A., Taskinen J., Huuskonen H. 2010. Temperature-dependent effect of the trematode eye flukes *Diplostomum* spp. on the growth of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) // Bull. Eur. Ass. Fish Pathol. V. 30. № 3. P. 106–113.
- 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>