

ЗАРАЖЕННОСТЬ МАКРОПАРАЗИТАМИ ОБЛИГАТНЫХ И ФАКУЛЬТАТИВНЫХ СИМБИОНТОВ В СИМБИОТИЧЕСКИХ СООБЩЕСТВАХ СКЛЕРАКТИНИЕВЫХ КОРАЛЛОВ

© 2019 г. В. Н. Михеев¹, *, А. Е. Жохов², Т. А. Бритаев¹

¹Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН
Ленинский просп., 33, Москва, 119071 Россия

²Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН
Ярославская обл., Некоузский р-н, пос. Борок, 152742 Россия

*E-mail: vicnikmik@gmail.com

Поступила в редакцию 04.06.2019 г.

После доработки 23.06.2019 г.

Принята к публикации 28.06.2019 г.

В колониях склерактиниевых кораллов, основе экосистем коралловых рифов, обитают разнообразные симбионты. облигатные симбионты проводят на хозяине почти всю жизнь, за исключением пелагической личинки; факультативные симбионты менее тесно связаны с хозяином и легко его покидают при ухудшении условий питания, усилении конкуренции или пресса хищников. Влияние паразитов на жизнедеятельность облигатных и факультативных симбионтов практически не исследовано. Первый шаг в этом направлении — изучение основных параметров инфрасообществ паразитов, обитающих в симбионтах кораллов. Предполагалось, что более зараженными будут облигатные симбионты, тесно связанные с хозяином и симбиотическим сообществом. Согласно альтернативной гипотезе, более зараженными должны быть факультативные симбионты, легко меняющие местообитания и имеющие более широкий пищевой спектр. Паразитов облигатных и факультативных симбионтов (рыбы, десятиногие ракообразные, моллюски) изучали на кораллах *Acropora* и *Pocillopora* в течение нескольких лет в зал. Нячанг (Южно-Китайское море). Больше всего макропаразитов (Monogenea, Cestoda, Trematoda, Nematoda, Copepoda) обнаружено на факультативных симбионтах кораллов — рыбах-парабионтах. Облигатные рыбы-инбионты были заражены гораздо слабее (Cestoda, Trematoda, Nematoda). Беспозвоночные, среди которых преобладали облигатные симбионты, также имели низкие показатели зараженности. Низкое разнообразие и обилие паразитов у облигатных симбионтов указывают на высокий вклад в противопаразитарную защиту, что, наряду с эффективной защитой от хищников, минимизирует их смертность. Плодовитость и численность при этом могут быть невысокими. У факультативных симбионтов смертность, вероятно, выше, но она может быть компенсирована за счет более активного использования ресурсов и высокой численности. На различия в тратах на защиту от паразитов между облигатными и факультативными симбионтами косвенно указывает корреляция между размерами симбионтов-хозяев и показателями зараженности. У хуже защищенных факультативных симбионтов зараженность с ростом хозяев достоверно увеличивается; у хорошо защищенных облигатных симбионтов она остается на низком уровне. Полученные результаты позволяют предполагать, что в формировании жизненных стратегий симбионтов, наряду с хищниками, значительную роль играют паразиты.

DOI: 10.1134/S0044459619050063

В экосистеме коралловых рифов формируются симбиотические сообщества (ассоциации) разной степени сложности, биотопической основой которым служат одиночные организмы или колонии. Склерактиниевые кораллы, существующие как в виде сплошных рифов большой площади, так и в виде разбросанных по субстрату отдельных сравнительно небольших колоний (coral heads), отличаются особенно высоким разнообразием симбионтов. Симбиотические сообщества, ассоциированные с кораллами, включают бактерии, водоросли, грибы,

простейших, разнообразных многоклеточных беспозвоночных и позвоночных (Stella et al., 2011). Такие сообщества имеют многоуровневую трофическую и пространственную структуру и фиксированное положение колонии-хозяина; при этом они представляют собой довольно открытые экологические системы. Наиболее разнообразные сообщества симбионтов связаны с кораллами родов *Acropora* и *Pocillopora* (Stella et al., 2011).

С точки зрения отдельных видов-симбионтов жизнь в симбиотических сообществах кораллов

имеет как положительные, так и отрицательные стороны (White, Warner, 2007; Holbrook et al., 2008; Жохов, Михеев, 2015; Зыкова, Михеев, 2017). Морфологически сложные колонии кораллов служат симбионтам надежным убежищем от хищников; ткани и продукты жизнедеятельности хозяина, а также другие симбионты используются как пищевой ресурс; питаясь за пределами хозяина или при смене хозяина, симбионты пользуются колонией коралла как ориентиром; колония служит матрицей, на которой формируются индивидуальные территории или агрегации симбионтов. К недостаткам обитания в симбиотических сообществах относятся высокая вероятность перенаселенности и возникновения внутри- и межвидовой конкуренции за ресурсы и убежища, образование заморных зон (Goldshmid et al., 2004) и высокий риск заражения паразитами (Forrester, Finley, 2006; Михеев, Зыкова, 2011).

Паразиты как важный фактор, влияющий на биотические взаимодействия среди симбионтов, стали рассматриваться сравнительно недавно (Forrester, Finley, 2006; Михеев, Зыкова, 2011). Паразитов наряду с хищниками в экологии относят к категории естественных врагов (*natural enemies ecology*) (Raffel et al., 2008; Koprivnikar et al., 2014), но их влияние на организмы 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 (Dianne et al., 2011; Gopko et al., 2015) доступным для хищника. В присутствии хищника, затрачивая время и энергию на защитное поведение, животное может становиться более доступным для паразитов (Weinreich et al., 2013; Гопко, Михеев, 2017).

В симбиотических сообществах выделяют облигатных и факультативных симбионтов (мутуалистов и комменсалов) (Boucher et al., 1982). Четкое разделение не всегда возможно, но очевидно, что облигатные симбионты более тесно связаны с хозяином, проводят на нем больше времени как в масштабе суточного цикла активности, так и в течение всей жизни. Такая связь предполагает более высокую степень специализации и сулит облигатным симбионтам больше выгод от ассоциации с хозяином (Lyons, 2013). Преимущества факультативных симбионтов связаны с их высокой мобильностью, гибким поведением и способностью менять местообитание (White, Warner, 2007; Зыкова, Михеев, 2017). Облигатные симбионты, постоянно пребывая в симбиотическом сообществе с высоким разнообразием организмов, вынуждены преодолевать возникающие трудности на месте. При ухудшении условий питания они или расширяют свой пищевой спектр, или проявляют более высокую конкурентоспособность, или снижают пищевые потребности. При высокой угрозе со сто-

роны хищников облигатные симбионты вынуждены использовать ту часть колонии хозяина, которая служит более надежным убежищем. Кроме того, они должны быть не слишком заметными и привлекательными или обладать отпугивающими свойствами. Роль хищников как одного из самых мощных факторов эволюции, формирующих поведение, морфологию, стратегии размножения и расселения, хорошо известна (Clinchy et al., 2013).

Роль паразитов, по-видимому, не менее влиятельных естественных врагов любых организмов, как свободноживущих, так и симбиотических, привлекает все большее внимание эволюционных экологов (Buck et al., 2018). Как паразиты влияют на индивидуальные и групповые характеристики хозяев — рыб и беспозвоночных, ассоциированных с колониями кораллов? Чтобы ответить на этот вопрос, надо, прежде всего, иметь представление о параметрах зараженности симбионтов. Анализируя небольшой материал по составу паразитов у рыб-кораллобионтов, мы обнаружили, что инбионты (постоянные обитатели колоний кораллов) были, вопреки ожиданиям, меньше заражены паразитами, чем парабионты (эти симбионты используют колонию хозяина в основном как убежище от хищников) (Жохов, Михеев, 2015). Мы предполагаем, что симбионты с разной степенью «привязанности» к своим хозяевам будут различаться по составу и обилию инфрасообществ паразитов. Более зараженными могут быть облигатные симбионты, такие как инбионты, которые не могут быстро сменить местообитание при высоком риске заражения. С другой стороны, больше паразитов могут получать факультативные симбионты, такие как рыбы-парабионты, контактирующие не только с хозяином и населяющими его симбионтами, но и другими организмами. Эти гипотезы требуют верификации на большем материале и более широком спектре симбионтов.

В связи с экологической и эволюционной ролью паразитов обычно рассматривают две альтернативные гипотезы: уход из мест с высоким риском заражения (*enemy release*) (Poulin, FitzGerald, 1989; Keane, Crawley, 2002; MacColl, Chapman, 2010) и локальную адаптацию (Kalbe, Kurtz, 2006; Hoeksema, Forde, 2008). В масштабах кораллового рифа, представляющего собой мозаичную иерархически организованную систему, перемещение симбионта всего лишь на несколько метров и смена хозяина могут существенно повлиять на риск заражения. Факультативные симбионты, будучи мобильными организмами, могут при этом как снижать, так и повышать риск заражения. В случае локальной адаптации, которая, вероятно, в большей степени свойственна облигатным симбионтам, противостоять паразитам кроме иммунитета помогают поведенческие и экологические свойства симбионтов (Barber et al., 2000; Moore, 2002; Mikheev et al., 2013).

Задачи работы включают сравнение параметров зараженности у облигатных и факультативных симбионтов кораллов, выявление поведенческих и экологических характеристик симбионтов, связанных с уровнем зараженности и разнообразием макропаразитов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Экологию, поведение и зараженность макропаразитами рыб и беспозвоночных, ассоциированных с колониями склерактиниевых кораллов р. *Acropora* и р. *Pocillopora*, изучали в зал. Нячанг Южно-Китайского моря в ежегодных комплексных экспедициях Института проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН в 2011–2016 гг. Полевые и экспериментальные работы проводились в зал. Дамбай на базе Приморского отделения Российско-Вьетнамского Тропического центра. Колонии кораллов и населяющих их симбионтов собраны у побережья о. Че, а также у о-вов Мот, Мун и Нок на глубинах 2–16 м.

Экосистема зал. Нячанг сильно пострадала от различных антропогенных воздействий: промышленные и бытовые стоки, садковая аквакультура в прибрежных водах, интенсивный вылов рыб на коралловых рифах, добыча кораллов для производства извести и пр. (Tkachenko et al., 2016). Наши работы проводились в наименее нарушенных районах залива, где организован морской заповедник (Nhuyen, Phan, 2008). Колонии кораллов разного размера добывали аквалангисты, предварительно оборачивая их куском планктонного газа. При этом рыбы-кораллобионты, которые держатся в стаях рядом с колонией (парабионты), дружно прятались внутри колонии и попадали в общую пробу организмов-симбионтов, включая рыб, постоянно живущих внутри колонии (инбионты). Выборки рыб-парабионтов состояли из *Dascyllus reticulatus* (248 экз.), *Chromis atripectoralis* (3), *C. analis* (1), *C. viridis* (3), *C. caeruleus* (11); рыб-инбионтов — *Gobiodon unicolor* (15), *Paragobiodon modestus* (2), *P. echinocephalus* (5), *Pseudocheilinus hexataenia* (12), *Halichoeres* sp. (4), *Caracanthus maculatus* (8), *Scorpaenodes* sp. (8), *Sebastapistes cyanostigma* (7). Среди беспозвоночных симбионтов зараженность макропаразитами изучали у ракообразных (крабы — 133 экз., креветки — 238 экз.) и моллюсков (брюхоногие — 32 экз., двустворчатые — 28 экз.).

На присутствие паразитов были исследованы поверхность тела, жабры, глаза, головной мозг, брюшная полость, пищеварительный тракт, мышцы рыб-симбионтов. Собранных червей умерщвляли горячей водой и фиксировали 70%-ным этанолом (трематод и цестод), 4%-ным формалином (нематод), 96%-ным этанолом для анализа ДНК. Трематод и цестод окрашивали квасцовым кармином и монтировали в Канадский бальзам; ко-

пепод, изопод и моногеней монтировали в глицерин-желатин. Нематод просветляли в глицерине для изучения на временных препаратах. У беспозвоночных на присутствие паразитов исследовали все органы, полости и поверхность тела. Зараженность симбионтов оценивалась по следующим параметрам: экстенсивность инвазии, в процентах (prevalence); индекс обилия (mean intensity); пределы (min–max). Статистическую обработку данных проводили стандартными методами параметрической и непараметрической статистики.

Методы изучения структуры колоний хозяев, сбора и обработки проб макро-симбионтов (беспозвоночных и рыб), анализа питания рыб и их зараженности паразитами более подробно рассмотрены в наших предыдущих работах (Зыкова и др., 2011; Михеев, Зыкова, 2011; Бритаев, Михеев, 2012; Жохов, Михеев, 2015).

ЗАРАЖЕННОСТЬ ПАЗИТАМИ ОБЛИГАТНЫХ И ФАКУЛЬТАТИВНЫХ СИМБИОНТОВ СКЛЕРАКТИНИЕВЫХ КОРАЛЛОВ

Таксономический состав паразитов, обитающих в симбионтах склерактиниевых кораллов родов *Acropora* и *Pocillopora*, рассмотрен в наших опубликованных статьях (Михеев, Зыкова, 2011; Жохов, Михеев, 2015; Жохов и др., 2017). В табл. 1 приведены экологические параметры, характеризующие зараженность рыб макропаразитами в двух группах рыб-кораллобионтов — факультативных и облигатных симбионтов.

По показателям таксономического разнообразия, интенсивности и экстенсивности заражения факультативные симбионты были гораздо более зараженными, чем облигатные. Необходимо отметить, что у факультативных симбионтов по мере увеличения размеров тела существенно возрастали как число видов, так и число особей в инфрасообществе. Об этом свидетельствуют высокие значения коэффициентов корреляции (табл. 1). У облигатных симбионтов эти показатели зараженности с ростом рыб-хозяев практически не менялись (табл. 1).

Как симбиотические ракообразные, так и моллюски-симбионты кораллов были заражены паразитами очень слабо (табл. 2). Большинство обследованных особей не имели макропаразитов. Следует подчеркнуть, что большая часть симбионтов, за исключением пяти видов, относятся к облигатным симбионтам склерактиниевых кораллов.

РОЛЬ ПАРАЗИТОВ КАК ЭКОЛОГИЧЕСКИХ РЕГУЛЯТОРОВ В СИМБИОТИЧЕСКИХ АССОЦИАЦИЯХ СКЛЕРАКТИНИЕВЫХ КОРАЛЛОВ

Симбионты, в отличие от свободноживущих организмов, зависят от влияния двух сред (эко-

Таблица 1. Характеристики зараженности макропаразитами рыб-парабионтов и рыб-инбионтов

Показатели	Парабионты	Инбионты
Число исследованных рыб	255	61
Стандартная длина тела ($SL \pm SD$), см	2.6 ± 1.3	3.51 ± 0.79
Среднее число видов у одной рыбы $\pm SD$	1.58 ± 1.36	0.39 ± 0.74
Число видов паразитов в рыбе, min–max	1–4	0–3
Экстенсивность инвазии, %	70.1	36
Среднее число особей паразитов в одной рыбе $\pm SD$	10.6 ± 13.1	0.72 ± 1.7
Доля рыб без паразитов, %	29	73.8
Доля рыб с одним видом паразита, %	40	19.7
R_S : SL – число видов в одной рыбе	0.84*	0.23
R_S : SL – число особей в одной рыбе	0.82*	0.27
R_S : SL – число особей эктопаразитов	0.79*	0
R_S : SL – число особей эндопаразитов	0.72*	0.27

Примечание. SL – стандартная длина тела, SD – среднее квадратичное отклонение, R_S – коэффициент корреляции Спирмена.
* $P \leq 0.01$.

стем): среды хозяина и окружающей внешней среды. Облигатные симбионты в большей степени зависят от среды хозяина, чем факультативные. Если первые оказываются во внешней среде лишь на стадии расселения (Castro, 1978), то вторые могут покидать хозяина и на симбиотической стадии в поисках пищи и при ухудшении условий внутри хозяина (Lyons, 2013; Зыкова, Михеев, 2017). Преимущества и недостатки этих стратегий обычно оценивают с учетом эффективности защиты от хищников и доступа к пищевым ресурсам (White, Warner, 2007; White et al., 2010; Зыкова и др., 2011). Роль паразитов как фактора, влияющего на приспособленность симбионтов-мутуалистов кораллов, исследована гораздо хуже, что в первую очередь обусловлено их крайне слабой изученностью.

Естественные враги, хищники и паразиты, могут уничтожать своих жертв (хозяев) или отнимать у них вещество и энергию (летальные эффекты – lethal, consumptive effects). Они могут снижать их приспособленность, изменяя физиологию и поведение (нелетальные эффекты – non-lethal, non-consumptive effects) (Werner, Peacor, 2003; Fill et al., 2012). Летальные эффекты легче поддаются количественной оценке, особенно в простых бинарных системах “хищник–жертва”. Однако все чаще звучат предположения о том, что нелетальные эффекты могут быть более существенными даже в случае хищничества (Mikheev, Pavlov, 2003; Koprivnikar, Penalva, 2015). Для систем “паразит–хозяин” эти предположения представляются еще более обоснованными (Гопко, Михеев, 2017; Buck et al., 2018).

Высокая продуктивность, биологическое разнообразие и гетерогенная структура экосистемы кораллового рифа создают благоприятные усло-

вия для обитания самых разных организмов, которые находят на рифе обильные и разнообразные ресурсы, убежища и ориентиры (Goldberg, 2013). Стабильность и предсказуемость экосистемы дают возможность эффективно использовать эти преимущества. Однако, будучи тесно встроенными в структурированную систему рифа, именно из-за ее предсказуемости организмы могут оказаться особенно уязвимыми для своих естественных врагов – хищников и паразитов. Симбионты склерактиниевых кораллов встроены в симбиотическую ассоциацию (экосистему меньшего масштаба, представляющую собой часть экосистемы кораллового рифа) еще более тесно, что может существенно ограничивать их экологическую пластичность и репродуктивный потенциал. В первую очередь это относится к облигатным симбионтам, которые, в отличие от факультативных симбионтов, будучи высокоспециализированными и не очень мобильными, подвергаются существенному риску при попытке смены своего местообитания в случае ухудшения условий обитания (повышенного пресса хищников и паразитов, перенаселенности или недостатка ресурсов) (Mekhova et al., 2018).

Остановимся на экологических и поведенческих характеристиках облигатных и факультативных симбионтов, которые можно считать адаптациями, направленными на защиту от паразитов (табл. 3). Рядом характеристик поведения, морфологии и экологии, вероятно, обусловлено значительно меньшее разнообразие и обилие паразитов у облигатных симбионтов.

У облигатных симбионтов защита против паразитов в основном связана с иммунитетом, морфологией, химической защищенностью, индиви-

Таблица 2. Экстенсивность заражения (ЭИ) паразитическими рачками сем. Voryidae (Crustacea: Isopoda) и тип ассоциации (ТА) между симбионтом и хозяином у симбиотических креветок, крабов и моллюсков, обитающих на кораллах *Acropora* и *Pocillopora*

	ТА	<i>n/N</i>	ЭИ, %
Crustacea, Decapoda			
<i>Alpheus lottini</i>	О	2/53	3.77
Alpheidae gen. sp. I	Ф	0/2	0
Alpheidae gen. sp. II	Ф	0/6	0
<i>Cymo quadrilobatus</i>	О	0/14	0
<i>Cymo</i> sp.	О	0/6	0
<i>Trapezia sympodoce</i>	О	0/21	0
<i>Trapezia digitalis</i>	О	0/4	0
<i>Trapezia rufopunctata</i>	О	0/9	0
<i>Trapezia tigrina</i>	О	0/4	0
<i>Trapezia septata</i>	О	0/43	0
<i>Trapezia serenei</i>	О	0/12	0
<i>Trapezia</i> sp. (черная)	О	0/11	0
<i>Saron</i> sp. 2	Ф	0/9	0
<i>Harpiliopsis</i> spp.	О	3/175	1.71
<i>Palaemonella rotumana</i>	Ф	2/2	100
Mollusca			
<i>Coralliophila monodonta</i>	О	1/25	4
<i>Litophaga</i> sp.	О	0/24	0
Mytilidae sp.	?	0/4	0
<i>Bursa granularis</i>	С	0/7	0

Примечание. *N* — число обследованных симбионтов, *n* — число зараженных особей. О — облигатный, Ф — факультативный, С — свободноживущий.

Таблица 3. Индивидуальные и групповые экологические характеристики факультативных и облигатных симбионтов кораллов *Acropora* и *Pocillopora* (по: Munday et al., 2003; Зыкова и др., 2011; Михеев, Зыкова, 2011; Зыкова, Михеев, 2017)

Характеристика	Факультативные симбионты (парабионты)	Облигатные симбионты (инбионты)
Численность группировки	Группировки могут быть многочисленными (до 80 рыб/коралл)	Обычно несколько рыб/коралл (чаще всего 1–2)
Продолжительность пребывания на хозяине	Молодь после оседания из планктона до репродуктивного периода	Все время после оседания из планктона
Локализация	Держатся днем вне коралла, внутри — ночью и при испуге	Всегда внутри коралла
Пища	В основном зоопланктон	В основном беспозвоночные-кораллобионты и ткани коралла
Защита от хищников	Стая (кооперативная), убежище в коралле (индивидуальная)	Убежище (индивидуальная)
Социальные отношения	Кооперативные	Территориальные, агрессивные
Морфологические черты	Тело уплощено с боков, жаберные щели широкие, слизи на коже немного	Тело вытянутое или уплощенное, жаберные щели узкие, кожа покрыта обильной слизью
Разнообразие макропаразитов	Высокое	Низкое
Обилие макропаразитов	Высокое	Низкое

дуальным поведением; у факультативных значительную роль играет групповое поведение. Рыбы в группе успешнее избегают места с высокой концентрацией паразитов (Mikheev et al., 2013); при этом только небольшая часть группы оказывается сильно зараженной, а значительная часть вовсе избегает паразитов. Высокая агрегированность паразитов в группировках факультативных симбионтов (Михеев, Зыкова, 2011) подтверждает предположение о важной роли группового поведения как средства защиты от паразитов не только у свободноживущих рыб, но и рыб-симбионтов. Тактика защиты от паразитов у облигатных симбионтов, численность которых невысока, направлена на защиту каждой особи. Гораздо более многочисленные факультативные симбионты могут поддерживать траты на индивидуальную защиту (как от хищников, так и паразитов) на сравнительно низком уровне, но компенсировать потери от естественных врагов за счет более активного экстенсивного использования ресурсов и повышенной продуктивности и численности.

Уязвимость гидробионтов для паразитов в значительной степени зависит от поведения потенциальных хозяев. Более высокий уровень активности (двигательной, пищевой, исследовательской и др.) гидробионтов, как свободноживущих, так и симбионтов, может быть причиной как повышенной (Hollander et al., 2019), так и пониженной (Koprivnikar et al., 2014) зараженности макропаразитами. Длительное пребывание в убежище может надежно защищать гидробионтов от хищников и паразитов, но при этом животное несет потери, снижая пищевую активность (Krause et al., 1998).

Облигатных (специализированных) симбионтов паразиты заставляют тратить много энергии на индивидуальную защиту. Из-за этого симбионты вынуждены снижать траты на репродукцию, что ведет к уменьшению численности их группировок в симбиотических ассоциациях, снижению частоты контактов между симбионтами, между симбионтами и паразитами и, следовательно, к замедлению распространения паразитов. Такая взаимная регуляция в системе “паразит—хозяин” служит фактором, ограничивающим численность не только хозяев, но и паразитов. Полученные нами данные о низком разнообразии и обилии паразитов у облигатных симбионтов склерактиниевых кораллов подтверждают эту гипотезу. Основные материалы получены на облигатных симбионтах кораллов рыбах-симбионтах. Данные по зараженности макропаразитами симбионтов-беспозвоночных (десятиногие ракообразные и моллюски) в целом подтверждают вывод о низкой зараженности паразитами облигатных симбионтов кораллов.

Для факультативных симбионтов паразиты, вероятно, служат в большей степени экологическим, чем эволюционным фактором, контроли-

рующим их пищевое и оборонительное поведение, размерную структуру и численность локальных группировок (Forrester, Finley, 2006; Жохов, Михеев, 2015; Зыкова, Михеев, 2017). Менее специализированные и сохранившие способность к существованию вне хозяина факультативные симбионты не приобрели столь дорогостоящих адаптаций для защиты от паразитов, как это сделали облигатные симбионты. Оставаясь более уязвимыми к заражению паразитами, они допускают сравнительно высокие потери от них, компенсируя эти потери более интенсивным использованием ресурсов, быстрым размножением и высокой численностью. Все это расширяет их возможности защищаться от естественных врагов, включая паразитов, за счет более гибкого и разнообразного поведения. Например, формируя мобильные группы, они могут эффективно избегать не только хищников (Радаков, 1972; Krause, Ruxton, 2002), но и паразитов (Stumbo et al., 2012; Mikheev et al., 2013).

Присутствие паразитов на симбионтах кораллов имеет значение не только для самих симбионтов, но и для хозяев, поскольку хозяева заинтересованы в благополучии симбионтов-мутуалистов. Если для защиты от хищников коралл-хозяин предоставляет симбионтам в качестве убежища часть внутреннего пространства, то защите от паразитов может способствовать уничтожение полипами коралла расселительных стадий паразитов, таких как церкарии трематод (Houlbrèque, Ferrier-Pagès, 2009), или копепод, зараженных личинками цестод. Кроме коралла-хозяина паразитами могут питаться сами симбионты (Зыкова и др., 2011). Уничтожение расселительных стадий паразитов свободноживущими беспозвоночными в водной среде, вероятно, играет значительную роль в пресноводных экосистемах (Gopko et al., 2017; Mironova et al., 2019). В интегрированной и компактной системе колонии коралла подобные процессы могут играть еще более важную роль, особенно для облигатных симбионтов. Факультативные симбионты, менее тесно интегрированные в экосистему коралла-хозяина, вероятно, меньше выигрывают от этих взаимодействий.

В тесно интегрированной экологической системе коралла-хозяина и ассоциированных симбионтов каждый из этих компонентов системы можно рассматривать как расширенный фенотип другого компонента. В первую очередь это относится к облигатным симбионтам. Обитая внутри колонии хозяина, облигатные рыбы-симбионты питаются в основном мелкими беспозвоночными кораллобионтами (среди них есть паразиты) и слизью коралла (в ее состав входят продукты жизнедеятельности и микроорганизмы), выполняя санитарную функцию (Зыкова и др., 2011; Зыкова, Михеев, 2017). Факультативные рыбы-симбионты питаются в основном дрейфующим над кораллом зоопланктоном (Зыкова и др., 2011), конкурируя

за него с кораллом, и иногда поедают ткани коралла (Михеев, Зыкова, 2011). Положительное влияние на хозяина в последнем случае заметно меньше. Хозяин, в свою очередь, служит расширенным фенотипом ассоциированных с ним симбионтов. И в этом случае эффекты ассоциации оказываются гораздо более сильными для облигатных симбионтов. Кроме того, что коралл обеспечивает более надежную защиту от хищников для облигатных симбионтов (инбионтов), он может служить защитой от паразитов, работая как “фильтр”, улавливающий как зоопланктон (промежуточные хозяева многих паразитов), так и расселительные стадии (церкарии) трематод (Houlbrèque, Ferrier-Pagès, 2009).

Казалось бы, факультативные симбионты, пользуясь преимуществами оседлого и мобильного образа жизни, должны быть широко распространены в экосистеме кораллового рифа. Однако некоторая степень специализации к мутуалистическому существованию снижает их локомоторные и сенсорные возможности. Если рыбы еще сохраняют такие возможности, что позволяет факультативным симбионтам (парабионтам из сем. Pomacentridae) достигать высокой численности на рифе (Nhuyen, Phan, 2008), то среди беспозвоночных факультативные симбионты гораздо менее многочисленны. Из довольно большого числа исследованных нами беспозвоночных симбионтов более 2/3 (72%) были облигатными симбионтами и имели очень низкую зараженность паразитами.

Роль хищников в жизнедеятельности обитателей экосистемы кораллового рифа изучена гораздо лучше, чем роль паразитов. К симбионтам, ассоциированным со склерактиниевыми кораллами, это относится в полной мере. Возрастающий интерес к паразитам как важному экологическому фактору, играющему значительную роль в регуляции потоков энергии и биологических взаимодействий в экосистемах, заставляет обратить внимание на их роль и в симбиотических сообществах кораллов. Полученные, хотя и немногочисленные, данные о паразитарных инфрасообществах симбионтов кораллов позволяют считать, что паразиты могут существенно влиять на характеристики симбионтов как в экологическом, так и эволюционном масштабе. Отбирая вещество и энергию прямо или модифицируя поведение и экологические характеристики симбионтов, паразиты могут играть не менее важную роль в формировании их жизненных стратегий, чем хищники.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Формирование инфрасообществ макропаразитов облигатных и факультативных симбионтов кораллов происходит под влиянием разных факторов и связано с морфологией, поведением и экологией симбионтов. Низкие показатели раз-

нообразия и обилия паразитов у облигатных симбионтов могут указывать на высокий вклад в противопаразитарную защиту, что, наряду с эффективной защитой от хищников, минимизирует смертность симбионтов. Плодовитость при этом может быть невысокой. У факультативных симбионтов меньшая специализация и траты на защиту от естественных врагов повышают смертность, но она может быть компенсирована за счет более активного использования ресурсов и высокой плодовитости. На существенные различия в тратах на защиту от паразитов между облигатными и факультативными симбионтами косвенно указывает корреляция между размерами симбионтов-хозяев и показателями зараженности. У менее защищенных факультативных симбионтов зараженность с ростом хозяев достоверно увеличивается; у хорошо защищенных облигатных симбионтов она практически не меняется. Полученные результаты позволяют предполагать, что в формировании жизненных стратегий симбионтов, наряду с хищниками, значительную роль играют паразиты.

Колония коралла-хозяина служит матрицей, формирующей структуру элементарного симбиотического сообщества (инфрасообщества) (Abele, Patton, 1976; Vitopil, Willis, 2001). Однако параметры инфрасообщества симбионтов не определяются исключительно физической структурой этой матрицы (Patton, 1974; Castro, 1978). Структурирующую роль также играют биотические взаимодействия (конкуренция за пищу, хищник—жертва, паразит—хозяин). Например, на очень крупных колониях *Acropora*, размер которых позволяет поселиться многим сотням рыб-симбионтов (с учетом плотности поселений на мелких и средних колониях), группировки рыб-парабионтов не превышали нескольких десятков особей (Зыкова, Михеев, 2017). Рыбы-инбионты, населяющие пространство внутри колонии, были еще малочисленнее, как правило, не более одной—двух особей каждого вида (Patton, 1974, 1994). Столь сильные ограничения локальных группировок по численности могут создавать серьезные генетические и экологические проблемы.

Чем теснее связан симбионт с хозяином, т.е. чем более он специализирован, тем выше риск погибнуть вместе с хозяином. Кроме того, специализация требует высоких трат на противопаразитарную защиту у облигатных симбионтов (инбионтов); у факультативных симбионтов эти траты ниже, и они могут компенсировать потери от паразитов за счет более интенсивной, чем у инбионтов, репродукции и “распределения риска” при заражении. Как облигатный, так и факультативный симбиоз, по-видимому, стоят недешево, что ограничивает развитие симбиотических отношений в экосистеме кораллового рифа в целом и на отдельных колониях кораллов в особенности. Возможно, самые выгодные условия симбионты могут найти в

группах отдельных кораллов, не слишком далеко отстоящих друг от друга, мета-сообществах или мета-ассоциациях (по аналогии с метапопуляциями; Hanski, 1998). В таких скоплениях симбионты могут без большого риска перемещаться между хозяевами, если локальные условия ухудшились (Бритаев, Михеев, 2012). Интенсивность этого обмена у облигатных и факультативных симбионтов, вероятно, разная, но она может облегчать обмен генами и репродукцию у обеих категорий симбионтов. Более высокое разнообразие и обилие симбионтов в таких метаструктурах по сравнению с одиночными колониями кораллов (Бритаев, Михеев, 2012) может служить подтверждением этой гипотезы. Полученные нами результаты по разнообразию симбионтов склерактиниевых кораллов и их взаимодействию с хозяином, другими симбионтами, хищниками, паразитами и потенциальными жертвами позволяют считать, что сохранение и восстановление кораллов с их симбиотическим населением должно быть направлено не на отдельные колонии, а на группы колоний.

Работа выполнена при поддержке грантов РФФИ № 18-05-00459а, № 17-04-00247а, а также Российско-Вьетнамского Тропического научно-исследовательского и технологического центра.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Бритаев Т.А., Михеев В.Н., 2012. Агрегированное размещение склерактиниевых кораллов влияет на структуру ассоциированных с ними симбиотических сообществ // ДАН. Т. 448. № 5. С. 1–4.
- Гопко М.В., Михеев В.Н., 2017. Паразитические манипуляции фенотипом хозяина: эффекты во внутренней и внешней среде // Журн. общ. биологии. Т. 78. № 6. С. 16–48.
- Жохов А.Е., Михеев В.Н., 2015. Характер симбиотических отношений рыб-кораллобионтов влияет на их зараженность макропаразитами // ДАН. Т. 462. № 3. С. 366–369.
- Жохов А.Е., Пугачева М.Н., Михеев В.Н., 2017. Паразиты рыбы *Dascyllus reticulatus* (Pisces: Pomacentridae), симбионтов склерактиниевых кораллов (зал. Нячанг, Южно-Китайское море, Вьетнам) // Зоол. журн. Т. 96. № 7. С. 1–10.
- Зыкова А.В., Михеев В.Н., 2017. Рыбы-кораллобионты в симбиотических ассоциациях: выгоды и риски // Журн. общ. биологии. Т. 78. № 3. С. 22–31.
- Зыкова А.В., Бритаев Т.А., Иваненко В.Н., Михеев В.Н., 2011. Планктонные и симбиотические организмы в питании рыб-кораллобионтов // Вопр. ихтиол. Т. 51. № 6. С. 1–7.
- Михеев В.Н., Зыкова А.Н., 2011. Роль паразитов в симбиотических ассоциациях рыб-кораллобионтов // ДАН. Т. 440. № 4. С. 561–564.
- Радаков Д.В., 1972. Стайность рыб как экологическое явление. М.: Наука. 174 с.
- Abele L.G., Patton W.K., 1976. The size of coral heads and the community biology of associated decapod crustaceans // J. Biogeogr. V. 3. P. 35–47.
- Barber I., Hoare D., Krause J., 2000. The effects of parasites on fish behaviour: An evolutionary perspective and review // Rev. Fish Biol. Fisher. V. 10. P. 131–165.
- Boucher D.H., James S., Keeler K.H., 1982. The ecology of mutualism // Ann. Rev. Ecol. Syst. V. 13. P. 315–347.
- Buck J.C., Weinstein S.B., Young H.S., 2018. Ecological and evolutionary consequences of parasite avoidance // Trends Ecol. Evol. V. 33. № 8. P. 619–632.
- Castro P., 1978. Movements between coral colonies in *Trapezia ferruginea* (Crustacea: Brachyura), an obligate symbiont of scleractinian corals // Mar. Biol. V. 46. № 3. P. 237–245.
- Clinchy M., Sheriff M.J., Zanette L.Y., 2013. Predator-induced stress and the ecology of fear // Funct. Ecol. V. 27. № 1. P. 56–65.
- Dianne L., Perrot-Minnot M.J., Bauer A., Gaillard M., Léger E., Rigaud T., 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.
- Fill A., Long E.Y., Finke D.L., 2012. Non-consumptive effects of a natural enemy on a non-prey herbivore population // Ecol. Entomol. V. 37. № 1. P. 43–50.
- Forrester G.E., Finley R.J., 2006. Parasitism and a shortage of refuges jointly mediate the strength of density dependence in a reef fish // Ecology. V. 87. № 5. P. 1110–1115.
- Goldberg W.M., 2013. The Biology of Reefs and Reef Organisms. Chicago: Univ. Chicago Press. 401 p.
- Goldshmid R., Holzman R., Weihs D., Genin A., 2004. Aeration of corals by sleep-swimming fish // Limnol. Oceanogr. V. 49. № 5. P. 1832–1839.
- Gopko M.V., Mikheev V.N., Taskinen J., 2015. Changes in host behavior caused by immature larvae of the eye fluke: Evidence supporting the predation suppression hypothesis // Behav. Ecol. Sociobiol. V. 69. № 10. P. 1723–1730.
- Gopko M., Mironova E., Pasternak A., Mikheev V., Taskinen J., 2017. Freshwater mussels (*Anodonta anatina*) reduce transmission of a common fish trematode (eye fluke, *Diplostomum pseudospathaceum*) // Parasitology. V. 144. № 14. P. 1971–1979.
- Hanski I., 1998. Metapopulation dynamics // Nature. V. 396. P. 41–49.
- Hoeksema J.D., Forde S.E., 2008. A meta-analysis of factors affecting local adaptation between interacting species // Am. Nat. V. 171. № 3. P. 275–290.
- Holbrook S.J., Brooks A.J., Schmitt R.J., Stewart H.L., 2008. Effects of sheltering fish on growth of their host corals // Mar. Biol. V. 155. № 5. P. 521–530.
- Hollander C.A., Griffith B.N., Zimmermann M.R., 2019. Differences in endohelminth parasite infection between male morphotypes of bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*) // J. Parasitol. V. 105. № 1. P. 135–142.

- Houlbrèque F., Ferrier-Pagès C., 2009. Heterotrophy in tropical scleractinian corals // *Biol. Rev.* V. 84. № 1. P. 1–17.
- Kalbe M., Kurtz J., 2006. Local differences in immunocompetence reflect resistance of sticklebacks against the eye fluke *Diplostomum pseudospathaceum* // *Parasitology*. V. 132. P. 105–116.
- Keane R.M., Crawley M.J., 2002. Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis // *Trends Ecol. Evol.* V. 17. № 4. P. 164–170.
- Koprivnikar J., Penalva L., 2015. Lesser of two evils? Foraging choices in response to threats of predation and parasitism // *PLoS One*. V. 10. № 1. P. e0116569.
- Koprivnikar J., Redfern J.C., Mazier H.L., 2014. Variation in anti-parasite behavior and infection among larval amphibian species // *Oecologia*. V. 174. № 4. P. 1179–1185.
- Krause J., Ruxton G.D., 2002. *Living in Groups*. Oxford: Oxford Univ. Press. 224 p.
- Krause J., Loader S.P., McDermott J., Ruxton G.D., 1998. Refuge use by fish as a function of body length-related metabolic expenditure and predation risks // *Proc. Biol. Sci.* V. 265. № 1413. P. 2373–2379.
- 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.
- Lyons P.J., 2013. The benefit of obligate versus facultative strategies in a shrimp–goby mutualism // *Behav. Ecol. Sociobiol.* V. 67. № 5. P. 737–745.
- MacColl A.D.C., Chapman S.M., 2010. Parasites can cause selection against migrants following dispersal between environments // *Funct. Ecol.* V. 24. № 4. P. 847–856.
- Mekhova E.S., Martynov A.V., Britayev T.A., 2018. Host selection and host switching in *Gymnolophus obscura* – a symbiotic ophiuroid associated with feather stars (Crinoidea: Comatulida) // *Symbiosis*. V. 76. № 3. P. 313–320.
- Mikheev V.N., Pavlov D.S., 2003. Nonlethal interspecific interactions among foraging fish and the concept of “tri-troph” // *J. Ichthyol.* V. 43. № 2. P. 151–167.
- Mikheev V., Pasternak A., Taskinen J., Valtonen E.T., 2010. Parasite-induced aggression and impaired contest ability in a fish host // *Parasit. Vectors*. V. 3. P. 17.
- Mikheev V.N., Pasternak A.F., Taskinen J., Valtonen E.T., 2013. Grouping facilitates avoidance of parasites by fish // *Parasit. Vectors*. V. 6. P. 301.
- Mironova E., Gopko M., Pasternak A., Mikheev V., Taskinen J., 2019. Trematode cercariae as prey for zooplankton: Effect on fitness traits of predators // *Parasitology*. V. 146. № 1. P. 105–111.
- Moore J., 2002. *Parasites and the Behaviour of Animals*. Oxford: Oxford Univ. Press. 295 p.
- Munday P.L., Schubert M., Baggio J.A., Jones G.P., Caley M.J., Grutter A.S., 2003. Skin toxins and external parasitism of coral-dwelling gobies // *J. Fish Biol.* V. 62. № 4. P. 976–981.
- Nhuyen L.V., Phan H.K., 2008. Distribution and factors influencing on structure of reef fish communities in Nha Trang Bay Marine Protected Area, South-Central Vietnam // *Environ. Biol. Fishes*. V. 82. P. 309–324.
- Patton W.K., 1974. Community structure among the animals inhabiting the coral *Pocillopora damicornis* at Heron Island, Australia // *Symbiosis in the Sea* / Ed. Vernberg W.B. Columbia: Univ. South Carolina Press. P. 219–243.
- Patton W.K., 1994. Coral reef distribution and ecology of animals associated with branching corals (*Acropora* spp.) from the Great Barrier Reef, Australia // *Bull. Mar. Sci.* V. 55. № 1. P. 193–211.
- Poulin R., FitzGerald G.J., 1989. Risk of parasitism and microhabitat selection in juvenile sticklebacks // *Can. J. Zool.* V. 67. № 1. P. 14–18.
- 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.
- 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.
- Stella J.S., Patchett M.S., Hutchings P.A., Jones J.P., 2011. Coral-associated invertebrates: Diversity, ecological importance and vulnerability to disturbance // *Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev.* V. 49. P. 43–104.
- Stumbo A.D., James C.T., Goater C.P., Wisenden B.D., 2012. Shoaling as an antiparasite defence in minnows (*Pimephales promelas*) exposed to trematode cercariae // *J. Anim. Ecol.* V. 81. № 6. P. 1319–1326.
- Tkachenko K.S., Britayev T.A., Huan N.H., Pereladov M.V., Latypov Y.Y., 2016. Influence of anthropogenic pressure and seasonal upwelling on coral reefs in Nha Trang Bay (Central Vietnam) // *Mar. Ecol.* V. 37. № 5. P. 1131–1146.
- Vitopil E., Willis B.L., 2001. Epifaunal community structure in *Acropora* spp. (Scleractinia) on the Great Barrier Reef: Implications of coral morphology and habitat complexity // *Coral Reefs*. V. 20. № 3. P. 281–288.
- 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.
- Werner E.E., Peacor S.D., 2003. A review of trait-mediated indirect interactions in ecological communities // *Ecology*. V. 84. № 5. P. 1083–1100.
- White J.W., Warner R.R., 2007. Behavioral and energetic costs of group membership in a coral reef fish // *Oecologia*. V. 154. P. 423–433.
- White J.W., Samhuri J.F., Stier A.C., Wormald C.L., Hamilton S.L., Sandin S.A., 2010. Synthesizing mechanisms of density dependence in reef fishes: Behavior, habitat configuration, and observational scale // *Ecology*. V. 91. № 7. P. 1949–1961.

Macroparasite burden of obligate and facultative symbionts in symbiotic communities of scleractinian corals

V. N. Mikheev^{a, *}, A. E. Zhokhov^b, T. A. Britaev^a

^a*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, RAS
Leninskii prospect, 33, Moscow, 119071 Russia*

^b*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, RAS
Yaroslavl Region, Nekouz District, Borok, 152742 Russia*

**e-mail: vicnikmik@gmail.com*

A variety of symbionts inhabit colonies of scleractinian corals, main component of coral reef ecosystems. Obligate symbionts spend almost the whole life (except pelagic larvae stage) on/in the host, while facultative symbionts are less tightly associated with the host and easily leave them when food becomes scarce and competition and predation increase. Influence of parasites on the life traits of obligate and facultative symbionts has not yet been studied. The first step in this direction is the study of basic parameters of parasite infracommunities associated with symbionts of corals. It was suggested that obligate symbionts which are tightly associated with their hosts and their symbiotic communities are more infected. An alternative hypothesis suggests that facultative symbionts are more infected because they easily change habitats and possess a broad food spectrum. For several years, we studied parasites of obligate and facultative symbionts (fish, decapods crustaceans, mollusks) associated with corals *Acropora* and *Pocillopora* in the Nha Trang Bay (South China Sea). The highest abundance and diversity of macroparasites (Monogenea, Cestoda, Trematoda, Nematoda, Copepoda) were found in facultative symbionts of corals, fish-parabionts. Obligate fish-inbionts were much less infected (Cestoda, Trematoda, Nematoda). Invertebrate symbionts, among which obligate symbionts predominated, were also weakly infected. Low abundance and diversity of parasites in obligate symbionts suggest considerable investments in anti-parasitic defense which together with efficient anti-predation defense minimize mortality of obligate symbionts. Their fecundity and population number are usually low. Facultative symbionts presumably suffer higher mortality than obligate symbionts, but this may be compensated through more intensive use of resources and higher population numbers. A significant increase of infection rate with the host body size is typical of facultative symbionts which are less protected than obligate symbionts. The latter showed low infection in all size groups. The results obtained suggest that the role of parasites in shaping life strategies of symbionts is not less important than the role of predators.