

Среда обитания
водных биологических ресурсов

УДК: 591.5+591.69-75

Поведенческие взаимодействия в системе «рыба — паразит»
в неоднородной среде

В.Н. Михеев

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук (ФГБУН «ИПЭЭ РАН», г. Москва)
E-mail: vicnikmik@gmail.com

Дан обзор экспериментальных исследований индивидуального и коллективного поведения рыб при защите от паразитов, модификаций поведения рыб и паразитов, а также роли неоднородности биотического и абиотического окружения в регуляции взаимодействий в системе «паразит — хозяин». Используются результаты исследований модификаций поведения молоди рыб (сеголетков микижи, *Parasalmo mykiss*; плотвы, *Rutilus rutilus*; окуня, *Perca fluviatilis*; верховки, *Leucaspis delineatus*), вызванных как моноксенными (с одним хозяином), так и гетероксенными (со сменой хозяев) паразитами. Показано, что неоднородность размещения паразитов в среде даёт возможность хозяевам избегать сильного заражения благодаря уходу из мест с высоким риском заражения в места с низким риском. Наиболее эффективно это делают рыбы в группе. Высокий уровень изменчивости заражённости среди рыб в пределах популяции возникает в значительной степени в результате поведенческих взаимодействий между хозяевами и паразитами. В результате этих взаимодействий паразиты распределяются агрегированно, т.е. сравнительно небольшая часть особей в популяции получает много паразитов, тогда как основная часть заражена слабо или не заражена вовсе. Агрегированное размещение паразитов в среде помогает самим паразитам решать жизненно важные задачи, такие как поиск полового партнёра, создание скоплений на хозяевах. Последнее обстоятельство может играть важную роль в манипулировании поведением хозяина, которое малому числу паразитов осуществить непросто. Физическая и биологическая неоднородность среды, влияя на поведение и хозяев, и паразитов, способствует как эффективному горизонтальному и вертикальному переносу паразитов между хозяевами, так и избеганию заражения частью особей в популяции. Эти эффекты способствуют устойчивому существованию систем «паразит — хозяин» даже в условиях низкой численности популяций.

Ключевые слова: система «паразит — хозяин», поведение, адаптивное манипулирование, неоднородность среды, агрегированное размещение, рыбы, эндопаразиты, эктопаразиты.

ВВЕДЕНИЕ

Паразиты как участники основных процессов в экосистеме — круговороте форм, вещества и энергии [Беклемишев, 1970] — давно привлекали внимание паразитологов и экологов. Наиболее серьёзные результаты в области экологической паразитологии получены иссле-

дователями наземных экосистем, изучавшими трансмиссивные заболевания [Мошковский, 1950], очаговые зоонозы [Павловский, 1948], гельминтоценозы [Догель, 1962]. Большое внимание уделялось влиянию факторов разного уровня (свойства хозяина, свойства окружающей среды), а также поведения взаимо-

действующих организмов на формирование и функционирование паразитоценозов. В исследованиях водных экосистем до сих пор преобладают подходы, опирающиеся на концепции трофических пирамид и сетей, биоэнергетики и трофодинамики [Одум, 1975; Stephens, Krebs, 1986; Алимов, 2000]. Паразитов в эти конструкции помещают довольно редко, считая, вероятно, их роль в энергетике сравнительно небольшой. Экологическая паразитология и экология свободноживущих водных животных развивались, довольно слабо взаимодействуя друг с другом. Изучению экологии и поведения гидробионтов в системе «паразит — хозяин» сильно препятствуют трудности наблюдения и регистрации в водной среде.

Развитие аквакультуры и экспериментальных методов изучения поведения заметно повысили интерес к роли паразитов в поведенческой и эволюционной экологии гидробионтов. Рыбы как важнейший элемент водных экосистем оказались в фокусе этих исследований [Moore, 2002; Thomas et al., 2005; Mikheev et al., 2010]. Этому способствуют разнообразие, обилие и существенная роль рыб в трофодинамике; разнообразие паразитов рыб как на личиночных, так и взрослых стадиях; повышенная плотность популяций в аквакультуре; важное промысловое значение рыб. Хищники и паразиты как экологические факторы, влияющие на рост, развитие, смертность, важны на протяжении всей жизни рыб, но особенно уязвима молодь, обладающая высокими пищевыми потребностями и слабо развитыми средствами защиты.

В качестве основных факторов смертности рыб принято рассматривать пресс хищников и недостаток пищи [Никольский, 1965; Wootton, 1990]. Накопление данных о роли паразитов как регуляторов поведения и экологических взаимодействий заставляет относиться и к паразитам как к важному экологическому фактору. Появился даже специальный термин «экология естественных врагов» (ecology of natural enemies), объединяющий паразитов и хищников в единый пул экологических угроз. Использование средств защиты требует от животного затрат энергии, вещества, времени, которые необходимо распределять с учётом серьёзности угрозы. Защитой от хищников служат морфо-

логические и биохимические адаптации, возникающие в ходе микроэволюционных и онтогенетических процессов. Участие в эволюционной «гонке вооружений», генерирующей генетическую изменчивость в популяциях, формирование иммунитета считаются основными средствами защиты от паразитов [Owens, Wilson, 1999; Zuk, Stoehr, 2002].

Наиболее реактивной и гибкой системой защиты, по крайней мере от хищников, служит поведение животного. Часто употребляемое словосочетание «комплекс поведенческих адаптаций» подразумевает их разнообразие и многоуровневый характер. К ним относятся врождённые и приобретённые оборонительные реакции, индивидуальное и коллективное поведение. Важность эффективного поведения при защите от хищников очевидна: последствия ошибок, как правило, непоправимы. Попадание в организм хозяина паразита не столь фатально, если он не слишком вирулентный (вредоносный). Чаще всего хозяину может быть нанесён серьёзный вред, если паразитов набирается много. Агрегированное распределение паразитов в популяции хозяев свидетельствует о том, что большинству членов популяции удаётся избегать сильного заражения. Можно предположить, что значительную роль при этом играет защитное поведение хозяев. Как оно организовано в случае с паразитами, во многом остаётся неясным. Считая иммунитет основным средством защиты от паразитов, изучением роли поведения обычно пренебрегали.

Сравнительно недавно стали появляться специальные работы, посвящённые роли поведения рыб при защите от паразитов. «Говорящее» название одной из статей заслуживает упоминания — «За пределами иммунитета: количественная оценка влияния антипаразитарного поведения на передачу паразита» («Beyond immunity: quantifying the effects of host anti-parasite behavior on parasite transmission») [Daly, Johnson, 2011]. В этой работе показано, что анестезированные головастики лягушек *Pseudacris regilla* гораздо сильнее заражались личинками трематод, чем особи с естественным поведением. Предполагается, что повышенная двигательная активность головастика затрудняет прикрепление церкарий трематод и предотвращает сильное заражение. Проникнове-

ние церкарий трематод *Diplostomum spathaceum* [Laitinen et al., 1996; Karvonen et al., 2004] заставляет молодь микижи делать резкий бросок, что может снижать вероятность последующих контактов с паразитами. В этих работах внимание уделялось только индивидуальному защитному поведению хозяев, которое из-за малой заметности большинства паразитов представляется не очень эффективным. В исследованиях поведения рыб, направленного на защиту от хищников, большое внимание уделяется различным аспектам экологической неоднородности, включающей в себя физическую неоднородность среды, неоднородность размещения паразитов и хозяев [Михеев, 2006]. Есть основания предполагать, что экологический контекст играет немаловажную роль и в защитном поведении рыб от паразитов.

В данной работе будут рассмотрены результаты экспериментальных исследований индивидуального и коллективного поведения рыб при защите от паразитов, модификации поведения рыб и паразитов, а также роль неоднородности биотического и абиотического окружения в регуляции взаимодействий в системе «паразит — хозяин».

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Краткие сведения о биологии основных объектов исследований. Рыбы служат паразитам как промежуточными, так и окончательными хозяевами. В данной работе использованы результаты исследований модификаций поведения молоди рыб (сеголетков микижи, *Parasalmo mykiss*; плотвы, *Rutilus rutilus*; окуня, *Perca fluviatilis*; верховки, *Leucaspis delineatus*), вызванных как моноксенными (с одним хозяином), так и гетероксенными (со сменой хозяев) паразитами. Паразиты чаще всего попадают в рыб с пищей или непосредственно из воды на стадии свободного плавания. В качестве примеров рассмотрим две основные категории паразитов: моноксенных эктопаразитических ракообразных Branchiura (сем. Argulidae) и гетероксенных сосальщиков трематод (сем. Diplostomidae), сменяющих нескольких хозяев: моллюски, рыбы, рыбацкие птицы.

Эктопаразитические рачки аргулиды на всех стадиях своего жизненного цикла, за исключением стадии покоящихся яиц, сохраняют спо-

собность к свободному плаванию и имеют хорошо развитое сенсорное и локомоторное оснащение. Поведение в их жизни играет исключительно важную роль, в первую очередь как средство поиска хозяина и полового партнера в неоднородной и изменчивой среде [Mikheev et al., 2003].

Трематоды диплостомиды имеют две стадии свободно плавающих личинок: мирацидии, которые должны попасть в моллюсков (первый промежуточный хозяин), и церкарии, хозяевами которым служат рыбы. Хотя и те и другие личинки обычно многочисленны и часто образуют плотные локальные скопления на мелководье водоёмов, поведенческая задача церкарий, которые должны попасть в подвижных рыб с их плотными покровами, гораздо сложнее, чем у мирацидий. Завершают жизненный цикл эти паразиты в птицах (чайки, бакланы, рыбацкие утки и др.), для чего последние должны съесть заражённую рыбу с готовыми к заражению метацеркариями. У разных видов диплостомид метацеркарии локализуются в глазах или мозгу рыб.

Индивидуальная и коллективная защита от паразитов. Метацеркарии трематод диплостомид известны как эффективные манипуляторы поведением, что значительно повышает вероятность поедания сильно заражённых рыб птицами [Seppälä et al., 2004]. Следовательно, основная задача защитного поведения рыб на стадии их взаимодействия со свободно плавающими церкариями — минимизировать интенсивность заражения, поскольку эффективность манипулирования зависит от числа паразитов в рыбе [Karvonen et al., 2004; Mikheev et al., 2010].

Распределение церкарий в высокой степени неоднородно, и основная поведенческая задача рыбы — избегать участков с повышенной концентрацией паразитов, парящих в толще воды. В экспериментах с бинарным выбором участков, в одном из которых поддерживалась высокая концентрация церкарий *Diplostomum pseudospathaceum*, а другой был свободен от паразитов, проверяли способность одиночных рыб (молодь микижи, *Oncorhynchus mykiss*) и рыб в группе избегать сильного заражения [Mikheev et al., 2013]. Рыбы в группе гораздо

реже посещали отсек с паразитами, и в результате их средняя заражённость была почти в два раза ниже, чем у одиночных рыб. Ещё более важно то, что среди рыб в группе 45% оказались вовсе не заражёнными, тогда как в сравнимой выборке одиночных рыб заражения избежали всего 8%. Важнейшую роль в поведении рыб, повлиявшем на эти различия, играет, вероятно, обмен информацией между членами группы. Изменившееся на короткое время поведение заражённой особи служит, по-видимому, сигналом опасности для партнёров по стае [Laitinen et al., 1996; Poulin et al., 1999]. Часть рыб, получая информацию об опасности, может не посещать участок с паразитами, получая, таким образом, «социальное убежище». Стайное поведение, как и при защите от хищников, оказывается эффективным средством защиты от паразитов, если распределение последних неоднородно.

В естественной обстановке угроза хищников и паразитов часто существует одновременно. Многие рыбы с гибким социальным поведением, в зависимости от пресса хищников и степени физической неоднородности среды, могут выбирать между альтернативными тактиками защиты от хищников — стайным и территориальным поведением [Михеев, 2006]. Например, для молоди многих лососёвых рыб участки среды с обильным кормом и надёжными физическими убежищами служат ресурсом, за который они интенсивно конкурируют. Снижается ли ценность такого участка с убежищем, если рядом много паразитов? В экспериментах с молодью микижи (группа из 5 рыб) рыбы были гораздо сильнее заражены, если в отсек с церкариями *D. spathaceum* помещали укрытие. Укрытие, привлекая рыб, вынуждало их проводить больше времени в отсеке с паразитами, что приводило к значительно большей заражённости, чем в сходном эксперименте без убежища. Совершенно другое соотношение наблюдалось в экспериментах с одиночными рыбами. В присутствии убежища рыбы были гораздо менее заражены, чем без него. Очевидно, что эти различия не связаны с продолжительностью пребывания рыб на участке с паразитами. Что могло измениться в поведении или других свойствах рыб в присутствии убежища и сделать их значительно менее уязвимыми к заражению паразитами?

Вернемся к вопросу о том, как церкарии — мелкие и очень плохие пловцы, реагирующие на рыбу с расстояния лишь в несколько миллиметров [Haas et al., 2008], способны в большом количестве попадать в организм хозяина. Считалось, что в основном церкарии проникают в рыбу через кожные покровы; какую-то роль отводили жабрам [Whyte et al., 1991; Höglund, 1991]. Прежде чем попасть на поверхность тела рыбы паразит должен преодолеть расстояние, измеряемое сантиметрами и десятками сантиметров. Мы предположили, что основную транспортную роль играют вентиляционные токи, создаваемые жаберными крышками [Mikheev et al., 2014]. Экспонируя по отдельности голову и остальную часть тела рыбы, мы обнаружили, что через головную часть (гораздо меньшую по площади поверхности) в рыбу попадает в 7–8 раз больше церкарий *D. spathaceum*, чем через основную часть тела. Следующим шагом было изменение интенсивности вентиляции путём снижения концентрации O_2 с последующей оценкой заражённости рыб. Снижение уровня насыщения с 90 до 60% всего на 10 мин приводило к возрастанию заражённости рыб более чем в 1,5 раза [Mikheev et al., 2014]. Изменение вентиляционной активности при этом было связано с изменением амплитуды раскрытия жаберных крышек, а не с частотой их движения. Эти результаты подтверждают предположение о ведущей роли вентиляционной активности рыб в транспорте церкарий *D. spathaceum*. Поскольку интенсивность вентиляции очень изменчива и быстро реагирует на самые разные стрессоры, естественно предположить, что она служит важной промежуточной переменной, связывающей поведение рыб с их заражённостью паразитами.

Повышенная заражённость в группе в присутствии убежища может быть связана с возрастанием вентиляции у рыб, конкурирующих за территорию. Для проверки этого предположения мы оценивали заражённость у особей микижи, экспонированных паразитам на потенциальной территории, но разделённых непрозрачной перегородкой, не позволяющей им конкурировать и проявлять агрессию (контр-роль). Заражённость рыб, разделённых перегородкой, не различалась. В эксперименте при возможности конкурировать за территорию в

паре рыб быстро выявлялся доминант и субдоминант. Их заражённость в среднем была выше, чем у рыб в контроле. Несмотря на большую агрессивность доминанта, самыми заражёнными оказывались субдоминанты. Вероятно, они испытывали наибольший стресс [Barreto, Volrato, 2004], что приводило к повышенной вентиляции и заражённости паразитами. Наименьший стресс, по-видимому, испытывали особи, которые находились в убежище. Их заражённость была самой низкой.

Проникновение паразита в рыбу вызывает заметный кратковременный поведенческий ответ, с которым связано повышение интенсивности вентиляции [Laitinen et al., 1996]. Приводит ли это к возрастанию скорости поступления в рыбу последующих порций паразитов? Результаты экспериментов с возрастающей продолжительностью экспозиции рыб к церкариям *D. spathaceum* подтверждают это предположение. После попадания в рыбу первых паразитов (в течение первых 5 мин) скорость их поступления в рыбу (возрастание числа паразитов в глазу рыбы за 1 мин) увеличивалась в два раза. Такая реакция, наряду с другими факторами усиления вентиляционной активности, может давать значительный вклад в механизм транспорта церкарий и приводить к агрегированному распределению паразитов в популяции хозяев. При таком распределении сильно заражённой оказывается лишь часть особей в популяции; остальные заражены слабо или не заражены вовсе.

Индивидуальное избегание рыбами сравнительно крупных эктопаразитических ракообразных также не слишком эффективно. Рыбы замечают и пытаются уйти лишь от тех аргулюсов, которые оказываются у них в поле зрения. Прикрепившегося паразита рыба пытается сбросить, совершая резкие повороты и броски. Однако это им редко удаётся, и, напротив, более активные рыбы с аномальным поведением привлекают ещё больше активно плавающих паразитов. Сочетание тусклой окраски и сравнительно высокой скорости плавания молоди окуня являются причинами низкой заражаемости аргулюсом в светлое время суток. Ночью при пониженной двигательной активности окуня она резко возрастает. Плотва, оставаясь подвижной в темноте, напротив, гораздо менее,

чем окунь, подвержена воздействию паразитов ночью [Mikheev et al., 1998]. В стае рыб отдельные особи, получив первых паразитов, становятся все более заражёнными за счёт аномального поведения, привлекающего к себе новых и новых паразитов. Такой механизм, работающий по принципу положительной обратной связи, приводит к сильно агрегированному распределению паразитов. Основная масса паразитов при этом концентрируется на небольшом числе хозяев, оставляя других слабо заражёнными или вовсе свободными от паразитов.

В рассматриваемых примерах с распространёнными и массовыми паразитами пресноводных рыб (церкарии трематод диплостомид и эктопаразитические ракообразные аргулиды) индивидуальное защитное поведение рыб, направленное на избегание свободно плавающих поблизости паразитов, оказывается малоэффективным. Высокий уровень изменчивости заражённости среди рыб в пределах популяции возникает в значительной степени в результате поведенческих взаимодействий между хозяевами и паразитами. В результате этих взаимодействий паразиты распределяются агрегированно, т.е. сравнительно небольшая часть особей в популяции получает много паразитов, тогда как основная часть заражена слабо или не заражена вовсе. При таком распределении паразитов популяция хозяев в целом получает сравнительно небольшой вред. Агрегированное распределение может быть выгодным и паразитам. Манипулирование поведением рыбы (2-й промежуточный хозяин трематоды *D. spathaceum*) оказывается более успешным, если в ней накапливается сравнительно много метацеркариев. Такие рыбы с большей вероятностью оказываются жертвами рыбацких птиц (окончательный хозяин паразита). В случае с моноценными паразитами *Argulus* spp. агрегированное распределение крайне важно для паразитов в процессе размножения: самцы гораздо легче находят готовых к размножению самок в составе агрегаций на сильно заражённых рыбах.

Агрегированное распределение паразитов, которое позволяет большинству рыб в популяции избежать или минимизировать заражение, в значительной степени зависит от поведения рыб. В рассмотренных выше примерах стайное и территориальное поведение рыб сформирова-

лись в первую очередь как адаптации, направленные на защиту от хищников и на добывание корма. Защита от паразитов, которая выражается в снижении заражённости у значительной части популяции рыб, вероятно, возникает как побочный эффект. Делают ли паразиты какой-то вклад в формирование агрегированного распределения по хозяевам?

Могут ли церкарии трематод и рачки-аргулиды манипулировать поведением рыб?

В случае с трематодами ответ будет, безусловно, утвердительным, если иметь в виду паразитов, добравшихся до хрусталика глаза рыбы (место локализации *D. spathaceum* в рыбе) и превратившихся в метацеркарий, которые, достигнув инвазионного состояния, способны заразить окончательного хозяина — рыбоядную птицу. Хорошо известны вызванные зрелыми паразитами разнообразные модификации поведения рыб-хозяев (ориентация, стайное, территориальное, оборонительное поведение), повышающие их доступность для птиц [Serpälä et al., 2004]. Появились теоретические и экспериментальные работы, подтверждающие гипотезу о манипулировании поведением рыб незрелыми метацеркариями [Parker et al., 2009; Dianne et al., 2011]. В этом случае паразиты делают рыб более осторожными и снижают вероятность их преждевременной гибели от любых хищников, рыб или птиц. Распространяя идею манипулирования поведением хозяина (host manipulation) на более ранние стадии жизненного цикла паразита, мы можем задать вопрос о манипулировании поведением рыбы, обеспечивающем проникновение в неё такого количества паразитов (церкарий), которое обеспечит эффективное манипулирование в дальнейшем.

Полученные нами данные о роли вентиляционной активности в транспорте церкарий к рыбам, а также обнаруженный эффект ускорения поступления паразитов под влиянием первых порций попавших в рыбу церкарий позволяют рассматривать вызванные паразитами изменения вентиляционной активности хозяев как адаптивное манипулирование. При конкуренции за территорию на участке с высокой концентрацией паразитов между неудачниками, получившими паразитов первыми, среди них могут оказаться субдоминанты, испытывающие

наибольший стресс в борьбе за убежище. Доминанты, получившие доступ к убежищу, оказываются гораздо менее заражёнными, вероятно, благодаря снижению интенсивности вентиляции в условиях безопасности. В более благоприятных условиях, чем продолжающие борьбу субдоминанты, оказываются прекратившие борьбу и объединившиеся в стаю рыбы. В стае, представляющей собой своего рода «социальное убежище», они, вероятно, снижают вентиляционную активность и получают из-за этого меньше паразитов. Кроме того, рыбы в стае, благодаря обмену информацией, легче распознают опасные участки среды и быстрее их покидают. Таким образом, не только основное поведение рыб, но и его модификации, вызванные воздействием паразитов, способствуют агрегированному распределению паразитов, обеспечивая последующее эффективное манипулирование поведением наиболее заражённых рыб-хозяев.

Идея манипулирования поведением хозяев (host manipulation) звучит привычно, когда речь идет о паразитах, передаваемых по пищевой цепи (trophically transmitted parasites). Основная задача паразита-манипулятора (*Diplostomum spathaceum* — один из наиболее распространенных и хорошо изученных паразитов, манипулирующих поведением рыб) заключается в том, чтобы направить заражённого промежуточного хозяина к хищнику, который служит следующим хозяином. В случае с моноксенными паразитами, к которым относятся эктопаразитические рачки *Argulus* spp., которые теоретически могут прожить всю жизнь на одной и той же рыбе, необходимость манипулирования не выглядит столь очевидной. Однако поведение этих рачков, которые сохраняют способность к свободному плаванию в течение всей жизни, устроено так, что они довольно часто покидают своего хозяина-рыбу и вынуждены искать его снова. Особенно часто это делают готовые к размножению самцы и самки в период откладки яиц на субстрат (они откладывают несколько порций яиц и после каждой откладки должны найти рыбу, чтобы восстановить потраченные ресурсы). Поиск хозяев и поиск полового партнера происходит легче, если и рыбы, и паразиты размещены агрегированно.

Наблюдавшиеся нами в экспериментах изменения в поведении рыб, вызванные заражением *A. foliaceus*, указывают на смену поведенческого стереотипа у молоди *O. mykiss*, для которой характерна пластичность социального поведения в раннем онтогенезе. У сеголетков атлантического лосося *Salmo salar* снижение агрессивности, двигательной активности и уменьшение расстояния между особями происходит при переключении рыб с территориального на стайное поведение [Михеев, 2006]. Такое переключение адаптивно и может быть вызвано рядом неблагоприятных факторов: возросшим прессом хищников, снижением доступности корма, низкой гетерогенностью среды или резкой сменой окружающих условий. Какова роль подобной модификации поведения при взаимодействии типа «паразит — хозяин»? Тенденция к объединению в стаю и увеличение численности группы рыб в среднем снижает для каждого члена стаи риск заражения эктопаразитами за счёт эффекта «разбавления угрозы» (dilution effect). Адаптивное значение повышенной агрегированности и сниженной подвижности рыб для эктопаразитических рачков, вынужденных активно отыскивать и преследовать своих хозяев, вероятно, связано с возрастаньем доступности рыб для паразитов. Ранее мы показали, что *A. foliaceus* чаще всего заражали рыб, чередующих резкие всплески активности с периодами замедления активности [Михеев et al., 1998]. В опытах с молодью микижи мы наблюдали короткие (<1 мин) всплески двигательной активности рыб сразу после того, как к ним прикреплялся паразит. После этого движение рыбы резко замедлялось. Такое поведение привлекает других рачков, что ведёт к агрегированному распределению паразитов среди особей хозяев. Таким образом, вызванные паразитами модификации поведения рыб могут приводить к образованию агрегаций как хозяев, так и паразитов. В агрегациях (стаях) рыб паразиты легче находят хозяев и половых партнёров. Агрегации паразитов формируются на сравнительно небольшом числе особей хозяев. При низкой средней плотности популяции паразитов, что часто наблюдается у эктопаразитических ракообразных, агрегирование паразитов существенно повышает вероятность контакта между особями.

Каковы механизмы воздействия паразитических рачков на поведение рыб? Если короткие всплески активности, следующие за прикреплением паразитов к рыбе, можно объяснить раздражением вооружёнными конечностями или стилетом рачка нервных окончаний на теле рыбы, то более сложный ответ, сопровождающийся изменением социальных отношений, может быть связан с эффектом манипулирования поведением хозяев. Считается, что механизмы манипулирования связаны с воздействием на ЦНС или гормональную систему. Возможно, прикрепившийся к поверхности тела паразит быстро воздействует на ЦНС. Гормональный ответ развивается значительно медленнее. Другой возможный механизм связан с воздействием паразитов на клетки, выделяющие «вещество тревоги» (alarm substance), которое резко меняет оборонительное поведение рыб, если кто-то из соседей подвергся нападению хищника. Социальное поведение незаражённых особей микижи менялось под влиянием «вещества тревоги», выделявшегося при нарушении покровов рыб, заражённых церкариями трематод *Diplostomum* spp. [Poulin et al., 1999]. Сходство поведенческих ответов рыб, вызываемых хищниками и паразитами, позволяет считать, что в основе реагирования лежит общий механизм, эволюционно возникший в комплексе коллективной защиты рыб от хищников. Образование стаи и её уплотнение — наиболее действенные элементы этого комплекса.

Стайное поведение играет для рыб положительную роль при защите от хищников благодаря ряду эффектов, включая эффект «разбавления угрозы». Этот эффект играет положительную роль и в случае защиты от паразитов, если при той же концентрации паразитов в окружающей среде число рыб в стае увеличивается. Однако облегчение обмена паразитами при уплотнении стаи повышает вероятность заражения для каждого её члена. «Противовесом» этому эффекту служит неравномерное (агрегированное) распределение паразитов среди хозяев, вследствие чего основная часть паразитов концентрируется на небольшом числе рыб. Благодаря этому большинство рыб в стае не только избавлено от основного груза паразитов, но и в меньшей степени уязвимо для

хищников. Последнее может быть связано с большей привлекательностью для хищников сильно заражённых рыб, отвлекающих на себя основную угрозу. Эктопаразитические рачки, для которых эффекты агрегированности в целом выгодны, могут понести при этом урон, так как для паразитов с прямым жизненным циклом гибель хозяина не даёт никаких плюсов.

Влияя на социальные взаимодействия, двигательную активность и агрегированность рыб, эктопаразитические рачки делают хозяев более доступными и повышают эффективность взаимодействий в пределах своей популяции. Обнаруженные эффекты сходны с явлением «манипулирования хозяином», которое ранее наблюдалось лишь у эндопаразитов. Дальнейшие экспериментальные исследования должны быть направлены на понимание механизмов влияния эктопаразитов на поведение рыб, а также на оценку экологических последствий выявленных эффектов.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Роль неоднородности среды в отношениях «паразит — хозяин». Неоднородность водной среды, которая проявляется в неоднородном размещении физических и биологических объектов, существовании физических и химических градиентов и границ разделов, в значительной степени определяет характер и интенсивность биологических взаимодействий. В первую очередь имеют в виду трофические и оборонительные взаимодействия [Михеев, 2006]. Отношениям между паразитами и их хозяевами в этом аспекте уделяли неизмеримо меньшее внимание. Рассматривая значение неоднородности среды с точки зрения взаимодействий между паразитом и хозяином, следует выделять две группы эффектов: 1) гетерогенность размещения самих взаимодействующих организмов (хозяина и паразита), что непосредственно влияет на интенсивность взаимодействий между ними; и 2) физическая гетерогенность среды (наличие ориентиров, убежищ), что может влиять на интенсивность взаимодействий через модификации поведения как паразитов, так и хозяев. Ярким примером эффектов второй категории служат модификации поведения и вентиляционной активности рыб, вызванные наличием убежищ. В зависимости от

экологического контекста эффекты могут быть противоположными. Так, использование убежища одиночными рыбами приводит к снижению заражённости церкариями трематоды *Diplostomum* (снижение стресса в убежище снижает интенсивность вентиляции и уменьшает поток паразитов, поступающих через жабры). Напротив, в группе рыб при наличии свободного убежища возникает конкурентная борьба, в результате которой резко возрастает средняя заражённость особей, и в первую очередь рыб субдоминантов, которые в наибольшей степени подвержены стрессу.

Неоднородность размещения паразитов в среде даёт возможность хозяевам избегать сильного заражения за счёт ухода из мест с высоким риском заражения в места с низким риском. Наиболее эффективно это делают рыбы в группе. Агрегированное размещение паразитов в среде помогает самим паразитам решать жизненно важные задачи, такие как поиск полового партнера, создание скоплений на хозяевах. Последнее обстоятельство может играть важную роль в манипулировании поведением хозяина, которое малому числу паразитов осуществить непросто. Полученные нами экспериментальные данные позволяют предполагать, что стимулирование хозяев к созданию более плотных групп (стай) является одной из существенных целей манипулирования. Уплотнение стай рыб под влиянием паразитов показано как для гетероксенных, так и моноксенных паразитов.

Физическая и биологическая неоднородность среды, влияя на поведение и хозяев, и паразитов, способствует как эффективному горизонтальному и вертикальному переносу паразитов между хозяевами, так и эффективному избеганию заражения частью особей в популяции. Эти эффекты способствуют устойчивому существованию системы «паразит — хозяин» даже в условиях низкой численности популяций.

БЛАГОДАРНОСТИ

Работа поддержана грантом РФФИ № 14-04-00090а.

ЛИТЕРАТУРА

- Алимов А.Ф. 2000. Элементы теории функционирования водных экосистем. СПб: Наука. 147 с.
Беклемишев В.Н. 1970. Биоценологические основы сравнительной паразитологии. М.: Наука. 502 с.

- Догель В.А. 1962. Общая паразитология. Л.: Изд-во ЛГУ. 464 с.
- Михеев В.Н. 2006. Неоднородность среды и трофические отношения у рыб. М.: Наука. 190 с.
- Мошковский Ш.Д. 1950. Основные закономерности эпидемиологии малярии. М.: Изд-во АМН СССР. 213 с.
- Никольский Г.В. 1965. Теория динамики стада рыб. М.: Наука. 382 с.
- Одум Ю. 1975. Основы экологии. М.: Мир. 740 с.
- Павловский Е.Н. 1948. Руководство по паразитологии человека с учением о переносчиках трансмиссивных заболеваний. Т. 2. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 345 с.
- Barreto R.E., Volpato G.L. 2004. Caution for using ventilatory frequency as an indicator of stress in fish // Behavioural Processes. V. 66. P. 43–51.
- Daly E.W., Johnson P.T.J. 2011. Beyond immunity: quantifying the effects of host-parasite behavior on parasite transmission // Oecologia. V. 165. P. 1043–1050.
- 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. P. 2692–2698.
- Haas W., Beran B., Loy C. 2008. Selection of the host's habitat by cercariae: from laboratory experiments to the field // Journal for Parasitology. V. 94 (6). P. 1233–1238.
- Höglund J. 1991. Ultrastructural observations and radio-metric assay on cercarial penetration and migration of the digenean *Diplostomum spathaceum* in the rainbow trout *Oncorhynchus mykiss* // Parasitology Research. V. 77. P. 283–289.
- Karvonen A., Seppälä O., Valtonen E.T. 2004. Parasite resistance and avoidance behaviour in preventing eye fluke infections in fish // Parasitology. V. 129. P. 159–164.
- Laitinen M., Siddall R., Valtonen E.T. 1996. Bioelectronic monitoring of parasite-induced stress in brown trout and roach // Journal of Fish Biology. V. 48. P. 228–241.
- Mikheev V.N., Valtonen E.T., Rintamaki-Kinnunen P. 1998. Host searching in *Argulus foliaceus* L. (Crustacea:Branchiura): the role of vision and selectivity // Parasitology. V. 116. P. 425–430.
- Mikheev V.N., Pasternak A.F., Valtonen E.T. 2003. How do fish ectoparasites *Argulus spp.* (Crustacea:Branchiura) match with their hosts at the behavioural and ecological scales? // Zhurnal Obshchei Biologii. V. 64 (3). P. 238–247.
- 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. P. 17.
- Mikheev V.N., Pasternak A.F., Taskinen J., Valtonen E.T. 2013. Grouping facilitates avoidance of parasites by fish // Parasites & Vectors. V. 6. P. 301.
- Mikheev V.N., Pasternak A.F., Taskinen J., Valtonen E.T. 2014. Increased ventilation by fish leads to a higher risk of parasitism // Parasites & Vectors. V. 7. P. 281.
- Moore J. 2002. Parasites and the behaviour of animals. NY: Oxford University Press. 295 p.
- Owens I.P.F., Wilson K. 1999. Immunocompetence: a neglected life history trait or conspicuous red herring? // Trends in Ecology and Evolution. V. 14. P. 170–172.
- Parker G.A., Ball M.A., Chubb J.C., Hammerschmidt K., Milinski M. 2009. When should a trophically transmitted parasite manipulate its host? // Evolution. V. 63. P. 448–458.
- Poulin R., Marcogliese D.J., McLaughlin J.D. 1999. Skin-penetrating parasites and the release of alarm substances in juvenile rainbow trout // Journal of Fish Biology. V. 55. P. 47–53.
- Seppälä O., Karvonen A., Valtonen E.T. 2004. Parasite-induced change in host behaviour and susceptibility to predation in an eye fluke — fish interaction // Animal Behaviour. V. 68. P. 257–263.
- Stephens D.W., Krebs J.R. 1986. Foraging theory. Princeton: Princeton University Press. 239 p.
- Thomas F., Adamo S., Moore J. 2005. Parasitic manipulation: where are we and where should we go? // Behavioural Processes. V. 68. P. 185–199.
- Whyte S.K., Secombes C.J., Chappell L.H. 1991. Studies on the infectivity of *Diplostomum spathaceum* in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*) // Journal of Helminthology. V. 65. P. 169–178.
- Wootton R. 1990. Ecology of teleost fishes. London: Chapman and Hall. 364 p.
- Zuk M., Stoehr A.M. 2002. Immune defense and host life history // American Naturalist. V. 160. P. S9–S22.

Поступила в редакцию 20.07.2015 г.

Принята после рецензии 17.08.2015 г.

Behavioral interactions in the system «fish — parasite» in heterogeneous habitats

V.N. Mikheev

A.N. Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences (Moscow)

A review of experimental studies of individual and cooperative behavior of fish under the risk of parasitism, modifications of fish behavior and behavior of parasites, as well as of the role of habitat heterogeneity (biotic and abiotic) in the control of interactions in the system «host — parasite» is given. Examples of modifications of fish behavior (0+ rainbow trout, *Parasalmo mykiss*; roach, *Rutilus rutilus*; perch, *Perca fluviatilis*; bleak, *Leucaspis delineatus*) caused by monoxenous (one host) and heteroxenous (several hosts) were used. It was shown that uneven spatial distribution of parasites allows hosts to avoid high risk of parasitism via moving from habitats with high concentration of parasites to habitats with low risk. Grouped fish do it most efficiently. A high level of variability of infection of fish within a population occurs mainly due to the behavioral interactions between hosts and parasites. These interactions lead to aggregated distribution of parasites, i.e. a relatively small part of the host population possess high amount of parasites, while most of fish receive few parasites or remain uninfected. Clumped distribution of parasites in the water facilitates their vital activities like searching for mates and aggregation on individual hosts. This may help parasites which manipulate their hosts, because effects of manipulations are often density-dependent. Physical and biological habitat heterogeneity, influencing behavior of hosts and parasites, enhance efficiency of the horizontal and vertical transmission of parasites between hosts, and facilitate defense behavior of hosts against parasites. These mechanisms increase stability of the «host — parasite» system even when their populations are scarce.

Key words: system «host — parasite», behavior, adaptive manipulation, habitat heterogeneity, aggregated distribution, fish, endoparasites, ectoparasites.