

УДК 597.552.1:576.895

## ЗАРАЖЁННОСТЬ МОЛОДИ ЩУКИ *ESOX LUCIUS* (ESOCIDAE) МАКРОПАРАЗИТАМИ НА РАЗНЫХ УЧАСТКАХ РЕЧНОГО КОНТИНУУМА

© 2025 г. А. Е. Жохов<sup>1,\*</sup>, В. Н. Михеев<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Институт биологии внутренних вод РАН — ИБВВ РАН, пос. Борок, Ярославская обл., Россия

<sup>2</sup>Институт проблем экологии и эволюции РАН — ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

\*E-mail: zhokhov@ibiw.ru

Поступила в редакцию 21.08.2024 г.

После доработки 28.09.2024 г.

Принята к публикации 30.09.2024 г.

В малой реке Ильдь (приток Рыбинского водохранилища второго порядка) исследован состав инфрасообществ и количественные характеристики заражённости макропаразитами сеголеток щуки *Esox lucius* из разных частей речного континуума (от верховья до устья). Число видов паразитов, индекс обилия и экстенсивность заражения были существенно выше в низовье по сравнению с верховьем реки. Выборки щук из разных участков значительно различались по изменчивости заражённости между особями. Самый высокий коэффициент вариации числа паразитов в одной рыбе наблюдался в выборке из верхнего участка — 162%, у особей из среднего и нижнего участков он значительно снижался соответственно до 89 и 57%. Среди разнообразных паразитов нижнего участка реки обнаружены манипуляторы поведением хозяев, повышающие доступность рыб для хищников. К ним относятся несколько видов trematod (Trematoda) семейства Diplostomidae. Наиболее изменчивыми по размерам с преобладанием мелких особей были сеголетки в выборке из верховья. Рыбы из низовья характеризовались минимальной изменчивостью по длине тела. Наиболее крупные (в среднем) особи составляли выборку из среднего течения. Паразиты предположительно могут быть значительным фактором, влияющим на структуру популяции и миграционную активность щуки, которую обычно считают оседлым видом.

**Ключевые слова:** макропаразиты, сеголетки щуки *Esox lucius*, речной континуум, гетерогенность среды, внутрипопуляционный полиморфизм.

DOI: 10.31857/S0042875225020081, EDN: CVLLVM

Пресс хищников и доступность корма считаются основными факторами, определяющими приспособленность, численность популяций и миграционную активность рыб (Northcote, 1978; Павлов, 1979; Gliwicz et al., 2006; Giam, Olden, 2016). Сравнительно недавно к числу таких факторов стали относить заражённость паразитами, рассматривая их наряду с хищниками как влиятельных естественных врагов (Poulin, FitzGerald, 1989; Raffel et al., 2008; Hulthén et al., 2015; Koprivnikar, Penalva, 2015). Способы защиты рыб от хищников, как индивидуальные, так и групповые, довольно хорошо изучены, чего нельзя сказать о способах защиты от паразитов

(Mikheev, Pasternak, 2006). Основную защиту от них обеспечивают врождённый и приобретённый иммунитеты, а также локальные адаптации (Ebent, 1994; Kalbe, Kurtz, 2006). Однако иммунная защита не гарантирует полной безопасности, особенно в тех биотопах, в которых высоки продуктивность и разнообразие как паразитов, так и промежуточных хозяев, служащих также объектами питания рыб.

Балансируя между доступностью ресурсов и угрозами, рыбы могут выбирать разные тактики: 1) оставаться в высокопродуктивном биотопе, вкладывая много ресурсов в защиту; 2) перемещаться в поисках более безопасного, но менее

кормного биотопа. Основные исследования в рамках этой дилеммы выполнены с учётом взаимодействий хищник–жертва (Brabrand, Faafeng, 1993; Skov et al., 2011; Muška et al., 2013). По системе рыбы–паразиты такие работы немногочисленны и носят преимущественно описательный характер. Чтобы глубже понять роль паразитов как экологического фактора, влияющего на популяционные характеристики рыб и их пространственное распределение, необходимо исследовать не только количественные параметры их заражённости и структуру сообществ паразитов, но и выявить категории паразитов, наиболее влиятельных с точки зрения их воздействия на приспособленность хозяина. Для сравнительного исследования в этом направлении лучше всего подходят гетерогенные участки среды с широким спектром изменчивости ресурсов и рисков. Таким участком может служить речной континуум/градиент, в котором разные зоны существенно различаются по основным абиотическим и биотическим параметрам, но при этом не теряют связности, обеспечивая гидробионтам возможность миграций и кочёвок (Vannote et al., 1980; Rosi-Marshall, Wallace, 2002; Statzner, Higler, 2011; Humphries et al., 2014; Curtis et al., 2018).

С высокопродуктивными биотопами (участками среды), обеспечивающими рыбам интенсивное питание и рост, нередко связан высокий уровень угроз: гибель от хищников и риск заражения паразитами. В речном континууме это могут быть низовья рек с разнообразными биотопами, высокой численностью и разнообразием беспозвоночных и позвоночных животных (Крылов и др., 2007; Михеев и др., 2013). Экологически пластичные виды рыб, например плотва *Rutilus rutilus* и окунь *Perca fluviatilis*, обладающие широким спектром питания, фенотипической изменчивостью (полиморфизмом), высокой миграционной активностью, могут избегать опасных участков, жертвуя интенсивным питанием и ростом (Brabrand, Faafeng, 1993; Muška et al., 2013). Это достигается за счёт горизонтальных миграций из прибрежной зоны на открытые участки (Bohl, 1980; Brodersen et al., 2011), вертикальных миграций (Zaret, Suffern, 1976; Mehner, Kasprzak, 2011) или перемещения вдоль речного континуума (Skov et al., 2013). В отличие от этих сравнительно мелких всеядных рыб крупные хищники, такие как щука *Esox lucius*, гораздо сильнее привязаны к биотопам, обеспечивающим их обильным кормом, необходимым для быстрого роста на ранних этапах раз-

вития, а также укрытиями от хищников (Miller et al., 2001). При этом щука может подвергаться высокому риску заражения паразитами, которые могут снижать приспособленность — отбирать ресурсы, ухудшать эффективность охоты, а также манипулировать поведением хозяина, делая его более доступным для хищников (Moore, 1995; Barber et al., 2000; Poulin, 2010).

Адаптации, связанные с защитой от паразитов, в значительной степени зависят от вреда, приносимого паразитами. Этот вред определяется не только количественными параметрами заражённости, но также характером воздействия на хозяина. На молоди окуня было показано, что наиболее влиятельными оказываются немногие и далеко не самые многочисленные макропаразиты (Сливко и др., 2021).

Цель нашего исследования — изучить паразитарную нагрузку (интенсивность и экстенсивность заражения) на сеголеток щуки и их размерный состав в разных биотопах речного континуума от верховья до устья реки, а также выявить паразитов, обладающих наибольшей вирулентностью, т.е. оказывающих максимальное отрицательное воздействие на приспособленность хозяина.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран на небольшой р. Ильдь (протяжённость 46 км) — притоке Рыбинского водохранилища второго порядка. Сеголеток щуки отлавливали 15–30.07.2020 г. мальковой волокушей на трёх участках реки: в верхнем ( $57^{\circ}90' \text{ с.ш.}, 38^{\circ}05' \text{ в.д.} — 57^{\circ}89' \text{ с.ш.}, 38^{\circ}05' \text{ в.д.}$ ), среднем ( $57^{\circ}95' \text{ с.ш.}, 38^{\circ}06' \text{ в.д.} — 57^{\circ}96' \text{ с.ш.}, 38^{\circ}07' \text{ в.д.}$ ) и нижнем ( $58^{\circ}02' \text{ с.ш.}, 38^{\circ}24' \text{ в.д.} — 58^{\circ}01' \text{ с.ш.}, 38^{\circ}25' \text{ в.д.}$  — в месте впадения р. Ильдь в р. Сутка) течении. Нижнее течение р. Ильдь — довольно протяжённая, ~ 5 км, зона подпора водохранилища. Расстояние по руслу между местами отбора проб в верхнем и среднем течении составляет ~ 11 км, в среднем и нижнем течении — 28 км. В верхнем течении река представляет собой чередование узких проток и плёсов, густо заросших водной растительностью с сильно заиленным дном, в ширину от 3 до 10 м на плёсах. В среднем течении реки плёсы чередовались с протяжёнными каменистыми перекатами, сильно заросшими водной растительностью; ширина реки была от 5 до 13 м на плёсах. В нижнем течении с растительностью вдоль берегов в месте отбора проб ширина реки достигает 150–400 м. В верхнем и среднем тече-

нии реки из-за присутствия родников температура воды была ниже ( $16\text{--}18^\circ\text{C}$ ), чем в зоне подпора водохранилища ( $21\text{--}24^\circ\text{C}$ ). У рыб измеряли стандартную длину тела (*SL*). Всего исследовано 49 сеголеток щуки: 15 экз. *SL* 92.5 мм из верховья реки, 14 экз. *SL* 167 мм из среднего течения и 20 экз. *SL* 107.8 мм из нижнего течения.

Пойманых сеголеток подвергали полному паразитологическому анализу в отношении макропаразитов (Быховская-Павловская, 1985; Определитель ..., 1987). Для характеристики заражённости рыб использовали следующие параметры: экстенсивность инвазии — доля заражённых особей в выборке, %; индекс обилия (ИО) — среднее во всей выборке (включая незаражённых рыб) число паразитов в одной особи хозяина, экз.; интенсивность инвазии (ИИ) — число паразитов (минимальное и максимальное), приходящихся на одну заражённую особь хозяина, экз. (Bush et al., 1997; Margolis et al., 1982). Если паразит был обнаружен только у одного малька щуки в выборке, минимальное значение ИИ принимали за 0.

Для статистического анализа данных использовали однофакторный дисперсионный анализ и тест Тьюки, коэффициент корреляции Спирмена, коэффициент вариации.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

Общее число видов макропаразитов, обнаруженных в сеголетках щуки, и экстенсивность инвазии заметно возрастили от верховья к нижнему (устевому) участку реки. Среднее число паразитов, приходящихся на одну рыбку, меняется не однозначно — максимальное значение (78.6 экз.) наблюдается у особей из среднего участка реки. Основную численность при этом даёт всего один вид trematoda — *Phyllodistomum folium*, без него этот показатель почти одинаков у сеголеток из верхнего ( $7.5 \pm 3.2$ ) и среднего ( $6.5 \pm 2.4$ ) участков реки. Различия по среднему числу паразитов в одной рыбке между разными участками реки высоко достоверны (однофакторный дисперсионный анализ,  $p = 0.0001$ ), самый низкий показатель у выборки из верхнего участка отличался от показателей у выборок как из среднего, так и нижнего участков (тест Тьюки, соответственно  $p = 0.0002$  и  $0.0300$ ). Выборки щук из разных участков значительно различались по изменчивости интенсивности инвазии между особями (коэффициент вариации числа паразитов в одной рыбке, %). Самая высокая изменчивость наблюдалась

в выборке из верхнего участка — 162%, у особей из среднего и нижнего участков она значительно снижалась соответственно до 89 и 57%.

Длина тела сеголеток щуки из разных участков речного континуума достоверно различалась (дисперсионный анализ:  $p < 0.0001$ ; тест Тьюки: длина рыб из верховья отличалась от длины особей из среднего участка,  $p = 0.0001$ ; такой же уровень достоверности различий наблюдался между средним и нижним участками). Самая высокая средняя длина сеголеток щуки была в средней части реки; в верховье и низовье она была значительно ниже и достоверно не различалась. Для выборки из верховья характерна самая высокая изменчивость по длине рыб (коэффициент вариации 52.4%), в низовье она была самой низкой (16.9%), в средней части — 21.0%.

Заражённость рыб (ИО) достоверно не зависела от их размера (коэффициент корреляции Спирмена:  $p > 0.05$ ). Также не наблюдалось связи между численностью самого многочисленного паразита *P. folium* и размером рыб (коэффициент корреляции Спирмена:  $p = 0.51$ ). Следует отметить, что структура компонентных сообществ паразитов в нижнем участке реки существенно отличалась от их структур в расположенных выше участках. У сеголеток щуки в верховье (четыре вида макропаразитов) и средней части реки (пять видов) по численности преобладал всего один вид trematod — *P. folium*: соответственно 87 и 92%. В нижнем участке в гораздо более богатом видами макропаразитов компонентном сообществе (15 видов) не было столь выраженных доминантов (табл. 1). Только у сеголеток из нижнего участка реки встречались семь видов trematod на личиночных стадиях, полностью отсутствовавших в других зонах. Обращает на себя внимание различное соотношение взрослых и личиночных форм паразитов у мальков щуки из разных зон реки (табл. 2). В верховье и в среднем течении реки у мальков преобладали паразиты взрослых стадий развития, тогда как в низовье реки половина всех видов паразитов представлена личинками.

## ОБСУЖДЕНИЕ

Река — гетерогенная среда, в которой границы между биотопами могут быть резкими (горизонтальные поперечные, вертикальные градиенты) или размытыми/плавными (вдоль реки — континуум) (Vannote et al., 1980; Крылов и др., 2007; Statzner, Higler, 2011; Pavlov, Mikheev, 2017). Как взрослые рыбы, так и молодь могут перемещаться вдоль континуума в поисках оп-

**Таблица 1.** Паразиты сеголеток щуки *Esox lucius* из разных зон (участков) реки Ильдъ

Таксон	Стадия жизненно-го цикла	Локализа-ция	Верховье		Среднее течение		Нижнее течение	
			ЭИ, %	ИО (ИИ), экз.	ЭИ, %	ИО (ИИ), экз.	ЭИ, %	ИО (ИИ), экз.
Monogenea								
<i>Dactylogyrus</i> sp.	Взрослая особь	Жабры			7.1	0.07 (0–1)		
<i>Tetraonchus monenteron</i>	То же	То же	20.0	0.33 (1–2)	21.4	1.07 (0–5)	45.0	2.60 (1–17)
<i>Gyrodactylus lucii</i>	»	Кожа					80.0	6.80 (1–30)
Digenea								
<i>Azygia lucii</i>	»	Желудок					30.0	1.50 (1–12)
<i>Phyllodistomum folium</i>	»	Мочевой пузырь	40.0	6.50 (3–32)	78.6	72.10 (11–187)	20.0	0.25 (1–2)
<i>Bunodera luciopercae</i>	»	Кишечник					10.0	0.15 (1–2)
<i>Ichthyocotylurus</i> sp.	Личинка	Мезентерий					10.0	0.15 (1–2)
<i>Bucephalus polymorphus</i>	То же	Мышцы					15.0	0.30 (1–3)
<i>Paracoenogonimus ovatus</i>	»	То же					90.0	24.60 (1–90)
<i>Tylocephys clavata</i>	»	Стекловидное тело					25.0	0.75 (1–5)
<i>Posthodiplostomum brevicaudatum</i>	»	Ретина					20.0	0.35 (0–1)
<i>Diplostomum</i> sp. 1	»	Хрусталик					30.0	0.45 (1–2)
<i>Diplostomum</i> sp. 2	»	Стекловидное тело					20.0	0.60 (1–5)
Acanthocephala								
<i>Acanthocephalus lucii</i>	Взрослая особь	Кишечник	6.7	0.27 (0–4)	28.6	3.30 (3–20)		
Chromadorea								
<i>Raphidascaris acus</i>	Личинка	Печень	26.7	0.33 (1–2)	50.0	2.07 (2–9)	5.0	0.05 (0–1)
Copepoda								
<i>Ergasilus sieboldi</i>	Взрослая особь	Жабры					90.0	6.10 (1–27)
Branchiura								
<i>Argulus foliaceus</i>	Взрослая особь	Кожа					45.0	0.70 (1–3)

**Примечание.** ЭИ — экстенсивность инвазии; ИО — индекс обилия, ИИ — интенсивность инвазии (min—max).

**Таблица 2.** Параметры структуры сообщества паразитов и размеры сеголеток щуки *Esox lucius* в разных зонах реки Ильда

Параметр	Верховые (n = 15)	Среднее течение (n = 14)	Нижнее течение (n = 20)
Стандартная длина тела сеголеток, мм*	<u>92.5 (48.0)</u> 60–210	<u>167.1 (24.0)</u> 109–207	<u>107.8 (18.0)</u> 74–148
Число видов паразитов:			
личинок	1	1	8
взрослых особей	3	4	7
всего	4	5	15
Среднее число личинок паразитов в одной рыбке, экз.	0.13	2.07	27.20
Общая экстенсивность инвазии, %	66.7	92.9	100
Общий индекс обилия, экз.	7.5	78.6	44.8

**Примечание.** n — число исследованных сеголеток, экз.; \* над чертой — среднее значение и среднеквадратическое отклонение (в скобках), под чертой — пределы варьирования показателя.

тиимального биотопа. Основными факторами, определяющими пригодность биотопа, принято считать соотношение доступности ресурсов и пресс хищников (Kramer et al., 1997; Giam, Olden, 2016). Паразиты редко наносят сравнимый с хищниками прямой урон популяции рыбы-хозяина, но могут быть влиятельными регуляторами отношений хищник—жертва через манипулирование фенотипом хозяина (Moore, 1995; Barber et al., 2000; Poulin, 2010). Паразиты как “экологические катализаторы” меняют доступность хозяев хищникам, открывают путь для инфекций, влияют на разные аспекты поведения — оборонительное, пищевое, социальное, миграционное (Moore, 1995; Poulin, 2010; Михеев, 2011).

Мы обнаружили, что в речном континууме разнообразие макропаразитов и заражённость ими сеголеток щуки возрастает от верховьев к низовьям, что может определять значение паразитов как регуляторов биотических взаимодействий. Из разнообразного набора паразитов в низовьях реки выявлены (например, trematodes семейства Diplostomidae) повышающие уязвимость хозяев перед хищниками (птиц, крупных рыб-хищофагов), выбирающими, вероятно, наиболее крупных сеголеток (Seppälä et al., 2004). Другие паразиты (*Azygia lucii*) могут повышать доступность для хищников наиболее мелких сеголеток, которые становятся уязвимыми для более крупных конспецификов, склонных к каннибализму (Odening, Bockhardt,

1976; Жохов, Пугачева, 2023). Таким образом, в низовьях реки пресс хищников может быть высоким как на самых крупных, так и самых мелких сеголеток. По-видимому, с этим связана обнаруженная в нашем исследовании низкая изменчивость (коэффициент вариации) по длине тела среди мальков щуки в низовье реки.

В верховье, где заражённость и разнообразие паразитов самые низкие, а также, вероятно, невелико и обилие хищников (Крылов и др., 2007; Михеев и др., 2013), изменчивость сеголеток щуки по размерам самая высокая. Там же наблюдалась и самая высокая изменчивость по заражённости. Экстенсивность заражения небольшим числом видов паразитов (не более четырёх) в верховье не превышала 66.7%, тогда как в низовье достигала 100%. Очевидно, что при низкой средней численности паразитов в верховье их пространственное распределение очень неоднородно, что даёт возможность многим сеголеткам избегать высокой заражённости. Даже если в целом верховья менее продуктивны, чем низовья, в них могут формироваться локальные скопления корма (крупные беспозвоночные, молодь рыб из отряда карпообразных (Cypriniformes)), привлекающие отдельных сеголеток щуки (Крылов и др., 2007; Михеев и др., 2013). В таких условиях немногие, но самые активные особи могут поедать мелких конспецификов. Каннибализм резко ускоряет рост молоди щуки (Иванова, Свирская, 2013). Поэтому наряду с мелкими особями там встре-

чаются и очень крупные, сравнимые с самыми крупными сеголетками в низовьях. Вероятно, верховья служат убежищем от основных угроз (врагов: хищников и паразитов), что даёт молоди рыб преимущество даже при более низкой средней обеспеченности ресурсами. По мере увеличения размеров тела и снижения доступности для хищников (Fuiman, Magurran, 1994), а также укрепления иммунной системы (Magnadottir et al., 2005; Zapata et al., 2006) молодь щуки может перемещаться в более продуктивные биотопы в низовьях реки (Dodson, 1997; Kramer et al., 1997; Крылов и др., 2007; Михеев и др., 2013).

В работах по экологии щуки в речных условиях подчёркивается её склонность к оседлой жизни и тяготение к богатым зарослями макрофитов низовьям рек (с обильными ресурсами и биотопическим разнообразием), в которых взрослые особи-засадчики находят условия для охоты, а молодь — обильную и разнообразную пищу и убежища от хищников (Miller et al., 2001; Vehanen et al., 2006). В исследованиях перемещений меченых щук установлено, что её оседлость нередко преувеличиваются, а при ухудшении условий обитания щуки активно перемещаются между биотопами (Vehanen et al., 2006). Обнаруженная в нашем исследовании высокая заражённость сеголеток щуки макропаразитами в низовьях реки позволяет предполагать, что на самых ранних стадиях онтогенеза, когда молодь рыб особенно уязвима как для хищников, так и для паразитов, преимущество может давать перемещение в малопродуктивные, но менее опасные биотопы. В небольших реках такие биотопы могут быть связаны с верховьями, куда ранняя молодь может мигрировать вдоль берега против течения или сразу оказываться в верховье, если часть популяции щуки находит там пригодные места для нереста. Эти предположения требуют специальной проверки.

По всем основным показателям компонентные сообщества макропаразитов у сеголеток щуки из разных участков р. Ильдь существенно различались. От верхнего участка к нижнему возрастали число видов паразитов и экстенсивность заражения, но заражённость (ИО) достигала максимума на среднем участке, а на нижнем вновь снижалась. Следует отметить, что этот максимум был связан только с одним видом (трематода *P. folium* составляла более 90% численности паразитов). Без учёта этой trematodы индекс обилия, как и остальные количественные показатели заражённости, постепенно возрастал

от верховья к низовью. Отсутствие связи между численностью *P. folium* и длиной сеголеток щуки позволяет предполагать, что прямого отрицательного влияния на питание и рост последних эти паразиты не оказывают. Максимум обилия *P. folium* в среднем течении реки, вероятно, связан с высокой численностью их хозяина — моллюска *Pisidium amnicum*. Крупных церкарий этой trematоды с диксенным жизненным циклом охотно поедает молодь щуки.

Важно отметить, что наблюдаемое различие в соотношениях взрослых и личиночных форм паразитов у сеголеток щук в разных зонах реки указывает на различные стратегии использования хозяина паразитами. Взрослые стадии гетероксенных паразитов не проявляют ярко выраженных патогенных воздействий на хозяина, стараясь сохранить его как биотоп обитания (Михеев, 2011). Паразиты на личиночных стадиях развития имеют противоположную стратегию, манипулируют фенотипом промежуточного хозяина, добиваясь, чтобы он стал добычей окончательного хозяина.

Негативное влияние паразитирующих у рыб личинок trematод особенно заметно проявляется в мальковом возрасте. Известны примеры, когда у заражённой личинками trematод молоди рыб снижался темп роста, происходили физиологические нарушения, повышалась смертность (Harrison, Hadley, 1982; Lemly, Esch, 1984; Coleman, Travis, 1998; Johnson, Dick, 2001). Среди семи видов метацеркарий trematод, заражающих сеголеток щук в низовье реки, есть представители семейства Diplostomidae (*Posthodiplostomum*, *Diplostomum*). Личинки trematод этих и близких к ним видов способны изменять поведение хозяев, снижать общий уровень липидов, стимулировать потребление кислорода (Lemly, Esch, 1984). Паразитирующие в мышцах щуки личинки trematод *Viscerulus polymorphus* и *Paracoenogonimus ovatus*, как и другие виды с подобной локализацией, повышали содержание гликогена в мышцах, замедляли рост сеголеток и вызывали их смертность (Coleman, Travis, 1998; Johnson, Dick, 2001; Тютин, Извекова, 2013). Характерно, что trematoda *P. ovatus* в устье реки была у щуки доминирующим по численности видом. Малоподвижность щуки как хищника-засадчика повышает вероятность её заражения церкариями trematод в биотопах, насыщенных разнообразными моллюсками — промежуточными хозяевами trematод. Именно такие биотопы преобладают в низовье реки.

Характерной чертой паразитофауны сеголеток щуки в низовье реки было наличие двух видов ракков (*Ergasilus sieboldi*, *Argulus foliaceus*), питающихся кровью рыб и причиняющих им значительный вред (Kabata, 1981). Почти половина мальков щук носила на коже крупных ракков *A. foliaceus* с интенсивностью инвазии 1–3 экз. Реальная интенсивность инвазии могла быть значительно выше, так как ракки легко сходят с рыбы при её вылове. Размеры этих ракков (длина до 7 мм) показывают, что наносимый ими вред довольно существенный и может приводить к гибели рыб в раннем ювенильном возрасте, так как ракки предпочитают нападать именно на мальков. В целом же с благоприятными условиями обитания сеголеток щук в высокопродуктивных биотопах в низовье реки с повышенной температурой и обилием пищи могут быть связаны — высокий риск заражения паразитами и большее паразитарное давление с выраженным негативными последствиями.

Всё больше свидетельств накапливается в пользу гипотезы о влиянии паразитов как одного из ведущих факторов, инициирующих и модифицирующих миграционную активность животных (Altizer et al., 2011; Poulin et al., 2012; Poulin, de Angeli Dutra, 2021; Wille, Klaassen, 2022). Полученные данные о вариабельности размерной структуры сеголеток щуки и их заражённости макропаразитами в разных частях речного континуума позволяют предполагать, что роль паразитов как регуляторов оборонительного, пищевого и миграционного поведения этих рыб может быть значительной. Проверка этого предположения потребует комплексных полевых и экспериментальных исследований питания и миграционной активности рыб в условиях разной заражённости паразитами.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Неоднородное размещение ресурсов и угроз в пространстве ярко выражено в экосистемах малых рек, в которых на сравнительно небольших расстояниях рыбы могут населять как высокопродуктивные участки (биотопы) с высоким прессом хищников, так и малокормные, где хищников немного. Размещение таких участков вдоль реки (речной континуум) даёт возможность рыбам перемещаться и делать выбор между разными тактиками — держаться в богатом биотопе, вкладывая больше ресурсов

в оборонительное поведение в условиях высокой обеспеченности пищей, или перемещаться в более безопасные, но менее продуктивные биотопы. Разделение популяции по этим тактикам может приводить к формированию внутрипопуляционных группировок, в частности, к миграционному полиморфизму. Наши результаты по изменчивости заражённости рыб в пределах речного континуума показали, что влияние паразитов может быть не менее важным фактором, вызывающим полиморфизм, чем трофические взаимодействия.

Даже склонные к оседлой жизни щуки (Vehanen et al., 2006) могут покидать богатые кормом биотопы и мигрировать туда, где меньше риск заразиться паразитами и погибнуть от хищников. Такую тактику могут использовать молодые особи, которым трудно противостоять как паразитам, так и хищникам (Fuiman, Magurran, 1994; Zapata et al., 2006). Гетерогенная среда небольших рек позволяет рыбам свободно перемещаться и выбирать биотопы с разным сочетанием биотических факторов. Миграции как вверх, так и вниз по течению может совершать даже молодь рыб с их небольшими энергетическими запасами. Биотопы в верховьях реки, где ниже риск заражения паразитами, могут быть доступны как молоди рыб, так и взрослым особям в период нерестовой миграции.

Среди факторов, формирующих биотическую гетерогенность в речном континууме и условия для возникновения внутрипопуляционного полиморфизма, паразитарная нагрузка может быть не менее важна, чем условия питания и пресс хищников. Кроме прямого влияния на метаболизм, морфологию и поведение рыб паразиты могут модифицировать характер внутри- и межвидовых взаимодействий, меняя доступность жертв для рыб, манипулируя их оборонительным, социальным и миграционным поведением. Сведений о роли тех или иных паразитов как экологических регуляторов немного, следовательно, продолжение полевых и экспериментальных исследований в этом направлении весьма актуально. Малые реки, играющие важную роль нерестовых и нагульных биотопов для многих видов рыб, особенно привлекательны как гетерогенные, но при этом “проницаемые” экосистемы с широким спектром биотических и абиотических условий. Как объект исследований малые реки сравнительно доступны и удобны для комплекса полевых и экспериментальных работ.

## ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено за счёт гранта Российского научного фонда № 24-14-00111.

## СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все манипуляции с объектами исследования проводили в соответствии с Руководством Национального института здравоохранения по уходу и использованию лабораторных животных (<http://oaci.od.nih.gov/regs/index.htm>). Работа одобрена комиссией по биоэтике ИБВВ РАН, протокол № 13 от 30.01.2024 г.

## КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы данной работы заявляют, что у них нет конфликта интересов.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Быховская-Павловская И.Е.* 1985. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука, 121 с.
- Жохов А.Е., Пугачева М.Н.* 2023. Факторы, влияющие на распределение *Azygia lucii* в популяции дефинитивного хозяина // Биология внутр. вод. № 1. С. 115–124. <https://doi.org/10.31857/S0320965223010205>
- Иванова М.Н., Свирская А.Н.* 2013. О размерной иерархии у молоди щуки *Esox lucius* // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 3. С. 327–340. <https://doi.org/10.7868/S0042875213030041>
- Крылов А.В., Папченков В.Г., Цельмович О.Л. и др.* 2007. Развитие основных элементов биоты на разнотипных биотопах реки и ее распределение по продольному профилю // Экосистема малой реки в изменяющихся условиях среды. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 329–345.
- Михеев В.Н.* 2011. Моноксенные и гетероксенные паразиты рыб по-разному манипулируют поведением хозяев // Журн. общ. биологии. Т. 72. № 3. С. 183–197.
- Михеев В.Н., Жохов А.Е., Сливко В.М.* 2013. Может ли риск заражения паразитами служить причиной экологической дифференциации в популяции плотвы *Rutilus rutilus* (Cyprinidae)? // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 5. С. 613–620. <https://doi.org/10.7868/S004287521305007X>
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. 1987. Т. 3. Паразитические многоклеточные (Вторая часть). Л.: Наука, 583 с.
- Павлов Д.С.* 1979. Биологические основы управления поведением рыб в потоке воды. М: Наука, 319 с.
- Сливко В.М., Жохов А.Е., Гонко М.В., Михеев В.Н.* 2021. Агонистическое поведение молоди окуня *Perca fluviatilis*: влияние размеров рыб и заражённости макропаразитами // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 3. С. 356–361. <https://doi.org/10.31857/S0042875221030164>
- Тютин А.В., Извекова Г.И.* 2013. Зараженность моллюсков и рыб trematodой *Apophallus muehlingi* (Jagerskiold, 1898) и особенности ее взаимоотношений с промежуточными хозяевами // Биология внутр. вод. № 1. С. 61–66. <https://doi.org/10.7868/S0320965212030151>
- Altizer S., Bartel R., Han B.A.* 2011. Animal migration and infectious disease risk // Science. V. 331. № 6015. P. 296–302. <https://doi.org/10.1126/science.1194694>
- 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>
- Bohl E.* 1980. Diel pattern of pelagic distribution and feeding in planktivorous fish // Oecologia V. 44. № 3. P. 368–375. <https://doi.org/10.1007/BF00545241>
- Brabrand Å., Faafeng B.* 1993. Habitat shift in roach (*Rutilus rutilus*) induced by pikeperch (*Stizostedion lucioperca*) introduction: predation risk versus pelagic behavior // Ibid. V. 95. № 1. P. 38–46. <https://doi.org/10.1007/BF00649504>
- Brodersen J., Nicolle A., Nilsson P.A. et al.* 2011. Interplay between temperature, fish partial migration and trophic dynamics // Oikos. V. 120. № 12. P. 1838–1846. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19433.x>
- Bush A.O., Lafferty K.D., Lotz J.M., Shostak A.W.* 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. revisited // J. Parasitol. V. 83. № 4. P. 575–583. <https://doi.org/10.2307/3284227>
- Coleman F.C., Travis J.* 1998. Phenology of recruitment and infection patterns of *Ascocotyle pachycystis*, a digenetic parasite in the sheepshead minnow, *Cyprinodon variegatus* // Environ. Biol. Fish. V. 51. № 1. P. 87–96. <https://doi.org/10.1023/A:1007341322937>
- Curtis W.J., Gebhard A.E., Perkin J.S.* 2018. The river continuum concept predicts prey assemblage structure for an insectivorous fish along a temperate riverscape // Freshw. Sci. V. 37. № 3. P. 618–630. <https://doi.org/10.1086/699013>
- Dodson J.J.* 1997. Fish migration: an evolutionary perspective // Behavioural ecology of teleost fishes. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 10–36. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198547846.003.0002>
- Ebert D.* 1994. Virulence and local adaptation of a horizontally transmitted parasite // Science. V. 265. № 5175. P. 1084–1086. <https://doi.org/10.1126/science.265.5175.1084>
- Giam X., Olden J.D.* 2016. Environment and predation govern fish community assembly in temperate streams // Glob. Ecol. Biogeogr. V. 25. № 10. P. 1194–1205. <https://doi.org/10.1111/geb.12475>
- Fuiman L.A., Magurran A.E.* 1994. Development of predator defences in fishes // Rev. Fish Biol. Fish. V. 4. № 2. P. 145–183. <https://doi.org/10.1007/BF00044127>

- Gliwicz Z.M., Slon J., Szynkarczyk I.* 2006. Trading safety for food: evidence from gut contents in roach and bleak captured at different distances offshore from their daytime littoral refuge // Freshw. Biol. V. 51. № 5. P. 823–839. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2006.01530.x>
- Johnson M.W., Dick T.A.* 2001. Parasite effects on the survival, growth, and reproductive potential of yellow perch (*Perca flavescens* Mitchell) in Canadian Shield lakes // Can. J. Zool. V. 79. № 11. P. 1980–1992. <https://doi.org/10.1139/z01-155>
- Harrison E.J., Hadley W.F.* 1982. Possible effects of black-spot disease on northern pike // Trans. Am. Fish. Soc. V. 11. № 1. P. 106–109. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1982\)111%3C106:P.EOBDO%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1982)111%3C106:P.EOBDO%3E2.0.CO;2)
- Hulthén K., Chapman B.B., Nilsson P.A. et al.* 2015. Escaping peril: perceived predation risk affects migratory propensity // Biol. Lett. V. 11. № 8. Article 20150466. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2015.0466>
- Humphries P., Keckeis H., Finlayson B.* 2014. The river wave concept: integrating river ecosystem models // BioScience. V. 64. № 10. P. 870–882. <https://doi.org/10.1093/biosci/biu130>
- Kabata Z.* 1981. Copepoda (Crustacea) parasitic on fishes: problems and perspectives // Advances in parasitology. V. 19. London: Acad. Press, 71 p. [https://doi.org/10.1016/S0065-308X\(08\)60265-1](https://doi.org/10.1016/S0065-308X(08)60265-1)
- Kalbe M., Kurtz J.* 2006. Local differences in immunocompetence reflect resistance of sticklebacks against the eye fluke *Diplostomum pseudospathaceum* // Parasitology. V. 132. № 1. P. 105–116. <https://doi.org/10.1017/S0031182005008681>
- Koprivnikar J., Penalva L.* 2015. Lesser of two evils? Foraging choices in response to threats of predation and parasitism // PLoS One. V. 10. № 1. Article e0116569. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0116569>
- Kramer D.L., Rangeley R.W., Chapman L.J.* 1997. Habitat selection: patterns of spatial distribution from behavioural decisions // Behavioural ecology of teleost fishes. Oxford: Oxford Univ. Press. P. 37–80. <https://doi.org/10.1093/oso/9780198547846.003.0003>
- Lemly A.D., Esch G.W.* 1984. Effects of the trematode *Uvulifer ambloplitis* on juvenile bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*: ecological implications // J. Parasitol. V. 70. № 4. P. 475–492. <https://doi.org/10.2307/3281395>
- Magnadottir B., Lange S., Gudmundsdottir S. et al.* 2005. Ontogeny of humoral immune parameters in fish // Fish Shellfish Immunol. V. 19. № 5. P. 429–439. <https://doi.org/10.1016/j.fsi.2005.03.010>
- Margolis L., Esch G.W., Holmes J.C. et al.* 1982. The use of ecological terms in parasitology (report of an ad hoc committee of the American Society of Parasitologists) // J. Parasitol. V. 68. № 1. P. 131–133. <https://doi.org/10.2307/3281335>
- Mehner T., Kasprzak P.* 2011. Partial diel vertical migrations in pelagic fish // J. Anim. Ecol. V. 80. № 4. P. 761–770. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2011.01823.x>
- Mikheev V.N., Pasternak A.F.* 2006. Defense behavior of fish against predators and parasites // J. Ichthyol. V. 46. Suppl. 2. P. S173–S179. <https://doi.org/10.1134/S0032945206110063>
- Muška M., Tušer M., Frouzová J. et al.* 2013. To migrate, or not to migrate: partial diel horizontal migration of fish in a temperate freshwater reservoir // Hydrobiologia. V. 707. № 1. P. 17–28. <https://doi.org/10.1007/s10750-012-1401-9>
- Miller L.M., Kallemeijn L., Senanan W.* 2001. Spawning-site and natal-site fidelity by northern pike in a large lake: mark-recapture and genetic evidence // Trans. Am. Fish. Soc. V. 130. № 2. P. 307–316. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(2001\)130%3C0307:SANSF%3E2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(2001)130%3C0307:SANSF%3E2.0.CO;2)
- Moore J.* 1995. The behaviour of parasitized animals: when an ant ... is not an ant // BioScience. V. 45. № 2. P. 89–96. <https://doi.org/10.2307/1312610>
- Northcote T.G.* 1978. Migratory strategies and production in freshwater fishes // Ecology of freshwater fish production. N.Y.: John Wiley and Sons. P. 326–359.
- Odening K., Bockhardt I.* 1976. On the seasonal occurrence of *Azygia lucii* (Trematoda) in *Esox lucius* (Pisces) // Zool. Anz. V. 196. № 3/4. P. 182–188.
- Pavlov D.S., Mikheev V.N.* 2017. Downstream migration and mechanisms of dispersal of young fish in rivers // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 74. № 8. P. 1312–1323. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2016-0298>
- 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)
- Poulin R., FitzGerald G.J.* 1989. Risk of parasitism and microhabitat selection in juvenile sticklebacks // Can. J. Zool. V. 67. № 1. P. 14–18. <https://doi.org/10.1139/z89-003>
- Poulin R., de Angeli Dutra D.* 2021. Animal migrations and parasitism: reciprocal effects within a unified framework // Biol. Rev. V. 96. № 4. P. 1331–1348. <https://doi.org/10.1111/brv.12704>
- Poulin R., Closs G.P., Lill A.W.T. et al.* 2012. Migration as an escape from parasitism in New Zealand galaxiid fishes // Oecologia. V. 169. № 4. P. 955–963. <https://doi.org/10.1007/s00442-012-2251-x>
- Raffel T.R., Martin L.B., Rohr J.R.* 2008. Parasites as predators: unifying natural enemy ecology // Trends Ecol. Evol. V. 23. № 11. P. 610–618. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2008.06.015>
- Rosi-Marshall E.J., Wallace J.B.* 2002. Invertebrate food webs along a stream resource gradient // Freshw. Biol. V. 47. № 1. P. 129–141. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2002.00786.x>

- Seppälä O., Karvonen A., Valtonen E.T.* 2004. Parasite-induced change in host behaviour and susceptibility to predation in an eye fluke–fish interaction // *Anim. Behav.* V. 68. № 2. P. 257–263.  
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2003.10.021>
- Skov C., Banktoft H., Brodersen J. et al.* 2011. Sizing up your enemy: individual predation vulnerability predicts migratory probability // *Proc. R. Soc. B.* V. 278. № 1710. P. 1414–1418.  
<https://doi.org/10.1098/rspb.2010.2035>
- Skov C., Chapman B.B., Baktoft H. et al.* 2013. Migration confers survival benefits against avian predators for partially migratory freshwater fish // *Biol. Lett.* V. 9. № 2. Article 20121178.  
<https://doi.org/10.1098/rsbl.2012.1178>
- Statzner B., Higler B.* 2011. Questions and comments on the river continuum concept // *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* V. 42. № 5. P. 1038–1044.  
<https://doi.org/10.1139/f85-129>
- Vannote R.L., Minshall G.W., Cummins K.W. et al.* 1980. The river continuum concept // *Ibid.* V. 37. № 1. P. 130–137.
- Vehtanen T., Hyvärinen P., Johansson K., Laaksonen T.* 2006. Patterns of movement of adult northern pike (*Esox lucius* L.) in a regulated river // *Ecol. Freshw. Fish.* V. 15. № 2. P. 154–160.  
<https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2006.00151.x>
- Wille M., Klaassen M.* 2022. Should I stay, should I go, or something in between? The potential for parasite-mediated and age-related differential migration strategies // *Evol. Ecol.* V. 37. № 1. P. 189–202.  
<https://doi.org/10.1007/s10682-022-10190-9>
- Zapata A., Diez B., Cejalvo T. et al.* 2006. Ontogeny of the immune system of fish // *Fish Shellfish Immunol.* V. 20. № 2. P. 126–136.  
<https://doi.org/10.1016/j.fsi.2004.09.005>
- Zaret T.M., Suffern J.S.* 1976. Vertical migration in zooplankton as a predator avoidance mechanism // *Limnol. Oceanogr.* V. 21. № 6. P. 804–813.  
<https://doi.org/10.4319/lo.1976.21.6.0804>

## INFESTATION OF YOUNG NORTHERN PIKE *ESOX LUCIUS* (ESOCIDAE) WITH MACROPARASITES IN DIFFERENT REACHES OF THE RIVER CONTINUUM

**A. E. Zhokhov<sup>1,\*</sup> and V. N. Mikheev<sup>2</sup>**

<sup>1</sup>*Papanin Institute of Biology for Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Russia*

<sup>2</sup>*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

*\*E-mail:* zhokhov@ibiw.ru

The composition of infracommunities and quantitative characteristics of infestation of underyearlings of northern pike *Esox lucius* with macroparasites have been studied in the small Ild River (a second-order tributary of the Rybinsk Reservoir) from different reaches of the river continuum (from the upper reaches to the mouth). The number of parasite species, mean abundance, and prevalence were significantly higher in the lower reaches than in the upper reaches of the river. Pike samples from different reaches significantly differed in the infection variability between the individuals. The highest coefficient of variation in the number of parasites in one fish individual was observed in the sample from the upper reaches (162%), while it was significantly lower in individuals from the middle and lower reaches (89 and 57%, respectively). Among various parasites from the lower part of the river, we have recorded manipulators of host behavior, which increase the fish availability for predators. These include several trematode species (Trematoda) of the family Diplostomidae. Underyearlings from the sample from the upper reaches were most variable in size, dominated by small individuals. The specimens from the lower reaches were characterized by a minimum variability in body length. The largest (on average) individuals were recorded in the sample from the middle reaches. Parasites are presumably a significant factor influencing the pike population structure and migratory activity, which is usually considered a sedentary species.

**Keywords:** macroparasites, underyearlings of northern pike *Esox lucius*, river continuum, heterogeneity of the environment, intrapopulation polymorphism.