

УДК 597.556.253:57.047:591.69

ХАРАКТЕРИСТИКИ ЗАРАЖЕНИЯ ТРЕХИГЛОЙ КОЛЮШКИ (*GASTEROSTEUS ACULEATUS* L.) МЕТАЦЕРКАРИЯМИ ТРЕМАТОД *CRYPTOCOTYLE* SPP. ВО ВРЕМЯ НЕРЕСТОВОГО СЕЗОНА НА БЕЛОМ МОРЕ

**П. В. Головин¹, М. В. Иванов¹, Т. С. Иванова¹, Е. В. Рыбкина²,
Д. Л. Лайус¹**

¹ Санкт-Петербургский государственный университет, Россия

² Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Россия

Проведена количественная оценка метацеркарий трематод рода *Cryptocotyle* на поверхности тела у трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* Кандалакшского залива Белого моря. Для работы были выбраны три нерестилища, отличающиеся по сочетанию ключевых характеристик среды, влияющих на плотность производителей. Отлов рыб проводили трехкратно в течение нерестового периода с 29 мая по 7 июля 2016 г. В начале нереста характеристики заражения у рыб из разных местообитаний были очень сходны, что, скорее всего, указывает на смешивание колюшки во время зимовки. Впоследствии во всех биотопах к концу нереста отмечалось увеличение как индекса обилия паразитов (среднее число паразитов на рыбу, включая незараженных особей), так и экстенсивности заражения (доля зараженных рыб). Самые высокие значения индекса обилия и экстенсивности заражения наблюдали в лагуне Колюшковая, отличающейся от других нерестилищ колюшки значительной степенью изолированности от моря и замедленным водообменом, способствующими накоплению паразитов у особей. Отсутствие у колюшек половых различий по степени заражения указывает на то, что хотя самцы и самки несколько отличаются в отношении пространственного распределения в разные периоды нереста, эти различия недостаточны для того, чтобы привести к различиям в зараженности. Отсутствие достоверной связи между индивидуальной зараженностью и размерами тела, вероятно, объясняется высокой вариабельностью размеров рыб разного возраста.

Ключевые слова: рыбы; размножение; паразиты; смертность; динамика численности.

**P. V. Golovin, M. V. Ivanov, T. S. Ivanova, E. V. Rybkina, D. L. Lajus.
CHARACTERISTICS OF THREESPINNE STICKLEBACK (*GASTEROSTEUS ACULEATUS* L.) INFECTION WITH METACERCARIAE OF *CRYPTOCOTYLE* SPP. TREMATODES DURING THE SPAWNING SEASON IN THE WHITE SEA**

A quantitative assessment of metacercariae of the genus *Cryptocotyle* on the body surface of threespine sticklebacks *Gasterosteus aculeatus* in the Gulf of Kandalaksha, White Sea, was carried out. Three spawning grounds were studied, differing in key environmental characteristics influencing spawner population densities. Fish were caught three times during the spawning period from May 29 to July 7, 2016. Early in the spawning period,

the infection rates in fish from different locations were very similar, presumably indicating a mixing of sticklebacks during the wintering period. Later on, both the abundance (average number of parasites per fish, including non-infected individuals) and prevalence (the percentage of infected fish) of parasites increased towards the end of the spawning period in all the habitats. The parasite abundance and prevalence were the highest in Koliushkovaya Lagoon, which differs from other spawning grounds in being significantly isolated from the sea and having a greater retention time, favoring the accumulation of parasites in fish. The absence of sex-specific differences in the rate of infection in sticklebacks indicates that although the spatial distributions of males and females differ somewhat in some intervals of the spawning season, these differences are not great enough to have effect on infection rates. The absence of a reliable correlation between individual infection rate and body size is probably due to the high size variation in fish of different ages.

Key words: fishes; parasites; reproduction; mortality; population dynamics.

Введение

Подробное изучение систем «паразит – хозяин» и их характеристик доступно на примере широко распространенных массовых видов, обитающих в изменчивых условиях среды и характеризующихся значительными колебаниями численности. В Белом море ярким представителем таких видов является трехиглая колюшка *Gasterosteus aculeatus* (L., 1758), в настоящее время преобладающая по численности среди рыб [Лайус и др., 2013, 2020; Ivanova et al., 2016]. Продолжительность жизни беломорской колюшки невелика – до 5 лет, а половое созревание обычно происходит на второй год [Лайус и др., 2020]. Низкие температуры значительно ограничивают продолжительность нереста вида в Белом море. Репродуктивный сезон продолжается здесь около 5–6 недель [Bakhvalova et al., 2016], в то время как в некоторых морских [Whoriskey et al., 1986] и жилых озерных [Ali, Wootton, 1999] популяциях из других частей ареала нерест занимает 2–3 месяца и даже иногда является круглогодичным в континентальных водоемах [Mori, 1987]. Именно в это время жизни рыбы находятся в наиболее тесном контакте с пропативными стадиями развития паразитов. Одними из наиболее распространенных паразитов колюшки являются трематоды рода *Cryptocotyle* (Lühe, 1899), для которых рыба является вторым промежуточным хозяином. После выхода из моллюска при контакте с рыбой церкарии закрепляются на ее покровах и переходят в покоящуюся стадию – метацеркарию, окруженную цистой, которая сохраняется до момента попадания паразита в пищеварительную систему окончательного хозяина – рыбоядной птицы или млекопитающего. Трематоды рода *Cryptocotyle* могут оказывать патогенное воздействие на второго промежуточного хозяина. Молодь сельди *Clu-*

pea harengus (L., 1758) при экспериментальном массовом заражении церкариями *Cryptocotyle lingua* (Creplin, 1825) погибает в течение 15–30 дней [Sindermann, Rosenfeld, 1954; цит. по: Sindermann, Farrin, 1962]. У особей длиннорылой рыбы-иглы *Syngnathus typhle* (L., 1758), сильно зараженных *Cryptocotyle* sp., отмечается снижение плодовитости [Rosenqvist, Johansson, 1995], а также вероятности встречи партнера для спаривания [Mazzi, 2004]. Отмечается, что заражение бычка-кругляка *Gobius melanostomus* (Pallas, 1814) церкариями *C. cancanum* может приводить к сокращению запасов липидов в тканях хозяев [Щепкина, 1981]. Известны примеры патогенного воздействия трематод других родов на большеротого окуня *Micropterus salmoides* (Lacépède, 1802) и си-нежаберного солнечника *Lepomis macrochirus* (Rafinesque, 1810), приводящего к обширным повреждениям покровов и последующей гибели особей хозяев [Hoffman, 1956; Lemly, Esch, 1984; Poulin, 1993]. Кроме того, иногда отмечается специфичность воздействия по отношению к полу носителя [Mazzi, 2004; Karvonen, Lindström, 2018].

Необходимо отметить, что на протяжении длительного времени в половозрелой части беломорской популяции колюшки во время нереста наблюдается отклонение от равновесного соотношения полов [Artamonova et al., 2015]. Вполне возможно, что динамика численности трехиглой колюшки и паразитов рода *Cryptocotyle* в Белом море взаимосвязана, а показатели зараженности могут отражать определенные этапы жизни популяции хозяина, степень ее устойчивости к изменениям среды обитания.

Целью настоящей работы было изучение и описание пространственно-временных особенностей распределения паразитов *Cryptocotyle* spp. в популяции трехиглой колюшки Белого моря во время нерестового сезона.

Материалы и методы

Материал для работы собирали в 2016 году в окрестностях учебно-научной станции Санкт-Петербургского государственного университета на о. Среднем. Отлов рыбы во время нереста проводили трижды: 29–30 мая, 15–17 июня и 7 июля. Для работы использовался мальковый невод длиной 7,5 метра, с ячейей от 5 до 1 мм (в крыльях и куте соответственно). Площадь облова невода составляла 120 м², а коэффициент уловистости – 0,6 [Ivanova et al., 2019]. Места отлова рыб – губа Сельдяная (N66°33'80.66", E33°62'25.16"), пролив Сухая Салма (N66°31'16.96", E33°64'73.70") и лагуна Колюшковая (N66°31'32.62", E33°64'59.53") (рис. 1) – представляли собой характерные прибрежные нерестилища колюшки. По сочетанию условий среды губа Сельдяная может быть охарактеризована как оптимальное местообитание, с хорошими кормовыми условиями и укрытиями в виде обширных зарослей морской травы *Zostera marina* (L., 1758). В то же время из-за открытости, значительного водообмена и резкого перепада глубин прогреваемость данного нерестилища сравнительно слабая [Rybkina et al., 2017; Доргам и др., 2018]. Для лагуны Колюшковая характерна высокая степень прогреваемости воды, наличие водной растительности и высокий уровень изоляции от моря. При этом в лагуне в ходе исследова-

ний состава планктона и бентоса было отмечено сравнительно низкое разнообразие кормовых объектов колюшки [А. С. Демчук, устное сообщение]. Так же, как и в губе Сельдяная, для местообитания отмечено высокое обилие брюхоногого моллюска *Peringia ulvae* (Pennant, 1758) (прежнее родовое название *Hydrobia*), промежуточного хозяина одного из видов паразитов рассматриваемого рода *Cryptocotyle* – *Cryptocotyle cancavum*. Пролив Сухая Салма характеризуется значительным водообменом, относительно слабой прогреваемостью воды и низкой плотностью макрофитов (подробную характеристику районов сбора проб см. в [Lajus et al., 2020]).

После фиксации рыб формалином проводили сканирование левой стороны тела с разрешением 1200 dpi на сканере Epson Perfection Photo 4490. Для этого отсортированных по полу рыб раскладывали небольшими группами в ванночку со стеклянным дном, которую наполняли водой на глубину около 1 см для уменьшения световых бликов и запотевания. После этого рыб прижимали сверху поролоновым вкладышем по размеру формы и конструкцию размещали на рабочей поверхности сканера.

На полученных изображениях проводили определение количества цист метацеркарий, формирующих вместе с окружающими меланизированными тканями хозяина (капсулой) округлые пятна (рис. 2). Учет цист осуществляли

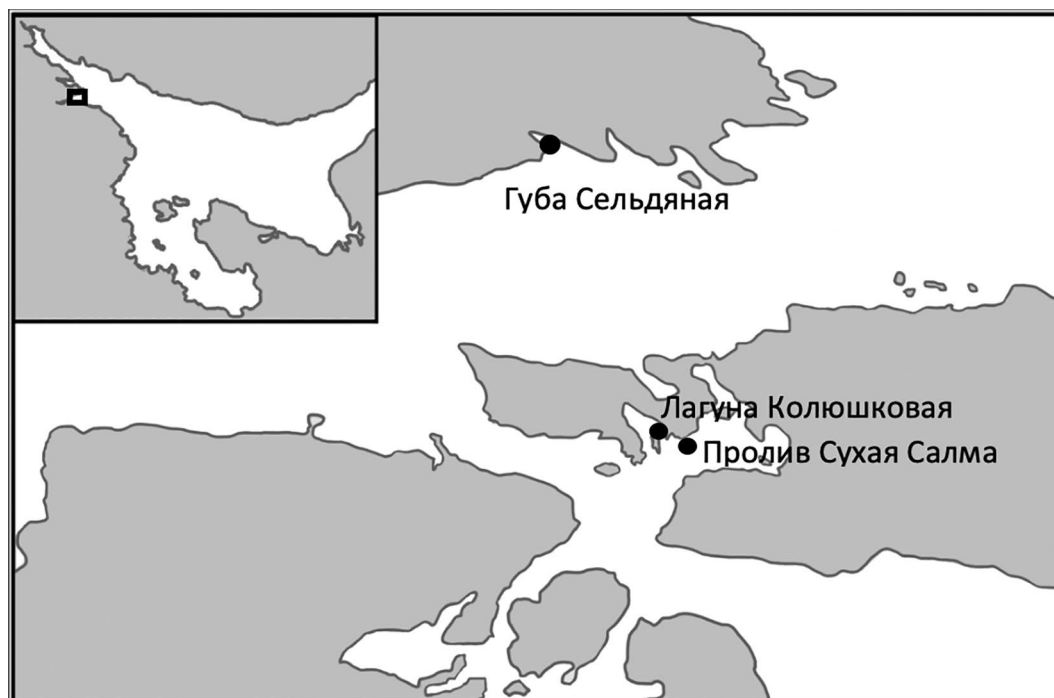


Рис. 1. Карта с расположением точек пробоотбора в Белом море в 2016 году

Fig. 1. Schematic map of the sampling points in the White Sea in 2016

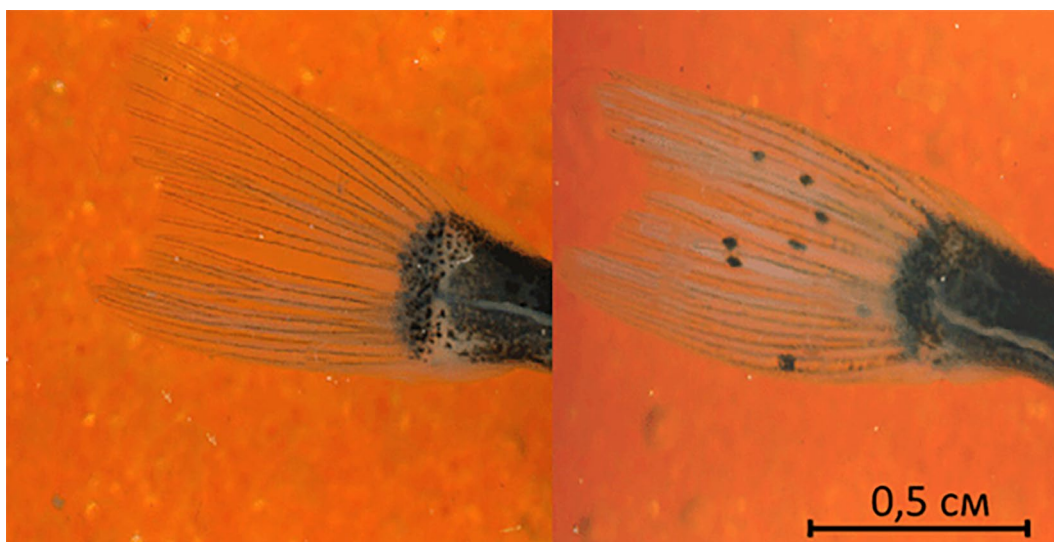


Рис. 2. Отсканированные изображения хвостовых плавников незараженной (слева) и зараженной (справа) особей колюшки. Цисты *Cryptocotyle* spp. представлены в виде темных пятен

Fig. 2. Scanned images of the caudal fins of uninfected (left) and infected (right) stickleback individuals. Dark spots – *Cryptocotyle* spp. cysts

только на лопасти хвостового плавника, так как эта часть тела является полупрозрачной и, в отличие, например, от складывающихся вдоль боков грудных плавников, удобна для рассмотрения на плоской поверхности. Диаметр капсул с цистами составлял около 300–450 мкм, значительно превышая размер пигментных пятен на кожных покровах. Для изучения связи индивидуальной зараженности с размерами тела хозяина с помощью электронной линейки в программе ImageJ мы измеряли длину особей. Для особей из пробной выборки ($n = 30$) в этой же программе параллельно с длиной определяли площадь контура тела с хвостовым плавником, а также площадь одного грудного плавника. При расчете полной площади поверхности рыбы площадь тела с хвостовым плавником умножали на два, площадь грудного плавника – на четыре. Для линейной длины тела и общей площади поверхности тела было получено регрессионное уравнение зависимости. Также мы рассчитали среднюю долю площади поверхности хвостового плавника от общей площади поверхности рыбы. Для пробной выборки ($n = 37$) параллельно с оценкой количества цист на лопасти хвостового плавника проводилась и оценка их числа на всем теле. Полученные средние значения позволили нам пересчитать количество паразитов на хвостовом плавнике на всю поверхность тела для всего материала – с целью сопоставления с опубликованными в литературе и собственными данными в дальнейшем.

Статистическая обработка материала проводилась в программах Past и Microsoft Excel. После проверки распределения вариантов в выборках на нормальность была проведена процедура \log_{10} -трансформации значений индекса обилия – средней численности паразитов у всех особей в выборках (включая незараженных). Помимо индекса обилия в работе оценивалась экстенсивность заражения – доля зараженных по хвостовым плавникам особей от общего числа рыб в выборках. Определение доли рыб с заражением любой части тела производилось по формуле:

$$\frac{n_1}{N} + \frac{n_2}{N} \times \left(1 - \frac{n_2}{N}\right)^{z_1},$$

где N – общее число особей в выборке, n_1 – число особей с заражением на лопасти хвостового плавника, n_2 – число особей без заражения на лопасти хвостового плавника, z_1 – средняя доля всех паразитов на поверхности хвостового плавника, z_2 – средняя доля всех паразитов на поверхности тела без учета хвостового плавника.

Результаты

Параметры регрессионной зависимости между длиной и площадью поверхности тела колюшки. Распределение паразитов на хвостовых плавниках рыб

Получена следующая регрессионная зависимость общей площади от длины тела:

$$S = 0,697 SL^{1,755} (R^2 = 0,92),$$

где S – общая площадь тела, см², SL – стандартная длина, см.

Площадь лопасти хвостового плавника рыбы в среднем составила $7,52 \pm 0,31$ % от общей площади тела.

Доля цист на хвостовых плавниках рыб составила $20,59 \pm 3,87$ %.

Пространственные и временные различия рыб по индексу обилия и экстенсивности заражения

Подробная информация о полученных значениях индекса обилия для самцов и самок, пойманных на разных нерестилищах в разное время нереста, представлена в таблице.

Индекс обилия в выборках варьировал от $0,1 \pm 0,06$ до $8,66 \pm 1,74$ (рис. 3). Максимальный индекс обилия для губы Сельдяная и пролива Сухая Салма был равен 22, для лагуны Колюшковая – 32 (при пересчете на всю поверхность тела – 85 и 124).

По индексу обилия рыбы из лагуны Колюшковая достоверно превосходили рыб из губы Сельдяная и пролива Сухая Салма в середине (ANOVA, Tukey's post-hoc, $p < 0,01$) и конце (ANOVA, Tukey's post-hoc, $p < 0,01$) нереста. В остальных случаях попарных сравнений достоверных отличий между выборками не обнаружено.

Значения индекса обилия достоверно выросли от начала к концу нереста в проливе Сухая Салма (ANOVA, Tukey's post-hoc, $p = 0,02$) и лагуне Колюшковая (ANOVA, Tukey's post-hoc,

Характеристика изученных выборок трехиглой колюшки в 2016 г.

Description of the studied samples of the threespine stickleback in 2016.

Пол Sex	Период нереста Period of spawning	Станция Location	Объем выборки Sample size	Кол-во зараженных особей Number of infected individuals	Индекс обилия (хвостовой плавник) Parasite abundance (tail)	Индекс обилия (все тело) Parasite abundance (whole body)	Индекс обилия (на см ²) Parasite abundance (per sq. cm.)	
Самцы Males	Начало Beginning	Губа Inlet	15	1	0,07	0,26	0,02	
		Пролив Strait	-	-	-	-	-	
		Лагуна Lagoon	16	4	$1 \pm 0,59$	$3,86 \pm 2,28$	$0,3 \pm 0,18$	
	Середина Middle	Губа Inlet	14	1	1,57	6,07	0,4	
		Пролив Strait	12	2	$0,42 \pm 0,29$	$1,61 \pm 1,11$	$0,11 \pm 0,08$	
		Лагуна Lagoon	14	9	$4,43 \pm 2,28$	$17,09 \pm 8,79$	$1,02 \pm 0,5$	
	Конец End	Губа Inlet	15	3	$0,27 \pm 0,15$	$1,03 \pm 0,59$	$0,07 \pm 0,04$	
		Пролив Strait	15	4	$0,67 \pm 0,36$	$2,57 \pm 1,39$	$0,16 \pm 0,08$	
		Лагуна Lagoon	15	11	$10,07 \pm 2,51$	$38,86 \pm 9,68$	$2,75 \pm 0,7$	
	Самки Females	Начало Beginning	Губа Inlet	15	2	$0,13 \pm 0,09$	$0,51 \pm 0,35$	$0,03 \pm 0,02$
			Пролив Strait	30	1	0,03	0,13	0,01
			Лагуна Lagoon	15	9	$2,27 \pm 1,18$	$8,75 \pm 4,56$	$0,5 \pm 0,25$
Середина Middle		Губа Inlet	15	2	$0,13 \pm 0,09$	$0,51 \pm 0,35$	$0,03 \pm 0,02$	
		Пролив Strait	17	5	$1,82 \pm 1,3$	$7,04 \pm 5,01$	$0,36 \pm 0,25$	
		Лагуна Lagoon	16	9	$3,25 \pm 1,12$	$12,55 \pm 4,31$	$0,71 \pm 0,25$	
Конец End		Губа Inlet	15	3	$0,27 \pm 0,15$	$1,03 \pm 0,59$	$0,05 \pm 0,03$	
		Пролив Strait	15	8	$2,47 \pm 1,01$	$9,52 \pm 3,91$	$0,52 \pm 0,2$	
		Лагуна Lagoon	15	10	$7,27 \pm 2,44$	$28,05 \pm 9,42$	$1,55 \pm 0,51$	

Примечание. Используются следующие сокращения названий местообитаний: губа Сельдяная – Губа, пролив Сухая Салма – Пролив, лагуна Колюшковая – Лагуна.

Note. Legend: Seldianaya Inlet – Inlet, Sukhaya Salma Strait – Strait, Koliushkovaya Lagoon – Lagoon.

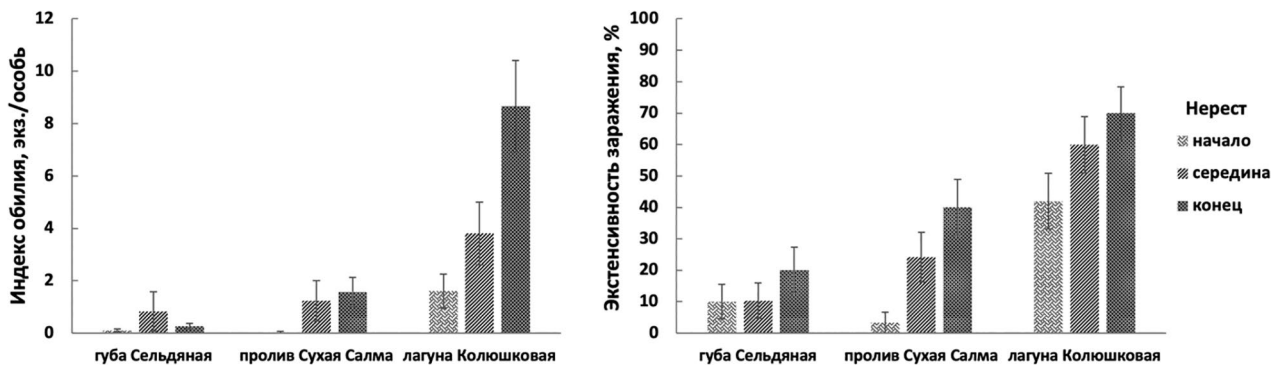


Рис. 3. Индекс обилия и экстенсивность заражения трехиглой колюшки паразитами *Cryptocotyle* spp. в 2016 году на разных станциях Керетского архипелага

Fig. 3. Abundance and prevalence of infection of the threespine stickleback with *Cryptocotyle* spp. at different stations of the Keret Archipelago in 2016

$p < 0,01$). Самые высокие значения индекса обилия отмечены в середине и конце нереста для рыб из лагуны Колюшковая (ANOVA, Tukey's post-hoc, $p < 0,01$).

На протяжении всего нерестового сезона самцы и самки повсеместно не различались по индексу обилия (Kruskal-Wallis, $p > 0,05$, все сравнения).

Экстенсивность заражения рыб, у которых на хвостовых плавниках были обнаружены метацеркарии *Cryptocotyle* spp., варьировала в разных выборках от 3,3 до 70,0 % (рис. 3), в то время как предполагаемая экстенсивность заражения для всех рыб в выборках изменялась соответственно от 15 до 100 %. На протяжении всего нереста максимальная экстенсивность заражения наблюдалась в лагуне Колюшковая (во все даты $p < 0,05$ при сравнении с остальными двумя биотопами). Тогда как экстенсивность заражения в проливе Сухая Салма и губе Сельдяная во все даты различалась недостоверно (ф-тест, начало нереста: $p = 0,28$; середина: $p = 0,16$; конец: $p = 0,087$). Как и в случае с индексом обилия, отмечена очевидная тенденция увеличения доли зараженных особей от начала к концу нереста (пролив Сухая Салма: ф-тест, $p < 0,0001$; лагуна Колюшковая: ф-тест, $p = 0,025$).

Экстенсивность заражения у самцов и самок практически во всех выборках различалась недостоверно. Статистически достоверное превышение зараженности у самок было выявлено только для начала нереста в лагуне Колюшковая (ф-тест, $p = 0,044$).

Размеры тела хозяина и степень зараженности паразитами

Распределение значений длины тела рыб в выборках соответствовало нормальному. Во

всех выборках самки трехиглой колюшки имели большую длину тела, чем самцы (t-тест, $p < 0,01$, все сравнения). Средняя длина самок составила $6,24 \pm 0,04$ см, а длина самцов – $5,75 \pm 0,03$ см. И у самцов, и у самок колюшки связь количества паразитов на всей поверхности с линейными размерами тела во всех биотопах и во все даты была недостоверна. Включение или исключение из анализа незараженных особей колюшки не влияло на силу корреляции между параметрами.

Обсуждение

На протяжении всего репродуктивного сезона трехиглой колюшки в Белом море на всех трех нерестилищах у рыб отмечено присутствие метацеркарий *Cryptocotyle* spp. Заражение этим паразитом происходит, очевидно, в прибрежной зоне, где взрослые рыбы проводят месяц-полтора и примерно столько же времени – появившаяся молодь. На нерестилищах трехиглой колюшки в Белом море обитают моллюски *Littorina saxatilis* (Olivi, 1792), *L. obtusata* (L., 1758) и *Peringia ulvae*, находящиеся в числе основных потребителей мертвого органического вещества – детрита, а также обрастаний макрофитов – перифитона [Hootsman, Vermaat, 1985]. Данные виды являются первыми промежуточными хозяевами трематод рода *Cryptocotyle* в Белом море [Гранович, Горбушин, 1995; Zander et al., 2002; Левакин, 2004; Rybkina et al., 2016]. Очевидно, заражение колюшки паразитами происходит именно в прибрежье, поскольку в открытом море, где рыбы проводят большую часть своей жизни, контакт с промежуточным хозяином отсутствует.

Высокие значения индекса обилия паразита в лагуне Колюшковая, по-видимому, свя-

заны с большой плотностью распределения моллюсков *Peringia ulvae*, которая составляет 17760 ± 3760 экз./м² [здесь и далее – М. В. Иванов, неопубликованные данные]. Однако в губе Сельдяная, для которой были отмечены самые низкие значения индекса обилия, плотность *Peringia ulvae* является сопоставимой с их плотностью распределения в лагуне – 22400 ± 6400 экз./м². С этим видом брюхоного моллюска ассоциирован вид *C. cancavum*. Также в губе Сельдяная встречаются моллюски рода *Littorina* – промежуточные хозяева *C. lingua*. Плотность колюшки на нерестилищах с высокой плотностью макрофита *Zostera marina*, подобных губе Сельдяная, может достигать максимальных значений (до 87 экз./м² в начале нереста), отличаясь от нерестилищ с низким обилием макрофитов или отсутствием таковых в 3–7 раз [Lajus et al., 2021]. Возможной причиной низкой зараженности колюшки в губе Сельдяная могут являться динамические гидрологические условия, в первую очередь приливно-отливные течения, препятствующие скоплению личинок паразита в прибрежной зоне [Е. В. Рыбкина, неопубликованные данные]. В лагуне Колюшковая водообмен гораздо слабее. Это, кроме того, приводит еще и к более высокой температуре в лагуне.

В проливе Сухая Салма, отличающемся сравнительно низкими значениями индекса обилия и доли зараженных рыб, вероятно, сказывается как низкая плотность *P. ulvae* (826 ± 349 экз./м²), так и сравнительно низкая, согласно нашим наблюдениям [Доргам и др., 2018], численность колюшки и, соответственно, менее выраженное массовое стайное поведение, в результате которого соседствующие рыбы могли быть подвержены заражению от одних и тех же моллюсков-хозяев [Barber, 2003]. На низкую предпочтительность данного нерестилища также могут косвенно указывать данные, полученные при исследовании состояния биохимических систем антиоксидантной защиты у беломорской колюшки с тех же нерестилищ, которые описаны в нашей работе. Согласно полученным результатам, при повсеместном увеличении интенсивности работы антиоксидантных систем у рыб от начала к концу нереста самый высокий прирост по содержанию глутатиона отмечен именно в проливе, несмотря на сравнительно низкое содержание пептида в тканях рыб из данной локации в начале нереста. Объясняется это исследователями как возможное последствие транзитной роли места для уже отнерестившихся самцов и самок с таких нерестилищ, как Сельдяная губа, которые сравнительно раньше сородичей при-

ступили к восполнению своих запасов за счет питания [Смирнов и др., 2019]. Как и в случае губы Сельдяная, в качестве фактора, влияющего на относительно низкую интенсивность заражения в проливе Сухая Салма, можно отметить наличие выраженных приливно-отливных течений.

Оценки экстенсивности заражения взрослых рыб, полученные на основе просмотра хвостовых плавников, варьировали в разных выборках от 3 до 70 %. С учетом возможности заражения паразитами любого участка тела оценочная доля зараженных особей-производителей могла составлять от 15 до 100 %. В целом можно отметить, что экстенсивность заражения у взрослых рыб в нашей работе и молодежи колюшки в других наших исследованиях в этом районе имеет сходный характер. Например, согласно данным 2011–2012 гг., экстенсивность заражения сеголетков колюшки из губы Сельдяная составляла от 8 до 67 %, что заметно уступает уровню зараженности в лагуне Колюшковая, где он варьировал от 67 до 100 % [Rybkina et al., 2016]. В нашей работе оценочная экстенсивность заражения по всему телу в губе Сельдяная составляла от 40 до 66 %, а в лагуне Колюшковая – от 93 до 100 %. Тем не менее необходимо отметить, что указанные для молодежи значения получены в результате полного паразитологического анализа (при этом большинство цист располагалось на поверхности тела), в то время как в нашей работе просматривались только цисты на поверхности тела, что затрудняет прямое сравнение этих выборок. Однако, так как площадь прибрежных нерестилищ с зостерой в Белом море относительно невелика [Ivanova et al., 2016], можно предположить, что индекс обилия и экстенсивность заражения молодежи в целом являются несколько более низкими, чем у взрослых колюшек, из-за сравнительно малой площади поверхности тела молодежи, а также сравнительно меньшего времени нахождения в прибрежье, где распространены паразиты [Догель и др., 1958; Pennycuik, 1971]. Кроме того, сложность сравнения обусловлена высокой межгодовой изменчивостью численности рыб, в частности, связанной с климатическими условиями. Так, за относительно короткий период с 2005 по 2007 год численность колюшки в разные годы менялась примерно на порядок – с 10–20 до 122–237 экз./м² береговой линии [Иванова и др., 2007].

Анализ литературы показал, что по частоте встречаемости паразитов *Cryptocotyle* spp. беломорская популяция сопоставима с популяциями из других частей ареала. В Балтийском море экстенсивность заражения рыб *Cryptoco-*

tyle cancanum (Creplin, 1825) в 1998 г. достигла 87 % [Zander et al., 1984], а в Северном море у западного побережья Швеции в 1979–1981 гг. до 91 % рыб были заражены метацеркариями *Cryptocotyle lingua* (Creplin, 1825) [Barber, 2003]. В Северном море исследователи отмечали не более 35 цист на всю поверхность тела, а в Балтике – редко более нескольких экземпляров на одну особь хозяина. Индивидуальная зараженность рыб в беломорской популяции была сравнительно более высокой, экстраполированное нами на основании данных по хвостовому плавнику максимальное количество паразитов на особь в лагуне Колюшковая достигало значения 124 экземпляра. В литературе отмечается, что закрепление метацеркарий может чаще отмечаться на мягких и наиболее подвижных частях тела, таких как лопасти хвостового и грудного плавников [Miller, McCoу, 1930; цит. по: Sekhar, Threlfall, 1970]. В первом приближении результаты нашей работы частично подтверждают селективность закрепления церкарий – при средней доле площади хвостового плавника в 7,52 % от площади поверхности всего тела на этой части тела может быть сосредоточено 20,59 % всех цист, т. е. плотность цист здесь была примерно в три раза выше, чем в среднем на теле. В работе по бычкам-круглякам Азовского моря анализ паттернов распределения цист *Cryptocotyle* spp. показал похожие результаты – около 14,8 % всех цист было сосредоточено на хвостовых плавниках рыб [Корнейчук, Мартыненко, 2009], хотя дальнейшее сравнение затруднено тем, что авторы не указали долю площади хвостового плавника от площади поверхности тела. В упомянутой ранее работе по Балтике [Zander et al., 1984] наблюдаемое распределение цист по телу не отличалось от случайного, однако это могло быть связано с невысокой точностью

анализа из-за низкой встречаемости паразитов. Известны случаи очень высокой индивидуальной зараженности рыб, например, в популяции реки Санта-Инес, Калифорния, число цист *C. cancanum* у одной колюшки может достигать 2000 экземпляров. В экспериментальных условиях была определена скорость достижения средних и высоких значений индивидуальной зараженности – 2–3 недели [Wootton, 1957], но патогенные проявления такого воздействия не описаны, хотя повышенная смертность сильно зараженных особей вполне ожидаема [Sindermann, Rosenfeld, 1954; цит. по: Sindermann, Farrin, 1962]. Сопоставимые примеры интенсивности заражения регистрировали и для трехиглых колюшек из Белого моря (Д. Л. Лайус, неопубликованные данные) (рис. 4).

Учитывая, что большую часть жизни балтийская колюшка проводит в отдалении от берега, как и беломорская [Candolin, Voigt, 2003], но по биомассе превосходит вторую примерно в 100 раз [Ivanova et al., 2016], возможно, что более низкая зараженность колюшки в Балтике объясняется значительно меньшей численностью первых промежуточных хозяев-гастропод или же пик выхода церкарий по времени не совпадает с массовым нерестом рыб, когда они концентрируются в прибрежье. Более вероятным представляется первый вариант, так как в балтийской популяции колюшки пики встречаемости зараженных рыб отмечались в разное время года при относительно постоянных низких средних значениях интенсивности [Zander et al., 1984]. В то же время сравнивать значения обилия моллюсков в двух водоемах затруднительно из-за неоднородности условий обитания в прибрежье, например, по Балтике отмечаются значения плотности *Peringia* spp., варьирующие от 1000–5000 до 40 000 экз./м² [Kreft, 1991, цит. по: Zander et al., 2002; Zander



Рис. 4. Самка трехиглой колюшки, зараженная большим количеством цист *Cryptocotyle* spp. (лагуна Колюшковая, 19 июня 2013 года. Фото Д. Л. Лайуса)

Fig. 4. A female threespine stickleback infected with a large number of *Cryptocotyle* spp. (Koliushkovaya lagoon, June 19, 2013. Photo by D. L. Lajus)

et al., 2002], в то время как в Белом море также отмечается разная плотность поселений вида – от 6000 до 50 000 экз./м² [Naumov et al., 2003; Aristov et al., 2015]. Немаловажно также учитывать масштабы смертности гастропод, в том числе в результате патогенного воздействия редий [Kreft, 1991, цит. по: Zander et al., 2002; De Montaudouin et al., 2003].

Самцы и самки колюшки достоверно не различались между собой ни по индексу обилия, ни по экстенсивности заражения, что не позволяет говорить о селективности воздействия паразитов по отношению к особям конкретного пола. Кроме того, сходный уровень зараженности самцов и самок позволяет говорить о том, что они проводят в прибрежье примерно одинаковое время – поскольку заражение может происходить только в прибрежной зоне, но не в открытом море. Следовательно, наблюдаемое на нерестилищах колюшки Белого моря преобладание самок соответствует соотношению полов в популяции, а не является отражением особенностей пространственного распределения на нересте. В случае же равного соотношения полов необходимо допустить, что примерно половина самцов находится во время нереста в открытом море, что неизбежно приводило бы к их сравнительно более низкой зараженности. Это подтверждается и различиями в упитанности самцов в конце сезона, вероятно, вызванными тем, что некоторые особи на нерестилищах не принимают участие в размножении [Демчук и др., 2018].

Согласно нашим наблюдениям, основанным на исследовании хоминга колюшки с помощью мечения, подходя к берегу, рыбы обычно движутся вдоль него и быстро находят знакомые места, вероятно, по зрительным ориентирам [Ivanova et al., 2019]. Не имея привычных ориентиров по возвращении с глубины после зимовки, возможно, колюшка некоторое время перемещается вдоль береговой линии до попадания в закрытые местообитания, сходные с лагуной Колюшковая. Локальные условия, в частности изоляция и высокая прогреваемость (до 22 °С), способствуют ограничению обмена и увеличению продолжительности нахождения рыб на нерестилище и, следовательно, накоплению паразитов. В сравнении с другими нерестилищами пролив Сухая Салма отличается более слабой прогреваемостью в мае и начале июня – до 12 °С (по данным наших сезонных измерений), в то время как в литературе отмечено, что при снижении температуры воды до 10 °С появление церкарий *Cryptocotyle* spp. значительно угнетается [Sindermann, Rosenfield, 1954; цит. по: Sindermann, Farrin,

1962]. Поэтому локальные условия в проливе в начале нереста могли быть неблагоприятными не только для массового нереста колюшки, но и для эмиссии паразитов, в результате чего здесь наблюдались низкие уровни зараженности по сравнению с серединой и концом нереста.

Рис. 3 показывает, что различия в уровне зараженности у колюшки из разных нерестилищ наблюдались даже в самом начале нереста. Это может иметь два объяснения. Первое – рыбы возвращаются на те же нерестилища, где они родились (явление хоминга), сохраняя таким образом сформированные с первых недель жизни различия в уровне зараженности [Rybkina et al., 2016]. Второе – на местах зимовки колюшка полностью перемешивается, хоминг по отношению к своим нерестилищам в том пространственном масштабе, в котором мы работаем, отсутствует, и наблюдаемые различия появились уже в этом сезоне в силу разной паразитарной нагрузки в разных местообитаниях. Мы полагаем, что гораздо более вероятным является второе объяснение, поскольку на момент взятия первой пробы в желудках рыб уже была икра [А. С. Демчук, устное сообщение] и, кроме того, у колюшки хорошо выражены перемещения производителей уже после подхода в прибрежную зону [Доргам и др., 2018].

При отходе в открытое море после нереста рыбы с разных нерестилищ снова перемешиваются, при этом уровень заражения у них в целом повышается. Но для того, чтобы он сохранялся на одном среднем уровне, приходится допустить, что за время пребывания в открытом море средний уровень заражения снова снижается. Поскольку с увеличением размера рыбы ожидаемо постепенное накопление паразитов [Догель и др., 1958] и они с высокой вероятностью могут переживать зиму [McGladery, Burt, 1982], снижение заражения должно быть обусловлено повышенной смертностью зараженных рыб. Это может происходить или за счет гибели более возрастных рыб, или за счет прямого воздействия паразита на жизнеспособность рыб, приводящего к гибели более зараженных рыб независимо от их возраста. Возможно и наложение этих эффектов.

В связи с накоплением паразитов является логичным предположение о наличии прямой положительной связи между количеством регистрируемых цист и размером тела особей колюшки. В некоторых исследованиях данный эффект у колюшек был явно выражен [Vagber, 2003]. Однако в нашем случае этой связи не наблюдалось. Поскольку количество цист, скорее всего, зависит от возраста, а не от раз-

мера, слабая связь между возрастом и размером у рыб после достижения половозрелости, приводящая к низкой изменчивости размеров тела взрослых рыб [Jones, Hynes, 1950; Allen, Wootton, 1982], может маскировать связь зараженности с размером. Поэтому изучение связи возрастной структуры популяции колюшки с показателями зараженности может позволить оценить степень стресса, которому подвержены рыбы разного возраста. В качестве другого возможного подхода для анализа стресса можно использовать анализ флуктуирующей асимметрии, являющейся результатом нестациональности развития, уровень которой может возрастать при стрессе разной природы [Lajus et al., 2019].

Если предположить, что связь между длиной и зараженностью положительная, то нехватка наиболее зараженных крупных рыб может быть объяснена повышенной смертностью в результате патогенного воздействия *Cryptocotyle* spp., что представляется более вероятным для самцов – в связи с численным преобладанием самок в популяции. Информация о негативном воздействии *Cryptocotyle* spp. на колюшку сильно ограничена, так как зачастую экологические взаимоотношения паразитов и хозяев подробно изучаются на примере коммерчески ценных видов рыб, к которым колюшка не относится. Полученные нами ранее данные свидетельствуют о том, что нерестовая и посленерестовая смертность рыб обоих полов невелика и составляет всего около 0,1 % от численности производителей [Golovin et al., 2019]. Однако на нересте наблюдалось различие по темпам относительной смертности полов – самцы погибали чаще (0,0044 % от числа самцов на нерестилище в день), чем самки (0,003 % от числа самок на нерестилище в день). Исходя из формирующегося сдвига соотношения полов в пользу самок, повышенная смертность самцов, ослабленных в результате заботы о гнездах и потомстве, сохраняется и после репродуктивного сезона, когда рыбы отходят от берегов на зимовки. Интенсивность заражения в популяции от года к году может сохраняться на определенном уровне и из-за более раннего созревания и гибели самцов от старости, что отмечалось в работах Де Фавери и соавторов по Фенноскандии [DeFaveri et al., 2014], а также Ершова и Сухотина по Белому морю [Yershov, Sukhotin, 2015].

Заключение

Рассматривая изученные местообитания, в которых встречалась зараженная тремато-

дами *Cryptocotyle* spp. колюшка, можно отметить, что за счет различного сочетания условий обитания их вклад в обеспечение существования паразитарной системы не является одинаковым. Значительная часть популяции колюшки собирается на нерест в местообитаниях, сходных по средовым характеристикам с губой Сельдяная, – с обширной кормовой базой и относительно благоприятными условиями для выживания и роста молоди [Demchuk et al., 2015; Rybkina et al., 2017]. Однако доступное для гнездовых участков пространство здесь сильно ограничено, а высокая плотность рыб и каннибализм могут снижать потенциально высокую производительность нерестилища [М. В. Иванов, неопубликованные данные]. Вероятно, из-за сравнительно высокой численности производителей уровень заражения отдельных взрослых рыб здесь не является высоким, но за счет более позднего перераспределения особей хозяина может происходить эффективное распространение паразитов по водоему и их переход на следующий уровень внутри паразитарной системы. Лагуна Колюшковая, вероятно, в силу географической обособленности и отсутствия хищных рыб представляется предпочтительным нерестилищем для колюшки. С другой стороны, разнообразие кормовых организмов здесь очень ограничено [Rybkina et al., 2017], в результате чего у молоди колюшки может наблюдаться более низкое содержание полиненасыщенных жирных кислот, чем у рыб из губы Сельдяная [Мурзина и др., 2017]. Замедленный водообмен в лагуне способствует накоплению значительного количества паразитов как у взрослых рыб, так и у молоди [Rybkina et al., 2016], и именно в этом случае в наибольшей степени может проявляться патогенное воздействие на хозяина. Возможно, в случае высокой численности рождающейся молоди такие нерестилища могут очень активно вовлекаться в процессы, связанные с популяционной динамикой паразитов. Пролив Сухая Салма является типичным биотопом и местом нереста колюшки в Белом море, но условия в нем не способствуют значительному накоплению паразитов в популяции колюшки, так как плотность производителей и, вероятно, паразитов здесь сравнительно невелика. Таким образом, активно участвуя в биотических взаимодействиях в гетерогенных условиях среды и за счет реализации разных репродуктивных стратегий изменяя свою численность, трехглазая колюшка преобразует облик морской экосистемы, оказывая воздействие и на динамику тех видов паразитов, для которых является хозяином. А подобные распространенные пара-

зиты, в частности трематоды рода *Cryptocotyle*, могут являться наглядным индикатором жизненной истории и приспособленности популяции вида-хозяина.

Авторы благодарят руководство учебно-научной станции Санкт-Петербургского государственного университета за возможность проводить круглогодичные исследования на Белом море.

Исследование выполнено при финансовой поддержке РФФИ в рамках научного проекта № 19-34-90158.

Литература

- Гранович А. И., Горбушин А. М. Различия зараженности самок и самцов литоральных моллюсков родов *Littorina* и *Hydrobia* Кандалакшского залива Белого моря партенитами трематод // Паразитология. 1995. Т. 29, № 3. С. 167–178.
- Демчук А. С., Иванов М. В., Иванова Т. С., Полякова Н. В., Головин П. В., Лайус Д. Л. Питание беломорской трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) на нерестилищах // Труды КарНЦ РАН. 2018. № 4. С. 42–58. doi: 10.17076/them818
- Догель В. А., Петрушевский Г. К., Полянский Ю. И. Основные проблемы паразитологии. Л.: ЛГУ, 1958. 364 с.
- Доргам А. С., Головин П. В., Иванова Т. С., Иванов М. В., Лайус Д. Л. Гетерогенность морфологических признаков трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* L. на разных этапах нереста // Труды КарНЦ РАН. 2018. № 4. С. 59–73. doi: 10.17076/them819
- Иванова Т. С., Полякова Н. В., Корбулин В. В., Лайус Д. Л. Популяционная изменчивость трехиглой колюшки Керетского архипелага Кандалакшского залива Белого моря // Экологические исследования беломорских организмов. СПб.: ЗИН РАН, 2007. С. 51–52.
- Корнейчук Ю. М., Мартыненко И. М. Особенности распределения метацеркарий трематод рода *Cryptocotyle* (Heterophyidae) по поверхности тела бычка-кругляка *Appollonia (Neogobius) melanostomus* // Экология моря. 2009. Вып. 79. С. 11–14.
- Лайус Д. Л., Иванова Т. С., Шатских Е. В., Иванов М. В. «Волны жизни» беломорской колюшки // Природа. 2013. № 4. С. 43–52.
- Лайус Д. Л., Головин П. В., Зеленская А. Е., Демчук А. С., Доргам А. С., Иванов М. В., Иванова Т. С., Мурзина С. А., Полякова Н. В., Рыбкина Е. В., Юрцева А. О. Трехиглая колюшка Белого моря: популяционные характеристики и роль в экосистеме // Сибирский экологический журнал. 2020. № 2. С. 167–183. doi: 10.15372/SEJ20200203.
- Левакин И. А. Влияние инвазии трематодами *Vu-pocotyle progenetica* (Hemiuridae) и *Cryptocotyle can-cavum* (Heterophyidae) на смертность морских литоральных моллюсков *Hydrobia ulvae* (Gastropoda: Pro-sobranchia) при воздействии экстремально высокой температуры // Паразитология. 2004. Вып. 38, № 4. С. 352–358.
- Мурзина С. А., Нефедова З. А., Пеккоева С. А., Лайус Д. Л., Иванова Т. С., Немова Н. А. Вариация некоторых показателей липидного метаболизма у молоди колюшки (*Gasterosteus aculeatus* L.) из разных биотопов Кандалакшского залива Белого моря // Ученые записки ПетрГУ. 2017. Т. 8, № 169. С. 21–27.
- Смирнов Л. П., Суховская И. В., Борвинская Е. В., Лайус Д. Л. Изменчивость некоторых показателей антиоксидантной защиты в мускулатуре и печени колюшки трехиглой (*Gasterosteus aculeatus*) Белого моря в нерестовый период // Труды КарНЦ РАН. 2019. № 12. С. 55–66. doi: 10.17076/eb1055
- Щепкина А. М. О воздействии метацеркарий трематод *Cryptocotyle concavum* на липидный состав тканей бычка-кругляка // Паразитология. 1981. Вып. 16, № 2. С. 185–187.
- Ali M., Wootton R. J. Effect of variable food levels on reproductive performance of breeding female three-spined sticklebacks // J. Fish. Biol. 1999. Vol. 55, no. 5. P. 1040–1053. doi: 10.1111/j.1095-8649.1999.tb00739.x
- Allen J. R. M., Wootton R. J. Age, growth and rate of food consumption in an upland population of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. // J. Fish Biol. 1982. Vol. 21, no. 1. P. 95–105. doi: 10.1111/j.1095-8649.1982.tb02827.x
- Aristov D., Varfolomeeva M., Puzachenko G. All's good in a famine? *Hydrobia ulvae* as a secondary prey for juveniles of Iceland moonshells *Amauropsis islandica* at the White Sea sandflats // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 2015. Vol. 95, no. 8. P. 1601–1606. doi: 10.1017/s0025315415000454
- Artamonova V. S., Ivanova T. S., Shatskikh E. V., Ivanov M. V., Makhrov A. A., Lajus D. L. Predominance of females in the White sea populations of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus*: phenotypic and genotypic screening // Meeting in St. Petersburg: Fourth International Conference, Dedicated to N. W. Timofeev-Ressovsky and His Scientific School "Modern Problems of Genetics, Radiobiology, Radioecology, and Evolution". Dubna: JINR, 2015. 198 p.
- Bakhvalova A. E., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Demchuk A. S., Movchan E. A., Lajus D. L. Long-term changes in the role of threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* in the White Sea: predatory fish consumption reflects fluctuating stickleback abundance during the last century // Evol. Ecol. Res. 2016. Vol. 17, no. 3. P. 317–334.
- Barber I. Parasites and size-assortative schooling in three-spined sticklebacks // Oikos. 2003. Vol. 101. P. 331–337. doi: 10.1034/j.1600-0706.2003.12458.x
- Candolin U., Voigt H.-R. Size-dependent selection on arrival times in sticklebacks: why small males arrive first // Evolution. 2003. Vol. 57, no. 4. P. 862–871. doi: 10.1554/0014-3820(2003)057[0862:ssoati]2.0.co;2
- De Montaudouin X., Blanchet H., Kisielewski I., Desclaux C., Bachelet G. Digenean trematodes moderately alter *Hydrobia ulvae* population size structure // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 2003. Vol. 83, no. 2. P. 297–305. doi: 10.1017/s0025315403007112h

- DeFaveri J., Shikano T., Merilä J. Geographic variation in age structure and longevity in the Nine-Spined Stickleback (*Pungitius pungitius*) // PLoS ONE. 2014. Vol. 9, no. 7: e102660. doi: 10.1371/journal.pone.0102660
- Demchuk A., Ivanov M., Ivanova T., Polyakova N., Mas-Marti E., Lajus D. Feeding patterns in seagrass beds of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* juveniles at different growth stages // J. Mar. Biol. Assoc. U. K. 2015. 9 p. doi: 10.1017/s0025315415000569
- Golovin P. V., Bakhvalova A. E., Ivanov M. V., Ivanova T. S., Smirnova K. A., Lajus D. L. Sex-biased mortality of marine threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. during their spawning period in the White Sea // Evol. Ecol. Res. 2019. Vol. 20. P. 279–295.
- Hoffman G. L. The life cycle of *Crassiphiala bulboglossa* (Trematoda: Strigeida). Development of the metacercaria and cyst, and effect on the fish hosts // J. Parasitol. 1956. Vol. 42, no. 4. P. 435–444. doi: 10.2307/3274528
- Hootsmans M. J. M., Vermaat J. E. The effect of periphyton-grazing by three epifaunal species on the growth of *Zostera marina* L. under experimental conditions // Aquatic Botany. 1985. Vol. 22, no. 1. P. 83–88. doi: 10.1016/0304-3770(85)90032-4
- Ivanova T. S., Ivanov M. V., Golovin P. V., Polyakova N. V., Lajus D. L. The White Sea threespine stickleback population: spawning habitats, mortality, and abundance // Evol. Ecol. Res. 2016. Vol. 3. P. 301–315.
- Ivanova T. S., Ivanov M. V., Bakhvalova A. E., Polyakova N. V., Golovin P. V., Kucheryavyy A. V., Yurtseva A. O., Smirnova K. A., Lajus D. L. Homing ability and site fidelity of marine threespine stickleback on spawning grounds // Evol. Ecol. Res. 2019. Vol. 20. P. 297–315.
- Jones J. W., Hynes H. B. N. The age and growth of *Gasterosteus aculeatus*, *Pygosteus pungitius* and *Spinachia vulgaris* as shown by their otoliths // J. Anim. Ecol. 1950. Vol. 19. P. 59–73. doi: 10.2307/1571
- Karvonen A., Lindström K. Spatiotemporal and gender-specific parasitism in two species of gobiid fish // Ecol. Evol. 2018. Vol. 8, no. 12. P. 6114–6123. doi: 10.1002/ece3.4151
- Kreft K. A. Befalls- und Populationsdynamik ausgewählter digener Trematoden und ihrer Wirte in der Schlei: PhD thesis. University of Hamburg, Hamburg, 1991. doi: 10.1007/BF02368399
- Lajus D. L., Golovin P. V., Yurtseva A. O., Ivanova T. S., Dorgham A. S., Ivanov M. V. Fluctuating asymmetry as an indicator of stress and fitness in stickleback: analysis of publications and testing cranial structures // Evol. Ecol. Res. 2019. Vol. 20. P. 83–106.
- Lajus D. L., Lysenko L. A., Kantserova N. P., Tushina E. D., Ivanova T. S., Nemova N. N. Spatial heterogeneity and temporal dynamics of protein-degrading activity and life-history traits in threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* // Int. Aquat. Res. 2020. Vol. 12(3). P. 161–170. doi: 10.22034/IAR.2020.1894323.1019
- Lajus D. L., Ivanova T. S., Rybkina E. C., Lajus Yu. A., Ivanov M. V. Multidecadal fluctuations of threespine stickleback in the White Sea and their correlation with temperature // ICES J. Mar. Sci. 2021. P. 1–13. doi: 10.1093/icesjms/fsaa192
- Lemly A. D., Esch G. W. Population biology of the trematode *Uvulifer ambloplitis* (Hughes, 1927) in juvenile bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*, and largemouth bass, *Micropterus salmoides* // J. Parasitol. 1984. Vol. 70, no. 4. P. 466–474. doi: 10.2307/3281394
- Mazzi D. Parasites make male pipefish careless // J. Evol. Biol. 2004. Vol. 17. P. 519–527. doi: 10.1111/j.1420-9101.2004.00704.x
- McGladdery S. E., Burt M. D. B. Potential of parasites for use as biological indicators of migration, feeding, and spawning behavior of northwestern Atlantic herring (*Clupea harengus*) // Can. J. Fish. Aquat. Sci. 1982. Vol. 42. P. 1957–1968. doi: 10.1139/f85-243
- Miller H. M., McCoy O. R. An experimental study of behavior of *Cercaria floridensis* in relation to its fish intermediate host // J. Parasitol. 1930. Vol. 16, no. 4. P. 185–197. doi: 10.2307/3271513
- Mori S. Geographical variations in freshwater populations of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, in Japan // J. J. Ichthyol. 1987. Vol. 34. P. 165–175. doi: 10.1007/bf02904141
- Naumov A. D., Berger V. Ya., Galaktionov K. V. Features of the White Sea ecosystems: the structure and dynamics of the benthical and pelagic communities // Oceanology. 2003. Vol. 43. P. 134–144.
- Pennycuik L. Frequency distributions of parasites in a population of three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* L., with particular reference to the negative binomial distributions // Parasitology. 1971. Vol. 63, no. 3. P. 389–406. doi: 10.1017/s0031182000079920
- Poulin R. Age-dependent effects of parasites on anti-predator responses in two New Zealand freshwater fish // Oecologia. 1993. Vol. 96. P. 431–438. doi: 10.1007/BF00317516
- Rosenqvist G., Johansson K. Male avoidance of parasitized females explained by direct benefits in a pipefish // Animal Behaviour. 1995. Vol. 49, no. 4. P. 1039–1045. doi: 10.1006/anbe.1995.0133
- Rybkina E. V., Demchuk A. S., Ivanova T. S., Lajus D. L., Galaktionov K. V. Parasite infestation of marine threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) during early ontogenesis // Evol. Ecol. Res. 2016. Vol. 17. P. 335–354.
- Rybkina E. V., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Kucheryavyy A. V., Lajus D. L. Habitat preference of the three-spined stickleback juveniles in the White Sea in experimental conditions and in the wild eelgrass // J. Mar. Biol. Assoc. UK. 2017. Vol. 97, no. 7. P. 1437–1445. doi: 10.1017/s0025315416000825
- Sekhar C. S., Threlfall W. Helminth parasites of the gunner, *Tautoglabrus adspersus* (Walbaum) in Newfoundland // J. Helminthol. 1970. Vol. 44, no. 2. P. 169–188. doi: 10.1017/s0022149x00021726
- Sindermann C. J., Rosenfeld A. Diseases of fishes of the Western North Atlantic. III. Mortalities of sea herring (*Clupea harengus*) caused by larval trematode invasion // Maine Dept. Sea and Shore Fish Res. Bull. 1954. No. 21. P. 1–16.
- Sindermann C. J., Farrin A. E. Ecological studies of *Cryptocotyle lingua* (Trematoda: Heterophy-

idae) whose larvae cause “pigment spots” of marine fish // *Ecology*. 1962. Vol. 43, no. 1. P. 69–75. doi: 10.2307/1932041

Whoriskey F. G., FitzGerald G. J., Reebst S. G. The breeding-season population structure of three sympatric, territorial sticklebacks (Pisces: Gasterosteidae) // *J. Fish Biol.* 1986. Vol. 29. P. 635–648. doi: 10.1111/j.1095-8649.1986.tb04980.x

Wootton D. M. The life history of *Cryptocotyle concavum* (Creplin, 1825) Fiscoeder, 1903 (Trematoda: Heterophyidae) // *J. Parasitol.* 1957. Vol. 43, no. 3. P. 271–279. doi: 10.2307/3274345

Yershov P., Sukhotin A. Age and growth of marine three-spined stickleback in the White Sea 50 years af-

ter a population collapse // *Polar. Biol.* 2015. Vol. 38. P. 1813–1823. doi: 10.1007/s00300-015-1743-7

Zander C. D., Kollra H.-G., Antholz B., Mayer W., Westphal D. Small-sized euryhaline fish as intermediate hosts of the digenetic trematode *Cryptocotyle concavum* // *Helgoländer Meeresuntersuchungen*. 1984. Vol. 37. P. 433–443. doi: 10.1007/bf01989322

Zander C. D., Koçoglu Ö., Skrobilies M., Strohbach U. Parasite populations and communities from the shallow littoral of the Orther Bight (Fehmarn, SW Baltic Sea) // *Parasitol. Res.* 2002. Vol. 88. P. 734–744. doi: 10.1007/s00436-002-0652-1

Поступила в редакцию 19.08.2020

References

Demchuk A. S., Ivanov M. V., Ivanova T. S., Polyakova N. V., Golovin P. V., Laius D. L. Pitanie belomorskoj trekhigloi kolyushki *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) na nerestilishchah [Feeding of the threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) in spawning grounds]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2018. No. 4. P. 42–58. doi: 10.17076/them818

Dogel' V. A., Petrushevskii G. K., Polyanskii Yu. I. Osnovnye problemy parazitologii [Principal issues of parasitology]. Leningrad: LGU, 1958. 364 p.

Dorgam A. S., Golovin P. V., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Laius D. L. Geterogennost' morfologicheskikh priznakov trekhigloi kolyushki *Gasterosteus aculeatus* L. na raznykh etapakh neresta [Morphological variation of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) on different stages of spawning period]. *Trudy KarNTs RAS* [Trans. KarRC RAS]. 2018. No. 4. P. 59–73. doi: 10.17076/them819

Granovich A. I., Gorbushin A. M. Razlichiya zarazhennosti samok i samtsov litoral'nykh mollyuskov rodov *Littorina* i *Hydrobia* Kandalakshskogo zaliva Belogo morya partenitami trematod [Differences in the trematode parthenite infection rate in males and females of the littoral snail genera *Littorina* and *Hydrobia* in the Kandalaksha Bay of White Sea]. *Parazitologiya* [Parasitology]. 1995. Vol. 29, no. 3. P. 167–178.

Ivanova T. S., Polyakova N. V., Korbulin V. V., Lajus D. L. Populyatsionnaya izmenchivost' trekhigloi kolyushki Keretskogo arhipelaga Kandalakshskogo zaliva Belogo morya [Population variability of the threespine stickleback of the Keret Archipelago of the Kandalaksha Bay of the White Sea]. *Ekol. issled. belomorskich organizmov* [Ecol. studies of the White Sea organisms]. St. Petersburg: ZIN RAN, 2007. P. 51–52.

Korneichuk Yu. M., Martynenko I. M. Osobennosti raspredeleniya metatserkarii trematod roda *Cryptocotyle* (Heterophyidae) po poverkhnosti tela bychka-kruglyaka *Appolonia* (*Neogobius*) *melanostomus* [Features of the distribution of metacercariae of trematodes of the genus *Cryptocotyle* (Heterophyidae) over the body surface of the round goby *Appolonia* (*Neogobius*) *melanostomus*]. *Ekol. morya* [Ecol. of the Sea]. 2009. Vol. 79. P. 11–14.

Laius D. L., Ivanova T. S., Shatskih E. V., Ivanov M. V. “Volny zhizni” belomorskoj kolyushki [“Waves of life”

of the White Sea stickleback]. *Priroda* [Nature]. 2013. No. 4. P. 43–52.

Levakin I. A. Vliyaniye invazii trematodami *Bunocotyle progenetica* (Hemiuridae) i *Cryptocotyle concavum* (Heterophyidae) na smertnost' morskikh litoral'nykh mollyuskov *Hydrobia ulvae* (Gastropoda: Prosobranchia) pri vozdeistvii ekstremal'no vysokoi temperatury [Effect of invasion by trematodes *Bunocotyle progenetica* (Hemiuridae) and *Cryptocotyle concavum* (Heterophyidae) on mortality of marine littoral molluscs *Hydrobia ulvae* (Gastropoda: Prosobranchia) exposed to extreme high temperatures]. *Parazitologiya* [Parasitology]. 2004. Vol. 38, no. 4. P. 352–358.

Murzina S. A., Nefedova Z. A., Pekkoeva S. A., Lajus D. L., Ivanova T. S., Nemova N. A. Variatsiya nekotorykh pokazatelei lipidnogo metabolizma u molodi kolyushki (*Gasterosteus aculeatus* L.) iz raznykh biotopov Kandalakshskogo zaliva Belogo morya [Variation of some parameters of lipid metabolism in juvenile stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) from different biotopes of the Kandalaksha Bay of the White Sea]. *Uchenye zapiski PetrGU* [Proceed. Petrozavodsk St. Univ.]. 2017. Vol. 8, no. 169. P. 21–27.

Shchepkina A. M. O vozdeistvii metatserkarii trematod *Cryptocotyle concavum* na lipidnyi sostav tkanei bychka-kruglyaka [On the effect of metacercariae of the trematodes of *Cryptocotyle concavum* on the lipid suction of the tissues of the round goby]. *Parazitologiya* [Parasitology]. 1981. Vol. 16, no. 2. P. 185–187.

Smirnov L. P., Sukhovskaya I. V., Borvinskaya E. V., Laius D. L. Izmenchivost' nekotorykh pokazatelei antioksidantnoi zashchity v muskulature i pecheni kolyushki trekhigloi (*Gasterosteus aculeatus*) Belogo morya v nerestovyi period [Variability of some indicators of antioxidant protection in the muscles and liver of the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) of the White Sea during the spawning period]. *Trudy KarNTs RAN* [Trans. KarRC RAS]. 2019. No. 12. P. 55–66. doi: 10.17076/eb1055

Ali M., Wootton R. J. Effect of variable food levels on reproductive performance of breeding female three-spined sticklebacks. *J. Fish. Biol.* 1999. Vol. 55, no. 5. P. 1040–1053. doi: 10.1111/j.1095-8649.1999.tb00739.x

Allen J. R. M., Wootton R. J. Age, growth and rate of food consumption in an upland population of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculea-*

- tus L. *J. Fish Biol.* 1982. Vol. 21, no. 1. P. 95–105. doi: 10.1111/j.1095-8649.1982.tb02827.x
- Aristov D., Varfolomeeva M., Puzachenko G. All's good in a famine? *Hydrobia ulvae* as a secondary prey for juveniles of Iceland moonsnails *Amauropsis islandica* at the White Sea sandflats. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 2015. Vol. 95, no. 8. P. 1601–1606. doi: 10.1017/s0025315415000454
- Artamonova V. S., Ivanova T. S., Shatskikh E. V., Ivanov M. V., Makhrov A. A., Lajus D. L. Predominance of females in the White sea populations of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus*: phenotypic and genotypic screening. *Meeting in St. Petersburg: Fourth International Conference, Dedicated to N. W. Timofeev-Ressovsky and His Scientific School "Modern Problems of Genetics, Radiobiology, Radioecology, and Evolution"*. Dubna: JINR, 2015. 198 p.
- Bakhvalova A. E., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Demchuk A. S., Movchan E. A., Lajus D. L. Long-term changes in the role of threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* in the White Sea: predatory fish consumption reflects fluctuating stickleback abundance during the last century. *Evol. Ecol. Res.* 2016. Vol. 17, no. 3. P. 317–334.
- Barber I. Parasites and size-assortative schooling in three-spined sticklebacks. *Oikos*. Vol. 101. P. 331–337. doi: 10.1034/j.1600-0706.2003.12458.x
- Candolin U., Voigt H.-R. Size-dependent selection on arrival times in sticklebacks: why small males arrive first // *Evolution*. 2003. Vol. 57, no. 4. P. 862–871. doi: 10.1554/0014-3820(2003)057[0862:ssoati]2.0.co;2
- De Montaudouin X., Blanchet H., Kisielewski I., Desclaux C., Bachelet G. Digenean trematodes moderately alter *Hydrobia ulvae* population size structure // *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 2003. Vol. 83, no. 2. P. 297–305. doi: 10.1017/s0025315403007112h
- DeFaveri J., Shikano T., Merilä J. Geographic variation in age structure and longevity in the Nine-Spined Stickleback (*Pungitius pungitius*) // *PLoS ONE*. 2014. Vol. 9, no. 7: e102660. doi: 10.1371/journal.pone.0102660
- Demchuk A., Ivanov M., Ivanova T., Polyakova N., Mas-Marti E., Lajus D. Feeding patterns in seagrass beds of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* juveniles at different growth stages. *J. Mar. Biol. Assoc. U. K.* 2015. 9 p. doi: 10.1017/s0025315415000569
- Golovin P. V., Bakhvalova A. E., Ivanov M. V., Ivanova T. S., Smirnova K. A., Lajus D. L. Sex-biased mortality of marine threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* L. during their spawning period in the White Sea. *Evol. Ecol. Res.* 2019. Vol. 20. P. 279–295.
- Hoffman G. L. The life cycle of *Crassiphiala bulboglossa* (Trematoda: Strigeida). Development of the metacercaria and cyst, and effect on the fish hosts. *J. Parasitol.* 1956. Vol. 42, no. 4. P. 435–444. doi: 10.2307/3274528
- Hootsmans M. J. M., Vermaat J. E. The effect of periphyton-grazing by three epifaunal species on the growth of *Zostera marina* L. under experimental conditions. *Aquatic Botany*. 1985. Vol. 22, no. 1. P. 83–88. doi: 10.1016/0304-3770(85)90032-4
- Ivanova T. S., Ivanov M. V., Golovin P. V., Polyakova N. V., Lajus D. L. The White Sea threespine stickleback population: spawning habitats, mortality, and abundance. *Evol. Ecol. Res.* 2016. Vol. 3. P. 301–315.
- Ivanova T. S., Ivanov M. V., Bakhvalova A. E., Polyakova N. V., Golovin P. V., Kucheryavyy A. V., Yurtseva A. O., Smirnova K. A., Lajus D. L. Homing ability and site fidelity of marine threespine stickleback on spawning grounds. *Evol. Ecol. Res.* 2019. Vol. 20. P. 297–315.
- Jones J. W., Hynes H. B. N. The age and growth of *Gasterosteus aculeatus*, *Pygosteus pungitius* and *Spinachia vulgaris* as shown by their otoliths. *J. Anim. Ecol.* 1950. Vol. 19. P. 59–73. doi: 10.2307/1571
- Karvonen A., Lindström K. Spatiotemporal and gender-specific parasitism in two species of gobiid fish. *Ecol. Evol.* 2018. Vol. 8, no. 12. P. 6114–6123. doi: 10.1002/ece3.4151
- Kreft K. A. Befalls- und Populationsdynamik ausgewählter digener Trematoden und ihrer Wirte in der Schlei: PhD thesis. University of Hamburg, Hamburg, 1991. doi: 10.1007/BF02368399
- Lajus D. L., Golovin P. V., Yurtseva A. O., Ivanova T. S., Dorgham A. S., Ivanov M. V. Fluctuating asymmetry as an indicator of stress and fitness in stickleback: analysis of publications and testing cranial structures. *Evol. Ecol. Res.* 2019. Vol. 20. P. 83–106.
- Lajus D. L., Golovin P. V., Zelenskaia A. E., Demchuk A. S., Dorgham A. S., Ivanov M. V., Ivanova T. S., Murzina S. A., Polyakova N. V., Rybkina E. V., Yurtseva A. O. Threespine Stickleback of the White Sea: Population Characteristics and Role in the Ecosystem. *Contemporary problems of Ecology*. 2020. Vol. 13, no. 2. P. 132–145. doi: 10.1134/S1995425520020079
- Lajus D. L., Lysenko L. A., Kantserova N. P., Tushina E. D., Ivanova T. S., Nemova N. N. Spatial heterogeneity and temporal dynamics of protein-degrading activity and life-history traits in threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus*. *Int. Aquat. Res.* 2020. Vol. 12(3). P. 161–170. doi: 10.22034/IAR.2020.1894323.1019
- Lajus D. L., Ivanova T. S., Rybkina E. C., Lajus Yu. A., Ivanov M. V. Multidecadal fluctuations of threespine stickleback in the White Sea and their correlation with temperature. *ICES J. Marine Sci.* 2021. P. 1–13. doi: 10.1093/icesjms/fsaa192
- Lemly A. D., Esch G. W. Population biology of the trematode *Uvulifer ambloplitis* (Hughes, 1927) in juvenile bluegill sunfish, *Lepomis macrochirus*, and largemouth bass, *Micropterus salmoides*. *J. Parasitol.* 1984. Vol. 70, no. 4. P. 466–474. doi: 10.2307/3281394
- Mazzi D. Parasites make male pipefish careless. *J. Evol. Biol.* 2004. Vol. 17. P. 519–527. doi: 10.1111/j.1420-9101.2004.00704.x
- McGladdery S. E., Burt M. D. B. Potential of parasites for use as biological indicators of migration, feeding, and spawning behavior of northwestern Atlantic herring (*Clupea harengus*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 1982. Vol. 42. P. 1957–1968. doi: 10.1139/f85-243
- Miller H. M., McCoy O. R. An experimental study of behavior of *Cercaria floridensis* in relation to its fish intermediate host. *J. Parasitol.* 1930. Vol. 16, no. 4. P. 185–197. doi: 10.2307/3271513
- Mori S. Geographical variations in freshwater populations of the three-spined stickleback, *Gasterosteus acu-*

leatus, in Japan. *J. J. Ichthyol.* 1987. Vol. 34. P. 165–175. doi: 10.1007/bf02904141

Naumov A. D., Berger V. Ya., Galaktionov K. V. Features of the White Sea ecosystems: the structure and dynamics of the benthical and pelagic communities. *Oceanology.* 2003. Vol. 43. P. 134–144.

Pennyquick L. Frequency distributions of parasites in a population of three-spined sticklebacks, *Gasterosteus aculeatus* L., with particular reference to the negative binominal distributions. *Parasitology.* 1971. Vol. 63, no. 3. P. 389–406. doi: 10.1017/s0031182000079920

Poulin R. Age-dependent effects of parasites on anti-predator responses in two New Zealand freshwater fish. *Oecologia.* 1993. Vol. 96. P. 431–438. doi: 10.1007/BF00317516

Rosenqvist G., Johansson K. Male avoidance of parasitized females explained by direct benefits in a pipefish. *Animal Behaviour.* 1995. Vol. 49, no. 4. P. 1039–1045. doi: 10.1006/anbe.1995.0133

Rybkina E. V., Demchuk A. S., Ivanova T. S., Lajus D. L., Galaktionov K. V. Parasite infestation of marine threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) during early ontogenesis. *Evol. Ecol. Res.* 2016. Vol. 17. P. 335–354.

Rybkina E. V., Ivanova T. S., Ivanov M. V., Kucheryavyi A. V., Lajus D. L. Habitat preference of the three-spined stickleback juveniles in the White Sea in experimental conditions and in the wild eelgrass. *J. Mar. Biol. Assoc. UK.* 2017. Vol. 97, no. 7. P. 1437–1445. doi: 10.1017/s0025315416000825

Sekhar C. S., Threlfall W. Helminth parasites of the gunner, *Tautoglabrus adspersus* (Walbaum) in Newfoundland. *J. Helminthol.* 1970. Vol. 44, no. 2. P. 169–188. doi: 10.1017/s0022149x00021726

Sindermann C. J., Rosenfeld A. Diseases of fishes of the Western North Atlantic. III. Mortalities of sea herring (*Clupea harengus*) caused by larval trematode invasion. *Maine Dept. Sea and Shore Fish Res. Bull.* 1954. No. 21. P. 1–16.

Sindermann C. J., Farrin A. E. Ecological studies of *Cryptocotyle lingua* (Trematoda: Heterophyidae) whose larvae cause “pigment spots” of marine fish. *Ecology.* 1962. Vol. 43, no. 1. P. 69–75. doi: 10.2307/1932041

Whoriskey F. G., FitzGerald G. J., Reebst S. G. The breeding-season population structure of three sympatric, territorial sticklebacks (Pisces: Gasterosteidae). *J. Fish Biol.* 1986. Vol. 29. P. 635–648. doi: 10.1111/j.1095-8649.1986.tb04980.x

Wootton D. M. The life history of *Cryptocotyle concavum* (Creplin, 1825) Fiscoeder, 1903 (Trematoda: Heterophyidae). *J. Parasitol.* 1957. Vol. 43, no. 3. P. 271–279. doi: 10.2307/3274345

Yershov P., Sukhotin A. Age and growth of marine three-spined stickleback in the White Sea 50 years after a population collapse. *Polar. Biol.* 2015. Vol. 38. P. 1813–1823. doi: 10.1007/s00300-015-1743-7

Zander C. D., Kollra H.-G., Antholz B., Mayer W., Westphal D. Small-sized euryhaline fish as intermediate hosts of the digenetic trematode *Cryptocotyle concavum*. *Helgoländer Meeresuntersuchungen.* 1984. Vol. 37. P. 433–443. doi: 10.1007/bf01989322

Zander C. D., Koçoglu Ö., Skroblijes M., Strohbach U. Parasite populations and communities from the shallow littoral of the Orther Bight (Fehmarn, SW Baltic Sea). *Parasitol. Res.* 2002. Vol. 88. P. 734–744. doi: 10.1007/s00436-002-0652-1

Received August 19, 2020

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Головин Павел Валерьевич

младший научный сотрудник, аспирант кафедры иктиологии и гидробиологии биологического факультета Санкт-Петербургский государственный университет
16-я линия В. О., 29, Санкт-Петербург, Россия, 199178
эл. почта: pasha-golovin@yandex.ru
тел.: +79216506066

Иванов Михаил Валерьевич

доцент кафедры иктиологии и гидробиологии биологического факультета, к. б. н.
Санкт-Петербургский государственный университет
16-я линия В. О., 29, Санкт-Петербург, Россия, 199178
эл. почта: ivmisha@gmail.com

Иванова Татьяна Сослановна

ассистент кафедры иктиологии и гидробиологии биологического факультета
Санкт-Петербургский государственный университет
16-я линия В. О., 29, Санкт-Петербург, Россия, 199178
эл. почта: tut2000@gmail.com

CONTRIBUTORS:

Golovin, Pavel

St. Petersburg State University
29, 16th Line V. O., 199178 St. Petersburg, Russia
e-mail: pasha-golovin@yandex.ru
tel.: +79216506066

Ivanov, Mikhail

St. Petersburg State University
29, 16th Line V. O., 199178 St. Petersburg, Russia
e-mail: ivmisha@gmail.com

Ivanova, Tatiana

St. Petersburg State University
29, 16th Line V. O., 199178 St. Petersburg, Russia
e-mail: tut2000@gmail.com

Рыбкина Елена Викторовна

младший научный сотрудник Беломорской биологической станции «Картеш»
Зоологический институт РАН
Университетская наб., 1, Санкт-Петербург, Россия, 199034
эл. почта: onebat@yandex.ru

Лайус Дмитрий Людвигович

доцент кафедры ихтиологии и гидробиологии
биологического факультета, к. б. н.
Санкт-Петербургский государственный университет
16-я линия В. О., 29, Санкт-Петербург, Россия, 199178
эл. почта: dlajus@gmail.com

Rybkina, Elena

White Sea Biological Research Station Kartesh,
Zoological Institute, Russian Academy of Sciences
1 Universitetskaya Emb., 199034 St. Petersburg, Russia
e-mail: onebat@yandex.ru

Lajus, Dmitry

St. Petersburg State University
29 16th Line V. O., 199178 St. Petersburg, Russia
e-mail: dlajus@gmail.com