JYX JYVÄSKYLÄN YLIOPISTO UNIVERSITY OF JYVÄSKYLÄ

This is a self-archived version of an original article. This version may differ from the original in pagination and typographic details.

Author(s): Mikheev, V.N.; Pasternak, A.F.; Taskinen, J.

Title: Индивидуальность поведения рыб влияет на риск заражения паразитами [Personality influences risk of parasitism in fish]

Year: 2019

Version: Published version

Copyright: © 2019 Russian academy of sciences

Rights: In Copyright

Rights url: http://rightsstatements.org/page/InC/1.0/?language=en

Please cite the original version:

Mikheev, V.N., Pasternak, A.F., & Taskinen, J. (2019). Индивидуальность поведения рыб влияет на риск заражения паразитами [Personality influences risk of parasitism in fish]. Doklady Akademii Nauk, 488(4), 457-460. https://doi.org/10.31857/S0869-56524884457-460

ДОКЛАДЫ АКАДЕМИИ НАУК, 2019, том 488, № 4, с. 457–460

ОБЩАЯ БИОЛОГИЯ

УДК 57.0266 59.08

ИНДИВИДУАЛЬНОСТЬ ПОВЕДЕНИЯ РЫБ ВЛИЯЕТ НА РИСК ЗАРАЖЕНИЯ ПАРАЗИТАМИ

В. Н. Михеев[1,*], А. Ф. Пастернак[2], Й. Таскинен[3]

Представлено академиком РАН Д.С. Павловым 09.07.2019 г.

Поступило 09.07.2019 г.

Влияние индивидуальных различий в поведении животных на заражение паразитами практически не исследовано. В экспериментах на сеголетках микижи *Oncorhynchus mykiss* и церкариях трематод *Diplostomum pseudospathaceum* проверяли гипотезу, что заражённость более активных и менее активных рыб различается. Будут ли индивидуальные различия в зараженности сохраняться при повторном заражении? Рыбы служат этим трематодам вторым промежуточным хозяином. Выявлена положительная связь между результатами последовательных заражений. Накапливаясь при последовательных заражениях, паразиты формируют агрегированное распределение среди хозяев, влияют на индивидуальную приспособленность и полиморфизм в популяции рыб. Устойчивые индивидуальные различия среди рыб в заражённости и, как следствие, уязвимости для хищников подтверждают роль паразитов как фактора отбора.

Ключевые слова: индивидуальность поведения, рыбы, церкарии трематод, *Diplostomum pseudospathaceum,* заражённость паразитами.

DOI: https://doi.org/10.31857/S0869-56524884457-460

Роли паразитов как фактору формирования устойчивых индивидуальных различий в поведении животных (ИРП – personality, behavioural syndrome) уделяется все большее внимание [1, 4]. Эта роль может быть не менее важной, чем роль хищников. Хорошо известны индивидуальные различия по заражённости, выражающиеся в агрегированном распределении паразитов по хозяевам [10]. Учитывая, что распределение расселительных стадий паразитов в среде неоднородно, индивидуальные различия в зараженности среди хозяев могут возникать в результате случайных столкновений со скоплениями паразитов. Однако это, скорее всего, приведёт к случайному распределению паразитов в популяции хозяев. Чтобы возникло агрегированное распределение, при котором небольшая часть популяции несет основной груз паразитов, какие-то особи должны чаще других встречаться с паразитами, быть постоянно более привлекательными или менее устойчивыми к ним. Помимо возможных различий в иммунной защите [5], агрегированное распределение паразитов может быть связано с ИРП хозяев. Однако почти нет экспериментальных исследований, посвящённых влиянию ИРП на заражение паразитами, кроме работы на головастиках *Lithobates sylvaticus*, где установлено, что наиболее активные особи были меньше всего заражены личинками трематод *Echinoparyphium* spp. [6].

Устойчивая тесная связь между такими чертами индивидуального поведения, как двигательная и исследовательская активность, смелость и агрессивность, хорошо известна у рыб [12, 4, 2]. Будут ли более активные и “смелые” рыбы (С-рыбы), быстрее других начинающие обследование новой обстановки, больше или меньше заражены личинками трематод, чем менее активные (“робкие”) особи (Р-рыбы)? Будут ли индивидуальные различия в заражённости сохраняться при повторном заражении теми же паразитами в условиях индивидуального заражения в однородной среде и при заражении в группах в неоднородной среде, т.е. в условиях, приближенных к естественным? Мы проводили эксперименты на сеголетках микижи *Oncorhynchus mykiss*, которых заражали церкариями *Diplostomum pseudospathaceum*, выделяемыми брюхоногими моллюсками *Lymnaea stagnalis.* Рыбы служат этим трематодам вторым промежуточным хозяином. Чем больше паразитов поселится в хрусталиках глаз рыбы, тем легче им манипулировать поведением хозяина [3], чтобы увеличить шансы попасть в окончательного хозяина – рыбоядную птицу. Таким образом, приспособленность паразита и хозяина по-разному зависит от числа метацеркарий в глазах рыбы.

Эксперимент проходил в три этапа. На первом этапе рыб разделяли на смелых и робких по тому, как быстро они покидали зону акклимации (стартовая

[1] *Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской Академии наук, Москва*

[2] *Институт океанологии им. П.П. Ширшова Российской Академии наук, Москва*

[3] *Университет Ювяскюля, Финляндия*

[*] *E-mail: vicnikmik@gmail.com*

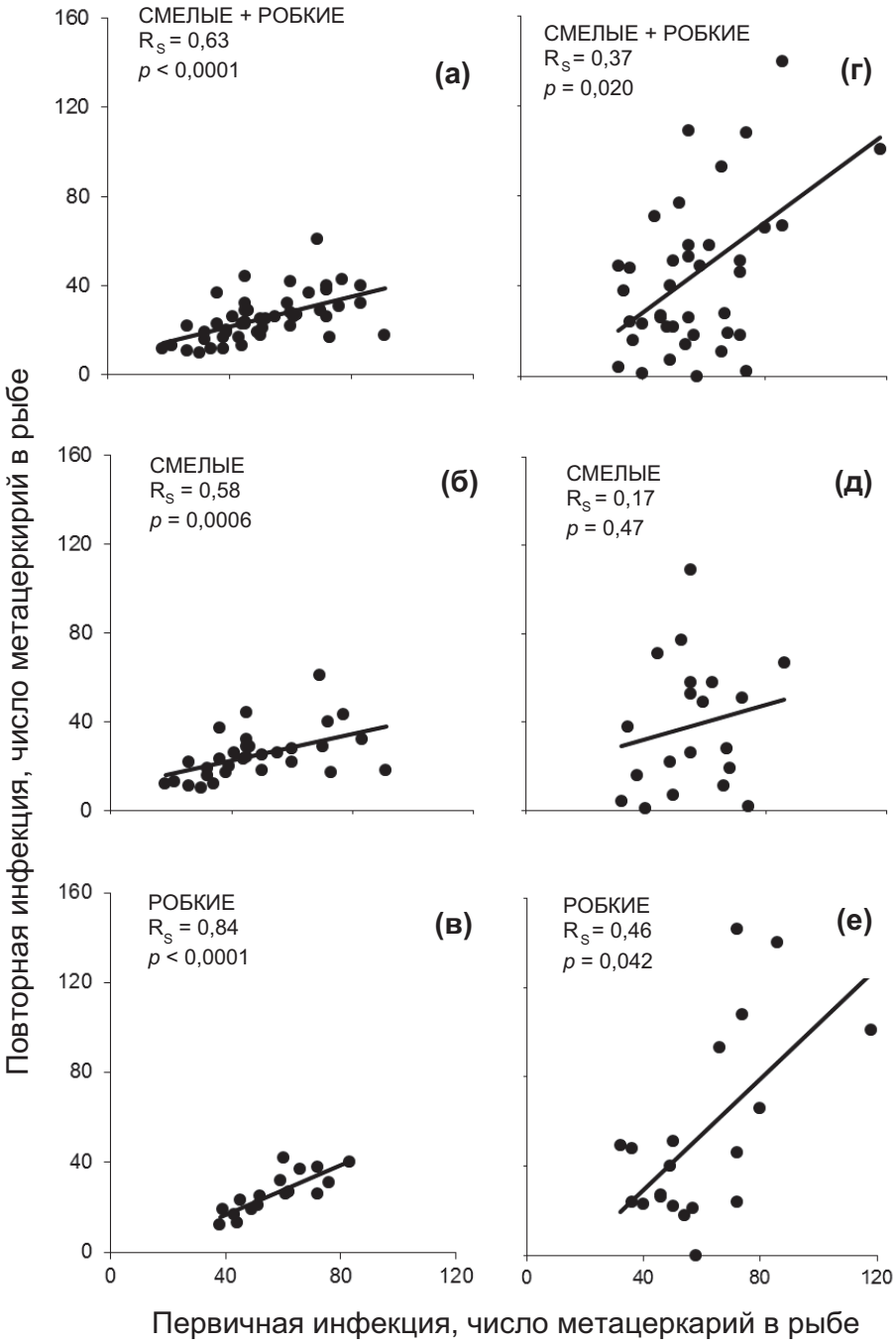

Рис. 1. Индивидуальная заражённость (число метацеркарий в глазах рыбы) трематодами *Diplostomum pseudospathaceum* “смелых” и “робких” сеголетков микижи *Onchorhynchus mykiss* при первичном и повторном заражении. Первичное заражение для всех рыб проводили на отдельных особях в однородной среде; при повторном – половину рыб заражали так же как при первичном, а другую половину – в группах по 4 рыбы (2 смелых, 2 робких) в гетерогенной среде (в одном из частично изолированных отсеков аквариума были паразиты, в другом нет). а–в – повторно заражали одиночных рыб; г–е – повторно заражали рыб в группах. R_S – коэффициент корреляции Спирмэна.

камера с открытым выходом) и начинали обследование экспериментального пространства. С-рыбы покидали эту зону в пределах 5 мин, Р-рыбы тратили не менее 10–30 мин. В дальнейшем были использованы 40 С-рыб и 40 Р-рыб. На втором этапе рыб заражали индивидуально в двухлитровых аквариумах при концентрации церкарий 200 экз/л. На третьем этапе, через 12 дней после первого заражения, рыб заражали повторно. При этом половина рыб (20 С-рыб и 20 Р-рыб) заражалась так же, как и при первом заражении. Другую половину заражали группами, составленными из двух С-рыб и двух Р-рыб, в 120-литровом

аквариуме с двумя отсеками. Отсеки разделялись перегородкой с проходом у дна, через который рыбы могли перемещаться. В один из отсеков помещали паразитов, создавая среднюю концентрацию, равную той, что использовалась при индивидуальном заражении. Время экспозиции составляло 15 мин при индивидуальном заражении, 30 мин при групповом. Группы рыб составлялись таким образом, чтобы в каждой повторности отдельных особей С-рыб и Р-рыб можно было различить по размерам. В среднем по всей выборке размеры С-рыб и Р-рыб достоверно не различались. В течение эксперимента рыб кормили гранулированным кормом и содержали в проточных аквариумах при температуре 15–16 ^{o}C. Через 2 дня после повторного заражения рыб усыпляли с помощью MS-222, извлекали хрусталики глаз и подсчитывали в них паразитов. Метацеркарии от первого и второго заражения легко различались по размерам и подвижности.

Среди С-рыб заражённость особей при индивидуальном заражении различалась в 5–6 раз, а среди Р-рыб в 2–3 раза. При повторном индивидуальном заражении численность паразитов как в С-рыб так и в Р-рыбах различалась примерно в 5 раз (рис. 1). Средняя заражённость Р-рыб была на 20% выше, чем С-рыб ($59 \pm 2{,}8$ и $48 \pm 3{,}3$ соответственно). Мы считаем, что Р-рыбы испытывают больший стресс и медленнее привыкают к новой обстановке, чем С-рыбы. Больший стресс сопровождается повышенной вентиляцией, что способствует проникновению паразитов через жабры (основной путь проникновения этих паразитов в рыбу) [9].

Обнаруженная положительная связь между результатами последовательных заражений (коэффициент корреляции Спирмэна для С-рыб: $R_S = 0{,}58$, $p = 0{,}0006$; для Р-рыб: $R_S = 0{,}84$, $p < 0{,}0001$) (рис. 1) свидетельствует об устойчивости индивидуальных поведенческих/физиологических различий, лежащих в основе дифференциальной восприимчивости к паразитам.

При групповом заражении почти в 2 раза возрастают индивидуальные различия (коэффициент вариации, %) в заражённости: 77 для С-рыб (45% при индивидуальном повторном заражении) и 78% для Р-рыб (35%). При этом положительная корреляция между первым и вторым заражением в целом сохраняется (рис. 1). Эта связь обеспечивается в основном Р-рыбами, у которых наблюдался наибольший разброс по зараженности. Вряд ли самые высокие значения зараженности, обнаруженные у некоторых Р-рыб, можно объяснить повышенным стрессом и вентиляцией, так как другие Р-рыбы вовсе избежали повторного заражения. Причиной таких различий может быть замедленное реагирование на новую ситуацию. При случайном попадании в участки с разной концентрацией паразитов Р-рыбы, вероятно, не проявляли быстрой реакции на локальную обстановку. Особи, попавшие в участки с высокой концентрацией паразитов, заражались сильнее как из-за длительного пребывания в скоплении церкарий, так и из-за повышенной вентиляционной активности, свойственной Р-рыбам.

Среди рыб в группе возможен обмен информацией о повышенном риске заражения паразитами [8]. Вероятно, этот механизм в большей степени используют С-рыбы, отличающиеся более высокой двигательной и исследовательской активностью. Это позволяет им быстро обнаруживать и избегать участков с высокой концентрацией паразитов, что снижает изменчивость индивидуальной заражённости. У Р-рыб пониженный уровень активности может обеспечить меньший риск заражения, по крайней мере части популяции.

Определённые комбинации поведенческих характеристик оказываются наиболее выгодными, т.е. обеспечивающими наибольшую приспособленность, при самых разных условиях [11]. Например, сочетание высокой исследовательской и двигательной активности со смелостью дает бесспорные преимущества при поиске ресурсов в гетерогенной среде [14]. Эти же качества могут сделать животное более уязвимым для хищников и паразитов, если эти естественные враги также распределены в пространстве неравномерно.

Пойманные в природе смелые и робкие ушастые окуни *Lepomis gibbosus* различались по составу инфрасообществ паразитов, что было связано с их разной исследовательской активностью [13]. Роль поведенческих или физиологических механизмов, влияющих на заражённость рыб и поддерживающих устойчивые индивидуальные различия в заражённости, на таком материале выявить трудно. Полученные нами экспериментальные данные показывают, что различия в заражённости сохраняются при последовательных “волнах” заражения не только в предельно простых (точечных) ситуациях в однородной среде при отсутствии взаимодействий между рыбами. Индивидуальные различия в заражённости воспроизводятся и в более реалистичной гетерогенной экспериментальной среде, где рыбы могут взаимодействовать друг с другом и перемещаться между биотопами. Накапливаясь при последовательных заражениях, эти эффекты могут служить важным фактором формирования агрегированного распре-

деления паразитов среди хозяев, влиять на индивидуальную приспособленность и поддерживать полиморфизм в популяциях.

В системах паразит–хозяин, где окончательным хозяином паразита служит хищник (в нашем случае рыбоядная птица), паразиты могут играть роль не только случайного “шума” или “катализатора”, усиливающего влияние хищника. Сами паразиты могут служить фактором отбора, обеспечивая устойчивые индивидуальные различия в заражённости у рыб с разным “темпераментом” (personality). Высокая зараженность снижает выживаемость хозяев, в первую очередь из-за большей уязвимости для хищников.

Источники финансирования. Экспериментальные исследования поддержаны РФФИ (проект 17–04–00247а), обработка материалов и написание работы выполнены при поддержке РНФ (проект 19–14–00015) и в рамках госзадания № 0149–2019–0008.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *Barber I., Dingemanse N.J.* // Philos. Tr. Roy. Soc. *B.* 2010. V. 365. P. 4077–4088.
2. *Budaev S.V., Mikheev V.N., Pavlov D.S.* // Biology Bull. Rev. 2015. V. 76. № 1. P. 26–47.
3. *Gopko M.V., Mikheev V.N., Taskinen J.* // Behav. Ecol. Sociobiol. 2015. V. 69. P. 1723–1730.
4. *Kekäläinen J., Lai Y.T., Vainikka A., Sirkka I., Kortet R.* // Behav. Ecol. Sociobiol. 2014. V. 68. P. 197–204.
5. *Koolhaas J.M.* // Brain Behav. Immun. 2008. V. 22. P. 662–667.
6. *Koprivnikar J., Gibson C.H., Redfern J.C.* // Proc. R. Soc. Lond. B. 2012. V. 279. P. 1544–1550.
7. *Kortet R., Hedrick A.V., Vainikka A.* // Ecol. Lett. 2010. V. 13. P. 1449–1458.
8. *Mikheev V.N., Pasternak A.F., Taskinen J., Valtonen E.T.* // Parasites & Vectors. 2013. V. 6. P. 301.
9. *Mikheev V.N., Pasternak A.F., Taskinen J., Valtonen E.T.* // Parasites & Vectors. 2014. V. 7. P. 281.
10. *Shaw D.J., Grenfell B.T., Dobson A.P.* // Parasitology. 1998. V. 117. P. 597–610.
11. *Sih A., Bell A.M., Johnson J.C.* // Trends Ecol. Evol. 2004. V. 19. P. 372–378.
12. *Sneddon L.U.* // J. Fish Biol. 2003. V. 62. P. 971–975.
13. *Wilson D.S., Coleman K., Clark A.B., Biederman L.* // J. Comp. Psychol. 1993. V. 107. P. 250–260.
14. *Wolf M., van Doorn G.S., Leimar O., Weissing F.J.* // Nature. 2007. V. 447. P. 581–585.

PERSONALITY INFLUENCES RISK OF PARASITISM IN FISH

V. N. Mikheev[1], A. F. Pasternak[2], J. Taskinen[3]

[1]*Severtsov Institute of Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation*

[2] *P. Shirshov Institute of Oceanology of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russian Federation*

[3]*University of Jyväskylä Department of the Biological and Environmental Science, Jyväskylä, Finland*

Presented by Academician of the RAS D.S. Pavlov July 9, 2019

Received July 9, 2019

Influence of fish personality on infection rate is almost not studied. In the experiments on the young-of-the-year *Oncorhynchus mykiss* and cercariae of a trematode *Diplostomum pseudospathaceum* we tested the hypothesis that infection rate differs between more and less active (“bold” and “shy”) fish. Will individual differences in infection persist upon re-infection? Fish serve as a second intermediate host for this trematode. A positive correlation was found between the results of consecutive infections. Accumulation of parasites with successive infections leads to an aggregated distribution of *D. pseudospathaceum* among the hosts, affecting individual fitness and polymorphism in fish populations. Persistent individual differences in parasite burden among fish and, as a result, vulnerability for predators confirms the role of parasites as an important factor of natural selection.

Keywords: personality, fish, trematode cercariae, *Diplostomum pseudospathaceum,* parasite burden.