УДК *597.556.253:57.047:591.69*

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

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

*1Санкт-Петербургский государственный университет, кафедра ихтиологии и гидробиологии, Санкт-Петербург, Россия*

*2Зоологический институт Российской академии наук, Санкт-Петербург, Россия*

Проведена количественная оценка цист трематод-паразитов рода *Cryptocotyle* на поверхности тела у трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus* Кандалакшского залива Белого моря. Было выбрано три нерестилища, различающихся по характеристикам внешней среды и плотности производителей колюшки. 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, возможно, указывает на смешивание колюшки на местах зимовки. Впоследствии, во всех биотопах было отмечено увеличение к концу нереста 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 высокой численностью промежуточного хозяина *Cryptocotyle* spp*.* – брюхоногого моллюска *Peringia ulvae*, а также значительной степенью изолированности от моря и замедленным водообменом, способствующими накоплению паразитов у особей. Отсутствие у колюшек половых различий по степени заражения указывает на равномерное распределение рыб разного пола на нерестилищах. Отсутствие связи между индивидуальной зараженностью и размерами тела, вероятно, объясняется высокой вариабельностью размеров рыб разного возраста, а также может свидетельствовать об элиминации наиболее зараженных крупных особей хозяина, в частности, самцов, ослабленных в результате участия в нересте.

Ключевые слова: Трехиглая колюшка; паразиты; *Cryptocotyle*; смертность; динамика численности; Белое море.

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

A quantitative assessment of cysts of parasitic flatworms of the genus *Cryptocotyle* on the body surface of the threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* in the Kandalaksha Bay of the White Sea was carried out. Three spawning grounds were selected, differing in the characteristics of the environment and the density of stickleback spawners. Fish were caught three times during the spawning period from May 29 to July 7, 2016. At the beginning of spawning, the infection characteristics in fish from different locations were very similar, which may indicate mixing of sticklebacks at wintering grounds. Subsequently, in all biotopes, an increase was noted by the end of spawning in both the parasite abundance (the average number of parasites per fish, including non-infected individuals) and parasite prevalence (the proportion of infected fish). The highest values ​of parasite abundance and prevalence were observed in Koliushkovaya Lagoon, which differs from other places in high abundance of the intermediate host *Cryptocotyle* spp. - the gastropod mollusk *Peringia ulvae*, and also in significant degree of isolation from the sea and slow water exchange, contributing to the accumulation of parasites in individuals. The absence of sex differences in the degree of infection indicates uniform distribution of fish of different sexes in the spawning grounds. The absence of a relationship between infection rate and body size is probably due to the high variability in the size of fish of different ages and may also indicate the elimination of the heavily infected large individuals of host, in particular, males, weakened due to participation in spawning.

Keywords: Threespine stickleback; parasites; *Cryptocotyle*; mortality; population dynamics; the White Sea.

**Введение**

Облик биологического сообщества и формирующих их популяций в значительной степени зависит от характера взаимодействий между видами-хозяевами и паразитами. Основными факторами, влияющими на освоение паразитами трофической ниши являются локальные абиотические условия, способ инвазии, а также доступность и численность хозяина [Dobson, Roberts, 1994]. Хотя в относительно однородных местообитаниях в водной среде распределение паразитов обычно является слабо агрегированным, у вида-хозяина может формироваться богатая паразитофауна с выраженными конкурентными взаимоотношениями [Sousa, 1993]. При этом, видовой состав паразитов может меняться в зависимости от возраста, продолжительности миграций и особенностей рациона хозяина, являясь естественным маркером жизненного цикла [Sindermann, 1961]. Выступая в качестве фактора, регулирующего численность хозяина, паразиты, в то же время, и сами являются зависимым и хрупким звеном биотических взаимоотношений [Kennedy, 1970].

Подробное изучение таких систем 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 последние годя являющаяся здесь наиболее многочисленной рыбой [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 колюшки 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 популяциях [Ali, Wootton, 1999] 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 прибрежными сообществами паразитов. Одними из наиболее распространенных паразитов колюшки являются трематоды рода *Cryptocotyle* spp. (Lühe 1899), для которых рыба является вторым промежуточным хозяином после брюхоногих моллюсков. При благоприятных температурных условиях одна особь паразита за счет бесполого размножения способна образовать до 15 тысяч личинок в сутки [Sindermann, Rosenfeld, 1954]. После выхода из моллюска, при контакте со вторым промежуточным хозяином партениты закрепляются на его покровах и переходят в покоящуюся стадию (цисту), которая сохраняется до момента попадания паразита в пищеварительную систему конечного хозяина – другой рыбы, или рыбоядной птицы. Для представителей трематод разных родов показано наличие патогенного воздействия на второго промежуточного хозяина. Молодь сельди *Clupea harengus* (L. 1758) при экспериментальном массовом заражении церкариями *Cryptocotyle* погибает в течение 15-30 дней [Sindermann, Rosenfeld, 1954; цит. по Sindermann, Farrin, 1962]. У сильно зараженных особей длиннорылой рыбы-иглы *Syngnathus typhle* (L. 1758) отмечается снижение плодовитости [Rosenqvist, Johansson, 1995], а также вероятности встречи партнера для спаривания [Mazzi, 2004]. Известны примеры патогенного воздействия трематод других родов на большеротого окуня *Micropterus salmoides* (Lacépède 1802) и синежаберного 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 рассматриваемых видов паразитарной системы 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 метров, с ячеей 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 - 66°33ʹ80.66ʺ N, 33°62ʹ25.16ʺ E, пролив Сухая Салма - 66°31ʹ16.96ʺ N, 33°64ʹ73.70ʺ E и лагуна Колюшковая - 66°31ʹ32.62ʺ N, 33°64ʹ59.53ʺ E) (Рис. 1) представляли собой характерные прибрежные нерестилища колюшки. По сочетанию условий среды губа Сельдяная может быть охарактеризована как “оптимальное” местообитание, c хорошими кормовыми условиями и укрытиями в виде обширных зарослей морской травы *Zostera marina* (L. 1758). В то же время, из-за открытости 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 мы наблюдали сравнительно низкое разнообразие кормовых объектов колюшки и высокую численность промежуточного хозяина паразитов *Cryptocotyle* spp. - брюхоногого моллюска *Peringia ulvae* (Pennant 1758) (предыдущее родовое название *Hydrobia*). Пролив Сухая Салма характеризуется значительным водообменом, относительно слабой прогреваемостью воды и низкой плотностью макрофитов.

Изображение выглядит как текст, карта

Автоматически созданное описание

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

*Figure 1.* Map with the location of sampling points in the White Sea in 2016.

После фиксации образцов формалином мы 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, проявляющихся в виде округлых меланизированных образований на покровах (Рис. 2). Учет цист осуществляли 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 цист 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, что позволило нам пересчитать количество паразитов на хвостовом плавнике на всю поверхность тела – для возможности сопоставления с литературой и внутренними данными в дальнейшем. Подробная информация о собранных выборках представлена в таблице (Табл. 1).

Изображение выглядит как оранжевый, рыба, сидит, стол

Автоматически созданное описание

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

*Figure 2.* Scanned images of the caudal fins of uninfected (left) and infected (right) stickleback individuals. Cysts of *Cryptocotyle* spp. presented as dark spots.

*Таблица 1.* Характеристика изученных выборок трехиглой колюшки в 2016 г.

*Table 1.* Characteristics of the studied samples of 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 | Кол-во паразитов на особь (хвост)  Number of parasites per individual (tail) | Кол-во паразитов на особь Number of parasites per individual | Кол-во паразитов на см. кв.  Number of parasites per sq.cm. |
| Самцы  Males | Начало  Beginning | Губа Сельдяная  Seldianaya Inlet | 15 | 1 | 0,07 | 0,89 | 0,07 |
| Начало  Beginning | Пролив Сухая Салма  Sukhaia Salma Strait | - | - | - | - | - |
| Начало  Beginning | Лагуна Колюшковая  Koliushkovaya Lagoon | 16 | 4 | 1 ± 0,59 | 13,3 ± 7,87 | 1,02 ± 0,61 |
| Середина  Middle | Губа Сельдяная  Seldianaya Inlet | 14 | 1 | 1,57 | 20,91 | 1,37 |
| Середина  Middle | Пролив Сухая Салма  Sukhaia Salma Strait | 12 | 2 | 0,42 ± 0,29 | 5,54 ± 3,83 | 0,39 ± 0,27 |
| Середина  Middle | Лагуна Колюшковая  Koliushkovaya Lagoon | 14 | 9 | 4,43 ± 2,28 | 58,92 ± 30,29 | 3,50 ± 1,72 |
| Конец  End | Губа Сельдяная  Seldianaya Inlet | 15 | 3 | 0,27 ± 0,15 | 3,55 ± 2,04 | 0,24 ± 0,14 |
| Конец  End | Пролив Сухая Салма  Sukhaia Salma Strait | 15 | 4 | 0,67 ± 0,36 | 8,87 ± 4,8 | 0,54 ± 0,29 |
| Конец  End | Лагуна Колюшковая  Koliushkovaya Lagoon | 15 | 11 | 10,07 ± 2,51 | 133,93 ± 33,37 | 9,48 ± 2,40 |
| Самки  Females | Начало  Beginning | Губа Сельдяная  Seldianaya Inlet | 15 | 2 | 0,13 ± 0,09 | 1,77 ± 1,21 | 0,1 ± 0,07 |
| Начало  Beginning | Пролив Сухая Салма  Sukhaia Salma Strait | 30 | 1 | 0,03 | 0,44 | 0,02 |
| Начало  Beginning | Лагуна Колюшковая  Koliushkovaya Lagoon | 15 | 9 | 2,27 ± 1,18 | 30,16 ± 15,71 | 1,71 ± 0,85 |
| Середина  Middle | Губа Сельдяная  Seldianaya Inlet | 15 | 2 | 0,13 ± 0,09 | 1,77 ± 1,21 | 0,09 ± 0,06 |
| Середина  Middle | Пролив Сухая Салма  Sukhaia Salma Strait | 17 | 5 | 1,82 ± 1,3 | 24,26 ± 17,27 | 1,24 ± 0,86 |
| Середина  Middle | Лагуна Колюшковая  Koliushkovaya Lagoon | 16 | 9 | 3,25 ± 1,12 | 43,24 ± 14,85 | 2,46 ± 0,86 |
| Конец  End | Губа Сельдяная  Seldianaya Inlet | 15 | 3 | 0,27 ± 0,15 | 3,55 ± 2,04 | 0,19 ± 0,11 |
| Конец  End | Пролив Сухая Салма  Sukhaia Salma Strait | 15 | 8 | 2,47 ± 1,01 | 32,82 ± 13,48 | 1,80 ± 0,7 |
| Конец  End | Лагуна Колюшковая  Koliushkovaya Lagoon | 15 | 10 | 7,27 ± 2,44 | 96,68 ± 32,47 | 5,35 ± 1,76 |

Статистическая обработка материала проводилась в программах Past и Microsoft Excel. После проверки распределения вариант в выборках на нормальность была проведена процедура log10-трансформации значений индекса обилия – средней численности паразитов у всех особей в выборках (включая незараженных).

**Результаты**

*Параметры регрессионной зависимости между длиной и площадью поверхности тела колюшки*

Была получена следующая регрессионная зависимость общей площади от длины тела:

S=0,697\*SL1,755 (R2 = 0,92)

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

Площадь хвоста рыбы в среднем составила 7,52% ± 0,31% от общей площади тела.

*Пространственные и временные различия рыб по индексу обилия и экстенсивности заражения*

Выборочные средние значения индекса обилия варьировали в диапазоне от 0,1±0,06 до 8,66±1,74 экз. на особь (от 0,02±0,02 до 7,42±1,51 экз./см2) (Рис. 3). Максимальные значения индекса обилия для губы Сельдяная и пролива Сухая Салма составили 22 экз. на особь, для лагуны Колюшковая – 32 экз. на особь (значения, полученные при пересчете на всю поверхность тела - 293 и 426 экз.).

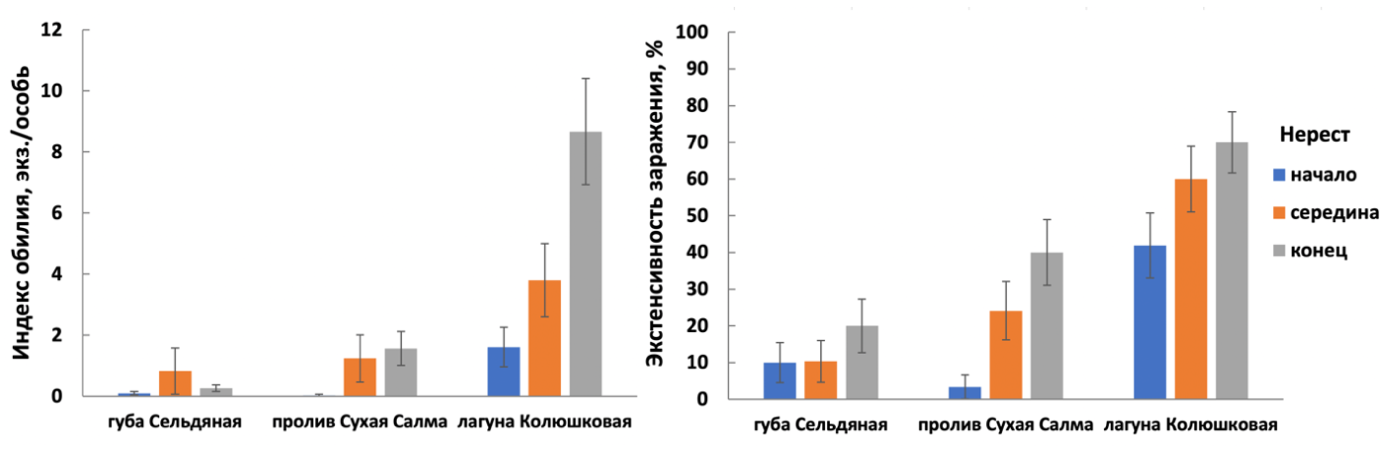
По уровню заражения рыбы из лагуны Колюшковая достоверно превосходили рыб из губы Сельдяная и пролива Сухая Салма в середине (ANOVA, Tukey’s post-hoc, p<0,01) и конце (ANOVA, Tukey’s post-hoc, p<0,01) нереста. В остальных случаях попарных сравнений достоверных отличий между выборками обнаружено не было.

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, p<0,01). Самые высокие значения индекса обилия были 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 уровню зараженности (Kruskal-Wallis, p>0,05, все сравнения).

Экстенсивность заражения партенитами *Cryptocotyle* spp. варьировала в разных выборках от 3,3 до 70,0% (Рис. 3). 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 (φ-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: φ-тест, p<0,0001; лагуна Колюшковая: φ-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 (φ-тест, p=0,044).



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

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

*Размеры тела хозяина и степень заряженности паразитами*

Распределение значений длины тела рыб в отдельных выборках выборок не отличалось от нормального. Во всех выборках самки трехиглой колюшки имели бóльшую длину тела, чем самцы (t-тест, p<0,01, все сравнения). Средняя длина самок составила 6,24±0,04 см, а длина самцов – 5,75±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 было отмечено присутствие метацеркарий *Cryptocotyle* spp., что свидетельствует о высоком заражении колюшки этим видом паразита. С нерестилищами колюшки в Белом море часто ассоциированы моллюски *Littorina saxatilis* (Olivi 1792)*,* *L. obtusata* (L. 1758) и *Peringia ulvae*, которые являются одними из основных потребителей мертвого органического вещества – детрита, а также обрастаний макрофитов - перифитона [Hootsman, Vermaat, 1985], данные виды являются и первыми промежуточными хозяевами *Cryptocotyle* spp. [Гранович, Горбушин, 1995; Zander et al., 2002; Rybkina et al., 2016]. Высокие значения индекса зараженности колюшки в лагуне Колюшковая, по-видимому, связаны с высокой 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 была отмечена самая низкая зараженность рыб, плотность моллюсков является даже более высокой, чем в лагуне – 22400±6400 экз/м2. Одной из причин низкой зараженности колюшки в губе Сельдяная, как и в проливе Сухая Салма, могут являться динамичные гидрологические условия, в первую очередь приливно-отливные течения, препятствующие скоплению личинок паразита в прибрежной зоне [Е.В. Рыбкина, личное сообщение]. 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 и массовое стайное поведение, в результате которого соседствующие рыбы могли быть подвержены заражению от одних и тех же моллюсков-переносчиков [Barber, 2003]. Также в качестве фактора влияния можно отметить здесь наличие выраженных приливно-отливных течений.

Экстенсивность заражения взрослых рыб в нашем исследовании варьировала в разных выборках от 3 до 70% рыб из выборок. Это примерно соответствует данным 2011-2012 гг. для сеголетков колюшки из губы Сельдяная, для которых значения экстенсивности заражения составляли от 8 до 67% и заметно уступает уровню зараженности в лагуне Колюшковая, где он варьировал от 67 до 100% [Rybkina et al., 2016]. Необходимо отметить, что указанные для молоди значения были получены в результате полного паразитологического анализа, 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 зараженность молоди, в целом, является несколько более низкой, чем у взрослых колюшек в нашей работе из-за сравнительно малой площади поверхности тела молоди, доступной для эктопаразитов [Догель и др., 1958; Pennycuick, 1971], а также, возможно, в результате, в основном, планктонного питания в толще воды [Demchuk et al., 2015]. 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 года 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 заражениярыб *Cryptocotyle concavum* (Creplin 1825) в 1998 г. достигала 87% [Zander et al., 1984], а в Северном море у западного побережья Швеции в 1979-1981 гг. до 91% рыб были заражены партенитами *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 значительно выше, экстраполированное нами на основании данных по хвостовому плавнику количество паразитов на особь в лагуне Колюшковая достигало 426 экземпляров. В литературе отмечается, что закрепление метацеркарий может чаще отмечаться на мягких и наиболее подвижных частях тела, таких как хвостовой и грудные плавники [Miller, McCoy, 1930; цит. по Sekhar, Threlfall, 1970]. Таким образом, если допустить, что вероятность успешного закрепления на любом участке неравна, полученные нами в результате пересчета значения могут являться несколько завышенными. Однако, однозначные подтверждения закономерностей распределения трематод на поверхности тела отсутствуют [Jaworski, Holm, 1992; Shukhgalter, Chukalova, 2002], а в вышеуказанной работе [Zander et al., 1984] наблюдаемое распределение цист было случайным. Известны случаи очень высокой индивидуальной зараженности рыб, например, в популяции реки Санта-Инес, Калифорния число цист *C. concavum* 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 были описаны, хотя повышенная смертность сильно заражённых особей вполне ожидаема. Сопоставимые примеры интенсивности заражения регистрировали и для трехиглых колюшек из Белого моря (Рис. 4).

Изображение выглядит как человек, держит, синий, контейнер

Автоматически созданное описание

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

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

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 партенит 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 встречаемость зараженных рыб отмечалась в разное время года при относительно постоянных низких средних значения 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.,* варьирующиеот 1000-5000 до 40000 экз./м2 [Zander et al., 2002; Kreft, 1991, цит. по Zander et al., 2002], в то время как в Белом море также отмечается разная плотность поселений вида - от 6000 до 50000 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 средним значениям индекса 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]. Несмотря на более активное и разнообразное питание самок колюшки [Демчук и др., 2018], доля самцов с остатками гастропод (в том числе видов-потенциальных хозяев паразитов) в желудках в 2016 г несколько более высокая, чем самок. Так, в губе Сельдяная средняя встречаемость таких самцов составляла 18,5%, самок – 12,5%, в лагуне, соответственно, 8,3 и 12,5%, в проливе гастроподы отмечены только у самцов – 18,1% [А.С. Демчук, неопубликованные данные]. При сходной с самцами индивидуальной зараженности самок численно больше в популяции почти в два раза [Artamonova et al., 2015], что может указывать как на их более организованное стайное поведение [Barber, 2003], так и на сравнительно большее количество перемещений за единицу времени. Так как цисты *Cryptocotyle* spp. могут образовываться и внутри хозяина [Zander et al., 1984], более интенсивное питание самцов гастроподами может способствовать их более высокой фактической зараженности, а при наличии патогенного воздействия - и смертности.

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 зрительными ориентирами [Ivanova et al., 2019]. Не имея привычных ориентиров по возвращению 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 - начале июня – до 12 °С, в то время как в литературе отмечается, 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 наблюдалиcь низкие уровни зараженности по сравнению с серединой и концом нереста.

Рисунок 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, личное сообщение], и поскольку 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 заражение 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 [McGladdery, 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 [Barber, 2003]. Однако, в нашем случае данной связи не наблюдалось. Поскольку количество цист, скорее всего, зависит от возраста а не от размера, 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, которой подвержены рыбы разного возраста. В качестве другого возможного подхода для анализа стресса можно использовать анализ флуктуирующей асимметрии, являющейся результатом нестабильности 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 / день), чем самки (0,003% от числа самок на нерестилище / день). Исходя из формирующегося сдвига соотношения полов в пользу самок, повышенная смертность самцов, ослабленных в результате заботы о гнёздах и потомстве, сохраняется и после репродуктивного сезона, когда рыбы отходят от берегов на зимовки. Интенсивности 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], в также Ершова и Сухотина по Белому морю [Yershov, Sukhotin, 2015].

**Заключение**

Рассматривая изученные местообитания, в которых встречалась зараженная трематодами *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 [Демчук и др., 2016; 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], но в то же время у особей, успешно прошедших репродуктивный сезон, формируется высокий уровень приспособленности, и в частности устойчивости к паразитарному воздействию [Folstad et al., 1994]. Вероятно, уровень индивидуального заражения взрослых рыб паразитами 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, однако, прямое воздействие на колюшку существенно ограничено. Лагуна Колюшковая, вероятно, в силу географической обособленности и отсутствия многочисленных водных хищников представляется предпочтительным нерестилищем для рыб. С другой стороны, место не отличается богатым кормовым разнообразием, в результате чего здесь у молоди колюшки в тканях наблюдается 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, очевидно, занимает промежуточное положение между вышеуказанными нерестилищами и является типичным для Белого моря, но не способствует значительному накоплению паразитов в популяции колюшки, так как плотность производителей и, вероятно, паразитов здесь сравнительно невелика. Таким образом, активно участвуя в биотических взаимодействия в мозаичных условиях среды, и за счет реализации разных репродуктивных стратегий, изменяя свою численность, трехиглая колюшка в своей совокупности преобразует облик морской экосистемы, оказывая воздействие и на динамику тех видов, для которых является хозяином. А подобные распространенные паразиты, в частности - трематоды рода *Cryptocotyle,* могут являться наглядным индикатором жизненной истории и приспособленности популяции вида-хозяина.

**Благодарности**

Авторы выражают свою благодарность 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.

**Список литературы**

*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 Карельского научного центра РАН. 2018. №4. С. 42-58. doi: 10.17076/them818

*Догель В.А., Петрушевский Г.К., Полянский Ю.И.* Основные проблемы паразитологии // 1958. Издательство ЛГУ. 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 Карельского научного центра 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. 2007. ЗИН РАН. С. 51-52.

*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

*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 Петрозаводского Государственного Университета*.* 2017. Т.8, №169. С. 21-27.

*Ali M., Wootton R.J.* Effect of variable food levels on reproductive performance of breeding female three-spined sticklebacks // J. Fish. Biol. 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 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: Joint Institute for Nuclear Research. 2015. P. 198.

*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. 2007. Vol. 57, No. 4. P. 862-871. doi: 10.1554/0014-3820(2003)057[0862:ssoati]2.0.co;2

*De Montadouin 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 pages. doi: 10.1017/s0025315415000569

*Dobson A., Roberts M.* The population dynamics of parasitic helminth communities // Parasitology. 1994. Vol. 109. P. 97-108. doi:10.1017/s0031182000085115

*Folstad I., Hope A.M., Karter A., Skorping A.* Sexually selected color in male sticklebacks; a signal of both parasite exposure and parasite resistance? // Oikos. 1994. Vol. 69, No. 3. P. 511-515. doi: 10.2307/3545863

*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.

# *Jaworski A., Holm J.CHR.* Distribution and structure of the population of sea lice, *Lepeophtheirus salmonis* Krøyer, on Atlantic salmon, *Salmo salar* L., under typical rearing conditions // Aquaculture research. 1992. Vol. 23, No. 5. P. 577-589. doi: 10.1111/j.1365-2109.1992.tb00802.x

*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 // Ecology and Evolution. 2018. Vol. 8, No. 12. P. 6114-6123. doi: 10.1002/ece3.4151

*Kennedy C.R.* Aspects of fish parasitology // Symposium of the British Society for Parasitology (8th), London, November 7, 1969. 1970. P. 145-159.

*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.

*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.

*Pennycuick 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

*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, *Tautogolabrus adspersus* (Walbaum) in Newfoundland // J. Helminthol. 1970. Vol. 44, No. 2. P. 169-188. doi: 10.1017/s0022149x00021726

*Shukhgalter O., Chukalova N.* An investigation of “black spot” disease of bream (*Abramis brama*) from the Curonian Lagoon, south-eastern Baltic Sea // Bull. Eur. Ass. Fish Pathol. 2002. Vol. 22, No. 3. P. 218-221.

*Sindermann C.J.* Parasite tags for marine fish // J. Wildl. Manag. 1961. Vol. 25, No. 1. P. 41-47. doi: 10.2307/3796989

*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

*Sousa W.P.* Interspecific antagonism and species coexistence in a diverse guild of larval trematode parasites // Ecological monographs. 1993. Vol. 63, No. 2. P. 103-128. doi: 10.2307/2937176

*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) Fischoeder, 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., Skroblies 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

**References**

*Ali M., Wootton R.J.* Effect of variable food levels on reproductive performance of breeding female three-spined sticklebacks // J. Fish. Biol. 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 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: Joint Institute for Nuclear Research. 2015. P. 198.

*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. 2007. Vol. 57, No. 4. P. 862-871. doi: 10.1554/0014-3820(2003)057[0862:ssoati]2.0.co;2

*De Montadouin 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 pages. doi: 10.1017/s0025315415000569

*Demchuk A.S., Ivanov M.V., Ivanova T.S., Polyakova N.V., Golovin P.V., Lajus D.L.* Pitanie belomorskoj trekhigloj kolyushki *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) na nerestilishchah [Feeding of the threespine stickleback *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758) in spawning grounds] // Trudy Karel'skogo nauchnogo centra RAN. 2018. No. 4. P. 42-58. doi: 10.17076/them818

*Dobson A., Roberts M.* The population dynamics of parasitic helminth communities // Parasitology. 1994. Vol. 109. P. 97-108. doi:10.1017/s0031182000085115

*Dogel' V.A., Petrushevskij G.K., Polyanskij Yu.I.* Osnovnye problemy parazitologii [Parasitology in Fishes] // 1958. Izdatel'stvo LGU. 364 p.

*Dorgam A.S., Golovin P.V., Ivanova T.S., Ivanov M.V., Lajus D.L.* Geterogennost' morfologicheskih priznakov trekhigloj kolyushki Gasterosteus aculeatus L. na raznyh etapah neresta [Morphological variation of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) on different stages of spawning period] // Trudy Karel'skogo nauchnogo centra RAN. 2018. No. 4. P. 59-73. doi: 10.17076/them819

*Folstad I., Hope A.M., Karter A., Skorping A.* Sexually selected color in male sticklebacks; a signal of both parasite exposure and parasite resistance? // Oikos. 1994. Vol. 69, No. 3. P. 511-515. doi: 10.2307/3545863

*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.

*Granovich A.I., Gorbushin A.M.* Razlichiya zarazhennosti samok i samcov litoral'nyh 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. 1995. Vol. 29, No.3. P. 167-178.

*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., Polyakova N.V., Korbulin V.V., Lajus D.L.* Populyacionnaya izmenchivost' trekhigloj kolyushki Keretskogo arhipelaga Kandalakshskogo zaliva Belogo moray [Population variability of the threespine stickleback of the Keret archipelago of the Kandalaksha Bay of the White Sea] // Ekologicheskie issledovaniya belomorskih organizmov. 2007. ZIN RAN. P. 51-52.

*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.

# *Jaworski A., Holm J.CHR.* Distribution and structure of the population of sea lice, *Lepeophtheirus salmonis* Krøyer, on Atlantic salmon, *Salmo salar* L., under typical rearing conditions // Aquaculture research. 1992. Vol. 23, No. 5. P. 577-589. doi: 10.1111/j.1365-2109.1992.tb00802.x

*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 // Ecology and Evolution. 2018. Vol. 8, No. 12. P. 6114-6123. doi: 10.1002/ece3.4151

*Kennedy C.R.* Aspects of fish parasitology // Symposium of the British Society for Parasitology (8th), London, November 7, 1969. 1970. P. 145-159.

*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., Ivanova T.S., Shatskih E.V., Ivanov M.V.* «Volny zhizni» belomorskoj kolyushki ["Waves of life" of the White Sea stickleback] // Priroda. 2013. № 4. P. 43-52.

*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

*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

*Murzina S.A., Nefedova Z.A., Pekkoeva S.A., Lajus D.L., Ivanova T.S., Nemova N.A.* Variaciya nekotoryh pokazatelej lipidnogo metabolizma u molodi kolyushki (*Gasterosteus aculeatus* L.) iz raznyh biotopov Kandalakshskogo zaliva Belogo moray [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 Petrozavodskogo Gosudarstvennogo Universiteta. 2017. Vol. 8, No. 169. P. 21-27.

*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.

*Pennycuick 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

*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, *Tautogolabrus adspersus* (Walbaum) in Newfoundland // J. Helminthol. 1970. Vol. 44, No. 2. P. 169-188. doi: 10.1017/s0022149x00021726

*Shukhgalter O., Chukalova N.* An investigation of “black spot” disease of bream (*Abramis brama*) from the Curonian Lagoon, south-eastern Baltic Sea // Bull. Eur. Ass. Fish Pathol. 2002. Vol. 22, No. 3. P. 218-221.

*Sindermann C.J.* Parasite tags for marine fish // J. Wildl. Manag. 1961. Vol. 25, No. 1. P. 41-47. doi: 10.2307/3796989

*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

*Sousa W.P.* Interspecific antagonism and species coexistence in a diverse guild of larval trematode parasites // Ecological monographs. 1993. Vol. 63, No. 2. P. 103-128. doi: 10.2307/2937176

*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) Fischoeder, 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., Skroblies 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

**Сведения об авторах**

Головин Павел Валерьевич, Каф. ихтиологии и гидробиологии СПбГУ, 16 Линия В.О., д. 29, г. Санкт-Петербург, Россия, 199178, младший научный сотрудник, эл. почта: pasha-golovin@yandex.ru, Телефон +79216506066

Иванов Михаил Валерьевич, Каф. ихтиологии и гидробиологии СПбГУ, 16 Линия В.О., д. 29, г. Санкт-Петербург, Россия, 199178, доцент, эл. почта: ivmisha@gmail.com

Иванова Татьяна Сослановна, Каф. ихтиологии и гидробиологии СПбГУ, 16 Линия В.О., д. 29, г. Санкт-Петербург, Россия, 199178, ассистент, эл. почта: tut2000@gmail.com

Рыбкина Елена Викторовна, Зоологический институт РАН, Беломорская Биологическая станция “Картеш”, Университетская наб., д. 1, г. Санкт-Петербург, Россия, 199034, младший научный сотрудник, эл. почта: onebat@yandex.ru

Лайус Дмитрий Людвигович, Каф. ихтиологии и гидробиологии СПбГУ, 16 Линия В.О., д. 29, г. Санкт-Петербург, Россия, 199178, доцент, эл. почта: dlajus@gmail.com

**Contributors**

Golovin Pavel Valerievich, Saint-Petersburg State University, Dept. of Ichthyology and Hydrobiology, 29, 16th line V.O., 199178, St. Petersburg, Russia, junior researcher, e-mail: pasha-golovin@yandex.ru, Phone +79216506066

Ivanov Mikhail Valerievich, Saint-Petersburg State University, Dept. of Ichthyology and Hydrobiology, 29, 16th line V.O., 199178, St. Petersburg, Russia, associate professor, e-mail: ivmisha@gmail.com

Ivanova Tatiana Soslanovna, Saint-Petersburg State University, Dept. of Ichthyology and Hydrobiology, 29, 16th line V.O., 199178, St. Petersburg, Russia, assistant, e-mail: tut2000@gmail.com

Rybkina Elena Viсtorovna, ZI RAS, White Sea Biological Station “Kartesh”, 1, Universitetskaya emb., 199034, St.Petersburg, Russia, junior researcher, e-mail: onebat@yandex.ru

Lajus Dmitry Ludvigovich, Saint-Petersburg State University, Dept. of Ichthyology and Hydrobiology, 29, 16th line V.O., 199178, St. Petersburg, Russia, associate professor, e-mail: dlajus@gmail.com