

ДИНАМИКА ЗАРАЖЕННОСТИ НАЛИМА ПАРАЗИТОМ *EUBOTHRIUM RUGOSUM* (PLATHELMINTHES, CESTODA) В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ, СВЯЗАННАЯ С ГЛОБАЛЬНЫМ ПОТЕПЛЕНИЕМ

© 2020 г. А. Е. Жохов^{а, *}, М. Н. Пугачева^а, С. А. Поддубный^а

^аИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Россия 152742 пос. Борок, Ярославская обл.

*e-mail: zhokhov@ibiw.ru

Поступила в редакцию 25.11.2019 г.

После доработки 11.12.2019 г.

Принята к публикации 18.12.2019 г.

Приведены результаты 50-летнего периода наблюдений (1968–2019 гг.) за динамикой зараженности налима *Lota lota* цестодой *Eubothrium rugosum* в Рыбинском водохранилище (Верхняя Волга). Значительное и стабильное снижение зараженности налима произошло в середине–конце 1990-х годов и связано с глобальным потеплением. В результате повышения температуры воды в водохранилище образовались обширные зоны с придонным дефицитом кислорода, что привело к массовой гибели промежуточных хозяев цестоды (ерша и копепода). Это резко снизило вероятность передачи личинок окончательному хозяину (налиму). Прогнозируемое дальнейшее потепление климата и годы с аномально жарким летом могут вызвать дальнейшее снижение зараженности налима цестодой *E. rugosum*.

Ключевые слова: глобальное потепление, *Eubothrium rugosum*, налим, Волга, Рыбинское водохранилище

DOI: 10.31857/S0367059720040137

“Глобальное потепление” как повышение глобальной температуры из-за увеличения концентрации парниковых газов в атмосфере наблюдается с середины XX в. На европейской территории России с середины 1970-х гг. температура воздуха повышалась более чем в 2.5 раза быстрее по сравнению со скоростью глобального потепления [1]. В бассейне Рыбинского водохранилища в последнее десятилетие она повысилась на 2–3°C в январе и на 1–2°C в июле, а в целом увеличился период с положительными температурами воздуха [2].

От глобального потепления страдают в первую очередь холодолюбивые северные виды. К их числу относится налим *Lota lota*, который повсеместно встречается в водоемах арктической и умеренной зон Европы, Азии и Северной Америки. Налим – представитель арктического пресноводного фаунистического комплекса [3], нерестится и нагуливает в холодное время года, имеет богатую и разнообразную фауну паразитов [4]. Все его узкоспецифичные паразиты (*Gyrodactylus lotae*, *Eubothrium rugosum*, *Comphoronema oschmarieni*, *Cystobranchnus mamillatus*, *Salmincola lotae*), как и сам налим, принадлежат к арктическому пресноводному комплексу [5]. Цестода *E. rugosum* имеет гетероксенный жизненный цикл, в котором первым промежуточным хозяином служат копеподы

родов *Cyclops* и *Microcyclops*, вторым – ерш *Gymnocephalus cernuus*, окончательным – налим [6].

В бассейне Волги налим распространен повсеместно. Данных по зараженности налима цестодой *E. rugosum* и ее распространении в бассейне Волги крайне мало. В сводке по паразитам рыб незарегулированной Волги [7] этот вид не упоминается, хотя налим значится среди исследованных рыб. В данном обзоре приводится лишь ссылка на определитель паразитов рыб [8], где говорится о присутствии *E. rugosum* в Волге. На участках г. Кимры – г. Калязин и в районе г. Ярославля *E. rugosum* не найден [9], но обнаружен в р. Вятка (приток Камы) [10], в оз. Верстово с интенсивностью инвазии 2–5 экз. [11], в оз. Селигер (6.6%, 2 экз.) [12]. Невысокие количественные показатели зараженности налима говорят о том, что до зарегулирования стока эта цестода в Волге была редкой и малочисленной. Все немногочисленные данные о находках *E. rugosum* у налима относятся к региону Верхней Волги.

После создания каскада водохранилищ *E. rugosum* стал обычным и массовым паразитом налима и встречался в Волге вплоть до верхней части Куйбышевского водохранилища. В Рыбинском водохранилище, которое заполнялось водой с 1941 г. по 1947 г., он впервые был обнаружен в 1956 г. (70–100%, 2–35 экз.) [13]; в Горьковском

Таблица 1. Количество и размер исследованных налимов из Волжского плеса Рыбинского водохранилища

Показатели	1957*	1968	1971	1972	1973	1976	1977	1978	1980	1982	1983	1985
<i>n</i>	18	77	135	61	56	39	41	23	31	24	19	20
1 ± SD	—	43 ± 6.9	50 ± 7	45 ± 11	45 ± 7.5	43 ± 6.9	45 ± 6.8	44 ± 9.7	47 ± 9.5	44 ± 10.2	46 ± 9	45 ± 7.3
Показатели	1989	1991	1994	1996	2001	2005	2006	2009	2010	2015	2016	2019
<i>n</i>	22	20	15	16	19	16	16	19	22	19	16	20
1 ± SD	46 ± 7.4	42 ± 11.5	42 ± 4.1	43 ± 8.2	46 ± 3.4	45 ± 5.2	47 ± 9	43 ± 5.6	42 ± 4.9	42 ± 2.7	41 ± 1.7	40 ± 4.3

Примечание: * — данные по [13]; *n* — количество исследованных рыб; 1 ± SD — стандартная длина рыб, см (среднее ± стандартное отклонение).

(заполнялось с 1955 г. по 1957 г.) был найден в 1957 г. (3%, 4–12 экз.) [14], в Куйбышевском (заполнялось с 1955 г. по 1957 г.) — в 1959 г. (4%, 1–12 экз.) [15] и 1991 г. (18.9%, 6.4 экз.) [16]. В списке паразитов рыб Волгоградского водохранилища *E. rugosum* упоминается без указания зараженности и места находки [17]. Саратовское водохранилище (заполнялось с 1967 г. по 1968 г.) было исследовано значительно позже остальных, и здесь эта цестода у налима отсутствовала [18, 19]. Встречается этот вид и в водохранилищах Камы [20]. Данные о времени появления цестоды в разных водохранилищах и параметры зараженности ею налима дают основания утверждать, что зарегулирование стока Волги и создание каскада водохранилищ способствовали расширению ареала вида на юг и росту зараженности налима.

Цель данной работы состояла в том, чтобы проследить изменения зараженности налима цестодой в Рыбинском водохранилище за длительный период времени и в связи с потеплением климата.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для анализа динамики зараженности налима цестодой *E. rugosum* послужили архивные данные Лаборатории экологической паразитологии ИБВВ РАН, собранные Б. И. Куперманом за период с 1968 г. по 1985 г., а также данные авторов за период с 1989 г. по 2019 г. Налимов приобретали у рыбаков из сетных уловов зимой (с декабря по апрель). Все данные относятся к Волжскому плесу водохранилища (район п. Борок и п. Брейтово). Стандартная длина тела рыб (среднее ± SD) была 43.9 ± 7.5 (27–68 см). Объемы выборок и размер рыб по годам приведены в табл. 1. Зараженность рыб оценивали по экстенсивности инвазии (%) (prevalence), индексу обилия (mean abundance) и интенсивности инвазии (мин. — макс.) (intensity of infection, range).

Индексы обилия паразитов сравнивали с помощью критерия Манна-Уитни (U-test), экстенсивность инвазии — по критерию Пирсона χ^2

(анализ таблиц сопряженности). Расчеты выполнены с использованием программы STATISTICA v 7.0. Гидрометеорологические характеристики Рыбинского водохранилища за период с 1947 г. по 2017 г. предоставлены Рыбинской гидрометеосерваторией.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Наши наблюдения по зараженности налима цестодой *Eubothrium rugosum* охватывают примерно 50-летний период (с 1968 г. по 2019 г.) с некоторыми перерывами в 1–4 года. Тем не менее мы полагаем, что имеющийся ряд наблюдений позволяет проанализировать и понять причины изменений, произошедших в зараженности налима.

Экстенсивность инвазии налима цестодой *E. rugosum* в водохранилище очень быстро достигла высоких (почти 100%-ных) значений к началу 1970-х годов и сохранялась на таком высоком уровне почти 20 лет, до начала 1990-х (рис. 1а). В 1972 и 1973 гг. произошло резкое снижение экстенсивности инвазии (особенно в 1973 г.) до 68% ($\chi^2_{1971, 1972} = 3.88, p < 0.05, \chi^2_{1971, 1973} = 36.5, p < 0.01$), однако она быстро восстановилась до прежних высоких значений. Примерно с середины или конца 1990-х гг. экстенсивность инвазии налима вновь снизилась до 75–86% ($\chi^2_{1985, 1989} = 4.97, p < 0.05$) и сохраняется на таком уровне до настоящего времени ($\chi^2_{1985, 2019} = 4.02, p < 0.05$) (см. рис. 1а).

Динамика индекса обилия *Eubothrium rugosum* соответствует динамике экстенсивности инвазии, однако его снижение выражено более резко как после 1971 г. ($Z_{1971, 1972} = 3.5, p < 0.01; Z_{1971, 1973} = 8.9, p < 0.01$), так и с середины—конца 1990-х ($Z_{1985, 1989} = 4.89, p < 0.01$) и до наших дней ($Z_{1985, 2019} = 5.1, p < 0.01$). С 1968 г. по 1985 г. (кроме 1973 г.) у каждого налима в среднем паразитировало несколько десятков цестод (индекс обилия 44–70), с конца 1990-х и по настоящее время индекс обилия снизился на порядок (2.8–8.8) (рис. 1б). Резко уменьшилась максимальная интенсивность инвазии. В

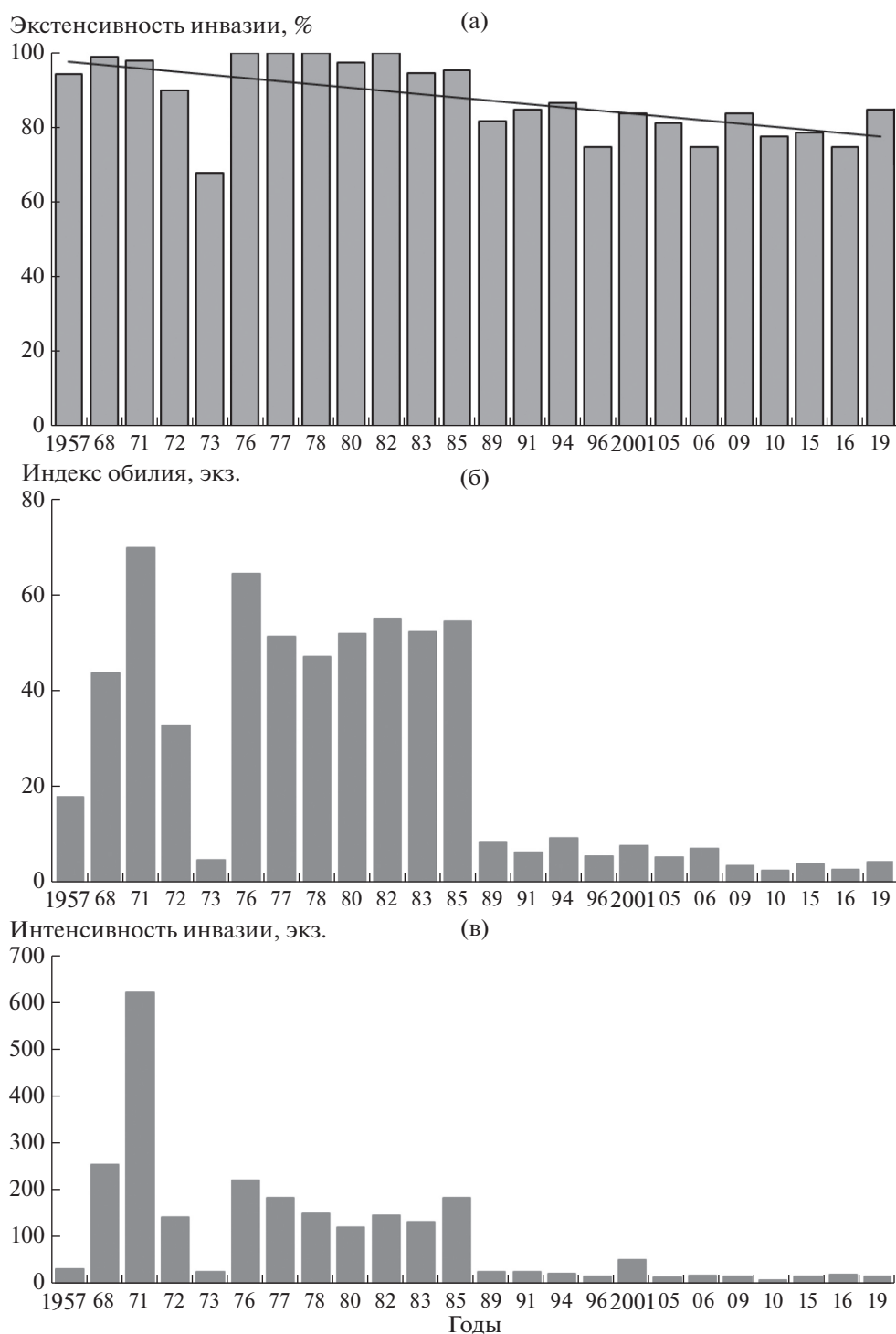


Рис. 1. Многолетняя динамика зараженности налима *Lota lota* цестодой *Eubothrium rugosum* в Рыбинском водохранилище: а – экстенсивность инвазии; б – индекс обилия; в – максимальная интенсивность инвазии.

1971 г. у одного налима найдены 623 цестоды, нередко встречались налимы с максимальной интенсивностью инвазии более 100 цестод (123–222). После 1985 г. максимальная интенсивность инвазии не превысила 53 экз. (рис. 1в). В течение

последних 30 лет сохраняется стабильно низкая зараженность налима *E. rugosum*. Динамика показателей зараженности налима находится в противофазе с динамикой роста средней температуры воды и теплозапаса водной массы (рис. 2).

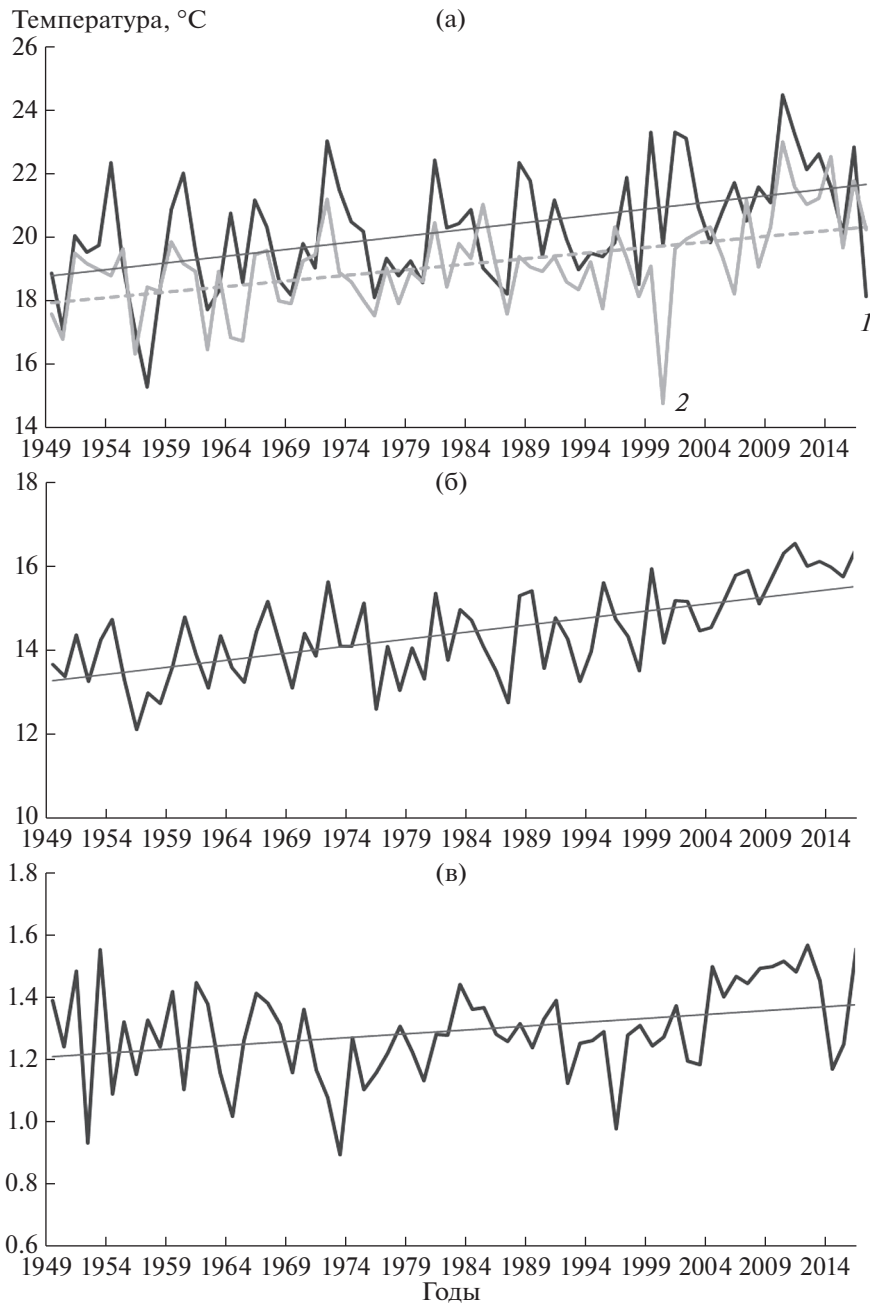


Рис. 2. Многолетние изменения средней температуры воды Рыбинского водохранилища: а – температура поверхностного слоя в июле (1) и августе (2); б – температура поверхностного слоя воды в период с мая по октябрь; в – теплозапас водной массы.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Значительное снижение зараженности налима цестодой *E. rugosum* в Рыбинском водохранилище напрямую связано с потеплением климата, в результате которого уменьшилась численность хозяев цестоды – налима и, особенно, ерша. В бассейне водохранилища период интенсивного потепления начался примерно с 1976 г. [21]. Для этого времени характерна тенденция повышения

температуры поверхностного слоя воды в течение всего безледного периода, а сам безледный период увеличился со 193 до 213 дней. Аномально теплыми были 1999, 2001, 2007 и 2010 г., а период 2001–2010 гг. был самым теплым [21, 22]. В последние годы тенденция повышения температуры воды в поверхностных слоях водной толщи сохранилась (см. рис. 2а, 2б). Следует отметить также постепенное увеличение от года к году теплозапаса водной массы водохранилища, что,

несомненно, сказывается на функционировании абиотического звена его экосистемы (см. рис. 2в). До начала этих изменений в водохранилище существовали очень благоприятные условия для обитания налима и ерша.

Численность налима в Волге и ее притоках до образования водохранилища была невелика, однако уже в начале 1960-х уловы налима в водохранилище достигли максимума и составляли более 17% общего вылова рыбы, затем они снизились [23]. Уменьшение численности популяции налима в 1970-е гг. связано с сильной промысловой нагрузкой, а продолжившееся снижение в 2000-е гг. вызвано быстрым повышением температуры воды. Кроме этого, в 2000-е гг. отмечено снижение темпа роста налима по сравнению с предыдущими годами [23]. Налим – придонный хищник. Основу его рациона в водохранилище с 1952 г. по 1963 г. составляли ерш и окунь (по 45% каждый) [23]. С развитием процесса потепления климата связано появление в Рыбинском водохранилище черноморско-каспийской тюльки во второй половине 1990-х гг. [24]. В рационе налима в 2000-е гг. доля тюльки достигала 33.9%, но основу питания составлял ерш (61.5%). С уменьшением численности тюльки в 2005–2012 гг. ее значение в питании налима снизилось, но доля ерша в питании осталась высокой (ерш – 42.1%, окунь – 34.3%, тюлька – 13.1%) [23]. Несмотря на колебания структуры рациона налима, ерш всегда остается его основным объектом питания.

После заполнения водохранилища (1941–1947 гг.) стали часто появляться урожайные поколения ерша, и численность его популяции быстро увеличивалась. В 1960–1980 гг. ерш занимал третье место по численности в уловах донного трала. При этом до 63% его популяций было сосредоточено в литорали, 12% – в сублиторали, до 25% – в батии [25]. На прибрежных участках с песчаным дном ерш практически не встречался. Основные места его обитания – заиленные участки литорали на значительном удалении от берега. Благодаря высокой численности ерша, составлявшего основу рациона налима, зараженность последнего *E. rugosum* в Рыбинском водохранилище за период до начала потепления была очень высокой. Как узкий специалист, *E. rugosum* на стадии плероцеркоида паразитирует только у ерша. Данное обстоятельство делает эту цестоду очень зависимой от колебаний численности хозяина. Ерш – оксифильный вид, в водоемах держится в придонных горизонтах. В озерах и водохранилищах основным абиотическим фактором, влияющим на его распределение, служит концентрация кислорода. Ерш имеет разнообразную и очень богатую фауну паразитов [26]. В большинстве водоемов среди его паразитов преобладают личинки трематод, особенно рода *Ichthyocotylurus*. В Рыбинском водохранилище интенсивность ин-

вазии ерша этими личинками, как правило, достигала нескольких сотен и тысяч на одну рыбу [27, 28]. При дефиците кислорода даже невысокая интенсивность инвазии ерша этими личинками приводила к снижению выживаемости рыб [29].

Особенностью термического режима Рыбинского водохранилища, связанной с его мелководностью и повышенной ветровой активностью, считается интенсивный прогрев придонных слоев воды и грунта [30]. Потепление климата здесь выразилось в существенном повышении температуры воды в летний период (июль, август) (см. рис. 2а). Понижение уровня воды в водохранилище в середине–конце лета и цветение синезеленых водорослей в совокупности с повышением температуры воды создают условия для дефицита кислорода и, как следствие, гибели ерша.

Резкое снижение зараженности налима *E. rugosum* в 1972–1973 гг. было вызвано именно этими причинами. Лето 1972 г. отличалось аномальной жарой и самой низкой водностью водохранилища за весь период наблюдений [22]. При таких условиях в водохранилище, по-видимому, произошла массовая гибель ерша, но данное явление не было зафиксировано. Однако летом этого же года из-за аномальной жары заморные явления и гибель рыб отмечались в оз. Белом, расположенном в 100 км севернее Рыбинского водохранилища и связанного с ним р. Шексной. После этого популяция ерша в озере сильно сократилась [31].

В 2000-е гг. продолжилось ухудшение условий обитания ерша в Рыбинском водохранилище, связанное с повышением температуры, что привело к неоднократным повторениям заморных явлений и гибели ерша. В конце 2000-х ерш практически исчез в Волжском плесе водохранилища [25, 32]. Позднее его численность немного возросла, отмечена даже некоторая вспышка численности в 2010–2013 гг., однако незначительная гибель рыб по-прежнему ежегодно наблюдалась во второй половине лета [25].

Непосредственной причиной гибели ерша служит придонный недостаток растворенного в воде кислорода. Дефицит кислорода или его полное отсутствие наблюдаются ежегодно в глубоководных участках всех плесов Рыбинского водохранилища, а также на значительной части акватории других водохранилищ Верхней Волги [33]. При этом толщина слоя воды над дном с дефицитом кислорода может достигать 1–7 м, а продолжительность этого явления длится до 3 мес. От дефицита кислорода страдает зоопланктон – первые промежуточные хозяева *E. rugosum*. При содержании кислорода менее 4 мг/л во всем столбе воды практически исчезают ракообразные, которые заменяются коловратками [33].

Уменьшение численности промежуточных хозяев (рачков-копепод и ерша) резко снизило ве-

роятность передачи личинок окончательному хозяину (налиму), что привело к значительному снижению зараженности налима цестодой *E. rugosum*, и сейчас она стабилизировалась на низком уровне. Прогнозируемое дальнейшее потепление климата и годы с аномально жарким летом могут привести к дальнейшему снижению зараженности налима этой цестодой. Если судить по наличию у налима его специфичных холодолюбивых паразитов, относящихся к арктическому комплексу (*Gyrodactylus lotae*, *Eubothrium rugosum*, *Comphoronema oschmarini*, *Cystobranchnus mamillatus*, *Salmincola lotae*), то бассейн Волги служит для налима не самым благоприятным регионом для обитания. Из всего списка здесь значится только моногенея *Gyrodactylus lotae*, найденная в северной части бассейна, в Тверской обл. [34]. Все остальные специфичные паразиты налима встречаются в водоемах, расположенных севернее бассейна Волги, только цестода *E. rugosum* сделала попытку широкой колонизации водохранилищ Волги, прекратившуюся в связи с потеплением климата.

Выражаем благодарность научным сотрудникам ИБВВ РАН Г.И. Извековой и Т.В. Фроловой за помощь в сборе данных. Работа выполнена в рамках государственного задания Минобрнауки (тема № 0122-2014-0007).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Второй оценочный доклад Росгидромета об изменениях климата и их последствиях на территории Российской Федерации. М.: Росгидромет, 2014. 1008 с.
- Экологический атлас Ярославской области / Департамент охраны окружающей среды природопользования Ярославской области; научн. ред. Фоменко Г.А. Ярославль, 2015. 154 с.
- Никольский Г.В. О биологической специфике фаунистических комплексов и значении их анализа для зоогеографии // Очерки по общим вопросам ихтиологии. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1953. С. 65–76.
- Жохов А.Е., Пугачева М.Н. Список паразитических Protozoa и Metazoa налима (*Lota lota*) // Паразитология. 2012. Т. 46. № 1. С. 34–61.
- Пугачев О.Н. Паразиты пресноводных рыб северо-востока Азии. Под ред. Бауер О.Н. Л.: Изд. Зоол. ин-та АН СССР, 1984. 156 с.
- Куперман Б.И. Биология и цикл развития *Eubothrium rugosum* (Cestoda, Pseudophyllidea) // Проблемы гидропаразитологии. Киев, 1978. С. 105–112.
- Богданова Е.А., Никольская Н.П. Паразитофауна рыб Волги до зарегулирования стока // Паразитофауна рыб бассейна р. Волги и вопросы загрязнения Пермского водохранилища / Изв. ГОСНИИОРХ, 1965. Т. 60. С. 5–110.
- Дубинина М.Н. Класс Ленточные черви Cestoidea Rud., 1808. Определитель паразитов пресноводных рыб СССР. М., Л.: Наука, 1962. С. 384–437.
- Столяров В.П. Паразитарные болезни рыб Верхней Волги на участке Ярославской и Калининской областей // Зап. Ленинградского с.-х. ин-та. 1955. Вып. 9. С. 180–201.
- Гревецова М.А. Зоогеографическая характеристика и генезис фауны гельминтов рыб бассейна р. Вятки // Вопросы охотоведения. Пермь, 1982. С. 10–17.
- Тихомирова В.А., Соколов С.Г. Цестоды рыб Тверской области // Фауна и экология животных Верхневолжья. Тверь, 1994. С. 3–18.
- Шульман С.С., Чернышева Н.Б. Паразитофауна отдельных видов рыб оз. Селигер // Эколого-паразитологические исследования на озере Селигер. Л.: Изд-во ЛГУ, 1969. С. 59–86.
- Изюмова Н.А. К вопросу о динамике паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища // Труды ИБВВ АН СССР. 1959. Т. 2(5). С. 174–190.
- Барышева А.Ф., Владимиров В.А., Изюмова Н.А. Паразитофауна рыб Горьковского водохранилища во второй год его заполнения // Труды ИБВВ АН СССР. 1963. Т. 6(9). С. 171–177.
- Вагин В.Л., Любарская О.Д., Черенкова А.О. О паразитофауне рыб Свяжского залива в первые годы заполнения Куйбышевского водохранилища // Уч. зап. Казанского ун-та. 1966. Т. 123. Вып. 7. С. 181–196.
- Евланов И.А., Кириллов А.А., Чихляев И.В. и др. Паразиты позвоночных животных Самарской области. Ч. I: Систематический каталог (методическое пособие). Тольятти: ИЭВБ РАН, 2001. 75 с.
- Донцов Ю.С. Влияние зарегулирования стока Волги на гельминтофауну рыб из водохранилищ Волжского каскада // Фауна, систематика, биология и экология гельминтов и их промежуточных хозяев. Горький, 1979. С. 13–40.
- Бурякина А.В. Паразитофауна рыб Саратовского водохранилища (фауна, экология): Дис. ... канд. биол. наук. СПб.: ГОСНИОРХ, 1995. 384 с.
- Минева О.В. Паразиты налима *Lota lota* в Саратовском водохранилище // Труды ВНИРО. 2016. Т. 162. С. 46–52.
- Костарев Г.Ф. Паразиты и болезни рыб бассейна Средней Камы (в условиях загрязнения). Пермь: Изд-во Пермского ун-та, 2003. 194 с.
- Литвинов А.С., Законнова А.В. Термический режим Рыбинского водохранилища при глобальном потеплении // Метеорология и гидрология. 2012. № 9. С. 91–96.
- Законнова А.В., Литвинов А.С. Многолетние изменения гидроклиматического режима Рыбинского водохранилища // Труды ИБВВ РАН. 2016. Вып. 75(78). С. 16–22.
- Герасимов Ю.В., Иванова М.Н. Налим // Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. Ярославль: Филигрань, 2015. С. 312–323.
- Герасимов Ю.В., Карабанов Д.П. Черноморско-каспийская тюлька // Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. Ярославль: Филигрань, 2015. С. 146–157.

25. Герасимов Ю.В. Ерш // Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология. Ярославль: Филигрань, 2015. С. 323–331.
26. Жохов А.Е. Список паразитических Protozoa и Metazoa обыкновенного ерша (*Gymnocephalus cernuus*) // Журн. Сибирского федер. ун-та. Серия “Биология”. 2010. Т. 3. № 1. С. 57–81.
27. Изюмова Н.А. Сезонная динамика паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища. Сообщ. II. Плотва, ерш // Тр. Института биол. водохранилищ АН СССР. 1959. Вып. 1(4). С. 332–342.
28. Шигин А.А. Гельминтофауна чайковых птиц Рыбинского водохранилища // Тр. Дарвинского гос. заповедника. 1961. Вып. 7. С. 309–362.
29. Пронин Н.М., Селгеби Д., Пронина С.В., Дарлен Т. Влияние паразитов на резистентность ерша (*Gymnocephalus cernuus*) к дефициту кислорода // Экология. 1997. № 4. С. 314–316. [Pronin N.M., Selgebi D., Pronina S.V., Darlen T. Effect of parasites on resistance to oxygen starvation in the ruff (*Gymnocephalus cernuus*) // Rus. J. of Ecology. 1997. V. 28. № 4. P. 278–280.]
30. Буторин Н.В., Курдина Т.Н., Бакастов С.С. Температура воды и грунтов Рыбинского водохранилища. Л.: Наука, 1982. 224 с.
31. Решетников Ю.С., Болотова Н.Л. Массовая гибель ерша. Обыкновенный ерш *Gymnocephalus cernuus* (Linnaeus, 1758) / Систематика, морфология, образ жизни и роль ерша в экосистемах. Под ред. Решетникова Ю.С., Поповой О.А. М.: Тов-во науч. изд. КМК, 2016. С. 185–188.
32. Жохов А.Е., Пугачева М.Н., Молодожникова Н.М., Мироновский А.Н. Гельминтофауна ерша *Gymnocephalus cernuus* L. (Perciformes, Percidae) Рыбинского водохранилища: восстановление после депрессии численности хозяина // Вопросы ихтиологии. 2006. Т. 46. № 5. С. 702–707. [Zhokhov A.E., Pugatcheva M.N., Molodozhnikova N.M., Mironovskii A.N. Ruffe (*Gymnocephalus cernuus* L.) (Perciformes, Percidae) helminth fauna in Rybinsk reservoir: recovery following a depression in abundance of the host population // J. of Ichthyology. 2006. V. 46. № 5. P. 668–673. doi 10.1134/S0032945206080145]
33. Лазарева В.И., Степанова И.Э., Цветков А.И. и др. Кислородный режим водохранилищ Волги и Камы в период потепления климата: последствия для зоопланктона и зообентоса // Труды ИБВВ РАН. 2018. Вып. 81(84). С. 46–83. <https://doi.org/10.24411/0320-3557-2018-1-0005>
34. Соколов С.Г. Паразиты рыб бассейна Верхней Волги (таксономическое и экологическое разнообразие, зоогеография): Дис. ... канд. биол. наук. М.: ИПА РАН, 2000. 219 с.