

## МНОГОЛЕТНЯЯ ДИНАМИКА ЗАРАЖЕННОСТИ ЩУКИ ПАРАЗИТАМИ *TRIAENOPHORUS CRASSUS* И *T. NODULOSUS* (PLATHELMINTHES, CESTODA) В РЫБИНСКОМ ВОДОХРАНИЛИЩЕ: ВЛИЯНИЕ ГИДРОСТРОИТЕЛЬСТВА И ПОТЕПЛЕНИЯ КЛИМАТА

© 2021 г. А. Е. Жохов<sup>a, b, \*</sup>, М. Н. Пугачева<sup>a</sup>

<sup>a</sup>Институт биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, Россия 152742 Ярославская обл., пос. Борок

<sup>b</sup>Лаборатория AquaBioSafe, Тюменский государственный университет, Россия 625003 Тюмень, ул. Володарского, 6

\*e-mail: zhokhov@ibiw.ru

Поступила в редакцию 25.03.2020 г.

После доработки 02.11.2020 г.

Принята к публикации 20.11.2020 г.

Изучена многолетняя динамика (период наблюдений превышает 70 лет) зараженности щуки цестодами *Triaenophorus crassus* и *T. nodulosus* в Рыбинском водохранилище (р. Волга) в сравнительном аспекте. Цестода *T. crassus* – вид-вселенец, проникший в водохранилище вместе с ряпушкой *Coregonus albula* (вторым промежуточным хозяином) из оз. Белое; *T. nodulosus* – местный вид, развивающийся с участием окуня в качестве второго промежуточного хозяина. Потепление климата в Рыбинском водохранилище выразилось в устойчивом росте средней температуры воды. Это привело к постепенному снижению зараженности щуки цестодой *T. crassus* в результате нарушения комплекса сложных экологических связей между паразитом и его хозяевами – снижение численности крупных щук, колебания уровня водохранилища, массовая гибель ряпушки в годы с аномально жарким летом и чередованием у этого короткоциклового вида (возраст от 1+ до 3+) урожайных и неурожайных поколений. Многолетняя динамика зараженности щуки *T. nodulosus* характеризуется стабильно высокими показателями и их незначительными колебаниями. Популяция окуня Рыбинского водохранилища сохраняет высокую численность, устойчивый возрастной состав, что способствуют высокой зараженности *T. nodulosus* как окуня, так и щуки. Цестода *T. crassus* встречается только у крупных щук (длиной 30 см и более), с возрастом зараженность увеличивается; *T. nodulosus* паразитирует преимущественно у молодых щук, начиная с сеголеток, а зараженность крупных щук снижается.

**Ключевые слова:** климатические изменения, многолетняя и возрастная динамика, инвазивный вид, паразиты щуки, *Esox lucius*, *Triaenophorus*, Волга

**DOI:** 10.31857/S0367059721030112

Глобальное потепление и инвазивные виды входят в число наиболее важных угроз для экосистем, но обычно рассматриваются независимо друг от друга. Ожидается, что потепление климата существенно повлияет на биоразнообразие, вызывая изменения в фенологии, генетическом составе и ареалах видов, на взаимодействие видов и экосистемные процессы в целом [1, 2]. Исследования, посвященные связи между этими двумя угрозами, в основном сосредоточены на идее о том, что виды из низких широт, которые адаптированы к более высокой температуре, чем в экосистемах высоких широт, будут лучше приспособлены к условиям в высоких широтах при повышении температуры [3–5]. Напротив, северные холодолюбивые виды, продвинувшиеся на юг в период до потепления климата, при повы-

шении температуры будут проявлять меньшую приспособленность к новым условиям.

В акватории Рыбинского водохранилища потепление климата выразилось по целому ряду признаков. В акватории водохранилища в период потепления среднегодовая температура воздуха повысилась с 3.6 до 4.2°C. До 2000 г. температура интенсивно росла в холодный период, в 2000–2013 гг. ее повышение отмечено также и в теплый период [6]. Увеличение температуры воздуха в зимние месяцы способствовало более раннему очищению акватории водохранилища ото льда. До 1976 г. ледовый покров исчезал в среднем 3 мая, в период с 1976 г. по 2010 г. – 30 апреля, в последнее десятилетие – 26 апреля. Таким образом, средняя продолжительность безледного периода увеличилась с 193 до 213 дней [7]. Потепление климата в Рыбинском водохранилище нашло отражение в

устойчивом росте средней температуры воды, которая повысилась на 3.1°C за 30 лет наблюдений (1976–2005 гг.) [7, 8].

Основную роль в водном балансе водохранилища играет поверхностный сток, дающий 93.6% воды, осадки на зеркало водохранилища дают только 6.4%. Потепление климата привело к изменению циркуляционных процессов в атмосфере и стока рек, подверженных воздействию климатических факторов. В 1976–2010 гг. изменилось внутригодовое перераспределение стока рек бассейна водохранилища – зимний приток увеличился на 20%, а объем весеннего половодья снизился на 3% [7].

В результате потепления климата биота Рыбинского водохранилища обогатилась 15 видами южных вселенцев, из которых 4 вида относятся к зоопланктону [9], 7 – к бентосу [10] и 4 – к рыбам [11].

К числу паразитов, расширивших свой ареал в бассейне Волги в результате гидростроительства, относится цестода *Triaenophorus crassus* Forel, 1868, имеющая гетероксенный жизненный цикл: первый промежуточный хозяин – копеподы, второй – лососевидные рыбы, окончательный хозяин – щука [12]. У цестоды *T. nodulosus* такой же жизненный цикл, как и у *T. crassus*, только вторым промежуточным хозяином для нее служит в основном окунь. Этот вид встречается по всему бассейну Волги – его обширный ареал совпадает с ареалом щуки. Ареал *T. crassus* занимает северную часть ареала щуки [12].

В бассейне Волги *T. crassus* обитал в самой северной его части: в оз. Белое [13] и притоках р. Камы (реки Вятка и Чусовая) [14, 15]. В Рыбинское водохранилище эта цестода проникла из оз. Белое через р. Шексну вместе с европейской ряпушкой *Coregonus albula*, где была впервые обнаружена в 1947 г. [16], однако немного ранее (1943 и 1946 гг.) *T. crassus* был найден выше и ниже Рыбинского водохранилища [17]. Расселяясь в южном направлении, ряпушка достигла Саратовского водохранилища, в котором сейчас является редким видом [18]. Самая южная точка в Волге, куда до начала потепления климата проникла цестода *T. crassus*, – Горьковское водохранилище (р-он г. Волгореченска), где паразит впервые найден в 1977 г. [19, 20]. Есть информация о находке у щуки одного червя *T. crassus* у пос. Климовка (сейчас Саратовское водохр.) [21], но эти данные вызывают сомнения. Европейская ряпушка и цестода *T. crassus* – представители арктического пресноводного комплекса.

Цель настоящей работы – анализ многолетней динамики зараженности щуки цестодами *T. crassus* и *T. nodulosus* в Рыбинском водохранилище в связи с гидростроительством и потеплением климата, а также оценка возрастной динамики зара-

женности щуки этими цестодами в сравнительном аспекте.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Материалом для работы послужили архивные данные Лаборатории экологической паразитологии ИБВВ РАН (пос. Борок) по зараженности щук цестодами за период с 1965 г. по 1981 г. (собранные Б.И. Куперманом), а также данные авторов за период с 1988 г. по 2019 г. Общий период наблюдений превышает 70 лет (с 1943 г. по 2019 г.) с некоторыми перерывами и охватывает весь период существования Рыбинского водохранилища. Для оценки многолетней динамики зараженности щук цестодами *T. crassus* и *T. nodulosus* учитывали крупных рыб со стандартной длиной тела  $483 \pm 83$  мм (среднее  $\pm SD$ , 345–970 мм). Объемы выборок и размер рыб по годам приведены в табл. 1. Для оценки размерной динамики зараженности щук этими паразитами рыбы были разделены на 7 групп по длине тела – от сеголеток до самых крупных рыб. Всего использованы данные по зараженности 837 щук. Зараженность рыб оценивали по экстенсивности инвазии (%) (prevalence), индексу обилия (mean abundance) и интенсивности инвазии (intensity of infection, range). Все данные относятся к Волжскому плесу водохранилища (район пос. Борок и Брейтово). Данные по температуре воды Рыбинского водохранилища с 1947 г. по 2017 г. за июль, август и май–октябрь предоставлены Рыбинской гидрометеобсерваторией.

Индексы обилия паразитов сравнивали с помощью критерия Манна-Уитни (U-test), экстенсивность инвазии – по критерию Пирсона  $\chi^2$  (анализ таблиц сопряженности). Для сравнения средней температуры воды использовали метод однофакторного дисперсионного анализа (ANOVA). Расчеты выполнены с использованием программы STATISTICA v 7.0.

## РЕЗУЛЬТАТЫ

**Динамика температуры воды.** Для анализа динамики температуры воды весь период наблюдений (1947–2017 гг.) разбили на три условных десятилетних периода: 1) до начала потепления (1949–1958 гг.); 2) начало потепления с устойчивым ростом температуры (1976–1985 гг.) и 3) интенсивный рост температуры (2008–2017 гг.). Динамика средней температуры воды за весь теплый сезон с мая по октябрь за три десятилетних периода выглядела следующим образом: первый и второй периоды (13.5 и 14.0°C) по температуре не отличались ( $F = 1.98$ ;  $p = 0.176$ ); второй и третий (14.0 и 15.8°C) отличались существенно ( $F = 28.6$ ;  $p < 0.001$ ); еще большие различия были между пер-

**Таблица 1.** Количество и размер щук из Рыбинского водохранилища, исследованных на зараженность цестодами *T. crassus* и *T. nodulosus*

Показатели	Годы															
	1943*	1946*	1947**	1948**	1956–1958***	1965	1966	1967	1968	1969	1970	1971	1972	1973	1974	
<i>n</i>	15	15	15	20	102	36	53	31	6	39	50	22	31	39	28	
$l \pm SD$	–	–	–	–	47	42 ± ± 5.3	44 ± ± 6.4	45.5 ± ± 6.3	44 ± ± 7.4	46 ± ± 6.5	47.6 ± ± 9.3	51 ± 9	44 ± ± 3.4	45 ± ± 5.6	54 ± ± 11.6	
	Годы															
	1975	1976	1977	1978	1979	1981	1988	1990	1992	1999	2006	2010	2012	2018	2019	
<i>n</i>	18	45	38	51	21	26	19	23	15	10	13	15	16	12	13	
$l \pm SD$	51 ± ± 5.4	49.7 ± ± 10	48 ± ± 6.5	50 ± ± 7.8	48 ± ± 5.6	52 ± 6	54 ± ± 13.5	50.5 ± ± 10	58 ± ± 7.8	49 ± 6	56 ± ± 6.5	51 ± ± 7.1	47 ± ± 7.1	57 ± ± 5.7	49 ± ± 5.1	

Примечание: \* – данные по [27]; \*\* – данные по [10]; \*\*\* – данные по [15, 16]; *n* – количество исследованных рыб;  $l \pm SD$  – стандартная длина рыб, см (среднее ± стандартное отклонение).

вым и третьим периодами (13.5 и 15.8°C) ( $F = 51.7$ ;  $p < 0.001$ ).

Июльская температура воды за первый и второй периоды (18.7 и 19.7°C) также не отличалась ( $F = 1.73$ ;  $p = 0.204$ ); между вторым и третьим периодами наблюдались температурные различия (19.7 и 21.8°C) ( $F = 8.95$ ;  $p = 0.008$ ) и еще большие различия были между периодами до начала потепления и интенсивного роста температуры (18.7 и 21.8°C) ( $F = 13.4$ ;  $p = 0.002$ ). Августовская температура воды показала такую же динамику: первый и второй периоды (18.4 и 19.1°C) не отличались ( $F = 2.32$ ;  $p = 0.145$ ); второй и третий периоды имели отличия (19.1 и 21.0°C) ( $F = 13.7$ ;  $p = 0.002$ ), также как первый и третий (18.4 и 21.0°C) ( $F = 25.9$ ;  $p < 0.001$ ). Эти данные за 69 лет наблюдений показывают отчетливый тренд в сторону роста средней температуры воды в Рыбинском водохранилище как за самые теплые месяцы (июль, август), так и за весь теплый сезон (май–октябрь) (см. рис. 4).

**Размерная динамика зараженности.** Цестода *T. nodulosus* заражает щуку на первом году жизни, как только переходит к хищничеству. Уже в августе–сентябре у сеголеток щуки в кишечнике встречаются молодые цестоды. Экстенсивность инвазии щук быстро возрастает, и щуки крупнее 30 см заражены на 90–100%. Индекс обилия максимален у щук с длиной тела 40–59 см, у более крупных рыб он снижается (рис. 1). Цестода *T. crassus* впервые появляется у щук с длиной тела не менее 30 см. С увеличением размеров рыб их зараженность возрастает и достигает максимальных значений у самых крупных особей (см. рис. 1).

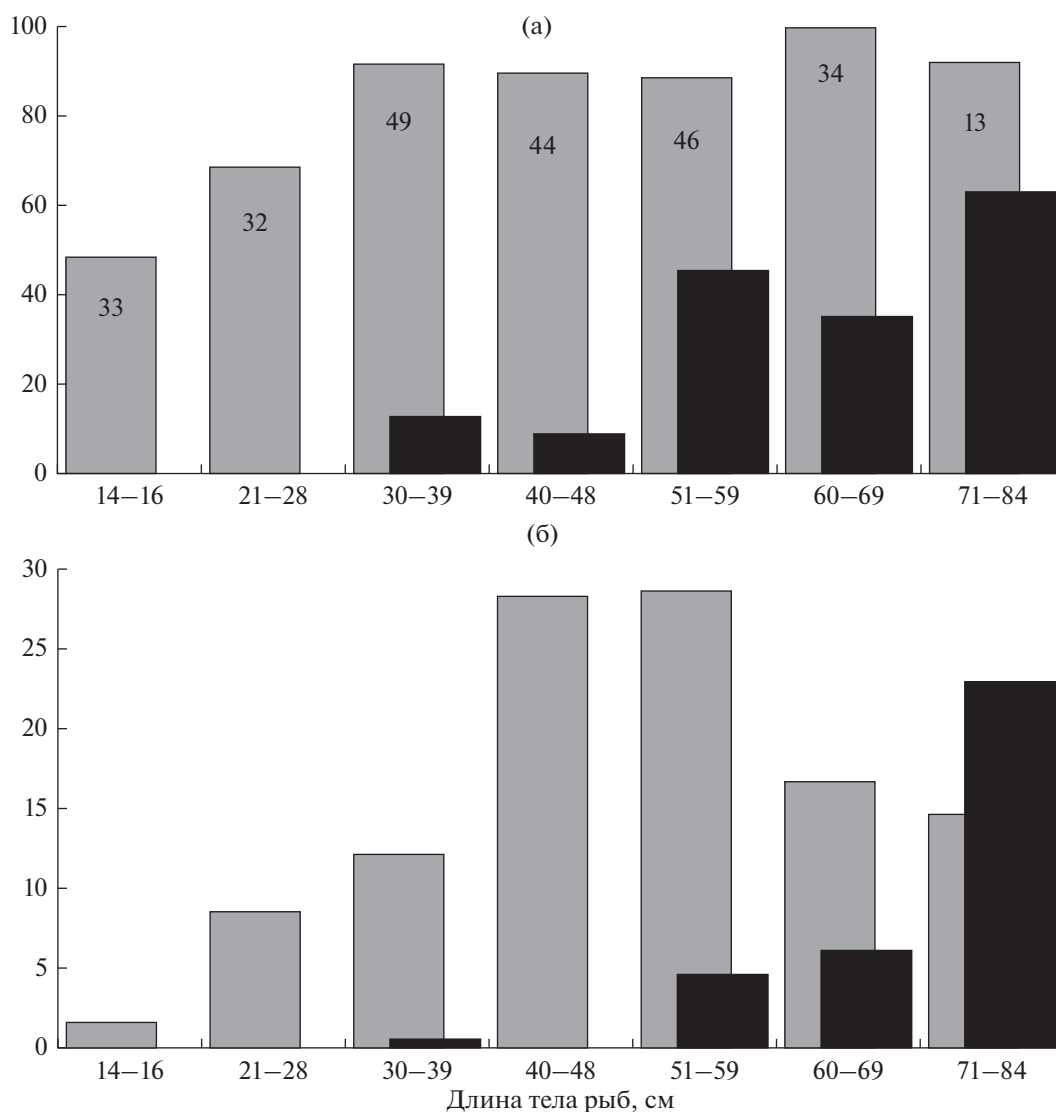
**Многолетняя динамика зараженности.** Зараженность щуки *T. crassus* в начальные годы существования водохранилища (1947–1948 гг.) была самой высокой за весь период наблюдений, одна-

ко в дальнейшем произошло ее снижение (рис. 2). В 1956–1958 гг. Н.А. Изюмова [22, 23] исследовала 102 крупные щуки из разных участков Рыбинского водохранилища и не обнаружила у них *T. crassus*. С 1966 г. по 1971 г. наблюдается подъем зараженности щуки *T. crassus* и вновь резкий спад с 1975 г. по 1978 г. С конца 1980-х годов до 2012 г. отмечен продолжительный, но невысокий подъем зараженности, а с 2018 г. снова произошло ее снижение. Общая многолетняя динамика зараженности щуки *T. crassus* имеет отчетливый тренд в сторону снижения по экстенсивности инвазии ( $\chi^2_{1966, 2012} = 5.75$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.019$ ) и индексу обилия ( $U_{1966, 2012} = 284$ ,  $p = 0.046$ ).

Многолетняя динамика зараженности щуки цестодой *T. nodulosus* выглядит иначе по сравнению с *T. crassus*. В 1947 и 1948 гг. зараженность щук *T. nodulosus* была невысокой, но в дальнейшем быстро выросла (рис. 3). Экстенсивность инвазии с 1965 г. по 2019 г. сохранялась высокой (80–100%), снижаясь лишь в отдельные годы до 60–70%. Индекс обилия в среднем не превышал 20 экз. на рыбу, хотя в отдельные годы (1966, 1976, 1977) резко возрастал до 30–50 экз. на рыбу (см. рис. 3). В целом за весь период наблюдений сохранялся стабильно высокий уровень зараженности щуки *T. nodulosus* без существенных колебаний, что подтверждается отсутствием значимых отличий как по экстенсивности инвазии ( $\chi^2_{1965, 2019} = 0.16$ ,  $df = 1$ ,  $p = 0.698$ ), так и индексу обилия ( $U_{1965, 2019} = 496$ ,  $p = 0.638$ ).

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Цестода *T. crassus* как вид-вселенец в Рыбинском водохранилище всегда была малочисленным паразитом щуки по сравнению с *T. nodulosus*.



**Рис. 1.** Размерная динамика зараженности щуки цестодой *Triaenophorus nodulosus* (серые столбики) и *T. crassus* (черные столбики); а – экстенсивность инвазии, %; б – индекс обилия (экз.). Цифры в серых столбиках – объем выборки щук.

По нашим данным, *T. crassus* встречается только у крупных щук (длиной 30 см и более) и с возрастом зараженность увеличивается. Объясняется это тем, что ряпушка (второй промежуточный хозяин *T. crassus*) как пелагический вид держится в толще воды вдали от берегов. Крупные щуки после нереста избегают хорошо прогретых мелководий и уходят на глубоководные участки водохранилища, где температура воды ниже [24]. Ряпушка – представитель арктического комплекса, вид холодолюбивый, также избегает теплых мелководий: мелкие особи держатся в поверхностных слоях воды, крупные особи, хуже переносящие летний прогрев воды, обитают в придонных слоях воды [25]. Зараженность ряпушки плероцеркоидами *T. crassus* с возрастом увеличивается. По данным Б.И. Купермана [26], в оз. Белое ряпушка в возрасте 1 года была заражена на 11%, в воз-

расте 3–4 лет – на 69%. Роль ряпушки в питании щуки невелика [24], однако в отдельные годы спектр предпочитаемых жертв может меняться. Преимущественное заражение *T. crassus* именно крупных щук ранее отмечено и другими авторами [20, 27].

Зараженность окуня плероцеркоидами *T. nodulosus* с увеличением возраста сначала растет, а потом снижается у крупных рыб. Наиболее сильно заражены молодые окуни в возрасте от 0+ до 2+ [28]. Мелкие щуки-сеголетки (длиной 10–20 см) и молодые щуки в летние месяцы постоянно держатся в прибрежной зоне на глубинах 1–1.5 м, где интенсивно питаются молодью различных видов рыб, при этом основу их питания составляет молодь окуня, в том числе сеголетки (42–73%) [24]. Все эти факторы способствуют очень раннему и сильному заражению щук *T. nodulosus*. Крупные

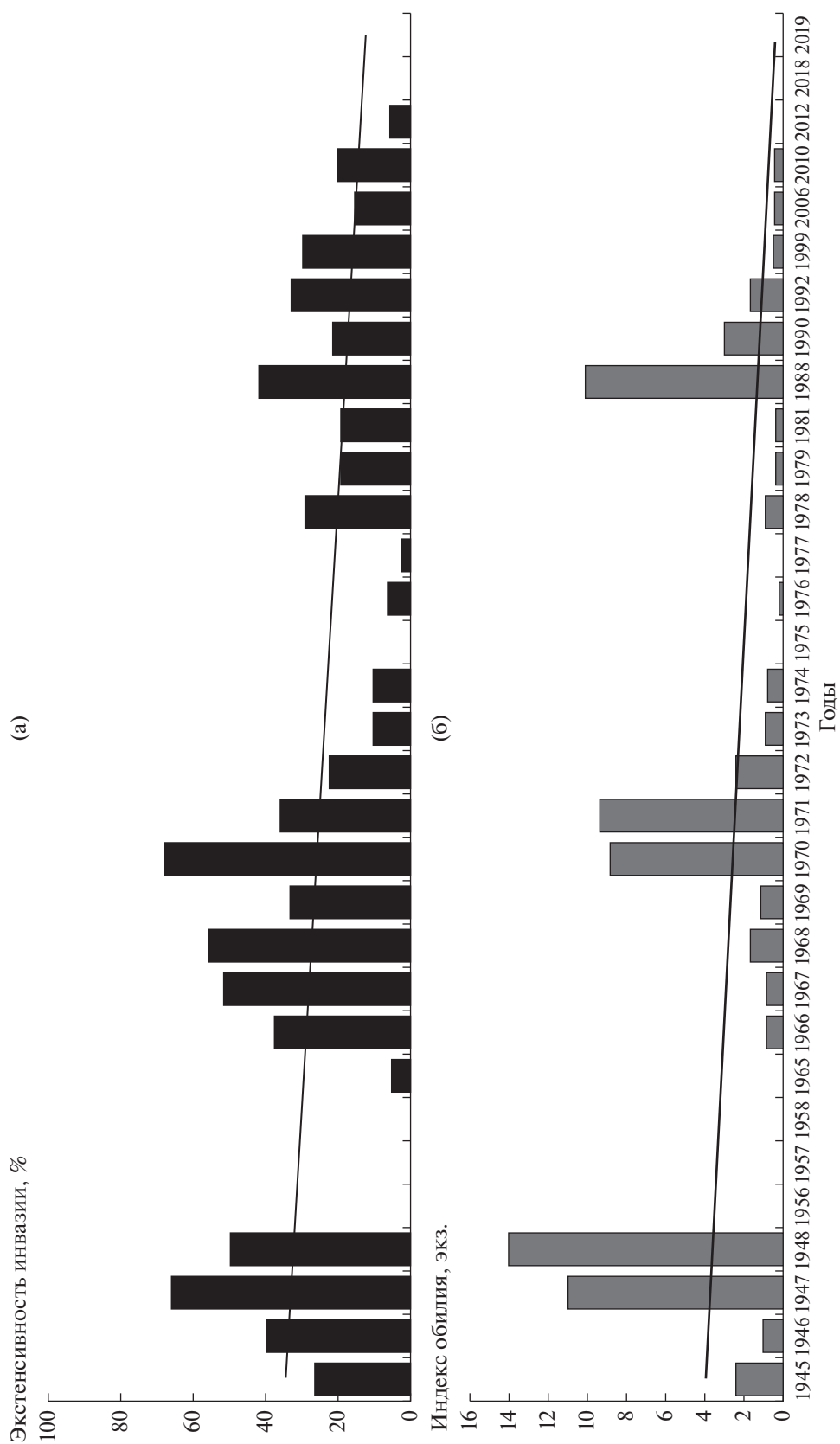


Рис. 2. Многолетняя динамика зараженности щуки cestодой *T. stizzius* в Рыбинском водохранилище: а — экстенсивность инвазии; б — индекс обилия.

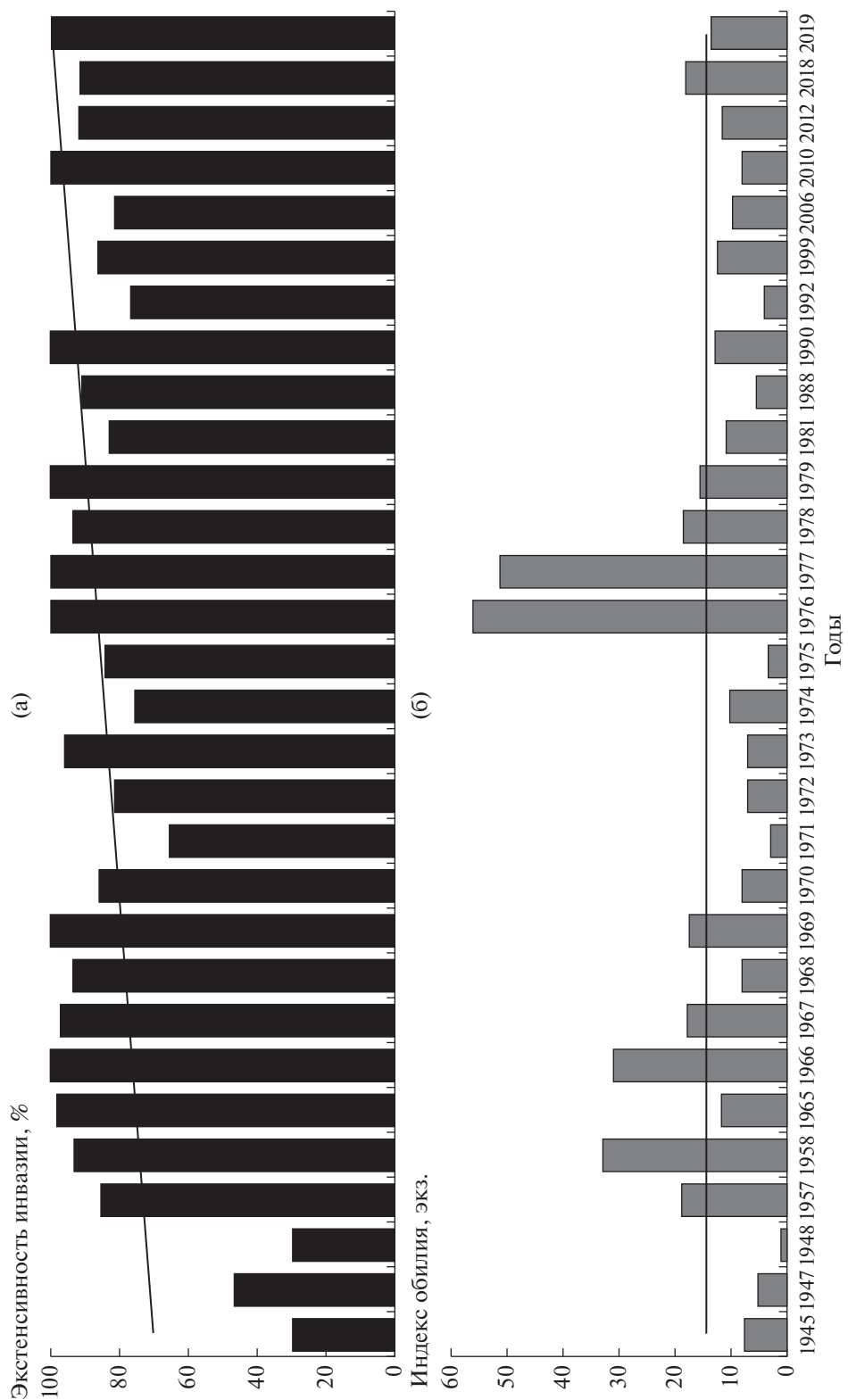


Рис. 3. Многолетняя динамика зараженности щуки цестодой *T. podiosus* в Рыбинском водохранилище: а – экстенсивность инвазии; б – индекс обилия.

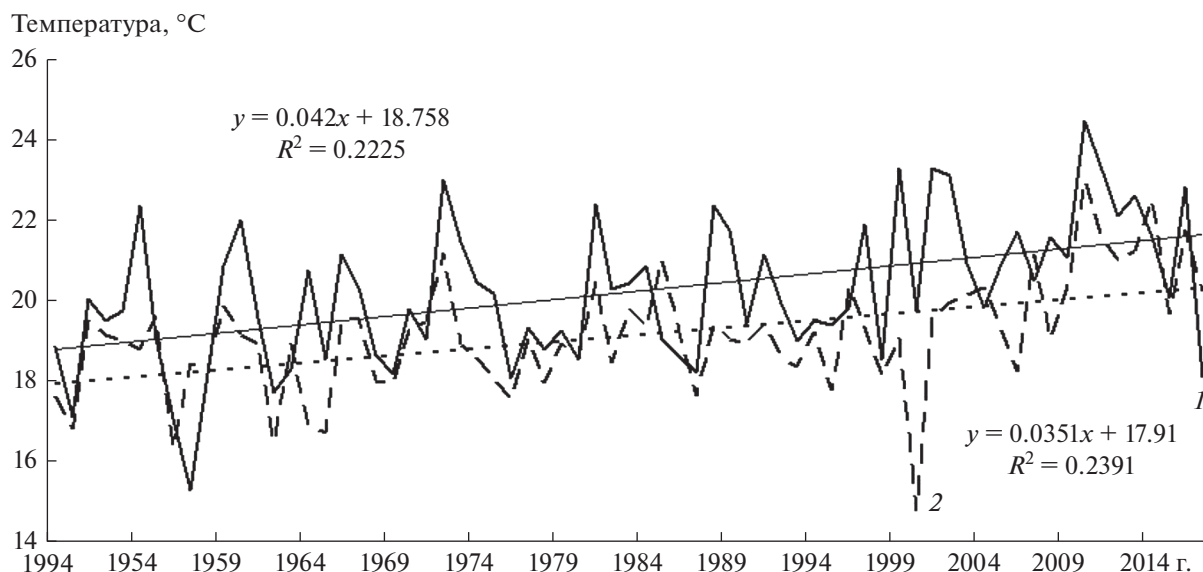


Рис. 4. Многолетние изменения средней температуры воды Рыбинского водохранилища: температура поверхностного слоя в июле (1) и августе (2).

щуки (длиной 70–100 см), обитающие в глубоководной зоне, переходят на потребление крупной добычи [24], что приводит к снижению их зараженности *T. nodulosus*.

Причиной появления европейской ряпушки в Рыбинском водохранилище стало изменение гидрологического режима этого участка Волги и превращение его в слабопроточное озеро. Только после создания водохранилища ряпушка как озерный вид нашла здесь для себя подходящие условия обитания, однако ее численность никогда не достигала промыслового уровня [25]. Многолетняя динамика зараженности щуки цестодой *T. crassus* характеризуется периодическими подъемами и спадами, что обусловлено колебаниями численности ряпушки — ее промежуточного хозяина.

К факторам, лимитирующим численность ряпушки, относятся морфометрия и уровенный режим водохранилища, а также температура [25]. Водохранилище имеет очень большие площади мелководий. Ряпушка откладывает икру осенью на чистых, незаиленных песчаных и каменистых грунтах. Ежегодно с октября по март происходит понижение уровня водохранилища на 3–3.5 м, осушаются пригодные для нереста ряпушки субстраты, что приводит к дефициту нерестовых площадей. Поэтому для многолетней динамики численности ряпушки характерны резкие колебания, обусловленные чередованием урожайных и неурожайных поколений. Возрастной и размерный состав ряпушки Рыбинского водохранилища в связи с коротким жизненным циклом (возраст от 1+ до 3+) постоянно изменяется: в отдельные годы популяция состоит то почти из одних сеголеток, то из двухлеток с высокой долей трехлеток.

Как холодолюбивый вид ряпушка чувствительна к повышению температуры воды. Потепление климата в Рыбинском водохранилище выразилось в устойчивом росте температуры воды с 1976 г. (рис. 4), который стал наиболее интенсивным в 2000-е годы [7]. Средняя температура воды водохранилища повысилась на 3.1°C за 30 лет наблюдений (1976–2005 гг.). Наибольшая скорость повышения приходилась на июль [8]. Средние многолетние значения температуры воды за июль–август заметно выросли: в 1951–1960-е гг. они составляли 19.6–18.9°C, в 1981–1990-е гг. — 20.0–18.7°C, в 2001–2010-е гг. — 21.7–19.8°C [7]. Годы с высокой летней температурой губительны для ряпушки. После аномально жаркого лета 1972 г. (температура воды в июле–августе была 23 и 21.2°C соответственно) наблюдалась массовая гибель ряпушки [25], что привело к снижению зараженности щуки *T. crassus* в последующие годы (см. рис. 2). Подобная картина, вероятно, наблюдалась после жары 2010 г. (температура воды в июле–августе была 24.5–23°C) и 2011 г. (23.3–21.6°C) (см. рис. 2). Однако полное отсутствие *T. crassus* у щуки, по крайней мере в Волжском плесе водохранилища в 1956–1958 гг. (см. рис. 2), не связано с температурным фактором, так как эти годы не были аномально жаркими. В годы с высокой температурой, когда прогревается вся толща воды, цветут сине-зеленые водоросли и возникает дефицит кислорода, погибают наиболее крупные особи ряпушки [25], сильно зараженные личинками *T. crassus*.

Причина резких колебаний зараженности щуки *T. crassus* может быть связана не только с гибелью ряпушки в аномально жаркие годы, но и в

большей степени с непостоянством возрастного состава ее популяции. Когда в популяции преобладают слабо зараженные сеголетки, зараженность щуки *T. crassus* будет снижаться, так как нарушается передача паразита по пищевой цепи. Еще одна причина этого – снижение численности крупных щук и преобладания особей младших возрастных групп. По данным ихтиологов, важным фактором снижения численности крупных щук в водоеме является троллинг – способ любительского лова, эффективно применяемый для массового отлова щук на больших глубинах. И все же основной причиной изменения размерно-возрастной структуры популяции щуки в 2000-е гг. считается повышение температуры воды, вызванное климатическими изменениями [29].

Многолетняя динамика зараженности щуки *T. nodulosus* характеризуется стабильностью и незначительными колебаниями. В период наполнения водохранилища (1941–1947 гг.), когда экологические и трофические связи между компонентами биоценоза только формировались, зараженность щуки была низкой (см. рис. 3). В это время взрослая форма *T. nodulosus* паразитировала, кроме щуки, у судака и налима; вторым промежуточным хозяином *T. nodulosus*, помимо окуня, были ерш, судак, налим и уклейка [16]. В 1960-е годы окончательным хозяином *T. nodulosus* осталась только щука, круг промежуточных хозяев сократился до трех видов – окунь, ерш, налим [22]. Позднее и до настоящего времени основным вторым промежуточным хозяином *T. nodulosus* в водохранилище служит окунь, крайне редко – ерш. Популяция окуня Рыбинского водохранилища сохраняет стабильно высокую численность, а ее дифференциация на две экологические формы (прибрежную и глубинную) – залог устойчивого многолетнего функционирования популяции [30]. Стабильный возрастной состав и численность популяции окуня способствуют неизменно высокой зараженности *T. nodulosus* как окуня, так и щуки.

Многолетняя динамика зараженности щуки цестодой *T. crassus* характеризуется резкими подъемами и спадами и имеет отчетливый тренд в сторону снижения. В 2018 и 2019 гг. мы не нашли в Волжском плесе у щук этой цестоды, что может быть свидетельством очередного резкого снижения зараженности щуки или исчезновения цестоды из водохранилища. В водохранилищах, расположенных ниже Рыбинского, *T. crassus*, вероятно, исчез, учитывая низкую численность ряпушки в них [18, 31]. “Синантропный” очаг триэнофороза, вызываемого *T. crassus*, существовал в Горьковском водохранилище: он поддерживался не ряпушкой, а форелью, сбегавшей из садков Волгореченского рыбхоза [20]. Современная информация об этом очаге отсутствует. Рассматривая общую ситуацию с *T. crassus* в водохранилищах Волги, можно сказать, что этот северный все-

нец и ранее не имел широкого распространения в Волге, а сейчас “сдает завоеванные ранее позиции” и отступает на север. Состояние популяции второго вида (*T. nodulosus*) остается стабильным, что подтверждается высокой зараженностью щуки за длительный период наблюдений.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенное нами исследование многолетней (более 70 лет) динамики зараженности щуки двумя видами цестод в Рыбинском водохранилище выявило отчетливый тренд снижения зараженности одним из них – *Triaenophorus crassus*. Этот паразит – северный вселенец, который проник в водохранилище в начальный период его наполнения вместе со своим промежуточным хозяином – ряпушкой. Второй паразит *T. nodulosus* – местный вид, развивающийся с участием окуня, сохраняет стабильно высокие показатели зараженности щуки без резких колебаний. Появление *T. crassus* в водохранилище обусловлено зарегулированием стока и превращением данного участка Волги в слабопроточное озеро. Причина резких колебаний зараженности щуки цестодой *T. crassus* и ее общего постепенного снижения связана с глобальным потеплением, которое в Рыбинском водохранилище выразилось в устойчивом росте средней температуры воды на 3.1°C за 30 лет наблюдений. Для *T. crassus* следствием глобального потепления стало нарушение комплекса сложных экологических связей между паразитом и его хозяевами (снижение численности крупных щук, колебания уровня водохранилища, массовая гибель ряпушки и чередование ее урожайных и неурожайных поколений), в результате которого вид, вероятно, выпал из фауны водохранилища.

Работа выполнена в рамках государственного задания Минобрнауки (АААА-А18-118012690100-5), а также при поддержке Правительства Тюменской области в рамках проекта Западно-Сибирского межрегионального научно-образовательного центра № 89-ДОН (2).

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов. Были соблюдены национальные и внутриорганизационные принципы планирования и проведения исследований с использованием животных.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. Walther G.-R., Post E., Convey P. et al. Ecological responses to recent climate change // Nature. 2002. V. 416. P. 389–395.
2. Root T.L., Price J.T., Hall K.R. et al. Fingerprints of global warming on animals and plants // Nature. 2003. V. 421. P. 57–60.
3. Юнчис О.Н. Возможные изменения паразитофауны рыб при глобальном потеплении // Проблемы ихтиопатологии в начале XXI века: Сб. научн. тру-



- дов ГосНИОРХ. С.-Петербург, 2009. Вып. 338. С. 240–246.
4. *Hellmann J.J., Byers J.E., Bierwagen B.G., Dukes J.S.* Five potential consequences of climate change for invasive species // *Conservation Biology*. 2008. V. 22. № 3. P. 534–543. <https://doi.org/10.1111/j.1523-1739.2008.00951.x>
  5. *Marcogliese D.J.* The impact of climate change on the parasites and infectious diseases of aquatic animals // *Rev. Sci. Tech. Off. Int. Epiz.* 2008. V. 27. № 2. P. 467–484.
  6. *Литвинов А.С., Законнова А.В., Поддубный С.А.* Климат и гидрологический режим // Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века / Ред. Лазарева В.И. М.: РАН, 2018. С. 32–50.
  7. *Литвинов А.С., Законнова А.В.* Экологические условия в Рыбинском водохранилище при потеплении климата // *Географический вестник*. 2014. № 2(29). С. 41–45.
  8. *Литвинов А.С., Роцупко В.Ф.* Многолетние изменения элементов гидрометеорологического режима Рыбинского водохранилища // *Метеорология и гидрология*. 2010. № 7. С. 65–75.
  9. *Лазарева В.И.* Зоопланктон // Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века / Ред. Лазарева В.И. М.: РАН, 2018. С. 317–324.
  10. *Шербина Г.Х., Перова С.Н., Пряничникова Е.Г.* Донные виды-вселенцы // Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века / Ред. Лазарева В.И. М.: РАН, 2018. С. 324–329.
  11. *Боровикова Е.А., Герасимов Ю.В., Карабанов Д.П.* Рыбы // Структура и функционирование экосистемы Рыбинского водохранилища в начале XXI века / Ред. Лазарева В.И. М.: Ин-т биологии внутр. вод им. И.Д. Папанина РАН, 2018. С. 329–339.
  12. *Куперман Б.И.* Ленточные черви рода *Triaenophorus* – паразиты рыб. Л.: Наука, 1973. 207 с.
  13. *Петрушевский Г.К.* О заболевании рыб Белого озера // *Изв. ВНИОРХ*. 1957. Т. 42. С. 278–282.
  14. *Гревецва М.А.* Систематический обзор гельминтов рыб бассейна реки Вятки // *Труды Кировского с.-х. ин-та*. Пермь, 1976. Т. 12. С. 64–71.
  15. *Костарев Г.Ф.* Паразитофауна рыб реки Чусовой // *Учен. зап. Пермского госуниверситета*. 1969. Т. 179. С. 230–238.
  16. *Столяров В.П.* Динамика паразитофауны промысловых рыб Рыбинского водохранилища // *Труды Ленинградского о-ва естествоиспытателей*. 1954. Т. 72. Вып. 4. С. 160–187.
  17. *Столяров В.П.* Паразитарные болезни рыб Верхней Волги на участке Ярославской и Калининской областей // *Записки Ленинградского с.-х. ин-та*. 1955. Вып. 9. С. 180–201.
  18. *Ермолин В.П.* Состав ихтиофауны Саратовского водохранилища // *Вопросы ихтиологии*. 2010. Т. 50. № 2. С. 280–284. [*Ermolin V.P.* Composition of the ichthyofauna of the Saratov Reservoir // *J. Ichthyology*. 2010. V. 52. № 2. P. 211–215.] <https://doi.org/10.1134/S0032945210020098>
  19. *Соломатова В.П.* Триенофороз лососевых при индустриальных методах выращивания // VII Всес. совещ. по паразитам и болезням рыб. Л.: Наука, 1979. С. 103–104.
  20. *Воронин В.Н., Чернышева Н.Б., Стрельбицкая И.Н.* Характеристика очага триенофороза форели и меры борьбы с заболеванием в условиях садкового выращивания // *Проблемы паразитологии и болезней рыб в современных индустриальных рыбо-водных хозяйствах: Сб. научн. трудов ГосНИОРХ*. С.-Петербург, 1992. Вып. 311. С. 9–22.
  21. *Богданова Е.А., Никольская Н.П.* Паразитофауна рыб Волги до зарегулирования стока // *Паразитофауна рыб бассейна р. Волги и вопросы загрязнения Пермского водохранилища* / *Изв. ГосНИОРХ*. 1965. Т. 60. С. 5–110.
  22. *Изюмова Н.А.* К вопросу о динамике паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища // *Труды ИБВ АН СССР*. 1959. Вып. 2(5). С. 174–190.
  23. *Изюмова Н.А.* Сезонная динамика паразитофауны рыб Рыбинского водохранилища (щука, синец, густера) // *Труды ИБВ АН СССР*. 1960. Вып. 3(6). С. 284–299.
  24. *Герасимов Ю.В., Иванова М.Н., Свирская А.Н.* Щука // *Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология*. Ярославль: Филигрань, 2015. С. 184–198.
  25. *Герасимов Ю.В., Боровикова Е.А., Столбунов И.А.* Ряпушка // *Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология*. Ярославль: Филигрань, 2015. С. 157–169.
  26. *Куперман Б.И.* Экологический анализ цестод рыб водоемов Волго-Балтийской системы // *Труды ИБВВ АН СССР*. 1979. Вып. 38(41). С. 133–159.
  27. *Иешко Е.П., Аникиева Л.В., Лебедева Д.И., Ильмаст Н.В.* Особенности популяционной биологии цестод рода *Triaenophorus* в естественных и техногенно трансформированных водоемах // *Паразитология*. 2012. Т. 46. № 6. С. 434–443.
  28. *Евланов И.А.* Распределение и механизм регуляции плероцеркоидов *Triaenophorus nodulosus* (Cestoda, Triaenophoridae) // *Паразитология*. 1987. Т. 21. № 5. С. 654–658.
  29. *Герасимов Ю.В., Иванова М.Н., Свирская А.Н.* Пространственное распределение и структура популяции щуки *Esox lucius* Рыбинского водохранилища в период потепления климата // *Вопросы ихтиологии*. 2018. Т. 58. № 1. С. 31–44. <https://doi.org/10.1134/S0032945218010058>
  30. *Герасимов Ю.В., Иванова М.Н., Столбунов И.А., Павлов Д.Д.* Окунь // *Рыбы Рыбинского водохранилища: популяционная динамика и экология*. Ярославль: Филигрань, 2015. С. 331–348.
  31. *Шакирова Ф.М., Северов Ю.А.* Видовой состав ихтиофауны Куйбышевского водохранилища // *Вопросы ихтиологии*. 2014. Т. 54. № 5. С. 520–532. [*Shakirova F.M., Severov Y.A.* Species composition of ichthyofauna of the Kuibyshev reservoir // *J. Ichthyology*. 1914. V. 54. № 8. P. 513–525.] <https://doi.org/10.1134/S0032945214050099> <https://doi.org/10.7868/S0042875214050105>