

**ВОЗРАСТНАЯ ДИНАМИКА ЗАРАЖЁННОСТИ ГЕЛЬМИНТАМИ  
ДЛИННОКРЫЛОЙ ШИРОКОЛОБКИ  
*COTTOCOMEPHORUS INERMIS* (COTTIDAE)**

© 2020 г. Д. Р. Балданова<sup>1, \*</sup>, Т. Р. Хамнуева<sup>1</sup>, М. Ц. Цырендылыкова<sup>1, 2</sup>,  
В. В. Коновалова<sup>1, 2</sup>, Ж. Н. Дугаров<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Институт общей и экспериментальной биологии Сибирского отделения РАН – ИОЭБ СО РАН, Улан-Удэ, Россия

<sup>2</sup>Байкальский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – БайкалНИРО, Улан-Удэ, Россия

\*E-mail: darima\_baldanova@mail.ru

Поступила в редакцию 15.04.2019 г.

После доработки 03.07.2019 г.

Принята к публикации 05.07.2019 г.

Впервые приводятся данные о заражённости гельминтами длиннокрылой широколобкой *Cottocomephorus inermis* Баргузинского залива (оз. Байкал). Всего обнаружены восемь видов паразитов, относящихся к пяти классам. Выявлены различия в составе гельминтофауны длиннокрылой широколобкой разного возраста.

**Ключевые слова:** длиннокрылая широколобка *Cottocomephorus inermis*, гельминты, Nematoda, Cestoda, возраст хозяина, Байкал.

**DOI:** 10.31857/S0042875220020022

Длиннокрылая широколобка *Cottocomephorus inermis* – эндемик Байкала, распространённый во всех районах открытой части озера в диапазоне глубин от 10–15 до 1000 м (Талиев, 1955). Этот придонно-пелагический вид является важным элементом пелагической трофической системы Байкала: молодь составляет пищу омуля *Coregonus migratorius*, а взрослые особи – сига *Coregonus baicalensis*, осетра *Acipenser baerii* и байкальской нерпы *Phoca sibirica* (Сиделева, Козлова, 1989). Среди байкальских пелагических рыб экология и биология длиннокрылой широколобки наименее изучены, что связано с трудностью сбора: вид редко встречается в траловых и сетных уловах (Дзюба и др., 2000). Это касается и изученности паразитофауны длиннокрылой широколобки. Известны всего две работы, в которых рассматривается фауна её паразитов: исследованы 18 экз. из северного Байкала и Малого моря (Заика, 1965) и 15 экз. из Лиственничного залива (Русинек, 2007).

Цель данной работы – изучить видовой состав гельминтов длиннокрылой широколобки в нерестовый период в Баргузинском заливе и выявить изменения заражённости гельминтами в размерно-возрастном ряду хозяина.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Длиннокрылая широколобка была отловлена в Баргузинском заливе (53°27' с.ш. 108°45' в.д.) ставными жаберными сетями в апреле 2018 г. на глубине 50–100 м. Рыб заморозили, доставили в лабораторию и исследовали с использованием общепринятых паразитологических методик (Быховская-Павловская, 1985). Измеряли стандартную длину (*SL*), возраст определяли по отолитам (Правдин, 1966). Для оценки варьирования длины тела рыб использован коэффициент вариации (*CV*). Видовую идентификацию паразитов проводили с использованием определителей (Определитель ..., 1985, 1987). Всего исследовали 118 особей.

Для количественной оценки заражённости использовали показатели экстенсивности инвазии (*ЭИ*, %), интенсивности инвазии, представленной лимитами (*ИИ*, экз.) и индекса обилия (*ИО*, экз.) (Bush et al., 1997); данные представлены в виде среднего значения и его стандартной ошибки ( $M \pm s.e.$ ). Распределение паразитов отклоняется от нормального, поэтому использован модуль “Непараметрическая статистика”. Сравнение заражённости разных возрастных групп длиннокрылки отдельными видами гельминтов по индексу обилия проводили с помощью непараметрического критерия Манна–Уитни.

**Таблица 1.** Показатели заражённости гельминтами длиннокрылой широколобкой *Cottocomphorus inermis* ( $M \pm s.e.$ )

Таксон	ЭИ, %	ИИ, экз.	ИО
I. Monogenea			
1. <i>Gyrodactylus baicalensis</i> Bogolepova, 1950	7.63 ± 2.65	1–61	1.57 ± 0.74
II. Cestoda			
2. <i>Triaenophorus nodulosus</i> (Pallas, 1781)	8.50 ± 2.78	1–22	0.42 ± 0.20
3. <i>Proteocephalus longicollis</i> (Zeder, 1800)	41.50 ± 4.93	1–104	6.20 ± 1.44
III. Trematoda			
4. <i>Crepidostomum baicalensis</i> Layman, 1933	0.85 ± 0.92	11	0.09 ± 0.09
IV. Nematoda			
5. <i>Comphoronema werestschagini</i> Layman, 1933	22.90 ± 4.20	1–37	1.75 ± 0.46
6. <i>Ichthyobronema hamulatum</i> (Moulton, 1931)	4.24 ± 2.02	1–31	0.80 ± 0.25
7. <i>Contracaecum osculatum baicalensis</i> Mozgovoi et Ryjikov, 1950	60.20 ± 4.51	1–22	2.95 ± 0.43
V. Acanthocephala			
8. <i>Echinorhynchus salmonis</i> Müller, 1784	2.54 ± 1.60	1	0.03 ± 0.02

**Примечание.** ЭИ – экстенсивность инвазии, ИИ – интенсивность инвазии, ИО – индекс обилия; здесь и в табл. 2:  $M \pm s.e.$  – среднее значение и его стандартная ошибка.

Для анализа различий экстенсивности инвазии использован точный критерий Фишера.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Длина исследованных особей длиннокрылой широколобкой варьировала в пределах 61–131 ( $96 \pm 1.9$ ) мм, среди них преобладали рыбы  $SL$  71–80 мм (17.0%) и 110–120 мм (21.2%). Масса особей варьировала в пределах 1.9–26.1 ( $10.4 \pm \pm 0.66$ ) г. Выборка представлена рыбами в возрасте от 1 до 3 лет, с преобладанием 2-годовиков. Годовики имели  $SL$  61–108 мм ( $CV$  12.4), особи в возрасте 2 года – 75–124 мм ( $CV$  10.8), 3 года – 112–131 мм ( $CV$  4.9). Соотношение самцы : самки составило 1.79 : 1.00.

У длиннокрылой широколобкой обнаружены восемь видов паразитов, относящихся к пяти классам: Monogenea, Cestoda, Trematoda, Nematoda и Acanthocephala (табл. 1); из них три эндемичных вида и один эндемичный подвид (50%). Доминантным видом по индексу обилия является *Proteocephalus longicollis*, субдоминантными видами – *Contracaecum osculatum baicalensis*, *Comphoronema werestschagini* и *Gyrodactylus baicalensis*; обычными – *Triaenophorus nodulosus* и *Ichthyobronema hamulatum*, редкими – *Crepidostomum baicalensis* и *Echinorhynchus salmonis*. Доминанты по экстенсивности инвазии – *C. o. baicalensis*, *P. longicollis* и *C. werestschagini*; обычные виды – *T. nodulosus*, *G. baicalensis* и *I. hamulatum*, редкие – *E. salmonis* и *C. baicalensis*. Распределение большинства доминантных, субдоминантных и обычных видов подчиняется негативно-биномиальному распределению, редких видов – случайному.

В составе гельминтофауны годовиков обнаружены четыре вида, наиболее сильно они заражены *P. longicollis* (табл. 2). У рыб в возрасте 2 года зарегистрированы семь видов гельминтов, по ЭИ доминирует *C. o. baicalensis*, по ИО – *P. longicollis*. Заражённость всеми видами паразитов, кроме редких видов, значительно увеличивается, она достоверно выше для *G. baicalensis*, *T. nodulosus*, *P. longicollis* ( $p < 0.05$ ), *C. werestschagini* и *C. o. baicalensis* ( $p < 0.001$ ). У рыб в возрасте 3 года отмечены шесть видов гельминтов. По сравнению с 2-годовиками доля заражённых рыб всеми видами увеличивается, однако достоверные различия показателей ЭИ ( $p < 0.001$ ) и ИО ( $p < 0.05$ ) выявлены только для *C. o. baicalensis*.

По данным Талиева (1955), нерест длиннокрылой широколобкой проходит в феврале–марте под льдом на глубине 10–40 м; по другим данным (Рыбы ..., 2007), – в марте–апреле на глубинах от 10 до 50–80 м. Наша выборка собрана 4 апреля, т.е. в конце нерестового периода. Многие рыбы имели гонады IV–V стадии зрелости.

Различия в паразитофауне отражают изменения в питании хозяина. Сведения о качественном составе пищевого комка длиннокрылой широколобкой впервые приводит Базикалова с соавторами (1937). Отрывочные данные о питании в разных районах Байкала в разные сезоны года имеются в работе Талиева (1955) и ряде других публикаций. В них количественные показатели состава пищи указаны в основном для разновозрастных рыб. По данным Сорокина и Сорокиной (1988), основу пищи молоди длиннокрылой широколобкой составляет мезозоопланктон, в основном *Epischura baicalensis* (97–100% массы); пища взрослых особей преимущественно состоит из

**Таблица 2.** Заражённость гельминтами особей длиннокрылой широколобки *Cottocomephorus inermis* разного возраста ( $M \pm s.e.$ )

Вид	Возраст, лет (число рыб, экз.)			Уровень значимости различий ( $p$ )	
	1 (47)	2 (54)	3 (27)	1–2	2–3
<i>Gyrodactylus baicalensis</i>	$\frac{0}{0}$	$\frac{11.1 \pm 4.3}{0.8 \pm 0.4}$	$\frac{17.7 \pm 9.3}{8.4 \pm 4.8}$	<b>0.020</b>	$\frac{0.36}{0.363}$
	$\frac{0}{0}$	$\frac{3.7 \pm 2.6}{0.6 \pm 0.4}$	$\frac{23.5 \pm 10.3}{0.8 \pm 0.5}$	<b>0.020</b>	$\frac{0.19}{0.200}$
<i>Trienophorus nodulosus</i>	$\frac{0}{0}$	$\frac{3.7 \pm 2.6}{0.6 \pm 0.4}$	$\frac{23.5 \pm 10.3}{0.8 \pm 0.5}$	<b>0.020</b>	$\frac{0.19}{0.200}$
	$\frac{0}{0}$	$\frac{0.6 \pm 0.4}{0.6 \pm 0.4}$	$\frac{0.8 \pm 0.5}{0.8 \pm 0.5}$	<b>0.019</b>	$\frac{0.19}{0.200}$
<i>Proteocephalus longicollis</i>	$\frac{16.7 \pm 5.4}{4.6 \pm 2.5}$	$\frac{37.0 \pm 6.6}{7.8 \pm 2.2}$	$\frac{47.1 \pm 12.1}{5.7 \pm 2.4}$	<b>0.021</b>	$\frac{0.19}{0.540}$
	$\frac{4.6 \pm 2.5}{2.1 \pm 2.1}$	$\frac{7.8 \pm 2.2}{0}$	$\frac{5.7 \pm 2.4}{0}$	<b>0.027</b>	$\frac{0.540}{0.763}$
<i>Crepidostomum baicalensis</i>	$\frac{2.1 \pm 2.1}{0.2 \pm 0.2}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0.470}{0.643}$	$\frac{0.763}{0.424}$
	$\frac{0}{0}$	$\frac{48.2 \pm 6.8}{2.1 \pm 0.5}$	$\frac{58.8 \pm 12.0}{5.4 \pm 2.5}$	<b>0.001</b>	$\frac{0.361}{0.331}$
<i>Comephoronema werestschagini</i>	$\frac{0}{0}$	$\frac{48.2 \pm 6.8}{2.1 \pm 0.5}$	$\frac{58.8 \pm 12.0}{5.4 \pm 2.5}$	<b>0.001</b>	$\frac{0.361}{0.331}$
	$\frac{0}{0}$	$\frac{2.1 \pm 0.5}{5.6 \pm 2.0}$	$\frac{5.4 \pm 2.5}{11.8 \pm 7.8}$	$\frac{0.160}{0.103}$	$\frac{0.367}{0.439}$
<i>Ichthyobronema hamulatum</i>	$\frac{0}{0}$	$\frac{5.6 \pm 2.0}{0.3 \pm 0.2}$	$\frac{11.8 \pm 7.8}{0.1 \pm 0.1}$	$\frac{0.160}{0.103}$	$\frac{0.367}{0.439}$
	$\frac{0}{0}$	$\frac{0.3 \pm 0.2}{0.3 \pm 0.2}$	$\frac{0.1 \pm 0.1}{0.1 \pm 0.1}$	$\frac{0.160}{0.103}$	$\frac{0.367}{0.439}$
<i>Contracecum osculatum baicalensis</i>	$\frac{6.3 \pm 3.5}{0.1 \pm 0.1}$	$\frac{81.5 \pm 5.3}{4.3 \pm 0.7}$	$\frac{94.1 \pm 5.7}{6.4 \pm 1.3}$	<b>0.001</b>	<b>0.001</b>
	$\frac{0.1 \pm 0.1}{2.1 \pm 2.1}$	$\frac{4.3 \pm 0.7}{3.7 \pm 2.6}$	$\frac{6.4 \pm 1.3}{0}$	<b>0.001</b>	<b>0.049</b>
<i>Echinorhynchus salmonis</i>	$\frac{2.1 \pm 2.1}{0.02 \pm 0.02}$	$\frac{3.7 \pm 2.6}{0.1 \pm 0.03}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0.558}{0.103}$	$\frac{0.586}{0.439}$
	$\frac{0.02 \pm 0.02}{0.02 \pm 0.02}$	$\frac{0.1 \pm 0.03}{0.1 \pm 0.03}$	$\frac{0}{0}$	$\frac{0.558}{0.103}$	$\frac{0.586}{0.439}$

**Примечание.** Над чертой – экстенсивность инвазии, %; под чертой – индекс обилия; полужирным шрифтом выделены значения  $p$  при достоверных различиях.

*Macrohectopus branickii* (84.5%) и молоди пелагических Cottoidei (15%), значение донных амфипод и насекомых невелико (соответственно 5.00 и 0.01%). В рационе особей  $SL \geq 150$  мм значительно увеличивается доля рыбы – до 95.6% (Дзюба, 2004). Взрослые особи потребляют в основном макропланктон (*M. branickii*) и пелагическую молодь Cottoidei: *Cottocomephorus grewingkii*, *Comephorus baicalensis*, *C. dybovski* и своего вида. Иногда в пище встречаются донные формы Gammaroidea (Зубин, 1992).

Изучен видовой состав отдельных групп паразитов длиннокрылой широколобки (Аннотированный список ..., 2001; Балданова, Пронин, 2001; Бурдуковская, Пронин, 2013). К настоящему времени у длиннокрылой широколобки отмечено 24 вида паразитов, из них 18 видов гельминтов (Русинек, 2007).

В нашем исследовании обнаружены восемь видов паразитов (табл. 1). Доминантным видом является *P. longicollis*. Он появляется у самых мелких рыб ( $SL$  61–70 мм). Цестода имеет сложный жизненный цикл со сменой промежуточного (веслоногие рачки) и окончательного (преимущественно Salmonoidei) хозяев. В Байкале промежуточным хозяином *P. longicollis* является массовый планктонный вид – эпишура *E. baikalensis*. По данным Дзюбы с соавторами (2000), в пищевом комке молоди длиннокрылой широколобки преобладает эпишура. Естественная заражён-

ность эпишуры цестодой *P. longicollis* составляет 0.02–1.11%, достигая в отдельных пробах в осенне-зимний период 60% (Динамика ..., 1991). В нашей выборке заражённость рыб *P. longicollis* постепенно возрастает от 17% у самых мелких особей до 50% – у самых крупных экземпляров, хотя Зубин (1992) указывает, что в питании у 3-леток эпишура исчезает. Вероятно, длиннокрылая широколобка экологически достаточно пластична, чтобы при недостатке предпочитаемой добычи (макрогектопус и молодь рыб) питаться эпишурой.

*C. o. baicalensis* – эндемичный подвид, паразитирует у костистых рыб на стадии личинки 3-й стадии. Личинки обнаруживаются в соединительнотканной капсуле в серозной оболочке пилорических придатков и желудка, а также свободно в полости тела. Жизненный цикл этой нематоды может быть завершён с участием необязательного паратенического хозяина – беспозвоночного и только одного промежуточного хозяина – рыбы (Køie, Fagerholm, 1995). Дефинитивным хозяином *C. o. baicalensis* является байкальская нерпа *Phoca sibirica*. Жизненный цикл нематоды в Байкале не изучен, предполагается, что её первым промежуточным хозяином является *M. branickii* (Динамика ..., 1991), а вторым промежуточным хозяином – 16 видов рыб (Пугачев, 2004). Заражение широколобки, вероятно, также происходит прямо при контакте с личинками 3-й стадии. *C. o. baicalensis* появляется у особей широколобки  $SL$  71–80 мм, и у самых

крупных рыб экстенсивность инвазии достигает 93.8%.

Жизненный цикл эндемичной нематоды *C. werestschagini* не изучен (Пугачев, 2004). Промежуточными хозяевами родственного вида *C. oschmarini* являются гаммарусы *Pallasea quadrispinosa*, *Echinogammarus baicalensis*. Вероятно, в Байкале промежуточным хозяином также являются амфиподы, возможно, пелагический вид *M. branickii*, так как в пище взрослых особей длиннокрылой широколобкой наиболее часто встречается именно эта пелагическая амфипода (Сиделева, Механикова, 1990; Зубин, 1992; Сиделева, Козлова, 2010). Нематода *C. werestschagini* обычно локализуется в желудке широколобки. Впервые она отмечена у широколобки SL 81–90 мм; доля заражённых рыб и индекс обилия увеличиваются с размером и возрастом, достигая соответственно 62.5% и 6.8 экз.

Первыми промежуточными хозяевами *T. nodulosus* являются веслоногие рачки (Определитель ..., 1987; Пугачев, 2004). Длиннокрылая широколобка является вторым промежуточным хозяином *T. nodulosus*, цестода чаще всего обнаруживается в печени. Дефинитивным хозяином является обыкновенная щука *Esox lucius*. В Байкале вторыми промежуточными хозяевами *T. nodulosus* являются 15 видов рыб (Динамика ..., 1991). В открытой части Байкала, где очень низка численность щуки, циркуляция цестоды идёт в основном через керчаковых рыб (Динамика ..., 1991). *T. nodulosus* отмечен в группах SL 111–120 и 121–130 мм. Крупные особи широколобки мало потребляют зоопланктон, поэтому можно предположить, что они инвазируются при поедании заражённой молоди рыб, доля которой увеличивается с ростом и возрастом (Зубин, 1992; Дзюба, 2004).

*G. baicalensis* – эндемичный вид. По его биологии и экологии данных нет (Пугачев, 2004). У длиннокрылой широколобки он отмечается у 2-годовиков, у 3-годовиков его относительная численность значительно увеличивается.

Жизненный цикл *I. hamulatum* не изучен. Предполагается, что роль первых промежуточных хозяев выполняют бентосные беспозвоночные (Diptera, Ephemeroptera) (Пугачев, 2004). Низкая заражённость длиннокрылой широколобки *I. hamulatum* объясняется её обитанием преимущественно в пелагиали, на мелководье она заходит только на нерест. *I. hamulatum* отмечается в кишечнике хозяина.

*C. baicalensis* обнаружен только у одной рыбы в желудочно-кишечном тракте. В настоящее время многие авторы сводят *C. baicalensis* в синоним *C. farionis* (Определитель ..., 1987; Пугачев, 2004), хотя Заика (1965) приводит доводы в пользу сохранения валидности вида для трематод керчаковых рыб. Первые промежуточные хозяева *C. farionis* – моллюски родов *Pisidium* и *Sphaerium*, вторые –

*Gammarus pulex* и личинки подёнок (Определитель ..., 1987; Пугачев, 2004), промежуточные хозяева *C. baicalensis* не определены, но можно предполагать, что ими являются также моллюски и гаммариды. Длиннокрылая широколобка, по-видимому, заражается при потреблении гаммарид.

Скребни *E. salmonis* развиваются с участием одного промежуточного хозяина, доказано развитие скребней во многих видах амфипод. В Байкале *E. salmonis* найден в донных гаммаридях (Балданова, Пронин, 2001). Планктонофаги, к числу которых относится длиннокрылая широколобка, мало инвазированы этим гельминтом. В трёх рыбах обнаружено по одному скребню. Это объяснимо, так как значение в пище широколобки донных амфипод невелико (5% массы пищевого комка) (Дзюба, 2004).

Численность гельминтов у длиннокрылой широколобки определяется в основном их отношениями с промежуточными хозяевами. Наиболее высокая численность гельминтов со сложным циклом, промежуточными хозяевами которых являются планктонные организмы, и гельминтов с прямым циклом. Численность гельминтов, связанных в своём развитии с бентосными организмами, очень низка. Экстенсивность инвазии и индекс обилия гельминтов позволяет предполагать наличие трофических связей длиннокрылой широколобки с видами, которые не выявляются в пищевом комке при стандартных исследованиях питания.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках темы государственного задания № АААА-А17-117011810039-4.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аннотированный список фауны озера Байкал и его водосборного бассейна (в двух томах). 2001. Озеро Байкал. Т. 1. Кн. 1 / Под ред. Тимошкина О.А. и др. Новосибирск: Наука, 832 с.
- Базикалова А.Я., Калининкова Т.Н., Михин В.С., Талиев Д.Н. 1937. Материалы к познанию бычков Байкала // Тр. Байкал. лимнол. станции. Т. VII. С. 109–212.
- Балданова Д.Р., Пронин Н.М. 2001. Скребни (тип *Asapthoserphala*) Байкала: морфология и экология. Новосибирск: Наука, 158 с.
- Бурдуковская Т.Г., Пронин Н.М. 2013. Веслоногие ракообразные (Crustacea: Soropoda) – паразиты рыб Байкала и его бассейна. Новосибирск: Наука, 156 с.
- Быховская-Павловская И.Е. 1985. Паразиты рыб. Л.: Наука, 120 с.
- Дзюба Е.В. 2004. Исследование пищевых стратегий пелагических рыб Байкала: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Борок: ИБВВ РАН, 24 с.
- Дзюба Е.В., Мельник Н.Г., Наумова Е.Ю. 2000. Спектры питания молоди длиннокрылой широколобки *Cotto-cotephorus inermis* (Cottidae) в озере Байкал // Вопр. ихтиологии. Т. 40. № 3. С. 421–424.

- Динамика зараженности животных гельминтами. 1991 / Под ред. Пронина Н.М. и др. Улан-Удэ: Изд-во БНЦ СО АН СССР, 202 с.
- Заика В.Е. 1965. Паразитофауна рыб оз. Байкал. М.: Наука, 106 с.
- Зубин А.А. 1992. Питание байкальских бентопелагических подкаменщиковых рыб Scograeniformes (Cottoidei) // Вопр. ихтиологии. Т. 32. Вып. 1. С. 147–151.
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. 1985. Т. 2. Паразитические многоклеточные (первая часть). Л.: Наука, 425 с.
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. 1987. Т. 3. Паразитические многоклеточные (вторая часть). Л.: Наука, 583 с.
- Правдин И.Ф. 1966. Руководство по изучению рыб. М.: Пищ. пром-сть, 376 с.
- Пугачев О.Н. 2004. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Нематоды, скребни, пиявки, моллюски, ракообразные, клещи. СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 250 с.
- Русинек О.Т. 2007. Паразиты рыб озера Байкал (фауна, сообщества, зоогеография, история формирования). М.: Т-во науч. изданий КМК, 571 с.
- Рыбы озера Байкал и его бассейна. 2007. Улан-Удэ: Изд-во БурятНЦ СО РАН, 284 с.
- Сиделева В.Г., Козлова Т.А. 1989. Специализация коттоидных рыб (Cottoidei) к обитанию в пелагиали Байкала // ДАН СССР. Т. 309. № 6. С. 1499–1501.
- Сиделева В.Г., Козлова Т.А. 2010. Сравнительное изучение эндемичных коттоидных рыб (Cottidae, Comephoridae) в связи с их приспособлением к обитанию в пелагиали озера Байкал // Тр. ЗИН РАН. Т. 314. № 4. С. 433–447.
- Сиделева В.Г., Механикова И.В. 1990. Пищевая специализация и эволюция керчаковых рыб (Cottoidei) озера Байкал // Тр. ЗИН АН СССР. Т. 222. С. 144–161.
- Сорокин В.Н., Сорокина А.А. 1988. Биология молоди промысловых рыб Байкала. Новосибирск: Наука, 216 с.
- Талиев Д.Н. 1955. Бычки-подкаменщики Байкала. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 602 с.
- Bush A.O., Lafferty R.D., Lotz J.M., Shostak A.W. 1997. Parasitology meets ecology on its own terms: Margolis et al. Revisited // J. Parasitol. V. 83. № 3. P. 575–583.
- Køie M., Fagerholm H.P. 1995. The life cycle of *Contracaecum osculatatum* (Rudolphi, 1802) sensu stricto (Nematoda, Ascaridoidea, Anisakidae) in view of experimental infections // Parasitol. Res. V. 81. № 6. P. 481–489.