

**РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК
КАРЕЛЬСКИЙ НАУЧНЫЙ ЦЕНТР
ИНСТИТУТ БИОЛОГИИ**

**АТЛАНТИЧЕСКИЙ ЛОСОСЬ:
БИОЛОГИЯ, ОХРАНА И ВОСПРОИЗВОДСТВО**

Петрозаводск
2003

ИСТОРИЯ ФОРМИРОВАНИЯ АРЕАЛА МОНОГЕНЕИ *GYRODACTYLUS SALARIS* MALMBERG, 1957 — ПАРАЗИТА МОЛОДИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ *SALMO SALAR* LINNAEUS, 1758

Л.А. Кудерский*, Е.П. Иешко**, Б.С. Шульман**

* Институт озераведения РАН

** Институт биологии КарНЦ РАН

ВВЕДЕНИЕ

В последние десятилетия широкие масштабы приобрело случайное расселение (инвазия) водных организмов, прямо или косвенно обусловленное хозяйственной деятельностью (Кудерский 1975; 1999). Случайные вселенцы в новых для них местообитаниях нередко формируют многочисленные популяции и оказывают негативное влияние на аборигенные виды рыб, которое проявляется как конкуренция из-за корма, хищничество, паразитизм и т.п. (Виды-вселенцы... 2000). К подобным случайным вселениям относится внезапное появление в реках Норвегии моногенеи *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957, поражающей покровы и плавники молоди атлантического лосося *Salmo salar* Linnaeus, 1758.

Впервые эпизоотия *G. salaris* была отмечена в Норвегии в 1975 г. В последующие годы паразит широко распространился по многим норвежским рекам и появился в лососевых рыбоводных фермах (Heggberget, Johnsen 1982; Johnsen, Jensen 1986; Bakke et al. 1990 и др.). К началу 90-х годов *G. salaris* был уже обнаружен в 34 реках и в 35 рыбоводных хозяйствах. В тех реках, в которых появлялся паразит, молодь дикого лосося полностью погибала. Катастрофические последствия вселения *G. salaris* привлекли внимание не только специалистов, но и широкой общественности в связи с угрозой, возникшей для существования диких популяций ценнейшего промыслового вида – атлантического лосося. Активно обсуждаются возможные методы борьбы с этим опасным паразитом, включая тотальную обработку ихтиоцидами населенных им рек. Как показали работы по уничтожению *G. salaris* с помощью ротенона, этот метод борьбы с паразитом дает положительные результаты (Johnsen, Jensen 1991).

В лососевых реках Белого моря паразит был впервые отмечен в 1992 г. в реке Кереть (Иешко, Шульман 1994). Здесь молодь семги также почти полностью погибла и возникла угроза распространения *G. salaris* по другим рекам, впадающим в Белое море (Шульман и др. 1998). Пути проникновения *G. salaris* в реки Норвегии и Белого моря не установлены. Наиболее вероятен занос паразита при проведении рутинных рыбоводных работ (перевозки молоди лосося, рыбоводного оборудования и т.д.) (Malmberg 1989; Шульман и др. 1998).

Как свидетельствуют исследования по паразитофауне рыб, *G. salaris* отмечен в природе на том участке ареала атлантического лосося, который расположен в границах бассейна Балтийского моря. В то же время значительная часть ареала лосося, приуроченная к рекам впадающим в Белое, Баренцево, Норвежское моря и Восточную Атлантику, была свободна от рассматриваемого паразита. Вопрос о присутствии *G. salarises* в бассейне Ладожского озера пока остается открытым. По препаратам с Северо-Ладожского рыбоводного завода, переданным Е.А. Румянцевым, Э. Эргенсом этот вид был переописан и ошибочно указан для Ладожского озера (Определитель... 1985). Наши исследования последних лет молоди лосося в реках впадающих в озеро не подтвердили наличия у них *G. salarises*. В настоящем сообщении рассматриваются причины этой особенности распространения *G. salaris* с учетом истории формирования ареала атлантического лосося в целом.

РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Вид *G. salaris* был впервые описан в 1957 г. по материалам, собранным в одном из рыбоводных хозяйств Швеции (Malmberg, 1957). Позднее он был обнаружен в некоторых естественных водоемах и других рыбоводных хозяйствах этой страны. Помимо Швеции, *G. salaris* указывается для Финляндии (Bakke et al. 1990). В литературе имеются сведения о распространении этого паразита в реках и рыбоводных хозяйствах

Чехословакии и р. Серет (приток р. Днестр) (Johnsen, Jensen 1986; Bakke et al. 1990). Однако последующие исследования не подтвердили данные о встречаемости *G. salaris* за пределами Балтийского бассейна (Johnsen, Jensen 1986).

Из водоемов России *G. salaris* указывался для р. Печоры (Екимова 1976), но при последующем переопределении это сообщение не подтвердилось (Доровских 2000). Достоверно установлена встречаемость *G. salaris* в бассейне Онежское озеро (Пермяков, Румянцев 1984; Иешко и др. 1995, 1998; Румянцев 1996; Румянцев и др. 1999). Так в реке Пяльма экстенсивность заражения молоди лосося составляла 73 % (Пермяков, Румянцев 1984). В реках Кумса и Лижма встречаемость паразита достигала 25 %, при этом каких либо патологий связанных с заражением отмечено не было (Иешко и др. 1998; Шульман и др. 2000).

Таким образом, все известные к настоящему времени водоемы, для которых достоверно указывается встречаемость *G. salaris*, локализованы в пределах бассейна Балтийского моря. Поэтому есть основания присоединиться к мнению исследователей, считающих рассматриваемого паразита эндемиком Балтийского бассейна (Bakke et al. 1990). Ограниченный ареал, тесная связь паразита лишь с двумя экологическими формами лосося (балтийской и озерной) и отсутствие до последнего времени у третьей - североатлантической формы, позволяют считать *G. salaris* молодым видом, отщепившимся от ближайших представителей рода *Gyrodactylus* в относительно недавнее время.

За пределами естественного ареала *G. salaris* был впервые обнаружен в Норвегии в 1975 г. В последующие годы он широко распространился по норвежским рекам от юго-западной до северной частей страны и встречается как на молоди лосося диких популяций, так и в рыбоводных хозяйствах. В тех реках Норвегии, в которых появлялся *G. salaris*, молодь дикого лосося полностью исчезала. Это наносит ущерб не только промыслу, но и создает угрозу биоразнообразию ихтиофауны всего региона. Не исключается вероятность расселения паразита по многим другим рекам как Норвегии, так и остальных стран Европейского континента.

В отличие от норвежских рек, в нерестовых реках Балтийского бассейна впадающих в море и большие озера (Онежское, Венерн и др.) массовая гибель молоди лосося не отмечалась, несмотря на присутствие *G. salaris*. Здесь популяции хозяина (молодь лосося) и паразита сосуществуют в состоянии экологического равновесия. В литературе нет убедительной гипотезы, объясняющей причины отсутствия *G. salaris* у молоди популяций североатлантической экологической формы лосося и встречаемость у балтийской и озерной форм. Ниже мы рассмотрим возможное объяснение этому феномену.

В водоемах России за пределами естественного ареала *G. salaris*, был впервые достоверно отмечен в 1992 г. на молоди семги, выловленной на одном из порогов р. Кереть, впадающей в Белое море (Иешко, Шульман 1994; Шульман и др. 1998). В последующие годы паразит расселился практически по всей реке, включая верхнее течение, и был отмечен также в притоке р. Кереть — р. Лоуксе. Недавнее появление *G. salaris* в р. Кереть подтверждается данными предыдущих исследований. При изучении паразитофауны молоди семги р. Кереть в 1961-1962 гг. этот вид не был обнаружен, несмотря на большой объем использованного материала (100 экз. молоди длиной 8,7-18,0 см) (Малахова 1972).

Динамика зараженности молоди семги р. Кереть паразитом *G. salaris* отражена в табл. 1. Как видно из данных этой таблицы, катастрофические последствия появления паразита в новых для него реках обусловлены, в частности, резким увеличением показателей зараженности молоди. В естественном ареале процент и интенсивность заражения молоди паразитом обычно невысока. В новых условиях (р. Кереть) *G. salaris* нередко поражает до 100 % молоди семги, причем на одной рыбке насчитывается почти до 400 паразитов. Такая вспышка частоты встречаемости и обилия *G. salaris* — обычное явление для видов-вселенцев, так как аборигенные организмы оказываются не адаптированными к встрече с новыми для них конкурентами, хищниками или паразитами. Следует также отметить, что интенсивность заражения молоди лосося в реке Кереть резко возрастает с понижением температуры воды. В связи с чем, уже в сентябре (табл. 1) средняя интенсивность превышает 1000 экз. паразита на одну особь. Данные, полученные в 1998 г. позволяют предположить, что осеннее увеличение зараженности паразитом является решающим фактором катастрофического снижения выживаемости молоди в подледный период.

Таблица 1.

Зараженность молоди семги *G. salaris* в р. Кереть

Порог	Годы					
	1992	1993	1994	1995	1996	1998
Морской	0 (0)	—	—	—	100,0 (75,0)	100 (1157,1)
Варацкий	100,0 (225,9)	56,5 (13,2)	100,0 (398,5)	—	100,0 (313,6)	
Сухой	—	—	93,3 (6,4)	100,0 (312,7)	100,0 (65,6)	33,3 (26,0)
Верхний	—	—	—	0 (0)	80,0 (7,2)	

Примечание: число - экстенсивность заражения в %; число в скобках - индекс обилия, экз; черта означает отсутствие исследований.

Отраженная в данных табл. 1 “нагрузка” паразитов на молодь семги не могла не вызвать негативного эффекта. Как и в реках Норвегии, проникновение *G. salaris* в р. Кереть привело к резкому сокращению численности молоди на характерных для нее местообитаниях (табл. 2) (Шульман и др., 1998).

Таблица 2.
Плотность заселения р. Кереть сеголетками семги, экз./100м²

Порог	Год					
	1990	1991	1992	1993	1995	1996
Варацкий	62,0	42,0	6,0*	0,37*	0,8*	0,21*
Сухой	72,0	—	—	1,8*	6,0*	0,92*

Примечание: * — молодь заражена паразитом; прочерк означает отсутствие данных.

Как видно из табл. 2, в 1996 г., при предельно высокой экстенсивности заражения молоди и высоком обилии паразита плотность заселения р. Керети сеголетками семги сократилась по сравнению с 1990 г. на пороге Варацкий почти в 300 раз, на пороге Сухом в 78 раз. По осредненным данным плотность заселения р. Кереть молодь семги составила (экз./100м²): 1990 — 97,0; 1996 — 2,3; 1997 — 0,04 (Шульман и др. 2001). Заражение *G. salaris* существенно повлияло на возрастную структуру молоди семги. В 1990 г. до появления паразита удельный вес различных возрастных групп молоди был обычным и составлял (в %) 0+ — 64,2; 1+ — 28,2; 2+ — 4,9; 3+ — 2,7. К 1996 г. возрастная структура молоди значительно преобразовалась и приобрела вид (в %): 0+ — 97,5; 1+ — 1,0; 2+ — 1,0; 3+ — 0,5 (Щуров 1998). То есть, старшие возрастные группы пестряток под влиянием паразита почти полностью исчезли.

Наблюдения, выполненные в 1997 г. и 1998 г. показали, что плотность заселения р. Кереть молодь семги остается на очень низком уровне. В отличие от предыдущих лет, молодь исчезла на верхних порогах, и выше Сухого молодь семги нами не обнаружена. На пороге Сухом встречались только сеголетки. Их зараженность составляла в июле 60 % при индексе обилия 5,0, в сентябре 46,4 % при индексе обилия 35,0. На пороге Морском встречались сеголетки и двухлетки, показатели их зараженности приведены в табл.3. Естественно, что при такой высокой степени зараженности молодь семги в основном погибала.

Таблица 3.
Зараженность молоди семги *G. salaris* в р. Кереть на пороге Морском в 1998 г.

Возраст	Июль		Сентябрь	
	Экстенсивность заражения, %	Индекс обилия	Экстенсивность заражения, %	Индекс обилия
0+	100,0	(1-139) 32,8	100,0	(15-2531) 800,6
1+	100,0	(144-340) 242,0	100,0	(3037-5895) 4710,0

Катастрофическое уменьшение численности молоди в реке при почти полном отсутствии старших возрастных групп пестряток обуславливает снижение количества производителей, заходящих для размножения. На сокращение численности производителей негативно влияет также интенсивный браконьерский лов, резко возросший в 90-е годы и не поддающийся точному учету. Однако, сравнивая состояние популяций семги разных рек Беломорского бассейна не имеющих *G. salaris* с р. Кереть, можно достоверно считать, что резкое уменьшение численности стада производителей в последней явилось преимущественно следствием появления паразит. Сокращение численности семги в р. Кереть наглядно иллюстрируют данные табл. 4 (Щуров 1998), составленной по материалам подсчетов производителей на рыбоучетном заграждении, установленном вблизи устья реки. До появления *G. salaris* количество диких производителей семги, учтенных на заграждении в 1,2 км от устья р. Кереть, превышало в отдельные годы 2 тыс. шт. и до 1990 г. не опускалось ниже 1341. В 1994 г. их было учтено только 50 шт. Также резко уменьшилось число учтенных производителей, полученных от заводской молоди, выпуск которой в 1985-1995 гг. сохранялся на достаточно высоком уровне.

Совместное рассмотрение материалов по степени зараженности молоди семги паразитом (табл. 1 и 3), резкому снижению плотности заселения реки молодь семги (табл. 2) и уменьшению количества заходящих на нерест из моря производителей (табл. 4) наглядно отражает катастрофические последствия появления *G. salaris* в р. Кереть. Вместе с тем представленные данные характеризуют степень опасности, возникшей для популяций семги размножающихся в других реках бассейна Белого моря и прилегающих регионов. В связи с этим целесообразно осуществить мероприятия по уничтожению паразита в р. Кереть, и принять предупредительные меры, направленные на предотвращение распространения *G. salaris* по нерестовым рекам Кольского полуострова, Карелии и Архангельской области.

Таблица 4.

Величина нерестового стада семги р. Кереть

Годы	Учтенные производители		Выпуск заводской молоди, тыс. шт.
	Дикие	Заводские	
1985	2161	1779	164,1
1986	1781	1449	160,8
1987	1341	1086	161,4
1988	1998	1296	155,4
1989	1728	1803	98,5
1990	864	1653	82,4
1991	374	316	80,2
1992	121	415	99,1
1993	231	456	131,3
1994	50	703	145,3
1995	411	655	70,2
1996	171	220	157
1997	62	118	80,9
1998	196	411	111,9

ОБСУЖДЕНИЕ

Для понимания проблемы взаимоотношений *G. salaris* и *S. salar* имеют значение следующие две особенности атлантического лосося. Во-первых, жизненный цикл этой рыбы распадается на два крупных этапа. Один из них — речной — связан с размножением в реках и обитанием в них молоди в течение нескольких лет до достижения покатного состояния. Здесь же находятся появляющиеся иногда карликовые самцы. Второй этап начинается с момента ухода покатников в нагульные акватории и завершается возвратом в нерестовые реки рыб со зрелыми половыми продуктами. Во-вторых, вид *S. salar* представлен тремя экологическими формами, существенно различающимися по условиям нагула. Все они размножаются в реках в пределах относительно единой в географическом отношении репродуктивной части ареала. Но нагульные акватории этих форм различны и расположены далеко друг о друга. Североатлантическая экологическая форма нагуливается в типично морских (океанических) условиях Северной Атлантики и окраинных морей, частично мигрируя вплоть до Гренландии. Размножается эта форма в реках Западной и Северной Европы от Португалии на западе до р. Кары на востоке (Берг 1948). Балтийская экологическая форма нагуливается на акватории Балтики и размножается в реках, впадающих в это море. Наконец, озерная экологическая форма нагуливается в ряде больших озер Северо-Запада России и Фенноскандии, размножаясь в связанных с ними реках.

G. salaris паразитирует на молоди лосося в течение речного этапа жизненного цикла *S. salar*. Поэтому можно было бы ожидать присутствие *G. salaris* на всей репродуктивной части видовой ареала лосося. Однако фактически, как показано в предыдущем разделе, этот паразит встречается в реках, относящихся к бассейну Балтийского моря, и тесно связан только с балтийской и озерной экологическими формами *S. salar*. Для североатлантической экологической формы лосося *G. salaris* до последнего времени не был известен и появился в реках Норвегии и в реке Кереть в результате хозяйственной деятельности. Хотя репродуктивные части ареалов всех трех экологических форм лосося соприкасаются на Скандинавском полуострове и в Карелии, но естественным путем *G. salaris* нигде не преодолел водоразделов между бассейнами Балтийского, Норвежского, Белого и Баренцева морей.

По нашему мнению эта особенность естественного распространения *G. salaris* тесно связана с историей формирования современного ареала европейского подвида атлантического лосося, которая в краткой форме может быть изложена следующим образом.²

Формирование ареала *S. salar* происходило под влиянием крупных геологических событий, наблюдавшихся на севере Европейского континента в конце плиоцена, плейстоцене и голоцене, ведущими из которых являлись неоднократно повторявшиеся покровные оледенения и сменявшие их дегляциации территорий. Для рассматриваемой в настоящем сообщении темы наиболее важен период, охватывавший последнее (микулинское) межледниковье, последнее (валдайское) покровное оледенение, поздне- и послеледниковое время. В микулинское межледниковье климатические условия были близки к современным,

² Подробно этот вопрос рассмотрен в статье (Кудерский, Титов 2001).

но значительные территории были залиты водами морской трансгрессии. Фенноскандия в этот период представляла собой остров, а по южному краю существовавшего морского бассейна располагались крупные заливы, далеко вдававшиеся в материк по долинам больших рек. Атлантический лосось, в отличие от современной эпохи, имел возможность широко мигрировать в границах этих акваторий и есть основания считать, что его популяции в микулинское время еще не распались на отдельные экологические формы.

Во время последнего (валдайского) оледенения ледниковый щит покрывал обширные пространства и располагавшиеся на них водоемы. Обитавший в них лосось был оттеснен в двух основных направлениях: в сторону свободных от ледникового покрова прилегающих к Западной Европе участков Восточной Атлантики и в приледниковые водоемы, образовавшиеся у южного края ледника от западной границы Балтийского бассейна до Урала. Причем сохранению лосося в приледниковых водоемах способствовало то обстоятельство, что они возникали в начале на месте глубоко вдававшихся в сушу морских заливов и затем перемещались к югу по рельефу местности перед краем наступающего ледника. К моменту максимального развития валдайского оледенения на Европейском континенте сложилась палеогеографическая обстановка схематически изображенная на прилагаемом рисунке (рис.).

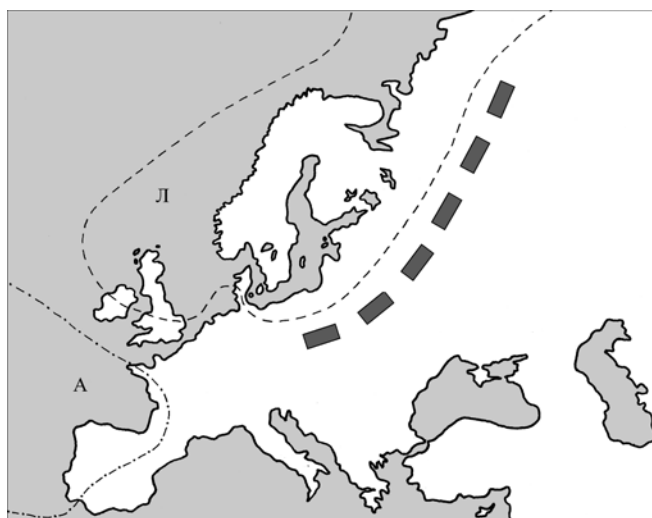


Рис. Предполагаемый палеоареал моногенеи *Gyrodactylus salaris* в период последнего (валдайского) оледенения. А — североатлантическая часть палеоареала лосося; Л — ледниковый покров; заштрихованные прямоугольники — схематическое изображение приледниковых водоемов; точечная граница — предполагаемый палеоареал *G. salaris*

Единый в период микулинского межледниковья ареал лосося во время наибольшего продвижения ледника к югу оказался разорванным и был представлен двумя далеко отстоявшими друг от друга частями. Одна из них оказалась приуроченной к Восточной Атлантике и рекам тех территорий Западной Европы, которые оставались свободными от ледникового покрова. Вторая была связана с системами приледниковых водоемов. Восточная Атлантика и приледниковые водоемы служили не только рефугиумами, в которых сохранились организмы, ранее обитавшие в покрытых ледниковым щитом водоемах. В них происходили также процессы формообразования, которые индуцировались особенностями среды обитания организмов в этих различных в экологическом отношении акваториях. В частности, в приледниковых водоемах могла возникнуть ручьевая минога, протекали интенсивные микроэволюционные преобразования у сига, образовались различные формы ряпушки и реликтовой рогатки и др. (Кудерский 1969; 1990; 1998).

Благодаря особенностям процессов микроэволюции в условиях приледниковых водоемов в них сложились популяции лосося, сохранившие ряд предковых черт, присутствовавших у этой рыбы в микулинское время и ранее. Эти популяции переместились при отступании ледника в котловины Балтики и больших озер, преобразовавшись здесь в современные балтийскую и озерную экологические формы. В свою очередь, популяции Восточной Атлантики, отклонившиеся от характерной для микулинского времени предковой формы в связи с особенностями океанических условий существования, дали начало современной североатлантической экологической форме лосося. В настоящее время различия между балтийской и озерной формами, с одной стороны, и североатлантической, с другой, касаются не только некоторых особенностей экологии (нагул в пресных, солоноватых и полносолёных океанических условиях и др.) и морфотипа (сохранение или потеря некоторых кумжеподобных черт и др.), но и паразитофауны. В частности, на балтийской и озерной формах в течение речного этапа жизненного цикла паразитирует *G. salaris*, отсутствующий на молоди североатлантической экологической формы.

Различия в паразитофауне отдельных экологических форм лосося сложились еще в период их существования в Восточной Атлантике и приледниковых водоемах во время валдайского оледенения. На

основании совместного анализа зоогеографических материалов, особенностей экологии отдельных форм атлантического лосося и истории формирования различных частей его видовой ареала можно считать, что *G. salaris* молодой вид, образовавшийся в относившихся к Балтийскому бассейну западных группах приледниковых водоемов в которых протекали активные эволюционные процессы. Предполагаемый палеоареал паразита показан схематически на прилагаемом рисунке.

Таким образом, *G. salaris* и молодь будущих балтийской и озерной экологических форм лосося длительное время совместно эволюционировали в приледниковых водоемах, пройдя здесь процесс коадаптации. У молоди лосося выработались приспособления, нейтрализующие агрессивность *G. salaris* и между популяциями хозяина и паразита установилось обычно наблюдаемое в естественных условиях экологическое равновесие, отмечаемое и в настоящее время.

Молодь популяций лосося Восточной Атлантики обитала в реках Западной Европы, расположенных далеко от района происхождения *G. salaris* в системах приледниковых водоемов, и оказалась не адаптированной к этому паразиту. Репродуктивные участки ареалов всех трех экологических форм лосося сблизились на Скандинавском полуострове лишь после полного исчезновения ледникового покрова. Но *G. salaris* не смог естественным путем преодолеть водораздел между бассейнами Балтийского и Норвежского морей и попал в реки Норвегии лишь в недавнее время в результате хозяйственной деятельности.

ВЫВОДЫ

Имеющиеся в настоящее время данные по проблеме взаимосвязи между *G. salaris* и *S. salar* позволяют сформулировать следующие выводы.

1. Естественное распространение *G. salaris* отмечается на части ареала *S. salar*, хотя нами не исключается возможность обнаружения этого паразита и восточнее.

2. Отмеченная особенность распространения *G. salaris* обусловлена историей формирования ареала его хозяина *S. salar* в позднем плейстоцене — голоцене и связана с сохранением части популяций лосося в период последнего (валдайского) оледенения в рефугиумах, в качестве которых служили приледниковые водоемы, располагавшиеся у южного края ледникового щита. В этих рефугиумах, во-первых, сформировались *G. salaris* и популяции *S. salar*, преобразовавшиеся после дегляциации в балтийскую и озерную экологические формы лосося. Во-вторых, в них протекала коадаптация паразита и хозяина.

3. Рефугиум, охватывавший нерестовые реки свободной от льда территории Западной Европы и нагульную акваторию Восточной Атлантики, оказался свободным от *G. salaris* и возникшая здесь североатлантическая экологическая форма лосося не была адаптирована к взаимодействию с рассматриваемым паразитом, что стало причиной массовой гибели молоди этой формы лосося в реках Норвегии при внезапном появлении в них *G. salaris* антропогенным путем.

4. Взаимоотношения *G. salaris* и атлантического лосося в реках Норвегии и р. Кереть аналогичны явлению, отмечавшемуся в 30-е годы XX столетия для паразита *Nitzschia sturionis* и аральской популяции шипа *Acipenser nudiiventris*. Оба вида совместно обитают в Каспийском море без каких либо отрицательных последствий для рыбы. Однако перевозка *N. sturionis* в Аральское море вместе с интродуцируемой севрюгой вызвала интенсивное заражение паразитом аральского шипа и его массовую гибель (Догель, Лутта 1937; Лутта 1941). Этот случай стал хрестоматийным и освещается в ряде сводок и учебной литературе. В настоящее время он пополнился сходным вариантом взаимоотношений между *G. salaris* и *S. salar*.

5. Проникновение *G. salaris* в реки Норвегии и р. Кереть (Белое море) с катастрофическими последствиями для молоди атлантического лосося необходимо рассматривать еще как один сигнал тревоги, требующий усиления внимания к экологическим последствиям антропогенной деятельности на водоемах.

Благодарности

Авторы выражают искреннюю признательность И.Л. Щурову за помощь в сборе и обработке ихтиологического материала.

ЛИТЕРАТУРА

Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 466 с.

Виды-вселенцы в Европейских морях России. Апатиты. 2000. 312 с.

Догель В.А., Лутта А.С. 1937. О гибели шипа на Арале в 1936г. // Рыбное хозяйство.

Доровских Г.Н. 2000. Паразитофауна атлантического лосося (*Salmo salar*) бассейнов рек Северо-Востока Европейской части России // Международная конференция "Атлантический лосось (биология, охрана и воспроизводство)", тезисы докладов. Петрозаводск: Институт биологии Карельского научного центра РАН. С. 22-23.

- Екимова И.В.** 1976. Эколого-географический анализ паразитов рыб реки Печоры // Болезни и паразиты рыб Ледовитоморской провинции (в пределах СССР). Свердловск. С. 50-68.
- Иешко Е.П.,** Румянцев Е.А., Шульман Б.С., Щуров И.Л., Берланд Б., Бристов Г.А., Каукоранта М. 1995. Паразиты проходных и пресноводных лососей (*Salmo salar* L., *S. trutta* L.) в реках Северо-Запада Европы // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера, тезисы докладов. Петрозаводск. С. 95-96.
- Иешко Е.П.,** Шульман Б.С. 1994. Паразитофауна молоди семги некоторых рек карельского побережья Белого моря // Экологическая паразитология. Петрозаводск. С. 45-53.
- Иешко Е.П.,** Щуров И.Л., Шульман Б.С., Бристов Г., Берланд Б. 1998. Паразиты молоди пресноводного лосося (*Salmo salar morfa sebago* Girard), обитающей в реках бассейна Онежского озера // Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря. Мат. VII Международной конф. Санкт-Петербург. С. 250-251.
- Кудерский Л.А.** 1969. Роль приледниковых водоемов в формировании пресноводной ихтиофауны Северо-Запада Европейской части СССР // Восьмая сессия ученого совета по проблеме “Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера”, тезисы докладов. Петрозаводск. С. 93-94.
- Кудерский Л.А.** 1975. О саморасселении рыб во внутренних водоемах // Известия ГосНИОРХ. Т. 103. С. 58-64.
- Кудерский Л.А.** 1990. История [Ладожского озера] по данным об ихтиофауне. История [Онежского озера] по данным об ихтиофауне // История Ладожского, Онежского, Псковско-Чудского озер, Байкала и Ханки. Л.: Наука. С. 63-65, 106-108.
- Кудерский Л.А.** 1998. Плейстоценовый этап формирования ихтиофауны Ладожского озера // История плейстоценовых озер Восточно-Европейской равнины. С.-Пб.: Наука. С. 140-147.
- Кудерский Л.А.** 1999. Саморасселение рыб и его рыбохозяйственные и биогеографические последствия // Современные достижения в области рыбоводства и воспроизводства рыбных запасов. Тезисы докладов конференции посвященной 170-летию со дня рождения основателя российского рыбоводства В.П. Врасского. С.-Пб. С. 21-23.
- Кудерский Л.А.,** Титов С.Ф. 2001. Пути формирования современного ареала европейского подвида атлантического лосося // Атлантический лосось (биология, охрана и воспроизводство). Петрозаводск. Институт биологии Карельского научного центра РАН (в печати).
- Лутта А.С.** 1941. Воспаление жабер у *Acipenser nudiiventris*, вызванное сосальщиком *Nitzschia sturionis* // Зоологический журнал. Т. 20, N 4-5.
- Малахова Р.П.** 1972. Паразитофауна семги *Salmo salar* L., кумжи *Salmo trutta* L., горбуши *Oncorhynchus gorbuscha* (Walb.) и сига *Coregonus lavaretus pidschian n. pidschianoides* Pravdin в бассейне Белого моря // Лососевые (Salmonidae) Карелии. Вып. 1. Экология, паразитофауна, биохимия. Петрозаводск. С. 21-26.
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР.** 1985. Т. 2. Л.: Наука. 425 с.
- Пермяков Е.В.,** Румянцев Е.А. 1984. Паразитофауна лососевых (Salmonidae) и сиговых (Coregonidae) рыб Онежского озера // Сборник научных трудов ГосНИОРХ. Вып. 216. С. 112-116.
- Румянцев Е.А.** 1996. Эволюция фауны паразитов рыб в озерах. Петрозаводск: Институт биологии Карельского научного центра РАН. 187 с.
- Румянцев Е.А.,** Шульман Б.С., Иешко Е.П. 1999. Современное эпизоотическое состояние основных внутренних водоемов Карелии // Биологические ресурсы Белого моря и внутренних водоемов Европейского Севера. Материалы 2 (25) международной конференции. Петрозаводск. С. 55-57.
- Шульман Б.С.,** Иешко Е.П., Щуров И.Л. 1998. Зараженность молоди семги (*Salmo salar* L.) *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 в р. Кереть (Северная Карелия) // Паразиты и болезни морских и пресноводных рыб Северного бассейна. Мурманск: ПИПРО. С. 97-102.
- Шульман Б.С.,** Щуров И.Л., Иешко Е.П. 2000. Сезонная динамика заражения молоди пресноводного лосося (*Salmo salar morfa sebago* Girard) паразитом *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 // Атлантический лосось (биология, охрана и воспроизводство). Тез. докл. Петрозаводск. С. 62-63.
- Шульман Б.С.,** Щуров И.Л., Иешко Е.П., Широков В.А. 2001. *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 — реальная угроза популяции атлантического лосося (*Salmo salar* L.) в реке Кереть (Сев. Карелия) // VIII региональная научно-практическая конференция “Проблемы изучения, рационального использования и охраны природных ресурсов Белого моря”, тезисы докладов. Архангельск. С. 229-231.
- Щуров И.Л.** 1998. Атлантический лосось реки Керети (естественное и искусственное воспроизводство) // Проблемы лососевых на Европейском Севере. Петрозаводск: Институт биологии Карельского научного центра РАН. С. 51-64.
- Bakke T.A.,** Jansen P.A., Hansen L.P. 1990. Differences in the host resistance of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., stocks to the monogenean *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 // J. Fish Biology. V. 37, N 4. P. 577-587.
- Heggberget T.G.,** Johnsen B.O. 1982. Infestations by *Gyrodactylus* sp. of Atlantic salmon, *Salmo salar* L., in Norwegian rivers // J. Fish Biology. V. 21, N 1. P. 15-26.
- Johnsen B.O.,** Jensen A.J. 1986. Infestations of Atlantic salmon, *Salmo salar*, by *Gyrodactylus salaris* in Norwegian rivers // J. Fish Biology. V. 29, N 2. P. 233-241.
- Johnsen B.O.,** Jensen A.J. 1991. The *Gyrodactylus* story in Norway // Aquaculture. V. 98, N 1-3. P. 289-302.
- Malmberg G.** 1957. Om förekomsten av *Gyrodactylus* på fiskar // Södra Sveriges Fiskeriför. Aarskr. 1956. 76 p.
- Malmberg G.** 1989. Salmonid transports, culturing and *Gyrodactylus* infections in Scandinavia // O.Bauer (ed.). Parasites of Freshwater Fishes of North-West Europe. Int. Symp. Soviet-Finnish cooperation, 10-14 January 1988. P. 88-104.