

УДК 597.552.511: 595.122.13: 594.111

ОСОБЕННОСТИ ЗАРАЖЕНИЯ МОЛОДИ АТЛАНТИЧЕСКОГО ЛОСОСЯ ПРИ СОВМЕСТНОМ ПАРАЗИТИРОВАНИИ ГЛОХИДИЙ ЕВРОПЕЙСКОЙ ЖЕМЧУЖНИЦЫ И МОНОГЕНЕИ *GYRODACTYLUS SALARIS* MALMBERG.

**Е. П. Иешко¹, Д. И. Лебедева¹, Ю. Ю. Барская¹,
Б. С. Шульман², И. Л. Щуров³, В. А. Широков³**

¹ Институт биологии Карельского научного центра РАН

² Зоологический институт РАН

³ Северный научно-исследовательский институт рыбного хозяйства
(СевНИИОРХ)

Показаны особенности заражения молоди лосося в р. Кереть гложидиями *Margaritifera margaritifera* и моногенеей *Gyrodactylus salaris*. Оба вида характеризуются высокими значениями процента заражения и интенсивности инвазии. Отмечается также влияние размеров рыб на интенсивность заражения паразитами. При этом существенные различия выявлены в характере распределения численности паразитов в популяции хозяев. Установлено отсутствие выраженного влияния численности одного вида на характер встречаемости другого. Показанные различия в заражении, по-видимому, связаны с различными сроками заражения и конкретными температурными условиями в период, когда происходит расселение паразитов в популяции молоди лосося.

Ключевые слова: европейская жемчужница, гложидии, моногенея *Gyrodactylus salaris*, атлантический лосось.

**E. P. Ieshko, D. I. Lebedeva, Ju. Ju. Barskaja, B. S. Shulman,
I. L. Schurov, V. A. Shirokov. CHARACTERISTICS OF JUVENILE
ATLANTIC SALMON SIMULTANEOUS INFECTION WITH *MARGARITIFERA*
MARGARITIFERA (L.) GLOCHIDIA AND THE MONOGENEAN
GYRODACTYLUS SALARIS MALMBERG.**

Data on salmon infestation with *Margaritifera margaritifera* glochidia and *Gyrodactylus salaris* in the Keret River are presented. Both species demonstrate high infection intensity and prevalence. We also revealed a correlation between the size of the fish and the infestation intensity, as well as significant differences in the distribution of the parasite numbers in the host population. The abundance of one species did not influence the pattern of occurrence of the other one. The distinctions in the infection parameters are apparently due to differences in the timing of infestation and to specific temperature conditions at the time the parasites disperse in the juvenile salmon population.

Key words: freshwater pearl mussel, glochidia, monogenea *Gyrodactylus salaris*, Atlantic salmon.

Введение

До последнего времени наиболее крупные колонии жемчужницы (*Margaritifera margaritifera* L.) были известны в р. Кереть. По оценке специалистов, численность жемчужницы в реке составляет около 6 млн экз. при плотности до 30 экз./м² [Зюганов и др., 1993; Зюганов, 2008]. Глохидии пресноводной жемчужницы *M. margaritifera* являются специфичным паразитом, обитающим на жабрах лососевых рыб. Основными хозяевами этого находящегося под угрозой исчезновения вида в Европе выступают молодь атлантического лосося *Salmo salar* (L.) и форели (*S. trutta* (L.)) [Young, Williams, 1984a, b; Bauer, 1987a; Зюганов и др., 1993]. Свободно плавающие глохидии захватываются потоком воды при дыхании рыб и при прохождении через жабры закрепляются на них. Далее происходит их инцистирование за счет разрастания клеток жаберного эпителия. Развитие и метаморфоз глохидий занимает до 11 месяцев, после чего молодые моллюски покидают рыбу [Зюганов, 2008]. Показатели заражения молоди лосося глохидиями (процент заражения и интенсивность инвазии) являются важными характеристиками, определяющими успешность прохождения жизненного цикла пресноводной жемчужницы.

Согласно полученным данным [Иешко и др., 2008] в последние годы серьезную угрозу для жемчужницы р. Кереть представляет эпизоотия молоди лосося, вызванная проникновением паразита *Gyrodactylus salaris* Malmberg (Malmberg, 1957). Массовое заражение привело к резкому сокращению численности молоди в результате гибели зараженных сеголетков. Учитывая, что лососевые рыбы играют важную роль в жизненном цикле жемчужницы, можно говорить о наличии явной угрозы существованию жемчужницы *M. margaritifera* в р. Кереть [Махров и др., 2009].

Цель данного исследования заключается в сравнительном изучении особенностей заражения молоди атлантического лосося глохидиями *M. margaritifera* и моногенеями *G. salaris*; оценке влияния возраста и размеров рыб на

численность паразитов; а также анализе взаимосвязи между зараженностью этими массовыми видами.

Материалы и методы

Для изучения особенностей встречаемости глохидий жемчужницы и моногеней *G. salaris* были использованы результаты паразитологических исследований 21 экз. молоди лосося из р. Кереть, обследованных осенью 2008 г. (табл.).

Кроме того, в сентябре на зараженность *G. salaris* нами было просмотрено 16 экз. рыб.

Сбор и обработка материала проводились методом неполного паразитологического вскрытия [Быховская-Павловская, 1985]. Учитывалось общее количество паразитов, найденных на жабрах и плавниках исследуемых рыб.

Для количественной характеристики зараженности рыб использовались следующие показатели:

1. Экстенсивность инвазии (E) или процент заражения (%).

$$E = (N_i \times 100) / N,$$

где N_i – количество зараженных рыб, N – количество исследованных рыб.

2. Средняя интенсивность заражения (экз. на рыбу), или индекс обилия (M)

$$M = \sum n / N,$$

где N – количество исследованных рыб, $\sum n$ – сумма всех паразитов, обнаруженных на исследованных рыбах.

Статистический анализ показателей зараженности и распределения численности паразитов проводился с использованием программы Quantitative Parasitology (QP) [Rozsa et al., 2000].

Результаты

Зараженность молоди лосося личинками жемчужницы

Из-за того, что плотность популяции молоди лосося в р. Кереть в последние годы низка,

Показатели зараженности и параметры негативно-биномиального распределения численности паразитов разновозрастной молоди лосося в р. Кереть (октябрь 2008 г.)

Паразит	Возраст рыб, лет	Исследовано, экз.	Заражено, экз.	Встречаемость, %	Индекс обилия, экз./на рыбу	Дисперсия	Оценка параметра НБР, k	Оценка параметра НБР, p	Согласование с НБР, %
<i>M. margaritifera</i>	0+	15	15	100	39,87	1103,84	1,368	0,036	60
<i>M. margaritifera</i> *	1+	6	6	100	149,5	13165,9			
<i>G. salaris</i>	0+	15	15	100	1794,33	268830	10,930	0,0067	50
<i>G. salaris</i> *	1+	6	6	100	5343,5	11665100,0			

Примечание. *Параметры НБР не рассчитывались.

в октябре 2008 г. нам удалось отловить только 21 экз. этих рыб. На жабрах всех исследованных рыб были обнаружены инцистированные гноидии *M. margaritifera*. Интенсивность заражения отдельных особей варьировала от 3 до 317 гноидий на рыбу. При этом установлено, что годовики (1+) были инвазированы сильнее нежели сеголетки (0+) (см. табл.). На рис. 1 показана достоверная связь ($P > 0,01$) и приведено уравнение регрессии, определяющее зависимость размера рыб (длина тела, АВ) и количество обнаруженных на них гноидий. Однако для одновозрастной группы (се-

голетки 0+) зависимость между размерами рыб (АВ) и количеством гноидий была не достоверной (рис. 2). При этом можно говорить, что сеголетки были представлены двумя группами по характеру заражения личинками жемчужницы. Для рыб с минимальными размерами эта связь с зараженностью имела положительный тренд, а для более крупных – отрицательный (рис. 2)

Как показано на рис. 3, распределение численности личинок жемчужницы носит выраженный агрегированный характер и моделируется негативно-биномиальным распределением

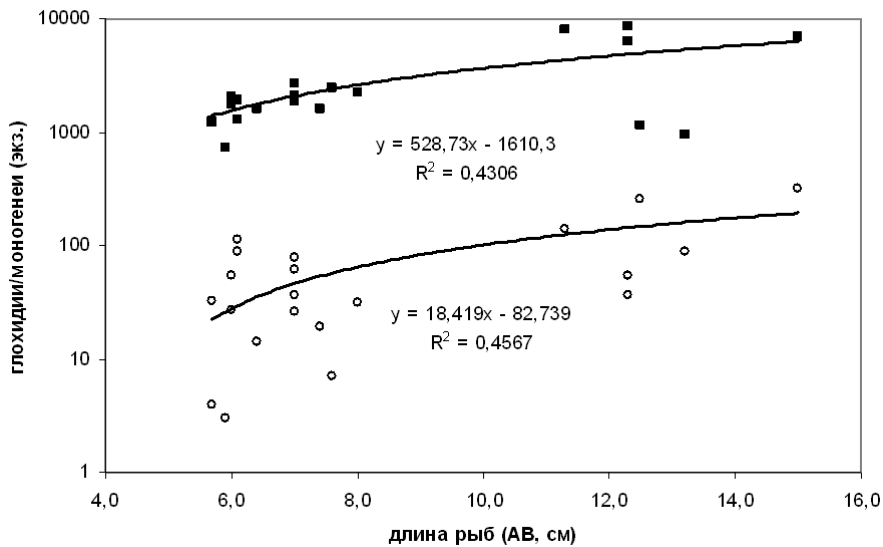


Рис. 1. Зависимость численности гноидий *M. margaritifera* (□) и моногней *G. salaris* (■) от размеров (АВ) разновозрастной молоди лосося в р. Кереть. Ось Y шкала логарифмическая

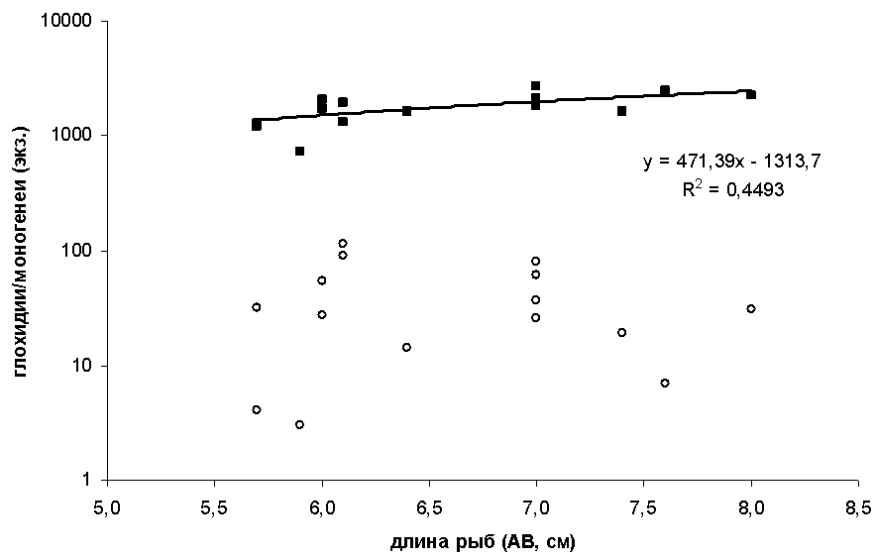


Рис. 2. Зависимость численности гноидий *M. margaritifera* (□) и моногней *G. salaris* (■) от размеров (АВ) сеголетков (0+) молоди лосося в р. Кереть. Ось Y шкала логарифмическая

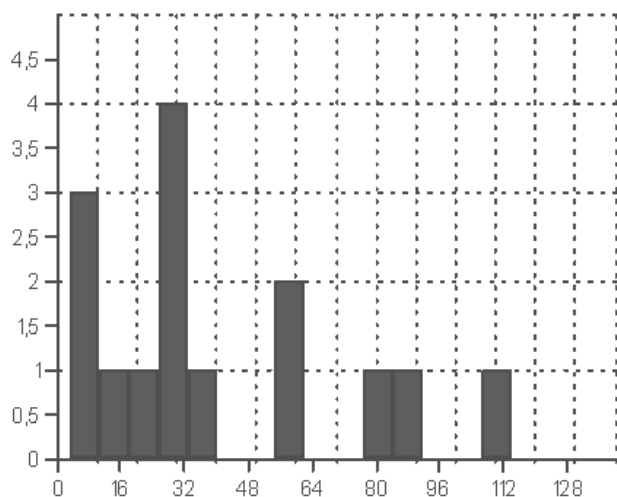


Рис. 3. Гистограмма распределения численности глохидий *M. margaritifera* в популяции сеголетков лосося р. Кереть. По оси X – значения численности глохидий, по оси Y – частоты

(НБР). Показатели параметров НБР представлены в таблице, значения агрегированности k составили 1,368, а p – 0,036. Установленный тип распределения свидетельствует об устойчивом характере отношений в системе паразит-хозяин, и в популяции явно преобладают рыбы с невысокими значениями интенсивности заражения. Особи с максимальной интенсивностью инвазии были единичны.

Заражение рыб моногенейми *G. salaris*

Так же как и в случае с *M. margaritifera*, все исследованные рыбы были заражены *G. salaris* (см. табл.). Обнаруженная минимальная зараженность молоди лосося составила 727 экз., а максимальная – 8485 экз. моногеней на рыбу. Минимальная численность паразитов на рыбу составила 727 экз., а максимальная – 8485 экз. При этом сеголетки были заражены несколько слабее, чем более крупные годовики, для первых индекс обилия составил 1794,33, а для вторых 5343,5 экз./на рыбу (см. табл.). Показана также достоверная связь ($P > 0,01$) интенсивности заражения и длины тела зараженных рыб (см. рис. 1). Следует отметить, что выявленная тенденция сохранилась и при анализе зависимости зараженности сеголетков от длины тела исследованных рыб (см. рис. 2). Показанная на рис. 2 зависимость была достоверной ($P > 0,01$).

Как показано на рис. 4, распределение численности *G. salaris* в популяции сеголетков лосося моделируется НБР. Однако значения показателей параметров НБР, представленные в таблице, указывают на невысокую агрегиро-

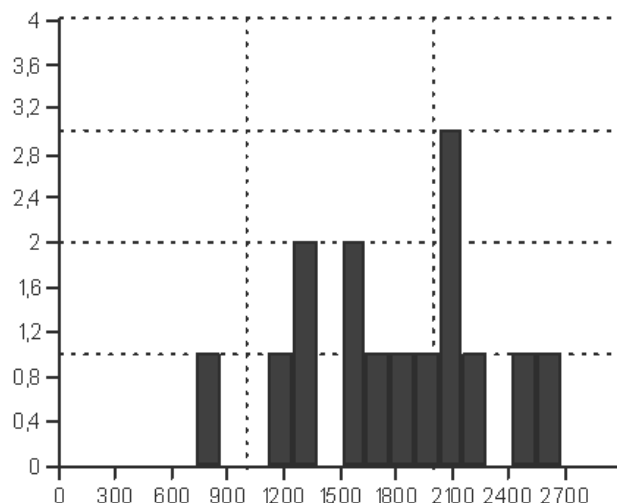


Рис. 4. Гистограмма распределения численности моногеней *G. salaris* в популяции сеголетков лосося р. Кереть. По оси X – значения численности моногеней, по оси Y – частоты

ванность – значения k оказались высокими и составили 10,93, а p – 0,0067. Данный тип распределения численности паразитов свидетельствует о неустойчивом характере отношений в системе паразит-хозяин и о том, что в популяции хозяев явно преобладают рыбы с высокой восприимчивостью к заражению *G. salaris*. Особи с низкой интенсивностью инвазии были единичны. В данном случае можно говорить, что заражение молоди лосося носит характер эпизоотии, и заражение паразитом может приводить к гибели части рыб.

Обсуждение

Сравнительное изучение совместного заражения молоди лосося глохидиями *M. margaritifera* и моногенейми *G. salaris* представляет особый интерес в исследовании особенностей отношений паразит-хозяин, так как эти виды имеют разную стратегию в инвазии рыб и сезонные различия в динамике численности.

Встречаемость и динамика численности глохидий *M. margaritifera*

Достигшие половой зрелости самки пресноводной жемчужницы выделяют в воду миллионы личинок. Заражение рыб глохидиями происходит пассивно. Рядом исследований отмечается, что от численности первично осевших на жабрах молоди лосося глохидий инцистирование и метаморфоз претерпевают только несколько процентов. Как показано [Hastie, Young, 2001], паразитарная фаза жемчужницы начинается в конце июля и продолжается 350 дней,

что характерно и для р. Кереть [Зюганов, 2008]. Процесс заражения рыб гложидиями распадается на два основных этапа. В начальный период (июль–август) происходит активное расселение гложидий, когда наблюдаются высокие значения встречаемости и интенсивности заражения, при этом приживаемость личинок очень низкая. Благодаря высокой плодовитости моллюсков зараженность молоди лосося в этот период может достигать высоких значений, на что указывается во многих работах [Karna, Millemann, 1978; Young, Williams, 1984a; Bauer, 1987a, b; Bauer, Vogel, 1987]. На фазе активного расселения личинок молодь рыб старших возрастов может быть заражена сильнее, чем сеголетки.

На другом этапе (конец августа – сентябрь), когда прекращается поступление новых гложидий, зараженность рыб стабилизируется, гложидии инцистируются и закрепляются на жабрах своих промежуточных хозяев. При этом в силу более высокой сопротивляемости к заражению старших рыб, закрепившиеся гложидии сохраняются преимущественно на сеголетках [Young, Williams, 1984a; Bauer, 1987b].

Как было показано [Иешко и др., 2009], у молоди форели в р. Скиеллбеккен (Норвегия) заражение рыб гложидиями начинается в августе и достигает максимальных значений в сентябре–октябре. Созревание личинок продолжается весь зимний период, а в июне следующего года они начинают покидать хозяев. При этом различия в интенсивности заражения рыб молодыми (т. е. личинками, которые только что осели на жабрах рыб в сентябре–октябре) и зрелыми (перезимовавшими на рыбе гложидиями) в большинстве случаев незначительны, что свидетельствует о высокой выживаемости личинок в зимний период.

Изучение заражения сеголетков лосося (0+) в р. Кереть гложидиями *M. margaritifera* показало, что распределение численности личинок жемчужницы моделируется негативным биномиальным распределением. Статистические показатели численности и оценки параметров НБР представлены в таблице.

Соответствие распределения численности паразитирующих гложидий НБР позволяет нам проверить гипотезу о вероятностных характеристиках процесса заражения рыб и динамике отношений в системе паразит-хозяин. В большинстве случаев плодовитость паразитов всегда высока, в связи с чем количество поселившихся (закрепившихся) паразитов преимущественно определяется сопротивляемостью хозяина. Ранее показано [Иешко и др., 2009], что при НБР значительная часть хозяев имеет слабое заражение, и лишь единичные особи заражены

большим числом паразитов (см. рис. 3). В силу этого средняя зараженность рыб в популяции или индекс обилия (M) будет определяться параметром k НБР, что характеризует соотношение в популяции восприимчивых и не восприимчивых к заражению рыб. При высоких значениях k агрегированность уменьшается, т. е. большее число хозяев заражается, а при малых k агрегированность растет, указывая на то, что в пределах популяции увеличивается доля устойчивых к заражению рыб. Выявленный тип распределения численности гложидий в р. Кереть свидетельствует о выраженной устойчивости системы паразит-хозяин популяций *M. margaritifera* и молоди лососевых рыб в осенний период.

Установленная нами модель распределения численности гложидий указывает на активное участие рыб-хозяев в регуляции численности и приживаемости личинок жемчужницы. По-видимому, сопротивляемость молоди лосося заражению во многом зависит от температурных условий. Фаза расселения личинок совпадает с периодом, когда температура воды в р. Кереть имеет значения, близкие к температурному оптимуму лососевых рыб (август–сентябрь) (см. рис. 5), при котором иммунная система рыб способна активно реагировать на приживаемость гложидий.

Было показано, что при 12 °С они вырабатывают значительно больше антител, чем при 8 °С, что указывает на формирование неспецифического иммунного ответа при низких температурах, а специфического – при высоких [Stewart et al., 2002]. Таким образом, поздней осенью в октябре, когда температура воды падает ниже 10 °С, регулирующая роль иммунитета снижается, и прижившиеся личинки успешно сохраняются до весны следующего года [Иешко и др., 2009]. Однако следует отметить, что параметры



Рис. 5. Среднемноголетний ход летне-осенних изменений температуры воды в р. Кереть

НБР глохидий в р. Кереть были несколько выше значений p и k , отмеченных нами для форели р. Скиеллбеккен (Норвегия) и лосося р. Гридино [Иешко и др., 2009]. Более высокие значения агрегированности k в р. Кереть, наблюдаемые в сходные сроки (октябрь), свидетельствуют об относительно более высокой доле восприимчивых к заражению рыб в этой реке.

Встречаемость *Gyrodactylus salaris* на молоди лосося в р. Кереть

В последние годы активно обсуждаются вопросы, связанные с изучением фауны паразитов и распространением опасных видов в лососевых реках Северной Европы. Особо актуальными эти исследования стали в связи с распространением эктопаразита *G. salaris*, которое привело практически к полному уничтожению стад атлантического лосося в реках Норвегии [Vakke et al., 2007].

Как было установлено нами [Иешко и др., 2008], в период с 1990 по 1996 гг. плотность заселения сеголетками лосося р. Кереть снизилась более чем в 120 раз. Численность пестряток старших возрастов (1+, 2+, 3+) к 1996 г. упала практически до нуля. Снижение численности сопровождалось изменениями в возрастной структуре популяции молоди. Так если в 1990–1992 гг. доля сеголеток (0+) составляла 46,6–64,2 % от общего числа отловленных рыб, то, начиная с 1994 г., она увеличилась и изменялась в пределах от 80 и 100 %, при выраженном снижении доли пестряток возраста 1+ и старше. Одной из причин наблюдаемых изменений в численности и структуре популяции атлантического лосося можно считать расселение в р. Кереть опасного паразита *Gyrodactylus salaris* – нового для данного региона вида моногеней. Данный вид паразитирует на плавниках, а при высокой интенсивности инвазии и на жабрах и поверхности тела рыб. Моногенея *G. salaris* впервые была отмечена в 1992 г. на Варацком пороге [Иешко, Шульман, 1994].

Было установлено [Шульман и др., 2001, 2005; Иешко и др., 2008], что встречаемость моногеней *G. salaris* имеет выраженные сезонные различия в экстенсивности и интенсивности инвазии. В летние месяцы зараженность паразитом относительно невысокая, но осенью, по мере снижения температуры воды, происходит ее возрастание. Так, если 14 сеголетков, исследованных 21 сентября 2008 г. при 100 % зараженности *G. salaris* имели индекс обилия 536,3 экз./на рыбу, то уже в октябре, как показали наши исследования, последний показатель был намного выше (см. табл.).

При выявленном типе распределения значения параметров i , в первую очередь k , были высоки (см. табл.). Это свидетельствует об относительно высокой восприимчивости рыб к заражению моногенями и практически полному отсутствию в популяции молоди лосося устойчивых особей (см. рис. 4). Данные о сезонной динамике заражения *G. salaris* согласуются с ходом изменения температуры воды в реке (см. рис. 5). При высоких ее значениях иммунные механизмы молоди лосося способны участвовать в регуляции численности моногеней, однако в октябре, при температуре ниже 10 °С, рыбы становятся более восприимчивыми к заражению [Stewart et al., 2002]. Темпы размножения *G. salaris* оказываются намного выше, чем скорость нарастания иммунного ответа рыб в условиях низких температур. По-видимому, в силу этих причин поздней осенью, при низких температурах наблюдается резкий рост численности моногеней, а выживаемость сильно зараженных сеголетков лосося резко падает, и на следующий год из-за гибели, вызванной паразитом, наблюдается единичная встречаемость молоди в возрасте 1+ [Иешко и др., 2008]. Установленная достоверная связь между численностью *G. salaris* и размерами тела молоди лосося (см. рис. 3, 4), позволяет предположить, что гибель, вызванная паразитом, главным образом, наблюдается для данной группы рыб.

Заключение

Проведенные исследования показали, что основные закономерности зараженности и распределения численности паразитов молоди лосося имеют выраженную связь с температурными условиями. Характер заражения рыб и параметры НБР личинок жемчужницы свидетельствуют о выраженной регуляции численности паразита со стороны хозяина. Нерест жемчужницы, расселение и закрепление глохидий на жабрах молоди лосося проходят в ограниченный срок и полностью совпадают с периодом оптимальных температур, благодаря чему хозяин способен контролировать заражение. По-видимому, именно в этой связи практически нет работ, показывающих патогенную роль глохидий жемчужницы [Nezlin et al., 1994; Treasurer et al., 2006]. Гистограмма распределения численности личинок жемчужницы демонстрирует структуру популяции молоди по устойчивости к заражению паразитом, в которой явно преобладают слабоинвазированные особи.

Результаты, характеризующие встречаемость моногеней *G. salaris*, показывают, как развивается эпизоотия молоди лосося в

р. Кереть. При температурах, близких к оптимальным для молоди лосося, хозяин имеет возможность контролировать численность и приживаемость моногеней. По этой причине нами регистрировалась относительно низкая зараженность молоди [Иешко и др., 2008]. Гиродактилюсы являются типичными холодолюбивыми видами паразитов рыб, имеющими выраженный рост численности, приуроченный к периоду действия низких температур. Понижение температуры ниже оптимальной способно существенно снизить темп формирования иммунной реакции молоди лосося. В этих температурных условиях, как показали наши данные по распределению численности *G. salaris*, со стороны хозяина не наблюдается выраженных индивидуальных различий в устойчивости к заражению, они практически все характеризовались одинаковой и высокой восприимчивостью.

Заражение молоди лосося глехидиями *M. margaritifera* и зафиксированный нами в октябре тип распределения численности сформировался ранее в августе–сентябре и отражает соотношение устойчивых и восприимчивых рыб в популяции в тот период. Параметры же заражения *G. salaris* сложились близко к периоду проведения исследований и, соответственно, отражают характер взаимодействия в системе паразит-хозяин в период низких температур, когда молодь не проявила индивидуальных различий в устойчивости к заражению. По-видимому, благодаря тому, что заражение паразитами формировалось в разное время и при отличающихся условиях, определяющих состояние популяции рыб, нет достоверной связи между численностью глехидий и моногеней.

Следует также отметить, что установленный характер заражения молоди лосося и последствия, вызванные эпизоотией *G. salaris* в р. Кереть, пагубно сказались на численности рыб, которые играют важную роль в жизненном цикле моллюсков. В связи с этим дальнейшее сокращение численности лосося может значительно повлиять на существование пресноводной жемчужницы в этой реке.

Исследование проведено при поддержке программ ОБН РАН – «Биологические ресурсы России: оценка состояния и фундаментальные основы мониторинга» № г.р. 01200955241 и ФЦП «Научные и научно-педагогические кадры инновационной России» на 2009–2013 гг., госконтракт П1299.

Литература

Быховская-Павловская И. Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 121 с.

Зюганов В. В. Мониторинг биосистемы «жемчужница – лосось» в карельской реке Кереть за последние 17 лет // Успехи современной биологии. 2008. Т. 128, № 4. С. 424–430.

Зюганов В. В., Зотин А. А., Третьяков В. А. Жемчужницы и их связь с лососевыми рыбами. М.: Ин-т биологии развития РАН, 1993. 134 с.

Иешко Е. П., Шульман Б. С., Щуров И. Л., Барская Ю. Ю. Многолетние изменения эпизоотии молоди лосося (*Salmo salar* L.) в реке Кереть (бассейн Белого моря), вызванной вселением *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 // Паразитология. 2008. Т. 42, вып. 6. С. 486–496.

Иешко Е. П., Ларсон Б. М., Павлов Ю. Л. и др. Популяционная динамика численности глехидий пресноводной жемчужницы *Margaritifera margaritifera* L., паразитирующих на молоди лососевых рыб северных водоемов // Известия РАН. Серия биологическая, 2009. № 6. С. 1–6.

Иешко Е. П., Шульман Б. С. Паразитофауна молоди семги некоторых рек Карельского побережья Белого моря // Экологическая паразитология. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 1994. С. 45–53.

Махров А. А., Иешко Е. П., Щуров И. Л. и др. Оценка состояния популяций европейской жемчужницы (*Margaritifera margaritifera*) северной Карелии с использованием данных о численности и зараженности рыб-хозяев // Зоологический журнал. 2009. Т. 88, № 12. С. 1–8.

Шульман Б. С., Щуров И. Л., Иешко Е. П. Сезонные изменения зараженности молоди пресноводного лосося (*Salmo salar morpha sebago* Girard) моногенеей *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 // Паразитология. 2005. Т. 39, вып. 4. С. 318–321.

Шульман Б. С., Щуров И. Л., Иешко Е. П., Широков В. А. Влияние *Gyrodactylus salaris* Malmberg, 1957 (Monogenea: Gyrodactylidae) на популяцию атлантического лосося (*Salmo salar*) в реке Кереть и возможные меры борьбы с ним // Эколого-паразитологические исследования животных и растений Европейского Севера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2001. С. 40–48.

Bakke T. A., Cable J., Harris P. D. The Biology of *Gyrodactylid* Monogeneans: The «Russian-Doll Killers» // Advances in parasitology. 2007. Vol. 64. P. 161–376.

Bauer G. The parasitic stage of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.) III. Host relationships // Archiv für Hydrobiol. 1987a. Vol. 76. P. 413–423.

Bauer G. The parasitic stage of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.) II. Susceptibility of brown trout // Archiv für Hydrobiol. 1987b. Vol. 76. P. 403–412.

Bauer G., Vogel C. The parasitic stage of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera* L.) I. Host response to glochidiosis // Archiv für Hydrobiol. 1987. Vol. 76. P. 393–402.

Hastie L. C., Young M. R. Freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) glochidiosis in wild and farmed salmonid stocks in Scotland // Hydrobiologia. 2001. Vol. 445. P. 109–119.

Karna D. W., Millemann R. E. Glochidiosis of salmonid fishes. III. Comparative susceptibility to natural infection

with *Margaritifera margaritifera* (L.) (Pelecypoda: Margaritiferidae) and associated histopathology // J. Parasitol. 1978. Vol. 64. P. 528–537.

Nezlin L. P., Cunjak R. A., Zotin A. A., Ziuganov V. V. Glochidium morphology of the freshwater pearl mussel (*Margaritifera margaritifera*) and glochidiosis of Atlantic salmon (*Salmo salar*): a study by scanning electron microscopy // Can. J. Zool. 1994. Vol. 72, N 1. P. 15–21.

Rozsa L., Reiczigel J., Majoros G. Quantifying parasites in samples of hosts // J. Parasitol. 2000. V. 86. P. 228–232.

Stewart W. Alcorn, Anthony L. Murray, Ronald J. Pascho. Effects of rearing temperature on immune functions in sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*)

// Fish & Shellfish Immunology. 2002. Vol. 12, Issue 4. P. 303–334. doi:10.1006/fsim.2001.0373

Treasurer J. W., Hastie L. C., Hunter D. et al. Effects of *Margaritifera margaritifera* glochidial infection on performance of tank-reared Atlantic salmon (*Salmo salar*) // Aquaculture. 2006. Vol. 256, Issues 1–4. P. 74–79.

Young M. R., Williams J. C. The reproductive biology of the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (Linn.) in Scotland I. Field studies // Archiv für Hydrobiol. 1984a. Vol. 99(4). P. 405–422.

Young M. R., Williams J. C. The reproductive biology of the freshwater pearl mussel *Margaritifera margaritifera* (Linn.) in Scotland II. Field studies // Archiv für Hydrobiol. 1984b. Vol. 100. P. 29–43.

СВЕДЕНИЯ ОБ АВТОРАХ:

Иешко Евгений Павлович

зав. лаб. паразитологии животных и растений, д. б. н., профессор
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: ieshko@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 769810

Шульман Борис Соломонович

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: biology@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 769810

Лебедева Дарья Ивановна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: biology@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 769810

Барская Юлия Юрьевна

старший научный сотрудник, к. б. н.
Институт биологии Карельского научного центра РАН
ул. Пушкинская, 11, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185910
эл. почта: biology@krc.karelia.ru
тел.: (8142) 769810

Щуров Игорь Львович

зав. лаб. популяционной экологии лососевых рыб, к. б. н.
Северный научно-исследовательский институт рыбного хозяйства ПетрГУ
наб. Варкауса, 3, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185031
эл. почта: shurov@research.karelia.ru
тел./факс: (8142) 783285

Широков Вячеслав Анатольевич

зам. директора по научной работе
Северный научно-исследовательский институт рыбного хозяйства ПетрГУ
наб. Варкауса, 3, Петрозаводск, Республика Карелия, Россия, 185031
эл. почта: shirokov@research.karelia.ru
тел./факс: (8142) 783285

Ieshko, Evgueny

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: ieshko@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 769810

Shulman, Boris

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: biology@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 769810

Lebedeva, Darja

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: biology@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 769810

Barskaya, Yulia

Institute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Science
11 Pushkinskaya St., 185910 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: biology@krc.karelia.ru
tel.: (8142) 769810

Shchurov, Igor

Northern Fisheries Research Institute, Petrozavodsk State University
3 Varkaus Nab., 185031 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: shurov@research.karelia.ru
tel./fax: (8142) 783285

Shirokov, Vyacheslav

Northern Fisheries Research Institute, Petrozavodsk State University
3 Varkaus Nab., 185031 Petrozavodsk, Karelia, Russia
e-mail: shirokov@research.karelia.ru
tel./fax: (8142) 783285