

УДК 597.552.5:591.69(282.247.212)

ВАЛААМСКИЙ СИГ – ГЛУБОКОВОДНАЯ ЭКОФОРМА *Coregonus lavaretus* В ЛАДОЖСКОМ ОЗЕРЕ: МОРФОЛОГИЧЕСКИЙ И ПАЗИТОЛОГИЧЕСКИЙ АСПЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

© 2020 г. Л. В. Аникиева^{1,*}, Е. П. Иешко¹, С. Г. Соколов^{1,2}, Н. В. Ильмаст¹

¹Институт биологии Карельского научного центра РАН, Петрозаводск, Россия

²Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова, Москва, Россия

*e-mail: anikieva@krc.karelia.ru

Поступила в редакцию 10.02.2020 г.

После доработки 11.02.2020 г.

Принята к публикации 11.02.2020 г.

Проведен сравнительный анализ видового состава паразитов экологических форм сига *Coregonus lavaretus*: валаамского сига, лудого, свирского, черного и ладожского озерного сига. Показано, что различия в видовом составе паразитов отражают особенности обитания отдельных экоформ *C. lavaretus* в разных условиях Ладожского озера. Дана характеристика паразитофауны валаамского сига как наиболее глубоководной формы *C. lavaretus*.

Ключевые слова: Ладожское озеро, сиг *Coregonus lavaretus*, валаамский сиг, паразитофауна

DOI: 10.31857/S0042132420030035

ВВЕДЕНИЕ

Обыкновенный сиг *Coregonus lavaretus sensu lato* – полиморфный вид рыб с циркумполярным распространением; представлен множеством экологических форм, отличающихся рядом морфологических признаков, местами и сроками нереста. Многие внутривидовые формы обыкновенного сига обладают уникальным темпом роста, высокими приростами биомассы и служат ценными объектами аквакультуры (Рыбы в заповедниках..., 2010).

Внутривидовая дифференциация сиговых рыб основывается главным образом на различиях по числу жаберных тычинок. Признак считается генетически детерминированным и устойчивым во времени (Решетников, 1980). В оз. Ладожское описаны (Правдин, 1954) семь форм обыкновенного сига: сиг вуоксинский многотычинковый (число жаберных тычинок *spina branchiales*: *Sp. br.* мода = 43), сиг черный (*Sp. br.* мода = 33–34), сиг валаамский (*Sp. br.* мода = 26–27), сиг лудого (*Sp. br.* мода = 23–25), сиг волховский (*Sp. br.* мода = 23–24), сиг свирский (*Sp. br.* мода = 24–25), сиг ладожский озерный (*Sp. br.* мода = 24–25). Однако концепция высокого морфологического полиморфизма обыкновенного сига принимается не всеми авторами. Предлагается (Богуцкая, Насека, 2004; Kottelat, Freyhof, 2007) рассматривать многие формы этого сига в качестве самостоятельных видов, в частности встречающихся в Ла-

дожском озере волховского сига, лудого, черного и валаамского сигов.

Известно, что видовой состав и структура паразитофауны рыб позволяют уточнить особенности экологии и условий обитания хозяев, проследить пути их эволюции (Догель, 1962; Коновалов, 1971; Бочкарев, Гафина, 1993, 1996; Кузнецова, 2003). Был представлен (Барышева, Бауер, 1957) первый опыт паразитологического анализа пяти группировок сигов из разных районов Ладожского озера, рассматриваемых авторами как экоформы *C. lavaretus*. Исследованы (Бауер, Никольская, 1952, 1957) возрастные и сезонные изменения паразитофауны ладожского озерного сига и промежуточных хозяев наиболее распространенных видов паразитов сигов.

Цель данной работы – морфологическая и экологическая характеристика валаамского сига оз. Ладожское с привлечением паразитологических данных.

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Ладожское озеро – крупнейший пресноводный водоем Европы. Площадь озера – 17700 км². Водоем глубоководный, наибольшая глубина – 228 м, глубины более 100 м характерны для северной части озера. Средняя глубина озера составляет 51 м (Озера Карелии, 2013). Водоем принимает сток с водосборного бассейна площадью 258 км².



Рис. 1. Валаамский сиг из оз. Ладожское (фото Н.В. Ильмста).

Природные условия сформировали экосистему озера с высоким качеством воды, однако в начале 1960-х гг. в озере стали наблюдаться признаки антропогенного эвтрофирования. Основным источником поступления биогенных и токсических веществ в Ладожское озеро является речной сток с водосборной площади (Современное состояние..., 1987; Ладожское озеро, 2002). Ихтиофауна водоема представлена 44 видами, принадлежащими к 16 семействам (Кудерский, 2013).

Материал собран в северной части Ладожского озера в районе о. Валаам в декабре 2017 г. Методом полного паразитологического вскрытия (Быховская-Павловская, 1985) исследовано 13 экз. валаамского сига. У рыб измеряли длину АС (длина тела по Смитту – расстояние от вершины рыла до конца средних лучей хвостового плавника) (см) и массу тела (г), подсчитывали число тычинок и определяли возраст.

Список видов паразитов валаамского сига составлен по системе паразитических организмов, опубликованной в Каталоге паразитов пресноводных рыб Северной Азии (Пугачев, 2001, 2002, 2003, 2004). Для оценки численности и встречаемости видов паразитов использовали экстенсивность заражения рыб (%), интенсивность заражения (пределы колебаний числа особей паразита в 1 рыбе) и индекс обилия (число паразитов на 1 вскрытую рыбу). По частоте встречаемости паразитов разделили на две группы: часто встречающиеся виды (встречаемость более 30%) и редкие виды.

Сходство видового состава паразитов валаамского сига и сигов Ладожского озера (Барышева, Бауер, 1957) оценивали с использованием кластерного анализа (Коросов, Горбач, 2010).

РЕЗУЛЬТАТЫ

Морфологические данные

Все обследованные сиги были в возрасте 3+, из них три особи – самцы, остальные – самки (рис. 1).

Длина рыб колебалась от 27.1 до 30.3 см. Различия между минимальными и максимальными размерами особей не превышали 10%. Преобладали особи с длиной 28–29 см (9 экз.). Масса тела варьировала от 212 до 290 г. Наиболее часто встречались рыбы массой до 240 г. Число жаберных тычинок варьировало от 27 до 33. Наиболее часто встречались особи с 27–30 тычинками на первой жаберной дуге (рис. 2). Размеры и вес рыб были взаимосвязаны линейно (рис. 3).

Паразитологический анализ

При паразитологическом обследовании валаамского сига было обнаружено 8 видов паразитов, относящихся к 7 классам: Мyxosporidia (*Chloromyxum coregoni*), Monogenea (*Discocotyle sagittata*), Cestoda (*Cyathocephalus truncatus*, *Proteocephalus longicollis*), Trematoda (*Ichthyocotylurus erraticus*), Nematoda (*Cystidicola farionis*), Acanthocephala (*Echinorhynchus salmonis*) и Crustacea (*Salmincola extumescens*). Часто встречались микоспоридия *Chloromyxum coregoni*, моногенея *Discocotyle sagittata* и цестоды *Cyathocephalus truncatus* и *Proteo-*

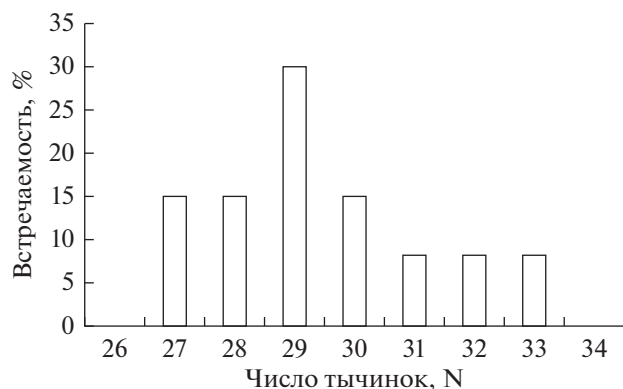


Рис. 2. Встречаемость числа жаберных тычинок у валаамского сига оз. Ладожское.

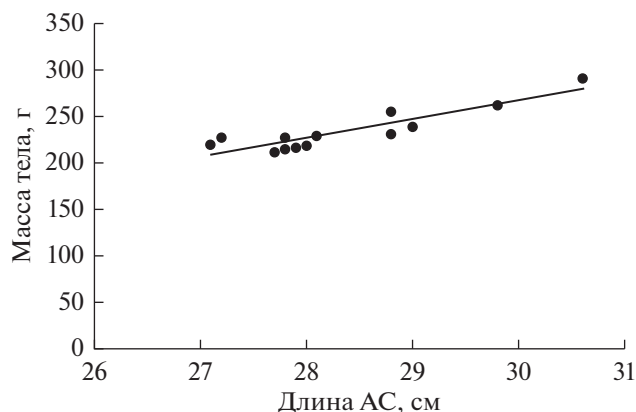


Рис. 3. Взаимосвязь размерных и весовых показателей у валаамского сига оз. Ладожское.

cephalus longicollis — типичные паразиты лососеобразных рыб. По численности доминировала цестода *P. longicollis* (табл. 1).

Кластерный анализ видового состава паразитов валаамского сига и сига из разных районов оз. Ладожское (Барышева, Бауер, 1957) разделил формы сига на 2 кластера (рис. 4). В первый кластер вошли сиг-лудога, зубатый сиг, валаамский сиг (наши данные) и свирский. Во второй кластер вошли две формы сига: сиг черный и ладожский озерный сиг.

ОБСУЖДЕНИЕ

Валаамский сиг — самая глубоководная форма из всех сига Ладожского озера. Он держится на глубинах не менее 25–30 м, чаще на глубинах 50 и 150 м, где гидробиологические процессы характеризуются стабильностью, круглый год сохраняются низкие температуры (4–5°C) и невысокий уровень продукционных показателей кормовой базы. Численность и биомасса планктона соответствуют олиготрофному уровню трофности. Биомасса бентоса невелика и составляет 0.4–0.9 г/м².

В составе бентоса амфиподы и мизиды преобладают над другими группами (Румянцев, Кудерский, 2010). В зимний период обитание валаамского сига ограничено северной и центральной глубоководными частями Ладожского озера. Валаамский сиг нерестится позднее, чем другие ладожские сиги. В питании отмечены реликтовые ракообразные *Mysis relicta*, *Pontoporeia affinis*, *Pallasea quadrispinosa* (97–99% по весу) и личинки Chironomidae (Тихомирова, 1975).

Сведения о валаамском сиге в возрасте 3+ немногочисленны, так как эта группировка в промысловых уловах встречается редко. Из материалов (Правдин, 1946) следует, что длина валаамского сига в этом возрасте равна 29 см, масса — 393 г. Согласно более поздним данным (Федорова, 1977а,б), длина АС у 7 учтенных особей составляет 23–32 см, в среднем 26.3 см, масса тела 100–200 г, в среднем 147 г. По материалам 1982 г. (Дятлов, 2002), для этой возрастной группы валаамского сига ($n = 9$) длина составляет 31–33 см, масса — 260–386 г. Полученные нами данные отличаются от известных для валаамского сига в возрасте 3+ и свидетельствуют

Таблица 1. Видовой состав и встречаемость паразитов валаамского сига (8.12.2017 г.)

Вид паразита	Число зараженных рыб	Встречаемость, %	Пределы, экз.	Всего особей, экз.	Индекс обилия
<i>Chloromyxum coregoni</i>	7	53.8	+	+	+
<i>Discocotyle sagittata</i>	6	46.1	1–4	11	0.84
<i>Cyathocephalus truncatus</i>	7	53.8	1–17	36	2.8
<i>Proteocephalus longicollis</i>	11	84.6	1–82	294	22.6
<i>Ichthyocotylurus erraticus</i>	2	15.4	1	2	0.2
<i>Cystidicola farionis</i>	1	7.7	1	1	0.08
<i>Echinorhynchus salmonis</i>	1	7.7	1	1	0.08
<i>Salmincola extumescens</i>	1	7.7	1	1	0.08

Примечание: + означает невозможность расчета значений.

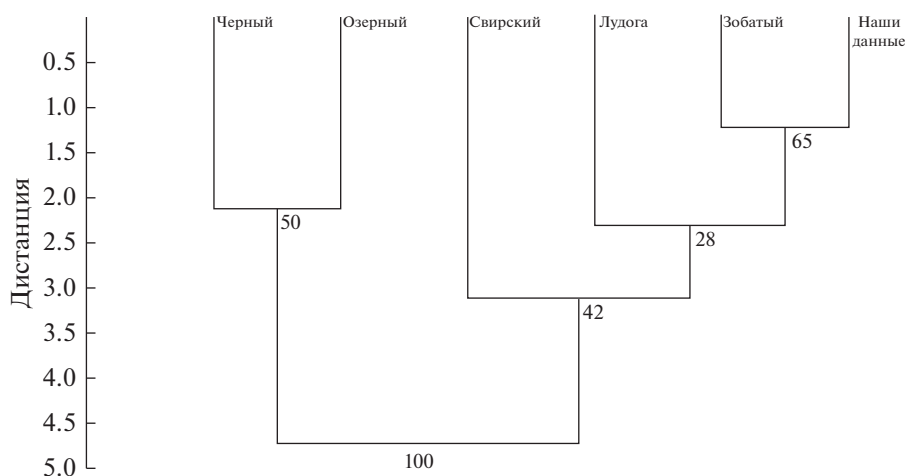


Рис. 4. Результаты кластерного анализа паразитофауны сига оз. Ладожское с использованием метода Варда (Эвклидово расстояние); числа при ветвлении показывают бутстрэп-вероятность (%); по оси ординат приведены значения дистанции отличий.

ют о значительной вариабельности линейного и весового роста валаамского сига в разные годы.

Сравнение данных с известными для других форм сига Ладожского озера в возрасте 3+ показало, что валаамский сиг отличается от черного сига и вуоксинского меньшими длиной и массой тела и числом жаберных тычинок. Размеры и масса тела валаамского сига близки к лудоге, но валаамский сиг имеет несколько большее число жаберных тычинок (табл. 2).

Все обнаруженные нами и идентифицированные до вида паразиты — представители арктического пресноводного комплекса, широко распространены в северной Голарктике и приурочены преимущественно к отряду лососеобразных (Определитель..., 1984, 1985, 1987). Они адаптированы к обитанию в олиготрофных водоемах с низкими температурами и ограниченным составом планктона и бентоса. В выявленной паразитофауне валаамского сига отсутствуют видоспецифичные паразиты, что в принципе справедливо для всех сиговых.

Анализ жизненных циклов обнаруженных паразитов показывает, что большая часть видов

имеет сложный цикл развития с участием донных и придонных беспозвоночных в качестве промежуточных хозяев: моллюсков, бокоплавов, олигохет, копепод. Три разных в таксономическом отношении вида — *Cyathocephalus truncatus*, *Cystidicola farionis* и *Echinorhynchus salmonis* имеют общую группу промежуточных хозяев — амфипод (Баер, Никольская, 1952; Measures, Bossé, 1993; Knudsen et al., 2001). Цестода *P. longicollis* развивается с участием одного промежуточного хозяина, роль которого выполняют копеподы родов *Cyclops*, *Eucyclops*, *Mesocyclops*, *Eudiaptomus* (Аникиева и др., 1983). Доминирование этого паразита у валаамского сига связано с преобладанием в зоопланктоне олиготрофных водоемов ракообразных перечисленных родов, большая часть которых сосредоточивается в глубинных слоях (Сярки, Фомина, 2017). Заражение миксоспоридией *Chloromyxum coregoni* и трематодой *Ichthyocotylurus erraticus* происходит активно, актиноспоры и церкарии проникают в тело рыб через кожные покровы и, возможно, слизистые ротовой полости и жабр. Актиноспоры и церкарии развиваются при участии олигохет и брюхоногих моллюсков соответ-

Таблица 2. Некоторые морфометрические показатели сига оз. Ладожское в возрасте 3+

Показатель	Сиг валаамский (наши данные, 2017)	Сиг черный, (Дятлов, 2002)	Сиг вуоксинский (Дятлов, 2002)	Сиг-лудога (Болотова, 1977)
АС, см min—max (среднее)	27.1–30.6 (28.4)	30.0–36.2 (32)	40.9–42.0 (41.5)	— (27.24 ± 0.69)
Масса, г min—max (среднее)	215–290 (234)	250–400 (302)	631–750 (691)	— (225.5 ± 20.8)
Sp. br. min—max (среднее)	27–33 (29.4)	31–37 (33.9 ± 0.2)	38–47 (41.6 ± 0.3)	21–28 (24.4 ± 0.3)

ственно. Промежуточный хозяин *Chloromyxum coregoni* еще не обнаружен. Данные о моллюсках — хозяевах партенит, продуцирующих церкарий, противоречивы (Фролова, 1975; Olson, 1970). Регистрация *Ichthyocotylurus erraticus* у глубоководного валаамского сига свидетельствует в пользу моллюсков рода *Valvata* как первых промежуточных хозяев этой трематоды (Olson, 1970; Bell et al., 1999). Известно, что *Valvata* населяют более глубокие зоны водоемов, нежели другие брюхоногие (Природа. Водные беспозвоночные. Затворки). Жизненный цикл *Discocotyle sagittata* и рачков *Salmincola extumescens* осуществляется без смены хозяев (Иешко, 1983; Определитель..., 1987).

По видовому составу паразитов исследованный нами валаамский сиг наиболее близок к зобатому сигу (Барышева, Бауер, 1957) в районе Новой Ладogi. Их паразитофауна наименее разнообразна (8 и 9 видов) и представлена преимущественно паразитами, жизненный цикл которых проходит с участием бентосных организмов. Известно, что основные районы обитания валаамского сига приурочены к глубоководной северной части озера. Однако в летнее время, когда он интенсивно питается, границы распространения передвигаются в южную Ладогу, вплоть до Свирской губы (Дятлов, Федорова, 1977). Значительное сходство в видовом составе паразитов валаамского и зобатого сига позволяет считать их одной и той же формой обыкновенного сига; признается (Сабанеев, 1911) синонимичность названий “зобатый” и “валаамка”. Сравнение данных (Барышева, Бауер, 1957) с нашими результатами 2017 г. показывает, что видовой состав паразитов валаамского сига сохранил относительную стабильность. В паразитофауне сига по-прежнему часты миксоспоридия *Chloromyxum coregoni* и цестода *Cyathocephalus truncatus*. Различия проявились в показателях интенсивности заражения отдельными видами паразитов — скребнем *Echinorhynchus salmonis* и нематодой *Cystidicola farionis*.

Валаамский (зобатый) сиг по видовому составу паразитов близок к сигу-лудоге. Различия между паразитофаунами этих сигов определяются присутствием у лудogi метацеркарий рода *Diplostomum* и видов, промежуточными хозяевами которых служат планктонные ракообразные (нематода *Camallanus lacustris*) и моллюски рода *Sphaerium* (*Phyllodistomum umblae*). Регистрация у лудogi двух последних паразитов свидетельствует о более разнообразном спектре питания этой рыбы по сравнению с валаамским сигом. Присутствие *Diplostomum* согласуется с данными ихтиологов о выраженных миграциях лудogi из глубинных мест на мелководье и обратно, связанных с зимовкой, нагулом и нерестом (Дятлов, 2002).

Видовой состав паразитов свирского сига из устья р. Свирь отличается от валаамского сига и

лудogi встречаемостью плероцеркоидов цестод рода *Dibothriocephalus* и личинок скребня *Corynosoma semerme*. Видовое разнообразие паразитов свирского сига, по-видимому, отражает особенности зимовок этой озерно-речной формы сигов в глубоких местах Ладожского озера и нерестовые миграции через мелководную Свирскую губу (глубина 2–4 м) в устье р. Свирь.

По уровню и характеру сходства видового состава паразитов валаамский сиг вместе с лудогой и свирским входит в группу малотычинковых глубоководных форм сигов Ладожского озера. По числу тычинок, форме тела и образу жизни эта группа сигов относится к пыжьяновидным сигам (*Coregonus lavaretus pidschian*), которые населяют многие водоемы Северной Европы и Азии (Решетников, Лукин, 2006). Генетические данные также подтверждают близость малотычинковых сигов Ладожского озера к группе пыжьяновидных сигов Белого моря и типичного сига-пыжьяна из Оби (Sendek, 2002, 2004).

Для обеих форм из второго кластера (черного и ладожского озерного сигов) характерна относительно богатая паразитофауна — 14 и 22 вида соответственно (Барышева, Бауер, 1957), в формировании которой участвует широкий круг промежуточных хозяев (моллюски, планктонные и бентические ракообразные, личинки поделок). Сиг черный населяет северную часть Ладожского озера и держится вблизи материковых и островных берегов на малых глубинах (редко глубже 50 м). Он нерестится с конца октября до начала декабря на галечном и песчаных грунтах на глубине от 5 до 10 м. Основной пищей сига черного служат моллюски рода *Lymnaea* и реликтовые ракообразные (*Pallasea*, *Pontoporeia*, *Mysis*) (Дятлов, 2002). Ладожский озерный сиг обитает главным образом вдоль западного побережья южной половины озера. Распространение сига в период нагула ограничено глубинами 20–40 м и температурой 4–12°C в районах озера, где обитают реликтовые ракообразные. Нерест проходит во второй половине октября–ноябре на каменисто-галечном грунте на глубине около 6 м. Основные места размножения расположены у южного побережья озера (Федорова, 1977а,б). Таким образом, обе формы сига — относительно мелководные рыбы, имеющие возможность обогащения паразитофауны за счет видов, ассоциированных с эпипелагическими и литоральными сообществами озера.

В то же время паразитофауна всех анализируемых форм сига оз. Ладожское имеет определенное сходство. Оно определяется наличием пяти видов паразитов: *Discocotyle sagittata*, *Cyathocephalus truncatus*, *Ichthyocotylurus erraticus*, *Cystidicola farionis* и *Echinorhynchus salmonis*.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Проведенные нами исследования и литературные данные показывают, что видовой состав паразитов сегов отражает особенности биологии и условий обитания хозяина и может служить маркером его внутривидовых форм. Условия обитания балаамского сига на больших глубинах определяют его паразитофауну, которая отличается от всех других форм сига ограниченным видовым составом паразитов и доминированием видов, промежуточные хозяева которых приурочены к глубоководной зоне озера.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Финансовое обеспечение исследований осуществлялось из средств федерального бюджета на выполнение государственного задания КарНЦ РАН (0218-2019-0075) и частично за счет Российского фонда фундаментальных исследований (проект № 17-04-1004; проект № 18-04-00163).

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Все применимые международные, национальные и/или институциональные принципы ухода и использования животных были соблюдены.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аникиева Л.В., Малахова Р.П., Иешко Е.П. Экологический анализ паразитов сеговых рыб. Л.: Наука, 1983. 167 с.
- Богущая Н.Г., Насека А.М. Каталог бесчелюстных и рыб пресных и солоноватых вод России с номенклатурными и таксономическими комментариями. М.: КМК, 2004. 389 с.
- Барышева А.Ф., Бауер О.Н. Паразиты рыб Ладжского озера // Изв. ВНИОРХ. 1957. Т. 42. С. 175–226.
- Бауер О.Н., Никольская Н.П. Новые данные о промежуточных хозяевах паразитов сига // Докл. АН СССР. 1952. Т. 84 (5). С. 1109–1112.
- Бауер О.Н., Никольская Н.П. Динамика паразитофауны ладожского сига и ее эпизоотологическое значение // Изв. ВНИОРХ. 1957. Т. 42. С. 227–242.
- Болотова Т.Т. Размерно-возрастная характеристика и рост сига-лудог Ладжского озера // Биологические основы рациональной эксплуатации рыбных запасов в крупных водоемах Северо-Запада / Ред. И.Т. Негоновская. Л.: ГосНИОРХ, 1977. С. 53–61.
- Бочкарев Н.А., Гафина Т.Э. Сравнительная характеристика телецкого сига и сига Правдина Телецкого озера (Алтайский край) // Сиб. биол. журнал. 1993. № 2. С. 64–69.
- Бочкарев Н.А., Гафина Т.Э. Морфобиологическая характеристика телецкого сига р. Чулышман // Сиб. экол. журн. 1996. № 2. С. 175–178.
- Быховская-Павловская И.Е. Паразиты рыб. Руководство по изучению. Л.: Наука, 1985. 121 с.
- Догель В.А. Общая паразитология. Л.: ЛГУ, 1962. 463 с.
- Дятлов М.А. Рыбы Ладжского озера. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2002. 281 с.
- Дятлов М.А., Федорова Г.В. Ямный сиг как экологическая форма ладожских сегов // Рыбные ресурсы Ладжского озера / Ред. Г.В. Федорова. Л.: ГосНИОРХ, 1977. С. 17–22.
- Иешко Е.П. Структура и динамика численности популяций *Discocotyle sagittata* // Паразитология. 1983. Т. 17. Вып. 2. С. 107–111.
- Коновалов С.М. Дифференциация локальных стад нерки *Oncorhynchus nerka* (Walbaum). Л.: Наука, 1971. 229 с.
- Коросов А.В., Горбач В.В. Компьютерная обработка биологических данных: методическое пособие. Петрозаводск: ПетрГУ, 2010. 83 с.
- Кузнецова Е.В. Анализ паразитофауны и эпизоотического состояния сеговых рыб в водоемах Северо-Запада: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. СПб.: ГосНИОРХ, 2003. 26 с.
- Кудерский Л.А. Исследование по ихтиологии, рыбному хозяйству и смежным дисциплинам. Т. 3. М.; СПб.: КМК, 2013. 526 с.
- Ладжское озеро. Атлас. СПб: ИНОЗ РАН, 2002. 128 с.
- Озера Карелии // Ред. Н.Н. Филатов, В.И. Кухарев. Петрозаводск: КарНЦ РАН, 2013. 463 с.
- Определитель паразитов пресноводных рыб фауны СССР. Т. 1. Паразитические простейшие. Л.: Наука, 1984. 431 с. Т. 2. Паразитические многоклеточные (Первая часть). Л.: Наука, 1985. 425 с. Т. 3. Паразитические многоклеточные (Вторая часть). Л.: Наука, 1987. 583 с.
- Правдин И.Ф. Сиги водоемов Карело-Финской ССР. Петрозаводск: Гос. изд-во Карело-Финской ССР, 1946. 108 с.
- Правдин И.Ф. Сиги водоемов Карело-Финской ССР. М.; Л.: АН СССР, 1954. 324 с.
- Природа. Водные беспозвоночные. Затворки. www.ecosystema.ru
- Пугачев О.Н. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Простейшие. СПб.: ЗИН РАН, 2001. 242 с.
- Пугачев О.Н. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Книдарии, моногенеи, цестоды. СПб.: ЗИН РАН, 2002. 248 с.
- Пугачев О.Н. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Трематоды. СПб.: ЗИН РАН, 2003. 224 с.
- Пугачев О.Н. Каталог паразитов пресноводных рыб Северной Азии. Нематоды, скребни, пиявки, ракообразные, клещи. СПб.: ЗИН РАН, 2004. 250 с.
- Решетников Ю.С. Экология и систематика сеговых рыб. М.: Наука, 1980. 300 с.
- Решетников Ю.С., Лукин А.А. Современное состояние разнообразия сеговых рыб Онежского озера и про-

- блемы определения их видовой принадлежности // Вопр. ихтиол. 2006. Т. 46. № 6. С. 732–746.
- Рыбы в заповедниках России Т. 1. / Ред. Ю.С. Решетников. М.: КМК, 2010. 627 с.
- Румянцев В.А., Кудерский А.А. Ладожское озеро: общая характеристика, экологическое состояние // Общество. Среда. Развитие. 2010. № 2 (15). С. 222–230.
- Сабанеев Л.П. Рыбы России. Жизнь и ловля (уженье) наших пресноводных рыб. 3-е издание. Под редакцией Н.В. Туркина. Издание А.А. Карцева. Москва, 1911. 300 с.
- Современное состояние экосистемы Ладожского озера. Л.: Наука, 1987. 213 с.
- Сярки М.Т., Фомина Ю.Ю. Зоопланктон Петрозаводской губы Онежского озера в подледный период // Уч. записки ПетрГУ. 2017. № 6 (167). С. 90–95.
- Тихомирова Л.П. Питание ладожских сига // Рыбохозяйственное изучение внутренних водоемов. Л.: ГосНИОРХ, 1975. С. 14–19.
- Федорова Г.В. Биологическая характеристика и численность ладожского озерного сига *Coregonus lavaretus baeri n. ladogae* Pravdin // Рыбные ресурсы Ладожского озера / Ред. Г.В. Федорова. Л.: ГосНИОРХ, 1977а. С. 11–16.
- Федорова Г.В. К биологической характеристике и промыслу ямного сига Ладожского озера // Биологические основы рациональной эксплуатации рыбных запасов в крупных водоемах Северо-Запада / Ред. И.Т. Негоновская. Л.: ГосНИОРХ, 1977б. С. 62–66.
- Фролова Е.Н. Личинки трематод в моллюсках озер Южной Карелии. Л.: Наука, 1975. 183 с.
- Bell A.S., Sommerville C., Gibson D.I. Cercarial emergence of *Ichthyocotylurus erraticus* (Rudolphi, 1809), *I. variegatus* (Creplin, 1825) and *Apatemon gracilis* (Rudolphi, 1819) (Digenea: Strigeidae): contrasting responses to light:dark cycling // Parasitol. Res. 1999. V. 85. P. 387–392.
- Knudsen R., Gabler H.M., Kuris A.M., Amundsen P.A. Selective predation on parasitized prey – a comparison between two helminth species with different life-history strategies // J. Parasitol. 2001. V. 87 (5). P. 941–945.
- Kottelat M., Freyhof J. Handbook of European freshwater fishes. Delemont: IUCN, 2007. 660 p.
- Measures L.N., Bossé L. *Gammarus lawrencianus* (Amphipoda) as intermediate host of *Echinorhynchus salmonis* (Acanthocephala) in an estuarine environment // Canad. J. Fisher. Aquat. Sci. 1993. V. 50 (10). P. 2182–2184.
- Olson R.E. Life cycle of *Cotylurus erraticus* (Rudolphi, 1809) Szidat, 1928 (Trematoda: Strigeidae) // J. Parasitol. 1970. V. 56. № 1. P. 55–63.
- Sendek D.S. Electrophoretic studies of Coregonid fishes from across Russia // Adv. Limnol. 2002. V. 57. P. 35–55.
- Sendek D.S. The origin of sympatric forms of European whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.)) in Lake Ladoga based on comparative genetic analysis of populations in North-West Russia // Ann. Zool. Fennici. 2004. V. 41. P. 25–39.

Valaam Whitefish – a Deepwater Ecoform of *Coregonus lavaretus* in Lake Ladoga: Morphological and Parasitological Perspectives

L. V. Anikieva^{a,*}, E. P. Ieshko^a, S. G. Sokolov^{a,b}, and N. V. Ilmast^a

^aInstitute of Biology, Karelian Research Centre, Russian Academy of Sciences, Petrozavodsk, Russia

^bSevertsov Institute of Ecology and Evolution, Moscow, Russia

*e-mail: anikieva@krc.karelia.ru

The species composition of parasites was compared among various ecoforms of the whitefish *Coregonus lavaretus*: Valaam whitefish, ludoga, Svir, black, and Ladoga land-locked whitefish. Differences between their parasite species compositions reflect the different habitat conditions across Lake Ladoga. A detailed description is provided for the parasite fauna of the Valaam whitefish as the deep-water form of *C. lavaretus*.

Keywords: Lake Ladoga, white fish *Coregonus lavaretus*, Valaam whitefish, parasite fauna