

УДК 59
ББК 28.6

Л. А. Кудерский

ПУТИ ФОРМИРОВАНИЯ ИХТИОФАУНЫ ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА*

Рассматривается история формирования ихтиофауны Ладожского озера. Автор приходит к выводу, что время появления рыб холодноводных северных видов в современной котловине озера можно датировать началом освобождения южной ее части от ледника в позднем плейстоцене, а тепловодных южных видов – плювиальным этапом атлантического времени в голоцене. В зоогеографическом отношении виды первой группы целесообразно рассматривать как микулинские реликты, второй группы – как понто-каспийские иммигранты.

В Ладожском озере к настоящему времени обнаружено 43 аборигенных вида круглоротых и рыб. Кроме них, в озере изредка встречаются виды, вселявшиеся с целью акклиматизации¹. Все вселенцы не натурализовались, и в нашем сообщении не рассматриваются. Среди пресноводных водоемов Северо-Западной части России и Южной Финляндии Ладожское озеро отличается наиболее богатой в видовом отношении ихтиофауной. Для сравнения отметим, что в относящихся к бассейну Финского залива Онежском озере встречается 36 видов, озерах Псковско-Чудском и Сайма по 32 вида, Ильмене – 25, Сямозере – 21, Водлозере – 20 и т. д.² Видовое разнообразие ихтиофауны озера установлено достаточно полно³, и какие-либо новые пополнения возможны только за счет находок отдельных видов в водоемах, относящихся к Ладожскому бассейну. Но обнаружение единичных видов вряд ли повлияет на существо изложенных ниже положений.

Обитающие в Ладожском озере рыбы неоднородны в зоогеографическом отношении. Исходя из целей настоящей работы, мы подразделяем их на следующие три крупные группы: 1) холодноводные северные виды; 2) относительно тепловодные южные виды; 3) широко распространенные фоновые виды⁴. Последняя группа далее подробно

*Работа выполнена при финансовой поддержке РФФИ, №02-04-4999-3 и 05-04-49218

не рассматривается, так как не несет четкой информации, необходимой при анализе проблемы происхождения ладожской ихтиофауны. К первой группе относятся, во-первых, гляциально-морские реликты, включающие проходные виды, обитавшие в межледниковом Эемском море и водоемах его бассейна: балтийский и озерный лосось *Salmo salar* L., кумжа (озерная форель) *S. trutta* L., проходной сиг *Coregonus lavaretus* (L.), речная минога *Lampetra fluviatilis* L., а также жилая реликтовая ротатка *Trigloopsis quadricornis* (L.) и др. Во-вторых, гляциальные реликты, населявшие в межледниковое время пресноводные водоемы и включающие наиболее холоднолюбивых рыб современной ихтиофауны: паля *Salvelinus lepechini* (Gm.), многочисленные озерные и озерно-речные формы сига *Coregonus lavaretus* (L.), ряпушка *C. albula* (L.), хариус *Thymallus thymallus* (L.), корюшка *Osmerus eperlanus* (L.), налим *Lota lota* (L.) и др. Во вторую группу включаются относительно тепловодные виды, появившиеся в Ладожском озере и бассейне в период голоценового климатического оптимума: голавль *Leuciscus cephalus* (L.), жерех *Aspius aspius* (L.), верховка *Leucaspius delineatus* (Нес.), красноперка *Scardinius erythrophthalmus* (L.), белоглазка *Abramis sapa* (L.), синец *A. ballerus* (L.), линь *Tinca tinca* (L.), густера *Blicca bjoerkna* (L.), сырть *Vimba vimba* (L.), чехонь *Pelecus cultratus* (L.), золотой карась *Carassius carassius* (L.), сом *Silurus glanis* (L.), а также лещ *Abramis brama* (L.), судак *Stizostedion lucioperca* (L.) и др. К этим рыбам может быть добавлен берш *Stizostedion volgense* (Gm.), который в настоящее время в бассейне Балтийского моря отсутствует, но остатки которого обнаружены в археологическом материале на южном побережье Ладожского озера⁵. Для ряда видов второй группы бассейн Ладожского озера – наиболее северная часть ареала (голавль, жерех, белоглазка, красноперка, линь, сом и др.). Это обстоятельство усиливает их индикаторное значение при анализе истории формирования ладожской ихтиофауны.

Большое видовое разнообразие ихтиофауны и ее зоогеографическая неоднородность обусловлены, во-первых, особенностями географического положения и термического режима озера, во-вторых, сложной историей формирования органического мира в течение позднего плейстоцена и голоцена. Ладожское озеро – глубоководный и холодноводный водоем, но в ряде районов (преимущественно в южной части) есть мелкие хорошо прогреваемые заливы и губы. Кроме того, благоприятные в термическом отношении условия наблюдаются во многих мелководных озерах, расположенных в Ладожском бассейне. Отмеченные различия в условиях обитания позволяют сохраняться как холодноводным, так и относительно тепловодным видам рыб, что придает ихтиофауне озера и его бассейна в целом смешанный характер.

История происхождения ихтиофауны рассматриваемого крупнейшего водоема Европы остается недостаточно изученной. Наша статья, посвященная этому вопросу⁶, в связи с ограниченным объемом имеет фрагментарный характер. В последующих работах по проблеме формирования ладожской ихтиофауны⁷ основное внимание уделялось расселению холодноводной группы видов в позднем плейстоцене. Вопросы расселения южной группы видов в голоценовое время в них либо не рассматривались, либо освещались обобщенно. В настоящем сообще-

нии с возможной полнотой анализируется весь период формирования ихтиофауны, начиная с этапа заселения рыбами приледниковых водоемов, существовавших во время последнего оледенения у южной кромки ледникового щита, и до современной эпохи. История водных систем и, соответственно, их органического мира наиболее полно восстанавливается при наличии достаточно детальных данных по геологии изучаемой территории, палеонтологии и географии рассматриваемых групп животных или растений, причем для анализа путей формирования органического мира наиболее информативны палеонтологические свидетельства. Все сказанное в полной мере относится к ихтиофауне⁸. К сожалению, в связи с особенностями геологической истории Североевропейского региона (неоднократное появление ледниковых покровов и последующее их исчезновение), палеоихтиологические материалы здесь почти не сохранились, так как каждый последующий ледник в основном уничтожал отложения, сформировавшиеся в предшествующее ему межледниковое время. Поэтому при реконструкции истории происхождения ихтиофауны водоемов Северной Европы и, в частности, Ладожского озера приходится ограничиваться имеющимися геологическими и тесно примыкающими к ним палеолимнологическими сведениями и современными данными по ихтиогеографии. Несмотря на такую ограниченность информации по рассматриваемой проблеме, геологические, палеолимнологические и ихтиогеографические материалы при их совместном анализе позволяют достаточно удовлетворительно раскрывать основные этапы истории формирования рыбного населения Ладожского озера в плейстоцен-голоценовое время.

Для большей четкости изложения рассматриваемой проблемы ее анализ осуществляется в следующей последовательности:

- последнее межледниковье и его роль в формировании холодноводной части ихтиофауны Ладожского озера, так называемых реликтов микулинского времени;
- приледниковые водоемы как рефугиумы и центры микроэволюционных преобразований видов рыб, сохранившихся в ледниковый период;
- этапы становления ихтиофауны Ладожского озера в позднем плейстоцене по мере отступления последнего ледника и его исчезновения в Балтийском бассейне;
- голоценовый этап формирования ладожской ихтиофауны, время и пути вселения второй группы видов рыб.

Как отмечено выше, палеонтологические материалы, свидетельствующие о существовании в бассейне Ладожского озера на протяжении раннего и среднего плейстоцена (а также в предыдущие периоды) каких либо видов рыб, отсутствуют, что связано с уничтожением образовывавшихся в те же эпохи отложений двигавшимися ледниками. Но, учитывая современное географическое распространение рыб, входящих в состав ладожской ихтиофауны, можно считать, что к началу четвертичного периода в водоемах Северной Европы уже существовали рыбы, которые принадлежали к современным родам *Salmo*, *Salvelinus*, *Coregonus*, *Thymallus*, *Osmerus*, *Lota*, *Triglopsis* а из круглоротых – *Lampetra*. Какие конкретно виды входили в состав перечисленных родов, утверждать трудно, так как на протяжении всего четвертичного периода протекали

процессы формообразования, и видовая принадлежность рыб, по крайней мере, у части родов могла быть иной, по сравнению с современной. Учитывая наблюдаемые экологические особенности ныне живущих видов этих родов, допустимо считать, что и в начале четвертичного периода представители перечисленных родов были холодноводными и относились частично к проходным, частично к жилым формам. Холодноводность позволила им пережить неоднократно происходившие климатические катаклизмы и сохраниться до настоящего времени. Вполне возможно, что в части североевропейских водоемов (расположенных, по крайней мере, в южной части региона и тяготеющих к современному бассейну Ладожского озера) в те периоды могли обитать также представители родов, включающих современные фоновые виды (например, *Esox*, *Rutilus*, *Leuciscus*, *Gasterosteus*, *Pungitius*, *Perca* и др.). Ареалы родов первой группы и фоновых неоднократно перемещались к югу в периоды развития оледенений и вновь сдвигались к северу при исчезновении ледниковых покровов. Во время межледниковий эти рыбы населяли образовавшиеся водоемы. При этом следует отметить, что в межледниковье часть видов этих родов могла обитать в пресноводных, часть – в солоноватоводных условиях. К последним относились такие рыбы, как *Salmo*, *Salvelinus*, *Coregonus*, а также *Lampetra*. Исходя из анализа современного видового состава ладожской ихтиофауны, можно вполне обоснованно считать, что перечисленный набор родов (а также те, в состав которых входили фоновые виды) существовал в последнее (микулинское) межледниковье. Ихтиофауна водоемов существовавших в это межледниковье может рассматриваться как достоверно известный наиболее древний предшественник той части ладожской ихтиофауны, виды которой отнесены выше к первой группе. В связи с этим есть основания рассматривать первую группу видов ладожских рыб в качестве реликтов микулинского времени.

В период микулинского межледниковья на месте котловины современного Ладожского озера размещался участок бореального, или Эмского, моря, которое протягивалось на запад в районы Балтики и на восток до Белого моря и далее. Ладожский участок бореального моря известен также как Мгинское море⁹. По современным представлениям бореальное, или Эмское, море было солоноватоводным. В нем нагуливались проходные и полупроходные виды *Salmo*, *Salvelinus*, *Coregonus*, *Lampetra* и др., уходившие для размножения во впадавшие в море реки. Кроме них могли встречаться (судя по современным данным) и некоторые другие рыбы, способные обитать в воде с пониженной соленостью. Населявшие бореальное море и его бассейн рыбы, по-видимому, не были во всем идентичными современным видам. Так, лосось имел возможность широко мигрировать и не был еще подразделен на атлантические, балтийские и (по-видимому) озерные популяции. Этот же вывод относится и к кумже. Рыбы рода *Salvelinus* могли быть представлены и проходными (аналог – современный арктический голец) и жилыми формами (аналог – паляя). В опресненных участках бореального моря к обычным видам относилась рогатка, имеющая в настоящее время циркумполярное распространение и обитающая в ряде крупных озер Евразии (включая Ладожское) и Северной Америки. Таким образом, корни современной

ладожской ихтиофауны уходят в эпоху микулинского межледниковья и существовавшего в то время бореального моря.

Микулинское межледниковье сменилось последним (валдайским) оледенением. Край этого ледникового покрова при максимальном продвижении располагался далеко к югу от береговой линии Ладожского озера (Квасов, 1975; Раукас, Хюваринен, 1992). При наступлении ледника фауна встречавшихся на пути его движения водоемов (Эемское море, его заливы, озера) уничтожалась, кроме холодноводных видов, оказавшихся способными обитать в суровых условиях той эпохи. Сохранились и те проходные виды, которые могли существовать в пресноводной среде на всех этапах жизненного цикла. Местами обитания или сохранения всех этих видов служили обширные приледниковые водоемы, располагавшиеся в понижениях рельефа местности между южным краем ледникового щита и главным водоразделом Русской равнины. В частности, будущие холодноводные элементы ладожской ихтиофауны сохранились в обширном Привалдайском приледниковом водоеме. В условиях приледниковых водоемов сложился тот комплекс рыб, которые в современной ладожской ихтиофауне относятся к первой группе. Все они холодноводные и аналогичны тем близким видам и формам, которые населяют водоемы севера Евразии. Однако приледниковые водоемы сыграли роль не только убежищ (рефугиумов), обеспечивших выживание части фауны межледниковья. В них протекали также микроэволюционные процессы, благодаря которым в современной ихтиофауне бассейна Ладожского озера оказались виды-двойники (речная и ручьевая миноги) и многочисленные формы сига, ряпушки, реликтовой рогатки и др.

При сравнительном анализе ихтиофауны Ладожского и более восточных озер (Онежское и др.) следует учитывать, что европейские приледниковые водоемы не были взаимосвязанной водной системой, протянувшейся от Южной Балтики до Урала. Они распадались на ряд групп, каждая из которых имела самостоятельный сток в южном направлении или в сторону Баренцева (и Белого) моря. Поэтому современная ихтиофауна водоемов, расположенных на всем этом пространстве, не совпадает по многим деталям¹⁰. Таким образом, некоторые наблюдающиеся различия в видовом составе рыб первой группы из Ладожского и Онежского озер и бассейнов рек Северной Двины, Мезени, Печоры были заложены еще на этапе существования приледниковых водоемов. Оценивая роль этих водных объектов в истории формирования ладожской ихтиофауны, можно считать, что они послужили промежуточным звеном, передавшим часть фауны рыб из бассейна бореального моря в бассейн современной Ладоги. Отмеченная многогранная роль приледниковых водоемов в формировании североευропейской лимнофауны обычно упускается из вида, и тем самым недооценивается значение этих своеобразных водных объектов в становлении современных зоогеографических особенностей рыбного населения северо-западных территорий.

С началом отступления валдайского ледника фауна приледниковых водоемов стала вместе с ними постепенно перемещаться в северном направлении. В результате этого процесса входящие в первую группу виды рыб впервые вновь оказались в Ладожской котловине во время существования в ее южной части озера Рамсея, относившегося к Балтийской

системе приледниковых водоемов. Дальнейшее развитие ладожской ихтиофауны протекало как в связи с рыбным населением водоемов, последовательно сменявшихся в Балтийской котловине, так и самостоятельно. Среди первых общебалтийских водоемов, сыгравших определенную роль в формировании рыбного населения Ладоги, необходимо указать на Балтийское ледниковое озеро. Этот обширный пресноводный водоем образовался в результате слияния ряда южнобалтийских приледниковых озер и протягивался от пролива Зунд до восточной части Финского залива. Ладожское озеро входило в состав Балтийского приледникового озера как крупный восточный залив.

Балтийское приледниковое озеро сыграло, по-видимому, значительную роль в формировании пресноводного комплекса рыб Балтики в целом и Ладожского озера в частности. В период существования этого озера произошли, во-первых, объединение в границах южной части Балтийской котловины рыбного населения различных южнобалтийских приледниковых водоемов, во-вторых, расширение ареалов различных видов до общебалтийских масштабов. Именно влиянием Балтийского ледникового озера обусловлено современное широкое распространение видов первой группы в пределах бассейна моря. Ладожская ихтиофауна в этот период представляла составную часть общебалтийского пресноводного комплекса рыб. Но не все ладожские виды встречаются в настоящее время повсеместно. Поэтому современную первую группу видов рыб Ладожского озера можно рассматривать как наиболее полный фрагмент единой ихтиофауны периода Балтийского ледникового озера.

Как видно из анализа современной пресноводной ихтиофауны Балтийского бассейна, в период существования ледникового озера его рыбное население было обеднено в видовом отношении, так как в то время еще отсутствовали южные относительно тепловодные рыбы. Ихтиофауна Балтийского приледникового озера (в том числе и его Ладожской части) в основном соответствовала рыбному населению центральных районов современных больших холодноводных (олиготрофных) северных озер, в частности, Ладожского, Онежского, Сегозера и др. В последующие периоды истории Балтики (в частности, в Анциловое время) некоторые из этих рыб, по-видимому, подверглись изменениям, но такие виды, как паляя, реликтовая рогатка, глубоководные сизи, минога и др., могут рассматриваться как представляющие в современной ихтиофауне (от Ладоги и Саймы до больших озер Швеции) осколки рыбного населения Балтийского ледникового озера. Отложения этого времени сохранились во многих местах Балтийского региона, и можно надеяться на обнаружение в них палеонтологических материалов, которые позволят более конкретно охарактеризовать рыбное население ледникового озера.

Возникшее вслед за Балтийским ледниковым озером Иольдиевое море не могло оказать какое-либо влияние на ладожскую ихтиофауну, так как Ладога в это время уже существовала как самостоятельный водоем. Но сменившее Иольдиевое море Анциловое озеро наложило определенный отпечаток на особенности некоторых видов ладожских рыб. Ладога в это время являлась заливом, соединенным нешироким проливом с остальной акваторией Анцилового озера. Это соединение способствовало обмену фауной между обоими водоемами. Некоторое влияние Анцилового

озера находит отражение в особенностях ладожской реликтовой рогатки, занимающей по ряду морфологических признаков промежуточное положение между рогаткой из Финского залива и отдельных озер Карелии. Следы влияния Анцилового озера отмечаются у ладожского лосося. Эта рыба как проходная форма имела возможность мигрировать в нерестовый период из Анцилового озера по существовавшему проливу в Ладогу и размножаться в ряде ладожских рек. Поэтому стадо лосося, связанное с р. Хиитолой, расположенной вблизи древнего пролива, оказывается по морфологическим признакам ближе к балтийскому лососю, чем размножающееся в р. Свири, которая наиболее удалена от указанной бывшей водной связи¹¹.

Основное значение Анцилового времени в истории формирования ладожской ихтиофауны заключается в том, что в тот период наступил этап ее резкого обогащения за счет вселения видов второй группы. Процесс проникновения относительно теплолюбивых рыб продолжился (и, возможно, усилился) в первую половину существования Литоринового моря, сменившего в котловине Балтики Анцилово озеро. В указанное время в Ладожский бассейн вселилось 15 видов (включая вымершего берша) рыб из районов Понто-Каспия. Максимум иммиграции, по-видимому, совпадал с плювиальной эпохой атлантического времени. Теплолюбивый характер вселенцев, составивших вторую группу видов, подчеркивается особенностями их современного распространения в Балтийском бассейне. Для большинства из них водная система Ладожского озера (включая Сайму), заливы Южной Балтики, водоемы Южной Финляндии и Южной Швеции – северные участки ареалов. В более высокие широты эти виды не проникают из-за неблагоприятных термических условий. Кроме того, большинство рыб второй группы обычно малочисленны и даже редко встречающиеся, кроме некоторых (сырть, синец, густера, карась), образующих в отдельных водоемах многочисленные популяции. Выделяются среди них также лещ и судак, которые более холодноводны, распространены местами до Полярного круга и во многих озерах и ряде заливов моря относятся к объектам промысла.

В бассейне Ладожского озера вторая группа видов наиболее полно представлена в южной части: в р. Волхов и оз. Ильмень с притоками¹². Здесь встречаются все представители второй группы видов, в том числе редкие для других участков бассейна жерех, белогласка, сырть, сом. Синец в оз. Ильмень относится к основным объектам промысла. В других водоемах ладожского бассейна такого полного набора видов второй группы не отмечается.

Таким образом, завершающие этапы развития Анцилового озера и первая половина существования Литоринового моря в Балтике были периодом глубоких преобразований в ихтиофауне Ладожского озера в результате которых она приобрела качественно новый характер, по сравнению с позднеледниковьем. Обобщенно эти изменения выражаются в следующем:

- произошло значительное увеличение видового разнообразия рыбного населения;
- ихтиофауна обогатилась за счет относительно тепловодных южных видов рыб;

– преобразовался качественный состав ихтиофауны в связи с появлением ряда видов карповых рыб, на долю которых приходится основная часть иммигрантов атлантического времени;

– изменился зоогеографический облик рыбного населения в связи с появлением многочисленной группы видов понто-каспийского происхождения.

Кроме того, изменилось размещение различных групп рыб по акватории Ладоги. Более глубоководные центральные районы, заполненные водами с пониженной температурой, населены рыбами первой группы, в то время как виды второй группы обитают в прибрежных прогреваемых участках, приуроченных преимущественно к южным заливам и губам, а также в мелководных прогреваемых водоемах, относящихся к Ладожскому бассейну.

До завершающих фаз существования Анцилового озера рыбное население Ладоги было представлено лососево-сиговым комплексом видов с прыскающими хариусом, корюшкой, налимом, фоновыми видами. В зоогеографическом отношении эта ихтиофауна вполне соответствовала современной Ледовитоморской провинции Циркумполярной подобласти Голарктики в понимании Л. С. Берга¹³. Появление в атлантическое время понто-каспийских вселенцев изменило зоогеографический облик рыбного населения Ладожского озера и привнесло ряд черт, свойственных Средиземноморской подобласти Голарктики. В связи с этим не случайно обсуждается вопрос об уточнении положения Ладожского бассейна в системе зоогеографических подразделений, установленных для водоемов Севера Европы¹⁴.

Степень изученности четвертичной истории Северо-Западного региона Европейской части России позволяет наметить наиболее вероятные пути проникновения видов второй группы в Ладожский бассейн. Анализируя расположение наиболее крупных водных артерий на стыке Балтийского, Черного и Каспийского бассейнов и особенности рельефа этой территории, можно считать, что расселение рассматриваемых рыб происходило во время плювиального этапа атлантического времени по направлению Верхний Днепр – Ловать – Ильмень – Волхов – Ладожское озеро. Вполне возможно, что некоторые из видов второй группы расселялись по направлению Верхняя Волга – Мста – Ильмень – Волхов – Ладожское озеро. Не исключен и третий вариант расселения: Верхний Днепр – Западная Двина – заливы Балтики – Ладожское озеро.

В дальнейшем по мере накопления необходимых материалов предстоит уточнить роль каждого из перечисленных направлений в формировании второй группы ладожских рыб. На данном этапе изучения этой проблемы наиболее вероятным направлением вселения большинства видов второй группы следует признать первое. В таком случае общая история формирования ихтиофауны Ладожского озера выглядит следующим образом (без фоновых видов):

– виды первой группы: межледниковое бореальное море – приледниковые водоемы – некоторые водоемы-предшественники Балтийского моря – Ладожское озеро;

– виды второй группы: Верхний Днепр – Ловать – Ильмень – Волхов – Ладожское озеро.

Время появления видов первой группы в современной котловине Ладожского озера можно датировать началом освобождения южной ее час-

ти от ледника в позднем плейстоцене, второй группы – плювиальным этапом атлантического времени в голоцене.

В зоогеографическом отношении виды первой группы целесообразно рассматривать как микулинские реликты, второй группы – как понто-каспийские иммигранты.

¹ Кудерский, Л. А. Материалы по зоогеографии рыб внутренних водоемов Карелии // Материалы по зоогеографии Карелии. – 1961. – Вып. 1. – С. 19–33; Кудерский, Л. А. Состояние рыбных ресурсов Ладожского озера, р. Невы и восточной части Финского залива // Экологическое состояние водоемов и водотоков бассейна реки Невы. – СПб., 1996. – С. 131–154; Дятлов, М. А. Рыбы Ладожского озера. – Петрозаводск, 2002. – 280 с.

² Озера Карелии. Природа, рыбы и рыбное хозяйство : справочник. – Петрозаводск, 1959. – 619 с.; Ширкова, А. П. Рыбы Псковско-Чудского водоема и их промысловое значение / А. П. Ширкова, Э. Р. Пихту // Гидробиологические исследования, 4 : Гидробиология и рыбное хозяйство Псковско-Чудского водоема. – Таллин, 1966. – С. 119–127; Петрова, Л. П. Ихтиофауна Водлозерского водохранилища и ее промысловое использование / Л. П. Петрова, А. А. Бабий // Природное и историко-культурное наследие Северо-Запада России. – Петрозаводск, 2000. – С. 127–156; Seppovaara, O. Ison-Saimaan kalat ja kalastus // Suomen kalatalous. – 1969. – № 38. – 84 p.; Toivonen, J. The fish fauna and fisheries in the Lake Saimaa // Saimaaseminaari, 1985. – Joensuu, 1985. – № 71. – P. 193–201.

³ Правдин, И. Ф. Видовой состав ихтиофауны Ладожского озера и Приладожья // Известия ВНИОРХ. – 1956. – Т. 38. – С. 12–30; Кудерский, Л. А. Материалы по зоогеографии рыб внутренних водоемов Карелии // Материалы по зоогеографии Карелии. – 1961. – Вып. 1. – С. 19–33; Кудерский, Л. А. Состояние рыбных ресурсов Ладожского озера, р. Невы и восточной части Финского залива // Экологическое состояние водоемов и водотоков бассейна реки Невы. – СПб., 1996. – С. 131–154; Титенков, И. С. Рыбы и рыбный промысел Ладожского озера // Биологические ресурсы Ладожского озера (зоология). – Л., 1968. – С. 130–173.

⁴ Kudersky, L. A. Histoty of fish fauna in Lake Ladoga // Proceedings of the Second International Lake Ladoga Symposium 1996. – Joensuu, 1997. – № 117. – P. 284–288.

⁵ Иностранцев, А. А. Доисторический человек каменного века побережья Ладожского озера. – СПб., 1882. – 241 с.

⁶ Кудерский, Л. А. История [Ладожского] озера по данным об ихтиофауне // История Ладожского, Онежского, Псковско-Чудского озер, Байкала и Ханки. – Л., 1990. – С. 63–67.

⁷ Kudersky, L. A. Histoty of fish fauna in Lake Ladoga // Proceedings of the Second International Lake Ladoga Symposium 1996. – Joensuu, 1997. – № 117. – P. 284–288; Кудерский, Л. А. Плейстоценовый этап формирования ихтиофауны Ладожского озера // История плейстоценовых озер Восточно-Европейской равнины. – СПб., 1998. – С. 140–147.

⁸ Кудерский, Л. А. Роль ихтиологических данных в изучении путей формирования водных систем Северо-Запада и Севера европейской части СССР // Сборник научных трудов ГосНИОРХ – 1987. – Вып. 264. – С. 147–156.

⁹ История Ладожского, Онежского, Псковско-Чудского озер, Байкала и Ханки. – СПб., 1990. – 280 с.

¹⁰ Кудерский, Л. А. Пути формирования северных элементов ихтиофауны Севера Европейской территории СССР // Сборник научных трудов ГосНИОРХ. – 1987. – Вып. 258. – С. 102–121.

¹¹ Кудерский, Л. А. Локальные стада лосося в Ладожском озере / Л. А. Кудерский, Х. А. Лейзерович, М. Н. Мельникова, Р. Е. Чистобаева // Сборник научных трудов ГосНИОРХ. – 1982. – Вып. 190. – С. 86–94.

¹² Домрачев, П. Ф. Рыбы озера Ильмень и реки Волхова и их хозяйственное значение / П. Ф. Домрачев, И. Ф. Правдин // Материалы по исследованию реки Волхова и его бассейна : Вып. 10, 1 полутом : Исследования рыбных промыслов оз. Ильмень и р. Волхова. Ч. 2. – Л., 1926. – С. 1–294.

¹³ Берг, Л. С. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 3. – М.; Л., 1949. – С. 929–1382.

¹⁴ Китаев, С. П. О зоогеографии рыб пресных водоемов Фенноскандии / С. П. Китаев, О. П. Стерлигова // Труды Карельского Научного Центра РАН. Серия Б «Биология». – 2001. – Вып. 2. – С. 167–174.