

И. Ф. ПРАВДИН

• Доктор биологических наук

### МОРФО-БИОЛОГИЧЕСКАЯ КЛАССИФИКАЦИЯ И ГЕНЕЗИС СИГОВ (род *Coregonus* s. str.) ЛАДОЖСКОГО ОЗЕРА

К настоящему времени о сигах Ладожского озера опубликовано много работ; значительная доля участия в этом деле принадлежит и автору этой статьи. Нет сомнения в том, что в Ладожском озере обитает до семи различающихся морфологически, биологически и экологически групп сигов, относящихся к одному виду—*Coregonus lavaretus* (L.), и все семь групп или форм есть лишь отдельные единицы структурного строения названного вида, как внутривидовая группировка, как показатели постоянно совершающейся эволюции этого чрезвычайно полиморфного вида (*species*).

Сейчас уже нет оснований принимать заключение Мальмгрена (1863) о пяти видах ладожских сигов: 1) *Coregonus lavaretus*; 2) *C. oxyrhynchus*; 3) *C. maraena*; 4) *C. widegreni* и 5) *C. nilsoni*. Но Мальмгрен весьма прав, указавши, что Ладожскому озеру свойственен особый глубоководный сиг *C. widegreni*. Кесслер (1864, 1868 и 1877) также считал несколько видов ладожских сигов: *C. fera*, *C. baeri*, *C. widegreni*; упоминает Кесслер и о песчаном сиге. Приблизительно такого же мнения держался и Поляков (1874). Мною (1925, 1926, 1931, 1936 и 1946) описаны как разновидности (*natio*): *C. lavaretus baeri n. ladogae*, *C. lavaretus baeri n. swirensis*, *C. lavaretus pallasi n. aspium* и *C. lavaretus mediospinatus, n. musta-siika*. О морфологических отличиях последних двух форм—о черном сиге „*musta siika*“ и о сиге вуюксинском „*valkea siika*“ сообщал Thienemann (1927 и 1929), относя первого к группе *lavaretus*, второго к группе *wartmani-gene-gosus*, что соответствует нашей группировке (1931)—*mediospinati* и *multispinati*. Тинеман в своем распоряжении имел коллекции сигов, присланных ему известным, ныне покойным, финским биологом V. Jääskeläinen. Такие же коллекции тем же Яскеляйненом были в 1934 г. присланы и мне. С того времени, как северная часть Ладожского озера вновь стала доступной для наших наблюдений, я имел

возможность уже непосредственно ознакомиться (в 1940, 1941, 1945 и 1946 гг.) с сигами северной Ладоги. Кроме того, мною просмотрены (в 1946 г.) все многочисленные коллекции ладожских сигов, хранящиеся в музее Зоологического института Академии Наук и в ихтиологическом музее Ленинградского университета.

Результаты обработки названных больших материалов позволяют предложить следующую классификацию ладожских сигов:

1. *Coregonus lavaretus pallasi natio aspius* (Smitt) Pravdin. Вуоксинский сиг.
2. *Coregonus lavaretus mediospinatus n. musta-siika* Pravdin. Черный сиг.
3. *Coregonus lavaretus widegreni* Malmgren. Валаамский сиг.
4. *Coregonus lavaretus ludoga* Poljakow. Сиг лудога.
5. *Coregonus lavaretus baeri* Kessler. Волховской сиг.
6. *Coregonus lavaretus baeri n. swirensis* Pravdin. Свирской сиг.
7. *Coregonus lavaretus baeri n. ladogae* Pravdin. Озерный ладожский сиг.

На основании установившихся взглядов типом вида *Coregonus lavaretus* принято, согласно Л. С. Бергу, считать морского малотычинкового сига *C. lavaretus*, описанного Smitt (1886). При соблюдении такого взгляда наш список ладожских сигов должен быть построен иначе: первой формой нужно бы поставить волховского сига, за ним—свирского, далее—обыкновенного озерного ладожского сига, сига лудогу, валаамского сига, черного и, наконец, многотычинкового сига. Напомним, что Поляков исходной формой для всех ладожских сигов принимал тоже малотычинкового сига, но не волховского, а лудогу. Кесслер глубоководного валаамского сига производил также от лудоги. Но никто из названных авторов не приводит доказательств филогенетического порядка; пока нет таких доказательств и у нас. Но мне кажется, что в пользу нашего списка могут говорить исторические данные, история самого Ладожского озера и история заселения его сигами, а также отчасти и морфологические показатели. Можно считать, что сии Ладожского озера произошли от балтийско-морских сигов.

Несмотря на некоторую незаконченность дискуссии по вопросам геологического прошлого Ладожского озера и сопредельных с ним областей, все же нужно полагать, что Ладога в позднеледниковое время имела широкую связь не только с Балтикой и с внутренними водоемами, но и с бассейном Белого и даже Баренцова морей. Известно, что связь в позднеледниковое время Балтийского моря с Белым принимается не всеми учеными. Современный крупный специалист по четвертичной геологии К. К. Марков (1933)<sup>1</sup> отрицает соединение Балтийского моря с Белым во время Иольдиевого моря, бывшего в позднеледниковый период, но в своих позднейших работах тот же исследователь склоняется к признанию такой связи, хотя эту связь он склонен относить к доиольдиевому времени. В книге—„Четвертичная геология“ (1939)<sup>2</sup> Марков говорит: „Повидимому, в доиольдиевое время Балтика соединилась с океаном. Океанический берег Фенноскандии также испытал трансгрессию, затопившую берег Белого

<sup>1</sup> К. К. Марков. Иольдиево море и проблема последледникового балтийско-беломорского пролива. Изв. Географ. общ., XV, 1933.

<sup>2</sup> И. П. Герасимов и К. К. Марков. Четвертичная геология, 1939

моря и проникшую в Онежское озеро с севера. В это время Белое море могло, действительно, соединяться с Балтийским морским проливом, проходившим через онежскую и ладожскую котловины<sup>4</sup>.

Яковлев (1926<sup>1</sup>, 1929, 1934<sup>2</sup>), Берг (1923, 1937<sup>3</sup> и др. годы), Лаврова (1946<sup>4</sup>) без всяких колебаний признают, что Ладожское озеро, равно как и Онежское, входило в состав пролива, соединявшего Балтику с Белым морем. Имеется много фактов, подтверждающих, что не только четырехрогий бычок (*Muoxocerphalus quadricornis*), но и другие рыбы указывают на бывшее соединение Балтийского моря с водоемами Белого и Баренцова морей. На сигах можно проследить, что балтийскоморские формы проникли через Ладогу, Онего и другие водоемы Карелии вплоть до озер и рек Кольского полуострова. Это мною установлено для сигов, Л. С. Бергом для ряпушки<sup>5</sup>. Подобные факты множатся: в озерах беломорского бассейна обнаружена балтийскоморская корюшка. Очевидно, нет оснований соглашаться с М. А. Лавровой (1946), которая говорит, что нет данных, свидетельствующих о миграции фауны в беломорский бассейн со стороны Балтийского моря во время морской бореальной трансгрессии, бывшей в последнюю межледниковую эпоху. „Отсутствие миграции макрофауны с юга, — говорит М. А. Лаврова, — повидимому, обусловлено тем, что проливы на Онего-Беломорском водоразделе были мелководны, с быстрыми токами воды, что препятствовало расселению фауны“. Для миграции сигов, ряпушки, а также и корюшки мелководность и быстрота течения проливов, как я полагаю, препятствием не могли служить. Менее правдоподобно допускать, что балтийскоморские сига проникли в Беломорский и Баренцовоморский бассейны со стороны Баренцова моря.

Сказанное относительно бывшей связи балтийскоморского и беломорского бассейнов и относительно родства балтийскоморских сигов с беломорскими в значительной мере содействует пониманию происхождения не только ладожских, но и онежских и других карельских сигов.

История ладожских сигов в свете современных знаний о геологическом прошлом Ладоги представляется нам в таких контурах.

Ладожское озеро возникло, вероятно, в третичный период вследствие тектонических процессов (Ailio, 1915<sup>6</sup>, Карпинский, 1919<sup>7</sup>).

Эта глубокая впадина тогда же могла быстро наполниться водой, поступавшей из приладожских водоемов и почв, лежавших значительно выше, чем ладожская котловина. В доледниковый период в Ладожское озеро должна была проникнуть, главным образом, с се-

<sup>1</sup> С. А. Яковлев. Наносы и рельеф г. Ленинграда и его окрестностей, I, 1925. II, 1926.

<sup>2</sup> Он же. К вопросу об Польдиевом море в Балтике и о соединении Балтийского моря с Белым в позднеледниковое время. Изв. Географ. общ., 66, в. 2, 1934.

<sup>3</sup> Л. С. Берг. Физико-географические (ландшафтные) зоны СССР, I, 1937 (2 изд.).

<sup>4</sup> М. А. Лаврова. О географических пределах распространения бореального моря. Тр. вост. географии, XXXVII, 1946.

<sup>5</sup> Л. С. Берг и И. Ф. Правдин. Рыбы Кольского полуострова, 1939 (рукопись).

<sup>6</sup> J. Ailio. Die geographische Entwicklung des Ladogasees in postglazialer Zeit. Fennia, 38, 1915.

<sup>7</sup> А. П. Карпинский. Очерки геологического прошлого Евр. России, 1919.

веро-западной стороны, со стороны Финляндии, и ихтиофауна, в составе которой, несомненно, были и сига. Более теплый климат третичного времени не исключал существования сегов в водоемах Фенноскандии; кроме того, несомненно, имел место длительный период предледникового похолодания, когда условия существования сегов в Ладожском озере могли быть не хуже современных.

В ледниковый период Ладожское озеро должно было промерзнуть с поверхности до дна и обратиться в сплошную ледяную глыбу. При таких условиях не могло быть никаких рыб в Ладоге. Одни из рыб покинули Ладогу, уйдя на юг и юго-запад, другие погибли под толщей ладожского льда. Ушедшие на юг, в сторону Ильмёна, также едва ли могли сохраниться, потому что мелководные водоемы, бывшие на месте ильменской впадины, должны были промерзнуть сплошь прежде, чем покрыл их ледник. Восстановление и возвращение ихтиофауны в Ладожское озеро началось в позднеледниковое время.

Когда южный край ледника располагался южнее Ладожского озера, на месте Ильмёна и Псковско-Чудского водоема существовало обширное ледниковое озеро, позднее обратившееся в еще большее Ладожско-Онежское ледниковое озеро. Оба эти озера потом слились и образовалось Балтийское ледниковое озеро, которое, заняв южную половину Балтики с Финским заливом и Ладожским озером, было соединено с Атлантическим океаном через среднюю Швецию. Возможно, стекало оно, как говорит Марков, и в Белое море. В это время (10.000—14.000 лет назад) могли возвратиться с юго-запада и ладожские сига, но тогда Ладожское озеро едва ли могло освободиться от сплошного, лежавшего сверху донизу льда, пока недалеко (в 40—50 км) от северной части Ладоги лежала кромка ледника. Малые водоемы, связывавшие Финский залив с Ладожским, например, водоемы Карельского перешейка, в то время также не содействовали распространению сегов, потому что, как указывает А. А. Григорьев (1946),<sup>1</sup> зимний климат в эпоху максимального оледенения был более суровым, и промерзание неглубоких озер, находящихся рядом с ледником, могло доходить до дна водоемов. Замечу кстати, что Псковско-Чудской водоем во времена Балтийского ледникового озера находился в более благоприятных условиях: кромка ледника лежала к северу от него километров на 200—250. Я допускаю, что в это время прошел в Чудское озеро и сиг, которого теперь называем *Coregonus lavaretus maraenoides* Poljakov.

Ледниковое озеро сменилось Иольдиевым морем (8.000—9.000 лет назад), когда через проливы хлынули на восток, в сторону Ладоги, морские воды Балтики, более соленые, чем современные воды Балтийского моря. Иольдиевое море соединялось с Ладожским через северную часть Карельского перешейка между Кексгольмом и Выборгом. Южный край ледника отошел от Ладожского озера к северу на большое расстояние, которое определяется не менее, чем 200 километров. Можно думать, что тогда Ладожское озеро уже было свободно от промерзания до дна, а также не имели такого промерзания и более мелкие водоемы, озера и реки Карельского перешейка. Вероятнее всего, что именно в иольдиевое время началось заселение

<sup>1</sup> А. А. Григорьев. Циркуляция атмосферы в период максимального оледенения. Труды инст. географии, 37, 1946.

(вторичное) Ладожского озера сигами через Карельский перешеек (поскольку реки Невы тогда еще не существовало).

Таким образом первые сиги появились в северной Ладоге. Повышенная соленость Иольдиевого моря, о которой упоминалось выше, не могла служить непреодолимым барьером для таких форм балтийско-морских сигов, которые и в настоящую геологическую эпоху могут существовать в солоноватых участках моря. В иольдиевое же время балтийско-морские сиги распространились и в пределах беломорского бассейна, а может быть, и в пределах Кольского полуострова, который тогда был тоже свободен от ледника.

После Иольдиевого моря вновь образовалось озеро, известное под названием Анцилового озера (6.000—7.000 лет назад). В начале этого периода дно проливов в средней Швеции обсохло вследствие поздне-ледникового поднятия страны. Но в изобилии стекавшие от таяния льдов реки, а также начавшееся опускание поверхности на соседнем юге переполнили Анцилово озеро. Ладожское озеро входило в состав Анцилового озера, как его бухта. После того как Анцилово озеро спустило свои воды через датские проливы, дно современного Финского залива между Ленинградом и Кронштадтом было сушией. Дальнейшее опускание и обмеление Анцилового озера привело к тому, что Ладожское озеро стало самостоятельным водоемом; его уровень стал выше (метров на 20) уровня моря, и ладожские воды могли течь в Финский залив через невскую впадину. В анцилово время могли пройти в Ладожское озеро сиги через эту невскую впадину.

После Анцилового озера, когда поднялся уровень Атлантического океана и произошло опускание южной Швеции, воды океана ринулись через вновь возникшие датские проливы в Балтику и вновь соединили ее с Ладогой через Карельский перешеек, через пролив Гейн-йоки (в 23 км к северу от Выборга). Этот пролив имел глубину около 15 м и ширину около 1 км. Так возникло Литориновое море (2.000—5.000 лет назад).

Вода Литоринового моря имела значительную соленость, но она могла отрицательно влиять на миграции сигов лишь в первое время Литоринового моря. Позднее, когда северная часть Ладоги значительно опередила в своем поднятии южную часть, и когда пролив Гейн-йоки совершенно обмелел, поднявшиеся ладожские воды затопили южное побережье Ладоги и наполнили долины впадающих в Ладогу рек: в это время, возможно, было распространение Ладожского озера до озера Ильмена по волховской долине, образование которой описывает (Н. Н. Соколов, 1926<sup>1</sup>) к доледниковому периоду. Затем ладожские воды нашли себе выход через невскую долину к Балтике, когда образовалась река Нева, как многоводный и бурный поток или пролив. Во время Литоринового моря ледник отошел за пределы Ботнического залива, и для сигов открылся доступ в Ладогу через Неву, и этим путем сиги, несомненно, воспользовались.

Следовательно, геологическая история Ладожского озера дает основание сказать, что сиги этого водоема проникли сюда через Карельский перешеек и через реку Неву в поздне- и послеледниковое время.

Первым прошел в северную половину Ладоги сиг многотычинковый (из группы *generosus*), прошел он в иольдиевое время и в Ла-

<sup>1</sup> Н. Н. Соколов. Геоморфологический очерк района р. Волхова и оз. Ильмена. Мат. по исслед. р. Волхова и его бассейна, VII, 1926.

доге дал форму сига, ныне называемого *Coregonus lavaretus pallasi* p. aspius. Я исключаю возможность генетически связывать ладожского многотычинкового сига с чудским сигом — *S. lav. maraenoides*, который, поселившись в Чудском озере едва ли не со времени Балтийского ледникового озера, впоследствии остался и остается изолированным и от Финского залива и, тем более, от реки Невы и Ладожского озера. Исключаю возможность подобного сближения ладожского многотычинкового сига и с муксуном *S. muksus* (Pallas), как это можно бы допустить на основании предыдущих работ. Многотычинковый балтийскоморский сиг широко распространен в бассейне Балтийского моря, обычен он на Карельском перешейке и в водоемах северной Финляндии (Järvvi, 1928, 1943). В льдьевое время многотычинковый сиг, и теперь не избегающий солоноватых вод, прошел навстречу потока пресных вод, стекавших через Карельский перешеек в Балтику, и достиг Ладожского озера. Каковы же были тогда пищевые для этого сига ресурсы водоемов, освободившихся от ледника? Известно, что у самой кромки льдов в арктических водах получают пышный расцвет фитопланктон и зоопланктон. По этому поводу приведем слова Л. А. Зенкевича (1946)<sup>1</sup>. „Особенно богата жизнь кромки льда во время короткого полярного лета. За счет органических веществ, попадающих в воду от тающих льдов, под воздействием круглосуточного солнечного света с удивительной быстротой развивается масса одноклеточных водорослей, а за их счет, через две-три недели, и масса животного планктона“. Эти слова, хотя и не во всей полноте, могут характеризовать состояние планктона северной части Ладожского озера в июльское время. Строение жаберного аппарата многотычинкового сига таково, что этот сиг более приспособлен для питания планктоном. Вместе с тем, та же структура жаберного аппарата ставит многотычинкового сига в ряд между ряпушкой (подрод *Leucichthys*) и настоящими сигами (подрод *Coregonus*), как одного из первых членов настоящих сигов. По более древнему появлению в Ладожском озере и по более древней (примитивной) форме жаберного аппарата я включаю многотычинкового ладожского сига на первое место в нашем списке ладожских сигов.

Вторая форма ладожских сигов — *S. lavaretus mediospinatus* p. musta-siika — черный сиг прошел в Ладогу приблизительно одновременно и тем же путем, как и первая форма. Черного сига я произвожу от группы *wartmanni*. Подобный сиг имеет большое распространение в водоемах бассейнов Немецкого и Балтийского морей, а также в водоемах Финляндии и Карелии. Главные формы онежских сигов (шальский, сунский, шуйский сиги) близко родственны ладожскому черному сигу, от которого они, вероятно, и происходят.

Валаамский сиг и лудога могли произойти от ладожского черного сига. В пользу этого заключения говорит и большое сходство жаберных аппаратов этих сигов с жаберным аппаратом черного сига, а также и то, что сиги, весьма близкие с валаамским и лудогой, обычно встречаются там, где одновременно существует и сиг со средним количеством тычинок. Так, в Онежском озере малотычинковых сигов в северной половине почти вовсе нет, но есть несколько форм близ-

<sup>1</sup> И. А. Бобринский, Л. А. Зенкевич и Ц. А. Барштейн. География животных, 1946.

ких к ладожскому черному, т. е. близких к группе *wartmanni* = *mediospinatus*, там же есть и лудога и зубатый (аналогичный валаамке) сига.

Пятая, шестая и седьмая формы—волховской, свирской и озерный обыкновенный сига обязаны своим происхождением малотычинковому сигу, проникшему в Ладогу через невский пролив в анциловое время и, в большей мере,—через реку Неву в литориновое время. Этим ладожских сигов—я произвожу от малотычинковой формы балтийско-морских сигов—от *S. lavaretus lavaretus*. Малотычинковый сиг населил преимущественно южную половину Ладоги, находя здесь обильный корм в виде бентоса, богато развивавшегося в мелководных участках озера и перед устьями более древних, чем Нева, рек—Волхова, Сяси и Свири. Через Свирь малотычинковый сиг проник в южную часть Онежского озера, а для Волхова и Свири образовались локальные формы: волховской и свирской сига. Возможно, что была, а может быть, и есть, локальная форма сига и для реки Сяси. Ладожский озерный обыкновенный сиг есть озерная и мелководная форма малотычинкового сига, параллельная черному сигу северной Ладоги.

Морфологические отличия каждой из названных семи разновидностей ладожских сигов указаны в следующей определительной таблице.

#### Определительная таблица сигов Ладожского озера

Все сига, обитающие в Ладожском озере и его бассейне, относятся к виду *Coregonus lavaretus*, главным отличительным признаком которого служит то, что длина нижней челюсти обычно (за некоторыми исключениями) больше наименьшей высоты тела, т. е. высоты хвостового стебля. Количество жаберных тычинок сильно варьирует, от 17 до 48 и даже более.

Мы различаем (1931) среди ладожских сигов (как и среди других балтийско-морских сигов) три группы: I группа—*paucispinati*, с количеством тычинок на первой дужке до 30, II группа—*mediospinati*, тычинок от 31 до 40 и III группа—*multispinati*, тычинок свыше 40. Первая наша группа соответствует (по *Thiенemann*, 1929) группе *fera-holsatus*, у которой жаберных тычинок на I дужке 15—28, в среднем 19—25, тычинки короткие. Вторая наша группа соответствует группе *lavaretus*, у которой жаберных тычинок 25—35, среднее 29—32. Третья наша группа соответствует группе *wartmanni-geperosus*, у которой жаберных тычинок 33—56, среднее количество колеблется, как указывает *Тиннеман*, между 35 и 53—54; тычинки длинные.

Считая более древней формой ладожских сигов многотычинковую группу, ее мы ставим в начале нашей определительной таблицы.

a. Жаберных тычинок более 40 и менее 50, в среднем 43, тычинки с большим количеством зубчиков, тычинки длинные, наибольшая тычинка в среднем в 5 раз короче длины всей дужки. Рыльная площадка низкая: ее ширина в два раза больше высоты. Тело высокое, наибольшая высота до 24—25% его длины (до конца средних лучей хвостового плавника). Озерно-речная форма, обитающая преимущественно в северной половине Ладоги . . . . .

Ладожский многотычинковый сиг, вуоксинский сиг. *Coregonus lavaretus pallasi natio aspius* . . . . .

aa. Сига со средним количеством жаберных тычинок. Тычинок в среднем более 30 и менее 40, в среднем 33—34. Тычинки с зубчика-

ми. Высота рыльной площадки в среднем около 70% ее ширины. Обитает преимущественно в северной Ладоге . . . . .

Черный сиг. *Coregonus lavaretus mediospinatus* n. *musta-siika*.

aaa. Жаберных тычинок от 20 до 30, в среднем менее 30. Тычинки или с зубчиками (редко) или с веточками, или (крайне редко) без тех и других. Высота рыльной площадки в среднем более 70% ее ширины.

v. При вытаскивании на поверхность брюшко рыбы образует большой зоб.

Жаберных тычинок 24—33, чаще 26—27. Рыло у взрослых длинное, в среднем 25% длины головы или в среднем 36% длины средней части головы. Лоб низкий. Наибольшая высота тела в среднем 22—23% его длины. Рыльная площадка высокая, высота площадки от 90 до 100, в среднем 92% ее ширины. Длина нижней челюсти в среднем более 49% длины средней части головы. Озерная глубоководная форма . . . . .

Валаамский сиг, валаамка. *Coregonus lavaretus widegreni*.

vv. При вытаскивании из воды образуется малый зоб.

с. Верхний профиль головы не выпуклый. Голова клиновидная. Брюхо в передней части слегка отвислое (заметная зобатость). Наибольшая высота тела в среднем 22% его длины. Тело сжатое с боков, спина тонкая. Высота рыльной площадки в среднем 90% ее ширины. Длина нижней челюсти в среднем 48% длины средней части головы. Ширина лба в среднем 40,2% длины средней части головы. Жаберных тычинок 20—26 (29), в среднем 23—24. Озерная форма, обитающая преимущественно в южной половине Ладоги . . . . .

Сиг лудога. *Coregonus lavaretus ludoga*.

vvv. При вытаскивании на поверхность брюшко рыбы не образует зоба.

сс. Верхний профиль головы выпуклый. Голова толстая, не клиновидная. Тело вальковатое. Наибольшая высота тела в среднем не более 21,5% длины тела (по Смитту). Высота рыльной площадки в среднем менее 75% ее ширины. Длина нижней челюсти в среднем более 49% средней части головы.

d. Горизонтальный диаметр глаза в среднем менее 70% ширины лба и менее 30% длины средней части головы.

e. Ширина лба в среднем более 43% длины средней части головы. Высота тела в среднем 19,9% его длины. Жаберных тычинок в среднем 23—24. Озерно-речная форма, обитающая преимущественно в южной половине Ладоги . . . . .

Волховской сиг. *Coregonus lavaretus baeri*.

ee. Ширина лба в среднем менее 43% длины средней части головы. Высота тела в среднем 21% его длины. Жаберных тычинок в среднем 24—25. Озерно-речная форма, обитающая преимущественно в южной Ладоге . . . . .

Свирской сиг. *Coregonus lavaretus baeri* n. *swirensis*.

dd. Горизонтальный диаметр глаза в среднем менее 75% ширины лба и более 30% длины средней части головы. Наибольшая высота тела в среднем 21,2% его длины. Жаберных тычинок в среднем 24—25. Озерная форма, концентрирующаяся главным образом вдоль западного побережья южной половины Ладоги.

Ладожский озерный обыкновенный сиг. *Coregonus lavaretus baeri* n. *ladogae*.



Помимо исторических и морфологических различий каждой разновидности ладожских сига свойственны и биологические и экологические особенности; эти особенности наиболее резко выражены в отношении условий размножения. Волховской, свирской и вуоксинский сига для своего размножения заходят в речные воды и нерестуют в октябре и, реже, в ноябре. Из речных сига позднее мечет икру сига свирской. Ладожский озерный, а также черный сига и сига лудога нерестуют в самом озере на мелководных каменистых грядах (черный сига, повидному, может заходить на нерест и в реки). Время нереста этих сига протекает в конце октября и в начале ноября. Валаамский сига нерестует на глубоких местах северной Ладоги, и нерест его происходит часто в декабре месяце (Jääskeläinen, 1917, 1929).

Экологические условия Ладожского озера, особенно его северной половины, обеспечивают существование сига в этом водоеме на долгие времена, чего нельзя сказать о водоемах Карельского перешейка и водоемах, лежащих между Ладогой и Онежским озером, так как некоторые из этих водоемов уже перестали и перестают быть сиговыми водоемами.

Промысловое значение ладожских сига велико, но также не одинаково для каждой формы. Первое место в промысле (по количеству вылова) принадлежит лудоге, второе—черному сига, третье—свирскому, четвертое—вуоксинскому, пятое—валаамскому, шестое—озерному и седьмое, совсем ничтожное,—сигу волховскому, запасы которого чрезвычайно подорваны тем, что волховская плотина лишила этого сига возможности проходить на его речные нерестилища.

Первоочередными задачами дальнейших исследований ладожских сига должны быть: а) изучение расового состава, прежде всего сига северной части озера и сига реки Свири (и Сяси) и б) изучение миграций и биологии размножения каждой формы сига.

#### Л И Т Е Р А Т У Р А

- Б е р г Л. С. Рыбы пресных вод Российской империи. 1916 (1 изд.). Рыбы пресных вод России. 1923 (2 изд.). Рыбы пресных вод СССР. 1932, 1933 (3 изд.).
- К е с с л е р К. Описание рыб С.-Петербургской губернии. 1864.
- К е с с л е р К. Материалы для познания Онежского озера и Онежского края преимущественно в зоологическом отношении. 1-68.
- К е с с л е р К. Рыбы, водящиеся и встречающиеся в Арало-Каспийско-Понтийской икhtiологической области. 1877.
- П о л я к о в И. С. (О сигах). Тр. СПб. общ. ест. V. 1874 (протоколы).
- П р а в д и н И. Ф. Вопросы классификации и биологии ладожских сига. Изв. Отдела прикладной икhtiологии. III, в. I. 1925.
- П р а в д и н И. Ф. Сига Ладожского озера. *Coregonus lavaretus baeri natio ladogae*. Там же, в. II. 1925.
- П р а в д и н И. Ф. Сига Ладожского озера. Сиг лудога. *Coregonus lavaretus ludoga* P. O. I. Там же, в. I. 1925.
- П р а в д и н И. Ф. Сига озерной области СССР. Там же, XII. 1931.
- П р а в д и н И. Ф. Сиголов или волховской сига Ладожского озера. *Coregonus lavaretus baeri* Kessl. Тр. Зоол. инст. АН СССР, III. 1936.
- П р а в д и н И. Ф. Сига Ладожского озера (рукопись).
- Malmgren A. Kritisk öfversigt af Finlands fiskfauna, 1863.
- Smitt F. Kritisk förteckning öfver de i Riksmuseum befintliga Salmonider, 1886.
- Thiennemann A. Coregonen aus dem Ladogasee, 1927, 1929.
- Jääskeläinen V. Om fiskarna och fisket i Ladoga, Finl. Fiskerier, IV, 1917.
- Jääskeläinen V. Über die Fische und die Fischerei im Ladogasee, 1929.
- Järvi T. H. Über die Arten und Formen der Coregonen (s. str.) in Finland. Finl. Fisk., X, 1928.
- Järvi T. H. Zur Kenntnis der Coregonen-Formen Nord-Finlands, 1943.

I. F. PRAVDIN. LAATOKAN SIKOJEN (COREGONUS (S. STR.)  
MORFOLOGINEN JA BIOLOGINEN  
LUOKITTELU JA SYNTYPERÄ

YHTEENVETO

Laatokassa asustaa noin seitsemän eri siikalajia, kuten nykyään on saatu selville, ja kaikki ne kuuluvat samaan species coregonus lavaretus (Linné).

Malmgrenin (1863), Kesslerin (1864), 1863), Poljakovin (1874), Bergin (1916, 1923, 1932 y.m. vuosina), Thienemannin (1927, 1929), Jääskeläinen (1917, 1925), Järven (1923, 1943) ja Pravdinin (1925, 1926, 1931, 1936, 1946) tutkimustöiden pohjalla voidaan Laatokan siioista hyväksyä seuraava luettelo.

1. *Coregonus lavaretus pallasi natio asplus* (Smitt) Pravdin. *Spinae brachiales* on yli 40 ja alle 50, keskimäärin 43, eväruodot pitkät, kuonopöytä leveä ja matala, ruumis korkea. Järvi- ja jokisiika, joka asustaa etupäässä Laatokan pohjoisosassa.

2. *Coregonus lavaretus mediospinatus natio musta-siika* Pravdin. *Sp.br.* on yli 30 ja alle 40, keskimäärin 33—34. Etupäässä järvisiika, joka asustaa etupäässä Laatokan pohjoisosassa.

3. *Coregonus lavaretus widegreni* Malmgren, *Sp.br.* 24—33, usein 26—27. Kuono pitkä, otsa matala, kuonopöytä korkea. Järvisiika. Elää järven syvässä osissa.

4. *Coregonus lavaretus ludoga* Poljakov. *Sp. br.* on 20—26 (29), keskimäärin 23—24. Pää on pienehkö, külan muotoinen. Järvisiika. Elää etupäässä Laatokan eteläosassa.

5. *Coregonus lavaretus baeri* Kessler. *Sp.br.* on keskimäärin 23—24. Eväruodot lyhyet. Pää on paksu, ruumis kartunmuotoinen; ruumiin suurin korkeus on keskimäärin 19,9 prosenttia sen pituudesta, otsan leveys keskimäärin yli 43 prosenttia pään keskiosan pituudesta. Laatokan eteläosan järvi- ja jokisiika.

6. *Coregonus lavaretus baeri natio swirensis* Pravdin. *Sp.br.* on keskimäärin 24—25. Otsan leveys on keskimäärin alle 43 prosenttia pään keskiosan pituudesta. Ruumiin suurin korkeus on keskimäärin 21 prosenttia ruumiin pituudesta. Järvi- ja jokisiika, joka liikkuu etupäässä Syvärijoessa.

7. *Coregonus lavaretus baeri natio ladogae* Pravdin. *Sp.br.* on keskimäärin 24—25. Järvisiika, joka asustaa etupäässä Laatokan eteläosan länsi rannikolla.

Laatokan siiat ovat syntyperältään Itämeren siikoja, jotka ovat Yoldeakautena tulleet Laatokkaan salmen kautta, joka yhdisti Laatokan Suomenlahteen ja kulki Karjalan kannaksen pohjoisosan, ja Ansylus- ja Litorinakautena Nevansalmen ja Neva joen kautta.

Ensinmainittua tietä pitkin on täytynyt kulkea monieväruotoiset (generosus-ryhmä) ja keskinkertaiset-eväruotoiset (wartmanni-ryhmä) siiat, joista Laatokassa ovat tulleet muunnokset *C. lavaretus pallali n. as-*

pius ja *C. lavaretus mediospinatus* n. musta-siika, kun taas viimeksimainitusta on täytynyt johtua *C. lavaretus widegreni* ja *C. lavaretus ludoga*.

Toiseksimainitun tien kautta on kulkenut vähäeväruotoinen siika, josta Laatokassa ovat tulleet muunnokset *Coregonus lavaretus baeri*, *C. lavaretus baeri* n. *swirensis* ja *C. lavaretus baeri* n. *ladogae*.

Laatokan siikojen jokaiselle muunnokselle ovat ominaisia niin biologiset kuin myöskin ekologiset erikoisuudet; nämä erikoisuudet ilmenevät selväpiirteisimmän kutemisen olosuhteissa. *C. lavaretus baeri*, *C. l. baeri* n. *swirensis* ja *C. l. pallasi* n. *aspius* kutevat joissa lokakuussa (ja marraskuussa). *C. l. baeri* n. *ladogae*, *C. l. mediospinatus* n. musta-siika ja *C. l. ludoga* kutevat järvessä kivikkoisilla matalikoilla lokakuun lopulla ja marraskuun alussa. *C. l. widegreni* kutee Laatokan pohjoisosan syvään veteen joulukuussa.