

МИКРОЭВОЛЮЦИЯ СИГОВЫХ РЫБ ОЗЕРА БАЙКАЛ

¹Смирнов В.В., ²Суханова Л.В., ²Смирнова-Залуми Н.С.

¹Байкальский музей ИНЦ СО РАН; bmsmirnov@mail.ru

²Лимнологический институт СО РАН; kir@lin.irk.ru

Резюме. Представлены основные направления микроэволюционных преобразований в группе сиговых рыб Байкальской озерно-речной провинции. Обсуждаются виды (многотычинковый планктофаг – байкальский омуль и малотычинковый бентофаг – байкальский озерный сиг), произошедшие от предковой формы, которая появилась в озере не менее 1 млн лет назад. Их дифференциация связана с формированием Байкала как глубоководного водоема. Особая роль в этом процессе отводится структуре водных масс озера и динамике климата в эпоху плейстоцена. Информация о внутривидовом полиморфизме мтДНК байкальского омуля и байкальского озерного сига свидетельствует об отсутствии четких генетических различий не только между популяциями этих видов, но и между самими видами, выделенными по морфо-экологическим признакам. Объяснить этот факт, по-видимому, можно многократным изменением климата на протяжении всего плейстоцена, препятствовавшим формированию долговременных барьеров между ними. Соответственно, современные байкальский омуль и байкальский озерный сиг, а также их популяционная структура сформировались в геологических масштабах времени недавно, вероятнее всего, после последнего (Сартанского) оледенения.

MICROEVOLUTION OF WHITEFISH OF LAKE BAIKAL

¹Smirnov V.V., ²Sukhanova L.V., ²Smirnova-Zalumi N.S.

¹Baikal Museum ISC SB RAS; bmsmirnov@mail.ru

²Limnological Institute SB RAS; kir@lin.irk.ru

Abstract. Main microevolution transformations in the group of whitefish of the Baikal lacustrine-riverine province are presented in this work. Plankton phages with many gill-rakers (Baikal omul) and benthos phages with a small number of gill-rakers (Baikal lacustrine whitefish) derived from an ancestor form which appeared in the lake about 1 mln years ago have been discussed. Their differentiation is connected with the formation of Lake Baikal as a deepwater body. The structure of water masses of the lake and dynamics of climate during the Pleistocene play a special role in this process. Intraspecific polymorphism of mtDNA of Baikal omul and Baikal lacustrine whitefish show the absence of clear genetic differences not only between populations of these species but also between the species identified from their morphological and ecological characteristics. This fact may be explained by multiple changes of climate during the entire Pleistocene period which hampered the formation of long-term barrier between them. Thus, modern Baikal omul and Baikal lacustrine whitefish, as well as their population structure have been formed recently within the geological time scale, probably after the last Sartansky glaciation.

Среди проблем эволюции Байкала, его фауны и флоры центральное место всегда занимал вопрос о направлениях формирования видового и внутривидового разнообразия гидробионтов в связи с особенностями структуры и функционирования экосистемы озера. Популяционная структура хозяйственно ценных объектов, таких как сиговые виды рыб, интересовала как ученых, так и практиков. Особенно это касается байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi) – основного объекта байкальского рыбного промысла. В последние десятилетия внимание к группе сиговых рыб, как перспективному объекту исследования процессов эволюции и микроэволюции, вновь возбудило интерес к вопросу происхождения байкальского омуля, его полиморфизму и родственным связям с другими сиговыми рыбами бассейна Байкала, в частности, с байкальским озерным сигом *Coregonus lavaretus baicalensis* Dyb.

Долгое время ни у кого не вызывало сомнения, что два этих вида имеют разное происхождение. Байкальского омуля (многотычинкового планктофага, 32-56 тычинок на жаберной дужке) считали подвидом ледовитоморского омуля, проникшего в Байкал при трансгрессии морских вод в один из межледниковых периодов (Березовский, 1927; Берг, 1948; Решетников, 1980). Байкальский озерный сиг (малотычинковый бентофаг, 22-30 тычинок) известен как разновидность обыкновенного сига *Coregonus lavaretus* L. (Крогиус, 1933), широко распространенного в пресноводных водоемах Евразии. Если во всех крупных озерах Европы сиг *C. lavaretus* L. представлен и пелагической (планктофагом), и придонной (бентофагом) формами, то отсутствие пелагической формы сига в Байкале А.Г. Скрябин (1969) связывал с тем, что его нишу занял вселившийся в Байкал ледовитоморский омуль.

Молекулярно-филогенетические исследования всех представителей байкальских сиговых рыб (Sukhanova et al., 1999; Суханова и др., 2007 и др.) и их сравнительный анализ с другими видами этого семейства из водоемов севера Евразии и Северной Америки (Bernatchez et al., 1991) позволили сделать вывод, что это не так. Значительная генетическая дистанция между арктическим омулем и байкальским омулем опровергает их близкое родство как вида и подвида. Более того, анализ митохондриальной ДНК показал, что

байкальский омуль входит в большую полиморфную группу настоящих сига, а арктический омуль в группу омулевидных сига (рис. 1). То есть байкальский омуль – это та самая пелагическая многотычинковая форма сига, характерная для многих озер и, как предполагали, отсутствующая в Байкале. Однако в Байкале уровень морфо-экологических различий между двумя генетически идентичными группами популяций сига (планктофагами и бентофагами) позволяет систематикам считать их самостоятельными видами – байкальским омулем и байкальским озерным сигом, соответственно (Крогиус, 1933; Берг, 1948). Этот вывод основывается на полном отсутствии трансгрессии распределения их по основным морфологическим признакам.

Главное отличие между байкальским омулем и байкальским озерным сигом в положении рта, по которому систематики разделяют сиговых рыб на группы видов с верхним, конечным и нижним положением рта (Борисов, Овсянников, 1964). Планктофаг байкальский омуль имеет конечный рот, а бентофаг байкальский озерный сиг – полунижний. Большие отличия между ними и по таким систематическим признакам сиговых рыб, как количество тычинок на первой жаберной дужке жаберного цедильного аппарата, диаметр глаза и межглазничное расстояние. У омуля тычинок почти вдвое больше чем у байкальского озерного сига, соответственно, 32-56 и 22-30 шт. Диаметр глаза омуля составляет 24-28 % к длине головы, против 19-20 % у сига. Соответственно, межглазничное расстояние меньше - 22–24 % к длине головы у омуля, против 25-28 % у сига.

Объединение результатов генетических и морфо-экологических исследований ставит на обсуждение вопрос об эволюции сиговых рыб в Байкале, завершившейся видообразованием за короткое, в геологическом масштабе⁵, время (рис. 1).

Байкальский омуль и байкальский озерный сиг объединяются одной кладой с сигами обитающими в бассейне Амура, амурским (уссурийским) сигом *Coregonus ussuriensis* и сигом-хадары *Coregonus*

⁵ Для определения времени дивергенции использовались опубликованные значения скорости нуклеотидных замен в мтДНК лососевых - 0,5–1 % за 1 млн. лет (Шедько, 1991; Smith, 1992) (на схеме для построения шкалы применено среднее значение - 0,75 % за 1 млн. лет).

chadari (рис. 1). Разделение этой предковой формы на байкальскую и амурскую линии произошло около 1 млн лет назад. Об этом же свидетельствует имеющаяся информация о внутривидовом полиморфизме мтДНК байкальского омуля (Суханова и др., 2007).

В раннем - среднем плейстоцене, с превращением Южнобайкальского озера в ультраглубоководный водоем, с дальнейшим увеличением глубин озер на месте Северного Байкала и присоединением Северного Байкала к Южному (Попова и др., 1989), предок омуля вышел на просторы единого глубоководного озера и к настоящему времени образовал три группы популяций, заходящих на нерест в разные по протяженности реки: 1) Селенгу (1591 км); 2) Верхнюю Ангару (640 км), Кичеру (150 км), Баргузин (400 км); 3) малые реки Байкала, впадающие в Чивыркуйский залив (Малый и Большой Чивыркуй, Безымянка), залив Посольский сор (Большая Речка, Култучная, Абрамиха, Толбузиха), пролив Малое Море (Сарма) и др.

Морфологические промеры рыб из нерестовых стад в реках выявили следующую зависимость - чем длиннее нерестовый путь омуля в реке, тем больше у него количество жаберных тычинок и меньше относительная длина головы, длина жаберной дуги и расстояние между жаберными тычинками, ниже тело и хвостовой стебель. То есть у омуля, совершающего дальние нерестовые миграции в реках, экстерьер (веретеновидное тело) и особенности строения жаберного аппарата способствуют прямолинейному движению и сохранению высокой крейсерской скорости при питании мелким кормом. И наоборот, чем короче нерестовая миграция омуля в речках, тем ближе к его нерестовому ареалу расположен район нагула в озере, тем в большей степени им используются крупные кормовые организмы, концентрирующиеся в светлое время суток в придонных слоях склоновой зоны. В соответствии с условиями нерестового и нагульного ареалов, сформировались высокоспециализированные группы популяций (и субпопуляций) омуля: группа активных мигрантов, потребителей зоопланктона (эпишура и циклоп около 40 % годового рациона) и группа локальных присклоновых макрогектопусов (макрогектопус более 50 %). Оммуля третьей, прибрежно-пелагической, группы можно отнести к прибрежно-

пелагическим эврифагам. В его рационе, наряду с зоопланктоном и макрогектопусом, большую роль играют прибрежные амфиподы – около 30 % (Смирнов, 1974). В процессе адаптации омуля к обитанию в ультраглубоководном Байкале сложилась его экологическая структура, соответствующая структуре водных масс озера.

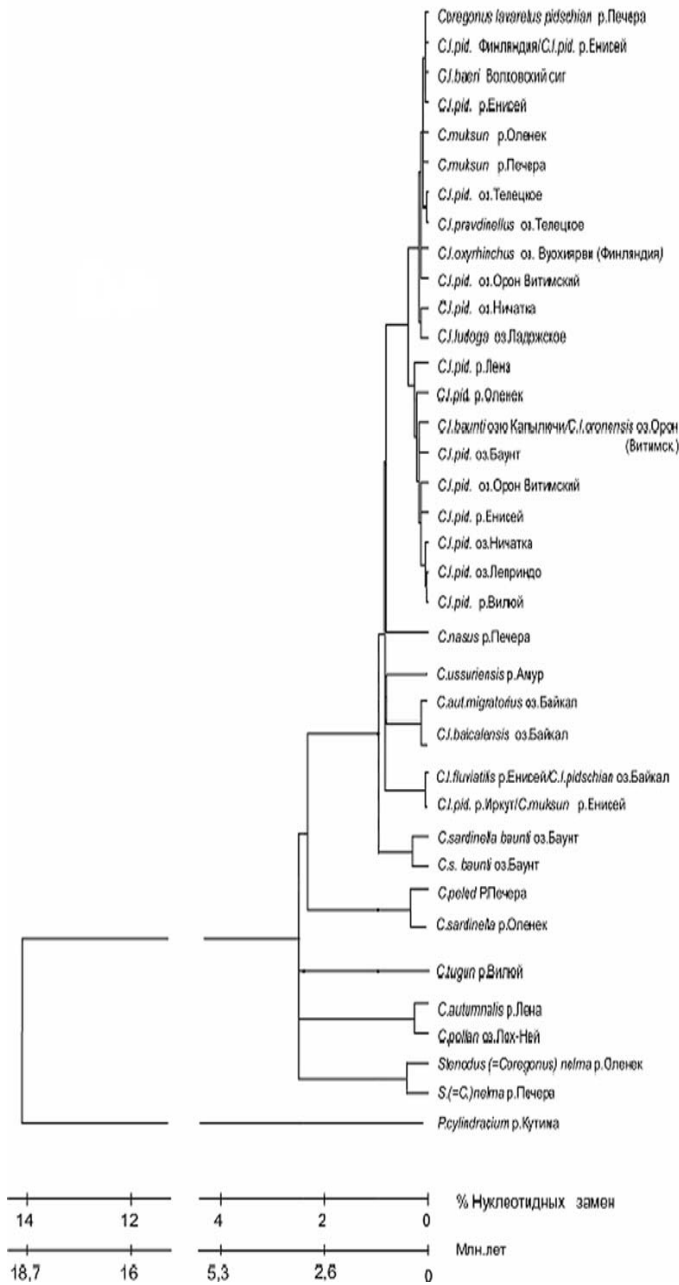


Рис. 1. Схема филогенетических взаимоотношений сиговых рыб рода *Coregonus*, построенная на основе нуклеотидных последовательностей гена цитохрома *b* (NJ линейаризованное древо) (по Л.В. Сухановой и др., 2007).

Популяции омуля вошли в состав наиболее продуктивных биоценозов пелагиали: эпипелагического (селенгинская), прибрежно-

пелагического (северобайкальская и баргузинская) и склонового в пределах глубин 50-350 м (популяции, размножающиеся в малых реках) (рис. 2). Становление численности популяций омуля и сига произошло в соответствии с потенциальными возможностями занимаемых биотопов в Байкале и нерестовых ареалах.

У байкальского озерного сига микроэволюционный процесс также идет в направлении максимального использования разных биоценозов, только не пелагических, а донных. К настоящему времени по результатам морфо-экологических исследований описаны его маломорская, чивыркуйская (Крогиус, 1933) и селенгинская (Фиалков и др., 2007) популяции.

Исходя из функциональной обусловленности характерных морфологических признаков, свидетельствующих об адаптации рыб к обитанию в определенном биоценозе, экологические особенности каждой из популяций байкальского озерного сига можно охарактеризовать следующим образом. Маломорский озерный сиг - это глубоководный мигрант, питающийся при относительно больших скоростях движения мелким кормом, чивыркуйский озерный сиг - мелководный хищник, а озерный сиг селенгинской популяции - придонная рыба, потребляющая у дна мелкий корм при относительно низких скоростях движения (Фиалков и др., 2007).

Если популяционное разнообразие и внутривидовая дифференцированность байкальского омуля представляют наибольший интерес для выяснения направлений эволюции сиговых рыб Байкала в связи со структурой водных масс озера, то генетическое сходство байкальского омуля с байкальским озерным сигом интересно для выяснения их происхождения.

Решение вопроса о происхождении озерного сига и омуля возможно после их популяционно-генетического анализа. Однако уже сейчас, в связи с тематической направленностью нашей конференции, с постановкой проблемы эволюции котловины Байкала, его фауны и флоры, можно высказать некоторые гипотезы эволюционного плана, в частности относительно механизма формирования ареалов размножения байкальского омуля и байкальского озерного сига в связи с вопросами динамики климата в предыдущие эпохи.

В современный период ареалы размножения популяций озерного сига всегда находятся рядом с нерестилищами популяций придонно-глубоководного омуля, размножающегося в малых реках: селенгинского сига – с посольской; маломорского сига – с сарминской; чивыркуйского сига – с чивыркуйской. Все три ареала имеют ряд общих характеристик, обеспечивающих выживание потомства обоих видов.

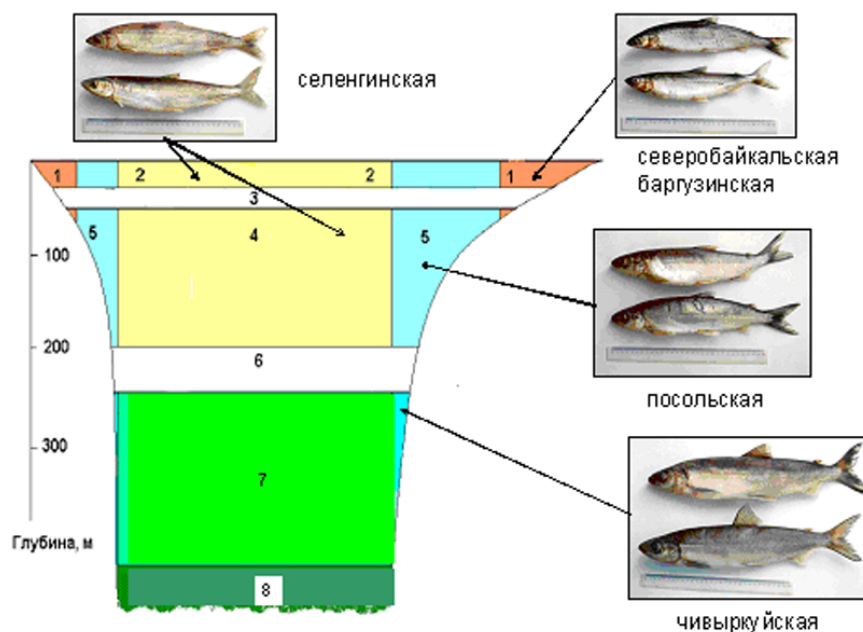


Рис. 2. Популяции байкальского омуля в экосистеме пелагиали Байкала (схема): 1 – прибрежная пелагиаль; 2 – эпилимнион; 3 – слой сезонного термоклина; 4 – эпипелагиаль; 5 – надсклоновая пелагиаль, зона действия вертикальных гидрологических фронтов и весеннего термобара; 6 – слой мезотермического максимума; 7 – мезопелагиаль; 8 – батипелагиаль.

Они представляют собой группы малых рек, впадающих в мелководные прогреваемые заливы, отграниченные от озера песчано-галечниковыми косами. Нерестилища омуля в речках и сига у внешней стороны кос обеспечены речным стоком даже в зимнюю межень (Фиалков и др., 2007), а выклюнувшиеся из икры личинки омуля и сига имеют высокую кормовую базу в заливах и на мелководьях.

Эпоха плейстоцена, с которой обычно связывают время возникновения полиморфного семейства сиговых рыб и коренные перестройки в его структуре, характеризовалась многократными глубокими и продолжительными похолоданиями, сопровождавшимися иссушением климата, сокращением речного стока и понижением

уровня вод Байкала, и такими же продолжительными межледниковьями, когда происходило таяние снежников и ледников и повышение уровня озера. Ретроспективный анализ климатических условий последнего (Сартанского) оледенения, проведенный М.Н. Шимараевым и И.Б. Мизандронцевым (2003), показал, что в этот период иссушение климата привело к уменьшению притока воды в Байкал, в среднем на 40 %, и понижению уровня озера на 1 м.

Однако, характеризуя всю эпоху плейстоцена, Е.В. Безрукова и П.П. Летунова (2001) отмечают, что лесная растительность на территории юга Восточной Сибири в ледниковые периоды полностью не исчезала. В составе древостоев в фазы оледенений присутствовали все основные представители древесных растений современного периода – ель, пихта, кедр, сосна, лиственница, береза. То есть, даже в периоды оледенений, влаги для произрастания лесной растительности было достаточно.

В период Сартанского оледенения поверхностный сток рек с большими водосборными бассейнами сохранялся за счет грунтовых и подрусловых вод, а поверхностный сток малых рек, текущих с окружающих Байкал хребтов, исчезал (Афанасьев, 1976; Диденко, Диденко, 1977). Но грунтовый (подрусловой), сток малых рек, по-видимому, сохранялся. Сохраняться должен был и дренажный сток из заливов, например, из залива Посольский сор в Байкал через галечниковую косу (рис. 3).

В этих условиях омуль популяций малых рек мог откладывать икру на нерестилищах озерного сига в зоне выхода в Байкал подрусловых или дренажных вод (омуль с текучими половыми продуктами встречается поздней осенью в предустьевых зонах нерестовых рек и в настоящее время). Вероятно, что в период Сартанского оледенения вследствие перестроек в гидрологическом режиме бассейна Байкала усиливался обмен генами, как между популяциями омуля, так и между популяциями омуля и популяциями озерного сига.

Так могли развиваться события в период последнего (Сартанского) похолодания. Потепление, начавшееся около 10 тыс. лет назад, привело к увеличению поверхностного стока малых притоков, восстановлению омулевых нерестилищ в них и формированию ныне

живущих в Байкале популяций придонно-глубоководного омуля (Суханова и др., 2007).

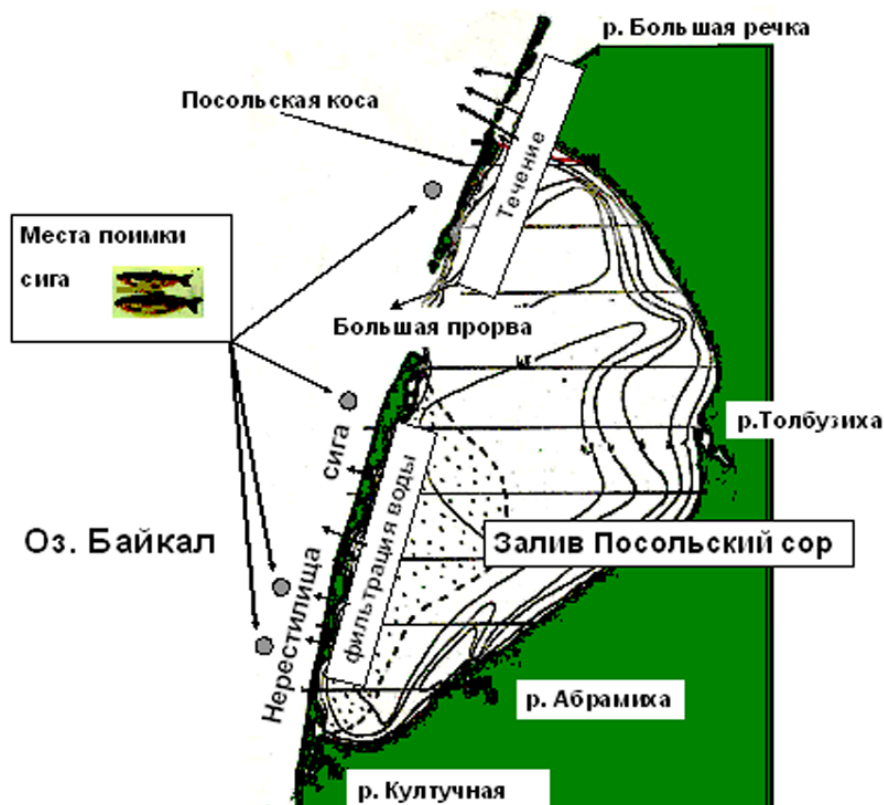


Рис. 3. Расположение нерестилищ озерного сига у Посольской косы.

Приведенный сценарий мог разыгрываться и в предшествующие периоды похолоданий и потеплений эпохи плейстоцена. Предлагаемая гипотеза периодического усиления потока генов между популяциями байкальского омуля и байкальского озерного сига в ледниковые периоды с последующим восстановлением в периоды межледниковий пары озерный сиг + омуль, с одной стороны, подтверждается древностью линий, к которой принадлежат байкальские сиговые рыбы, с другой - молодостью их современной популяционной структуры. Детализацию предлагаемой к обсуждению картины эволюционных преобразований в группе сиговых рыб Байкала помогут обеспечить дальнейшие исследования с применением современных методов генетического популяционного анализа.

Литература

Афанасьев А.Н. 1976. Водные ресурсы и водный баланс бассейна озера Байкал. Новосибирск: Изд-во «Наука». 239 с.

- Безрукова Е.В., Летунова П.П. 2001. Высокоразрешающая запись палеоклиматов Восточной Сибири для раннего и среднего плейстоцена по материалам палинологического исследования байкальских осадков (*глубоководная скв. BDP-96-1*) // Геология и геофизика. Т. 42, № 1-2. С. 98-107.
- Берг Л.С. 1948. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Т.1.М.1382 с.
- Березовский А.И. 1927. К изучению байкальского омуля // Доклады АН СССР. № 21. С. 353-358.
- Борисов П.Г., Овсянников Н.С. 1964. Определитель пресноводных рыб СССР. М.: Пищевая промышленность. 320 с.
- Диденко А.А., Диденко С.В. 1977. Аналитический метод определения подземного стока в озеро Байкал // Кружоворот вещества и энергии в водоемах. Гидрология и климат: тез. докл. на 4 Всесоюз. Лимнол. совещ. Лиственичное на Байкале. С. 125-129.
- Крогиус Ф.В. 1933. Материалы по биологии и систематике сига оз. Байкала // Труды Байк. Лимнол. Ст. Т. V. С. 5-154.
- Попова С.М., Мац В.Д., Черняева Г.П. и др. 1989. Палеолимнологические реконструкции. Байкальская рифтовая зона. Новосибирск: «Наука». 111 с.
- Решетников Ю.С. 1980. Экология и систематика сиговых рыб. М.: Наука. 302 с.
- Скрябин А.Г. 1969. Биология байкальских сегов. М.: «Наука». 112 с.
- Смирнов В.В. 1974. Основные направления микроэволюции байкальского омуля *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi) // Зоологические исследования Сибири и Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во АН СССР, Дальневосточный научный центр. С. 145-152.
- Суханова Л.В., Смирнов В.В., Кирильчик С.В. 2007. Происхождение сиговых рыб озера Байкал: молекулярно-филогенетическая реконструкция // Труды ФГНУ «ГосНИОРХ». Вып 337. С.
- Фиалков В.А., Аверин А.И., Вотякова Н.Е. и др. 2007. Естественно-научный музей на Байкале // Фундаментальные исследования в Восточной Сибири (к 50-летию Сибирского отделения Российской академии наук). Новосибирск: Изд-во СО РАН. С. 399-437.
- Шедько С.В. 1991. О скорости эволюции митохондриальной ДНК лососевых рыб // Журн. Эволюционной биохимии и физиологии. Т. 27(2). С. 249-254.
- Шимараев М.Н., Мизандронцев И.Б. 2003. Об изменениях в экосистеме Байкала в позднем плейстоцене и голоцене // Докл. Академии наук. Т. 388, №3. С. 395-398.
- Bernatchez L., Dodson J.J. 1994. Phylogenetic relationships among Palearctic and Nearctic Whitefish (*Coregonid* sp.) populations as revealed by mitochondrial DNA variation // Can. J. Fish. Aquat. Sci. V. 51 (Suppl. 1). P. 240-251.
- Smith G.R. 1992. Introgression in fishes: significance for paleontology, cladistics, and evolutionary rates // Systematic Biology. V. 41(1). P. 41-57.
- Sukhanova L.V., Smirnov V.V., Smirnova-Zalumi N.S., Kirilchik S.V., Griffiths D. 1999. The taxonomic position of the Lake Baikal omul *Coregonus autumnalis migratorius* (Georgi), in the Family Coregonidae // Abstracts. VII Int. Sympos. on the Biology and Management of Coregonid Fishes. Ann Arbor, Michigan, USA. Aug. 9-12, 1999: The University of Michigan. P. 89.