



УДК 574.3.597.552

## Оценка популяционной структуры баунтовских сиговых рыб

В. М. Яхненко, А. М. Мамонтов

Лимнологический институт СО РАН, Иркутск  
E-mail: [mamontov@lin.irk.ru](mailto:mamontov@lin.irk.ru)

**Аннотация.** Рассматривается дивергенция сиговых из Баунтовских озер в бассейне рек Ципы – Витима – Лены. Согласно данным изоферментного анализа наблюдаемая популяционная подразделенность сиговых произошла сравнительно недавно. Несмотря на низкий уровень генетической дивергенции, между ними существует репродуктивная изоляция.

**Ключевые слова:** сиговые рыбы, Баунтовские озера, аллозимный анализ, популяционная структура, дивергенция.

К группе «баунтовских» отнесены сиговые рыбы, населяющие Ципо-Ципиканскую озерно-речную систему (бассейн рек Витим – Лена). Они представлены экотипами (сибирской) ряпушки и сибирского сига-пыжьяна: озерной весенненерестующей формой ряпушки, а также симпатрическими и аллопатрическими популяциями много- и малотычинковых озерных сигов с весенним и озерных и озерно-речных с осенне-зимним нерестом [5; 6]. Обитание морфологически и экологически различающихся близких форм в одном озере, как и их рассредоточение по разным локальностям сильно разветвленной озерно-речной системы позволяют оценить уровень их генетической дивергенции. Такая задача решалась нами на основе аллозимного анализа.

### Материалы и методы

Рыбы брались из промысловых уловов неводом и сетями в апреле 1989, 1991–1992 гг. Всего для исследования аллозимов взято 6 выборок: ряпушка (*Coregonus sardinella*) из оз. Баунт (BaS), многотычинковый озерный сиг (*Coregonus lavaretus baunti*) из оз. Мал. Капылюши (MKL), малотычинковые озерный из оз. Мал. Капылюши (МКР), озерной-речной с осенне-зимним нерестом из озер Бол. Капылюши (ВКР) и Бусани (BuP), весенненерестующий из оз. Баунт (BaP) пыжьяны (*C. l. pidschian*). В работе также использованы ранее опубликованные материалы [4; 6; 8; 13; 14; 18]. Электрофоретический анализ проведен в вертикальных блоках полиакриламидного геля.

Использованы три буферные системы: 1: трис-глицин, pH = 7,16 [14], 2: трис-фосфат, pH = 7,0 [10], 3: трис-ЭДТА-борная кислота, pH = 8,3 [15]. Для обозначения локусов учтены рекомендации Шакле и др. [11]. Интерпретация выявленной генетической изменчивости по большинству локусов выполнялась по известным для сиговых рыб схемам [9; 16; 17]. Электрофоретическая подвижность аллелей была скоррелирована с подвижностью соответствующих аллелей сиговых рыб [8; 13; 14; 18]. Популяционно-генетический анализ проведен в соответствии с ранее описанными рекомендациями [14; 18].

### Результаты

Локусы *ACO-1\**, *G3PGDH-1\**, *LDH-B2\**, *LDH-C\**, *sMDH-A1,2\**, *sSOD-1\**, *XDH\** были мономорфными (табл. 1). Альтернативные аллели локусов *EST-1\**, *sMDH-B1,2\**, *CK-A1,2\**, *PGDH\** имеют максимальную дисперсию частот в популяциях изученных сиговых рыб. Аллель «d» локуса *EST-1\** имеет относительно высокие частоты только у ВКР. Аллели «a» и «b» локуса *CK-A1,2\** с разной частотой выявлены во всех исследованных выборках.

У пыжьянов из всех выборок кроме ВКР аллель «a» локуса *sMDH-B1,2\** фиксирован. Медленный аллель «b» локуса *PGDH\** имеет высокие частоты у всех пыжьянов кроме озерного МКР. В целом, уровень аллозимной изменчивости у исследованных популяций невысокий за исключением ВКР и BaS (табл. 1).

Таблица 1  
Частоты аллелей, уровень полиморфизма и средняя гетерозиготность на локус у баунтовских сиговых рыб

Локусы	Аллели	MKL	BKP	MKP	BaP	BuP	BaS
<i>AAT-1,2*</i>	a	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,969
N		34	20	5	12	8	16
<i>ADH-1*</i>	a	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
N		34	20	5	12	8	17
<i>CK-A1*</i>	a	0,471	0,5	0,900	0,250	0,750	0,250
	b	0,529	0,5	0,100	0,750	0,250	0,750
N		34	11	5	12	8	25
<i>CK-A2*</i>	a	0,471	0,500	0,900	0,250	0,750	0,250
	b	0,529	0,500	0,100	0,750	0,250	0,750
N		34	11	5	12	8	25
<i>EST-1*</i>	a	0,956	0,426	1,000	1,000	1,000	0,420
	b	0,044	0,537	0,000	0,000	0,000	0,580
	d	0,000	0,037	0,000	0,000	0,000	0,000
N		34	27	5	11	8	25
<i>ESD-1*</i>	a	1,000	0,969	1,000	1,000	0,938	0,923
N		20	16	5	12	8	13
<i>FH-1*</i>	a	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
N		34	20	5	11	8	17
<i>FH-2*</i>	a	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
N		34	20	5	11	8	17
<i>G3PDH-2*</i>	a	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
N		34	20	5	11	8	17
<i>LDH-A1*</i>	a	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
N		34	20	5	11	8	25
<i>LDH-A2*</i>	a	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000
N		34	20	5	11	8	17
<i>LDH-B1*</i>	a	1,000	1,000	1,000	1,000	1,000	0,780
N		34	20	5	11	8	17
<i>MDH-B1,2*</i>	a	1,000	0,450	1,000	1,000	1,000	0,969
N		34	20	5	12	8	16
<i>6PDH*</i>	a	0,221	0,250	0,800	0,000	0,313	0,000
N		34	4	5	12	8	16
<i>sSOD-2*</i>	a	1,000	1,000	1,000	0,917	1,000	0,917
N		34	8	5	12	5	24
P		15,0	24,0	12,0	12,0	16,0	24,0
H		6,3	12,4	3,0	3,8	5,5	8,7
SD		0,03	0,04	0,017	0,022	0,028	0,030

Примечание: N – число исследованных рыб, P – уровень полиморфизма (средний % на локус) H – средняя гетерозиготность на локус, SD – стандартная ошибка

По частотам аллелей полиморфных локусов различия между совместно обитающими в озере Баунт весенне-нерестующими пыжьяном и ряпушкой не выявлены. Медленный аллель локуса *PGDH\** фиксирован у обеих форм, аллель «а» локуса *sMDH-B1,2\** фиксирован только у сига. Генетические дистанции между ними невысокие (табл. 2).

Совместно обитающие в оз. Мал. Капылюши *C. l. baunti* и *C. l. pidschian* морфологически и экологически хорошо дифференцированы [1; 5]. Различия по частотам аллелей локусов

*PGDH\**, *CK-A1,2\**, *EST-1\** достоверны. У обеих форм фиксирован аллель «а» в локусе *sMDH-B1,2\**. В изолюкусной паре *CK-A1,2\** у пыжьяна наибольшую частоту имеет аллель «b». У *C. l. baunti* оба альтернативных аллеля имеют примерно равные частоты. Уровень дивергенции между двумя формами сигов достаточно высокий (табл. 2).

Различия между озерными (МКР) и озерно-речными пыжьянами (ВКР) достоверны по частотам аллелей большинства полиморфных локусов.

Таблица 2

Стандартные генетические дистанции (над диагональю) и их несмещенные оценки (под диагональю)

Популяции	1	2	3	4	5	6
1. МКЛ	*****	0,039	0,028	0,008	0,007	0,022
2. ВаР	0,035	*****	0,067	0,048	0,046	0,034
3. МКР	0,026	0,063	*****	0,064	0,012	0,082
4. БуР	0,006	0,044	0,061	*****	0,026	0,016
5. ВКР	0,005	0,041	0,009	0,023	*****	0,043
6. ВаС	0,020	0,030	0,079	0,014	0,040	*****

Озерно-речные пыжьяны (ВКР) и *C. l. baunti* (МКЛ) достоверно различаются по частотам аллелей только локуса *sMDH-B1,2\**. Генетические дистанции между первой парой выше, чем между второй (табл. 2).

### Обсуждение

Несмотря на низкий уровень генетической дивергенции, репродуктивная изоляция между исследованными группами сиговых рыб существует. Чаще всего это обусловлено разной экологией нереста (осенний, весенний нерест). У симпатрических пар ряпушка и озерный пыжьян из оз. Баунт, *C. l. baunti* и пыжьян из оз. Мал. Капылюши) выявлены достоверные различия по частотам аллелей, а в некоторых случаях высокая частота или фиксация альтернативных аллелей нескольких локусов. Несмотря на хорошо выраженные морфологические и экологические различия, не выявлено достоверных различий по частотам аллелей гомологичных локусов у баунтовской ряпушки и малотычинкового пыжьяна озера Бусани.

Таким образом, существование в одном водоеме сиговых, имеющих черты сходства в морфологии, биологии, поведении, привело к выработке механизмов, предотвращающих смешивание сосуществующих форм.

Это может свидетельствовать о том, что популяции, первоначально вовлекаясь в экотипическую дивергенцию, адаптировались к альтернативным трофическим нишам [9; 12].

В условиях мелководных баунтовских озер расхождение сигов на средне- и малотычинковые формы произошло на основе разделения питания за счет пелагических и донных организмов. Особенностью расселения сигов по озерам является и то, что нагул в озерах отмечается у всех озерно-речных сигов, но их нерестилищ в озерах Баунт и Бусани нет. В этих озерах из-за малочисленности планктонных организмов отсутствует и многотычинковый сиг.

Эта же причина привела к измельчанию ряпушки [1; 5].

По данным генетического анализа, популяционная подразделенность сиговых произошла сравнительно недавно. Весенний нерест связан с выживанием в условиях длительной зимы. За более короткий инкубационный период икра меньше гибнет. Преобладающее выживание потомства у сига от позднего нереста происходило за счет ускорения инкубационного развития [7]. В результате особи, которые нерестятся позднее, сформировали первоначально растянутый осенне-зимний, а затем и весенний нерест [5]. Для ряпушки в условиях полной изоляции от основного ареала возможность для жизни рыб с осенним нерестом была исключена. Надо заметить, что календарный весенний нерест подо льдом (при толщине льда 1,6–2,2 м) по экологическим условиям близок к зимнему.

Озёра Верхнеципинской, Ципинской и Ципиканской котловин представляют собой реликты водоемов, возникших во второй половине позднего плейстоцена в результате таяния ледника зырянского века и значительного погружения отдельных частей котловин. Они занимали если не всю, то существенную часть их днищ [2; 3]. В связи с этими представлениями первое проникновение пыжьяна и ряпушки в Баунтовскую водную систему ограничивается этим временем. Хорошая сохранность валов древних и современных озер свидетельствует об их молодом возрасте, вероятнее всего, периода климатического оптимума голоцена, когда озера были более крупными, и после которого началась их деградация [2]. Последнее могло вызвать ускоренную популяционную дифференциацию изучаемых рыб.

### Литература

1. Анпилова В. Л. О систематическом положении баунтовского сига *Coregonus lavaretus baunti* Muchomedijafov / В. Л. Анпилова // Изв. ГосНИОПХ. – 1967. – Т. 62. – С. 129–140.

2. Выркин В. Б. Современное экзогенное рельефообразование котловин байкальского типа / В. Б. Выркин. – Иркутск : Изд-во ИГ СО РАН, 1998. – 175 с.
3. Ендрихинский А. С. Витимское плоскогорье / А. С. Ендрихинский // Нагорья Прибайкалья и Забайкалья. – М. : Наука, 1974. – С. 210–244.
4. Мамонтов А. М. Морфологическая и генетико-биохимическая дифференциация пыжьяна (*Coregonus lavaretus pidschian* Gmelin) озера Байкал / А. М. Мамонтов, В. М. Яхненко // Вопр. ихтиологии. – 1995. – Т. 35, № 2. – С. 175–181.
5. Скрябин А. Г. Рыбы Баунтовских озер Забайкалья / А. Г. Скрябин. – Новосибирск : Наука, 1977. – 125 с.
6. Скрябин А. Г. Сиговые рыбы юга Сибири / А. Г. Скрябин. – Новосибирск : Наука, 1979. – 230 с.
7. Черняев Ж. А. Особенности раннего онтогенеза весенненерестующего баунтовского сига *Coregonus lavaretus baunti* / Ж. А. Черняев, М. Ю. Пичугин // Вопр. ихтиологии. – 1999. – Т. 39, № 1. – С. 78–88.
8. Яхненко В. М. Морфологический и популяционно-генетический анализ озерного сига озера Байкал / В. М. Яхненко, А. Г. Осинцов, А. М. Мамонтов // Генетика. – 1992. – Т. 7, № 28. – С. 139–150.
9. Bodaly R. A. Morphological and ecological divergence within the lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) species complex / R. A. Bodaly // J. Fish. Res. Bd Canada. – 1979. – Vol. 36. – P. 1214–1222.
10. Davis B. J. Disk-electrophoresis. 2. Method and application to the human serum proteins / B. J. Davis // Ann. N.Y. Acad.Sci. – 1964. – Vol. 121. – P. 404–427.
11. Gene nomenclature for protein coding loci in fish / J. B. Shaklee [et al] // Trans. Amer. Fish. Soc. – 1990. – № 119. – P. 2–15.
12. Genetic evidence for reproductive isolation and multiple origins of sympatric trophic ecotypes of whitefish (*Coregonus*) / L. Bernatchez [ et al] // Evolution. – 1996. – Vol. 50. – P. 624–635.
13. Mamontov A. M. Ecological, morphological and iso-enzyme differentiation of coregonid populations in Lake Baikal / A. M. Mamontov, V. M. Yakhnenko // Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol. – 1995. – Vol. 46. – P. 12–23.
14. Mamontov A. M. Isoenzyme polymorphism in Lake Baikal omul (*Coregonus autumnalis migratorius* Georgi) / A. M. Mamontov, V. M. Yakhnenko // Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol. – 1998. – Vol. 50. – P. 375–381.
15. Peacock A. C. Serum protein electrophoresis in acrylamide gel: patterns from normal human subjects / A. C. Peacock, S. L. Bunting, K. G. Queen // Science. – 1965. – Vol. 147. – P. 1451–1452.
16. Sendek D. S. Electrophoretic studies of coregonid fishes from across Russia / D. S. Sendek // Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol. – 2002. – Vol. 57. – P. 35–55.
17. Vuorinen J. Electrophoretic expression of genetic variation and duplicate gene activity in vendace, *Coregonus albula* (Salmonidae) / J. Vuorinen // Hereditas. – 1984. – Vol. 101. – P. 85–96.
18. Yakhnenko, V. M. The genetic differentiation of the least cisco (*Coregonus sardinella* Valenciennes, 1848) from Lake Baunt and Lena River / V. M. Yakhnenko, A. M. Mamontov // Archiv für Hydrobiologie, Special Issues: Advances in Limnology. – 2002. – Vol. 57. – P 57–64.

## The estimation of population structure of Baunt coregonid fishes

V. M. Yakhnenko, A. M. Mamontov

Limnological Institute SB RAS, Irkutsk  
E-mail: mamontov@lin.irk.ru

**Abstract.** The divergence of coregonid fish in Baunt lakes of Tsypa – Vitim – Lena basin has been considered. The observed population divergence of Baunt coregonid fish has occurred rather recently by data of iso-enzymes the analysis. Reproductive isolation between them exists despite low level genetic divergence.

**Key words:** coregonid fish, Baunt lakes, allozyme analysis, population structure, divergence.

Яхненко Вера Михайловна  
Лимнологический институт СО РАН  
664033, г. Иркутск, ул. Улан-Баторская, 3  
кандидат биологических наук  
тел. (3952) 42–26–95  
E-mail: vera@lin.irk.ru

Yakhnenko Vera Mikhailovna  
Limnological Institute SB RAS,  
3 Ulan-Batorskaya St., Irkutsk, 664033  
Ph.D. in Biology  
phone: (3952) 42–26–95  
E-mail: vera@lin.irk.ru

Мамонтов Анатолий Михайлович  
Лимнологический институт СО РАН  
664033, г. Иркутск, ул. Улан-Баторская, 3  
кандидат биологических наук, главный специалист  
тел. (3952) 42–26–95  
E-mail: mamontov@lin.irk.ru

Mamontov Anatoly Mikhailovitch  
Limnological Institute SB RAS,  
3 Ulan-Batorskaya St., Irkutsk, 664033  
Ph.D. in Biology, chief specialist  
phone: (3952) 42–26–95  
E-mail: mamontov@lin.irk.ru