

Adam Polewacz¹, Tomasz Liszewski¹, Marcin Kuciński¹, Dorota Fopp-Bayat¹,
Anna Wiśniewska¹, Maciej Rożyński², Grażyna Furgała-Selezniow³, Małgorzata Jankun¹

¹Katedra Ichtiologii, Uniwersytet Warmińsko-Mazurski w Olsztynie

²Instytut Rybactwa Śródlądowego w Olsztynie

³Katedra Turystyki, Rekreacji i Ekologii, Uniwersytet Warmińsko-Mazurski w Olsztynie

Sieja w wodach Polski – historia mitycznego gatunku *Coregonus lavaretus* (L. 1758)

Ryby z rodzaju *Coregonus* są bardzo cenną pod względem ekonomicznym, jak i ekologicznym grupą ryb należącą do rodziny łososiowatych (Salmonidae). Szacuje się, iż wspomniana grupa wyewoluowała pod koniec trzeciorzędu, około trzy miliony lat temu. W wielu badaniach nad systemem szybkiej polodowcowej specjacji oraz radiacji adaptacyjnej koregonidy wraz z ciernikiem (*Gasterosteus aculeatus*) stały się gatunkami modelowymi (Douglas i in. 1999, Bernatchez 1999, 2004, Kahilainen i Østbye 2006, Hudson i in. 2007, Landry i in. 2007). W biologii ewolucyjnej radiacja adaptacyjna jest procesem, polegającym na bardzo szybkiej dywersyfikacji jednolitej grupy organizmów o wspólnym pochodzeniu do różnych nisz ekologicznych, przy jednoczesnym różnicowaniu się cech morfologicznych u ich form potomnych. Radiacja nasila się szczególnie, gdy zmiany w środowisku naturalnym pozwalają na zajmowanie niezamieszkałych wcześniej środowisk lub wolnej przestrzeni, otwierając nowe nisze ekologiczne (Schlüter 2000). Sieja zaczęła kolonizować obszary wcześniej zlodowaconych regionów w Europie, które stały się wolne od lodu zaledwie 15000-20000 lat temu (Taylor 1999). Mozaikowość jezior polodowcowych doprowadziła do powstania wielu form ekologicznych oraz podgatunków. Ponadto zaobserwowano swobodny i powszechny przepływ genów pomiędzy różnymi formami siei występującymi sympatrycznie w poszczególnych jeziorach (Bernatchez i in. 1996, Politov i in. 2000, Lu i in. 2001, Sendek 2004). Sympatryczne występowanie różnych form siei w wielu jeziorach oraz ich wyraźna równoległa specjacja (Pigeon i in. 1997, Østbye i in. 2006, Landry i in. 2007) sugerują wystąpienie wielu radiacji adaptacyjnych w przeszłości (Bernatchez 2004). Odmienna selekcja ekologiczna dotycząca sposobu odżywiania się koregonidów, angażująca specjalizację bentosową lub pelagiczną jest bardzo często uznawana za główny mechanizm sprzyjający radiacji adaptacyjnej u wspomnianej grupy ryb (Bernatchez 2004, Kahilainen i Østbye 2006, Landry i in. 2007). Poszczególne formy siei często są różnicowane na pod-

stawie liczby wyrostków filtracyjnych oraz gęstości ich rozmieszczenia na łukach skrzelowych. Parametry te zaliczane są do kluczowych cech morfologicznych, ewoluujących w ramach rozbieżnej selekcji pomiędzy różnymi reżimami odżywiania (Bernatchez 2004, Østbye i in. 2005). Vonlanthen i in. (2009) postulowali dominującą rolę izolacji przez adaptację wzdłuż gradientu głębokości wody w odniesieniu do specjacji sympatrycznej siei. Wskazuje to, że populacje mogą różnicować się wzdłuż gradientów ekologicznych pomimo przepływu genów.

Rekomendacje taksonomiczne dla siei

Pomimo iż udowodniono, że liczba wyrostków filtracyjnych i ich gęstość są wysoce dziedziczne u siei (Bernatchez 2004), wielu autorów podważa wartość tej cechy jako wiarygodnej do badań taksonomicznych (Thienemann 1922, Lampert 1925, Gąsowska 1960, Kliwer 1970, Behnke 1972). W rezultacie silnej selekcji towarzyszącej zmianom w środowisku, morfologia oraz liczba wyrostków filtracyjnych u siei może zmieniać się w czasie (Lindsey 1988). Dotychczas systematyka siei w Europie opierała się głównie na analizie cech morfologicznych u obserwowanych form tego gatunku. Na przykład Regan (1908) za główną cechę decydującą o przynależności do gatunku przyjął położenie otworu gębowego. Berg (1948a) uzupełnił klasyfikację Regana wprowadzając dodatkową cechę morfologiczną, którą było przedłużenie górnej szczęki w kierunku oka. Hubbs i Lagler (1947) oraz Gąsowska (1960) podczas klasyfikowania siei proponowali kierować się kształtem niektórych kości. Mimo to liczba wyrostków filtracyjnych w dalszym ciągu uznawana jest za jedną z głównych cech, będących podstawą klasyfikacji ekologicznej różnych form siei (Gąsowska 1960, Kempter i in. 2010). Ostatnio przeprowadzone badania molekularne wskazały, iż obserwowane cechy morfologiczne siei nie pokrywają się z kładami genetycznymi wyróżnionymi w oparciu o sekwencje mitochondrialnego DNA (Østbye i in. 2005). Dodatkowo teorie o niedawnym zróżnicowaniu

morfologicznym tego gatunku, znajdują potwierdzenie w badaniach nad strukturą genetyczną poszczególnych populacji z wykorzystaniem sekwencji mikrosatelitarnego DNA (Lu i in. 2001, Turgeon i Bernatchez 2001, Rogers i in. 2004). Według Østbye i współpracowników (2005, 2006) tradycyjny zwyczaj nazywania występujących form siei ze względu na fenotyp wprowadza w błąd, ponieważ z ewolucyjnego punktu widzenia te same formy najprawdopodobniej ewoluowały równolegle kilka razy. Co więcej, ostatnie badania filogenetyczne mitochondrialnego DNA ujawniły obecność trzech głównych kładów siei w Europie, odzwierciedlających różne ścieżki ewolucyjne tego gatunku, związane z przebiegiem ostatniego zlodowacenia w różnych regionach Europy (Østbye i in. 2005). Przynotowany powyżej autor wyróżnił następujące klady siei w Europie:

- (1) kład północnoeuropejski od północno-zachodniej Rosji do Danii,
- (2) kład syberyjski od Morza Arktycznego do południowo-zachodniej Norwegii,
- (3) kład południowoeuropejski od Danii do Alp.

Uwzględniając powyższe, sieja zamieszkująca polskie wody należy do kladu północnoeuropejskiego. Ponadto uważa się, że liczne sympatrycznie występujące formy siei prawdopodobnie zróżnicowały się głównie w wyniku radiacji adaptacyjnej w obrębie każdego z kładów, jak również w mniejszym stopniu w wyniku wtórnych kontaktów między nimi (Bernatchez 2004, Østbye i in. 2005). Podobne polifiletyczne pochodzenie różnorodnych form wykazano w przypadku siei kanadyjskiej (Bodaly i in. 1992, Lu i in. 2001), kompleksu *Coregonus artedi* (Turgeon i Bernatchez 2003) oraz ryb z podrodzaju *Leucichthys* (Bernatchez i Dodson 1996). Sugeruje to, że różnorodne formy siei w obrębie ustalonych kładów prawdopodobnie reprezentują różne formy ekologiczne. Z drugiej zaś strony, ustalone odrębne klady siei w Europie mogą reprezentować różne gatunki lub politypowe podgatunki.

Czy zatem sieja występująca w wodach Polski należy do gatunku *Coregonus lavaretus*? Zdania są podzielone. Cała literatura dotycząca ichtiofauny Polski, a także naszych sąsiadów zalicza sieję do gatunku *Coregonus lavaretus*, wyróżniając mnóstwo podgatunków i form ekologicznych. Dodatkowo sytuację komplikuje działalność człowieka, która była związana z licznymi introdukcjami. Dysponujemy jedynie niepełnymi danymi z czasów po II wojnie światowej. Według Kottelata i Freyhofa (2007) nazwa ta jest zarezerwowana tylko dla gatunku z jezior Bourget (Francja) i Genewskiego oraz populacji z jeziora Aiguebelette (Francja), gdzie ryby te były introdukowane. Guillaume Rondelet w 1555 r. nazwał ten gatunek używając miejscowej nazwy 'lavaret'. Zdaniem Kottelata i Freyhofa (2007) użycie tej nazwy do innych gatunków jest nieprawidłowe. Autorzy ci zarzucają, że w Europie prawie wszystkie populacje siei zaliczano, w różnym czasie, do jednego

„mitycznego” gatunku nazwanego *Coregonus lavaretus*, który uważano za niezwykle zróżnicowany i plastyczny, zdolny szybko adaptować się do nowych środowisk i który wykształcił dużą liczbę ekologicznych odmian. Jednoznaczne określenie przynależności gatunkowej siei wymaga gruntownych badań przy zastosowaniu nowoczesnych metod molekularnych i morfologicznych.

Liczne formy siei uważane są za tzw. gatunki formujące się – ewolucyjnie młode, u których charakterystyczne dla gatunku cechy, takie jak: izolacja rozrodcza, różnicowanie ekologiczne pod względem zasiedlanych nisz oraz odrębność morfologiczna, nie są jeszcze kompletnie rozwinięte. Mogą one łatwo zanikać, w przypadku gdy środowisko naturalne będzie sprzyjało tworzeniu się hybryd (Vonlanthen i in. 2009). Homogenizacja środowiska oraz ingerencja człowieka sprzyja powstawaniu tego typu organizmów. Jeśli wspomniane mieszańce nie charakteryzują się mniejszymi zdolnościami przystosowawczymi niż gatunki/formy wyjściowe, a nawet przejawiają występowanie heterozji, może dojść do tzw. introgresji, czyli wzajemnego przepływu genów z jednego gatunku do drugiego i znacznego wymieszania się puli genowej pomiędzy nimi. Ewolucyjną konsekwencją introgresji jest wzrost zmienności genetycznej, jak również łączenie się ze sobą gatunków, co przekłada się na obniżenie poziomu bioróżnorodności (Hudson i in. 2007).

W Polsce zjawisko hybrydyzacji miało miejsce w latach 1966-1983 w jeziorach położonych w północnej części kraju, gdzie do około 260 zbiorników wodnych, w których wcześniej występowały sieja i sielawa, introdukowano pelugę (*Coregonus peled*) (Mamcarz 1992). W wyniku licznych błędów zarybieniowych (m.in. zarybianie zbiorników przepływowych) peluga przedostała się do innych jezior, zwiększając tym samym obszar swojego występowania. Zbliżone okresy tarła siei i pelugi oraz ich wspólne występowanie w wielu akwenach śródlądowych, doprowadziły do hybrydyzacji międzygatunkowej (Mamcarz 1992, Łuczyński i in. 1992, Brzuzan i Łuczyński 1999). Sprzyjała temu także technika produkcji materiału zarybieniowego koregonidów w oparciu o sztuczne tarło, gdzie bardzo często dochodziło do kojarzenia tarłaków dwóch różnych gatunków. Na bieżącą sytuację wpłynęło również przenoszenie materiału zarybieniowego między gospodarstwami oraz jeziorami. Obecnie większość rodzimych populacji siei stanowią mieszańce międzygatunkowe, powstałe w wyniku kolejnych krzyżowań pomiędzy gatunkami rodzicielskimi a hybrydami (Łuczyński i in. 1992, Turgeon i Bernatchez 2001). Najprawdopodobniej w ten sposób wyginęła sieja miedwieńska oraz szereg innych form tego gatunku.

Przegląd form siei z terenów Polski

Pierwsze próby podziału systematycznego siei w Europie sięgają roku 1922, kiedy to Thienemann zaproponował taksonomiczny podział siei na podstawie liczby wyrostków

filtracyjnych. Wspomniany autor wyróżnił trzy gatunki siei w Europie: *C. holstatus*, *C. lavaretus* oraz *C. generosus*. Z kolei w roku 1928 Jarvi w wodach Finlandii wyróżnił trzy odrębne grupy systematyczne siei, w obrębie których znajdowały się różne grupy ekologiczne wspomnianego gatunku: (1) sieja rzadkofiltrowa (grupa *Fera-holstatus*), (2) sieja o średniej liczbie wyrostków filtracyjnych (grupa *Lavaretus*) oraz (3) sieja gęstofiltrowa (grupa *Wartmanni-generosus*). Pierwszy znaczący krok naprzód w taksonomii siei wykonał Svardson (1957) wyróżniając pięć gatunków siei w Europie: *C. pidschian*, *C. nasus*, *C. lavaretus*, *C. oxyrhynchus* i *C. peled*. Niezależnie od tego, nadal pozostawało otwarte pytanie, czy obserwowane różnorodne formy morfologiczne siei w Europie reprezentują różne gatunki lub podgatunki. W roku 1980 Resetnikov postulował uznanie siei w Europie za jeden gatunek, wyróżniając dwa podgatunki w wodach basenu Morza Północnego: *C. lavaretus pidschian* i *C. lavaretus baunti*, a także cztery w pozostałych wodach Europy: *C. lavaretus lavaretus*, *C. lavaretus pallasi*, *C. lavaretus mediospinatus* i *C. lavaretus maraenoides*. Kottelat i Freyhof (2007) na podstawie ewolucyjnej koncepcji gatunków (ang. *Evolutionary Species Concept – ESC*) postulowali sklasyfikowanie różnorodnych form, jako odrębnych gatunków, wyróżniając na tej podstawie 59 gatunków siei w całej Europie.

Pierwsze znaczące próby taksonomicznej klasyfikacji siei w wodach polskich były prowadzone przez Staffa i Wilmana (1936), którzy postulowali sklasyfikowanie występujących w Polsce form siei, jako jednego gatunku. Na pod-

niewędrone. Po raz pierwszy tę formę siei opisał Kulmatycki (1926) w Zatoce Puckiej, nazywając ją *C. lavaretus f. polonica*. Z kolei Thienemann (1922) wyróżnił tę formę siei w Zatoce Pomorskiej opisał, jako *C. lavaretus balticus*. Natomiast Staff (1936) uznał tę formę siei za *C. lavaretus complex forma polonica*. Kaj (1962), Gąsowska (1960, 1970), Rolik i Rembiszewski (1987), jak również Brylińska (2000) stwierdzili, że ten rodzaj siei należy uznać za podgatunek *C. lavaretus lavaretus*. Według Kottelata i Freyhofa (2007) wspomniana forma siei została wyróżniona jako odrębny gatunek *C. widegreni*. W FishBase (2013) forma ta została nazwana *C. oxyrhynchus* (tab. 1). W dostępnej literaturze opisana liczba wyrostków filtracyjnych u *C. lavaretus f. lavaretus* waha się od 16 do 48 (tab. 1). Zgodnie z Heese (1990) wspomniana forma siei występuje już tylko w Zatoce Pomorskiej. Gwałtowne pogorszenie stanu środowiska i nadmierna eksploatacja tego gatunku w latach 80. ubiegłego wieku doprowadziła do całkowitego wyginięcia *C. lavaretus f. lavaretus* w Zatoce Puckiej (Pelczarski 2006). Ostatnio przeprowadzone badania genetyczne na podstawie analizy mikrosatelitarnego DNA u czterech wybranych populacji siei z Polski wykazały „niewielki” dystans pomiędzy populacjami siei z Zatoki Pomorskiej oraz jeziora Łebsko. Uzyskane wyniki sugerują, iż formy siei pomorskiej i łebskiej mogą się „mieszać”, co prowadzi do zmniejszenia dystansu genetycznego pomiędzy wymienionymi formami siei. W chwili obecnej zarówno sieję łebską, jak i pomorską kwalifikuje się już do jednego kladu genetycznego (Fopp-Bayat i in. 2015).

TABELA 1

Zestawienie poglądów na temat pozycji systematycznej siei z polskich wód. W nawiasach zamieszczono liczbę wyrostków filtracyjnych

	Staff 1950	Gąsowska 1960, 1970	Rolik i Rembiszewski 1987	Brylińska 2000	Kottelat i Freyhof 2007	Fishbase 2013
<i>Coregonus lavaretus f. lavaretus</i>	<i>Coregonus lavaretus f. polonica</i> (22-29)	<i>Coregonus lavaretus f. polonica</i> (22-25)	<i>Coregonus lavaretus lavaretus</i> (22-25)	<i>Coregonus lavaretus lavaretus</i> (16-48)	<i>Coregonus widegreni</i> (16-34)	<i>Coregonus oxyrinchus</i>
<i>Coregonus lavaretus f. holsatus</i>	<i>Coregonus lavaretus f. okoniensis</i> (18-24)	<i>Coregonus lavaretus f. okoniensis</i> (16-24)	<i>Coregonus lavaretus holsatus</i> (18-24)	<i>Coregonus lavaretus holsatus</i> (18-24)	Gatunek nie uwzględniony w klasyfikacji autora	<i>Coregonus widegreni</i>
<i>Coregonus lavaretus f. generosus</i>	<i>Coregonus lavaretus f. generosus</i> (40-46)	<i>Coregonus lavaretus f. generosus</i> (33-44)	<i>Coregonus lavaretus generosus</i> (37-45)	<i>Coregonus lavaretus generosus</i> (37-45)	<i>Coregonus nilssonii</i> (31-49)	<i>Coregonus nilssonii</i>
<i>Coregonus lavaretus f. maraena</i>	<i>Coregonus lavaretus f. vi-grensis</i> (24-29)	<i>Coregonus lavaretus f. vi-grensis</i> (24-34)	<i>Coregonus lavaretu maraena</i> (27-35)	<i>Coregonus lavaretus maraena</i> (27-35)	<i>Coregonus maraena</i> (20-36)	<i>Coregonus maraena</i>
<i>Coregonus lavaretus f. maraenoides</i>	Gatunek nie uwzględniony w klasyfikacji autora	Gatunek nie uwzględniony w klasyfikacji autora	<i>Coregonus lavaretus maraenoides</i> (35-45)	Gatunek nie uwzględniony w klasyfikacji autora	<i>Coregonus maraenoides</i> (35-45)	Gatunek nie uwzględniony w klasyfikacji autora

stawie dostępnej literatury można wyróżnić pięć form ekologicznych siei występujących w polskich wodach: *C. lavaretus forma lavaretus*, *C. lavaretus f. holstatus*, *C. lavaretus f. generosus*, *C. lavaretus f. maraena* i *C. lavaretus f. maraenoides*.

1. *C. lavaretus f. lavaretus*

Rodzima forma siei zamieszkująca wody słonawe i duże rzeki, występująca jako populacje wędrone oraz

2. *C. lavaretus f. holstatus*

Ryba ta żyje głównie w jeziorach tworząc izolowane populacje śródlądowe. Jako pierwszy tę formę siei (*C. lavaretus f. okonensis*) opisał Kulmatycki (1926) w Jeziorze Okonińskim (północna Polska). Dodatkowo *C. lavaretus f. holstatus* opisano również w jeziorze Wdzydze i kilku mniejszych jeziorach kaszubskich na Pomorzu, gdzie zostały introdukowane z nieznanego źródła w roku 1950 (Szczerbowski 1969, Heese 1990). Według systematyki zapro-

nowanej przez Thienemanna (1922) wspomniana forma siei należy do oddzielnego gatunku, *C. holstatus*. Z drugiej strony, Kaj (1962), Gąsowska (1960, 1970), Rolik i Rembiszewski oraz Brylińska (2000) rozróżnili tę formę jako *C. lavaretus holstatus*. Kottelat i Freyhof (2007) zaklasyfikowali tę formę siei w wodach polskich, włączając ją do gatunku *C. widegreni*. Ponadto wspomniani autorzy opisali formę *holstatus* wyłącznie w jeziorach: Schaalse, Selentersee i Drewitz (północne Niemcy). Prawdopodobnie wprowadzona do polskich wód *C. lavaretus f. holstatus* pochodzi właśnie z tych jezior, co jest zgodne z sugestią Gąsowskiej (1960). W dostępnej literaturze opisana liczba wyrostków filtracyjnych *C. lavaretus f. holstatus* zawiera się w przedziale od 16 do 24 (tab. 1). W FishBase (2013) ta forma siei została nazwana *C. widegreni* (tab. 1). Obecnie żyje ona wyłącznie w kilku jeziorach na terenie Kaszub (Heese 1990).

3. *C. lavaretus f. generosus*

Natywna forma siei tworząca śródlądowe populacje. Thienemann (1922) wyróżnił ją w grupie jezior znajdujących się w środkowej części zlewni rzeki Warty (zachodnia Polska). Staff (1950) nazwał ten gatunek *C. lavaretus f. generosus*. Z kolei Kaj (1962), Gąsowska (1960, 1970), Rolik i Rembiszewski (1987) oraz Brylińska (2000) określili tę formę siei, jako *C. lavaretus generosus*. Według Kottelata i Freyhofa (2007) oraz FishBase (2013) ta forma siei należy do gatunku *C. nilssoni* (tab. 1). Opisana w dostępnej literaturze liczba wyrostków filtracyjnych *C. lavaretus f. generosus* waha się od 31 do 49 (tab. 1). Obecnie *C. lavaretus f. generosus* występuje w wielu jeziorach dolnej Odry, Pomorza, Pomorza Zachodniego (Kottelat i Freyhof 2007), Warmii i Mazur, Suwalszczyzny oraz Kaszub (Heese 1990).

4. *C. lavaretus f. maraena*

Rodzimy gatunek siei zamieszkujący wody stonawe oraz jeziora, tworzy populacje wędrowne i śródlądowe. Po raz pierwszy wspomniana forma siei w wodach polskich została opisana przez Wateckiego (1864), w jeziorze Miedwie (północno-zachodnia Polska). Dodatkowo Lityński (1932) opisał ją w jeziorze Wigry (północno-wschodnia Polska) i nazwał *C. lavaretus f. vigrensis*. Według systematyki zaproponowanej przez Staffa (1950) wspomniana forma siei została nazywana *C. lavaretus f. vigrensis*. Jednak inni autorzy, między innymi Kaj (1962), Gąsowska (1960, 1970), Rolik i Rembiszewski oraz Brylińska (2000), wyróżnili tę formę jako *C. lavaretus maraena*. Według Kottelata i Freyhofa (2007) oraz FishBase (2013) ta forma siei należy do gatunku *C. maraena* (tab. 1). Liczba wyrostków filtracyjnych *C. lavaretus f. maraena* zawiera się w przedziale od 20 do 36 (tab. 1). Obecnie ta forma siei nie jest już obecna na pierwotnych stanowiskach, jakimi były jeziora Miedwie i Wigry (Heese 1990). Powyższy stan rzeczy spowodowany został

głównie przez kłusownictwo, pogorszenie warunków środowiskowych, jak i zarybienia gatunkami obcymi (peluga). Występuje natomiast wzdłuż polskiego wybrzeża Morza Bałtyckiego, Zatoce Gdańskiej, a także w kilku w jeziorach przybrzeżnych: Gardno, Jamno, Bukowo, Wicko, Resko Przymorskie (FishBase 2013). Wstępne badania genetyczne i morfologiczne pozwalają na wnioskowanie, iż również autochtoniczna populacja siei z jeziora Łebsko jest blisko spokrewniona z gatunkiem *C. maraena*. Liczba wyrostków filtracyjnych u siei z jeziora Łebsko waha się od 29 do 33. Analizy mitochondrialnego genomu siei łebskiej wykazały, iż jest on w 99% komplementarny z tym spotykanym u innych populacji *C. maraena* zamieszkujących wody przybrzeżne południowego Bałtyku.

5. *C. lavaretus f. maraenoides*

W polskich wodach wspomniana forma siei jest często uważana za *C. lavaretus generosus* (Staff 1950, Gąsowska 1960, Kaj 1962, Brylińska 2000, FishBase 2013). Jednak Rolik i Rembiszewski (1987) wyróżniają ją jako *C. lavaretus maraenoides*. Z kolei, według podziału systematycznego Kottelata i Freyhofa (2007) wspomniana forma siei należy do oddzielnego gatunku *C. maraenoides* (tab. 1). Opisana w dostępnej literaturze liczba wyrostków filtracyjnych u *C. lavaretus f. maraenoides* wynosi od 35 do 45 (tab. 1). Uważa się, że obecnie ta forma siei zamieszkuje jeziora Pomorza, Warmii i Mazur, Suwalszczyzny i Kaszub (Rolik i Rembiszewski 1987, Heese 1990).

Podsumowanie

Z punktu widzenia badań genetycznych obejmujących analizę struktury genomu oraz badania zmienności genetycznej, wszystkie podgatunki siei występujące w Polsce należą do kladu północnoeuropejskiego, a mnogość obserwowanych form jest wynikiem działania procesu radiacji adaptacyjnej. Już na początku XX wieku sklasyfikowania siei w Polsce podjęli się Staff i Wilman (1936). Do tej pory podgatunki siei identyfikowano na podstawie liczby wyrostków filtracyjnych, położenia otworu gębowego (Regan 1908, Berg 1948b) oraz wyglądu niektórych kości (Hubbs i Lagler 1947, Gąsowska 1960). Zarybienia gatunkami obcymi, nieprzemyślane introdukcje oraz zmiany w środowisku naturalnym spowodowały, że opisywane do tej pory liczne formy siei zanikły, przez co dotychczasowa wiedza na temat różnorodności tego taksonu szybko przestała odpowiadać rzeczywistości. Prowadzone analizy genetyczne pozwalające na precyzyjniejsze określenie stanowiska systematycznego ryb z rodzaju *Coregonus* są dopiero w trakcie opracowań. Kluczowe wydaje się ustalenie, czy obserwowane różne formy morfologiczne siei w Europie reprezentują odrębne gatunki, podgatunki lub formy ekologiczne.

W procesie ustalania przynależności taksonomicznej poszczególnych podgatunków siei należy szczególnie uwzględnić dane pozyskane w wyniku analiz genetycznych. Podstawową metodą pozwalającą na niemal stuprocentową identyfikację siei do poziomu gatunku bądź podgatunku jest analiza struktury mitochondrialnego DNA. Jest to spowodowane wysoką specyficznością gatunkową genów łańcucha oddechowego zawartych w mitochondrialnym genomie. Zmiany w obrębie sekwencji mitochondrialnego DNA mogą stanowić podstawę do rozważań nad przynależnością taksonomiczną badanych ryb. Dodatkowym atutem wykorzystania do badań genetycznych mitochondrialnego DNA jest fakt, iż jest ono dziedziczone wyłącznie po matce. Taka zależność ogranicza ryzyko błędnej klasyfikacji systematycznej w przypadku, gdy mamy do czynienia z mieszańcami międzygatunkowymi, co jest zjawiskiem nader częstym w przypadku koregonidów. Kolejną metodą powszechnie stosowaną w analizie bioróżnorodności u ryb, jest analiza fragmentów mikrosatelitarnego DNA. Za pomocą tej metody możliwa jest identyfikacja poszczególnych populacji w obrębie gatunku niezależnie od form ekologicznych, powstałych na skutek zajmowania różnych nisz pokarmowych. Dodatkowo analiza mikrosatelitarnego DNA umożliwia obiektywną ocenę kondycji genetycznej badanej populacji, co odgrywa niebagatelną rolę w racjonalnej gospodarce rybackiej oraz zachowaniu bioróżnorodności ichtiofauny.

Wskazując na powyższe, postulujemy, aby rozpatrywać różne formy siei w Polsce jako *Coregonus* sp. *complex* i poprzedzać istniejące nazwy gatunkowe terminem „forma”. Konkludując uważamy, iż tradycyjnie przyjęta w Polsce nomenklatura ryb w obrębie rodzaju *Coregonus* powinna zostać gruntownie zrewidowana zarówno przy użyciu danych morfologicznych, jak i molekularnych.

Literatura

- Behnke R. 1972 – The systematic of salmonid fishes of recently glaciated lakes – J. Fish. Res. Board. Can. 29(6): 639-671.
- Berg L.S. 1948a – Freshwater Fishes of the USSR and adjacent countries – Trudy Zoologii cheskiego Instituta Akademiai Nauk SSSR, Leningrad, (Rosyjski) 5. (Suplement A).
- Berg L.S. 1948b – The freshwater fishes of the USSR and adjacent countries – Vol. 1. Akadema Nauk USSR, Moscow & Leningrad (Suplement B).
- Bernatchez L. 2004 – Ecological theory of adaptive radiation. An empirical assessment from Coregonine fishes (Salmoniformes) – In: Evolution Illuminated (AP Hendry & SC Stearns, eds.) 175-207. Oxford University Press, Oxford.
- Bernatchez L., Dodson J. 1996 – Phylogeographic structure in mitochondrial DNA of the lake whitefish (*Coregonu sclupeaformis*) in North America and its relationship to Pleistocene glaciations – Evolution 45: 1016-1035.
- Bernatchez L., Vuorinen J.A., Bodaly R.A., Dodson J. 1996 – Genetic evidence for reproductive isolation and multiple origins of sympatric trophic ecotypes of whitefish (*Coregonus*) – Evolution 50: 624-635.
- Bernatchez L., Chouinard A., Lu G. 1999 – Integrating molecular genetics and ecology in studies of adaptive radiation: whitefish, *Coregonus* sp., as a case study – Biol. J. Lin. Soc. 68: 173-194.
- Bodaly R.A., Clayton J.W., Lindsey C.C., Vuorinen J. 1992 – Evolution of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) in North America during the Pleistocene: genetic differentiation between sympatric populations – Can. J. Fish. Aquat Sci. 49: 769-779.
- Brylińska M. (red.). 2000 – Ryby słodkowodne Polski – Wyd. Nauk. PWN, Warszawa. Brzuzan P., Łuczyński M. 1999 – Molecular confirmation of introgressive hybridization between whitefish (*Coregonus lavaretus*) and peled (*C. peled*) – a case study – Pol. Arch. Hydrobiol. 46 (3-4): 289-296.
- Douglas M.R., Brunner P.C., Bernatchez L. 1999 – Do assemblages of *Coregonus* (Teleostei: Salmoniformes) in the Central Alpine region of Europe represent species flocks? – Mol. Ecol. 8: 589-603.
- FishBase (2013). <http://www.fishbase.org>. (13 Sierpień 2015).
- Fopp-Bayat D., Kaczmarczyk D., Szczepkowski M. 2015 – Genetic characteristics of Polish whitefish (*Coregonus lavaretus maraena*) broodstocks – recommendations for the conservation management – Czech J. Anim. Sci., 60(4): 171-177.
- Gąsowska M. 1960 – Genus *Coregonus* L. discussed in connection with a new systematic feature of shape and proportion of osmaxillare and ossupramaxillare – Ann. Zool. XVIII (26): 471-502.
- Gąsowska M. 1970 – Osteological analyses of the forms of the species *Coregonus lavaretus* (L.) from Poland and their relationship to forms other places – W: Biology of Coregonid fishes. Winnipeg, Univ. Manitoba Press: 209-217.
- Heese T. 1990 – Sieja *Coregonus lavaretus* (L., 1758) wód Polski – I. Systematyka – Przeg. Zool., 34 (2-3): 301-318.
- Hubbs C.L., Lagler K.F. 1947 – Fishes of the Great Lakes region – Cranbrook Inst. Sci., Bull. 26: 1-186.
- Hudson A.G., Vonlanthen P., Muller R., Seehausen O. 2007 – Review: the geography of speciation and adaptive radiation in Coregonines – Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Adv. Limnol. 60: 111-146.
- Jarvi T.H. 1928 – Ueber die Arten and Formen der Coregonen s. str. In Finland – Acta. Zool. Fenn. 5:1-259.
- Kahilainen K., Østbye K. 2006 – Morphological differentiation and resource polymorphism in three sympatric whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) forms in a subarctic lake – J. Fish. Biol. 68: 63-79.
- Kaj J. 1962 – *Salmonidae, Thymallidae, Osmeridae*. Klucze do oznaczania kręgowców Polski, część I – Krągłouste i ryby – (Red.) Gąsowska M. PWN, Warszawa-Kraków.
- Kempton J., Kohlmann K., Panicz R., Sadowski J., Keszka S. 2010 – Genetic variability in European populations of *Coregonus lavaretus* (L.): an assessment based on mitochondrial ND-1 gene haplotypes – Arch. Pol. Fish. 18: 197-204.
- Kliwer E.V. 1970 – Gillraker variation and diet in lake whitefish, *Coregonus clupeaformis* in Northern Manitoba – W: Biology of Coregonid fishes. Winnipeg, Univ. Manitoba Press: 147-165.
- Kottelat M., Freyhof J. 2007 – Handbook of European freshwater fishes – (Red.) Kottelat, Cornol, Switzerland and Freyhof, Berlin, Germany 646.
- Kulmatycki, W. 1926 – An attempt to describe of fishery physiography of Poland – Roczniki Nauk Rolniczych 15: 102-149 (po polsku).
- Lampert K. 1925 – Das Leben der Binnengewässer – Dritte, vehrmehrte und verbesserte Auflage. Chr. Herm. Tauchnitz, Leipzig: 716-717.
- Landry L., Vincent W.F., Bernatchez L. 2007 – Parallel evolution of lake whitefish dwarf ecotypes in association with limnological features of their adaptive landscape – J. Evol. Biol. 20: 971-984.
- Lindsey C.C. 1988 – The relevance of systematic and nomenclature to coregonid management – Finnish Fish. Res. 9: 1-10.
- Lityński A. 1932 – Sieja wigierska – Przyczynek morfologiczno-biologiczny – Arch Hydrobiol. Ryb. 6: 1-40.
- Lu G., Basley D.J., Bernatchez L. 2001 – Contrasting patterns of mitochondrial DNA and microsatellite introgressive hybridization between lineages of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*); relevance for speciation – Mol. Ecol. 10:965-985.
- Łuczyński M., Falkowski S., Vourinen J., Jankun M. 1992 – Genetic identification of European whitefish (*Coregonus lavaretus*), peled (*C. peled*) and their hybrids in spawning stocks of ten Polish lakes – Pol. Arch. Hydrobiol. 39 (3): 571-577.
- Mamcarz A. 1992 – Effect of introductions of *Coregonus peled* Gmel. on native *C. lavaretus* L. stocks in Poland – Pol. Arch. Hydrobiol. 39 (3): 847-852.
- Østbye K., Amundsen P.A., Bernatchez L., Klemensen A., Knudsen R., Kristoffersen R., Næsje T.F., Hindar K. 2006 – Parallel evolution of ecomorphological traits in the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex during postglacial times – Mol. Ecol. 15(13): 3983-4001.
- Østbye K., Bernatchez L., Næsje T.F., Himberg K.J.M., Hindar K. 2005 – Evolutionary history of the European whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) species complex as inferred from mtDNA phylogeography and gill-raker numbers – Mol. Ecol. 14(14): 4371-4387.
- Pelczarski W. 2006 – Utilization of treated sewage grown zooplankton in whitefish *Coregonus lavaretus* (L.) fry rearing – E.J.P.A.U. 9(1)

- Pigeon D., Chouinard A., Bernatchez L. 1997 – Multiple modes of speciation involved in the parallel evolution of sympatric morphotypes of lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*, Salmonidae) – *Evolution* 51: 196-205.
- Polotov D.V., Gordon N.Y., Afanasiev K.I., Atlukhov Y.P., Bockham J.W. 2000 – Identification of paleartic coregonid fish species using mtDNA and allozyme genetic markers – *J. Fish. Biol.* 57: 51-71.
- Regan C.T. 1908 – A Revision of the British and Irish Fishes of the Genus *Coregonus* – *Ann. Mag. Nat. Hist., London*, 2(8): 482-490.
- Rogers S.M., Marchand M.H., Bernatchez L. 2004 – Isolation, characterization and cross-salmonid amplification of 31 microsatellite loci in the lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*, Mitchill) – *Mol. Ecol. Res.* 4: 89-92.
- Rolik H., Rembiszewski J. M. 1987 – Ryby i krągłousty (Pisces et Cyclostomata) – *Fauna Stodkowodna Polski*, 5, PWN, Warszawa.
- Schluter D. 2000 – *The Ecology of Adaptive Radiation* – Oxford University Press. Pp.10-11.
- Sendek D.S. 2004 – The origin of sympatric forms of European whitefish (*Coregonus lavaretus* (L.) in lake Ladoga based on comparative genetic analysis of populations in North-West Russia – *Ann. Zool. Fennici*. 41: 25-39.
- Staff F. 1950 – *Ryby stodkowodne Polski i krajów ościennych* – Trzaska, Evert i Michalski, Warszawa.
- Staff F., Wilman P. 1936 – *Studia porównawcze nad autochtonizmem siei jezior polskich* – Rozpispraw. Inst. Bad. Leśn., Warszawa.
- Svardson G. 1957 – The coregonid problem VI. The paleartic species and their integrades – *Rep. Inst. Freshw. Res., Drottningholm* 38: 267-356.
- Szczerbowski J.A. 1969 – Wzrost siei (*Coregonus lavaretus* L.) wprowadzonej do różnych typów jezior – *Rocz. Nauk. Roln.* 90: 671-687.
- Taylor E.B. 1999 – Species pairs of north temperate freshwater fishes: evolution, taxonomy and conservation – *Rev. Fish. Biol. Fish.* 9: 299-324.
- Thienemann A. 1922 – Der schnapel (*Coregonus lavaretus balticus*) in Vorpommern – *Sonderdruckaus Dohrniana* 14: 85-91.
- Turgeon J., Bernatchez L. 2001 – Clinal variation at microsatellite loci reveals historical secondary intergradation between glacial races of *coregonus artedii* (teleostei: coregoninae) – *Mol. Ecol.* 55(11): 2274-2286.
- Turgeon J., Bernatchez L. 2003 – Reticulate evolution and phenotypic diversity in North American ciscos, *Coregonus* ssp. (Teleostei: Salmonidae): implications for the conservation of an evolutionary legacy – *Conserv. Genet.* 4: 67-81.
- Vonlanthen P., Roy D., Hudson A.G., Largiader C.R., Bittner D., Seehausen O. 2009 – Divergence along a steep ecological gradient in lake whitefish (*Coregonus* sp.) – *J. Evol. Biol.* 22: 498-514.
- Wałęcki A. 1864 – *Systematyczny przegląd ryb krajowych* – Materiały do fauny ichtiologicznej Polski, II Drukarnia Gazety Polskiej.

Przyjęto po recenzji 24.08.2015 r.

WHITEFISH IN POLISH WATERS – A HISTORY OF THE MYTHICAL SPECIES *COREGONUS LAVARETUS* (L. 1758)

ABSTRACT. Species of the genus *Coregonus* are ecologically and economically valuable as representatives of fish from the family Salmonidae. The marked morphological plasticity of the coregonids, which inhabit varied ecological niches throughout a relatively wide distribution area, means that the numerous ecological forms of fish from the genus *Coregonus* observed are considered to be “engaged in the process of speciation”. This means that determining precisely the systematic position of whitefish inhabiting European waters is exceedingly difficult since one cannot speak of the various whitefish forms that occur as full-fledged species because characteristic species traits such as reproductive isolation, absolute feeding specialization, or significant morphological or genetic differences cannot be identified. Excessive, irresponsible fisheries management along with peled stocking and interbreeding between whitefish and peled have led to the disappearance of most endemic whitefish forms, while the knowledge garnered to date about this species has ceased to keep pace with reality. In light of this, it is doubtless essential to determine whether the different morphological whitefish forms observed in Europe represent separate species, sub-species, or ecological forms. Currently, the only method available that can possibly lead to the correct systematic classification of the various ecological forms of this species is detailed genetic variation and mitochondrial DNA analyses. Determining the genetic structure of different whitefish populations inhabiting Poland is the only chance there is to restore effectively this species and to safeguard biodiversity. This is also why the traditionally accepted nomenclature pertaining to fish of the genus *Coregonus*, in Poland and throughout Europe alike, should be revised thoroughly based on both morphological and molecular data.

Keywords: *Coregonus lavaretus*, systematics, ecological forms, genetic clades