



## Структура внутривидовых континуумов муксуна рек Сибири

Д-р биол. наук,  
профессор  
**Н.Д. Гайденок** –  
Сибирский федеральный  
университет, г. Красноярск

@ ndgay@mail.ru

### Ключевые слова:

муксун, популяционный континуум, эволюционные экологические особенности, многотычинковый, среднетычинковый и малотычинковый, дигибридное скрещивание, генетическая модель, многообразие фенотипов

### Keywords:

population continuum, evolutionary ecological features, multi-staminate, medium-staminate and small-staminate, dihybrid crossing, genetic model, diversity of phenotypes

### THE STRUCTURE OF INTRASPECIFIC CONTINUA OF MUKSUN IN SIBERIAN RIVERS

Gaydenok N.D., Doctor of Sciences, Professor – Siberian State University, [ndgay@mail.ru](mailto:ndgay@mail.ru)

The paper deals with the description of evolutionary and ecological features of muktun continua structure in Siberian rivers. It is shown how the presence of three semi-elements mnogorazovogo, Srednyaya model and multicircular and one residential and built on the basis of Digi-Bryden crossing genetic model of this diversity of phenotypes

В работе рассматривается описание эволюционных, экологических особенностей структуры континуумов муксуна рек Сибири. Показано, как наличие трех полупроходных элементов многотычинкового, среднетычинкового и малотычинкового и одного жилого, так и построена на основе дигибридного скрещивания генетическая модель данного многообразия фенотипов.

### ВВЕДЕНИЕ

В стадию новой экономической формации в Сибири прокатилась серия запретов на полупроходную ихтиофауну:

1. 1998 г – сибирский осетр Енисея;
2. 2014 г – 2018 – обской муксун – долгая волокита утверждения;
3. 2019 г – нельма, муксун и омуль Енисея.

Период запрета на енисейского осетра с 1998 г., в силу гипертрофированного потре-

бительского лова, не только не принес ожидаемого увеличения его численности, но и определил необходимость, как оптимальной организации промысла, так и искусственного воспроизводства вышеперечисленных промысловых объектов.

Однако для того, чтобы указанные мероприятия в очередной раз не превратились в нецелевое использование средств налогоплательщиков, рассмотрим осо-

бенности естественного функционирования популяционных континуумов муксуна рек Сибири только на солнечных ресурсах и под действием гравитации.

Изучение биологических особенностей оптимальной организации промысла и искусственного воспроизводства на примере классического многотычинкового полупроходного муксуна (КМП) Енисея

В сравнительном плане будут рассмотрены особенности искусственного воспроизводства муксуна Оби в последующих частях исследования.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалами послужили результаты исследований ихтиологов: Е.Н. Александровой, А.А. Вышегородцева, В.В. Глечикова, Г.Д. Дулькейта, В.А. Заделенова, В.Л. Исаченко, Ф.Н. Кирилова, А.Ф. Кирилова, П.М. Клементенка, В.В. Кузнецова, А.А. Куклина, А.А. Лобовиковой, Б.К. Москаленко, Н.Г. Некрашевича, Н.Г. Остроумова, П.Л. Пирожникова, А.В. Подлесного, А.Г. Селюкова, Н. М. Соломонова, К.И. Счастлива, М.И. Тюльпанова, А.Ф.Устюгова.

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В виду наличия многообразия терминов, отражающих практически одно и то же – эле-

менты популяционных континуумов муксуна Великих рек Сибири – необходимо для однозначности результатов принять (точнее – воскресить), пусть рабочую, может быть и не вполне корректную, с точки зрения пуризма таксономии, но зато отражающую истинное положение дел, номенклатуру.

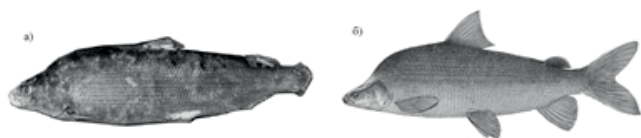
Здесь вместо безликого термина «морфа», в которую могут попасть представители не только разных родов, но даже семейств, выполняющие одну и ту же экологическую функцию и занимающие одну и ту же экологическую нишу – «викарирующие виды», будет использоваться «подвид», за которым в настоящей работе закреплён эквивалент – «внутривидовая форма». Тогда термин «раса», имеет эквивалент «элемент внутривидовой структуры». Это вызвано тем фактом, что всегда отмечается не только главный признак – четкая принадлежность к конкретному виду, но и ранг иерархии.

Примером анонимности может служить широко известная на Енисее «сельдь», которая оказывается ряпушкой карской или турханской, «крупной» или «мелкой». Что, впрочем, внешне довольно близко к истине – в послевоенные годы в уловах ряпушки в Енисейском заливе обнаруживали малоизвестную сельдь из юго-восточной части Баренцева моря.

Иным примером анонимности, с позиций многоликости или безликой «морфы», служит рисунок 1, где практически одинаково выглядят экземпляры на нем представленные и поэтому, в виде предложения, дадим читателю возможность определить таксономическую принадлежность следующих представителей сиговых (особенно левого), ибо пока ведущим классикам систематики этого не удалось сделать.

Далее, как для промысловых целей, так и целей искусственного воспроизводства более важен, чем таксономическая корректность, ответ на следующий вопрос: «Может ли бывший промобъект – «стадо, определенное до вида еще в период А.П. Степанова и далее определение сомнению никем не подвергавшееся», поставленный переловом в статус «встречаемости на уровне уже не подвида, а, именно, вида» восстановиться за счет «соседних стад» (рис. 11) или для этого нужна интродукция представителей подобных промобъекту из соседних бассейнов?»

Как легко видеть из рисунка 2, здесь, если говорить языком генетики, то происходит «ярко выраженная панмиксия» или беспрепятственное скрещивание, если наблюдаются гибриды двух видов сиговых, как – «муксун + омуль - Дядя Омуль» или «ряпушка + омуль» или, самый апогей среди гибридизации сиговых (Шишмарев, 1976) – малотычинковый сиг-пыжьян (бентофаг) и многотычинковая пелядь (планктофаг), то препятствий для гибридизации уже между подвидами тундро-



**Рисунок 1.** Морфы сиговых.  
Слева фото Н.М. Соломонова  
**Figure 1.** Whitefish morphs.  
The left photo is shot by N.M. Solomonou



**Рисунок 2.** Енисейские муксуны.  
Фото А.А. Курбатского  
**Figure 2.** Yenisei Muksun. Photo by A.A. Kurbatsky



вым и КМП явно не существует. Тем более, что в пространстве «Губа – Залив» наблюдается гибридизация между КМП (рис. 6, 8, 9) и ширококотелым (рис. 12, 13) муксуном (рис. 2).

Сопоставления распределений числа тычинок N в смешанной пробе «тундровый + КМП» [4] и среднетычинкового [1] дано на рисунке 3.

Если оценить отношение длины перекрытия диапазонов (55-49) к общему интервалу изменения (65-35), то получим  $6/30=1/5$ , что, с учетом экспериментального характера данных, довольно близко к доле рецессивного аллеля (признака), при константе моногибридизации равной  $1/4$ . Причем, данные по муксуну р. Пур [32] дают величину отношения равную  $(55-44):(65-35)=0,367$  и средняя по двум объектам становится равной  $0,283$ .

Далее, если говорить языком экологии, то здесь также «ярко выраженная дистрофия» – сравнение с рисунками 9 и 8.

Получив определенность в терминологии, для общего понимания проблемы, рассмотрим структуру внутривидовых популяционных континуумов муксуна рек Сибири (рис. 4).

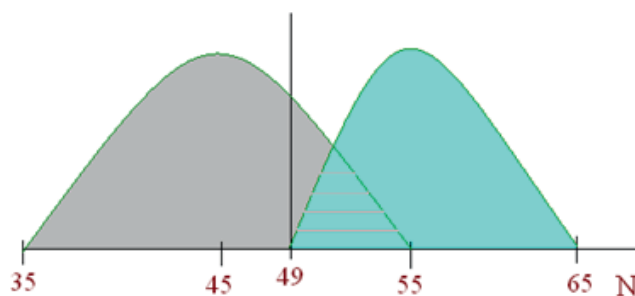
Общее положение дел здесь заключается в том, что в континууме муксуна других рек Сибири (рис. 4), содержится до четырех внутривидовых элементов (рис. 5), два многотычинковых – классический и ширококотелый (речной по Лене) и один среднетычинковый – тундровый (дельтовый по Лене) и малотычинковый (рис. 6), которые вдобавок разобщены, как по гидробиологическим типам объектов питания, так и, как следствие, по гидрографическим элементам рек.

Например, такой загадочный элемент ихтиофауны Лены как малотычинковый муксун (рис. 6), согласно классика якутской ихтиологии Ф.Н. Кирилову [14] появился в номенклатуре ихтиофауны Лены только после того, как перелов существенно посадил численность его более удачливого, эврифагичного конкурента КМП, являющегося в естественных условиях доминантом.

Кроме того, несомненно интрузии малотычинкового муксуна также способствовало сооружение в 1950-х гг. Вилюйского водохранилища, изменившего гидрологический режим Лены.

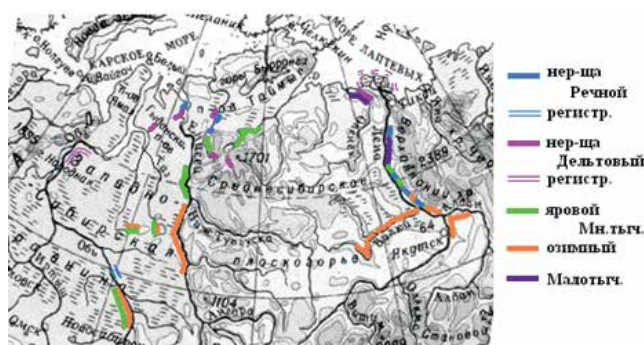
До этого, согласно Ф.Н. Кирилову [14], малотычинковый муксун был известен как эндемик рек Якутии и нигде более не встречающийся в сибирских реках, по крайней мере в массе на уровне подвидов.

Следующим элементом континуума подвидов сибирского муксуна является среднетычинковый муксун, по продолжительности нерестовой анадромии (порядка 100-200 км) его, наряду с речным (широкотелым в Губе Енисея), следует отнести к жилым подвидам [10]. Несмотря на тот факт, что в устьевой области Лены он также обитает наряду с многотычинковым [15], их экотопы различ-



**Рисунок 3.** Распределение числа тычинок (N) среднетычинкового и енисейского муксуна

**Figure 3.** Gill-rakers number (N) distribution for the common and Yenisei muksun



**Рисунок 4.** Локализация нерестилищ и районов регистрации форм муксуна

**Figure 4.** Localization of spawning grounds and registration areas of muksun forms

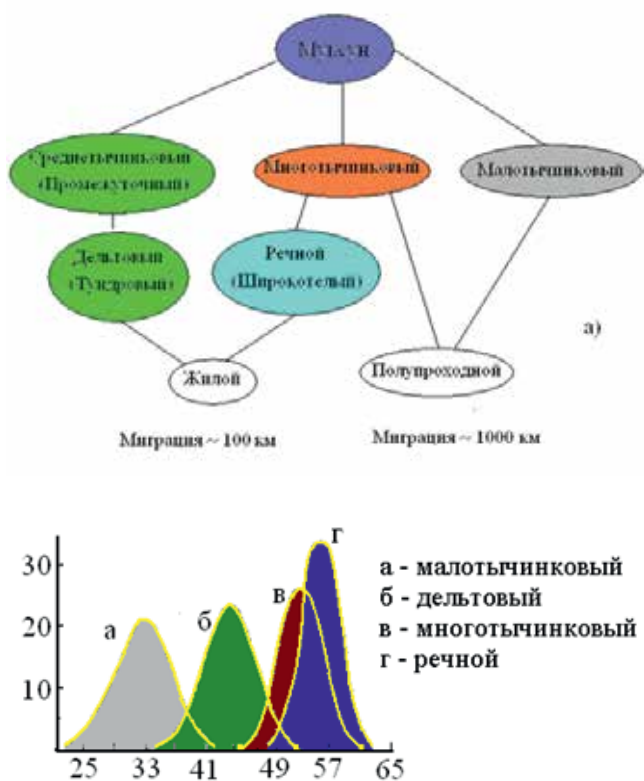
ны – устья и окрестности дельтовых проток у среднетычинкового и взморье, более богатое зоопланктоном, у многотычинкового муксуна.

Указанное свойство экотопа среднетычинкового муксуна представляет собой следствие геологической истории и служит его идентификатором в распространении по гидрографии рассматриваемого сектора Голарктики.

Действительно, если перейти теперь к бассейнам сектора «Енисей-Хатанга», то он хотя там распространен в устьевых областях (формальное совпадение площадей нагула), но нерестилища его гидрографически разделены от естественного доминанта – классического многотычинкового муксуна.

Примером такого разделения в Енисее служит локализация нерестилищ среднетычинкового муксуна в дельтовых притоках – реки Яра и Танама – при пересечении ареалов нагула с КМП и ширококотелым муксунами в Губе Енисея (рис. 4 и рис.11).

Сравнительную характеристику КМП и среднетычинкового тундрового Енисея дадим в соответствии с А.А. Лобовиковой [16], которая проводила ее по ряду морфометрических признаков: длине, отношению высо-



**Рисунок 5.** Декомпозиция внутривидовых популяционных континуумов муксуна рек Сибири и число тычинок

**Figure 5.** Decomposition of intraspecific population continua of mussels of Siberian rivers and the number of gill-rakers

ты тела и длины головы к длине тела, наклону рыльной площадки и окраске: «Крупный (КМП) имеет прогонистое тело, сравнительно большую голову, темную окраску, рыльная площадка наклонена назад; мелкий (тундровый) – тугорослый, высокотелый, рыльная площадка вертикальная, как у дельтового (рис. 6, 7), голова сравнительно короткая, окраска светлая».

Как легко заметить экземпляры, показанные на рисунке 8, вполне соответствуют вышеприведенному описанию. Кроме того, очевидно, что тундровый (рис. 7) имеет форму в определенной мере подобную широкотелому (речному), обладающему еще более короткой нерестовой анадромией.

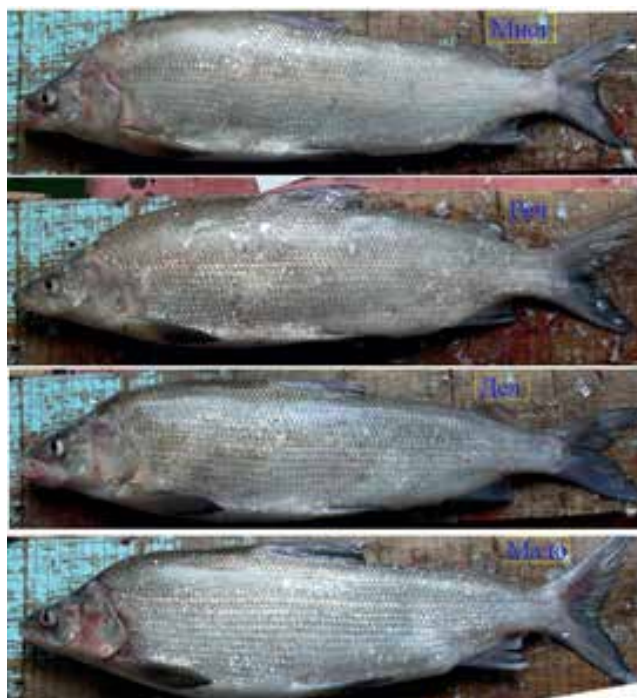
Действительно, если, в соответствии с протяженностью нерестовой анадромии КМП в 600-1500 км, необходимо иметь превосходящие гидродинамические параметры (тело должно быть подобно капле), то тундровому с нерестовой анадромией, не превышающей 150-200 км, столь хорошая гидродинамика не обязательна.

Учитывая протяженности ареала обитания КМП и ареала нерестилищ на Енисее ~ 1500 км и 1000 км, соответственно, и различие на ней комплекса экологических условий, особенно питания, гидрологии и грун-

тов осовного русла Енисея и его гыданских притоков – рр. Яры и Танама, которые, как сказано выше, периодически изменялись (рис. 4), вполне понятным оказывается рассмотренное многообразие форм и рас – оно есть отражение динамики комплекса экологических условий, закрепленное на генетическом уровне.

В Хатанге также, согласно работе [6], существует два подвида муксуна, которые здесь называются «речная» и «солонатоводная» форма, что является сугубо «рабочей» номенклатурой, принятой в цитируемой работе, ибо, если сравнивать эти подвиды по количеству тычинок с континуумом подвидов Лены (рис. 5), то данная «речная форма», имеющая 30-48 тычинок, соответствует среднетычинковой, а «солонатоводная форма» при 55-70 тычинках представляет собой смесь КМП и речного из Лены форме (рис. 6, второй сверху; рис. 10) или «широкотелого» из Енисейской Губы и Пясины (рис. 4), особенно если учитывать позднюю нерестовую анадромию, происходящую в интервале 01.09-10.10, несомненно предполагающую близость нерестилищ, как у «жилых» подвидов (рис. 5).

Однако, при анализе фото указанных выше форм, любезно предоставленных Ю.В. Будиным, удалось обнаружить факт того, что в Хатанге, в силу близости Лены, с большой степенью вероятности существуют не только все ленские подвиды, но и среднетычинковый распадается на две разновидности, одна из которых, в соответствии с типом питания



**Рисунок 6.** Формы муксунов Лены по [1].

Фото Н. М. Соломонова

**Figure 6.** Forms of Lena mussels according to [1].

Photo by N. M. Solomonov



(нектобентос, придонный планктон), отвечает ленскому дельтовому (большеротому) подвиду (рис. 6), а вторая является сугубо «таймырской» разновидностью, распространенной преимущественно в пресных водах и ориентированной на потребление бентической эпифауны (рис. 9).

Кроме того, если принять во внимание диапазон тычинок у «речной» формы [6] «30-48» и рисунок 5б, то вполне вероятно наличие эндемичного в реках Якутии малотычинкового ленского муксуна (рис. 6), хатангский образ которого показан на рисунке 10.

Далее, описание «речной» формы, приводимое в работе [6] полностью соответствует описанию тундрового муксуна из работы А.А. Лобовиковой [16] (см. выше).

Речной (в терминах Лены) подвид муксуна (рис. 6, 11, 12, 13) характерен либо для рек с низким течением, либо для тех гидрографических отрезков – «течений», где наблюдается данный тип течения. В Енисее, в связи с высокой скоростью течения, ареалом обитания широкотелого муксуна является Губа Енисея, а нерестилищами – питающие озера притоков. Однако, согласно данным Некрашевича [19], широкотелый муксун еще в начале разгара безлимитного промысла 1930-х гг. был широко распространен в Дельте Енисея вплоть до южной ее части, где он нерестился в Большой Хетте – особи 12+, вес 2600-3300 г, длина 60-62 см.

В Пясине, согласно (Н.А. Остроумов; [6]), также присутствуют три подвида из четырех и две разновидности среднетычинкового. Малотычинковый ленский подвид здесь отсутствует. Причем широкотелый (речной рис. 13) и тундровый (среднетычинковый) муксуны (рис. 7), наряду с КМП, являются довольно типичной формой Среднего Течения (В.В. Глечиков личное сообщение и фото).

Относительно муксуна Оби, несмотря на исследования Н.А. Варпаховского [7], Б.Г. Чаликова [29], Д.Г. Дулькейта [12], Б.К. Москаленко [18], А.Н. Петкевича [21], с уверенностью можно сказать следующее – это самый плохо изученный во внутривидовом отношении континуум по следующим двум причинам:

1. Наиболее долгий период интенсивного промысла с 17-го века;
2. Наличие замора на Оби, Пуре, Тазе и других реках Западно-сибирской низменности.

Вышеуказанные причины составили вывод, что в самой Оби теперь уже некого изучать, кроме КМП (рис. 13), да и тот, согласно СМИ и работам современных обских ихтиологов, получил статус «встречаемости на уровне вида».

Действительно, замор от р. Тым до Обской Губы делает невозможным существование в реке; длительный период интенсивного промысла, начиная с 17-го века и нефтедобыча определяют низкую численность.



**Рисунок 7.** Тундровый подвид.

Фото В.В. Глечикова

Figure 7. Tundra subspecies. Photo by V.V. Glechikov



**Рисунок 8.** Тундровый (верх) и КМП

Figure 8. Tundra (top) and ILC



**Рисунок 9.** Фото В.А. Заделенова

Figure 9. Photo by V.A. Zadelenov

Однако по имеющимся результатам исследований можно сделать выводы о былом возмозможности наличия до 1950-х гг. среднетычинкового муксуна в районе Обской и Тазовской Губы и речного муксуна выше заморной зоны в Верхней Оби.

Действительно, согласно Б.К. Москаленко [18] в Нижнем течении наблюдаются муксуны с замедленным ростом, в сравнении с классическим многотычинковым полупроходным (рис. 13). И, по аналогии с Енисеем, можно предположить локализацию нерестилищ среднетычинкового муксуна в реках Тазовской Губы (рис. 4). Чего, впрочем, не только нельзя отрицать, но можно вполне уверен-



**Рисунок 10.** Хатангский аналог малотычинкового ленского муксуна.

Фото Ю.В. Будина

**Figure 10.** Khatanga analogue of the small gill-raked Lena muktun. Photo by Yu.V. Budin



**Рисунок 11.** Широкотелый Хатанга (речной Лена). Фото Ю.В. Будина

Фото Ю.В. Будина

**Figure 11.** Wide-body Khatanga (river Lena). Photo by Yu.V. Budin



**Рисунок 12.** Пясинский ширококотелый или речной. Фото В.В. Глечикова

Фото В.В. Глечикова

**Figure 12.** Pyasinsky broad-body or river. Photo by V.V. Glechikou

но говорить, согласно работам, где приводятся сведения:

- о наличии нерестилищ муксуна в Верховьях р. Таз [20];
- по скату личинок муксуна в р. Таз [13]
- о наличии нерестилищ муксуна в р. Пур, число тычинок которого лежит в пределах 44-55 при среднем 49,7 [32] (рис. 3).

Несмотря на тот факт, что в первых двух работах подвиды не конкретизируются и все отождествляется с КМП Оби, по ним можно сделать вывод о том, что стада обского муксуна, идущие в р. Таз и Обь, представляют собой смесь из озимой (рис. 13) и яровой расы, например, в Оби еще до середины 1920-х гг.

был ход на нерест в Верхнюю Обь на отрезок устье р. Кеть – 60 км выше плотины Энского водохранилища (д. Мильтющево)» и в р. Томь от устья до г. Кемерово [12].

Хотя, по официальным данным из доступного инета, в настоящее время, в связи с плотинной Энского водохранилища, развитием промышленности в Верхней Оби и Томи и развертыванием нефте-газопромыслов в Средней Оби, Обской и Тазовской Губе и браконьерским промыслом, естественного воспроизводства муксуна обского и тазовского стада не наблюдается [5].

Однако, тем не менее, наблюдаются подходы, как минимум, единичных особей к плотине Энского водохранилища [21; 30] даже в 2015 [9]. Данные факты говорят о том, что состояние популяции в настоящий момент времени не ниже того, что было в конце 1960-х годов.

Рассмотрим морфологические особенности проявления эволюционно-генетической природы муксуна сибирских рек. Согласно исследованиям С.Н. Балдиной [3] муксун является гибридом комплекса «ряпушка – пелядь» и комплекса пыжьяновидных сигов, недалеко ушедшим от химеры. Причем, гибридизация происходила не один раз и не в одном водоеме – она началась в позднем плейстоцене и раннем голоцене (20000-10000 лет назад в период таяния Сартанского ледника) и, что главное, происходит в настоящее время. Допускается возможность обратной гибридизации – ситуация близкая к панмиксии.



**Рисунок 13.** КМП Оби. Фото А.Г. Селюкова

Фото А.Г. Селюкова

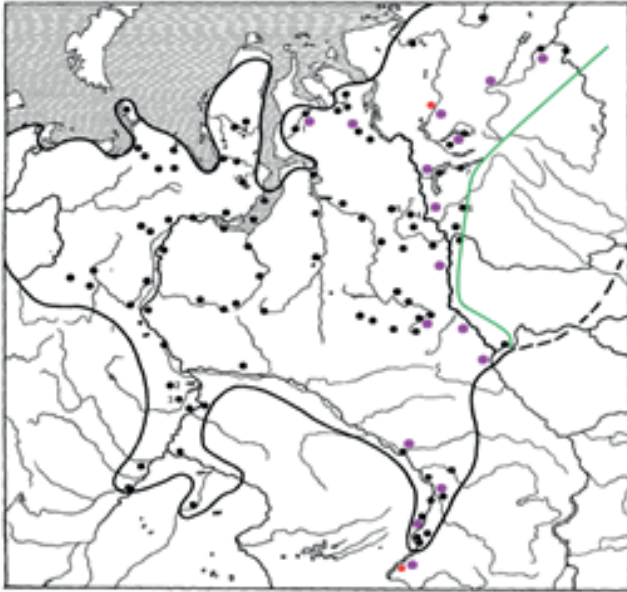
**Figure 13.** ILC Ob. Photo by A.G. Selyukov



**Рисунок 14.** КМП Енисея (Игарка).

Фото Е.М. Зарицкой

**Figure 14.** ILC Yenisei (Igarka). Photo by E.M. Zaritskaya



**Рисунок 15.** Ареал пеляди [25] и нерестилища муксуна (по рис. 4). Обозначения: фактическое обнаружение пеляди – кружки: черные по [25]; красные – авторские данные; зеленая линия – коррекция границ ареала по данным енисейских ихтиологов

**Figure 15.** The range of peled and spawning grounds of muksun (according to Fig. 4). Designations: actual detection of peled - circles: red - authors' data; green line - correction of habitat area according to Yenisei ichthyologists

В плане феномена химеризации несомненно крайне трудно декларировать «пан-имидж», однако имеются конкретные примеры (рис. 14).

Далее, действительно между ареалом пеляди (Ю.С. Решетников, 1989), впрочем, как и ряпушки, и нерестилищами муксуна наблюдается высокая корреляция (рис. 15)

Процесс гибридизации иллюстрируется сетью комплексных гаплотипов сиговых рыб (рис. 16), который заимствован из [3].

Итак, согласно исследованиям лаборатории генетики СЕВИН, муксун является гибридом. Поэтому для описания процесса гибридизации необходимо рассмотреть, как ее признаки, так и их носителей.

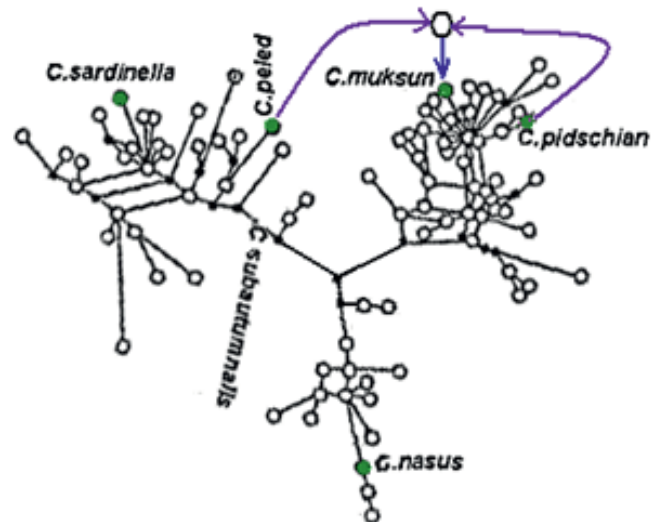
Здесь стоит заметить, что Г. Мендель работал именно с признаками, а сейчас принято рассматривать сигнатуры генокомплексов того или иного типа ДНК, что с формальных позиций является всего лишь содержанием синтаксического аспекта исследования, где более важным является семантический и прагматический аспекты: какие именно феноменологические показатели и с какой эффективностью отражает элемент знаковой системы – признак понятный ихтиологу или алфавитно-цифровой код.

Итак, в качестве базовых элементов, с одной стороны, выступает комплекс пыжьяно-

видных сигов, где один из наиболее похожих по форме рта и характеру нерестовой анадромии на КМП показан на рисунке 17, а с другой комплекс «ряпушка – пелядь» (рис. 18, 19).

И хотя из последнего по ростовым, экологическим (обитание в лимнических или подобным им водоемам) и репродуктивным (особенности нерестовой миграции) на эталон агента гибридизации выходит пелядь, необходимо рассмотреть также ряпушку *Coregonis oxuinchus* из рек бассейна Северного и Балтийского морей (рис. 18), натурным фото которой мы, к сожалению, не располагаем.

На указанном в подписи к рисунку 18 сайте приводится следующее описание: «Ряпушка *Coregonus oxuinchus*. Отличительные признаки. Типичная форма этого вида характеризуется удлинненным заостренным рылом и числом жаберных тычинок 35-44 (в среднем 40) на первой жаберной дуге. В других отношениях – это типичный сиг. Окраска. Зеленовато-голубая на спинной стороне, серебристая на боках тела и брюшной стороне. Спинной плавник, кончик грудного и рыло темные, другие плавники светлые. Размеры. Достигает в длину 50 см и массы около



**Рисунок 16.** Медианная сеть комплексных гаплотипов чира, пеляди, пыжьяна и муксуна, построенная на основе нуклеотидных последовательностей ND1 фрагмента мтДНК. Длина ветвей, соединяющих гаплотипы, пропорциональна количеству мутационных шагов. (Фрагмент рис. 11 [3])

**Figure 16.** The median network of complex haplotypes of chir, peled, humpback whitefish, and muksun, based on the nucleotide sequences of the ND1 sDNA fragment. The length of the branches connecting the haplotypes is proportional to the number of mutational steps. (Fragment of Fig. 11 [3])



2 кг, однако в некоторых замкнутых озерах эта рыба не достигает и половины этой длины и массы. Первоначально этот вид был распространен в южной части Северного и западной части Балтийского морей; его находили в Рейне, Везере, Эльбе и других реках и в крупных озерах Южной Швеции. Изредка встречали его в британских водах – на Юго-Западном побережье. В настоящее время есть все основания считать, что североморская популяция этого вида исчезла, а балтийская сильно сократилась из-за загрязнения и регулирования стока рек. Этот вид близок



**Рисунок 17.** Полупроходной вилюйский сиг. Фото Н.М. Соломонова  
**Figure 17.** Semi-anadromous Vilyui whitefish.  
 Photo by N.M. Solomonov



**Рисунок 18.** Ряпушка *Coregonis oxyrinchus* <http://ribovodstvo.com/books/item/f00/s00/z0000004/st028.shtml>  
**Figure 18.** Crescent *Coregonis ochurinchus* <http://ribovodstvo.com/books/item/f00/s00/z0000004/st028.shtml>



**Рисунок 19.** Пелядь (сверху) фото Н.М. Соломонова (сверху) и енисейский ширококотельный муксун (снизу) фото А.А. Курбатского  
**Figure 19.** Peled (top) photo by N.M. Solomonov (above) and Yenisei wide-bodied muksun (below) photo by A.A. Kurbatsky

	st	sT	St	ST		st	sT	St	ST
st	R	V	V	V	st	st*st	sT*sT	St*St	ST*ST
sT	V	V	V	V	sT	st*sT	sT*sT	St*St	ST*sT
St	V	V	V	V	St	st*St	sT*St	St*St	ST*St
ST	V	V	V	R	ST	st*ST	sT*ST	St*ST	ST*ST

**Рисунок 20.** Пелядь (сверху) фото Н.М. Соломонова (сверху) и енисейский ширококотельный муксун (снизу) фото А.А. Курбатского

**Figure 20.** Функциональная структура (а) и сигнатуры вариантов (б). Обозначения вариантов: R – реперные (граничные) или базовые зиготы, V – производные зиготы. ST и st – базовые гаметы

к обыкновенному сигу, некоторые исследователи считают, что это всего лишь одна из форм *Coregonus lavaretus*.

Поскольку описание пеляди легко доступно из открытого доступа инета, например <http://www.sevin.ru/vertebrates/index.html?fishes/66.html>, то ниже приведем только те сведения, которые необходимы в рамках данного исследования: «Рот нижний или конечный, верхняя челюсть несколько выдается над нижней, верхнечелюстная кость заходит за вертикаль переднего края глаза. Тело высокое, сразу за затылком спина круто поднимается вверх, тело слегка сплющенное с боков, в поперечном сечении имеет вид овала. В пределах ареала пелядь достигает 58 см длины тела и массы до 2,7 кг, хотя есть ссылки на поимки особей пеляди до 3-4 кг массой».

Согласно рисункам 6, 12 и 13, из пяти рассмотренных подвидов, в качестве носителя генов комплекса «ряпушка – пелядь», несомненно выступает ширококотельный (Енисей, Пясины) и речной (Лена) подвид муксуна (рис. 19) классическая «озерно-речная форма».

Итак, рассмотрены носители показательных признаков муксуна: число тычинок, размер и вес (сиг в основном по максимальным показателям меньше пеляди), форма рта. Таким образом, имеем пример типичного тригибридного скрещивания.

При учете практической корреляции формы рта с числом тычинок, понижается размерность типа скрещивания до двух. Для отражения эволюционных, здесь согласно [2], достаточно рассмотреть период в 25000 лет – квазиклассическое дигибридное скрещивание (рис. 20).

Пусть размер обозначается буквой S (S – крупный, s – мелкий), а число тычинок буквой T (T – много, t – мало). Тогда имеем 16 следующих вариантов (рис. 20).

То есть, здесь размер и число тычинок определяются генокомплексами, способными находится в двух состояниях – аллелях.

Здесь примерами будут: st st и ST ST – реперные элементы – мелкий сиг и крупная пелядь; sT sT – карликовая пелядь или ряпушка *Coregonis oxyrinchus*; St St – крупный сиг.



Таблица 1. / Table 1.

		T, см	25	55	25	55
		S, шт.	40	40	60	60
T, см	S, шт.		st	sT	St	ST
25	40	st	1000	1600	1250	2000
55	40	sT	1600	2200	2000	2750
25	60	St	1250	2000	1500	2400
55	60	ST	2000	2750	2400	3300

Поскольку, в данном случае в отличие от классического, необходимо рассматривать не какое значение аллеля является доминантным – большая или маленькая длина; много или мало тычинок, тот механизм, что эти значения не могут превосходить базовые, то, при формировании зигот из гамет, вместо операции «максимум» при доминантных и рецессивных аллелях используется тот или иной показатель среднего – математическое ожидание (среднее значение) или геометрическое среднее.

В соответствии с типовыми величинами таких показателей граничных видов (сиг и пелядь), длина тела и число тычинок и вычислением величин производных зигот в виде произведения средних значений указанных показателей получим следующую матрицу (табл. 1), из которой видно, что между реперными элементами st и ST по близости числа элементов и величин показателей производных зигот выделяется четыре кластера, подобно подвидам ленского муксуна (рис. 6).

Укрупнение кластеров идет от мин к макс.

### ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Даже вышеприведенный расчет величин вариантов производных зигот, основанный на эволюционном единстве (отлично от корреляции) длины тела и числа тычинок позволяет получить принципиальную декомпозицию подвигов муксуна сибирских рек.

Далее, как показывают наблюдения за нерестовыми миграциями, каждый подви вид образует обособленное стадо, для которого характерны свои сроки начала хода и районы локализации нерестилищ. Например, на Лене первым идет многотычинковый полупроходной, затем малотычинковый полупроходной, последним идет дельтовый муксун [25].

Соответственно, нерестилища многотычинкового подвида расположены дальше всего от места нагула – на Лене в реке Вилюй; нерестилища малотычинкового расположены в самом русле Лены, гораздо ниже устья Вилюя; дельтового – от Жиганского многоостровья до дельты; речной подви вид нерестится в придаточной сети Нижнего течения Лены.

На Енисее нерестилища многотычинкового подвида расположены от р. Хантайка до Вороговского многоостровья (выше устья Подкаменной Тунгуски); нерестилища тундрового подвида находятся в левобережной

придаточной сети – рр. Яра и Танама; широкотелого (речного) – придаточной сети Губы и Дельты.

На Оби нерестилища единственного многотычинкового подвида расположены в Верхней Оби (обское стадо) и в р. Таз – тазовское стадо. Причем, нерестилища тазовского стада расположены на одной широте со Средними Нерестилищами енисейского КМП.

### ЛИТЕРАТУРА ИСТОЧНИКИ

1. Александрова Е.Н., Кузнецов В.В. О внутривидовых формах ленского муксуна COREGONUS MUKSUN (PALLAS, 1814) SMITT, вест. МГУ, 1968, № 1, С. 57 – 65
1. Aleksandrova E.N., Kuznetsov V.V. O vnutrividovykh formah lenского муксуна COREGONUS MUKSUN (PALLAS, 1814) SMITT, vest. MGU, 1968, № 1, pp. 57-65
2. Балдина С.Н., Гордон Н.Ю., Политов Д.И. генетическая дифференциация муксуна Coregonus muksun (Pallas) и родственных видов сиговых рыб (Coregonidae, Salmoniformes) Сибири по мтДНК // Генетика, 2008, т.47, № 7, С. 896 - 905
2. Baldina S.N., Gordon N.YU., Politov D.I. geneticheskaya differenciaciya муксуна Coregonus muksun (Pallas) i rodstvennykh vidov sigovykh ryb (Coregonidae, Salmoniformes) Sibiri po mtDNK // Genetika, 2008, V.47, № 7, pp. 896-905
3. Балдина С.Н. Внутривидовая генетическая дифференциация и филогеография сигов (P. Coregonus) Сибири: автореф. дисс. ... канд. биол. наук – М., 2010, - 24 с
3. Baldina S.N. Vnutrividovaya geneticheskaya differenciaciya i filogeografiya sigov (R. Coregonus) Sibiri: avtoref. diss. ... kand. biol. nauk – М., 2010. 24 p
4. Березовский А.И. О сиговых (gen.Coregonus) реки Енисей // Тр.Сиб.ихтиол.лаб., Красноярск, 1924, т.2, вып. 1, С 81 – 97
4. Berezovskij A.I. O sigovykh (gen.Coregonus) reki Eniseya // Tr.Sib.ichtiol.lab., Krasnoyarsk, 1924, t.2, vyp. 1, S 81-97
5. Богданов В.Д. Современное состояние и проблемы восстановления ресурсов сиговых рыб Нижней Оби // Экология Сибири и Урала, 2015, № 1, С. 22 - 25
5. Bogdanov V.D. Sovremennoe sostoyanie i problemy vosstanovleniya resursov sigovykh ryb Nizhnej Obi // Ekologiya Sibiri i Urala, 2015, № 1, pp. 22-25
6. Будин Ю. В., Заделёнов В.А. Морфологическая разнокачественность муксуна coregonus muksun (pallas, 1814) в бассейне р. Хатанга // Науч. Межд. Конф – «100 лет памяти И.И. Гундризера» - Новосибирск, НГАУ, 2019, с. 56 – 62
6. Budin YU. V., Zatelyonov V.A. Morfologicheskaya raznokachestvennost' муксуна coregonus muksun (pallas, 1814) v bassejne r. Hatanga // Nauch. Mezhd. Konf – «100 let pamyati I.I. Gundrizer» - Novosibirsk, NGAU, 2019. pp. 56-62
7. Варпаховский Н.А. Рыболовство в бассейне реки Оби. II. Рыбы р. Оби. Спб., 1902.- 251 с.
7. Varpahovskij N.A. Rybolovstvo v bassejne reki Obi. II. Ryby r. Obi. Spb., 1902. 251 p.
9. Визера А.М., особенности воспроизводства рыб реки Оби в черте города новосибирска // Вестник НГАУ, 2018, вып.1(46), С. 120 - 124

9. Vizer A.M., osobennosti vosproizvodstva ryb reki obi v cherte goroda novosibirskaja // Vestnik NGAU, 2018, vyp.1(46). pp. 120-124
10. Гайденок Н.Д. К вопросу о структуре субпопуляционного континуума енисейского муксуна *Coregonus muksun* (Pallas) // Рыбное хозяйство 2013. № 4. – С 56 – 60
10. Gajdenok N.D. K voprosu o strukture subpopulyacionnogo kontinuumu enisejskogo miksuna *Coregonus muksun* (Pallas) // Rybnoe hozyajstvo 2013. № 4. – pp 56-60
11. Гайденок Н.Д., Клементенко П.М., Кузлин А.А. Енисейский муксун – эндолимитирование и расы, формы, субпопуляции, популяции, континуум // Рыбное хозяйство 2014. № 1. С 70-76.
11. Gajdenok N.D., Klementenok P.M., Kuklin A.A. Enisejskij miksun – endolimitirovanie i rasy, formy, subpopulyacii, populyacii, kontinuum // Rybnoe hozyajstvo 2014. № 1. pp 70-76.
12. Дулькейт Г.Д. Рыбное хозяйство Нарымского округа // Тр. Биол. инст. унив., VI, Томск.1939, стр. 41 – 49
12. Dul'kejt G.D. Rybnoe hozyajstvo Narymskogo okruga // Tr. Biol. inst. univ., VI, Tomsk.1939, pp. 41 – 49
13. Кижеватов Я. А. К вопросу о воспроизводстве рыбных ресурсов в бассейне р. Таз // Вестник АГТУ. Сер. Рыб.хоз-во, 2011. № 2, С. 18-26
13. Kizhevatom YA. A. K voprosu o vosproizvodstve rybnых resursov v bassejne r. Taz // Vestnik AGTU. Ser. Ryb.hoz-vo, 2011. № 2, pp. 18-26
14. Кирилов Ф. Н. Рыбы Якутии – М.: Наука, 1972 – 360 с
14. Kirilov F. N. Ryby YAkutii – M.: Nauka, 1972. 360 p
15. Кузнецов В.В. Экологические взаимоотношения популяций промысловых рыб и проблемы их хозяйственного использования: автореф. дисс. ... док. биол. наук – М., 1998, – 40 с
15. Kuznecov V.V. Ekologicheskie vzaimootnosheniya populyacij promyslovых ryb i problemy ih hozyajstvennogo ispol'zovaniya: avtoref. diss. ... dok. biol. nauk – M., 1998. 40 p
16. Лобовикова А.А. Биологические группы муксуна в системе Енисея // Мат. сов. По биол. продуктивности Сибири. – Иркутск, 1966, с. 49 – 50
16. Lobovikova A.A. Biologicheskie grupy miksuna v sisteme Eniseya // Mat. sov. Po biol. produktivnosti Sibiri. – Irkutsk, 1966. pp. 49-50
17. Лобовикова А.А. К экологии нереста восточносибирского сига и карской ряпушки // Тр. Красноярского отд. СибНИПКИРХ «Вопросы рыбного хозяйства Восточной Сибири». - Красноярск, Красноярское книжное изд – во, 1975, т. 10, С. 61 – 66.
17. Lobovikova A.A. K ekologii neresta vostochnosibirskogo siga i karskoj ryapushki // Tr. Krasnoyarskogo otd. SibNIPKIRH «Voprosy rybnogo hozyajstva Vostochnoj Sibiri». - Krasnoyarsk, Krasnoyarskoe knizhnoe izd – vo, 1975, V. 10, pp. 61-66.
18. Москаленко Б.К. Биологические основы эксплуатации и воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна/ Тр. Обь-Тазовского отд. ВНИОРХ. Нов. серия. Тюмень: Тюм. кн. изд-во. 1958.Т.1. 252 с
18. Moskalenko B.K. Biologicheskie osnovy ekspluatatsii i vosproizvodstva sigovyh ryb Obskogo bassejna/ Tr. Ob'-Tazovskogo otd. VNIORH. Nov. seriya. Tyumen': Tyum. kn. izd-vo. 1958. V.1. 252 p
19. Некрашевич Н.Г. К познанию муксуна *Coregonus muksun* (Pallas) р. Енисея//Тр. Биол. Инст. ТГУ.- Томск, 1940.- Т. 7. -С. 178-197.
19. Nekrashevich N.G. K poznaniyu miksuna *Coregonus muksun* (Pallas) r. Eniseya//Tr. Biol. Inst. TGU.- Tomsk, 1940.- V. 7. pp. 178-197.
20. Никонов Г.И. Биология муксуна бассейна Тазовской губы // Рыбное хозяйство Обь-Иртышского бассейна. Тр. Обь-Тазовского отд. СибрыбНИИпроект. Нов. сер. Свердловск. Т. 4. 1977 С. 9-18
20. Nikonov G.I. Biologiya miksuna bassejna Tazovskoj guby // Rybnoe hozyajstvo Ob'-Irtyskского bassejna. Tr. Ob'-Tazovskogo otd. SibrybNIIProekt. Nov. ser. Sverdlovsk. V. 4. 1977 pp. 9-18
21. Остроумов Н.А. Рыбы и рыбный промысел р. Пясины. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1937. – Вып. 30. – 115 с.
21. Ostroumov N.A. Ryby i rybnый промысел r. Pyasiny. – M.-L.: Izd-vo AN SSSR, 1937. – Issue 30. – 115 p.
22. Петкевич А.Н. Биологические основы рационального рыбного хозяйства в Обь – Иртышском бассейне // Проблемы рыбного хозяйства водоемов Сибири, Тюмень, 1971, с. 3 – 60.
22. Petkevich A.N. Biologicheskie osnovy racional'nogo rybnogo hozyajstva v Ob' – Irtyskском bassejne // Problemy rybnogo hozyajstva vodoemov Sibiri, Tyumen', 1971, pp. 3-60.
23. Пирожников П.Л. О распределении и численности сиговых в реках и эстуарных районах Сибири//Иzv. ГосНИИОРПХ..Л., 1967.- Т. 62.- С. 6-15
23. Pirozhnikov P.L. O raspredelenii i chislennosti sigovyh v rekah i estuarnых rajonah Sibiri//Izv. GosNIIOРPH..L., 1967.- V. 62. pp. 6-15
24. Подлесный А.В. Муксун *Coregonus muksun* (Pallas). Промыслово - биологический очерк // Тр. Сиб. Отд.ВНИИОРПХ, 1948, т. 7, С. 112 – 146
24. Podlesnyj A.V. Miksun *Coregonus muksun* (Pallas). Promyslovo - biologicheskij ocherk // Tr. Sib. Otd.VNIIOРPH, 1948, V. 7, pp. 112-146
25. Решетников Ю.С., Мухачев И.С., Болотова Н.Л. и др. 1989. Пелядь *Coregonus peled* (Gmelin, 1788) (Pisces: Coregonidae). М.: Наука. 302 с.
25. Reshetnikov U.S., Muhachev I.S., Bolotova N.L. e.a. 1989 Peled: *Coregonus peled* (Gmelin, 1788) (Pisces: Coregonidae). M. Nauka. 302.p
26. Романов В.И. К вопросу о популяционной структуре муксуна (*Coregonus muksun* (Pallas)) водоемов Таймыра // Вест. Томского гос. ун-та. 1999. № 7 (16). С. 38-43
26. Romanov V.I. K voprosu o populyacionnoj strukture miksuna (*Coregonus muksun* (Pallas)) vodoemov Tajmyra // Vest. Tomskogo gos. un-ta. 1999. № 7 (16). pp. 38-43
27. Соломонов Н.М. Морфологические особенности строения головы четырех форм ленского муксуна *Coregonus muksun* (Pallas, 1814) // Мат.конф. Ихтиол. исслед. на внутр. водоемах, Саранск, 2007, С. 155 -157
27. Solomonov N.M. Morfologicheskie osobennosti stroeniya golovy chetyreh form len'skogo miksuna *Coregonus muksun* (Pallas, 1814) // Mat.konf. Ihtiol. issled. na vnutr. vodoemah, Saransk, 2007, pp. 155 -157
27. Solomonov N.M. Morfologicheskie osobennosti stroeniya golovy chetyreh form len'skogo miksuna *Coregonus muksun* (Pallas, 1814) // Мат.конф. Ихтиол. исслед. на внутр. водоемах, Саранск, 2007, pp. 155 -157
28. Степанов А.П. Енисейская губерния. - Спб.:Типография Конрада Вингебера, 1835, ч. 1. - 276 с.
28. Stepanov A.P. Enisejskaya guberniya. - Spb.:Tipografiya Konrada Vingebera, 1835, part 1. 276 p.
29. Тюльпанов М.А. Анализ состояния запасов и реорганизация промысла ценных рыб в низовьях Енисея // Проблемы рыбного хозяйства водоемов Сибири. – Тюмень, 1971, С. 102 -12
29. Tyul'panov M.A. Analiz sostoyaniya zapasov i reorganizatsiya promysla cennyh ryb v nizov'yah Eniseya // Problemy rybnogo hozyajstva vodoemov Sibiri. – Tyumen', 1971. pp. 102-12
30. Устюгов А.Ф. Экологические формы ряпушки реки Енисей//Проблемы экологии, т.3, 1973, Томск, С. 187 – 192
30. Ustyugov A.F. Ekologicheskie formy ryapushki reki Enisej// Problemy ekologii, t.3, 1973, Tomsk, S. 187 192
31. Чаликов Б.Г. Из биологии муксуна бассейна реки Оби – Томск, ТГУ, 1931. – 16 с
31. Chalikov B.G. Iz biologii miksuna bassejna reki Obi – Tomsk, TGU, 1931. 16 p
32. Чехлов А. Н. Справочник-определитель рыб Новосибирской области— М. : Издатель Мархотин П. Ю., 2014. — 84 с.
32. Chekhlov A. N. Spravochnik-opredelitel' ryb Novosibirskoj oblasti— M. : Izdatel' Marhotin P. YU., 2014. 84 p.
33. Шишмарев В.М. Особенности гибридов между сигом - пыжьяном и пелядью в бассейне реки Северной Сосьвы – В кн. Закономерности роста и морфологические особенности рыб в разных условиях существования – Свердловск: УНЦ АН СССР, вып. 99, 1976, С. 23 - 27
33. Shishmarev V.M. Osobennosti gibridov mezhdru sigom - pyzh'yanom i pelyad'yu v bassejne reki Severnoj Sos'vy – V kn. Zakonomernosti rosta i morfologicheskie osobennosti ryb v raznyh usloviyah sushchestvovaniya – Sverdlovsk: UNC AN SSSR, issue 99, 1976, pp. 23-27
34. Яковлева А.С., Следь Т.В. Морфологическая характеристика муксуна реки Дур – В кн. Закономерности роста и морфологические особенности рыб в разных условиях существования – Свердловск: УНЦ АН СССР, вып. 99, 1976, С. 27 – 40
34. Yakovleva A.S., Sled' T.V. Morfologicheskaya harakteristika miksuna reki Dur – V kn. Zakonomernosti rosta i morfologicheskie osobennosti ryb v raznyh usloviyah sushchestvovaniya – Sverdlovsk: UNC AN SSSR, issue 99, 1976, pp. 27-40