



Демография, таксономия, генетика модели енисейского осетра – 20 лет спустя

Часть 2

DOI: 10.37663/0131-6184-2023-5-51-59

Обзорная статья
УДК 639.21

Гайденок Николай Дмитриевич – доктор биологических наук, профессор
Сибирского федерального университета, @ndgay@mail.ru, Красноярск, Россия

Адрес: 660041, г. Красноярск, пр. Свободный, 79

Аннотация.

Рассмотрены концептуально-исторические аспекты экологии, таксономии, генетики, демографии и особенности динамики селективности промышленного изъятия осетра Енисея. На основе математического моделирования пересмотрена продолжительность жизни сибирского осетра и обнаружены бегущие волны селективности промышленного изъятия, генная волна, динамика аллелей сибирского осетра.

Ключевые слова:

гаплотип, гаплогруппа, популяционная генетика, система Костицина, демография, таксономия, математическое моделирование, сибирский осетр, осетр Енисея, осетр Оби, осетр Байкала, особенности геологической эволюции водоёмов Голарктики в секторе Урал – Колыма, бегущие генные волны сибирского осетра

Для цитирования:

Гайденок Н.Д. Демография, таксономия, генетика модели енисейского осетра – 20 лет спустя. Часть 2 // Рыбное хозяйство. 2023. № 5. С 51-59. DOI: 10.37663/0131-6184-2023-5-51-59

DEMOGRAPHY TAXONOMY GENETICS OF THE YENISEI STURGEON MODEL – 20 YEARS LATER. PART 2

Nikolai D. Gaydenok – Doctor of Biological Sciences, Professor, Siberian Federal University, @ ndgay@mail.ru

Krasnoyarsk, Russia

Address: 79 Svobodny Ave., Krasnoyarsk, 660041

Annotation. The conceptual and historical aspects of ecology, taxonomy, genetics, demography and the peculiarities of selectivity dynamics of the Yenisei sturgeon are considered. On the basis of mathematical modeling, the life expectancy of the Siberian sturgeon has been revised and traveling waves of promizyatiya selectivity, gene wave, dynamics of alleles of the Siberian sturgeon have been detected

Keywords:

haplotype, haplogroup, population genetics, Kosticin system, demography, taxonomy, mathematical modeling, Siberian sturgeon, Yenisei sturgeon, Ob sturgeon, Baikal sturgeon, features of the geological evolution of Holarctic reservoirs in the Ural – Kolyma sector, running gene waves of Siberian sturgeon

For citation:

Gaidenok N.D. Demography taxonomy genetics of the Yenisei sturgeon model – 20 years later Part 2 // Fisheries. 2023. No. 5. Pp 51-59. DOI: 10.37663/0131-6184-2023-5-51-59

На третьем шаге анализа проводится исследование генетических аспектов общей картины положения трендов на рисунке 10.б. Здесь легко можно заметить, что тренды Оби и Байкала составляют одну группу, а тренды Лены и выборки Г.И. Рубана [13] по жилому ЕО – другую (красные круги). При этом тренд Ю.В. Михалева [9] имеет центральное положение. Что, в свою очередь, в совокупности с выводами к рисунку 4 (ч. 1), соответствует картине самого базового типа генных взаимодействий – моногибридному скрещиванию, при аллельном взаимодействии генов, или кумулятивной полимерии, при аллельном взаимодействии, представленному в виде скрещивания цветов касмеи (рис. 10.а), где первая группа «Обской + Байкальский» соответствует гомозиготе АА, вторая – «Ленский + Енисейский жилой» – гомозиготе аа, тренд Ю.В. Михалева «Енисей-

плогруппе. Для скрещивания более высоких порядков – двухгибридного и т.д. скрещивания, гамета уже становится эквивалентной гаплогруппе.

Однако в нашем случае классические закономерности Первого закона Г. Менделя («¼ - ½ - ¼») для моногибридного скрещивания, судя по экспериментальным оценкам численности енисейского осетра (ЕО) [6; 9; 12], не соответствуют действительности и изменяются существенным образом. Поэтому, для формального описания надо использовать систему В.А. Костицина [15], которая уже применялась для описания динамики енисейского муксуна, детальное изложение конкретной ее модификации дано в работе [2].

В нашем случае для описания общих закономерностей достаточно использовать классический вариант системы В.А. Костицина,

$$\begin{aligned} \frac{d}{dt} N_{OB}(t) &= \frac{bOB \left(N_{OB}(t) + \frac{N_{JOB}(t)}{2} \right)^2}{N(t)} - dOB N_{OB}(t) - cOB N_{OB}(t) N(t) && \text{Гомозигота "Рекорды" Обь+Байкал} \\ &&& \text{Гаметы - } OB = \text{"Рекорды"} \quad OB = \text{"Рекорды"} \\ \frac{d}{dt} N_{JOB}(t) &= \frac{bJOB \left(N_{OB}(t) + \frac{N_{JOB}(t)}{2} \right) \left(\frac{N_{JOB}(t)}{2} + N_{L}(t) \right)}{N(t)} - dJOB N_{JOB}(t) - cJOB N_{JOB}(t) N(t) && \text{Гетерозигота "Средние" Енисей} \\ &&& \text{Гаметы - } OB = \text{"Рекорды"} \quad L = \text{"Мелкие"} \\ \frac{d}{dt} N_{L}(t) &= \frac{bL \left(\frac{N_{JOB}(t)}{2} + N_{L}(t) \right)^2}{N(t)} - dL N_{L}(t) - cL N_{L}(t) N(t) && \text{Гомозигота "Мелкие" Лена} \\ &&& \text{Гаметы - } L = \text{"Мелкие"} \quad L = \text{"Мелкие"} \end{aligned} \quad (1)$$

ский полупроходной» – гетерозиготе Аа (рис. 10.б). При этом отдается полный отчет в том, что возрастное распределение веса осетра каждой из упомянутых групп водоемов или отдельного водоема является соответствующей аллелью (состоянием) многомерного комплекса локусов (~ гаплотипа или гаплогруппы в современных терминах молекулярной генетики), как минимум двухаллельным (аллели А и а), в данном случае – моногибридным скрещиванием.

В случае моногибридного скрещивания, гамета эквивалентна гаплотипу, а зигота – га-

которая, с учетом аналога географического состава элементов популяционного континуума сибирского осетра для субпопуляций ЕО, представлена в виде (1).

Перейдем к анализу модели В.А. Костицина (1). Для повышения эффективности, иллюстрации анализа и не умаляя общности, условно примем величины смертности d^* и межпопуляционного эндоимитирования c^* постоянными $d^* = d_0$, $c^* = c_0$.

Тогда всё положение дел определяется только соотношением величин b^* . Иначе говоря, в случае ЕО величина P_b – коэффициента или

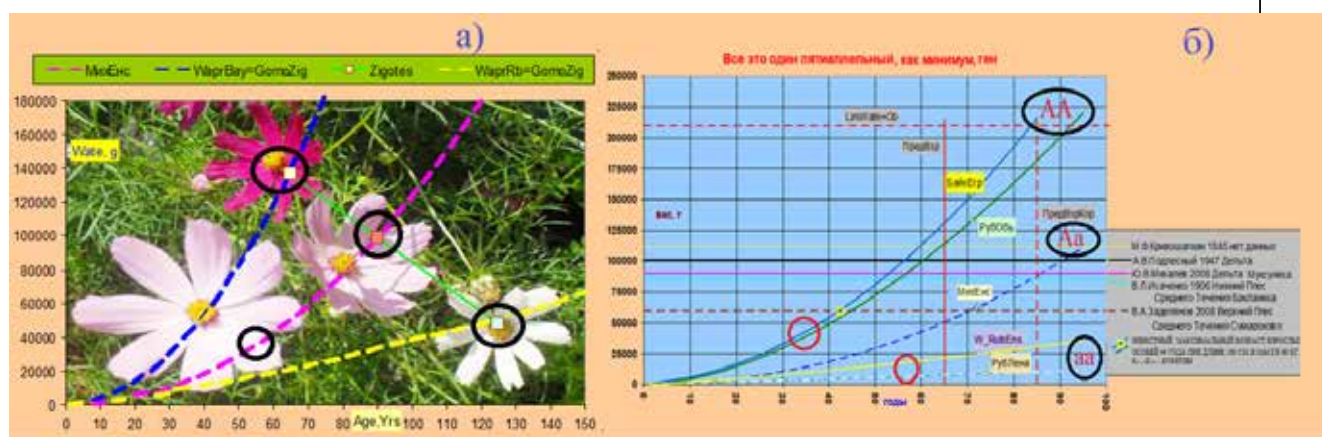


Рисунок 10. Иллюстрация корреляции моногибридного скрещивания и возрастного распределения веса сибирского осетра (фото Н.Д. Гайденок)

Figure 10. Illustration of the correlation of monohybrid crossing and age distribution of weight of Siberian sturgeon (photo by N.D. Gaidenok)

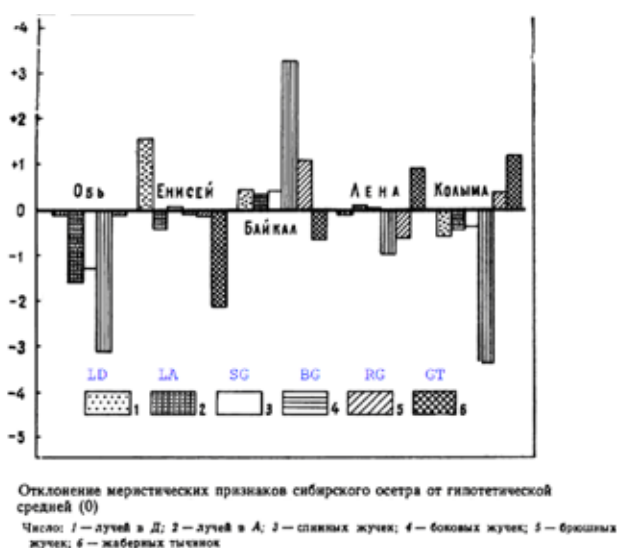


Рисунок 11. Меристические показатели сибирского осетра [7]

Figure 11. Meristic indicators of Siberian sturgeon [7]

$\lambda - b[OV \cap L]$ для субпопуляции полупроходного ЕО должна существенно превышать таковые для «Рекордов» и жилого ЕО – $b[OV \cap L] \gg bOV, b[OV \cap L] \gg bL$.

Далее, в этом случае гаметы OV и L , образуемые данной зиготой, позволяют, даже при очень низких величинах bOV и bL , существо-

вать субпопуляциям «Рекордов» и жилого ЕО.

В случае популяционного континуума сибирского осетра имеются следующие варианты соотношения $b[OV \cap L]$, bOV , bL :

- гомозигота OV доминирует над остальными:

$bOV \gg b[OV \cap L]$, $bOV \gg bL$ – Обь и Байкал;

-. гетерозигота $[OV \cap L]$ доминирует над остальными:

$b[OV \cap L] \gg bOV, b[OV \cap L] \gg bL$ – Енисей

-. гомозигота L доминирует над остальными:

$bL \gg b[OV \cap L]$, $bL \gg bOV$ – Хатанга, Лена, Яна, Индигирка, Колыма.

Несмотря на тот факт, что с помощью свойств моногибридного скрещивания можно качественно описать как структуру субпопуляций ЕО, так и структуру элементов популяционного континуума сибирского осетра, количественные показатели, например, соотношение численностей субпопуляций, остаются незатронутыми. По имеющимся экспериментальным оценкам численности ЕО [6; 9; 12], соотношение численностей «Рекордов» – зигота AA (рис. 10) и полупроходного ЕО не превышает первых процентов, что формально соответствует рецессивной гомозиготе «ссвваа» при тригибридном скрещивании.

Исходя из этой идеи, структуру элементов популяционного континуума сибирского осе-

Таблица 1. Тригибридное скрещивание сибирского осетра /

Table 1. Dihybrid crossing of Siberian sturgeon

			C=[Rio.Limno] B=[Bol, Mal] A=[Tup.Dilin]							
			CBA	CBa	CbA	Cba	cBA	cBa	cbA	cba
111	Обь =	RBT	CBA	ОпрВодоём	ОпрВодоём	ЕнПП	ОпрВодоём	ОпрВодоём	ОпрВодоём	ОпрВодоём
110	ЕнПл =	Rbd	CBa	ОпрВодоём	ОпрВодоём	СВа	ОпрВодоём	ОпрВодоём	ОпрВодоём	ОпрВодоём
101	Челбыш, Курым ?	RmT	CbA	ОпрВодоём	ОпрВодоём	Сба	ОпрВодоём	ОпрВодоём	ОпрВодоём	ОпрВодоём
100	Лена, ЕнЖил	Rmd	Cba	ЕнПП	ОпрВодоём	Сба	ОпрВодоём	ОпрВодоём	ОпрВодоём	ОпрВодоём
011	БайкПрибр	IBT	cBA	ОпрВодоём	ОпрВодоём	ОпрВодоём	сBA	ОпрВодоём	ОпрВодоём	ОпрВодоём
010	БайкМорской	IBd	cBa	ОпрВодоём	ОпрВодоём	ОпрВодоём	сBa	ОпрВодоём	ОпрВодоём	ОпрВодоём
001	Гыданский, Хатангский	ImT	cbA	ОпрВодоём	ОпрВодоём	ОпрВодоём	ОпрВодоём	ОпрВодоём	сba	ОпрВодоём
000	Гыданский, Хатангский	Imd	cba	ОпрВодоём	ОпрВодоём	ОпрВодоём	ОпрВодоём	ОпрВодоём	ОпрВодоём	cba

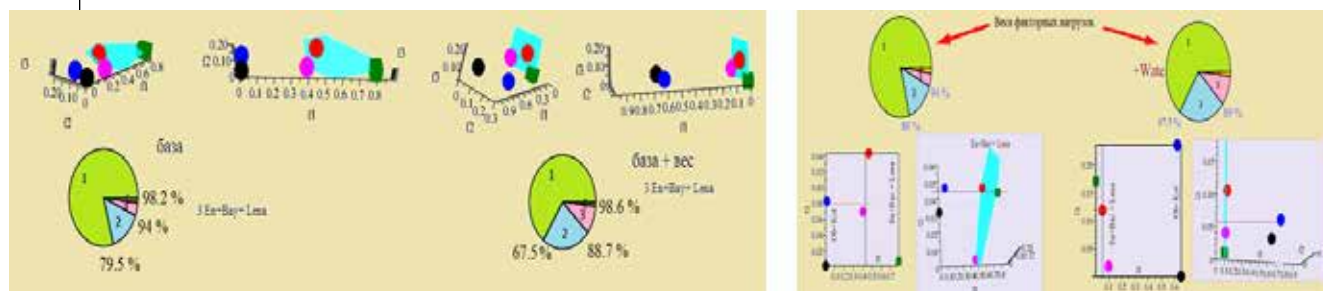


Рисунок 12. Результаты факторного анализа

Figure 12. Results of factor analysis



Рисунок 13. Периоды стока Байкала и пути миграции (красные стрелки) сибирского осетра: а) в Лену, б) в Енисей

Figure 13. Periods of Baikal runoff and migration routes (red arrows) of Siberian sturgeon: a) to Lena, b) to Yenisei

тра можно в минимальном варианте представить как таблицу Пеннета для трех биаллельных локусов (табл. 1), где каждый локус характеризуется следующим составом (2). Тогда получим 8 гамет, 64 варианта зигот, где локализация каждой гомозиготы находится на главной диагонали (дается половина зиготы). Детализация других клеток, где явно не указана гамета, определяется трофикой и гидрологией водоема.

$$\begin{aligned} A &= [\text{Тупорылый, Длинорылый}] \\ B &= [\text{Большой вес, Малый вес}]; \\ C &= [\text{Риофил, Лимнофил}] \end{aligned} \quad (2)$$

Итак, все четко и понятно при формальном анализе уравнений. Однако здесь встают следующие законные вопросы:

1. О чем говорят имеющиеся результаты морфометрических исследований;
2. Как могут скрещиваться популяции различных гидрологических объектов – Оби, Енисея, Байкала;
3. О чем говорят имеющиеся результаты генетических исследований.

На первый вопрос ответим с помощью сведений, заимствованных из [7] (рис. 11). Ввиду того, что у нас имеется 6 признаков и многокритериальная дифференциация (минимизация) проводится с участием ЛПР (эксперта), то для повышения эффективности дифференциации пяти водоемов по 6 критериям проведем факторный анализ, с целью уменьшения числа признаков до двух или трех, как в рас-

считываемом случае (рис. 12), где представлены два варианта – только исходные признаки и когда к ним добавлен вес.

Вообще говоря, формальная суть факторного анализа сводится именно к отображению большого числа базовых признаков, как правило, в следующие три геометрических объекта – линию (стержень от карандаша 1D), когда первый фактор имеет подавляющую долю факторной нагрузки ($> 2/3$ или $> 67\%$); плоскость (линейку 2D) – первые два фактора имеют подобную долю; параллелепипед (куб в идеальном случае 3D) и доля 2-го фактора $> 20\%$; три первых фактора и доля 3-го фактора $> 10\%$ (рис. 12.a).

Здесь в базовом случае, когда первый фактор имеет 79,5% факторной нагрузки, имеем линию или стержень. Доля 2 фактора, равная 14 или 1/5 от доли первого, несколько приближает к линейке.

Добавление веса к базовым показателям (рис. 11) переводит из фактического 1D положения значимости факторов в 3D-ситуацию, существенно детализируя положение дел (правая часть рис. 12.a).

Далее, выборки сибирского осетра разбиваются на 3 кластера в базовом случае и на 2 кластера – при добавлении веса. При этом выборки «Лена-Енисей-Байкал» взаимозависимы, ибо принадлежат одной плоскости.

В целом, в степени близости выборок по меристике здесь имеется следующее положение дел:

1. По базовым факторам Енисей практически равен Лене по первому главному фактору

Ф1, близок к Лене и Оби по второму фактору Ф2 и только по Ф3 он приближается к Байкалу;

2. Добавление к имеющейся меристике еще одного признака – веса или длины, также сохраняет близость Енисея к Лене, но, в отличие от базового случая, уже сближает Енисей с Байкалом по Ф2. По фактору Ф3 Енисей наиболее близок к Оби, затем – к Лене и Колыме и наиболее отдален от Байкала.

Рассмотрим другие результаты факторного анализа. Первым идет взаимосвязь показателей (идентификаторы показаны на рис. 11), выражаемая через матрицу корреляций (табл. 2). Здесь видно, например, что лучи в А сильно скоррелированы со спинными и боковыми жучками, вес – с брюшными жучками, жаберные тычинки, важность которых (единственного показателя, увеличивающегося с запада на восток), отмечал Ф.Н. Кирилов, коррелированы с лучами в Д, боковыми и брюшными жучками.

Факторные нагрузки и элементы собственных векторов даны в таблице 3, из которой видно, что главный – первый фактор определяется числом спинных и боковых жучек. Второй – «весовой» фактор – числом боковых жучек, жаберных тычинок и весом, что ярко видно на рисунке 12.а, правая часть. Третий – малозначимой совокупностью практически всех показателей. Последний факт говорит о том, что для дифференциации с лихвой достаточно уже и 2-х факторов. А если учитывать точность полевых гидробиологических исследований, то и одного первого фактора, что проявляется в базовом случае, где его значимость – 79,5 % (рис. 12).

Рассмотренный вопрос приводит к одному из основных аспектов популяционной генетики – вопросу о наличии/отсутствии, если не панмиксии свободного, тотального и постоянного скрещивания, то хотя бы наличия связанного пространства, подразумевающего свободное перемещение особей по рассматриваемому ареалу. Поэтому, первым актом здесь является исследование возможных путей перемещения. На рисунке 13 показаны периоды стока Байкала в Лену и в Енисей. В среде геологов [2; 16] существуют две даты переориентации направления стока 0.7 и 0.5 Ма (Ма – миллионы лет назад).

Поскольку в реконструкции геологической истории, в пределах Антропогена, много белых пятен, то рассмотрим период «Верхний Плейстоцен – Голоцен» т.е. интервал времени 130-0 тысяч лет назад. Здесь необходимо отметить, в плане существования перетока из западно-сибирской низменности в Каспий через Тугай, следующее:

а) он происходил неоднократно в обоих направлениях в период Антропогена;

б) последний период был не позже 130 тысяч лет назад, т.е. реально в Среднем и Нижнем Плейстоцене.

Далее, на протяжении рассматриваемого периода, в рассматриваемом секторе Голар-

Таблица 2. Матрица корреляций меристических признаков сибирского осетра / **Table 2.** Matrix of correlations of meristic features of Siberian sturgeon

	LD	LA	SG	BG	RG	GT	WT
LD	1.00	0.21	0.41	0.53	0.03	-0.94	0.11
LA	0.21	1.00	0.97	0.82	0.26	-0.24	-0.24
SG	0.41	0.97	1.00	0.85	0.27	-0.41	-0.23
BG	0.53	0.82	0.85	1.00	0.34	-0.57	0.24
RG	0.03	0.26	0.27	0.34	1.00	0.24	0.60
GT	-0.94	-0.24	-0.41	-0.57	0.24	1.00	-0.02
WT	0.11	-0.24	-0.23	0.24	0.60	-0.02	1.00



Рисунок 14. Положение береговой линии арктических морей во время Казанцевской трансгрессии (~125 тысяч лет назад) [14]

Figure 14. The position of the coastline of the Arctic seas during the Kazantsev transgression (~125 thousands years ago) [14]

тики, происходила серия оледенений и потеплений, детально описанная в [2], на протяжении Среднего и Верхнего Плейстоцена,

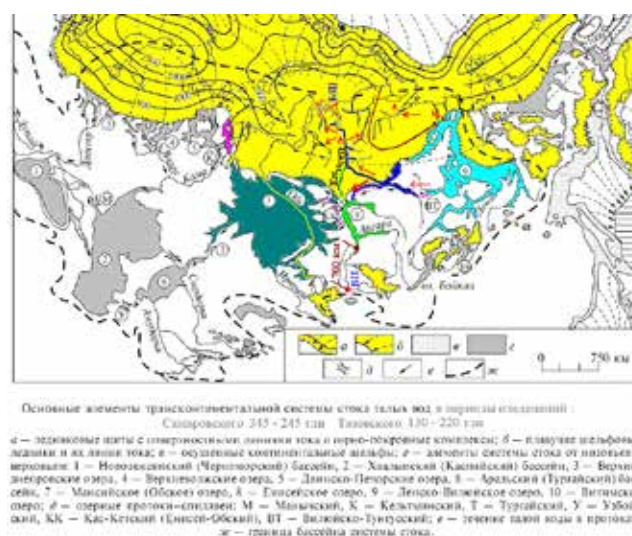


Рисунок 15. Положение ледника и подпорных водоемов в период Сартанского Оледенения

Figure 15. The position of the glacier and retaining reservoirs during the Sartan Glaciation

Таблица 3. Факторные нагрузки и собственные векторы факторного анализа /
Table 3. Factor loads and eigenvectors of factor analysis

		ФактНагр								
		реал.	накопл.	LD	LA	SG	BG	RG	GT	WT
1	Ev/Fact	0.675	0.675	-0.172	-0.091	0.468	0.499	0.060	0.282	0.282
2	Ev/Fact	0.185	0.861	-0.196	-0.167	-0.312	0.094	0.889	0.749	0.749
3	Ev/Fact	0.115	0.976	-0.184	-0.159	-0.184	0.240	-0.346	0.215	0.215
4	Ev/Fact	0.024	1.000	-0.897	0.005	-0.204	-0.223	-0.191	-0.247	-0.247
5	Ev/Fact	0.000	1.000	-0.087	0.328	-0.230	0.778	-0.060	-0.337	-0.337
6	Ev/Fact	0.000	1.000	0.266	0.240	-0.707	-0.020	-0.131	0.086	0.086
7	Ev/Fact	0.000	1.000	-0.124	0.879	0.236	-0.171	0.172	0.314	0.314



Рисунок 16. Положение подпорных водоемов в период 130-0 тысяч лет назад. Обозначения: Красный фон – затопление территории Евразии при уровне моря в 100 м; Линии – Синяя – Палео-русла рек до изобаты 100 м; Желтая + Зеленая – протяженность подпорных водоемов в начале и конце Ермаковского Оледенения (70 – 12 тысяч лет назад); Черная – Палео-русла Лены; Фиолетовые круги – объединение гидрографии рек Северо – Сибирской Низменности во время Казанцевской /Бореальной/ (~ 128 тысяч лет назад) и Каргинской (~ 40 тысяч лет назад) трансгрессий (желтая штриховка); Зеленая линия – прибрежный прямой путь из Енисея в Колыму

Figure 16. The position of retaining reservoirs in the period 130-0 thousands years ago. Designations: Red background – flooding of the territory of Eurasia at sea level of 100 m; Lines – Blue – Paleo-riverbeds up to 100 m; Yellow + Green – the length of retaining reservoirs at the beginning and end of the Ermakov Glaciation (70-12 thousands of years ago); Black – Paleo-Lena riverbeds; Purple circles – unification of the hydrography of the rivers of the North Siberian Lowland during the Kazantsev/ Boreal/ (~ 128 thousands of years ago) and Karginsky (~ 40 thousands of years ago) transgressions (yellow hatching); Green line – the coastal direct route from the Yenisei to the Kolyma

поэтому ниже приведем только те аспекты, которые относятся к сибирскому осетру.

На рисунке 16 и на его детализации для сектора «Урал-Таймыр» (рис. 17) показана основная картина геологических событий. Начнем анализ с Казанцевской (Бореальной) (~ 125 тысяч лет назад) трансгрессии (рис. 14). Если мы сравним затопленные морем территории с потенциально возможными, при высотах в 100 м над современным уровнем моря (рис. 16), то увидим – в долине Лены не было

трансгрессии. Такое положение дел обусловлено тем фактом, что сток Лены был отличен от современного и находился на высотах от 100 до 130 м и происходил по руслам р. Оленека (Оленекский залив) и р. Уэла (Анабарский залив). К месту отметить следующий факт [8] – «в р. Хатанга осетр бывает только в устье и не каждый год», что полностью подтверждает факт миграции ленского осетра в побережье моря Лаптевых.

Современный сток Лены образовался в период Сартанского оледенения, позже 23 тысяч лет назад. В ее долине был огромный, даже не подпорный, запрудный водоем – Ленское озеро (рис. 16), площадь не менее пяти Байкалов, что в принципе должно наделять ленского осетра параметрами байкальского – т.е. размерами и весом. Однако этого не наблюдается, за исключением того факта, что в Лене есть как узко/длиннорылый, так и тупорылый осетр [7].

Прорыв Ленской трубы и сброс Ленского озера представлял собой аналог байкальского Мегацунами, в результате которого ихтиофауна распределилась в побережье морей Лаптевых и Восточно-Сибирского. По всей вероятности, в этом заключен факт морфометри-



Рисунок 17. Детализация границ геологических событий в секторе Голарктики «Урал – Таймыр» в период 50-5 тысяч лет назад

Figure 17. Detailing the boundaries of geological events in the Ural-Taimyr sector of the Holarctic in the period 50-5 thousands of years ago

ческого сходства байкальского и колымского осетров [5].

Однако прорыв Ленской трубы – это второе Мегацунами на Лене, первое было еще в период стока Байкала в Лену (рис. 16), которое произошло ~1000-800 тысяч лет назад [17]. Здесь можно указать тот факт, что в то время ленский и байкальские осетры различались гораздо меньше, чем в настоящее время.

Прежде чем возвращаться к Байкалу, следует упомянуть еще об одном геологическом событии, происшедшем между 0.5 Ма и 0.128 Ма (128 т тысяч лет назад), реализованном как минимум два раза на перетоке из Ленского озера в Енисей и далее – в Обь и в дальнейшем в Байкал (рис. 15) [3; 4].

Это подтверждается тем фактом, что карская (ленская) ряпушка нерестится, в отличие от туруханской, ниже устья Нижней Тунгуски – она попала в Енисей этим путем и в меньшей мере – во времена Казанцевской трансгрессии, как это сообщает [16]. Енисейский муксун наиболее близок к ленскому.

Кроме вышеупомянутого Мегацунами на Лене, на Байкале было еще два Мегацунами в периоды 128 и 12 тысяч лет назад, но направленные уже в Енисей [17]. Мегацунами периода 128 тысяч лет назад в совокупности с Казанцевской (~ 125 тысяч лет назад) транс-

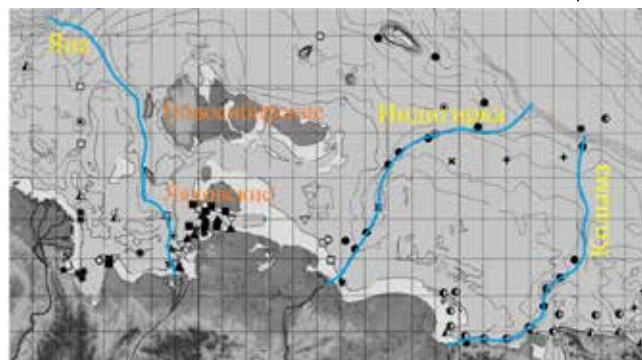


Рисунок 18. Палеодолины рек Яны, Индигирки и Колымы [11]

Figure 18. Paleodolines of the Yana, Indigirka and Kolyma rivers [11]

грессией обеспечило обмен байкальского осетра с енисейским и обским.

Последствия байкальского Мегацунами периода 12 тысяч лет назад легко оценить, обратившись к рисунку 17, представляющему собой детализацию границ геологических событий в секторе Голарктики «Урал-Таймыр» в период 50-5 тысяч лет назад. Здесь уже основное воздействие Байкал произвел на Енисей, ибо ~ 12 тысяч лет назад произошло разделение подпороного водоема на обской и енисейский.



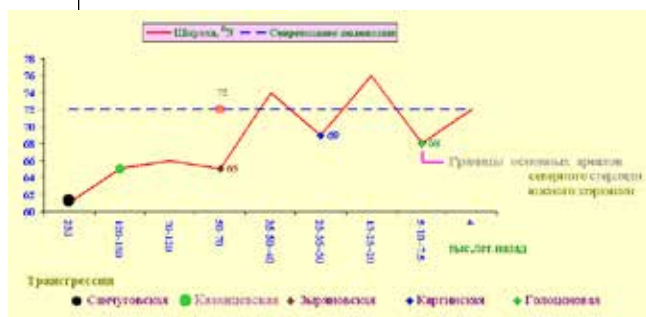


Рисунок 19. Динамика положение береговой линии (°N в градусах северной широты) во время морских трансгрессий

Figure 19. Dynamics of the position of the coastline (°N in degrees of north latitude) during marine transgressions

Итак, анализ особенностей геологической эволюции убедительно говорит о том, что на протяжении последних 700 (500)-12 тысяч лет назад неоднократно образовывались связанные водные пространства, в которых происходили взаимоинвазии различных элементов популяционного континуума сибирского осетра и обмен генов между ними.

Очень важным вопросом, проясняющим ряд аспектов кластеризации – пять водоемов, исследованных в плане генетических особенностей в работе [1], распадаются на два непересекающихся кластера – «Колыма» и «Обь-Енисей-Байкал-Лена». Такая ситуация возможна, в соответствии с локализацией палеодолин Колымы, Индигирки и Лены

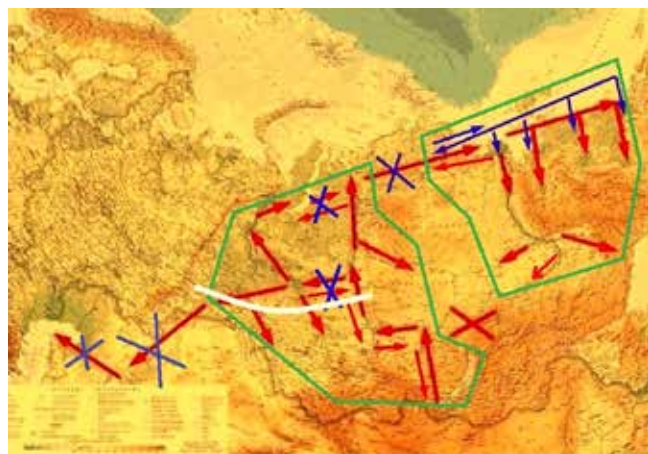


Рисунок 20. Структура кластеров сибирского осетра позже 130 тысяч лет назад. **Обозначения:** красные стрелки – обмен в период 700 (500?) – 12 тысяч лет назад; синие кресты – отсутствие обмена; синие стрелки – обмен позже 12 тысяч лет назад; белая линия – положение берега моря в Санчуговскую трансгрессию

Figure 20. The structure of clusters of Siberian sturgeon later 130 thousand years ago. **Notation:** red arrows – exchange in the period 700 (500?) – 12 thousand years ago; blue crosses – lack of exchange; blue arrows – exchange later than 12 thousand years ago; white line – the position of the seashore in the Sanchugov transgression

(рис. 18). На рисунке отчетливо видно их расположение с востока и запада Новосибирских и Ляховских островов. Это несомненно затрудняло обмен ихтиофауной в геологическом прошлом.

Закончить анализ элементов популяционных континуумов сибирского осетра имеет смысл путем если не разрешения, то хотя бы постановки, пожалуй, основного вопроса, приводящего к коллизии между ленским, енисейским и байкальским осетрами. Согласно существующей идеологии, байкальский осетр произошел от ленского в период не позже 700 (500) тысяч лет назад (рис. 13) [13], тогда почему такие разительные различия в весовых и размерных показателях, которые многие исследователи сводят к «норме реакции» на уровень корма – в Байкале больше корма и осетр там больше. Здесь стоит возразить, в Лене, в отличие от Енисея, не настолько уж меньше корма, об этом говорят как уловы сиговых [10] – «... стадо ленского муксуна было вторым по обилию после обского», так и высказывание Ф.Н. Кирилова [7] о поимке осетра весом 59 кг в 1937 году.

Этот аргумент говорит о том, что в Лене встречаются носители если не байкальских зигот, то, по крайней мере, енисейского полупроходного осетра.

Кроме того, у енисейского полупроходного осетра самое меньшее число жаберных тычинок (рис. 11) и, по этому показателю, именно он, а не байкальский, должен переходить на корм рыбой, чего в действительности еще не зарегистрировано.

Наиболее вероятная причина заключена в повышенной трате энергии на нерестовую анадромия, протяженность которой порядка 1500 км [12].

Одним из возможных ответов, ни в коей мере не претендующих на исчерпываемость, может служить анализ положения береговой линии моря во время трансгрессий (рис. 19). В период ~ 250 тысяч лет назад в Западной Сибири была самая известная по мощности Санчуговская Трансгрессия, берег моря был выше устья Подкаменной Тунгуски – Осиновский Порог (рис. 20). В этот момент вполне вероятно обратная инвазия крупного обского осетра в Енисей и Байкал.

Анализ результатов генетических исследований, проясняющих вышеизложенные в работе факты, приводится в 3 части исследования.

Продолжение следует

ЛИТЕРАТУРА И ИСТОЧНИКИ

- Барминцева А.Е., Мюге Н.С. Природный генетический полиморфизм и филогеография сибирского осетра *Acipenser baerii* Brandt, 1869 // Генетика. 2017. том 53. № 3. с. 345-355.
- Гайденок Н.Д. Особенности геологической эволюции полупроходной ихтиофауны сибирских рек // Рыбное хозяйство. 2020. № 4. С 16-25.

3. Гросвальд М.Г. Евразийские гидросферные катастрофы и оледенение Арктики. М.: Науч. мир. 1999. 120 с.
4. Еникеев Ф.И. Плейстоценовые оледенения восточного Забайкалья и юго-востока Средней Сибири // Геоморфология. 2009. Т. 2. С. 33-49. <https://doi.org/10.15356/0435-4281-2009-2-33-4>
5. Егоров А.Г. Байкальский осетр / А.Г. Егоров. – Улан-Удэ: Типография Министерства культуры БурАССР. 1961. с. 11
6. Заделенов В.А., Курбатский А.А. Оценка размерно-весовой и возрастной структуры популяции сибирского осетра бассейна Енисея (2006-2009 гг.) // Вестник КрасГАУ. 2009. № 6. С. 41-53.
7. Кириллов Ф.Н. Исследование ихтиофауны Якутии // Фундаментальные исследования. Биологические науки. Новосибирск: Наука. 1977. С.77-79.
8. Кривошапкин М. Ф. Енисейский округ и его жизнь – С.-Петербург: издание Императорского Русского географического общества, на издании В.А. Кокорева. 1865. 650 с.
9. Михалев Ю.В. К биологии и регулированию промысла проходного осетра р. Енисей // Труды Красноярского отд. СибНИИРХ. 1967. т.9. С. 348-361.
10. Москаленко Б.К. Биологические основы эксплуатации и воспроизводства сиговых рыб Обского бассейна // Труды Обь-Тазовского отделения ВНИОРХ. Нов. серия. Тюмень: Тюменское книжное изд-во. 1958. Т.1. 252 с.
11. Николаева Н.А., Деркачев А.Н., Дударев О.В. Особенности минерального состава осадков шельфа восточной части моря Лаптевых и Восточно-Сибирского // Океанология. 2013. Т.53. № 4. С. 529-538. doi: 10.7868/S0030157413040084.
12. Подлесный А.В. Осетр (*Acipenser baeri stenorrhynchus* a. Nikolski) р. Енисей // Вопросы ихтиологии. 1955. вып. 4 С. 21-40.
13. Рубан Г.И. Сибирский осетр. – М. ВНИРО. 1999. 232 с.
14. Стрелков С.А. Развитие береговой линии арктических морей СССР в четвертичном периоде – М.: Наука. 1961. 336 с.
15. Свиричев Ю.М., Пасеков В.П. Основы математической генетики. – М.: Наука. 1982. 512 с.
16. Устюгов А.Ф. О происхождении двух экологических форм сибирской ряпушки *Coregonus albula sardinella* (Val.) бассейна реки Енисей // Вопросы ихтиологии. 1976. С. 773-783
17. Arzhannikov S.G., Ivanov A.V., Arzhannikova A.V., Demonerova E.I., Jansen J.D., Preusser F., Kamenetsky V.S., Kamenetsky M.B. (2018). Catastrophic events in the Quaternary outflow history of Lake Baikal // Earth-Science Reviews. v. 177. Pp. 76-113

REFERENCES AND SOURCES

1. Barmintseva A.E., Muge N.S. Primordial genetic polymorphism and phylogeography of the Siberian *Acipenser baerii* Brandt, 1869 // Genetics. 2017. Vol. 53. No. 3. Pp. 345-355.
2. Gaidenok N.D. Features of the geological evolution of the semi-aquatic fauna of Siberian rivers // Fisheries. 2020. No. 4. Pp. 16-25.
3. Grosvald M.G. Eurasian hydrospheric catastrophes and Arctic glaciation. M.: Scientific world. 1999. 120 p.
4. Enikeev F.I. Pleistocene glaciations of the Eastern Transbaikalia and the southeast of Central Siberia // Geomorphology. 2009. Vol. 2. Pp. 33-49. <https://doi.org/10.15356/0435-4281-2009-2-33-4>.

5. Egorov A.G. Baikal sturgeon / A.G. Egorov. – Ulan-Ude: Typography of the Ministry of Culture of the BURASSR. 1961. p. 11.
6. Zadelenov V.A., Kurbatsky A.A. Assessment of the size-weight and age structure of the Siberian sturgeon population of the Yenisei basin (2006-2009) // Bulletin of KrasGAU. 2009. No. 6. Pp. 41-53.
7. Kirillov F.N. The study of the ichthyofauna of Yakutia // Fundamental research. Biological sciences. Novosibirsk: Nauka. 1977. Pp.77-79.
8. Krivoshepkin M. F. The Yenisei District and its Life – St. Petersburg: Publication of the Imperial Russian Geographical Society, dependent on V.A. Kokorev. 1865. 650 p.
9. Mikhalev Yu.V. On biology and regulation of fishing of the passing sturgeon R. Yenisei // Proceedings of the Krasnoyarsk Department. SibNIIRH. 1967. Vol.9. Pp. 348-361.
10. Moskalenko B.K. Biological bases of exploitation and reproduction of whitefish of the Ob basin // Proceedings of the



Ob department of VNIORH. Nov. series. Tyumen: Tyumen Book Publishing House. 1958. Vol.1. 252 p.

11. Nikolaeva N.A., Derkachev A.N., Dudarev O.V. Isolation of the global community of the Osad-kovel part of the Laptev Sea and the East Siberian // Ecology. 2013. Vol.53. No. 4. Pp. 529-538. doi: 10.7868/S0030157413040084.
12. Podlesny A.V. Sturgeon (*Acipenser baeri stenorrhynchus* a. Nikolski) of the Yenisei River // Questions of biology. 1955. No. 4, Pp. 21-40.
13. Ruban G.I. Siberian sturgeon. – М. ВНИРО. 1999. 232 p.
14. Strelkov S.A. The development of the coastline of the Arctic seas of the USSR in the Quaternary period – М.: Nauka. 1961. 336 p.
15. Svirezhev Yu.M., Pasekov V.P. Fundamentals of mathematical genetics. – М.: Nauka. 1982. 512 p.
16. Ustyugov A.F. On the origin of two ecological Siberian forms of whitefish *Albula sardinella* (Val.) of the Yenisei River basin // Questions of ichthyology. 1976. Pp. 773-783.
17. Arzhannikov S.G., Ivanov A.V., Arzhannikova A.V., Demonerova E.I., Jansen J.D., Preisser F., Kamenetsky V.S., Kamenetsky M.B. (2018). Catastrophic events in the history of the quaternary runoff of Lake Baikal // Scientific reviews of the Earth. Vol. 177. Pp. 76-113.

Материал поступил в редакцию / Received 07.06.2023
Принят к публикации / Accepted for publication 25.08.2023