



## Демография, таксономия, генетика модели енисейского осетра. 20 лет спустя.

### Часть 3. Митотипический полиморфизм сибирского осетра

<https://doi.org/10.36038/0131-6184-2025-4-86-97>  
EDN: NTWCGS

Научная статья УДК 577.472

**Гайденок Николай Дмитриевич** – доктор биологических наук, профессор, профессор кафедры «Природооустройство», Институт землеустройства, кадастров и природооустройства ФГБОУ ВО «Красноярский государственный аграрный университет», Красноярск, Россия  
*E-mail:* ndgay@mail.ru

**Пережилин Александр Иванович** – кандидат биологических наук, доцент, доцент кафедры «Природооустройство», Институт землеустройства, кадастров и природооустройства ФГБОУ ВО «Красноярский государственный аграрный университет», Красноярск, Россия  
*E-mail:* alexpr\_1982@mail.ru

#### Адрес :

1. Институт землеустройства, кадастров и природооустройства ФГБОУ ВО «Красноярский государственный аграрный университет» – Россия, 660041, г. Красноярск, пр. Свободный, 70

**Аннотация.** На основе результатов факторного анализа морфометрических признаков и митообъектов, рассмотрена семантическая интерпретация взаимодействия ядерного /менделеевская генетика/ и цитоплазматического /митообъектный состав/ геномов в виде в виде таблицы взаимодействия носителей гаплотипов русского и *baerii-iike* осетров. Построены регрессионные зависимости «вес – гаплообъектный состав», митообъектные и генные волны по выборкам различных водоемов Сибири от Оби до Колымы. Отмечено выполнение зависимостей с детерминацией порядка 0.9.

**Ключевые слова:** обской, иртышский, енисейский амурский осетр, чебаши, генотип, фенотип, митообъект, гаплотип, гаплогруппа, *baerii-iike*, факторный анализ, морфометрические признаки, митообъектные волны, ядерный, цитоплазматический геном, кумулятивная полимерия

**Для цитирования:** Гайденок Н.Д., Пережидин А.И. Демография, таксономия, генетика модели енисейского осетра. 20 лет спустя. Часть 3. Митотипический полиморфизм сибирского осетра // Рыбное хозяйство. 2025. № 4. С. 86-97. <https://doi.org/10.36038/0131-6184-2025-4-86-97>

#### DEMOGRAPHY, TAXONOMY, GENETICS MODEL OF THE YENISEI STURGEON – 20 YEARS LATER. PART 2. MITOTYPIC POLYMORPHISM

**Nikolay D. Gaidenok** – Doctor of Biological Sciences, Professor, Professor of the Department of Environmental Management, Institute of Land Management, Cadastre and Environmental Management, Krasnoyarsk State Agrarian University, Krasnoyarsk, Russia

**Alexander I. Perezhilin** – Candidate of Biological Sciences, Associate Professor, Associate Professor of the Department of Environmental Management, Institute of Land Management, Cadastre and Environmental Management, Krasnoyarsk State Agrarian University, Krasnoyarsk, Russia

#### Address:

1. Institute of Land Management, Cadastre and Environmental Management, Krasnoyarsk State Agrarian University – Russia, 660041, Krasnoyarsk, Svobodny Ave. 70

**Annotation.** Based on the results of factor analysis of morphometric features and mito-objects, a semantic interpretation of the interaction of nuclear/Mendelian genetics/and cytoplasmic/mito-object composition/genomes in the form of a table of interaction of carriers of haplotypes of Russian and baerii-iike sturgeons is considered. Regression relationships “weight – haplobjekt composition,” mitobject and gene waves for samples of various reservoirs of Siberia from the Ob to Kolyma are built. Execution of dependencies with determination of order 0.9 was noted.

**Keywords:** Ob, Irtysh, Yenisei Amur sturgeon, Chelbash, genotype, phenotype, mitoobject, haplotype, haplogroup, factor analysis, morphometric features, mitoobject waves, nuclear, cytoplasmotic genome, cumulative polymerization

**For citation:** Gaidenok N.D, Perezhilin A.I. (2025). Demography, taxonomy, genetics model of the Yenisei sturgeon. 20 years later. Part 3. Mitotypic polymorphism // Fisheries. No. 4. Pp. 86-97. <https://doi.org/10.36038/0131-6184-2025-4-86-97>

Рисунки и таблица – авторские / The drawings and table were made by the author

## ВВЕДЕНИЕ

В двух предыдущих частях исследования были рассмотрены преимущественно динамики возрастной структуры, морфометрический полиморфизм енисейского осетра (ЕО) и элементы менделеевской (хромосомной) генетики (наследственности) в виде регламента фенотипов. При этом, основные идеи менделеевской генетики, используемой в предыдущих шагах исследования, сведены к следующему конструктивному правилу – в качестве биаллельного (первые этапы) гена рассматривается комплекс, состоящий из многих элементов, число которых предполагается достаточным для описания выделенных фенотипических признаков (рис. 10) [3].

На первых шагах исследования митотипные результаты были необходимы только для подтверждения наличия обских, ленских и/или байкальских митотипов у осетра Енисея. Но, когда стали просматриваться градиенты митотипов, подобные классическим генным волнам [9], то задача исследования получила вектор в этом направлении. Тем более, что на основе генных волн оказалось возможным объяснить проблемы дифференциации различных популяций сибирского осетра, отмеченные в работе [2].

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Данный, третий шаг исследований ЕО посвящен описанию его митохондриального (митотипного) полиморфизма на основе результатов Н.И. Базелюк, В.Я. Бирштейна, А.Е. Барминцевой, Н.С. Мюге, М.А. Побединцевой, В.И. Трифонова. Параллельно вышеизложенному будут рассмотрены вопросы митохондриальной (цитоплазматической) наследственности и особенностям ее взаимодействия с хромосомной – взаимодействию ядерного генома и цитоплазматического генома или взаимоотношению ядерной и цитоплазматической наследственности. Иначе говоря, иллюстрации того, в какой мере митотипы являются отражением (индикаторами) превращений в ядерной ДНК.

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

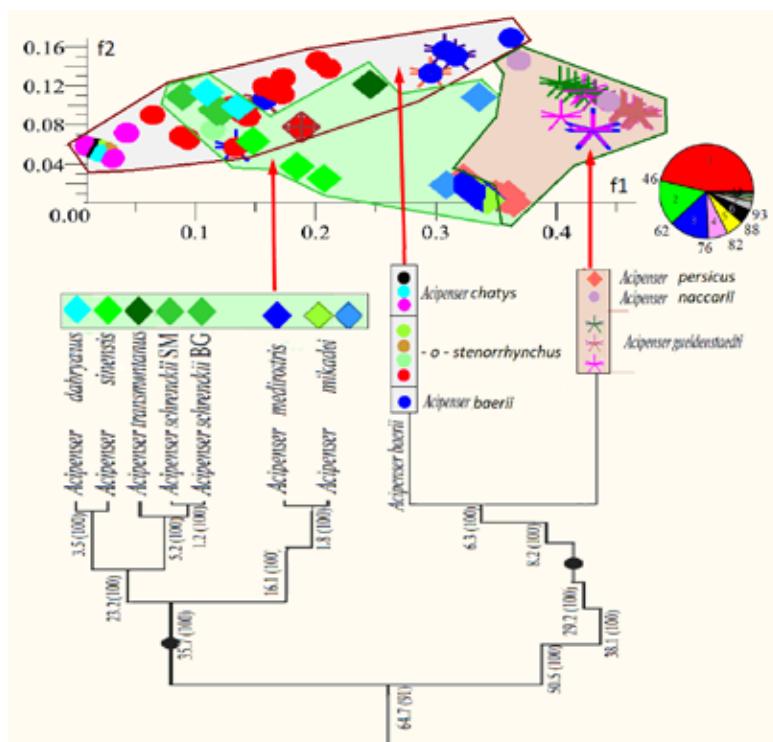
Прежде чем переходить к анализу результатов исследований указанных авторов, в плане полезности исследований митотипов при дифференциации осетров различных водоемов, необходимо сделать замечания по поводу гаплотипного (митохондриального) полиморфизма. Особенно в плане его истории – возникновения и развития.

Основным стимулом развития данного направления исследований явилась необходимость



**Рисунок 29.** Амурский, енисейский, байкальский осетр

**Figure 29.** Amur, Yenisei, and Baikal sturgeon



**Рисунок 30.** Результаты факторного анализа морфометрических данных (проекция двух главных факторов) и фрагмент филогенетического дерева [11]

**Figure 30.** Results of factor analysis of morphometric data (projection of two main factors) and a fragment of the phylogenetic tree [11]

мость корректной дифференциации различных видов осетровых. Инициаторами здесь были осетроводство (избежание инбридинга) и таможня. Для таможни митотипы служат полным аналогом отпечатков пальцев в криминалистике. Именно в таможне США было стимулирование обнаружения гаплотипа «баерii-like» (БЛ) в Каспийском море. Истинной причиной появления гаплотипа БЛ было скрытое цивилизованное эмбарго в период «вхождения России в западную экономику» на пути импорта каспийской (российской) икры в США – во время генной экспертизы в двух тоннах каспийской икры был обнаружен отличный от русского осетра гаплотип. Это привело к банальной порче продукции.

Вот как эти события описывает В.П Иванов [5; 15]: «Икра сибирского осетра по ряду биохимических показателей похожа на икру русского осетра. В связи с этим в 2001 г. американские эксперты СИТЕС предъявили российским экспортёрам претензии о том, что они поставляют икру запрещенного к импорту сибирского осетра под видом продукции русского осетра с Волги. ... что грозило запретом экспорта чер-

ной икры из России и большими санкциями за нарушение правил международной торговли продукцией диких животных»

Впоследствии, в силу изложенной выше ситуации, основным направлением митотипных исследований была детерминация митообъектов, позволяющих дифференцировать виды осетровых именно таможенному контролю США и ЕС, ибо в пределах России однозначно известно из какого водоема берутся осетровые, как для икорного экспорта, так и для искусственного воспроизводства.

Трагичность такого тренда заключается в том, что все ищут различия, но никто не ищет общность. Действительно, существует множество генеалогических деревьев, построенных на различиях в митотипах, но нет деревьев, построенных на содержании общих митотипов – в выборке осетра конкретного водоема из планетарного сектора имеется следующее процентное содержание анализируемого набора митотипов, что позволило бы более четко проследить степень преемственности и родства видов осетров.

Фрагмент факторного анализа по морфометрическим признакам для практических всех видов осетров северного полушария Планеты (рис. 30).

Однако существующий на настоящее время как уровень развития, так и характер направленности митотипных исследований сибирского осетра полностью соответствует выше показанному тренду дифференциации в полной аналогии с использованием отпечатков пальцев в криминалистике.

Действительно, по мнению А.Е. Барминцевой [2] положение дел характеризуется следующим: «За последнее время значительно расширилась база генетических образцов сибирского осетра и стерляди из Енисея, а, соответственно, и обнаружили много новых митохондриальных гаплотипов, как свойственных только енисейской группе осетров, так и общих предковых гаплотипов. Подтверждено, что, в отличие от енисейской стерляди, которая дифференцируется как от европейской, так и от обско-иртышской со 100% вероятностью, сибирский осетр Енисея ни по митохондриальным, ни по ядерным маркерам с такой большой вероятностью

не дифференцируется от других популяций сибирского осетра». И далее цитируемый автор предлагает проводить уже сравнение, но не отдельных экземпляров, а выборок водоемов по статистическим критериям согласия – Колмогорова-Смирнова или  $\chi^2$ .

Здесь необходимо отметить тот факт, что сравнение выборок водоемов по статистическим критериям согласия – Колмогорова-Смирнова для данных из работы [2] дает следующие результаты – табл. 1 – только в 37 % случаев не значимы различия «Енисей – Байкал». Однако, для ихтиологической практики данный факт может быть и приемлемым, ибо в ихтиологических оценках точность ошибок, например запасов, реально достигает 50 %.

Приведенная выше ситуация с сибирским осетром является просто эталонной для менделеевской генетики, где имеется не одно, строго фиксированное, значение, а распределение вероятностей, отражаемое таблицей Пеннетта. Примером сему служит рисунок 11 из части 1 [3], где показано три весовых распределения различных морфотипов сибирского осетра. Причем, наиболее типичным фенотипом и генотипом является гетерозигота, обеспечивающая все три фенотипа.

Данная ситуация полностью аналогична существованию лагранжевой и квантовой механик – в первой имеется одно значение, а во второй – распределение вероятностей.

Однако здесь нет упоминания о проведении в рамках единой программы исследова-

ний, направленных на обнаружении общности митотипов осетровых различных водоемов, а именно – исследования одной школой хотя бы осетра на пространстве от Понта до Сахалина. Поэтому по-прежнему еще остаются различные, никаким образом, кроме коррелятивного, несравнимые меж собой по сигнатурам наборы митотипов различных водоемов.

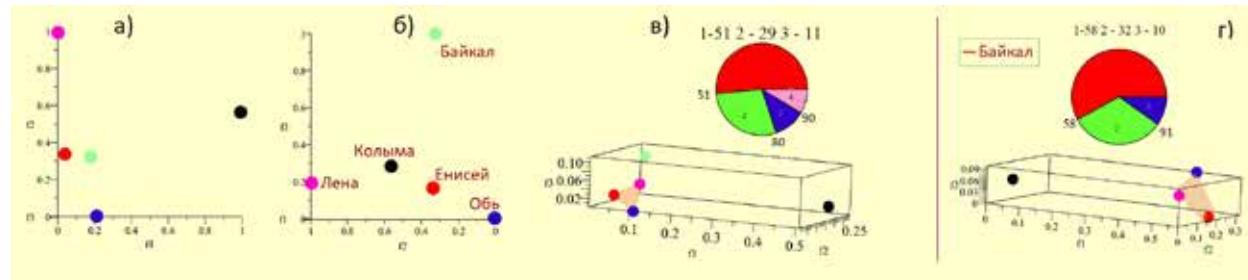
Трагичность данного положения дел усугубляется теми обстоятельствами, что классиками ихтиологии уже давно, на основании морфометрического анализа, показана общность (близость локализации во многомерном пространстве признаков) сибирских осетров (сектор Енисей – Лена без Байкала) и амурских (рис. 29) [7], которые по митотипам разительно отличаются друг от друга (рис. 30) [11; 18].

Данные существенные различия между осетрами, полученные в работах [11; 18], можно объяснить, пожалуй, только одним – это, отмеченные выше, требования таможенного управления США для предотвращения импорта российской икры. Ибо, как это показано ниже, построены регрессионные зависимости между весом осетров и митообъектным составом выборок сибирского осетра сектора «Обь – Лена» [8], обладающие высокой степенью детерминации (рис. 32, 33, 38, 41).

Кроме того, вышеупомянутая общность подтверждается результатами факторного анализа морфометрических данных по шести классическим меристическим показателям – число лучей в спинном и анальном плавниках, число спинных, боковых и брюшных жучек, число жаберных тычинок, дополненных пластическими показателями – окраска (о ее валидности написано в [4]), тангенс наклона хвостового плавника (определяет один из критериев различия осетра и чебыша Енисея), пропорции рыла (профильную и плановую) длине головы – различия байкальского (селенгинского) и амурского осетров [7], про-

**Таблица 1.** Значимость различий, в % случаев  
**Table 1.** Significance of differences, in % Cases

	Ob	En	Ln	Bk	Kl
Ob	0	86.7	97.2	94.6	84.2
En	86.7	0	87.3	63.0	87.7
Ln	97.2	87.3	0	99.1	90.3
Bk	94.6	63.0	99.1	0	85.8
Kl	84.2	87.7	90.3	85.8	0



**Рисунок 31.** Факторный анализ данных [2]

**Figure 31.** Factor analysis of data [2]

екция  $H_{max}$  в длине Смита (определяет «прогонистость» – одно из различий персидского и русского осетра Каспия) (рис. 30).

По главному фактору  $f_1$  на рисунке 30 сибирский осетр Заобья и тихоокеанская ветвь осетров практически не дифференцируются, в отличии от понто-каспийской атлантической ветви осетра, которая имеет пересечение как с обским осетром, так и с тихоокеанской.

И действительно, по данным работы [2], даже посредством использования факторного анализа популяции сибирского осетра реально не только не дифференцируются, но еще сближаются самым неожиданным образом (рис. 31.а), где морфометрически различные енисейский полупроходной и береговой байкальский осетры оказываются наиболее близкими по двум первым факторам, определяющих 80% дисперсии. По третьему фактору, объясняющему всего 11% дисперсии, наиболее близкими являются Лена, Колыма, Обь и Енисей. Байкал в то же время по данному фактору наиболее удален от остальных. Подобно тому как по первому фактору Колыма наиболее удалена от остальных.

Выше изложенное по сути дела находит свое подтверждение в выводе № 4 диссертационной работы [2]: «4. Выявленная значимая генетическая дифференциация между популяциями сибирского осетра не соответствует ранее принятому делению этого вида на популяции (подвиды). Популяции рек Лена, Обь, Колыма четко отличаются друг от друга как по митохондриальным, так и по ядерным

маркерам, генетическая дифференциация популяций из озера Байкал и реки Енисей не выявлена». Что также показано в табл. 1.

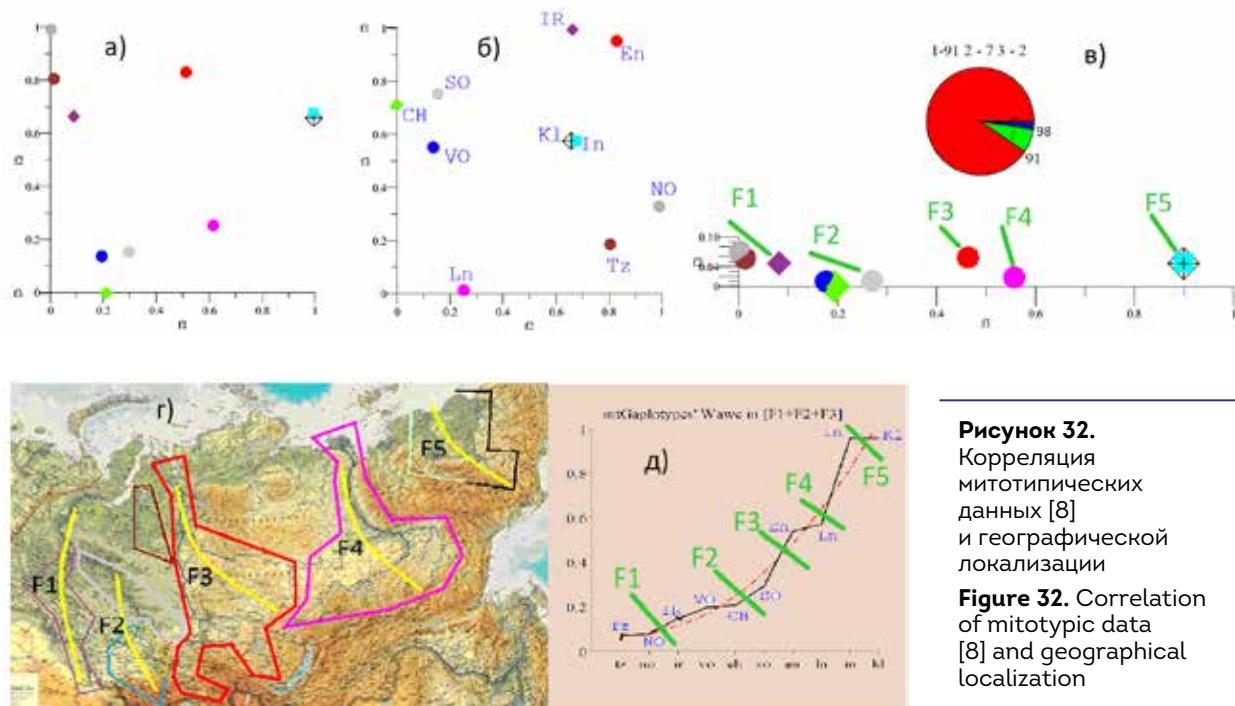
Не выявлена, потому что в Енисее много тупорылых осетров, которые есть в Каспии, Оби и Байкале.

Удаление Байкала из анализа не только совершенно не меняет геометрию локализации точек, но и наоборот – более ярко показывает линейную зависимость факторов и, как следствие, гаплотипов Лены, Оби и Енисея в обоих случаях (рис. 31.г). Что означает возможность выражения фактора  $f_3$  через факторы  $f_2$  и  $f_1$ . Также в первом случае наблюдается отдаление Байкала от Лены, Оби и Енисея по фактору  $f_3$ .

Вышеизложенное положение дел, пожалуй, можно объяснить пионерским характером работы – она действительно является первой в детальном исследовании сибирского осетра, обусловившим как неадекватный выбор праймеров (маркеров), так и неполный отбор проб, соответствующих различным зиготам.

Несколько иное положение дел с митогруппами наблюдается по результатам работы [2] (рис. 32). Несмотря на то, что, к сожалению, в данной работе не рассмотрен Байкал, зато здесь более четкая зависимость распределения водоемов от факторов.

Действительно, если в работе [2] 90% дисперсии достигается по двум факторам  $f_1+f_2$  при отсутствии Байкала (рис. 31.г) и по трем факторам  $f_1+f_2+f_3$  при его учете (рис. 31.в), то здесь имеем 91% уже только по первому фактору  $f_1$  (рис. 32.в).



**Рисунок 32.**  
Корреляция  
митотипических  
данных [8]  
и географической  
локализации

**Figure 32.** Correlation  
of mitotypic data  
[8] and geographical  
localization

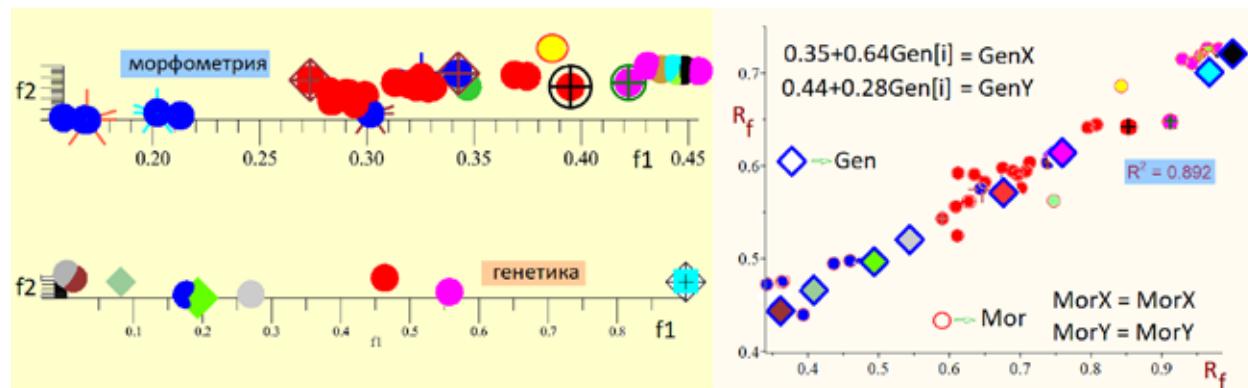


Рисунок 33. Корреляция митотипических [8] и морфометрических данных

Figure 33. Correlation of mitotypic [8] and morphometric data

Далее, если сравнить результаты факторного анализа данных (рис. 32) [8] и морфометрии (рис. 33), которые в сравнительном плане показаны на рисунке 33.а, то получим следующую регрессионную зависимость между расстояниями в пространстве гаплогрупп и в пространстве морфо-показателей с очень высоким коэффициентом детерминации (рис. 33.б).

Прежде чем перейти к дальнейшему анализу второй работы по исследованиям семантической интерпретации взаимодействия ядерного (менделеевская генетика) и цитоплазматического (митобъектный состав) геномов в виде взаимосвязи митогрупп (состава аллелей цитоплазматических генов) морфометрическими показателями (средний вес) сибирского осетра, необходимо, для пояснения тренда анализа, рассмотреть уже существующий аппарат анализа особенностей ядер-

ных генных волн (хромосомы) – «менделевская генетика» [9; 10].

Здесь стоит остановится на характере полученных регрессий. Чисто внешне взаимосвязь между гаплообъектами эквивалентна, в определенной степени эквивалентна соответствуя между таким показателем хиромантии как рисунок линий на руке, и тем же весом человека.

По сути дела, на данном шаге предпринята попытка проникнуть в малоизученную область взаимодействия митохондриального и ядерного геномов в виде установления коррелятивных аналогий. Основное отличие менделеевской (ядерной) генетики от митохондриальной заключается в следующих ключевых, но взаимоконкурирующих условиях:

- митохондрии передаются только по материнской линии без расщепления и скрещивания с отцовскими;

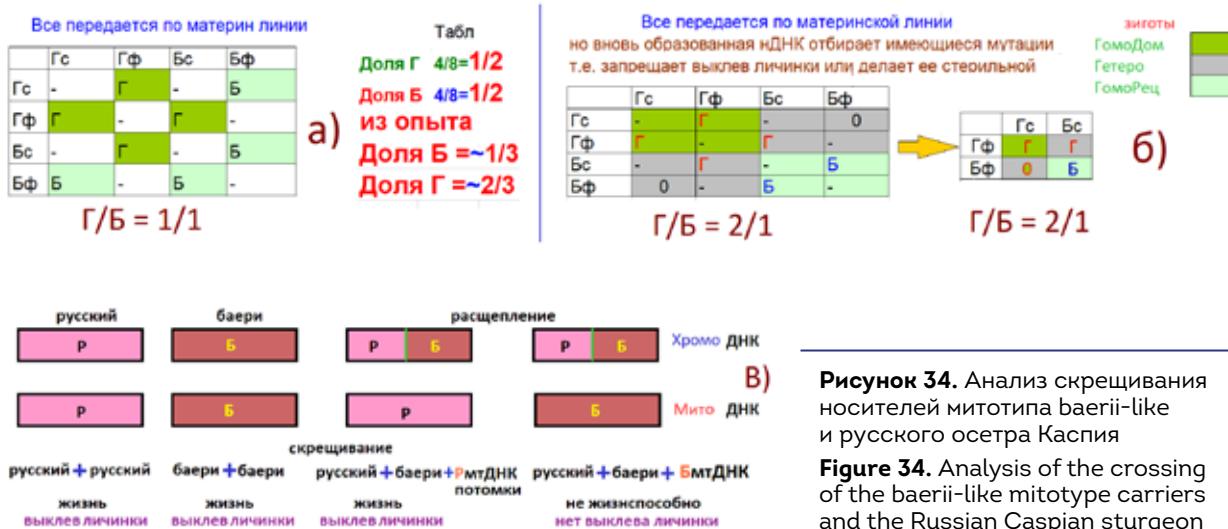


Рисунок 34. Анализ скрещивания носителей митотипа baerii-like и русского осетра Каспия

Figure 34. Analysis of the crossing of the baerii-like mitotype carriers and the Russian Caspian sturgeon



- изменения мтДНК возможны за счет мутаций с частотой  $10^{-8} : 10^{-6}$  на поколение;
- сохранение новой мутации (жизнеспособность новой зиготы) происходит под контролем ядерной ДНК.

Как правило, в среде митотипщиков и осетроводов рассматриваются только первые два пункта (их задача – детерминация сигнатуры митообъектов), третий им не актуален. Но при скрещивании особей именно он, третий пункт, играет доминирующую роль. Положение дел заключается в следующих особенностях скрещивания:

- пусть образована новая зигота, куда перешла материнская митохондрия;
- в результате скрещивания образуется новая ядерная ДНК, для которой материнская мтДНК, по отношению к новой, ядерной ДНК уже становится как формально, так и феноменологически, мутированной. И жизнеспособность новой зиготы со старой мтДНК определится соответственно ее новой ядерной ДНК (рис. 34.в).

В качестве примера рассмотрим оценку содержания митотипа БЛ аналога, соответствующего митотипу сибирского осетра у русского осетра Каспия, которая, по оценке ряда зарубежных [13] и отечественных [1] работ, находится на уровне  $\sim 30\%$ . Если бы все зиготы были жизнеспособны, независимо от взаимоотношения ядерной ДНК и митохондрии, то мы имели бы случай, показанный на рисунке 34.а, где соотношение митотипов равно 1/1 и содержания митотипа БЛ равно 50%. Это противоречит опытным данным.

В самом первом приближении не составляет противоречия с практикой случай, показанный на рисунке 34.б, где соотношение митотипов равно 2/1 и содержание митотипа БЛ равно 33%.

Прежде чем переходить к анализу формального описанию генных волн ядерной ДНК, не-

обходимо уточнить популяционные аспекты носителей митотипа *baerii-like* среди русского осетра Каспия.

Если судить по результатам работы [1], показывающих содержание БЛ у русского осетра в Волге и ее авандельте равным 40-60% в летнее время, то наиболее вероятным носителем БЛ будет не проходной (выход в море), а полупроходной (далее соловатоводной зоны не идет) озимый осетр, подобный сибирскому осетру и нерегистрируемый в исследованиях каспийских ихтиологов.

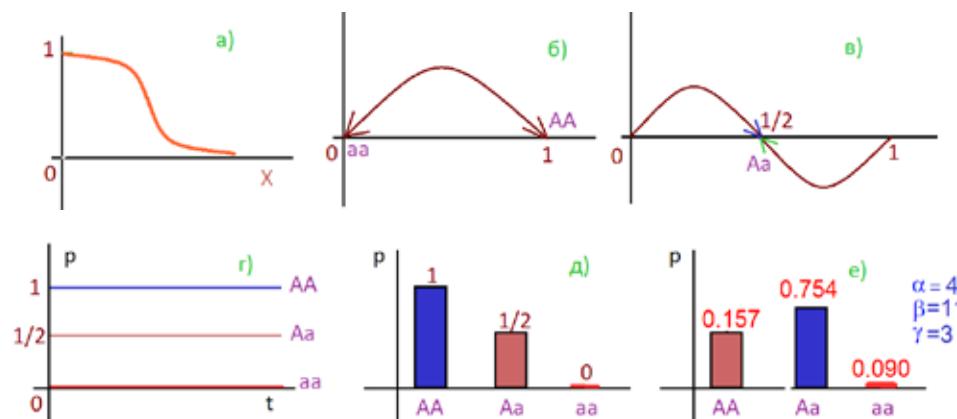
Рассмотрев важность менделеевской генетики в особенностях взаимодействия митохондриального и ядерного геномов на конкретном примере, перейдем к анализу формального описания генных волн ядерной ДНК. Их свойства помогут придать количественной стороне состава митогрупп смысла популяционной генетики.

Здесь имеется два периода исследований, которые условно можно разделить на до и после 1945 года. На первом этапе существуют три работы [6; 14; 17], которые вышли в 1937 году. В первых двух [6; 14] описывается частота распространения мутированного гена (без дифференцирования на цитоплазматические и ядерные) на основе уравнения Ферхольстад-Перла (логистическая популяция), дополненного диффузионным членом (1), где  $p$  – частота мутированного гена в популяции

$$\frac{\partial p}{\partial t} = D \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + mp(1-p), \quad (1)$$

Вообще говоря, посредством уравнения (1) может быть описано распространение произвольного признака организма в популяции, а не только генов определенной природы. Пример решения уравнения (1), представляющий фронт волны, показан на рисунке 35а.

В третьей работе [17] описывается динамика абсолютных численностей трех генотипов, образованная аллелями  $A$  и одного биаллель-



**Рисунок 35.**  
Динамика волн, соответствующих пп.1-4

**Figure 35.**  
The dynamics  
of the waves  
corresponding to  
paragraphs 1-4

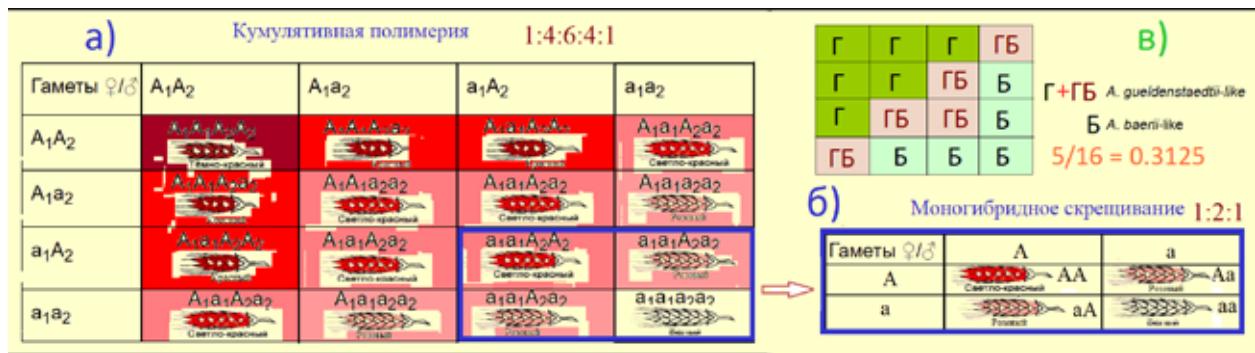


Рисунок 36. Таблица кумулятивной полимерии  $6/16 = 0.375$

Figure 36. Cumulative polymerization table  $6/16 = 0.375$

ного гена ядерной ДНК – «менделеевская генетика», основные моменты которой отражены в частотной форме в работе [9; 10].

Синтез идей исследований первого этапа в отечественной литературе представлен в работе Ю.М. Свиражева в 1987 г. [9], следуя которой рассмотрим популяцию организмов в некотором ареале, взаимодействие между которыми определяется одним биаллельным (состояния A и a) геном ядерной ДНК. Здесь, в случае панмиксии, имеем три генотипа – AA, Aa и aa, где AA и aa – доминирующая и рецессивная гомозиготы, Aa – гетерозигота. Обозначим долю содержания гамет A и a через  $p$  и  $q$ , а приспособленности (мультиплективные скорости роста) генотипов AA, Aa и aa через  $\alpha$ ,  $\beta$  и  $\gamma$ . Тогда для описания динамики генного взаимодействия, согласно [9], используется модель (2), реализацией которой будет фронт волны рисунка 35.а.

$$\frac{\partial p}{\partial t} = D \frac{\partial^2 p}{\partial x^2} + p(w_p - w), \quad (2)$$

где  $w_p = \alpha p + \beta q$ ;  $w = \alpha p^2 + 2\beta pq + \gamma q^2$ ;  $p + q = 1$ ;  $q = 1 - p$ ;

$D$  – коэффициент диффузии /показатель подвижности особей/

В модели (2) состояние популяции будет определяться функцией

$$F(p) = p(w_p - w) = p(1-p)[(\beta - \gamma) - (2\alpha - \beta - \gamma)],$$

Которая, в зависимости от величин  $\alpha$ ,  $\beta$  и  $\gamma$ , будет иметь три нулевых значения, соответствующих положениям устойчивости, где доминируют

1.  $\alpha \geq \beta \geq \gamma$  или  $\alpha \geq \beta > \gamma$   $p = 1$  – гомозигота AA (рис. 35.б, 2)

2.  $\alpha \leq \beta \geq \gamma - p = 1/2$  – гетерозигота Aa – полиморфизм (рис. 35.в, 2)

3.  $\alpha \leq \beta < \gamma$  или  $\alpha < \beta \leq \gamma - p = 0$  – гомозигота aa (рис. 35.б, 2)

4.  $\alpha < \beta > \gamma$  и  $\alpha > \gamma$  – будет три ненулевых состояния (рис. 35.е)

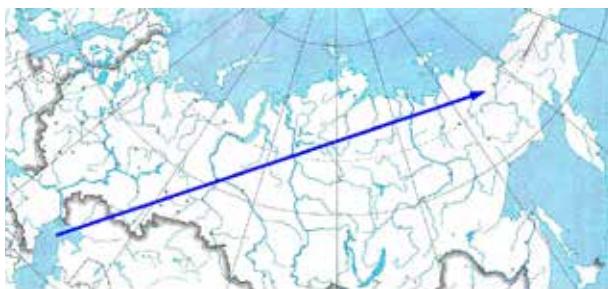
Динамика волн, соответствующих пп. 1-4 показана на рисунке 35.

Аппарат генных волн объясняет основную идею дифференциации подвидов в виде аналогии с нечеткими множествами, здесь имеем не само число, а вероятность локализации таксона в определенной области ареала (рис. 34-36), что является полной аналогией квантовой физики – электрон (таксон) одновременно и частица, и волна.

Здесь также необходимо сделать замечания в плане моделирования динамики распространения митотипа БЛ, т.к. требуется решать более детальную модель (2), только с тем отличием, что вместо моногибридного скрещивания нужно использовать схему неаллельного взаимодействия генов по типу кумулятивной полимерии (рис. 36) и затем пересчитывать с помощью матрицы «2x2» (рис. 34.б).

Рассмотрев особенности теории генных волн, вернемся к анализу второй работы по исследованиям семантической интерпретации взаимодействия ядерного (менделеевская генетика) и цитоплазматического (митобъектный состав) геномов в виде взаимосвязи митогрупп (состава аллелей цитоплазматических генов) морфометрическими показателями (средний вес) сибирского осетра [8].

Дополнительно к описанию рисунка 32 необходимо отметить, что здесь отчетливо видно движение волны гаплогрупп (рис. 37, 38) в виде последовательности фронтов – от F1 к F5. Но здесь возникают ключевые вопросы: сколько было волн и откуда именно они шли – прямая, соответственно рисунку 32.д, от тихоокеанской клады (ветви) осетра конкретно посредством амурского осетра:



- обратная от атлантической ветви посредством русского осетра;
- две волны прямая и обратная, которые встретились;
- на Енисее (рис. 37.в);
- даже на Каспии [2; 12] (рис. 37.б).

Возвратимся от исследований дифференциации осетровых водоемов Сибири, посредством факторов (= линейных комбинаций митотипов), к изучению следующих вопросов:

- особенностям движения митотипных волн;
- взаимосвязи экспериментального распределения митотипов с морфометрическими показателями, где основное внимание будет уделено детерминации корреляции веса состава митотипов в выборках различных водоемов.

Итак, особенности движения митотипных волн. Начнем с результатов исследований [8]. Здесь рассмотрим распределение гаплообъектов в популяциях осетров Оби, Енисея, Лены, Колымы и Индигирки [8] (рис. 38).

В исследованиях [2] к перечисленным водоемам добавляется Байкал и более случайный

**Рисунок 37.** Движение волн атлантической (синяя) и тихоокеанской (зеленая) клад

**Figure 37.** The movement of waves of Atlantic (blue) and Pacific (green) Clades

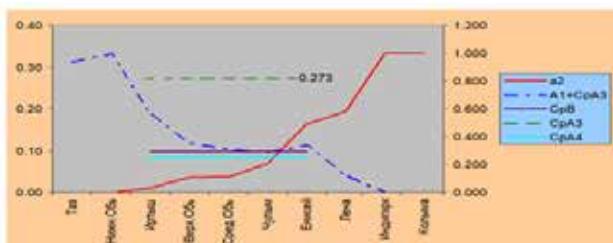
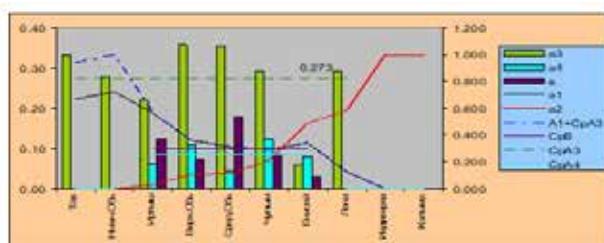
характер распределения гаплотипов (рис. 39).

Однако, несмотря на последнее обстоятельство, у данных исследователей [2] также, как и у [8] (рис. 38), прослеживаются два взаимоисключающих фронта волн, образованные гаплотипами BaeH7 и BaeH5, правда, уже на более коротком географическом пространстве, преимущественно от Оби до Лены. В области Байкала – Колымы наблюдаются, скорее, случайные колебания. Напомним, что по результатам факторного анализа, Колыма резко отделяется от остальных водоемов данного списка (рис. 31).

Здесь для каждой митотипной волны налицо явное подобие решению более общего уравнения (1) (рис. 35.а).

В связи с тем, что, как на рисунке 38, так и на рисунке 39 отчетливо видны два взаимодополняющие фронта волн, представленные в первом случае гаплогруппами A1 и A2, а во втором – гаплотипами BaeH5 и BaeH7, а остальные гаплообъекты создают некий фон, то делаем с данными работ [2; 8] следующие преобразования:

- вычислим средние значения фона и вычтем его из общей суммы по каждому водоему, которые имеют для полевых данных практически равные значения 0,375 и 0,387;



**Рисунок 38.** Распределение гаплообъектов в популяциях осетров и движение митотипных волн [8]

**Figure 38.** Distribution of haploobjects in sturgeon populations and movement of monotypic waves [8]

- гаплообъекты A1 и A2 и ВаеH5 и Ваен7 масштабируем на 1.

Сопоставление распределения по трем водоемам, агрегированных по Оби гаплогруппы [8] с распределением гаплотипов [2] (рис. 40), показывает прямо-таки, если не количественное равенство, то, как минимум, пропорциональность гаплогруппы A1 гаплотипу ВаеH5 и гаплогруппы A2 гаплотипу Ваен7.

Кроме того, для данных из работы [8] мы получаем практически зеркальный случай, весьма характерный для фронта митогенной волны (рис. 35.а). Для Оби имеем 0,839 и 0,161, а для Лены – 0,176 и 0,824. Значения Енисея дают колеблющиеся вокруг 0,5 значения – 0,410 и 0,590.

Здесь также практическое соответствие эксперимента модели, но представленной уже более детальным уравнением (2), решения которого даны на рисунке 35.г.д. Кроме того, первое упоминание о соответствии популяций Оби, Енисея и Лены генотипам AA, Aa и aa дано еще в первой части исследования на рисунке 11 [3].

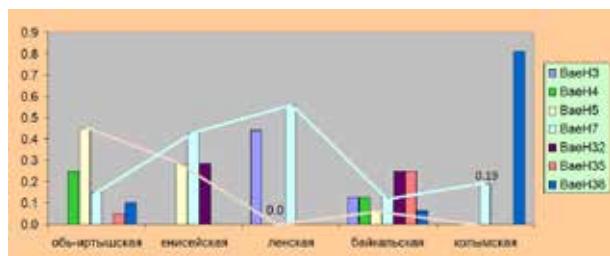
Рассмотренное выше соответствие популяций различных водоемов распределению гаплогрупп убедительно объясняется геологической историей Сибири, а именно – существованием единых водных пространств в виде подпорных водоемов (рис. 27) [4] с периодом  $\sim$  100-150 тыс. лет и последующим их распадом на отдельные речные бассейны рек Сибири и оз. Байкал даже на протяжении последних 600-700 тыс. лет.

Вновь образованных водоемах получали развитие разные генотипы – Обь  $\leftrightarrow$  AA, Енисей  $\leftrightarrow$  Aa и Лена  $\leftrightarrow$  aa, согласно долям рассмотренных выше гаплогрупп.

Вышеупомянутое многократное образование единых водных пространств также объ-

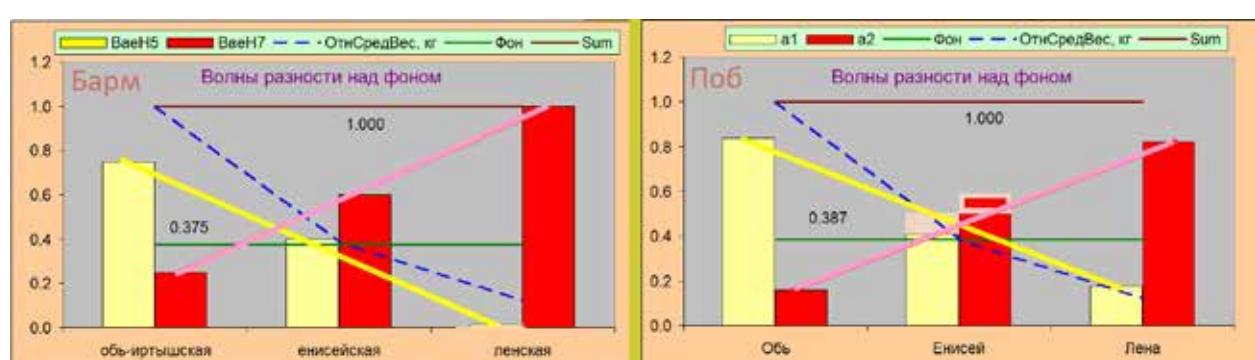
ясняет и многократное проникновение как сибирского осетра в Каспий, так и русского – в обской и енисейский бассейны, где его потомки известны под термином «Челбаш» [4]. Многократное взаимопроникновение также определяет неоднократную гибридизацию русского и сибирского осетров как в Каспии, так и в Сибири на протяжении геологической эволюции.

Продолжим исследование в направлении построения регрессионных зависимостей между содержанием митообъектов и средними для возрастов от 1+ до 60+ весами рассматриваемых водоемов, взятыми с рисунка 1-3 [3]. Здесь даже невооруженным взглядом видны параллельности трендов митообъектов. Выбранные специально уравнения линейных регрессий для отражения параллельности трендов приведены на рисунке 41. Близкие к единице величины коэффициентов детерминации  $R^2$ , особенно для гаплогруппы A2 и гаплотипа Ваен7, говорят едва ли не о функциональной зависимости



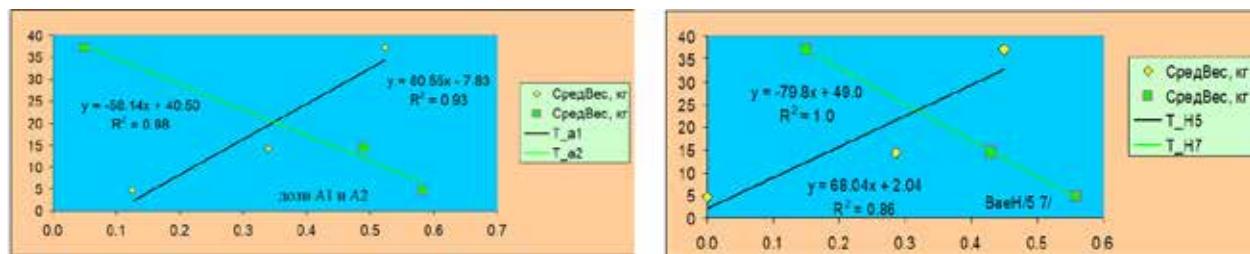
**Рисунок 39.** Распределение гаплообъектов в популяциях осетров и движение митотипных волн [2]

**Figure 39.** Distribution of haplotypes in sturgeon populations and movement of monotypic waves [2]



**Рисунок 40.** Иллюстрация адекватности гаплогруппы A1 гаплотипу ВаеH5 и гаплогруппы A2 гаплотипу ВаеH7

**Figure 40.** Illustration of the adequacy of haplogroup A1 to the Vae5 haplotype and haplogroup A2 to the Vae 7 haplotype



**Рисунок 41.** Зависимости среднего веса от долей митогаплообъектов  
**Figure 41.** The dependence of the average weight on the proportions of mitogaploids

мости среднего веса сибирских водоемов от доли присутствия митогаплообъектов. Обнаруженные зависимости позволяют также дифференцировать сибирских осетров.

Такая ситуация вполне законна, именно митохондрии отвечают за энергетический обмен и поэтому структура mtДНК не может оставаться абсолютно в стороне от морфометрических (также продукционных) показателей.

Регрессии «гаплообъекты – морфометрия» в действительности являются семантическим прочтением митогенома, в отличии от стандартного определения содержания гаплообъектов, представляющего всего лишь синтаксическое прочтение.

Действительно, здесь с синтаксическим прочтением генома абсолютно аналогичная ситуация, как с «Манускриптом Войнича» – все знаки неизвестного алфавита четко дифференцируются, рисунки просматриваются, а смысл текста неизвестен, кроме лишь догадки его отношения либо к ботанической, либо к фармацевтической тематике.

Пока еще невозможно сказать к изменению каких свойств организма приводят замены в гаплотипах/гаплогруппах при их известной сигнатуре.

Состав митотипов имеет важное значение, как это показано выше, для детерминации генетической связи между популяциями различных водоемов в виде митоволн, несмотря на тот факт, что по составу митотипов невозможно однозначно дифференцировать популяции, что находит свое выражение в митоволнах, как иллюстрации нечеткой логики.

## ВЫВОДЫ

Основные результаты:

1. Детализация особенностей зависимости передачи mtДНК от нДНК;
2. Детерминация схемы и типа скрещивания, обеспечивающего постоянство 30% содержания БЛ при функционировании ценоза *A. baerii-like* + *A. gueldenstaedtii-like*;

3. Если судить по результатам работы Н.И. Базелюк [1], показывающих долю осетров *A. baerii-like* в Волге и ее авандельте равным 40-60% в летнее время – аналог митоволны, то наиболее вероятным носителем БЛ будет не проходной, а полупроходной озимый осетр, подобный сибирскому осетру и нерегистрируемый в исследованиях каспийских ихтиологов;
4. Детерминация как морфоволн и митоволн, так и строгой взаимосвязи между ними;
5. Семантическая интерпретация взаимодействия ядерного (менделеевская генетика) и цитоплазматического (митобъектный состав) геномов в виде зависимости между модальным весом и содержанием гаплообъектов.

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов. Вклад в работу авторов: Н.Д. Гайденок – идея статьи, сбор и обработка материала, корректировка текста и ее окончательная проверка; А.И. Пережилин – подготовка статьи, корректировка текста, подготовка обзора литературы, сбор и обработка материала.

The authors declare that there is no conflict of interest. Contribution to the work of the authors: N.D. Gaidenok – the idea of the article, gathering and processing of material, text editing and final verification; A.I. Perezhilin – article preparation, text editing, literature review preparation, gathering and processing of material.

## ЛИТЕРАТУРА И ИСТОЧНИКИ

1. Базелюк Н.И., Козлова Н.В., Мухамедова Р.Ф. Молекулярно-генетическая идентификация русского осетра (*Acipenser gueldenstaedtii*) из естественных популяций Волжско-Каспийского бассейна // *Yestestvennye Nauki (Natural Sciences)*. 2013. 2 (43) genetics. Pp. 82-86
2. Барминцева А.Е. Филогеография и внутривидовой генетический полиморфизм сибирского осетра *Acipenser baerii* Brandt, 1869 в природе и аквакультуре – М.: 2017. дис. ... к.н. 120 с.

3. Гайденок Н.Д., Заделенов В.А. Демография, таксономия, генетика модели енисейского осетра – 20 лет спустя Часть 1 // Рыбное хозяйство. 2024. № 3. С 57-64. <https://doi.org/10.36038/0131-6184-2024-3-57-64>
4. Гайденок Н.Д., Кириченко О.И., Пережилин А.И. Демография, таксономия, генетика модели енисейского осетра – 20 лет спустя. Часть 2. Морфометрический полиморфизм енисейского осетра // Рыбное хозяйство 2025. № 2. С 57-64. <https://doi.org/10.36038/0131-6184-2025-2-57-64>
5. Иванов В.П., Пальцев В.Н., Шипулин С.В. Рыбные ресурсы Каспийского моря. – М.: Изд-во ВНИРО. 2023. 560 с.
6. Колмогоров А.Н., Петровский И.Г., Пискунов Н.С. Исследование уравнения диффузии, соединенной с возрастанием вещества, и его применение к одной биологической проблеме. Бюллетень МГУ. Сер. А. Математика и Механика. 1:6 (1937). С. 1-26
7. Никольский Г.Б. Рыбы бассейна Амура – М.: Наука. 1956. 552 с.
8. Побединцева М.А. Молекулярно-генетическое разнообразие речных и озерных полиплоидных рыб Северной Евразии – Новосибирск: 2022. дисс. ... к.бн. 120 с.
9. Свирижев Ю.М. Нелинейные волны, диссипативные структуры и катастрофы в экологии. – М: Наука. Гл. ред. физ-мат. лит. 1987. 368 с.
10. Свирижев Ю.М., Пасеков В.П. Основы математической генетики. – М.: Наука. 1982. 512 с.
11. Шедько С.В. Молекулярное датирование филогении осетровых (*Acipenseridae*) на основе анализа совокупных данных // Генетика. 2022. том 58. № 6. С. 700-712
12. Birstein V.J., Doukakis P., DeSalle R. Polyphyly of mtDNA lineages in the Russian sturgeon, *Acipenser gueldenstaedtii*: Forensic and evolutionary implications. Conservation Genetics. 2000. V.1. Pp. 81-88
13. Birstein V., Ruban G.I., Ludwig A., Doukakis P., DeSalle R. The enigmatic Caspian Sea Russian sturgeon: How many cryptic forms does it contain? // Systematics and Biodiversity. 2005. V.3 № 2. Pp. 203-218
14. Fisher R.A. The Wave of Advance of Advantageous Genes Annals of Eugenics. 1937. v. 7. Pp. 355-369
15. Ivanov V.P., Nikonorov Yu. Perevaryukha N. Siberian sturgeon in Volga River Caviar? // IWMC. World Conservation Trust. apr. 2003 (booklet)
16. Jennekens I., Meyer J.-N., Debus L., Pitra C., Ludwig A. Evidence of mitochondrial DNA clones of Siberian sturgeon, *Acipenser baerii*, within Russian sturgeon, *Acipenser gueldenstaedtii*, caught in the River Volga. // Ecology Letters. 2000. V. 3(6). Pp. 503-508
17. Kostitzin V.A. Biologie mathematique. – Paris: A/Colin. 1937. Pp. 2204-2215
18. Yanjun Shen e.a. Phylogenetic perspective on the relationships and evolutionary history of the Acipenseriformes // Genomics. v.112. n. 5. Pp. 3511-3517
2. Barminsheva A.E. (2017). Phylogeography and intraspecific genetic polymorphism of the Siberian island, invented by Baery Brandt in 1869 in nature and aquaculture, Moscow: diss. ... book 120 pages. (In Russ.)
3. Gaidenok N.D., Zadelenov V.A. (2024). Demography, taxonomy, genetics of the Yenisei sturgeon model – 20 years later, Part 1 // Fisheries. No. 3. From 57-64. <https://doi.org/10.36038/0131-6184-2024-3-57-64>. (In Rus., abstract in Eng.)
4. Gaidenok N.D., Kirichenko O.I., Perestilin A.I. (2025). Demography, taxonomy, genetics of the Yenisei sturgeon model – 20 years later. Part 2. Morphometric polymorphism of the Yenisei sturgeon // Fisheries. No. 2. Pp. 57-64. <https://doi.org/10.36038/0131-6184-2025-2-57-64>. (In Rus., abstract in Eng.)
5. Ivanov V.P., Paltkov V.N., Shipulin S.V. (2023). Fish resources of the Caspian Sea. Moscow: VNIRO Publishing House. 560 p. (In Russ.)
6. Kolmogorov A.N., Petrovsky I.G., Piskunov N.S. (1937). Investigation of the diffusion equation coupled with the increase of matter and its application to a biological problem. Bulletin of the Moscow State University. Ser. A. Mathematics and Mechanics. 1:6. Pp. 1-26. (In Russ.)
7. Nikolsky G.B. (1956). Fishes of the Amur basin – Moscow: Nauka. 552 p. (In Russ.)
8. Pobedintseva M.A. (2022). Molecular genetic diversity of river and lake polyploid fishes of Northern Eurasia – Novosibirsk: diss. ... book 120 pages. (In Russ.)
9. Svierezhev Yu.M. (1987). Nonlinear waves, dissipative structures and catastrophes in ecology. – M: Science. Gl. ed. fiz-mat. lit. 368 p. (In Russ.)
10. Svierezhev Yu.M., Pasekov V.P. (1982). Fundamentals of mathematical genetics. Moscow: Nauka. 512 p. (In Russ.)
11. Semyonko S.V. (2022). Molecular dating of insects (*Acipenseridae*) based on the analysis of aggregate data // Genetics. Volume 58. No. 6. Pp. 700-712. (In Russ.)
12. Birstein V.J., Dukakis P., Desalle R. (2000). Polyphylia of mtDNA lines in Russian sturgeon, *Acipenser gueldenstaedtii*: Criminalistic and evolutionary aspects. Environmental genetics. Vol.1. Pp. 81-88
13. Birshtain V., Ruban G.I., Ludwig A., Dukakis P., Desalle R. (2005). The mysterious Russian sturgeon of the Caspian Sea: How many mysterious forms does it have? // Taxonomy and biodiversity. Vol. 3, No. 2. Pp. 203-218.
14. Fischer R.A. (1937). The wave of the spread of beneficial genes: Annals of eugenics. vol. 7. Pp. 355-369
15. Ivanov V.P., Nikonorov Yu., Perevaryukha N. (2003). Siberian sturgeon in Volga river caviar? // IWMC. World Wide Fund for Nature, April. (booklet)
16. Jennekens I., Meyer J.-N., Debus L., Pitra K., Ludwig A. (2000). Evidence of the presence of mitochondrial DNA clones of the Siberian sturgeon *Acipenser baerii* in the Russian sturgeon *Acipenser gueldenstaedtii*, caught in the Volga River. // Environmental letters. Vol. 3(6). Pp. 503-508
17. Kostitsyn V.A. (1937). Biological mathematics. – Paris: A/Colin. Pp. 2204-2215
18. Yanjun Shen E.A. A phylogenetic view on the relationship and evolutionary history of Acipenseriformes // Genomics. vol. 112. No. 5. Pp. 3511-3517

## LITERATURE AND SOURCES

1. Bazelyuk N.I., Kozlova N.V., Mukhamedova R.F. (2013). Molecular genetic identification of the Russian sturgeon (sturgeon *Acipenser gueldenstaedtii*) from natural populations of the Volga-Caspian basin // Yestvennye nauki (Natural Sciences). 2 (43) Genetics. Pp. 82-86. (In Russ.)

Материал поступил в редакцию/ Received 12.08.2024  
Принят к публикации / Accepted for publication 04.07.2025