

# Результаты анализа природы дифференциации нерестилищ муксуна *Coregonus muksun* Енисея

## Часть 1. От геологии – к генетике

EDN XPDINI, DOI: 10.37663/0131-6184-2023-4-

**Гайденок Николай Дмитриевич** – д-р биол. наук, профессор Сибирского федерального университета, @ ndgay@mail.ru, г. Красноярск, Россия

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

### Аннотация.

В статье рассмотрены особенности инфраструктуры популяций муксуна сибирских рек из его ареала обитания. Анализируется вопрос о конспецифичности данного вида, вопросы дивергентной эволюции моно и полигибридизации. На основе анализа литературных и экспериментальных данных показаны факты природной гибридизации между сиговыми, как с нижним, так и с верхним ртом.

### Ключевые слова:

геологические особенности, оледенение, голоцен, сиг, муксун, генетика, локус, аллели, взаимодействие аллельных и не аллельных генов, факторный анализ

### Для цитирования:

Гайденок Н.Д. Результаты анализа природы дифференциации нерестилищ муксуна *Coregonus muksun* Енисея. Часть 1. От геологии – к генетике // Рыбное хозяйство. 2023. № 4, С. EDN XPDINI, DOI: 10.37663/0131-6184-2023-4-

### THE RESULTS OF THE ANALYSIS OF THE NATURE OF DIFFERENTIATION OF THE SPAWNING GROUNDS OF THE MUKSUN COREGONUS MUKSUN YENISEI. PART 1. FROM GEOLOGY – TO GENETICS

N.D. Gaydenok – Doctor of Biological Sciences, Professor, Siberian Federal University, @ ndgay@mail.ru  
Krasnoyarsk, Russia  
Address: 79 Svobodny Ave., Krasnoyarsk, 660041 Krasnoyarsk

**Annotation.** The article considers the features of the infrastructure of the populations of the Siberian river muksun from its habitat. The question of the conspecificity of this species, the issues of divergent evolution of mono and polyhybridization are analyzed. Based on the analysis of literature and experimental data, the facts of natural hybridization between whitefish, both with lower and upper mouths, are shown.

### Keywords:

geological features, glaciation, holocene, whitefish, muksun, genetics, locus, alleles, interaction of allelic and non-allelic genes, factor analysis

### For citation:

Gaidenok N.D. Results of the analysis of the nature of differentiation of the spawning grounds of the Muksun *Coregonus muksun* Yenisei. Part 1. From geology to genetics // Fisheries. 2023. No. 4, Pp . EDN XPDINI, DOI: 10.37663/0131-6184-2023-4-

### ВВЕДЕНИЕ

В работах [6-13] и, особенно, в [11], направленных на детализацию особенностей геологической эволюции полупроходной ихтиофауны сибирских рек, рассматривались геологические особенности общности/различия популяционных континуумов (ПК) муксуна сибирских рек в секторе Голарктики «Урал – Верхоянский Хребет» в предголоценовый период Сарганского Оледенения в Сибири 25-11 тыс. лет назад (рис. 1).

Здесь были показаны следующие факты:

- в секторе «Обь – Енисей – оз. Таймыр» наблюдается три базовых морфотипа – обской, широкозубый, короткоголовый, остатки нижнеобского стада (рис. 2.

№ 1); таймырский – длиноголовый, узкотельный (рис. 2. № 2) и озерный или широкозубый, который был впервые описан Н.А. Остроумовым [21] для р. Пясины, но он также обитает в Губе Енисея А.А. Лобовикова [18], а также обнаруживается в Оби (рис. 3)

- причиной дифференциации является динамика подпорожно-ледниковых озер (рис. 2) [9; 11].

Область геологических исследований, несмотря на внешнюю отдаленность от ихтиологии и рыбного хозяйства (оптимальное промисльзятие и искусственное воспроизводство), в условиях запретов на промысел муксуна, как Енисея (запрет с 2019 г), так и Оби (серия гибридных запретов с 2014 г. и окончательный запрет



**Рисунок 1.** Сопряженность границ геологических событий и локализации нерестилищ енисейского муксуна [11]

**Figure 1.** Conjugacy of boundaries of geological events and localization of spawning grounds of the Yenisei muksun [11]

с 2018 г.) помогает ответить на крайне практические вопросы, поставленные ранее в [8], которые в общем виде сводятся к трем основным:

1. Может ли бывший промобъект, поставленный переломом в статус «встречаемости на уровне вида», восстановится за счет как соседних элементов ПК, так и за счет иных элементов ценоза сиговых данного водоема?

2. Какой элемент ПК целесообразно усиливать за счет искусственного воспроизводства?

3. В какой степени внутривидовые аналоги элементов ПК других, как соседних, так и удаленных, водоемов могут быть использованы для искусственного воспроизводства?

Положение дел здесь состоит в том, что при ответе на поставленные выше вопросы надо их решать не на далекую перспективу в десятки тысяч лет, а в лучшем случае только за десятки лет, а еще лучше – за годы. Поэтому, реальными здесь будут вопросы гибридизации, как между подвидами муксуна (стадами, элементами ПК), так и с другими элементами ценоза сиговых – сиговые как с нижним, так и с конечным ртом.



**Рисунок 2.** Морфометрические типы муксунов Енисея: Обской (фото 1 В.А. Заделенова) и Таймырский (фото 2 А.А. Курбатского)

**Figure 2.** Morphometric types of muksuns of the Yenisei: Ob (photo 1 by V.A. Zadelenov) and Taimyr (photo 2 by A.A. Kurbatsky)

В связи с показанной ситуацией, целью настоящего исследования является анализ, как литературных и экспериментальных результатов по классическому видовому составу, включая особенности динамики регистрации гибридов, промыслов обского и пясинского муксуна, так и сопоставление их с результатами классической теории гибридизации или скрещивания.

## МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материалами послужили результаты полевых исследований обских ихтиологов: А.К. Матковского, А.Г.Селюкова, С.А. Сенника, В.И. Романова [19; 24] и енисейских ихтиологов: А.Е. Андриенко, Ю.В. Будина, В.В. Глечикова, В.А. Заделенова, А.А.Куклина, А.А. Курбатского. А также результаты генетического галогруппового анализа [1; 2; 3; 4].

Кроме того, были использованы результаты широкого ряда работ, где в той или иной степени рассмотрены таксономические вопросы, касающиеся размерности списка видового состава рода *Coregonus*.

В качестве методов исследований применяется пиксельная морфометрия и факторный анализ [16; 17; 23], результаты применения которого к исследованию динамики хатангского муксуна содержатся в работах [13].

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

Основной вектор исследований данного раздела направлен на сопоставление результатов полевых наблюдений и их представления в 2D и 3D пространствах с результатами классической теории гибридизации.

Дальнейшие морфометрические исследования ПК муксунов сибирских рек показали, что, кроме базовых типов муксунов, наблюдается широкий ряд их переходных форм – только в р. Пясины их не меньше пяти. В Хатанге не меньше 2 [5]. Из исследований В.В. Кузнецова, для р. Лена известно 4 морфотипа, ставших уже классическими.

Однако для гидрографии рассматриваемого сектора Голарктики (рис. 1) обнаружилась любопытная картина – классический «борисовский» многотычинковый муксун (рис. 5. 1) уже не встречается в сборах Н.М. Соломонова [2020а.], замещение которого малотычинковым описано Ф.Н. Кириловым [14], а подобные муксуны присутствуют в сборах Ю.В. Будина для р. Хатанга (рис. 5. 2). Кроме того, оказывается, что сиг из р. Суна (рис. 5.3), впадающей в северо-западную часть Онежского озера весьма подобен муксунам, расположенным на рисунке 5 выше, особенно 1 и муксуну р. Пясины (рис. 8). Об этом явственно свидетельствует гистограмма по трем главным компонентам факторного анализа для «борисовского» многотычинкового и пясинского муксунов и сига из р. Суна (рис. 6).

Далее, с одной стороны – сложность, а с другой, возможно, наоборот и определенную надежду на преодоление тяжести положения дел с муксуном принесли результаты гаплогрупповых (сигнатура аллеля и ее фрагменты) генетических исследований, представленных в работах [1; 2; 3; 4], начало которых инициировано зарубежными институтами в целях создания международных генетических баз данных, но нуждается в определенном пересмотре в процессе импортозамещения, вызванного многочисленными пакетами



**Рисунок 3.** Обской муксун – производитель после двухмесячного голодания (фото С.А. Сенника)  
**Figure 3.** Ob muksun – producer after two months of fasting (photo by S.A. Sennik)

антироссийских санкций, включающих как образование, так и научные исследования.

К несомненным положительным особенностям создания международных генетических баз данных стоит отнести проведение исследований по единой методике, а к отрицательным – ограниченность проводимой методики по числу исследуемых локусов – реально их 3, мДНК (2 локуса) и яДНК (1 локус), что в полной мере аналогично той ситуации, если бы для морфометрических исследований, в процессе факторного анализа, привлекались не 43 показателя, построенных на 13 сечениях (на рисунке 7 отсутствуют 2 сечения в передней части головы, которые не включены в общую нумерацию), а комбинация всего из трех пропорций пластики (вещественная шкала) и показателей меристики (дискретная шкала) в том или ином соотношении [13] (рис. 8).

Генетический анализ вышеуказанного ограниченного числа локусов исследования указанных авторов приводит к такой ихтиологической коллизии и даже парадоксу, как вывод о принадлежности сига и муксуна к одному виду или, что в интерпретации результатов в терминах научного пуризма, используемого при описании результатов гаплогрупповых генетических исследований, обозначается, как отсутствие конспецифичности вида муксуна [1; 2; 3; 4] (рис. 8).

Кроме того, среди указанных авторов наблюдают коллизии в плане эволюции муксуна, так С.Н. Балдина [1] допускает возможность гибридного происхождения, а Е.А. Боровикова [2], вопреки многочисленным полевым фактам, ее исключает.

Но указанное заключение Е.А. Боровиковой наталкивается на явное противоречие, означающее невозможность скрещивания того или иного ранга между особями одного вида: отсутствие конспецифичности вида муксуна – это, по ее заключению, *C.lavaretus*.

Конечно, в процессе эволюции, как сига, так и муксуна, происходит не только одна гибридизация, как минимум параллельно ей идут мутационные процессы у обоих классических видов или, по Е.А. Боровиковой, только внутри вида *C.lavaretus*.

И можно сказать больше, что структура вида муксуна подобна структуре уже не вида, а комплекса сига. Что позволяет называть один вид по отношению к другому ковидом.

Принятие, в соответствии результатами исследований вышеуказанных авторов, предлагаемой ими ихтиоморфометрической коллизии должно означать тот факт, что муксун Оби и Енисея, находящийся под запретом, может успешно восстановиться за счет как полупроходного, так и жилого сига данных водоемов, так как это скрещивание между особями одного и того же вида *C.lavaretus* на нерестилищах данных водоемов.

Тем более, что как в трудах [14; 15; 20; 21; 22; 24], так и в полевых сборах сибирских ихтиологов отмечена масса фактов гибридизации муксуна, как с сигом [20; 21; 22; 24], так и с омулем [15].

Для нахождения консенсуса в дискуссиях между генетиками и ихтиологами использован факторный анализ, особенности которого, ввиду обширности, бу-



**Рисунок 4.** Ходовой муксун на реках Пясины и Обь (Фото В.В. Глечикова)

**Figure 4.** Running muksun on the Pyasina and Ob rivers (Photo by V.V. Glechikov)

дут рассмотрены в последующих публикациях, а здесь приведем только основные результаты.

Первый шаг – выбор индикационных признаков, которыми являются два из 43 показателей, представляющих собой соотношения (рис. 8):

- площадей верхней и нижней частей тела –  $S_{up}/S_{dn}$ ; с вероятностью 0,75 при  $S_{up}/S_{dn} \geq 1,0$  – муксун; при  $S_{up}/S_{dn} < 1,0$  – сиг. Здесь стоит заметить, что на рисунке 16 (см. в следующем номере журнала) показан муксун, имеющий максимальное значение по третьему фактору;

- проекций длин жирового и анального плавников на горизонтальную ось –  $b/a$ ; с вероятностью 0,75 при  $b/a < 0,67$  – сиг; при  $b/a \geq 0,67$  – муксун.

Характер индикационных показателей определился в процессе отцифровки 80 экз. муксуна и 178 экз. сигов, из всей Голарктики (рис. 9). Здесь в очередной

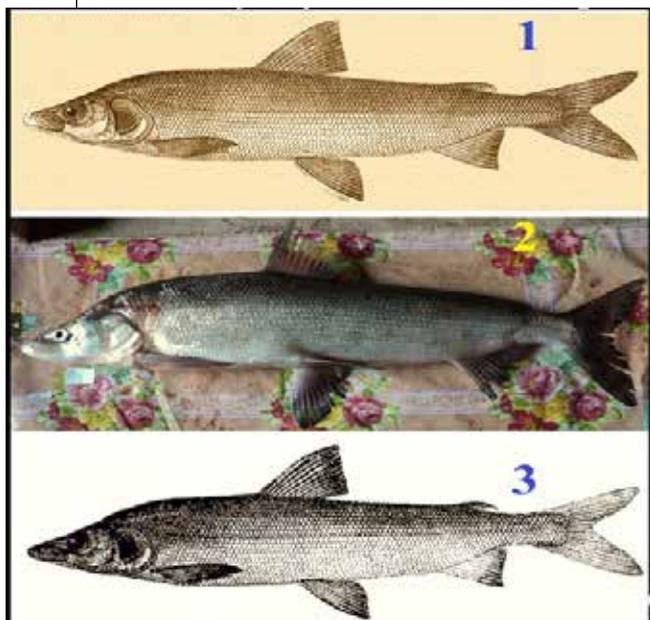


Рисунок 5. Муксуны и переходный сиг  
Figure 5. Muksuns and transitional whitefish

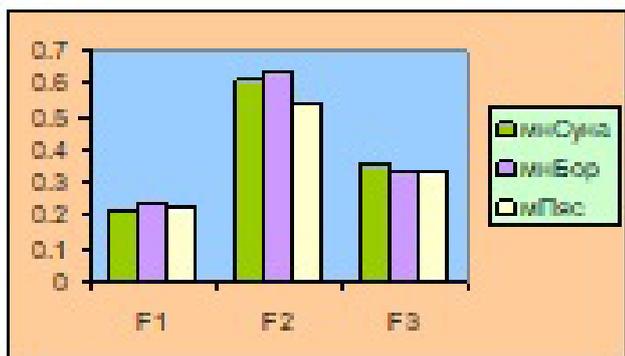


Рисунок 6. Значения трех факторов  
Figure 6. Values of three factors

раз подтвердилось классическое правило, обусловленное опытом гидробиологических исследований: «При определении вида надо знать куда смотреть – в рот или иную оконечность пищевода!». Здесь конкретной неожиданностью, появившейся в процессе определе-

ния весовых нагрузок факторов (рис. 10), стало доминирование значений в области анального и жирового плавников – они уверенно превосходят классические пропорции головы и максимальной высоты в длине Смита (0,6) против (0,2).

Здесь стоит отметить тот факт, что отношение длин жирового и анального плавников позволяет создать сепаратор производителей муксуна/сига. Для этих целей достаточно построить узкий аквариум и, фотографируя стоящую в нем рыбу, не причиняя при этом ей даже стресса, определять величину отношения. Более жестким способом и менее точным вариантом сепарации является удержание рыбы на столе.

Варьирование пропорции соотношения длин жирового и анального плавников, в процессе дифференциация муксуна и сига, в достаточной степени аналогично изменению числа спинных шипов у трехиглой колюшки *Gasterosteus aculeatus*, при дифференциации на пелагический и бентосный виды [25]. На рассматриваемом сайте, где анализируются результаты исследований из работы [26], приводится: «Одним из таких видов является трехиглая колюшка – небольшая рыбка, широко распространенная в морях, реках и озерах Северного полушария. Стимулом для быстрых эволюционных изменений у колюшки, судя по всему, стало освоение этой исходно морской рыбой пресных водоемов, что, в свою очередь, было связано с отступлением ледников около 10000 лет назад и образованием на их месте множества больших и малых озер.

Эволюционные изменения у колюшки дальше всего зашли в семи озерах у тихоокеанского побережья Британской Колумбии (Юго-Западная Канада), где эта рыбка фактически разделилась на два самостоятельных вида: бентосный (донный) и пелагический (живущий в толще воды). Первый вид питается донными беспозвоночными, второй – охотится на планктонных беспозвоночных в верхних слоях воды. Виды различаются не только диетой и образом жизни, но и размерами (донный вид существенно крупнее), формой тела, некоторыми деталями строения, а также, что особенно важно, брачным поведением. Виды практически не скрещиваются между собой в природе, и даже если посадить в аквариум двух разнополых представителей бентосного и пелагического видов, не оставив им возможности выбирать партнера, они, скорее всего, не станут скрещиваться».

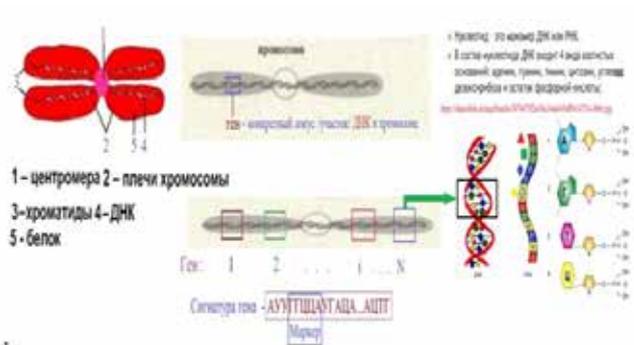
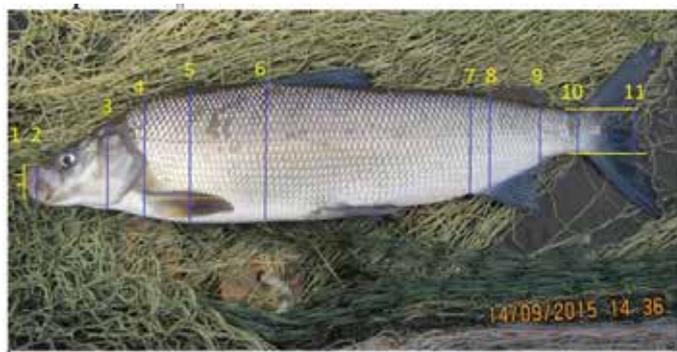
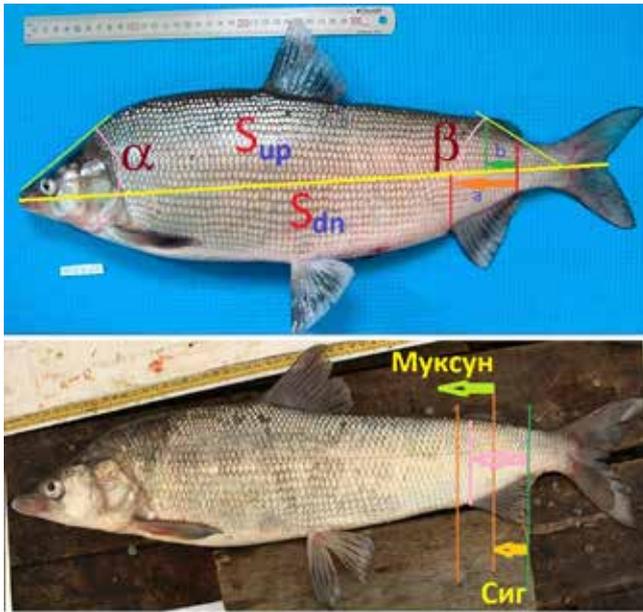


Рисунок 7. Морфометрические сечения и схема расположения локусов  
Figure 7. Morphometric cross-sections and the layout of loci



**Рисунок 8.** Природа и градации индикационных показателей. Вверху – обской муксуна; внизу – пясинский

**Figure 8.** Nature and gradations of indicator indicators. Above – Ob muksun; below – Pyasinsky

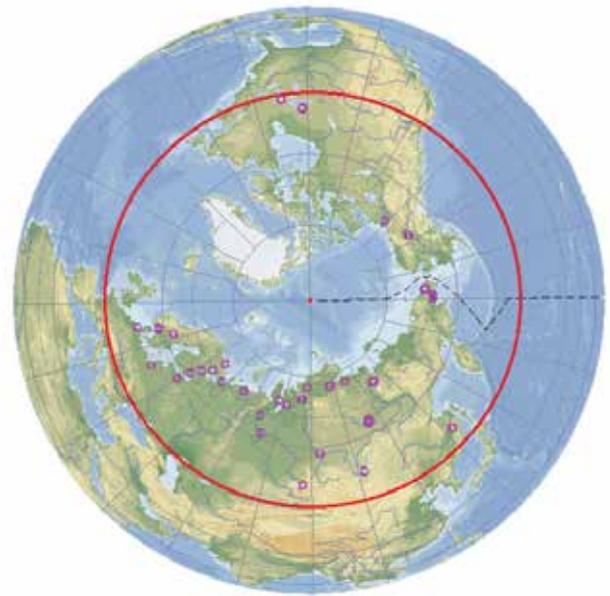
Значимость соотношения площадей верхней и нижней частей тела  $S_{up}/S_{dn}$  представляет собой прямое гидродинамическое следствие феномена вращательного момента или подъемной силы, если длина периметра верхней части тела будет больше нижней, то будет подъем; а если наоборот – прижим [12], что согласуется с пищевыми стратегиями сига – бентос и муксуна – планктон, и является более устойчивым основанием видовой дифференциации, чем ряд популярных меристических признаков, как-то число тычинок и т.д.

Кроме того, различие в наклонах головы сига и муксуна позволяет муксуну более эффективно переживать водную толщу, как за счет добавочного увеличения размаха губ – «+Δ» (рис. 11), так и за счет более прямого тока вода через жаберный аппарат.

*Продолжение в следующем номере*

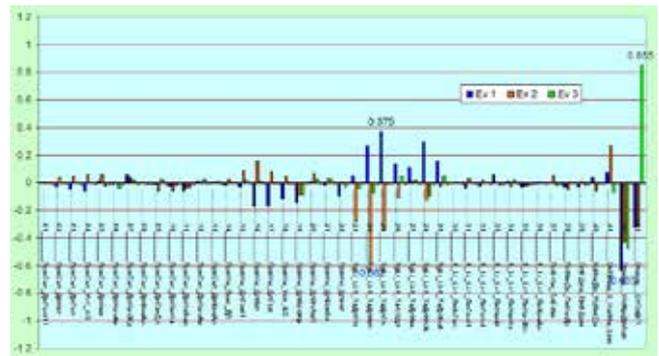
#### ЛИТЕРАТУРА И ИСТОЧНИКИ /

- Балдина С.Н., Гордон Н.Ю., Политов Д.В. Генетическая дифференциация муксуна *Coregonus muksun* (Pallas) и родственных видов сиговых рыб (*Coregonidae*, *Salmoniformes*) Сибири по мтДНК // Генетика. 2008. Т. 44. № 7. С. 896-905.
- Боровикова Е.А., Будин Ю.В. Морфологическое и генетическое разнообразие двух форм муксуна *Coregonus muksun* (Salmonidae) бассейна реки Хатанга как ключ для понимания 225 филогенетических взаимоотношений муксуна и сига *C. lavaretus* // Вопросы ихтиологии. 2020. Т. 60. № 6. С. 707-720.
- Боровикова Е.А., Махров А.А. Систематическое положение и происхождение сига (*coregonus*) Европы: морфоэкологический подход // Труды Карельского научного центра РАН. 2013. № 6. С. 105-115
- Бочкарев Н.А. Сиги комплекса *Coregonus lavaretus* (Pisces: Coregonidae) из водоемов Сибири: филогеография и филогения: специальность 1.5.12: автореферат дисс... д-ра биол. наук. Новосибирск, 2022. 49 с.
- Будин Ю.В., Заделёнов В.А. Морфологическая разнокачественность муксуна *Coregonus muksun* (Pallas, 1814) в бассейне р. Хатанга // Матер. V Междунар. конф. «Современное состояние водных биоресурсов». Новосибирск: Изд-во НГАУ, 2019. С. 15–19.



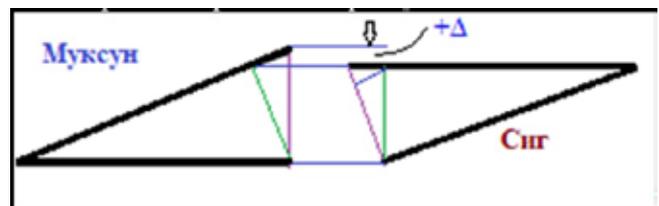
**Рисунок 9.** Ареал сиговых в Голарктике: точками показаны пункты наблюдений

**Figure 9.** The range of whitefish in the Holarctic: the points show the observation points



**Рисунок 10.** Собственные векторы

**Figure 10.** Eigenvectors



**Рисунок 11.** Наклон головы муксуна и сига

**Figure 11.** The tilt of the head of muksun and whitefish

- Гайденок Н.Д. К вопросу о структуре субпопуляционного континуума енисейского муксуна *Coregonus muksun* (Pallas) // Рыбное хозяйство. 2013. № 4. С. 56-60.
- Гайденок Н.Д., Клементенок П.М., Кузлин А.А. Енисейский муксун – эндолимитирование и расы, формы, субпопуляции, популяции, континуум // Рыбное хозяйство. 2014 № 1. С. 70-76.
- Гайденок Н.Д. Структура континуумов муксуна рек Сибири // Рыбное хозяйство. 2020. № 2. С. 51-60.
- Гайденок Н.Д. Особенности геологической эволюции полупроходной

ихтиофауны сибирских рек // Рыбное хозяйство. 2020. № 4. С 16-25. DOI 10.37663/0131-6184-2020-4-16-25

10. Гайденок Н.Д. Динамика генетической структуры популяции – неизвестные возможности прогноза // Рыбное хозяйство. 2020. № 5. С 16-24 DOI 10.37663/0131-6184-2020-5-16-24

11. Гайденок Н.Д., Пережиллин А.И. Геологические условия эволюции муксуна Уральско-Хатангского сектора Голарктики // Межд. конф. «Современное состояние и развитие аквакультуры: экологическое и ихтиопатологическое состояние водоемов и объектов разведения, технологии выращивания» Материалы (11-13 ноября 2020 д. Новосибирск), с. 10-15.

12. Гайденок Н.Д. Нелинейная физика в практике флота. Часть 3 // Рыбное хозяйство. 2022. № 3. С 106-112. DOI 10.37663/0131-6184-2022-3-73-78

13. Гайденок Н.Д., Заделёнов В.А. Сравнение результатов исследований сига *Coregonus lavaretus* и муксуна *Coregonus muksun* реки хатанги по данным генетического и морфометрического анализов // Матер. III Всероссийской (национальной) научно-практической конференции «Ресурсы дичи и рыбы: использование и воспроизводство», посвященной 70-летию Красноярского государственного аграрного университета Материалы (9 декабря 2022, г. Красноярск). с. 221-225.

14. Кириллов Ф.Н. Исследование ихтиофауны Якутии // Фундаментальные исследования. Биологические науки. Новосибирск: Наука, 1977. С.77-79.

15. Куклин А.А. Биологическая характеристика муксуна р. Енисей и перспективы его рыбохозяйственного использования: Дис. ... канд. биол. наук. Л., 1982. 158 с.

16. Лаутин М.Б. Наглядная математическая статистика. М.: Бином, 2009. 472 с.

17. Ларичев О.И. Объективные модели и субъективные решения. М.: Наука, 1967. 144 с.

18. Лобовикова А.А. Биологические группы муксуна в системе Енисей // Мат. совещания по биол. продуктивности Сибири. Иркутск, 1966. с. 49-50.

19. Материалы, обосновывающие общие допустимые уловы водных биологических ресурсов в водоемах томской области на 2016 г. (с оценкой воздействия на окружающую среду) Новосибирск, 2015. 37 с.

20. Михин В.С. Рыбы озера Таймыр и Таймырской губы // Изв. ВНИОРХ, 1955. Т 35. С. 5-43.

21. Остроумов Н.А. Рыбы и рыбный промысел р. Пясины. – М.-Л.: Изд-во АН СССР, 1937. Вып. 30. 115 с.

22. Подлесный А.В., Лобовикова А.А. Рыбы Таймырского озера // Вopr. Географии Сибири. Томск: Изд-во Томск. ун-та, 1951. № 2. С. 269-292.

23. Пугачев В.С. Теория вероятностей и математическая статистика. М.: Наука, 1973. 496 с.

24. Романов В.И. Морфологическая характеристика муксуна (*Coregonus muksun* (Pallas)) озера Таймыр // Материалы III Всероссийской (национальной) научно-практической конференции «Ресурсы дичи и рыбы: использование и воспроизводство», посвященной 70-летию Красноярского государственного аграрного университета Материалы (9 декабря 2022, г. Красноярск). с. 302-311.

25. [https://elementy.ru/novosti\\_nauki/431048/Eksperimentalno\\_podtverzhdeno\\_vliyanie\\_vidoobrazovaniya\\_na\\_svoystva\\_ekosistem?ysclid=lc8hwo4b8n843739347](https://elementy.ru/novosti_nauki/431048/Eksperimentalno_podtverzhdeno_vliyanie_vidoobrazovaniya_na_svoystva_ekosistem?ysclid=lc8hwo4b8n843739347). (Дата обращения 17.09.2022 г.).

26. Rundle et al., Natural Selection and Parallel Speciation in Sympatric Sticklebacks, 2000.

## REFERENCES AND SOURCES

1. Baldina, S.N., Gordon N. Y., Polotov D. V. (2008). Genetic differentiation of mукsun *Sogedopis muksun* (Pallas) and related species of whitefish (*Coregonidae*, *Salmoniformes*) Siberia by mtDNA // Genetics. Vol. 44. No. 7. Pp. 896-905. (In Russ.)

2. Borovikova, E.A., Budin, Yu.V. (2020). Morphological and genetic diversity of two forms of the mукsun *Coregonus muksun* (*Salmonidae*) of the Khatanga river basin as a key to understanding 225 Phylogenetic relationships of mукsun and whitefish *S. lavaretus* // Questions of ichthyology. Vol. 60. No. 6. Pp. 707-720. (In Russ.)

3. Borovikova, E.A., Makhrov, A.A. (2013). The systematic position and origin of whitefish (*coregonus*) Europe: a morphoecological approach / E.A. Borovikova, // Proceedings of the Karelian Scientific Center of the Russian Academy of Sciences. No. 6. Pp. 105-115 (In Russ.)

4. Bochkaev, N.A. (2022). Whitefish of the *Coregonus lavaretus* complex (*Pisces: Coregonidae*) from the reservoirs of Siberia: phylogeography and

phylogeny: specialty 1.5.12: abstract of the dissertation for the degree of Doctor of Biological Sciences. Novosibirsk, 49 p. (In Russ.)

5. Budin, Yu.V., Zadelenov, V.A. (2019). Morphological heterogeneity of the mукsun *Coregonus muksun* (Pallas, 1814) in the Khatanga river basin // Mater. V International conf. "The current state of aquatic bioresources". Novosibirsk: Publishing House of NGAU. Pp. 15-19. (In Russ.)

6. Gaidenok, N.D. (2013). On the structure of the subpopulation continuum of the Yenisei mукsun *Coregonus muksun* (Pallas) // Fisheries. No. 4. Pp. 56-60. (In Russ., abstract in Eng.)

7. Gaidenok, N.D., Klementenok P.M., Kuklin A.A. (2014). Yenisei mукsun – endolimitation and races, forms, subpopulations, populations, continuum // Fisheries. No. 1. Pp. 70-76. (In Russ., abstract in Eng.)

8. Gaidenok, N.D. (2020). The structure of the continuums of the mукsun rivers of Siberia // Fisheries. No. 2. Pp. 51-60. (In Russ., abstract in Eng.)

9. Gaidenok, N.D. (2020). Features of the geological evolution of the semi-navigable ichthyofauna of Siberian rivers // Fisheries. No. 4. – Pp.16-25. DOI 10.37663/0131-6184-2020-4-16-25 (In Russ., abstract in Eng.)

10. Gaydenok, N.D. (2020). Dynamics of the genetic structure of the population – unknown forecast possibilities // Fisheries. No. 5. Pp. 16-24. DOI 10.37663/0131-6184-2020-5-16-24 (In Russ., abstract in Eng.)

11. Gaidenok, N.D., Perevilin A.I. (2020). Geological conditions of the evolution of the mукsun of the Ural-Khatanga sector of the Holarctic // Inter.conf. "The current state and development of aquaculture: ecological and ichthyopathological state of reservoirs and breeding facilities, cultivation technologies" Materials (November 11-13, 2020 Novosibirsk), Pp. 10-15.

12. Gaidenok, N.D. (2022). Nonlinear physics in fleet practice. Part 3 // Fisheries. No. 3. Pp. 106-112. DOI 10.37663/0131-6184-2022-3-73-78. (In Russ., abstract in Eng.)

13. Gaydenok, N.D., Zadelenov V.A. (2022). Comparison of the results of studies of whitefish *coregonus lavaretus* and mукsun *Sogedopis muksun* of the Khatanga river according to genetic and morphometric analyses // Mater. III All-Russian (national) Scientific and Practical Conference "Game and fish resources: use and reproduction" dedicated to the 70th anniversary of the Krasnoyarsk State Agrarian University Materials (December 9, 2022, Krasnoyarsk). Pp. 221-225. (In Russ.)

14. Kirillov, F.N. (1977). The study of the ichthyofauna of Yakutia // Fundamental research. Biological sciences. – Novosibirsk: Nauka. Pp. 77-79. (In Russ.)

15. Kuklin, A.A. (1982). Biological characteristics of mукsun R. Yenisei and prospects of its fishery use: Diss. ... cand. biol. nauk. L. 158 p. (In Russ.)

16. Lagutin, M.B. (2009). Visual mathematical statistics – М.: Binom. 472 p. (In Russ.)

17. Larichev, O.I. (1967). Objective models and subjective solutions. – М.: Nauka. 144 p. (In Russ.)

18. Lobovikova, A.A. (1966). Biological groups of mукsun in the Yenisei system // Mat. meetings on biol. productivity of Siberia. Irkutsk. Pp. 49-50. (In Russ.)

19. Materials justifying the total allowable catches of aquatic biological resources in the reservoirs of the Tomsk region for 2016. (with environmental impact assessment) – Novosibirsk, 2015. 37 p. (In Russ.)

20. Mikhin, V.S. 1955. Pisces of Lake Taimyr and Taimyr Bay // Izv. VNIORH. T 35. Pp. 5-43. (In Russ.)

21. Ostroumov, N.A. (1937). Pisces and fisheries R. Pyasiny. – М.-Л.: Publishing House of the USSR Academy of Sciences. Issue 30. 115 p. (In Russ.)

22. Podlesny, A.V. Lobovikova, A.A. (1951). Fishes of the Taimyr lake / Vopr. Geography of Siberia. Tomsk: Tomsk Publishing House. University. No. 2. Pp. 269-292. (In Russ.)

23. Pugachev, V.S. (1973). Probability theory and Mathematical statistics. М.: Nauka. 496 p.

24. Romanov, V.I. (2022). Morphological characteristics of mукsun (*Coregonus muksun* (Pallas)) Taimyr Lakes // Materials of the III All-Russian (national) scientific and practical conference "Game and fish resources: use and reproduction" dedicated to the 70th anniversary of the Krasnoyarsk State Agrarian University Materials (December 9, 2022, Krasnoyarsk). – Pp. 302 – 311. (In Russ.)

25. [https://elementy.ru/novosti\\_nauki/431048/Eksperimentalno\\_podtverzhdeno\\_vliyanie\\_vidoobrazovaniya\\_na\\_svoystva\\_ekosistem?ysclid=lc8hwo4b8n843739347](https://elementy.ru/novosti_nauki/431048/Eksperimentalno_podtverzhdeno_vliyanie_vidoobrazovaniya_na_svoystva_ekosistem?ysclid=lc8hwo4b8n843739347). (Accessed 17.09.2022).

26. Rundle et al., Natural Selection and Parallel Speciation in Sympatric Sticklebacks, 2000. (Accessed 05.07.2022).

Материал поступил в редакцию / Received 13.03.2023  
Принят к публикации / Accepted 24.07.2023