

## Динамика генетической структуры популяции – неизвестные возможности прогноза

DOI

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

@ ndgay@mail.ru

**Ключевые слова:**  
популяционный континуум,  
многотычинковый муксун  
Енисея, эволюционные  
и экологические  
особенности  
функционирования,  
возрастная и генетическая  
структура, озимая  
и яровая расы, генетико-  
экологическая модель  
В. А. Костицына, MSY

**Keywords:**  
population continuum, multi-  
stalk muksun of the Yenisei,  
evolutionary and ecological  
characteristics of functioning,  
age and genetic structure,  
winter and spring races,  
genetic and ecological model  
V.A. Kostitsin, MSY

DYNAMICS OF THE GENETIC STRUCTURE OF THE POPULATION –  
UNKNOWN FORECAST CAPABILITIES

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

The paper describes the evolutionary and ecological features of the functioning and genetic structure of the classical multi-stalk semi-anadromous muksun in the Yenisei. By modeling the dynamics of the genetic and age structures of the population, it is shown that it is possible to determine MSY based on the dynamics of the subordinate winter race individuals appearance at the Upper Spawning grounds.

### ВВЕДЕНИЕ

Ввиду того, что в настоящей работе, посвященной изучению генетических особенностей функционирования подвидовых континуумов муксuna сибирских рек, речь пойдет не об иллюстрации Первого закона Георга Менделя – выражение (M), на примере этих прекрасных цветов Касмеи, произрастающих в условиях панмиксии и отсутствия эндогамии (рис. 1),  
$$(A + a) \cdot (A + a) = (A + a)^2 = A^2 + 2Aa + a^2 = AA + Aa + aA + aa \quad (M),$$
 а об иллюстрации этого же закона на примере закономерности локализации континуума нерестильщ классического многотычинкового полупроходного муксuna (КНП) – доминанта подвидовых континуумов муксuna сибирских

рек (рис. 2, 3), обитающего уже в конкретных гидрографических, гидрологических, гидрохимических и экологических условиях, многократно изменяющихся на протяжении геологической истории Сибири [9] (рис. 4, 5). Именно это изменение условий послужило причиной дифференциации, как вида на подвиды, так и доминантного подвида на расы.

Здесь сразу необходимо сделать замечание – главная особенность Первого закона Георга Менделя заключается вовсе не в том, что он отражает чисто количественную оценку распределения зигот, а в том, что описывает распространение (локализацию) зигот по пространству генотипов, а в случае совпадения генотипов и фенотипов, то и по пространству фенотипов.

Именно это качество открывает путь для использования более строгого математического аппарата, позволяющего изучать ситуации, выходящие за рамки классических условий – панмиксии и отсутствия эндогенитации, что и определяет задачу настоящей работы, результаты которой будут продемонстрированы для получения новых знаний, относящихся к области прогнозирования состояния популяции в промышленных условиях.

### МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Ввиду преемственности исследований в качестве материалов будут представлены только дополнительные литературные источники, отсутствующие в первой части исследований.

В плане методов здесь можно отметить следующее: для решения проблемы привлечен аппарат генетико-экологического моделирования, изложенный в работах В.А. Костицына [26] и Свирежева [22].

### РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЙ

В настоящем исследовании будет рассмотрен классический КНП, имеющий интраподвидовую структуру – расы. Проведенный в предыдущих частях исследования [8; 9], анализ геологической истории необходим для исключения впечатления о банальном механическом переносе результатов теории генетики на внешне сугубо ихтиологические вопросы, касающиеся вопросов расообразования – внутриподвидовой структуры элементов подвидовых континуумов.

Положение дел с выделением рас КНП обусловлено фактом наличия, удаленных друг от друга на 500 км нерестилищ, (рис. 3), позволяющим говорить о присутствии, как минимум, двух разных подвидов, которые, если судить по рисунку 4, хорошо различаются по углу наклона рыльной площадки [14].

Наличие разобщенности нерестилищ и морфометрические различия внешне позволяли бы убедительно говорить о двух подвидах, если бы не следующий факт падения и восстановления численности мигрантов на Верхних нерестилищах.

Здесь, согласно литературным источникам, наблюдается следующая динамика:

- П. Третьяков [22] приводит детальное описание хода КНП где, в качестве конечного пункта нерестовой анадромии, указывается Ворогово. Кроме того, у него есть замечание насчет более ранних сроков хода – в 1830-х гг, что позволяет говорить о сравнительно высоком обилии Озимой расы КНП, чем уже в 1860-х. Что несомненно связано с ростом антропогенного воздействия на популяцию. Эти сроки совпадают с образованием Енисейской губернии в 1829 году;

- А.И. Кытманов [13] через 35 лет писал «... гости на Ворогово (Озимая раса КНП) не каждый год в Бахте, и реальный промысел ниже Монастырской Тунгуски». К месту заметить, эти же сведения, но применительно к 1930-1940 гг., легко обнаружить у А.В. Подлесного [17];

- А.В. Подлесный [17] также через 35 лет пишет «В годы хорошего хода (1936 г.) муксун доходит единично до Сумароково. Когда выход небольшой (1940 г.) он вряд ли бывает дальше Костино (Верещагино)»;

- А.А. Лобовикова [14] – здесь уже период сокращается с 35 до 15 лет: «Если в 1936 г. муксун поднимался

В работе рассматривается описание эволюционных и экологических особенностей функционирования и генетической структуры классического многотычинкового полупроходного муксун Енисея. В процессе моделирования динамики генетической и возрастной структур популяции показана возможность определять MSY на основе динамики появления особей подчиненной озимой расы на Верхних Нерестилищах.

до Ворогово, то сейчас единично только до Туруханска. В заливе КНП ниже Сопкарги не выходит. ... в настоящее время ростовые показатели муксун улучшились, по-видимому из-за низкой численности»;

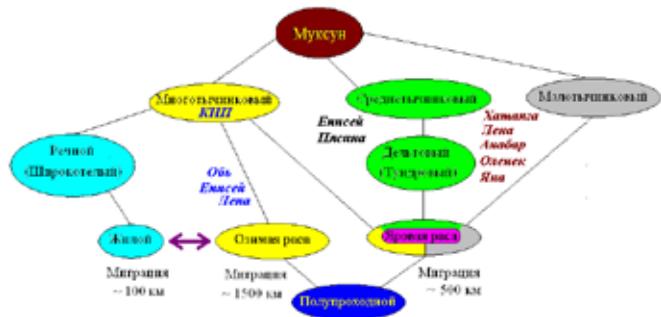
- М.А. Тюльпанов [23] через 5 лет, не наблюдая улучшения: «В настоящее время муксун выше Туруханска не поднимается»;

- А.А. Куклин [13]: «Ареал летнего нагула КНП в 1970-е годы расположен от Дудинки до Сопкарги. Что фактически определяет почти катастрофическое сокращение ареала в реке-заливе даже в сравнении с 1920-



**Рисунок 1.** Классические генотипы AA, Aa, aA и aa на примере цветов Касмей

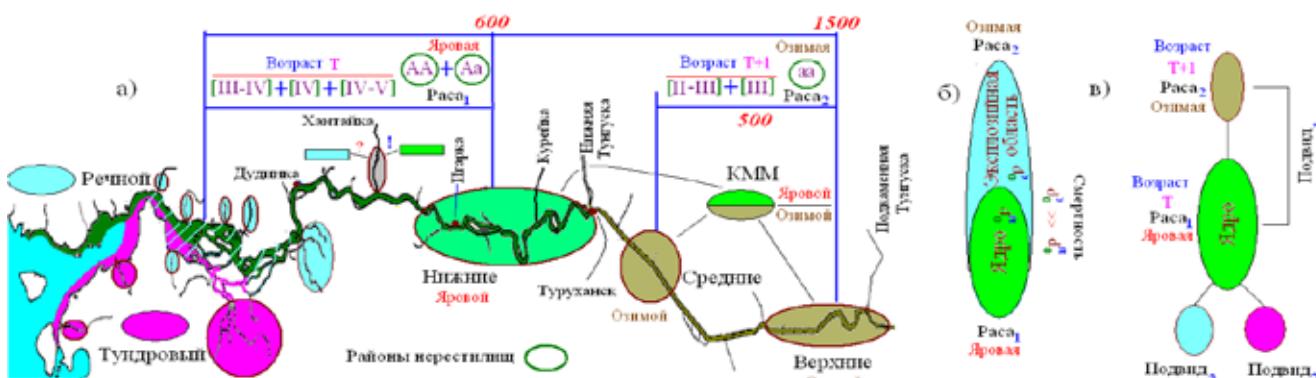
**Figure 1.** Classic genotypes AA, Aa, aA and aa with Kasmea flowers as a case study



**Рисунок 2.** Декомпозиция

внутриподвидовых популяционных континуумов муксун рек Сибири

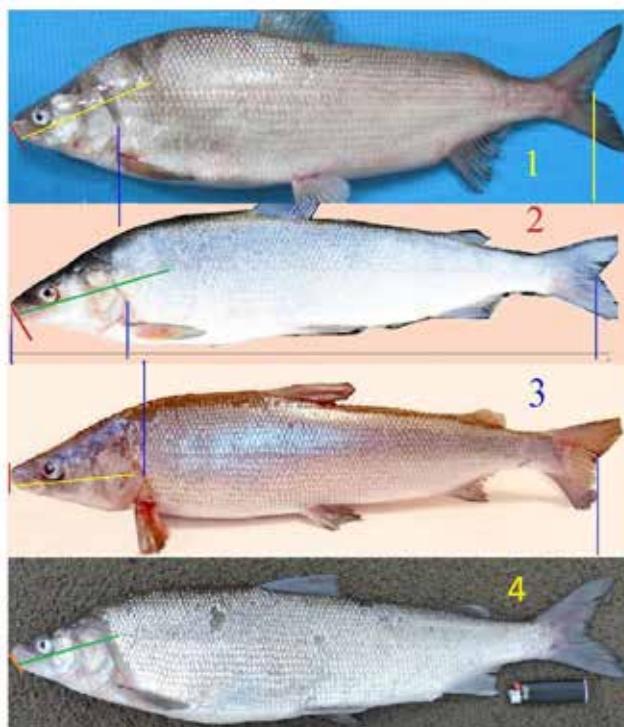
**Figure 2.** Decomposition of muksun intraspecific population continua of Siberian rivers



**Рисунок 3.** Локализация нерестилищ трех элементов континуума енисейского муксона; протяженности нерестовой анадромии (км); соответствие генотипов:  
а – нерестилищам; б – степени зрелости гонад на старте нерестовой анадромии

**Figure 3.** Localization of spawning grounds for the three elements of the Yenisei muksun continuum; the length of the spawning anadromy (km); correspondence of genotypes: a - spawning grounds; b - the degree of maturity of the gonads at the start of spawning anadromia

1930 годами в 2,5 раза – с 1000 км до 400 км. Только в начале 1980-х годов началось улучшение состояния популяции – в Губе пойман муксун весом выше 4 кг»;



**Рисунок 4.** Многотычинковые муксуны:  
Обской тип морфометрии (верхние фото 1 и 2) – Обь – Томская популяция (фото 1 А.Г. Селюков) и енисейский Тундровый (фото 2 С.М. Чупров) и Таймырский (внизу фото 3 и 4) енисейский КНП доминантная раса (фото 3 Е.М. Заричская) енисейский КНП подчиненная раса (фото 4 В.А. Заделенов)

**Figure 4.** Multi-barbed muksuns: Ob type of morphometry (upper photos 1 and 2) - Ob - Tomsk population (photo 1 by A.G. Selyukov) and Yenisei Tundrovyy (photo 2 by S.M. Chuprov) and Taimyr (photo 3 and 4 below) Yenisei KNP dominant race (photo 3 E.M. Zaritskaya) Yenisei KNP subordinate race (photo 4 V.A. Zadelenov)

- В.А. Заделенов (экспедиционные наблюдения): «И только с введением в конце 1960-х годов охранных мер к середине 1980-х годов особи озимой расы стали вновь ловиться на Сумароково. Причем, молодежь возраст ~ 20 лет не знала муксuna, а старики за 60 лет еще помнили». Что свидетельствует о 40-летнем перерыве.

- сведения В.А. Заделенова (предыдущий пункт) находят свое подтверждение в работе [20], посвященной исследованиям рас русского осетра на Волге – для восстановления расы из гетерозиготы достаточно 30-50 лет.

В качестве объяснений особенностей миграции КНП на нерестилища предлагались разные положения:

1. Хомминг/страйнинг. Да, эти два явления неразрывно связаны, но просто трудно представить «случайное отклонение из-за стрейнга в 600 км», на такое расстояние удалены друг от друга нерестилища Яровой и Озимой расы. Далее, такое обособление нерестилищ делает невозможным перекрестное скрещивание и образование гетерозигот;

2. Взаимосвязь анадромии со степенью зрелости гонад Н.Г. Некрашевич [15] замечает: «II – будут невестовать на Ворогово; III – не выше Турханска; IV – в непосредственной близости от Енисейской Губы».

Степень зрелости гонад напрямую связана с отношением биомассы муксuna к условно-постоянному запасу корма и можно построить зависимость [4].

Все это конечно имеет место и играет существенную роль в скорости созревания гонад и соматическом росте (см. ниже описание эндолимитирования), но это не главная причина. Реальная – кроется в особенностях геологической истории. Отправным пунктом здесь послужили исследования И.Ф. Вовка [2] по енисейской и обской нельме, где он строго указывает 180-ти дневную продолжительность ледостава в качестве оптимальной или, как минимум, субоптимальной для выклева личинок.

В этом плане, по его мнению, оптимальные условия находятся выше устья ПТ, а на Медвеженском многоостровье – р-он Игарки – много худшая ситуа-

ция. Поэтому енисейская нельма вынуждена, для оптимального развития, подниматься выше Осиновских порогов (рис. 6).

Вышесказанное находит подтверждение в следующем: как показывает сравнение областей трансгрессий и подпорных озер на Оби, Енисее и Лене (рис. 6, 7), верхние границы, как подпорных озер, так и морских трансгрессий, не имеющих между собой существенных различий, довольно близко находятся с районами Верхних Нерестилищ и лежат, если не в наиболее теплых регионах, то, по крайней мере, в их окрестностях.

Данное положение дел обеспечивало муксуна высокий генеративный потенциал популяции – близость ареалов нагула к нерестовым ареалам определяла высокую выживаемость от икры до годовика.

Однако наши исследования по енисейской нельме [3] показали различие нерестовых стад на Левинских Песках и на Сумароково.

Другими словами, это означает, что в процессе эволюции произошел процесс самоорганизации – у нельмы образовалось две расы: формы, морфы – полупроходная и жилая. Аналогичная ситуация наблюдается и для енисейского осетра А.В. Подлесный [18].

На протяжении геологической истории происходила последовательность следующих циклов [9]: «Ледник – Подпорный водоем – Трансгрессия – Суша – Ледник»

На стадии Подпорного водоема происходило взаимодействие стад, а на стадии Трансгрессии – их разобщение. В этом свете открывается значимость Путоранских озер – Норильские и Курейские – в эволюции континуума енисейского муксона. Во время Каргинской трансгрессии, когда их уровень был ниже, они играли существенную роль в плане нерестовых площадей для полупроходной ихтиофауны Енисея. В Курейку и Хантайку еще в 30-х годах прошлого столетия заходили на нерест муксун и ряпушка карская и туруханская.

Вышеизложенное позволяет составить общую схему образования рас муксона. Исходя из сопоставления границ подпорного водоема с границами Сартанского ледника, можно сделать вывод о существовании, как минимум, четырех регионов нерестилищ – Сосьвинского, Норильско-Курейского, Тазовского и Томско-Камнеобского.

В соответствии с этим, на Енисее существуют не только 2 расы – озимая и яровая, но и 3 различных стада (подвида, различающихся по морфометрии [9]) многотычинковых муксунов, привязанных к разным нерестилищам:

- остатки Тазовского-Вороговско-Ярцевского – озимая раса

- пережившее Сартан, Норильско-Курейское – яровая

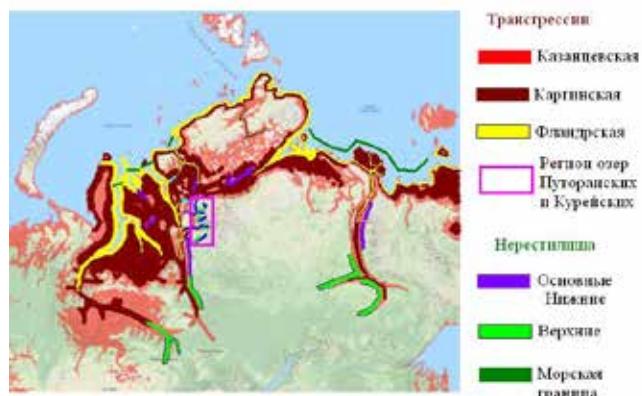
Причем эти события произошли в Сартанском подпоре. Из трех стад для Енисея важны два: Обь-Томь-Енисейское и Норильско-Курейское. Они распределились стрингтом.

Когда началось таяние ледника, начался и спад уровня подпора и произошел раскол Обско-Енисейского стада на Обь-Томское стадо и Верхне-Енисейское, которое повторяет практически все особенности миграций Тазовского – ранний заход в Енисей, подъем до Ворогова.



**Рисунок 5.** Зависимость протяженности нерестовой анадромии от биомассы популяции ЕМ (а) и степени зрелости гонад от протяженности нерестовой анадромии

**Figure 5.** Dependence of the length of spawning anadromia on the biomass of the Yenisei muksun population (a) and the gonads degree of maturity on the length of spawning anadromia



**Рисунок 6.** Корреляция границ морских трансгрессий и локализации нерестилищ популяционных континуумов муксона [9]

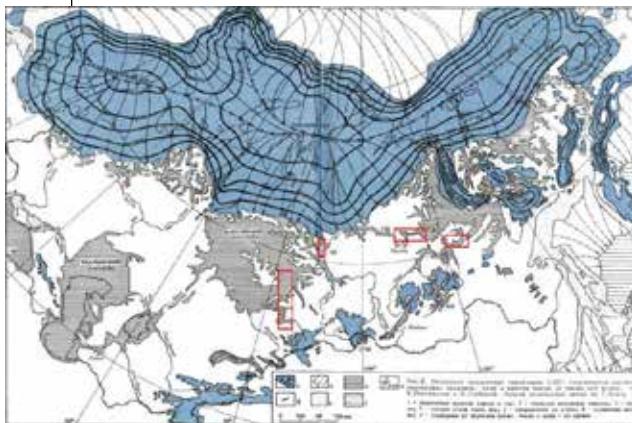
**Figure 6.** Correlation of marine transgressions and locations of spawning grounds of muksun population continua [9]

С появлением русских на Енисее, возник пресс на это стадо, и оно уже «при крепостном праве» перешло нижнюю критическую численность Ndcr [1] (рис. 8). Баз – его дальнейшая динамика детально описана выше.

И вот здесь возникает основной вопрос – у какого из нынешних енисейских стад существуют расы?

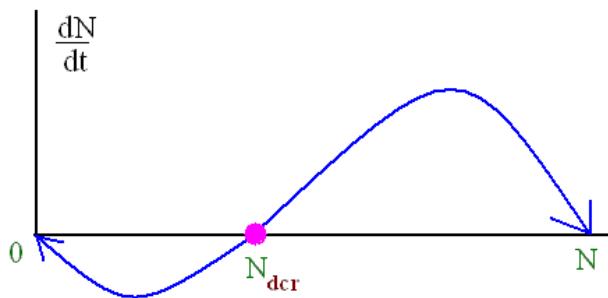
В настоящее время, если исходить из следующих фактов:

1. Результатов исследований А.А. Лобовиковой [15], впервые на Енисее, выделившей эти стада и не обнаружившей представителей Верхне-Енисейского стада на нижних нерестилищах;
2. Опросов рыбаков – «... рубленных – рис 4. Фото 2 - мы не замечали в Верхнем Течении...»;
3. Исследований А.А. Куклина [13] показывающих более высокую плодовитость производителей на верхних нерестилищах, чем нижних, которая более свойственная обскому муксуну;
4. Протяженности анадромии в ~ 1500 км, которая характерна также обскому муксуну нежели



**Рисунок 7.** Положение ледников и подпорных водоемов во время максимального оледенения Сибири (Самаровское 250-200 тln) [10] с дополнениями районов локализации Верхних Нерестилищ – красные прямоугольники

**Figure 7.** Position of glaciers and backwater bodies during the glaciation of Siberia (Samarovskoe 250-200 years ago) [10] with additions to the localization of the Upper Spawning grounds - red rectangles



**Рисунок 8.** Зависимость скорости роста численности популяции от ее численности, при наличии феномена нижней критической численности [1]

**Figure 8.** Dependence between the population size growth rate and its size, in the presence of the phenomenon of the lower critical size [1]

таймырскому – муксун Пясины, Хатанги и др. рек, впадающих в Северный Ледовитый океан - , миграции которого не превышают 600 – 800 км и равны расстоянию от Енисейской Губы до нижних нерестилищ, где практически негде реализоваться нескольким расам то вполне можно прийти к довольно твердому мнению о том, что расы более свойственны Верхне-Енисейскому стаду, занимающему южные и западные части ареала, включая р. Танаму и другие на Гыданском п-ве – тундровый муксун [9, 15] – и имеющему более протяженную миграцию, в отличии от Норильского-Путоранского –речной [15] - , обитающему в северных и восточных частях ареала и мигрующих в реки Хантайку и Курейку и мигрирующему на более короткие расстояния.

Выше рассмотренные факты являются как необходимым, так и достаточным основанием для применения теории генетики, именно – Первого закона Георга Менделя, о котором было сказано в разделе «Введение» и проиллюстрировано на примере аналогии с цветами Касмеи к исследованию расообразования, приводящего к более эффективному использованию акватории реки [8, 16, 20]. Особенности определяются ходом геологической истории [10].

С позиций математической генетики, это соответствует динамике структуры двухалльельных популяций [3], но не одного локуса (гена), а одного кластера локусов (генов), ибо, как известно, что как за демографические, так и продукционные показатели отвечает далеко не один ген, а целый кластер генов.

Конкретным математическим аппаратом, в данном случае для описания менделеевских популяций в реальных экологических условиях, служащим развитием закономерностей Георга Менделя, является генетико-экологическая модель В.А. Костицына [26].

Итак, в соответствии с основными теоретическими положениями классической генетики, аналогом цветовых аллелей Касмеи, в отношении внутривидовой структуры КНП, служит отношение к теплу. Полная аналогия с растениями Длинного и Короткого Дня.

В качестве итога анализа ихтиологического базиса расообразования отметим, что расы классического многогибридного муксунов КНП являются примером менделевского расщепления КНП в моногибридном скрещивании, где в качестве дискриминантного признака вместо цветов Касмеи, красного, розового и белого, рассматривается озимая и яровая расы, дифференцируемые не по длине нерестовой анадромии, которую классические енисейские ихтиологии от В.Л. Исаченко [11] до А.А. Куклина [12] связывают со степенью зрелости гонад (рис. 5) и ставят в соответствие типам нерестилищ, а генетически закрепленное во врожденных инстинктах различие по тепловому фактору.

Здесь, несомненно, полностью следует отдавать себе отчет в том, что дифференциация на расы происходит не только по отношению к теплу или длине анадромии – сюда стоит отнести, как минимум, продукционные показатели. На большую анадромию нужно соответственно и больше энергии, что, даже в случае добавления одной, например, ростовой или весовой характеристики, уже приводит к более сложному дигибридному скрещиванию.

Перейдем к анализу модели В.А. Костицына. Пусть, согласно работе [21, стр. 101],  $N_1, N_2, N_3$  – численности особей с генотипами AA, Aa и aa;  $N = N_1 + N_2 + N_3$  – общая численность.

Тогда динамика  $N_1, N_2, N_3$  описывается следующей системой дифференциальных уравнений (1) (заимствовано из [21]), впервые построенной в 1937 г. В.А. Костицыным [26]

$$\begin{aligned} \frac{dN_1}{dt} &= \frac{q}{N} \left( N_1 + \frac{N_2}{2} \right)^2 - m_1 N_1 - \mu N_1 N \\ \frac{dN_2}{dt} &= \frac{2q}{N} \left( N_1 + \frac{N_2}{2} \right) \left( \frac{N_2}{2} + N_3 \right) - m_2 N_2 - \mu N_2 N \\ \frac{dN_3}{dt} &= \frac{q}{N} \left( \frac{N_2}{2} + N_3 \right)^2 - m_3 N_3 - \mu N_3 N \end{aligned} \quad (1)$$

где  $\varphi$ ,  $m_i$ ,  $\mu$  – коэффициенты «рождаемости» или «функции приспособленности», смертность  $i$ -го генотипа и эндолимитирования.

В основу построения (1) положены: Первый закон Г. Менделя и методологии для описания: а) уравнения Ферхольста-Перла общих закономерностей динамики генотипа и б) методология системы Лотки-Вольтерра эндолимитирования и конкуренции генотипов. Действительно, первые члены в уравнениях образуются на основе баланса аллелей (табл. 1).

	$N_1 = AA$	$N_2 = Aa$	$N_3 = aa$
A	1	1/2	0
a	0	1/2	1
$\Sigma$	1	1	1

	A	a
A	AA	aA
a	Aa	aa

**Таблица 1.** Баланс аллелей

Table 2. Allele balance

На основе матрицы баланса аллелей получаем выражения для соответствующих гамет (2)

$$\begin{aligned} A &= N_1 + \frac{1}{2}N_2 + 0N_3, \\ a &= 0N_1 + \frac{1}{2}N_2 + N_3, \\ AA &= (N_1 + \frac{1}{2}N_2)^2, \\ Aa + aA &= (N_1 + \frac{1}{2}N_2)(\frac{1}{2}N_2 + N_3) + (\frac{1}{2}N_2 + N_3)(N_1 + \frac{1}{2}N_2) = \\ &= N_1N_2 + 2N_1N_3 + \frac{1}{2}N_2N_2 = 2(N_1 + \frac{1}{2}N_2)(\frac{1}{2}N_2 + N_3), \\ aa &= (\frac{1}{2}N_2 + N_3)^2, \end{aligned} \quad (2)$$

Величины «коэффициента рождаемости» или «функций приспособленности»  $\varphi$ , несмотря на их крайнюю неопределенность в генетике [22, стр. 96], с демографических позиций представляют собой сумму «чистой скорости роста популяции»  $r$  [20], определяемой на основе возрастных распределений половозрелости самок, доли самок в возрастном классе, плодовитости и смертности и общей смертности популяции  $m$ .

Действительно, на рисунке 9 представлена последовательность стадий цикла гаметогенеза. Условно принимая константность условий и, тем самым, соотношения стадий, можно измерить эффективность скорости роста объемов гаметогенеза с помощью показателя  $\lambda$ , для определения которого в демографии существуют строгие алгоритмы [20].

Далее, если формально раскрыть первый член в уравнении (1.2), то получится выражение

$$2\varphi(N_1 + \frac{1}{2}N_2)(\frac{1}{2}N_2 + N_3) = \\ = \varphi N_1 N_2 + 2\varphi N_1 N_3 + \varphi / 2N_2 N_2 + \varphi N_2 N_3$$

Однако, при строгом подходе, оно должно выглядеть следующим образом:

$$\varphi_{12} N_1 N_2 + 2\varphi_{13} N_1 N_3 + \varphi / 2N_2 N_2 + \varphi_{23} N_2 N_3,$$

где каждый из  $\varphi_{12}$ ,  $\varphi_{13}$ ,  $\varphi_{22}$ ,  $\varphi_{23}$  в общем случае уже не равен  $\varphi$ , но и вообще может быть равен нулю.

Это является краеугольным камнем при диагностике взаимодействия двух подвидов, имеющих разные нерестилища. Здесь в массе отсутствует физическая возможность участия особей разных подвидов в нересте на одном нерестилище.

Например, если это будут  $N_1 N_3$ , то в этом случае  $\varphi_{13} = 0$ . Что наблюдалось бы в период Каргинской трансгрессии и некоторое время Сартанского Под-

порного озера с Тазовско-Енисейским и Норильско-Курейским стадами.

В связи с этим, в системе (1) в первом, «рабочем» приближении, в качестве  $m_i$  должны использоваться только промышловые смертности, ибо естественные уже вошли в  $r$ .

Совокупный коэффициент межгенотипной конкуренции и эндолимитированная, определяемый через произведение общей численности и численности определенного генотипа, учтем посредством влияния уровня корма на величину  $r$  через зависимость плодовитости (пропорциональной рациону особи  $C$ ) от уровня корма  $B$  (3), представляющую собой третий тип функциональной реакции [24] (рис. 11). Конкретная динамика уровня корма в пропорциональна динамике площади ареала (рис. 10).

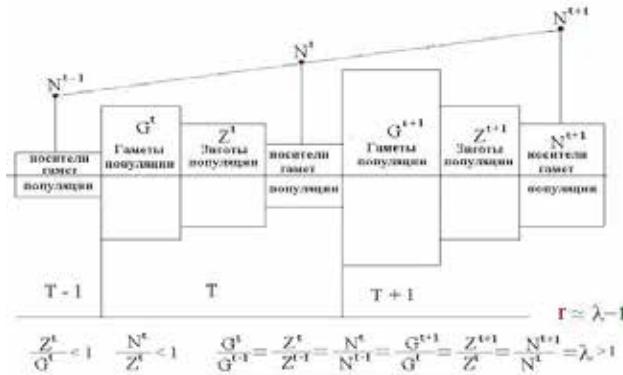
$$C(B) = C_b^m X^n / (X^n + a^n), X = B / (N_1 + N_2 + N_3) = B / N, (3)$$

$$C(B) = C_b^m B^n / (B^n + (aN)^n),$$

На основе (3) представим зависимость плодовитости  $i$ -го генотипа  $P_i$  в виде (4) от общей численности  $N$  (ареалы нагула и спектры питания, как фенотипов, так и генотипов, эквивалентны).

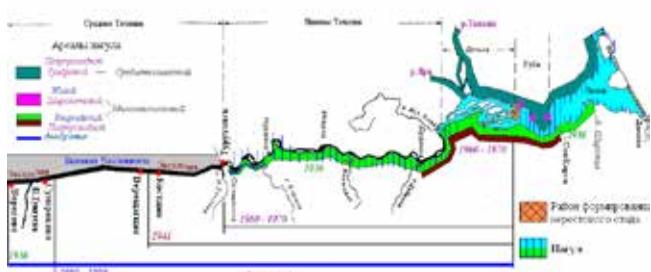
$$P_i(B/N) = P^m B^n / (B^n + (aN)^n) = P^m / (1 + (aN/B)^n), n \geq 2 (4)$$

От уровня кормообеспеченности несомненно изменится доля половозрелых – возрастное распределение



**Рисунок 9.** Схема гаметогенеза

Figure 9. Scheme of gametogenesis

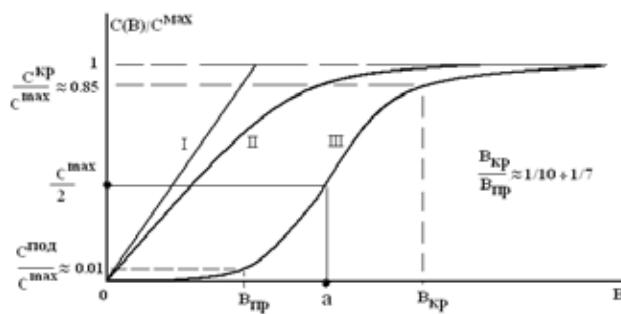


**Рисунок 10.** Динамика структуры ареала и протяженности анадромии КНП и ареалов тундрового и широкотелого муксунов; Обозначения: годы показывают динамику ареала

Figure 10. Dynamics of the structure of the area and the length of the KNP anadromia and areas of tundra and broad-bodied muksunov; Legend: years show habitat dynamics

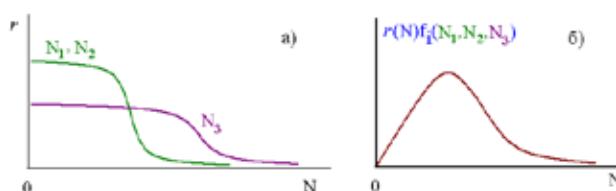
ние сдвинется в сторону больших возрастов, как минимум, на год.

Прежде чем переходить к дальнейшему анализу принципов модификации, сделаем привязку указанных выше генотипов к элементам внутриподвидовой структуры КНП – генотипы AA и Aa поставим в соответствие доминирующей яровой расе КНП, нерестовая анадромия на Нижние Нерестилища, а генотип aa – подчиненной озимой (рис. 3), ибо она, как уже сказано выше, появляется на Верхних Нерестилищах только при достаточно высокой общей численности [17; 14; 23].



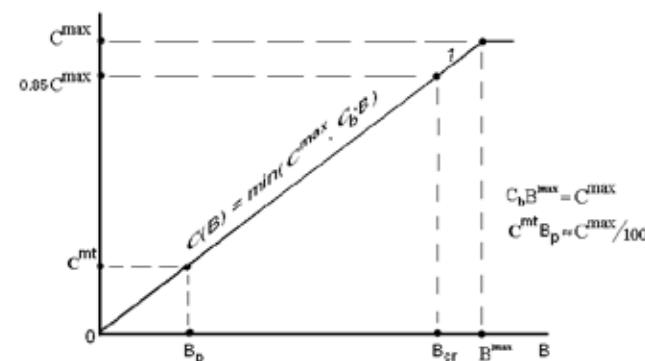
**Рисунок 11.** Типы функциональной реакции Холлинга [25]

Figure 11. Types of functional Holling reaction [25]



**Рисунок 12.** Зависимости  $r_i(N)$  и «родитель – потомок» от  $N$

Figure 12. Dependencies  $r_i(N)$  and "parent-child" on  $N$



**Рисунок 14.** Иллюстрация

к определению  $B^{max}$

Figure 14. Illustration for determining  $B^{max}$

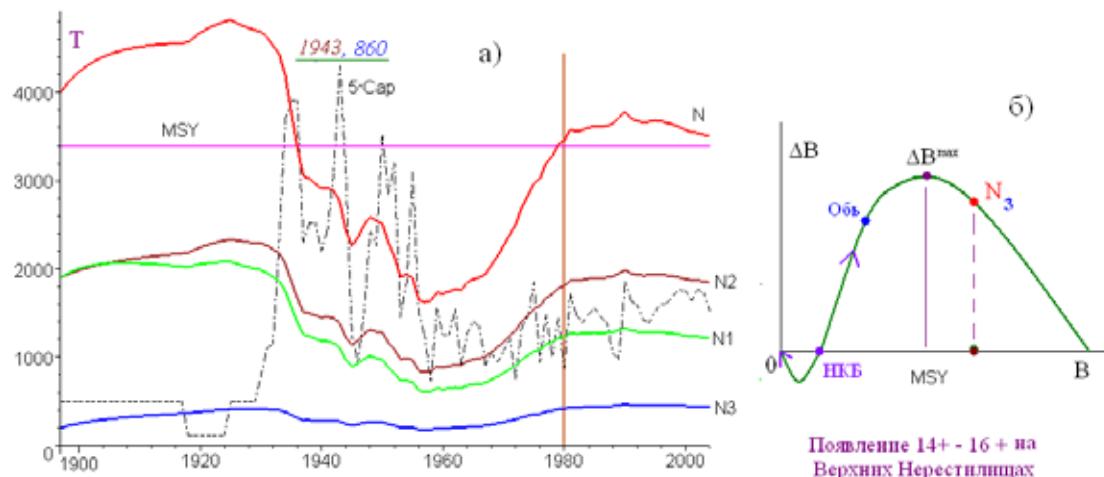
Даже при самом простом линейном декременте повышение смертности «икра – 0+» произойдет в 2,5 раза. Но, поскольку 0+ с Верхних Нерестилищ подойдет к Нижним уже весьма потрепанным и дальше также будет подвергаться воздействию бурного потока, то здесь уже наблюдается кумулятивный эффект, выражющийся в экспоненциальном декременте, величина которого, по самым осторожным оценкам, увеличит отношения протяженностей катадромии с 2,5 до 3-4.

Тогда величина  $r$ , которая для КНП равна 0,1785 [7] уменьшится в середину интервала 3-4, т.е. 3,5 раза, в соответствии с принципом «недостаточного основания» Лапласа.

Однако, если учитывать Средние Нерестилища, то декремент  $r$  следует принять равным нижней границе изменения – 3 и тогда величина  $r = 0,1093$ .

Итак, детерминировав смысл параметров в системе (1) проанализируем ее общий фрейм.

Положим в (1)  $m_i = \text{const}$  и просуммируем правые и левые части уравнений. В результате получим классическое уравнение Ферхольста-Перла для общей численности  $N$  (5)



**Рисунок 13.** Динамика генотипов и пятикратного вылова (5Cap),  $t$ ; 1943 г. реальный вылов – 860 т (масштаб)  $N_1N_2N_3$  Capture+MSY1

Figure 13. Dynamics of genotypes and fivefold catch (5Cap),  $t$ ; 1943 real catch – 860 t (scale)  $N_1N_2N_3$  Capture + MSY1

$$dN/dt = (\phi - m)N - \mu N^2 = (b - \mu N)N, b = \phi - m \quad (5),$$

правая часть которого качественно подобна классической зависимости Риккера «потомок – родитель».

Основная ценность системы В.А. состоит в том, что она не только отражает основные экологические закономерности, но и, главное, позволяет воспроизвести динамику переходов между генотипами при учете конкретных экологических и промысловых условий.

Здесь уже классические закономерности Первого закона Г. Менделея –  $\langle \frac{1}{4}, \frac{1}{2}, \frac{1}{4} \rangle$  для гороха различных цветов могут изменится радикальным образом. И, например, в неких специфических агротехнических условиях – влажность почвы, густота посадки и т.д. – подчиненный зеленый сорт гороха взял верх над доминантным желтым.

Вернемся к особенностям модификации системы В.А., принятой в настоящем исследовании.

В правой части системы (1) остаются всего два члена, первый из которых ответственен за описание динамики переходов между генотипами с учетом эндолимитирования по корму, и второй – отражает влияние промысловой смертности на каждый генотип. Характер эндолимитирования по корму для каждого генотипа, выражаемый через падение  $r_i$ , которая пропорциональна плодовитости  $i$ -го генотипа  $P_i$  (4), показан на рисунке 12а, где различие в величинах  $N$ , при которых происходит снижение  $r$  генотипов  $N_1$  и  $N_2$  (приняты в соответствие с Первым законом Менделея тождественными) и  $N_3$ , обусловлено следующим: при низкой кормообеспеченности происходит замедление как общего прироста, так и снижение скорости созревания гонад. У  $N_3$  она на старте нерестовой миграции меньше, чем у  $N_1$  и  $N_2$  – II-III и III против III-IV, IV и V (рис. 2).

Качественный вид первых членов модифицированной системы В.А. при функциях  $f_i$

$$\begin{aligned} f_1 &= r_1(N)/N(N_1 + \frac{1}{2}N_2)^2, \\ f_2 &= 2r_2(N)/N(N_1 + \frac{1}{2}N_2)(\frac{1}{2}N_2 + N_3), \\ f_3 &= r_3(N)/N(\frac{1}{2}N_2 + N_3)^2, N = N_1 + N_2 + N_3 \\ r_i(N) &= r_i m_i / (1 + (a_i / BN)^n), a_1 \approx a_2 > a_3 \approx \frac{1}{2}a_2. \end{aligned} \quad (6)$$

показан на рисунке 12б. Как легко видеть, он тождественен качественному виду классической зависимости Риккера «потомок – родитель».

Тогда, на основании вышеизложенного, с учетом (6) система (1) представлена в следующем виде (7)

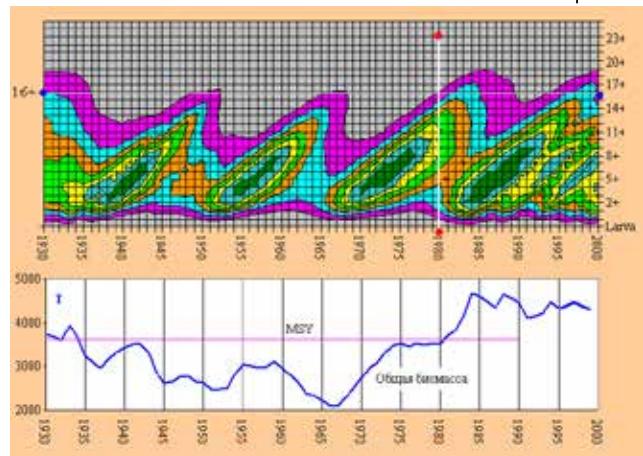
$$\begin{aligned} dN_1/dt &= r_1(N)/N(N_1 + \frac{1}{2}N_2)^2 - m_1 N_1 \\ dN_2/dt &= 2r_2(N)/N(N_1 + \frac{1}{2}N_2)(\frac{1}{2}N_2 + N_3) - m_2 N_2 \\ dN_3/dt &= r_3(N)/N(\frac{1}{2}N_2 + N_3)^2 - m_3 N_3 \\ m_1 &> m_2 > m_3 \end{aligned} \quad (7)$$

Получив систему уравнений, описывающую динамику переходов генотипов, в зависимости от экологопромысловых условий, приведем результаты моделирования динамики генотипов (рис. 14) при реальных объемах промысла на основе трофодемографических параметров и промстатистики [7]. Здесь результаты моделирования сами говорят за себя:

- «В 1960-е годы положение популяции было наимяжелейшим» [23];

- «В середине 1980-х годов на Верхних Нерестилищах уже ловился КНП; в середине 1970-х годов его еще там не было» (В.А. Заделенов, личное сообщение).

Из рисунка 3 отчетливо видно, что при биомассе популяции, соответствующей MSY (оптимальный уровень промысла), КНП равной  $\sim 3400$ - $3600$  т  $N_3$ , особи



**Рисунок 15. Динамика возрастной структуры, общей биомассы КНП**

Figure 15. Dynamics of age structure, total KNP biomass

14+ - 16+ появляются на Верхних Нерестилищах. Это, как легко заметить, происходит только тогда, когда общая биомасса  $N \geq \sim 1.1$  MSY – точка  $N_3$  (рис. 13.б).

Расчет MSY, как это легко видеть из рисунка 3 и его частного случая – функциональной реакции № 1 (рис. 14) – происходит с помощью следующего выражения (8)

$$MSY = B^{max} = C^{max}/C_b \quad (8)$$

где  $C_b$  – удельный рацион. Действительно, при  $C^{max}$  все процессы, включая продуцирование биомассы, идут с максимальной скоростью.

Однако необходимо иметь алгоритм для определения самого  $C^{max}$ . В качестве феноменологического базиса алгоритма используется очевидное положение – максимальный популяционный рацион  $C^{max}$  равен тому минимальному количеству корма, при котором популяция «держит вылов» [7].

Другими словами, MSY – это показатель неолько самой популяции, сколько системы «популяция – вылов», что не учитывается в подавляющем большинстве коммерческих программных пакетов по расчету MSY, которые дают заниженные значения MSY, привлекательные в случае угнетенного состояния популяции, исходя только из физиологических параметров.

Моделирование динамики возрастной структуры КНП, на основе уравнения Мак-Кендрика фон Ферстера [8] (рис. 15), уверенно подтверждает выводы, полученные на основе (7). Линия «16+» – верхняя граница ядра возрастного распределения производителей на Верхних Нерестилищах при модальном 13+ - 15+ [12] ярко говорит об этом.

Другими словами, появление генотипа  $N_3$  – особей озимой расы – на Верхних Нерестилищах является индикатором достижения КНП уровня MSY, который, как показывает введенный запрет, надо существенно превышать, ввиду высокого потребительского лова.

Что является важным показателем для прогнозных целей, позволяющим однозначно судить о восстановлении состояния популяции.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Рассмотрим эколого-генетическую роль рас КНП. Здесь, на основании выше изложенного, можно сделать следующие выводы:

1. Яровая, доминирующая раса получает свой статус, ввиду экономии энергии, на нерестовую анадромию и она явно доминирует в период низкой общей численности КНП;

2. Озимая раса с экологических позиций представляет собой «носитель эксплозии» и достигает сколько-нибудь значимых уровней только в годы высоких численностей [17], повышение ее численности приводит к отрицательным эффектам – высокой трате энергии на анадромию и повышению смертности возрастного класса 0+. Ее жизненная ниша обусловлена следующими феноменами – более высокой константой полунасыщения (рис. 12а) и более низкой промысловой смертностью в сравнении с яровой

3. К положительному вкладу озимой расы следует отнести разве что значительное увеличение площади нерестилищ, которое, при изменении экологических условий, обеспечивает дополнительную стабильность популяции [7].

*Автор работы считает своим приятным долгом выразить благодарность Ю.М. Файзову и И.М. Демчину за помощь в организации сбора полевых данных.*

## ЛИТЕРАТУРА И ИСТОЧНИКИ

1. Базыкин А.Д. Математическая биофизика взаимодействующих популяций. -М.: Наука, 1985. -180 с
1. Bazykin A.D. Matematicheskaya biofizika vzaimodejstvuyushchih populyacij. -M.: Nauka, 1985. -180 p
2. Вовк Ф.И. Нельма *Stenodus leucichthys nelma* Pallas р. Оби // Тр. ВНИИОРХ, 1948а. т. 7. в. 2. С 3-80
2. Vovk F.I. Nel'ma *Stenodus leucichthys nelma* Pallas r. Obi // Tr. VNIIORH, 1948a. V. 7. Issue 2. Pp 3-80
3. Динамическая теория биологических популяций / Под ред. Р.А. Полузкто-ва. -М.: Наука, 1974. – 456 с
3. Dinamicheskaya teoriya biologicheskikh populyacij / Pod red. R.A. Poluektova. – M.: Nauka, 1974. – 456 p
4. Гайденок Н. Д., Клементенок П.М., Чмаркова Г.М. Экология и промысел енисейского муксона *Coregonus muksun* (Pallas) // Рыбное хозяйство 2011. № 2. С 46-50.
4. Gajdenok N. D., Klementenok P.M., CHmarkova G.M. Ekologiya i promysel enisejskogo muksun Coregonus muksun (Pallas) // Rybnoe hozyajstvo 2011. № 2. Pp 46-50.
5. Гайденок Н. Д., Исаева О.М., Чмаркова Г.М. Структура популяционного континуума нельмы *Stenodus leucichthys nelma* (Geldenstadt, 1772) Енисея // Рыбное хозяйство 2011б. № 1. С 65-69.
5. Gajdenok N. D., Isaeva O.M., CHmarkova G.M. Struktura populyacionnogo kontinuumu nel'my *Stenodus leucichthys nelma* (Geldenstadt, 1772) Eniseya // Rybnoe hozyajstvo 2011b. № 1. Pp 65-69.
6. Гайденок Н.Д. К вопросу о структуре субпопуляционного континуума енисейского муксона *Coregonus muksun* (Pallas) // Рыбное хозяйство 2013. № 4. С 56-60
6. Gajdenok N.D. K voprosu o strukture subpopulyacionnogo kontinuumu enisejskogo muksun Coregonus muksun (Pallas) // Rybnoe hozyajstvo 2013. № 4. Pp 56-60
7. Гайденок Н.Д., Клементенок П.М., Куклин А.А. Енисейский муксун – энделимитирование и расы, формы, субпопуляции, популяции, континуум // Рыбное хозяйство 2014а. № 1. С 70-76.
7. Gajdenok N.D., Klementenok P.M., Kuklin A.A. Enisejskij muksun – endolimitirovaniye i rasy, formy, subpopulyaci, populyaci, kontinuum // Rybnoe hozyajstvo 2014a. № 1. Pp 70-76.
8. Гайденок Н.Д., Бааранов А.Н., Чмаркова Г.М. Моделирование, экология и промысел ихтиофауны Енисея и Оби и морских млекопитающих Карского моря. – Красноярск, СибГАУ. 2014м. 452 с
8. Gajdenok N.D., Baranov A.N., CHmarkova G.M. Modelirovaniye, ekologiya i promysel iktiofauny Eniseya i Obi i morskikh mlekopitayushchih Karskogo morya. – Krasnoyarsk, SibGAU. 2014. 452 p
9. Гайденок Н.Д. Структура континуумов муксона рек Сибири // Рыбное хозяйство 2020а. № 2. С 51-60
9. Gajdenok N.D. Struktura kontinuumov muksun rek Sibiri // Rybnoe hozyajstvo 2020a. № 2. Pp 51-60
10. Гайденок Н.Д. Особенности геологической эволюции полупроходной ихтиофауны сибирских рек// Рыбное хозяйство 2020б. № 4. С 16-25
10. Gajdenok N.D. Osobennosti geologicheskoy evolyuции poluprokhodnoy iktiofauny sibirskikh rek// Rybnoe hozyajstvo 2020. № 4. Pp 16-25
11. Гросвальд М.Г. Оледенение Русского Севера и Северо-Востока в эпоху последнего великого похолодания // Материалы гляциологических исследований. – М.: «Наука». 2009. Вып. 106. 152 с.
11. Grosval'd M.G. Oledenie Russkogo Severa i Severo-Vostoka v epohu poslednego velikogo poholodaniya // Materialy glyaciologicheskikh issledovanij. – M.: «Nauka». 2009. Vyp. 106. 152 p.
12. Исаченко В.Л. Рыбы Туруханского края, встречающиеся в реке Енисее и Енисейском заливе// Материалы по исследованию Енисея в рыбопромысловом отношении. – Красноярск: 1912. вып. 6. 112 с
12. Isachenko V.L. Ryby Turuhanskogo kraya, vstrechayushchiesya v reke Enisee i Enisejskom zalive// Materialy po issledovaniju Eniseya v rybopromyslovom otoshenii. – Krasnoyarsk: 1912. Issue 6. 112 p
13. Куклин А. А. Биологическая характеристика муксuna р. Енисей и перспективы его рыбохозяйственного использования: Дисс. ... канд. биол. наук. Л., 1982. 158 с.
13. Kuklin A. A. Biologicheskaya harakteristika muksun r. Enisej i perspektivy ego rybohozyajstvennogo ispol'zovaniya: Diss. ... kand. biol. nauk. L., 1982. 158 p.
14. Кытманов А.И. О рыболовстве по р. Енисею от Енисейска до Гольчихи [Электронный ресурс] / [А.И. Кытманов], 1898 эл.копия печатного документа
14. Kytmanov A.I. O rybolovstve po r. Eniseyu ot Enisejska do Gol'chihi [Elektronnyj resurs] / [A.I. Kytmanov], 1898 electronic copy
15. Лобовикова А.А. Биологические группы муксuna в системе Енисея // Мат. сов. По биол. продуктивности Сибири. Иркутск, 1966, с. 49-50
15. Lobovikova A.A. Biologicheskie gruppy muksun v sisteme Eniseya // Mat. sov. Po biol. produktivnosti Sibiri. Irkutsk, 1966, Pp. 49-50
16. Некрашевич Н.Г. К познанию муксuna *Coregonus muksun* (Pallas) р. Енисея//Tr. Biol. Inst. TGU. Tomsk, 1940. T. 7. C. 178-197.
16. Nekrashevich N.G. K poznaniyu muksun Coregonus muksun (Pallas) r. Eniseya//Tr. Biol. Inst. TGU. Tomsk, 1940. V. 7. Pp. 178-197.
17. Остроумов Н.А. Рыбы и рыбный промысел р. Пясины. М.-Л.: Изд-во АН СССР. 1937. Вып. 30. 115 с
17. Ostroumov N.A. Ryby i rybnuy promysel r. Pyasiny. M.-L.: Izd-vo AN SSSR. 1937. Vyp. 30. 115 p
18. Подлесный А.В. Муксун *Coregonus muksun* (Pallas). Промысло-биологический очерк // Tr. Sib. Otd.VNIIORRH. 1948. T. 7. Pp. 112-146
18. Podlesnyj A.V. Muksun Coregonus muksun (Pallas). Promyslo -biologicheskij ocherk // Tr. Sib. Otd.VNIIORRH. 1948. T. 7. Pp. 112-146
19. Подлесный А.В. Осетр (*Acipenser baeri stenorhynchus* a. Nikolski) р. Енисея // Вопр. Ихт. 1955. вып. 4. С 21-40.
19. Podlesnyj A.V. Osetr (Acipenser baeri stenorhynchus a. Nikolski) r. Eniseya // Vopr. Iht. 1955. Issue 4. Pp. 21-40.
20. Подушкина С.Б., Климов В.И., Карпушин С.В. Сверхозимые – новая нерестовая биологическая группа русского осетра реки Волги // Науч.-тех. бюл. лаборатории ихтиологии ИНЭНКО. 2003. № 6. С.13-18
20. Podushka S.B., Klimov V.I., Karpushin S.V. Sverhozimye – novaya nerestovaya biologicheskaya gruppa russkogo osetra reki Volgi // Nauch.-tekhn. byul. laboratori iktiologii INENKO. 2003. № 6. Pp. 13-18
21. Риклев Р. Основы экологии. М., 1979. 424 с
21. Riklevs R. Osnovy ekologii. M., 1979. 424 p
22. Свирижев Ю.М., Пасеков В.П. Основы математической генетики. – М.: Наука. 1982. 512 с.
22. Svirzhev YU.M., Pasakov V.P. Osnovy matematicheskoy genetiki. – M.: Nauka. 1982. 512 s.
23. Третьяков П. Туруханский край // Записки Императорского русского общества. С.-Петербургъ, 1869. 320 с.
23. Tret'yakov P. Turuhanskij kraj // Zapiski Imperatorskogo russkogo obshchestva. S.-Peterburg", 1869. 320 p.
24. Тюльпанов М.А. Анализ состояния запасов и реорганизация промысла ценных рыб в низовьях Енисея // Проблемы рыбного хозяйства водоемов Сибири. –Тюмень, 1971, С. 102-12
24. Tyul'panov M.A. Analiz sostoyaniya zapasov i reorganizaciya promysla cennyh ryb v nizov'yah Eniseya // Problemy rybnogo hozyajstva vodoemov Sibiri. –Tyumen', 1971, Pp. 102-12
25. Holling C.S. The Functional Response of Invertebrate Predators to Prey Density// Mem. Entomol. Soc. Can.-1966. N. 48.P. 43-66.
25. Holling C.S. The Functional Response of Invertebrate Predators to Prey Density// Mem. Entomol. Soc. Can.-1966. N. 48. Pp. 43-66.
26. Коститин В.А. Biologie mathematique. – Paris: A.Colin, 1937,p. 2204 - 2215
26. Kostitzin V.A. Biologie mathematique. – Paris: A.Colin, 1937, Pp. 2204 - 2215