

DOI 10.17516/1997-1389-0400

EDN XPYINO

УДК 597.2.5

**Summer Time Distribution of Sedentary  
and Migratory Individuals  
of the Baikal Grayling *Thymallus baicalensis*  
in the Tributaries of the Thermally Altered Section  
of the Yenisei River**

**Pavel Yu. Andrushchenko<sup>a, b</sup>, Ivan V. Zuev<sup>b\*</sup>,  
Nadezhda I. Kislitsina<sup>b, c</sup>, Nikita O. Yablokov<sup>c</sup>**

*<sup>a</sup>Institute of Biophysics, Krasnoyarsk Science Centre SB RAS  
Krasnoyarsk, Russian Federation*

*<sup>b</sup>Siberian Federal University  
Krasnoyarsk, Russian Federation*

*<sup>c</sup>Krasnoyarsk Branch of Russian Federal Research Institute  
of Fisheries and Oceanography  
Krasnoyarsk, Russian Federation*

Received 13.10.2021, received in revised form 20.12.2021, accepted 12.03.2022

**Abstract.** The changes in the temperature regime of the Yenisei River downstream from the Krasnoyarsk Hydroelectric Power Plant have created conditions which allow the local population of the Baikal grayling to pass through all the stages of its life cycle in the main stream without migrating into the Yenisei tributaries, the role of the latter in maintaining the structure of the grayling population remaining unknown. The present research is aimed to determine the distribution of grayling in five Yenisei tributaries of different lengths in the vicinity of Krasnoyarsk and to investigate fish individuals' origin based on comparative analysis of scale morphology and growth rate. The results indicate a heterogeneous spatial distribution of the species in the tributaries with both sedentary individuals and migrants from the mainstream of the Yenisei. Grayling distribution through July and August was limited to the river sections with water temperature up to 16–17 °C. Slowly growing sedentary forms inhabit the upper and middle reaches of the Beryozovka River and the upper reaches of the Kacha

© Siberian Federal University. All rights reserved

This work is licensed under a Creative Commons Attribution-NonCommercial 4.0 International License (CC BY-NC 4.0).

\* Corresponding author E-mail address: zuev.sfu@gmail.com

ORCID: 0000-0001-6029-0095 (Andrushchenko P.); 0000-0002-0695-8936 (Zuev I.); 0000-0002-1383-2434 (Kislitsina N.); 0000-0002-5420-8259 (Yablokov N.)

River sections isolated by dams. Migrants from the Yenisei and single sedentary individuals were found at a considerable distance from the mouths of larger tributaries, the Mana and Bazaikha. Thus, the current population of the Baikal grayling in the thermally altered section of the Yenisei includes fish with different migration patterns. Although zoobenthos biomass is lower in the tributaries than in the mainstream of the Yenisei, a possible advantage of the summer migration into the warmed tributaries is the prolongation of the somatic growth period up to 7 months.

**Keywords:** circuli, migration, temperature regime, Krasnoyarsk Hydroelectric Power Plant, zoobenthos, isolation.

**Acknowledgements.** The research was supported by the grant of the Russian Foundation for Basic Research, Government of Krasnoyarsk Krai, and Krasnoyarsk Regional Scientific Foundation No. 20–44–240009. The authors are grateful to the anonymous reviewers for comments and suggestions which allowed us to improve the manuscript.

Citation: Andrushchenko P. Yu., Zuev I. V., Kislitsina N. I., Yablokov N. O. Summer time distribution of sedentary and migratory individuals of the Baikal grayling *Thymallus baicalensis* in the tributaries of the thermally altered section of the Yenisei River. J. Sib. Fed. Univ. Biol., 2022, 15(4), 491–506. DOI: 10.17516/1997-1389-0400



## Распределение оседлых и мигрирующих особей байкальского хариуса *Thymallus baicalensis* в притоках термически измененного участка реки Енисей в летний период

П. Ю. Андрущенко<sup>а, б</sup>, И. В. Зув<sup>б</sup>,  
Н. И. Кислицина<sup>б, в</sup>, Н. О. Яблоков<sup>в</sup>

<sup>а</sup>Институт биофизики ФИЦ КНЦ СО РАН  
Российская Федерация, Красноярск

<sup>б</sup>Сибирский федеральный университет  
Российская Федерация, Красноярск

<sup>в</sup>Красноярский филиал ФГБНУ

«Всероссийский научно-исследовательский институт  
рыбного хозяйства и океанографии»  
Российская Федерация, Красноярск

**Аннотация.** Изменение температурного режима Енисея в нижнем бьефе ГЭС создало условия, позволяющие местной популяции байкальского хариуса осуществлять все стадии жизненного цикла в основном русле реки, без необходимости миграции в притоки, роль которых в поддержании популяционной структуры вида остается неизвестной. Целью проведенных в июле–августе 2021 года исследований стала оценка присутствия особей хариуса в пяти различных по протяженности

притоках Енисея в районе г. Красноярска, а также их дифференциация по происхождению на основании анализа структуры чешуи и темпов роста. Полученные результаты свидетельствуют о неоднородном пространственном распределении вида в исследованных притоках, где он был представлен как оседлыми особями, так и мигрантами из основного русла Енисея. Область распространения хариуса в июле-августе была ограничена участками рек, температура воды в которых не превышала 16–17 °С. Жилая медленнорастущая форма обнаружена в верхнем и среднем течении р. Березовка, а также на изолированных дамбами участках верхнего течения р. Кача. В крупных притоках Мана и Базаиха, на значительном удалении от их устья, отмечены мигранты из Енисея, с единичным присутствием оседлых особей. Таким образом, современная популяция байкальского хариуса на термически измененном участке реки Енисей включает рыб с разной миграционной активностью. Несмотря на меньшую биомассу зообентоса в притоках, по сравнению с основным руслом Енисея, преимуществом летней миграции в прогретые притоки может быть удлинение периода соматического роста рыб до 7 месяцев.

**Ключевые слова:** склериты, миграция, температурный режим, Красноярская ГЭС, зообентос, изоляция.

**Благодарности.** Работа выполнена при поддержке гранта Российского фонда фундаментальных исследований, Правительства Красноярского края и Красноярского краевого фонда поддержки научной и научно-технической деятельности № 20–44–240009. Авторы благодарны анонимным рецензентам за замечания и предложения, позволившие улучшить рукопись.

Цитирование: Андрущенко, П. Ю. Распределение оседлых и мигрирующих особей байкальского хариуса *Thymallus baicalensis* в притоках термически измененного участка реки Енисей в летний период / П. Ю. Андрущенко, И. В. Зуев, Н. И. Кислицина, Н. О. Яблоков // Журн. Сиб. федер. ун-та. Биология, 2022. 15(4). С. 491–506. DOI: 10.17516/1997-1389-0400

## Введение

Запуск в эксплуатацию Красноярской ГЭС в 1967–1971 гг. привел к изменению температурного режима среднего течения реки Енисей в нижнем бьефе плотины ГЭС (Космаков, 2001). В зимний период река не замерзает на протяжении 80–300 км участка, а в летний период прогревается только до 10–12 °С (Карта..., 2008; Shararev, 2019), что является оптимальной температурой для соматического роста байкальского хариуса (Hartman, Jensen, 2017). Предполагается, что существующий температурный режим Енисея в нижнем бьефе Красноярской ГЭС обеспечивает круглогодичное обитание и нерест байкальского хариуса в основном русле, без

необходимости миграции рыб в придаточную систему (Zuev et al., 2021a, 2021b). Переход к оседлому образу жизни в нижних бьефах плотин ранее был также отмечен для европейского вида *Thymallus thymallus* (Northcote, 1995). Вместе с тем остается неизвестным, какую роль в современных условиях имеют притоки в качестве нерестилищ и кормовых площадей хариуса. Предыдущие исследования хариусов среднего Енисея проведены преимущественно на рыбах из терминального водотока, либо из его крупных притоков, где обитают собственные локальные популяции (Шадрин, 2006; Зуев и др., 2011; Zuev et al., 2017, 2019). Однако в мелких притоках хариус может быть представлен как жилыми

особями, так и мигрантами из Енисея, что требует разработки корректных методов их идентификации.

Ранее нами было показано, что хариус из основного русла Енисея в нижнем бьефе Красноярской ГЭС обладает специфичным строением чешуи, с повышенным числом склеритов во втором-четвертом законченных годовых кольцах (Zuev et al., 2021a). Мы полагаем, что данный показатель, помимо его традиционного применения для реконструкции темпов роста, может быть использован в качестве маркера оседлых и мигрирующих особей в водотоках бассейна среднего Енисея. Таким образом, целью исследования был анализ распространения байкальского хариуса в притоках среднего течения реки Енисей в летний период, включающий оценку их принадлежности к жилой или мигрирующей форме.

## Материалы и методы

Отлов особей байкальского хариуса *Thymallus baicalensis* Dybowski, 1874 осуществляли в июле-августе 2021 года на пяти притоках реки Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС (рис. 1). Реки Караульная (длина 30 км) и Кача (102 км) относятся к левобережным притокам Енисея; р. Базаиха (128 км), р. Березовка (64 км), р. Мана (~ 475 км) впадают с правого берега (Ресурсы., 1967). Рыб отлавливали неводом высотой 1,8 м с ячеей 20 мм и крючковыми орудиями лова. Для сравнения показателей роста в работе также использована выборка из 29 особей хариуса, отловленных во второй половине июля 2019 г. из основного русла реки Енисей в районе с. Хлоптуново (около 100 км ниже плотины ГЭС). Всего в работе использованы данные по 127 особям.

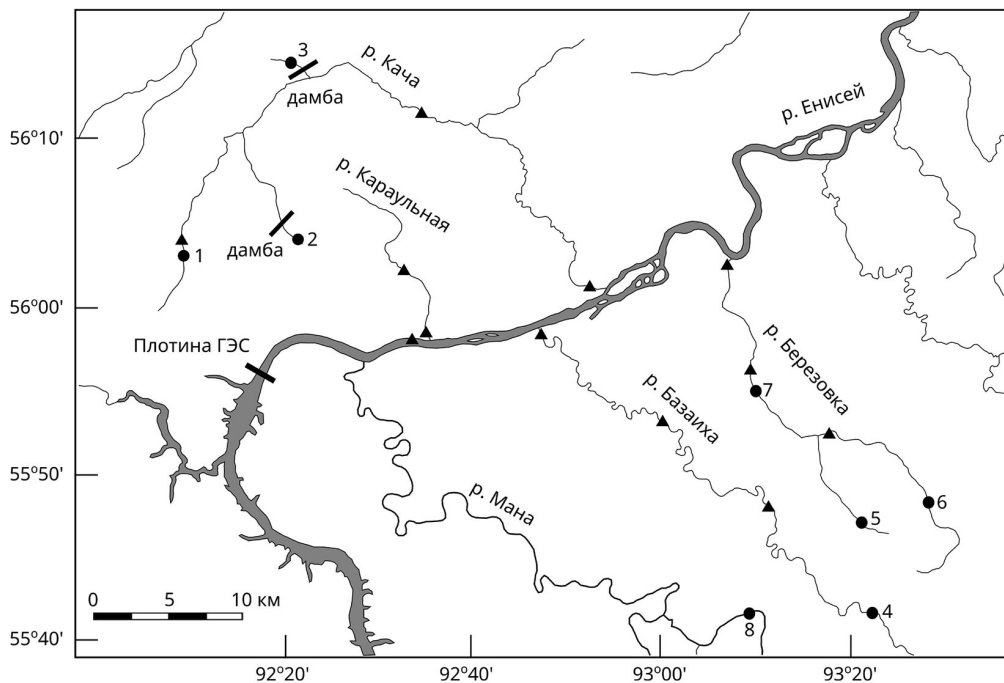


Рис. 1. Район исследований на участке среднего течения р. Енисей. Точками обозначены места отлова хариуса, треугольниками – места отбора проб бентоса и регулярных измерений температуры воды

Fig. 1. Study area in the middle reaches of the Yenisei River. The dots indicate the sites of grayling sampling, triangles – the sites of benthos sampling and regular water temperature measurements

У рыб измеряли длину тела по Смитту (FL, см) и массу тела (W, г) (Правдин, 1966). Дифференциацию особей с разной миграционной активностью осуществляли на основании подсчета количества склеритов в законченных годовых кольцах чешуи, прежде всего кольцах второго года. Методика анализа подробно описана в работе (Zuev et al., 2021a), где было показано, что рыбы из основного русла реки Енисей, на незамерзающем 300-км участке нижнего бьефа Красноярской ГЭС имеют в среднем 17,6 склеритов во втором законченном кольце чешуи, в то время как рыбы из других частей бассейна – около 9–10 склеритов.

Для оценки биомассы бентосных беспозвоночных, составляющих основу кормовой базы хариуса, на реках Енисей, Караульная, Кача, Базаиха и Березовка однократно в июне и июле отбирали пробы зообентоса. Пробы собирали на трех станциях (условно верхнее, среднее и нижнее течение) каждой из рек гидробиологическим скребком Дулькейта с площадью захвата  $1/9 \text{ м}^2$  в трех повторностях (рис. 1). На р. Караульной выделено только две станции. Первичную и вторичную обработку проб проводили согласно стандартным методикам (Абакумова, 1983). Для определения таксонов зообентоса использовали «Определитель пресноводных беспозвоночных Европейской части СССР» (1977), «Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий» Т. 3 (1997), Т. 4 (1999) и Т. 5 (2001).

В местах отбора проб зообентоса с апреля по август 2021 года проводили измерения поверхностной температуры воды термометром СЕМ DT-131 с точностью  $0,1 \text{ }^\circ\text{C}$  два раза в месяц. Кроме того, температура воды измерялась в реке Енисей, в 50 метрах выше устья указанных рек, а также единично в местах отлова рыб. Для оценки суточ-

ной динамики температуры воды в р. Енисей и устьевой части исследованных притоков были установлены логгеры TR-IG (DS 1921G-F5), регистрирующие значение температуры каждые два часа. Данные по температурам воды в сентябре-октябре получены в 2020 г. Среднемесячные температуры воды в Енисей в 1946–1966 в районе г. Красноярска взяты из работы И. В. Космакова (2001).

При сравнении средних величин линейных размеров и массы тела рыб в разных реках использовали однофакторный ANOVA с последующим тестом Тьюки. Для анализа пространственного распределения зообентоса, ввиду сильного отклонения величин от нормального распределения, использовали тест Краскела-Уоллиса с post-hoc сравнениями критерием Данна. Все расчеты проведены в среде R (R-4.1.0 for Windows).

### Результаты исследования

Контрольные ловы хариуса в р. Кача показали его присутствие только в притоках верхней части бассейна, в р. Гладкая Кача (рис. 1, точка 1), р. Крутая Кача (рис. 1, точка 2) и ручье Тамасул (рис. 1, точка 3) при температурах от  $12$  до  $14 \text{ }^\circ\text{C}$ . В среднем течении реки, после слияния Крутой и Гладкой Качи температура воды составляла около  $17 \text{ }^\circ\text{C}$ , прогреваясь к устью до  $19$ – $20 \text{ }^\circ\text{C}$ . Хариус на данных участках в июле-августе не был отмечен. В реке Караульной, при температуре воды  $14$ – $17 \text{ }^\circ\text{C}$  хариус в июле-августе не встречался в уловах на всем протяжении. Для данной реки также было отмечено незначительное превышение (на  $0,5 \text{ }^\circ\text{C}$ ) температуры воды в верхнем течении по сравнению с устьем, за счет прогрева воды в пруду, построенном в верховье реки.

В реке Березовка отлов рыб производили в среднем течении (рис. 1, точка 7), а также в двух ее притоках – Большой Березовке

(рис. 1, точка 6) и Малой Березовке (рис. 1, точка 5). На всех участках нами был отмечен хариус, при температуре воды от 10 до 14 °С. Также хариус был отловлен в верхнем течении р. Базаиха (в районе с. Верхняя Базаиха, рис. 1, точка 4) и впадающем на данном участке ручье. Температура воды на участке в период лова составляла 9–10 °С. В реке Мана хариус был отловлен на единственном участке в районе впадения притока р. Колба (рис. 1, точка 8) при температуре воды около 14 °С.

Отловленные рыбы были представлены особями возрастом от 1–3+ лет, за исключением единственного 4+-летнего экземпляра из реки Мана. Анализ строения чешуи у хариусов, обладающих сформированным кольцом второго года (2–3+ лет), выявил сходство ее строения у особей из рр. Березовка и Кача и их отличие от особей из рр. Мана и Базаиха.

На всех участках р. Березовка встречались рыбы с небольшим (8–10) количеством склеритов во втором кольце (рис. 2). Схожая картина наблюдалась на р. Кача; единственная особь с 17 склеритами была отловлена только в р. Гладкая Кача. Напротив, в реках Базаиха и Мана наиболее распространенными вариантами были особи с 17–18 склеритами. Варианты с 8 и 10 склеритами были единичны; в бассейне р. Базаиха такая особь была отловлена не в самой реке, а в ее мелком притоке. При дальнейшем сравнении линейных размеров и массы тела хариусов из разных водотоков единичные особи с нетипичным для конкретной реки количеством склеритов во втором годовом кольце были исключены.

В двухлетнем возрасте (1+ лет) особи из разных водотоков имели сравнительно близкие линейные размеры и массу тела (табл. 1).

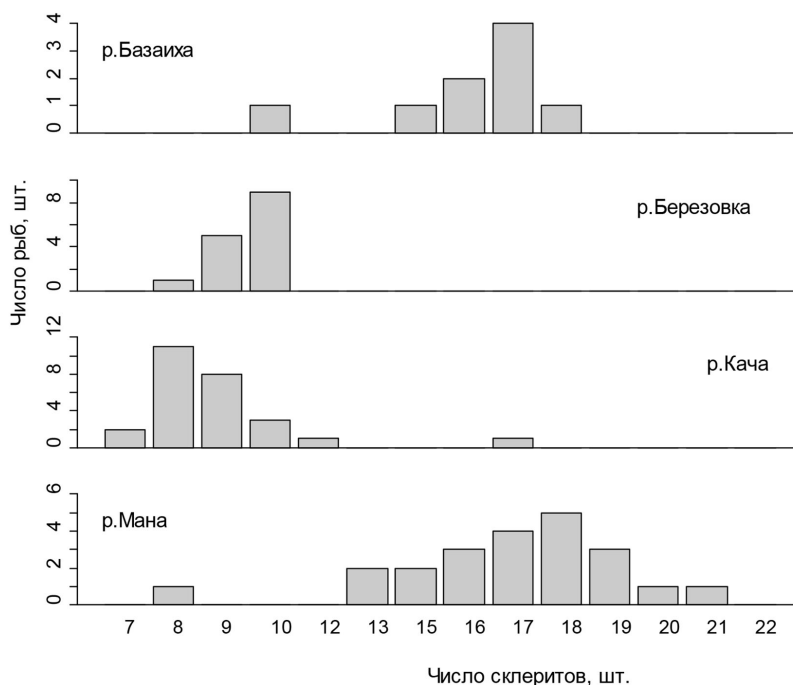


Рис. 2. Распределение числа склеритов во втором законченном годовом кольце чешуи байкальского хариуса из притоков р. Енисей. В рисунок не включены рыбы возрастом 1+ лет

Fig. 2. Distribution of the number of circuli in the second completed annual ring of scales of the Baikal grayling from the tributaries of the Yenisei River. The figure does not include 1+ years old individuals

Таблица 1. Линейные размеры (FL, см; над чертой) и масса (W, г; под чертой) байкальского хариуса из реки Енисей и его притоков в июле-августе 2021

Table 1. Linear dimensions (FL, cm; above the line) and weight (W, g; below the line) of the Baikal grayling from the Yenisei River and its tributaries in July 2021

Возраст, лет	р. Кача (2021), n=35	р. Мана (2021), n=22	р. Базаиха (2021), n=15	р. Березовка (2021), n=26	р. Енисей (2019), n=29	F	P
1+	$\frac{10,9 \pm 0,5^a}{16,9 \pm 1,8^a}$	-	$\frac{11,9 \pm 0,2^{ab}}{25,0 \pm 0,3^{ab}}$	$\frac{13,4 \pm 0,5^b}{29,0 \pm 2,4^b}$	-	$\frac{8,0}{4,8}$	$\frac{<0,01}{0,02}$
2+	$\frac{14,9 \pm 0,3^a}{43,3 \pm 2,9^a}$	$\frac{18,7 \pm 0,7^{bc}}{88,6 \pm 14,4^{bc}}$	$\frac{17,8 \pm 0,2^b}{71,8 \pm 2,0^b}$	$\frac{14,2 \pm 0,3^a}{35,0 \pm 4,0^a}$	$\frac{20,1 \pm 0,4^c}{108,0 \pm 6,4^c}$	$\frac{40,9}{20,8}$	$\frac{<0,01}{<0,01}$
3+	$\frac{19,2 \pm 0,4^a}{74,9 \pm 4,6^a}$	$\frac{23,4 \pm 0,3^b}{168,8 \pm 6,6^b}$	-	$\frac{20,2 \pm 0,2^a}{102,9 \pm 3,2^a}$	-	$\frac{42,9}{54,1}$	$\frac{<0,01}{<0,01}$

\* – в таблицу не включены единичные особи из рек Кача, Базаиха и Мана, имеющие нетипичное для выборки количество склеритов во втором годовом кольце (рис. 2).

Максимальные значения данных показателей были у хариусов из р. Березовка. У рыб возраста 2+ лет наблюдалась более существенная дифференциация по росту. Наименьшие размеры и массу тела имели хариусы из рек Березовка и Кача. Рыбы из рек Мана и Базаиха были на 3–4 см длиннее и имели почти в два раза большую массу, приближаясь по данным параметрам к наиболее крупным для своего возраста рыбам из основного русла Енисея. Схожая закономерность наблюдалась и для рыб в возрасте 3+ лет. Интересно, что единственный трехлетний хариус из реки Кача, имеющий нетипично большое количество склеритов во втором годовом кольце, по показателям роста (FL=18,5 см, W=74 г) также был схож с рыбами из Маны и Базаихи.

### Обсуждение

Результаты работы показывают, что байкальский хариус, обитающий в летний период в притоках среднего течения Енисея, неоднороден по строению чешуи и темпам роста. На основании проведенного ранее исследования (Zuev et al., 2021a), мы предполагаем, что рыбы с замедленным темпом роста и небольшим количеством склеритов во втором годовом кольце являются оседлыми. Период

жизни, предшествующий поимке, проведен ими в конкретном притоке. Напротив, рыбы, сходные по скорости роста и строению чешуи с енисейским хариусом, являются мигрантами из основного русла Енисея. Степень обособленности этих форм друг от друга на данный момент остается неизвестной. Наличие в выборках из рек Кача, Базаиха и Мана единичных особей с иным количеством склеритов говорит об их смешении на некоторых участках. В целом способность хариуса к образованию форм, различающихся по темпам роста, времени полового созревания и морфологии, не является уникальной для данного бассейна и была также описана для *Thymallus thymallus* из Европейского Северо-Востока России (Зиновьев и др., 2011, 2016; Ponomarev, Zakharov, 2021).

Таким образом, высказанное ранее мнение об отсутствии миграций байкальского хариуса на участке Енисея в нижнем бьефе Красноярской ГЭС (Zuev et al., 2021a) лишь отчасти является верным. Вероятно, популяция хариуса из основного русла Енисея гетерогенна в отношении миграционной активности. Согласно современным представлениям о природе частичных миграций (Lucas, Varas, 2008; Chapman et al., 2011), присутствие на од-



ном участке особей с разной миграционной активностью является скорее правилом, чем исключением.

Часть особей хариуса в нижнем бьефе Красноярской ГЭС постоянно обитает в основном русле реки, что подтверждается результатами контрольных ловов разновозрастных рыб в Енисее в течение всего года (Гадинов, Долгих, 2008; Иванова и др., 2015; Zuev et al., 2021b). Перемещение в притоки остальных рыб, вероятно, происходит в весеннее время, что соответствует типичной репродуктивной стратегии хариусов (Northcote, 1995). Внешними стимулами, приводящими к старту миграций хариусов вверх по течению, может выступать большой набор факторов и их комбинаций: температура и электропроводность, концентрация растворенного кислорода, скорость течения и др. (Hawkshaw, 2011). Градиенты гидрохимического состава, температуры воды и скорости течения также задают направление таких миграций.

Скорость потока может использоваться в качестве предиктора распределения молоди хариусов, обладающих выраженной реореакцией (Deleury, Kaya, 1992; Kaya, Jeanes, 1995), хотя для взрослых рыб такие наблюдения отсутствуют. Мы предполагаем, что данный фактор не является определяющим для старта весенней миграции рыб, ввиду отсутствия существенного градиента между Енисеем и исследованными притоками. Скорость течения Енисея в нижнем бьефе Красноярской ГЭС достигает 2 м/с и сравнима с таковой в притоках (Запкина-Дулькейт, Дулькейт, 1966; Ропомарева, Иванова, 2016). Вместе с тем положительная реореакция и увеличение мобильности рыб в весеннее время может приводить к тому, что особи, находящиеся в устьевой зоне притока, используют его как один из альтернативных путей для движения вверх по течению.

Направление нерестовых миграций лососевых, которым свойственен хоминг, обычно задается уникальным химическим составом водотока, в котором они были рождены (Salmenkova, 2017). Существующие исследования свидетельствуют о разной степени хоминга у европейского хариуса, от слабовыраженной (Dalen, 2016) до сильной (Witkowski, Kowalewski, 1988; Kristiansen, Dølving, 1996; Павлов и др., 1998). Вероятно, что данное явление также свойственно енисейской популяции байкальского хариуса и дает мотивацию для нерестовой миграции рыб в конкретные притоки. Вместе с тем хомингом можно объяснить миграции только тех особей, которые были рождены в притоках. Косвенные данные, такие как наличие ранней молоди, а также особей с текучими половыми продуктами, свидетельствуют о возможности воспроизводства хариуса непосредственно в основном русле Енисея (Шадрин, Иванова, 2012; Иванова и др., 2015; неопубликованные данные). Все это не исключает возможности участия в весенней миграции рыб, рожденных в Енисее, но по иным, не связанным с хомингом, причинам.

Температурный фактор наиболее часто привлекается для объяснения особенностей распространения и миграционной активности хариусов. Хариусы в целом могут быть отнесены к эвритермным рыбам, температурный порог нереста у которых находится между 4–10 °С (Дрягин, 1973). Летальный максимум *Thymallus arcticus* при разном режиме акклимации составляет 25–29 °С (Lohr et al., 1996; Beitinger et al., 2000), однако в реальных условиях европейский и сибирский хариус, как правило, избегают температур выше 17–18 °С (Crisp, 1996; Liknes, Gould, 1987). Температурный оптимум для соматического роста половозрелого байкальского хариуса оценен в 8–12 °С (Hartman, Jensen,



2017), для сеголеток сибирского хариуса – 16,8 °С (Hawkshaw, 2011).

Мы предполагаем, что именно температура является ключевым фактором, запускающим старт весенней миграции енисейского хариуса в притоки. В зимний период исследованные притоки Енисея покрыты ледовым покровом и имеют температуру воды, близкую к 0 °С. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС в зимний период, напротив, не замерзает, температура воды варьирует в пределах 0–2 °С. Гомотермия между Енисеем и притоками в 2021 году наступила в середине апреля (рис. 3). Начиная с мая, между притоками и основным руслом Енисея стал формироваться положительный градиент температур, который к началу июня составил около 4–5 °С. Таким образом, в весенний период притоки Енисея могут быть более привлекательны для хариуса с точки зрения температурного фактора. В среднем течении рек Мана, Базаиха и Березовка максимальные температуры

воды, как правило, не превышают 15–16 °С и являются комфортными для обитания там рыб в течение всего лета. В реках Караульная и Кача среднее течение и устье прогреваются до 17–21 °С, что по результатам контрольных ловов препятствует нахождению там хариуса, и временно изолирует рыб, обитающих в их верховьях, от енисейской популяции. Очередное выравнивание температуры воды в Енисее и притоках происходит в середине сентября, после чего притоки резко охлаждаются, в то время как температура Енисея остается стабильной (рис. 3).

До строительства плотины Красноярской ГЭС средняя температура воды в Енисее в районе г. Красноярска составляла в июле–августе 18–19 °С (рис. 3; Космаков, 2001). Это, вероятно, приводило к перемещению основной массы хариуса в более холодные притоки и максимальному перемешиванию рыб с разным происхождением. Современный температурный режим Енисея ограничивает

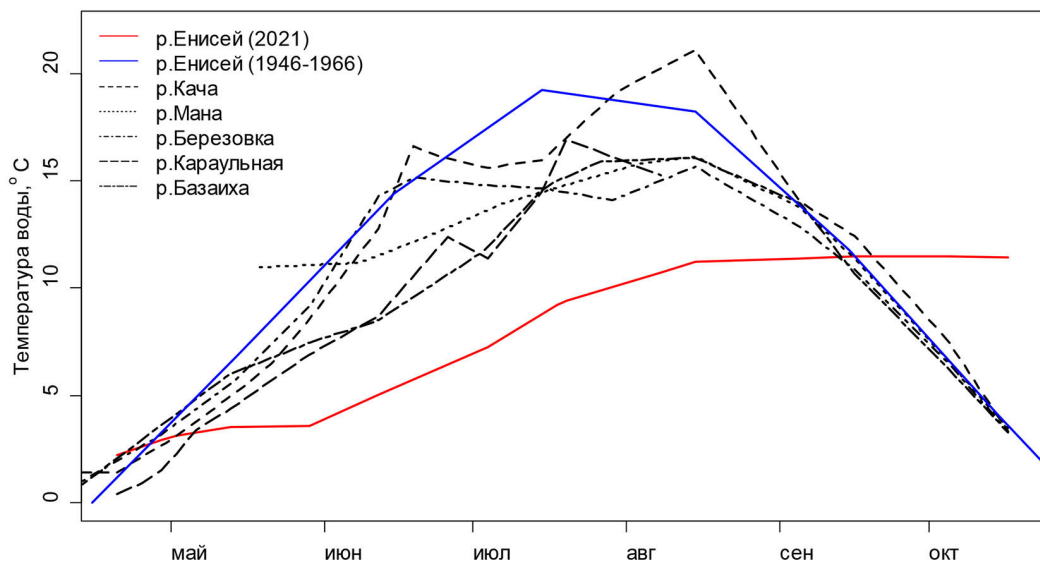


Рис. 3. Сезонная динамика температуры воды в нижнем бьефе реки Енисей и устьевой части его притоков (с апреля по ноябрь)

Fig. 3. Seasonal dynamics of water temperature in the downstream of the Yenisei River and the mouths of its tributaries (from April to November)

мобильность рыб в системе терминального водотока и его придаточной системы в летний период.

Среди пяти исследованных притоков Енисея оседлые медленнорастущие формы обнаружены в реках Кача и Березовка (не учитывая единичных оседлых особей в других водотоках). Очевидно, что причиной образования таких форм в верхнем течении реки Кача является наличие физической преграды в виде дамб прудов (рис. 1). Однако в р. Березовка, где оседлые особи встречались в верхнем и среднем течении, таких преград нет. При этом енисейские рыбы в данном притоке отсутствовали. Природа фактора, препятствующего их весенней миграции в Березовку, в настоящее время остается неизвестной.

Наличие устойчивой оседлой популяции хариуса в реке Березовка также должно предполагать отсутствие (частичное или полное) осеннего ската рыб в Енисей и их зимовку непосредственно в притоке. Традиционно считается, что охлаждение воды в осенний период приводит к миграции рыб вниз по течению. Однако анализ работ, в которых изучали поведение меченых хариусов, показывает, что осенний скат не является строго детерминированным процессом (West et al., 1992; Fish, 1998; Nykänen et al., 2004). При общей тенденции ската вниз по течению часть рыб не меняла свои летние биотопы, а часть, напротив, перемещалась в верховья реки. Протяженность осеннего ската также существенно варьировала и часто определялась наличием в бассейне реки участков, приемлемых для зимовки. Сведения о параметрах биотопов, где происходит зимовка хариусов, единичны, и в основном были получены для *Th. arcticus* из водотоков Северной Америки. Минимальная глубина рек в местах зимнего пребывания хариусов составляла около 0,9–1,5 метров, а в некоторых случаях – 0,3

(Hubert et al., 1985; Barndt, Kaya, 2000). Река Березовка в среднем и нижнем течении предоставляет такой диапазон глубин. Учитывая ее протяженность (около 60 км), конечным пунктом осенней миграции рыб из верхнего участка реки, вероятно, является ее среднее течение, где и происходит зимовка.

Причинами выявленной в работе дифференциации хариусов по скорости роста могут быть как различия в температуре воды, так и в обеспеченности кормовыми ресурсами. Если считать температуры в диапазоне 6–14 °С относительно комфортными для соматического роста рыб, то длительность интервала с оптимальными температурами в притоках составляет около 5 месяцев, с мая по октябрь. В основном русле Енисея продолжительность такого периода аналогичная, но сдвинута вперед на 1–1,5 месяца, с июля по декабрь (Космаков, 2001). Проведенные ранее исследования показывают, что активный соматический рост хариусов из основного русла Енисея происходит именно в данный период, с июля по ноябрь включительно (Zuev et al., 2021b).

Анализ проб донных беспозвоночных свидетельствует, что наибольшая биомасса зообентоса характерна для реки Енисей и отдельных участков исследованных притоков (рис. 4). Однако усредненные величины биомассы по каждому из притоков меньше таковых в Енисее в 2–3 раза. Кормовые ресурсы хариуса в мелких притоках могут расширяться за счет поступления аллохтонной органики с береговой линии, однако данный ресурс доступен только в летнее время. Наиболее близка к Енисею плотность донных сообществ в его крупном притоке – р. Базаихе. Средняя биомасса зообентоса в р. Мана, по данным А.В. Андриановой с соавторами (2019), сравнима с таковой в Енисее и составляет около 13 г/м<sup>2</sup>. В основном русле среднего Енисея

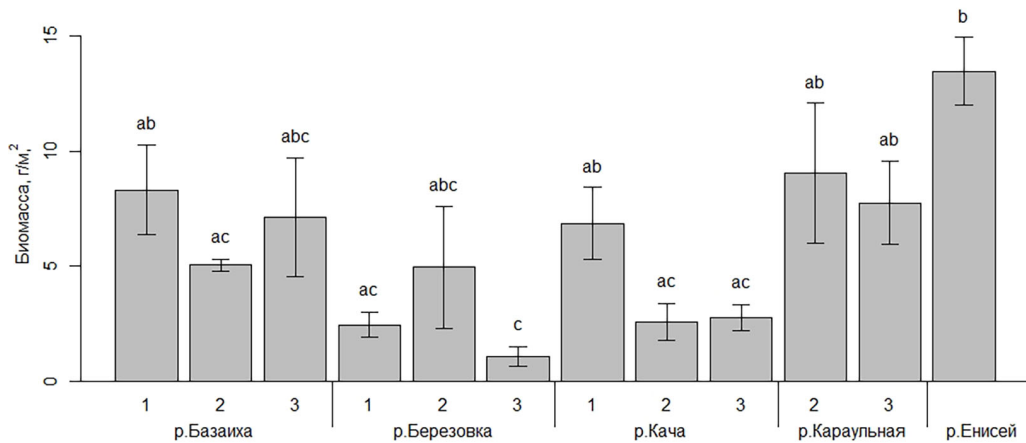


Рис. 4. Биомасса зообентоса (среднее  $\pm$  стандартное отклонение) в среднем Енисее и его притоках в 2021 г. 1 – верхнее течение, 2 – среднее течение, 3 – устье

Fig. 4. Biomass of zoobenthos (mean  $\pm$  SD) in the Middle Yenisei and its tributaries in 2021: 1 – upper course, 2 – middle course, 3 – mouth

биомасса бентоса оценена этими авторами в 19 г/м<sup>2</sup> (Андрианова и др., 2019). Высокие показатели биомассы зообентоса (около 10 г/м<sup>2</sup>) в среднем Енисее в июле-августе также указаны в работе (Sushchik et al., 2007). В октябре плотность донных сообществ за счет амфипод может достигать 30 г/м<sup>2</sup> (Sushchik et al., 2007). Таким образом, донные сообщества основного русла Енисея в целом способны обеспечивать более высокую скорость роста, чем кормовые ресурсы в притоках.

Вместе с тем в мае-июне при низких температурах воды в Енисее наблюдается спад численности и биомассы донных беспозвоночных (Sushchik et al., 2007). Это дает основание предположить, что оптимальной стратегией, позволяющей хариусу реализовать максимальную скорость роста, будет обитание в основном русле Енисея в зимний период, далее относительно короткая по протяженности миграция в крупный приток с появлением положительного температурного градиента (в апреле-мае) и обратная миграция в Енисей в конце августа-начале сентября. Такая стратегия позволяет на два месяца удлинить период комфортных для ро-

ста температур, по сравнению с обитанием только в притоке или только в Енисее. Вероятно, что особи, имеющие повышенное (более 20) количество склеритов во втором годовом кольце, превышающее среднее значение для Енисея (17,6), являются примерами данной стратегии. Проверка данного предположения требует использования современных методов радиотрекинга отдельных особей, успешно зарекомендовавших себя в предыдущих исследованиях хариусов (Nykänen et al., 2004; Horká et al., 2015).

## Заключение

Участки притоков Енисея в нижнем бьефе Красноярской ГЭС, температура которых не превышает 16–17 °С, в летнее время заселены двумя формами байкальского хариуса. Жилая, медленно растущая форма обнаружена в верхнем и среднем течении р. Березовка, а также на изолированных дамбами участках верхнего течения р. Кача. Основная масса хариусов в среднем течении крупных притоков по происхождению является мигрантами из Енисея. Между притоками и основным руслом Енисея формируется выраженный

положительный температурный градиент с середины апреля до середины сентября, способствующий пространственной изоляции хариусов из основного русла и верхней части притоков. Оптимальные для соматического роста хариусов температурные условия

формируются в притоках с мая по сентябрь, а в основном русле – с июля по декабрь. Комбинирование двух типов биотопов в годовом цикле рыб из основного русла Енисея может увеличить продолжительность их нагула в комфортных условиях до 7 месяцев.

### Список литературы / References

Абакумова В. А. (1983) *Руководство по методам гидробиологического анализа поверхностных вод и донных отложений*. Ленинград, Гидрометеоздат, 240 с. [Abakumova V. A. (1983) *Manual on methods of hydrobiological analysis of surface waters and bottom sediments*. Leningrad, Hydrometeoizdat, 240 p. (in Russian)]

Андрианова А. В., Дербинева Е. В., Гадинов А. Н., Криволицкий Д. А., Мельников И. И. (2019) Кормовая база и потенциал рыбопродуктивности бассейна Енисея (верхнее и среднее течение). *Вестник Томского государственного университета. Биология*, 45: 142–163 [Andrianova A. V., Derbineva E. V., Gadinov A. N., Krivolutskiy D. A., Melnikov I. I. (2019) Feed base and potential fish productivity of the Yenisey basin (upstream and midstream). *Tomsk State University Journal of Biology [Vestnik Tomskogo Gosudarstvennogo Universiteta, Biologiya]*, 45: 142–163 (in Russian)]

Гадинов А. Н., Долгих П. М. (2008) Пространственно-видовая структура ихтиоценоза, относительная численность и факторы, влияющие на распределение рыб р. Енисей. *Вестник КрасГАУ*, 3: 169–174 [Gadinov A. N., Dolgikh P. M. (2008) Spatial and species structure of the ichthyocenosis, relative abundance and factors affecting fish distribution in the Yenisei river. *Bulletin of Krasnoyarsk State Agrarian University [Vestnik KrasGAU]*, 3: 169–174 (in Russian)]

Дрягин П. А. (1973) Экологическая классификация рыб по температурному фактору. *Лимнология Северо-Запада СССР*, 1: 167–170 [Dryagin P. A. (1973) Ecological classification of fishes by the temperature factor. *Limnology of the North-West of the USSR [Limnologiya Severo-Zapada SSSR]*, 1: 167–170 (in Russian)]

Запекина-Дулькейт Ю. И., Дулькейт Г. Д. (1966) Влияние лесосплава на режим и производительность рек Мана и Базаиха (Восточные Саяны). *Труды государственного заповедника «Столбы»*, 5: 142–231 [Zapekina-Dulkeit Yu. I., Dulkeit G. D. (1966) The influence of timber floating on the regime and productivity of the Mana and Bazaiha rivers (the Eastern Sayan). *Proceedings of the State Nature Reserve «Stolby» [Trudy gosudarstvennogo zapovednika «Stolby»]*, 3: 142–231 (in Russian)]

Зиновьев Е. А., Бакланов М. А., Боталова И. Н. (2011) Суперкарликовая популяция хариуса реки Язовой. *Вестник Удмуртского университета. Серия Биология. Науки о Земле*, 4: 71–77 [Zinovjev E. A., Baklanov M. A., Botalova I. N. (2011) Super dwarf population of grayling in the Jazovaja river (town Perm). *Bulletin of Udmurt University. Series Biology. Earth Sciences [Vestnik Udmurtskogo universiteta. Seriya Biologiya. Nauki o Zemle]*, 4: 71–77 (in Russian)]

Зиновьев Е. А., Васильев А. С., Зиновьева Е. Е. (2016) О короткоцикловых формах рыб в бассейне средней Камы. *Вестник Пермского университета. Серия: Биология*, 2: 144–149 [Zinovjev E. A., Vasiljev A. S., Zinovjeva E. E. (2016) About shortcycle forms of fish in the basin of

the middle Kama. *Bulletin of Perm University. Biology* [Vestnik Permskogo universiteta. Seriya: Biologiya], 2: 144–149 (in Russian)]

Зуев И. В., Семенова Е. М., Шулепина С. П., Резник К. А., Трофимова Е. А., Шадрин Е. Н., Зотина Т. А. (2011) Питание хариуса *Thymallus sp.* в среднем течении р. Енисей. *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*, 4(3): 281–292 [Zuev I. V., Semenova E. M., Shulepina S. P., Reznik K. A., Trofimova E. A., Shadrin E. N., Zotina T. A. (2011) Feeding composition of grayling *Thymallus sp.* in the middle reach of the Yenisei river. *Journal of Siberian Federal University. Biology* [Zhurnal Sibirskogo federal'nogo universiteta. Biologiya], 4(3): 281–292 (in Russian)]

Иванова Е. В., Оськина Н. А., Зуев И. В. (2015) Показатели роста и плодовитости сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) в среднем течении реки Енисей. *Вопросы рыболовства*, 16(1): 87–95 [Ivanova E. V., Oskina N. A., Zuev I. V. (2015) Parameters of growth and fecundity of arctic grayling *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) in the middle reach of the Yenisei river. *Problems of Fisheries* [Voprosy rybolovstva], 16(1): 87–95 (in Russian)]

*Карта реки Енисей от Красноярской ГЭС до устья реки Ангара* (2008) Санкт-Петербург, ГБУ Волго-Балт, 47 с. [Navigation chart of the Yenisei River from the Krasnoyarsk HPP to the mouth of the Angara river. St. Petersburg, GBU Volgo-Balt, 47 p. (in Russian)]

Космаков И. В. (2001) *Термический и ледовый режим в верхних и нижних бьефах высоконапорных гидроэлектростанций на Енисее*. Красноярск, Кларетианум, 144 с. [Kosmakov I. V. (2001) *Thermal and ice regime in the upper and lower reaches of high-pressure hydroelectric power plants on the Yenisei*. Krasnoyarsk, Claretianum, 144 p. (in Russian)]

*Определитель пресноводных беспозвоночных европейской части СССР (планктон, бентос)* (1977) Л., Гидрометеиздат, 511 с. [A taxonomic key for freshwater invertebrates of the European part of the USSR (plankton, benthos) (1977) Leningrad, Gidrometeoizdat, 511 p. (in Russian)]

*Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 3* (1997) СПб., Зоологический институт РАН, 439 с. [A taxonomic key for freshwater invertebrates in Russia and adjacent territories. Vol. 3 (1997) Saint Petersburg, Zoological Institute RAS, 439 p. (in Russian)]

*Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 4* (1999) СПб., Зоологический институт РАН, 998 с. [A taxonomic key for freshwater invertebrates in Russia and adjacent territories. Vol. 4 (1999) Saint Petersburg, Zoological Institute RAS, 998 p. (in Russian)]

*Определитель пресноводных беспозвоночных России и сопредельных территорий. Т. 5* (2001) СПб., Наука, 836 с. [A taxonomic key for freshwater invertebrates in Russia and adjacent territories. Vol. 5 (2001) Saint Petersburg, Nauka, 836 p. (in Russian)]

Павлов Д. С., Нездолий В. К., Островский М. П., Фомин В. И. (1998) Хоминг у европейского хариуса *Thymallus thymallus* в бассейне Верхней Волги. *Вопросы ихтиологии*, 38(4): 569–570 [Pavlov D. S., Nezdoliy V. K., Ostrovsky M. P., Fomin V. I. (1998) Homing in the European grayling *Thymallus thymallus* in the Upper Volga basin. *Journal of Ichthyology* [Voprosy ikhtiologii], 38(4): 569–570 (in Russian)]

Правдин И. Ф. (1966) *Руководство по изучению рыб (преимущественно пресноводных)*. Москва, Пищевая промышленность, 376 с. [Pravdin I. F. (1966) *Practical guide to fish examination (primarily freshwater species)*. Moscow, Pishchevaya promyshlennost'st', 376 p. (in Russian)]

*Ресурсы поверхностных вод СССР: Гидрологическая изученность. Т. 16. Ангара-Енисейский район. Вып. 1. Енисей* (1967) Ленинград, Гидрометеиздат, 823 с. [Surface water resources of the USSR. Vol. 16. Angara-Yenisei district. Issue 1. Yenisei (1967) Leningrad, Gidrometeoizdat, 823 p. (in Russian)]

Шадрин Е. Н. (2006) *Эколого-трофическая характеристика сибирского хариуса (Thymallus arcticus (Pallas, 1776)) бассейна р. Енисея. Автореферат дис... канд. биол. наук*. Красноярск, 18 с. [Shadrin E. N. (2006) *Ecological and trophic characteristics of the Siberian grayling (Thymallus arcticus (Pallas, 1776)) in the Yenisei river basin (Thesis PhD Biol. Sciences)*. Krasnoyarsk, 18 p. (in Russian)]

Шадрин Е. Н., Иванова Е. В. (2012) Искусственное воспроизводство хариуса сибирского *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) в условиях временного рыбоводного комплекса, установленных на реках Енисей и Мана. *Рыбное хозяйство*, 5: 83–88 [Shadrin E. N., Ivanova E. V. (2012) Artificial reproduction of arctic grayling *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) under conditions of temporary fish-breeding farm on the Yenisey and Mana rivers. *Fisheries [Rybnoe khozyaistvo]*, 5: 83–88 (in Russian)]

Barndt S. A., Kaya C. M. (2000) Reproduction, growth, and winter habitat of Arctic grayling in an intermittent canal. *Northwest Science*, 74(4): 294–305

Beitinger T. L., Bennett W. A., McCauley R. W. (2000) Temperature tolerances of North American freshwater fishes exposed to dynamic changes in temperature. *Environmental Biology of Fishes*, 58(3): 237–275

Chapman B. B., Brönmark C., Nilsson J.-Å., Hansson L.-A. (2011) The ecology and evolution of partial migration. *Oikos*, 120(12): 1764–1775

Crisp D. T. (1996) Environmental requirements of common riverine European salmonid fish species in fresh water with particular reference to physical and chemical aspects. *Hydrobiologia*, 323(3): 201–221

Dalen K. (2016) *Effect of fragmentation and lack of precise homing on population structure in European grayling (Thymallus thymallus) within a large Norwegian river system. M. Sc. thesis*. Oslo, Norway, University of Oslo, 56 p.

Deleray M. A., Kaya C. M. (1992) Lakeward and downstream movements of age-0 arctic grayling (*Thymallus arcticus*) originating between a lake and a waterfall. *Great Basin Naturalist*, 52(4): 344–351

Fish J. T. (1998) *Radio-telemetry studies of Arctic grayling in the Jim River (Dalton Highway) during 1997–1998*. Alaska, Department of Fish and Game, 38 p.

Hartman K. J., Jensen O. P. (2017) Anticipating climate change impacts on Mongolian salmonids: bioenergetics models for Lenok and Baikal grayling. *Ecology of Freshwater Fish*, 26(3): 383–396

Hawkshaw S. C. F. (2011) *Temperature preference and distribution of juvenile Arctic grayling (Thymallus arcticus) in the Williston watershed, British Columbia Canada. M. Sc. thesis*. University of Northern British Columbia, 102 p.

Horká P., Horký P., Randák T., Turek J., Rylková K., Slavík O. (2015) Radio-telemetry shows differences in the behaviour of wild and hatchery-reared European grayling *Thymallus thymallus* in response to environmental variables. *Journal of Fish Biology*, 86(2): 544–557



- Hubert W. A., Helzner R. S., Lee L. A., Nelson P. C. (1985) *Habitat suitability index models and instream flow suitability curves: Arctic grayling riverine populations*. United States Fish and Wildlife Services, Biological Report 82(10.110), 34 p.
- Kaya C. M., Jeanes E. D. (1995) Retention of adaptive rheotactic behavior by F1 fluvial Arctic Grayling. *Transactions of the American Fisheries Society*, 124(3): 453–457
- Kristiansen H., Dølving K. B. (1996) The migration of spawning stocks of grayling *Thymallus thymallus* in Lake Mjøsa, Norway. *Environmental Biology of Fishes*, 47(1): 43–50
- Liknes G. A., Gould W. R. (1987) The distribution, habitat and population characteristics of fluvial arctic grayling (*Thymallus arcticus*) in Montana. *Northwest Science*, 61(2): 122–129
- Lohr S. C., Byorth P. A., Kaya C. M., Dwyer W. P. (1996) High-temperature tolerances of fluvial Arctic grayling and comparisons with summer river temperatures of the Big Hole River, Montana. *Transactions of the American Fisheries Society*, 125(6): 933–939
- Lucas M., Baras E. (2008) *Migration of freshwater fishes*. Oxford, Blackwell Science, 440 p.
- Northcote T. G. (1995) Comparative biology and management of Arctic and European grayling (Salmonidae, *Thymallus*). *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 5(2): 141–194
- Nykänen M., Huusko A., Lahti M. (2004) Changes in movement, range and habitat preferences of adult grayling from late summer to early winter. *Journal of Fish Biology*, 64(5): 1386–1398
- Ponomarev V. I., Zakharov A. B. (2021) Distribution and biological features of grayling *Thymallus thymallus* (Thymallidae) in the European North-East of Russia. *Journal of Ichthyology*, 61(2): 206–219
- Ponomareva Y. A., Ivanova E. A. (2016) Ratio between living and dead cells and the size structure of the Yenisei River phytoplankton downstream of the Krasnoyarsk Hydroelectric Power Station. *Contemporary Problems of Ecology*, 9(5): 582–589
- Salmenkova E. A. (2017) Mechanisms of homing in salmonids. *Biology Bulletin Reviews*, 7(4): 287–298
- Shaparev N. Y. (2019) Modeling summer water temperature on the Yenisei River. *Thermal Science*, 23(2): 607–614
- Sushchik N. N., Gladyshev M. I., Kravchuk E. S., Ivanova E. A., Ageev A. V., Kalachova G. S. (2007) Seasonal dynamics of long-chain polyunsaturated fatty acids in littoral benthos in the upper Yenisei River. *Aquatic Ecology*, 41(2): 349–365
- West R. L., Smith M. W., Barber W. E., Reynolds J. B., Hop H. (1992) Autumn migration and overwintering of Arctic grayling in coastal streams of the Arctic National Wildlife Refuge, Alaska. *Transactions of the American Fisheries Society*, 121(6): 709–715
- Witkowski A., Kowalewski M. (1988) Migration and structure of spawning population of European grayling *Thymallus thymallus* (L.) in the Dunajec basin. *Archiv für Hydrobiologie*, 112(2): 279–297
- Zuev I. V., Shulepina S. P., Trofimova E. A., Zotina T. A. (2017) Seasonal changes in feeding and relative condition factors of Arctic grayling (*Thymallus arcticus*) in a stretch of the middle reaches of the Yenisei River. *Contemporary Problems of Ecology*, 10(3): 250–258
- Zuev I. V., Trofimova E. A., Zotina T. A. (2019) Seasonal variability of length-weight relationships of Arctic grayling (*Thymallus arcticus*) and Siberian dace (*Leuciscus baicalensis*) inhabiting the middle reaches of the Yenisei River, Siberia, Russia. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 19(10): 893–897



Zuev I. V., Andrushchenko P. Y., Chuprov S. M., Zotina T. A. (2021a) Structural features of scales of Baikal grayling *Thymallus baicalensis* under conditions of an altered hydrological regime. *Inland Water Biology*, 14(1): 60–66

Zuev I. V., Andrushchenko P. Y., Zotina T. A. (2021b) Seasonal formation of annual rings on the scales of Baikal grayling inhabiting the middle reaches of the Yenisei River under altered temperature regime. *Environmental Biology of Fishes*, 104(10): 1293–1302