

УДК 597.2.5

doi: 10.17223/19988591/56/7

**И.В. Зуев<sup>1</sup>, П.Ю. Андрущенко<sup>1,2</sup>, Н.О. Яблоков<sup>1,3</sup>,  
Д.В. Дементьев<sup>2</sup>, Т.А. Зотина<sup>1,2</sup>**

<sup>1</sup>Институт фундаментальной биологии и биотехнологии,  
Сибирский федеральный университет, г. Красноярск, Россия

<sup>2</sup>Институт биофизики, Федеральный исследовательский центр  
«Красноярский научный центр СО РАН», г. Красноярск, Россия

<sup>3</sup>Красноярский филиал Федерального государственного бюджетного  
научного учреждения «Всероссийский научно-исследовательский институт  
рыбного хозяйства и океанографии», г. Красноярск, Россия

## **Идентификация оседлых и мигрирующих хариусов в р. Енисей с использованием чешуи**

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.

Изучена возможность использования чешуи байкальского хариуса *Thymallus baicalensis* Dybowski, 1874 в качестве маркера мигрирующих и оседлых рыб на участке реки Енисей с измененным термическим режимом в нижнем бьефе Красноярской ГЭС. Для тестирования метода использована выборка из 161 особи хариуса, отловленных в июле – ноябре 2019 г. в основном русле Енисея, вблизи устья одного из крупных притоков – реки Кан. На основании ранее полученных данных о повышенном количестве склеритов во втором годовом кольце чешуи хариусов из основного русла Енисея выборка дифференцирована на две группы. Особи, имеющие 15 и более склеритов во втором годовом кольце, отнесены к потенциально оседлым; особи, имеющие менее 15 склеритов, – к потенциально мигрирующим. Доля мигрантов в общей выборке составила 18,6%. Наибольший их процент отмечен в июле (24%), в августе – сентябре он составлял 20–22%, в октябре – 15%, в ноябре мигранты не встречались. Статистически значимые ( $p < 0,05$ ) различия по линейным размерам между оседлыми и мигрирующими рыбами 2–3-летнего возраста выявлены в июле – августе; различия по содержанию радиоцезия (<sup>137</sup>Cs) зафиксированы в августе. На основании полученных результатов предложена модель распределения хариуса, согласно которой особи в летнее время массово перемещаются из крупных прогретых притоков в основное русло Енисея, где температура воды не превышает 12 °С. Предложенный подход позволяет выявлять особей, расселяющихся из притоков, но не пригоден для идентификации половозрелых рыб, осуществляющих кратковременные внутривидовые миграции.

**Ключевые слова:** *Thymallus baicalensis*; сезонная миграция; термический режим; склериты; радиоцезий; среднее течение р. Енисей

Для цитирования: Зуев И.В., Андрущенко П.Ю., Яблоков Н.О., Дементьев Д.В., Зотина Т.А. Идентификация оседлых и мигрирующих хариусов в р. Енисей с использованием чешуи // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2021. № 56. С. 152–169. doi: 10.17223/19988591/56/7

## Введение

Зарегулирование стока рек плотинами гидроэлектростанций (ГЭС) оказывает существенное воздействие на популяции мигрирующих видов рыб, препятствуя их перемещению между участками верхнего и нижнего бьефа [1, 2]. Нарушение уреченного и термического режима реки в нижнем бьефе ГЭС также может приводить к модификации миграционного процесса как в пределах основного русла, так и между основным руслом и его придаточной системой. Ранее такой эффект был описан для некоторых популяций европейского хариуса *Thymallus thymallus* (Linnaeus, 1758), перешедших к оседлому образу жизни на участках ниже плотин [3]. Мы предполагаем, что сходные изменения миграционного поведения рыб произошли в р. Енисей на участке нижнего бьефа Красноярской ГЭС. Вследствие установления комфортных летних температур воды в основном русле Енисея обитающий здесь байкальский хариус *Thymallus baicalensis* Dybowski, 1874 частично перестал мигрировать в притоки [4], а также нарастил свою численность и темпы роста [5, 6]. При этом притоки Енисея на данном участке также населены хариусом [7, 8], происхождение которого остается неизвестным. Вероятно, что субпопуляции вида как в основном русле, так и в притоках представляют собой смесь оседлых особей и мигрантов из разных частей бассейна. Количественные оценки объема мигрирующих рыб отсутствуют, что не дает возможность решить вопрос о современной роли притоков в поддержании численности байкальского хариуса р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС.

Стандартом в изучении миграций пресноводных рыб в последние 20–30 лет стало применение высокотехнологичных электронных меток, прежде всего радио и PIT-меток [9, 10]. Тем не менее в силу финансовых и технических причин каждый из данных типов мечения имеет определенные недостатки, что ограничивает их массовое использование. В исследованиях миграций хариусов с использованием дорогостоящих радиометок объем меченых рыб не превышал 100 особей [11, 12]. PIT-метками в рамках одного исследования может имплантироваться значительно больше рыб, до тысячи экземпляров [13, 14], однако детекция меченых рыб, как и в случае классических меток, требует проведения повторных контрольных отловов.

Расширением арсенала методов мечения является применение естественных (морфологических, биохимических и др.) маркеров, характеризующих определенную группу особей из конкретного биотопа [15, 16]. Преимуществами таких маркеров считают относительную дешевизну, простоту применения, отсутствие необходимости повторного отлова, отсутствие воздействия на рост и выживаемость рыб, а также возможность использования

массовой выборки [16]. Естественным маркером хариусов, населяющих основное русло термически измененного участка р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС, является структура чешуи [4]. Наличие такого показателя потенциально позволяет выявлять рыб, мигрировавших из русла реки в притоки, и решать обратную задачу по выявлению рыб, скатившихся из притока в Енисей. Дополнительным маркером гидробионтов, населяющих р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС, являются повышенные по сравнению с фоновыми содержания техногенных радионуклидов, в частности радиоцезия,  $^{137}\text{Cs}$ , за счет радиоактивных сбросов Горно-химического комбината ГК РОСАТОМ (ГХК), расположенного в районе г. Железногорска [17–20].

Несмотря на указанные перспективы использования чешуи и химического состава тканей хариуса для идентификации особей с разным происхождением, ранее для этой цели их не применяли. В рамках настоящей работы нами впервые предпринята попытка оценить соотношение оседлых и мигрировавших из притоков особей байкальского хариуса на термически измененном участке р. Енисей на основании структуры чешуи. В качестве верификации предложенного маркера использованы линейные размеры рыб и содержание радиоактивного цезия в их тканях.

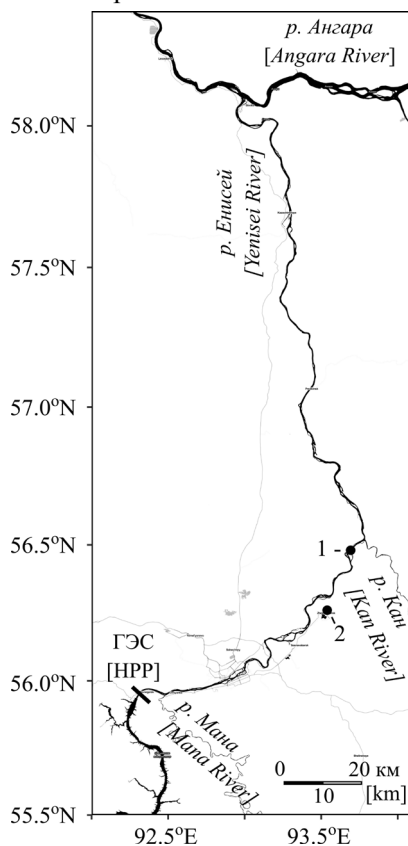
### Материалы и методики исследования

В работе использована выборка байкальского хариуса, *Thymallus baicalensis* Dybowski, 1874, собранная на участке основного русла Енисея в районе устья р. Кан, вблизи с. Хлопуново ( $56^{\circ}28'05''\text{с.ш.}$ ,  $93^{\circ}38'53''\text{в.д.}$ ) в июле–ноябре 2019 г. (рис. 1). Отлов рыб проведен жаберными сетями с размером ячеек 25–40 мм. Выловленная рыба хранилась при температуре  $-30^{\circ}\text{C}$  до начала анализа. За весь период исследований собран 161 экз. При работе с животными авторы соблюдали рекомендации Директивы 2010/63/EU Европейского парламента и Совета Европейского союза.

В ходе сбора материала у всех экземпляров рыб измерена длина тела по Смитту,  $FL$  (мм), и масса тела,  $W$  (г). Для определения возраста и дифференциации рыб, имеющих разное происхождение, использованы чешуи хариуса, отобранные под основанием спинного плавника в первом–третьем рядах над боковой линией [4]. Не менее 3 чешуй с каждой особи, предварительно очищенные в 2%-м растворе КОН и помещенные между двух предметных стекол, сфотографированы на стереомикроскопе ЛОМО МСП-2 (Россия) ( $\times 48$ ). На полученных снимках одним оператором подсчитано среднее для одной рыбы количество склеритов во втором годовом кольце в секторе между краниальным и дорсальным полем чешуи.

Принцип дифференциации особей хариуса по их происхождению основан на ранее полученных результатах о повышенном количестве склеритов на чешуе рыб (прежде всего, во втором годовом кольце), обитающих на тер-

мически измененном участке среднего течения р. Енисей. Среднее число склеритов второго годового кольца у хариусов из основного русла Енисея составляло 17,6 с 95% доверительным интервалом от 15,6 до 19,8 [4]. У рыб из притоков Енисея среднее число склеритов во втором кольце варьировало от 8,7 до 10,7. В рамках данного исследования нами предположено, что особи хариуса, имеющие более 15 склеритов во втором годовом кольце чешуи, постоянно населяют основное русло термически измененного участка р. Енисей. Далее данные особи обозначены термином «оседлые». Особи с меньшим числом склеритов, обозначаемые как «мигранты», как минимум второй год жизни провели в притоках.



**Рис. 1.** Карта среднего участка р. Енисей. ГЭС – плотина Красноярской ГЭС:

1 – участок отлова хариуса; 2 – г. Железногорск

[Fig. 1. Map of the middle reaches of the Yenisei River. HPP is the dam of Krasnoyarsk Hydroelectric Power Plant. 1 - Sampling site; 2 - the town of Zheleznogorsk]

Для измерения содержания техногенных радионуклидов из общей выборки выделены рыбы двух указанных типов. В объединенных пробах оседлых хариусов для каждого месяца число особей варьировало от 12 до 31 (всего 125), в пробах мигрирующих – от 3 до 8 особей (всего 18).

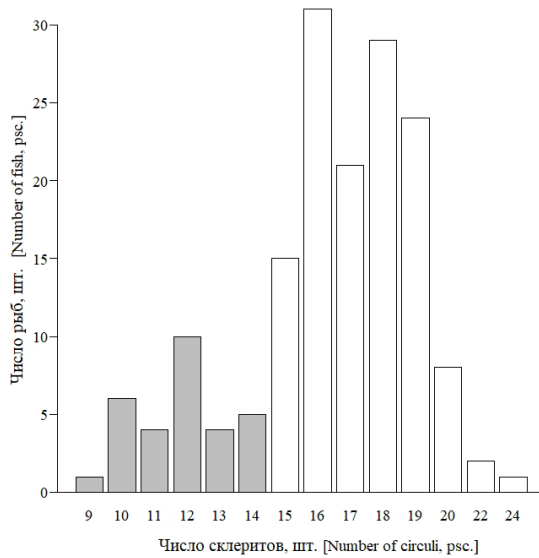
Приготовление проб: пробы готовили из мышц, снятых с осевого скелета рыб, высушенных и озолённых в муфельной печи при 450 °С. Содержание  $\gamma$ -излучающих радионуклидов в пробах золы измерено с помощью гамма-спектрометра с полупроводниковым германиевым детектором GX2320 (Canberra), как описано ранее [18, 19]. Спектры проанализированы с помощью программы Genie-2000 (Canberra). Результаты приведены в беккерелях/кг (Бк/кг) сухой массы в пересчёте на дату отбора рыб. Погрешность измерения, 1 sd, рассчитана программой при анализе спектров.

Соответствие использованных данных нормальному закону распределения оценено с помощью критерия Шапиро – Уилка. Поскольку большинство выборок с длинами рыб имели иной тип распределения, для их сравнения использован непараметрический тест Манна – Уитни. Все статистические расчеты выполнены в среде R (R Development Core Team, 2011). Данные по содержанию  $^{137}\text{Cs}$  (Бк/кг сух. массы) в мышцах хариусов представлены в виде средней арифметической со стандартным отклонением ( $M \pm SD$ ). Длина тел (см) хариусов представлена как медиана с квантилями.

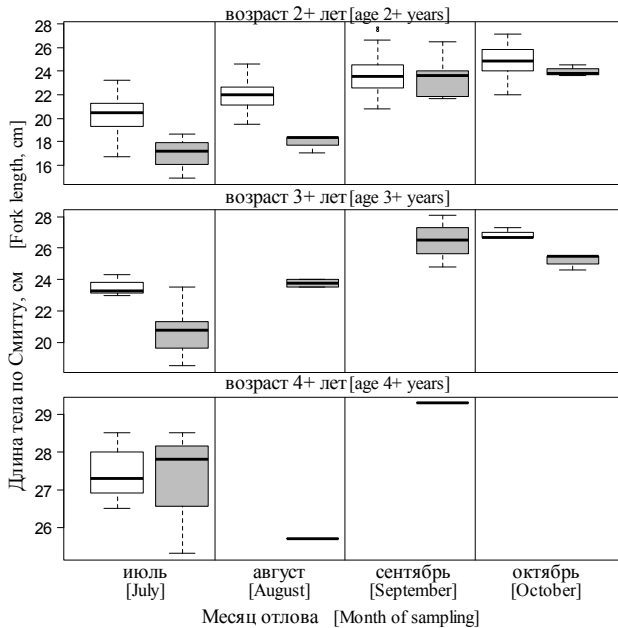
### Результаты исследования

Количество склеритов во втором годовом кольце исследованных хариусов варьировало от 9 до 24 (рис. 2). Распределение отличалось от нормального по тесту Шапиро – Уилка ( $p < 0,01$ ), обладая выраженным левым «хвостом» (коэффициент асимметрии равен  $-0,61$ ). Доля особей, имеющих от 9 до 14 склеритов, и обозначаемых в рамках нашей работы как мигранты, составляла 18,6% от всей выборки.

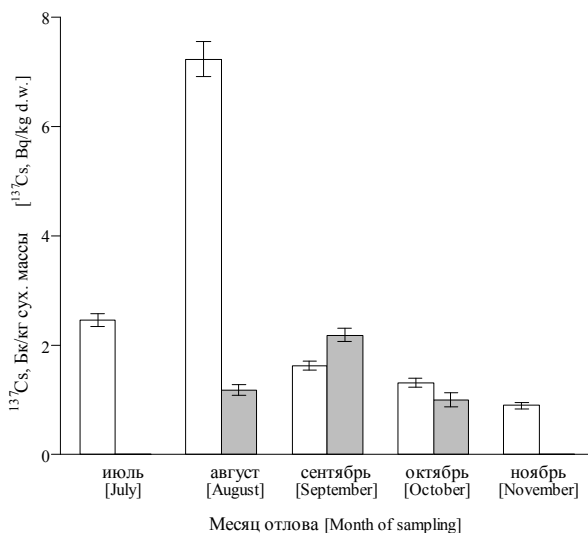
Наибольший процент мигрирующих особей отмечен в июле (24%), в августе–сентябре он составлял около 20–22%, в октябре – 15%, а в ноябре такие хариусы не встречались. Для оценки потенциальных различий в темпах роста оседлых и мигрирующих рыб выборки были разделены на группы по возрастам и месяцам отлова. На рис. 3 показаны линейные размеры рыб в трех возрастных группах. Линейные размеры оседлого хариуса в возрасте 2–3+ на 3–5 см превышали ( $p < 0,05$ ) линейные размеры у мигрирующих рыб в июле–августе (рис. 3). У рыб 4+ летнего возраста в июле, а также у трехлетних рыб в сентябре–октябре различия по  $FL$  отсутствовали. Из числа техногенных гамма-излучающих радионуклидов в мышцах хариуса зарегистрирован только радиоцезий ( $^{137}\text{Cs}$ , период полураспада – 30,1 года). Содержание  $^{137}\text{Cs}$  в мышцах хариуса варьировало в диапазоне 0,9–7,2 Бк/кг. Максимальное содержание  $^{137}\text{Cs}$  отмечено у оседлых рыб в августе, что превышало содержание этого радионуклида в выборке мигрантов в шесть раз (рис. 4). В остальные месяцы выборки оседлых и мигрирующих особей содержали близкую удельную активность  $^{137}\text{Cs}$ . В июле содержание радиоцезия в выборке мигрирующих особей не измеряли. Содержание радиоцезия в мышцах хариусов, отловленных на фоновом участке Енисея, не превышало пределов обнаружения.



**Рис. 2.** Распределение числа склеритов во втором законченном годовом кольце чешуи хариуса из р. Енисей в выборке 2019 г. Серым цветом выделены варианты количества склеритов, принадлежащие потенциально мигрирующим особям  
**[Fig. 2.** Distribution of the circuli number in the second completed annual ring of grayling scales from the Yenisei River in the sample of 2019. Numbers of circuli typical of migrating specimens are highlighted in grey]



**Рис. 3.** Длина тела (см) оседлых (белые боксы) и мигрирующих (серые боксы) хариусов из р. Енисей в 2019 г.  
**[Fig. 3.** Fork length (cm) of resident (white boxes) and migrating (gray boxes) graylings from the Yenisei River in 2019] (| - median, □ - Q1 & Q3, 1,5\*IQR)



**Рис. 4.** Содержание  $^{137}\text{Cs}$  (Бк/кг сух. массы) в мышцах оседлых и мигрирующих хариусов из р. Енисей в 2019 г. \*В июле содержание радиоцезия в выборке мигрирующих особей не измеряли. Серым цветом выделены выборки потенциально мигрирующих особей

**[Fig. 4.** Content of  $^{137}\text{Cs}$  (Bq/kg d.w.) in the muscles of resident and migrating graylings from the Yenisei River in 2019.

\*In July, radiocesium was not measured in the sample of migrating graylings. Samples of migrating specimens are highlighted in grey] ( $M \pm SD$ )

### Обсуждение результатов исследования

К настоящему времени накоплен большой объем информации об особенностях миграционного поведения хариусов. Как и многим представителям отряда лососеобразных, хариусам свойственны нерестовые, кормовые, зимовальные и покатные (для молоди) миграции [3, 11, 21]. Протяженность миграций отдельных видов рода *Thymallus* может достигать 100 км [11], хотя в целом хариусов считают менее мобильной группой, чем прочие виды лососеобразных [22]. Исследователи также отмечают гетерогенность исследованных популяций хариусов в отношении миграционного поведения, что является проявлением феномена частичных миграций [23]. В каждый из видов миграции, как правило, вовлекаются не все особи возрастной или размерной группы [3]. Следствием такой неоднородности является возможность одновременного присутствия в пределах участка реки особей одного происхождения, но с разной миграционной активностью, а также особей, имеющих разное происхождение.

Хариус, отловленный нами в основном русле Енисея, может быть представлен рыбами трех основных стратегий: 1) особи, рожденные и постоянно обитающие в основном русле Енисея; 2) особи, рожденные и обитающие

в Енисее, но осуществляющие временные миграции в притоки; 3) особи, рожденные в притоке, но мигрировавшие в Енисей на одном из этапов жизненного цикла. Поскольку в нашем исследовании маркером оседлых и мигрирующих рыб было второе годовое кольцо, дифференциация рыб 1-й и 2-й стратегии невозможна, если возраст рыб в период миграции превышал два года. Возможность идентификации рыб 2-й стратегии, совершивших миграцию в притоки в более раннем возрасте, зависит от времени их нахождения в притоке. Из-за отсутствия таких сведений используемый нами подход позволяет разграничивать рыб только 1-й и 3-й стратегии.

Известно, что популяция хариуса, населяющая среднее течение Енисея, обладает одним из наибольших темпов роста во всём бассейне реки [5, 6]. Поэтому мы предположили, что особи, мигрировавшие из притоков в основное русло Енисея, должны обладать меньшими размерами, чем рыбы аналогичного возраста, обитавшие здесь в течение всей жизни. Также мы предположили, что содержание техногенных радионуклидов в тканях оседлых хариусов, обитающих в Енисее ниже места радиоактивных сбросов, может отличаться от содержания радионуклидов в тканях мигрантов из притоков. Наши предположения подтвердились для данных, полученных в июле–августе: размеры 2–3+-летних оседлых хариусов в июле–августе были больше, чем у мигрантов; повышенное содержание радиоцезия в оседлых рыбах зарегистрировано в выборке, собранной в августе.

Однако рыбы, относимые нами по структуре чешуи к мигрантам, в сентябре–октябре статистически не отличались ( $p > 0,05$ ) от местных хариусов по темпам роста и содержанию радионуклидов. Объяснением данного факта может являться разница во времени, проведенном мигрантами в основном русле Енисея. Очевидно, что наиболее контрастные различия между особями 1-й и 3-й стратегий будут выражены в первые месяцы проникновения мигрантов в Енисей. В дальнейшем мигранты могут догонять в росте местных особей хариуса за счет явления компенсаторного роста [24]. Значительная биомасса зообентоса в среднем течении Енисея (10–30 г/м<sup>2</sup>) [25, 26] допускает такую возможность. Аналогичная причина объясняет отсутствие различий в длине тела между рыбами старших возрастов. Как показали предыдущие исследования [4], корреляция между количеством склеритов во втором и последующих годовых кольцах чешуи хариуса из среднего Енисея отсутствует. Рыбы, имеющие малое количество склеритов во втором годовом кольце, обладали типичным числом склеритов в последующих кольцах и, очевидно, прожили в основном русле Енисея не менее одного года.

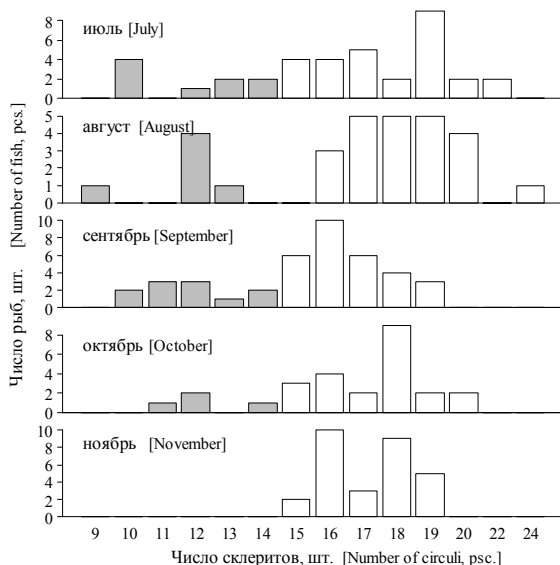
Причина повышенного содержания <sup>137</sup>Cs в оседлых хариусах в августе нам не ясна, но, возможно, обусловлена динамикой разрешенных радиоактивных сбросов в р. Енисей, периодичность которых в течение года авторам не известна, поскольку не публикуется в ежегодных радиэкологических отчетах [27]. Цезий, являясь химическим аналогом калия, ведет себя в организме рыб аналогично этому биогенному элементу. Основные депозиты



цезия находятся в мышцах рыб [28]. При уравнивании интенсивности потребления и выведения радиоцезия его содержание в тканях оседлых особей выходит на стационарный уровень, что мы наблюдали в сентябре–ноябре (см. рис. 3).

Таким образом, корректная интерпретация результатов использования чешуи, размеров рыб и содержания в них радионуклидов для дифференциации рыб разного происхождения требует привлечения информации о времени проникновения мигрантов из притоков в основное русло р. Енисей. Согласно современным данным, у хариуса выделяют два пика (исключая скат молоди) миграций вниз по течению [3, 11, 29]. Весенне-летний пик связан с кормовой миграцией половозрелых хариусов сразу после нереста (стратегия 2). Причиной осенней миграции является переход рыб на глубокие участки с меньшими скоростями течения, где в дальнейшем происходит зимовка.

Анализ распределения рыб с разным количеством склеритов во втором годовом кольце по месяцам их отлова показывает, что значительная доля мигрантов появилась в Енисее уже в июле–августе (рис. 5). Их доля оставалась высокой в сентябре, снижаясь к октябрю. В ноябре такие рыбы в пробах отсутствовали. Как отмечалось ранее, используемый нами маркер не способен выявлять енисейских рыб, осуществляющих кратковременную миграцию в притоки (стратегия 2). Следовательно, массовое появление в Енисее мигрантов в июле–августе должно иметь другое объяснение.



**Рис. 5.** Распределение количества склеритов во втором годовом кольце у хариусов из р. Енисей в 2019 г. Серым цветом выделены варианты количества склеритов, принадлежащих потенциально мигрирующим особям

[Fig. 5. Distribution of the circuli number in the second completed annual ring of grayling scales from the Yenisei River in 2019. Numbers of circuli typical of migrating specimens are highlighted in grey]

Мы предполагаем, что причиной летнего перемещения хариуса в основное русло Енисея является прогрев притоков выше комфортных для вида температур. Температура воды в среднем и нижнем течении крупных притоков Енисея в нижнем бьефе Красноярской ГЭС (рр. Кан, Мана, Базаиха) в июле–августе достигает 18–25 °С [30, 31], что превышает верхнюю границу физиологического оптимума для взрослых особей сибирского и европейского хариуса, составляющую 17–18 °С [32, 33]. До строительства плотины Красноярской ГЭС вода в Енисее в июле–августе также прогревалась до 18–19 °С, однако в настоящее время максимальные летние температуры составляют не более 12 °С [34].

Согласно нашему предположению, при повышении температуры воды в нижнем и среднем течении притоков в июле–августе часть местных рыб поднимается вверх по течению, а часть скатывается в более холодный Енисей. Именно в этот период могут быть диагностированы наиболее резкие различия между енисейскими рыбами и мигрантами. К середине – концу осени такие различия нивелируются, а сами мигранты рассеиваются среди енисейских рыб. Феномен массовой миграции хариуса на границе верхнего диапазона комфортных температур ранее в литературе не обсуждался. Вместе с тем современные исследования показывают, что верхняя граница температурной устойчивости определяет миграционную стратегию некоторых видов лососевых [35].

### Выводы

1. Полученные в ходе работы различия в размерах рыб, сезонная динамика распределения оседлых и мигрирующих особей, а также содержание радиоцезия в тканях рыб хорошо согласуются с моделью пространственно-временного распределения популяции хариуса на участке среднего течения р. Енисей, основанной на данных о температурном режиме в основном русле и притоках.

2. Рыб, выделенных из общей выборки на основании меньшего числа склеритов во втором годовом кольце, действительно можно считать мигрантами из притоков. Использованный нами подход выявляет преимущественно неполовозрелых и впервые созревающих особей, расселяющихся из притоков, но не пригоден для идентификации половозрелых рыб, осуществляющих кратковременные внутриречные миграции.

3. Результаты исследования показывают, что притоки по-прежнему обеспечивают заметный вклад в численность хариуса на термически измененном участке среднего Енисея. В районе устья р. Кан, одного из крупных притоков среднего Енисея, доля мигрантов в летне-осенний период 2019 г. составляла около 20% от общей численности хариуса.

4. Необходимость разделения оседлых и мигрирующих особей важна для получения однородных выборок хариуса, традиционно используемого как модельный объект при анализе распределения техногенных загрязнителей в реке, а также для изучения пищевой ценности хариуса и экологических рисков для населения, связанных с его потреблением.

## Литература

1. Liermann C.R., Nilsson C., Robertson J., Ng R.Y. Implications of dam obstruction for global freshwater fish diversity // *BioScience*. 2012. Vol. 62. PP. 539–548. doi: [10.1525/bio.2012.62.6.5](https://doi.org/10.1525/bio.2012.62.6.5)
2. Pavlov D.S., Mikheev V.N., Kostin V.V. Migrations Of Fish Juveniles In Dammed Rivers: The Role Of Ecological Barriers // *Journal of Ichthyology*. 2019. Vol. 59. PP. 234–245. doi: [10.1134/S0032945219020140](https://doi.org/10.1134/S0032945219020140)
3. Northcote T.G. Comparative biology and management of Arctic and European grayling (*Salmonidae*, *Thymallus*) // *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 1995. № 5. PP. 141–194. doi: [10.1007/BF00179755](https://doi.org/10.1007/BF00179755)
4. Zuev I.V., Andrushchenko P.Y., Chuprova S.M., Zotina T.A. Structural features of scales of Baikal grayling *Thymallus baicalensis* under conditions of an altered hydrological regime // *Inland Water Biology*. 2021. Vol. 14. PP. 60–66. doi: [10.1134/S1995082920060176](https://doi.org/10.1134/S1995082920060176)
5. Гадинов А.Н., Долгих П.М. Пространственно-видовая структура ихтиоценоза, относительная численность и факторы, влияющие на распределение рыб р. Енисей // *Вестник КрасГАУ*. 2008. № 3. С. 169–174.
6. Иванова Е.В., Оськина Н.А., Зуев И.В. Показатели роста и плодовитости сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) в среднем течении реки Енисей // *Вопросы рыболовства*. 2015. № 1. С. 87–95.
7. Chugunova Y.K., Pronin N.M. Component communities of parasites and interaction of the parasitic faunas of noncommercial fishes in the Kacha River (Yenisei Basin) // *Contemporary Problems of Ecology*. 2011. № 4. PP. 56–63. doi: [10.1134/S1995425511010097](https://doi.org/10.1134/S1995425511010097)
8. Яблоков Н.О. Аномалии развития скелета у молоди сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) из р. Мана (система Среднего Енисея) при искусственном и естественном воспроизводстве // *Журнал Сибирского федерального университета. Биология*. 2017. № 3. С. 343–357. doi: [10.17516/1997-1389-0030](https://doi.org/10.17516/1997-1389-0030)
9. Metcalfe J.D., Arnold G.P. Tracking fish with electronic tags // *Nature*. 1997. Vol. 387. PP. 665–666. doi: [10.1038/42622](https://doi.org/10.1038/42622)
10. Thorstad E.B., Rikardsen A.H., Alp A., Økland F. The use of electronic tags in fish research – an overview of fish telemetry methods // *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2013. Vol. 13. PP. 881–896. doi: [10.4194/1303-2712-v13\\_5\\_13](https://doi.org/10.4194/1303-2712-v13_5_13)
11. West R.L., Smith M.W., Barber W.E., Reynolds J.B., Hop H. Autumn migration and overwintering of Arctic grayling in coastal streams of the Arctic National Wildlife Refuge, Alaska // *Transactions of the American Fisheries Society*. 1992. Vol. 121. PP. 709–715. doi: [10.1577/1548-8659\(1992\)121<0709:AMAOOA>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1992)121<0709:AMAOOA>2.3.CO;2)
12. Nykänen M., Huusko A., Mäki-Petäys A. Seasonal changes in the habitat use and movements of adult European grayling in a large subarctic river // *Journal of Fish Biology*. 2001. Vol. 58. PP. 506–519. doi: [10.1111/j.1095-8649.2001.tb02269.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb02269.x)
13. Bentley K.T., Schindler D.E., Armstrong J.B., Cline T.J., Brooks G.T. Inter-tributary movements by resident salmonids across a boreal riverscape // *PLoS One*. 2015. Vol. 10. P. e0136985. doi: [10.1371/journal.pone.0136985](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0136985)
14. Heim K.C., Arp C.D., Whitman M.S., Wipfli M.S. The complementary role of lentic and lotic habitats for Arctic grayling in a complex stream-lake network in Arctic Alaska // *Ecology of Freshwater Fish*. 2019. Vol. 28. PP. 209–221. doi: [10.1111/eff.12444](https://doi.org/10.1111/eff.12444)
15. Begg G.A., Waldman J.R. An holistic approach to fish stock identification // *Fisheries Research*. 1999. Vol. 43. PP. 35–44. doi: [10.1016/S0165-7836\(99\)00065-X](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(99)00065-X)
16. Thorsteinsson V. Tagging methods for stock assessment and research in fisheries. Report of concerted action FAIR CT.96.1394 (CATAG). Reykjavik: Marine Research Institute Technical Report (79), 2002. 179 p. URL: <http://hdl.handle.net/10802/5930>

17. Сухоруков Ф.В., Дегерменджи А.Г., Белолипецкий В.М., Болсуновский А.Я., Косолапова Л.Г. Закономерности распределения и миграции радионуклидов в долине реки Енисей. Новосибирск : Изд-во СО РАН, 2004. 290 с.
18. Zotina T.A., Trofimova E.A., Demytyev D.V. Time-dependent trends of artificial radionuclides in biota of the Yenisei River (Siberia, Russia) // Journal of Environmental Radioactivity. 2019. Vol. 208–209. P. 106028. doi: [10.1016/j.jenvrad.2019.106028](https://doi.org/10.1016/j.jenvrad.2019.106028)
19. Zotina T.A., Demytyev D.V., Alexandrova Yu.V. Long-term trends and speciation of artificial radionuclides in two submerged macrophytes of the Yenisei River: a comparative study of *Potamogeton lucens* and *Fontinalis antipyretica* // Journal of Environmental Radioactivity. 2021. Vol. 227. P. 106461. doi: [10.1016/j.jenvrad.2020.106461](https://doi.org/10.1016/j.jenvrad.2020.106461)
20. Zotina T.A., Trofimova E.A., Alexandrova Yu.V., Anishchenko O.V. Assessment of the quality of bottom sediments in the middle reaches of the Yenisei River by *Allium* test // Contemporary Problems of Ecology. 2019. Vol. 12. PP. 265–274. doi: [10.1134/S1995425519030120](https://doi.org/10.1134/S1995425519030120)
21. Bardonnat A., Gaudin P., Persat H. Microhabitats and diel downstream migration of young grayling (*Thymallus thymallus* L.) // Freshwater Biology. 1991. Vol. 26. PP. 365–376. doi: [10.1111/j.1365-2427.1991.tb01404.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1991.tb01404.x)
22. Parkinson D., Philippart J.C., Baras E. A preliminary investigation of spawning migrations of grayling in a small stream as determined by radio-tracking // Journal of Fish Biology. 1999. Vol. 55. PP. 172–182. doi: [10.1111/j.1095-8649.1999.tb00666.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1999.tb00666.x)
23. Chapman B.B., Brönmark C., Nilsson J.-Å., Hansson L.-A. The ecology and evolution of partial migration // Oikos. 2011. Vol. 120. PP. 1764–1775. doi: [10.1111/j.1600-0706.2011.20131.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.20131.x)
24. Ali M., Nicieza A., Wootton R.J. Compensatory growth in fishes: a response to growth depression // Fish and Fisheries. 2003. Vol. 4. PP. 147–190. doi: [10.1046/j.1467-2979.2003.00120.x](https://doi.org/10.1046/j.1467-2979.2003.00120.x)
25. Sushchik N.N., Gladyshev M.I., Kravchuk E.S., Ivanova E.A., Ageev A.V., Kalachova G.S. Seasonal dynamics of long-chain polyunsaturated fatty acids in littoral benthos in the upper Yenisei River // Aquatic Ecology. 2007. Vol. 41. PP. 349–365. doi: [10.1007/s10452-006-9065-z](https://doi.org/10.1007/s10452-006-9065-z)
26. Андрианова А.В., Дербинова Е.В., Гадинов А.Н., Кривоуцкий Д.А., Мельников И.И. Кормовая база и потенциал рыбопродуктивности бассейна Енисея (верхнее и среднее течение) // Вестник Томского государственного университета. Биология. 2019. № 45. С. 142–163. 88. doi: [10.17223/19988591/45/8](https://doi.org/10.17223/19988591/45/8)
27. Шершаков В.М., Булгаков В.Г., Крышев И.И., Вакуловский С.М., Каткова М.Н., Крышев А.И. Радиационная обстановка на территории России и сопредельных государств в 2019 году. Ежегодник. Обнинск : Тайфун, 2020. 340 с.
28. Зотина Т.А., Трофимова Е.А., Болсуновский А.Я. Радионуклиды в хариусе сибирском на радиационно-загрязненном участке среднего течения р. Енисей // Радиационная биология. Радиоэкология. 2012. № 3. С. 305–311.
29. Заделенов В.А., Шадрин Е.Н. Весенне-нерестующие лососевидные рыбы Центральной Сибири // Проблемы использования и охраны природных ресурсов Центральной Сибири. 2003. № 4. С. 244–254.
30. Дулькейт Г.Д., Запекина-Дулькейт Ю.И. Распределение рыб по типам водоемов заповедника // Труды государственного заповедника «Столбы». 1971. Вып. 8. С. 70–79.
31. Шмидт Т.С. Многолетние данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. Т. 1: РСФСР, вып. 12: Бассейны Енисея (без бассейна Ангары) и Пясины. Л. : Гидрометеиздат, 1985. 464 с.
32. Crisp D.T. Environmental requirements of common riverine European salmonid fish species in fresh water with particular reference to physical and chemical aspects // Hydrobiologia. 1996. Vol. 323. PP. 201–221. doi: [10.1007/BF00007847](https://doi.org/10.1007/BF00007847)
33. Liknes G.A., Gould W.R. The distribution, habitat and population characteristics of fluvial Arctic grayling (*Thymallus arcticus*) in Montana // Northwest Science. 1987. Vol. 61. PP. 122–129. URL: <http://hdl.handle.net/2376/1748>

34. Zuev I.V., Andrushchenko P.Y., Zotina T.A. 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*. 2021. doi: [10.1007/s10641-021-01155-y](https://doi.org/10.1007/s10641-021-01155-y)
35. Desforges J.E., Birnie-Gauvin K., Aarestrup K., Cooke S.J. Upper thermal tolerance indicated by CTmax fails to predict migration strategy and timing, growth, and predation vulnerability in juvenile brown trout (*Salmo trutta*) // *Physiological and Biochemical Zoology*. 2021. Vol. 94. PP. 215–227. doi: [10.1086/714636](https://doi.org/10.1086/714636)

Поступила в редакцию 3.04.2021 г.; повторно 15.10.2021 г.;  
принята 17.12.2021 г.; опубликована 29.12.2021 г.

**Авторский коллектив:**

**Зувев Иван Владимирович**, канд. биол. наук, доцент кафедры водных и наземных экосистем, Институт фундаментальной биологии и биотехнологии, Сибирский федеральный университет (660041, г. Красноярск, Россия, пр. Свободный, 79).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-0695-8936>

E-mail: [zuev.sfu@gmail.com](mailto:zuev.sfu@gmail.com)

**Андрущенко Павел Юрьевич**, м.н.с. лаборатории биолюминесцентных и экологических технологий, Институт биофизики Федерального исследовательского центра «Красноярский научный центр СО РАН» (660036, Красноярск, Россия, Академгородок, 50/50).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-6029-0095>

E-mail: [pandrushchenko1995@mail.ru](mailto:pandrushchenko1995@mail.ru)

**Яблоков Никита Олегович**, ведущий специалист лаборатории ихтиологии, Красноярский филиал Федерального государственного бюджетного научного учреждения «Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии» (660049, Красноярск, Россия, ул. Парижской Коммуны, 33)

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-5420-8259>

E-mail: [noyablokov@mail.ru](mailto:noyablokov@mail.ru)

**Деметьев Дмитрий Владимирович**, канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории радиоэкологии, Институт биофизики Федерального исследовательского центра «Красноярский научный центр СО РАН» (660036, Красноярск, Россия, Академгородок, 50/50).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-7016-8592>

E-mail: [dementyev@gmail.com](mailto:dementyev@gmail.com)

**Зотина Татьяна Анатольевна**, канд. биол. наук, с.н.с. лаборатории биолюминесцентных и экологических технологий, Институт биофизики Федерального исследовательского центра «Красноярский научный центр СО РАН» (660036, Красноярск, Россия, Академгородок, 50/50).

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-4792-1582>

E-mail: [t\\_zotina@ibp.ru](mailto:t_zotina@ibp.ru)

**For citation:** Zuev IV, Andrushchenko PYu, Yablokov NO, Dementiev DV, Zotina TA. Identification of sedentary and migrating graylings in the Yenisei River using scales. *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya* = *Tomsk State University Journal of Biology*. 2021;56:152-169. doi: 10.17223/19988591/56/7

**Ivan V. Zuev<sup>1</sup>, Pavel Yu. Andrushchenko<sup>1,2</sup>, Nikita O. Yablokov<sup>1,3</sup>,  
Dmitriy V. Dementiev<sup>2</sup>, Tatiana A. Zotina<sup>1,2</sup>**

<sup>1</sup>*Institute of Fundamental Biology and Biotechnology, Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russian Federation*

<sup>2</sup>*Institute of Biophysics, Federal Research Center “Krasnoyarsk Science Center SB RAS”, Krasnoyarsk, Russian Federation*

<sup>3</sup>*Krasnoyarsk Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Krasnoyarsk, Russian Federation*

### Identification of sedentary and migrating graylings in the Yenisei River using scales

The regulation of river flow by dams of hydroelectric power plants (HPPs) has a significant impact on the populations of migratory fish species, preventing their

movement between the upstream and downstream sections. Violation of the level and thermal regime of the river in the downstream of the HPP can also lead to a modification of the migration process, both within the main channel and between the main channel and its adjoining system. It is assumed that after the construction of the dam of Krasnoyarsk hydroelectric power station, a significant part of the population of the Baikal grayling *Thymallus baicalensis* in the downstream section switched to a sedentary lifestyle. However, quantitative assessments of this phenomenon have not yet been carried out. The middle course of the Yenisei River in the downstream of the HPP is a specific watercourse with a smoothed seasonal amplitude of water temperatures and a high biomass of benthic invertebrates, up to 10-30 g/m<sup>2</sup>. Such conditions provide an increase in the growth rate of grayling in the main channel of the Yenisei, and lead to the formation of the structure of its scales, which differs from fish from the tributaries of the Yenisei. An additional feature of the Yenisei in the downstream of the HPP is that the content of technogenic radionuclides, in particular, radiocesium, <sup>137</sup>Cs, increased compared to the background levels, below the point of radioactive discharges of the Mining-and-Chemical Combine ROSATOM (MCC) located near the town of Zheleznogorsk (See Fig. 1). Thus, high growth rates, a unique structure of scales, and an increased concentration of radiocesium can be considered as markers of graylings that constantly inhabit the main channel of the Yenisei in the downstream of Krasnoyarsk HPP. Within the framework of this work, we, for the first time, attempted to assess the ratio of settled and migrated individuals of the Baikal grayling from the tributaries in the thermally altered section of the Yenisei on the basis of the structure of the scales. As a verification of the proposed marker, we used the linear dimensions of fish and the content of radioactive cesium in their tissues.

A sample of 161 individuals of the Baikal grayling was used in this work. Fish were collected in the section of the main channel of the Yenisei near the mouth of the Kan River, near the village of Khloptunovo (56°28'05" N, 93°38'53" E) in July–November 2019. When working with animals, the authors followed the recommendations of Directive 2010/63 / EU of the European Parliament and the Council of the European Union. Fork Length and total weight of fish were measured. Grayling scales taken in the lateral line region were photographed and then used to count the number of sclerites in the completed annual rings. The principle of differentiation of grayling individuals by their origin is based on previously obtained results on an increased number of sclerites on the scales of fish (primarily in the second annual ring) inhabiting a thermally altered section of the middle reaches of the Yenisei. Within the framework of this study, we assumed that individuals of grayling with more than 15 sclerites in the second annual ring of scales constantly inhabit the main channel of the thermally altered section of the Yenisei. Further, these individuals are designated by the term “sedentary”. Individuals with a smaller number of sclerites, designated as “migrants,” spent at least the second year of their life in tributaries. To measure the content of technogenic radionuclides, fish of the two indicated types were isolated from the total sample. In the pooled samples of sedentary grayling for each month, the number of individuals varied from 12 to 31 (total 125), in the samples of migratory ones - from 3 to 8 individuals (total 18). Samples were prepared from muscles taken from the axial skeleton of fish, dried and ashed in a muffle furnace at 450°C. The content of  $\gamma$ -emitting radionuclides in the ash samples was measured using a gamma spectrometer with a hyper-pure germanium detector GX2320 (Canberra). The spectra were analyzed using the Genie-2000 software (Canberra).

The number of sclerites in the second annual ring of the studied grayling varied from 9 to 24. The share of individuals with 9 to 14 sclerites, and designated in our work as migrants, was 18.6% of the entire sample (See Fig. 2). The highest percentage of

migrating individuals was recorded in July (24%); in August-September it was about 20-22%, in October - 15%, and in November such grayling was not found. To assess potential differences in the growth rates of sedentary and migratory fish, the samples were divided into groups by age and month of capture. The linear dimensions of the sedentary grayling aged 2-3+ were 3-5 cm higher ( $p < 0.05$ ) than the linear dimensions of migrating fish in July-August (See Fig. 3). There were no differences in FL in 4+ year old fish in July, as well as in 3-year-old fish in September-October. Of the technogenic gamma-emitting radionuclides, only radiocesium was registered in the muscles of grayling ( $^{137}\text{Cs}$ , half-life - 30.1 years). The content of  $^{137}\text{Cs}$  in grayling muscles varied in the range of 0.9-7.2 Bq/kg. The maximum content of  $^{137}\text{Cs}$  was noted in sedentary fish in August, which exceeded the content of this radionuclide in the sample of migrants six times (See Fig. 4). In the rest of the months, the samples of sedentary and migrating individuals contained a similar specific activity of  $^{137}\text{Cs}$ . In July, the content of radiocesium in the sample of migrating individuals was not measured. The content of radiocesium in the muscles of graylings caught in the background site of the Yenisei did not exceed the detection limits.

Thus, for 2-3-year-old fish, caught in the summer period, the assumption about the differences in the growth rates and the content of radionuclides in the tissues of residential and migratory individuals was confirmed. To explain the absence of differences between individuals of the two strategies in other months, a temperature model of the distribution of grayling in the tributaries of the Yenisei was proposed. According to our assumption, when the water temperature rises to the physiological optimum (17-18 °C) in the lower and middle reaches of the tributaries in July-August, part of the local fish rises upstream, and part rolls down into the colder Yenisei (summer temperatures no more than 12 °C). It is during this period that the most dramatic differences between the Yenisei fishes and migrants can be diagnosed. By mid-late autumn, such differences are leveled, and the migrants themselves are scattered among the Yenisei fish (See Fig. 5).

The reason for the increased content of  $^{137}\text{Cs}$  in sedentary graylings in August is not clear to us, but, possibly, it is due to the dynamics of permitted radioactive discharges into the Yenisei, the frequency of which during the year is not known to the authors, since it is not published in the annual radioecological reports. Cesium, being a chemical analogue of potassium, behaves in the body of fish similarly to this biogenic element. The main deposits of cesium are found in fish muscles. When balancing the intensity of consumption and excretion of radiocesium, its content in the tissues of sedentary individuals reaches a stationary level, which we observed in September-November.

The results of the work show that fish isolated from the general sample on the basis of a smaller number of sclerites in the second annual ring can indeed be considered migrants from tributaries. The approach we used reveals predominantly immature and first maturing individuals settling from tributaries, but is unsuitable for identifying sexually mature fish that carry out short-term intra-river migrations. In the thermally altered section of the Yenisei in the downstream of the HPP, tributaries can still make a significant contribution to the grayling population. In the area of the mouth of the Kan River, one of the largest tributaries of the middle Yenisei, the percent of migrants in the summer-autumn period of 2019 was about 20% of the total grayling population. The need to separate sedentary and migratory individuals is important for obtaining homogeneous samples of grayling, which is traditionally used as a model object in analyzing the distribution of technogenic pollutants in the river, as well as for studying the nutritional value of grayling and environmental risks for the population associated with its consumption.

*The paper contains 5 Figures and 35 References.*

**Key words:** *Thymallus baicalensis*; seasonal migration; thermal regime; circuli, radiocesium; middle reaches of the Yenisei River.

**Funding:** 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.

**Acknowledgments:** The authors are grateful to the anonymous reviewer for comments and suggestions, which allowed us to improve our manuscript.

*The Authors declare no conflict of interest.*

### References

1. Liermann CR, Nilsson C, Robertson J, Ng RY. Implications of dam obstruction for global freshwater fish diversity. *BioScience*. 2012;62:539-548. doi: [10.1525/bio.2012.62.6.5](https://doi.org/10.1525/bio.2012.62.6.5)
2. Pavlov DS, Mikheev VN, Kostin VV. Migrations of fish juveniles in dammed rivers: the role of ecological barriers. *Journal of Ichthyology*. 2019;59:234-245. doi: [10.1134/S0032945219020140](https://doi.org/10.1134/S0032945219020140)
3. Northcote TG. Comparative biology and management of Arctic and European grayling (Salmonidae, *Thymallus*). *Reviews in Fish Biology and Fisheries*. 1995;5:141-194. doi: [10.1007/BF00179755](https://doi.org/10.1007/BF00179755)
4. Zuev IV, Andrushchenko PY, Chuprov SM, Zotina TA. Structural features of scales of Baikal grayling *Thymallus baicalensis* under conditions of an altered hydrological regime. *Inland Water Biology*. 2021;14:60-66. doi: [10.1134/S1995082920060176](https://doi.org/10.1134/S1995082920060176)
5. Gadinov AN, Dolgikh PM. Spatio-species structure of ichthyofauna, relative quantity, and influencing factors on distribution of fishes in the Yenisei River. *Vestnik Krasnoyarskogo Gosudarstvennogo Agrarnogo Universiteta*. 2008;3:169-174. In Russian
6. Ivanova EV, Oskina NA, Zuev IV. The indices of growth and fertility of the Arctic grayling *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) in the central stream of the Yenisei River. *Voprosy Rybolovstva*. 2015;16:1-9. In Russian
7. Chugunova YK, Pronin NM. Component communities of parasites and interaction of the parasitic faunas of noncommercial fishes in the Kacha River (Yenisei Basin). *Contemporary Problems of Ecology*. 2011;4:56-63. doi: [10.1134/S1995425511010097](https://doi.org/10.1134/S1995425511010097)
8. Yablokov NO. Skeletal anomalies in juveniles of Siberian grayling *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) from the Mana River (Middle Yenisei River system) under artificial and natural reproduction. *Journal of Siberian Federal University. Biology*. 2017;3:343-357. doi: [10.17516/1997-1389-0030](https://doi.org/10.17516/1997-1389-0030) In Russian
9. Metcalfe JD, Arnold GP. Tracking fish with electronic tags. *Nature*. 1997;387:665-666. doi: [10.1038/42622](https://doi.org/10.1038/42622)
10. Thorstad EB, Rikardsen AH, Alp A, Økland F. The use of electronic tags in fish research - an overview of fish telemetry methods. *Turkish Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. 2013;13:881-896. doi: [10.4194/1303-2712-v13\\_5\\_13](https://doi.org/10.4194/1303-2712-v13_5_13)
11. West RL, Smith MW, Barber WE, Reynolds JB, Hop H. Autumn migration and overwintering of Arctic grayling in coastal streams of the Arctic National Wildlife Refuge, Alaska. *Transactions of the American Fisheries Society*. 1992;121:709-715. doi: [10.1577/1548-8659\(1992\)121<0709:AMAOOA>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1992)121<0709:AMAOOA>2.3.CO;2)
12. Nykänen M, Huusko A, Mäki-Petäys A. Seasonal changes in the habitat use and movements of adult European grayling in a large subarctic river. *Journal of Fish Biology*. 2001;58:506-519. doi: [10.1111/j.1095-8649.2001.tb02269.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2001.tb02269.x)
13. Bentley KT, Schindler DE, Armstrong JB, Cline TJ, Brooks GT. Inter-tributary movements by resident salmonids across a boreal riverscape. *PLoS One*. 2015;10:e0136985. doi: [10.1371/journal.pone.0136985](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0136985)



14. Heim KC, Arp CD, Whitman MS, Wipfli MS. The complementary role of lentic and lotic habitats for Arctic grayling in a complex stream-lake network in Arctic Alaska. *Ecology of Freshwater Fish*. 2019;28:209-221. doi: [10.1111/eff.12444](https://doi.org/10.1111/eff.12444)
15. Begg GA, Waldman JR. An holistic approach to fish stock identification. *Fisheries Research*. 1999;43:35-44. doi: [10.1016/S0165-7836\(99\)00065-X](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(99)00065-X)
16. Thorsteinnsson V. Tagging methods for stock assessment and research in fisheries. Report of concerted action FAIR CT.96.1394 (CATAG). Reykjavik: Marine Research Institute Technical Report, 2002. Vol. 79. pp. 179. <http://hdl.handle.net/10802/5930>
17. Sukhorukov FV, Degermendzhi AG, Belolipetskiy VM, Bolsunovskiy AYa, Kosolapova LG. Zakonomernosti raspredeleniya i migratsii radionuklidov v doline reki Enisey [Distribution and migration of radionuclides in the Yenisei Plain]. Novosibirsk: House of SB RAS Publ.; 2004. 290 p. In Russian
18. Zotina TA, Trofimova EA, Demytyev DV. Time-dependent trends of artificial radionuclides in biota of the Yenisei River (Siberia, Russia). *Journal of Environmental Radioactivity*. 2019;208-209:106028. doi: [10.1016/j.jenvrad.2019.106028](https://doi.org/10.1016/j.jenvrad.2019.106028)
19. Zotina TA, Demytyev DV, Alexandrova YuV. Long-term trends and speciation of artificial radionuclides in two submerged macrophytes of the Yenisei River: a comparative study of *Potamogeton lucens* and *Fontinalis antipyretica*. *Journal of Environmental Radioactivity*. 2021;227:106461. doi: [10.1016/j.jenvrad.2020.106461](https://doi.org/10.1016/j.jenvrad.2020.106461)
20. Zotina TA, Trofimova EA, Alexandrova YuV, Anishchenko OV. Assessment of the quality of bottom sediments in the middle reaches of the Yenisei River by *Allium* test. *Contemporary Problems of Ecology*. 2019;12:265-274. doi: [10.1134/S1995425519030120](https://doi.org/10.1134/S1995425519030120)
21. Bardonnat A, Gaudin P, Persat H. Microhabitats and diel downstream migration of young grayling (*Thymallus thymallus* L.). *Freshwater Biology*. 1991;26:365-376. doi: [10.1111/j.1365-2427.1991.tb01404.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.1991.tb01404.x)
22. Parkinson D, Philippart JC, Baras E. A preliminary investigation of spawning migrations of grayling in a small stream as determined by radio-tracking. *Journal of Fish Biology*. 1999;55:172-182. doi: [10.1111/j.1095-8649.1999.tb00666.x](https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1999.tb00666.x)
23. Chapman BB, Brönmark C, Nilsson JÅ, Hansson LA. The ecology and evolution of partial migration. *Oikos*. 2011;120:1764-1775. doi: [10.1111/j.1600-0706.2011.20131.x](https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.20131.x)
24. Ali M, Nicieza A, Wootton RJ. Compensatory growth in fishes: a response to growth depression. *Fish and Fisheries*. 2003;4:147-190. doi: [10.1046/j.1467-2979.2003.00120.x](https://doi.org/10.1046/j.1467-2979.2003.00120.x)
25. Sushchik NN., Gladyshev MI., Kravchuk ES., Ivanova EA., Ageev AV., Kalachova GS. Seasonal dynamics of long-chain polyunsaturated fatty acids in littoral benthos in the upper Yenisei River. *Aquatic Ecology*. 2007;41:349-365. doi: [10.1007/s10452-006-9065-z](https://doi.org/10.1007/s10452-006-9065-z)
26. Andrianova AV, Derbineva EV, Gadinov AN, Krivolutskiy DA, Melnikov II. Feed base and potential fish productivity of the Yenisey basin (upstream and midstream). *Vestnik Tomskogo gosudarstvennogo universiteta. Biologiya = Tomsk State University Journal of Biology*. 2019;45:142-163. doi: [10.17223/19988591/45/8](https://doi.org/10.17223/19988591/45/8) In Russian, English Summary
27. Shershakov VM, Bulgakov VG, Kryshev II, Vakulovskiy SM, Katkova MN, Kryshev AI. Radiatsionnaya obstanovka na territorii Rossii i sopredel'nykh gosudarstv v 2019 godu. Ezhegodnik [The radiation situation on the territory of Russia and neighboring states in 2019. Yearbook]. Obninsk: NPO "Tayfun" Publ.; 2020. 340 p. In Russian
28. Zotina TA, Trofimova EA, Bolsunovsky AYa. Radionuclides in arctic grayling from radioactively contaminated stretch in the middle reach of the Yenisei River. *Radiatsionnaya Biologiya. Radioecologia*. 2012;3:305-311. In Russian
29. Zadelenov VA, Shadrin EN. Vesenne-nerestuyushchie lososevidnye ryby Tsentral'noy Sibiri. In: *Problemy ispol'zovaniya i okhrany prirodnykh resursov Tsentral'noy Sibiri* [Spring spawning salmonid fish of central Siberia. Problems of natural resource use and protection in central Siberia]. 2003;4:244-254. In Russian

30. Dul'keyt GD, Zapekina-Dul'keyt YuI. Raspredelenie ryb po tipam vodoemov zapovednika [Distribution of fish by water body type in the Reserve]. *Trudy gosudarstvennogo zapovednika "Stolby"* [Proceedings of the State Nature Reserve "Stolby"]. 1971;8:70-79. In Russian
31. Shmidt TS. Mnogoletnie dannye o rezhime i resursakh poverkhnostnykh vod sushi. T. 1. RSFSR. Vyp. 12. Basseyny Eniseya (bez basseyna Angahry) i Pyasiny [Multi-year data on terrestrial surface water regimes and resources. Vol. 1. RSFSR. Iss. 12. Basins of the Enisey (without the Angara river) and the Pyasina rivers]. Leningrad: Gidrometeoizdat Rubl.; 1985. 464 p. In Russian
32. Crisp DT. Environmental requirements of common riverine European salmonid fish species in fresh water with particular reference to physical and chemical aspects. *Hydrobiologia*. 1996;323:201-221. doi: [10.1007/BF00007847](https://doi.org/10.1007/BF00007847)
33. Liknes GA, Gould WR. The distribution, habitat and population characteristics of fluvial Arctic grayling (*Thymallus arcticus*) in Montana. *Northwest Science*. 1987;61:122-129. <http://hdl.handle.net/2376/1748>
34. Zuev IV, Andrushchenko PY, Zotina TA. 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*. 2021. doi: [10.1007/s10641-021-01155-y](https://doi.org/10.1007/s10641-021-01155-y)
35. Desforges JE, Birnie-Gauvin K, Aarestrup K, Cooke SJ. Upper thermal tolerance indicated by CTmax fails to predict migration strategy and timing, growth, and predation vulnerability in juvenile brown trout (*Salmo trutta*). *Physiological and Biochemical Zoology*. 2021;94:215-227. doi: [10.1086/714636](https://doi.org/10.1086/714636)

Received 03 April, 2021; Revised 15 October, 2021;

Accepted 17 December, 2021; Published 29 December, 2021.

**Author info:**

**Zuev Ivan V**, Cand. Sci. (Biol.), Assoc. Professor, Department of Aquatic and Terrestrial Ecosystems, Institute of Fundamental Biology and Biotechnology, Siberian Federal University, 79 Svobodny Ave., Krasnoyarsk 660041, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-0695-8936>

E-mail: [zuev.sfu@gmail.com](mailto:zuev.sfu@gmail.com)

**Andrushchenko Pavel Yu**, Junior Researcher, Laboratory of Bioluminescent and Environmental Technologies, Institute of Biophysics, Federal Research Center "Krasnoyarsk Science Center SB RAS", Akademgorodok 50/50, Krasnoyarsk 660036, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0001-6029-0095>

E-mail: [pandrushchenko1995@mail.ru](mailto:pandrushchenko1995@mail.ru)

**Yablokov Nikita O**, Leading Specialist, Laboratory of Ichthyology, Krasnoyarsk Branch of Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, Krasnoyarsk 660049, 33 Parizhskoy kommuny Str., Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-5420-8259>

E-mail: [noyablokov@mail.ru](mailto:noyablokov@mail.ru)

**Dementiev Dmitry V**, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Radioecology, Institute of Biophysics, Federal Research Center "Krasnoyarsk Science Center SB RAS", Akademgorodok 50/50, Krasnoyarsk 660036, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-7016-8592>

E-mail: [dementyev@gmail.com](mailto:dementyev@gmail.com)

**Zotina Tatiana A**, Cand. Sci. (Biol.), Senior Researcher, Laboratory of Bioluminescent and Environmental Technologies, Institute of Biophysics, Federal Research Center "Krasnoyarsk Science Center SB RAS", Akademgorodok 50/50, Krasnoyarsk 660036, Russian Federation.

ORCID iD: <https://orcid.org/0000-0002-4792-1582>

E-mail: [t\\_zotina@ibp.ru](mailto:t_zotina@ibp.ru)