

УДК 597.2.5

## ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ ЧЕШУИ БАЙКАЛЬСКОГО ХАРИУСА *Thymallus baicalensis* В УСЛОВИЯХ ИЗМЕНЕННОГО ГИДРОЛОГИЧЕСКОГО РЕЖИМА

© 2021 г. И. В. Зуев<sup>a, \*</sup>, П. Ю. Андрущенко<sup>a, b</sup>, С. М. Чупров<sup>a</sup>, Т. А. Зотина<sup>a, b</sup>

<sup>a</sup>Сибирский федеральный университет, Красноярск, Россия

<sup>b</sup>Институт биофизики, Красноярский научный центр Сибирского отделения Российской академии наук, Красноярск, Россия

\*e-mail: zuev.sfu@gmail.com

Поступила в редакцию 05.07.2019 г.

После доработки 23.09.2019 г.

Принята к публикации 15.05.2020 г.

Исследовано количество склеритов в годовых кольцах чешуи хариуса *Thymallus baicalensis* Dybowski, 1874 из незамерзающего в зимнее время участка р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС, сравнительно с популяциями вида из крупных притоков р. Енисей (Амыл, Кан, Нижняя Тунгуска, Большая Хета). Выявлено, что обитающий в р. Енисей хариус имеет большее (в 1.5–2.0 раза,  $p < 0.01$ ) количество склеритов во втором, третьем и четвертом годовых кольцах чешуи, чем рыбы из притоков, что соответствует более высокой скорости роста енисейской популяции хариуса. Высказано предположение о переходе хариусов, населяющих русло р. Енисей в нижнем бьефе ГЭС к оседлому образу жизни.

**Ключевые слова:** число склеритов, температура воды, скорость роста, миграции

**DOI:** 10.31857/S0320965220060212

### ВВЕДЕНИЕ

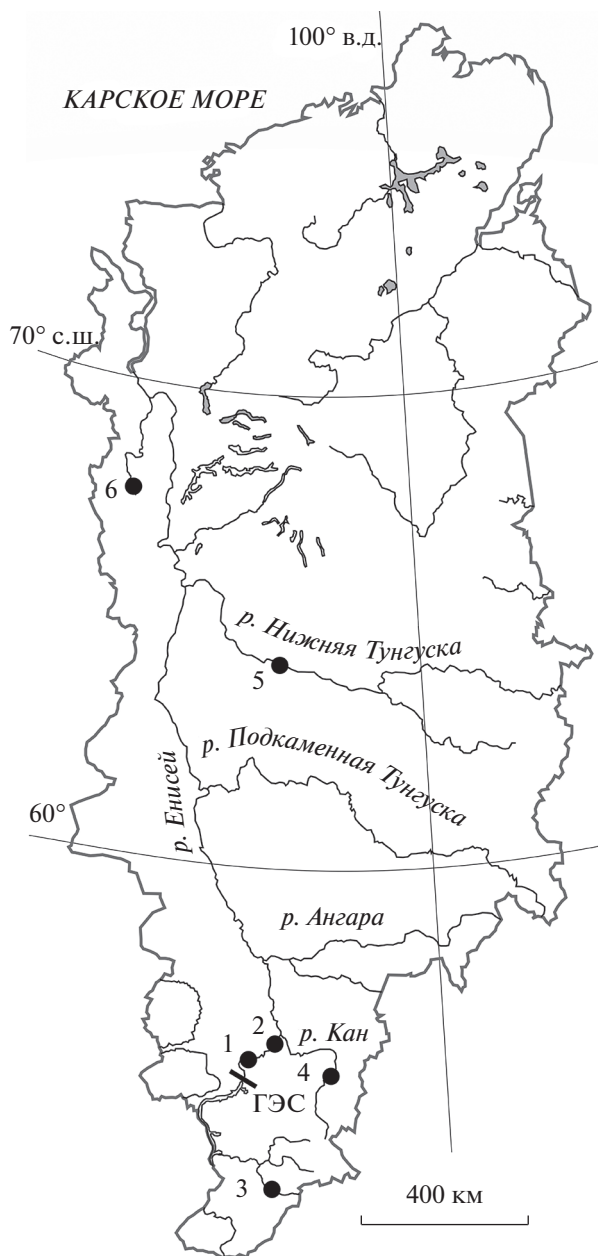
Зарегулирование водного стока гидротехническими сооружениями (прежде всего плотинами ГЭС) — одна из наиболее существенных форм воздействия на речные экосистемы (Nilsson et al., 2005). При очевидной трансформации водного объекта выше плотины, не менее масштабные процессы, вызванные изменением гидрологического режима, происходят и в нижнем бьефе (Gillespie et al., 2015; McCartney et al., 2001; Poff, Zimmerman, 2010).

Изменение гидрологического режима обычно приводит к негативному влиянию на демографические показатели и видовое разнообразие рыб (Poff, Zimmerman, 2010). Однако для рыб, обитающих в нижнем бьефе, данные показатели менее предсказуемы и зависят от вида рыб и конкретных характеристик стока (Freedman et al., 2014; Taylor et al., 2014). Во многом это относится к лососеобразным, популяционные ареалы которых могут включать помимо водотока с измененным гидрологическим режимом и его придаточную сеть.

Создание плотины Красноярской ГЭС привело к существенной перестройке экосистемы р. Енисей в ее нижнем бьефе. На фоне сглаживания сезонных объемов стока и изменения его температурных параметров произошло значительное увеличение биомассы зообентоса (Андрианова, 2013). Вероятным следствием этого стало увеличение скорости роста местного хариуса *Thymallus baicalensis* Dybowski, 1874 (Шадрин, 2006; Шадрин, Иванова, 2012), ставшего основным объектом любительского рыболовства на незамерзающем в зимнее время участке нижнего бьефа Красноярской ГЭС (Гадинов, Долгих, 2008).

Оценка скорости роста рыб основана на соотношении линейных размеров особи с ее фактическим возрастом, определенным, как правило, по регистрирующей структуре (чешуе, отолитам и др.). Однако, в процессе формирования регистрирующие структуры накапливают в себе значительно больше информации, отражающей особенности жизненного цикла организма. Извлечение данной информации возможно при детальном исследовании морфологии и химического состава костных элементов и отолитов рыб (Francis, 1990; Campana, 1999; Cadrin, 2000; Elsdon et al., 2008). В рамках данной работы проверялась гипотеза о том, что рост хариуса в водотоке с измененным

**Сокращения:**  $N_S$  — число склеритов в законченных годовых кольцах чешуи;  $TL$  — абсолютная длина тела;  $W$  — масса тела.



**Рис. 1.** Бассейн р. Енисей. ● — места отлова хариуса в р. Енисей и его притоках: 1 — р. Енисей (с. Овсянка), 2 — р. Енисей (с. Хлоптуново), 3 — р. Амыл, 4 — р. Кан, 5 — р. Нижняя Тунгуска, 6 — р. Большая Хета, ГЭС — плотина Красноярской гидроэлектростанции.

гидрологическим режимом приводит к формированию уникального строения чешуи. В качестве критерия уникальности использовали число склеритов в сформированных годовых кольцах.

Цель исследования — поиск отличий в строении чешуи хариуса, обитающего на участке р. Енисей с измененным гидрологическим режимом, и в притоках р. Енисей с естественным гидрологическим режимом, находящихся в разных широтных зонах.

## МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Выборка хариуса из р. Енисей собрана в 2007–2018 гг. на двух участках его среднего течения — вблизи с. Хлоптуново (412 экз.) и с. Овсянка (65 экз.) (рис. 1). Оба участка находятся на незамерзающем в зимнее время отрезке нижнего бьефа Красноярской ГЭС. Отлов рыб проводили жаберными сетями с размером ячеей 25–40 мм. У рыб измеряли  $TL$  (мм) и  $W$  (г). В работе использованы архивные материалы кафедры водных и наземных экосистем Сибирского федерального университета (г. Красноярск) в виде чешуи и результатов биологического анализа хариусов, отловленных в крупных притоках р. Енисей (рис. 1, табл. 1): р. Амыл, правом притоке второго порядка верхнего течения р. Енисей; р. Кан, правом притоке среднего течения р. Енисей; р. Нижняя Тунгуска, правом притоке нижнего течения р. Енисей; р. Большая Хета, левом притоке нижнего течения р. Енисей. В каждой из перечисленных выборок проанализировано ~50 экз. рыб (табл. 1).

Хариусы из среднего течения р. Енисей, а также из рек Амыл, Кан, Нижняя Тунгуска отнесены к виду *Thymallus baicalensis* Dybowski, 1874, согласно современным представлениям о разнообразии хариусов бассейна р. Енисей (Weiss et al., 2007; Knizhin, Weiss, 2009; Книжин, 2011). К данному виду (а не к *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776)), вероятно, можно отнести и рыб из р. Большая Хета. Следует отметить, что ранее в опубликованных нами материалах (Зуев и др., 2011, 2017; Иванова и др., 2015; Zotina et al., 2019; Zuev et al., 2019) для обозначения хариусов из среднего течения р. Енисей использовали видовое название *Thymallus arcticus*.

В качестве потенциального маркера, позволяющего идентифицировать рыб с разной траекторией роста, использовали  $Ns$ . Поскольку основу уловов хариуса на исследуемом участке составляют особи мелких и средних размеров, мы анализировали годовые кольца только 1–4 годов. Чешую изымали под спинным плавником рыб в первом–третьем рядах над боковой линией. Далее ее обрабатывали 10%-ным раствором аммиака, очищали и окрашивали в щелочном (2%-ном КОН) растворе ализарина красного. Все препараты просматривал один оператор. Склериты считали под стереомикроскопом в секторе между краниальным и дорсальным полем чешуи (Дгебуадзе, Чернова, 2009). В дальнейших расчетах использовали среднюю величину  $Ns$ , полученную при просмотре трех-пяти недеформированных чешуй от одной рыбы; различия между чешуями одной рыбы не превышали двух склеритов. Для нивелирования эффе́кта, связанного с разным сезоном отбора проб, подсчет склеритов проводили только в законченных годовых кольцах, латеральнее которых было сформировано  $\leq 2-3$  новых склеритов.

**Таблица 1.** Характеристика проб хариуса, использованных для анализа

Номер точки отлова	Река	Координаты точки отлова, с.ш., в.д.	Период отлова	Число особей	TL, см	W, г
1	Енисей	55°57'55.9", 92°34'17.0"	2007–2018, в течение года	412	132–375	23–413
2	То же	56°27'58.2", 93°40'16.8"	2010–2012, в течение года	65	195–300	61–293
3	Амыл	53°20'58.5", 93°16'13.0"	2003, сентябрь	50	172–370	36–466
4	Кан	55°44'43.0", 95°42'15.4"	1990, сентябрь	52	110–311	12–310
5	Нижняя Тунгуска	64°01'53.5", 95°33'44.3"	2008, август	50	112–402	10–640
6	Большая Хета	67°41'41.4", 83°49'28.1"	2005, сентябрь 2006, июль, август	51	152–428	48–750

Поскольку большая часть исследованных выборок имела тип распределения, отличающийся от нормального (по тесту Шапиро–Уилка), при сравнении средних величин  $N_s$  использовали непараметрический критерий Краскела–Уоллиса (H). Последующий *post-hoc* анализ проводили с помощью *U*-критерия Манна–Уитни. Соответствие  $N_s$  в смежных годовых кольцах оценивали через ранговый коэффициент корреляции Спирмена ( $r_s$ ). Все статистические расчеты выполняли в программе PAST 4.02 (Hammer et al., 2001).

## РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

В первых четырех годовых кольцах хариуса из среднего течения р. Енисей  $N_s$  варьировало в больших пределах. Диапазон колебаний  $N_s$  в первом кольце был 6–13 склеритов (в среднем (арифметическое среднее  $M \pm SD$ ) –  $8.1 \pm 1.4$ ), во втором – 12–22 ( $17.6 \pm 1.1$ ), в третьем – 12–20 ( $14.9 \pm 1.4$ ), в четвертом – 8–15 ( $11.3 \pm 1.8$ ) (рис. 2а). Различия по исследованному показателю наблюдались между всеми парами годовых колец (H = 885,  $p < 0.01$ ).

Число склеритов у рыб, отловленных в районе сел Хлопуново и Овсянка статистически не различались ( $p < 0.01$ ). При дальнейшем анализе эти данные использовались как смешанная выборка. Распределение  $N_s$  в полученной выборке соответствовало нормальному типу только для четвертого годового кольца (рис. 2б). Для колец первого и третьего года была характерна левосторонняя асимметрия; для кольца второго года – повышенная плотность в районе средних значений (коэффициент эксцесса равен 2.7).

Между  $N_s$  в первом–втором и втором–третьем кольцах выявлена слабая положительная связь

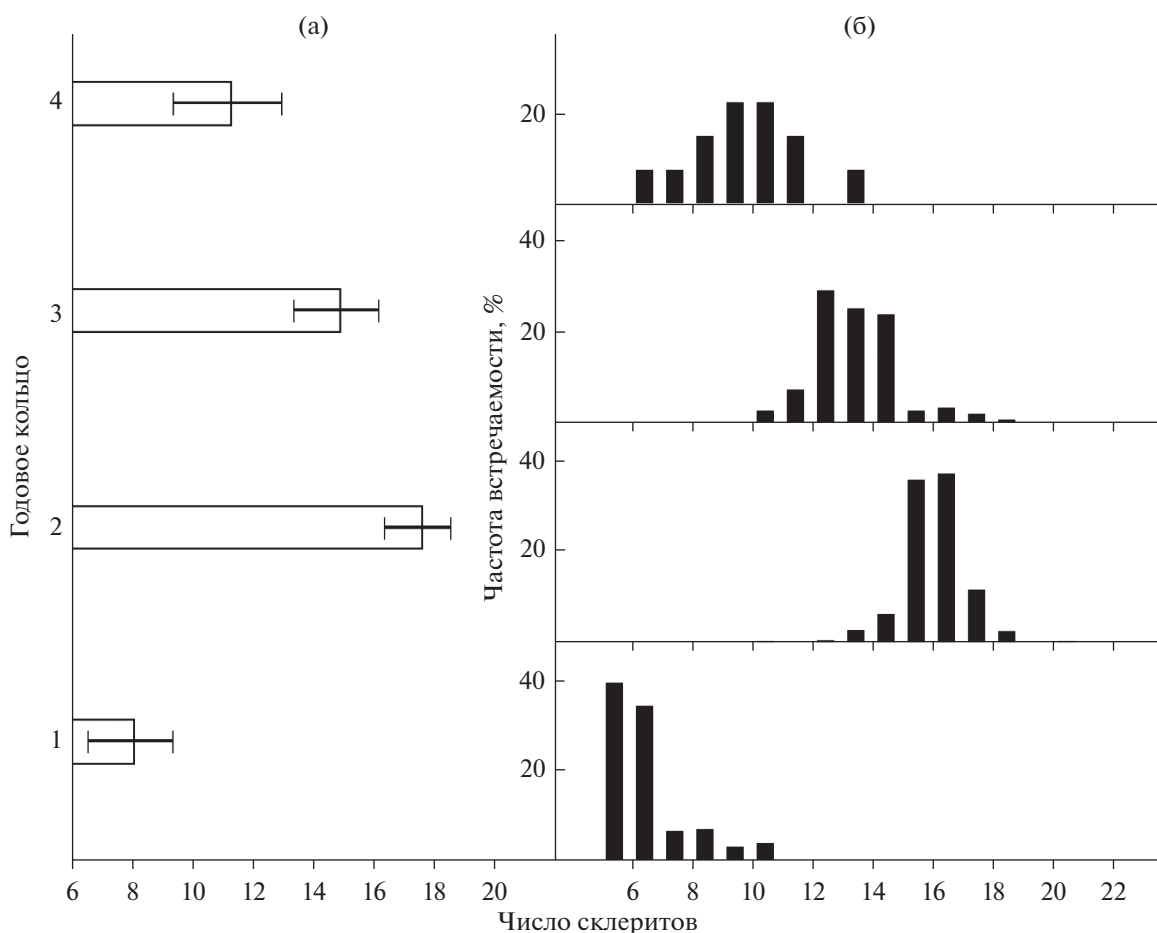
( $r_{s(1-2)} = 0.30$ ,  $p < 0.01$ ,  $n = 435$ ;  $r_{s(2-3)} = 0.22$ ,  $p < 0.01$ ,  $n = 146$ ). Более сильно коррелировали между собой зоны третьего и четвертого года, однако объем выборки для этих лет был небольшим ( $r_{s(3-4)} = 0.60$ ,  $p = 0.03$ ,  $n = 13$ ).

Статистически значимые различия ( $p < 0.01$ ) в  $N_s$  у хариусов из разных водотоков бассейна р. Енисей обнаружены для всех законченных годовых колец (табл. 2). В первом годовом кольце различия между средними величинами были в один–два склерита. В остальных случаях (во втором–четвертом кольцах) выделялась выборка из р. Енисей, где  $N_s$  превосходило аналогичный показатель рыб из других водотоков в 1.5–2 раза.

## ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Результаты исследования свидетельствуют о существенных различиях в строении чешуи байкальского хариуса, обитающего на незамерзающем участке р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС, в сравнении с популяциями этого вида из притоков. Последние гораздо больше сходны между собой по числу склеритов в годовых кольцах, чем с рыбами из нижнего бьефа Красноярской ГЭС, несмотря на обитание в достаточно большом диапазоне широт (53°–68° с.ш.).

Естественный температурный режим притоков р. Енисей предполагает наличие ледового покрова в течение 5–6 мес., а в летний период вода может прогреваться до 14–18°C (рис. 3). Напротив, на исследованном нами участке р. Енисей ледовый покров не формируется на протяжении до 80 и 300 км от плотины ГЭС в холодные и теплые зимы, соответственно (ФГУ Енисейречтранс, 2008), а в летний период температура не превышает



**Рис. 2.** Число склеритов ( $M \pm SD$ ) (а) и частота встречаемости (%) числа склеритов (б) в первых четырех законченных годовых кольцах хариуса, отловленного на незамерзающем участке основного русла р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС.

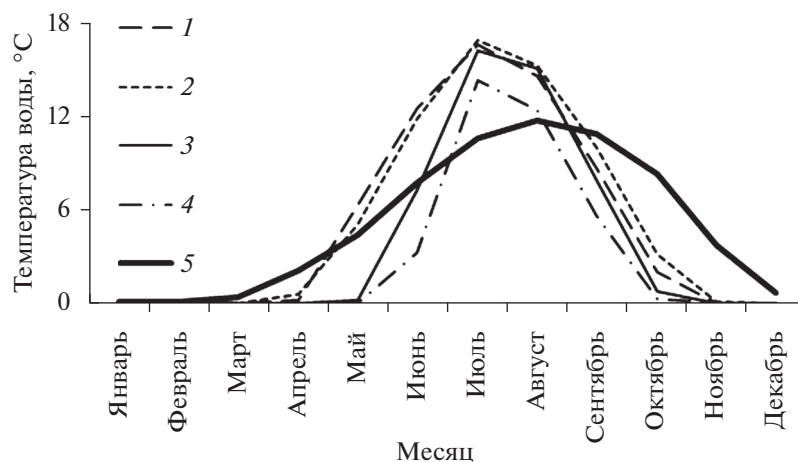
12–13°C (рис. 3). Согласно ряду исследований, температура воды 17–18°C считается верхней границей физиологического оптимума для взрослых особей сибирского и европейского хариуса (Crisp,

1996; Liknes, Gould, 1987), а прогрев воды до верхней границы является одной из причин миграции половозрелых хариусов в притоки (Liknes, Gould, 1987). Таким образом, современный температур-

**Таблица 2.** Среднее число склеритов  $N_s$  в первых четырех законченных годовых кольцах чешуи хариуса из притоков и основного русла р. Енисей

Река	Номер годового кольца от центра чешуи							
	1		2		3		4	
	$M \pm SD$	$n$	$M \pm SD$	$n$	$M \pm SD$	$n$	$M \pm SD$	$n$
Енисей	8.1 ± 1.4 <sup>a</sup>	477	17.6 ± 1.1 <sup>a</sup>	435	14.9 ± 1.4 <sup>a</sup>	146	11.3 ± 1.8 <sup>a</sup>	13
Амыл	8.2 ± 0.7 <sup>b</sup>	50	10.7 ± 0.8 <sup>b</sup>	50	9.0 ± 2.2 <sup>b</sup>	50	5.5 ± 1.4 <sup>b</sup>	38
Кан	7.8 ± 0.9 <sup>a</sup>	52	9.6 ± 1.3 <sup>c</sup>	52	8.8 ± 2.1 <sup>b</sup>	50	5.8 ± 1.9 <sup>b</sup>	39
Нижняя Тунгуска	7.5 ± 0.8 <sup>a</sup>	50	10.0 ± 0.9 <sup>c</sup>	50	9.0 ± 1.9 <sup>b</sup>	49	6.3 ± 2.1 <sup>b</sup>	38
Большая Хета	6.0 ± 0.7 <sup>c</sup>	51	8.7 ± 1.1 <sup>d</sup>	51	9.6 ± 1.5 <sup>b</sup>	51	9.0 ± 1.9 <sup>c</sup>	51
$N(p)$	137.1 (<0.01)		437.4 (<0.01)		256.0 (<0.01)		84.1 (<0.01)	

Примечание.  $n$  – объем выборки, шт. ( $M \pm SD$ ) – среднее ± стандартное отклонение. Одинаковыми надстрочными индексами обозначены средние величины (по столбцам), не имеющие различий по критерию Манна–Уитни при  $p < 0.05$ .



**Рис. 3.** Сезонная динамика температуры воды на участке р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС после строительства плотины (по: Космаков, 2001) и в притоках р. Енисей (по: Шмидт, 1985): 1 – р. Кан, 2 – р. Амыл, 3 – р. Нижняя Тунгуска, 4 – р. Большая Хета, 5 – р. Енисей. Температуру воды измеряли на участках отлова рыбы.

ный режим р. Енисей в нижнем бьефе ГЭС благоприятствует нахождению здесь популяции хариуса в течение всего года.

На примере аквакультурных рыб показано, что количество склеритов, наряду с шириной краевого прироста чешуи, прямо коррелирует со скоростью их роста (Bilton, Robins, 1971; Cheung et al., 2007; Ibáñez et al., 2008). Эти данные подтверждают результаты сравнительных исследований роста хариуса в бассейне Енисея, согласно которым линейные размеры и масса рыб из нижнего бьефа Красноярской ГЭС (в возрасте от 1 до 4 лет) считаются одними из максимальных для бассейна реки в целом (Иванова и др., 2015; Шадрин, 2006). Исходя из соотношения числа склеритов в годовых кольцах (табл. 2), наиболее интенсивный рост хариуса на исследованном участке Енисея наблюдается на втором году жизни, до наступления половой зрелости. В меньшей степени данная закономерность проявляется и у рыб из притоков р. Енисей (табл. 2), а также у европейского хариуса из р. Печора (Скоринова, Зиновьев, 2015).

Хариусам, как и большинству видов лососеобразных, свойственны нерестовые миграции в придаточные водотоки (Heim et al., 2016; Hughes, Reynolds; 1994; Ibáñez et al., 2008). Вероятное наличие миграций ставит вопрос о том, насколько выявленные особенности чешуи связаны с обитанием исследованного хариуса именно в основном русле р. Енисей, а не в ее многочисленных притоках, среди которых реки Мана и Кан длиной >400 км (Шмидт, 1985) (рис. 1).

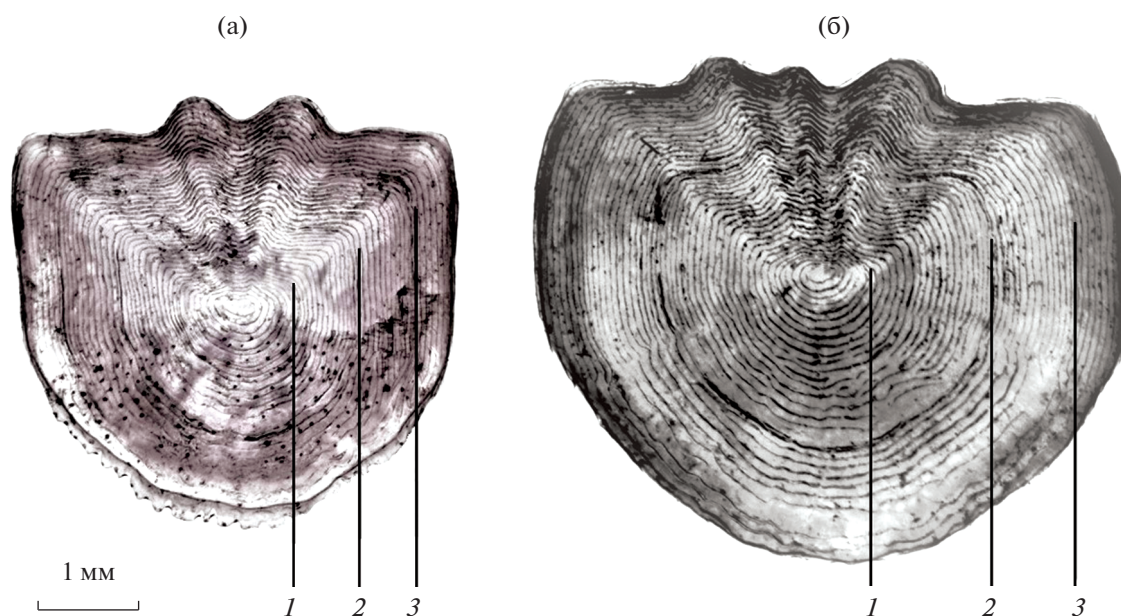
Показано, что протяженность нерестовой миграции европейского хариуса невелика ( $\leq 20$  км), и он значительно уступает в мобильности лососевым (Meyer, 2001; Parkinson et al., 1999).

Напротив, протяженность обратной миграции сибирского хариуса к местам зимовки в реках Аляски составляет  $\leq 100$  км (West et al., 1992). Потенциальный обмен хариусами-мигрантами возможен между р. Енисей и его крупным притоком р. Кан. Доля особей с нетипичным (имеющим меньшее число склеритов) строением чешуи (рис. 4а) в выборках хариуса, отловленных в августе–октябре в р. Енисей вблизи устья р. Кан (рис. 1, т. 3), в среднем была 13% (неопубликованные данные). Вероятно, речь идет о рыбах, скатывающихся из реки Кан в р. Енисей. В выборке из р. Кан, отловленной на расстоянии  $\sim 300$  км выше места впадения в р. Енисей (рис. 1), особи хариуса с чешуей, близкой по количеству склеритов к таковому у рыб из Енисея, не встречались.

В обзорной работе Нордкоте (Northcote, 1995) выдвинуто предположение, что на участках рек с измененным гидрологическим режимом происходит трансформация мигрирующих популяций европейского хариуса в оседлые. Можно предположить, что сходные изменения характерны и для байкальского хариуса, использующего незамерзающий участок р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС в качестве нагульных и нерестовых площадей. Несмотря на то, что прямых наблюдений за размножением хариуса на участке среднего течения р. Енисей не проводили, особей, имевших гонады на преднерестовой стадии развития, отлавливали в его основном русле (Шадрин, Иванова, 2012).

**Выводы.** Выявлено, что относительно большое число склеритов во втором–четвертом годовых кольцах – отличительная особенность популяции хариуса, обитающей на незамерзающем участке р. Енисей, в нижнем бьефе Красноярской ГЭС, по сравнению с популяциями хариуса в при-





**Рис. 4.** Типичная чешуя предположительно мигрирующей в притоки (а) и жилой (б) особи хариуса, отловленного на незамерзающем участке основного русла р. Енисей в нижнем бьефе Красноярской ГЭС.

токах р. Енисей. Этот показатель может быть использован для быстрой идентификации рыб на данном участке в научных или практических целях.

#### ФИНАНСИРОВАНИЕ

Работа выполнена при частичном финансировании гранта Российского фонда фундаментальных исследований и Красноярского краевого Фонда поддержки научной и научно-технической деятельности (в 2018–2020 гг.) № 18-44-240003, и бюджетной тематикой СФУ и ИБФ СО РАН.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреанова А.В. 2013. Динамика развития Енисейского зообентоса в нижнем бьефе Красноярской ГЭС // Вестник Томского государственного университета. Биология. № 1(21). С. 74. <https://doi.org/10.17223/19988591/21/6>
- Гадинов А.Н., Долгих П.М. 2008. Пространственно-видовая структура ихтиоценоза, относительная численность и факторы, влияющие на распределение рыб р. Енисей // Вестник Красноярского аграрного ун-та. № 3. С. 169.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Чернова О.Ф. 2009. Чешуя костистых рыб как диагностическая и регистрирующая структура. Москва: Тов-во науч. изд. КМК.
- Зуев И.В., Семенова Е.М., Шулепина С.П. и др. 2011. Питание хариуса *Thymallus* sp. в среднем течении р. Енисей // Журн. Сиб. фед. ун-та. Сер. Биология. Т. 4. № 3. С. 281.
- Зуев И.В., Шулепина С.П., Трофимова Е.А., Зотина Т.А. 2017. Сезонные изменения в рационе питания и относительной упитанности сибирского хариуса *Thymallus arcticus* на участке среднего течения р. Енисей // Сибир. экол. журн. Т. 24. № 3. С. 287. <https://doi.org/10.15372/SEJ20170306>
- 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 // Вопр. рыб-ва. Т. 16. № 1. С. 1.
- Книжнин И.Б. 2011. Разнообразие и таксономическая идентификация хариусов (*Thymallus*) бассейна реки Енисей // Журн. Сиб. фед. ун-та. Сер. Биология. Т. 4. № 3. С. 293.
- Космаков И.В. 2001. Термический и ледовый режим в верхних и нижних бьефах высоконапорных гидроэлектростанций на Енисее. Красноярск: "Кларетианум".
- Скоринова А.В., Зиновьев Е.А. 2015. К склеритометрической характеристике чешуи хариуса бассейна р. Печоры // Вестник Пермского университета. Серия Биология. № 4. С. 327.
- ФГУ Енисейречтранс. 2008. Карта реки Енисей от Красноярской ГЭС до устья реки Ангара. Санкт-Петербург: "Волго-Балт".
- Шадрин Е.Н. 2006. Питание сибирского хариуса *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) // Рыб-во и рыбн. хоз-во. № 8. С. 37.
- Шадрин Е.Н., Иванова Е.В. 2012. Искусственное воспроизводство хариуса сибирского *Thymallus arcticus* (Pallas, 1776) в условиях временного рыболовного комплекса, установленных на реках Енисей и Мана // Рыбн. хоз-во. № 5. С. 83.
- Шмидт Т.С. 1985. Многолетние данные о режиме и ресурсах поверхностных вод суши. Т. 1. РСФСР. Вып. 12. Бассейны Енисея (без бассейна Ангара) и Пясины. Ленинград: Гидрометеиздат.

- Bilton H.T., Robins G.L.* 1971. Effects of starvation, feeding, and light period on circulus formation on scales of young sockeye salmon (*Oncorhynchus nerka*) // J. Fish. Board Can. V. 28. № 11. P. 1749.
- Cadrin S.X.* 2000. Advances in morphometric identification of fishery stocks // Rev. Fish Biol. Fisheries. V. 10. P. 91. <https://doi.org/10.1023/A:1008939104413>
- Campana S.E.* 1999. Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications // Mar. Ecol.: Prog. Ser. V. 188. P. 263. <https://doi.org/10.3354/meps188263>
- Cheung C.H.Y., Chaillé P.M., Randall D.J. et al.* 2007. The use of scale increment as a means of indicating fish growth and growth impairment // Aquaculture. V. 266. № 1–4. P. 102. <https://doi.org/10.1016/j.aquaculture.2007.02.036>
- 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. V. 323. P. 201. <https://doi.org/10.1007/BF00007847>
- Elsdon T.S., Wells B.K., Campana S.E. et al.* 2008. Otolith chemistry to describe movements and life-history parameters of fishes: hypotheses, assumptions, limitations and inferences // Oceanogr. Mar. Biol. Ann. Rev. V. 46. P. 297.
- Francis R.I.C.C.* 1990. Back-calculation of fish length: a critical review // J. Fish Biol. V. 36. № 6. P. 883. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1990.tb05636.x>
- Freedman J.A., Lorson B.D., Taylor R.B. et al.* 2014. River of the dammed: longitudinal changes in fish assemblages in response to dams // Hydrobiologia. V. 727. № 1. P. 19. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1780-6>
- Gillespie B.R., Desmet S., Kay P. et al.* 2015. A critical analysis of regulated river ecosystem responses to managed environmental flows from reservoirs // Freshwater Biol. V. 60. № 2. P. 410. <https://doi.org/10.1111/fwb.12506>
- Hammer Ø., Harper D.A.T., Ryan P.D.* 2001. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis // Palaeontologia Electronica. V. 4. № 1. 9 p. [https://palaeo-electronica.org/2001\\_1/past/issue1\\_01.htm](https://palaeo-electronica.org/2001_1/past/issue1_01.htm)
- Heim K.C., Wipfli M.S., Whitman M.S. et al.* 2016. Seasonal cues of Arctic grayling movement in a small Arctic stream: the importance of surface water connectivity // Environ. Biol. Fish. V. 99. № 1. P. 49. <https://doi.org/10.1007/s10641-015-0453-x>
- Hughes N.F., Reynolds J.B.* 1994. Why do Arctic Grayling (*Thymallus arcticus*) get bigger as you go upstream? // Can. J. Fish. and Aquat. Sci. V. 51. P. 2154. <https://doi.org/10.1139/f94-216>
- Ibáñez A.L., Britton J.R., Cowx I.G.* 2008. Relationship between scale growth checks, circuli formation rate and somatic growth in *Rutilus rutilus* (L.) a fish farm-reared cyprinid // J. Fish Biol. V. 72. P. 1023. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01781.x>
- Knizhin I.B., Weiss S.J.* 2009. A new species of grayling *Thymallus svetovidovi* sp. nova (Thymallidae) from the Yenisei basin and its position in the genus *Thymallus* // J. Ichthyol. V. 49. № 1. P. 1. <https://doi.org/10.1134/S0032945209010019>
- Liknes G.A., Gould W.R.* 1987. The distribution, habitat and population characteristics of fluvial Arctic grayling (*Thymallus arcticus*) in Montana // Northwest Sci. V. 61. № 2. P. 122. <https://hdl.handle.net/2376/1748>
- McCartney M.P., Sullivan C., Acreman M.* 2001. Ecosystem impacts of large dams. Background Pap. 2. Washington: IUCN/UNEP/WCD, United Nations Foundation.
- Meyer L.* 2001. Spawning migration of grayling *Thymallus thymallus* (L., 1758) in a Northern German lowland river // Archiv für Hydrobiologie. V. 152. № 1. P. 99. <https://doi.org/10.1127/archiv-hydrobiol/152/2001/99>
- Nilsson C., Reidy C.A., Dynesius M., Revenga C.* 2005. Fragmentation and flow regulation of the world's large river systems // Science. V. 308. № 5720. P. 405. <https://doi.org/10.1126/science.1107887>
- Northcote T.G.* 1995. Comparative biology and management of Arctic and European grayling (Salmonidae, *Thymallus*) // Rev. Fish. Biol. Fisheries. V. 5. № 2. P. 141. <https://doi.org/10.1007/BF00179755>
- Parkinson D., Philippart J., Baras E.* 1999. A preliminary investigation of spawning migrations of grayling in a small stream as determined by radio-tracking // J. Fish Biol. V. 55. P. 172. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1999.tb00666.x>
- Poff N.L., Zimmerman J.K.* 2010. Ecological responses to altered flow regimes: a literature review to inform the science and management of environmental flows // Freshwater Biol. V. 55. № 1. P. 194. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2427.2009.02272.x>
- Taylor J.M., Seilheimer T.S., Fisher W.L.* 2014. Downstream fish assemblage response to river impoundment varies with degree of hydrologic alteration // Hydrobiologia. V. 728. № 1. P. 23. <https://doi.org/10.1007/s10750-013-1797-x>
- Weiss S., Knizhin I., Romanov V., Kopun T.* 2007. Secondary contact between two divergent lineages of grayling *Thymallus* in the lower Enisey basin and its taxonomic implications // J. Fish Biol. V. 71. P. 371. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01662.x>
- West R.L., Smith M.W., Barber W.E. et al.* 1992. Autumn migration and overwintering of Arctic grayling in coastal streams of the Arctic national wildlife refuge, Alaska // Trans. Am. Fish. Soc. V. 121. P. 709. [https://doi.org/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)
- Zotina T.A., Trofimova E.A., Dementyev D.V.* 2019. Time-dependent trends of artificial radionuclides in biota of the Yenisei River (Siberia, Russia) // J. Environ. Radioactiv. V. 208–209. P. 106028. <https://doi.org/10.1016/j.jenvrad.2019.106028>
- Zuev I.V., Trofimova E.V., 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 // Turk. J. Fish. Aquat. Sci. V. 19. № 10. P. 893. [https://doi.org/10.4194/1303-2712-v19\\_10\\_09](https://doi.org/10.4194/1303-2712-v19_10_09)

## Structural Features of the Scales of Baikal Grayling *Thymallus baicalensis* under Conditions of an Altered Hydrological Regime

I. V. Zuev<sup>1, \*</sup>, P. Yu. Andrushchenko<sup>1, 2</sup>, S. M. Chuprov<sup>1</sup>, and T. A. Zotina<sup>1, 2</sup>

<sup>1</sup>*Siberian Federal University, Krasnoyarsk, Russia*

<sup>2</sup>*Institute of Biophysics, Krasnoyarsk Science Center Siberian Branch, Russian Academy of Sciences, Krasnoyarsk, Russia*

\**e-mail: zuev.sfu@gmail.com*

The number of sclerite between annual scale rings of grayling *Thymallus baicalensis* Dybowski, 1874 sampled in the Yenisei River, in the downstream section of the Krasnoyarsk Hydroelectric Power Plant, not covered with ice during winter, have been investigated and compared with populations of the grayling from large tributaries of the Yenisei (Amyl, Kan, Nizhnyaya Tunguska, Bolshaya Kheta). It has been shown that the Arctic grayling inhabiting the Yenisei has significantly higher (1.5–2.0 times,  $p < 0.01$ ) numbers of sclerites in second, third, and fourth annual rings of the scales, than in the populations from the tributaries, which correspond to higher growth rate of the population of grayling in the Yenisei. An assumption is made about the transition of graylings inhabiting the Yenisei channel in the lower basin of the hydroelectric station to a sedentary lifestyle.

*Keywords:* growth rate, sclerite number, migration, water temperature