

УДК 597.554.3.574.32

## ЖИЗНЕННЫЕ СТРАТЕГИИ ВЫРЕЗУБА *RUTILUS FRISII* (CYPRINIDAE) В ЧЕРНОМОРСКОМ БАССЕЙНЕ

© 2022 г. В. С. Болдырев\*

Волгоградский филиал Всероссийского научно-исследовательского института  
рыбного хозяйства и океанографии – ВолгоградНИРО, Волгоград, Россия

\*E-mail: neogobius@yahoo.com

Поступила в редакцию 15.06.2021 г.

После доработки 27.09.2021 г.

Принята к публикации 11.10.2021 г.

Рассматривается внутривидовая организация и разнообразие экологических форм вырезуба *Rutilus frisii* в разных водоёмах Черноморского бассейна в позднем голоцене (2500–0 лет назад). В этой части ареала вырезубу свойственны жизненные стратегии, сходные с описанными ранее у азово-донских популяций. Рассматриваются факторы, определяющие формирование трёх типов жизненной стратегии, и демонстрируется лабильность последних путём трансформации одной формы вырезуба в другую.

**Ключевые слова:** вырезуб *Rutilus frisii*, жизненная стратегия, экологические формы, миграции, географическая изменчивость, внутривидовая структура, историческое распространение, бассейн Чёрного моря.

DOI: 10.31857/S0042875222030018

Вырезуб *Rutilus frisii* относится к проходным понто-каспийским рыбам, но может образовывать и жилые популяции (Kotlik et al., 2008). Распространён в бассейнах Чёрного, Азовского и Мраморного морей. Переносит солёность до 7–12‰ (Kottelat, Freyhof, 2007). В начале прошлого века отмечался во многих солоноватоводных лиманах Северо-Западного Причерноморья (Vănărescu, 1964; Замбриборщ, 1965). Встречался в самых разных речных системах: от небольших водотоков черноморского побережья Кавказа (Крыжановский, Троицкий, 1954) до таких крупных рек, как Днестр, Днепр и Дон (Мовчан, Смирнов, 1981). В бассейнах последних был широко распространён от верховой до устьевых участков. Нерестится в реках на каменистом субстрате. В XIX–начале XX вв. на большей части ареала вырезуб считался обычным, но малочисленным видом. Наибольшее промысловое значение имел в Бугском лимане и низовьях Южного Буга. К середине прошлого века его численность почти везде критически сократилась. Он полностью исчез в бассейнах Южного Буга, Днепра и большинства рек Западного Закавказья. Это послужило причиной внесения таксона в ряд международных и государственных природоохранных перечней. В то же время появление крупных водохранилищ на Дону и Днестре в результате регулирования этих рек Цимлянкой (1952 г.) и Днестровской (1981 г.) плотинами послужило толчком к формированию в них популяций этого вида

(Скільський и др., 2007; Худий, 2018; Болдырев и др., 2022).

В связи со снижением численности вырезуба в природных водоёмах с начала прошлого века ведутся работы по его разведению (Смирнова, Трушинская, 1964; Подушка, 2000). К настоящему времени отработана технология искусственного воспроизводства этого вида (Самотеева, Олисов, 2012; Мышкин, 2020). На нерегулярной основе ведётся зарыбление некоторых природных водоёмов (Болдырев и др., 2021).

Анализ внутривидовой организации вырезуба в Цимлянском водохранилище и вышерасположенном участке Дона позволил описать экологические формы с тремя типами жизненной стратегии (ЖС) – мигрантную-1 (М-1), мигрантную-2 (М-2) и речную резидентную (РР) (Болдырев и др., 2022). Первые две характеризуют относительно большие расстояния между местами нагула молоди возрастом 1–4 года в Цимлянском водохранилище и нерестилищами в р. Медведица, а также скат сеголеток начиная с октября в Дон и дальше в водохранилище. Основная часть рыб впервые нерестится в 5-годовалом возрасте; минимальная длина (SL) и масса производителей – 44 см и 1.5 кг.

Различия между формами заключаются в следующем. У формы М-1, существовавшей в водохранилище до 1990-х гг., протяжённость нерестовых

миграций составляла ~ 300 км; производители перемещались к местам нереста уже со зрелыми половыми продуктами (III–IV стадии зрелости) в возрасте от 4+–5 в осенний и ранневесенний периоды и после нереста скатывались обратно. У формы М-2, которая возникла в последние десятилетия, нерестилища расположены в р. Медведица в 300–700 км от водохранилища. Неполовозрелые особи в возрасте 4 года массой 0.9–1.3 кг покидают его в апреле–мае ещё за год до нереста; созревание происходит в речных условиях. После нереста они остаются в реках. Численность формы М-1 в водохранилище была значительно выше, чем М-2. Важной особенностью форм М-1 и М-2 являются возвратные миграции молоди (в возрасте 2–3 года массой 0.5–1.0 кг) из верхней части водохранилища в реку на 100–150 км и последующий скат обратно. Пик их приходится на октябрь и май. Весенний ход значительно мощнее осеннего. Предполагается, что причиной смены ЖС с М-1 на М-2 в начале 2000-х гг. стало удлинение нерестовой миграции. Сезонные перемещения формы РР, существовавшей в верхнем Дону ещё до зарегулирования Дона Цимлянкой плотиной, ограничиваются несколькими десятками километров от района нереста. Такая же форма до середины прошлого века существовала и в верховьях Северского Донца. Как до, так и после зарегулирования Дона формы РР пополняются мигрантами от М-1 и М-2. В условиях искусственного гидрорежима нижнего Дона за несколько десятилетий сформировалась РР-форма на участке реки между низконапорными плотинами Кочетовского, Константиновского и Николаевского гидроузлов.

ЖС форм М-1 и М-2 одинаково реализуются в системе опорный водоём–нерестовая река как в связке Цимлянское водохранилище–Медведица, так и в восточной части Азовского моря–Северский Донец. Нерест М-1 и М-2 и закрепление РР-форм выреза в Донском бассейне происходит только в относительно крупных реках (ширина на значительной протяжённости не менее 20–30 м, расход воды в низовьях > 25–30 м<sup>3</sup>/с). Помимо Дона в бассейне Азовского моря до недавнего времени существовала и малочисленная М-1-форма выреза, нерестившаяся в некоторых реках Северного Приазовья (Лошаков, 1963; Дирипаско, 2002), гидроморфологические параметры которых значительно меньше. Нерестилища в них располагались в нескольких десятках километров от устья, а производители заходили на нерест только в весенний период. Зарегулирование этих рек во второй половине прошлого века, по-видимому, привело к исчезновению в них выреза (Демченко, 2009).

Цель настоящей работы – выяснить, как описанные для бассейна Азовского моря формы выреза с разными ЖС представлены в остальном ареале и является ли их перечень исчерпывающим.

Эти вопросы решаются посредством анализа внутривидовой организации вида в разных водоёмах в позднем голоцене (2500–0 лет назад).

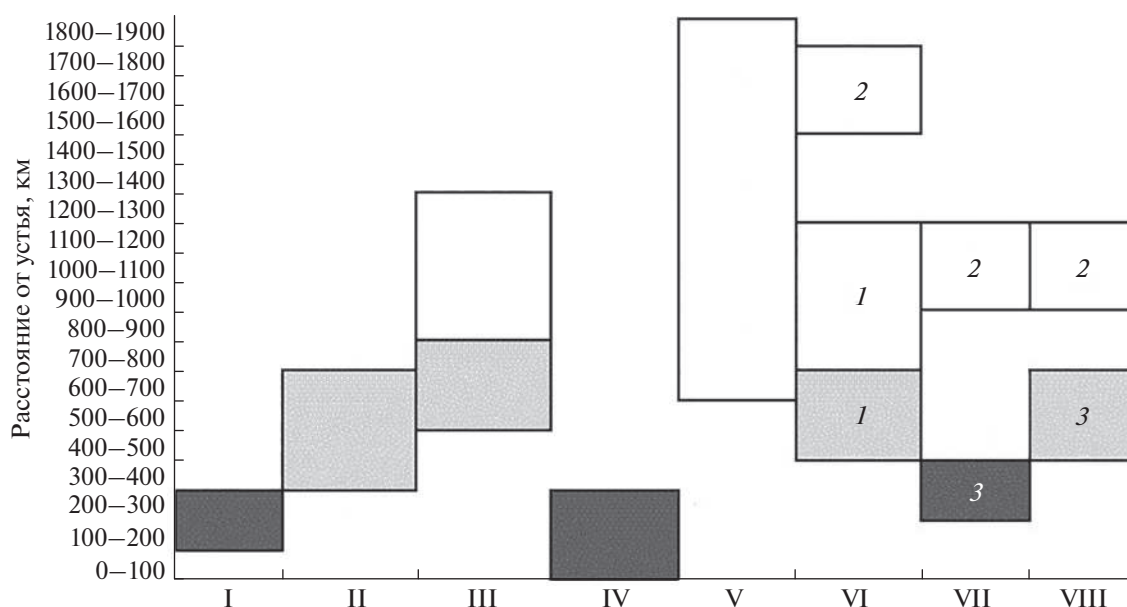
## МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

В работе использованы данные литературы по особенностям биологии выреза (размерно-возрастной состав, размер и возраст полового созревания, рост, характер и динамика миграций, удалённость нерестилищ от опорных водоёмов у мигрантных форм, пространственное распределение и численность) в разных водоёмах бассейнов Чёрного и Мраморного морей, а также результаты собственных исследований в Азово-Донском бассейне. В тексте приводится стандартная длина (*SL*). Если в источниках литературы была указана абсолютная длина (*TL*), данные пересчитывали, используя соотношение:  $SL = (TL - 1.1431)/1.1327$  (Gaygusuz et al., 2006).

Для сопоставимости с результатами исследования выреза Азово-Донского бассейна (Болдырев и др., 2022) приняты те же критерии выделения экологических форм. Определяющим для формы М-1 является присутствие производителей в возрасте от 5 лет  $SL > 44$  см и массой > 1.5 кг как в опорном водоёме, так и на путях миграции. У М-2 производители держатся только в районе нереста, на путях миграции преобладают рыбы в возрасте 4–4+  $SL 37–44$  см, массой 0.9–1.5 кг, а в опорном водоёме присутствуют только неполовозрелые особи в возрасте ≤ 4 года. У формы РР на одном участке реки присутствуют все размерно-возрастные группы выреза.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

*Бассейн р. Южный Буг и Днепровско-Бугский лиман.* Судя по остеологическим материалам, полученным при раскопках поселений правобережья Бугского и низовьев Днепровского лиманов, выруб был одним из обычных видов в этих водоёмах в период VII в. до н. э.–III в. н. э. (Яниш, Каминская, 2008; Яниш, 2009). Кости, по которым восстановлен размер рыб (8 экз.), принадлежали крупным особям  $SL 43–70$  (в среднем 55) см (Житенёва, 1967; Яниш, Антипина, 2013). Многочисленным он был и в низовьях южного Буга. Имеются сведения, что вырез являлся основой промысла в реке в районе Бугских порогов в первой половине XIX в. (Журнал ..., 1846). В первой трети прошлого века объём добычи его в лимане и южном Буге достигал 200 т (1926 г.). В нижнем течении реки вырез отмечался на 250-километровом участке (рис. 1) (Павлов, 1964). Его основные нерестилища располагались на расстоянии 130–180 км от устья (Сироватська, 1933). Возможно, судя по находкам его костей в ходе археологических изысканий на объекте XVI в. в верхнем течении (~650 км от



**Рис. 1.** Примерная локализация нерестилищ мигрантных форм М-1 (■), М-2 (▣) и нагульно-нерестовых участков речной резидентной формы (□) вырезуба *Rutilus frisii* относительно опорных водоёмов в разных речных системах в период ~ 5 тыс. лет назад—начало XX века: I – р. Южный Буг и Бугский лиман, начало XX в., II – р. Днестр и Днестровский лиман, ~ 3 тыс. лет до н. э., III – то же, начало XX в., IV – р. Днестр и Днестровское водохранилище, начало XXI в., V – р. Днепр и Днепровский лиман, XIX–начало XX вв., VI – р. Дон и Азовское море, XIX–начало XX вв., VII – р. Дон и Цимлянское водохранилище, конец XX в., VIII – то же, начало XXI в.; 1 – р. Северский Донец, 2 – реки Быстрая Сосна, Красивая Меча и смежный участок Дона, 3 – р. Медведица.

устья) (Ковальчук, 2015), раньше этот вид встречался в реке значительно выше, но не исключена вероятность завоза его как объекта торговли с низовьев.

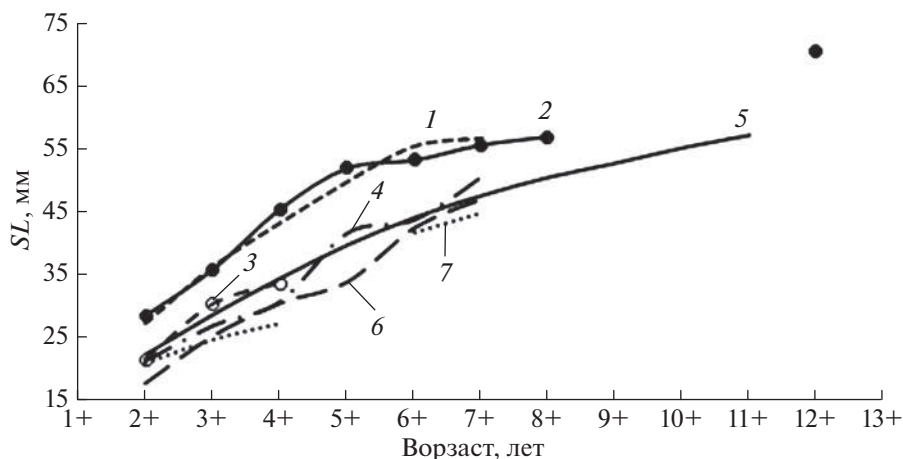
Для бугского вырезуба были характерны все основные черты формы М-1. По наблюдениям в 1920-е гг., ход в низовье реки имел три пика (Сироватська, 1933). Половозрелые особи начинали подниматься в Южный Буг из лимана со второй половины августа, ход продолжался до начала ноября и прекращался с ледоставом. Весной он возобновлялся из-под льда в марте. Пик приходился на вскрытие реки. В апреле ход начинал ослабевать. В мае вместе с производителями в Южный Буг заходили и неполовозрелые особи. Во второй половине мая ход последних усиливался, а производителей заметно снижался. С конца весны и в июне происходил скат отнерестившихся вырезубов; неполовозрелые особи к началу лета также скатывались из низовьев реки в лиман. Осенью половые продукты производителей находились на III стадии зрелости, в марте–апреле – IV, в мае – IV–V. Основу осеннего хода составляли половозрелые 5–6-летки, весеннего – 6–7-годовики, в мае–июне – неполовозрелые 4-годовики. Масса производителей варьировала в пределах 1.3–4.1, осенью – в среднем 2.6, весной – 2.8 кг. Основная часть молоди скатывалась осенью в лиман сеголетками (Смирнова, Трушинская, 1964). Из притоков вырезуб отмечался только в низовьях р. Синюха. Сеголетки, собранные в августе 1925–1927 гг. в этой реке и в

порожистой части южного Буга, имели  $SL$  4–9 см (Мовчан, Смирнов, 1981). По темпу роста бугский вырезуб близок к цимлянскому (рис. 2) (Болдырев и др., 2022).

Зарегулирование реки в 1927 г. у ст-цы Александровка отрезало основные нерестилища, находившиеся в её порожистой части. В новых условиях эффективность естественного воспроизводства критически упала: в 1960-е гг. в нижнем бьефе отмечались только единичные особи, в верхнем он исчез ещё раньше (Смирнова, Трушинская, 1964). В последние годы вырезуба перестали указывать и для всего Днепровско-Бугского лимана (Мовчан, Романь, 2014).

**Бассейн р. Днепр.** Вырезуб издревле был широко распространён в бассейне Днепра (рис. 3). На некоторых его притоках при раскопках городищ V в. до н. э.–XVI в. н. э. отмечались фрагменты скелета этого вида (Лебедев, 1960; Горбаненко, Каравайко, 2012; Зубей, 2013, 2015, 2016). Доля их среди остеологического материала рыб везде не превышала 1–2%. Единичные кости, по которым удалось определить возраст рыб, принадлежали исключительно крупным взрослым особям 5–9 лет.

В XVIII–начале XX вв. вырезуб отмечался в таких днепровских притоках как Псёл, Сула, Рось, Десна (и её приток Сейм), Припять (Горынь, Стырь, Ясельда), Сож (Ипуть, Беседь, Проня (Бася), Остёр, Вихра), Березина (Свислочь) и



**Рис. 2.** Темп роста ( $SL$ ) вырезуба *Rutilus frisii* в разных водоёмах: 1 – р. Южный Буг и Бугский лиман (Сироватська, 1933), 2 – Цимлянское водохранилище и р. Медведица (бассейн р. Дон) (Болдырев и др., 2022), 3 – оз. Изник (бассейн Мраморного моря) (Asipinar, 2005), 4 – оз. Мондзе (Mondsee) (бассейн р. Дунай) (Schmall, Ratschan, 2010), 5 – оз. Кимзе (Chiemsee) (бассейн р. Дунай) (Schmall, Ratschan, 2010), 6 – Днестровское водохранилище (Худий и др., 2008), 7 – верхнее течение р. Днестр (Опалатенко, 1978).

Друть (Маркович, 1798; Кесслер, 1856; Белинг, 1914; Великохатко, 1929); ближайший из них (Псёл) впадает в Днепр в 717 км от устья. Во всех притоках, кроме р. Стырь, вырезуб считался малочисленным (Кесслер, 1856), но в русловой части Днепра был ещё более редок (Опыт ..., 1883). Немногочисленные упоминания размеров рыб чаще содержат сведения о крупных особях массой 1.7–4.0 и до 6.5–8.0 кг (Белинг, 1914; Воронцов, 1930). Максимальная зарегистрированная масса вырезуба – 8 кг (Kottelat, Freyhof, 2007). Ширина расселения вырезуба в приточной системе и указание на встречаемость его молоди в отдельных реках (Великохатко, 1931) свидетельствуют о присутствии формы PP в Днепро-Бугском бассейне.

Давно вырезуб был известен и в низовье Днепра. Доля костных остатков этого вида в палеоихтиологическом материале (~2 тыс. костей 12 видов) из Белозёрского поселения (IV в. до н. э.) (Яниш, Былкова, 2013), расположенного в 18 км от современного устья, довольно значительна – 7%. Кости принадлежали рыбам  $SL$  27–69 (41) см, их средняя масса составляет ~ 1.2 кг. Это даёт основание предположить существование тогда здесь М-1 формы.

В начале прошлого века уловы вырезуба в низовье Днепра были значительно меньше, чем в Южном Буге (Сироватська, 1933). В русловой части выше дельты до порогов, расположенных в 300–400 км от устья, и ещё дальше до Киева он считался редким видом (Егерман, 1926). Основную массу вырезуба в реке вылавливали в низовье дельты. Какие-либо фактические сведения о местах его нереста или присутствии молоди первых лет жизни в нижнем течении в литературе отсутству-

ют. В районе Днепро-Бугских порогов встречались одиночные особи вырезуба массой 1.2–2.0 кг (Сироватский, Гудимович, 1927). Ещё выше у Киева Кесслер (1856) тоже отмечал только относительно крупных рыб.

Исследование динамики уловов этого вида в дельте и смежном участке лимана выявило два максимума (Сироватский, 1929). Большой осенний пик приходился на ноябрь, незначительный весенний – на март. Преобладали небольшие рыбы: средняя масса особей в период осеннего хода в реке составляла всего 1.4 кг, а в смежном участке Днепро-Бугского лимана – 1.0 кг. Важно, что почти все рыбы были неполовозрелыми. С конца апреля отмечался подход из лимана в предустьевое пространство Днепра не крупных особей  $SL$  20–30 см массой ~ 0.2–0.5 кг. С мая по август вырезуб в низовье реки почти не встречался. Данные по темпу роста отсутствуют, но, по-видимому, он в силу одинаковых условий нагула в Днепро-Бугском лимане должен быть близок к бугскому вырезубу.

Из всего этого следует, что осенние миграции молоди вырезуба были направлены из лимана, являющегося в тёплое время года местом её нагула, в опреснённую дельту и низовья реки (Смирнова, 1957), где складывался благоприятный кислородный режим, и их следует рассматривать как зимовальные. Основу мигрантов составляли четырёхлетки (3+). После зимовки они скатывались в лиман, т. е. ранней весной в низовье дельты отмечались не поднимающиеся в реку (Сироватский, 1929; Берг, 1949), а скатывающиеся из неё особи. Дальше они перемещались в Бугский лиман, расстояние до которого от устья Днепра всего 30 км, и, созревая, на следующий год нерестились на



Рис. 3. Распространение вырезуба *Rutilus frisii* (●) в XIX—начале XX вв. в бассейнах рек Днестр (I), Южный Буг (II) и Днепр (III); плотины: 1 – Дубоссарская, 2 – Днестровская, 3 – Александровская, 4 – Каховская, 5 – Днепроvская; (---) – границы бассейнов. Масштаб: 100 км.

порожистой части Южного Буга. По-видимому, какая-то часть особей вырезуба в Днепре поднималась к порогам и форсировала их, пополняя группировки РР-формы в его притоках. Возможно, очень незначительная часть рыб задерживалась в нижнем течении реки и, созрев, нерестилась, но точно, что больших масштабов это явление не имело. По каким-то причинам массового нереста вырезуба на Днепроvских порогах, в отличие от Бугских, не происходило. Таким обра-

зом, численность вырезуба в Днепроvско-Бугском лимане и низовьях Днепра определялась исключительно условиями воспроизводства в Южном Буге.

Осенние перемещения молоди вырезуба в дельте Днепра и его предустьевом пространстве по срокам соответствуют зимовальным миграциям неполовозрелых особей форм М-1 и М-2 в смежном с верхней частью Цимлянского водохранилища участке Дона (Болдырев и др., 2022). Отсутствие майских

возвратных миграций молоди, подобных таковым в бассейнах рек Дон и Южный Буг, когда неполовозрелые особи сопровождают на незначительное расстояние производителей в период нерестового хода, подтверждает отсутствие мигрантных форм вырезуба в нижнем течении Днепра.

Зарегулирование Днепра в нижнем и среднем течении, начавшееся в 1920-х гг., довольно быстро привело к исчезновению вырезуба как в русловой его части, так и в приточной системе (Жуков, 2002; Мовчан, Романь, 2014). В Днепропетровском водохранилище, образованном в результате зарегулирования реки в 1927–1932 гг. Днепровской плотиной в нижней части Днепровских порогов, вырезуб перестал встречаться уже к 1940-му г. (Мельников, 1955). В результате перекрытия Днепра в 1955 г. ещё ниже Каховской плотиной уже в 1960-х гг. вырезуб в низовьях реки отмечался лишь единично (Залуми, 1970).

*Бассейн р. Днестр и Днестровский лиман.* Кесслер (1856) считал, что в Днестре вырезуб многочисленнее, чем в Днепре. В конце XIX–начале XX вв. этот вид отмечался почти на всём протяжении руслового участка реки и в отдельных его притоках (Верещица, Ломница, Быстрица-Солотвинская, Быстрица-Надворнянская, Ворона, Збруч, Жванчик, Смотрич и Ущица). Позже указывался для рек Серет и Гнилая Липа (Мовчан, Смирнов, 1981; Мовчан и др., 2003; Худий, 2018). В большинстве притоков встречался только в самых низовьях (рис. 3). В наиболее крупных, таких как Збруч, отмечался в десятках километров от устья (Балабай, 1952). В первой половине XX века в верхнем и среднем течении Днестра вырезуб был более многочисленным, чем в низовьях (Сластененко, 1930; Ярошенко, 1957). На этих участках реки он характеризовался одновременным присутствием молоди разного возраста и производителей  $SL < 53$  см (Опалатенко, 1978) (масса ~ 2.0–2.5 кг). Это даёт основание считать вырезуба здесь РР-формой.

На нижнем участке Днестра и в лимане вырезуб до зарегулирования был редок (Егерман, 1924; Ярошенко, 1957; Замбриборщ, 1965) и характеризовался преобладанием некрупных особей массой до 1 кг. Присутствие этих рыб здесь объясняется либо их скатом сверху, либо существованием малочисленной формы М-2. В первые годы после возведения в 350 км от устья Дубоссарской плотины (начало 1950-х гг.) в её нижнем бьефе в мае–июне отмечали в небольшом количестве особей вырезуба  $SL$  31–46 см массой 0.6–1.2 кг (Владимиров, Батыр, 1966). К 1980-м гг. вырезуб ниже плотины считался исчезнувшим (Полищук и др., 1990). Указание на его присутствие в 2010-е гг. на этом участке реки, возможно, обусловлено скатом из Дубоссарского водохранилища, где в последние годы наблю-

дается рост численности этого вида (Bulat et al., 2019).

В 1980-е гг. в результате перекрытия реки плотиной в 678 км от устья образовалось Днестровское водохранилище. Улучшение условий нагула и зимовки вырезуба в этом водоёме по сравнению с рекой и сохранившийся доступ производителей к нерестилищам верхнего течения послужили причиной роста его численности. В водохранилище встречаются особи всех возрастных групп со второго года жизни (Худий и др., 2008; Худий, 2018). Отмечается несколько усиления хода крупных половозрелых особей вырезуба массой до 4 кг из водохранилища в реку: осенний приходится на конец сентября–начало ноября, весенний, по одним данным, на конец февраля–начало марта (Скільський и др., 2007), по другим – конец марта–апрель (Худий, 2008). После нереста производители скатываются в водохранилище. Чаще встречается в верховьях водоёма и смежном 50-километровом участке реки между городами Хотин и Залещики. Все эти факты свидетельствуют о том, что в водохранилище сформировалась М-1-форма вырезуба.

Темп роста формы РР вырезуба в верхнем участке Днестра до зарегулирования (Опалатенко, 1978) и формы М-1 в Днестровском водохранилище (Худий и др., 2008) близок и существенно ниже, чем формы М-1 Южного Буга (Сироватська, 1933) и форм М-1 и М-2 Цимлянского водохранилища (рис. 2). Это обусловлено, очевидно, более богатой кормовой базой Днепровско-Бугского лимана и Цимлянского водохранилища по сравнению с русловой частью Днестра и Днестровским водохранилищем.

Сопоставление расстояний между разными опорными водоёмами, куда скатываются сеголетки и происходит нагул молоди возрастом 1–4 года, и местами нереста форм М-1 и М-2 вырезуба подтверждает, что каждой из них соответствует определённый диапазон протяжённости миграционных путей (рис. 1). Так, у М-1 он варьирует от нескольких десятков до примерно 300 км, а у М-2 – 300–700 км. Ещё на большем удалении в условиях незарегулированных низовий рек формируются формы РР при наличии определённых условий.

Данные о наличии костных остатков вырезуба из раскопок культурного слоя позднеголоценовых поселений на Днестре отсутствуют. Находки костей этого вида из нижнего и среднего течения реки (Бибикина, 1963; Житенёва, 1969; Цепкин, 1970, 1995; Шпет, 1972) известны из палеоихтиологического материала более раннего периода — 8–4 тыс. лет назад. Доля костных останков вырезуба в них выше (5–97%), чем в раскопках поселений голоценового периода в его ареале, и все они принадлежат исключительно крупным экземплярам  $SL$  40–75 см. Следовательно, численность этого ви-

да на рассматриваемом участке реки была тогда очень высокой. По некоторым оценкам (Иноземцев и др., 2014), 5.0–4.5 тыс. лет назад наблюдалось максимальное в последние 18–17 тысячелетий поднятие уровня Чёрного моря, в результате чего вершина Днестровского лимана находилась примерно на 200 км выше современной. По-видимому, это временное сокращение расстояния между местами нагула в лимане и участком реки в границах Подольской возвышенности, где, в отличие от низовий, преобладают каменистые грунты (Ярошенко, 1957), являющиеся продуктивными нерестилищами для литофилов, послужило причиной формирования какой-то массовой мигрантной формы вырезуба. Причём, скорее, формы М-2 или сочетания двух, так как, с одной стороны, участок Днестра, на котором в рассматриваемый период (Цепкин, 1995) в большом количестве добывали вырезуба, был удалён от лимана примерно на расстояние 300–700 км (рис. 1), а с другой — при относительной примитивности способов добычи рыбы в те времена легче обосновать его большую долю в промысле, когда производители круглый год держатся на этом участке реки, а не поднимаются сюда только в период нереста. Последующая регрессия моря, повлекшая за собой критическое удлинение путей миграции, постепенно привела к угасанию этой формы. В то же время условия обитания вырезуба в верхнем и среднем течении Днестра оказались приемлемы для формирования здесь его РР-формы.

**Бассейн р. Дунай.** В нижней и средней части Дуная в настоящее время вырезуб не встречается. Единично он отмечался в приэстуарном участке (Bănărescu, 1964). В верхнем течении реки и в нескольких субальпийских озёрах обитает *R. meidingeri*, морфологически близкий к *R. frisii*. Недавнее исследование (Kotlik et al., 2008), включающее мультигенный филогеографический анализ нескольких популяций *R. frisii* и *R. kutum* в Понто-Каспийском бассейне и *R. meidingeri* из оз. Мондзе, выявило принадлежность последней к *R. frisii*. Находки и молекулярно-генетические исследования костных останков вырезуба из культурного слоя поселений эпох мезолита и неолита (11.5–7.9 тыс. лет назад) в среднем течении Дуная (Živaljević et al., 2017) выявили существование, по крайней мере до среднего голоцена, на этом участке предположительно анадромных рыб этого вида. Это дало основание рассматривать его во всём Дунайском бассейне на тот период как единую генетическую общность, имеющую связь с другими черноморскими популяциями.

В настоящее время вырезуб в Дунае достигает *SL* 60 см, массы 2.4 кг и возраста 15 лет. Половозрелым становится в возрасте 4 года. Из озёр весной на нерест поднимается в небольшие притоки. Протяжённость миграций составляет от нескольких сот метров до 30 км. После нереста скаты-

вается обратно. Сеголетки, по-видимому, задерживаются в реках до осени, после чего мигрируют в опорный водоём (Kottelat, Freyhof, 2007; Schmall, Ratschan, 2010). Эти биологические особенности соответствуют форме М-1. Линейный рост близок к днестровскому и ниже, чем у цимлянского и бугского вырезуба (рис. 2).

**Черноморские реки Болгарии, Кавказа и восточной части Малой Азии.** В прошлом столетии вырезуб отмечался в примерно двух десятках рек Болгарии (Карапеткова, Живков, 2000), Кавказа (Барач, 1941; Крыжановский, Троицкий, 1954; Олейников, 1961; Эланидзе, 1983) и Малой Азии (Kotlik et al., 2008). К настоящему времени в результате усиления негативного антропогенного воздействия в большинстве из них он исчез (Лужняк, 2003; Решетников, Пашков, 2009; Red Data Book ..., 2011; Ninua et al., 2013). Условия обитания вырезуба в них по сравнению с крупными реками Азово-Черноморского бассейна (Днестр, Южный Буг, Днепр и Дон) сильно отличаются из-за небольших размеров водотоков и прямого соединения их с морем. Протяжённость большинства этих рек не превышает нескольких десятков километров. Отсутствие в низовьях обширных солоноватых зон исключает возможность существования в этих водотоках каких-либо экологических групп вырезуба, кроме РР. Популяции этого вида в каждой реке, по-видимому, характеризуются высокой степенью изоляции. Предполагается, что единственной возможностью взаимообмена между представителями пресноводной ихтиофауны является их случайный занос в периоды выпадения большого количества осадков, когда вдоль береговой полосы формируются обширные непрерывные опреснённые зоны (Туниев, Акатов, 2009). Сведения о регулярной встречаемости вырезуба на черноморском шельфе в условиях морской солёности отсутствуют (Замбриборщ, 1965; Плотников, Пашков, 2001; Пашков, Решетников, 2017). Известна поимка лишь 1 экз. в море у кавказского побережья примерно в 30 км от низовьев р. Риони — ближайшего водотока, откуда известен вырезуб (Берг, 1912).

Небольшие размеры кавказских рек, где отмечался этот вид, и связанные с этим ограниченность жизненного пространства и кормовых ресурсов, видимо, стали причиной формирования в них популяций, состоящих из раносозревающих особей мелкого размера. Самые крупные известные экземпляры достигают *SL* 24 см массой ~ 0.3 кг (Берг, 1912) и 18 см массой ~ 0.1 кг (Эланидзе, 1983). В ходе обследования кавказских рек в последние годы отмечали только особей значительно меньшей длины (по личным сообщениям: А.Н. Пашкова, В.А. Лужняка — Азово-Черноморский филиал ВНИРО; С.И. Решетникова — Кубанский государственный университет). Сведения о темпе роста и размерно-возрастных параметрах полового созревания вырезуба в этих водотоках отсутствуют.

Схожая картина наблюдается и в болгарских реках. Вырезуб в них становится половозрелым уже в возрасте 2–4 года, масса самых крупных особей не превышает 1.5 кг.

*Озёра Теркос (бассейн Чёрного моря) и Изник (бассейн Мраморного моря).* Данные по биологии вырезуба в турецких озёрах очень ограничены. Известно, что он характеризуется небольшими размерами и коротким возрастным рядом. В оз. Изник достигает *SL* 41 см, массы 1.2 кг и возраста 4 лет (Acipinar, 2005), в оз. Теркос – *SL* 40 см (Tarkan et al., 2006). На нерест, по-видимому, как форма М-1, мигрирует в притоки (Kottelat, Freyhof, 2007). По темпу линейного роста вырезуб из оз. Изник близок к днестровскому и озёрному дунайскому (рис. 2).

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В бассейнах Чёрного и Мраморного морей вырезубу свойственны ЖС, аналогичные выявленным у данного вида в Азово-Донском бассейне.

Форма М-1, характеризующаяся растянутым с осени по весну нерестовым ходом, обитавшая до начала прошлого века в низовьях Южного Буга и в Днепроовско-Бугском лимане, сформировалась после зарегулирования Днестра и Дона в Днестровском и Цимлянском водохранилищах. В последнем существовала по 1990-е гг. Максимальная протяжённость миграционных путей в этих локальностях между нерестилищами и опорными водоёмами, в которые скатывается молодь, составляет ~ 300 км. Своеобразные формы М-1 обитают в некоторых крупных озёрах Дуная, Малой Азии и Балканского п-ова. Из них производители поднимаются на нерест в небольшие притоки только в весенний период. Протяжённость миграции незначительная (до 30 км).

Форма М-2, по-видимому, существовала до начала XX века в Днестровском лимане и низовьях Днестра, а в настоящее время обитает только в Азово-Донском районе и Цимлянском водохранилище. Расстояние между опорными водоёмами и местами нереста в этих локальностях составляет ~300–700 км.

Формы РР вырезуба в прошлом имели широкое распространение в русловой части Днестра, а также в крупных притоках Дона и особенно Днепра, ширина которых на значительной протяжённости составляет не менее 20–30 м, а расход воды в низовьях – >25–30 м<sup>3</sup>/с. Характерной их чертой, особенно в последних двух реках, было постоянное пополнение особями от мигрантных форм, обитавших в низовьях этих водотоков и в смежных распреснённых участках морей. Днестровская форма была значительно более массовой, чем донские и днепровские, что, видимо, определялось лучшими условиями воспроизвод-

ства. К настоящему времени в Днепровском бассейне вырезуб полностью исчез.

Не связанные с мигрантными формы РР обитают в некоторых небольших черноморских реках Болгарии, Кавказа и в восточной части Малой Азии. В силу прямого впадения этих водотоков в море популяции вырезуба в них характеризуются высокой степенью изоляции и уязвимости. Небольшая протяжённость, маловодность и малокормность рек обуславливают низкий темп роста и мелкие размеры обитающих в них рыб. Сохранился вырезуб, по-видимому, в этих реках как в рефугиумах после последнего осолонения Чёрного моря, произошедшего 9–7 тыс. лет назад. В позднем плейстоцене (40–9 тыс. лет назад), когда в Черноморской котловине существовали водоёмы с солёностью 0–5‰ (Богуцкая и др., 2013), вырезуб в них, по-видимому, был довольно многочислен. Об этом можно судить по массовым находкам костей этого вида из позднепалеолитических стоянок человека на крымских реках. Судя по небольшой протяжённости этих водотоков и крупным размерам вырезуба в палеоихтиологическом материале (*SL* 35–45 см (Tichij, 1929); *SL* 39–58 (50) см (Лебедев, 1960)), в то время он существовал в них как форма М-1, похожая на ту, что обитала до недавнего времени в Северном Приазовье. Особи разного возраста формы М-1 нагуливались на распреснённой акватории Сурожского и затем Новозёвского озёр, а производители на нерест заходили в реки только в весенний период.

Самым высоким темпом роста, длинным возрастным рядом, поздним половым созреванием и относительно большой численностью в ареале характеризуются цимлянская и исчезнувшая бугская формы М-1. Эти биологические особенности формируются в условиях сравнительной близости к опорным водоёмам продуктивных нерестилищ и хорошей обеспеченности пищей Днепровско-Бугского лимана и Цимлянского водохранилища. Самыми тугорослыми и мелкоразмерными, по-видимому, являются формы РР кавказских рек.

Вариации ЖС вырезуба определяются конкретными условиями окружающей среды. Их разнообразие, по-видимому, является, с одной стороны, отражением сложной геологической истории Понто-Каспия и изменчивых условий формирования его фауны (Kotlik et al., 2008), с другой – высокой экологической пластичности вида. До начала XX века оно способствовало распространению вырезуба на значительной территории через заселение водоёмов с различными гидроморфологическим и гидрохимическими параметрами. Лабильность ЖС подтверждается примерами трансформации одних форм в другие (М-1 в М-2 (Цимлянское водохранилище), РР в М-1 (Днепр – Днестровское водохранилище), М-2 в РР (нижний Дон – межплотинный участок нижнедонских гидроузлов).



В результате ряда причин ареал вида к настоящему времени существенно сократился, но благодаря описанным биологическим особенностям с появлением крупных водохранилищ в результате зарегулирования Дона и Днестра численность вырезаба в их бассейнах в последние десятилетия возросла.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Балабай П.П.* 1952. До вивчення іхтіофауни басейну Верхнього Дністра // Наук. зап. Природ. муз. Ін-ту агробіол. АН УРСР. Т. 2. С. 3–26.
- Барач Г.П.* 1941. Рыбы пресных вод // Фауна Грузии. Т. 1. Тбилиси: Изд-во АН ГрузССР, 287 с.
- Белинг Д.Е.* 1914. Очерки по ихтиофауне Днепра // Тр. Днепр. биост. № 1. С. 53–110.
- Берг Л.С.* 1912. Фауна России и сопредельных стран. Рыбы. Т. 3. Вып. 1. СПб.: Тип. Императ. АН, 336 с.
- Берг Л.С.* 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 467–925.
- Бибикова В.И.* 1963. Из истории голоценовой фауны позвоночных в Восточной Европе // Природная обстановка и фауны прошлого. Вып. 1. Киев: Изд-во АН УССР. С. 119–146.
- Богуцкая Н.Г., Кияшко П.В., Насека А.М. и др.* 2013. Определитель рыб и беспозвоночных Каспийского моря. Т. 1. Рыбы и моллюски. СПб.: Т-во науч. изд. КМК, 543 с.
- Болдырев В.С., Вехов Д.А., Хоружая В.В. и др.* 2021. Ихтиофауна Цимлянского водохранилища // Вопр. ихтиологии. Т. 61. № 1. С. 36–45.  
<https://doi.org/10.31857/S0042875221010057>
- Болдырев В.С., Вехов Д.А., Вунхло Е.В.* 2022. Особенности биологии вырезаба *Rutilus frisii* Цимлянского водохранилища и разнообразие его жизненных стратегий в Донском бассейне // Там же. Т. 62. № 1. С. 88–99.  
<https://doi.org/10.31857/S0042875222010015>
- Великохатко Ф.Д.* 1929. Білоцерківщина. Риби Білоцерківщини. Т. 2. Вып. 3. Біла Церква: Білоцерк. краев. т-во, 35 с.
- Великохатко Ф.Д.* 1931. Новые данные о распространении и биологии вырезаба, *Rutilus frisii* Nordmann // Изв. Ленинград. НИИ ихтиол. Т. 12. Вып. 1. С. 270–272.
- Владимиров М.З., Батыр А.К.* 1966. Поведение и численность рыб в нерестовый период ниже плотины Дубоссарской ГЭС // Вопр. ихтиологии. Т. 6. Вып. 2. С. 314–318.
- Воронцов В.М.* 1930. Материалы по ихтиофауне Днепровского бассейна. Рыбы и рыболовство верховьев р. Днепра // Тр. О-ва изуч. природы Смоленского края. Т. 5. Вып. 2. С. 138–148.
- Горбаненко С.А., Каравайко Д.В.* 2012. Рыболовный промысел населения юхновской культуры // Revista Arheologică. V. VII. № 1–2. С. 37–49.
- Демченко Н.А.* 2009. Динаміка іхтіофауни річок північно-західного Приазов'я у ХХ ст. // Вісник Львів. ун-ту. Сер. біол. Вып. 50. С. 72–84.
- Дирипаско О.А.* 2002. Анализ состава ихтиофауны малых рек Северного Приазовья в связи с геоморфологическими особенностями их бассейнов // Гидробиол. журн. Т. 38. № 3. С. 52–58.
- Егерман Ф.* 1924. О рыбах Кучурганского лимана // Бюл. Всеукр. гос. Черн.-Азов. науч.-промысл. опыт. ст. № 12. С. 11–21.
- Егерман Ф.* 1926. Рыболовство по Днепру в районе порог Вильный–р. Ингулец в летнюю пору 1925 г. // Там же. № 17–18. С. 29–57.
- Житенёва Л.Д.* 1967. Промысловые рыбы и рыболовство в древней Ольвии (VII–VI вв. до н.э.–III в. н.э.) // Зоол. журн. Т. XLVI. Вып. 1. С. 101–102.
- Житенёва Л.Д.* 1969. Рыбы поселения Маяки (конец III тысячелетия до н.э.) // Там же. Т. XLVIII. Вып. 1. С. 93–98.
- Жуков П.И.* 2002. Общая характеристика ихтиофауны водоемов Беларуси // Вопр. рыб. хоз-ва Беларуси. Вып. 18. С. 28–36.
- Журнал Министерства внутренних дел. 1846. Ч. 13. СПб.: Тип. М-ва внутр. дел, 482 с.
- Залуми С.Г.* 1970. Современный состав и некоторые закономерности формирования ихтиофауны низовьев Днепра в условиях зарегулирования и сокращения речного стока // Вопр. ихтиологии. Т. 10. Вып. 5. С. 779–789.
- Замбрибориц Ф.С.* 1965. Рыбы низовьев рек и приморских водоемов северо-западной части Черного моря и условия их существования: Автореф. дис. ... докт. биол. наук. Одесса: ОГУ, 46 с.
- Зубей А.В.* 2013. Видовой состав и размерно-возрастная характеристика рыб субфоссильной коллекции археологического памятника Туров-2004 // Вусці НАН Беларусі. Сер. биол. наук. № 3. С. 78–84.
- Зубей А.В.* 2015. Видовой состав и возрастная характеристика рыб субфоссильной коллекции археологического памятника Гомель-1988 детинец (р. Сож, бассейн р. Днепр) // Там же. № 3. С. 61–66.
- Зубей А.В.* 2016. Видовой состав и возрастная характеристика рыб субфоссильной коллекции археологического памятника Струга-поселение (р. Горынь, бассейн р. Днепр) // Там же. № 2. С. 27–34.
- Иноземцев Ю.И., Ступина Л.В., Тюленева Н.В. и др.* 2014. Палеогеография северо-западного шельфа Черного моря в голоцене // Вісник ОНУ. Сер. географ. геол. науки. Т. 19. Вып. 1. С. 43–53.
- Караетикова М.С., Живков М.Т.* 2000. Рыбные в България. София: Гей-Либрис, 208 с.
- Кесслер К.Ф.* 1856. Естественная история губерний Киевского учебного округа. Вып. VI. Рыбы. Киев: Изд-во Киев. ун-та, 98 с.
- Ковальчук А.Н.* 2015. Карповые рыбы (Cyprinidae) позднего миоцена юга Украины. Сумы: Университетская книга, 156 с.
- Крыжановский С.Г., Троицкий С.К.* 1954. Материалы об ихтиофауне рек Черноморского побережья // Вопр. ихтиологии. Вып. 2. С. 144–150.
- Лебедев В.Д.* 1960. Пресноводная четвертичная ихтиофауна Европейской части СССР. М.: Изд-во МГУ, 404 с.
- Лошаков А.С.* 1963. Ихтиофауна рек Берды и Обиточной // Вопр. ихтиологии. Т. 3. № 2. С. 235–242.
- Лужняк В.А.* 2003. Ихтиофауна рек и лиманов Черноморского побережья России // Там же. Т. 43. № 4. С. 457–463.
- Маркович Я.М.* 1798. Записки о Малороссии, ее жителях и произведениях. Ч. 1. СПб.: При Губ. правлении, 98 с.

- Мельников Г.Б. 1955. Состав ихтиофауны и пути рыбохозяйственного освоения озера Ленина и малых водохранилищ Украины // Вопр. ихтиологии. Вып. 3. С. 32–49.
- Мовчан Ю.В., Романь А.М. 2014. Сучасний склад іхтіофауни басейну Середнього Дніпра (фауністичний огляд) // Збір. праць Зоол. муз. Вип. 45. С. 25–45.
- Мовчан Ю.В., Смірнов А.І. 1981. Фауна України. Т. 8. Риби. Вип. 2. Коропові. Ч. 1. Київ: Наук. думка, 425 с.
- Мовчан Ю.В., Манило Л.Г., Смирнов А.И., Щербуха А.Я. 2003. Каталог коллекций зоологического музея ННПМ НАН Украины. Круглоротые и рыбы. Киев: Изд-во Зоомуз. ННПМ НАНУ, 241 с.
- Мышкин А.В. 2020. Рыбоводно-биологические особенности разведения вырезуба (*Rutilus frisii frisii* Nordmann, 1840) в условиях аквакультуры: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Астрахань: АГТУ, 19 с.
- Олейников Н.С. 1961. Материалы по биологии рыб кавказских рек Черноморского побережья // Тр. Новороссийск. биост. Вып. 3. С. 97–120.
- Опалатенко Л.К. 1978. О морфологии и экологии вырезуба (*Rutilus frisii*) (Pisces, Cyprinidae) Верхнего Днестра // Вестн. зоол. № 4. С. 83–85.
- Опыт описания Могилевской губернии. 1883. Кн. 2 / Под ред. Дембовецкого А.С. Могилев: Тип. Губерн. правл., 1000 с.
- Павлов П.И. 1964. Современное состояние запасов промысловых рыб нижнего Днестра и Днепро-Бугского лимана и их охрана. Киев: Изд-во Ин-та гидробиол. АН УССР, 298 с.
- Пашков А.Н., Решетников С.И. 2017. Случай поимки рыбка *Vimba vimba* (Linnaeus, 1758) (Pisces: Cypriniformes, Cyprinidae) в прибрежной зоне Чёрного моря у берегов Кавказа // Уч. зап. ПетрГУ. № 4 (165). С. 90–94.
- Плотников Г.К., Пашков А.Н. 2001. Ихтиофауна Чёрного моря у побережья северо-западного Кавказа // Матер. XIV Межреспубл. науч.-практ. конф. “Актуальные вопросы экологии и охраны природы экосистем южных регионов России и сопредельных территорий”. Краснодар: Изд-во КубГУ. С. 124–128.
- Подушка С.Б. 2000. О целесообразности организации воспроизводства вырезуба на азовских рыбоводных предприятиях // Вопр. рыболовства. Т. 1. № 2–3. Ч. 2. С. 90.
- Полищук В.С., Замбриборщ Ф.С., Тимченко В.М. и др. 1990. Лиманы Северного Причерноморья. Киев: Наук. думка, 201 с.
- Решетников С.И., Пашков А.Н. 2009. Экосистемы малых рек Черноморского побережья северо-западного Кавказа. Краснодар: Биотех-Юг, 152 с.
- Самотеева В.В., Олисов В.Н. 2012. Результаты искусственного воспроизводства вырезуба в Волгоградской области // Матер. Междунар. науч.-практ. конф. Воронеж: Изд-во Воронеж. ЦНТИ. С. 181–185.
- Сироватська Н.І. 1933. Вирозуб *Rutilus frisii* (Nordmann) // Праці Українск. філії Озів.-Чорном. інстит. морс. рибн. господ. Т. 7. Вип. 1. Харків: Видавництво нарком. УРСР, 80 с.
- Скільський І.В., Хлус Л.М., Череватов В.Ф. и др. 2007. Червона книга Буковини. Тваринний світ. Т. 2. Ч. 1. Чернівці: ДрукАрт, 260 с.
- Сластененко Ю.П. 1930. Матеріяли до іхтіофауни р. Дністра та його головніших допливів // Запискі Кам'янець-Подільської науково-дослідчої катедри. Т. 1. С. 45–70.
- Смирнова Е.Н. 1957. Морфо-экологические особенности развития вырезуба *Rutilus frisii* (Nordm.) // Тр. ИМЖ АН СССР. Вып. 20. С. 95–120.
- Смирнова Е.Н., Трушинская М.Б. 1964. Основные задачи по восстановлению и увеличению численности запасов вырезуба // Изв. ГосНИОРХ. Т. 57. С. 69–76.
- Сыроватский И.Я. 1929. Рыболовство дельты реки Днестра // Тр. Гос. ихтиол. опыт. ст. Т. 4. Вып. 2. 247 с.
- Сыроватский И.Я., Гудимович П.К. 1927. Рыболовство в районе Днепровских порогов // Тр. Гос. ихтиол. опыт. ст. Т. 3. Вып. 1. С. 109–178.
- Туниев С.Б., Акатов В.В. 2009. Длина и видовое богатство рыб горных рек Черноморского побережья Кавказа (на примере Сочинского Причерноморья) // Экол. вестн. Сев. Кавказа. Т. 5. № 3. С. 37–45.
- Худий О.І. 2018. Поширення “червонокнижних” видів риб в басейнах Дністра, Пруту та Сирету в межах західного регіону України // Матер. 4-го видання Червоної книги України. Тваринний світ. Вип. 7. Т. 2. Київ. С. 339–346.
- Худий О.І., Худа Л.В., Цанок О.Л. 2008. Характеристика ростових процесів вирезуба *Rutilus frisii* (Nordmann) в умовах Дністровського водосховища // Доповіді НАН України. № 7. С. 175–178.
- Худий А.И. 2008. К вопросу о распространении и численности туводной популяции вырезуба в системе Днестр-Днепровское водохранилища // Матер. Междунар. конф. “Управление бассейном трансграничной реки Днестр и водная рамочная директива Европейского Союза”. Кишинёв: Eco-Tiras. С. 160–162.
- Цепкин Е.А. 1970. К истории ихтиофауны Днестра // Бюл. МОИП. Отд. биол. Т. 75. № 3. С. 127–132.
- Цепкин Е.А. 1995. Изменения промысловой фауны рыб континентальных водоемов Восточной Европы и Северной Азии в четвертичном периоде // Вопр. ихтиологии. Т. 35. № 1. С. 3–17.
- Шпет П.И. 1972. Остатки сазана (карпа) в поселениях древнего человека на Украине // Вестн. зоол. № 5. С. 84–85.
- Эланидзе Р.Ф. 1983. Ихтиофауна рек и озер Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 318 с.
- Яниш Е.Ю. 2009. Ихтиофауна низовий Южного Буга и Днепро-Бугского лимана в IV в. до н. э.–III в. н. э. на основании анализа остеологических материалов, полученных в ходе археологических раскопок // Матер. Всерос. совещания “200 лет отечественной палеонтологии”. Москва. С. 142–143.
- Яниш Е.Ю., Антипина Е.Е. 2013. Промысловые рыбы древней Ольвии (I–III вв. до н. э.) и ее окрестностей // Зоол. журн. Т. 92. № 9. С. 1190–1200. <https://doi.org/10.7868/S0044513413090195>
- Яниш Е.Ю., Былкова В.П. 2013. Анализ остеологического материала из археологического памятника Белозерское поселение (IV до н.э.) // Матер. III Всерос. научн. конф. “Динамика современных экосистем в голоцене”. Казань: Отечество. С. 354–357.
- Яниш Е.Ю., Каминская Н.В. 2008. Ихтиофауна низовий Южного Буга в I–III вв. н. э. // Биоразнообразие: про-

- блемы и перспективы сохранения. Ч. II. Пенза: Изд-во ПГПУ. С. 177–178.
- Ярошенко М. Ф. 1957. Гидрофауна Днестра. М.: Изд-во АН СССР, 172 с.
- Acipinar H. 2005. İznik Gölü'nde Yaşayan Levkit Balığı (*Rutilus frisii* Nordmann, 1840) Populasyonu Üzerine Bir Araştırma. Yüksek Lisans Tezi, İstanbul Üniversitesi Fen Bilimleri Enstitüsü, İstanbul, 36 p.
- Bănărescu P. 1964. Fauna Republicii Populare Române, Pisce—Osteichthyes. V. 13. Bucureşti: Acad. R. P. Române, 959 p.
- Bulat Dm., Bulat Dn., Zubkov E. 2019. Rare fish species in The Republic of Moldova // Proc. Int. Sci. Pract. Conf. “Modern technologies of propagation and restocking of native fish species”. Mukachevo. P. 16–19.
- Gaygusuz Ö., Gürsoy Ç., Özuluğ M. et al. 2006. Conversions of total, fork and standard length measurements based on 42 marine and freshwater fish species (from Turkish waters) // Turkish J. Fish. Aquat. Sciences. V. 6. P. 79–84.
- Kotlik P., Markova S., Choleva L. et al. 2008. Divergence with gene flow between Ponto–Caspian refugia in an anadromous cyprinid *Rutilus frisii* revealed by multiple gene phylogeography // Mol. Ecol. V. 17. P. 1076–1088. <https://doi.org/10.1111/j.1365-294X.2007.03638.x>
- Kottelat M., Freyhof J. 2007. Handbook of European freshwater fishes. Cornol; Berlin: Kottelat and Freyhof, 646 p.
- Ninua N., Japoshvili B., Bochorishvili V. 2013. Fishes of Georgia. Tbilisi: Tsigni-ERI, 180 p.
- Red Data Book of the Republic of Bulgaria. 2011. V. 2. Animals / Eds. Golemanski V. et al. Sofia: Bulg. Acad. Sci.; Min. Environ. Water Bulg., 386 p.
- Schmall B., Ratschan C. 2010. Artinformation perlfisch *Rutilus meidingeri* (Heckel 1851) // Digitaler Fischartenatlas von Deutschland und Österreich. Eine ichthyologische Informations- und Kommunikationsplattform. Gesellschaft für Ichthyologie / Eds. Brunken H. et al. ([www.fischartenatlas.de](http://www.fischartenatlas.de). Version 8/2020).
- Tarkan A.S., Gaygusuz Ö., Acipinar H. et al. 2006. Length–weight relationship of fishes from the Marmara region (NW-Turkey) // J. Appl. Ichthyol. V. 22. № 4. P. 271–273. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2006.00711.x>
- Tichij M. 1929. Fische aus dem Paläolithikum um der Krim // Бюл. Комиссии по изучению четвертичного периода. № 1. С. 43–48.
- Živaljević I., Popović D., Snoj A. et al. 2017. Ancient DNA analysis of cyprinid remains from the Mesolithic–Neolithic Danube Gorges reveals an extirpated fish species *Rutilus frisii* (Nordmann, 1840) // J. Archaeol. Sci. V. 79. P. 1–9. <https://doi.org/10.1016/j.jas.2017.01.002>