

УДК 597.554.3.591.5

## ОСОБЕННОСТИ БИОЛОГИИ ВЫРЕЗУБА *RUTILUS FRISII* ЦИМЛЯНСКОГО ВОДОХРАНИЛИЩА И РАЗНООБРАЗИЕ ЕГО ЖИЗНЕННЫХ СТРАТЕГИЙ В ДОНСКОМ БАССЕЙНЕ

© 2022 г. В. С. Болдырев<sup>1</sup>, \*, Д. А. Вехов<sup>2</sup>, Е. В. Випхло<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Волгоградский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – ВолгоградНИРО, Волгоград, Россия

<sup>2</sup>Азово-Черноморский филиал Всероссийского научно-исследовательского института рыбного хозяйства и океанографии – АзНИИРХ, Ростов-на-Дону, Россия

\*E-mail: neogobius@yahoo.com

Поступила в редакцию 26.02.2021 г.

После доработки 11.05.2021 г.

Принята к публикации 12.05.2021 г.

Изучены размерно-возрастной состав, рост, пространственное распределение, особенности миграции и воспроизводства вырезуба *Rutilus frisii* Цимлянского водохранилища и смежного верхнего участка р. Дон. Описаны три формы с разными типами жизненной стратегии. До 1990-х гг. в водохранилище обитала мигрантная-1 форма, характеризующаяся нерестовыми миграциями половозрелых особей в возрасте 4+–5 лет протяжённостью ~ 300 км в донской приток р. Медведица и последующим их скатом. С начала 2000-х гг. производители стали задерживаться в реке, нерестовое стадо пополняется за счёт миграции из водохранилища 4-годовиков, созревающих на следующий год (мигрантная-2 форма). Смена жизненной стратегии предположительно вызвана удлинением нерестовых миграций до 300–700 км. Обе формы характеризует скат сеголеток в водохранилище. Третья, речная резидентная форма, издавна известная в реках Быстрая Сосна, Красивая Меча и прилегающем участке Дона, характеризуется совместным обитанием на одних локальностях всех возрастных групп. Эта форма пополняется мигрантами из водохранилища, а до зарегулирования Дона – из Азовского моря. Обитающий в Азово-Донском районе вырезуб относится к мигрантной-2 форме, нерестилища которой расположены в низовьях р. Северский Донец. Со времени зарегулирования Дона в 1950-е гг. в его нижнем течении на межплотинном участке Николаевского и Константиновского гидроузлов сформировалась речная резидентная форма.

**Ключевые слова:** вырезуб *Rutilus frisii*, жизненная стратегия, экологическая форма, миграция, естественное воспроизводство, историческое распространение, Цимлянское водохранилище, Донской бассейн.

DOI: 10.31857/S0042875222010015

Вырезуб *Rutilus frisii* (Cyprinidae) в бассейнах Чёрного, Азовского и Мраморного морей рассматривается в статусе самостоятельного вида (Дирипаско и др., 2011) или подвида *R. frisii frisii* (Васильева, Лужняк, 2013). В зависимости от критериев, лежащих в основе экологической классификации, относится к проходным (Kotlik et al., 2008) или полупроходным рыбам (Kottelat, Freyhof, 2007). Может образовывать жилые формы.

В последние десятилетия много внимания уделяется изучению разнообразия жизненной стратегии сложноорганизованных видов и характера взаимоотношений их отдельных группировок (Савваитова и др., 2007; Павлов, Савваитова, 2008; Есин, 2017; Кузищин и др., 2020). Понимание этих процессов необходимо для прогнозирования изменений структуры их популяций и биологических особенностей, происходящих под воздей-

ствием антропогенной деятельности и глобального изменения климата, а также для разработки оптимальной стратегии сохранения вида и эксплуатации его запасов. В этом отношении вырезуб представляет интерес как один из представителей проходных карповых рыб со сложной внутривидовой структурой, исчезнувший за последнее столетие на большей части своего ареала, сведения по биологии которого очень ограничены.

Цель работы – представить данные по биологии вырезуба Цимлянского водохранилища и оценить разнообразие жизненной стратегии вида в Донском бассейне.

### МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собирали в 2001–2021 гг. в Цимлянском водохранилище и на участке Донского бас-

сейна в границах Ростовской, Волгоградской, Воронежской и Саратовской областей. В водохранилище рыб отлавливали в ходе траловых и мальковых съёмки по всей акватории (Вехов и др., 2014) и отбирали из неводных уловов на Некрасовской тоне, расположенной в верхней части водоёма — в 20 км выше г. Калач-на-Дону. Из донских притоков наиболее системные наблюдения проводили в реках Медведица и Иловля. Уловы разбирали по видовому, количественному и размерно-весовому составу. Измеряли стандартную длину (*SL*). Возраст определяли по спилам грудных плавников.

В разные сезоны 2016–2021 гг. лов плавными сетями с шагом ячеи 26–90 мм проводили в русле Дона близ станицы Сиротинская, хутора Хованский и села Урыв-Покровка, расположенных выше по течению от Некрасовской тони соответственно на 100, 270 и 800 км. В общей сложности на этих участках проанализированы уловы >1000 сетей.

На р. Медведица помимо мальковых съёмок в 2012–2015 гг. проводили лов ставными сетями с ячеей 20–60 мм на участке между с. Орехово и х. Красный. Разобраны уловы 255 сетей. Кроме того, использован материал по размерно-весовому составу вырезуба, заготавливаемого (2007–2011 гг.) в этом же районе для рыбоводных целей силами Медведицкого экспериментального рыбозавода.

При учёте молоди рыб (всех видов) в 2001–2021 гг. в Цимлянском водохранилище и донских притоках орудием лова служили мальковые волокуши длиной 5–30 м с ячеей 4 мм; на каждой станции фиксировали площадь облова. В траловых съёмках использовали донные тралы (ширина раскрытия 11–18 м, ячея 30–45 мм), средняя площадь облова станции составляла 3–4 га. Протяжённость Некрасовской тони 1.5 км, длина невода 400–600 м (ячея 30–45 мм), площадь облова 30–45 га. В мае 2018 г. из-за высокого уровня воды в водохранилище неводной лов приостанавливался. В 2020 и октябре–ноябре 2021 г. материал на тоневом участке не собирали.

Использовали фондовые материалы ВолгоградНИРО (фонды ВФ) и отчёты о деятельности Цимлянскрыбвода за период 1960–1990-е гг., а также сведения, полученные в ходе опроса рыбаков-любителей и сотрудников органов рыбоохраны. Данные по динамике уровня воды в р. Медведица у Красноярской малой гидроэлектростанции (МГЭС) получены на её гидропосте.

Цимлянское водохранилище по морфологическим критериям подразделяется на четыре плёса (Лапицкий, 1970): нижние три представляют собой озёровидную часть водоёма и составляют ~88% всей его площади; четвёртый (Верхний) плёс отличается тем, что в нём частично сохраняется речной режим. При максимальном наполнении

водохранилища подпор распространяется до устья р. Иловля, принимаемого за верхнюю границу водоёма. К верхнему Дону относится участок выше устья р. Воронеж (Иванчев и др., 2013), к нижнему — ниже Цимлянского гидроузла.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

### Вырезуб в бассейне Дона выше Цимлянского гидроузла

**Темп роста.** Цимлянская популяция вырезуба представлена длинным возрастным рядом. Самая крупная зарегистрированная особь — 13-летняя самка *SL* 70.5 см и массой 6.3 кг — была выловлена в сентябре 1989 г. Для вида характерно позднее созревание: основная масса впервые нерестящихся особей — 5-годовики. Темп роста самок и самцов сходен (табл. 1). Соотношение полов в младших возрастных группах (1–4+) примерно одинаковое, при незначительном преобладании самцов. Среди особей 6-го года жизни (5–5+) самок несколько больше; среди 6-годовиков и старше встречаются только самки. Судя по размерам двухлеток в уловах на разных участках водоёма, по мере роста они уходят с прибрежного мелководья на открытую акваторию. Соотношение длина–масса аппроксимируется степенным уравнением:  $W = 0.018 SL^{3.009}$ ,  $R^2 = 0.988$  ( $n = 646$  экз.).

**Воспроизводство.** Вырезуб нагуливается в Цимлянском водохранилище, а на нерест поднимается в донские притоки (рис. 1). В бассейне водохранилища его сеголетки не обнаружены. Воспроизводство этого вида происходит в р. Медведица, впадающей в Дон в 200 км выше водохранилища (Красная книга ..., 2017). Плотины Красноярской МГЭС, расположенная в 288 км от устья Медведицы, создаёт подпор в 5 м над межженным горизонтом. На ней с 2003 г. функционирует рыбоход лестничного типа. Вырезуб способен преодолевать плотину и на пике паводка, когда разница между уровнями в нижнем и верхнем бьефе составляет < 1 м (личное сообщение А.Е. Ващинникова, НПЦ “Эквос”), но такие условия складываются далеко не ежегодно. Так за 13-летний период (2003–2015) было только 7 лет, когда в марте–апреле на протяжении от 18 до 36 сут имелась теоретическая возможность для форсирования плотины производителями.

В апреле–августе 2001–2005 гг. в нижнем течении Медведицы молодь вырезуба в уловах волокуши отсутствовала. Обловы в мае–ноябре 2011 (обловлена 31 локальность, учтено 16 тыс. экз. всех видов рыб) и 2013 г. (16 локальностей, 13 тыс. экз.) на участке реки ниже плотины между с. Орехово и х. Красный показали, что скат сеголеток с постепенным нарастанием численности начинается в октябре. Так, в 2011 г. 6 октября их концентрация составила 0.5, 25 октября — 2.1, 8 ноября — 5.6,

**Таблица 1.** Длина и масса самок и самцов вырезуба *Rutilus frisii* разного возраста в Цимлянском водохранилище и р. Медведица (по материалам 1989–2016 гг.)

Возраст, годы	Место сбора	n, экз.	Длина (SL), см		Масса, г	
			min–max	$M \pm m$	min–max	$M$
Молодь						
0+*	РМ	96	3.9–7.0	$5.2 \pm 0.59$	1.3–8.3	2.8
1+*	ЦВ	28	6.5–12.1	$9.2 \pm 1.13$	5.2–29.1	15
Самки						
1+	ЦВ	63	14.0–27.9	$21.2 \pm 2.68$	49–394	172
2–2+	То же	72	22.5–35.0	$28.5 \pm 2.48$	206–778	419
3–3+	»	78	26.4–44.0	$35.7 \pm 3.77$	333–1549	825
4–4+	»	42	35.0–54.5	$44.5 \pm 5.46$	778–2950	1605
5–5+	ЦВ, РМ	17	43.5–58.0	$51.5 \pm 4.40$	1495–3558	2485
6–6+	То же	5	47.9–58.7	$53.3 \pm 4.06$	2001–3688	2753
7+	»	2	55.6–55.8	55.7	3420–4100	3760
8+	РМ	1		57.0		3400
12+	То же	1		70.5		6300
Самцы						
1+	ЦВ	60	14.2–29.8	$21.2 \pm 2.89$	52–480	173
2–2+	То же	73	24.8–35.0	$28.8 \pm 2.29$	276–778	433
3–3+	»	105	26.8–44.7	$36.1 \pm 3.80$	349–1625	851
4–4+	»	61	38.0–53.5	$46.4 \pm 4.13$	997–2790	1823
5–5+	ЦВ, РМ	13	48.5–56.7	$52.6 \pm 2.63$	2077–3323	2648

**Примечание.** n – число изученных особей, min–max – пределы варьирования показателя,  $M \pm m$  – среднее значение и его ошибка; РМ – р. Медведица, ЦВ – Цимлянское водохранилище; \* из уловов волокуши (июль–ноябрь), остальные выборки – из сетных, траловых и неводных уловов.

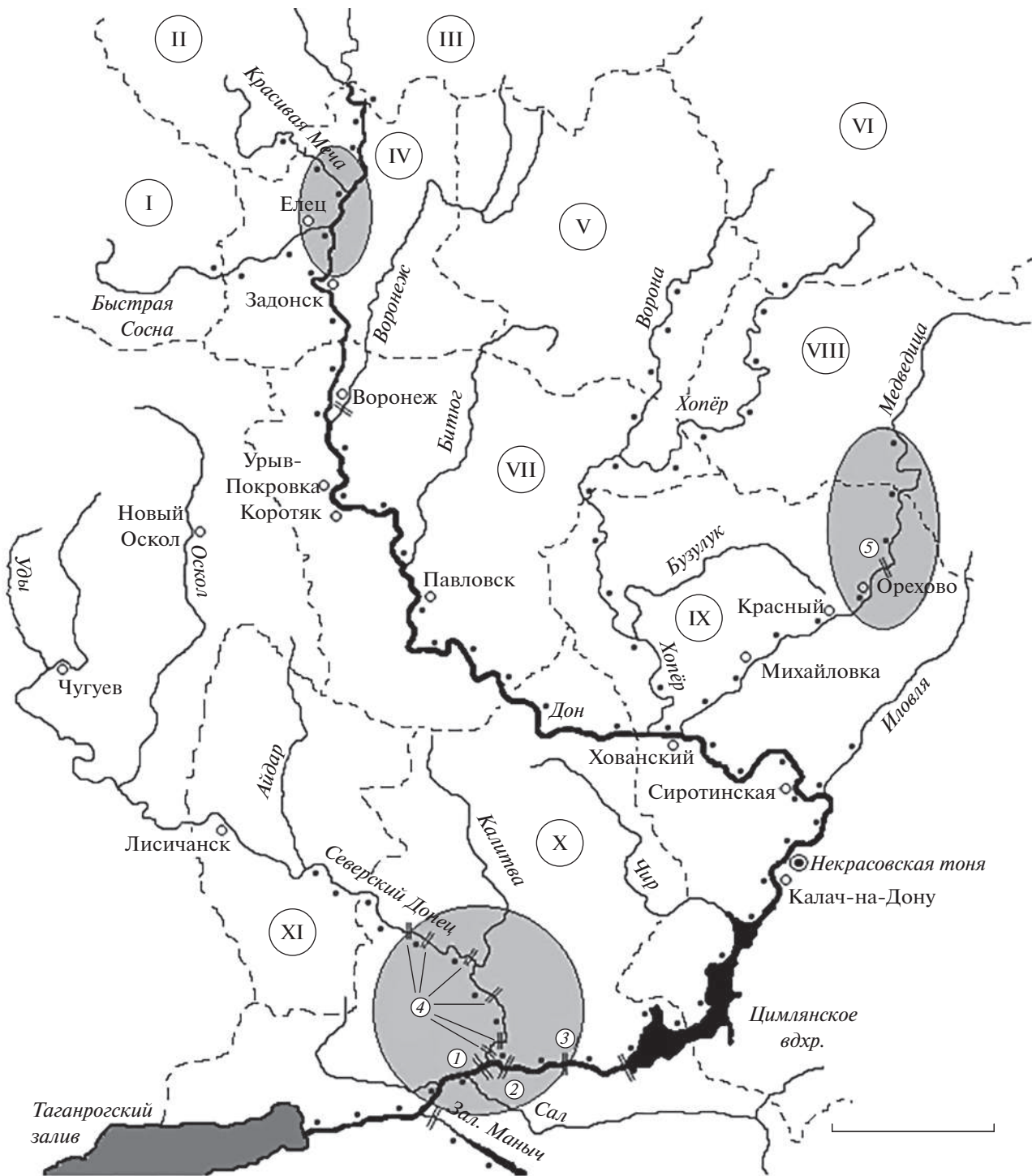
а в конце октября 2013 г. – 1.8 экз/100 м<sup>2</sup>. Из этого сделан вывод об эффективности нереста вырезуба в эти годы на участке реки только выше плотины. В 2014 г. (25 локальностей, 6 тыс. экз.) в ходе съёмки, проведённой до начала ската (3–5 сентября), впервые сеголетки вырезуба были отмечены одновременно на участках протяжённостью 150 км выше и 100 км ниже гидроузла (соответственно 1.4 и 0.6 экз/100 м<sup>2</sup>). Объясняется это, видимо, маловодной весной и коротким периодом пика паводка, когда производители могли преодолеть плотину, поэтому часть производителей была вынуждена отнереститься ниже её. Длина сеголеток в 2011 г. варьировала в пределах 43–66 (в среднем 52.3) мм (83 экз.), в 2013 г. – 43–63 (51.4) мм (74 экз.), в 2014 г. – 39–70 (52.3) мм (30 экз.).

**Миграции и пространственное распределение.** При обследовании реки в апреле–мае 1951 г. в районе будущего Цимлянского водохранилища было учтено 10 неполовозрелых особей вырезуба: один 3-годовалик SL 31 см и девять 4–5-годоваликов SL ≤ 45 см и массой ≤ 1.6 кг (фонды ВФ). В 1950-х гг. в Дону в границах Воронежской области этот вид встречался единично (Фёдоров, 1960). В нижней части Цимлянского водохрани-

лища его мальки впервые были отмечены в 1955 г. (Гинзбург, 1958).

По данным неводных уловов, в Верхнем плёсе Цимлянского водохранилища в 2010-е гг. выявлены три пика хода вырезуба (рис. 2). Первый, слабо выраженный и заметный только в годы раннего открытия лова, отмечался сразу после схода льда и продолжался в течение 1–3 недель. Только в это время в уловах встречались единичные половозрелые особи массой > 1.5 кг и возрастом старше 4 лет, преимущественно поднимающиеся на нерест 5-годовики. Второй, самый большой, обычно приходился на май. Третий пик, отмечаемый в сентябре–октябре, характеризовался доминированием, как и в мае, особей массой 0.5–0.8 кг. Летом в уловах невода вырезуб обычно малочислен, хотя в отдельные годы заметны незначительные по продолжительности усиления хода (2012 г. – июнь; 2013 г. – июль; 2015 г. – август) (рис. 2а). В этот период у всех рыб, в отличие от весны, присутствовала пища в кишечниках (фонды ВФ). В последние годы (2017, 2019, 2021) наблюдается снижение уловов (рис. 2б).

В размерно-возрастном составе вырезуба в неводных уловах Верхнего плёса просматриваются



**Рис. 1.** Распространение вырезуба *Rutilus frisii* в Донском бассейне (●) и известные места его естественного воспроизводства (■), 1990–2010-е гг. Гидроузлы (|): 1 – Кочетовский, 2 – Константиновский, 3 – Николаевский, 4 – Северско-Донецкая шлюзованная система, 5 – Красноярская МГЭС. Области: I – Орловская, II – Тульская, III – Рязанская, IV – Липецкая, V – Тамбовская, VI – Пензенская, VII – Воронежская, VIII – Саратовская, IX – Волгоградская, X – Ростовская, XI – Луганская; (---) – административные границы. Масштаб: 100 км.

достаточно чёткие сезонные изменения. Так, например в 2017 г., в весенний период здесь были отмечены покидающие водохранилище 4-годовики  $SL$  37–42 см и массой 0.9–1.3 кг (рис. 3). Их

постепенно сменяли поднимающиеся снизу 3-годовики  $SL$  27–37 см (0.4–0.9 кг), которые в мае–июне составляли значительную долю в уловах. Позже они исчезли, а появившиеся в мае–июне

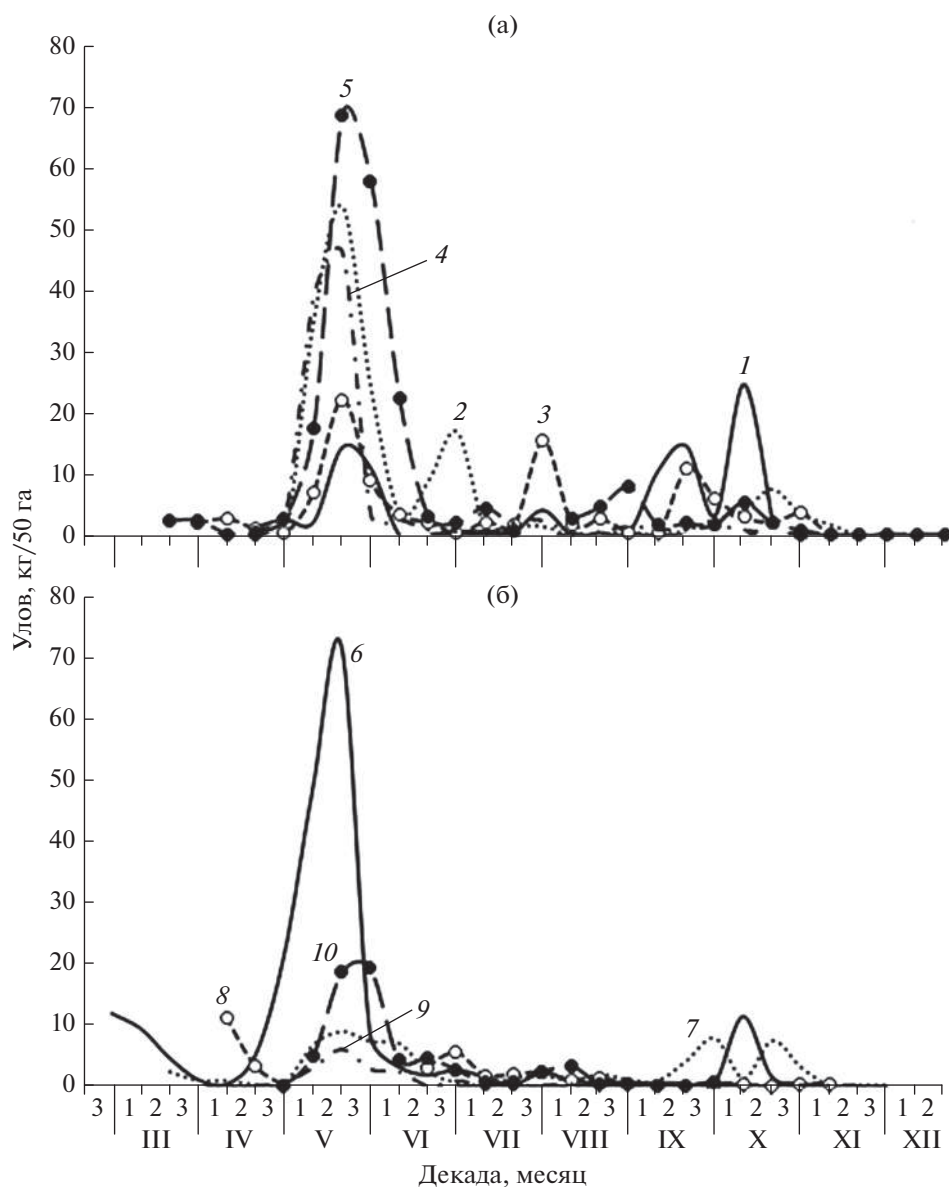


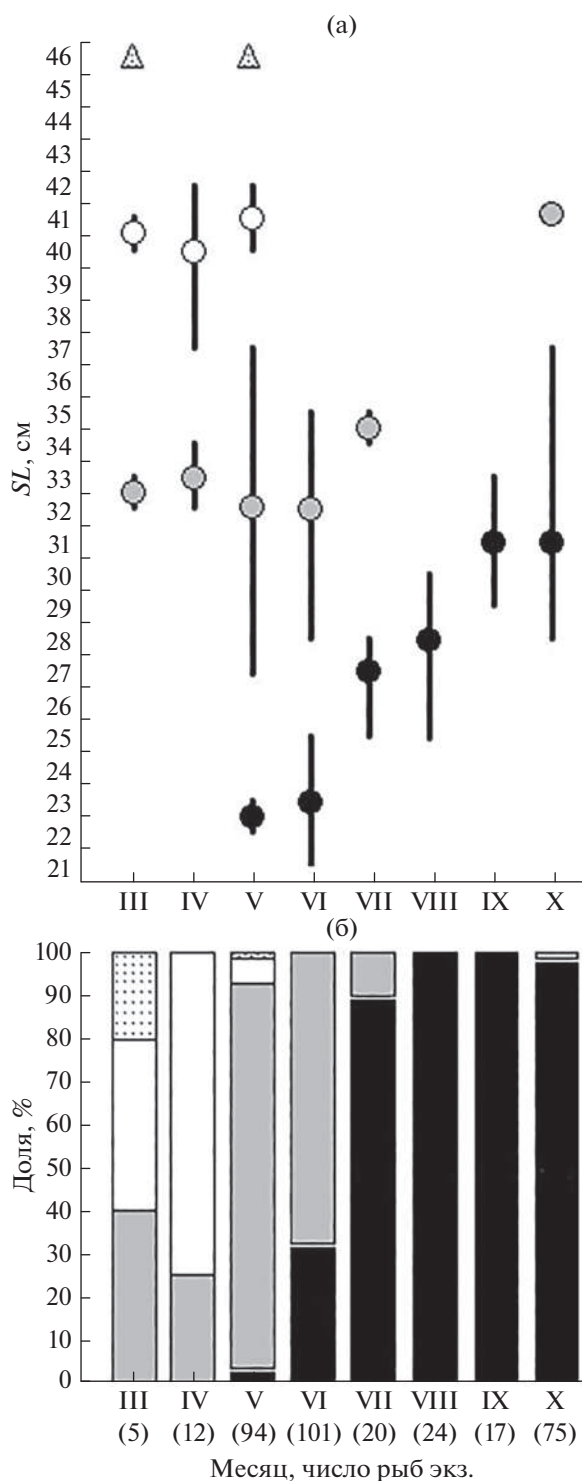
Рис. 2. Сезонная динамика неводных уловов вырезуба *Rutilus frisii* на Некрасовской тоне в 2011–2015 (а) и 2016–2019, 2021 (б) гг.: 1 – 2011, 2 – 2012, 3 – 2013, 4 – 2014, 5 – 2015, 6 – 2016, 7 – 2017, 8 – 2018, 9 – 2019, 10 – 2021.

2-годовики  $SL$  21–25 см (0.2–0.3 кг) во втором полугодии (с июля – 2+) достигли  $SL$  25–37 см (0.3–0.9 кг) и весь летне-осенний период составляли основу уловов вырезуба на этом участке водохранилища.

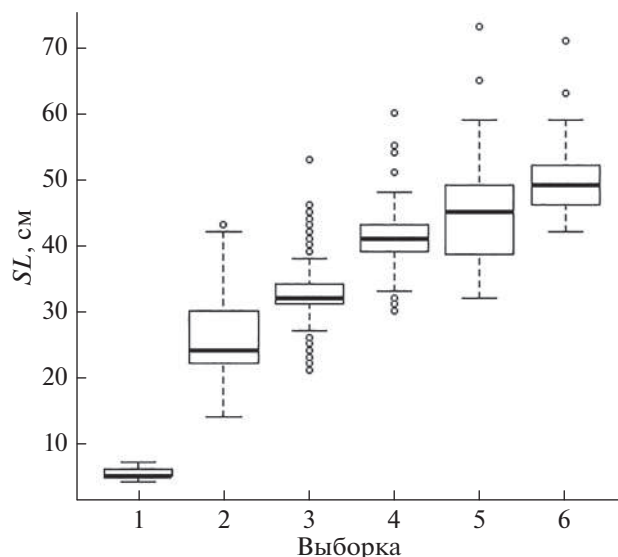
Сходная картина, но с двумя пиками хода в мае и сентябре–октябре, наблюдалась выше водохранилища на смежном участке Дона в районе ст-цы Сиротинская (здесь лов открывался позднее зарегистрированного на Некрасовской тоне ранневесеннего усиления хода). В уловах также преобладали особи массой до 1 кг.

В Дону в районе х. Хованский выше устья р. Медведица усиления хода неполовозрелых осо-

бей вырезуба возрастных классов 2–2+ и 3–3+, сходные с наблюдаемыми на Некрасовской тоне и в районе ст-цы Сиротинская, не выявлены. Особи массой < 1 кг встречались здесь редко. Это означает, что майские и осенние миграции в верхней части водохранилища носят возвратный характер, и подъём в реку, по-видимому, не превышает 100–150 км. Они напоминают небольшие по протяжённости перемещения молоди в хвосте нерестовых косяков некоторых других проходных видов рыб (Марти, 1930; Подушка, 2007). Чаще здесь встречаются вырезубы массой 1.0–1.5 кг (4–4+), очевидно, поднявшиеся из водохранилища, и крупные особи (>2 кг). Особенно часто поимки



**Рис. 3.** Сезонные изменения длины ( $SL$ ) вырезуба *Rutilus frisii* (а) и соотношение его разных возрастных групп (б) в неводных уловах на Некрасовской тоне в 2017 г. (348 экз.); (●) – средние значения, (|) – пределы варьирования показателя. Возрастные группы: (●, ■) – 2–2+, (●, ■) – 3–3+, (○, □) – 4, (△, ▨) – 5.



**Рис. 4.** Размеры ( $SL$ ) вырезуба *Rutilus frisii* Донского бассейна. Выборки: 1 – р. Медведица, сентябрь–октябрь 2011, 2013–2014 гг., волокуша (187 экз., 0+); 2 – озёровидная часть Цимлянского водохранилища, 2014–2017 гг., трал (62 экз.); 3 – Верхний плёс Цимлянского водохранилища, 2008, 2011–2017 гг., невод (1283 экз.); 4 – р. Дон в границах Воронежской области, 2016–2020 гг., сети (63 экз.); 5 – Верхний плёс водохранилища, 1977–1998 гг., трал, невод (95 экз.); 6 – р. Медведица, 1986–2016 гг., сети (179 экз.). Каждый бокс включает 5 горизонтальных линий, которые обозначают 10, 25, 50 (медиана), 75 и 90% данных (от 25 до 75% данных заключены в прямоугольник); (○) – значения за пределами 10 и 90% данных.

последних отмечались в июле–августе 2020 г., одного из самых маловодных за последние десятилетия, когда в уловах плавных сетей было учтено несколько десятков вырезубов массой 3–8 кг. Это, видимо, объясняется повышенным скатом производителей из Хопра и Медведицы в р. Дон в условиях маловодья.

Ещё выше по течению Дона, у с. Урыв-Покровка, как и у х. Хованский, доминировали особи массой 1.0–1.5 кг ( $SL$  38–44 см); экземпляры 0.7–1.0 и 1.5–3.8 кг встречались единично (рис. 4). Подавляющее большинство рыб (90%) учтено в весенне-летний период.

В р. Медведица, в отличие от смежного участка р. Дон, встречались только производители и сеголетки вырезуба (рис. 4). Причём половозрелые особи отмечались круглый год, а молодь нагуливалась в районах нереста до октября и затем скатывалась в Дон и дальше в Цимлянское водохранилище.

В верхнем Дону, в реках Быстрая Сосна, Красивая Меча и на смежном с ними участке Дона, в последние десятилетия восстановилась группировка вырезуба, характеризующаяся присутствием на одних локальностях всех возрастных групп (Сарычев, 2007; Иванчев и др., 2013; Красная



книга ..., 2014; личные сообщения В.С. Сарычева, Воронежский государственный университет и В.П. Иванчева, Окский государственный запovedник). Сезонные миграции этих рыб, по-видимому, ограничены данным районом; их численность, судя по прослеживаемой от Верхнего плёса по всему среднему Дону размерной группы вырезуба 1.0–1.5 кг, пополняется мигрантами из Цимлянского водохранилища.

В р. Хопёр вырезуб отмечается до самых верховьев (Полумордвинов, 2016). В январе–феврале 1978 г. его доля в низовьях реки составляла 0.2% общего улова (фонды ВФ). В настоящее время вырезуб, по нашим наблюдениям, очень редок в Хопре (Красная книга ..., 2018; личное сообщение К.К. Гладких, Аздоррыбвод). В низовьях реки отмечаются особи от 0.7–7.0 (чаще 1.0–1.5) кг, выше (Воронежская, Саратовская и Пензенская области) – преимущественно крупные особи массой  $\geq 2$  кг. При обловах волокушами нижнего 300-километрового руслового участка Хопра в летне-осенние периоды 2004–2016 гг. молодь вырезуба не была обнаружена (на 16 локальностях учтено 4 тыс. экз. всех видов рыб). Данных, подтверждающих эффективный нерест этого вида в реке или присутствие рыб в возрасте 0+–2, пока нет. По-видимому, отмечаемые здесь немногочисленные особи, попадают в Хопёр не вследствие хоминга, а, как и в вышерасположенный участок Дона, в процессе расселения из водохранилища.

В р. Иловля осенью зарегистрированы регулярные заходы немногочисленных особей вырезуба массой  $> 1.2$  кг на расстояние до 70 км от устья. Однако при обследовании реки в разные сезоны 2009–2013 гг. (40 локальностей, 22 тыс. экз. всех видов рыб) эффективного воспроизводства, подтверждённого поимкой сеголеток, ни разу не наблюдалось. Сведения о присутствии этого вида в других притоках среднего и верхнего Дона нам неизвестны (Красная книга ..., 2017, 2018).

Размерный состав вырезуба в Верхнем плёсе и озёровидной части Цимлянского водохранилища различается. В последней нагуливаются преимущественно особи в возрасте 1–3 лет, в Верхнем плёсе – 2–4 лет, поэтому средняя масса рыб в озёровидной части водоёма относительно ниже (табл. 2). В Верхнем плёсе в 1980–1990-е гг. этот показатель был существенно выше, чем в 2010-е гг. (1.5–1.7 против 0.6–0.7 кг). Во второй половине 1990-х гг. в осенний период в районе Некрасовской тони в сетях с шагом ячеи 60–80 мм ежедневные уловы вырезуба массой 1.1–4.8 кг составляли 5–10 (максимально до 100) кг/100 м сети (фонды ВФ). Сходная картина наблюдалась и в Дону выше водохранилища. Основу уловов вырезуба в 1985 г. на участке реки в границах Волгоградской области составляли особи массой 1.3–2.2 кг (Тюняков

и др., 1987). По данным Цимлянскрыбвода, средняя длина вырезуба в промысловых уловах в среднем Дону в границах Воронежской области в 1968–1972 гг. варьировала в пределах 50–54 см, масса – 2.3–2.9 кг; учтённые в 1974 г. 3 экз. имели массу 1.4–2.1 кг и возраст 5–7 лет. Это же подтверждают и опросные данные Сарычева (2007), в той части, что вырезубы в уловах рыбаков в верхнем Дону в 1990-е гг. были значительно крупнее, чем в 2000-е. Относительно высокая средняя масса вырезуба (0.6 кг) в озёровидной части водохранилища в 1990-х гг., на которые пришлись его максимальные уловы в водоёме, видимо, также объясняется присутствием значительного количества крупных особей на этом участке.

В 1989–1997 гг. в Верхнем плёсе основная масса многочисленных тогда крупных особей вырезуба в возрасте 4 лет и старше в осенний период имела гонады III стадии зрелости, а в ранневесенний – IV стадии, тогда как в период майского усиления хода гонады рыб всех возрастов находились на II стадии (фонды ВФ). В 2010-е гг. все особи в верхнем участке водохранилища, за исключением единичных производителей ранневесеннего хода со зрелыми половыми продуктами (IV стадия), были неполовозрелыми (II стадия).

*Промысловое значение* вырезуба в водохранилище всегда было невелико. Учитывать его в промысловой статистике стали с середины 1970-х гг. Максимальные уловы (26–34 т) пришлись на конец 1980-х и 1990-е гг. После внесения вырезуба в Красную книгу Российской Федерации (2001) учёт его вылова в водоёме прекратился. Даже на пике вылова его доля в общей добыче рыбы не превышала 0.3% массы. На Некрасовской тоне составляющая этого вида в годовых уловах невода в 2011–2019 гг. варьировала в пределах 0.02–0.90 (в среднем 0.30)%.

### **Жизненные стратегии вырезуба в Донском бассейне**

*Выделенные формы.* Полученные данные позволяют охарактеризовать разнообразие жизненных стратегий (ЖС) вырезуба и направленность их трансформации в Донском бассейне выше Цимлянской плотины после зарегулирования реки.

До конца 1990-х гг. в осенний и ранневесенний периоды из водохранилища в Дон мигрировали впервые и повторно созревшие производители в возрасте от 5 лет и старше с гонадами III–IV стадии зрелости. Основная масса особей заходила в р. Медведица на нерест, после которого скатывались обратно в водоём (рис. 5а). Такую форму мы обозначаем как мигрантная-1 (М-1).

Начиная с 2000-х гг. возврат производителей в водохранилище почти прекратился: их перемещения стали ограничиваться районом нереста (рис. 5б). Водоём в весенний период покидают

**Таблица 2.** Уловы и средняя масса особей вырезуба *Rutilus frisii* в уловах в Цимлянском водохранилище в разные периоды

Годы	Площадь облова, га	Улов		Средняя масса особи, кг
		экз/1000 га	кг/1000 га	
Озёровидная часть водохранилища, апрель–ноябрь (трал, невод)				
1960-е	10102	0.3	0.1	0.3
1970-е	7454	16.0	4.1	0.3
1990-е	5542	101.0	60.6	0.6
2010–2017	202	16.4	3.6	0.2
Верхний плёс, апрель–ноябрь (трал, невод)				
1980-е				1.7
Верхний плёс, май (невод)				
1995–1998	1077	79.0	119.0	1.5
2011–2015	5040	829.9	512.9	0.6
2016, 2017, 2019	2745	454.3	320.6	0.7

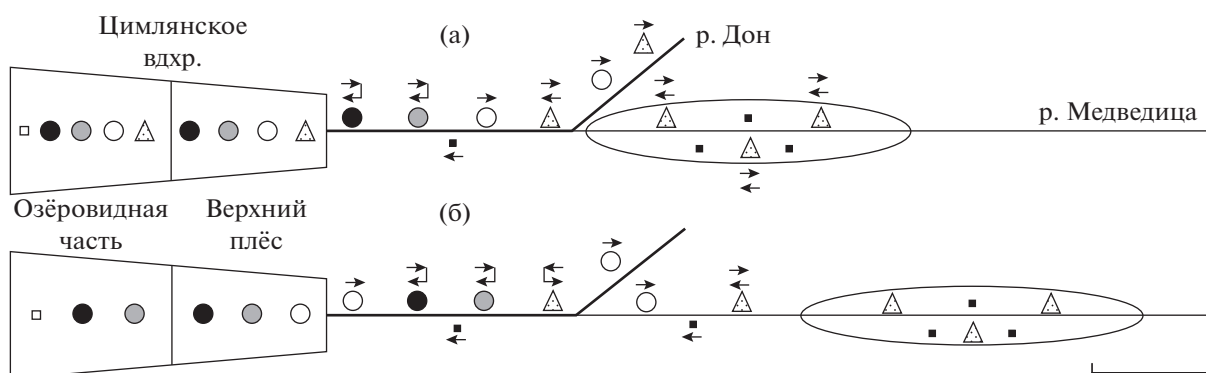
4-годовики (рис. 3б), которые будут нереститься только на следующий год. Такую форму мы обозначаем как мигрантная-2 (М-2).

Обе эти формы характеризуют протяжённые (несколько сотен километров) нерестовые миграции, скат сеголеток с нерестилищ в водохранилище, массовые возвратные миграции неполовозрелых рыб в Верхнем плёсе и смежном участке Дона в поздневесенний и осенний периоды, незначительные по числу особей миграции в Дон выше устья р. Медведица (рис. 5). Отмечаемые в последние годы ранней весной в Верхнем плёсе единичные зрелые особи, по-видимому, следует рассматривать как остаточное явление затухающей формы М-1. Смена ЖС привела к сокращению численности и перераспределению вырезуба в водохранилище через снижение концентрации в нижней и увеличение в верхней части водоёма

(табл. 2). Это, по-видимому, обусловлено значительно более массовым характером возвратных миграций формы М-2 по сравнению с М-1.

Третья, речная резидентная форма (РР), издавна существовавшая в бассейне верхнего Дона, характеризуется сравнительно мало удалёнными ( $\leq 100$  км) от района нереста сезонными перемещениями как молоди, так и производителей. Некоторое пополнение её происходит за счёт мигрантов из Цимлянского водохранилища.

*Историческое распространение вырезуба в Донском бассейне.* Представляет интерес, как описанные выше формы были представлены в Дону в прошлом. Принимая во внимание, что в позднем голоцене биологические показатели рыб были относительно стабильны (Лебедев, 1960; Аськеев и др., 2013), определяющим для формы М-1 является присутствие производителей в возрасте от 5 лет



**Рис. 5.** Пространственное распределение и направление миграции ( $\rightarrow$ ) разных возрастных групп вырезуба *Rutilus frisii* мигрантной-1 (а) и мигрантной-2 (б) форм между Цимлянским водохранилищем и нерестилищами в р. Медведица. Возрастные группы: (■) – 0–0+, (□) – 1–1+, (△) – 5–5+ и старше; обозначения остальных групп см. на рис. 3. Масштаб: 100 км.



$SL > 44$  см и массой  $> 1.5$  кг как в опорном водоёме, так и на путях миграции. У формы М-2 производители держатся только в районе нереста, а на путях миграции преобладают особи в возрасте 4–4+  $SL$  37–44 см, массой 0.9–1.5 кг. У формы РР на одном участке реки присутствуют все размерно-возрастные группы вырезуба.

Находки костей вырезуба в низовьях реки известны как из раскопок городищ II в. д. н. э. – V в. н. э. (Цепкин, 1989; Васильева, 1999), так и более позднего периода – времён Хазарского каганата (VII–X вв.) (Мягков, 2017). Среди них преобладали крупные экземпляры длиной  $> 50$  см. Можно только предположить, что в то время в Азово-Донском районе существовала форма М-1.

Основной нерестовой рекой проходных карповых рыб, заходящих из Азовского моря в р. Дон, издавна являлся Северский Донец (Донец) (Короткий, Харитонов, 1958), впадающий в Дон в 218 км от его устья. Помимо самого Донца вырезуб встречался и в отдельных его притоках. Так, на раскопках Донецкого городища (VIII–XIII вв.) на р. Уды обнаружены глоточные зубы двух крупных особей длиной 60 и 66 см (Цепкин, 1989). Обитал вырезуб и в р. Оскол: в 1780 г. его изображение было помещено на герб г. Новый Оскол, расположенного на этом крупнейшем притоке Донца. В XIX–начале XX вв. его производители в Донце ниже г. Лисичанск встречались только весной в период нереста. Этот участок реки характеризовался отсутствием мельничных плотин. Выше же по Донцу и в Осколе, где реки были сильно зарегулированы, вырезуб разного размера отмечался круглый год (Сабанеев, 1892; Мовчан, Смирнов, 1981); причём в Осколе он встречался чаще (Чернай, 1852). Верхней границей распространения этого вида по Донцу указан г. Чугуев (Мочульский, 1850). Из этого следует, что в то время в верховьях Донца и Осколе ещё существовала позже исчезнувшая форма РР.

Во второй половине прошлого века в среднем и нижнем течении Донца встречались только производители, сеголетки и единично двухлетки (Короткий, Харитонов, 1958; Денщик, 1994) предположительно формы М-2. Аргументом в пользу этой формы может служить средняя масса вырезуба в нижнедонских уловах во второй половине XIX в., составляющая 0.5–0.6 кг (Краснов, 1870). В случае существования формы М-1 этот показатель в силу присутствия на путях миграции между опорным водоёмом и нерестилищами крупных половозрелых рыб должен был быть значительно выше. В 1950–е гг. в Дону ниже Кочетовской плотины также отмечались только половозрелые особи вырезуба (Троицкий, Цунникова, 1988). Воспроизводство формы М-2 вырезуба в Донце сохранилось до настоящего времени: в октябре 2019 г. его сеголетки и двухлетки были обнаружены

в нижнем участке реки в районе городов Каменск-Шахтинский и Белая Калитва. Достоверные сведения о существовании в настоящее время устойчивой формы РР в Донце отсутствуют (Шандиков, Гончаров, 2008).

Как показывают исследования последних лет, в нижнем Дону после зарегулирования реки в 1952 г. Цимлянской плотиной и возведения здесь ещё трёх гидроузлов (Кочетовский (1920 г.), Константиновский (1982 г.), Николаевский (1974 г.)) (рис. 1) также произошли существенные изменения в экологической структуре вырезуба. В конце августа 2019 г. на нижнем участке реки от Цимлянска до устья были обнаружены сеголетки  $SL$  4–7 см почти на всех станциях между Константиновской и Николаевской плотинами, а также ниже в районе ст-ц Багаевская и Раздорская. Пересаживаемый рыбоподъёмником Цимлянского ГУ в 2000–е гг. вырезуб был представлен всеми размерными группами – от молоди до крупных производителей  $SL \sim 60$  см (личное сообщение И.Г. Лабузовой, Цимлянскрыбвод). На ихтиологической площадке рыбопропускного шлюза Кочетовского ГУ в последние годы также отмечаются особи всех размеров от 5 до 60 см (личное сообщение Я.В. Клименко, АЗНИИРХ). Эти данные позволяют сделать вывод о наличии в нижнем участке реки РР-формы, сформировавшейся за несколько десятилетий уже после зарегулирования Дона Цимлянской плотиной. В настоящее время вырезуб встречается по всему нижнему Дону, включая низовья р. Западный Маныч, и в восточной части Азовского моря (Дирипаско и др., 2011; Старцев, Савицкая, 2012; Жердев и др., 2020).

Издавна вырезуб встречался и выше по течению Дона. О заходах его в р. Иловля было известно в конце XVIII в. (Лепёхин, 1795). Кости вырезуба присутствуют в кухонных остатках городищ IX–X вв. Борщёвское и Титчиха (Цепкин, 1989), расположенных в нескольких десятках километров ниже устья р. Воронеж. Размеры рыб, которым они принадлежали, варьировал в пределах 28–70 см. Наличие некрупных особей ( $SL \leq 40$  см) подтверждает существование здесь РР-формы. Также кости вырезуба отмечены и выше по Дону при раскопке поселения X–XIII вв. у д. Замятино и в культурном слое XVI–XVII вв. в г. Елец на притоке Быстрая Сосна (Тропин, 2004, 2017). В таможенных книгах Курска есть сведения о поставке в этот город торговцем из Ельца в 1677–1678 гг. 42 экз. вырезуба (Раздорский, 2001). Имеются указания на присутствие вырезуба в верховьях Дона и в конце XVIII в. (Сарычев, 2007). В это же время он был известен как объект промысла в Дону в районе с. Коротояк и г. Павловск (Вейнберг, 1889), а также в р. Быстрая Сосна (Щекатов, 1804). По одним оценкам, верхней границей распространения вырезуба в Дону в конце XIX в. считалось устье р. Воронеж (Сабанеев, 1892), по

другим, он отмечался и значительно выше — в районе г. Лебедянь (Розанов, 1886).

Помимо Дона в бассейне Азовского моря существует малочисленная М-1-форма вырезуба, нерестящаяся в небольших реках Северного Приазовья (Лошаков, 1963). В 1950–1959 гг. производители в них заходили с марта по середину апреля. Нерестилища в реках Берда и Обиточная располагались примерно в 40–70 км от устья. В Сладкий лиман (устьевая часть р. Берды) в мае наблюдался заход (похожий на возвратные миграции) неполовозрелых особей вырезуба *SL* 17–40 см. Такая же форма, судя по крупным размерам рыб из раскопок Семибратнего городища (П. в. д. н. э.—V в. н. э.) (Цепкин, 1995), существовала когда-то и в бассейне Кубани.

*Факторы, определяющие формирование жизненной стратегии.* Основой для формирования цимлянкой популяции в первые годы существования водохранилища стали неполовозрелые мигранты из нижнего Дона, попадающие в водоём через рыбоподъёмник и судоходные шлюзы (Болдырев и др., 2021). В условиях крупного водоёма с замедленным водообменом произошла смена миграционной активности на задержку и дозревание особей. Одновременно с этим в водохранилище формировалась форма М-1, производители которой в ходе нерестовых миграций вели поиск пригодных для нереста мест на смежном верхнем участке реки. И такие были найдены в р. Медведица. До конца 1990-х гг. отнерестившиеся особи скатывались обратно в водохранилище. С начала 2000-х гг. произошла смена ЖС на М-2, когда они стали задерживаться в межнерестовый период в Медведице и прилегающем участке Дона. С одной стороны, это могло быть вызвано естественной трансформацией характера миграции от первичной энергозатратной М-1, когда производителям каждый год приходится преодолевать большие расстояния между опорным водоёмом и местами нереста, ко вторичной М-2, когда имеются условия для нагула и зимовки производителей в районах расположения нерестилищ. С другой стороны, возможно, что толчком к смене форм послужили следующие обстоятельства. Помимо Красноярской МГЭС, р. Медведица в 1950-е гг. была зарегулирована в 100 км от устья у г. Михайловка схожим гидросооружением. На пике весенних паводков, обычно приходящихся на апрель, при незначительном перепаде уровней в створе плотин часть производителей имели возможность их форсировать. Эффективность естественного воспроизводства вырезуба на имеющихся каменистых россыпях на участке реки выше, ниже и между плотинами неизвестна. В начале 1990-х гг. нижняя Михайловская плотина была демонтирована. Возможно, вследствие этого произошло фактическое удлинение путей нерестовой миграции

на 200 км, что явилось причиной постепенной трансформации к 2000-м гг. М-1-формы в М-2.

Сопоставление расстояний между опорными водоёмами и местами нереста форм М-1 и М-2 вырезуба Азовского моря и Цимлянского водохранилища показывает, что каждой из них соответствует определённый диапазон протяжённости миграционных путей. Так, у М-1-формы он варьирует от нескольких десятков (Лошаков, 1963) до примерно 300 км, а М-2 — от 300 до 700 км. Расстояние, которое в условиях незарегулированного Дона преодолевали мигранты из Азовского моря, пополняющие РР-форму в Северском Донце и верхнем Дону, составляло 800–1500 км.

Несмотря на высокий уровень адаптационных возможностей вырезуба, распространение его форм М-2 и РР в Донском бассейне довольно ограничено. С одной стороны, очевидно, в силу относительно крупных размеров производителей (массой несколько килограмм), они заселяют сравнительно большие притоки. Анализ картографического материала и сравнение гидроморфологических параметров таких рек показывают, что вырезуб заселяет водотоки, ширина которых на значительной протяжённости составляет не менее 20–30 м, а расход воды в низовьях — >25–30 м<sup>3</sup>/с. Только при этих составляющих, видимо, формируются приемлемые условия для нагула взрослых особей этого вида в реках, в которых наличие больших плёсов с глубинами не менее 2 м сочетается с оптимальной проточностью. С другой стороны, как видно на примере р. Хопёр, не всегда даже в относительно крупных реках, где вырезуб способен закрепиться, имеются условия для его эффективного воспроизводства. Перечень донских притоков, в которых происходит успешное естественное воспроизводство двух других проходных видов карповых рыб относительно небольшого размера — рыбка *Vimba vimba* и азовской шемаи *Alburnus leobergi*, нерестящихся в сходных с вырезубом условиях, значительно шире (Троицкий, Цунникова, 1988; Красная книга..., 2017, 2018).

Таким образом, вырезуб в Донском бассейне характеризуется сложной внутривидовой организацией. Вариации его ЖС определяются конкретными условиями окружающей среды. Первична М-1-форма, места нагула и нереста которой сближены. При удлинении миграционных путей она способна трансформироваться в М-2-форму. Преодолению значительных расстояний способствует раннее, за год до нереста, начало движения неполовозрелых особей из опорных водоёмов вверх по рекам.

Этот вид характеризует высокая миграционная активность в Донском бассейне, направленная на расселение и поиск мест, пригодных для закрепления сравнительно неустойчивых и малочисленных группировок РР-формы. Их форми-

рование происходит при наличии подходящего комплекса условий, в первую очередь гидроморфологических параметров рек, определяющих размер жизненного пространства и условия для воспроизводства. Сильная зарегулированность донских притоков в XVIII–XIX вв. мельничными плотинами (Переверзев, 1788; Сабанеев, 1892) способствовала закреплению группировок РР-формы. Их состояние в верховьях Донца и Дона, по-видимому, во многом определялось численностью азово-донской М-2-формы, от которой к ним шёл постоянный приток мигрантов. В начале прошлого века низовья Донца были зарегулированы гидротехническими сооружениями Северско-Донецкой шлюзованной системы. Одновременно шло нарастание водопотребления и загрязнение реки, связанное с промышленным освоением Донбасса. За снижением в результате этого эффективности воспроизводства М-2-формы выреза в нижнем и среднем течении Донца, где располагались её основные нерестилища, и сокращением её численности последовало и угасание группировок РР-форм.

Очевидно, что возрождение в последние десятилетия почти исчезнувшего в верхнем Дону выреза стало следствием формирования и роста численности этого вида в Цимлянском водохранилище. В силу способности форм М-2 и РР выреза осваивать только относительно крупные водотоки, можно предположить, что помимо антропогенных факторов долговременное негативное воздействие на их состояние оказывает снижение водности всего Донского бассейна и отдельных его частей в результате глобальных климатических изменений (Георгиади, Милюкова, 2007; Киреева и др., 2018).

#### БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы признательны за содействие в выполнении работы В.Н. Олисову (Медведицкий экспериментальный рыборазводный завод), В.П. Горелову, В.В. Хоружей и В.В. Самотеевой (ВолгоградНИРО), а также рыбакам В.Н. Васильеву, С.В. Степаненко, Н.А. Слюсареву, С.В. Пономарёву и М.Г. Коновалову.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Аськеев И.В., Галимова Д.Н., Аськеев О.В. 2013. Ихтиофауна позднего голоцена средневолжского бассейна (по материалам археологических раскопок) // Зоол. журн. Т. 92. № 9. С. 1014–1030.
- 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>
- Васильева А.В. 1999. Особенности рыбного промысла населения Недвиговского городища // Дон. археология. № 3–4. С. 68–71.
- Васильева Е.Д., Лужняк В.А. 2013. Рыбы бассейна Азовского моря. Ростов н/Д.: Изд-во ЮНЦ РАН, 270 с.
- Вейнберг Л.Б. 1889. Материалы по истории Воронежской и соседних губерний. Воронеж: Типолитограф. Губ. правления, 203 с.
- Вехов Д.А., Науменко А.Н., Горелов В.П. и др. 2014. Современное состояние и использование водных биоресурсов Цимлянского водохранилища (2009–2013 гг.) // Рыбохозяйственные исследования на водных объектах европейской части России. СПб.: Изд-во ГосНИОРХ. С. 116–145. <https://doi.org/10.13140/2.1.2469.7289>
- Георгиади А.Г., Милюкова И.П. 2007. Речной сток в бассейнах крупнейших рек южного склона Русской равнины в позднеатлантический оптимум голоцена // Изв. РАН. Сер. геогр. № 4. С. 113–124.
- Гинзбург Я.И. 1958. О биологии и урожайности молоди рыб в Цимлянском водохранилище // Изв. ВНИОРХ. Т. 45. С. 111–145.
- Денищик В.А. 1994. Современное состояние фауны рыб бассейна среднего течения Северского Донца: Автореф. дис. ... канд. биол. наук. Киев: ИЗ НАН Украины, 24 с.
- Дирипаско О.А., Изергин Л.В., Демьяненко К.В. 2011. Рыбы Азовского моря. Бердянск: НПК “Интер-М”, 288 с.
- Есин Е.В. 2017. Особенности биологии камчатской мальмы *Salvelinus malma* (Salmonidae) из нерестовых рек вулканических районов // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 2. С. 190–200. <https://doi.org/10.7868/S0042875217010064>
- Жердев Н.А., Власенко Е.С., Гуськова О.С. 2020. Распределение молоди тарани *Rutilus rutilus*, леща *Abramis brama*, судака *Sander lucioperca* в Нижнем Дону в маловодный 2017 год // Вод. биоресурсы и среда обитания. Т. 3. № 1. С. 42–53. [https://doi.org/10.47921/2619-1024\\_2020\\_3\\_1\\_42](https://doi.org/10.47921/2619-1024_2020_3_1_42)
- Иванчев В.П., Сарычев В.С., Иванчева Е.Ю. 2013. Многои и рыбы бассейна Верхнего Дона // Тр. Окск. гос. природ. биосфер. заповедника. Вып. 28. 275 с.
- Киреева М.Б., Илич В.П., Гончаров А.В. и др. 2018. Влияние маловодья 2007–2015 гг. в бассейне р. Дон на состояние водных экосистем // Вестн. МГУ. Сер. 5. География. № 5. С. 3–13.
- Короткий И.И., Харитонова Н.Н. 1958. Современное состояние рыбного хозяйства реки Сев. Донец и перспективы его развития // Тр. НИИ рыб. хоз-ва УАСХН. № 11. С. 231–250.
- Красная книга Волгоградской области. 2017. Т. 1. Животные. Волгоград: Издат-Принт, 216 с.
- Красная книга Воронежской области. 2018. Т. 2. Животные. Воронеж: Центр духовного возрождения Черноземного края, 448 с.
- Красная книга Липецкой области. 2014. Т. 2. Животные. Липецк: Веда социум, 484 с.
- Красная книга Российской Федерации. Животные. 2001. М.: АСТ Астрель, 860 с.
- Краснов Н.И. 1870. Военное обозрение земли Донского Войска. СПб.: Воен. типогр., 299 с.
- Кузиска К.В., Семёнова А.В., Груздева М.А. и др. 2020. Закономерности формирования разнообразия жизненной стратегии и генетическая изменчивость кам-

- чатской микижи *Parasalmo mikiss* в локальной популяции // Вопр. ихтиологии. Т. 60. № 6. С. 636–654. <https://doi.org/10.31857/S004287522006003X>
- Липицкий И.И. 1970. Направленное формирование ихтиофауны и управление численностью популяций рыб в Цимлянском водохранилище // Тр. Волгоград. отд. ГосНИОРХ. Т. 4. 279 с.
- Лебедев В.Д. 1960. Пресноводная четвертичная ихтиофауна Европейской части СССР. М.: Изд-во МГУ, 404 с.
- Лепёхин И.И. 1795. Дневные записки путешествия доктора и Академии наук адъюнкта Ивана Лепёхина по разным провинциям Российского государства в 1768 и 1769 г. Ч. 1. Спб.: Импер. АН, 538 с.
- Лошаков А.С. 1963. Ихтиофауна рек Берды и Обиточной // Вопр. ихтиологии. Т. 3. Вып. 2. С. 235–242.
- Марти В.Ю. 1930. Материалы по биологии и промыслу азово-кубанских рыба и шемаи // Тр. Азово-Черномор. науч. рыбохоз. ст. Вып. 4. С. 83–91.
- Мовчан Ю.В., Смирнов А.И. 1981. Фауна Украины. Т. 8. Рыбы. Вип. 2. Коропові. Ч. 1. Киев: Наук. думка, 425 с.
- Мочульский В.И. 1850. Военно-статистическое обозрение Российской Империи. Т. XII. Ч. 1. Харьковская губерния. Спб.: Департ. Генштаба, 464 с.
- Мягков Ю.Я. 2017. Фауна хазарских поселений // Успехи соврем. науки и образования. Т. 2. № 1. С. 88–90.
- Павлов Д.С., Саваитова К.А. 2008. К проблеме соотношения анадромии и резидентности у лососёвых рыб (Salmonidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 6. С. 810–824.
- Переверзев И.А. 1788. Топографическое описание Харьковского наместничества. М.: Тип. Комп. типogr., 170 с.
- Подушка С.Б. 2007. Сводка данных по биологии, промыслу и воспроизводству азовской белуги // Науч.-техн. бюл. лаб. ихтиол. ИНЭНКО. № 12. С. 16–73.
- Полумордвинов О.А. 2016. Первые находки вырезуба *Rutilus frisii* в реке Хопёр на территории Пензенской области // Матер. Всерос. науч. конф. “Актуальные вопросы современной зоологии и экологии животных”. Пенза: Изд-во ПГУ. С. 80.
- Раздорский А.И. 2001. Торговля Курска в XVII веке (по материалам таможенных и оброчных книг города. Спб.: Дмитрий Буланин, 762 с.
- Розанов М.Г. 1886. Журнал заседания комиссии 22 апреля 1886 года // Изв. Тамбов. уч. архив. комиссии. Вып. 9. 75 с.
- Сабанев Л.П. 1892. Рыбы России. Жизнь и ловля (уже-нье) наших пресноводных рыб. Т. 1. М.: Изд-во А.А. Карцева, 405 с.
- Саваитова К.А., Павлов Д.С., Кузищин К.В. и др. 2007. Экологические аналогии у тихоокеанской миноги *Le-  
thenteron camtschaticum* и микижи *Parasalmo mykiss* Камчатки // Вопр. ихтиологии. Т. 47. № 3. С. 296–302.
- Сарычев В.С. 2007. Рыбы и миноги Липецкой области. Воронеж: Изд-во ВоронежГУ, 115 с.
- Старцев А. В., Савицкая С. С. 2012. Современный видовой состав ихтиофауны и его сезонная дифференциация в восточной части Таганрогского залива в водотоке дельты Дона – Свиное гирло // Матер. VII Междунар. конф. “Современные рыбохозяйственные и экологические проблемы Азово-Черноморского региона”. Керчь: ЮгНИРО. С. 89–94.
- Троицкий С.К., Цунникова Е.П. 1988. Рыбы бассейнов Нижнего Дона и Кубани. Ростов н/Д.: Кн. изд-во, 110 с.
- Тропин Н.А. 2004. Сельские поселения XII–XV веков южных территорий Рязанской земли. Воронеж: Изд-во ВоронежГУ, 264 с.
- Тропин Н.А. 2017. Мир повседневных вещей жилищного ольчанина второй половины XVII – начала XVIII веков // Верхнедон. археол. сб. Вып. 8. С. 245–254.
- Тюняков В.М., Рогачев В.П., Наумова Л.Ф. и др. 1987. Воздействие крупных водозаборов на состояние запасов рыб в среднем течении реки Дон // Сб. науч. тр. ГосНИОРХ. Вып. 270. С. 105–122.
- Фёдоров А.В. 1960. Ихтиофауна бассейна Дона в Воронежской области // Рыбы и рыбное хозяйство Воронежской области. Воронеж: Изд-во ВоронежГУ. С. 149–247.
- Цепкин Е.А. 1989. К истории промысловой ихтиофауны и рыболовства в бассейне Дона // Вопр. ихтиологии. Т. 29. Вып. 5. С. 771–776.
- Цепкин Е.А. 1995. Изменение промысловой фауны рыб континентальных водоемов Восточной Европы и Северной Азии в четвертичном периоде // Там же. Т. 35. № 1. С. 3–17.
- Чернай А. 1852. Фауна Харьковской губернии и прилежащих к ней мест. Вып. 1. Фауна земноводных животных и рыб. Харьков: Унив. тип., 44 с.
- Шандиков Г.О., Гончаров Г.Л. 2008. Редкие виды рыб бассейна Северского Донца северо-восточной Украины // Вестн. Харьков. нац. ун-та. Сер. биол. Вып. 8. № 828. С. 65–90.
- Щекатов А.М. 1804. Словарь географический Российского государства. Ч. 2. М.: Унив. тип., 874 с.
- 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. № 4. 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, Switzerland; Berlin, Germany: Kottelat and Freyhof, 646 p.