

УДК 597.551.2.591.15

ДИНАМИКА РАЗНООБРАЗИЯ ЩИПОВОК РОДА *COBITIS* (COBITIDAE) ЗАКАВКАЗЬЯ В АНТРОПОГЕННЫЙ ПЕРИОД ПО ДАННЫМ МУЗЕЙНЫХ КОЛЛЕКЦИЙ. II. MORFOKARIOLOGICHESKAYA IZMENCHIVOST', TAKSONOMICHESKIY STATUS I DIAGNOSTICHESKIYE PRIZNAKI ЩИПОВОК АДЖАРИИ

© 2023 г. Е. Д. Васильева¹ *, В. П. Васильев²

¹Зоологический музей Московского государственного университета, Москва, Россия

²Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

*E-mail: vas_katerina@mail.ru

Поступила в редакцию 03.04.2023 г.

После доработки 10.05.2023 г.

Принята к публикации 31.05.2023 г.

Для выяснения таксономического разнообразия щиповок Закавказья изучена изменчивость внешних морфологических признаков, особенностей окраски, краниологических и кариологических характеристик особей из Аджарии на материалах коллекции Зоологического музея МГУ, включающей типовую серию *Cobitis satunini*, и по результатам собственных исследований. Подтверждена морфогенетическая однородность изученных популяций и их видовая обособленность от других известных закавказских видов. На основе полученных данных представлен современный видовой диагноз *C. satunini sensu stricto*, ареал которого ограничен водоёмами Аджарии.

Ключевые слова: щиповки Закавказья, *Cobitis satunini*, изменчивость, видовой диагноз.

DOI: 10.31857/S0042875223060255, **EDN:** APEKQK

Настоящая работа является продолжением начатой ранее серии публикаций по видам щиповок рода *Cobitis* Linnaeus, 1758 (Cobitidae), обитающим в водоёмах Закавказья (Васильева, Васильев, 2020; Vasil'eva, Vasil'ev, 2020; Vasil'eva et al., 2020), и посвящена щиповкам Аджарии.

Геоморфологически Аджария относится к Аджаро-Триалетской складчатой системе, центральная часть которой поднялась над уровнем моря к концу позднего эоцена (Гамкрелидзе, 1976). Малый Кавказ сформировался после разделения Сарматского бассейна и возникновения Понтийского и Каспийского бассейнов (в миоцене–плиоцене); его юго-западная часть соединилась с Передней Азией, откуда, предполагается, происходило заселение Кавказа наземной фауной (Бобринский, 1951). В это время здесь существовали тепловодные формы пресноводных рыб. Однако позже, в понтийское время, площадь мелководных пресноводных бассейнов сильно сократилась, а центральная часть Колхидской территории стала представлять собой окраину моря (Эланидзе, 1983).

Характерной особенностью современной горной Аджарии является примыкающий к Аджаро-Имеретинскому, Арсианскому, Шавшетскому и

Восточно-Понтийскому хребтам широко раскрытый веер гидрологической сети, включающей до 1000 рек разного ранга, общая длина которых составляет 2165 км (River basis analysis ..., 2013). Наиболее крупные реки: Чорохи (с притоками Аджарисцкали и Мачахела), Кинтриши, Чаквисцкали, Королисцкали.

В конце XIX – начале XX вв. щиповок рода *Cobitis* из водоёмов Аджарии в районе г. Батуми либо относили к считавшемуся широко распространённым в Европе и Сибири виду *C. taenia* Linnaeus, 1758 (Радде, 1899; Каврайский, 1907), либо ошибочно идентифицировали как *C. hohenackeri* Kessler, 1877 (Дерюгин, 1899 – цит. по: Барач, 1941; Каврайский, 1907), который является младшим синонимом *Sabanejewia aurata* (De Filippi, 1863). В 1935 г. по материалам, собранным К.А. Сатуниным в р. Кинтриши, был описан новый подвид *C. taenia* – *C. taenia satunini* Gladkov, 1935. Гладков (1935) считал, что этот подвид распространён по всему Кавказу, а его отличительными признаками являются “срезанное рыло” (Гладков, 1935. С. 74) и толстое тело, толщина которого над основанием брюшных плавников больше наименьшей высоты тела. По-видимому, не знавший о работе Гладкова Барач (1941) при-

водил вид *C. taenia* для бассейна Чорохи и озерков на Кахаберской равнине у Батуми, как и для всей Западной Грузии. Берг (1949), хотя и отметил срезанное рыло, образующее перпендикулярную площадку, у изученных им экземпляров из рек Нотанеби (= Натанеби) и Ачхуа (= Ачкава), воздержался от выделения подвида вследствие отсутствия сравнительного материала из низовьев рек Кура и Ленкоранка, а также с южного побережья Каспия, равно как и необходимости соотнесения закавказских щиповок с описанными формами из Малой Азии. Однако в последующих региональных сводках закавказских щиповок уже рассматривали в ранге самостоятельного подвида (Эланидзе, 1953 – цит. по: Абдурахманов, 1962; Абдурахманов, 1962; Касымов, 1965; Эланидзе, 1983; İbrahimov, Mustafayev, 2015), а в дальнейшем их статус подняли до видового (Васильева, 1998; Vasil'eva, 2000). К этому виду относят щиповок всех пресных водоёмов Грузии (Ninua, Japoshvili, 2008; Kuljanishvili et al., 2020), включая р. Риони (Perdices et al., 2018); помимо Грузии предполагается, что он обитает и в водах Турции к востоку от г. Трабзон (Freyhof et al., 2018).

Впервые генетическая неоднородность щиповок рода *Cobitis* Закавказья была продемонстрирована на основе кариологических исследований (Vasil'ev, Vasil'eva, 1994). Насека (Naseka, 2010) считал *C. satunini* эндемиком Западного Закавказья, в которое он включал все реки и озёра Черноморского побережья от р. Сукко (к северу от г. Новороссийск) до р. Ешилъырмак на севере Турции, и даже предполагал возможность его обитания в водах Северной Анатолии, однако отмечал, что щиповки Восточного Закавказья могут относиться к другому виду, указанному как *C. cf. satunini*. В результате последующих исследований из Восточного Закавказья были описаны два новых вида щиповок: *C. amphilekta* Vasil'eva et Vasil'ev, 2012 из Ленкоранского района Азербайджана и *C. derzhavini* Vasil'eva, Solovyeva, Levin et Vasil'ev, 2020 из бассейна среднего течения Куры; было показано, что описанный из водоёмов Ирана вид *C. saniae* Eagderi, Jouladeh-Roudbar, Jalili, Sayyadzadeh et Esmaeili, 2017 широко распространён в бассейне Западного Каспия от р. Сефидруд до Куры (Васильева, Васильев, 2012, 2020; Vasil'eva et al., 2020).

В настоящей работе на основе музейных коллекций, исследований структуры кариотипа и строения элементов черепа изучена изменчивость щиповок Аджарии с целью оценить их морфогенетическую однородность и степень дивергенции от известных видов Закавказья, а также выявить диагностические признаки и уточнить таксономический статус.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования изменчивости внешних морфологических характеристик и окраски щиповок Аджарии проводили на материалах из коллекции Зоологического музея МГУ (ЗММУ), включающих типовую серию *C. satunini* и сборы авторов настоящей работы. Всего изучено 175 экз.

C. satunini: ЗММУ P-2251, самка *SL* 78.5 мм и самец *SL* 61.0 мм, Кобулет, 18.08.1906 г., сборщик К.А. Сатунин; P-2263, два самца *SL* 47.0 и 50.0 мм, Кобулет, р. Дегва (= Дехва), 08.08.1906 г., сборщик К.А. Сатунин (пересушенные, по-видимому, обгоревшие особи); P-2264, три самца *SL* 37.0–59.0 мм и одна самка *SL* 50.3 мм, низовья р. Кинтриши, 18.08.1906 г., сборщик К.А. Сатунин; P-2313, две самки *SL* 70.5 и 84.3 мм, низовья р. Кинтриши, 30.06.1906 г., сборщик К.А. Сатунин (паратипы *C. satunini*, в публикации Гладкова (1935) ошибочно указан № P-2317); P-2851, самец *SL* 54.5 мм, низовья р. Кинтриши, 03.09.1906 г., сборщик К.А. Сатунин; P-2852, самка *SL* 74.5 мм, низовья р. Кинтриши, 30.07.1906 г., сборщик К.А. Сатунин (голотип *C. satunini*); P-24559, 60 экз. (49 экз. молоди *SL* 25–44 мм, шесть самок *SL* 47.5–85.7 мм, пять самцов *SL* 45.4–51.1 мм), р. Чорохи у с. Эрге, 13.07.1987 г., сборщики В.П. и Е.Д. Васильевы; P-24563, 86 экз. (62 экз. молоди *SL* 35.0–50.5 мм, девять самок *SL* 51.5–80.3 мм, 15 самцов *SL* 50.2–60.0 мм), р. Кинтриши у с. Хуцубани, 06.07.1987 г., сборщики В.П. и Е.Д. Васильевы; P-24564, 17 экз. (13 самок *SL* 48.6–74.7 мм и четыре самца *SL* 45.0–55.5 мм), оз. Кахабери, 23.07.1960 г., сборщик Р.Ф. Эланидзе.

Для сравнительного анализа с целью выяснения уровня морфологической дивергенции щиповок Аджарии от известных видов Закавказья использовали сведения из предшествующих публикаций (Васильева, Васильев, 2012, 2020; Vasil'eva et al., 2020), а также изученные и идентифицированные в настоящей работе пробы *C. derzhavini*.

C. derzhavini: ЗММУ P-24557, самец *SL* 61.3 мм и две самки *SL* 52.7 и 53.2 мм, р. Иори, 21.06.1968 г., сборщик Р.Ф. Эланидзе (полностью депигментированы); P-24558, самец *SL* 61.3 мм и самка *SL* 52.7 мм, Сионское водохранилище, 1960–1967 гг. сборщик Р.Ф. Эланидзе (полностью депигментированы, в плохом состоянии); P-24565, 38 самцов *SL* 48.0–69.0 мм, 36 самок *SL* 51.5–92.0 мм, 2 экз. молоди *SL* 41.0 и 44.0 мм, Тбилисское водохранилище, 18–28.06.1987 г., сборщики В.П. и Е.Д. Васильевы.

Во всех музейных пробах анализировали признаки, обычно используемые для диагностики разных видов рода *Cobitis*: окраску (если она сохранилась), форму нижней губы, чешуи, органа Канестрини у самцов, относительную длину усиков, развитие кожистых килей на хвостовом стебле (Васильева, 1988; Mousavi-Sabet et al., 2011; Frey-

hof et al., 2018; Vasil'eva et al., 2020); измеряли общую (TL) и стандартную (SL) длину тела. При изучении изменчивости окраски руководствовались общей схемой Гамбетты (Gambetta, 1934), включающей четыре полосы пигментации на теле, начиная с $Z1$ (узкая полоса мелких пятен непосредственно под срединным дорсальным рядом крупных пятен) до $Z4$ (средний боковой ряд пятен). При оценке структуры пятен у основания хвостового плавника (C) выделяли два пигментных слоя: поверхностный (на коже) и более глубокий (подкожный) (по: Saitoh, Aizawa, 1987). У большинства взрослых особей подсчитывали число лучей в плавниках, считая два прилежащих к одному птеригофору последних ветвистых луча спинного (D) и анального (A) плавников как $1\frac{1}{2}$ (Kottelat, Freyhof, 2007). Аналогично считали два сближенных последних ветвистых луча (нормально развитый и недоразвитый) в парных плавниках – грудном (P) и брюшном (V).

На взрослых особях из р. Кинтриши и оз. Кахабери изучали изменчивость 26 морфометрических признаков, обычно применяемых в исследованиях по щиповкам (Васильева, 1988; Vasil'eva et al., 2020), у особей из р. Чорохи анализировали лишь отдельные морфометрические характеристики. У всех взрослых самцов оценивали положение окончания пластинки органа Канестрини по отношению к членикам приращенного луча; промеры органа Канестрини получены на отпрепарированных пластинках при краниологических исследованиях.

Краниологические исследования проводили на особях, отловленных в р. Чорохи у с. Эрзе 13.07.1987 г. и в р. Ачкава у с. Худубани 09.07.1987 г., а также из выборки *C. derzhavini*, собранной в Тбилисском водохранилище 19.06.1987 г. По 10 самцов из каждого водоёма фиксировали в поваренной соли и в том же году препарировали в лаборатории после того, как головы рыб ошпаривали кипятком. Для промеров очищенного черепа и костей использовали систему измерений, разработанную ранее (Васильева, 1984; Vasil'eva, Vasil'ev, 2020). Длину основания черепа измеряли от переднего конца сошника до заднего конца основной затылочной кости, а длину различных костей – между наиболее удалёнными их частями. Ширину черепа измеряли на уровне ethmoidalia lateralia, sphenotica и pterotica; измеряли глубину черепа в переднем и заднем отделах, длину теменного отверстия и отверстий на occipitalia lateralia. Схема промеров различных костей была представлена ранее для *C. derzhavini* (Vasil'eva, Vasil'ev, 2020). На основе полученных промеров были рассчитаны 25 краниологических индексов в % длины основания черепа или длины отдельных костей. У всех особей также подсчитывали число плоточных зубов.

Для статистического анализа морфометрических признаков и краниологических характеристик использовали стандартные унивариантные методы; для оценки уровня различия между достоверно различающимися выборками определяли коэффициент различия Майра (CD).

Кариологические характеристики изучали на материалах, собранных в 1987 г. в реках Кинтриши и Чорохи. Из каждого водоёма было изучено по 10 рыб. Всем особям прижизненно вводили ~0.05 мл р-ра колхицина (0.3–0.4%), и через 4 ч клетки переднего отдела почки использовали для хромосомных препаратов, приготовленных по ранее опубликованному методу (Васильев, 1978). Метафазные хромосомы окрашивали 4%-ным раствором Гимзы в фосфатном буфере (рН 6.8). От каждой изученной рыбы анализировали от трёх до пяти метафазных пластинок. Хромосомы классифицировали в соответствии с системами, предложенными Леваном с соавторами (Levan et al., 1964). Фотографии митотических хромосом (в метафазе) сделаны цифровой камерой Leica DFC 295 (“Leica Microsystems”, Германия). Формулы кариотипов были представлены ранее (Васильев, 1995).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Внешняя морфология и особенности окраски тела щиповок Аджарии

Описание особей из типовой серии C. satunini. Типовая серия представлена тремя крупными половозрелыми самками, характеризующимися следующим набором признаков. D II 7 (у голотипа) – $7\frac{1}{2}$, A II $5\frac{1}{2}$, P I $7-7\frac{1}{2}$, V I $5\frac{1}{2}-6$, C I 12 (у голотипа) – 14 I. Тело удлинённое, умеренно сжатое с боков, невысокое; наибольшая высота тела перед спинным плавником меньше длины хвостового стебля; толщина тела над основанием брюшных плавников чуть больше наименьшей высоты тела (табл. 1). Спинной плавник начинается несколько впереди основания брюшных плавников; хвостовой стебель относительно удлинённый, его длина более 75% длины головы; стебель сильно сжат с боков, высокий, высота хвостового стебля больше половины его длины; кожистые гребни более или менее развиты близ основания хвостового плавника у голотипа (рис. 1а) и мелкого паратипа, но практически не выражены у крупного паратипа (рис. 1б).

Голова относительно короткая (около 20% SL), сжата с боков; глаза небольшие, расположены в верхней части головы; межглазничное пространство узкое, выпуклое. Рыло относительно короткое (у паратипов менее 40% длины головы), передняя часть рыла срезана почти вертикальной площадкой у голотипа и отклоняющейся книзу назад у паратипов (рис. 1, 2). Суборбитальный шип двуветвистый, слабо изогнутый, его перед-

Таблица 1. Морфометрическая характеристика щиповок рода *Cobitis* из водоёмов Аджарии

Признак	Низовье р. Кинтриши, сборы К.А. Сатунина			Р. Кинтриши у с. Хуцубани		Оз. Кахабери	
	Голотип	Самки (n = 5)	Самцы (n = 5)	Самки (n = 9)	Самцы (n = 15)	Самки (n = 13)	Самцы (n = 4)
<i>TL</i> , мм	86.7	59.0–98.0 83.3	42.0–71.0 60.5	60.2–92.7 80.3	59.5–70.0 65.6 ± 0.70	57.5–86.0 73.8 ± 2.83	53.0–65.5 59.1
<i>SL</i> , мм	74.5	50.3–84.3 71.6	37.0–59.0 51.9	51.5–80.3 68.8	50.2–60.0 55.8 ± 0.68	48.6–74.7 63.4 ± 2.52	45.0–55.5 50.2
В % <i>SL</i>							
<i>aD</i>	51.0	49.8–51.1 50.7	49.5–53.2 51.3	49.6–52.9 51.3	48.8–52.2 50.9 ± 0.25	48.3–54.9 50.8 ± 0.52	49.2–51.0 50.0
<i>pD</i>	39.9	36.9–39.4 38.6	37.8–42.8 40.5	37.1–41.7 39.7	36.3–41.4 38.9 ± 0.36	36.9–42.0 39.4 ± 0.44	39.5–40.4 39.9
<i>aV</i>	52.8	52.1–53.9 52.8	51.2–55.7 53.0	49.1–52.2 50.9	49.1–53.9 51.5 ± 0.30	48.5–54.0 51.1 ± 0.46	51.6–53.0 52.5
<i>aA</i>	78.1	77.7–78.9 78.2	75.3–77.5 76.5	73.2–78.2 75.7	72.4–77.3 74.8 ± 0.38	73.2–79.8 76.3 ± 0.59	74.0–77.0 75.9
<i>lpc</i>	16.1	14.7–16.1 15.5	15.3–16.5 16.0	14.8–17.7 15.9	14.9–18.3 16.2 ± 0.20	13.9–17.7 15.9 ± 0.33	15.2–17.1 15.7
<i>H</i>	14.0	11.6–14.3 13.5	13.2–15.3 13.7	13.7–19.2 16.6	14.5–17.0 15.5 ± 0.19	11.9–15.3 13.2 ± 0.30	13.5–13.9 13.6
<i>h</i>	9.4	8.0–9.4 8.7	8.4–11.9 10.2	8.6–10.0 9.4	8.9–10.8 9.9 ± 0.13	7.7–9.1 8.3 ± 0.18	8.9–9.4 9.1
<i>P–V</i>	34.0	32.5–34.8 33.6	30.3–34.5 32.4	28.7–34.2 31.9	30.5–33.9 31.8 ± 0.30	25.4–33.1 30.8 ± 0.57	28.9–31.0 30.1
<i>lP</i>	15.4	14.0–15.6 15.1	13.2–22.0 18.8	11.8–14.0 13.2	16.1–21.0 19.3 ± 0.33	12.3–16.4 14.1 ± 0.32	18.5–22.2 19.8
<i>lV</i>	13.3	11.7–13.3 12.6	11.1–15.8 13.8	11.0–13.3 12.2	12.6–14.8 13.7 ± 0.21	11.0–14.1 12.7 ± 0.27	14.4–15.7 15.1
<i>lD</i>	11.5	9.9–11.7 10.8	10.2–10.7 10.4	10.0–12.0 11.2	10.3–12.9 11.5 ± 0.21	8.5–12.6 10.4 ± 0.29	10.4–13.0 11.2
<i>lA</i>	7.1	7.1–7.6 7.3	6.5–8.3 7.8	7.5–9.5 8.4	7.2–9.8 9.0 ± 0.18	6.3–9.5 7.8 ± 0.23	9.0–10.7 9.6
<i>hD</i>	12.9	12.8–13.9 13.1	14.8–18.0 16.5	12.2–16.2 14.4	12.8–19.1 15.9 ± 0.42	11.9–14.8 13.5 ± 0.25	15.0–15.9 15.1
<i>hA</i>	9.4	9.4–11.6 10.6	10.2–14.1 11.8	11.0–12.6 11.5	10.4–14.2 12.2 ± 0.36	8.4–12.1 10.9 ± 0.26	11.8–14.3 13.1
<i>w</i>	9.8	8.1–9.9 9.4	7.7–11.2 9.5	7.6–11.2 9.5	7.1–10.2 8.2 ± 0.25	6.4–10.6 7.6 ± 0.33	7.1–8.1 7.4
<i>wm</i>	9.5	7.5–9.6 8.9	7.5–10.5 9.0				
<i>c</i>	20.1	19.0–20.6 20.0	20.0–21.6 20.6	17.7–19.2 18.6	17.4–23.3 20.2 ± 0.36	14.1–22.6 19.3 ± 0.61	20.1–21.3 20.8

Таблица 1. Окончание

Признак	Низовье р. Кинтриши, сборы К.А. Сатунина			Р. Кинтриши у с. Хуцубани		Оз. Кахабери	
	Голотип	Самки (<i>n</i> = 5)	Самцы (<i>n</i> = 5)	Самки (<i>n</i> = 9)	Самцы (<i>n</i> = 15)	Самки (<i>n</i> = 13)	Самцы (<i>n</i> = 4)
	В % с						
<i>ao</i>	44.0	35.9–44.0 39.3	35.0–45.2 40.9	33.1–45.2 40.0	27.7–43.0 36.2 ± 1.07	34.7–54.7 42.1 ± 1.58	38.1–43.3 40.6
<i>o</i>	14.7	12.9–19.6 15.6	11.8–23.8 18.3	15.9–22.2 19.6	17.1–25.5 20.4 ± 0.71	15.2–23.2 18.3 ± 0.68	17.8–22.5 20.2
<i>po</i>	55.3	51.7–58.8 55.1	50.0–56.4 54.5	48.0–57.5 54.9	39.3–60.8 53.5 ± 1.41	48.5–64.2 54.8 ± 1.30	52.5–57.1 54.3
<i>IB₁</i>	9.3	8.7–11.8 10.1	10.0–15.9 12.7	5.4–9.1 7.1	4.5–8.8 7.2 ± 0.30	7.0–12.6 10.1 ± 0.39	11.0–17.1 13.3
<i>IB₃</i>	20.0	14.8–20.0 18.2	16.4–21.4 19.1	8.1–17.9 11.5	6.3–12.2 9.5 ± 0.41	9.2–30.5 17.6 ± 1.40	18.6–19.8 19.1
<i>hc</i>	54.7	47.1–55.0 52.7	46.3–61.1 54.6	52.7–62.1 58.0	46.7–65.4 55.5 ± 1.24	44.7–70.5 55.2 ± 2.02	50.9–56.0 53.9
<i>io</i>	15.3	11.4–17.7 14.1	7.3–18.9 14.4	12.9–20.3 16.0	14.5–21.6 16.8 ± 0.62	9.9–21.1 13.6 ± 0.74	12.4–18.7 14.6
<i>lpc</i>	80.1	72.4–81.6 77.6	75.0–81.7 77.8	77.9–97.9 85.8	64.1–90.9 80.7 ± 1.72	67.2–105.3 83.6 ± 3.14	73.2–80.5 75.9
<i>IP/P–V, %</i>	45.3	32.5–47.0 43.0	43.6–67.7 58.0	38.1–48.7 41.5	51.1–67.9 60.6 ± 1.24	38.8–51.0 45.8 ± 1.10	61.9–71.5 65.8

Примечание. *TL, SL* – общая и стандартная длина; *aD, pD, aV* и *aA* – антедорсальное, постдорсальное, антевентральное и антеанальное расстояния; *lpc* – длина хвостового стебля, *H* – наибольшая высота тела перед спинным плавником, *h* – высота хвостового стебля, *P–V* – пектовентральное расстояние; *IP, IV* – длина грудного и брюшного плавников; *ID, IA* – длина основания спинного и анального плавников; *hD, hA* – высота спинного и анального плавников; *w, wm* – толщина тела на уровне соответственно спинного плавника и основания брюшных плавников; *c* – длина головы, *ao* – длина рыла, *o* – горизонтальный диаметр глаза, *po* – заглазничное расстояние, *IB₁* – длина усиков 1-й пары, *IB₃* – длина мандибулярных усиков (3-я пара), *hc* – высота головы на уровне середины глаза, *io* – межглазничное расстояние. Над чертой – пределы изменчивости, под чертой – среднее значение и его ошибка, *n* – число исследованных особей, экз.

няя ветвь заметно короче задней, достигающей почти до середины глаза. Рот маленький, нижний, нижняя губа двулопастная, с короткими складчатыми ментальными долями (рис. 3); три пары относительно коротких усиков: роstralные, максиллярные и мандибулярные; мандибулярные усики у голотипа не доходят до переднего края глаза, у паратипов заходят за него. Хвостовой плавник усечённый, с закруглёнными верхним и нижним краями. Тело покрыто мелкой чешуёй; чешуи у основания спинного плавника более или менее округлые с небольшой фокальной зоной (её диаметр составляет ~20–30% наибольшего диаметра чешуи), несколько смещённой от центра, и большим числом поперечных борозд (рис. 4). Морфометрические признаки голотипа и экземпляров из сборов Сатунина, включающих типовую серию, представлены в табл. 1.

У хранящихся в 75%-ном этаноле голотипа и паратипов общий фон тела бежевый с тёмными коричневыми пятнами, образующими характерные полосы пигментации – зоны Гамбетты. Мелкие крапинки первой зоны разбросаны между пятнами середины спины и опускаются чуть ниже, тянутся до самого начала хвостового плавника. Вторая зона представлена некрупными пятнами, преимущественно прямоугольной формы в передней части тела (до спинного плавника) и более короткими пятнами неправильной формы, продолжающимися до начала хвостового плавника. Мелкие крапинки третьей зоны периодически сгущаются, образуя неправильные пятна; ширина зоны уменьшается в каудальном направлении, она выражена не далее начала анального плавника. Пятна четвёртой зоны вдоль линии бока самые крупные, заметно крупнее глаза, их 16 у голотипа и 14 и 16 у паратипов. Вдоль средней линии спины

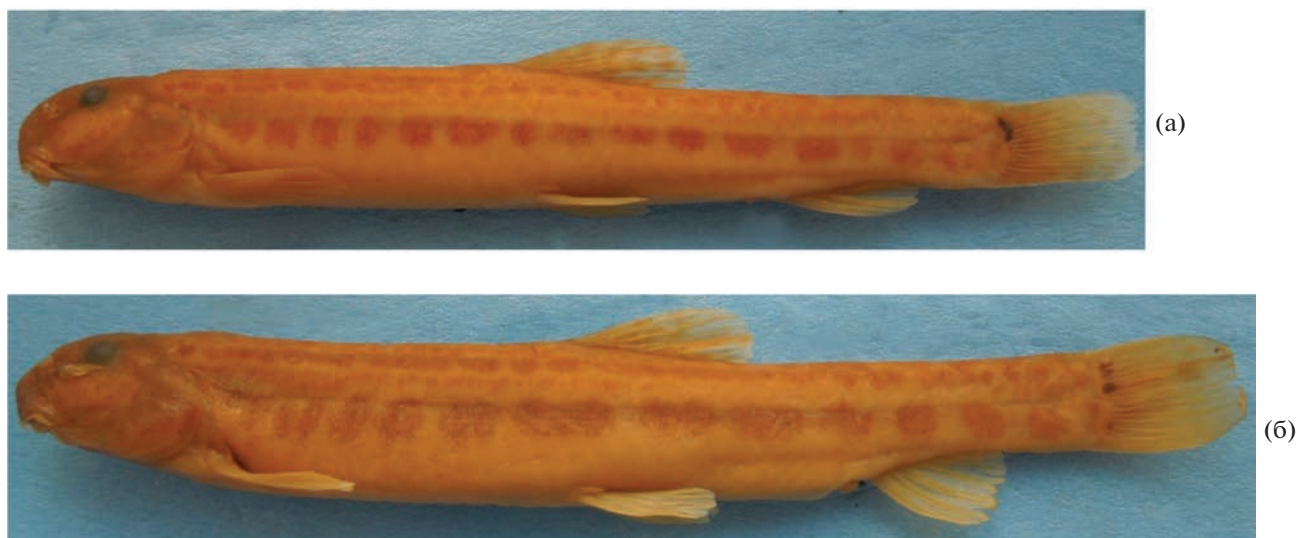


Рис. 1. *Cobitis satunini*, внешний вид: а – голотип, самка SL 74.5 мм, ЗММУ Р-2852; б – паратип, самка SL 84.3 мм, ЗММУ Р-2313.

(у голотипа и одного из паратипов) 19–20 крупных пятен. У основания хвостового плавника в верхней части на коже продолговатое чёрное пятно, у крупного паратипа помимо верхнего тёмно-коричневого пятна имеется небольшое тёмно-коричневое пятнышко в нижней части основания (рис. 1б). На голове разбросаны мелкие пятнышки; сгущаясь, они образуют тёмные полосы от конца рыла через глаз, вдоль нижнего края щеки и на жаберной крышке. Мелкие пятнышки разбросаны вдоль лучей плавников.

Гладков (1935) отнёс к *C. t. satunini* все экземпляры из коллекции ЗММУ из сборов К.А. Сатунина из рек Кинтриши и Дечва (номера указаны в списке изученного материала в рубрике “Материал и методика”), а также экземпляр Р-2277 из сборов Сатунина из р. Акстафа (правый приток Куры), который мы переопределили как *C. saniae* (Васильева, Васильев, 2020). На этом смешанном материале были рассчитаны приведённые в публикации Гладкова (1935) морфометрические характеристики, которые далее поэтому не рассматриваем: длина головы, высота головы, наибольшая и наименьшая высоты тела и длина хвостового стебля. Проверка диагностических признаков на сохранившемся в ЗММУ материале, изученном Гладковым (кроме деформированной пробы из р. Дечва, Р-2263), показала, что у 4 экз. из 10 толщина тела над основанием брюшных плавников меньше наименьшей высоты тела: самец Р-2851; самка, крупный самец и неполовозрелый экземпляр из пробы Р-2264. Более или менее срезанное на конце рыло имеют 9 из 10 экз., у крупной самки из пробы Р-2851 рыло тупое, но постепенно понижающееся.

Изменчивость внешних морфологических признаков и окраски у щиповок из р. Кинтриши изучена на всех материалах из сборов К.А. Сатунина в низовье реки и в выборке, собранной нами в 1987 г. у с. Хуцубани. Как следует из табл. 1, все изученные особи в целом сходны по морфометрическим характеристикам, хотя у рыб из выборки у с. Хуцубани несколько меньше средние значения антеанального расстояния (aA), длины усиков 1-й пары (IB_1) и мандибулярных (3-я пара) усиков (IB_3) и больше – наибольшей высоты тела перед спинным плавником (H), длины основания анального плавника (IA) и горизонтального диаметра глаза (o). Все эти различия, статистическая оценка которых невозможна из-за того, что репрезентативной является только выборка самцов из сборов у с. Хуцубани, очень несущественны на фоне индивидуальной изменчивости. Следует отметить хорошо выраженный половой диморфизм по длине парных плавников и высоте спинного плавника, параметры которых у самцов существенно больше (рис. 5). Среди взрослых самок у большинства (57.1%) толщина тела над основанием брюшных плавников больше наименьшей высоты тела, реже (28.6%) они примерно одинаковы, а у всех самцов толщина тела над основанием брюшных плавников меньше наименьшей высоты тела. Рыло у взрослых самок тупое, но чаще (66.7%) постепенно понижающееся (рис. 2б, 5б), а не срезанное (рис. 2в, 5а); среди самцов особи со срезанным рылом встречаются редко (13.3%). Ветвистых лучей в спинном плавнике $6\frac{1}{2}$ – $8\frac{1}{2}$, преимущественно $7\frac{1}{2}$ (79.3%); в анальном обычно $5\frac{1}{2}$, у одной особи – $4\frac{1}{2}$ (3.5%); в грудном плавнике – 6 – $8\frac{1}{2}$, преимущественно $7\frac{1}{2}$ (62.1%); в брюш-



Рис. 2. Щиповки из р. Кинтриши (самки), голова, вид сбоку: а – паратип *Cobitis satunini* SL 84.3 мм, ЗММУ Р-2313; б – SL 78.0 мм, ЗММУ Р-24563; в – SL 69.0 мм, ЗММУ Р-24563.

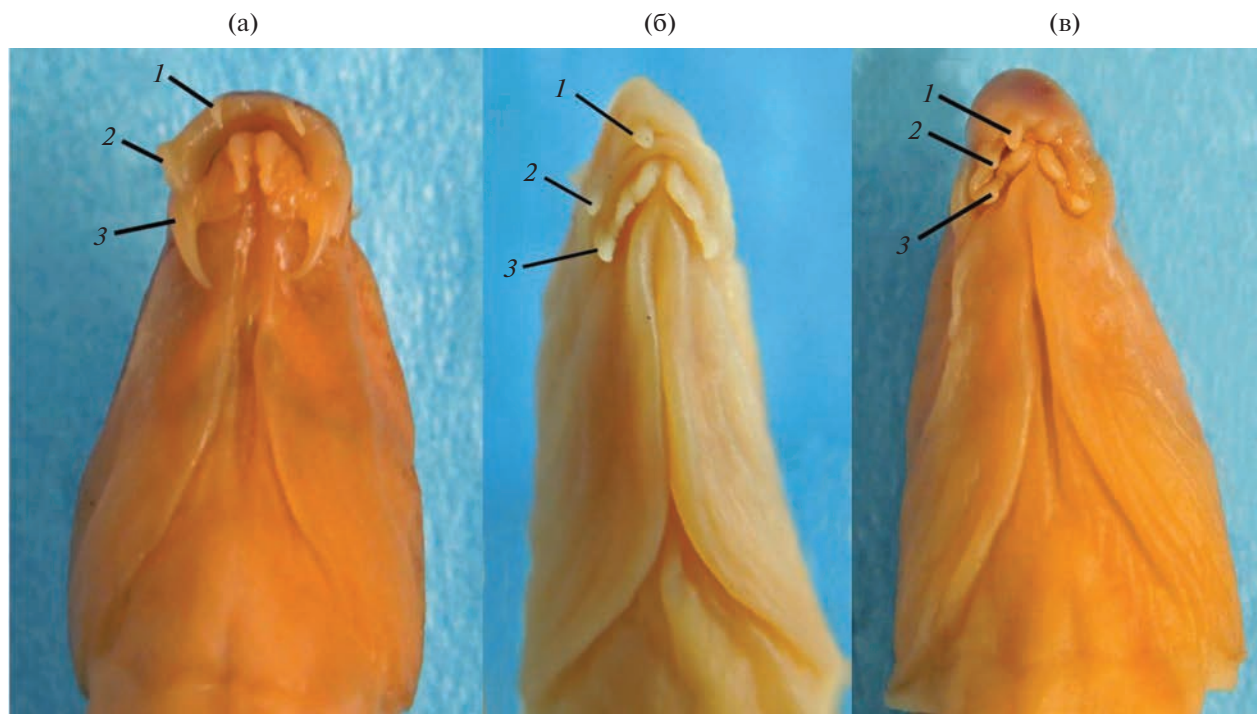


Рис. 3. Щиповки из р. Кинтриши (самки), голова, вид снизу: а — голотип *Cobitis satunini* SL 74.5 мм, ЗММУ Р-2852; б, в — ЗММУ Р-24563 SL 71.0 и 78.0 мм. Усики: 1 — рostrальные, 2 — maxиллярные, 3 — мандибулярные.

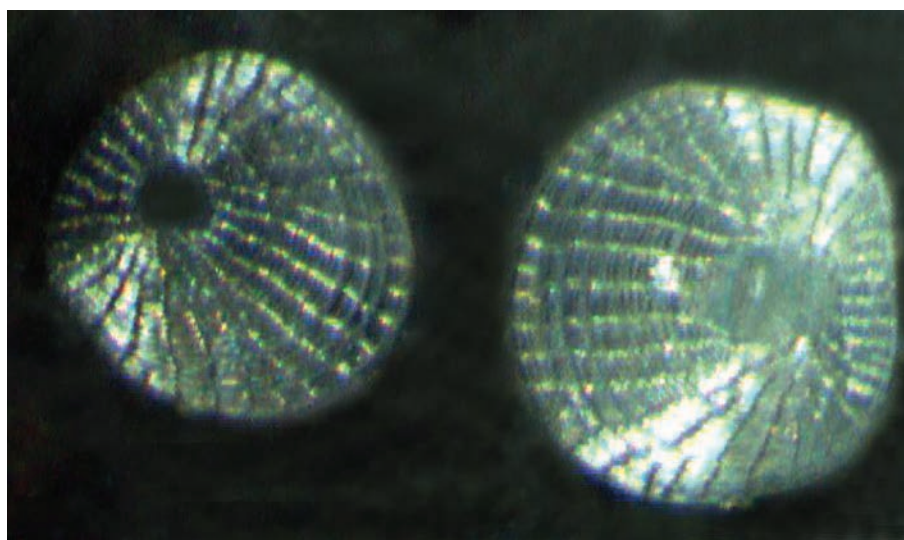


Рис. 4. Чешуя паратипа *Cobitis satunini*, самка SL 84.3 мм, ЗММУ Р-2313.

ном — $5\frac{1}{2}$ –6, как правило, $5\frac{1}{2}$ (89.7%); в хвостовом — 12–14, обычно 14 (86.2%). У всех крупных особей начало спинного плавника чуть впереди основания брюшных плавников, чешуя более или менее округлой формы со слабо смещённой маленькой фокальной зоной. В верхней части основания хвостового плавника хорошо выражено продолговатое чёрное пятно, в нижней части редкие ко-

ричевые пигментные пятнышки заметны у 9 из 37 (24.3%) мелких особей с сохранившейся пигментацией; изредка (20.8%) такие пятнышки наблюдаются и у взрослых особей. Вдоль середины бока (четвёртая зона Гамбетты) у мелких особей 12–17 пятен, у крупных самцов и самок — 12–21, чаще 16 (21.1%) или 17 (26.3%). Вдоль середины спины у взрослых особей от 13 до 24 пятен, обыч-

но 16–20 (75%). Среди рыб с сохранившейся пигментацией третья зона Гамбетты у отдельных крупных самок (рис. 5б) и многих самцов (38.1%) широкая и доходит до основания хвостового плавника, у остальных рыб тянется до середины или до конца спинного плавника (28.6%) или доходит до начала анального плавника (33.3%). Орган Канестрины у крупных самцов $TL \geq 55$ мм из р. Кинтриши у с. Хуцубани, как и у самцов из сборов Сатунина, большой, широкий, топоробразной формы (рис. 6); ширина пластинки составляет около половины её длины (48.6–54.6%); нижний край пластинки левого плавника доходит до конца третьего–конца шестого члеников причленённого к пластинке луча, чаще (61.5%) до конца четвёртого членика и далее; пластинка на правом плавнике доходит до конца четвёртого–половины седьмого члеников.

В отличие от щиповок из сборов Сатунина, взрослые особи из р. Кинтриши у с. Хуцубани характеризуются заметной редукцией усиков, которые у них никогда не достигают уровня переднего края глаза (рис. 2в, 3в, 5), а нередко вообще зачаточные (рис. 2б), при этом у некоторых рыб также недоразвита и нижняя губа (рис. 3б). По всей видимости, эта особенность изученной выборки обусловлена условиями обитания. Ранее мы уже отмечали, что, например, у щиповок *S. aurata* самые короткоусые особи встречаются в местах с быстрым течением и каменистым дном (Васильева, Васильев, 1988).

Щиповки оз. Кахабери по пропорциям тела очень сходны со щиповками р. Кинтриши, отличаясь от них лишь несколько меньшей средней толщиной тела; средние значения таких признаков, как aA , H , lB_1 , lB_3 , а также высота хвостового стебля (h), близки к таковым для выборки из сборов Сатунина, а по признакам lA , o – для выборки из р. Кинтриши у с. Хуцубани (табл. 1). У них также хорошо выражен половой диморфизм по длине парных плавников и высоте спинного плавника. У всех самцов и большей части самок (69.2%) тупое рыло постепенно понижается и только у четырёх самок оно более или менее срезано на конце с вертикальной (1 экз.) или наклонной назад площадкой. Толщина тела на уровне основания брюшных плавников у всех самцов и значительной части самок (46.2%) меньше наименьшей высоты тела, у части самок оба параметра примерно одинаковы, а у остальных (30.8%) толщина тела больше его наименьшей высоты. В спинном плавнике у изученных экземпляров $7\frac{1}{2}$ ветвистых лучей; в анальном – обычно $5\frac{1}{2}$, у одной особи $4\frac{1}{2}$ (5.9%); в грудном плавнике – $6\frac{1}{2}$ или $7\frac{1}{2}$ (88.2%); в брюшном – $5\frac{1}{2}$; в хвостовом – 12–14, обычно 14 (82.4%) ветвистых лучей. Вдоль середины бока 13–20, чаще 16 или 17 (по 23.5%) крупных пятен; вдоль середины спины 14–18 пятен; третья зона Гамбетты у большей части рыб с сохранившейся

пигментацией доходит лишь до начала или середины анального плавника (57.1%), у остальных достигает основания хвостового плавника; мелкие разрозненные пятнышки в нижней части основания хвостового плавника встречаются у единичных особей (11.8%). Пластинка органа Канестрины левого плавника доходит до конца четвёртого–конца пятого члеников причленённого луча, чаще (50.0%) до половины пятого членика; на правом плавнике – до конца четвёртого–половины шестого члеников, чаще до половины шестого (50.0%). По остальным характеристикам щиповки из оз. Кахабери полностью сходны со щиповками р. Кинтриши.

Щиповки р. Чорохи по всем внешним характеристикам и окраске существенно не отличаются от других изученных щиповок Аджарии (рис. 5). У всех самцов и мелких самок толщина тела на уровне основания брюшных плавников меньше наименьшей высоты тела, у трёх крупных самок – больше. Рыло у всех относительно крупных рыб тупое, постепенно понижающееся, не срезанное (рис. 5д). Усики короткие, мандибулярные не доходят до уровня переднего края глаза. В спинном плавнике $7\frac{1}{2}$ ветвистых лучей, в анальном – $5\frac{1}{2}$; в грудном плавнике – $6\frac{1}{2}$ – $8\frac{1}{2}$, у 8 из 11 изученных рыб – $7\frac{1}{2}$; в брюшном плавнике – $5\frac{1}{2}$; в хвостовом – у одной особи 16, у остальных (90.9%) – 14 ветвистых лучей.

Вдоль середины бока у молоди SL 25–44 мм 12–19, чаще 12 (26.9%) пятен, у крупных особей – 13–18, чаще 18 (33.3%); вдоль середины спины у молоди 12–20 пятен, чаще 15 (30.0%), у взрослых – 13–18, чаще 15 (40.0%). Третья зона Гамбетты у половины всей молоди, сохранившей окраску, достигает основания хвостового плавника, у остальных особей доходит до начала анального плавника (41.7%) или только до начала или середины спинного; у взрослых особей третья зона чаще (55.5%) доходит не далее начала анального плавника; мелкие пятнышки в нижней части основания хвостового плавника обнаружены у единичных особей как среди молоди (13.8%), так и среди взрослых рыб (18.2%), у последних они более сконцентрированы (рис. 5д).

Пластинка органа Канестрины у одного самца SL 45.4 мм достигает лишь до конца первого членика причленённого луча на левом плавнике и конца второго членика – на правом; у остальных четырёх самцов из той же пробы Р-24559 слева доходит до конца четвёртого–половины шестого члеников, справа – до конца третьего–конца четвёртого. У пойманных вместе с ними, но использованных для краниологического анализа самцов пластинка левого плавника достигает конца второго–одной трети пятого члеников, у половины особей – до конца третьего членика и далее; пластинка правого плавника – до середины второго–

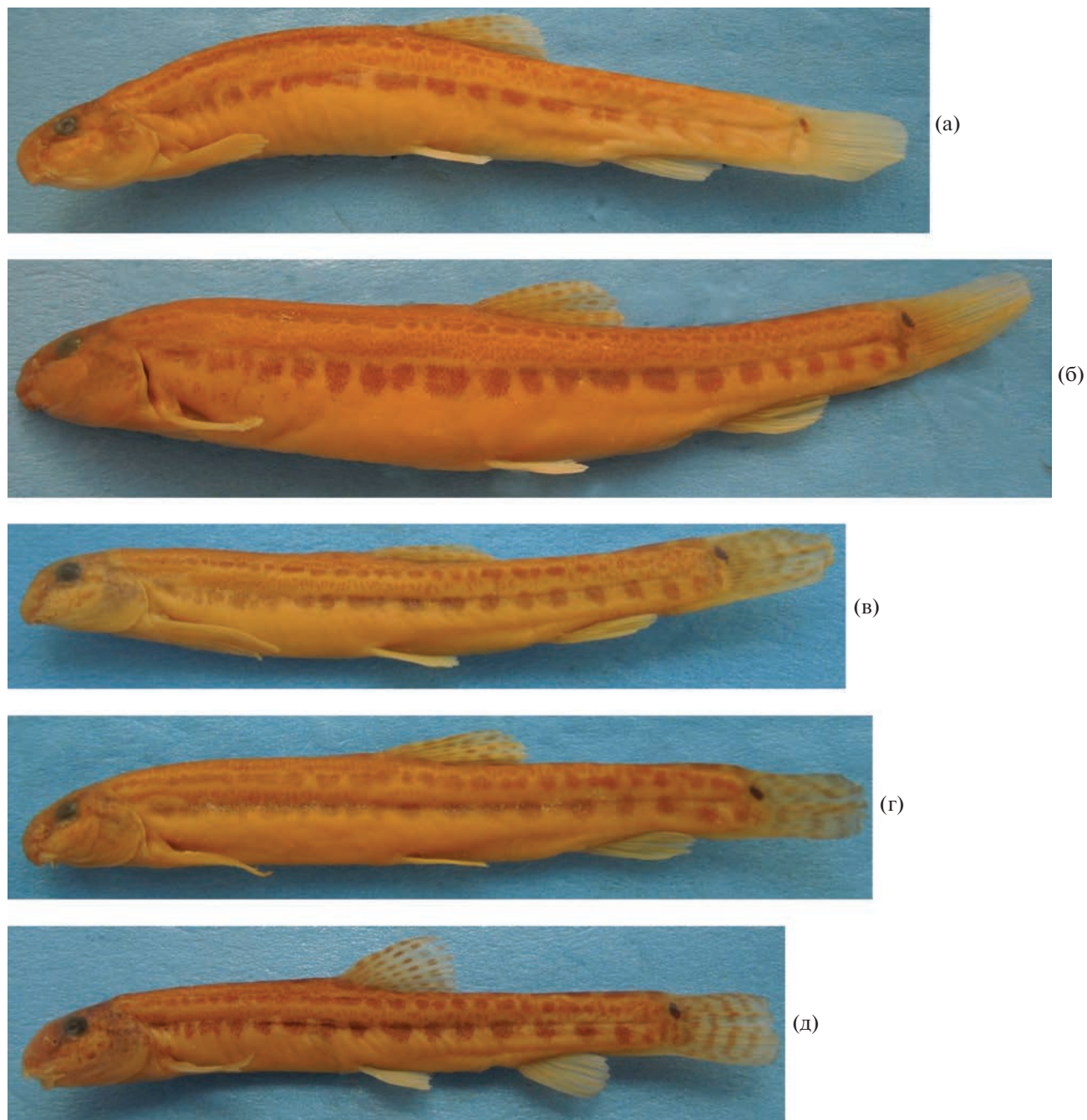


Рис. 5. Щиповки рода *Cobitis* из водоёмов Аджарии, внешний вид: а–г – р. Кинтриши, ЗММУ Р-24563: а, б – самки *SL* 69.0 и 78.0 мм; в, г – самцы *SL* 54.5 и 57.0 мм; д – р. Чорохи, ЗММУ Р-24559, самец *SL* 51.1 мм.

одной трети пятого члеников, у половины особей – до конца третьего членика и далее. У особей из р. Ачкава пластинка с левой стороны достигает конца третьего–конца пятого, с правой стороны – середины четвёртого–конца пятого члеников, у 60% особей и слева и справа – до конца четвёртого членика и далее. В целом сопоставление особенностей строения пластинки органа у взрослых рыб разных размеров, а также у молоди свидетельствует об изменении его формы в процессе

развития: у крупных рыб пластинка органа относительно шире, и наружная часть, где причленяется плавниковый луч, удлинена (табл. 2). Тем не менее общая форма органа Канестрины сохраняет свою видоспецифичность: у аджарских щиповок, как и у *C. taenia*, *C. saniae* и *C. derzhavini*, пластинка органа широкая, топоробразной формы, что отличает их от ряда других известных видов рода (Васильева, 1988, 2004).

Согласно приведённым выше описаниям, щиповки из разных водоёмов Аджарии в целом однородны по своим внешним морфологическим признакам и окраске тела; межпопуляционная изменчивость в сравнении с индивидуальной внутрипопуляционной изменчивостью невелика. Одновременно популяции Аджарии существенно отличаются от ранее изученных из водоёмов Закавказья *C. saniae*, *C. amphilekta* и *C. derzhavini* (Васильева, Васильев, 2012, 2020; Vasil'eva et al., 2020) по совокупности следующих характеристик.

1. У всех аджарских щиповок у основания хвостового плавника имеется чёткое чёрное узкое пятно в верхнем (кожном) слое верхней части основания хвостового плавника, отсутствующее у *C. derzhavini*.

2. Чешуи у основания спинного плавника у аджарских щиповок более или менее округлые с небольшой фокальной зоной (её диаметр составляет ~0.2–0.3 наибольшего диаметра чешуи), несколько смещённой от центра, тогда как у взрослых особей *C. saniae* чешуи овальные с сильно смещённой к внутренней стороне, обычно точечной фокальной зоной, диаметр которой составляет 0.08–0.09 диаметра чешуи и менее; у *C. derzhavini* удлинённые чешуи со смещённой фокальной зоной с диаметром от 0.15 диаметра чешуи и менее, а у *C. amphilekta* диаметр фокальной зоны составляет не менее 0.3 диаметра чешуи.

3. Кожистые кили на хвостовом стебле обычно хорошо развиты у основания хвостового плавника у аджарских щиповок (как у *C. saniae* и *C. amphilekta*), но практически не выражены у *C. derzhavini*.

4. Пятна четвёртой зоны пигментации (вдоль середины бока) у аджарских щиповок крупные –

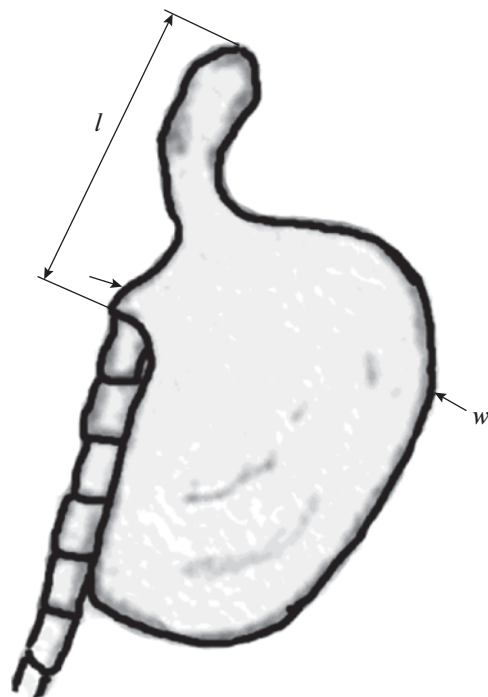


Рис. 6. Орган Канестрини самца щиповки рода *Cobitis* из р. Кинтриши, ЗММУ Р-24563: *l* – длина наружной стороны, *w* – ширина пластинки.

больше горизонтального диаметра глаза (как у *C. amphilekta* и у большинства особей *C. saniae*), а у *C. derzhavini* пятна мелкие, равны или меньше диаметра глаза.

5. Пластинка органа Канестрини у взрослых аджарских щиповок, как правило, доходит до

Таблица 2. Параметры органа Канестрини в разных выборках самцов щиповок рода *Cobitis*, в % длины всей пластинки органа Канестрини

Признак	Щиповки Аджарии		<i>C. saniae</i>		<i>C. derzhavini</i>
	Река Ачкава (<i>n</i> = 10)	Река Чорохи (<i>n</i> = 10)	Кызылагачский залив (<i>n</i> = 18)	Река Алвады (<i>n</i> = 10)	Мингечаурское водохранилище (<i>n</i> = 10)
<i>TL</i> , мм	$\frac{60.0-74.0}{69.8}$	$\frac{54.0-65.0}{59.1}$	$\frac{46.0-62.0}{56.3 \pm 0.98}$	$\frac{46.0-69.0}{61.0}$	$\frac{67.0-76.0}{72.4 \pm 1.12}$
<i>wCanl</i>	$\frac{48.8-59.9}{53.6 \pm 1.06}$	$\frac{39.7-48.0}{43.9 \pm 1.03}$	$\frac{31.4-47.6}{40.9 \pm 1.08}$	$\frac{41.7-55.4}{48.8}$	$\frac{41.8-54.1}{44.9 \pm 1.27}$
<i>wCanr</i>	$\frac{46.1-57.9}{53.1 \pm 1.16}$	$\frac{39.1-45.8}{43.1 \pm 0.94}$			
<i>lCanl</i>	$\frac{35.5-62.1}{45.1 \pm 2.77}$	$\frac{28.4-41.3}{36.3 \pm 1.05}$	$\frac{8.1-52.4^*}{34.5 \pm 2.89}$	$\frac{12.5-49.6}{38.8}$	$\frac{24.6-49.5}{35.6 \pm 2.28}$
<i>lCanr</i>	$\frac{28.6-53.5}{43.1 \pm 1.95}$	$\frac{29.9-47.2}{36.7 \pm 1.84}$			

Примечание. *wCanl*, *wCanr* – ширина пластинки левого и правого плавников; *lCanl*, *lCanr* – длина наружной стороны органа соответственно для левого и правого плавника; * *n* < 18, ост. обозначения см. в табл. 1.

Таблица 3. Морфометрические признаки, дифференцирующие щиповок Аджарии от закавказских видов *Cobitis saniae* и *C. derzhavini*

Признак	<i>C. saniae</i> *					<i>C. derzhavini</i> **			
	Кызылагачский залив	Река Алвады		Река Виляшчай		Река Кара-су		Мингечаурское водохранилище	
	Самцы (n = 15)	Самцы (n = 7)	Самки (n = 4)	Самцы (n = 3)	Самки (n = 4)	Самцы (n = 10)	Самки (n = 7)	Самцы (n = 15)	Самки (n = 7)
<i>SL</i> , мм	42.2–55.0 47.8 ± 0.91	48.0–53.2 50.3	37.0–68.0 59.6	35.7–42.0 39.2	41.2–49.0 45.6	40.9–54.0 47.6 ± 4.05	41.0–63.5 52.4	52.0–67.0 61.1 ± 4.45	52.0–86.3 78.3
<i>aD/SL</i>	51.0–54.9 52.8 ± 0.34	47.4–52.1 50.0	50.4–53.1 52.4	49.0–50.8 50.1	50.0–55.7 53.1	50.4–55.9 53.3 ± 1.58	51.9–58.3 53.9	50.3–55.6 53.6 ± 1.42	51.2–55.8 53.6
<i>aV/SL</i>	51.9–57.3 54.7 ± 0.43	53.2–54.7 53.8	48.5–56.8 53.3	52.8–56.4 54.8	49.4–53.9 51.7	50.9–57.7 53.9 ± 1.90	52.4–58.5 55.1	51.2–57.9 54.6 ± 1.72	51.5–56.7 54.4
<i>lpc/SL</i>	12.6–16.3 14.3 ± 0.29	12.5–15.3 14.1	13.0–15.2 14.3	14.0–14.3 14.2	12.6–14.3 13.6	9.9–14.1 12.2 ± 1.04	10.0–12.8 11.7	10.0–15.9 12.8 ± 1.55	11.0–14.8 13.1
<i>lpc/c</i>	57.2–78.4 66.7 ± 1.79	59.0–75.0 67.6	60.8–74.2 68.1	67.3–69.1 68.2	58.3–73.0 64.4	46.9–71.9 60.8 ± 2.05	48.3–68.1 59.6	45.3–72.3 58.9 ± 1.84	54.7–75.5 65.6 ± 1.34
<i>hc/c</i>	45.8–53.9 49.9 ± 0.80	49.1–53.1 50.8	50.7–53.2 51.5	35.7–42.0 39.2	41.2–49.0 45.6	53.0–61.6 57.8 ± 2.33	52.4–61.1 56.5	51.8–61.1 55.6 ± 2.62	50.3–59.5 55.3

Примечание. По: *Васильева, Васильев, 2020; **Vasil'eva et al., 2020. Обозначения признаков см. в табл. 1.

конца третьего членика причленённого луча и далее (вплоть до середины шестого), обычно до конца четвёртого и далее; тогда как у *C. derzhavini* даже у взрослых особей орган Канестрини маленький, и его пластинка не достигает третьей четверти третьего членика луча, у *C. amphilekta* обычно не достигает конца третьего членика; у большинства крупных самцов $TL \geq 58$ мм *C. saniae* пластинка органа достигает конца третьего членика прикрепленного луча и далее, вплоть до конца пятого членика.

6. По пропорциям тела наибольшие различия наблюдаются по длине хвостового стебля (*lpc*): в разных выборках аджарских щиповок длина хвостового стебля в % *SL* варьирует от 13.9 до 18.3, средние выборочные значения изменяются в диапазоне от 15.5 до 16.2% (табл. 1), как и у *C. amphilekta* с диапазоном изменчивости признака 13.9–18.2% и изменчивостью средних значений 15.7–16.3%. В то же время в разных выборках *C. saniae* эти показатели составляют соответственно 12.6–16.3 и 13.6–14.3%, а в выборках *C. derzhavini* – 9.9–14.8 и 11.7–13.1% (табл. 3). Диапазоны изменчивости признака в разных выборках аджарских щиповок и *C. saniae* и *C. derzhavini* часто не перекрываются: у аджарских щиповок (как и у *C. amphilekta*) *lpc*, как правило, >15% *SL*, а у *C. saniae* и *C. derzhavini*, как правило, <15% *SL*. Длина хвостового стебля в % длины головы также может служить диагностическим признаком: у аджарских щиповок (как и у *C. amphilekta*) *lpc*, как правило, превышает 70% длины головы, а у *C. sa-*

niae и *C. derzhavini* – обычно меньше 70% (табл. 1, 3).

По относительной высоте головы аджарские щиповки отличаются от *C. saniae* и *C. amphilekta*: у аджарских щиповок высота головы на уровне глаза обычно заметно превышает половину длины головы, а у большинства особей *C. saniae* и *C. amphilekta* – не более половины длины головы. От *C. derzhavini* аджарские щиповки отличаются меньшими значениями антедорсального и анте-вентрального расстояний, различия эти невелики, но довольно стабильны (табл. 1, 3).

Краниологические характеристики щиповок Аджарии

Ранее мы представили иллюстрацию формы костей черепа (со схемой промеров) для *C. derzhavini* (Vasil'eva, Vasil'ev, 2020). Щиповки водоёмов Аджарии не обнаруживают принципиальных отличий в форме черепа и его костей от изученных ранее закавказских видов – *C. derzhavini* и *C. saniae*. Между собой выборки из двух рек – Ачкава и Чорохи – достоверно различаются только по средним значениям четырёх краниометрических индексов: длины отверстия на occipitale laterale (*Lf2*), высоты переднего края operculum, расстояния до конца отростка dentale и наибольшей ширины cleithrum (табл. 4); различия эти невелики: *CD* не достигает формально подвидового уровня 1.28.

Обе выборки аджарских щиповок достоверно отличаются от изученных ранее выборок *C. saniae*

Таблица 4. Краниологические индексы самцов щиповок рода *Cobitis* Аджарии и Тбилисского водохранилища

Признак	Щиповки Аджарии		<i>C. derzhavini</i>
	Река Ачкава (<i>n</i> = 10)	Река Чорохи (<i>n</i> = 10)	Тбилисское водохранилище (<i>n</i> = 10)
<i>TL</i> , мм	$\frac{60.0-74.0}{69.8}$	$\frac{54.0-65.0}{59.1}$	$\frac{62.0-88.0}{68.7}$
<i>SL</i> , мм	$\frac{57.0-65.0}{61.3}$	$\frac{46.5-55.0}{51.1}$	$\frac{53.5-72.0}{58.8}$
<i>CrL</i> , мм	$\frac{7.9-9.1}{8.7}$	$\frac{6.8-8.3}{7.4}$	$\frac{7.4-9.6}{8.2}$
	В % <i>CrL</i>		
<i>Hmax</i>	$\frac{33.0-36.7}{34.8 \pm 0.38}$	$\frac{31.6-36.6}{33.8 \pm 0.54}$	$\frac{31.7-36.6}{34.1 \pm 0.52}$
<i>Heth</i>	$\frac{19.5-25.9}{23.9 \pm 0.60}$	$\frac{18.0-25.4}{22.8 \pm 0.73}$	$\frac{20.7-29.3}{23.7 \pm 0.83}$
<i>sSph</i>	$\frac{30.2-35.4}{33.0 \pm 0.48}$	$\frac{28.9-38.0}{32.8 \pm 0.82}$	$\frac{31.8-38.7}{35.3 \pm 0.70}$
<i>sPt</i>	$\frac{40.0-43.0}{41.5 \pm 0.33}$	$\frac{39.5-45.1}{42.0 \pm 0.57}$	$\frac{42.7-47.6}{45.1 \pm 0.49}$
<i>sEth</i>	$\frac{20.9-28.2}{24.0 \pm 0.73}$	$\frac{20.8-28.0}{24.5 \pm 0.67}$	$\frac{22.1-26.7}{24.4 \pm 0.44}$
<i>Lf1</i>	$\frac{20.9-29.1}{25.7 \pm 0.80}$	$\frac{24.0-28.2}{26.0 \pm 0.43}$	$\frac{23.0-29.3}{26.3 \pm 0.60}$
<i>Lf2</i>	$\frac{8.9-12.5}{11.0 \pm 0.34}$	$\frac{9.0-15.3}{12.5 \pm 0.55}$	$\frac{7.3-10.8}{8.8 \pm 0.39}$
<i>Lorb</i>	$\frac{25.0-36.1}{30.2 \pm 0.91}$	$\frac{22.9-32.5}{28.4 \pm 0.91}$	$\frac{23.3-32.0}{27.2 \pm 0.71}$
	В % длины кости		
<i>hOp</i>	$\frac{51.4-61.8}{58.5 \pm 1.26}$	$\frac{42.1-59.3}{52.8 \pm 1.79}$	$\frac{59.3-75.6}{65.8 \pm 1.63}$
<i>lOp</i>	$\frac{83.5-92.8}{87.0 \pm 0.90}$	$\frac{73.3-97.4}{88.8 \pm 2.17}$	$\frac{83.7-105.5}{93.8 \pm 1.86}$
<i>hSop</i>	$\frac{15.3-22.8}{19.5 \pm 0.81}$	$\frac{14.1-20.3}{18.3 \pm 0.62}$	$\frac{14.8-23.3}{20.0 \pm 0.97}$
<i>h1/h2lOp</i>	$\frac{69.4-86.4}{75.9 \pm 1.98}$	$\frac{64.3-95.8}{82.7 \pm 3.36}$	$\frac{73.0-107.1}{85.6 \pm 3.41}$
<i>wPop</i>	$\frac{11.2-15.1}{13.0 \pm 0.41}$	$\frac{10.8-16.5}{13.3 \pm 0.52}$	$\frac{11.8-18.1}{15.4 \pm 0.69}$
<i>rPop</i>	$\frac{23.1-30.9}{26.9 \pm 0.93}$	$\frac{19.5-37.8}{26.0 \pm 1.42}$	$\frac{27.6-32.6}{30.2 \pm 0.48}$
<i>hPm</i>	$\frac{95.5-113.8}{99.3 \pm 2.00}$	$\frac{85.4-104.1}{94.2 \pm 2.16}$	$\frac{92.0-117.2}{101.2 \pm 2.67}$
<i>hD</i>	$\frac{45.6-54.1}{50.0 \pm 1.07}$	$\frac{43.2-51.8}{48.4 \pm 0.98}$	$\frac{41.9-51.0}{47.2 \pm 0.87}$

Таблица 4. Окончание

Признак	Щиповки Аджарии		<i>C. derzhavini</i>
	Река Ачкава (<i>n</i> = 10)	Река Чорохи (<i>n</i> = 10)	Тбилисское водохранилище (<i>n</i> = 10)
<i>rD</i>	69.2–79.3	65.3–76.1	65.7–81.5
	73.8 ± 1.06	69.2 ± 1.16	72.7 ± 1.41
<i>wH</i>	45.0–60.2	43.8–57.1	42.9–49.7
	53.1 ± 1.42	50.0 ± 1.35	46.4 ± 0.58
<i>IH</i>	58.7–78.3	57.0–75.2	50.0–68.2
	68.5 ± 1.78	68.2 ± 1.59	62.0 ± 1.69
<i>h1/h2Mx</i>	61.4–78.4	60.2–78.1	52.0–64.1
	69.4 ± 1.82	67.6 ± 2.02	58.5 ± 1.32
<i>b/aSorb</i>	84.9–134.2	83.3–153.9	74.9–140.6
	112.2 ± 5.32	118.4 ± 7.08	108.9 ± 6.22
<i>lSorb</i>	69.6–85.2	74.2–87.5	76.5–88.4
	79.7 ± 1.59	79.0 ± 1.24	82.1 ± 1.26
<i>sSorb</i>	3.1–17.1	3.7–16.3	10.5–17.9
	11.3 ± 1.19	9.9 ± 1.26	13.7 ± 0.66
<i>wCl</i>	13.9–17.2	12.1–16.1	12.0–14.4
	15.2 ± 0.36	14.3 ± 0.38	13.4 ± 0.27
<i>WCl</i>	31.8–41.9	27.5–35.0	26.8–38.4
	34.6 ± 0.92	31.0 ± 0.72	31.5 ± 1.12
<i>phTl</i>	8–13	8–13	7–14
	9.7 ± 0.50	10.2 ± 0.63	11.1 ± 0.68
<i>phTr</i>	7–11	8–13	9–14
	9.1 ± 0.38	9.9 ± 0.61	11.4 ± 0.58

Примечание. *CrL*, *Hmax*, *Heth* – соответственно длина основания, наибольшая высота и высота передней части черепа; *sSph*, *sPt*, *sEth* – ширина черепа на уровне соответственно sphenotica, pterotica и ethmoidalia lateralia; *Lf1* – длина теменного отверстия; *Lf2* – длина отверстия на occipitale laterale; *Lorb* – длина орбиты; *hOp*, *lOp* – высота и длина переднего края operculum; *hSop* – высота suboperculum, *h1/h2Iop* – отношение высоты передней части interoperculum к высоте его задней части; *wPop*, *rPop* – ширина и расстояние до отростка праеoperculum; *hPm* – высота праеamaxillare; *hD*, *rD* – высота и расстояние до конца отростка dentale; *wH*, *IH* – ширина и длина передней части hyomandibulare; *h1/h2Mx* – отношение высоты отростка maxillare к высоте кости; *b/aSorb* – отношение расстояния до бокового выроста к расстоянию от бокового выроста до наружного шипа на суб-орбитальном шипе; *lSorb* – расстояние до вершины наружного шипа, *sSorb* – глубина вырезки у основания наружного шипа суборбитального шипа; *wCl*, *WCl* – ширина верхней части и наибольшая ширина cleithrum; *phTl*, *phTr* – число глоточных зубов на левой и правой костях. Ост. обозначения см. в табл. 1.

и *C. derzhavini* (Vasil'eva, Vasil'ev, 2020) и выборки *C. derzhavini* из Тбилисского водохранилища по ряду краниометрических индексов. По двум из них стабильные различия наблюдаются между всеми выборками, включая самцов и самок. У *C. saniae* и *C. derzhavini* меньше *Lf2* (3.0–13.2, в среднем 7.5–9.3% длины основания черепа) и длина передней части hyomandibulare (*IH*) – 46.6–75.5, в среднем 55.0–62.8% длины кости. По первому признаку между выборками из р. Ачкава и самками *C. saniae* из Кызылагачского залива $CD = 1.74$, по второму $CD = 1.44$; между выборкой из Чорохи и самками *C. saniae* по *Lf2* $CD = 1.87$, а по *IH* $CD = 1.74$. Между выборкой из р. Чорохи и самками *C. der-*

zhavini из Мингечаурского водохранилища по *Lf2* $CD = 1.29$.

Помимо двух упомянутых индексов от *C. derzhavini* аджарские щиповки достоверно отличаются ещё по трём: у щиповки Державина больше высота operculum (57.3–79.5, в среднем 65.5–68.5% длины кости), длина переднего края operculum (87.1–107.9, в среднем 93.8–98.8%, $CD = 1.60$ для р. Ачкава и самок Мингечаурского водохранилища) и ширина праеoperculum (11.1–20.0, в среднем 15.4–16.1). От *C. saniae* они отличаются по четырём индексам: у *C. saniae* меньше наибольшая высота черепа (24.4–33.3, в среднем 28.4–31.7% длины основания черепа, между мно-

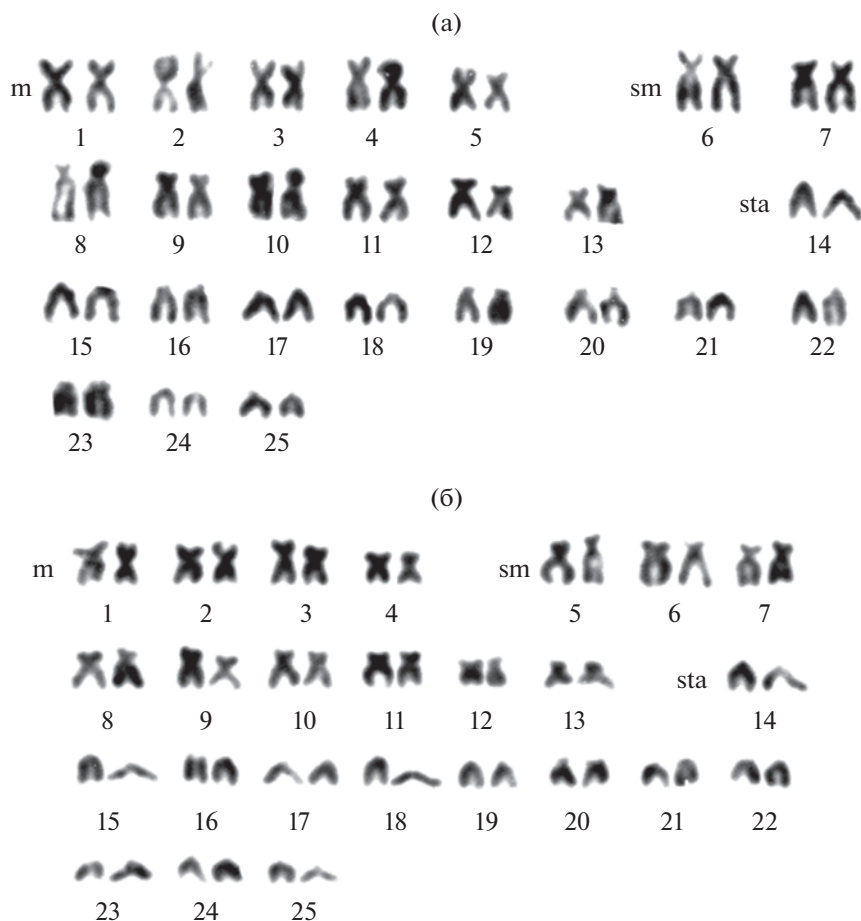


Рис. 7. Кариотипы щиповок рода *Cobitis* из водоёмов Аджарии: а – р. Кинтриши, б – р. Чорохи: m – мета-, sm – субмета-, sta – субтело- и акроцентрические хромосомы.

гими выборками наблюдается хиатус, для самцов р. Ачкава и *C. saniae* из бассейна Кызылагачского залива $CD = 1.86$, для самцов из Чорохи – $CD = 1.33$), длина теменного отверстия (16.5–27.7, в среднем 21.8–24.2%), ширина верхней части cleithrum (10.0–14.7, в среднем 11.3–13.1) и больше отношение высоты отростка maxillare к высоте кости (64.2–123.0, в среднем 83.3–92.7). Число расположенных в один ряд глоточных зубов у щиповок Аджарии варьирует от 7 до 13, тогда как у *C. derzhavini* достигает 15, а у *C. saniae* 15–17. В целом степень краниологической дивергенции щиповок Аджарии от *C. saniae* и *C. derzhavini* сопоставима с таковой между этими видами, достоверно отличающимися друг от друга по шести индексам с CD , превышающим формально подвидовой уровень 1.28 всего в двух случаях (Vasil'eva, Vasil'ev, 2020).

Структура кариотипа щиповок Аджарии

Кариотип щиповок Аджарии включает в диплоидном наборе ($2n$) 50 хромосом. У щиповок из

р. Кинтриши 5 пар метацентрических (m), 8 пар субметацентрических (sm) и 12 пар субтело- и акроцентрических (sta) хромосом (рис. 7а), у щиповок из р. Чорохи – 4 пары мета-, 9 пар субмета- и 12 пар субтело- и акроцентрических (рис. 7б). Число хромосомных плеч (NF) в обоих случаях равно 76, различия в соотношении мета- и субметацентрических хромосом может быть связано с разной их спирализацией или с межпопуляционной изменчивостью. *C. saniae* и *C. derzhavini* существенно отличаются по структуре кариотипа от аджарских щиповок: у обоих видов 10 пар двуплечих и 15 пар одноплечих хромосом, соответственно $NF = 70$. У *C. saniae* из бассейна Кызылагачского залива 6 m, 14 sm и 30 sta (Васильев, 1995), у *C. derzhavini* из Мингечаурского водохранилища – 8 m, 12 sm и 30 sta (Vasil'eva et al., 2020).

Полученные результаты морфологического и кариологического анализа подтверждают морфогенетическую однородность щиповок Аджарского региона и их обособленность от известных закавказских видов рода *Cobitis* с уровнем дивергенции, соответствующим видовому статусу. Принимая во

внимание данные по геохронологии Кавказа, мы относим все популяции водоёмов с истоками, берущими начало с южных хребтов Малого Кавказа, к валидному виду *Cobitis satunini* s. str. При этом следует отметить, что для окончательного заключения о границах видового ареала и отношении локальных популяций необходимы дальнейшие исследования с привлечением различных генетических маркеров, охватывающие также водоёмы черноморского побережья Турции. На основе данных настоящего исследования ниже приводится современный диагноз *Cobitis satunini*.

Вид рода *Cobitis*: одно чёрное узкое пятно в верхней части основания хвостового плавника; чешуи у основания спинного плавника более или менее округлые с небольшой фокальной зоной (диаметром 0.2–0.3 наибольшего диаметра чешуи), несколько смещённой от центра; орган Канестрини у самцов широкий, топоробразной формы, пластинка у взрослых особей обычно доходит до конца четвёртого членика причлещённого луча и далее (вплоть до середины шестого); кожные кили обычно хорошо развиты у основания хвостового плавника; пятна вдоль середины бока крупные, больше горизонтального диаметра глаза; число пятен 12–21, чаще 16–18; длина хвостового стебля 13.9–18.3% *SL*, в среднем 15.5–16.2%, как правило, превышает 70% длины головы; высота головы на уровне середины глаза обычно заметно превышает половину длины головы; $2n = 50 = 8-10 m + 16-18 sm + 24 sta$, $NF = 76$.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы глубоко благодарны анонимным рецензентам за анализ работы и полезные замечания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Таксономические исследования рыб Понто-Каспия на основе музейных коллекций проводятся Е.Д. Васильевой в рамках государственного задания МГУ № 121032300105-0.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абдурахманов Ю.А. 1962. Рыбы пресных вод Азербайджана. Баку: Изд-во АН АзССР, 407 с.
- Барач Г.П. 1941. Фауна Грузии. Т. 1. Рыбы пресных вод. Тбилиси: Изд-во АН ГрузССР, 281 с.
- Берг Л.С. 1949. Рыбы пресных вод СССР и сопредельных стран. Ч. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР. С. 469–926.
- Бобринский Н.А. 1951. География животных. Курс зоогеографии. М.: Учпедгиз, 384 с.
- Васильев В.П. 1978. Хромосомный полиморфизм у смирды — *Spicara smaris* (Pisces, Centranchthidae) // Зоол. журн. Т. 57. № 8. С. 1276–1278.
- Васильев В.П. 1995. Кариологическое разнообразие и таксономическая неоднородность *Cobitis "taenia"* (Pisces, Cobitidae) // Докл. АН. Т. 342. № 6. С. 839–842.
- Васильева Е.Д. 1984. Сравнительный морфологический анализ двух популяций щиповок (род *Cobitis*, Cobitidae), отличающихся числом пятен у основания хвостового плавника // Вопр. ихтиологии. Т. 24. Вып. 1. С. 43–53.
- Васильева Е.Д. 1988. Переописание, морфо-экологическая характеристика и распространение *Cobitis granoei* (Teleostei, Cobitidae) // Зоол. журн. Т. 67. № 7. С. 1025–1036.
- Васильева Е.Д. 1998. Сем. 16. Cobitidae // Аннотированный каталог круглоротых и рыб континентальных вод России. М.: Наука. С. 97–103.
- Васильева Е.Д. 2004. Популярный атлас-определитель. Рыбы. М.: Дрофа, 399 с.
- Васильева Е.Д., Васильев В.П. 1988. Исследование внутривидовой структуры *Sabanejewia aurata* (Cobitidae) с описанием нового подвида *S. aurata kubanica* subsp. nov. // Вопр. ихтиологии. Т. 28. Вып. 2. С. 192–212.
- Васильева Е.Д., Васильев В.П. 2012. *Cobitis amphilekta* sp. nova — новый вид щиповки (Cobitidae, Cypriniformes) из бассейна Каспийского моря // Там же. Т. 52. № 2. С. 177–183.
- Васильева Е.Д., Васильев В.П. 2020. Динамика разнообразия щиповок рода *Cobitis* Закавказья в антропогенный период по данным музейных коллекций. I. Морфологическая изменчивость и диагностические признаки *C. saniae* (Cobitidae) // Там же. Т. 60. № 6. С. 665–681. <https://doi.org/10.31857/S0042875220060090>
- Гамкрелидзе И.П. 1976. Механизм формирования тектонических структур (на примере Аджаро-Триалетской зоны) и некоторые общие проблемы тектогенеза // Тр. Геол. ин-та АН ГрузССР. Нов. сер. Вып. 52. 226 с.
- Гладков Н.А. 1935. Материалы по изменчивости щиповки (*Cobitis taenia* L.) // Сб. тр. Гос. зоол. муз. при МГУ. Т. 2. С. 69–74.
- Каврайский Ф.Ф. 1907 (1906). Список всех видов рыб, встречающихся в пределах Кавказа и Закавказья и в прилегающих к ним морях // Осетровые (Acipenseridae) Кавказа и Закавказья. Тифлис: Тип. канцелярии наместника Императ. Величества на Кавказе. С. 58–77.
- Касымов А.Г. 1965. Гидрофауна нижней Куры и Мингечаурского водохранилища. Баку: Изд-во АН АзССР, 372 с.
- Радде Г.И. 1899. Pisces // Коллекции Кавказского музея, обработанные совместно с учеными специалистами и изданные Др. Г.И. Радде. Т. 1. Зоология. Тифлис: Тип. канцелярии главноначальствующего гражданской частью на Кавказе. С. 305–324.
- Эланидзе Р.Ф. 1983. Ихтиофауна рек и озер Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 320 с.
- Freyhof J., Bayçelebi E., Geiger M. 2018. Review of the genus *Cobitis* in the Middle East, with the description of eight new species (Teleostei: Cobitidae) // Zootaxa. V. 4535. № 1. 75 p. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.4535.1.1>
- Gambetta L. 1934. Sulla variabilità del cobite fluviale (*Cobitis taenia*) e sul rapporto numerico dei sessi // Boll. Mus. Zool. Anat. Comp. Univ. Torino. V. 44. P. 297–324.

- Ibrahimov Ş.R., Mustafayev N.C.* 2015. Current status of Azerbaijan ichthyofauna // Proc. Zool. Inst. V. 33. № 2. P. 58–68.
- Kottelat M., Freyhof J.* 2007. Handbook of European freshwater fishes. Cornol; Berlin: Kottelat and Freyhof, 646 p.
- Kuljanishvili T., Epitashvili G., Freyhof J.* 2020. Checklist of the freshwater fishes of Armenia, Azerbaijan and Georgia // J. Appl. Ichthyol. V. 36. № 4. P. 501–514. <https://doi.org/10.1111/jai.14038>
- Levan A., Fredga A., Sandberg A.A.* 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes // Hereditas. V. 52 № 2. P. 201–202. <https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1964.tb01953.x>
- Mousavi-Sabet H., Vasil'eva E.D., Vatandoust S., Vasil'ev V.P.* 2011. *Cobitis faridpaki* sp. nova – a new spined loach species (Cobitidae) from the southern Caspian Sea basin (Iran) // J. Ichthyol. V. 51. № 10. P. 925–931. <https://doi.org/10.1134/S0032945211100055>
- Naseka A.M.* 2010. Zoogeographical freshwater divisions of the Caucasus as a part of the West Asian Transitional Region // Proc. Zool. Inst. RAS. V. 314. № 4. P. 469–492. <https://doi.org/10.31610/trudyzin/2010.314.4.469>
- Ninua N.Sh., Japoshvili B.O.* 2008. Check list of fishes of Georgia // Proc. Inst. Zool. Tbilisi. V. 23. P. 163–176.
- Perdices A., Ozeren C.S., Erkakan F., Freyhof J.* 2018. Diversity of spined loaches from Asia Minor in a phylogenetic context (Teleostei: Cobitidae) // PLoS ONE. V. 13. № 10. Article e0205678. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0205678>
- River basis analysis in the Chorokhi–Adjaristskali pilot basin, Georgia. 2013. Tbilisi: IEC (<https://www.yumpu.com/s/6511fk0xcsUQ13El>. Version 04/2023).
- Saitoh K., Aizawa H.* 1987. Local differentiation within the striated spined loach (the striata type of *Cobitis taenia* complex) // Jpn. J. Ichthyol. V. 34. № 3. P. 334–345. <https://doi.org/10.11369/jji1950.34.334>
- Vasil'ev V.P., Vasil'eva E.D.* 1994. The karyological diversity in spined loaches from genera *Cobitis* and *Sabanejewia* // VIII Congr. Europ. Ichthyol. “Fishes and their environment”. Oviedo, Spain. P. 67.
- Vasil'eva E.D.* 2000. Sibling species in the genus *Cobitis* (Cobitidae, Pisces) // Folia Zool. V. 49. Suppl. 1. P. 23–30.
- Vasil'eva E.D., Vasil'ev V.P.* 2020. Craniological divergence of two genetically closely related Caucasian spined loaches: *Cobitis saniae* and *C. derzhavini* (Cobitidae) // J. Ichthyol. V. 60. № 4. P. 555–561. <https://doi.org/10.1134/S0032945220040207>
- Vasil'eva E.D., Solovyeva E.N., Levin B.A., Vasil'ev V.P.* 2020. *Cobitis derzhavini* sp. nova – a new spined loach species (Teleostei: Cobitidae) discovered in the Transcaucasia // Ibid. V. 60. № 2. P. 135–153. <https://doi.org/10.1134/S0032945220020198>