

УДК 597.551.2.591.15

**ДИНАМИКА РАЗНООБРАЗИЯ ЩИПОВОК РОДА *COBITIS*
(COBITIDAE) ЗАКАВКАЗЬЯ В АНТРОПОГЕННЫЙ ПЕРИОД
ПО ДАННЫМ МУЗЕЙНЫХ КОЛЛЕКЦИЙ.
III. МОРФОГЕНЕТИЧЕСКАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ,
ТАКСОНОМИЧЕСКИЙ СТАТУС И ДИАГНОСТИЧЕСКИЕ ПРИЗНАКИ
ЩИПОВОК ЧЕРНОМОРСКОГО ПОБЕРЕЖЬЯ
К СЕВЕРУ ОТ МЕСХЕТСКОГО ХРЕБТА МАЛОГО КАВКАЗА**

© 2024 г. Е. Д. Васильева^{1,*}, Б. А. Лёвин^{2,3}, **В. П. Васильев³**

¹Зоологический музей Московского государственного университета, Москва, Россия

²Институт биологии внутренних вод РАН – ИБВВ РАН, пос. Борок, Ярославская обл., Россия

³Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

*E-mail: vas_katerina@mail.ru

Поступила в редакцию 14.06.2023 г.

После доработки 03.07.2023 г.

Принята к публикации 05.07.2023 г.

На основе сравнительного исследования изменчивости внешних морфологических признаков, особенностей окраски, краниологических и кариологических характеристик щиповок рода *Cobitis* из водоёмов Колхидской низменности, анализа данных по геологической истории региона и зоогеографических данных сделан вывод о том, что популяции восточного Черноморского побережья к северу от Месхетского хребта Малого Кавказа относятся к самостоятельному виду *C. osurgeticus*. От обитающего в водоёмах Аджарии *C. satunini* он отличается структурой кариотипа, рядом пропорций нейрокrania и отдельных костей черепа, более коротким хвостовым стеблем, положением спинного плавника. Выявленная филогенетическая близость митохондриальных генов двух видов может быть связана с диплоидно-полиплоидными отношениями и межвидовой гибридизацией в роде *Cobitis* и предполагает необходимость дальнейших исследований популяций восточного побережья Чёрного моря, включая щиповок Абхазии, для которых предварительно не исключается гибридное происхождение при скрещивании с *C. tanaitica*. Обозначен неотип *C. osurgeticus*, представлен видовой диагнозом.

Ключевые слова: щиповки Закавказья, *Cobitis osurgeticus*, изменчивость внешних признаков, митохондриальный геном, кариотип, краниологические характеристики, диагнозы.

DOI: 10.31857/S0042875224020018, **EDN:** GYNISN

Настоящая работа продолжает начатую ранее серию 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; Васильева, Васильев, 2023), и посвящена популяциям щиповок водоёмов восточного побережья Чёрного моря к северу от Месхетского хребта Малого Кавказа.

Согласно схеме структурно-тектонического районирования Кавказа (Паффенгольц, 1959), восточное побережье Чёрного моря представлено несколькими самостоятельными структурными комплексами. В пределах Большого Кавказа

выделяют зону погружения западной части Главного хребта и собственно южный склон главной части Главного хребта; юго-восточную часть Черноморского побережья относят к Аджаро-Триалетской зоне Малого Кавказа. Разделяет складчатые структуры Большого и Малого Кавказа Рионо-Куринская депрессия, представляющая собой межгорный прогиб, южная граница которого проходит “примерно через Нотанеби (= Натанеби), Самтретиа, Боржомии...” (Давыдова и др., 1966. С. 365). Опущенная на значительную глубину западная часть Рионско-Куринской глыбы, перекрытая мезозойскими, третичными и четвертичными отложениями, располагается в основании Колхидской низменности. В нача-

ле четвертичного периода эта низменность была Колхидским заливом Чёрного моря; в связи с подъёмом Большого Кавказа, а также с накоплением аллювиальных отложений залив был заполнен рыхлыми толщами, и возникла низменная аллювиальная равнина. Реки Кодори, Ингури, Цхенис-Цхали, Риони выносят большое количество рыхлых наносов, продолжая заполнять залив (Давыдова и др., 1966).

Обычно границы Колхидской низменности расширяют на юг до г. Кобулет. Однако относящаяся уже к Аджаро-Триалетской зоне Малого Кавказа и лежащая к югу от западной оконечности Аджарского хребта Кахаберская равнина, в отличие от Колхидской низменности, образовалась дельтовыми отложениями р. Чорохи и нескольких впадающих здесь же в море небольших речек. Наносы из песка, ила и галечников, вынесенные реками из недр Аджарского и Шавшетского хребтов (Кузнецов, 1937), служат основным материалом формирования равнины, в далёком прошлом покрытой сетью то возникающих, то исчезающих озёр лагунного происхождения. С севера Кахаберская равнина ограничена р. Натанеби, устья которой в плейстоцене и голоцене достигали чорохские отложения (River basis analysis ..., 2013).

Изначально щиповок рода *Cobitis* из р. Риони, окрестностей городов Поти, Пицунда, Сухуми и оз. Инкит (территория собственно Колхидской низменности и Абхазии), как и других популяций Западного Закавказья, относили к считавшемуся широко распространённым в Европе и Сибири виду *C. taenia* Linnaeus, 1758 (Радде, 1899; Каврайский, 1906; Барач, 1941; Берг, 1949). После того как из бассейна р. Кинтриши в Аджарии был описан подвид *C. taenia satunini* (Gladkov, 1935), всех щиповок Западной Грузии стали относить к этому подвиду (Эланидзе, 1983), а затем и к самостоятельному виду *C. satunini* (Ninua, Japoshvili, 2008; Perdices et al., 2018; Kuljanishvili et al., 2020), расширяя его распространение вплоть до Турции (Naseka, 2010; Freyhof et al., 2018). В то же время уже в середине 1990-х гг. на основе кариологических исследований были выявлены генетическая неоднородность щиповок Закавказья (Vasil'ev, Vasil'eva, 1994) и существенные различия в структуре кариотипа между особями из р. Риони и рек Аджарии (Кинтриши и Чорохи) (Васильев, 1995). Учитывая эти данные, геоморфологические различия и особенности геохронологии собственно Колхидской низменности, ограниченной на юге северным склоном Малого Кавказа, и южной части восточного

побережья Чёрного моря, в предыдущей работе (Васильева, Васильев, 2023) мы изучили морфокариологическую изменчивость и диагностические характеристики щиповок Аджарии, идентифицируемых как *C. satunini sensu stricto*. Цель настоящего исследования – на основе музейных коллекций, молекулярно-генетического, кариологического и краниологического анализов дать оценку морфогенетической однородности щиповок Колхидской низменности и их дивергенции от известных видов Закавказья, выявить диагностические признаки и уточнить таксономический статус.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследования изменчивости внешних морфологических характеристик и окраски щиповок Колхидской низменности проводили на материалах из коллекции Зоологического музея Московского государственного университета (ЗММУ). Были изучены также экземпляры из рек Абхазии. В общей сложности обработаны 86 экз.

Колхидская низменность, ЗММУ: P-21366 – самец *SL* 48.5 мм, р. Риони у моря, 09.07.1967 г., сборщик Р. Ф. Эланидзе; P-24566 – самец *SL* 44.0 мм и самка *SL* 44.0 мм, р. Сепа выше пгт. Уреки, 22.09.2016 г., сборщики Б. А. Лёвин, Е. П. Симонов, ДНК-ваучеры ML804 и ML805; P-24567 – 10 самок *SL* 44.6–63.3 мм и два самца *SL* 46.5 и 57.7 мм (депигментированы), р. Хоби, 06.07.1967 г., сборщик Р. Ф. Эланидзе; P-24568 – пять самок *SL* 66.0–75.0 мм и самец *SL* 52.5 мм (депигментированы), р. Ингури у с. Рухи, 25.07.1955 г., сборщик Р. Ф. Эланидзе; P-24569 – самец *SL* 44.0 мм и самка *SL* 44.0 мм, р. Охаркали (приток Ингури), 18.09.2016 г., сборщики Б. А. Лёвин, Е. П. Симонов, ДНК-ваучеры ML806 и ML807; P-24570 – 37 самцов *SL* 47.3–69.0 мм (включая ваучеры на кариотип) и 14 самок *SL* 47.3–89.4 мм, р. Ногела у пос. Абаша, бассейн Риони, 26.06.1985 г., сборщик В. П. Васильев; P-24571 – самка *SL* 69.0 мм, р. Натанеби уг. Озургети, 20.09.2016 г., сборщики Б. А. Лёвин, Е. П. Симонов, ДНК-ваучер ML803.

Абхазия, ЗММУ: P-24575 – пять самок *SL* 55.5–72.2 мм и три самца *SL* 53.0–55.5 мм, р. Мачара выше с. Мачара, Гулрыпшский район, 29.04.2019 г., сборщики А. А. Болотовский, О. Н. Артаев, ДНК-ваучеры ML811–ML813; P-24576 – две самки *SL* 66.3 и 70.5 мм и самец *SL* 53.2 мм, р. Мокви, 29.04.2019 г., сборщики А. А. Болотовский, О. Н. Артаев, ДНК-ваучеры ML814–ML816.

Для сравнительного анализа с целью выяснения морфологической дивергенции щиповок Колхидской низменности и Абхазии от известных видов Закавказья и определения их таксономического статуса использовали сведения из предшествующих публикаций (Васильева, Васильев, 2012, 2020, 2023; Vasil'eva et al., 2020), а также изученные и идентифицированные в настоящей работе пробы *C. satunini*, включающие ваучерные экземпляры для молекулярно-генетического анализа.

C. satunini, Аджария, ЗММУ: P-24572 – две самки *SL* 68.0 и 72.3 мм и самец *SL* 56.0 мм, р. Меджинисцкали, 17.09.2016 г., сборщики Б.А. Лёвин, Е.П. Симонов, ДНК-ваучеры ML808–ML810; P-24573 – шесть экз. (самки и молодь) *SL* 40.2–73.5 мм и три самца *SL* 43.3–52.2 мм, р. Меджинисцкали, 17.09.2016 г., сборщики Б.А. Лёвин, Е.П. Симонов; P-24574 – две самки *SL* 59.0 и 66.7 мм и самец *SL* 46.5 мм, р. Дехва, 19.09.2016 г., сборщики Б.А. Лёвин, Е.П. Симонов, ДНК-ваучеры ML800–ML802.

На всех музейных пробах анализировали признаки, обычно используемые для диагностики разных видов рода *Cobitis*: окраску (если она сохранилась), форму нижней губы, чешуи, органа Канестрины у самцов, относительную длину усиков, развитие кожистых килей на хвостовом стебле (Васильева, 1988; Mousavi-Sabet et al., 2011; Freyhof 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 серединным дорсальным рядом крупных пятен) до *Z4* (средний боковой ряд пятен). У большинства взрослых особей подсчитывали число лучей в плавниках, считая два последних прилежающих к одному птеригофору 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 более многочисленных выборках из рек Ногела (Колхидская низменность) и Мачара (Абхазия), а также у единственной самки из р. Натанеби изучали изменчивость 27 морфометрических признаков, обычно применяемых в исследованиях по щиповкам (Васильева, 1988; Vasil'eva et al., 2020), у остальных особей анализировали лишь отдельные морфометрические

характеристики. У всех взрослых самцов оценивали положение окончания пластинки органа Канестрины по отношению к членикам причленённого луча; промеры органа Канестрины получены на отпрепарированных пластинках при краниологических исследованиях.

Краниологические исследования проводили на особях, отловленных в р. Ногела (бассейн Риони) у пос. Абаша 26.06.1985 г. Зафиксированные поваренной солью экземпляры были в том же году обработаны 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 occipitale laterale. Схема промеров различных костей представлена ранее для *C. derzhavini* (Vasil'eva, Vasil'ev, 2020). На основе полученных промеров рассчитали 25 краниологических индексов в процентах длины основания черепа или длины отдельных костей. У всех особей также подсчитывали число глоточных зубов.

Для статистического анализа морфометрических признаков и краниологических характеристик использовали стандартные унивариантные методы. Фотографии черепов и чешуи выполнены под бинокляром Olympus SZX10 (Япония) с использованием камеры Invenio 8DII (DeltaPix, Дания).

Кариологические исследования выполнены по 22 экз. (21 самец, 1 самка) из р. Ногела. Всем особям прижизненно вводили ~0.05 мл раствора 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 в 4%-ном растворе Гимзы в фосфатном буфере (pH 6.8). От каждой изученной рыбы анализировали от трёх до пяти метафазных пластинок. Хромосомы классифицировали в соответствии с системой, предложенной Леваном с соавт. (Levan et al., 1964). Фотографии митотических хромосом (в метафазе) сделаны цифровой камерой Leica DFC295 (Leica Microsystems, Германия).

Выделение ДНК, постановка ПЦР, секвенирование и молекулярно-генетический анализ. ДНК

выделяли из плавников, фиксированных в 96%-ном этаноле, по стандартному солевому методу (Aljanabi, Martinez, 1997). Исследовали последовательности баркодowego фрагмента гена первой субъединицы цитохромоксидазы *c* (*COI*) митохондриальной ДНК (мтДНК), успешно используемого для идентификации видов рыб (Ward et al., 2005; Levin et al., 2018). Полимеразную цепную реакцию (ПЦР) проводили в реакционной смеси объемом 25 мкл (1× буфер, 1.5 мМ MgCl₂, 10 мкМ каждого праймера, 0.2 мкМ каждого dNTP, 1 мкл ДНК-матрицы и 1 ед. Таq-полимеразы (“Евроген”, Россия)). Амплификацию фрагмента *COI* проводили с использованием коктейля праймеров (Ivanova et al., 2007). Условия ПЦР соответствовали указанным в работе Ивановой с соавт. (Ivanova et al., 2007). Полученные ПЦР-продукты визуализировали в 1.5%-ном агарозном геле, затем очищали с использованием 96%-ного этанола и ацетата аммония. Последовательности нуклеотидов получали на автоматическом секвенаторе ABI3500 (Applied Biosystems, США) в ИБВВ РАН в соответствии с инструкцией производителя. Гомологичные участки последовательностей проверены на ошибки в программе FinchTV 1.4.0 (Rothgänger et al., 2006) и выравнены с использованием пакета программ MEGA7 (Tamura et al., 2007). Всего получено 20 последовательностей гена *COI*

от закавказских щиповок рода *Cobitis* из девяти локальностей бассейна восточной части Чёрного моря и одна последовательность от *C. saniae* Eagderi, Jouladeh-Roudbar, Jalili, Sayyadzadeh et Esmaeili, 2017 из бассейна Каспийского моря. Полученные последовательности депонированы в международную базу данных Генбанка (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) под номерами OR115557–OR115577 (табл. 1). Для сравнительных целей из Генбанка взяты последовательности *C. satunini* из бассейна Риони, Грузия (KP050504, KP050505, KP050519); *C. faridpaki* Mousavi-Sabet, Vasil’eva, Vatandoust et Vasil’ev, 2011 из р. Сияхруд (Siyahrud), Иран (KY476335); *C. saniae* из р. Карасу, бассейн р. Аракс, Иран (KP050509); *C. taenia* из водоёмов Швеции (KJ128460) и Германии (KM286530), а также *C. tanaitica* (Băcescu et Mayer, 1969) из р. Девица – притока р. Дон в Воронежской области (MH795406).

Построение филогенетических деревьев осуществляли методами байесовской вероятности (BI) и максимального правдоподобия (ML) в программах MrBayes v.3.2.7 (Huelsenbeck, Ronquist, 2001) и IQ-TREE v.1.5.4 (Nguyen et al., 2015). Оптимальные модели нуклеотидных замен для каждой позиции кодона определены с использованием программ PartitionFinder v.2.1.1 (Lanfear et al., 2012) для BI (1-я позиция кодона – K80, 2-я позиция кодона – F81, 3-я позиция

Таблица 1. Собственный материал для генетического анализа

№	Локальность	Бассейн	Географические координаты		Номера ДНК-ваучеров	Номера в базе данных Генбанка
			с.ш.	в.д.		
<i>Cobitis saniae</i>						
1	Р. Алазань, приток р. Кура	Каспийское море	42°03'32"	45°14'03"	ML349	OR115557
Закавказские щиповки рода <i>Cobitis</i> Черноморского бассейна						
2	Р. Дехва	Чёрное море	41°47'59"	41°46'06"	ML800, ML802	OR115563, OR115564
3	Р. Меджинисцкали у г. Батуми	То же	41°35'09"	41°40'01"	ML808–810	OR115570–OR115572
4	Р. Скурдуми, приток р. Натанеби	»	41°56'07"	41°59'17"	ML164, ML803	OR115558, OR115565
5	Р. Сепса	»	41°59'09"	41°49'01"	ML804, ML805	OR115566, OR115567
6	Р. Супса	»	41°59'07"	41°58'36"	ML172, ML173	OR115559, OR115560
7	Р. Губисцкали, приток р. Риони	»	42°11'09"	42°25'52"	ML362, ML363	OR115561, OR115562
8	Р. Охаркали, бассейн р. Ингури	»	42°43'16"	42°02'30"	ML806, ML807	OR115568, OR115569
9	Р. Мокви	»	42°45'49"	41°27'35"	ML814–816	OR115575–OR115577
10	Р. Мачара	»	42°57'51"	41°06'44"	ML812, ML813	OR115573, OR115574

кодона – GTR) и IQ-TREE v.1.5.4 для ML (1-я позиция кодона – K2P, 2-я позиция кодона – F81 + F, 3-я позиция кодона – TN + F). Модели, полученные с помощью IQ-TREE, впоследствии использовали в ML-анализе с тем же программным обеспечением с применением 1000 реплик сверхбыстрого бутстрапа (ultrafast bootstrap – по: Minh et al., 2013). Следующие настройки использовали для запуска MrBayes: два независимых запуска алгоритма Монте-Карло по схеме марковской цепи, частота сохранения параметров составляла 500 генераций, первые 25% генераций отбрасывали как отжиг. Конвергенцию цепей оценивали путём проверки среднего стандартного отклонения разделённых частот и коэффициента потенциального уменьшения масштаба. Филогенетические деревья, полученные с помощью анализов BI и ML, визуализировали в программе FigTree v.1.4.3 (Rambaut, Drummond, 2008). Поскольку филогенетические деревья, полученные разными методами, имели одинаковую топологию, в статье приводится дерево согласно анализу BI.

РЕЗУЛЬТАТЫ

Изменчивость внешних морфологических характеристик и особенности окраски щиповок Колхидской низменности и Абхазии

Изученные выборки щиповок из разных рек Колхидской низменности характеризуются невысокой изменчивостью меристических признаков. *D* II–III 7½, *A* II–III 5½(6), *P* I 6½–8½, *V* I 5–5½, *C* (хвостовой плавник) I (12)13–15 I (обычно 14). Тело удлинённое, умеренно сжатое с боков, невысокое: наибольшая высота тела перед спинным плавником меньше длины хвостового стебля, а толщина тела над основанием брюшных плавников меньше наименьшей высоты тела. Спинной плавник обычно начинается заметно впереди основания брюшных плавников, редко на одном с ними уровне или позади основания брюшных плавников. Хвостовой стебель умеренной длины: его длина (*lpc*) составляет 13.2–17.6% *SL* (в среднем 13.8–15.4%) и 64.8–84.4% длины головы (в среднем 67.6–75.4%). Стебель сильно сжат с боков, высокий, высота хвостового стебля больше половины его длины; кожистые гребни обычно хорошо выражены, но не высокие. Голова относительно короткая (~ 20% *SL*), сжата с боков; глаза небольшие, расположены в верхней части головы; межглазничное пространство узкое, выпуклое. Рыло слабо удлинённое (заметно менее половины длины головы), высота головы на уровне середины глаза обычно превышает половину

длины головы; передняя часть головы постепенно понижается к переднему концу рыла (рис. 1); особи с передней частью рыла, срезанной, почти вертикальной или отклоняющейся книзу площадкой не обнаружены. Суборбитальный шип двуветвистый, слабо изогнутый, его передняя ветвь заметно короче задней ветви, обычно заходящей за середину глаза. Рот маленький, нижний, нижняя губа двулопастная, с короткими складчатыми ментальными долями (рис. 2); три пары относительно коротких усиков: роstralные, максиллярные и мандибулярные; мандибулярные усики чаще не доходят до переднего края глаза, у отдельных особей доходят или даже 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 от 13 до 50% наибольшего диаметра чешуи, чаще не превышает 40%), несколько смещённой от центра, и большим числом поперечных борозд (рис. 3).

Орган Канестрини у изученных щиповок большой, широкий, топорообразной формы (рис. 4), ширина пластинки составляет около половины её длины (40.7–52.4%). Нижний край пластинки обыкновенно доходит до конца четвёртого членика причлещённого к пластинке луча и далее. У мелкого самца *SL* 44.0 мм из р. Охаркали пластинка заканчивалась на уровне конца второго членика, у одного самца *SL* 46.5 мм из р. Хоби – на уровне конца третьего членика; среди особей из р. Ногела (изученных на внешнюю морфологию и использованных для краниологического анализа) только у 14.3% самцов пластинка на левом плавнике не достигала конца четвёртого членика, а заходила за половину пятого и далее (до конца восьмого членика) у 52.4%; на правом плавнике пластинка не достигала конца четвёртого членика у 9.4% самцов, а заходила за половину пятого и далее у 59.4%. Морфометрические признаки изученных особей представлены в табл. 2, 3.

У экземпляров с сохранившейся пигментацией общий фон тела бежевый с тёмными коричневыми пятнами, образующими характерные полосы пигментации – зоны Гамбетты. Мелкие крапинки первой зоны разбросаны между пятнами середины спины, опускаются чуть ниже и тянутся полосой до начала хвостового плавника. Вторая зона представлена некрупными пятнами прямоугольной или овальной формы, нередко сливающимися друг с другом. Мелкие крапинки третьей зоны периодически



Рис. 1. Щиповки рода *Cobitis* из водоёмов Колхидской низменности, внешний вид сбоку: а – самка *SL* 72.0 мм ЗММУ Р-24570, р. Ногела; б – самец *SL* 56.5 мм ЗММУ Р-24570, р. Ногела; в – самка *SL* 44.0 мм ЗММУ Р-24569, р. Охаркали; г – самец *SL* 44.0 мм ЗММУ Р-24566, р. Сепса; д – самка *SL* 82.5 мм ЗММУ Р-24566, р. Сепса; е – самка *SL* 69.0 мм ЗММУ Р-24570, неотип *Cobitis osurgeticus*, р. Натанеби.

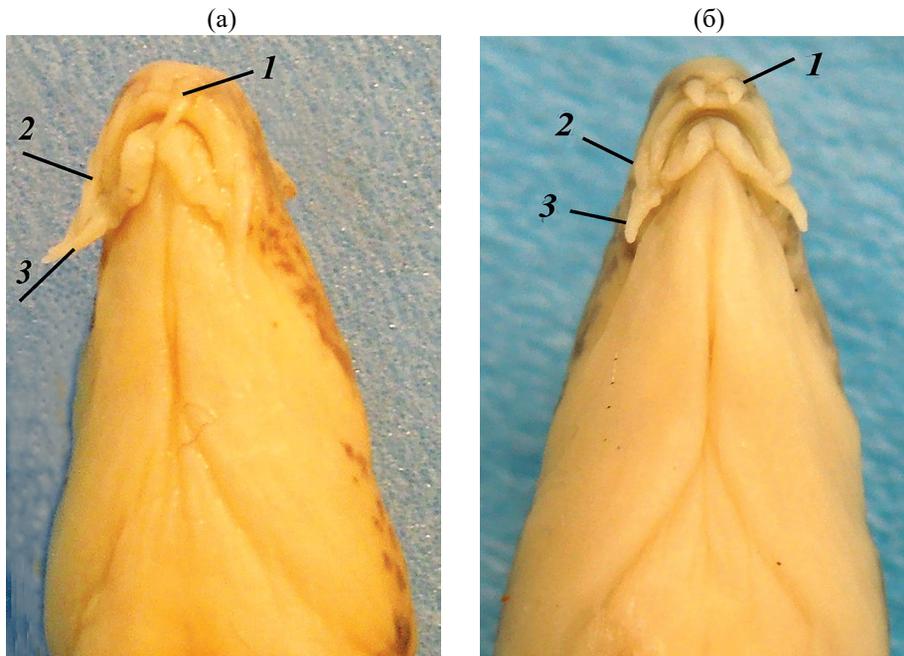


Рис. 2. Щиповки рода *Cobitis* из водоёмов Колхидской низменности; голова, вид снизу: а – самка *SL* 82.5 мм ЗММУ Р-24566, р. Сепа; б – самка *SL* 69.0 мм ЗММУ Р-24570, неотип *Cobitis osurgeticus*, р. Натанеби. Усики: 1 – рostrальные, 2 – максиллярные, 3 – мандибулярные.

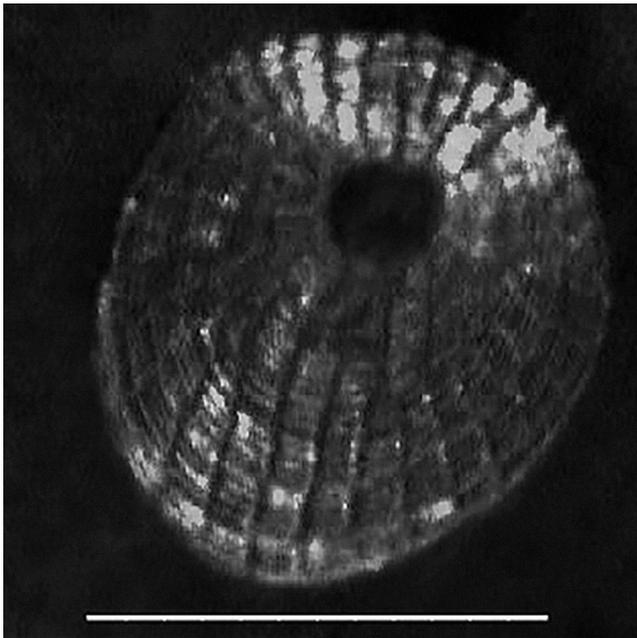


Рис. 3. Чешуя крупной самки щиповки рода *Cobitis* из р. Ногела, ЗММУ Р-24570 *SL* 89.4 мм. Масштаб здесь и на рис. 4: 1 мм.

сгущаются, образуя неправильные пятна; ширина зоны уменьшается в каудальном направлении, она крайне редко доходит до основания хвостового плавника (всего 8% особей из р. Ногела: два из 12 самцов с сохранившейся окраской и самец из р. Охаркали), а обычно выражена не далее начала анального плавника (рис. 1). Пятна

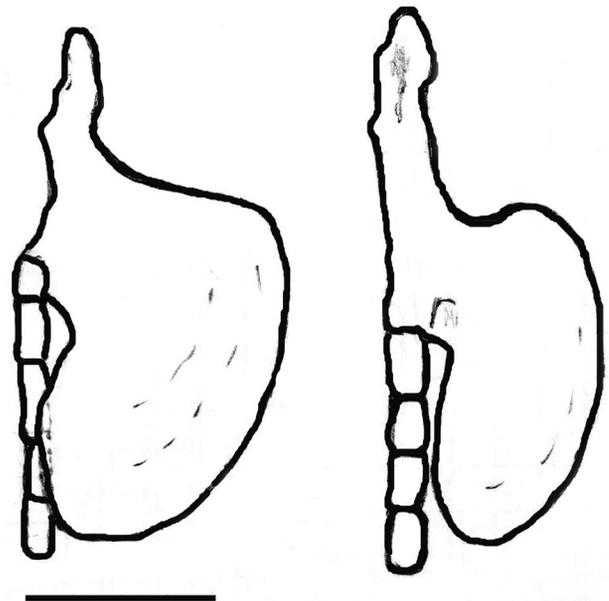


Рис. 4. Орган Канестрини щиповок рода *Cobitis* из р. Ногела.

четвёртой зоны вдоль линии бока крупные, заметно крупнее глаза, их форма сильно варьирует (округлые, прямоугольные, почти треугольные), нередко они сливаются в передней части тела, общее число пятен меняется от 11 до 19, чаще бывает 12–14 пятен. Вдоль средней линии спины 13–21, чаще 15–16 пятен. У основания хвостово-

Таблица 2. Морфометрические характеристики щиповок рода *Cobitis* из рек Колхидской низменности и Абхазии

Признак	Колхидская низменность			Абхазия	
	Натанеби	Ногела		Мачара	
	Самка	Самки (<i>n</i> = 13)	Самцы (<i>n</i> = 16)	Самки (<i>n</i> = 5)	Самцы (<i>n</i> = 3)
<i>TL</i> , мм	80.2	<u>61.0–89.4</u> 75.3 ± 2.57	<u>55.2–69.0</u> 60.6 ± 1.09	<u>64.5–85.1</u> 80.0	<u>62.8–65.0</u> 63.9
<i>SL</i> , мм	69.0	<u>52.2–76.0</u> 64.5 ± 2.17	<u>45.8–58.8</u> 50.9 ± 0.93	<u>55.5–72.2</u> 68.2	<u>53.0–55.0</u> 54
В% <i>SL</i>					
<i>aD</i>	50.9	<u>49.3–53.4</u> 51.6 ± 0.39	<u>48.3–53.5</u> 50.7 ± 0.34	<u>50.0–52.3</u> 51.2	<u>48.7–52.0</u> 50.5
<i>pD</i>	40.3	<u>36.3–41.4</u> 39.4 ± 0.39	<u>37.9–42.9</u> 39.4 ± 0.31	<u>39.6–41.6</u> 40.5	<u>38.9–40.0</u> 39.6
<i>aV</i>	51.9	<u>49.4–53.7</u> 52.0 ± 0.37	<u>49.4–54.7</u> 52.0 ± 0.41	<u>49.6–52.3</u> 50.5	<u>50.9–51.1</u> 51.0
<i>aA</i>	76.5	<u>73.7–79.0</u> 76.3 ± 0.43	<u>72.6–77.5</u> 75.4 ± 0.43	<u>73.5–74.8</u> 74.2	<u>72.1–76.6</u> 74.3
<i>lpc</i>	14.9	<u>13.6–17.6</u> 15.4 ± 0.31	<u>14.0–17.1</u> 15.4 ± 0.25	<u>15.1–17.3</u> 16.4	<u>16.0–16.8</u> 16.5
<i>H</i>	14.5	<u>13.7–17.2</u> 14.9 ± 0.32	<u>13.4–16.2</u> 14.7 ± 0.21	<u>14.8–17.5</u> 16.0	<u>14.4–14.8</u> 14.6
<i>h</i>	9.1	<u>8.1–10.4</u> 9.1 ± 0.19	<u>8.6–10.6</u> 9.4 ± 0.13	<u>8.5–9.9</u> 9.2	<u>9.4–9.6</u> 9.5
<i>P–V</i>	32.3	<u>29.4–34.2</u> 31.6 ± 0.45	<u>26.7–33.5</u> 30.9 ± 0.47	<u>30.6–32.1</u> 31.3	<u>30.6–32.4</u> 31.4
<i>lP</i>	14.4	<u>12.8–15.6</u> 14.2 ± 0.21	<u>19.4–23.7</u> 21.4 ± 0.32	<u>13.6–15.5</u> 14.8	<u>19.1–22.2</u> 20.8
<i>lV</i>	12.3	<u>11.1–14.0</u> 12.3 ± 0.26	<u>13.5–16.7</u> 15.0 ± 0.19	<u>12.4–12.7</u> 12.6	<u>14.3–15.4</u> 14.8
<i>lD</i>	10.6	<u>9.4–11.5</u> 11.1 ± 0.23	<u>10.6–12.9</u> 11.8 ± 0.14	<u>11.2–12.8</u> 11.9	<u>11.1–11.7</u> 11.4
<i>lA</i>	9.0	<u>6.7–9.9</u> 8.4 ± 0.22	<u>7.9–10.7</u> 9.3 ± 0.22	<u>7.8–8.8</u> 8.3	<u>7.6–9.1</u> 8.5
<i>hD</i>	11.9	<u>12.2–15.5</u> 14.1 ± 0.27	<u>13.5–17.9</u> 16.4 ± 0.34	<u>14.1–14.5</u> 14.3	<u>17.2–18.0</u> 17.6
<i>hA</i>	11.2	<u>9.9–11.9</u> 10.8 ± 0.24	<u>11.7–16.0</u> 13.6 ± 0.22	<u>11.1–12.8</u> 12.0	<u>13.3–14.3</u> 13.7
<i>w</i>	7.5	<u>7.0–10.0</u> 8.9 ± 0.24	<u>6.3–9.0</u> 8.2 ± 0.17	<u>7.2–8.2</u> 7.6	<u>6.7–7.0</u> 6.9
<i>wm</i>	7.4	<u>7.2–10.2</u> 8.5	<u>6.7–9.1</u> 7.8 ± 0.17	<u>7.1–8.0</u> 7.4	<u>5.8–7.6</u> 6.5
<i>c</i>	17.7	<u>19.3–22.2</u> 20.4 ± 0.22	<u>18.5–22.8</u> 21.7 ± 0.29	<u>18.5–20.2</u> 19.5	<u>20.4–20.7</u> 20.6
В% <i>c</i>					
<i>ao</i>	41.0	<u>35.9–47.1</u> 40.2 ± 0.86	<u>35.6–46.6</u> 39.5 ± 0.84	<u>40.2–42.9</u> 42.1	<u>36.6–38.0</u> 37.3
<i>o</i>	18.9	<u>14.0–21.6</u> 17.0 ± 0.59	<u>17.9–24.7</u> 20.8 ± 0.50	<u>18.3–20.3</u> 19.2	<u>18.6–23.2</u> 20.4
<i>po</i>	50.0	<u>48.6–60.5</u> 54.1 ± 0.92	<u>46.6–62.5</u> 52.8 ± 1.15	<u>50.0–54.1</u> 51.4	<u>45.5–53.1</u> 48.6

Таблица 2. Окончание

Признак	Колхидская низменность			Абхазия	
	Натанеби	Ногела		Мачара	
	Самка	Самки (<i>n</i> = 13)	Самцы (<i>n</i> = 16)	Самки (<i>n</i> = 5)	Самцы (<i>n</i> = 3)
<i>lB1</i>	6.6	<u>6.3–13.1</u> 9.1 ± 0.52	<u>9.5–12.9</u> 11.1 ± 0.35	<u>12.0–15.5</u> 13.1	<u>15.0–17.6</u> 15.9
<i>lB3</i>	13.9	<u>12.2–21.9</u> 16.7 ± 0.80	<u>15.0–25.9</u> 19.4 ± 0.70	<u>15.8–21.8</u> 18.8	<u>18.6–19.6</u> 19.2
<i>hc</i>	53.3	<u>49.2–59.8</u> 53.4 ± 0.86	<u>45.5–68.5</u> 53.3 ± 1.33	<u>48.2–59.4</u> 53.9	<u>54.6–56.3</u> 55.3
<i>io</i>	14.8	<u>10.4–15.0</u> 12.5 ± 0.41	<u>11.2–17.3</u> 14.1 ± 0.55	<u>14.1–15.2</u> 14.8	<u>13.9–16.1</u> 15.0
<i>lpc</i>	84.4	<u>65.5–83.5</u> 75.4 ± 1.58	<u>64.0–80.5</u> 71.1 ± 1.37	<u>74.7–92.5</u> 84.7	<u>77.9–82.4</u> 80.2
<i>lP/P–V</i>	44.4	<u>41.6–49.5</u> 45.0 ± 0.75	<u>59.9–77.3</u> 69.4 ± 1.30	<u>42.8–49.8</u> 47.3	<u>59.0–71.0</u> 66.4
<i>aD/aV</i>	98.1	<u>93.2–106.1</u> 99.2 ± 1.08	<u>91.3–107.9</u> 97.6 ± 0.95	<u>97.3–105.4</u> 101.5	<u>95.4–102.2</u> 99.2

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; *lP*, *lV* – длина грудного и брюшного плавников; *lD*, *lA* – длина основания спинного и анального плавников; *hD*, *hA* – высота спинного и анального плавников; *w* – толщина тела на уровне спинного плавника, *wm* – толщина тела на уровне основания брюшных плавников, *c* – длина головы, *ao* – длина рыла, *o* – горизонтальный диаметр глаза, *po* – заглазничное расстояние, *lB1* – длина усиков 1-й пары, *lB3* – 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.

Таблица 3. Морфометрические признаки, дифференцирующие разные виды щиповок рода *Cobitis* из рек Закавказья, в изученных малочисленных выборках

Признак	Колхидская низменность			Аджария		Абхазия		
	Ингури	Хоби		Меджинисцкали		Дехва	Мокви	
	Самки (<i>n</i> = 5)	Самки (<i>n</i> = 10)	Самцы (<i>n</i> = 2)	Самки (<i>n</i> = 4)	Самцы (<i>n</i> = 2)	Самки (<i>n</i> = 2)	Самки (<i>n</i> = 2)	Самец
<i>TL</i> , мм	<u>77.2–87.0</u> 82.4	<u>52.0–73.0</u> 66.2	<u>54.5–66.5</u> 60.5	<u>77.2–86.0</u> 81.7	<u>62.0–65.0</u> 63.5	<u>67.0–78.0</u> 72.5	<u>77.2–82.0</u> 79.6	63.1
<i>SL</i> , мм	<u>66.0–75.0</u> 70.6	<u>44.6–63.3</u> 57.1	<u>46.5–57.7</u> 52.1	<u>66.7–73.5</u> 70.1	<u>52.2–56.0</u> 54.1	<u>59.0–66.7</u> 62.9	<u>66.3–70.5</u> 68.4	53.2
<i>aD/SL</i>	<u>47.5–51.2</u> 49.7	<u>47.3–53.2</u> 51.0	<u>48.9–53.8</u> 51.4	<u>48.5–51.3</u> 50.3	<u>49.4–51.8</u> 50.6	<u>49.7–52.0</u> 50.9	<u>50.2–51.4</u> 50.8	52.6
<i>aV/SL</i>	<u>46.1–52.6</u> 50.4	<u>50.2–54.5</u> 52.9	<u>53.3–53.4</u> ~53.4	<u>46.6–51.8</u> 49.5	50.2	<u>48.3–48.7</u> 48.5	<u>49.5–51.1</u> 50.3	51.1
<i>lpc/SL</i>	<u>13.7–15.6</u> 14.7	<u>13.2–16.1</u> 14.8	<u>13.4–14.2</u> 13.8	<u>14.5–16.3</u> 15.7	<u>15.4–15.7</u> 15.6	<u>16.6–17.0</u> 16.8	<u>16.7–17.0</u> 16.9	15.4
<i>lpc/c</i>	<u>67.8–78.0</u> 73.9	<u>64.8–82.1</u> 73.8	<u>66.4–68.8</u> 67.6	<u>71.9–84.7</u> 80.2	<u>73.5–73.9</u> 73.7	<u>84.1–85.5</u> 84.8	<u>90.8–92.6</u> 91.7	75.2
<i>hc/c</i>	<u>50.8–53.7</u> 52.4	<u>49.6–58.0</u> 53.3	<u>56.3–56.9</u> 56.6	<u>49.3–57.3</u> 53.8	<u>51.4–53.0</u> 52.2	<u>51.3–54.6</u> 53.0	<u>49.2–56.6</u> 52.9	53.2
<i>aD/aV</i>	<u>94.3–111.1</u> 98.9	<u>89.8–103.4</u> 96.5	<u>91.6–100.9</u> 96.3	<u>96.7–105.8</u> 101.8	<u>98.4–103.2</u> 100.8	<u>102.9–106.8</u> 104.9	<u>100.6–101.5</u> 101.1	102.9

Примечание. Обозначения см. в табл. 2.

го плавника в верхней части на коже продолговатое чёрное пятно, обычно сохраняющееся при длительном хранении и сильной депигментации особей; в нижней части основания хвостового плавника у многих рыб некрупные, тёмно-коричневые пигментные пятнышки образуют более или менее заметную неровную полоску. На голове разбросаны мелкие пятнышки, которые, сгущаясь, образуют хорошо выраженную полосу от конца рыла через глаз, а также менее чёткие полосы вдоль нижнего края щеки и на жаберной крышке. Мелкие пятнышки вдоль лучей плавников образуют полосы на спинном и хвостовом плавниках.

В целом по внешним морфологическим характеристикам и общей окраске тела колхидские щиповки очень похожи на щиповок Аджарии, относящихся к виду *C. satunini*. Однако, согласно нашим данным (Васильева, Васильев, 2023), у *C. satunini*, в отличие от колхидских щиповок, относительная длина хвостового стебля больше: *lpc* варьирует от 13.9 до 18.3% *SL* (в среднем 15.5–16.8%) и от 71.9 до 105.3% длины головы (в среднем 73.7–85.8%) (табл. 3; Васильева, Васильев, 2023); сильнее сдвинут к хвосту спинной плавник, начало которого примерно на одном уровне с основаниями брюшных плавников или чуть впереди них или даже чуть позади, соответственно, соотношение антедорсального и антевентрального расстояний близко к 100% (у колхидских щиповок спинной плавник обычно начинается заметно впереди основания брюшных плавников, и соотношение антедорсального и антевентрального расстояний, как правило, менее 100%). Кроме этого, у *C. satunini* нередко особи с тупым, срезанным впереди рылом, не обнаруженные у колхидских щиповок.

У впервые изученных нами щиповок из водоёмов Абхазии спинной плавник начинается на уровне оснований брюшных плавников или чуть впереди них, и соответственно соотношение антедорсального и антевентрального расстояний близко к 100%; хвостовой стебель удлинённый: *lpc* варьирует от 15.1 до 17.3% *SL* (в среднем 16.4–16.9%) и от 74.7 до 92.6% длины головы (в среднем 80.2–91.7%) (табл. 2, 3); голова укорочена: даже у мелких особей её длина не превышает 20.7% *SL*; мандибулярные усики чаще заходят за передний край глаза (у 75% особей из р. Мачара и у самца из р. Мокви); пластинка широкого органа Канестрини достигает пятого—половины шестого члеников прикрепленного луча. У всех изученных особей третья зона Гамбетты узкая (у колхидских щиповок и *C. satunini* часто в передней части широкая, превышает по ширине

вторую зону), крайне редко доходит до основания хвостового плавника, обычно не достигает начала анального плавника (75% пробы из р. Мачара); вдоль средней линии бока у них 13–19, чаще 16 или 18 пятен, вдоль середины спины — 14–25, чаще 16 пятен; у основания хвостового плавника интенсивное овальное чёрное пятно в верхней части и узкая скобка из сливающихся мелких пятен — в нижней (рис. 5). По остальным характеристикам абхазские щиповки сходны с колхидскими и *C. satunini*. При этом по ряду характеристик, прежде всего по относительной длине хвостового стебля, соотношению антедорсального и антевентрального расстояний, наличию узкой третьей зоны Гамбетты, обычно не достигающей начала анального плавника, абхазские щиповки сходны с видом *C. tanaitica*, населяющим бассейны рек Днестр, Южный Буг, Днепр, Обиточная, Калка, Дон и Кубань (Васильева, Васильев, 1998).

Краниологические характеристики щиповок Колхидской низменности

Общий вид черепа и его костей у изученных щиповок из р. Ногела представлен на рис. 6, 7. Принципиальных отличий этих щиповок от изученных ранее выборок видов щиповок Закавказья — *C. satunini*, *C. saniae* и *C. derzhavini* Vasil'eva, Solovyeva, Levin et Vasil'ev, 2020 (Vasil'eva, Vasil'ev, 2020; Васильева, Васильев, 2023) — в форме или отсутствии тех или иных элементов черепа не наблюдается. Однако выявлены заметные различия в отдельных пропорциях нейрокрания и некоторых костей. Так щиповки из р. Ногела характеризуются самым низким черепом: наибольшая высота черепа у них не превышает 29.6% длины основания черепа (табл. 4), а в выборках перечисленных видов средние значения наибольшей высоты черепа варьируют в диапазоне от 28.4 до 34.8%, при этом с выборками *C. satunini* и выборкой *C. derzhavini* из Тбилисского водохранилища наблюдается хиатус: значения признака в этих выборках — 31.6–36.7%. По высоте черепа в области этмоидного отдела различия достоверны, но слабее выражены: в отличие от щиповок из р. Ногела средние значения высоты этмоидного отдела у *C. satunini* и *C. derzhavini* из Тбилисского водохранилища изменяются в пределах 22.8–23.9%, лежащих за общим диапазоном изменчивости у щиповок р. Ногела.

Ещё заметнее выражены различия по относительной ширине нейрокрания: у щиповок из р. Ногела он на всех уровнях существенно уже, чем у других видов щиповок Закавказья (табл. 4, рис. 6). В разных выборках этих видов ширина



Рис. 5. Щиповки рода *Cobitis* из р. Мачара, Абхазия, ЗММУ P-24575, внешний вид сбоку: а – самка *SL* 72.0 мм, б – самец *SL* 53.0 мм.

череп на уровне sphenotica варьирует от 25.2 до 38.7 (в среднем 29.8–35.3)%, ширина на уровне ethmoidalia lateralia – от 16.8 до 28.0 (в среднем 21.1–24.5)%, а на уровне pterotica – 34.5–47.6 (в среднем 37.7–45.1)%, соответственно в большинстве случаев наблюдается хиатус между щиповками р. Ногела и другими видами. Кроме этого, у щиповок р. Ногела в среднем меньше длина теменного отверстия черепа: в выборках *C. satunini*, *C. saniae* и *C. derzhavini* средние значения – 19.8–26.3%, у *C. satunini* – 25.7–26.0%, эти значения лежат вне диапазона изменчивости признака у щиповок р. Ногела.

По ряду краниологических индексов выявлены заметные достоверные различия между щиповками р. Ногела и выборками *C. satunini*. У особей из изученных выборок этого вида в среднем больше отверстия на occipitale laterale (11.0–12.5%), длина передней части hyomandibulare (68.2–68.5%), меньше отношение высоты отростка к высоте кости maxillare (67.6–69.4%). В наибольшей степени щиповки из р. Ногела отличаются от *C. derzhavini*: у последнего вида более высокое operculum (высота кости варьирует от 57.3 до 79.5, в среднем 65.5–68.5%), длиннее его передняя часть (83.7–107.9, в среднем 93.8–98.8%), шире праеoperculum (11.0–20.0, в среднем 15.4–16.1%), меньше отношение высоты отростка к высоте кости maxillare (51.4–85.7, в среднем 58.5–74.4%). В целом краниологическая дивергенция щиповок р. Ногела от *C. satunini*, *C. saniae* и *C. derzhavini* превышает уровень дивергенции между этими видами.

Структура кариотипа колхидских щиповок

Кариотип щиповок р. Ногела включает в диплоидном наборе (2n) 50 хромосом, из которых 4 пары метацентрических (m), 7 пар субметацентрических (sm) и 14 пар субтело- и акроцентрических (sta) хромосом (рис. 8). Число хромосомных плеч (NF) 72. Этот кариотип существенно отличается от кариотипа *C. satunini* бóльшим числом одноплечих хромосом и, соответственно, меньшим числом хромосомных плеч: у *C. satunini* 24 sta и NF = 76 (Васильев, 1995; Васильева, Васильев, 2023). По общей структуре кариотипа к колхидским щиповкам ближе обитающие в бассейне Каспийского моря *C. saniae* и *C. derzhavini*, у которых по 30 sta и NF = 70 (Васильев, 1995; Vasil'eva et al., 2020).

Филогения закавказских щиповок рода *Cobitis*

Согласно филогенетическому дереву COI мтДНК, изученные виды щиповок подразделяются на две клады (рис. 9): А) европейско-черноморскую, включающую закавказских щиповок восточного побережья Чёрного моря (*C. satunini* sensu stricto Аджарии и колхидские и абхазские популяции, обозначенные на рисунке как *C. osurgeticus*), фактически не различающихся между собой по мтДНК, а также обыкновенную щиповку *C. taenia* из водоёмов Европы (Германия, Швеция) и донских щиповок *C. tanaitica* из Дона; В) каспийскую, включающую восточнокавказские виды *C. derzhavini*, *C. saniae* и иранский вид *C. faridpaki*. При этом сестринской линией западнокавказских щиповок является

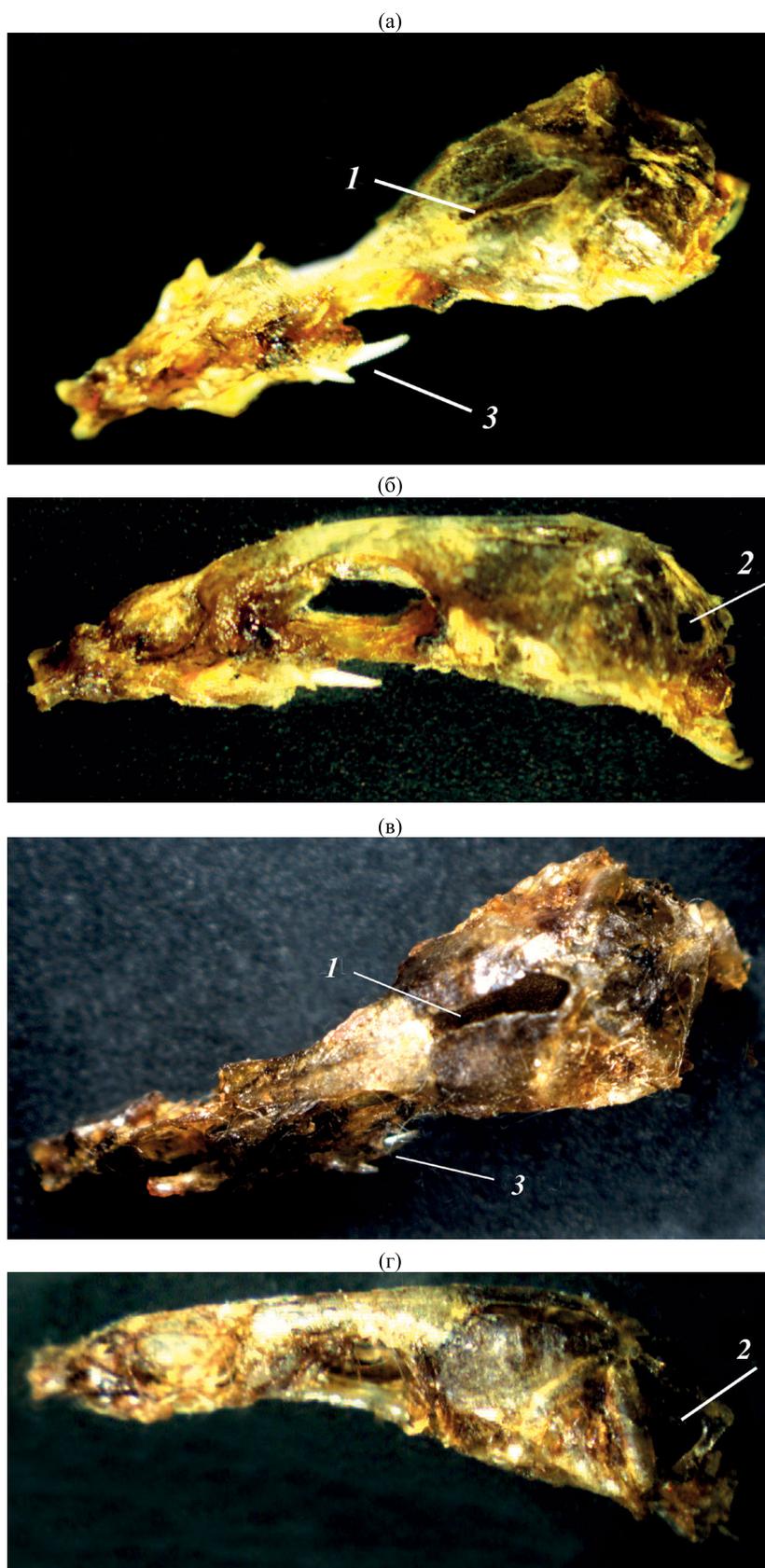


Рис. 6. Черепа щиповки рода *Cobitis* из р. Ногела, длина основания 13.0 мм (а, б) и *C. derzhavini* из Мингечаурского водохранилища, длина основания 11.5 мм (в, г); вид: а, в-сверху, б, г – сбоку. 1 – теменное отверстие, 2 – отверстие на оссипитале laterale, 3 – суборбитальный шип.

Таблица 4. Краниологические индексы щиповок рода *Cobitis* из р. Ногела, бассейн р. Риони

Признак	Самцы (<i>n</i> = 17)	Самки (<i>n</i> = 7)	Признак	Самцы (<i>n</i> = 17)	Самки (<i>n</i> = 7)
<i>TL</i> , мм	<u>61.0–72.0</u> 65.4	<u>58.5–88.0</u> 76.6	В% длины кости		
<i>SL</i> , мм	<u>53.0–62.0</u> 57.0	<u>51.0–78.5</u> 67.1	<i>hPm</i>	<u>78.8–114.8</u> 99.6 ± 2.17	<u>89.7–111.0</u> 97.8
<i>CrL</i> , мм	<u>9.3–11.0</u> 10.1	<u>9.0–13.0</u> 11.1	<i>hD</i>	<u>40.4–61.6</u> 51.2 ± 1.03	<u>46.8–59.1</u> 51.5
В% <i>CrL</i>			<i>rD</i>	<u>60.3–81.3</u> 73.4 ± 1.31	<u>72.6–87.4</u> 78.4
<i>Hmax</i>	<u>25.2–29.6</u> 27.8 ± 0.31	<u>25.2–28.7</u> 26.6	<i>wH</i>	<u>45.9–58.8</u> 54.0 ± 0.95	<u>46.8–59.7</u> 54.0
<i>Heth</i>	<u>17.4–21.4</u> 19.4 ± 0.24	<u>16.0–22.2</u> 18.6	<i>lH</i>	<u>54.4–75.5</u> 61.4 ± 1.46	<u>54.7–68.3</u> 59.3
<i>sSph</i>	<u>24.8–30.1</u> 27.2 ± 0.44	<u>23.7–27.8</u> 25.8	<i>h1/h2Mx</i>	<u>72.7–94.7</u> 84.8 ± 2.14	<u>79.2–100.0</u> 87.2
<i>sPt</i>	<u>30.7–36.1</u> 33.4 ± 0.37	<u>30.5–34.5</u> 32.2	<i>b/aSorb</i>	<u>88.9–116.2</u> 103.3 ± 2.22	<u>91.7–128.9</u> 113.3
<i>sEth</i>	<u>15.8–20.8</u> 18.1 ± 0.37	<u>17.0–20.4</u> 19.0	<i>lSorb</i>	<u>72.2–80.5</u> 77.5 ± 0.58	<u>75.0–80.3</u> 78.0
<i>Lf1</i>	<u>16.7–22.8</u> 19.2 ± 0.38	<u>16.0–24.1</u> 18.4	<i>sSorb</i>	<u>11.4–17.0</u> 14.5 ± 0.47	<u>3.6–20.1</u> 12.4
<i>Lf2</i>	<u>7.4–11.8</u> 9.8 ± 0.28	<u>8.3–11.1</u> 9.3	<i>wCl</i>	<u>10.9–15.7</u> 13.6 ± 0.39	<u>12.9–15.9</u> 14.2
<i>Lorb</i>	<u>20.6–26.5</u> 23.8 ± 0.48	<u>20.4–25.2</u> 22.6	<i>WCl</i>	<u>23.0–36.7</u> 32.5 ± 0.84	<u>27.0–33.7</u> 29.7
В% длины кости			В% длины всей пластинки органа Канестрини		
<i>hOp</i>	<u>43.7–56.1</u> 50.6 ± 0.80	<u>50.5–57.3</u> 53.4	<i>wCanl</i>	<u>40.7–52.4</u> 46.1 ± 0.90	
<i>lOp</i>	<u>76.3–85.8</u> 82.2 ± 0.77	<u>82.8–93.9</u> 86.3	<i>wCanr</i>	<u>40.8–50.8</u> 46.7 ± 0.76	
<i>hSop</i>	<u>14.2–22.6</u> 20.2 ± 0.61	<u>15.0–23.5</u> 19.2	<i>lCanl</i>	<u>36.5–54.4</u> 46.0 ± 1.16	
<i>h1/h2Iop</i>	<u>61.1–100.0</u> 79.7 ± 3.06	<u>65.6–86.5</u> 76.2	<i>lCanr</i>	<u>36.9–53.8</u> 47.1 ± 1.31	
<i>wPop</i>	<u>10.3–16.9</u> 12.8 ± 0.34	<u>9.0–16.7</u> 12.9	<i>phTl</i>	<u>9–14</u> 11.0 ± 0.33	<u>7–13</u> 10.4
<i>rPop</i>	<u>22.5–35.9</u> 28.3 ± 0.95	<u>25.0–33.3</u> 27.5	<i>phTr</i>	<u>8–13</u> 10.6 ± 0.40	<u>7–13</u> 10.3

Примечание. *CrL* – длина основания черепа, *Hmax*, *Heth* – наибольшая высота черепа и высота его передней части; *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 задней части; *wPop*, *rPop* – ширина и расстояние до отростка праеoperculum; *hPm* – высота праemaxillare; *hD*, *rD* – высота и расстояние до конца отростка dentale, *wH*, *lH* – 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 суборбитальном 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; *wCanl*, *wCanr* – ширина пластинки органа Канестрини левого и правого плавников; *lCanl*, *lCanr* – длина наружной стороны органа Канестрини для левого и правого плавников; *phTl*, *phTr* – число глоточных зубов на левой и правой костях. Ост. обозначения см. в табл. 2.

C. taenia, а не географически более близкий вид *C. tanaitica*. Виды выделенного нами комплекса *C. satunini*—*C. satunini sensu stricto* и колхидско-абхазские шиповки составляют одну линию, более того, им свойственны одни и те же гаплотипы.

ОБСУЖДЕНИЕ

Проведённые сравнительно-морфологический и кариологический анализы свидетельствуют в пользу того, что шиповки Колхидской низменности представляют самостоятельный вид, внешне очень похожий на *C. satunini*, но существенно отличающийся от этого и других видов Закавказья по соотношению в кариотипе одноплечих и двуплечих хромосом и, соответственно, по числу хромосомных плеч; по ряду пропорций нейрокrania и костей черепа, а также по совокупности внешних морфологических характеристик и особенностей окраски. Отсутствие различий по мтДНК-маркеру между шиповками Колхидской низменности и *C. satunini* не опровергает этот вывод, а предполагает необходимость дальнейших исследований популяций восточного побережья Чёрного моря с использованием широкого набора генетических маркеров, прежде всего ядерных геномов.

Среди других примеров низкого уровня различий по митохондриальным геномам между разными видами, соответствующих внутривидовому уровню изменчивости у других видов, следует отметить осетров, сахалинского *Acipenser mikadoi* Hilgendorf, 1892 и зелёного *A. medirostris* Ayres, 1854 (Шедько, 2017). На основе полученных результатов автор отмечает (Шедько, 2017. С. 146): "... известно, что однозначных правил по установлению таксономического ранга для близкородственных, но не идентичных и географически изолированных популяций не суще-

ствует. Часто это решается путём консенсуса по совокупности имеющихся данных". В случае сахалинского и зелёного осетров, хотя гипотетический возраст их расхождения и сократился с 9.60 до 0.16 млн лет (Шедько, 2017), следует отметить, что за указанный период они достигли глубокой дивергенции по структуре кариотипов (у первого вида $2n = 262 \pm 4$, $NF = 342 \pm 4$, среди первых 20 пар крупных двуплечих хромосом не менее 9 пар sm; а у второго $2n = 249 \pm 8$, $NF = 345 \pm 8$ и не более 4 пар sm), внешней морфологии (у первого вида не более девяти брюшных жучек

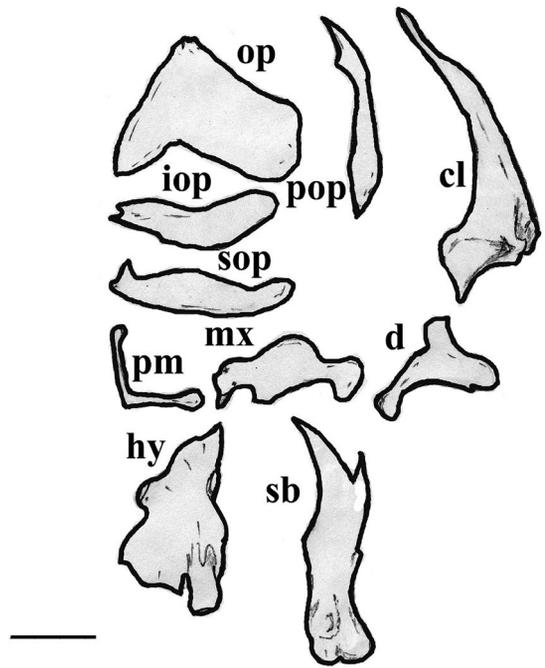


Рис. 7. Кости черепа шиповки рода *Cobitis* из р. Ногела: op – operculum, pop – праеоперкулум, iop – интероперкулум, sop – субоперкулум, cl – cleithrum, pm – праемаксилляр, mx – максилляр, d – dentale, hy – гюомандибуляр, sb – суборбитальный шип. Масштаб: 1 мм.

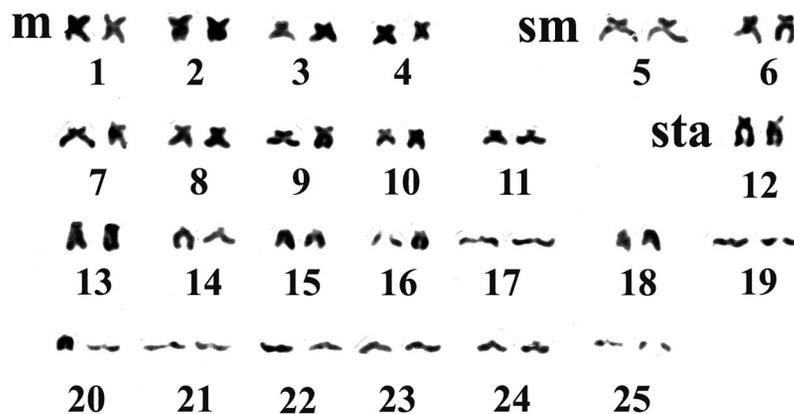


Рис. 8. Кариотип шиповок рода *Cobitis* из р. Ногела: m – мета, sm – субмета, sta – субтело и акроцентрические хромосомы.

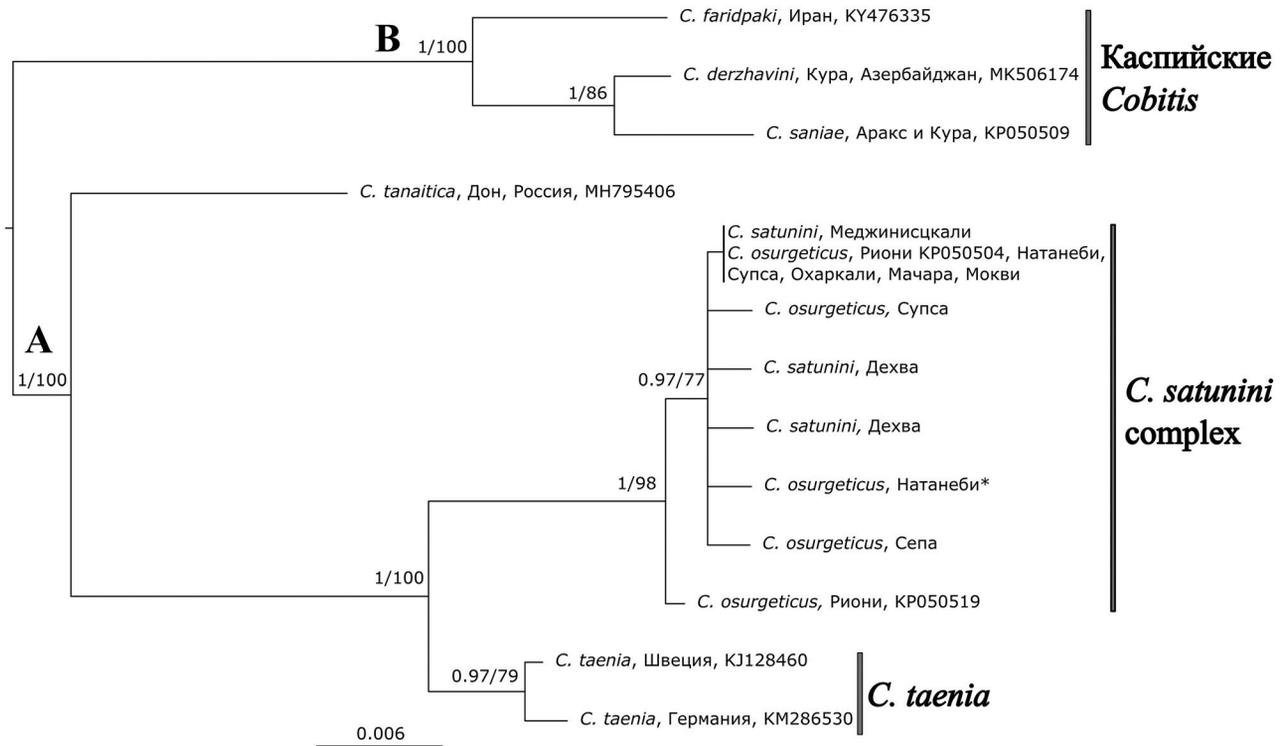


Рис. 9. Консенсусное филогенетическое дерево, построенное методом байесовской вероятности (BI) на основе набора данных *COI* для щиповок *Cobitis* Закавказья и видов, обитающих в Иране и Восточной Европе. В узлах дерева до черты указаны значения апостериорной вероятности для метода BI, после черты – значения бутстрепа для метода максимального правдоподобия (ML). Клады: А – европейско-черноморская (с подкладой *Cobitis satunini* complex), В – каспийская; *неотип *C. osurgeticus*. Для отдельных видов указаны имеющиеся в международной базе данных Генбанка (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/>) номера последовательностей гена *COI*. Масштаб длины ветвей указан в ожидаемых заменах на сайт.

и обычно менее 20 жаберных тычинок, а у второго обычно более девяти брюшных жучек и 20 жаберных тычинок; наблюдаются также различия по положению усиков), содержанию ДНК и аллельному составу микросателлитного локуса *Afu-34* (Vasil'eva et al., 2009). Поскольку эти виды осетров являются современными тетраплоидами аллоплоидного происхождения (Vasil'ev, 2009), они могут иметь одинаковый (или очень близкий) митохондриальный геном, унаследованный от общего материнского вида. Для щиповок рода *Cobitis* также были выявлены диплоидно-полиплоидные отношения (Васильев и др., 1999), вследствие чего большое сходство митохондриальных геномов для некоторых видов вполне вероятно.

В пользу обособленности щиповок Колхидской низменности от щиповок Аджарии свидетельствует оригинальная схема центров видового разнообразия (Давидьян, 2008 – цит. по: Абдурахманов, 2017), разработанная для долгоносиков рода *Plinthus*. Выделено пять центров: 1) Западно-Кавказский, охватывает территорию Абхазии и сопредельные горные массивы

в Краснодарском крае и Мингрелии; 2) Центрально-Кавказский, западная часть которого целиком лежит в Закавказье (Мингрелия и Сванетия), а восточная, расположенная между Мамисонским и Крестовым перевалами, включает территорию по обе стороны Водораздельного хребта; 3) Восточно-Кавказский, включает горы Дагестана и Азербайджана; 4) Малоазиатский (Понтийско-Кавказский), расположен на стыке Понтийского хребта в Северо-Восточной Турции и гор на юго-западе Малого Кавказа; 5) Европейский, находится в области Юлийских Альп и соседних с ними гор севернее Адриатического моря. Эти центры различаются видовым разнообразием, составом видов и предполагаемым происхождением фаун (Абдурахманов, 2017). Верховья рек, населённые популяциями щиповок Колхиды, принадлежат к Центрально-Кавказскому центру, а популяциями Аджарии – к Малому Кавказу. Среди млекопитающих можно отметить кавказского эндемика – прометееву полёвку *Prometheomys schaposchnikowi* Satunin, 1901, которая ограничена в своём распространении западной половиной Главного Кавказского

хребта и северным склоном Гурийско-Аджарского хребта (Бобринский, 1951), т.е. имеет распространение, сходное с колхидскими щиповками.

Кавказская саламандра из Аджарии в окрестностях Батуми была описана в статусе особого подвида *Mertensiella caucasica djanaschvili* Tartarashvili et Bakradze, 1989, валидность которого оспаривали. Однако, согласно анализу изменчивости гена цитохрома *b* мтДНК, саламандра на Кавказе представлена двумя филетическими линиями, соответствующими разным видам, которые независимо эволюционировали, возможно, с нижнего плиоцена. Один из этих видов населяет Центральную Грузию в районе г. Боржоми, а второй – Юго-Западную Грузию (= Аджария) и Северо-Восточную Турцию (Tarkhishvili et al., 2000). Среди рыб аргументами в пользу обособленности пресноводных фаун Колхиды и Аджарии являются недавние описания двух новых видов. Из притоков нижнего течения р. Чорохи (= Çoruh) в Турции описан новый вид пескаря *Gobio artvinicus* Turan, Jaroshvili, Aksu et Bektaş, 2016, дифференцируемый авторами от пескарей р. Риони, идентифицируемых ими как *G. caucasicus* Kamensky, 1901, по совокупности морфологических характеристик (Turan et al., 2016). К настоящему времени между этими двумя видами пескарей выявлены и существенные генетические различия на основе анализа изменчивости участка митохондриального гена цитохромоксидазы (*COI*) (Eritashvili et al., 2020). Новый вид гольца *Oxynoemacheilus phasicus* Freyhof, Kaşa, Eritashvili et Geiger, 2021 обнаружен лишь в бассейнах рек Риони и Ингури (Freyhof et al., 2021). Он принадлежит к обособленной филетической митохондриальной линии (*COI*) и диагностируется от другого вида восточного побережья Чёрного моря, описанного из р. Чорохи в Турции (*O. cemali* Turan, Kaşa, Kalaycı, Bayçelebi et Aksu, 2019), по совокупности морфологических характеристик.

Пригодным названием для самостоятельного валидного вида щиповок Колхидской низменности является *C. osurgeticus*, впервые опубликованное с авторством Каменского в 1899 г. (Радде, 1899) без описания, но с явственным указанием (Международный Кодекс ..., 2000. Ст. 12.2) на то, что оно принадлежит представителю вида рода *Cobitis*, обнаруженному в районе Озургети, хранящемуся в коллекции Кавказского музея и отличному от других видов рода в коллекции, также представленных в водоёмах Закавказья: 1) *C. taenia*, к которому в коллекции отнесены экземпляры из Поты, Батуми и р. Волга; 2) *C. aurata* (= *Sabanejewia aurata* (De Filippi,

1863)), включающий особей из р. Кура и ряда водоёмов Каспийского бассейна (Радде, 1899). Позднее *C. osurgeticus* Kamensky был включён Каврайским (1906) в список видов, обитающих в пределах Кавказа и Закавказья, а затем отнесён Барачем (1941) к синонимам *C. taenia*. О других публикациях, где бы упоминалось это название, нам не известно. Ниже приводим основную синонимию и диагноз *C. osurgeticus*.

***Cobitis osurgeticus* Kamensky, 1899 – озургетская щиповка**

Cobitis osurgeticus Kamensky: Радде, 1899. С. 321 (Озургети).

Cobitis osurgeticus: Каврайский, 1906. С. 73 (Озургеты).

Cobitis taenia non Linnaeus, 1758: Берг, 1949. С. 890 (partim: Нотанеби).

Cobitis taenia satunini non Gladkov, 1935: Эландидзе, 1983. С. 212 (partim: реки Риони, Супса, Натанеби, Хоби, Ингури, Кодори, Бзыби, оз. Инкит, болото у Сухуми).

Cobitis satunini non Gladkov, 1935: Freyhof et al., 2018. P. 29 (partim); Kuljanishvili et al., 2020. P. 4 (partim).

Диагноз. Вид рода *Cobitis*, одно чёрное продолговатое пятно в верхней части основания хвостового плавника, в нижней части у многих рыб некрупные, тёмно-коричневые пятнышки образуют более или менее заметную неровную полосу; чешуи у основания спинного плавника более или менее округлые с небольшой фокальной зоной (диаметр от 13 до 50% наибольшего диаметра чешуи), несколько смещённой от центра; орган Канестрини у самцов широкий, топорообразной формы, пластинка у взрослых особей обычно доходит до конца четвёртого членика причленённого луча и далее (вплоть до конца восьмого членика); спинной плавник обычно начинается заметно впереди основания брюшных плавников (соотношение антедорсального и антевентрального расстояний, как правило, менее 100%); кожистые гребни на хвостовом стебле обычно хорошо выражены, невысокие; ширина третьей зоны Гамбетты уменьшается в каудальном направлении, эта зона обычно выражена не далее начала анального плавника; пятна вдоль середины бока крупные, больше горизонтального диаметра глаза, число пятен 11–19, чаще 12–14; длина хвостового стебля 13.2–17.6 (в среднем 13.8–15.4)% *SL*, 64.8–84.4% длины головы; голова постепенно понижается к переднему концу рыла; $2n = 50 = 8m + 14sm + 28sta$, $NF = 72$.

Как уже отмечено выше, по внешним морфологическим характеристикам и общей окраске тела вид *C. osurgeticus* очень похож на *C. satunini*. Из-за перекрывания значений диагностических признаков индивидуальная дифференциация особей этих двух близкородственных видов-двойников затруднительна. Поэтому мы считаем, что для объективного определения восстановленного нами вида *C. osurgeticus* необходимо обозначить его неотип на основе полностью соответствующего диагностическим признакам и послужившего ваучером таксона для молекулярно-генетических исследований экземпляра из типового местонахождения, а также дать подробное его описание, включающее отличительные характеристики таксона (Международный Кодекс ..., 2000. Ст. 75).

Неотип: ЗММУ Р-24571, *TL* 80.2 мм, *SL* 69.0 мм, р. Натанеби у г. Озургети, Грузия, 20.09.2016 г., сборщики Б. А. Лёвин, Е. П. Симон; ДНК-ваучер ML803.

Описание неотипа. *D* II 7½, *A* II 5½, *P* I 7½, *V* I 5½, *C* I 14 I. Тело удлинённое, сжатое с боков, невысокое; наибольшая высота тела перед спинным плавником меньше длины хвостового стебля; толщина тела над основанием брюшных плавников заметно меньше наименьшей высоты тела. Спинной плавник начинается впереди основания брюшных плавников (основания брюшных плавников на уровне второго неветвистого луча спинного плавника); хвостовой стебель удлинённый, его длина составляет 14.9% *SL* и более 80% длины головы; стебель сильно сжат с боков, высокий, его высота заметно более половины его длины; кожистые гребни по краям хвостового стебля невысокие, лучше выражены у основания хвостового плавника (рис. 1e). Голова относительно короткая (менее 18% *SL*), сжата с боков; глаза небольшие, расположены в верхней части головы; межглазничное пространство узкое, выпуклое. Рыло удлинённое, его длина превышает 40% длины головы; передняя часть рыла постепенно опускается книзу, не срезана. Суборбитальный шип двухветвистый, слабо изогнутый, его передняя ветвь заметно короче задней, заходящей за середину глаза. Рот маленький, нижний, нижняя губа двуплостная, с короткими складчатыми ментальными долями (рис. 2б); мандибулярные усики далеко не доходят до переднего края глаза, заканчиваясь примерно посередине между ноздрей и глазом. 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, несколько смещённой от центра, и большим числом поперечных борозд. Морфометрические признаки неотипа представлены в табл. 2.

У фиксированного в 96%-ном этаноле и переведённого сначала в воду, а затем в 75%-ный этанол неотипа общий фон тела светло-бежевый с тёмными коричневыми пятнами, образующими характерные полосы пигментации — зоны Гамбетты. Очень мелкие крапинки первой зоны разбросаны между пятнами середины спины, опускаясь ниже пятен спины, объединяются в более крупные пятнышки, формирующие чёткую линию, продолжающуюся до середины спинного плавника. Вторая зона представлена более крупными пятнами, преимущественно горизонтально вытянутыми и часто сливающимися между собой в передней части тела, и пятнами неправильной формы в задней части, заканчивающимися на уровне середины анального плавника. Более мелкие неправильные пятнышки третьей зоны по размерам соответствуют пятнышкам линии первой зоны; ширина третьей зоны в передней части превышает ширину второй зоны и примерно от уровня начала брюшных плавников уменьшается в каудальном направлении; заканчивается третья зона на уровне начала анального плавника, за которым пятнышки неправильной формы разной величины образуют единый леопардовый рисунок между пятнами середины спины и середины бока (четвёртая зона Гамбетты), продолжающийся до основания хвостового плавника. Пятна четвёртой зоны вдоль линии бока самые крупные, большинство из них заметно крупнее глаза, форма этих 15 пятен варьирует от треугольной до вытянутой прямоугольной. Вдоль средней линии спины 19 крупных пятен. У основания хвостового плавника в верхней части на коже продолговатое, каплевидное чёрное пятно, в нижней части основания хвостового плавника сгущающиеся мелкие пятнышки образуют вертикальную изогнутую полосу. Мелкие пятнышки разбросаны вдоль лучей спинного и хвостового плавников, образуя четыре поперечных полосы на спинном плавнике и семь неправильных полосок на хвостовом (рис. 1а).

Результаты, полученные по шиповкам Абхазии, можно рассматривать только как предварительные из-за малого количества изученного материала. Как уже отмечено выше, в целом по внешним морфологическим характеристикам и окраске исследованные экземпляры из водоёмов Абхазии сходны с *C. osurgeticus*. Однако у них в среднем относительная длина хвостового сте-

бля больше, а головы — меньше, хотя диапазоны изменчивости этих характеристик значительно перекрываются (табл. 2, 3). Кроме этого, у колхидских щиповок третья зона Гамбетты в передней части часто широкая, превышает по ширине вторую зону, а у всех изученных особей из Абхазии она узкая на всем протяжении. По перечисленным признакам щиповки Абхазии похожи на *C. tanaitica*, однако этот вид обнаруживает высокий уровень дивергенции по мтДНК от всех щиповок из водоёмов восточного побережья Чёрного моря (рис. 9).

С одной стороны, обнаруженное внешнее сходство абхазских щиповок с *C. tanaitica* может быть обусловлено широким диапазоном изменчивости *C. osurgeticus* и межпопуляционными различиями популяций Колхиды и конспецифичных краевых популяций Абхазии. С другой — выявленная близость абхазских щиповок и *C. osurgeticus* по митохондриальному геному может быть связана с интрогрессией митохондриальных геномов этого вида и *C. tanaitica*. К настоящему времени случаи интрогрессии геномов в результате межвидовой гибридизации при вторичных контактах известны для ряда видов вьюновых рыб, включая щиповок (Saitoh et al., 2004; Choleva et al., 2014; Perdices et al., 2016; Janko et al., 2018; Kwan et al., 2019). В пользу древней гибридизации, в частности, свидетельствует несогласующийся уровень различий по маркерам мтДНК и консервативному маркеру ядерной ДНК (RAG1) между эндемиком Восточного Закавказья *C. derzhavini* и сестринским видом *C. saniae* (Vasil'eva et al., 2020). Анализ структуры кариотипов однополых триплоидных форм щиповок из верхнего Днепра и Западной Двины показал, что вид *C. tanaitica* участвовал в их образовании путём гибридизации с видами группы *C. taenia* и предположительно с каким-то видом щиповок Кавказа (Vasil'ev, Vasil'eva, 2022).

Межвидовая гибридизация с интрогрессией мтДНК на Кавказе отмечена и среди других групп костистых рыб, например усачей рода *Barbus* (Levin et al., 2019). При этом на побережье Абхазии недавно обнаружено наложение ареалов двух видов усачей — эндемичного для Западного Закавказья *B. rionicus* Kamensky, 1899 и более широко распространённого в водоёмах бассейна Чёрного моря *B. tauricus* Kessler, 1877 (Levin et al., 2019). Биогеография щиповок восточного побережья Чёрного моря изучена хуже, но нельзя исключать подобный феномен и для этой группы.

Несомненно, что для прояснения статуса абхазских щиповок необходимы дальнейшие морфогенетические исследования, включа-

ющие не только анализ митохондриального и ядерного геномов особей из разных популяций, но и изучение структуры их кариотипов, поскольку, например, для *C. tanaitica* характерен специфический кариотип с фиксированной Y-аутосомной транслокацией, который, кроме этого, существенно отличается от кариотипа *C. osurgeticus* большим числом двуплечих хромосом (8m + 28 sm у самок и 9m + 28 sm у самцов) и числом хромосомных плеч (NF = 86) (Васильев, 1995; Васильева, Васильев, 1998). Поэтому по структуре кариотипа легко идентифицировать не только особей двух видов, но и их гибридов. Гибридизацией между *C. osurgeticus* и *C. tanaitica* может быть объяснено и внешнее сходство с последним видом щиповок Абхазии, которых на данный момент исследования мы склонны рассматривать в составе вида *C. osurgeticus*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы благодарны за помощь в сборе материала О.Н. Артаеву, А.А. Болотовскому (ИБВВ РАН), Л. Мумладзе (Университет Ильи, Тбилиси) и Е.П. Симонову (ИПЭЭ РАН), а А.А. Гандлину и М.А. Лёвиной (ИБВВ РАН) — за помощь в молекулярно-генетической работе. 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 № 121032300105—0. Генетические исследования поддерживаются государственным заданием Института биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН № 121051100104—6.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Абдурахманов Г. М. 2017. Биогеография Кавказа. М.: Т-во науч. изд. КМК, 720 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 усачей — *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 СССР. Т. 342. № 6. С. 839—842.

- Васильев В. П., Виноградов А. Е., Розанов Ю. М., Васильева Е. Д. 1999. Содержание ДНК в клетках форм однополого-двулового комплекса щиповок рода *Cobitis* и щиповки Лютера *C. lutheri* (Cobitidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 39. № 3. С. 355–361.
- Васильева Е. Д. 1984. Сравнительный морфологический анализ двух популяций щиповок (род *Cobitis*, Cobitidae), отличающихся числом пятен у основания хвостового плавника // Там же. 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., Васильев В. П. 1998. Виды-двойники в роде *Cobitis* (Cobitidae). 1. Южнорусская щиповка *Cobitis rossomeridionalis* sp. nova // Вопр. ихтиологии. Т. 38. № 5. С. 604–614.
- 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>
- Васильева Е. Д., Васильев В. П. 2023. Динамика разнообразия щиповок рода *Cobitis* Закавказья в антропогенный период по данным музейных коллекций. II. Морфокариологическая изменчивость, таксономический статус и диагностические признаки щиповок Аджарии // Там же. Т. 63. № 6. С. 634–650.
<https://doi.org/10.31857/S0042875223060255>
- Давыдова М. И., Каменский А. И., Неклюкова Н. П., Тушинский Г. К. 1966. Физическая география СССР. М.: Просвещение, 847 с.
- Каврайский Ф. Ф. 1906 (1907). 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.
- Кузнецов С. С. 1937. Геология окрестностей Батуми // Экскурсия по Кавказу. Черноморское побережье. Л.; М.: ОНТИ НКТП СССР. С. 5–9.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. 2000. СПб.: Изд-во ЗИН РАН, 221 с.
- Паффенгольц К. Н. 1959. Геологический очерк Кавказа. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 506 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 главнонач. гражданской частью на Кавказе. С. 305–324.
- Шедько С. В. 2017. Низкий уровень различий митогеномов сахалинского осетра *Acipenser mikadoi* Hilgendorf, 1892 и зелёного осетра *A. medirostris* Ayeres, 1854 (Acipenseridae) свидетельствует об их недавней дивергенции // Биология моря. Т. 43. № 2. С. 144–147.
- Эланидзе Р. Ф. 1983. Ихтиофауна рек и озер Грузии. Тбилиси: Мецниереба, 320 с.
- Aljanabi S. M., Martinez I. 1997. Universal and rapid salt-extraction of high quality genomic DNA for PCR-based techniques // Nucleic Acids Res. V. 25. № 22. P. 4692–4693.
<https://doi.org/10.1093/nar/25.22.4692>
- Choleva L., Musilova Z., Kohoutova-Sediva A. et al. 2014. Distinguishing between incomplete lineage sorting and genomic introgressions: complete fixation of allospecific mitochondrial DNA in a sexually reproducing fish (*Cobitis*; Teleostei), despite clonal reproduction of hybrids // PLoS One. V. 9. № 6. Article e80641.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0080641>
- Epitashvili G., Geiger M., Astrin J. J. et al. 2020. Towards retrieving the Promethean treasure: a first molecular assessment of the freshwater fish diversity of Georgia // Biodivers. Data J. V. 8. Article e57862.
<https://doi.org/10.3897/BDJ.8.e57862>
- 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>
- Freyhof J., Kaya C., Epitashvili G., Geiger M. F. 2021. *Oxynoemacheilus phasicus*, a new nemacheilid loach from the eastern Black Sea basin with some remarks on other Caucasian *Oxynoemacheilus* (Teleostei: Nemacheilidae) // Ibid. V. 4952. № 1. P. 135–151.
<https://doi.org/10.11646/zootaxa.4952.1.8>
- Gambetta L. 1934. Sulla variabilità del cobite fluviatile (*Cobitis taenia*) e sul rapporto numerico dei sessi // Bull. Mus. Zool. Anat. Comp. Univ. Torino. V. 44. P. 297–324.
- Huelsenbeck J. P., Ronquist F. 2001. MRBAYES: Bayesian inference of phylogenetic trees // Bioinformatics. V. 17. № 8. P. 754–755.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/17.8.754>
- Ivanova N. V., Zemlak T. S., Hanner R. H., Hebert P. D. N. 2007. Universal primer cocktails for fish DNA barcoding // Mol. Ecol. Notes. V. 7. № 4. P. 544–548.
<https://doi.org/10.1111/j.1471-8286.2007.01748.x>
- Janko K., Pačák J., Wilkinson-Herbots H. et al. 2018. Hybrid asexuality as a primary postzygotic barrier between nascent species: on the interconnection between asexuality, hybridization and speciation // Mol. Ecol. V. 27. № 1. P. 248–263.
<https://doi.org/10.1111/mec.14377>
- Kottelat M., Freyhof J. 2007. Handbook of European freshwater fishes. Cornol; Berlin: Kottelat and Freyhof, 646 p.
- Kuljanishvili T., Epitashvili G., Freyhof J. et al. 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>
- Kwan Y.-S., Ko M.-H., Jeon Y.-S. et al. 2019. Bidirectional mitochondrial introgression between Korean cobitid fish

- mediated by hybridogenetic hybrids // *Ecol. Evol.* V. 9. № 3. P. 1244–1254.
<https://doi.org/10.1002/ece3.4830>
- Lanfear R., Calcott B., Ho S. Y., Guindon S. 2012. PartitionFinder: combined selection of partitioning schemes and substitution models for phylogenetic analyses // *Mol. Biol. Evol.* V. 29. № 6. P. 1695–1701.
<https://doi.org/10.1093/molbev/mss020>
- Levan A., Fredga A., Sandberg A. A. 1964. Nomenclature for centromeric position on chromosomes // *Hereditas.* V. 52 № 2. P. 201–220.
<https://doi.org/10.1111/j.1601-5223.1964.tb01953.x>
- Levin B. A., Simonov E., Matveyev M. P. et al. 2018. DNA barcoding of the fishes of the genus *Alburnoides* (Actinopterygii, Cyprinidae) from Caucasus // *Mitochondrial DNA. Pt. A.* V. 29. № 1. P. 49–55.
<https://doi.org/10.1080/24701394.2016.1238900>
- Levin B. A., Gandlin A. A., Simonov E. S. et al. 2019. Phylogeny, phylogeography and hybridization of Caucasian barbels of the genus *Barbus* (Actinopterygii, Cyprinidae) // *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 135. P. 31–44.
<https://doi.org/10.1016/j.ympev.2019.02.025>
- Minh B. Q., Nguyen M. A. T., von Haeseler A. 2013. Ultrafast approximation for phylogenetic bootstrap // *Mol. Biol. Evol.* V. 30. № 5. P. 1188–1195.
<https://doi.org/10.1093/molbev/mst024>
- 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>
- Nguyen L.-T., Schmidt H. A., von Haeseler A., Minh B. Q. 2015. Q-TREE: A fast and effective stochastic algorithm for estimating maximum-likelihood phylogenies // *Mol. Biol. Evol.* V. 32. № 1. P. 268–274.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msu300>
- Ninua N. Sh., Japoshvili B. O. 2008. Check list of fishes of Georgia // *Proc. Inst. Zool. Tbilisi.* V. 23. P. 163–176.
- Perdices A., Bohlen J., Šlechtová V., Doadrio I. 2016. Molecular evidence for multiple origins of the European spined loaches (Teleostei, Cobitidae) // *PLoS One.* V. 11. № 1. Article e0144628.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0144628>
- Perdices A., Ozeren C. S., Erkakan F., Freyhof J. 2018. Diversity of spined loaches from Asia Minor in a phylogenetic context (Teleostei: Cobitidae) // *Ibid.* V. 13. № 10. Article e0205678.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0205678>
- Rambaut A., Drummond A. 2008. FigTree: Tree figure drawing tool, version 1.4.3. Edinburgh: Inst. Evol. Biol. Univ. Edinburgh (<http://tree.bio.ed.ac.uk/software/figtree/>. Version 01/2022).
- River basis analysis in the Chorokhi–Adjaristskali pilot basin, Georgia. 2013. Tbilisi: IEC (<https://www.yumpu.com/s/6511fk0xcsUQ13El>. Version 04/2023).
- Rothgänger J., Weniger M., Weniger T. et al. 2006. Ridom TraceEdit: a DNA trace editor and viewer // *Bioinformatics.* V. 22. № 4. P. 493–494.
<https://doi.org/10.1093/bioinformatics/btk002>
- Saitoh K., Kim I.-S., Lee E.-H. 2004. Mitochondrial gene introgression between spined loaches via hybridogenesis // *Zool. Sci.* V. 21. № 7. P. 795–798.
<https://doi.org/10.2108/zsj.21.795>
- Tamura K., Dudley J., Nei M., Kumar S. 2007. MEGA4: molecular evolutionary genetics analysis (MEGA) software version 4.0. // *Mol. Biol. Evol.* V. 24. № 8. P. 1596–1599.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msm092>
- Tarkhnishvili D. N., Thorpe R. S., Arntzen J. W. 2000. Pre-Pleistocene refugia and differentiation between populations of the Caucasian salamander (*Mertensiella caucasica*) // *Mol. Phylogenet. Evol.* V. 14. № 3. P. 414–422.
<https://doi.org/10.1006/mpev.1999.0718>
- Turan D., Japoshvili B., Aksu İ., Bektaş Y. 2016. Description of two new species of the genus *Gobio* (Teleostei: Cyprinidae) from the Black Sea coast of Turkey // *Zool. Middle East.* V. 62. № 2. P. 112–124.
<https://doi.org/10.1080/09397140.2016.1182779>
- Vasil'ev V. P. 2009. Mechanisms of polyploid evolution in fish: polyploidy in sturgeons // *Biology, Conservation and Sustainable Development of Sturgeons. Fish and Fisheries Series.* V. 29. Dordrecht: Springer. P. 97–117.
https://doi.org/10.1007/978-1-4020-8437-9_6
- 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'ev V., Vasil'eva E. 2022. Triploid forms' karyotypes of spined loaches from the genus *Cobitis* (Actinopterygii: Cypriniformes: Cobitidae) of the upper Dnieper and Western Dvina rivers; analysis of the triploids' origin // *Acta Ichthyol. Piscat.* V. 52. № 1. P. 67–75.
<https://doi.org/10.3897/aipe.52.81191>
- 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., Vasil'ev V. P., Shedko S. V., Novomodny G. V. 2009. The validation of specific status of the Sakhalin sturgeon *Acipenser mikadoi* (Acipenseridae) in the light of recent genetic and morphological data // *Ibid.* V. 49. № 10. P. 868–873.
<https://doi.org/10.1134/S003294520910004X>
- 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>
- Ward R. D., Zemlak T. S., Innes B. H. et al. 2005. DNA barcoding Australia's fish species // *Phil. Trans. R. Soc. B.* V. 360. № 1462. P. 1847–1857.
<https://doi.org/10.1098/rstb.2005.1716>