

УДК 597.551.2.591.471.4.575.8

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ДИВЕРСИФИКАЦИИ КРУПНЫХ АФРИКАНСКИХ УСАЧЕЙ РОДА *BARBUS* (*LABEOBARBUS* AUCTORUM, CYPRINIDAE) И АЛТАЙСКИХ ОСМАНОВ РОДА *OREOLEUCISCUS* (LEUCISCIDAE)

© 2024 г. М. В. Мина^{1,*}, А. Н. Мироновский², Ю. Ю. Дгебуадзе^{2,3}

¹Институт биологии развития РАН – ИБР РАН, Москва, Россия

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

³Московский государственный университет, Москва, Россия

*E-mail: mvmina@bk.ru

Поступила в редакцию 08.05.2023 г.

После доработки 04.07.2023 г.

Принята к публикации 11.07.2023 г.

Методами многомерного анализа проведено исследование разнообразия признаков черепа генерализованных и специализированных морфотипов крупных африканских усачей *Barbus* (*Labeobarbus auctorum*) Эфиопии. Показано, что в оз. Тана, где наблюдается большое разнообразие морфотипов, у особей генерализованной формы, длина которых превышает 15 см, векторные нагрузки на первую главную компоненту признаков костей, формирующих челюсти, образуют чётко обособленный кластер, тогда как у усачей в других озёрах, где встречается только генерализованная форма, такой кластер отсутствует, но аналогичный по составу кластер образуют векторные нагрузки на вторую главную компоненту. Подобная ситуация обнаружена у алтайских османов (род *Oreoleuciscus*) в оз. Орог Центрально-Азиатского бессточного бассейна (Монголия), однако в этом случае особи генерализованной формы приобретают признаки большеротой формы, переходя на питание рыбой. Потомки же большеротых усачей из оз. Тана обнаруживают признаки родителей даже в аквариумных экспериментах. Мы предполагаем, что у алтайских османов оз. Орог наблюдается ранняя стадия морфоэкологической дивергенции форм, когда она ещё обратима, а у усачей в оз. Тана – более поздняя стадия, на которой дивергенция необратима, что можно рассматривать как пример генетической ассимиляции.

Ключевые слова: крупные африканские усачи *Barbus* (*Labeobarbus auctorum*), алтайские османы *Oreoleuciscus*, структура различий, морфотипы, генерализованная форма, векторные нагрузки признаков, генетическая ассимиляция.

DOI: 10.31857/S0042875224010014, EDN: AINHAM

Хорошо известно, что для рыб характерен высокий уровень внутривидовой морфологической и экологической изменчивости. Существует множество видов, представленных несколькими морфотипами и экологическими формами. По этой причине реальный уровень локального разнообразия рыб может быть намного больше, чем описываемый только числом видов. Такая внутривидовая диверсификация характерна для многих лососёвых (*Salmonidae*), сиговых (*Coregonidae*) и карпообразных (*Cypriniformes*) рыб. В частности, хорошо известны пучки (флоры) форм мелких азиатских усачей рода *Puntius* из оз. Ланао на о-ве Минданао (Филиппины) (Myers, 1960; Kornfield, Carpenter, 1984), крупных африканских усачей рода *Barbus*

(*Labeobarbus auctorum*) из оз. Тана (Эфиопия) (Nagelkerke et al., 1994; Sibbing et al., 1998; Sibbing, Nagelkerke, 2001; Mina et al., 2017) и алтайских османов рода *Oreoleuciscus* Центрально-Азиатского бессточного бассейна (Монголия) (Дгебуадзе, 1982; Борисовец и др., 1987). Исследования показали, что возникновение таких форм связано с топической и трофической дифференциацией, часто происходящей в пределах одного водоёма (Sibbing et al., 1998; Sibbing, Nagelkerke, 2001). При этом у крупных африканских усачей и у алтайских османов имеются генерализованные формы без чётко выраженных морфологических признаков специализации и специализированные формы, имеющие такие признаки. Генерализованные формы могут обитать как совместно

со специализированными, так и в водоёмах, где специализированные формы не представлены. У крупных африканских усачей генерализованную форму рассматривают как предковую для специализированных (Mina et al., 1996a, 1996b), причём разные специализированные формы, видимо, могли происходить от генерализованной независимо друг от друга (Мина, Мироновский, 2022).

Для алтайских османов показано, что речные популяции генерализованной формы дают начало озёрным рыбадным (большеротым) формам при заполнении периодически высыхающих водоёмов и при формировании популяций вновь образованных водохранилищ (Dgebuadze, 1995; Дгебуадзе и др., 2020). В последнем случае формообразование было выявлено путём прямых долгосрочных наблюдений за морфологическими и экологическими изменениями популяций алтайских османов в одних и тех же водоёмах.

Несмотря на некоторые различия в характере диверсификации крупных африканских усачей и алтайских османов, можно предполагать, что образование специализированных форм у них происходит сходным образом.

Цель настоящего исследования — провести сравнительный анализ структуры разнообразия признаков черепа у генерализованных и у большеротых форм крупных африканских усачей и алтайских османов.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал собран в ходе работ Совместной российско-эфиопской биологической экспедиции и Совместной российско-монгольской комплексной биологической экспедиции Российской (РАН) и Монгольской (МАН) академий наук и хранится в остеологической коллекции ИПЭЭ РАН. Численность выборки крупных африканских усачей генерализованной формы из оз. Тана составила 172 экз. стандартной длиной (*SL*) 10–35 см, отловленных в 1992–2010 гг. В процессе анализа танских усачей делили на размерные группы: мелких — *SL* 10–15 см (30 экз.) и крупных — *SL* 15–35 см (142 экз.). Усачей из визуально практически мономорфных популяций озёр Аваса и Лангано (Рифтовая долина, Эфиопия) отлавливали соответственно в 1997–2016 и 2007–2011 гг. (Мина и др., 2016). Численность выборки из оз. Аваса — 49 экз. *SL* 17.9–28.3 см, из оз. Лангано — 73 экз. *SL* 12.4–34.7 см. Генерализованная форма алтайского османа *O. humilis* представлена 24 экз. *SL* 7.8–13.6 см из р. Туин,

пойманными в 2008–2013 гг., и 36 экз. *SL* 10.5–15.2 см из оз. Орог (Центрально-Азиатский бессточный бассейн, Монголия), пойманными в 2000 г. Проанализированы 14 промеров костей черепа (рис. 1). В расчётах использовали индексы — отношения абсолютных значений промеров к базальной длине черепа. Далее в обсуждении, упоминая тот или иной признак, мы имеем в виду индекс, а не сам промер. Значения индексов преобразовывали в натуральные логарифмы для нормализации распределений.

Статистическую обработку данных выполняли методами многомерного анализа с помощью пакетов NTSYS 2.02k (Rohlf, 1998) и Statistica 6. В анализе главных компонент (АГК) собственные векторы (СВ) рассчитывали по корреляционной матрице; длину вектора принимали равной 1. Дендрограмму корреляций между признаками строили методом полной связи.

Структуру разнообразия признаков черепа для отдельной выборки характеризовали распределением векторных нагрузок признаков на первую и на вторую главные компоненты (ГК). В отличие от работ, в которых АГК используют для уменьшения числа переменных с последующим анализом распределения объектов в двух- или трёхмерном пространстве первых ГК, мы анализировали сходство главных направлений дисперсии объектов (Андреев, Решетников, 1978; Андреев, 1980; Дгебуадзе и др., 2008; Мироновский, 2020, 2021; Мина, Мироновский, 2022). Сходство структуры разнообразия признаков между выборками оценивали по величине корреляции векторных нагрузок признаков, используя коэффициент корреляции рангов Спирмена (r_s), и по форме двумерного распределения (скаттера).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При рассмотрении структуры разнообразия признаков черепа крупных африканских усачей генерализованной формы из оз. Тана (морфотип *intermedius sensu* — Nagelkerke et al., 1994) оказалось, что в распределении векторных нагрузок признаков на первую ГК наблюдается кластер, который включает промеры костей, формирующих челюсти (*praemaxillare*, *maxillare*, *dentale*), и функционально связанной с ними кости жаберной крышки — *interoperculum*. Эти кости отвечают за величину максимального открытия рта (Толмачева и др., 2017). Данный кластер выделяется только при анализе выборки особей, *SL* которых превышает 15 см (рис. 2а), и на дендро-

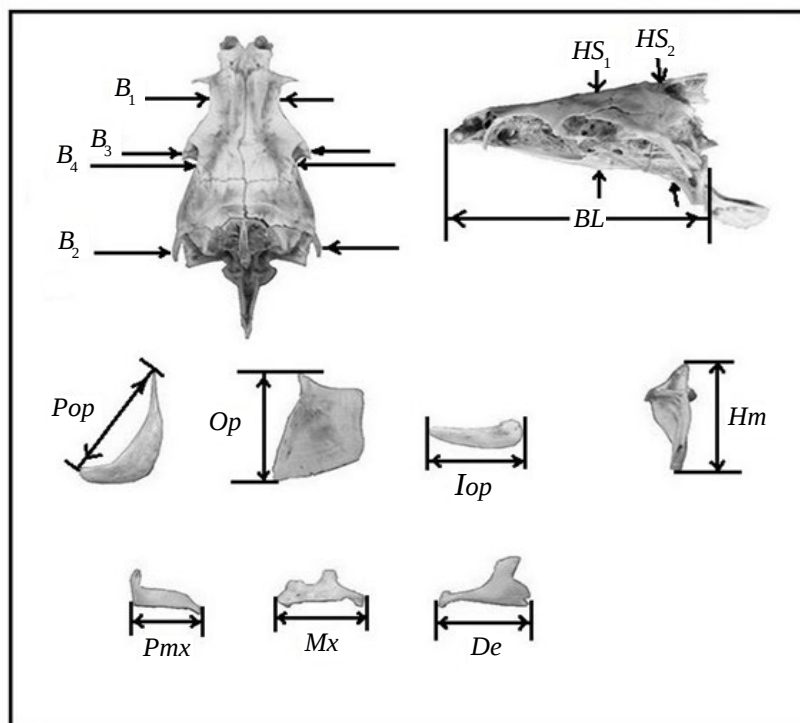


Рис. 1. Схема промеров черепа усачей комплекса *Barbus intermedius*. Параметры осевого черепа: BL – базальная длина черепа; HS_1 , HS_2 – высота черепа на уровне соответственно изгиба parasphenoideum и заднего края parasphenoideum; B_1 , B_2 , B_3 – расстояние между внешними краями соответственно frontalia, pterotica и sphenotica; B_4 – ширина черепа на уровне соединения frontale и pteroticum. Параметры висцерального черепа: Hm – высота hyomandibulare, Pop – длина праеоперкулум, Op – высота передней части оперкулум; Iop , Pmx , Mx , De – длина соответственно interoperculum, праемаксилларе, максилларе и dentale.

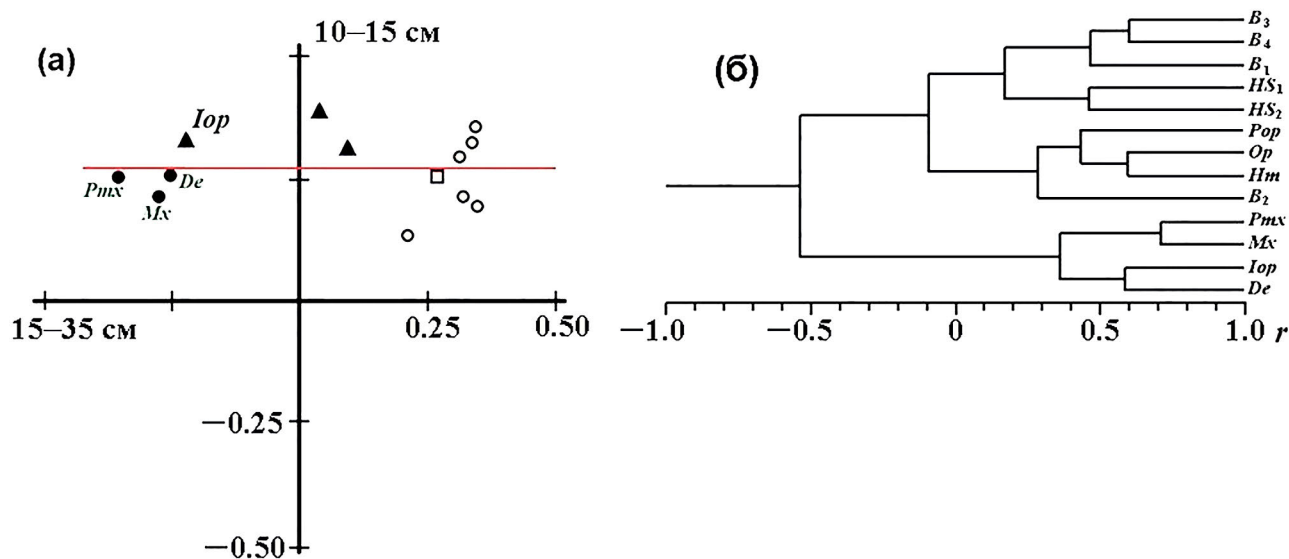


Рис. 2. Особенности изменчивости особей генерализованной формы усачей комплекса *Barbus intermedius* в размерных группах (SL) 10–15 и 15–35 см: а – сравнение собственных векторов (CB1), $r_s = 0.06$, $p = 0.86$; б – дендрограмма сходства признаков в группе особей SL 15–35 см. Параметры челюстной дуги (●): Pmx , Mx , De ; жаберной крышки (▲): Pop , Op , Iop ; нейрокраниума (○): B_1 , B_2 , B_3 , B_4 , HS_1 , HS_2 ; гиоидной дуги (□): Hm . Ост. обозначения см. на рис. 1. Здесь и на рис. 3, 4: параметры обозначены символами и надписями строго в той мере, в какой это необходимо для понимания изложения.

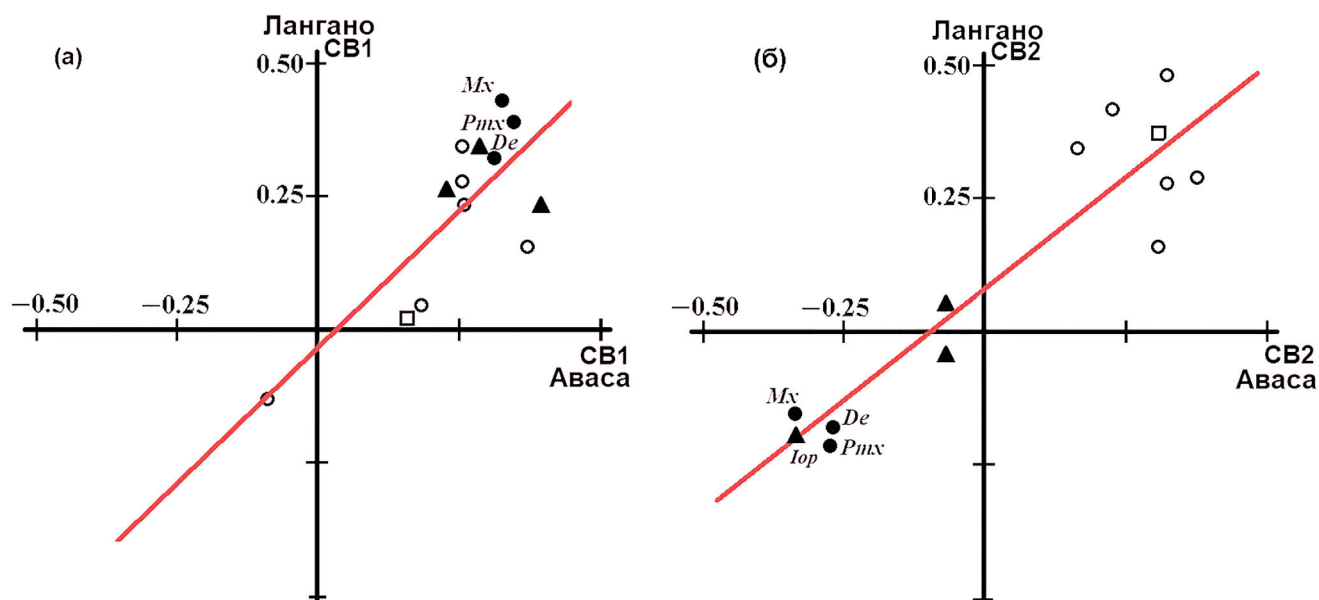


Рис. 3. Сравнение собственных векторов (CB) дисперсии особей генерализованной формы усачей комплекса *Barbus intermedius* из оз. Лангано и Аваса: а – CB1 и CB1, $r_s = 0.47$, $p > 0.05$; б – CB2 и CB2, $r_s = 0.75$, $p < 0.005$. Здесь и на рис. 4: символные обозначения нагрузок параметров идентичны обозначениям параметров на рис. 2, ост. обозначения см. на рис. 1.

грамме он чётко обособлен от кластера, включающего параметры нейрокраниума, гиоидной дуги и жаберной крышки (рис. 2б). Как было установлено ранее (Мироновский, 2020, 2021), между двумя этими кластерами имеется тесная отрицательная корреляция. В изучаемой ситуации это означает: чем длиннее челюсти (и больше рот), тем ниже и уже осевой череп и голова в целом, что хорошо соответствует разнице в облике генерализованных и большеротых особей (Mina et al., 2001). Признаки, вошедшие в разные кластеры дендрограммы, имеют разные знаки (“+” и “–”) факторных нагрузок на CB1 особей SL 15–35 см (рис. 2а). В выборках усачей из эфиопских озёр Аваса и Лангано кластер векторных нагрузок признаков челюстной дуги и interoperculum на первую ГК не обособлен (рис. 3а), но имеется обособленный кластер, включающий векторные нагрузки тех же признаков на вторую ГК (рис. 3б).

В озёрах Лангано и Аваса, где формы, чётко отличающиеся от генерализованной, отсутствуют, наличие этого кластера во второй ГК можно рассматривать как свидетельство потенции к образованию специализированных большеротых форм от генерализованной при изменении внешних условий. Возможно, в оз. Аваса наблюдается начальная стадия образования таких форм

(Мина и др., 2016). Адмассу и Дадебо (Admassu, Dadebo, 1997), исследовавшие питание усачей из оз. Аваса, предположили, что там сосуществуют две формы: одна рыбацкая, а другая – эврифаг, поедающая в основном моллюсков и личинок водных насекомых. Это предположение поддерживали Деста с соавт. (Desta et al., 2006), сочетавшие изучение содержимого кишечника с анализом стабильных изотопов. Примечательно, что рыба в рационе усачей оз. Аваса появлялась по достижении особями общей длины (TL) 22 см, а полная ихтиофагия наблюдалась только у рыб TL > 31 см. При этом, будучи практически неразличимыми внешне, по признакам черепа генерализованные особи популяции оз. Аваса располагаются в двух различных онтогенетических каналах, по всей видимости, в соответствии с упомянутыми выше различиями по характеру питания (Мина и др., 2016). Вероятно, в один из этих каналов попадают рыбацкие особи, а в другой – эврифаги. Надо подчеркнуть, что эти каналы уже разделены при SL особей < 20–22 см, что соответствует TL 23–25 см, т. е. разделение по признакам черепа происходит до того, как у части особей рыба становится основным компонентом пищи, и таким образом морфологические особенности молодых особей определяют состав их пищи в дальнейшем.

Алтайские османы рода *Oreoleuciscus* образуют до четырёх морфоэкологических форм в водоёмах Центрально-Азиатского бессточного бассейна (Монголия). При этом у разных видов этого рода имеются генерализованные формы, способные давать начало рыбадным формам. Для *O. potanini* это, видимо, речная форма с небольшой морфологической дифференциацией, описанная для популяции р. Завхан (Дгебуадзе и др., 2017), а для *O. humilis* — речная форма тоже с небольшой морфологической дифференциацией, описанная для популяции р. Туин (Мироновский др., 2019).

Примечательна ситуация, существующая в Долине Озёр в оз. Орог и впадающей в него р. Туин. Для оз. Орог характерно циклическое (раз в 12–13 лет) высыхание (Дгебуадзе, 2001). В засушливый период, когда озеро пересыхает, алтайские османы сохраняются только в р. Туин, где они представлены речной генерализованной формой, в выборке которой кластер векторных нагрузок признаков костей, формирующих челюсти, локализован во второй ГК, а не в первой, как у усачей оз. Тана (рис. 4). Как отмечено выше, аналогичный кластер располагается во второй ГК также у усачей генерализованной формы из эфиопских озёр Аваса и Лангано (рис. 3б). По внешнему виду генерализованные особи из р. Туин не различаются, но по призна-

кам остеологии можно выделить две группы: T_1 и T_2 (рис. 5) (Мироновский и др., 2019), т. е. и в этом отношении ситуация подобна описанной для усачей оз. Аваса (Мина и др., 2016). Когда оз. Орог во влажный период наполняется водой, от скатившихся в него речных особей довольно скоро появляется именуемая карликовой озёрная генерализованная форма, у которой кластер признаков костей, формирующих челюсти, имеет место в векторных нагрузках уже не второй, а первой ГК, как в оз. Тана (рис. 4). Далее от карликовой формы, для которой характерно питание растениями и беспозвоночными, возникает рыбадная озёрная форма, по внешнему виду сходная с одной из рыбадных форм крупных африканских усачей (рис. 6). Весомые основания полагать, что рыбадная форма оз. Орог происходит именно от озёрной карликовой формы, а не от одной из групп речных генерализованных особей (T_1 или T_2), даёт локализация “челюстного” кластера в первой ГК, свидетельствующая об интенсивной трофической дифференциации алтайских османов этой формы во вновь образовавшемся озере, подобно локализации аналогичного кластера в первой ГК у генерализованных усачей оз. Тана. Трофическая дифференциация алтайского османа карликовой формы, видимо, идёт по известной схеме: при увеличении численности рыб во

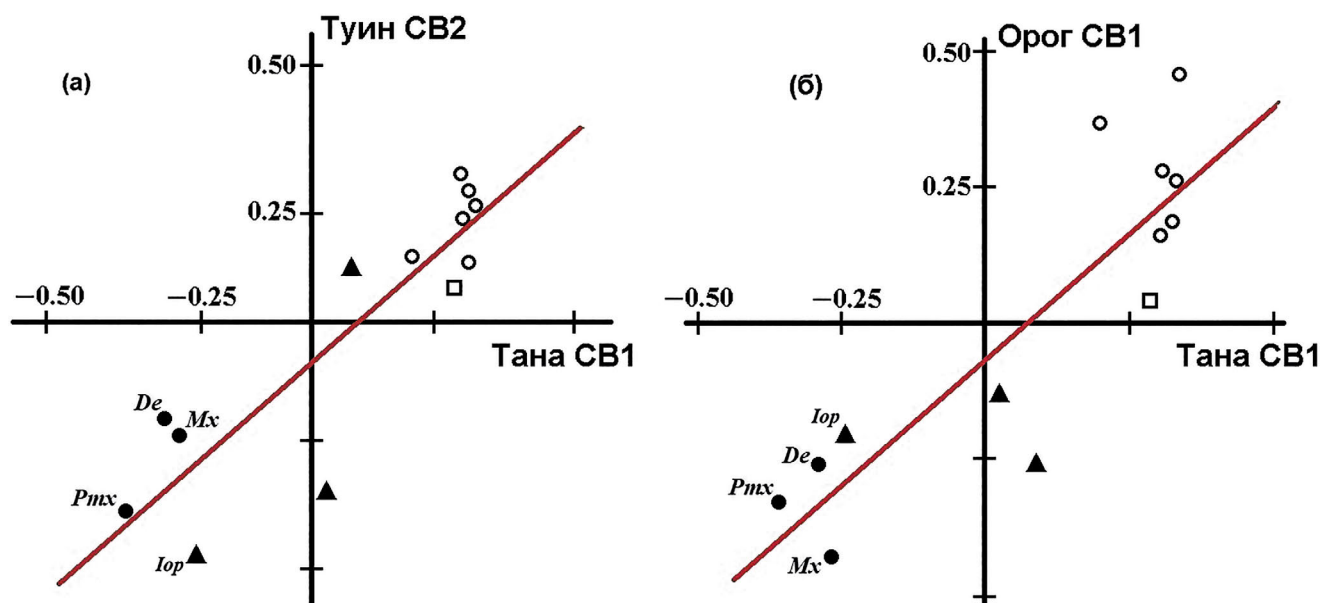


Рис. 4. Сравнение собственных векторов (CB) дисперсии особей генерализованных форм усачей комплекса *Barbus intermedius* оз. Тана и алтайского османа *Oreoleuciscus humilis* водной системы р. Туин и оз. Орог: а — засушливый период, CB1 оз. Тана и CB2 р. Туин, $r_s = 0.83$, $p < 0.001$; б — влажный период, CB1 оз. Тана и CB1 оз. Орог, $r_s = 0.85$, $p < 0.0001$.

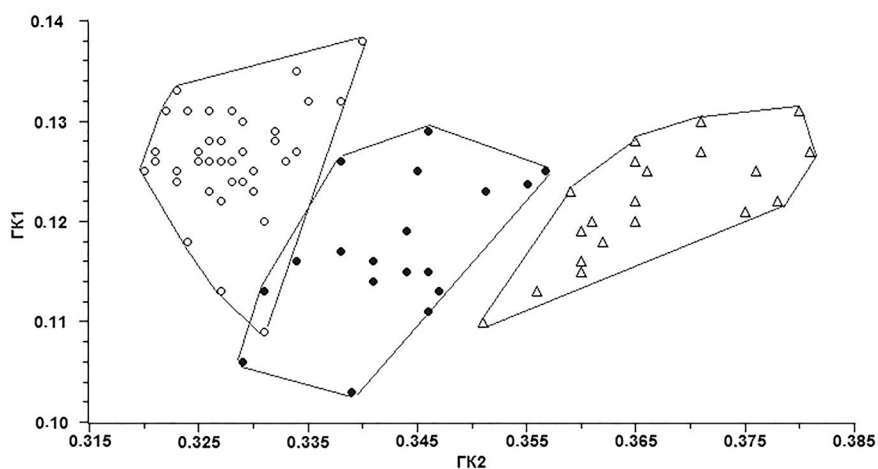


Рис. 5. Результаты анализа изменчивости рассматриваемых признаков особей генерализованной формы алтайского османа *Oreoleuciscus humilis* водной системы р. Туин и оз. Орог методом главных компонент (ГК). Особи: (●), (△) – формы из р. Туин соответственно Т1 и Т2; (o) – карликовой формы из оз. Орог (по: Мироновский и др., 2019, с изменениями).

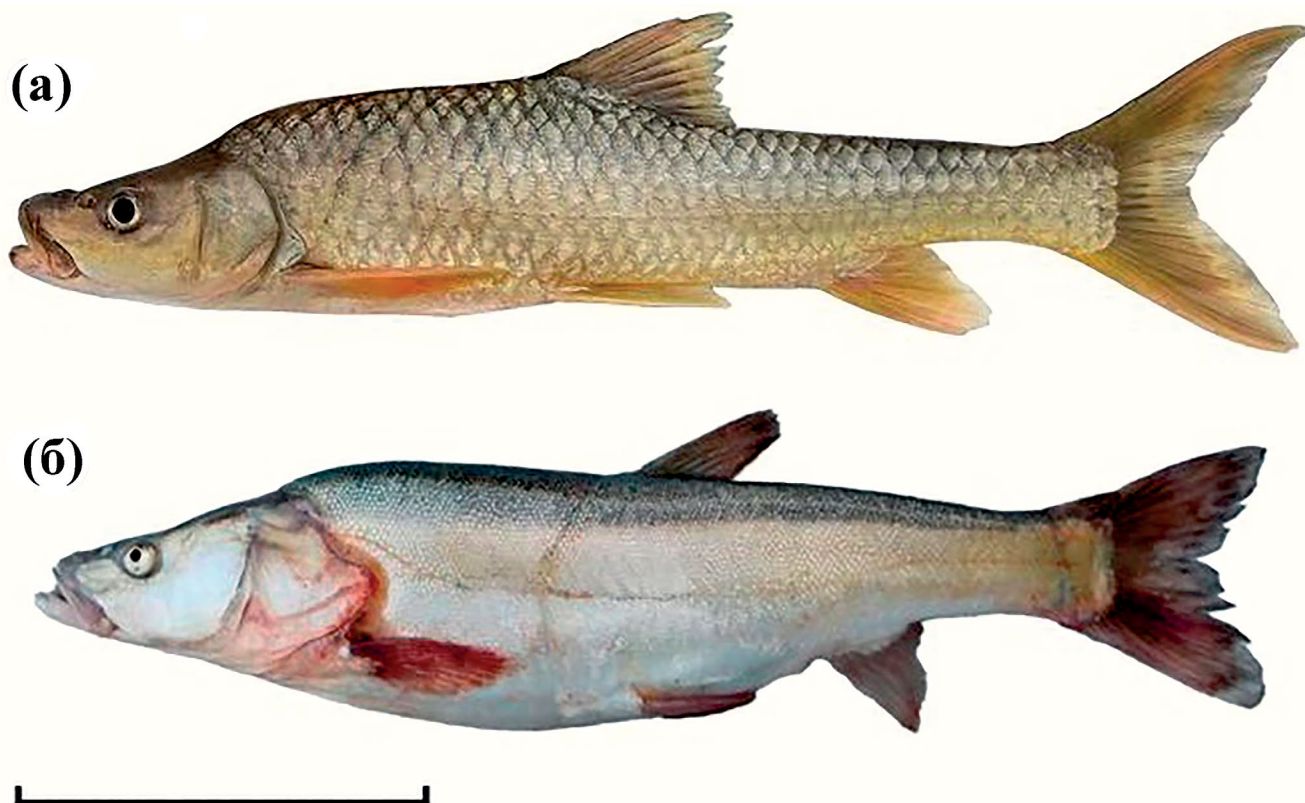


Рис. 6. Представители рыбоядных форм усачей комплекса *Barbus intermedius* оз. Тана и алтайского османа *Oreoleuciscus humilis* оз. Орог: а – морфотип bigmouth small-eye (название по: Nagelkerke et al., 1994), б – озёрная форма османа. Масштаб (линейка общая): 10 см.

вновь заполнившемся озере в условиях бедной кормовой базы происходит разделение пищевых ресурсов между особями, различающимися по темпу роста (Дгебуадзе, 2001). Представляется очевидным, что результаты анализа ситуации

в водной системе Туин–Орог свидетельствуют в пользу гипотезы о скрытом потенциале кластера челюстных признаков во второй ГК, перемещающегося в первую ГК при соответствующем изменении условий обитания.

В экспериментах, когда потомство от скрещиваний большеротых усачей из оз. Тана выращивали в аквариумах, было показано, что одни особи сохраняли признаки родительской формы, другие были неотличимы от особей генерализованной формы, в потомстве же от гомономных скрещиваний усачей генерализованной формы особей с признаками специализированных форм не наблюдалось (Mina et al., 2012). Таким образом, у части потомков усачей специализированной формы сохранялись признаки этой формы, несмотря на то, что условия их обитания в аквариумах, безусловно, резко отличались от естественных.

В оз. Орог причиной возникновения и исчезновения специализированной рыбацкой формы является изменение условий обитания. Возникнув во вновь образовавшемся после засушливого периода озере, специализированные особи существуют 12–13 лет влажного периода до очередного высыхания озера.

Учитывая схожесть процессов формообразования у алтайских османов и крупных африканских усачей, можно предполагать, что подобным образом некогда возникали и специализированные формы в оз. Тана, но с течением времени их существование перестало строго зависеть от условий обитания и, как было показано в упомянутом выше эксперименте, некоторые потомки специализированных особей могут сохранять признаки родителей в условиях обитания, отличных от естественных. В таком случае ситуация в системе Орог–Туин может рассматриваться как ранняя стадия процесса возникновения специализированных форм, на которой переходы от генерализованной формы к специализированной обратимы, а в оз. Тана мы наблюдаем более позднюю стадию процесса, когда изменение условий не приводит к появлению генерализованных особей в потомстве специализированной формы или когда лишь некоторые особи в потомстве специализированных приобретают признаки генерализованной формы. Мы склонны рассматривать это как пример генетической ассимиляции по Уоддингтону (Waddington, 1953, 1961). В пользу этой гипотезы свидетельствует тот факт, что, как было показано в эксперименте с усачами из оз. Тана, устойчивость признаков у потомков рыбацких форм различна как у разных форм, так и у потомков одной и той же формы (Mina et al., 2012). Это создаёт базу для естественного отбора, ведущего к необратимости морфологических признаков рыбацких форм.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

В оз. Тана, где обитают большеротые формы крупных африканских усачей, у особей генерализованной формы $SL \geq 15$ см векторные нагрузки на первую ГК признаков костей, формирующих челюсти, образуют чётко выраженный кластер, тогда как у усачей, обитающих в озёрах Рифтовой Долины, где представлена только генерализованная форма, такой кластер образуют векторные нагрузки на вторую ГК.

Ситуация, подобная описанной у крупных африканских усачей, обнаружена у алтайских османов (род *Oreoleuciscus*) в Центральном-Азиатском бессточном бассейне (Монголия), однако в этом случае особи генерализованной формы приобретают признаки большеротой формы, переходя к питанию рыбой (каннибализму), потомки же танских большеротых усачей обнаруживают признаки родителей, даже обитая в аквариуме, т. е. в условиях, далёких от естественных. Мы полагаем, что у алтайских османов монгольского оз. Орог наблюдается ранняя стадия процесса морфоэкологической дивергенции форм, когда она ещё обратима, а в оз. Тана – более поздняя стадия того же процесса, на которой дивергенция необратима, и видим в этом пример генетической ассимиляции (Waddington, 1953, 1961).

Наличие кластера векторных нагрузок признаков костей, формирующих челюсти, скорее всего, свидетельствует о способности образовывать специализированные большеротые рыбацкие формы, причём в процессе онтогенеза формирование кластера может предшествовать пищевой дивергенции особей, а в случае алтайских османов и дифференциации по темпу роста. Большеротые формы могут быть как аллопатрическими, так и симпатрическими и могут существенно различаться по морфологии. Они могли возникать не последовательно – одна от другой, но каждая непосредственно от генерализованной формы, причём от генерализованной формы как одной и той же, так и разных популяций (Мина, Мироновский, 2022). Это даёт основания полагать, что сходство векторов морфологической диверсификации, которая приводит к возникновению большеротых форм в разных систематических группах рыб, определяется общими закономерностями перехода к ихтиофагии, когда по достижении особями неких критических размеров появляется возможность перехода к питанию крупными пищевыми

объектами. Возникающие при этом биоэнергетические преимущества обеспечивают резкое ускорение роста и дальнейшее увеличение размеров в первую очередь тем особям, у которых в силу **генетических** или **эпигенетических** особенностей челюсти растут относительно быстрее.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарны руководству Совместной российско-монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и МАН, а также Совместной российско-эфиопской биологической экспедиции за содействие в организации работ в Монголии и Эфиопии.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственных заданий ИБР РАН (№ 0108-2018- 0007), ИПЭЭ РАН (№ 0109-2018-0076, АААА-А18-118042490059-5 и № FFER-2021-0006) и Института биологии внутренних вод РАН (№ 124032100075-5).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев В.Л. 1980. Классификационные построения в экологии и систематике. М.: Наука, 142 с.
- Андреев В.Л., Решетников Ю.С. 1978. Анализ фенотипической изменчивости географически удалённых популяций одного вида // Математические методы в экологии и географии. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. С. 98–110.
- Борисовец Е.Э., Дгебуадзе Ю.Ю., Ермохин В.Я. 1987. Использование математических методов для определения форм алтайских османов — *Oreoleuciscus* (Pisces, Cyprinidae) // Зоол. журн. Т. 66. № 12. С. 1850–1863.
- Дгебуадзе Ю.Ю. 1982. Механизмы формообразования и систематика рыб рода *Oreoleuciscus* (Cyprinidae, Pisces) // Зоологические исследования в МНР. М.: Наука. С. 81–92.
- Дгебуадзе Ю.Ю. 2001. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука, 276 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Мина М.В., Мироновский А.Н. 2008. К оценке фенетических отношений алтайских османов (*Oreoleuciscus* (Cyprinidae) из трех озёр Монголии по признакам черепа // Вопр. ихтиологии. Т. 48. Вып. 3. С. 315–323.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Мироновский А.Н., Мендсайхан Б., Слынько Ю.В. 2017. Первый случай морфологической дифференциации алтайского османа Потанина *Oreoleuciscus potanini* (Cyprinidae, Actinopterygii) в реке // Докл. АН. Т. 473. № 2. С. 250–253. <https://doi.org/10.7868/S0869565217080266>
- Дгебуадзе Ю.Ю., Мироновский А.Н., Мендсайхан Б., Слынько Ю.В. 2020. Быстрая морфологическая диверсификация карповой рыбы *Oreoleuciscus potanini* (Cyprinidae) при образовании водохранилища на реке семиаридной зоны // Там же. Т. 490. № 1. С. 85–89. <https://doi.org/10.31857/S2686738920010060>
- Мина М.В., Мироновский А.Н. 2022. Сравнительный анализ структуры различий между некоторыми морфотипами крупных африканских усачей рода *Barbus* (*Labeobarbus auctorum*) из оз. Тана, Эфиопия // Вопр. ихтиологии. Т. 62. № 3. С. 272–280. <https://doi.org/10.31857/S0042875222030134>
- Мина М.В., Мироновский А.Н., Дгебуадзе Ю.Ю. 2016. Полиморфизм по пропорциям черепа у крупных африканских усачей *Barbus intermedius* sensu Banister, 1973 (Cyprinidae) из озёр Аваса и Лангано (Рифтовая долина, Эфиопия) // Там же. Т. 56. № 4. С. 403–409. <https://doi.org/10.7868/S0042875216040081>
- Мироновский А.Н. 2020. Крупные африканские усачи: векторы диверсификации особей генерализованной формы как основа морфологического разнообразия комплекса *Barbus intermedius* в оз. Тана, Эфиопия // Там же. Т. 60. № 3. С. 283–294. <https://doi.org/10.31857/S0042875220030121>
- Мироновский А.Н. 2021. Вектор разделения пищевых ресурсов в изменчивости особей генерализованной формы крупных африканских усачей комплекса *Barbus* (= *Labeobarbus*) *intermedius* в озёрах Тана, Лангано и Аваса, Эфиопия // Там же. Т. 61. № 4. С. 455–463. <https://doi.org/10.31857/S0042875221040135>
- Мироновский А.Н., Дгебуадзе Ю.Ю., Мендсайхан Б., Слынько Ю.В. 2019. Морфологическая дифференциация алтайского османа *Oreoleuciscus humilis* (Cyprinidae) в реке Туин, Долина Озёр, Монголия. // Там же. Т. 59. № 1. С. 105–109. <https://doi.org/10.1134/S0042875219010077>
- Толмачева Ю.П., Шматкова А.В., Кузлякова В.В. 2017. Визуализация и тестирование движения костей челюстного аппарата рыб на основе обобщенных структурных модулей // Матем. биология и биоинформатика. Т. 12. № 1. С. 73–82. <https://doi.org/10.17537/2017.12.73>
- Admassu D., Dadebo E. 1997. Diet composition, length-weight relationship and condition factor of *Barbus* species Rüppell, 1836 (Pisces: Cyprinidae) in Lake Awassa, Ethiopia // SINET: Ethiop. J. Sci. V. 20. № 1. P. 13–30. <https://doi.org/10.4314/sinet.v20i1.18089>
- Desta Z., Borgström R., Rosseland B.O., Gebre-Mariam Z. 2006. Major difference in mercury concentrations of the African big barb, *Barbus intermedius* (R.) due to shifts in trophic position // Ecol. Freshw. Fish. V. 15. № 4. P. 532–543. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2006.00193.x>
- Dgebuadze Yu. Yu. 1995. The land/inland-water ecotones and fish population of Lake Valley (West Mongolia) // Hydrobiologia. V. 303. № 1–3. P. 235–245. <https://doi.org/10.1007/BF00034061>

- Kornfield I., Carpenter K.E. 1984. Cyprinids of Lake Lanao, Philippines: taxonomic validity, evolutionary rates and speciation scenario // Evolution of fish species flocks. Orono: Univ. Maine Press. P. 69–84.
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu. 1996a. Lake Tana large barbs: phenetics, growth and diversification // J. Fish Biol. V. 48. № 3. P. 383–404. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1996.tb01435.x>
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu. 1996b. Morphometry of barbel of Lake Tana, Ethiopia: multivariate ontogenetic channels // Folia Zool. V. 45. Suppl. 1. P. 109–116.
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Golani D. 2001. Consequences and modes of morphological diversification of East African and Eurasian barbins (genera *Barbus*, *Variacorhinus* and *Capoeta*) with particular reference to *Barbus intermedius* complex // Environ. Biol. Fish. V. 61. № 3. P. 241–252. <https://doi.org/10.1023/A:1010952108081>
- Mina M.V., Shkil F.N., Dzerzhinskii K.F. et al. 2012. Morphological diversity and age dependent transformations in progeny of the large barbs (*Barbus intermedius* complex sensu Banister) of several morphotypes from Lake Tana (Ethiopia). Results of a long-time experiment // J. Ichthyol. V. 52. № 11. P. 821–837. <https://doi.org/10.1134/S0032945212110070>
- Mina M.V., Golubtsov A.S., Tefera F. et al. 2017. Studies of large and small barbs (genus *Barbus* sensu lato; Cyprinidae; Pisces) carried out by freshwater biology group of joint Ethio-Russian biological expedition (JERBE) // Ethiop. J. Biol. Sci. V. 16 (Suppl.). P. 21–44.
- Myers G.S. 1960. The endemic fish fauna of Lake Lanao and the evolution of higher taxonomic categories // Evolution. V. 14. № 3. P. 323–333. <https://doi.org/10.2307/2405975>
- Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A., van den Boogaart J.G.M. et al. 1994. The barbs (*Barbus* spp.) of Lake Tana: a forgotten species flock? // Environ. Biol. Fish. V. 39. № 1. P. 1–22. <https://doi.org/10.1007/BF00004751>
- Rohlf F.J. 1998. NTSYS-pc: numerical taxonomy and multivariate analysis system. Version 2.0. N.Y.: Exeter software, 31 p.
- Sibbing F.A., Nagelkerke L.A.J. 2001. Resource partitioning by Lake Tana barbs predicted from fish morphometrics and prey characteristics // Rev. Fish Biol. Fish. V. 10. № 4. P. 393–437. <https://doi.org/10.1023/A:1012270422092>
- Sibbing F.A., Nagelkerke L.A.J., Stet R.J.M., Osse J.W.M. 1998. Speciation of endemic Lake Tana barbs (Cyprinidae, Ethiopia) driven by trophic resource partitioning; a molecular and ecomorphological approach // Aquat. Ecol. V. 32. № 3. P. 217–227. <https://doi.org/10.1023/A:1009920522235>
- Waddington C.H. 1953. Genetic assimilation of an acquired character // Evolution. V. 7. № 2. P. 118–126. <https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.1953.tb00070.x>
- Waddington C.H. 1961. Genetic assimilation // Adv. Genet. V. 10. P. 257–293. [https://doi.org/10.1016/S0065-2660\(08\)60119-4](https://doi.org/10.1016/S0065-2660(08)60119-4)