

ГЕНЕРАЛИЗОВАННАЯ ФОРМА УСАЧЕЙ КОМПЛЕКСА *BARBUS* (= *LABEOBARBUS*) *INTERMEDIUS* В ОЗЕРЕ ТАНА: ВЕКТОРЫ МОРФОЛОГИЧЕСКОЙ ИЗМЕНЧИВОСТИ НА РАЗНЫХ СТАДИЯХ ПОСТНАТАЛЬНОГО ОНТОГЕНЕЗА

© 2023 г. А. Н. Мироновский*

Институт проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Ленинский просп., 33, Москва, 119071 Россия

*e-mail: adissa@mail.ru

Поступила в редакцию 30.11.2022 г.

После доработки 05.02.2023 г.

Принята к публикации 27.02.2023 г.

Рыбы комплекса *Barbus* (= *Labeobarbus*) *intermedius* (Actinopterygii, Cyprinidae), в русскоязычной литературе известны как крупные африканские усачи, широко распространены в водоемах Африки. Характерной особенностью морфологического разнообразия этой группы рыб является симпатрическое сосуществование морфо-экологических форм в локальных популяциях. Наиболее известный пример такого сосуществования имеет место в расположенном на севере Эфиопии оз. Тана, где по оценкам разных авторов обитает до 15 морфо-экологических форм (морфотипов). Отличительные признаки усачей танских морфотипов отчетливо проявляются по достижению стандартной длины (*SL*) примерно 15 см. При меньшей длине представители большинства морфотипов между собой неразличимы. Это дает основания предположить, что в онтогенезе главные векторы морфологической изменчивости танских усачей могут быть разными до и после достижения особями длины 15 см. Целью настоящего исследования стала проверка этого предположения. Полученные результаты подтверждают, что в данной популяции стандартная длина (*SL*), равная примерно 15 см, разграничивает две стадии постнатального онтогенеза у исследуемой группы рыб. У особей *SL* < 15 см основной вектор изменчивости – это следствие изменения морфологических пропорций по мере роста особи. У особей *SL* > 15 см основной вектор изменчивости, по всей вероятности, связан с разделением пищевых ресурсов. Оригинальный подход, использованный в исследовании, полагается перспективным в анализе особенностей изменчивости на разных стадиях онтогенеза не только изучаемой, но и других систематических групп.

Ключевые слова: генерализованная форма, *Barbus* (= *Labeobarbus*) *intermedius* комплекс, симпатрическое формообразование, постнатальный онтогенез, векторы изменчивости

DOI: 10.31857/S0475145023020040, EDN: XFAOLX

ВВЕДЕНИЕ

Ихтиофауна оз. Тана, расположенного в северной части Эфиопии, примечательна, прежде всего, обилием морфо-экологических форм (или морфотипов) крупных африканских усачей комплекса *Barbus* (= *Labeobarbus*) *intermedius* (sensu Vanister, 1973). Считается, что комплекс “танских” морфотипов – это результат адаптивной радиации в процессе разделения пищевых ресурсов (Sibbing et al., 1998; Sibbing, Nagelkerke, 2001; Nagelkerke, Rossberg, 2014). В пользу этого предположения свидетельствуют данные о дифференциации танских усачей по признаками, отражающим строение челюстного аппарата (Мироновский, 2017, 2021a, 2021б).

Наряду с усачами специализированных морфотипов в оз. Тана обитают особи без выраженных признаков какой-либо пищевой специализации

(Mina, 2001). Такие особи именуются генерализованными и, если большинство морфотипов – это эндемики озера, то усачи генерализованной формы широко распространены в реках и озерах Африки. Они слагают мономорфные популяции крупных африканских усачей, а в полиморфных популяциях доминируют по численности. Предполагается, что генерализованная форма является предковой, в процессе диверсификации давшей начало многообразию комплекса *B. intermedius* в ареале (Nagelkerke et al., 1994; Mina, 2001; Голубцов, 2010; Shkil et al., 2015; Levin et al., 2019, 2020). В пользу этого предположения свидетельствуют результаты исследования изменчивости генерализованной формы комплекса *B. intermedius* в сравнении с изменчивостью симпатрических морфотипов и аллопатрических видов крупных африканских усачей (Мироновский, 2020, 2021б).

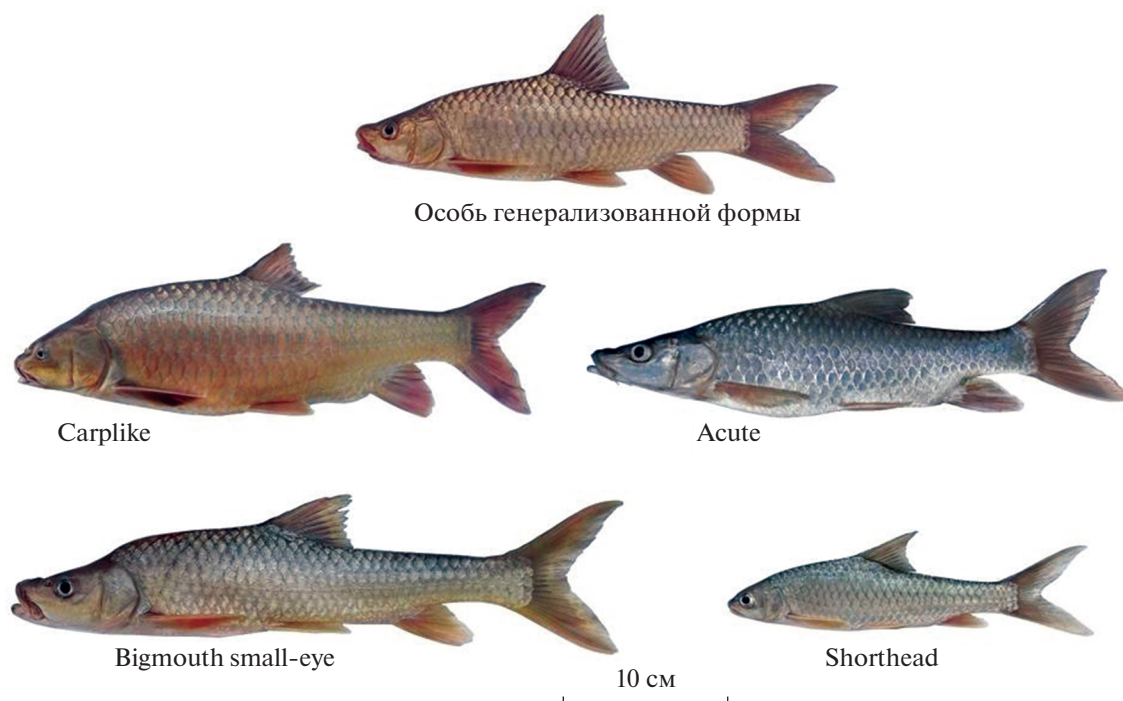


Рис. 1. Особи генерализованной и некоторых специализированных форм (морфотипов) крупных африканских усачей из оз. Тана. Названия морфотипов приведены, согласно классификации Нагелькерке с соавт. (Nagelkerke et al., 1994, 1995). Фотографии публикуются с любезного разрешения Ф.Н. Шкиля и Е.В. Есина (ИБР РАН и ИПЭЭ РАН).

Хотя различия между некоторыми формами усачей оз. Тана весьма велики и, как отмечают Нагелькерке с соавторами (Nagelkerke et al., 1994), сопоставимы с различиями видов и даже родов Сурпинidae Евразии (рис. 1), принадлежность особи к тому или иному морфотипу может быть определена лишь по достижению некоторой длины. Согласно М.В. Мине с соавторами (Mina et al., 1996; Мина и др., 2011), для большинства морфотипов такая длина лежит в диапазоне $SL = 20\text{--}25$ см; при меньших размерах идентифицируются лишь два морфотипа: acute и bigmouth big-eye. Нагелькерке с соавторами (Nagelkerke et al., 1995) утверждали, что 11 из 14 морфотипов различимы при SL менее 10 см. Вместе с тем, позже, предложив идентификационный ключ для определения танских морфотипов, Нагелькерке и Сиббинг (Nagelkerke, Sibbing, 2000) настоятельно рекомендуют использовать его только для особей стандартной длиной больше 15 см. Так или иначе, несмотря на расхождение мнений о надежной длине идентификации, нет сомнений в том, что характерные признаки танских морфотипов проявляются по мере увеличения общих размеров рыб. Это дает основания предположить, что недавно выявленные главные векторы изменчивости усачей генерализованной формы (Мионовский, 2020, 2021б) могут быть не одинаковыми в разных размерных группах.

Сказанное определило цель настоящего исследования: сравнение главных векторов изменчивости в разных размерных группах усачей генерализованной формы в оз. Тана, в качестве рабочей гипотезы рассматривая рубеж $SL = 15$ см, предложенный Нагелькерке и Сиббингом (2000).

МАТЕРИАЛЫ И МЕТОДЫ

Материал собран в оз. Тана в 1992–2010 гг. Рыб отлавливали накидными и жаберными (ячей 0.5–8.0 см) сетями, брали из уловов местных рыбаков. Всего рассматриваются 172 особи генерализованной формы стандартной длиной от 10 до 35 см. В расчетах рыб делили на размерные группы “мелких” SL 10–15 см (30 особей) и “крупных” 15–35 см (142 особи). Отметим, что генерализованная форма (далее – GF¹) комплекса *B. intermedius sensu Banister* (1973) в оз. Тана описана как морфотип *intermedius*² (Nagelkerke et al., 1994; Мина и др.,

¹ GF – аббревиатура от англ. “generalized form” – генерализованная форма.

² Латинское “intermedius”, как и определение “генерализованная”, указывает на обобщенность облика особей GF – промежуточного, или усредненного между другими танскими морфотипами. В качестве одного из диагностических признаков морфотипа *intermedius* Нагелькерке с соавторами (Nagelkerke et al., 1994. P. 3) указывают: “No extreme characters”, т.е., отсутствие экстремальных признаков, под “экстремальными” понимая диагностические признаки специализированных морфотипов озера.

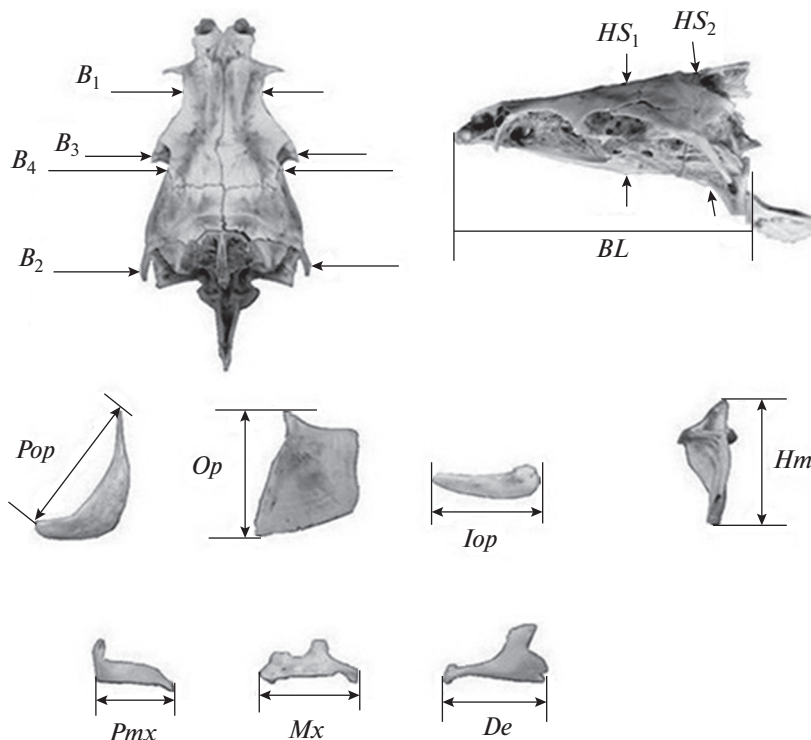


Рис. 2. Схема промеров черепа усачей комплекса *B. intermedius*. Параметры осевого черепа: *BL* – базальная длина черепа; *B₁*, *B₂*, *B₃* – расстояние между внешними краями соответственно frontalia, pterotica и sphenotica; *B₄* – ширина черепа на уровне соединения frontale и pteroticum, *HS₁* и *HS₂* – высота черепа на уровне соответственно изгиба parasphenoticeum и заднего края parasphenoticeum. Параметры висцерального черепа: *Hm* – высота hyomandibulare, *Pop* – длина праеоперкулум, *Op* – высота передней части оперкулум, *Iop* – длина interoперкулум, *Pmx*, *Mx* и *De* – длина праемаксилларе, максилларе и дентале соответственно.

2016). Принадлежность исследуемых особей к данному морфотипу определяли по диагнозу в работе Нагелькерке с соавторами (Nagelkerke et al., 1994).

В полевых условиях головы рыб фиксировали поваренной солью для камеральной обработки. После препарирования и изготовления сухих остеологических препаратов измеряли 14 параметров, характеризующих пропорции осевого и висцерального черепа (рис. 2). Исследования показывают, что, обладая высокой разрешающей способностью и хорошей воспроизводимостью результатов измерений как одним, так и несколькими операторами, данный набор признаков позволяет уверенно оценивать фенетические отношения разных форм усачей, равно как и рыб других систематических групп Cyprinidae (Mina et al., 1993, 1996, 1998; Мироновский, 2006; Дгебуадзе и др., 2020; Кожара и др., 2020).

Статистическая обработка данных выполнена средствами пакетов NTSYS 2.02k и Statistica 6. В расчетах использованы индексы, представляющие собой отношения абсолютных значений промеров к базальной длине черепа (*BL*). Далее, упоминая тот или иной признак, мы будем иметь в виду его индекс, а не сам промер. Значения ин-

дексов преобразовывали в натуральные логарифмы для нормализации распределений. В анализе главных компонент (АГК) собственные векторы считали по корреляционной матрице; длину вектора принимали равной 1. В отличие от работ, где АГК используют для уменьшения числа переменных с последующим анализом распределения точек-объектов в двух- или трехмерном пространстве первых ГК, настоящее исследование основано на анализе собственных векторов (СВ) корреляционных матриц, которые характеризуют главные направления дисперсии объектов анализируемых множеств (Андреев, 1980; Дгебуадзе и др., 2008; Мироновский, 2020, 2021б; Мина, Мироновский, 2022). Главные направления дисперсии рассматриваются как главные направления изменчивости (диверсификации, дивергенции) усачей изучаемых совокупностей. О сходстве собственных векторов судили, анализируя графики распределения факторных нагрузок рассматриваемых параметров, а также вычисляя коэффициенты ранговой корреляции Спирмена (r_s) и линейной корреляции Пирсона (r_p); статистическую значимость корреляций оценивали средствами пакета Statistica 6. Дендрограммы, отражающие корреляции между признаками, строились методом полной связи.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

При сравнении векторов изменчивости особей изучаемых совокупностей на осях системы прямоугольных координат откладывались факторные нагрузки рассматриваемых переменных на соответствующие СВ (рис. 3). В гипотетическом случае, когда направления изменчивости в паре сопоставляемых совокупностей полностью совпадают, точки, соответствующие нагрузкам, ложатся на прямую, расположенную под углом 45° к осям координат, корреляция между значениями нагрузок будет равна 1. Точки на таких графиках тем дальше расположены от начала координат, чем большую относительную нагрузку в данном направлении изменчивости несет данный признак. У начала координат оказываются точки, соответствующие переменным с наименьшими нагрузками.

На рис. 3а приведен график распределения факторных нагрузок на первые собственные векторы дисперсии “мелких” ($SL = 10-15$ см) и “крупных” ($SL = 15-35$ см) особей GF оз. Тана. Как видим, у “крупных” особей распределение характеризуется оппозицией (противостоянием) нагрузок параметров осевого черепа и челюстной дуги. Нагрузки первых на СВ1 имеют знак “+”, нагрузки вторых “-”. К параметрам осевого черепа примыкает признак гиоидной дуги *Hm*, к параметрам челюстной дуги – один из параметров жаберной крышки *Iop*. По абсолютным значениям (без учета знака) факторные нагрузки черепных и челюстных признаков примерно равны, из чего следует, что примерно равны их вклады в данный вектор изменчивости. У “мелких” особей распределение иное, здесь оппозиции знаков нет, нагрузки всех параметров на СВ1 положительны. При этом, если у “крупных” особей нагрузки параметров жаберной крышки *Op* и *Pop* близки к 0, то у мелких они на уровне нагрузок остальных признаков. Полное отсутствие сходства в распределении факторных нагрузок в сопоставляемых векторах отражают стремящиеся к 0 значения корреляций. Таким образом, сделанное во введении предположение, что изменчивость “мелких” и “крупных” особей может идти по-разному, соответствует действительности: основной вектор изменчивости усачей длиной меньше 15 см ($SL < 15$) и основной вектор изменчивости усачей длиной больше 15 см ($SL > 15$) – это, несомненно, разные векторы.

Проверим, меняются ли главные векторы дисперсии особей $SL > 15$ см по мере их дальнейшего роста, или после $SL \sim 15$ см они (главные векторы дисперсии) неизменны? Для этого сравним СВ1 особей $SL = 15-20$ см и СВ1 особей $SL = 20-35$ см (рис. 3б). Сходство распределения факторных нагрузок по обеим осям (X и Y), в сочетании с высокими статистически значимыми корреляциями

не оставляет сомнений в том, что между собой сравниваются не разные векторы, но разные реализации одного и того же вектора. Таким образом, по достижении длины 15 см главный вектор дисперсии остается неизменным. Некоторая разница между сравниваемыми СВ1 заключается в доле общей дисперсии, отражаемой каждым из них. У особей $SL = 15-20$ см она равна 28%, у особей $SL = 20-35$ см увеличивается до 32%. Из этого следует, что по мере роста рыб роль данного вектора в их изменчивости увеличивается.

Сравнение собственных векторов разного ранга: СВ2 особей $SL = 10-15$ см и СВ1 особей $SL = 15-35$ см (рис. 3в) показывает, что и в этом случае имеет место противостояние знаков факторных нагрузок параметров нейрокраниума (знак “+”) и челюстной дуги (знак “-”) в сочетании с высокими достоверными корреляциями между сравниваемыми параметрами. Это дает основания утверждать, что и здесь между собой сопоставляются разные реализации одного вектора. У “крупных” особей этот вектор определяет основную долю изменчивости (СВ1), тогда как у “мелких” особей его роль второстепенна (СВ2).

Ключ к пониманию природы изменчивости, объясняемой СВ1 “мелких” особей и СВ1 “крупных” особей GF оз. Тана, как представляется, дает сравнительный анализ дендрограмм, отражающих корреляционные связи между признаками усачей каждой из этих размерных групп (рис. 4). Структура корреляционных связей признаков особей $SL > 15$ см (рис. 4а) показывает, что анализируемые параметры образуют два основных кластера, состав которых полностью соответствует отмеченному выше (рис. 3б) разделению признаков с положительными (+) и отрицательными (–) нагрузками на СВ1 этой размерной группы. На дендрограмме (рис. 4а) в одном кластере объединились $B_1, B_2, B_3, B_4, HS_1, HS_2, Hm, Pop$ и Op . Второй кластер дендрограммы образуют три параметра челюстной дуги Pmx, Mx, De и параметр Iop , отражающий длину межкрышечной кости. В черепе усачей эта кость протянулась за зубной, что, видимо, определяет тесную корреляцию между De и Iop , равно как и близость Iop к группе трех параметров челюстной дуги по оси Y на рис. 3а, 3б, 3в. Высокая статистически значимая отрицательная корреляция между кластерами свидетельствует о том, что увеличение параметров, вошедших в один кластер, сопровождается уменьшением параметров другого кластера. В рассматриваемом случае, это означает: чем длиннее челюсти (и больше рот), тем ниже и уже осевой череп и голова в целом, что хорошо соответствует разнице облика особей GF и большеротых усачей специализированных морфотипов озера (Mina et al., 2001). Ранее было обосновано предположение, что такая топография дендрограммы отражает корреляции между признаками при изменчиво-

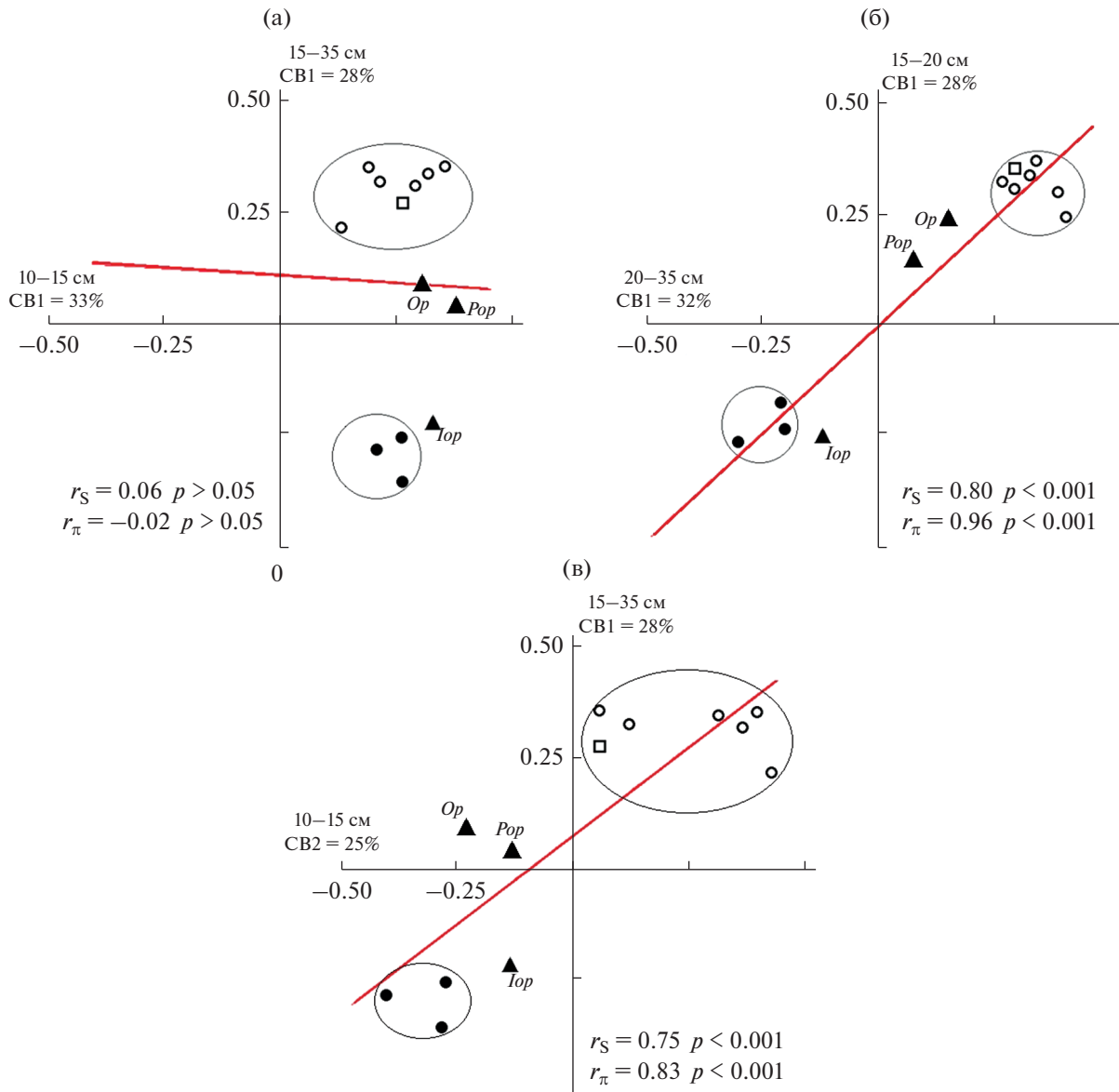


Рис. 3. Сопоставление собственных векторов (СВ) корреляционных матриц между признаками особей разных размерных групп генерализованной формы (GF) комплекса *B. intermedius*. (а) – ось X: СВ1 особей *SL* = 10–15 см, ось Y: СВ1 особей *SL* = 15–35 см; (б) – ось X: СВ1 особей *SL* = 20–35 см, ось Y: СВ1 особей *SL* = 15–20 см; (в) – ось X: СВ2 особей *SL* = 10–15 см, ось Y: СВ1 особей *SL* = 15–35 см. Символами обозначены нагрузки: ● – параметров челюстной дуги *Pmx*, *Mx*, *De*; ▲ – параметров жаберной крышки *Pop*, *Op* и *Iop*; ○ – параметров осевого черепа *B*₁, *B*₂, *B*₃, *B*₄, *HS*₁, *HS*₂; □ – параметра гиоидной дуги *Hm*.

сти, направленной на разделение пищевых ресурсов (Мироновский, 2017, 2020, 2021). Следует обратить внимание на то, что признаки “крупных” особей формируют кластеры вне зависимости от своей принадлежности к тому или иному отделу черепа (рис. 4а). Параметры осевого черепа (*B*₁, *B*₂, *B*₃, *B*₄, *HS*₁, *HS*₂) и висцерального черепа (*Pmx*, *Mx*, *De*, *Iop*, *Pop*, *Op* и *Hm*) в разные кластеры не обособляются. Параметр жаберной крышки *Iop* находится в кластере челюстной дуги, тогда как два другие параметра жаберной крышки

(*Pop* и *Op*) – в одном кластере с параметрами осевого черепа. Туда же попадает параметр гиоидной дуги *Hm*. Параметр осевого черепа *B*₂ объединяется в кластер с *Pop*, *Op* и *Hm*. Все это свидетельствует о том, что у особей *SL* > 15 см корреляции между изменением структур одного и того же отдела черепа часто оказываются меньше корреляций между изменением структур разных отделов черепа.

В группе особей *SL* < 15 см структура корреляций иная (рис. 4б). На первом уровне ветвления

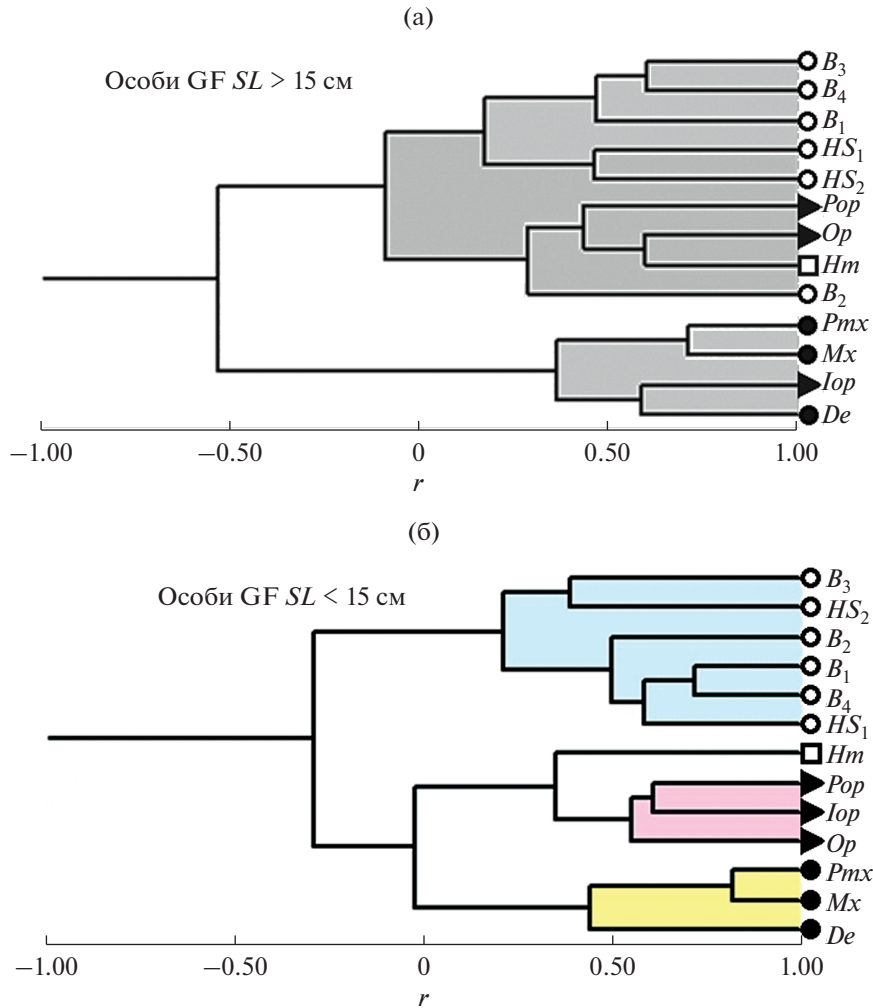


Рис. 4. Дендрограммы корреляций между рассматриваемыми признаками изучаемых совокупностей генерализованных особей комплекса *B. intermedius*. (а) корреляции между признаками особей $SL > 15$ см; (б) корреляции между признаками особей $SL < 15$ см. Параметры осевого черепа: B_1 , B_2 , B_3 , B_4 , HS_1 , HS_2 (○); параметры висцерального черепа: челюстная дуга – Pmx , Mx , De (●); жаберная крышка – Pop , Op , Iop (▶); гиоидная дуга – Hm (□).

дендрограммы параметры осевого черепа и параметры висцерального черепа расходятся в разные кластеры. Далее в разные кластеры расходятся параметры челюстной дуги (Pmx , Mx и De) и параметры жаберной крышки (Iop , Pop , Op). Параметр гиоидной дуги Hm присоединяется к параметрам жаберной крышки после того, как последние объединились между собой. Таким образом, в группе $SL < 15$ см признаки, характеризующие структуры одного и того же отдела черепа, сходятся в один целостный кластер, т.е. у особей $SL < 15$ см корреляции между изменением структур **одного** и того же отдела черепа теснее корреляций между изменением структур **разных** отделов черепа. Это свидетельствует о том, что в группе $SL < 15$ см корреляции определяет соразмерное развитие структур данного отдела черепа по мере роста особи. То есть, главный фактор изменчивости в

этой группе – это сопряженность изменения пропорций черепа в процессе онтогенеза.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Полученные результаты дают основания утверждать, что стандартная длина 15 см действительно является границей между стадиями постнатального онтогенеза, характеризующимися разными векторами изменчивости. Важно подчеркнуть, что вектор, определяемый оппозицией нагрузок параметров челюстной дуги и осевого черепа, присутствует и в изменчивости особей $SL < 15$ см (рис. 3в). И если предположение о связи этого вектора с процессами разделения пищевых ресурсов справедливо, таковые процессы имеют место и у мелких особей. Но здесь эти процессы в изменчивости не основные, они – второстепенные,

о чем свидетельствует второй по значению ранг данного вектора — СВ2. Усиление роли данного вектора до ранга СВ1 по достижении *SL* 15 см, видимо, объясняется тем, что при такой длине особи становятся способными поедать себе подобных, резко интенсифицируя хищничество. Следует также отметить, что, наряду с разграничением этапов онтогенеза и анализом особенностей развития на каждом из них, подход, основанный на сравнении собственных векторов (СВ), с успехом используется и для изучения эволюционных аспектов изменчивости. Так, сопоставление соответствующих векторов дисперсии (СВ1) показало, что диверсификация генерализованных особей в оз. Тана, диверсификация особей 14 танских морфотипов и особей 4 аллопатрических видов усачей рек и озер Эфиопии — это последовательные этапы одного процесса, и дивергенция симпатрических морфотипов, а затем — аллопатрических видов идет в направлении, заданном диверсификацией особей генерализованной формы (Мироновский, 2020). Чуть позже анализ структуры корреляционных связей собственных векторов генерализованной и ряда рыбацких форм позволил получить данные в пользу гипотезы, согласно которой фенетическая иерархия морфотипов крупных африканских усачей в оз. Тана возникла в процессе независимых ответвлений онтогенетических каналов специализированных форм от канала морфотипа *intermedius*, то есть, генерализованной формы (Мина, Мироновский, 2022). Кроме того, предварительные расчеты дают основание полагать, что механизмы формирования рыбацких и нерыбацких представителей танского комплекса форм могут различаться между собой, что, очевидно, определяет одно из важных направлений дальнейших исследований с использованием описанного подхода.

ВЫВОДЫ

1. В оз. Тана у особей генерализованной формы комплекса *Barbus intermedius* на разных стадиях онтогенеза доминируют разные векторы изменчивости.

2. У особей *SL* < 15 см основной вектор изменчивости определяет сопряженное изменение морфологических пропорций по мере линейного роста.

3. У особей *SL* > 15 см основной вектор изменчивости, по всей вероятности, связан с разделением пищевых ресурсов.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне благодарен участникам экспедиции, принимавшим участие в сборе материала: А.С. Голубцову и А.А. Даркову (ИПЭЭ РАН), равно как и Ф.Н. Шкилю (ИБР РАН), А.С. Комаровой, А.В. Кожаре и Е.Е. Слынько (ИБВВ РАН), нашедшим время ознако-

миться с исходным вариантом рукописи и сделать ценные замечания. Особая благодарность М.В. Мине (ИБР РАН) и Ю.Ю. Дгебуадзе (ИПЭЭ РАН), чья последовательная, принципиальная критика позволила автору избежать ряда не вполне обоснованных суждений. Автор также глубоко признателен Ф.Н. Шкилю и Е.В. Есину (ИБР РАН и ИПЭЭ РАН), предоставившим для публикации фотографии морфотипов танских усачей.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено в рамках государственных заданий ИПЭЭ РАН (№ 0109-2018-0076 АААА-А18-118042490059-5 и № FFER-2021-0006) и ИБВВ РАН (№ 121051100104-6). Материал собран на средства Долгосрочного международного проекта РАН “Совместная российско-эфиопская биологическая экспедиция”.

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

В отношении объектов исследования соблюдались применимые этические нормы.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Автор заявляет об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев В.Л. Классификационные построения в экологии и систематике. М.: Наука, 1980. 141 с.
- Голубцов А.С. “Пучки видов” рыб в реках и озерах: симпатрическая дивергенция в фаунистически обедненных рыбных сообществах как особый модус эволюции // Актуальные проблемы современной ихтиологии. К 100-летию Г.В. Никольского. М.: Т-во науч. изд. КМК, 2010. 96 с.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Мина М.В., Мироновский А.Н. К оценке фенетических отношений алтайских османов *Oreoleuciscus* (Surginidae) из трех озер Монголии по признакам черепа // Вопр. ихтиол. 2008. Т. 48. № 3. С. 315–323.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Мироновский А.Н., Мэндсайхан Б. и др. Быстрая морфологическая диверсификация карповой рыбы *Oreoleuciscus potanini* (Surginidae) при образовании водохранилища на реке семиаридной зоны // ДАН. Науки о жизни. 2020. Т. 490. С. 85–89. <https://doi.org/10.31857/S2686738920010060>
- Кожара А.В., Маврин А.С., Мироновский А.Н. Структура фенетического разнообразия и систематика краснопёрки *Scardinius erythrophthalmus* водоемов и водотоков России и сопредельных стран. // Биология внутр. вод. 2020. № 6. С. 538–549. <https://doi.org/10.31857/S0320965220060121>
- Мина М.В., Мироновский А.Н., Капитанова Д.В. Фенетические отношения и вероятные пути морфологической диверсификации африканских усачей комплекса *Barbus intermedius* из озера Тана (Эфиопия) // Вопр. ихтиологии. 2011. Т. 51. № 2. С. 149–163.

- Мина М.В., Держинский К.Ф., Мироновский А.Н. и др. Фенетическое разнообразие крупных усачей *Barbus intermedius* complex sensu Banister из прибрежной зоны Бахардарского залива (озеро Тана, Эфиопия) // Вопр. ихтиологии. 2013. Т. 53. № 6. С. 627–644. <https://doi.org/10.7868/S0042875213050081>
- Мина М.В., Мироновский А.Н., Дгебуадзе Ю.Ю. Полиморфизм по пропорциям черепа у крупных африканских усачей *Barbus intermedius* sensu Vanister, 1973 (Cyprinidae) из озер Аваса и Лангано (Рифтовая долина, Эфиопия) // Вопр. ихтиологии. 2016. Т. 56. № 4. С. 403–409. <https://doi.org/10.7868/S0042875216040081>
- Мина М.В., Мироновский А.Н. Сравнительный анализ структуры различий между некоторыми морфотипами крупных африканских усачей рода *Barbus* (*Labeobarbus auctorum*) из озера Тана, Эфиопия // Вопр. ихтиологии. 2022. Т. 62. № 3. С. 272–280. <https://doi.org/10.31857/S0042875222030134>
- Мироновский А.Н. Факторы, обуславливающие сопоставимость данных, полученных путем оценки пластических признаков рыб // Вопр. ихтиологии. 2006. Т. 46. № 2. С. 240–251.
- Мироновский А.Н. Место генерализованной формы в структуре фенетического разнообразия крупных африканских усачей комплекса *Barbus intermedius*. Метод корреляционных плеяд // Вопр. ихтиологии. 2017. Т. 57. № 4. С. 393–404. <https://doi.org/10.7868/S0042875217040105>
- Мироновский А.Н. Крупные африканские усачи: векторы диверсификации особей генерализованной формы как основа морфологического разнообразия комплекса *Barbus intermedius* в озере Тана, Эфиопия // Вопр. ихтиологии. 2020. Т. 60. № 3. С. 283–294. <https://doi.org/10.31857/S0042875220030121>
- Мироновский А.Н. Изменчивость усачей комплекса *Barbus intermedius* в трех озерах Эфиопии: дифференциация особей генерализованной формы по признакам, связанным с разделением пищевых ресурсов. Метод корреляционных плеяд // Экология. 2021а. № 3. С. 225–233. <https://doi.org/10.31857/S0367059721020062>
- Мироновский А.Н. Вектор разделения пищевых ресурсов в изменчивости особей генерализованной формы крупных африканских усачей комплекса *Barbus* (= *Labeobarbus*) *intermedius* в озерах Тана, Лангано и Аваса, Эфиопия // Вопр. ихтиологии. 2021б. Т. 61. № 4. С. 455–463. <https://doi.org/10.31857/S0042875221040135>
- Banister K.E. A revision of the large *Barbus* (Pisces, Cyprinidae) of East and Central Africa. Pt. II // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool. 1973. V. 26. P. 1–148. <https://doi.org/10.5962/bhl.part.204>
- Levin B.A., Casal-López M., Simonov E. et al. Adaptive radiation of barbids of the genus *Labeobarbus* (Cyprinidae) in the East African river // Freshwater Biol. 2019. V. 64. Iss. 10. P. 1–15. <https://doi.org/10.1111/fwb.13364>
- Levin B.A., Simonov E., Dgebuadze Yu.Yu. et al. In the rivers: Multiple adaptive radiations of cyprinid fishes (*Labeobarbus*) in Ethiopian Highlands // Scientific Reports. 2020. V. 10:7192. P. 1–13. <https://doi.org/10.1038/s41598-020-64350-4>
- Mina M.V. Morphological diversification of fish as a consequence of the divergence of ontogenetic trajectories // Russian J. of Developmental Biology. 2001. V. 32. № 6. P. 397–401. <https://doi.org/10.1023/A:1012842221732>
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu. Allometrie et divergence entre les barbeaux du lac Tana (Ethiopie) // Cahiers d'Ethologie. 1993. V. 13. P. 219–222.
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu. Lake Tana large barbids: phenetics, growth and diversification // J. Fish Biol. 1996. V. 48. P. 383–404. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1996.tb01435.x>
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Golubtsov A.S. et al. 'Barbus' intermedius species flock in Lake Tana (Ethiopia). II. Morphological diversity of "large barbids" from Lake Tana and neighbouring areas: homoplasies or synapomorphies? // Ital. J. Zool. 1998. V. 65. Suppl. P. 9–14. <https://doi.org/10.1080/11250009809386789>
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Golani D. Consequences and modes of morphological diversification of East African and Eurasian barbids (genera *Barbus*, *Varicorhinus* and *Capoeta*) with particular reference to *Barbus intermedius* complex // Environ. Biol. Fish. 2001. V. 61. P. 241–252. <https://doi.org/10.1023/A:1010952108081>
- Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A., Osse J.W.M. Morphological divergence during growth in the large barbids (*Barbus* spp.) of Lake Tana, Ethiopia // Environ. Biol. Fish. 1995. V. 61. P. 431–454. <https://doi.org/10.1163/156854295X00401>
- Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A. The large barbids (*Barbus* spp., Cyprinidae, Teleostei) of Lake Tana (Ethiopia), with a description of a new species, *Barbus osseensis* // Netherl. J. Zool. 2000. V. 50. № 2. P. 179–214. <https://doi.org/10.1163/1568542000505946>
- Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A., van den Boogaart J.G.M. et al. The barbids (*Barbus* spp.) of Lake Tana: a forgotten species flock? // Environ. Biol. Fish. 1994. V. 39. P. 1–22. <https://doi.org/10.1007/BF00004751>
- Nagelkerke L.A.J., Rossberg A.G. Trophic niche-space imaging, using resource and consumer traits. // Theoretical Ecology. 2014. V. 7. № 4. P. 423–434. <https://doi.org/10.1007/s12080-014-0229-5>
- Shkil F.N., Lazebnyi O.E., Kapitanova D.V. Ontogenetic mechanisms of explosive morphological divergence in the lake Tana (Ethiopia) species flock of large African barbids (*Labeobarbus*; Cyprinidae, Teleostei) // Russian J. Developmental Biology. 2015. V. 46. № 5. P. 294–306. <https://doi.org/10.1134/S1062360415050069>
- Sibbing F.A., Nagelkerke L.A.J., Stet R.J.M., Osse J.W.M. Speciation of endemic Lake Tana barbids (Cyprinidae, Ethiopia) driven by trophic resource partitioning; a molecular and ecomorphological approach // Aquat. Ecol. 1998. V. 32. P. 217–227. <https://doi.org/10.1023/A:1009920522235>
- Sibbing F.A., Nagelkerke L.A.J. Resource partitioning by Lake Tana barbids predicted from fish morphometrics and prey characteristics // Reviews in Fish Biology and Fisheries. 2001. V. 10(4). P. 393.

Generalized Form of Barbs of the *Barbus* (= *Labeobarbus*) *intermedius* Complex in Lake Tana: Vectors of Morphological Variability at Different Stages of Postnatal Ontogenesis

A. N. Mironovsky*

*Severtsov Institute of Problems of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences,
Leninsky pr-t. 33, Moscow, 119071 Russia*

**e-mail: adissa@mail.ru*

Fishes of the *Barbus* (= *Labeobarbus*) *intermedius* complex (Actinopterygii, Cyprinidae), known in Russian-language literature as Large African Barbs, are widely distributed in Africa water bodies. A special feature of the morphological diversity of this group of fish is the sympatric coexistence of morpho-ecological forms in local populations. The most famous example of such coexistence takes place in Lake Tana located in the north of Ethiopia, where, according to different authors, up to 15 morpho-ecological forms (morphotypes) live. The diagnostic features of the barbs of Lake Tana morphotypes are clearly manifested upon reaching a standard length (*SL*) of about 15 cm. With a shorter length, representatives of most morphotypes are indistinguishable from each other. This suggests that in ontogenesis, the main vectors of morphological variability of the Tana Lake barbs may be different before and after individuals reach a length of 15 cm. The aim of this study was to test this assumption. The results obtained confirm that in this population, the standard length (*SL*), equal to about 15 cm, delimits two stages of postnatal ontogenesis in the studied group of fish. In individuals with $SL < 15$ cm, the main vector of variability is a consequence of changes in morphological proportions as the individual grows. In individuals with $SL > 15$ cm, the main vector of variability is most likely associated with the trophic resource partitioning. The original approach used in the study is considered promising in analyzing the peculiarities of variability at different stages of ontogenesis not only of the studied group, but also of other systematic groups.

Keywords: generalized form, *Barbus* (= *Labeobarbus*) *intermedius* complex, sympatric speciation, postnatal ontogenesis, vectors of variability