

ИЗМЕНЧИВОСТЬ УСАЧЕЙ КОМПЛЕКСА *BARBUS INTERMEDIUS* В ТРЕХ ОЗЕРАХ ЭФИОПИИ: ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ ОСОБЕЙ ГЕНЕРАЛИЗОВАННОЙ ФОРМЫ ПО ПРИЗНАКАМ, СВЯЗАННЫМ С РАЗДЕЛЕНИЕМ ПИЩЕВЫХ РЕСУРСОВ. МЕТОД КОРРЕЛЯЦИОННЫХ ПЛЕЯД

© 2021 г. А. Н. Мироновский^{a, b, *}

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

^bИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН,
Россия 152743 Ярославская обл., Некоузский р-н, п. Борок

*e-mail: adissa@mail.ru

Поступила в редакцию 11.08.2020 г.

После доработки 22.09.2020 г.

Принята к публикации 01.10.2020 г.

У особей генерализованной формы крупных африканских усачей, обитающих в озерах Лангано и Аваса, изменчивость параметров, связанных с процессом захвата и удержания пищевых объектов, коррелирует с длиной тела. Отсутствие такой зависимости в оз. Тана показывает, что изменчивость танских усачей — это не постепенное изменение морфологии вследствие смены спектра питания по мере роста особей, а результат микроэволюции, направленной на образование форм, занимающих разные трофические ниши.

Ключевые слова: крупные африканские усачи, комплекс *Barbus* (= *Labeobarbus*) *intermedius*, симпатрическое формообразование, озера Тана, Аваса, Лангано

DOI: 10.31857/S0367059721020062

Озеро Тана, дающее начало р. Голубой Нил, находится на севере Эфиопии (рис. 1). Ихтиофауна озера привлекает внимание исследователей обилием морфоэкологических форм (или морфотипов) крупных африканских усачей комплекса *Barbus intermedius sensu Vanister* [1]. Различия между морфотипами сопоставимы с различиями видов и родов Cyprinidae (рис. 2) [2]. Считается, что комплекс морфотипов танских усачей — это результат адаптивной радиации в процессе разделения пищевых ресурсов озера [3, 4]. Наряду с особями форм, специализированных в отношении питания, в озере обитают особи без выраженных признаков пищевой специализации. Такие особи, именуемые генерализованными, широко распространены в водоемах Эфиопии. Они слагают мономорфные популяции крупных африканских усачей и численно доминируют в популяциях полиморфных — как это наблюдается в оз. Тана.

Генерализованную форму рассматривают как подобную предковой, которая дала начало комплексу *B. intermedius* [2, 5–8]. Показано [9], что диверсификация особей генерализованной и специализированных форм в оз. Тана — это разные

стадии одного процесса, и начало специализированным формам (всем или некоторым) действительно могли дать генерализованные особи озера. Нельзя исключить, что процесс формообразования перманентен, и в потомстве генерализованных особей есть рыбы, подобные (или тождественные) особям специализированных форм [9, 10]. Обнаружено, что векторы диверсификации генерализованных особей в мономорфных популяциях озер Лангано и Аваса, будучи сходными между собой, отличаются от векторов диверсификации генерализованных особей в оз. Тана [9]. Отсюда следует, что в разных водоемах диверсификация особей генерализованной формы происходит по-разному.

Цель настоящего исследования — поиск ответа на вопрос: в чем заключается разница между диверсификацией генерализованных особей в оз. Тана и озерах Аваса и Лангано, которая обуславливает разный уровень формообразования? Очевидно, главный интерес в этом контексте представляет диверсификация по параметрам, связанным с разделением пищевых ресурсов.

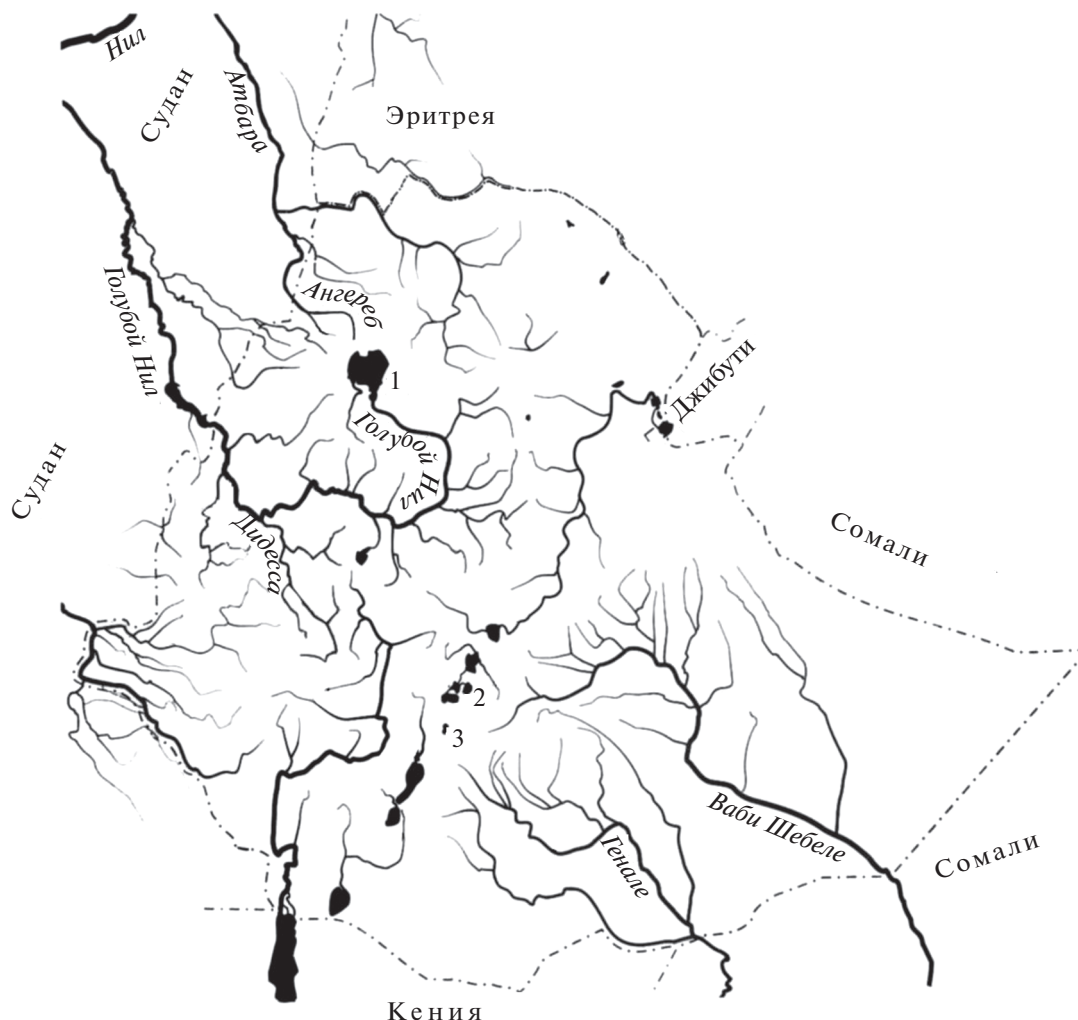


Рис. 1. Карта-схема района исследований. Озера: 1 – Тана, 2 – Лангано, 3 – Аваса.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

С 1992 г. по 2010 г. в оз. Тана поймано 145 особей генерализованной формы (далее – GF¹) стандартной длиной (*SL*) от 10 до 34 см. Рыб ловили жаберными и накидными сетями, брали из уловов местных рыбаков. В открытой части Бахардарского залива озера поймано 77 особей, в поросшей камышом прибрежной части залива – 68.

Для оценки морфологических отношений экологических форм озера наряду с генерализованными усачами рассматривались выборки специализированных морфотипов: *carplike* (далее обозначается как *ca*) – 12 особей; *zurki* (*zu*) – 54; *Lip* (*Li*) – 27; *shorthead* (*sh*) – 13; *white hunch* (*wh*) – 48; *troutlike* (*tr*) – 41; *barbel* (*ba*) – 17; *dark* (*da*) – 35;

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

bigmouth mini eye (*me*) – 10; *bighead* (*bh*) – 11; *acute* (*ac*) – 75; *bigmouth big eye* (*be*) – 56; *bigmouth small eye* (*se*) – 51.

В сравнении с разнообразием форм оз. Тана популяции усачей озера Аваса и Лангано, расположенных в Рифтовой долине Эфиопии (см. рис. 1), можно рассматривать как практически мономорфные. Слабо выраженный полиморфизм по пропорциям черепа, обнаруженный у особей этих озер, дает основания предполагать лишь едва наметившуюся дивергенцию на две формы: эврифагов и ихтиофагов, и не сопряжен с различиями по внешним признакам [11]. Численность выборки из оз. Аваса составила 49 особей длиной 17.9–28.3 см, из оз. Лангано – 73 особи длиной 12.4–34.7 см.

Для каждой особи выполнено 14 промеров черепа (рис. 3). Как показывает изучение изменчи-

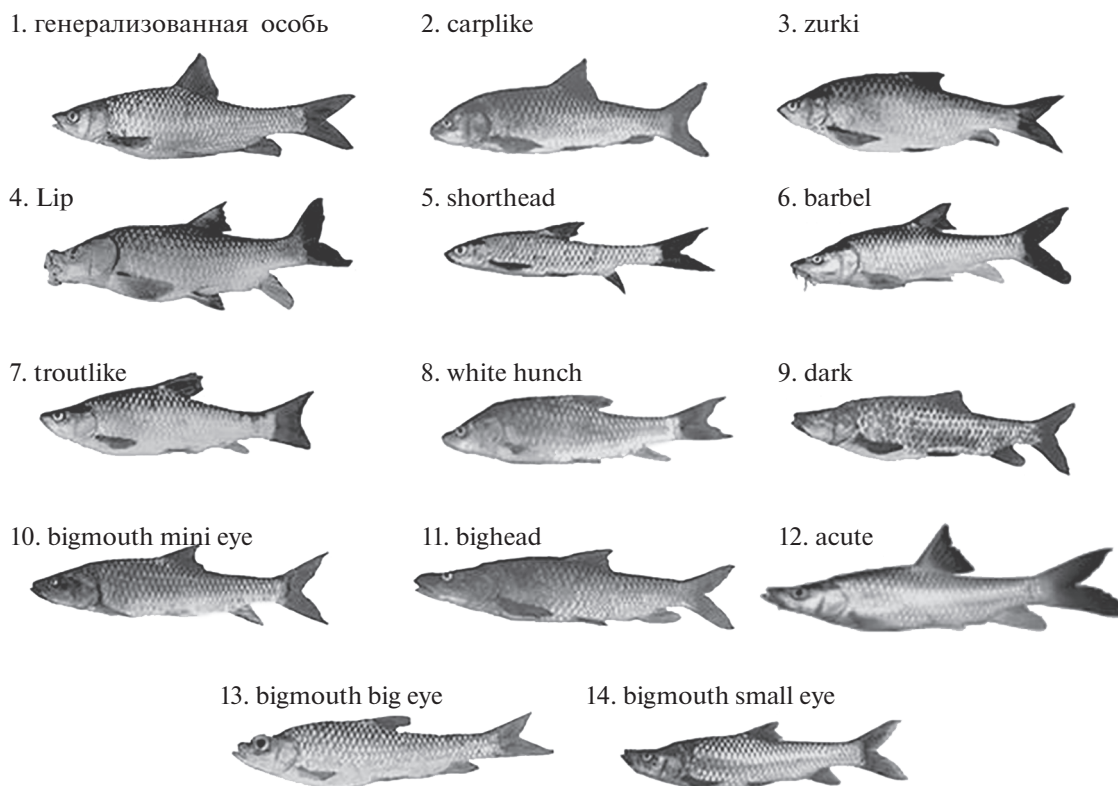


Рис. 2. Экологические формы крупных африканских усачей в оз. Тана: 1–6 – нерыбоядные; 7–14 – рыбоядные.

ности крупных африканских усачей [7, 9–11], данный набор признаков позволяет достаточно уверенно оценивать фенетические отношения большинства морфотипов. Статистическая обработка данных выполнена в пакетах NTSYS 2.02k и Статистика 6. В расчетах использованы индексы, представляющие собой отношения абсолютных значений промеров к базальной длине черепа (*BL*). Далее в обсуждении, упоминая тот или иной признак, мы будем иметь в виду его индекс, а не сам промер. Значения индексов преобразовывали в натуральные логарифмы для нормализации распределений. Морфологические дистанции в многомерном пространстве признаков оценивали, используя манхэттенскую метрику. Матрицы сходства анализировали методом complete linkage, результаты иллюстрированы дендрограммами. Анализ главных компонент (АГК) производили с учетом рекомендации Л.А. Животовского [12, с. 107] “не сваливать все признаки в кучу”, но, согласно тому или иному правилу, делить на группы, АГК групп проводить порознь и далее анализировать ГК1 каждой группы.

Как установлено ранее [9, 13], в процессе диверсификации экологических форм танских усачей рассматриваемые признаки образуют две корреляционные плеяды. В одну входят 6 призна-

ков осевого черепа: $B_1, B_2, B_3, B_4, HS_1, HS_2$ и 3 признака висцерального черепа: *Hm, Pop, Op*. Вторую составляют 4 параметра висцерального черепа, 3 из которых – *Pmx, Mx* и *De* – отражают морфологию челюстей, что дает основание рассматривать изменчивость этой плеяды как сопряженную с особенностями питания². Четвертый признак второй плеяды – *Iop* – характеризует длину межкрышечной кости. В черепе усачей эта кость протянулась за зубной, что, видимо, определяет тесную корреляцию между нею и *De*. АГК проводили отдельно для “плеяды из 9 признаков” и “плеяды из 4 признаков”, затем анализировали распределение точек-объектов в координатах ГК1 первой и второй плеяд. Собственные векторы (СВ) рассчитывали по корреляционной матрице; длину вектора принимали равной 1.

² Очевидно, с питанием может быть связана изменчивость и 9 признаков первой плеяды, поскольку с образом жизни вообще и питанием, в частности, в той или иной мере связаны все или почти все параметры организма. Вместе с тем, если связь изменчивости параметров челюстной дуги с питанием – это связь непосредственная, функциональная, то связь с питанием параметров осевого черепа ($B_1, B_2, B_3, B_4, HS_1, HS_2$), жаберной крышки (*Pop* и *Op*) и подъязычной дуги (*Hm*) – это связь косвенная, опосредованная и логично полагать, что вклад особенностей питания в изменчивость этой плеяды меньше.

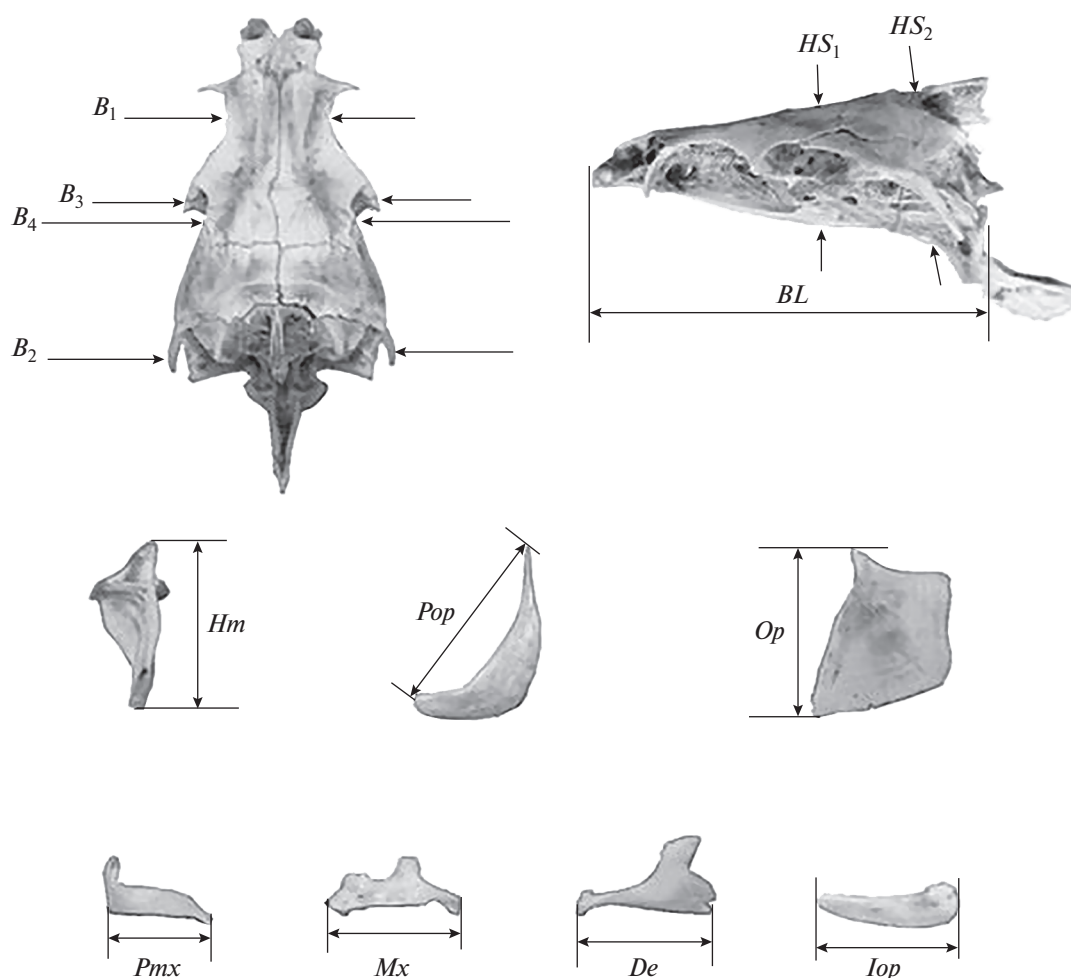


Рис. 3. Схема промеров черепа рыб комплекса *B. intermedius*: *BL* – базальная длина черепа; *B₁*, *B₂*, *B₃* – расстояние между внешними краями соответственно frontalia, pterotica и sphenotica; *B₄* – ширина черепа на уровне соединения frontale и pteroticum; *HS₁* и *HS₂* – высота черепа на уровне соответственно изгиба parasphenoideum и заднего края parasphenoideum; *Hm* – высота hyomandibulare; *Pop* – длина праеоперкулум; *Op* – высота передней части оперкулум; *Pmx*, *Mx*, *De* и *Iop* – длина соответственно праемаксилларе, максилларе, dentале и интероперкулум.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Фенетические отношения особей изучаемых выборок по совокупности 14 признаков иллюстрирует рис. 4. Усачи побережья Бахардарского залива слагают на дендрограмме 26 кластеров **низшего уровня иерархии** (рис. 4а), образованных в результате последовательного объединения **особей** (в отличие от кластеров следующих уровней иерархии, где между собой объединяются уже не отдельные **особи**, но **кластеры** особей, сформированные ранее). Кластеры низшего уровня иерархии можно рассматривать как **элементарные феноны**, т.е. первичные, предельно однородные, неподразделенные группы сходных особей. В случае выборки открытой части Бахардарского залива дендрограмму слагают 32 элементарных фенона (рис. 4б), в оз. Лангано – 30 (рис. 4в), в оз. Аваса – 18 (рис. 4г).

На рис. 5 представлены результаты АГК средних оценок признаков особей, слагающих каждый фенон на каждой дендрограмме (см. рис. 4), и особей каждого из 14 морфотипов усачей оз. Тана (включая GF). Соответствующие точки на графиках будем именовать “фенонами GF” и “реперами морфотипов”. На рис. 5 обозначены только те феноны GF, которые в силу своего положения обсуждаются в тексте. По оси *X* отложены значения ГК1 “плеяды 4 признаков”, по оси *Y* – значения ГК1 “плеяды 9 признаков”. Таким образом, ось *X* отражает изменчивость параметров, прямо связанных с процессом захвата и удержания пищевых объектов, т.е. сопряженную с диверсификацией особей в процессе разделения пищевых ресурсов. Слева от вертикальной штрих-линии на графиках распределены реперы нерыбоядных

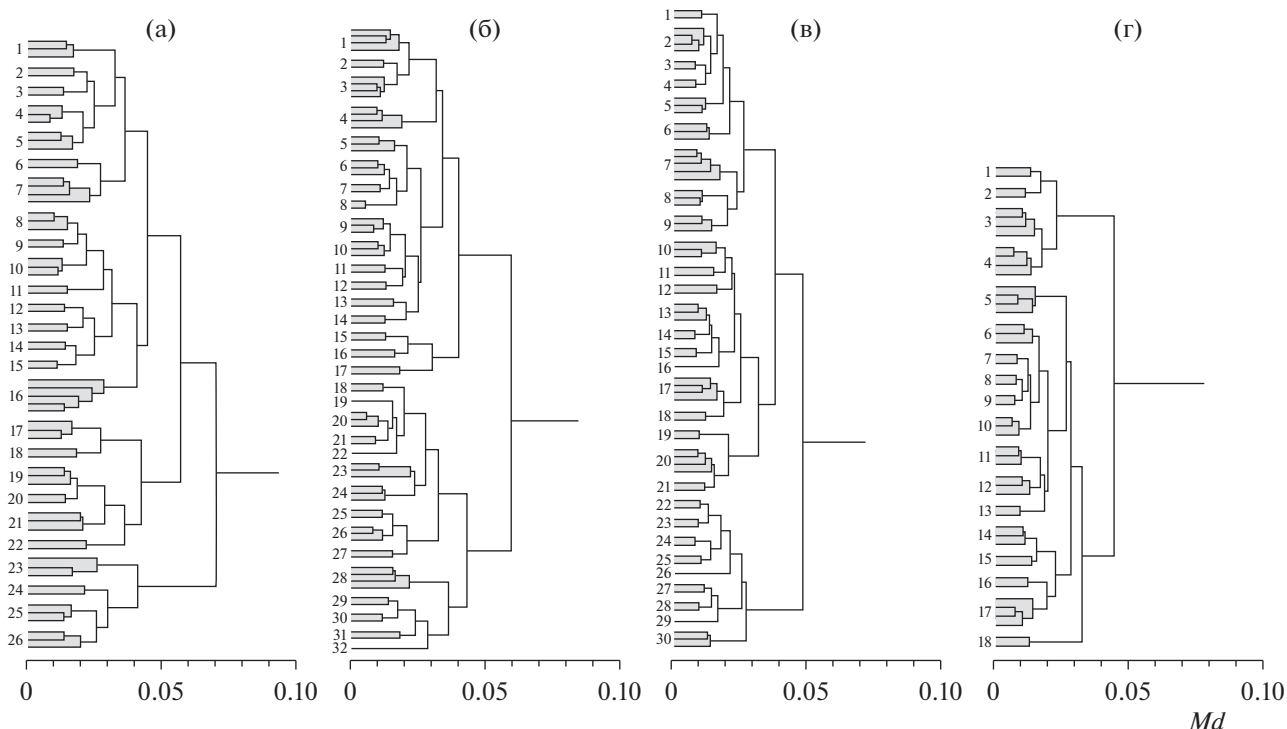


Рис. 4. Дендрограммы сходства особей генерализованной формы комплекса *B. intermedius* в выборках: а – прибрежной зоны Бахардарского залива оз. Тана; б – открытой части Бахардарского залива оз. Тана; в – оз. Лангано; г – оз. Аваса; *Md* – манхэттенская дистанция.

морфотипов, справа – рыбадных и бентофага *barbel*³.

Как следует из табл. 1, ГК1 “плеяды 4 признаков” на разных графиках объясняет от 74.61 до 81.02% общей дисперсии, ГК1 “плеяды 9 признаков” – от 57.15 до 70.96%. Нагрузки признаков на собственные векторы каждой ГК1 одинаковы по знаку и близки по абсолютной величине, а нагрузки признаков на собственные векторы ГК1 в разных сравнениях (см. рис. 5а–г) весьма близки и в некоторых случаях полностью совпадают. Отсюда следует, что векторы дисперсии объектов в четырех рассматриваемых сравнениях практически одинаковы, а двумерные распределения на рис. 5 с большой полнотой и минимальными искажениями отражают отношения фенонов и морфотипов в многомерном пространстве исходных признаков. Об этом также свидетельствует сходство взаиморасположения реперов морфотипов усачей оз. Тана на четырех графиках – визуально паттерны их распределений неразличимы.

Наиболее разнесенными по значениям ГК1 параметров, связанных с процессом захвата и удержания пищевых объектов (ось *X*), оказыва-

ются реперы морфотипов *sh* и *me* (см. рис. 5), что ожидаемо: особи первого – планктофаги, особи второго – рыбадные хищники. Вместе с тем феноны GF прибрежной зоны Бахардарского залива (рис. 5а), наиболее разнесенные по оси *X*, различаются между собой не меньше, чем реперы *sh* и *me*. Это дает основания полагать, что и в отношении питания эти феноны различаются не меньше означенных морфотипов. Отметим, что пять фенонов GF на рис. 5а расположены правее линии, разделяющей нерыбадные и рыбадные формы. В выборке открытой части Бахардарского залива (рис. 5б) различия между крайними по оси *X* фенонами несколько меньше, чем на рис. 5а. Тем не менее эти различия больше различий между репером нерыбадного *Lip* и реперами рыбадных *ac*, *me* и *da*, а один фенон GF находится правее разделительной линии (см.рис. 5б), что позволяет предположить существенные различия в спектре питания между особями разных фенонов GF.

В выборках мономорфных озер (см. рис. 5в, г) ситуация аналогична: по оси *X* диапазон изменчивости фенонов GF не уступает диапазону изменчивости реперов специализированных форм усачей оз. Тана и в ряде сочетаний различия между разными фенонами больше, чем между разными морфотипами. В оз. Лангано правее линии, разделяющей нерыбадные и рыбадные формы, находится 6 фенонов из 32, в оз. Аваса – 8 из 18.

³ Особенность морфотипа *barbel*, который, будучи нерыбадным бентофагом, по совокупности признаков внешней морфологии попадает в группу рыбадных хищников, отмечается и другими авторами [2].

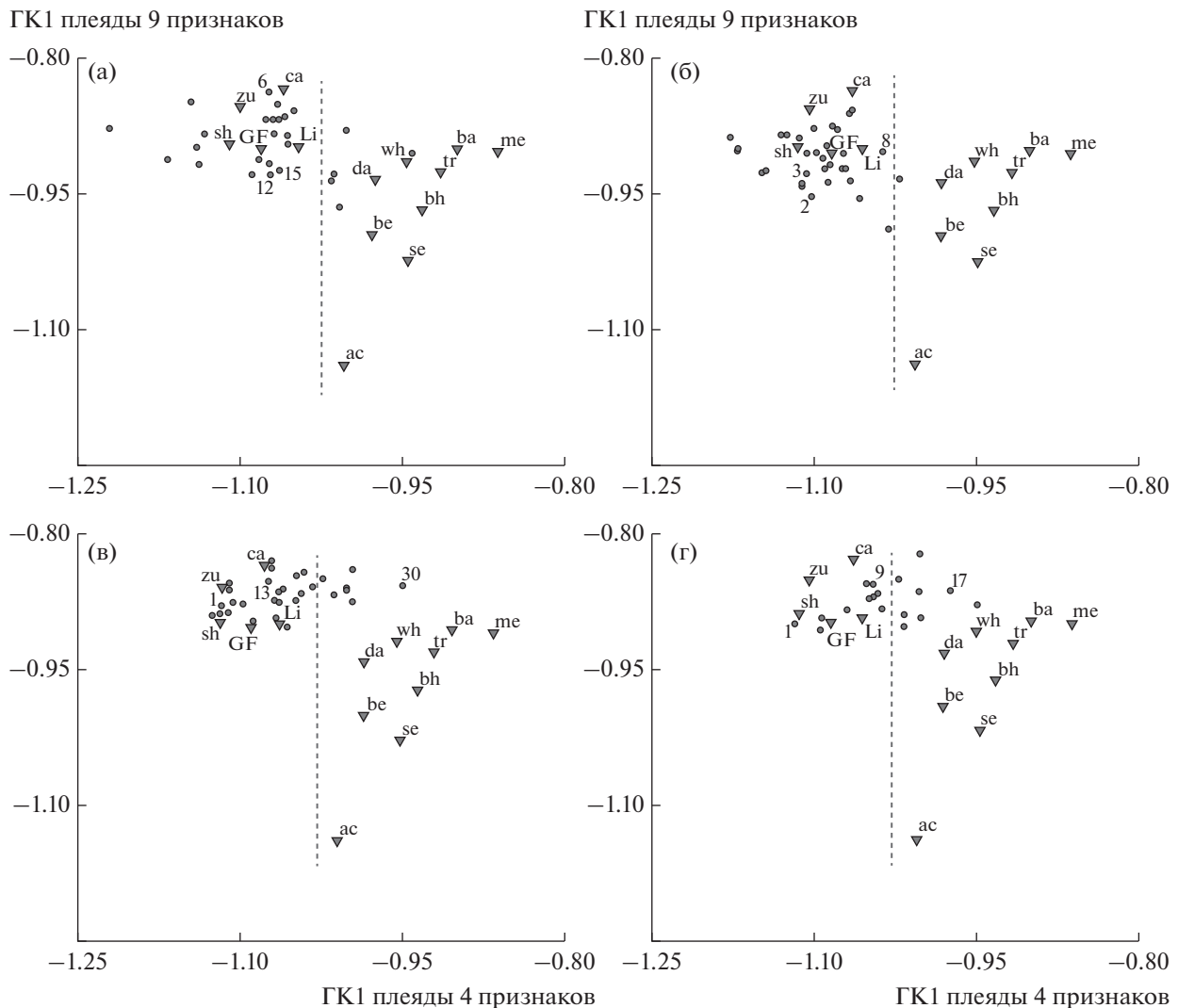


Рис. 5. Реперы морфотипов (▼) и феноны генерализованной формы (●) комплекса *B. intermedius*. Распределение на плоскости главных компонент: а – выборка прибрежной зоны Бахардарского залива оз. Тана: 6, 12 и 15 – номера фенонов с минимальной, средней и максимальной *SL* особей соответственно; б – выборка открытой части Бахардарского залива оз. Тана: 2, 3 и 8 – номера фенонов с минимальной, средней и максимальной *SL* особей соответственно; в – выборка оз. Лангано: 1, 13 и 30 – номера фенонов с минимальной, средней и максимальной *SL* особей соответственно; г – выборка оз. Аваса: 1, 9 и 17 – номера фенонов с минимальной, средней и максимальной *SL* особей соответственно. По оси абсцисс – ГК1 признаков челюстной дуги и interoperculum (“плеяда 4 признаков”), по оси ординат – ГК1 признаков осевого черепа, подъязычной дуги и жаберной крышки (“плеяда 9 признаков”); слева от вертикальной штрих-линии – нерыбоядные формы, справа – рыбаобразные и морфотип *gabrel*. Пояснения и обозначения морфотипов см. в тексте.

Между распределениями фенонов мономорфных и полиморфной популяций есть существенная разница, которая становится весьма наглядной, если посчитать среднюю *SL* особей, вошедших в каждый фенон, и обозначить на графиках феноны, чья средняя *SL* находится в начале, центре и конце вариационного ряда средних *SL*. Из рис. 5в, г следует, что в выборках озер Лангано и Аваса феноны, центральные в ряду средних *SL*, находятся близко и к центру распределения по оси *X*, феноны с максимальной и минимальной средней *SL* – по краям или близко к краям рас-

пределений. Это дает основания полагать, что в мономорфных популяциях положение фенонов на графике зависит от *SL* слагающих их особей. Феноны, слагаемые мелкими особями, находятся в левом краю распределения по оси *X* – рядом с репером планктофага *sh*, тогда как феноны, слагаемые крупными особями, располагаются правее линии, разделяющей нерыбоядные и рыбаобразные формы, и некоторые из таких фенонов расположены правее реперов некоторых рыбаобразных форм. Такое распределение фенонов *GF* вдоль оси *X* не вызывает удивления – факт смены объ-

Таблица 1. Собственные векторы и собственные значения

Признаки	Распределение на плоскости ГК1 корреляционных плеяд на							
	рис. 5а		рис. 5б		рис. 5в		рис. 5г	
	СВ1 _{ось X}	СВ1 _{ось Y}	СВ1 _{ось X}	СВ1 _{ось Y}	СВ1 _{ось X}	СВ1 _{ось Y}	СВ1 _{ось X}	СВ1 _{ось Y}
<i>B</i> ₃		0.383		0.379		0.379		0.377
<i>B</i> ₂		0.344		0.360		0.353		0.356
<i>B</i> ₁		0.363		0.377		0.360		0.354
<i>B</i> ₄		0.369		0.373		0.359		0.370
<i>HS</i> ₁		0.298		0.312		0.321		0.301
<i>HS</i> ₂		0.287		0.281		0.294		0.263
<i>Hm</i>		0.389		0.375		0.367		0.372
<i>Pop</i>		0.206		0.178		0.170		0.214
<i>Op</i>		0.318		0.311		0.346		0.354
<i>iOp</i>	0.486		0.456		0.485		0.459	
<i>Pmx</i>	0.535		0.536		0.557		0.554	
<i>Mx</i>	0.474		0.474		0.424		0.464	
<i>De</i>	0.502		0.529		0.525		0.516	
Собственные значения	3.24	5.46	3.10	5.14	3.00	6.20	2.98	6.38
Объясненная дисперсия, %	81.02	60.67	77.61	57.15	75.05	68.90	74.61	70.96

Примечание. Обозначения признаков см. на рис. 2.

ектов питания по мере роста рыб общеизвестен [14]. Со сменой питания, очевидно, меняются параметры аппарата захвата и удержания пищевых объектов, отражаемые в ГК1 “плеяды из 4 признаков”. Необходимо отметить, что и на рис. 4в, г означенные феноны находятся по краям и в центре соответствующих дендрограмм. В выборках полиморфной популяции такой зависимости положения фенона по оси X от длины слагающих его особей не наблюдается (см. рис. 5а, б). Очевидно, в оз. Тана дифференциация фенонов по характеру питания не связана с размерами особей, слагающих феноны, и не может быть объяснена следствием закономерной смены пищевых объектов по мере роста рыб.

Достоверность предположений, основанных на визуальном анализе распределений на рис. 5, математически подтверждают результаты регрессионного анализа на рис. 6, где по оси Y отложенные значения ГК1 плеяды признаков, отражающих морфологию челюстей, по оси X – средняя SL особей, слагающих феноны GF. В популяциях озер Лангано и Аваса сравниваемые параметры связаны тесной корреляцией высокого уровня достоверности (рис. 6в, г), в выборках из оз. Тана достоверной корреляции между SL особей, составивших фенон, и положением фенона на оси X нет (рис. 6а, б).

Таким образом, по параметрам, связанным с процессом захвата и удержания пищевых объек-

тов, феноны, возникающие в процессе морфологической диверсификации особей GF, различаются между собой на уровне, соизмеримом с уровнем различий данных параметров у разных экологических форм усачей оз. Тана. Это дает основания полагать, что различия спектра питания особей разных фенонов GF сопоставимы с различиями спектра питания особей разных экологических форм. В озерах Аваса и Лангано выявлена высокая достоверная корреляция между строением челюстного аппарата особей разных фенонов и средней длиной особей каждого фенона. Это свидетельствует о том, что в мономорфных популяциях различие параметров челюстной дуги особей разных фенонов определяется сменой спектра питания по мере их роста. В полиморфной популяции оз. Тана такая зависимость не обнаружена. Поэтому можно утверждать, что диверсификация генерализованных особей в оз. Тана – это не постепенное изменение морфологических пропорций одной и той же особи вследствие смены спектра питания по мере ее роста, а результат микроэволюционных преобразований, в ходе которых формируются группы особей, занимающие разные трофические ниши, что обеспечивает более полное освоение трофических ресурсов водоема.

При сравнении фенетического разнообразия фенонов GF и специализированных морфотипов обращает на себя внимание разное соотношение остеологических и внешнеморфологических раз-

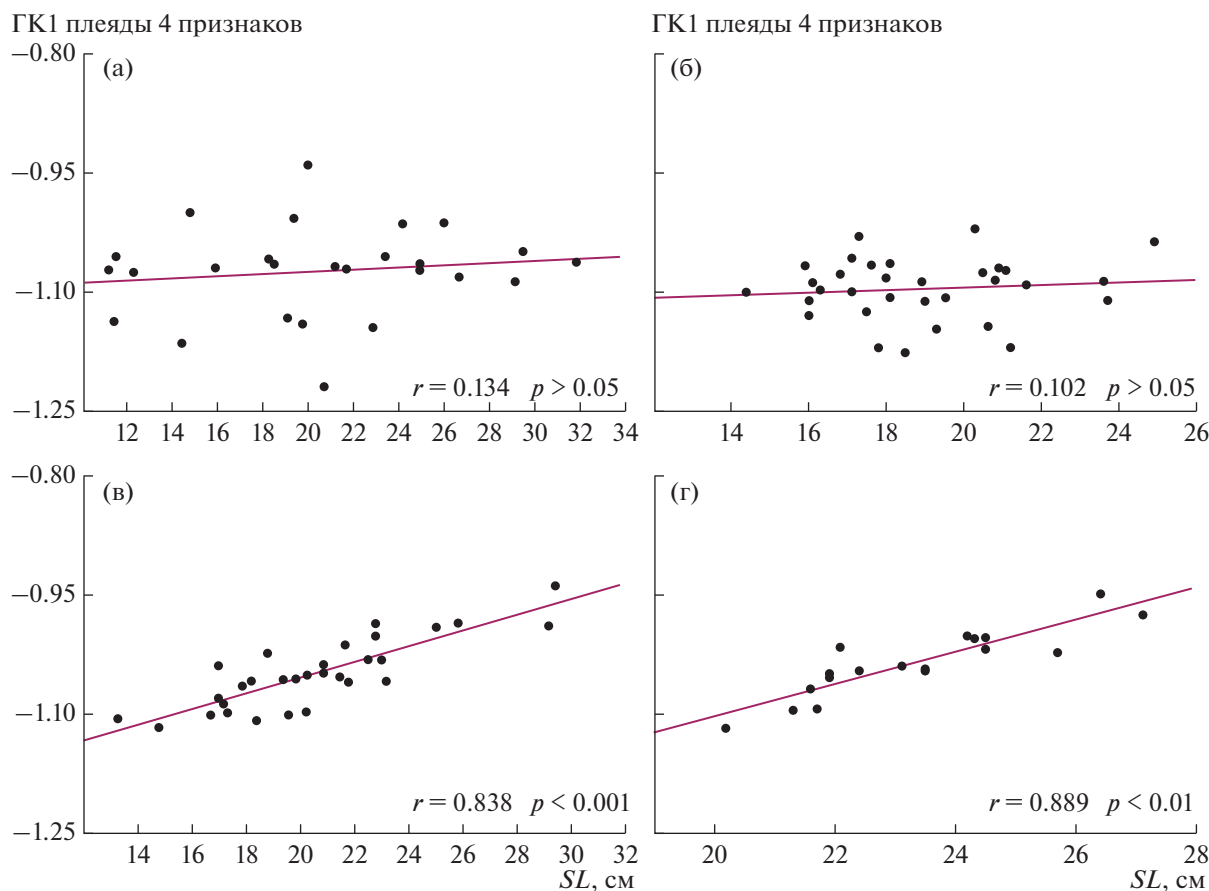


Рис. 6. Зависимость изменчивости параметров, связанных с разделением пищевых ресурсов, от размера особей, слагающих элементарные феноны GF; а – в выборке прибрежной части Бахардарского залива; б – в выборке открытой части Бахардарского залива; в – в выборке оз. Лангано; г – в выборке оз. Аваса. По оси абсцисс – ГК1 признаков плеяды челюстной дуги и interoperculum, по оси ординат – средняя SL особей, сложивших элементарный фенон; r – коэффициент корреляции Пирсона, p – достоверность r.

личий в том и другом случае. Специализированные морфотипы, описанные на основании внешних различий, хорошо различаются и по пропорциям черепа. Некоторые феноны GF по пропорциям черепа различаются не меньше, чем специализированные морфотипы. Вместе с тем по внешним признакам каждая из слагающих феноны особей определена в качестве генерализованной. Объяснение такому несоответствию дают представления о диверсификации генерализованных особей как о первой стадии формирования флота специализированных форм водоемов: в процессе формирования различий между формами “сперва происходит расхождение по пропорциям черепа, а уже затем – по внешнему виду...”, со временем “...различия могут увеличиваться под действием отбора, способствующего все большему развитию у специализированной формы признаков, отличающих ее от генерализованной формы” [11, с. 408].

ВЫВОДЫ

1. Анализ изменчивости параметров, связанных с процессом захвата и удержания пищевых объектов, показывает, что выявленные в настоящем исследовании различия между элементарными фенонами генерализованных особей комплекса *B. intermedius* сопоставимы с соответствующими различиями между специализированными в отношении питания морфотипами усачей в оз. Тана.

2. В мономорфных популяциях озер Аваса и Лангано различия между фенонами достоверно коррелируют со средней длиной слагающих их особей. Это позволяет трактовать различия фенонов как отражение постепенных изменений рассматриваемых параметров вследствие смены спектра питания одних и тех же особей по мере их роста.

3. В полиморфной популяции оз. Тана зависимость уровня различий фенонов от размера слагающих их особей не обнаружена. Это дает основания утверждать, что диверсификация генерализо-

ванных усачей в оз. Тана – не постепенное изменение морфологии особи вследствие смены спектра питания, а результат микроэволюционных процессов, направленных на образование форм, которые занимают разные трофические ниши, обеспечивая более полное освоение трофических ресурсов водоема.

Исследование выполнено в рамках государственных заданий ИПЭЭ РАН (№ 0109-2018-0076 АААА-А18-118042490059-5) и ИБВВ РАН (№ АААА-А18-118012690222-4). Материал собран на средства Долгосрочного международного проекта РАН “Совместная российско-эфиопская биологическая экспедиция”. Автор искренне благодарен участникам экспедиции, принимавшим участие в сборе материала: М.В. Мине, Ю.Ю. Дгебуадзе, А.С. Голубцову и А.А. Даркову. Особая благодарность М.В. Мине, Ф.Н. Шкилю (ИБР РАН), А.В. Кожаре (ИБВВ РАН) и Ю.Ю. Дгебуадзе (ИПЭЭ РАН) за ценные замечания по первым вариантам рукописи.

Автор подтверждает отсутствие конфликта интересов. В отношении объектов исследования соблюдались применимые этические нормы.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

1. *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.
2. *Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A., van den Boogaart J.G.M.* et al. The barbs (*Barbus* spp.) of Lake Tana: a forgotten species flock? // *Environ. Biol. Fish.* 1994. V. 39. P. 1–21.
3. *Sibbing F.A., Nagelkerke L.A.J., Stet R.J.M., Osse J.W.M.* Speciation of endemic Lake Tana barbs (Cyprinidae, Ethiopia) driven by trophic resource partitioning; a molecular and ecomorphological approach // *Aquat. Ecol.* 1998. V. 32. P. 217–227.
4. *Sibbing F.A., Nagelkerke L.A.J.* Resource partitioning by Lake Tana barbs predicted from fish morphometrics and prey characteristics // *Rev. Fish Biol. Fish.* 2001. V. 10. № 4. P. 393–437.
5. *Лёвин Б.А.* Структура локальных популяционных систем у рыб рода *Barbus* // Біорізноманіття та роль зооценозу в природних і антропогенних екосистемах: Мат-лы II міжнар. Наук. Конф. Днепропетровск: Изд-во ДНУ, 2003. С. 53–55.
6. *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.: Тов-во науч. изд. КМК, 2010. С. 96–123.
7. *Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu.* Morphometry of barbell of Lake Tana, Ethiopia: multivariate ontogenetic channels // *Folia Zool.* 1996. V. 45. Suppl. 1. P. 109–116.
8. *Levin B.A., Casal-López M., Simonov E.* et al. Adaptive radiation of barbs of the genus *Labeobarbus* (Cyprinidae) in the East African river // *Freshwater Biol.* 2019. V. 64. Iss. 10. P. 1721–1736. <https://doi.org/10.1111/fwb.13364>
9. *Мироновский А.Н.* Крупные африканские усачи: векторы диверсификации особей генерализованной формы как основа морфологического разнообразия комплекса *Barbus intermedius* в оз. Тана, Эфиопия // *Вопр. ихтиологии.* 2020. Т. 60. № 3. С. 283–294. <https://doi.org/10.31857/S0042875220030121>
10. *Mina M.V., Shkil F.N., Dzerzhinskii K.F.* et al. 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 longtime experiment // *J. Ichthyology.* 2012. V. 52. № 11. P. 821–837. <https://doi.org/10.1134/S0032945212110070>
11. *Мина М.В., Мироновский А.Н., Дгебуадзе Ю.Ю.* Полиморфизм по пропорциям черепа у крупных африканских усачей *Barbus intermedius sensu Banister, 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>
12. *Животовский Л.А.* Интеграция полигенных систем в популяциях: проблемы анализа комплекса признаков. М.: Наука, 1984. 183 с.
13. *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>
14. *Никольский Г.В.* Экология рыб. М.: Высшая школа, 1961. С. 336.