

АЛТАЙСКИЕ ОСМАНЫ РОДА *Oreoleuciscus* И АФРИКАНСКИЕ УСАЧИ КОМПЛЕКСА *Barbus intermedius*: ОБЩИЕ ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ РАЗЛИЧИЙ РЫБОЯДНЫХ И НЕРЫБОЯДНЫХ ФОРМ В УСЛОВИЯХ СИМПАТРИИ

© 2024 г. А. Н. Мироновский^{а, *}, Е. Е. Слынько^{б, с}

^аИнститут проблем экологии и эволюции Российской академии наук, Москва, Россия

^бИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина Российской академии наук,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., Россия

^сРоссийский биотехнологический университет, Москва, Россия

*e-mail: adissa@mail.ru

Поступила в редакцию 23.03.2023 г.

После доработки 03.05.2023 г.

Принята к публикации 16.06.2023 г.

В популяциях рыб разных систематических групп, обитающих в озерах как одного, так и разных континентов, анализировали особенности морфологических различий между рыбадыными и нерыбадыными экологическими формами в условиях симпатрии. Показано, что у алтайских османов вида *Oreoleuciscus potanini* в двух озерах западной части Центрально-Азиатского бессточного бассейна структура различий факторных нагрузок рассмотренных параметров морфологии челюстного аппарата и осевого черепа на главные векторы изменчивости в сопоставлении рыбадыдных и нерыбадыдных форм почти совпадает со структурой аналогичных различий в сопоставлении рыбадыдных и нерыбадыдных форм усачей комплекса *Barbus intermedius* в африканском оз. Тана. Вместе с тем структура различий рыбадыдной и нерыбадыдной форм другого вида алтайских османов — *Oreoleuciscus humilis* в озере, расположенном в восточной части Центрально-Азиатского бессточного бассейна, существенно отличается от структуры различий экологических форм вида *O. potanini* и комплекса *Barbus intermedius*. Предполагается, что выявленным различиям в структуре изменчивости османов в исследуемых водоемах можно дать следующее объяснение. В озерах Тана, Баян и Хар-Ус структура различий характеризует многолетнюю уже устоявшуюся ситуацию стационарного сосуществования рыбадыдных и нерыбадыдных форм в одном водоеме. Тогда как структура изменчивости в периодически пересыхающем оз. Орог отражает незавершенный процесс формирования такой ситуации, раз за разом прерываемый гибелью популяции озера в очередной сухой период.

Ключевые слова: морфоэкологические формы, структура морфологических различий, векторы изменчивости, симпатрическое формообразование

DOI: 10.31857/S0320965224030048, EDN: ZPQPW1

ВВЕДЕНИЕ

Горные ельцы или алтайские османы (род *Oreoleuciscus*, Cyprinidae) распространены в Ледовитоморском и в бессточном Центрально-Азиатском бассейнах (Баасанжав и др., 1983; Дгебуадзе и др., 2003; Голубцов, Малков, 2007; Слынько, Дгебуадзе, 2009; Слынько, Боровикова, 2012; Мироновский, Слынько, 2023; Kottelat, 2006; Dgebuadze et al., 2012; Kartavtsev et al., 2016). Характерная особенность этой группы рыб, год от года привлекающей все большее внимание исследователей, — симпатрия морфоэкологических форм, различающихся по спектру питания (Баасанжав и др., 1983; Борисовец и др., 1984, 1985). В рационе одних форм существенное значение

имеют рыбы, в рационе других форм представители Pisces почти отсутствуют. На северо-западе Монголии в Котловине Больших Озер, где обитают османы вида *O. potanini* (Kessler, 1879), означенные формы именуются “рыбадыдной” и “растительнаядыной”. В центральной и юго-восточной Монголии в водоемах Долины Озер, населенной османами вида *O. humilis*, Wapachowski, 1889, к рыбадыдной относится так называемая “озерная” форма, к нерыбадыдной — “карликовая” (Баасанжав и др., 1983; Борисовец и др., 1985).

Симпатрия экологических форм известна и у других карповых, в частности, у африканских усачей рода *Barbus* (= *Labeobarbus*). Наиболее яркий пример — комплекс *Barbus intermedius sensu*

Banister (1973) в оз. Тана (Эфиопия), где и рыба-ядные, и нерыбоядные усачи представлены несколькими симпатрическими формами (морфотипами) (Nagelkerke et al., 1994; Васильев и др., 2018). Показано (Мина, Мироновский, 2022), что структуру морфологических различий между экологическими формами танских усачей можно оценивать, анализируя распределение факторных нагрузок комплекса краниологических параметров на первый собственный вектор (СВ1) в попарных сравнениях морфотипов методом главных компонент. Несколько раньше было обосновано предположение, что собственные векторы, характеризующиеся разными знаками (“+” или “–”) факторных нагрузок параметров челюстной дуги и нейрокраниума, можно рассматривать как “вектор разделения пищевых ресурсов” в фенетической радиации танских усачей (Мироновский, 2021). Однако неясно, является ли этот вектор уникальным, отражающим трофическую радиацию только усачей оз. Тана, или же он имеет место в изменчивости других групп рыб? Можно предположить, что симпатрия рыба-ядных и растительноядных форм османов в озерах Монголии, подобная симпатрии аналогичных форм в оз. Тана, позволит внести некоторую ясность в данный вопрос.

Это определило цель настоящей работы — провести анализ факторной структуры морфологических различий между рыба-ядными и нерыбоядными формами османов в некоторых озерах Монголии в сравнении с таковой некоторых рыба-ядных и нерыбоядных форм усачей в оз. Тана.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Исследование выполнено на материале остеологической коллекции Совместной российско-эфиопской биологической экспедиции и Совместной российско-монгольской комплексной биологической экспедиции Российской (РАН) и Монгольской (МАН) академий наук. Материалы коллекции хранятся в Институте биологии внутренних вод РАН и Институте проблем экологии и эволюции РАН. Африканские усачи комплекса *Barbus intermedius* из оз. Тана в коллекции представлены сборами 1992–2010 гг.; алтайские османы вида *Oreoleuciscus humilis* — сборами 2000 г. в оз. Орог; вида *O. potanini* — сборами 2008, 2010, 2011 гг. в оз. Хар-Ус и сборами 2008 г. в оз. Баян. Нерыбоядные формы оз. Тана представлены морфотипами *zurkis* (zu) — 45 особей и *carp* (ca) — 14 особей; рыба-ядные — морфотипами *dark* (da) — 32 особи и *white hunch* (wh) — 33 особи (полные и сокращенные названия морфотипов даны по: (Мина и др., 2011). В озерах Орог, Баян и Хар-Ус рыба-ядные формы представлены 31, 10 и 16 особями, нерыбоядные — 69, 51 и 22 особями соответственно. Определение при-

надлежности особи к той или иной форме проводили по работе (Баасанжав и др., 1983).

У каждой особи измеряли 14 параметров, характеризующих пропорции осевого и висцерального черепа (рис. 1). Показано, что, обладая высокой разрешающей способностью и хорошей воспроизводимостью результатов измерений как одним, так и несколькими операторами, данный набор признаков позволяет уверенно дифференцировать формы, как африканских усачей, так и алтайских османов (Дгебуадзе и др., 2008; Мина и др., 2011; Мироновский, 2022). Статистическую обработку данных проводили с помощью программных пакетов NTSYS 2.02k и Statistica v. 6. В расчетах использованы индексы, представляющие собой отношения абсолютных значений промеров к базальной длине черепа (*BL*). Далее, рассматривая тот или иной признак, мы будем иметь в виду его индекс, а не сам промер. Значения индексов преобразовывали в натуральные логарифмы для нормализации распределений. В анализе главных компонент (АГК) собственные векторы (СВ) считали по корреляционной матрице; длину вектора принимали равной 1. Уровень сходства факторных нагрузок рассматриваемых параметров на сопоставляемые СВ корреляционных матриц оценивали, вычисляя коэффициент корреляции Спирмена (r_s) и Пирсона (r_p); статистическую значимость корреляций оценивали средствами пакета Statistica v.6.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ИХ ОБСУЖДЕНИЕ

Как следует из рис. 2 и рис. 3, на плоскости двух первых главных компонент (ГК1 и ГК2) особи рыба-ядных и нерыбоядных форм четко разобщены по ГК1 в каждом из семи анализируемых сопоставлений (рис. 2, рис. 3). По ГК2 распределения перекрываются, что дает основания рассматривать собственные векторы (СВ1), соответствующие первым главным компонентам (ГК1), как векторы, в достаточно полной мере отражающие структуру морфологических различий между сравниваемыми рыба-ядными и нерыбоядными формами. Факторные нагрузки рассматриваемых признаков на указанные СВ1 приведены в табл. 1.

Чтобы сравнить рассматриваемые СВ1 между собой, на осях системы прямоугольных координат отложим значения факторных нагрузок на каждый из них (рис. 4). В гипотетическом случае, когда структура различий в двух парах сопоставляемых выборок полностью совпадает, точки, соответствующие нагрузкам, лягут 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

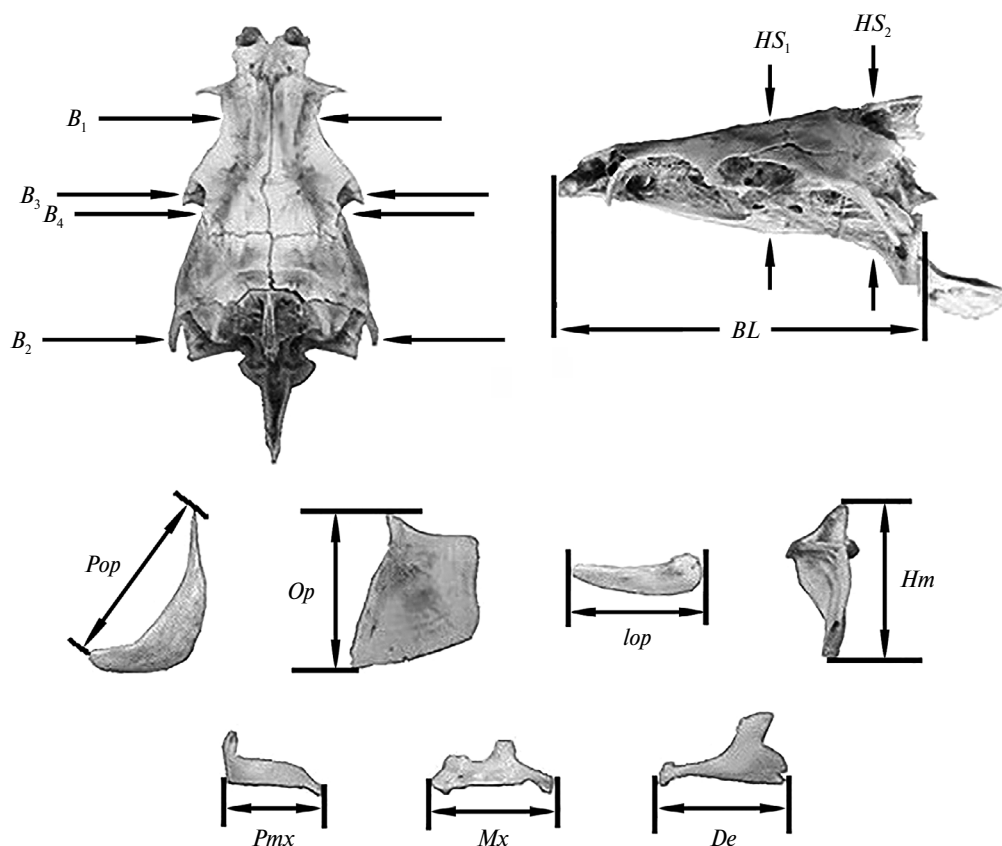


Рис. 1. Схема промеров черепа алтайских османов рода *Oreoleuciscus* и африканских усачей комплекса *Barbus intermedius*. Параметры осевого черепа: *BL* — базальная длина черепа; *B₁*, *B₂*, *B₃* — расстояние между внешними краями соответственно frontalia, pterotica и sphenotica; *B₄* — ширина черепа на уровне соединения frontale и pteroticum, *HS₁* и *HS₂* — высота черепа на уровне соответственно изгиба parasphenoideum и заднего края parasphenoideum. Параметры висцерального черепа: *Hm* — высота hyomandibulare, *Pop* — длина praepoperculum, *Op* — высота передней части operculum, *lop* — длина interoperculum, *Pmx*, *Mx* и *De* — длина praemaxillare, maxillare и dentale соответственно.

Таблица 1. Факторные нагрузки рассматриваемых признаков на первые собственные векторы (СВ1) первых главных компонент (ГК1) в анализе различий между особями рыбоядных и нерыбоядных форм африканских усачей комплекса *Barbus intermedius* и алтайских османов рода *Oreoleuciscus*

Признаки	Факторные нагрузки признаков на СВ1 в сопоставлениях форм по:						
	рис. 2а	рис. 2б	рис. 2в	рис. 2г	рис. 3а	рис. 3б	рис. 3в
<i>B₃</i>	0.336	0.282	0.292	0.259	0.324	0.313	0.211
<i>B₂</i>	0.322	0.338	0.180	0.135	0.204	0.193	−0.171
<i>B₁</i>	0.340	0.301	0.296	0.207	0.250	0.294	−0.286
<i>B₄</i>	0.291	0.273	0.289	0.265	0.336	0.324	0.173
<i>HS₁</i>	0.155	0.204	0.321	0.338	0.325	0.288	0.247
<i>HS₂</i>	0.263	0.213	0.321	0.307	0.103	0.042	−0.265
<i>Hm</i>	0.326	0.340	0.312	0.337	0.258	0.244	0.205
<i>Pmx</i>	−0.233	−0.291	−0.325	−0.350	−0.339	−0.322	−0.345
<i>Pop</i>	−0.159	−0.161	−0.032	−0.064	−0.245	−0.212	−0.294
<i>Op</i>	0.300	0.310	0.155	0.181	−0.159	−0.278	−0.317
<i>Iop</i>	−0.311	−0.326	−0.312	−0.340	−0.297	−0.308	−0.318
<i>Mx</i>	−0.127	−0.144	−0.278	−0.300	−0.315	−0.322	−0.352
<i>De</i>	−0.319	−0.325	−0.319	−0.339	−0.326	−0.323	−0.333

Примечание. Обозначения признаков даны в подписях к рис. 1 и 4.

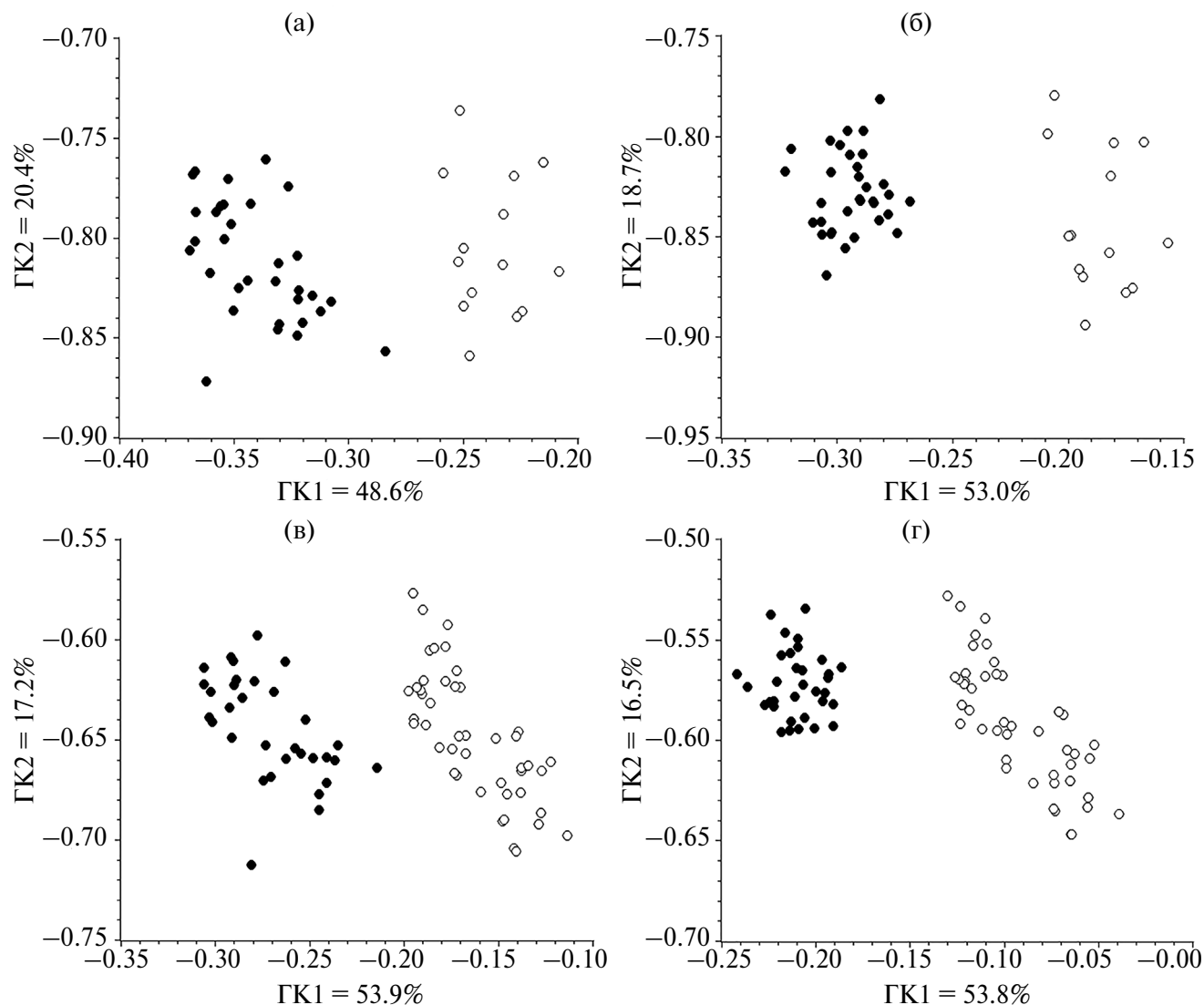


Рис. 2. Особи рыбоядных (●) и нерыбоядных (○) форм усачей оз. Тана (Эфиопия), распределение на плоскости первой (ГК1) и второй (ГК2) главных компонент: а — carp и dark, б — carp и white hunch, в — zurkis и dark, г — zurkis и white hunch.

дисперсии несет данный признак. У начала координат оказываются точки, соответствующие переменным с наименьшими нагрузками. Сходство структуры различий между экологическими формами характеризуется конфигурацией распределения и величиной коэффициента корреляции. Сходство тем больше, чем четче в двумерном распределении прослеживается линейная связь между нагрузками на сравниваемые векторы (Мина, Мионовский, 2022).

При сравнении пары **carp—white hunch** (ca—wh) с парой **carp—dark** (ca—da) тренд распределения факторных нагрузок описывается прямой, величины нагрузок по обеим осям весьма близки (рис. 4а). Символы, соответствующие параметрам, располагаются вдоль линии регрессии, угол

наклона которой от 45° визуально неотличим. Группы параметров с положительными (“+”) и отрицательными (“−”) нагрузками на сравниваемые векторы полностью совпадают. В первую группу (“+”) входят все шесть параметров нейрокраниума (B_1 , B_2 , B_3 , B_4 , HS_1 , HS_2), параметр гиоидной дуги (Hm) и один из трех параметров жаберной крышки (Op), во вторую группу (“−”) — три параметра челюстной дуги и два параметра жаберной крышки (Iop и Pop). Почти идентичное распределение факторных нагрузок имеет место на рис. 4б, где СВ1 пары **zurkis—white hunch** (zu—wh) сравнивается с СВ1 пары **zurkis—dark** (zu—da), и на рис. 4в при сравнении пар **zurkis—white hunch** (zu—wh) и **carp—dark** (ca—da). Близкий к 1 коэффициент корреляции не оставляет сомнений в том,

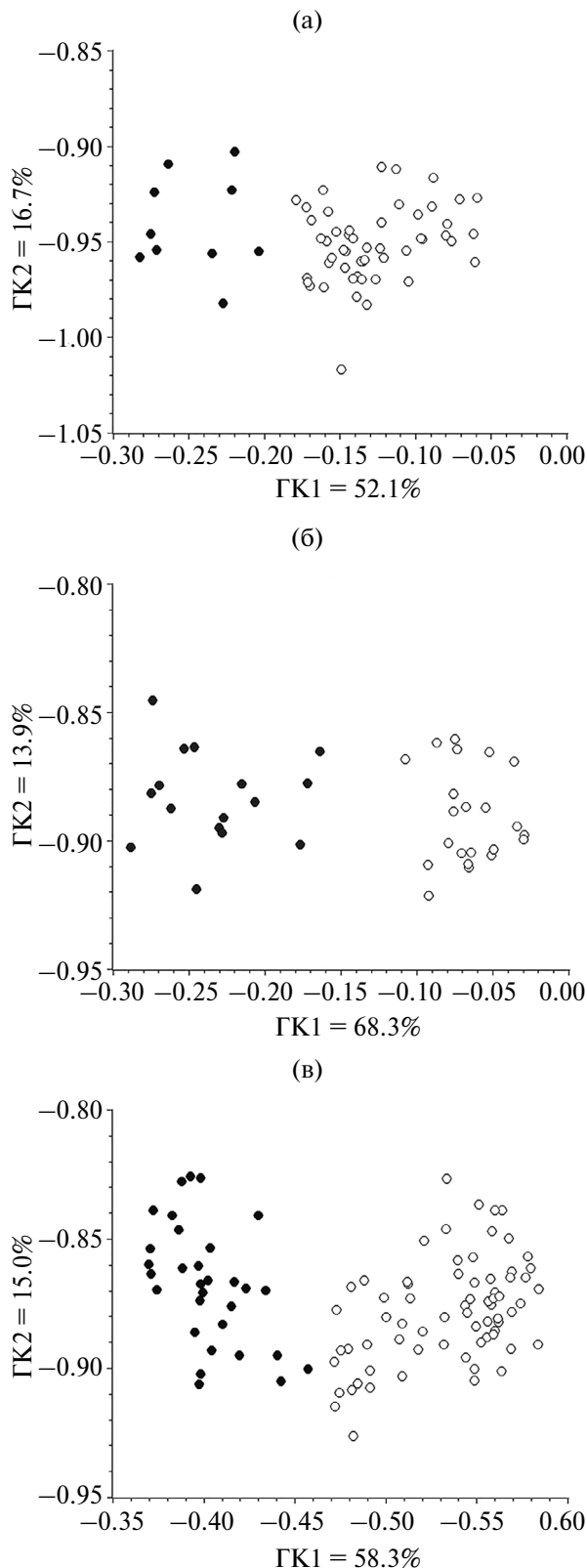


Рис. 3. Особи рыбадных (●) и нерыбадных (○) форм алтайских османов озер Монголии, распределение на плоскости первой и второй главных компонент: а — оз. Баян, б — оз. Хар-Ус, в — оз. Орог.

что на рис. 4а–4в между собой сравниваются векторы, отражающие не разные, хотя и сходные между собой процессы, но разные конкретные реализации одного и того же процесса, а именно — процесса морфологической дивергенции рыбадных и нерыбадных морфотипов. Это же справедливо и в отношении СВ1 рыбадных и нерыбадных экологических форм османов озер Баян и Хар-Ус (рис. 4г). Тесное распределение факторных нагрузок вдоль линии регрессии и близкий к единице коэффициент корреляции позволяют считать, что и здесь между собой сопоставляются разные реализации одного типового процесса в разных совокупностях особей. Единственное отличие от распределений на рис. 4а–4в заключается в том, что если в СВ1 африканских усачей нагрузки *Op* и *Por* имеют разные знаки (“+” и “–” соответственно), то в СВ1 алтайских османов обе нагрузки имеют знак “–” и находятся в третьей координатной плоскости. Указанное различие СВ1 усачей и османов хорошо видно на рис. 4д.

Существенно иная структура различий наблюдается между рыбадной и нерыбадной формами алтайских османов вида *Oreoleuciscus humilis* в оз. Орог (рис. 4е), где нагрузки шести параметров нейрокраниума разделились на две равные по численности группы. Нагрузки трех параметров со знаком “+” находятся в первой координатной плоскости, нагрузки трех других со знаком “–” расположены в четвертой координатной плоскости. Этим структура морфологических различий двух экологических форм алтайских османов оз. Орог существенно отличается от таковой в оз. Баян (рис. 4е), а также от структуры различий форм османов и усачей на рис. 4а–4д, где шесть параметров нейрокраниума образуют единую группу, расположенную в первой координатной плоскости. Таким образом, структура различий между рыбадными и нерыбадными формами алтайских османов вида *O. potanini* в двух озерах запада Центрально-Азиатского бессточного бассейна почти совпадает со структурой различий между рыбадными и нерыбадными формами усачей комплекса *Barbus intermedius* в африканском оз. Тана. Вместе с тем структура различий рыбадной и нерыбадной форм алтайских османов *Oreoleuciscus humilis* в озере, расположенном на востоке Центрально-Азиатского бессточного бассейна, существенно отличается от структуры различий экологических форм вида *Oreoleuciscus potanini* и усачей комплекса *Barbus intermedius*.

Таким образом, сравнительно далекие в систематическом и филогенетическом отношении алтайские османы и африканские усачи, представляющие разные роды карповых, обнаруживают высокое сходство факторной структуры изменчивости, тогда как в пределах одного рода

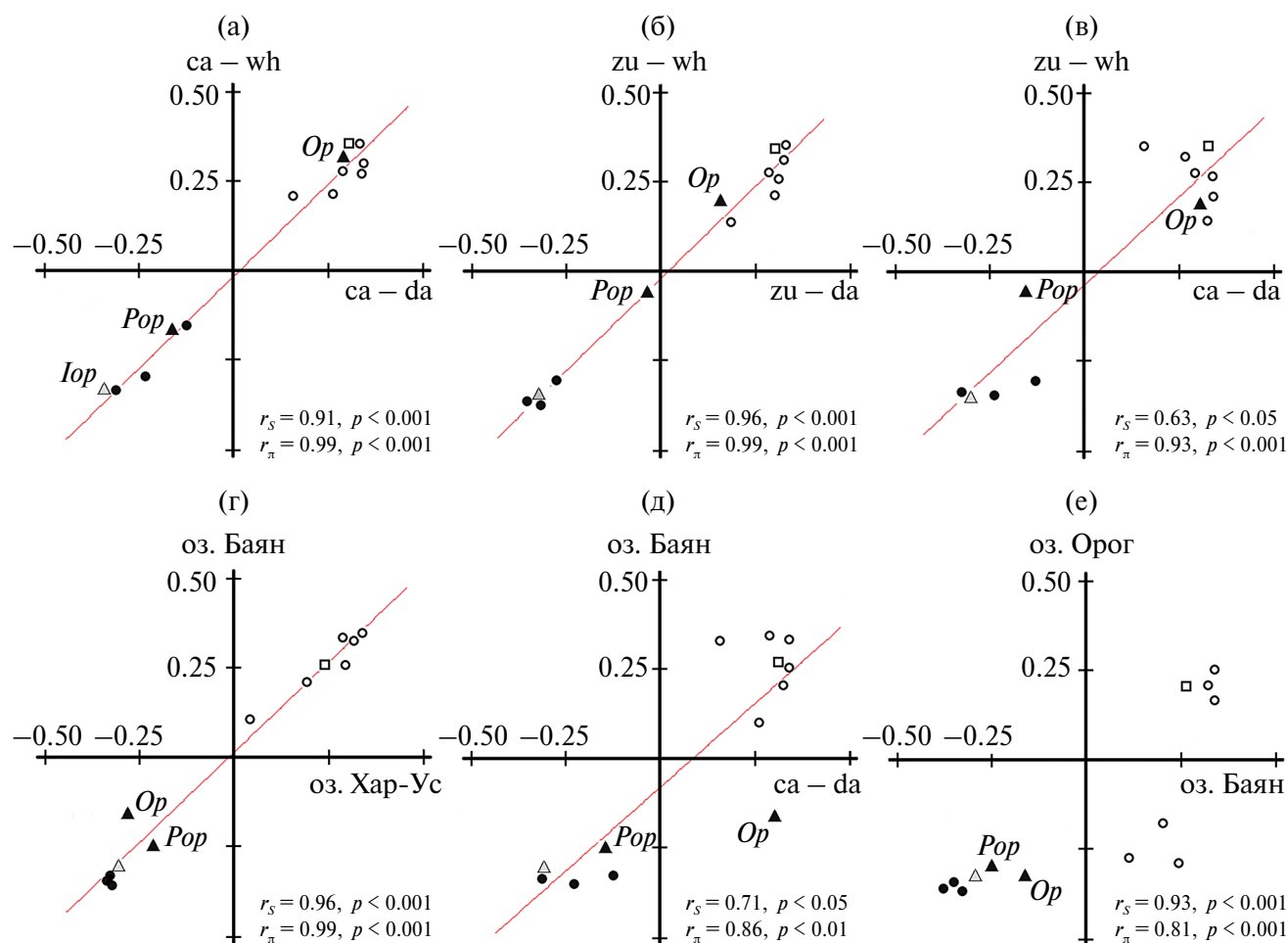


Рис. 4. Структура различий по параметрам черепа между парами, каждая из которых представлена рыбацкой и нерыбацкой формой: оз. Тана – ca-wh и ca-da (a), zu-wh и zu-da (б), zu-wh и ca-da (в); оз. Баян и оз. Хар-Ус (г); оз. Баян и пары ca-da из оз. Тана (д); озер Орог и Баян (е). Нагрузки параметров: ● – параметров челюстной дуги *Pmx*, *Mx*, *De*; ▲ – жаберной крышки *Pop*, *Op* и △ – *Iop*; ○ – осевого черепа *B1*, *B2*, *B3*, *B4*, *HS₁*, *HS₂*; □ – гиоидной дуги *Hm*.

Oreoleuciscus наблюдаются значительные межвидовые различия. По-видимому, выявленное несходство модусов изменчивости османов в оз. Орог и в двух других монгольских озерах объясняется не таксономическим несходством *O. humilis* и *O. potanini*, а существенными различиями гидрологических режимов исследуемых водоемов. Озера Хар-Ус и Баян (как и эфиопское оз. Тана) существуют постоянно, тогда как оз. Орог периодически высыхает в силу чередования сухих и влажных периодов в восточной части Центрально-Азиатского бассейна, где оно находится. В сухие периоды, когда оз. Орог высыхает, обитающие там рыбы гибнут. С началом влажного периода озеро заполняется водой, и популяция *O. humilis* восстанавливается за счет особей, скатывающихся из впадающей в него р. Туин (Dgebuadze, 1995; Dgebuadze et al., 2012). Поскольку других источников восстановления популяции османа

в оз. Орог нет, остается предполагать, что от речных рыб р. Туин происходят не только “карликовая”, но и отсутствующая в реке рыбацкая форма. В пользу такого предположения свидетельствуют данные, показывающие, что крупные особи, скатившиеся из реки в озеро, становятся каннибалами, и темп их роста резко возрастает (Dgebuadze, 1995; Дгебуадзе, 2001). Отметим, что 2000 г. (год, когда в оз. Орог были отловлены изучаемые выборки особей) был восьмым годом полного заполнения озера в очередной влажный период, длившийся с 1992 по 2004 гг. (Dgebuadze, 1995; Dgebuadze et al., 2012). Следовательно, если выборками из озер Тана, Баян и Хар-Ус представлены рыбацкие и нерыбацкие формы, сосуществующие на протяжении многих поколений, то соответствующие выборки из оз. Орог отражают лишь начало (примерно восьмой год) процес-

са возникновения рыбацкой (“озерной”) формы от нерыбацких (речных, “карликовых”) особей.

Таким образом, в озерах Тана, Баян и Хар-Ус выявленная структура различий характеризует уже **устоявшуюся** ситуацию стационарного сосуществования рыбацких и нерыбацких форм в одном водоеме. Структура различий в оз. Орог отражает не стационарную ситуацию, но **незавершенный процесс** ее формирования, раз за разом прерываемый гибелью популяции озера в очередной сухой период. Следует отметить, что у рыб оз. Орог векторные нагрузки параметров жаберной крышки *Or* и *Por* имеют знак “–”, что сближает их с османами озера Баян и Хар-Ус, отличая в совокупности от усачей оз. Тана.

Роль коэффициентов корреляции при анализе графиков. В случае линейной зависимости значения коэффициентов корреляции Спирмена (r_s) и Пирсона (r_{π}) высоки и близки по величине между собой (рис. 4а–4г). При некотором отклонении зависимости от линейной значения корреляций несколько ниже и тоже близки по величине (рис. 4д). При зависимости явно нелинейной (рис. 4е) коэффициенты корреляции тоже близки между собой, но их высокие значения создают, очевидно, ложное впечатление о большом сходстве факторных нагрузок в сопоставляемых СВ. Из этого следует, что при анализе таких графиков в первую очередь необходимо сравнивать общий паттерн распределения, взаиморасположение нагрузок параметров и контраст знаков (“+” или “–”) в нагрузках на векторы. При линейной зависимости и большом подобии паттернов тесные корреляции математически подтверждают высокое сходство сравниваемых векторов. При зависимости нелинейной суждения о сходстве факторных нагрузок, основанные на величине корреляций, могут привести к неверным выводам.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вектор морфологической изменчивости, определяемый оппозицией факторных нагрузок признаков челюстного аппарата и нейрокраниума, не уникален, но и не универсален. Такая оппозиция нагрузок может иметь место в структуре различий экологических форм у видов разных родов, обитающих в водоёмах разных водных бассейнов разных континентов. Вместе с тем, у близких видов одного рода, обитающих в пределах одного водного бассейна, структура различий оказалась существенно разной. Гипотезу, что выявленные в настоящем исследовании особенности структуры морфологических различий рыбацкой и нерыбацкой форм в оз. Орог обусловлены особенностями его гидрологического режима, можно проверить, исследовав структуру различий рыбацкой и нерыбацкой форм *Oreoleuciscus humilis*

в одном из стационарных непересыхающих озера Центрально-Азиатского бессточного бассейна.

БЛАГОДАРНОСТИ

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

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Данная работа финансировалась за счет средств бюджета Институтов Биологии Внутренних Вод РАН и Института Проблем Экологии и Эволюции РАН. Никаких дополнительных грантов на проведение или руководство данным конкретным исследованием получено не было. Исследование выполнено в рамках государственных заданий Института проблем экологии и эволюции РАН (№ 0109-2018-0076, AAAA-A18-118042490059-5 и № FFER-2021-0006), Института биологии внутренних вод РАН (№ 124032500016-4 и № 124032100075-5) и Института биологии южных морей им. А.О. Ковалевского РАН (№ 124022400148-4).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Баасанжав Г., Дгебуадзе Ю.Ю., Демин А.Н. и др. 1983. Обзор видов ихтиофауны МНР // Рыбы Монгольской Народной Республики. М.: Наука.
- Борисовец Е.Э., Дгебуадзе Ю.Ю., Ермохин В.Я. 1984. Опыт исследования морфологической изменчивости рыб рода *Oreoleuciscus* (Pisces, Cyprinidae) методами многомерной статистики // Зоол. журн. Т. 63. № 4. С. 563.
- Борисовец Е.Э., Дгебуадзе Ю.Ю., Ермохин В.Я. 1985. Морфометрический анализ алтайских османов (*Oreoleuciscus*; Pisces, Cyprinidae) водоемов МНР: многомерный подход // Зоол. журн. Т. 64. № 8. С. 1199.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Шкурихин А.О. 2018. Геометрическая морфометрия: от теории к практике. М.: КМК.
- Голубцов А.С., Малков. 2007. Очерк ихтиофауны Республики Алтай: систематическое разнообразие, распространение и охрана. М.: КМК.
- Дгебуадзе Ю.Ю. 2001. Экологические закономерности изменчивости роста рыб. М.: Наука.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Мина М.В., Мироновский А.Н. 2008. К оценке фенетических отношений алтайских османов (*Oreoleuciscus*, Cyprinidae) из трех озер Монголии по признакам черепа // Вопр. ихтиологии. Т. 48. № 3. С. 315.

- Дгебуадзе Ю.Ю., Дулмаа А., Мунхбаяр Х. 2003. О находке представителя рода *Oreoleuciscus* (Cyprinidae) в бассейне р. Селенги // Вопр. ихтиологии. Т. 43. № 3. С. 420.
- Мина М.В., Мироновский А.Н., Капитанова Д.В. 2011. Фенетические отношения и вероятные пути морфологической диверсификации африканских усачей комплекса *Barbus intermedius* из озера Тана (Эфиопия) // Вопр. ихтиологии. Т. 51. № 2. С. 149.
- Мина М.В., Мироновский А.Н. 2022. Сравнительный анализ структуры различий между некоторыми морфотипами крупных африканских усачей рода *Barbus* (*Labeobarbus auctorum*) из озера Тана, Эфиопия // Вопр. ихтиологии. Т. 62. № 3. С. 272. <https://doi.org/10.31857/S0042875222030134>
- Мироновский А.Н. 2021. 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. Т. 61. № 4. С. 455. <https://doi.org/10.31857/S0042875221040135>
- Мироновский А.Н., Слынько Е.Е. 2023. Сравнительный анализ структуры фенетического разнообразия алтайских османов рода *Oreoleuciscus* (Cyprinidae) в популяциях рек трех водных систем Монголии // Вопр. ихтиологии. Т. 63. № 3. С. 274. <https://doi.org/10.31857/S0042875223030128>
- Мироновский А.Н. 2022. Фенетическая радиация особей генерализованной формы крупных африканских усачей комплекса *Barbus intermedius* в озере Тана (Эфиопия) // Биология внутр. вод. № 1. С. 33. <https://doi.org/10.31857/S0320965222010107>
- Слынько Ю.В., Боровикова Е.А. 2012. Филогеография Алтайских османов (*Oreoleuciscus* sp., Cyprinidae, Pisces) по данным изменчивости нуклеотидных последовательностей гена цитохрома *b* митохондриальной ДНК // Генетика. Т. 48. № 6. С. 726.
- Слынько Ю.В., Дгебуадзе Ю.Ю. 2009. Популяционно-генетический анализ алтайских османов (*Oreoleuciscus*, Cyprinidae) из водоемов Монголии // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 5. С. 632.
- Dgebuadze Yu.Yu. 1995. The land/inland-water ecotones and fish population of Lake Valley (West Mongolia) // Hydrobiologia. V. 303. P. 235.
- Dgebuadze Yu.Yu., Mendsaikhan B., Dulmaa A. 2012. Diversity and distribution of Mongolian fish: recent state, trends and studies // Erforsh. Biol. Ress. Mongolei (Halle/Saale). V. 12. P. 219.
- Kartavtsev Yu.Ph., Batischeva N.M., Bogutskaya N.G. et al. 2016. Molecular systematics and DNA barcoding of Altai osmans, *Oreoleuciscus* (Pisces, Cyprinidae, and Leuciscinae), and their nearest relatives, inferred from sequences of cytochrome *b* (*Cyt-b*), cytochrome oxidase *c* (*Co-I*), and complete mitochondrial genome // Mitochondrial DNA Part A. V. 28. № 4. P. 502. <https://doi.org/10.3109/24701394.2016.1149822>
- Kottelat M. 2006. Fishes of Mongolia. A check-list of the fishes known to occur in Mongolia with comments on systematics and nomenclature. Washington: The World Bank. P. 103.
- 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. <https://doi.org/10.1007/BF00004751>

Altai Osmans of the Genus *Oreoleuciscus* and African Barbs of the *Barbus intermedius* Complex: the Common Patterns of Morphological Differences Between Piscivorous and Non-Piscivorous Forms under Sympatry Conditions

A. N. Mironovsky^{1,*}, E. E. Slynko^{2,3}

¹Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia

²Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, Russia

³Federal State Budgetary Educational Institution of Higher Education Russian Biotechnological University, Moscow 125080 Russia

*e-mail: adissa@mail.ru

In populations of fish species of the same and of different systematic groups living in lakes of the same and of different continents the patterns of differences in factor loadings of the considered parameters of the morphology of the jaw apparatus and neurocranium on the main vectors of variability in comparison of piscivorous and non-piscivorous ecological forms almost coincides. It is shown that in the Altai osmans of the *Oreoleuciscus potanini* species in two lakes of the Central Asian Closed Basin, the structure of differences is almost identical to the structure of differences between the piscivorous and non-piscivorous forms of the barbs of the *Barbus intermedius* complex sensu Banister (1973) complex in the African Lake Tana. At the same time, the structure of the differences between the piscivorous and non-piscivorous forms of another species of Altai Osmans *Oreoleuciscus humilis* in a lake located in another part of the Central Asian Closed Basin differs significantly from the structure of differences in ecological forms of both the *O. potanini* species and the *B. intermedius* complex. It is assumed that the following explanation may be given for the revealed difference in the variability

of Osmans in the studied water bodies. In the African lake Tana and Mongolian lakes Bayan and Khar-Us, the structure of differences reflects the already established situation of stationary coexistence of piscivorous and non-piscivorous forms in one water body. Whereas the structure of variability in the periodically drying Mongolian lake Lake Orog reflects not an established situation, but an incomplete process of its formation, interrupted over and over again by the death of the lake population in the next drought period.

Keywords: morphoecological forms, structure of morphological differences, vectors of variability, sympatric speciation