

УДК 597.554.3.591.471.4

СТРУКТУРА КОРРЕЛЯЦИЙ ФЕНОТИПИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ В ИНДИВИДУАЛЬНОМ И ИСТОРИЧЕСКОМ РАЗВИТИИ УСАЧЕЙ КОМПЛЕКСА *BARBUS* (= *LABEOBARBUS*) *INTERMEDIUS* В ОЗЕРЕ ТАНА, ЭФИОПИЯ

© 2025 А. Н. Мироновский^{а, *}, А. В. Кожара^{б, с, **}, Е. Е. Слынько^{д, е, ***}

^аИнститут проблем экологии и эволюции имени А.Н. Северцова РАН, Москва, 119072 Россия

^бИнститут биологии внутренних вод имени И.Д. Папанина РАН,
пос. Борок, Некоузский р-н, Ярославская обл., 152742 Россия

^сЛаборатория AquaBioSafe, Тюменский государственный университет, Тюмень, 625003 Россия

^дРоссийский биотехнологический университет (Росбиотех), Москва, 125080 Россия

^еИнститут биологии южных морей имени А.О. Ковалевского РАН,
Севастополь, 299011 Россия

*e-mail: adissa@mail.ru

**e-mail: akozhara@mail.ru

***e-mail: elena.slynko.76@mail.ru

Поступила в редакцию 24.07.2024

После доработки 24.07.2024

Принята к публикации 03.08.2024

Рассматривается структура корреляционных систем краниологических признаков представителей генерализованной формы комплекса усачей *Barbus* (= *Labeobarbus*) *intermedius* из оз. Тана (верховья Голубого Нила, Эфиопия) при разной длине тела (*SL*). У мелкоразмерных особей (*SL* < 15 см) наиболее тесно коррелируют между собой признаки, относящиеся к одному отделу черепа – осевому либо висцеральному. Предполагается, что на этом участке траектории развития корреляции отражают сопряженность изменения размеров структур, слагающих один и тот же отдел черепа, по мере увеличения общих размеров особей в процессе роста. У более крупных рыб (*SL* > 15 см) величина корреляций между признаками не всегда соответствует их принадлежности к тому или иному отделу черепа. Перестройка корреляционной системы в онтогенезе исследованных усачей связывается преимущественно с началом трофической специализации усачей оз. Тана, лежащей в основе адаптивной радиации этой группы. Обосновывается предположение, что онтогенез рецентных представителей усачей оз. Тана до известной степени повторяет их филогенез.

Ключевые слова: онтогенез, филогенез, фенотипические корреляции, крупные африканские усачи, морфотипы, Эфиопия, оз. Тана, симпатрическое формообразование

DOI: 10.31857/S0044513425030026, **EDN:** abo0as

В исследовании разнообразия организмов и закономерностей формообразования важную роль играет анализ механизмов, поддерживающих устойчивость фенотипа в онто- и филогенезе (Северцов, 1914; Шмальгаузен, 1938, 1982; Камшилов, 1941; Waddington, 1957; Шишкин, 1987; Поздняков, 2019). Ключевой вклад в формирование представлений о таких механизмах, несомненно, принадлежит И.И. Шмальгаузену, разработавшему учение о целостном организме как системе структурно и функционально интегрированных элементов

в индивидуальном и историческом развитии. В основе этого учения лежит концепция корреляционной системы, отражающей взаимосвязи частей организма и обеспечивающей стабильность фенотипической реализации всего их ансамбля (Шмальгаузен, 1938, 1982).

Идеи Шмальгаузена значительно опередили свое время и положили начало направлению эволюционной морфологии, интенсивно развивающемуся в последние десятилетия, – исследованиям фенотипической интеграции и модульности

организации. Под интеграцией понимается общая структура системы внутренних корреляционных связей в организме, а под модульностью — ее разделение на относительно независимые блоки более тесно взаимосвязанных признаков (Olson, Miller, 1958; Goswami, Polly, 2010). Предполагается, что морфологическая интеграция является результатом генетических, эволюционных и функциональных отношений между признаками (Muggen et al., 2002).

Говоря о корреляциях, следует различать корреляции в понимании Шмальгаузена (или координации в понимании Северцова), то есть очевидные без каких-либо математических вычислений и вполне отслеживаемые визуально взаимосвязности между свойствами, системами и признаками организма в процессе морфогенеза, и корреляции как показатели биостатистики, привычные для современного исследователя. Весомый вклад в количественную оценку и интерпретацию взаимосвязей между биологическими переменными внесли Терентьев, разработавший метод корреляционных плеяд (1959, 1960), и его последователи (Берг, 1993; Ростова, 2002; Muggen et al., 2002).

В своих трудах Шмальгаузен неоднократно отмечает, что система корреляций одних и тех же признаков в процессе морфогенеза может меняться по мере роста особей (Шмальгаузен, 1938, 1982). В этой связи очевидный интерес представляет сравнение статистических корреляций между признаками особей разных размерных групп, особенно при анализе ситуаций в центрах интенсивного формообразования.

Одним из таких центров является расположенное на севере Эфиопии оз. Тана, привлекающее внимание исследователей высоким разнообразием морфо-экологических форм обитающих здесь усачей комплекса *Barbus intermedius* sensu Vanister, 1973 (рис. 1). Разные исследователи насчитывают в озере от 14 до 17 в разной степени обособленных группировок, которые одни авторы считают морфотипами, другие — видами, третьи — морфо-экологическими формами одного чрезвычайно полиморфного вида. Единого мнения о таксономическом статусе форм танских усачей нет, но, насколько можно судить, все исследователи единодушны в том, что начало разнообразию морфотипов оз. Тана дала в основном трофическая радиация особей генерализованной формы, в качестве которой рассматривают всеядных усачей без внешних признаков какой бы то ни было пищевой специализации (Nagelkerke et al., 1994; Mina et al., 1996; Левин, 2003; Голубцов, 2010; Васильев и др., 2018 и др.). При этом отмечается, что уверенно определить принадлежность особи к одному из морфотипов можно лишь по достижении ею стандартной длины (SL) 15 см (Mina et al., 1996,

1996a; Nagelkerke, Sibbing, 2000; Мина и др., 2011; и др.). При меньшей длине однозначно определяются представители лишь морфотипов acute и bigmouth big eye, признаки же прочих особей при $SL < 15$ см соответствуют диагнозу генерализованной формы. Это дает очевидные основания полагать, что морфологическая дивергенция, связанная с трофической радиацией, у большинства морфотипов начинается по достижении длины 15 см. Таким образом, $SL \approx 15$ см можно считать рубежом, на котором система корреляций между признаками танских усачей комплекса *Barbus intermedius* существенно изменяется.

Сказанное определило цель настоящего исследования: анализ структуры корреляций в морфогенезе усачей генерализованной формы комплекса *Barbus intermedius* в озере Тана до и после достижения длины 15 см.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ

Исследование основано на материале остеологической коллекции ИПЭЭ РАН, собранном в оз. Тана в 1992–2010 годах. Принадлежность исследуемых рыб к тому или иному морфотипу определяли по диагнозу в работе Нагелькерке с соавторами (Nagelkerke et al., 1994). Отметим, что генерализованная форма (GF — от Generalized Form) комплекса *B. intermedius* sensu Vanister, 1973 в оз. Тана описана как морфотип *intermedius* (Nagelkerke et al., 1994; Мина и др., 2016). В исследовании GF представлена 172 особями, которых разделили на размерные группы “мелких” (SL 10–15 см, всего 30 особей), “средних” (SL 15–20 см, 75 особей) и “крупных” (SL 20–35 см, 67 особей). 14 наиболее многочисленных в озере морфотипов (рис. 1) представлены каждый пятью усачами, которые вместе составили сборную (“модельную”) выборку из 70 особей. Как было отмечено выше, согласно общепринятой точке зрения, морфологическое разнообразие усачей оз. Тана есть результат, главным образом, адаптивной радиации, направленной на разделение пищевых ресурсов. Следовательно, анализ фенетических отношений современных морфотипов позволяет моделировать основные направления трофической диверсификации предковой генерализованной формы, которую мы считаем весьма близкой к рецентной GF. Такой подход уже применялся нами ранее для решения аналогичных задач (Мироновский, 2017, 2020).

На препарированных черепах каждой исследованной особи выполнено 14 промеров, характеризующих пропорции черепа (рис. 2). Как следует из схемы промеров, нейрокраниум, или осевой череп, измеряли как целое, без выделения составляющих его отделов или костей, входящих в состав того или иного отдела. В висцеральном черепе, или

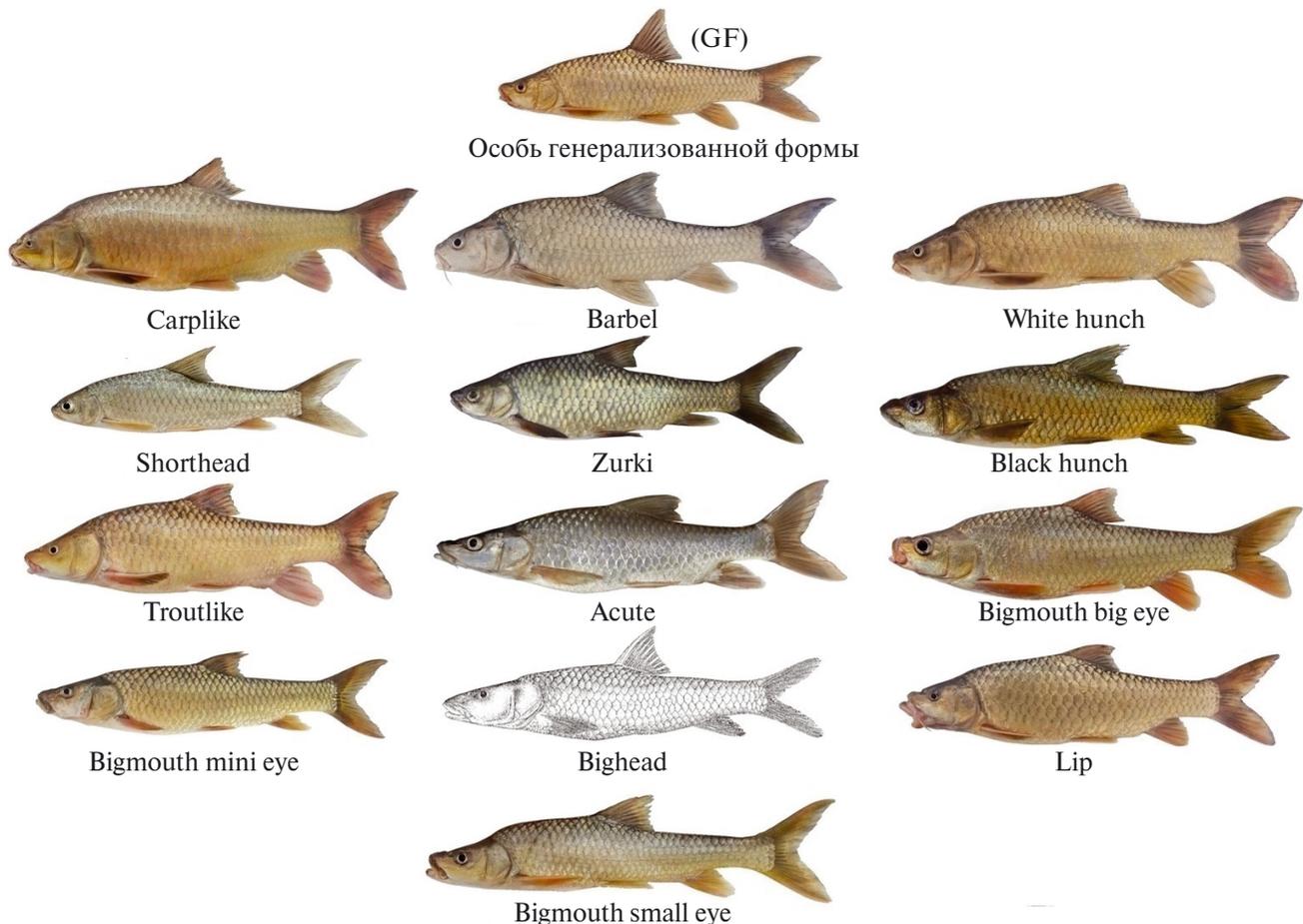


Рис. 1. Морфотипы усачей комплекса *Barbus intermedius* sensu Banister, 1973 в озере Тана.

спланхнокраниуме, разделение на отделы учитывали. Здесь измеряли три кости жаберной крышки (*Jop*, *Op* и *Pop*), три кости челюстной дуги (*Pmx*, *Mx* и *De*) и одну из костей гиоидной дуги (*Hm*). В расчетах использованы как абсолютные значения промеров, так и индексы, представляющие собой отношения абсолютных значений к базальной длине черепа (*BL*); для нормализации распределений как абсолютные значения промеров, так и индексы логарифмировали по основанию натурального логарифма (Животовский, 1991; Ивантер, Коросов, 2011). Данный набор признаков, как показал ряд исследований, отличается высокой разрешающей способностью и хорошей воспроизводимостью результатов измерений как одним, так и несколькими операторами и может с успехом использоваться для дифференциации и оценки отношений сходства разных форм усачей, равно как и других групп карповых (Mina et al., 1996, 1996a; Мироновский, 2006; Дгебуадзе и др., 2020).

Расчеты выполнены в программных пакетах NTSYS2.02k и Statistica 6. Между абсолютными значениями разных промеров, а также между их индексами

вычислялись коэффициенты корреляции Пирсона. Структуру полученных треугольных матриц корреляции (каждый признак с каждым) анализировали, используя кластерный анализ методом “полной связи” (complete linkage). Выбор метода “полной связи” обусловлен тем, что в его алгоритме нет осреднения, которое представляется не вполне корректным даже в случае морфологических дистанций. При использовании же коэффициентов корреляции, которые могут иметь разные знаки («+» или «-»), осреднение, на наш взгляд, неприемлемо совершенно. Это дает основания отказаться от парно-групповых методов. Односвязный же метод, объединяя в кластеры ближайших соседей, отрицательные корреляции и вообще игнорирует, что тоже неприемлемо. Графически результаты кластерного анализа представлены в виде дендрограмм.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На рис. 3 приведены дендрограммы, отражающие корреляции между абсолютными значениями промеров костей черепа. В группе “мелких”

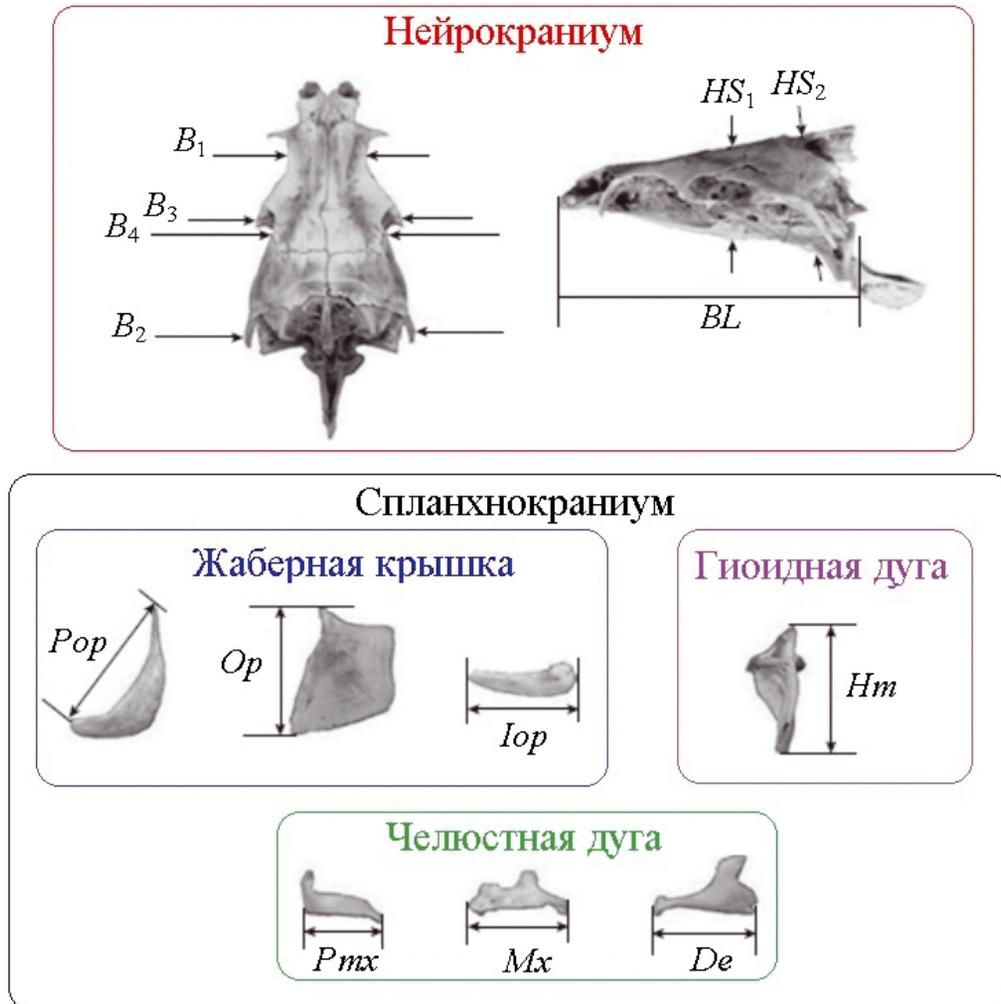


Рис. 2. Схема промеров черепа. Нейрокраниум: *BL* – базальная длина черепа; *B₁*, *B₂*, *B₃* – расстояние между внешними краями соответственно *frontalia*, *pterotica* и *sphenotica*; *B₄* – ширина черепа на уровне соединения *frontale* и *ptericum*; *HS₁* и *HS₂* – высота черепа на уровне соответственно изгиба *parasphenoideum* и заднего края *parasphenoideum*. Спланхнокраниум: *Hm* – высота *hyomandibulare*; *Pop* – длина *praeperculum*; *Op* – высота передней части *operculum*; *Iop* – длина *interoperculum*; *Pmx*, *Mx* и *De* – длина *praemaxillare*, *maxillare* и *dentale* соответственно.

(*SL* 10–15 см) особей (рис. 3а) на первом шаге ветвления разделяются шесть признаков нейрокраниума (*B₃*, *B₂*, *HS₂*, *B₄*, *HS₁*, *B₁*) и семь признаков спланхнокраниума (*Hm*, *Op*, *Pop*, *Iop*, *De*, *Pmx*, *Mx*), образуя два кластера. Из этого следует, что у генерализованных особей *SL* < 15 см размеры структур, слагающих один и тот же отдел черепа, коррелируют более тесно, чем размеры структур отделов черепа, разных по своему происхождению. Наиболее вероятным представляется, что на данном этапе морфогенеза корреляции отражают топографическую близость структур в пределах каждого отдела черепа и относительную независимость увеличения абсолютных размеров осевого и абсолютных размеров висцерального отделов в процессе

увеличения общих размеров черепа по мере роста особи. Оба указанных отдела можно рассматривать как независимые модули развития (Goswami, Polly, 2010). В пределах этих модулей, развивающихся каждый как целое, составляющие их структуры изменяются более согласованно, чем структуры разных модулей. На тесную связь аллометрического (в терминологии Шмальгаузена – гетерономного) роста с модульностью обращала внимание Р.Л. Берг. По ее меткому выражению, “гетерономный рост ... описанный И.И. Шмальгаузенем, – онтогенетическая манифестация корреляционных плеяд” (Берг, 1993, с. 4–5).

Уместно подчеркнуть, что упорядоченность дендрограммы на рис. 3а свидетельствует о высокой

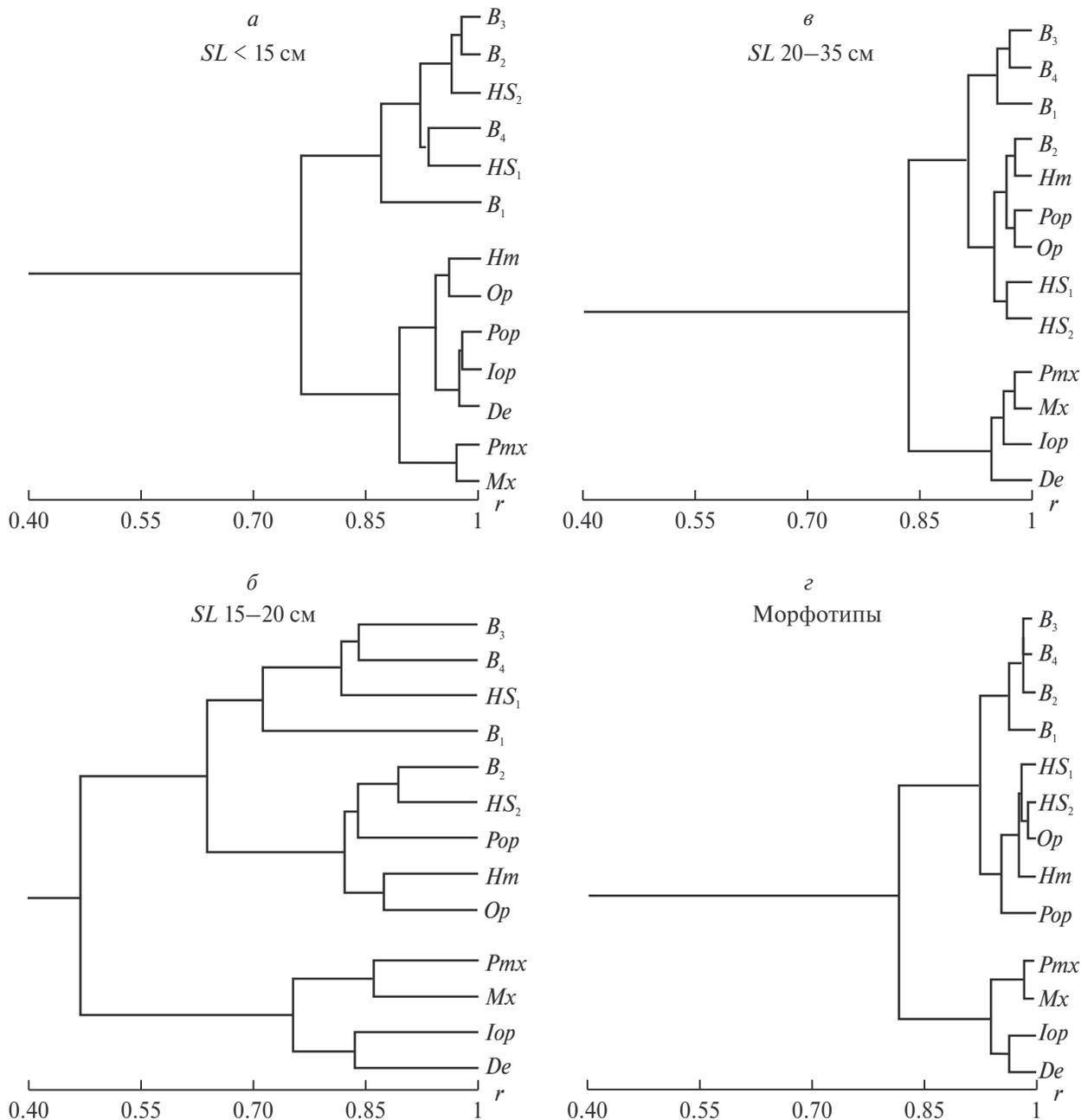


Рис. 3. Структура корреляций (r) между абсолютными значениями промеров черепа. Корреляции между признаками особей генерализованной формы: *a* – $SL < 15$ см, *б* – $SL 15–20$ см, *в* – $SL 20–35$ см. Корреляции между признаками усачей сборной выборки танских морфотипов, где каждый морфотип представлен пятью особями, – *г*.

достоверности отражаемого ею результата. Шесть признаков нейро- и семь признаков спланхнокраниума, то есть двух **разных по происхождению** отделов черепа, четко разделяются по разным кластерам. Вероятность случайного появления такой комбинации равна отношению единицы к числу сочетаний из 13 элементов (признаков) по 7 элементов (или по 6, что математически

тождественно). Искомое число сочетаний вычисляется по формуле $C_n^k = n! / k!(n-k)!$ и равно 1716.

Соответственно, вероятность случайности равна $1 / 1716 = 0.0006$ и может оцениваться как пренебрежимо низкая.

На древе корреляций особей, “средних” по размеру ($SL 15–20$ см), упорядоченности, строго соответствующей составу признаков

нейро- и спланхнокраниума, нет (рис. 3б). Один из двух кластеров первого ветвления содержит все 6 признаков нейрокраниума и 3 признака спланхнокраниума, 2 из которых — это признаки жаберной крышки *Pop* и *Op*, а третий — признак гиоидной дуги *Hm*. Второй из главных кластеров древа состоит только из признаков спланхнокраниума, три из которых — признаки челюстной дуги *De*, *Pmx* и *Mx*, а четвертый — это признак жаберной крышки *Iop*. При этом состав двух главных кластеров этой дендрограммы полностью совпадает с составом кластеров дендрограммы на рис. 3в — “крупные” (*SL* 20–35 см) особи генерализованной формы. Вероятность такого совпадения в двух непересекающихся выборках, вычисленная по описанному выше алгоритму комбинаторики, меньше 0.000002, то есть исчезающе мала. Это позволяет рассматривать распределение признаков по кластерам первого уровня ветвления у особей *SL* 15–20 см (рис. 3б) и у особей *SL* 20–35 см (рис. 3в) как четкую и объективную тенденцию к смене структуры корреляций по достижении усачами рубежа *SL* 15 см, после чего корреляции остаются неизменными.

Если у особей с *SL* 10–15 см система корреляций определяется более тесной сопряженностью изменения размеров структур, составляющих один и тот же отдел черепа, то чем может определяться система корреляций у особей с *SL* 15–35 см?

Чтобы ответить на этот вопрос, обратимся к рис. 3г, отражающему корреляции признаков сборной выборки, где 14 танских морфотипов представлены пятью особями каждый. Как видим, у морфотипов состав двух кластеров первого уровня ветвления полностью соответствует таковому особей GF с *SL* > 15 см (рис. 3б и 3в). Один из кластеров содержит шесть признаков нейрокраниума и те же три признака спланхнокраниума *Pop*, *Op* и *Hm*, что на рис. 3б и 3в, второй состоит только из признаков спланхнокраниума, три из которых — это признаки челюстной дуги *De*, *Pmx* и *Mx*, а четвертый — признак жаберной крышки *Iop*.

Как отмечалось выше, исследователи единодушны в том, что морфологическое разнообразие усачей оз. Тана — это результат, главным образом, трофической радиации (Nagelkerke et al., 1994; Mina et al., 1996, 1996a; Левин, 2003; Голубцов, 2010). Это дает весомые основания рассматривать систему корреляций между признаками строения черепа усачей сборной выборки специализированных морфотипов оз. Тана как характерную для различий, возникающих при разделении пищевых ресурсов (Мироновский, 2020). Высокое сходство системы корреляций между признаками особей генерализованной формы усачей оз. Тана *SL* 15–35 см и системы корреляций между признаками усачей сборной выборки танских морфотипов позволяет предположить, что и в морфогенезе

генерализованных особей *SL* > 15 см наблюдаемый паттерн корреляций обусловлен трофической диверсификацией. Возвращаясь к цели исследования, можно констатировать: стандартная длина 15 см действительно является рубежом, на котором система корреляций между признаками особей GF танских усачей комплекса *Barbus intermedius* существенно меняется, отражая начало дивергенции, связанной с трофической радиацией.

Дендрограммы, отражающие структуру корреляций не по абсолютным значениям промеров, а по их индексам, приведены на рис. 4. Как видно из рис. 4а, иллюстрирующего корреляции между индексами промеров особей генерализованной формы с *SL* менее 15 см, и в этом случае на первом шаге ветвления разделяются признаки нейро- и спланхнокраниума. Различия касаются лишь более мелких деталей. Так, в отличие от абсолютных значений (рис. 3а), на втором шаге в отдельные целостные кластеры выделяются все три признака отдела челюстной дуги *Pmx*, *Mx* и *De*, а также три признака отдела жаберной крышки *Iop*, *Pop* и *Op* (рис. 4а). Признак гиоидной дуги *Hm* присоединяется к признакам жаберной крышки после того, как те объединились между собой. Кроме того, если в случае абсолютных значений промеров все корреляции древа были положительными (рис. 3а), в случае индексов кластеры признаков осевого и висцерального черепа связывает между собой слабая отрицательная корреляция. Отсутствие отрицательных корреляций между абсолютными значениями промеров, очевидно, объясняется тем, что в процессе увеличения общих размеров особи абсолютные значения признаков могут только увеличиваться, тогда как нормированные на *BL* их относительные значения (индексы) могут как увеличиваться, так и уменьшаться, что является наглядным примером аллометрии.

Структура корреляций особей с *SL* более 15 см (рис. 4б и 4в), как и при использовании абсолютных значений промеров, полностью совпадает со структурой корреляций выборки танских морфотипов (рис. 4г). Во всех трех древах один из кластеров первого ветвления состоит из шести признаков нейрокраниума и трех признаков спланхнокраниума *Pop*, *Op* и *Hm*, второй состоит только из признаков спланхнокраниума *De*, *Pmx*, *Mx* и *Iop*. При этом данные кластеры связаны отрицательной корреляцией. Как было отмечено ранее, это означает: “чем длиннее челюсти (и больше рот), тем ниже и уже голова” (Мироновский, 2020, стр. 287), что соответствует различиям габитуса морфотипов танских усачей с разным спектром питания (Nagelkerke et al., 1994; Mina et al., 2001).

Практически полная воспроизводимость паттернов кластеризации признаков при замене

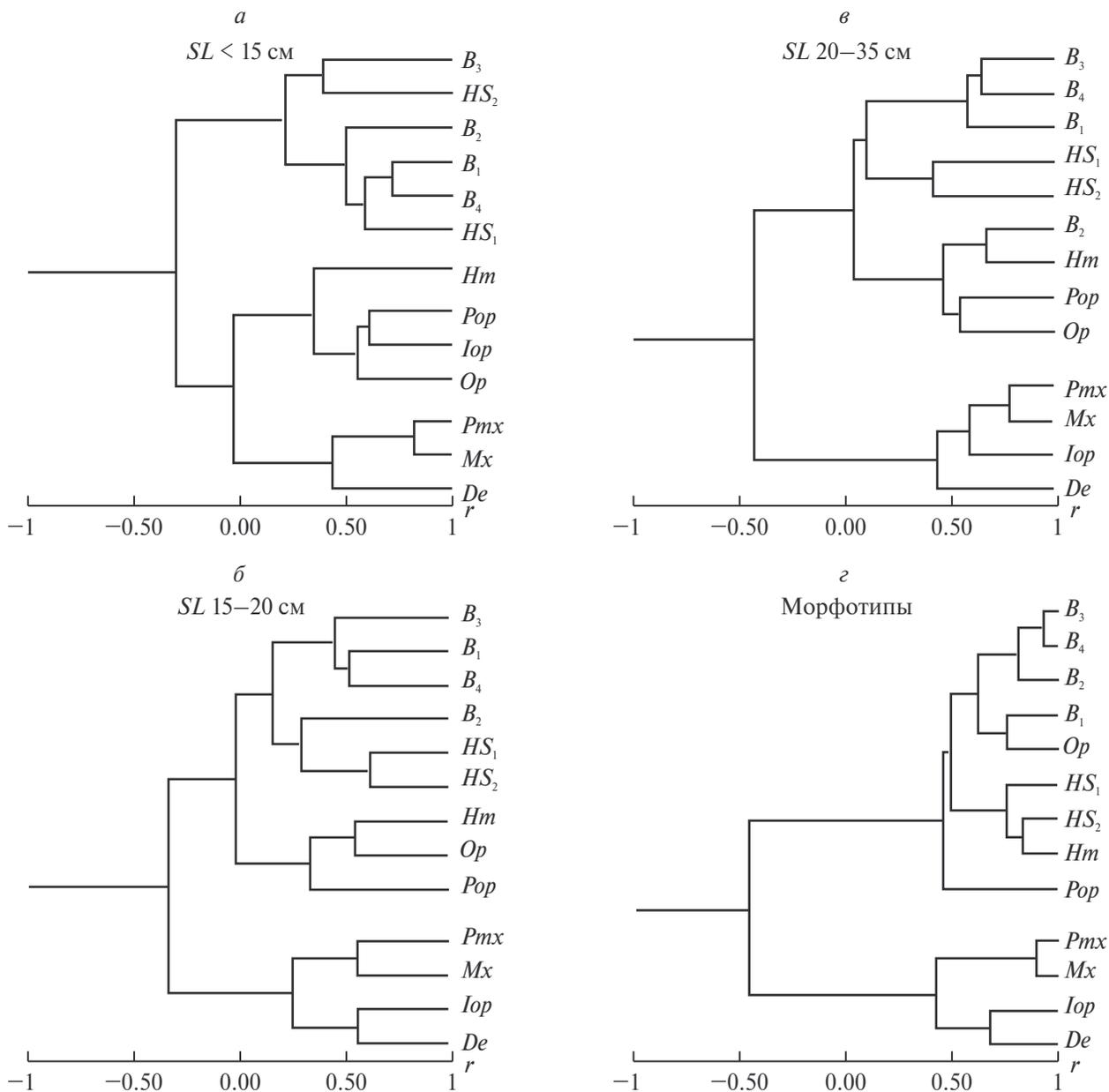


Рис. 4. Структура корреляций (r) между индексами промеров черепа. Корреляции между признаками особей генерализованной формы: *a* – $SL < 15$ см, *б* – $SL 15–20$ см, *в* – $SL 20–35$ см. Корреляции между признаками усачей сборной выборки танских морфотипов, где каждый морфотип представлен пятью особями, – *г*.

переменных (абсолютных значений промеров на их индексы) свидетельствует о реальности и высокой статистической надежности выявленной структуры корреляций на каждом из исследованных этапов онтогенеза усачей. Это тем нагляднее, что в случае абсолютных значений промеров мы имеем дело с высокими положительными корреляциями, а в случае индексов – и с положительными, и с отрицательными корреляциями. Для средне- и крупноразмерных рыб ($SL 15–20$ см и $SL 20–35$ см)

к этому добавляется полное совпадение состава кластеров первого уровня ветвления, о котором говорилось выше.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Таким образом, показано, что в позднем онтогенезе усачей оз. Тана, при переходе от особей длиной 10–15 см к более крупным происходит существенная перестройка системы корреляций краниологических

признаков. Высокое сходство систем корреляций между признаками особей генерализованной формы SL 15–35 см и особей специализированных морфотипов усачей оз. Тана позволяет предположить, что и в морфогенезе генерализованных особей $SL > 15$ см паттерн корреляций обусловлен трофической диверсификацией, которая морфологически выражается в изменениях пропорций краниологических структур, в особенности челюстного аппарата. Из подобия корреляционных систем сборной выборки танских морфотипов, заведомо неоднородной по своему характеру, и выборки “крупных” особей GF следует, что изменчивость последней структурирована сходным образом: эта выборка тоже неоднородна и в ее составе есть особи, уклоняющиеся в сторону того или иного морфотипа.

Мина с соавторами (Mina et al., 1996a), исследуя пропорции черепа генерализованной формы и специализированных морфотипов усачей оз. Тана, описали их дивергенцию в терминах “онтогенетических каналов”, которые по мере роста рыб ответвляются от “главного” канала, соответствующего GF. Это позволило в дальнейшем сравнивать и анализировать гипотезы о порядке обособления тех или иных морфотипов (Мина, Мироновский, 2022). Судя по всему, в эпигенетическом ландшафте GF уже имеется необходимый набор онтогенетических каналов, которые становятся доступны по достижении особями стандартной длины 15+ см и которыми при благоприятных условиях способны воспользоваться уклоняющиеся фенотипы, следуя одному из вариантов дальнейшей специализации.

Системы корреляций, выявленные в группах особей GF разных размеров, отражают связи между признаками в процессе индивидуального развития организмов. Отражением аналогичных связей между признаками в историческом развитии (в нашем случае – эволюции комплекса форм усачей в оз. Тана) были бы корреляции между признаками особей больших несмещенных выборок усачей, взятых в исторически разные периоды формирования комплекса.

Таких выборок у нас нет. Все, что нам достоверно известно на данный момент, – это почти полное совпадение выявленной в настоящем исследовании структуры корреляций в позднем онтогенезе особей GF и структуры корреляций в сборной выборке, отражающей результат радиации морфотипов усачей в оз. Тана. Можно предположить, что в ретроспективе обоих процессов оппозиции “нейрокраниум–спланхнокраниум”, отмеченной для малоразмерных генерализованных особей, в филогенезе нынешнего комплекса морфотипов соответствует первоначальное разделение на пучки рыбоядных и нерыбоядных форм с дальнейшей специализацией на более поздних периодах исторического развития. Это предположение требует дополнительных исследований, однако

очевидно, что онтогенез рецентных представителей усачей оз. Тана до известной степени повторяет их филогенез.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарны руководству Совместной Российско-Эфиопской биологической экспедиции РАН за содействие организации исследований в Эфиопии, а также М.В. Мине (Институт биологии развития РАН) и Ю.Ю. Дгебуадзе (Институт проблем экологии и эволюции РАН) за ценные замечания по исходному варианту рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственных заданий Института проблем экологии и эволюции РАН (№ 075-01011-23-05 и № FFER-2024-0017), Института биологии внутренних вод РАН (№ 124032100075-5 и № 124032500016-4), Института биологии южных морей РАН (124022400148-4).

СОБЛЮДЕНИЕ ЭТИЧЕСКИХ СТАНДАРТОВ

Исследование основано на коллекционном материале, эксперименты с животными или людьми не проводились.

КОНФЛИКТ ИНТЕРЕСОВ

Авторы заявляют об отсутствии конфликта интересов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Берг Р.Л., 1993. Генетика и эволюция. Избранные труды. Новосибирск: Наука. 283 с.
- Васильев А.Г., Васильева И.А., Шкурин А.О., 2018. Геометрическая морфометрия: от теории к практике. М.: Товарищество научных изданий КМК. 471 с.
- Голубцов А.С., 2010. “Пучки видов” рыб в реках и озерах: симпатрическая дивергенция в фаунистических объединенных рыбных сообществах как особый модус эволюции // Актуальные проблемы современной ихтиологии. К 100-летию Г.В. Никольского. М.: Товарищество научных изданий КМК. С. 96–123.
- Дгебуадзе Ю.Ю., Мироновский А.Н., Мэндсайхан Б. и др., 2020. Быстрая морфологическая диверсификация карповой рыбы *Oreoleuciscus potanini* (Cyprinidae) при образовании водохранилища на реке семиаридной зоны // Доклады Российской Академии наук. Науки о жизни. Т. 490. № 1. С. 85–89. <https://doi.org/10.31857/S2686738920010060>
- Животовский Л.А., 1991. Популяционная биометрия. Москва: Наука. 270 с.

- Ивантер Э.В., Коросов А.В., 2011. Введение в количественную биологию. Петрозаводск: Изд-во ПетрГУ. 302 с.
- Камшилов М.М., 1941. Корреляции и отбор // Журнал общей биологии. Т. 2. № 1. С. 109–128.
- Левин Б.А., 2003. Структура локальных популяционных систем у рыб рода *Barbus* // Матер. II міжнар. наук. конф. “Біорізноманіття та роль зооценозу в природних і антропогенних екосистемах”. Днепропетровск: Изд-во ДНУ. С. 53–55.
- 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 // Вопросы ихтиологии. Т. 62. № 3. С. 272. <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 озер Аваса и Лангано (Рифтовая долина, Эфиопия) // Вопросы ихтиологии. Т. 56. № 4. С. 403–409. <https://doi.org/10.7868/S0042875216040081>
- 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) // Вопросы ихтиологии. Т. 51. № 2. С. 149–163.
- Мироновский А.Н., 2006. Факторы, обуславливающие сопоставимость данных, полученных путем оценки пластических признаков рыб // Вопросы ихтиологии. Т. 46. № 2. С. 240–251.
- Мироновский А.Н., 2017. Место генерализованной формы в структуре фенетического разнообразия крупных африканских усачей комплекса *Barbus intermedius*. Метод корреляционных плеяд // Вопросы ихтиологии. Т. 57. № 4. С. 393–404.
- Мироновский А.Н., 2020. Крупные африканские усачи: векторы диверсификации особей генерализованной формы как основа морфологического разнообразия комплекса *Barbus intermedius* в озере Тана, Эфиопия // Вопросы ихтиологии. Т. 60. № 3. С. 283–294.
- Поздняков А.А., 2019. Эпигенетическая теория эволюции: предшествующие идеи, проблемы и перспективы // Русский орнитологический журнал. Т. 28. Экспресс-выпуск № 1791. С. 3021–3059.
- Ростова Н.С., 2002. Корреляции: структура и изменчивость // Труды С.-Петербургского общества естествоиспытателей. Серия 1. Т. 94. 306 с.
- Северцов А.Н., 1914. Современные задачи эволюционной теории. М.: Наука. 155 с.
- Терентьев П.В., 1959. Метод корреляционных плеяд // Вестн. Ленингр. Ун-та. № 9. С. 137–141.
- Терентьев П.В., 1960. Дальнейшее развитие метода корреляционных плеяд // Применение математических методов в биологии. Л.: Изд-во ЛГУ. Вып. 1. С. 27–36.
- Шишкин М.А., 1987. Индивидуальное развитие и эволюционная теория // Эволюция и биоэкологические кризисы. М.: Наука. С. 76–124.
- Шмальгаузен И.И., 1938. Организм как целое в индивидуальном и историческом развитии. М.: Изд-во АН СССР. 144 с.
- Шмальгаузен И.И., 1982. Избранные труды. М.: Наука. 383 с.
- Banister K.E., 1973. A revision of the large *Barbus* (Pisces, Cyprinidae) of East and Central Africa. Pt. II // Published in Bulletin of the British Museum (Natural History) (Zoology Series). V. 26. P. 1–148.
- Goswami A., Polly P.D., 2010. The influence of modularity on cranial morphological disparity in Carnivora and Primates (Mammalia) // PLoS ONE. V. 5. № 3. P. 1–8. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0009517>
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu., 1996. Lake Tana large barbs: phenetics, growth and diversification // Journal of Fish Biology. V. 48. P. 383–404.
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu., 1996a. Morphometry of barbel of Lake Tana, Ethiopia: multivariate ontogenetic channels // Folia Zool. 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*, *Varicorhinus* and *Capoeta*) with particular reference to *Barbus intermedius* complex // Environ. Biol. Fish. V. 61. P. 241–252. <https://doi.org/10.1023/A:1010952108081>
- Murren C.J., Pendleton N., Pigliucci M., 2002. Evolution of phenotypic integration in *Brassica* (Brassicaceae) // American Journal of Botany. V. 89. № 4. P. 655–663.
- Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A., 2000. The large barbs (*Barbus* spp., Cyprinidae, Teleostei) of Lake Tana (Ethiopia), with a description of a new species, *Barbus osseensis* // Netherlands Journal of Zoology. V. 50. № 2. P. 179–214. <https://doi.org/10.1163/156854200505946>
- 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. P. 1–21.
- Olson E.C., Miller R.L., 1958. Morphological Integration. Chicago: University of Chicago Press. 317 p.
- Waddington C.H., 1957. The strategy of the genes: a discussion of some aspects of theoretical biology. L.: Allen and Unwin. 262 p.

THE STRUCTURE OF CORRELATIONS OF PHENOTYPIC CHARACTERS IN THE INDIVIDUAL AND HISTORICAL DEVELOPMENT OF BARBS OF THE *BARBUS* (= *LABEOBARBUS*) INTERMEDIUS COMPLEX IN LAKE TANA, ETHIOPIA

A. N. Mironovsky^{1, *}, A. V. Kozhara^{2,3, **}, E. E. Slynko^{4,5, *}**

¹*Severtsov Institute of Ecology and Evolution, Russian Academy of Sciences, Moscow, 119072 Russia*

²*Papanin Institute for Biology of Inland Waters, Russian Academy of Sciences, Borok, Nekouzskii raion, Yaroslavl oblast, 152742 Russia*

³*AquaBioSafe Laboratory, University of Tyumen, Tyumen, 625003 Russia*

⁴*Russian Biotechnological University, Moscow, 125080 Russia*

⁵*Kovalevsky Institute of Biology of the Southern Seas, Russian Academy of Sciences, Sevastopol, 299011 Russia*

*e-mail: adissa@mail.ru

**e-mail: akozhara@mail.ru

***e-mail: elena.slynko.76@mail.ru

The structure of correlation systems of craniological measurements in the generalized form of barbs of the *Barbus* (= *Labeobarbus*) *intermedius* complex from Lake Tana (headwaters of the Blue Nile River) at different body lengths (*SL*) is considered. In the group of small-sized individuals (*SL* < 15 cm), the characters related to the same section of the skull (neurocranium or splanchnocranium) are most closely correlated with each other. In large-sized fish (*SL* > 15 cm), the magnitude of correlations between the characters does not correspond strictly to their attribution to one of the skull sections, and some of the splanchnocranium characters are clustered together with those of the neurocranium. Restructuring of the correlation system in the ontogeny of the fish investigated is mainly associated with the trophic specialization of the Lake Tana barbs underlying the adaptive radiation of this group. The assumption is substantiated that the ontogeny of recent representatives of the Lake Tana barbs to a certain extent recapitulates their phylogeny.

Keywords: ontogeny, phylogeny, phenotypic correlations, large African barbs, morphotypes, sympatric speciation