

УДК 597.554.3.591.471.4

СРАВНИТЕЛЬНЫЙ АНАЛИЗ СТРУКТУРЫ МОРФОЛОГИЧЕСКОГО РАЗНООБРАЗИЯ АЛТАЙСКИХ ОСМАНОВ РОДА *OREOLEUCISCUS* (CYPRINIDAE) ПОПУЛЯЦИЙ РЕК ТРЁХ ВОДНЫХ СИСТЕМ МОНГОЛИИ

© 2023 г. А. Н. Мироновский^{1, *}, Е. Е. Слынько^{2, 3}

¹Институт проблем экологии и эволюции РАН – ИПЭЭ РАН, Москва, Россия

²Институт биологии внутренних вод РАН – ИБВВ РАН, пос. Борок, Ярославская область, Россия

³Российский биотехнологический университет – Росбиотех, Москва, Россия

*E-mail: adissa@mail.ru

Поступила в редакцию 08.06.2022 г.

После доработки 24.07.2022 г.

Принята к публикации 16.08.2022 г.

Анализ структуры морфологического разнообразия алтайских османов рода *Oreoleuciscus* в р. Урт (водная система р. Тэсийн-Гол) даёт основания рассматривать эту популяцию как полиморфную, состоящую из трёх форм, отчётливо дифференцируемых по комплексу признаков. Соотношение различий между этими формами и формами, ранее выявленными в реках Завхан (водная система Котловины Больших Озёр) и Туин (водная система Долины Озёр), позволяет предположить, что признаки, рассматриваемые в исследовании, адаптивно пластичны, и выявленная структура морфологического разнообразия рода в большой степени определяется локальными особенностями условий обитания.

Ключевые слова: алтайские османы рода *Oreoleuciscus*, многомерные онтогенетические каналы, морфологическое разнообразие, диверсификация, векторы изменчивости.

DOI: 10.31857/S0042875223030128, **EDN:** BYLQYX

Изучение популяций и внутривидовых форм разных групп живых организмов важно для исследования не только процессов микроэволюции, но и адаптации к локальным условиям среды. Алтайские османы, или горные ельцы (род *Oreoleuciscus*), — своеобразная группа карповых рыб (Cyprinidae), обитающих в бессточных озёрах и озёрно-речных системах Алтая и Северо-Западной Монголии, изучена сравнительно мало. Нативная ихтиофауна этих водоёмов, расположенных на высотах от 700 до 2200 м над уровнем моря, отличается бедностью видового состава, и в некоторых водоёмах османы являются единственными представителями рыб (Дгебуадзе, 1982; Баасанжав и др., 1983; Dgebuadze et al., 2012).

Род *Oreoleuciscus* описан более ста лет назад (Варпаховский, 1889), однако фенотипическое разнообразие алтайских османов столь велико, что у исследователей и поныне нет единого взгляда на число слагающих данный род видов, подвидов и форм с неопределённым таксономическим статусом. Это отражено в целом ряде обзорных публикаций (Васильева, 1985; Golubtsov et al., 1999; Bogutskaya, 2001; Kottelat, 2006; Dgebuadze et al., 2012; Kartavtsev et al., 2016). Авторы настоящего исследования придерживаются классификации рода *Oreo-*

leuciscus, представленной в работе Дгебуадзе с соавторами (Dgebuadze et al., 2012).

По данным генетических исследований, популяции *Oreoleuciscus* отчётливо разделяются на группы, соответствующие трём географическим регионам (Слынько, Дгебуадзе, 2009; Слынько, Боровикова, 2012). Одна группа популяций, соответствующая ранее описанному виду *O. potanini* (Kessler, 1879), населяет водные системы Котловины Больших Озёр, относящейся к Центрально-Азиатскому бессточному бассейну. Вторая группа соответствует другому ранее описанному виду *O. humilis* Warpachowski, 1889 и населяет водоёмы Долины Озёр того же бассейна. Уровень генетических различий между двумя этими группами популяций предсказуемо соответствует видовому. Популяции третьей из выявленных вышеуказанными авторами групп населяют бассейн Северного Ледовитого океана, в частности водные системы рек Селенга, Орхон, Тэсийн-Гол и оз. Увс-Нур. Уровень генетической обособленности ледовитоморских популяций от центральноазиатских также соответствует видовому, и в статье Слынько и Боровиковой (2012) ледовитоморские османы рассматриваются в качестве самостоятельного вида *O. manchini*. К сожалению, из-за отсутствия видово-

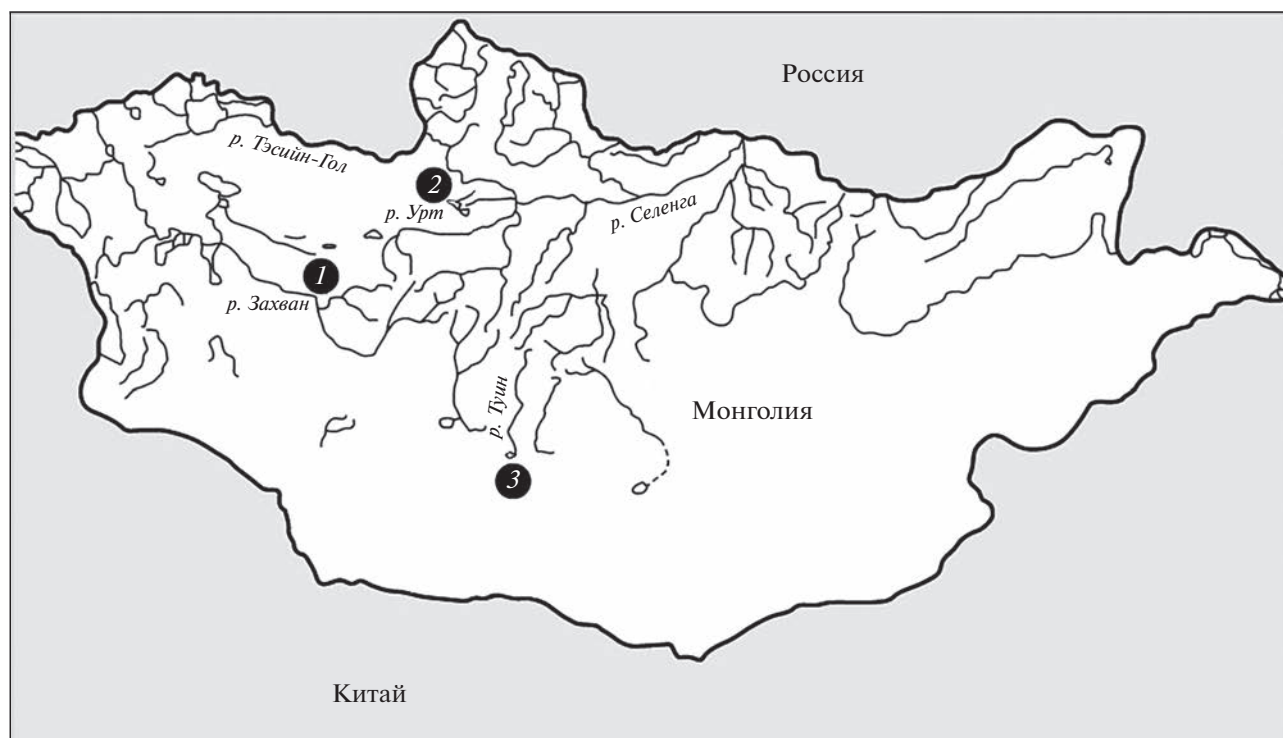


Рис. 1. Карта-схема района исследования. Реки: 1 – Завхан, 2 – Урт, 3 – Туин.

го описания в соответствии с Международным кодексом зоологической номенклатуры (2004) это название является помен *nudum*, поэтому в нашей работе популяция ледовитоморской р. Урт (один из объектов настоящего исследования) обозначена как *Oreoleuciscus* sp.

В озёрах алтайские османы часто образуют экологические формы, различающиеся по типу питания и морфологии (Дгебуадзе, 1982; Баасанжав и др., 1983; Борисовец и др., 1984, 1985; Мироновский и др., 2018, 2019). Речные популяции горных ельцов считали мономорфными. Лишь недавно морфологически дифференцируемые формы выявлены в р. Завхан (Котловина Больших Озёр) у *O. potanini* (Дгебуадзе и др., 2017) и в р. Туин (Долина Озёр) у *O. humilis* (Мироновский и др., 2019). Следует отметить аналогичную ситуацию у африканских усачей рода *Labeobarbus*. Долгое время исследователи полагали, что симпатрическое формообразование в этой группе рыб имеет место лишь в озёрных условиях, однако недавно симпатрические формы усачей обнаружены в фаунистически обеднённых (подобно монгольским) рыбных сообществах рек Эфиопского нагорья (Levin et al., 2020; Golubtsov et al., 2021). В том же регионе в водной системе р. Голубой Нил обнаружены симпатрические формы рыб рода *Garra* (Levin et al., 2021).

В настоящей работе, продолжающей цикл, посвящённый изучению изменчивости османов в разных локальностях, приведён сравнительный анализ

структур фенотипического разнообразия упомянутой выше популяции *Oreoleuciscus* sp. р. Урт (= Уртын), впадающей в оз. Сангийн-Далай водной системы р. Тэсийн-Гол, и популяций *O. potanini* в р. Завхан и *O. humilis* в р. Туин.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Исследование выполнено на материале, собранном 02.06.2006 г. в нижнем течении р. Урт — 49°17' с.ш., 99°00' в.д. (рис. 1). Рыб ловили жаберными сетями с ячейей 12–60 мм, поймано 30 экз. стандартной длиной (*SL*) 95–144 мм, большинство особей попали в сети с ячейей 12–18 мм. Как и в пробах из рек Завхан и Туин (Дгебуадзе и др., 2017; Мироновский и др., 2019), при визуальной оценке габитуса морфологически различных групп особей в улове не выявлено — выборка выглядела однородной.

Для камеральной обработки фиксировали повarenной солью головы рыб вместе с костью плечевого пояса *cleithrum*. После изготовления сухих остеологических препаратов измеряли 13 признаков (рис. 2), ранее использованных при изучении изменчивости алтайских османов и других групп карповых рыб (Васильева, Устарбеков, 1991; Mina et al., 1996; Дгебуадзе и др., 2008; Мироновский и др., 2018).

Данные промеров обрабатывали с помощью алгоритмов пакета прикладной биостатистики NTSYS 2.02k — кластерный анализ и анализ главных компонент (АГК) и пакета StatSoft Statistica 6 — дис-

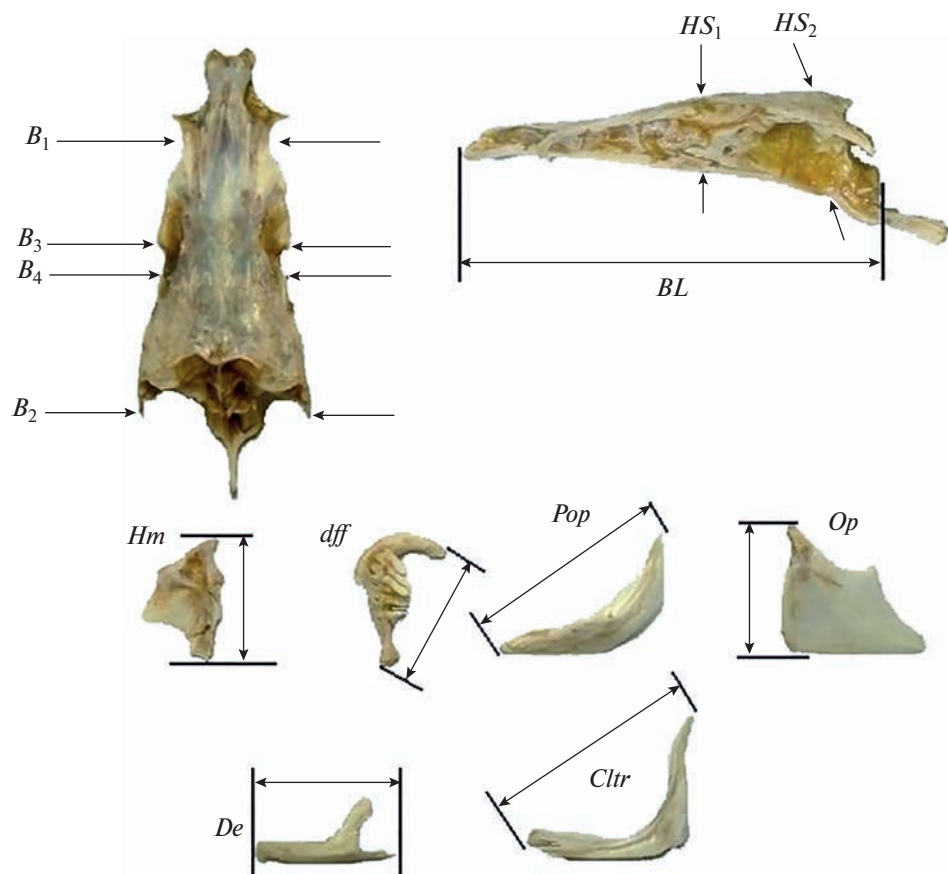


Рис. 2. Схема остеологических промеров: *BL* — базальная длина черепа; *B₁*, *B₂* и *B₃* — расстояние между внешними краями соответственно frontalia, pterotica и sphenotica; *B₄* — ширина черепа на уровне соединения frontale и pteroticum, *HS₁* и *HS₂* — высота черепа на уровне соответственно изгиба parasphenoideum и заднего края parasphenoideum, *Hm* — высота hyomandibulare, *dff* — расстояние между крайними точками ветвей глоточного зуба, *Pop* — длина по диагонали праеоперкулум, *Op* — высота operculum, *De* — длина dentale, *Cltr* — длина по диагонали кости плечевого пояса cleithrum.

криминантный анализ. В расчётах использовали индексы — отношения абсолютных значений промера к длине черепа (*BL*). Далее при упоминании того или иного признака имеется в виду его индекс, а не сам промер. Степень разобщённости объектов в пространстве признаков оценивали, вычисляя многомерную таксономическую дистанцию (Rohlf, 1998). Кластерный анализ матриц сходства проводили невзвешенным парно-групповым методом, его результаты представлены дендрограммой. В АГК собственные векторы рассчитывали по корреляционной матрице. Длину вектора принимали равной единице. При анализе распределения выборок в координатах трёх первых главных компонент (ГК) использовали наложение кратчайшей связывающей сети.

Наряду с традиционным алгоритмом АГК применён метод, основанный на построении многомерных онтогенетических каналов. Такой подход, хорошо себя зарекомендовавший при изучении фенотипического разнообразия ряда видов карповых, позволяет оценить соотношение межгрупповых раз-

личий с различиями размеров особей, составляющих сравниваемые группы (Mina et al., 1996; Мина, 2001; Дгебуадзе и др., 2017; Мироновский и др., 2019).

Кроме особей *Oreoleuciscus* sp. из р. Урт в работе использованы выборки, послужившие основой наших предыдущих исследований фенотипического разнообразия речных популяций алтайских османов — 37 экз. *O. potanini* SL 133–188 мм из р. Завхан (Дгебуадзе и др., 2017) и 38 экз. *O. humilis* SL 78–136 из р. Туин (Мироновский и др., 2019).

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

На рис. 3 представлены результаты дискриминантного анализа выборок османа из трёх изученных рек по совокупности рассматриваемых остеологических параметров. В пространстве первой и второй дискриминантных функций распределение чётко разобщены. При этом особи *Oreoleuciscus* sp. обособлены от особей *O. potanini* и *O. humilis* примерно в той мере, в какой последние обособлены друг от друга. Важно отметить, что на этом ри-

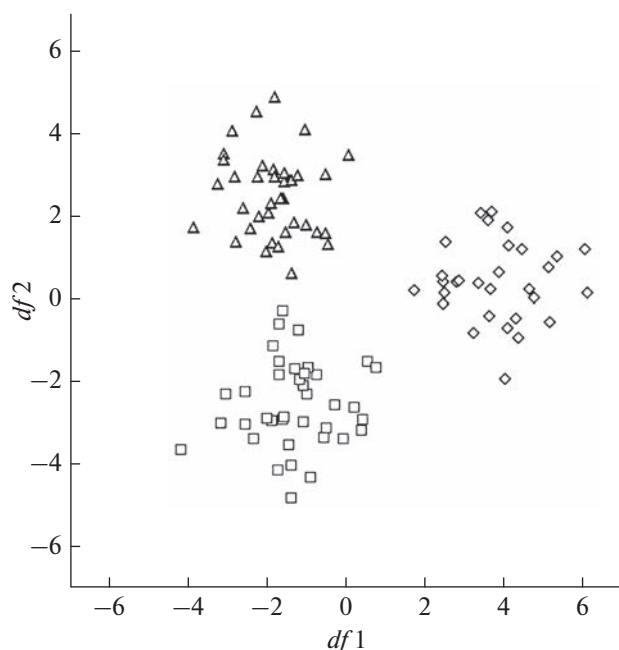


Рис. 3. Распределение особей османа *Oreoleuciscus potanini* из р. Завхан (▲), *O. humilis* из р. Туин (□) и *Oreoleuciscus* sp. из р. Урт (◇) в координатах первой (df_1) и второй (df_2) дискриминантных функций.

сунке выборки разных видов различаются с выраженным хиатусом, тогда как размерные ряды (SL) особей анализируемых выборок перекрываются в любом сочетании. Из этого следует, что различия по анализируемым параметрам не могут быть лишь следствием изменения пропорций черепа по мере роста рыб. Таким образом, по комплексу рассмотренных признаков особи трёх анализируемых совокупностей различаются на уровне “каждая от каждой”, что свидетельствует в пользу предположения о видовой самостоятельности *Oreoleuciscus* sp., выдвинутого на основе генетических данных (Слынько, Боровикова, 2012).

Алгоритм дискриминантного анализа, использованный выше, предназначен для проверки гипотезы о различиях заведомо разных групп особей, в рассматриваемом случае — аллопатрических видов. О наличии заведомо разных групп особей в реке Урт априори известно не было, хотя основания предположить их существование представляются очевидными по аналогии с морфологическими формами османов рек Завхан и Туин. Такое предположение можно проверить, используя алгоритмы кластерного анализа и метод ГК (Айвазян и др., 1989).

Как следует из данных рис. 4, в пространстве рассматриваемых признаков точки, соответствующие особям выборки из р. Урт, образуют отчетливо разобъединенные группы, обозначенные цифрами 1, 2 и 3. Состав кластеров дендрограммы на рис. 4а полностью совпадает с составом трёх по-

лигонов на плоскости двух первых ГК на рис. 4б; соответствующие онтогенетические каналы на рис. 4в разобъединены, а соотношение различий по длине черепа (ось абсцисс) и по ГК1 комплекса анализируемых признаков (ось ординат) не даёт оснований рассматривать различия совокупностей 1, 2 и 3 как различия разных размерных групп мономорфной популяции, отражающие изменение пропорций по мере роста особей. Более вероятно, что, подобно популяциям рек Завхан и Туин (Дгебуадзе и др., 2017; Мироновский и др., 2019), популяция р. Урт полиморфна и состоит из трёх симпатричных форм.

Из данных таблицы следует, что в АГК изменчивости особей в р. Урт единицу превышают собственные значения лишь двух первых ГК, то есть, согласно правилу Кайзера (Kaiser, 1960), только в них сосредоточена упорядоченная конструктивная изменчивость — “сигнал”. В ГК3, ГК4, ГК5, ГК6 ... и далее преобладает “шум”, то есть изменчивость стохастическая, случайная. Это даёт основания полагать, что распределение особей в координатах ГК1 и ГК2 на рис. 4б с достаточными полнотой и точностью отражает фенотипические отношения особей анализируемого множества. Дисперсия по ГК1 без малого четырёхкратно превышает дисперсию по ГК2, при этом только ГК1 отражает различия между формами, тогда как по ГК2 распределения любой пары форм перекрываются почти полностью. Из этого следует, что именно различиями между особями разных форм определяется первый (основной) вектор дисперсии (изменчивости) в данной локальности.

Рис. 5 иллюстрирует отношения трёх форм популяции р. Урт, двух форм популяции р. Завхан и двух форм популяции р. Туин на уровне среднестатистических оценок признаков каждой формы. Сумма дисперсии, объясняемой ГК1, ГК2 и ГК3, составляет более 98% (таблица). Единицу превышают собственные значения лишь трёх первых ГК, что позволяет рассматривать трёхмерную ординацию на рис. 5 как достаточно полно характеризующую меж- и внутригрупповую изменчивость. Как и на рис. 4б, формы внутри каждой популяции между собой различаются главным образом по ГК1 — более 60% общей дисперсии (таблица). Формы р. Завхан от форм р. Туин отличаются прежде всего по ГК2, а в обособление форм р. Урт от форм рек Завхан и Туин примерно равные вклады вносят ГК2 и ГК3, при этом значения объяснённой дисперсии в ГК2 и в ГК3 — 19.9 и 18.2% соответственно — почти равны между собой и заметно ниже дисперсии по ГК1 (примерно в три раза каждая). Таким образом, при анализе диверсификации морфологических форм трёх разных видов в трёх разных водных бассейнах главный вектор изменчивости (ГК1) определяет различия между формами внутри каждого вида, а не различия видов между собой. При этом морфологические дистанции меж-

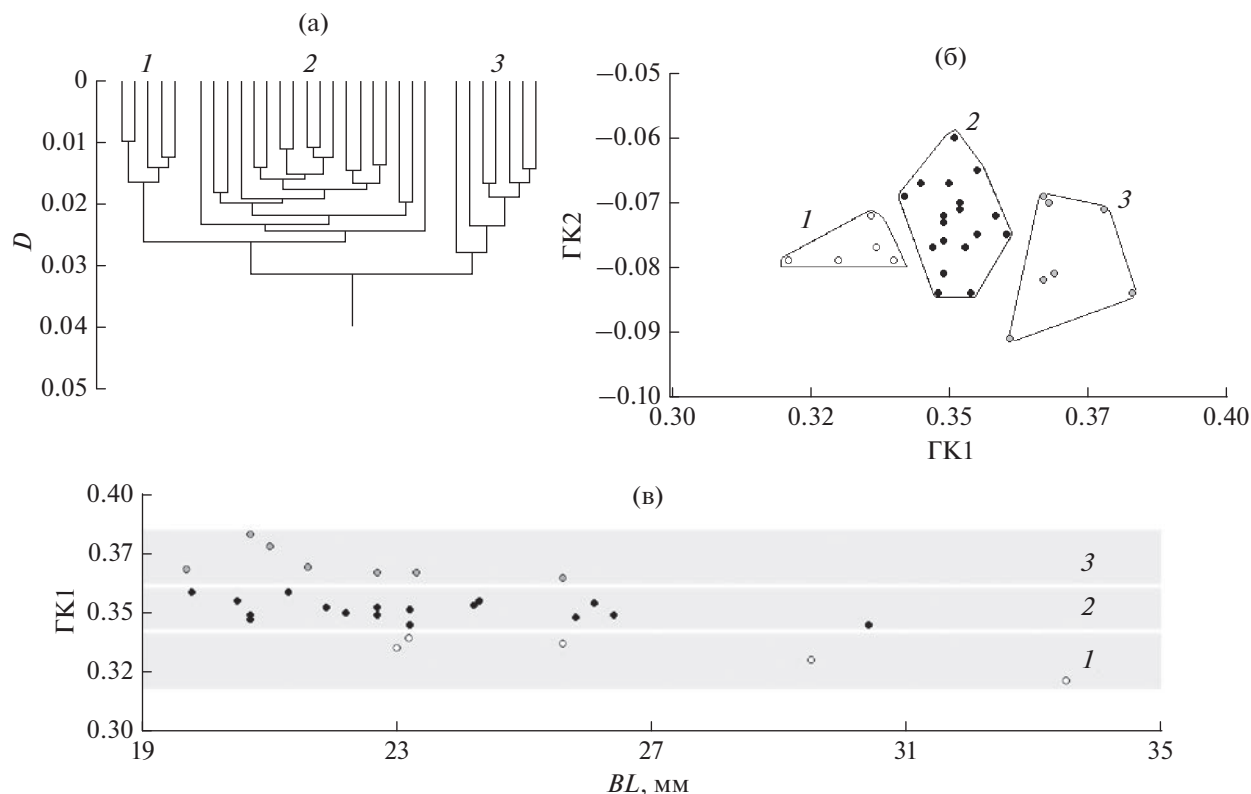


Рис. 4. Результаты многомерного анализа морфологической изменчивости алтайского османа *Oreoleuciscus* sp. популяции р. Урт: а — дендрограмма сходства особей: D — многомерная таксономическая дистанция (по: Rohlf, 1998); б — распределение особей на плоскости двух первых главных компонент (ГК1 и ГК2) изменчивости рассматриваемых признаков; в — распределение особей на плоскости онтогенетических каналов: BL — длина основания черепа, 1–3 — внутрипопуляционные морфологические формы.

ду наиболее удалёнными в пространстве признаков формами одного бассейна в некоторых случаях больше морфологических дистанций между наиболее близкими формами разных бассейнов.

Ситуация может показаться неожиданной, вместе с тем для её объяснения можно предложить вполне, как представляется, вероятную рабочую гипотезу. Вновь обратимся к работам по оценке генетических параметров трёх рассматриваемых видов османов, где показано, что соотношения различий между ними по последовательности гена *Cyt b* митохондриальной (мт) ДНК и по результатам анализа изоферментов не совпадают (Слынько, Дгебуадзе, 2009; Слынько, Боровикова, 2012). По гену *Cyt b* мтДНК между собой ближе *O. potanini* и предполагаемый вид *Oreoleuciscus* sp., по изоферментам — *O. humilis* и *O. potanini*. Авторы полагают, что такая разница в результатах изоферментного анализа и анализа полиморфизма нуклеотидных последовательностей гена *Cyt b* обусловлена “селективной значимостью” изоферментов, межвыборочные различия которых в большей степени определяются особенностями условий существования в рассматриваемых регионах (Слынько, Боровикова, 2012. С. 732). Такое предположение не

лишено оснований, хотя в данном контексте, на наш взгляд, уместнее говорить об адаптивной пластичности, чем о селективной значимости. Кратчайшая связывающая сеть на рис. 5 показывает, что *O. humilis* и *O. potanini* оказываются ближайшими соседями и в пространстве морфологических параметров — аналогично их близости по изоферментам в цитируемой работе.

Вышесказанное даёт основания предположить, что изменчивость рассматриваемых параметров морфологии, подобно изменчивости изоферментов, в большей степени обусловлена локальными адаптациями. Исходя из этого предположения высокий уровень различий между некоторыми формами одного вида в сравнении с не столь большими различиями между сходными формами разных видов на рис. 5 можно объяснить тем, что наиболее контрастные по условиям обитания биотопы в одной реке различаются между собой сильнее наиболее сходных биотопов разных рек. Это определяет необходимость дальнейших исследований, которые должны быть направлены на изучение экологических условий обитания выявленных форм в рассматриваемых реках, равно как и увеличение числа рассматриваемых признаков за счёт тех, для

Собственные векторы и собственные значения первых главных компонент (ГК) изменчивости особей рода *Oreoleuciscus* в исследованных реках

Признак и другие показатели	Особь р. Урт (рис. 4б)			Формы из рек Урт, Завхан и Туин (рис. 5)			
	ГК1	ГК2	ГК3	ГК1	ГК2	ГК3	ГК4
B_3	0.353	0.040	0.255	0.278	0.412	0.113	0.155
B_2	0.369	0.001	0.103	0.342	0.249	-0.062	-0.043
B_1	0.194	0.501	-0.136	0.315	0.258	-0.176	0.592
B_4	0.327	0.231	0.071	0.265	0.412	0.165	-0.334
HS_1	0.304	0.216	0.022	0.098	0.175	0.616	-0.188
HS_2	0.283	0.360	0.152	0.304	-0.340	0.154	0.120
Hm	0.316	0.071	-0.372	0.363	-0.015	0.154	-0.109
dff	0.247	-0.418	0.216	0.287	-0.266	-0.322	-0.258
$Cltr$	0.296	-0.206	-0.274	0.338	-0.058	-0.269	-0.262
Pop	0.267	-0.445	0.269	0.285	-0.385	0.132	-0.285
Op	0.273	-0.196	0.081	0.341	-0.177	-0.181	0.311
De	0.167	-0.242	-0.734	0.089	-0.364	0.521	0.371
Собственные значения	5.956	1.626	0.939	7.212	2.390	2.186	0.133
Объяснённая дисперсия (ОД), %	49.63	13.54	7.82	60.10	19.92	18.21	1.10
Накопленная ОД, %	49.63	63.18	71.01	60.10	80.02	98.23	99.34

B_1 – B_3 – расстояние между внешними краями соответственно frontalia, pterotica и sphenotica; B_4 – ширина черепа на уровне соединения frontale и pteroticum; HS_1 , HS_2 – высота черепа на уровне соответственно изгиба parasphenoideum и заднего края parasphenoideum, Hm – высота hyomandibulare, dff – расстояние между крайними точками ветвей глоточного зуба, $Cltr$ – длина по диагонали кости плечевого пояса cleithrum, Pop – длина по диагонали праеоперкулум, Op – высота operculum, De – длина dentale.

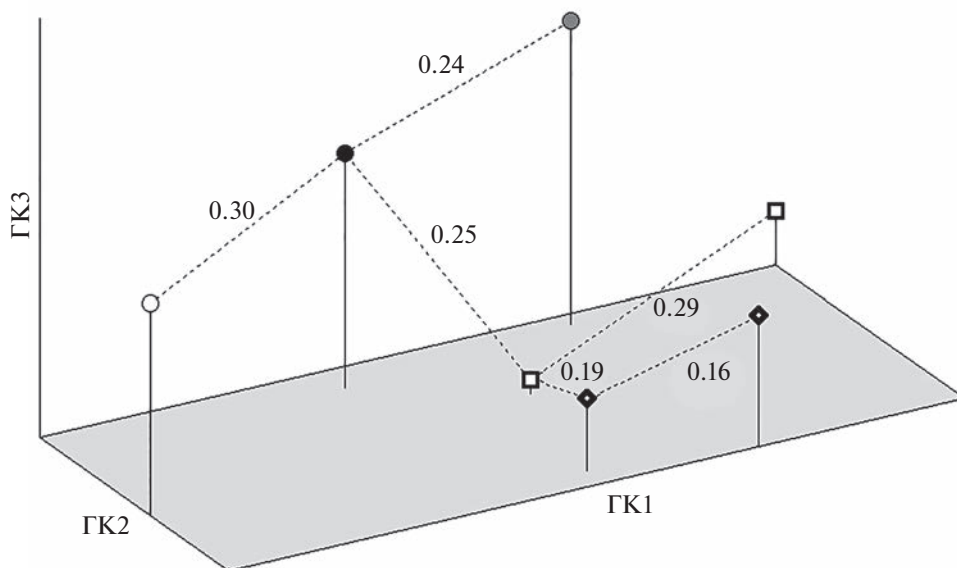


Рис. 5. Распределение форм османа *Oreoleuciscus* sp. р. Урт (○, ●, ●), *O. potanini* р. Завхан (◆) и *O. humilis* р. Туин (□) в пространстве трёх первых главных компонент (ГК) с наложением кратчайшей связывающей сети. Цифрами обозначены значения многомерной таксономической дистанции (по: Rohlf, 1998).

которых убедительно показана высокая адаптивная пластичность при смене условий обитания (Баранов, Васильев, 2022).

ВЫВОДЫ

1. Анализ изменчивости комплекса морфологических параметров показывает, что популяция османа р. Урт (система р. Тэсийн-Гол) не мономорфна и, подобно популяциям османов рек Завхан (Котловина Больших Озёр) и Туин (Долина Озёр), подразделена на морфологически дифференцируемые формы.

2. Соотношение различий между морфологическими формами османов из рек Урт, Завхан и Туин позволяет предположить, что рассмотренные в исследовании признаки адаптивно пластичны, и выявленная структура разнообразия изученных популяций *O. potanini*, *O. humilis* и *Oreoleuciscus* sp. реки Урт в большой степени определяется локальными особенностями условий обитания.

БЛАГОДАРНОСТИ

Авторы искренне благодарны руководству Совместной российско-монгольской комплексной биологической экспедиции РАН и АН Монголии за содействие в организации работ в Монголии, а также Ю.Ю. Дгебуадзе (ИПЭЭ РАН) и Б.А. Лёвину (ИБВВ РАН), нашедшим время ознакомиться с первыми вариантами рукописи и сделать ценные критические замечания.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Работа выполнена в рамках государственных заданий ИПЭЭ РАН (№ 0109-2018-0076, AAAA-A18-118042490059-5, № FFER-2021-0006) и ИБВВ РАН (№ 121051100109-1 и № 121051100104-6).

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Айвазян С.А., Бухштабер В.М., Енюков И.С., Мешалкин Л.Д. 1989. Прикладная статистика. Классификация и снижение размерности. М.: Финансы и статистика, 607 с.

Баасанжав Г., Дгебуадзе Ю.Ю., Демин А.Н. и др. 1983. Обзор видов ихтиофауны МНР // Рыбы Монгольской Народной Республики. М.: Наука. С. 102–224.

Баранов В.Ю., Васильев А.Г. 2022. Фенотипическая пластичность инвазионных популяций ротана (*Percottus glenii*) при колонизации водоёмов // Рос. журн. биол. инвазий. Т. 15. № 3. С. 18–37.
<https://doi.org/10.35885/1996-1499-15-3-18-37>

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. 563–572.

Борисовец Е.Э., Дгебуадзе Ю.Ю., Ермохин В.Я. 1985. Морфометрический анализ алтайских османов (*Ore-*

leuciscus; Pisces, Cyprinidae) водоемов МНР: многомерный подход // Там же. Т. 64. № 8. С. 1199–1212.

Варнаховский Н.А. 1889. Монография нового рода карповых рыб (*Oreoleuciscus*). СПб.: Тип. Императ. АН, 79 с.

Васильева Е.Д. 1985. О таксономическом статусе некоторых форм рода *Oreoleuciscus* (Cyprinidae) // Вопр. ихтиологии. Т. 25. Вып. 2. С. 196–211.

Васильева Е.Д., Устатбеков А.К. 1991. Морфология черепа шемаи *Chalcalburnus chalcoides* (Cyprinidae) // Там же. Т. 31. Вып. 4. С. 556–564.

Дгебуадзе Ю.Ю. 1982. Механизмы формообразования и систематика рыб рода *Oreoleuciscus* (Cyprinidae, Pisces) // Зоологические исследования в МНР. М.: Наука. С. 81–92.

Дгебуадзе Ю.Ю., 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. 315–323.

Дгебуадзе Ю.Ю., Мироновский А.Н., Мендсайхан Б., Слынько Ю.В. 2017. Первый случай морфологической дифференциации алтайского османа Потанина *Oreoleuciscus potanini* (Cyprinidae, Actinopterygii) в реке // Докл. АН. Т. 473. № 2. С. 250–253.
<https://doi.org/10.7868/S0869565217080266>

Международный кодекс зоологической номенклатуры. 2004. М.: Т-во науч. изд. КМК, 223 с.

Мина М.В. 2001. Морфологическая диверсификация рыб как следствие дивергенции онтогенетических траекторий // Онтогенез. Т. 32. № 6. С. 471–476.

Мироновский А.Н., Слынько Ю.В., Касьянов А.Н., Горошкова Т.В. 2018. Сравнительный анализ изменчивости экологических форм алтайского османа *Oreoleuciscus potanini* (Cyprinidae) в озёрах Айраг, Хяргас и Ногон (Западная Монголия) // Экология. № 3. С. 214–219.
<https://doi.org/10.7868/S036705971803006X>

Мироновский А.Н., Дгебуадзе Ю.Ю., Мендсайхан Б., Слынько Ю.В. 2019. Морфологическая дифференциация алтайского османа *Oreoleuciscus humilis* (Cyprinidae, Actinopterygii) в реке Туин, Долина Озёр, Монголия // Вопр. ихтиологии. Т. 59. № 1. С. 105–109.
<https://doi.org/10.1134/S0042875219010077>

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. 726–736.

Слынько Ю.В., Дгебуадзе Ю.Ю. 2009. Популяционно-генетический анализ алтайских османов (*Oreoleuciscus*, Cyprinidae) из водоемов Монголии // Вопр. ихтиологии. Т. 49. № 5. С. 632–645.

Bogutskaya N.G. 2001. A revision of Altai osmans of the genus *Oreoleuciscus* (Leuciscinae, Cyprinidae) with a description of a new species, *O. angusticephalus*, from river Kobdo (Hovd) system, West Mongolia // Proc. Zool. Inst. V. 287. P. 5–43.

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. 219–230.

Golubtsov A.S., Berendzen P.B., Cynthia A. 1999. Morphological variation and taxonomic status of Altai osmans, *Ore-*

- oleuciscus*, from the upper reaches of the Ob River system // J. Fish Biol. V. 54. № 4. P. 878–899.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1999.tb02039.x>
- Golubtsov A.S., Korostelev N.B., Levin B.A.* 2021. Monsters with a shortened vertebral column: A population phenomenon in radiating fish *Labeobarbus* (Cyprinidae) // PLoS ONE. V. 16. № 1. Article e0239639.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0239639>
- Kaiser H.F.* 1960. The application of electronic computers to factor analysis // Educ. Psychol. Meas. V. 20. № 1. P. 141–151.
<https://doi.org/10.1177/001316446002000116>
- 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. 502–517.
<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, 103 p.
- Levin B.A., Simonov E., Dgebuadze Yu.Yu. et al.* 2020. In the rivers: Multiple adaptive radiations of cyprinid fishes (*Labeobarbus*) in Ethiopian Highlands // Sci. Rep. V. 10. № 1. Article 7192.
<https://doi.org/10.1038/s41598-020-64350-4>
- Levin B., Simonov E., Franchini P. et al.* 2021. Rapid adaptive radiation in a hillstream cyprinid fish in the East African White Nile River basin // Mol. Ecol. V. 30. № 21. P. 5530–5550.
<https://doi.org/10.1111/mec.16130>
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu.* 1996. Lake Tana large barbs: phenetics, growth and diversification // J. Fish Biol. V. 48. № 3. P. 383–404.
<https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1996.tb01435.x>
- Rohlf F.J.* 1998. NTSYS-pc: numerical taxonomy and multivariate analysis system (Version 2.02k). N.Y.: Exeter softw. Publ., 31 p.