

БИОЛОГИЯ, МОРФОЛОГИЯ
И СИСТЕМАТИКА ГИДРОБИОНТОВ

УДК 597.554.3.591.471.4

ФЕНЕТИЧЕСКАЯ РАДИАЦИЯ ОСОБЕЙ ГЕНЕРАЛИЗОВАННОЙ ФОРМЫ
КРУПНЫХ АФРИКАНСКИХ УСАЧЕЙ КОМПЛЕКСА *Barbus intermedius*
В оз. ТАНА (ЭФИОПИЯ)

© 2022 г. А. Н. Мироновский^{a, b, *}

^aИнститут проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова Российской академии наук, Москва, Россия

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

*e-mail: adissa@mail.ru

Поступила в редакцию 25.01.2021 г.

После доработки 12.02.2021 г.

Принята к публикации 16.02.2021 г.

Выполнен анализ структуры фенетического разнообразия особей генерализованной формы в полиморфной популяции крупных африканских усачей оз. Тана. Показано, что в пространстве рассматриваемых признаков генерализованные усачи распределены неравномерно, образуя группы, в той или иной степени между собой разобщенные. Некоторые группы различаются без перекрытия, отношения других можно определить, как “гантелевидные структуры”. Это можно рассматривать как отражение разнонаправленной радиации, источником которой является одна из групп. Результаты исследования согласуются с гипотезой о подобии генерализованной формы предковой форме, давшей начало многообразию комплекса *B. intermedius sensu Banister*.

Ключевые слова: генерализованная форма комплекса *Barbus (=Labeobarbus) intermedius*, симпатрическое формообразование, “гантелевидные структуры”

DOI: 10.31857/S0320965222010107

ВВЕДЕНИЕ

Озеро Тана, из которого берет начало р. Голубой Нил, расположено на Абиссинском нагорье в северной части Эфиопии (рис. 1). С годами уникальный по своему своеобразию животный мир озера все больше привлекает внимание зоологов весьма широкого круга интересов: от ихтиологов (Rüppell, 1836; Boulenger, 1902; Bini, 1940; Brunelli, 1940; Nagelkerke et al., 1994; Mina et al., 1996; Nagelkerke, Sibbing, 2000; Nagelkerke, Rossberg, 2014) до специалистов по планктонным организмам (Крылов и др., 2020а, 2020б). Ихтиофауна озера примечательна, прежде всего, обилием морфо-экологических форм (морфотипов) крупных африканских усачей комплекса *Barbus (=Labeobarbus) intermedius sensu Banister, 1973* (рис. 2). Считается, что комплекс танских морфотипов – результат адаптивной радиации в процессе разделения пищевых ресурсов озера (Sibbing et al., 1998; Sibbing, Nagelkerke, 2001). Морфологическое разнообразие усачей оз. Тана

впечатляет: отмечается, что различия между некоторыми морфотипами сопоставимы с различиями видов и даже родов Cyprinidae Евразии (Nagelkerke et al., 1994). Таксономический статус танских морфотипов исследователи оценивают по-разному. Одни считают их видами (или под-видами) (Rüppell, 1836; Boulenger, 1902; Bini, 1940; Nagelkerke, Sibbing, 2000), другие – экоморфами одного полиморфного вида (Banister, 1973), третьи полагают, что некоторые формы представляют собой экоморфы (Brunelli, 1940; Mina et al., 1996), а некоторые – “безмерные виды” в понимании Майра (1971). Наряду с усачами специализированных морфотипов в оз. Тана обитают всеядные особи без выраженных признаков той или иной пищевой специализации. При этом, если большинство морфотипов – это эндемики озера, то всеядные особи, рассматриваемые в качестве генерализованной формы (GF), широко распространены в реках и озерах Эфиопии. Из них состоят номоморфные популяции крупных африканских усачей, а в полиморфных популяциях генерализованные особи доминируют по численности, как и в оз. Тана. Считается, что GF подобна предковой форме, в процессе диверсификации, давшей

Сокращения: АГК – анализ главных компонент, GF – генерализованная форма (аббревиатура от англ. “generalized form”).

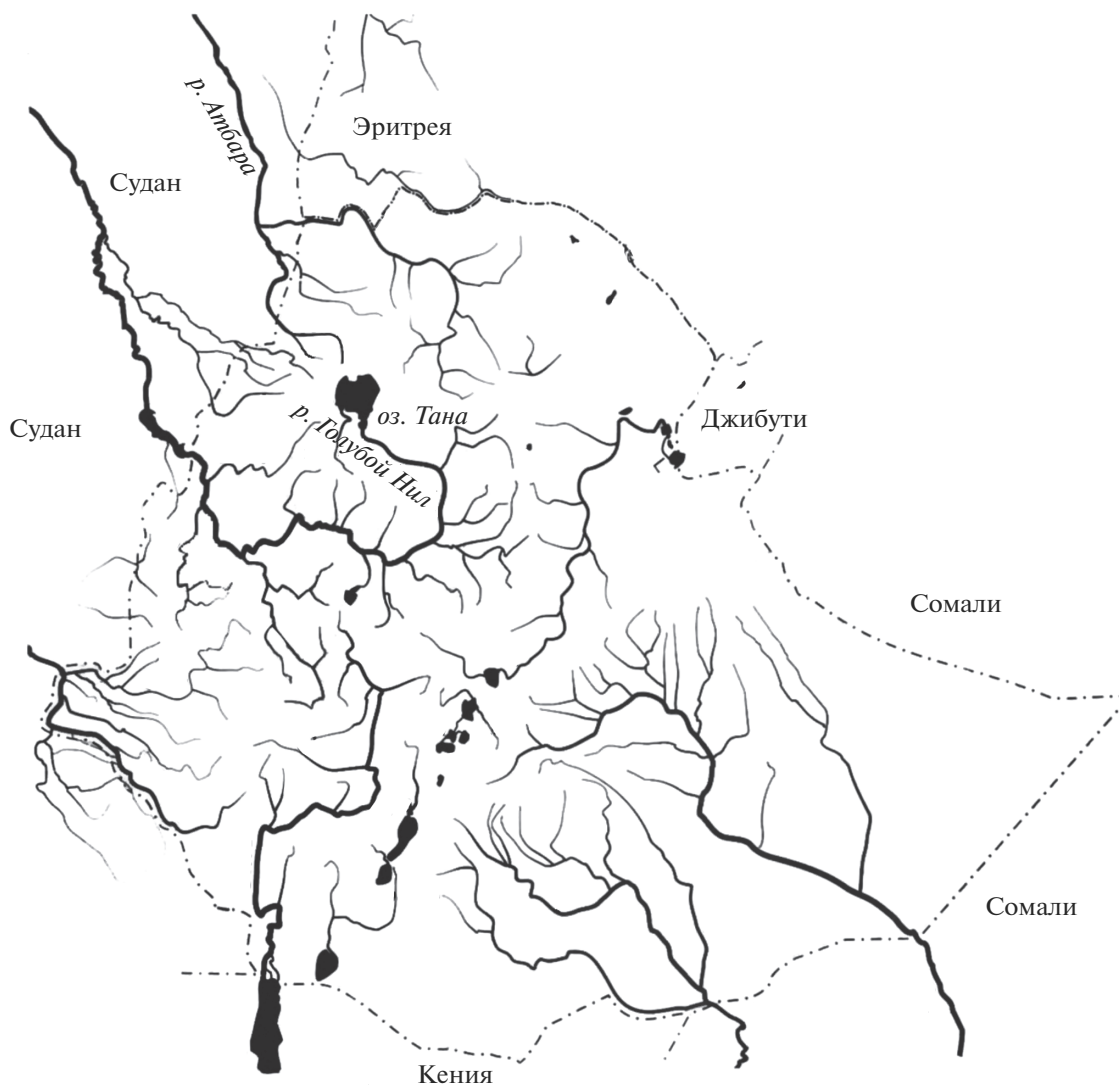


Рис. 1. Карта-схема района исследований: оз. Тана, Эфиопское нагорье, Эфиопия.

начало многообразию комплекса *B. intermedius* в ареале (Nagelkerke et al., 1994; Mina et al., 1996; Левин, 2003; Голубцов, 2010; Levin et al., 2019). Внешне (при визуальной оценке габитуса) особи GF производят впечатление весьма между собой схожих, образно говоря, “все на одно лицо”. Вместе с тем анализ изменчивости краниологических признаков показал, что взятые в разных водоемах выборки особей, одинаково именуемых генерализованными, различаются между собой не меньше, а в некоторых случаях — больше, чем выборки специализированных морфотипов оз. Тана (Мироновский, 2017). Это заставляет задуматься о том, сколь схожи между собой генерализованные особи одной популяции? Гомогенны ли слагаемые ими локальные совокупности? Или же в про-

странстве тех или иных признаков соплеменные особи генерализованных усачей распределены неравномерно, образуя феноны, т.е., группы, особи которых между собой сходны больше, чем с особями других подобных групп?

Цель работы — дать анализ фенетического разнообразия усачей GF в оз. Тана.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материал собирали на разных участках акватории оз. Тана в период с 1992 по 2010 гг. Рыб добывали жаберными и накидными сетями, брали из уловов местных рыбаков. Всего рассмотрено 165 особей GF стандартной длиной (*SL*) от 10 до 34 см.

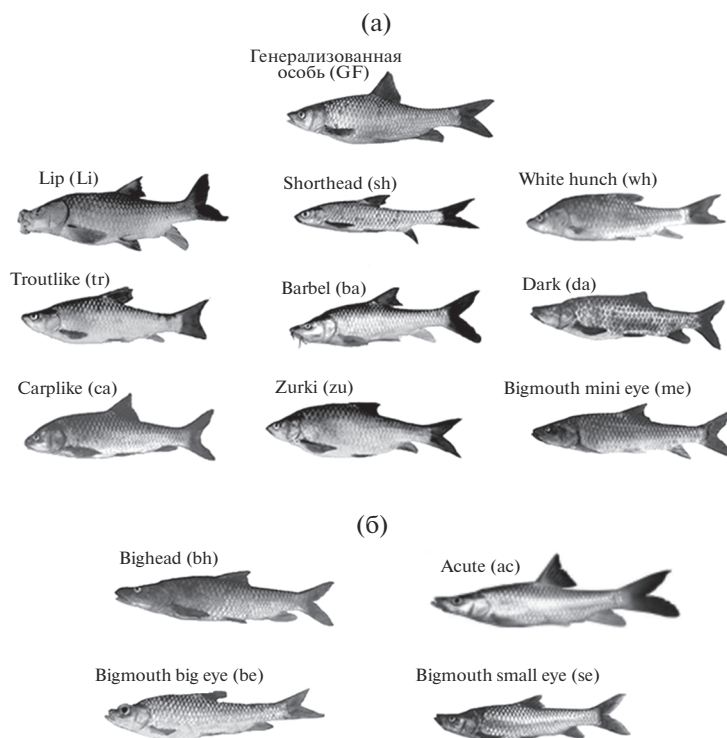


Рис. 2. Морфо-экологические формы крупных африканских усачей комплекса *Barbus intermedius* оз. Тана: а – генерализованная особь и формы (морфотипы), внешне сравнительно сходные с генерализованной формой (GF); б – формы, внешне весьма отличающиеся от генерализованной.

Отметим, что в оз. Тана GF крупных африканских усачей описана как морфотип *intermedius*¹ (Nagelkerke et al., 1994; Мина и др., 2016). Для оценки морфологических отношений усачей разных форм, наряду с генерализованными, в исследовании рассматриваются особи специализированных морфотипов оз. Тана: *acute* – 75 особей; *barbel* – 17; *bighead* – 11; *bigmouth big eye* – 56; *bigmouth mini eye* – 10 особей; *bigmouth small eye* – 51; *carplike* – 12; *dark* – 35; *troutlike* – 41; *white hunch* – 48; *zurki* – 54; *Lip* – 27; *shorthead* – 13 особей. Принадлежность особи к тому или иному морфотипу (включая *intermedius*) определяли по диагностической таблице (Nagelkerke et al., 1994).

У каждой особи проведено 14 промеров черепа (рис. 3). Исследования изменчивости крупных африканских усачей показали, что обладая высокой разрешающей способностью и хорошей воспроизводимостью результатов измерений как одним, так и разными операторами, данный набор

признаков позволяет достаточно уверенно оценивать фенетические отношения большинства морфотипов (Mina et al., 1993, 1996, 1998; Мина и др., 2005; Мироновский, 2006; Кожара и др., 2020).

Статистическая обработка данных выполнена средствами пакетов NTSYS 2.02k (Rohlf, 1998) 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. В качестве показателя сходства использована обобщенная таксономическая дистанция (Rolf, 1998). Кластерный анализ матриц сходства между особями проводили методом *complete linkage*; его результаты иллюстрирует дендрограмма. При АГК учитывали рекомендацию Л. А. Животовского (1984) разделить признаки на определенные группы, для каждой группы АГК провести отдельно и далее анализировать ГК1 каждой группы. Ранее установлено (Мироновский, 2017), что в процессе диверсификации экологических форм танских усачей рассматриваемые признаки делятся на две корреляционные плеяды. В одну входят шесть признаков осевого черепа ($B_1, B_2, B_3, B_4, HS_1, HS_2$) и три признака висцерального чере-

¹ Латинское “*intermedius*”, как и определение “генерализованная”, указывает на обобщенность облика особей GF – промежуточного, или усредненного между другими танскими морфотипами. В качестве одного из диагностических признаков морфотипа *intermedius* Нагелькерке с соавт. (Nagelkerke et al., 1994. P. 3) указывает: “No extreme characters”, т.е. отсутствие экстремальных признаков, под “экстремальными” понимая диагностические признаки специализированных морфотипов озера.

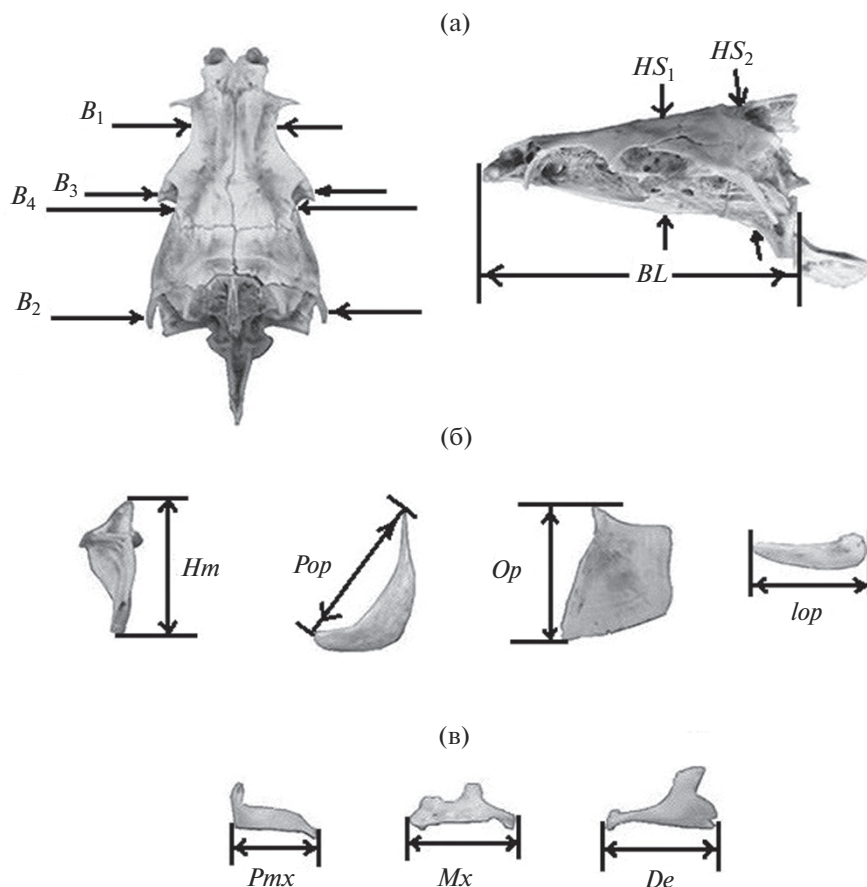


Рис. 3. Схема промеров черепа африканских усачей комплекса *B. intermedius*: а – признаки осевого черепа; б – признаки висцерального черепа; в – признаки висцерального черепа, отражающие морфологию челюстей. *BL* – базальная длина черепа; *B₁*, *B₂*, *B₃* – расстояние между внешними краями frontalia, pterotica и sphenotica соответственно; *B₄* – ширина черепа на уровне соединения frontale и pteroticum, *HS₁* и *HS₂* – высота черепа на уровне изгиба parasphenoideum и заднего края parasphenoideum соответственно, *Hm* – высота hyomandibulare, *Pop* – длина праеоперкулум, *Op* – высота передней части operculum, *lop* и *Pmx* – длина interoperculum (межкрышечной кости) и праемаксилляре, *Mx* – длина maxillare, *De* – длина dentale.

па (*Hm*, *Pop*, *Op*). Вторую составляют четыре признака висцерального черепа, три из которых (*Pmx*, *Mx* и *De*) отражают морфологию челюстей, что дает основания рассматривать изменчивость данной плеяды как прямо связанную с особенностями питания². Четвертый признак второй плеяды (*lop*) характеризует длину межкрышечной кости. В черепе усачей эта кость протянулась за зубной, что, по-видимому, определяет тесную корреля-

цию между нею и *De*. С учетом такого разделения АГК проводили отдельно для плеяды из девяти признаков и для плеяды из четырех признаков, затем анализировали распределение точек-объектов в координатах ГК1 “плеяды девяти” и ГК1 “плеяды четырех”. Такая ординация дает возможность наглядно соотнести вклад каждой плеяды в структуру распределения объектов на плоскости ГК. Собственные векторы рассчитывали по корреляционной матрице; длину вектора принимали равной 1.

РЕЗУЛЬТАТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Визуальный анализ дендрограммы сходства особей GF усачей комплекса *B. intermedius* (рис. 4) дает основания выделить пять кластеров – *a*, *b*, *c*, *d* и *e*, уровень различий между которыми заметно выше уровня различий внутри каждого из них.

² Очевидно, с питанием может быть связана изменчивость и девяти признаков первой плеяды, поскольку с образом жизни вообще, и с 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 – прямая, очевидная, функциональная, то связь с питанием параметров осевого черепа (*B₁*, *B₂*, *B₃*, *B₄*, *HS₁*, *HS₂*), жаберной крышки (*Pop* и *Op*) и подъязычной дуги (*Hm*) – косвенная, опосредованная, и логично полагать, что вклад особенностей питания в изменчивость этой плеяды меньше.

Наличие кластеров предполагает гетерогенность изучаемого множества, что требует объяснения при анализе отношений особей между собой весьма сходных (визуально производящих впечатление неразличимых). Одно из возможных объяснений проистекает из того, что установить принадлежность крупных танских усачей к определенному морфотипу можно лишь по достижению ими некоторой длины, в качестве которой Нагелькерке с соавт. (Nagelkerke et al., 1995) указывает $SL \sim 10$ см. Мина с соавт. (Mina et al., 1996) утверждает, что при $SL = 10$ см уверенно идентифицировать можно лишь два морфотипа – acute и bigmouth big eye, надежное же определение остальных возможно при $SL 20–25$ см. В составе четырех из пяти кластеров есть особи достаточно крупные (табл. 1), чтобы даже по более жестким критериям Мины с соавт. (1996) выявленную гетерогенность нельзя было объяснить тем, что в составе изучаемой совокупности присутствуют усачи не только GF, но и специализированных морфотипов, которые еще недостаточно выросли для надежной идентификации. Длины 20 см не достигают лишь особи кластера “b”.

В качестве другого объяснения гетерогенности можно предположить, что в разные кластеры попали особи выборки разных лет, и наблюдаемая дифференциация имеет хронологический характер. Однако данные табл. 2 свидетельствуют, что это не так. В достаточно объемных кластерах (“a”, “c” и “d”) присутствуют особи сборов разных лет, и даже четыре особи наименьшего из всех кластера “b” пойманы в разные годы (1993, 1996, 1997). Обращает на себя внимание распределение особей, пойманных в 2010 г., после того как в результате чрезмерного промысла численность танских морфотипов резко снизилось, и некоторые морфотипы почти перестали встречаться (De Graaf et al., 2004; Dejen et al., 2017). В каждом из больших кластеров (“a”, “c” и “d”) особи 2010 г. присутствуют, а их отсутствие в кластерах “b” и “e” с большой вероятностью объясняется малым объемом двух этих кластеров в сочетании с малым объемом выборки 2010 г. Таким образом, нет оснований полагать, что после сни-

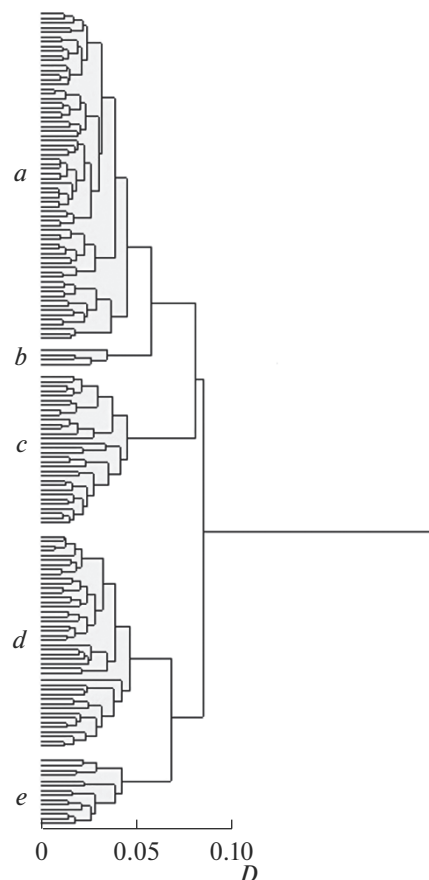


Рис. 4. Дендрограмма сходства особей генерализованной формы (GF) усачей комплекса *B. intermedius* в оз. Тана. D – обобщенная таксономическая дистанция. a, b, c, d и e – группы (кластеры).

жения численности специализированных морфотипов структура фенетического разнообразия особей GF в озере существенно изменилась.

Еще одна из вероятных причин выявленной гетерогенности GF в оз. Тана – возможные различия размерных групп в результате изменения пропорций черепа по мере роста рыб. На рис. 5 по оси ординат даны значения дискриминантной функции ($df1$), полученной по совокуп-

Таблица 1. Особи разных размерных групп: распределение в кластерах дендрограммы

Кластер дендрограммы	Размерная группа особей GF, см				
	10.0–15.0	15.0–20.0	20.0–25.0	25.0–30.0	30.0–35.0
<i>a</i>	8	25	23	12	2
<i>b</i>	1	3	–	–	–
<i>c</i>	11	14	7	–	–
<i>d</i>	10	19	9	5	2
<i>e</i>	–	3	3	6	2
Всего особей, экз.	30	64	42	23	6

Таблица 2. Число особей в выборках разных лет: распределение в кластерах дендрограммы

Год сбора	Кластеры дендрограммы				
	<i>a</i>	<i>b</i>	<i>c</i>	<i>d</i>	<i>e</i>
1992	8	—	4	10	6
1993	4	1	2	7	3
1994	2	—	2	3	—
1996	37	2	10	12	5
1997	10	1	13	7	—
1999	5	—	—	—	—
2010	4	—	1	6	—
Всего особей, экз.	70	4	32	45	14

ности 14 рассматриваемых признаков, по оси абсцисс — базальная длина основания черепа (*BL*). Такая ординация дает возможность визуально оценить соотношение различий, обусловленных разными размерами усачей сравниваемых групп, с различиями, которые разницей размеров объяснить нельзя. В семи из десяти возможных сочетаний (рис. 5а, 5д–5к) одномерные особи сравниваемых групп по оси ординат различаются без перекрытия, при этом в шести сочетаниях (рис. 5а, 5д–5ж, 5и, 5к) различия с выраженным хиатусом. В трех сочетаниях (рис. 5б–5г) распределения перекрываются, однако тенденция к разделению одномерных особей сравниваемых совокупностей сомнений не вызывает. Следовательно, наблюдаемые различия нельзя объяснить постепенным изменением пропорций по мере роста рыб.

ОБСУЖДЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ

Полученные результаты характеризуют ситуацию противоречиво. По диагностическим признакам внешней морфологии каждая особь рассматриваемого множества отнесена к одной совокупности — морфотипу *intermedius*, т.е. к GF. Вместе с тем, анализ отношений особей этой совокупности по остеологическим признакам выявляет группы, различающиеся между собой без перекрытия, в большинстве сопоставлений — с отчетливым хиатусом. Ключ к пониманию ситуации дают рис. 5б–5г, где распределения можно рассматривать как в разной степени выраженные “гантелевидные структуры”, то есть состояния, которые, согласно модели симпатрического видообразования Кондрашова и Мины (Kondrashov, Mina, 1986), предшествуют полному обособлению групп особей, дивергирующих в условиях симпатрии. Исходя из этого, наблюдаемое соотношение различий можно объяснить фенетической радиацией особей изучаемой совокупности. Центр и источник радиации — группа “*a*”. От нее дивергируют группы “*c*”, “*d*” и “*e*”. В результате

дивергенции различия особей групп, расходящихся в разные направления, достигли уровня полной разобщенности вплоть до хиатуса, тогда как с общим центром у каждой группы фенетическая связь сохранилась. Особое положение занимают особи группы “*b*”, с хиатусом отличающиеся от прочих, включая особей группы “*a*” — предполагаемого источника радиации. На наш взгляд, возможная причина наблюдаемого хиатуса — это малая численность группы “*b*”. Согласно правилу убывания дискретности (Мина, 1986), с увеличением численности выборки “*b*”, хиатус между ней и группой “*a*” с большой вероятностью заполнится. Другое объяснение полного обособления особей группы “*b*” от прочих исходит из возможности полифилетического происхождения танского комплекса. В этом случае их можно рассматривать как представителей иной линии GF в процессе множественного вселения в озеро.

Результаты дискриминации пяти рассматриваемых групп одновременно отражены на рис. 5л. Распределение особей на плоскости первой (*df1*) и второй (*df2*) дискриминантных функций соответствует гипотезе о фенетической радиации GF в оз. Тана. В центре расположены особи группы “*a*”, в четырех направлениях от центра — особи групп-дериватов. Примечательно, что группы “*c*” и “*d*” на рис. 5л перекрываются, тогда как на рис. 5з их распределения разобщены. Это хорошо иллюстрирует большую надежность дискриминирующих алгоритмов при *парном* сличении сравниваемых совокупностей. С увеличением числа сличаемых групп разделение в проекции на двумерную плоскость может не наблюдаться, хотя в *n*-мерном пространстве исходных признаков распределения находятся обособленно.

На рис. 6 приведены результаты АГК средних оценок признаков пяти обсуждаемых кластеров GF и 13 морфотипов озера. По оси абсцисс даны значения ГК1 “плеяды четырех”, по оси ординат — значения ГК1 “плеяды девяти”. Таким образом, ось абсцисс отражает изменчивость параметров, прямо связанных с процессом захвата и удержания пищевых объектов, т.е. изменчивость, сопряженную с диверсификацией особей в процессе разделения пищевых ресурсов. Ось ординат отражает изменчивость признаков, прямо с особенностями питания не связанных. Собственные векторы, собственные значения и процент связанной дисперсии приведены в табл. 3. Видно, что ось абсцисс отражает >80% изменчивости плеяды признаков, характеризующих морфологию челюстей, ось ординат >70% изменчивости признаков второй плеяды. При этом, в каждом векторе вклады признаков одинаковы по знаку и близки по абсолютной величине. Следовательно, двумерное распределение на рис. 6 с большой полнотой и минимальными искажениями отображает фенетические отношения танских морфотипов и пяти

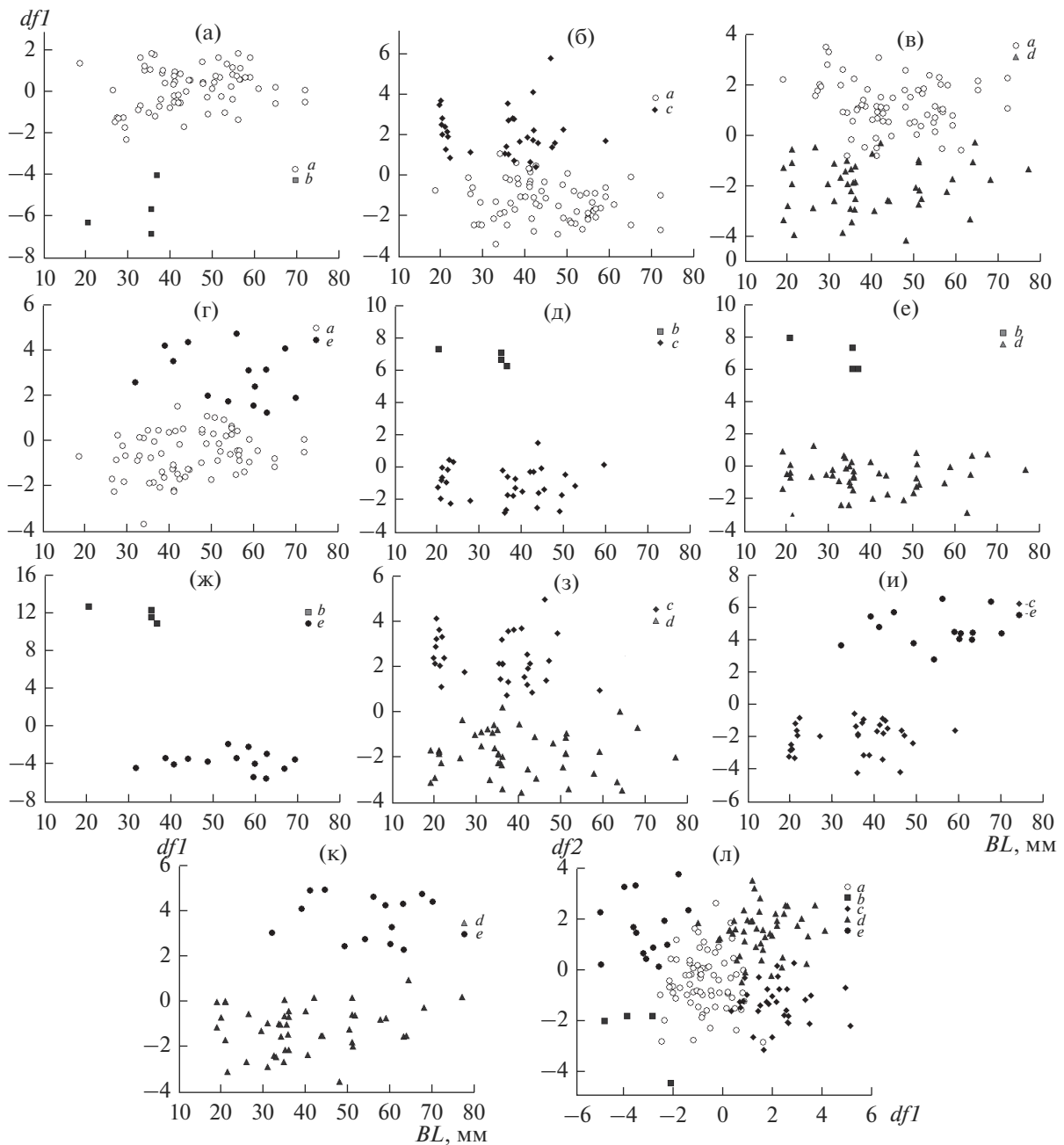


Рис. 5. Результаты дискриминации пяти групп GF усачей комплекса *B. intermedius* из оз. Тана: а – а и b, б – а и с, в – а и d, г – а и e, д – b и с, е – b и d, ж – групп b и e, з – групп с и d, и – групп с и e, к – групп e и d, л – всех пяти выявленных групп одновременно; *df1* и *df2* – первая и вторая дискриминантные функции, *BL* – базальная длина основания черепа особей.

выявленных групп GF в многомерном пространстве исходных параметров. Графические символы (○, ◆, ▲, ■ и ●) пяти групп особей GF соединены кратчайшей связывающей сетью. Видно, что конфигурация сети соответствует гипотезе о фенетической радиации, источник которой – группа “a”, а направления отрезков кратчайшей связывающей сети позволяет судить о направлениях дивергенции дериватов.

Пищевые предпочтения экологических форм усачей оз. Тана, описаны в ряде работ (Nagelkerke et al., 1994; Sibbing et al., 1998; Nagelkerke, Sibbing, 2000; Sibbing, Nagelkerke, 2001; De Graaf, 2003; Nagelkerke, Rossberg, 2014). Генерализованные особи, как отмечено выше, всеядны. Относительно всеядны и особи морфотипа Lip (Li), хотя значительную долю их рациона составляют бентос и донные беспозвоночные, извлекаемые гипертро-

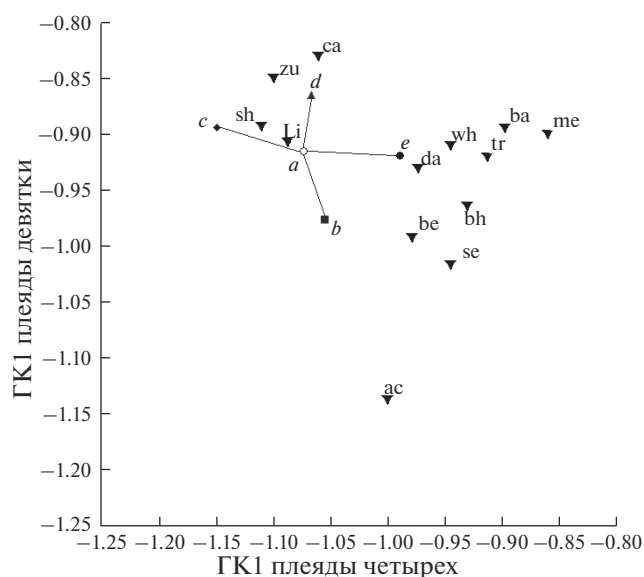


Рис. 6. Результаты АГК средних оценок признаков 13 специализированных морфотипов (обозначения см. рис. 2) и пяти групп (*a, b, c, d, e*) GF комплекса *B. intermedius* из оз. Тана. Обозначение осей разъяснено в тексте.

фированными губами из расщелин на каменистых участках дна. Особи морфотипа zurkis (*zu*) — поедатели высшей водной растительности; особи carplike (*ca*) питаются двустворчатыми моллюска-

Таблица 3. Собственные значения и весовые вклады признаков в собственные векторы главных компонент корреляционных плеяд признаков танских морфотипов

Признак	ГК1 _{ось X}	ГК1 _{ось Y}
<i>B</i> ₁	—	0.352
<i>B</i> ₂	—	0.365
<i>B</i> ₃	—	0.375
<i>B</i> ₄	—	0.365
<i>HS</i> ₁	—	0.304
<i>HS</i> ₂	—	0.255
<i>Hm</i>	—	0.377
<i>Pop</i>	—	0.222
<i>Op</i>	—	0.348
<i>lop</i>	0.478	—
<i>Pmx</i>	0.543	—
<i>Mx</i>	0.468	—
<i>De</i>	0.508	—
Собственные значения	3.210	6.490
Доля объясненной дисперсии, %	80.169	72.080

Примечание. Обозначения см. рис. 3.

ми. Основная пища особей морфотипа shorthead (*sh*) — зоопланктон и взрослые насекомые. Если на рис. 6 к оси абсцисс мысленно провести вертикаль при значении ГК1 “плеяды четырех”, равном $\sim (-1.03)$, перечисленные морфотипы окажутся слева от этой воображаемой линии. Справа от нее расположились графические символы так называемых “большеротых” (“large-mouthed”) морфотипов усачей оз. Тана (Mina et al., 2001). К их числу относятся рыбацкие хищники acute (*ac*), bigmouth big eye (*be*), dark (*da*), white hunch (*wh*), bigmouth small eye (*se*), bighead (*bh*), trout (*tr*), bigmouth mini eye (*me*), а также питающиеся детритом и донными личинками насекомых особи морфотипа barbel (*ba*). Уровень внешнего сходства с генерализованной особью позволяет разделить морфотипы усачей оз. Тана на две группы (рис. 2). Если в габитусе *ca*, *zu*, *Li*, *sh*, *wh*, *tr*, *ba*, *da* и *me* черты сходства с GF проглядываются вполне отчетливо, то облик *bh*, *be*, *se* и *ac* весьма отчетливо “иной”. Вероятно, отмечая различия, сопоставимые с таковыми различиями родов карповых рыб Евразии (Nagelkerke et al., 1994), авторы работы имели в виду уровень дивергенции этих четырех морфотипов.

Из рис. 6 видно, что особи группы “*c*” дивергируют в направлении морфотипа *sh*, особи “*d*” — в направлении морфотипов *ca* и *zu*. Радиация групп “*e*” и “*b*” направлена к большеротым усачам: “*e*” — в сторону форм, сохраняющих внешнее сходство с генерализованной, “*b*” — в сторону “иных”, точнее — к морфотипам *be* и *ac*. Последнее дает основания утверждать, что даже сравнительно мелкие особи группы “*b*” (табл. 1) едва ли могут быть усачами специализированных морфотипов, недостаточно крупными для их безошибочного определения, ибо даже по жестким критериям Мины с соавт. (2011) *be* и *ac* надежно определяются при длине 10 см. Вместе с тем, как отмечено выше, в рамках гипотезы о полифилетическом происхождении танского флота они могут оказаться представителями другой линии GF, давшей начало морфотипам группы “иных” — всем, или некоторым.

Следует отметить, что по оси ординат графические символы группы “*c*” и морфотипа *sh* расположены почти на одном уровне (рис. 6), т.е. они различаются исключительно морфологией челюстей, при отсутствии различий по другим рассматриваемым признакам. Учитывая пищевые предпочтения морфотипа *sh*, можно предположить, что особи группы “*c*” еще более, чем морфотип *sh*, привержены в своем питании зоопланктону и насекомым. Возможно и другое объяснение. Распределения особей групп “*a*”, “*c*” и морфотипа *sh* во всех трех возможных сочетаниях представляют собой гантелевидные структуры (рис. 5б, рис. 7). Это позволяет предположить, что совокупности особей *sh* и “*c*” — разные стадии

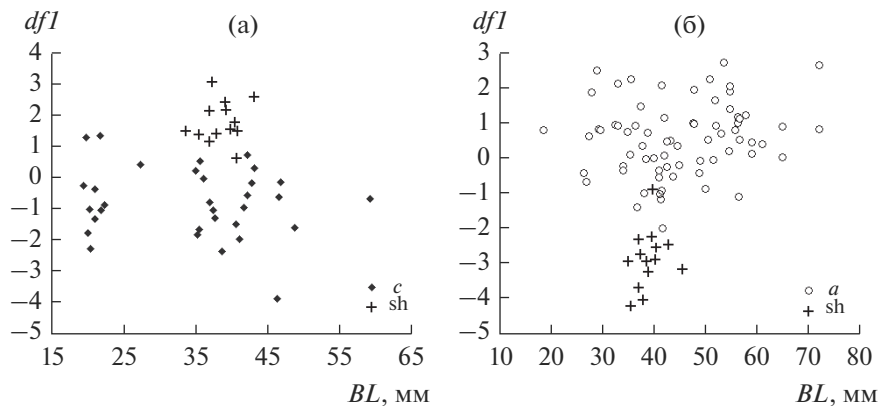


Рис. 7. Результаты дискриминации особей морфотипа sh и группы “с” (а), sh и группы “а” (б) GF усачей комплекса *B. intermedius* из оз. Тана.

дивергенции от исходной формы “а” в одном направлении.

Примерно на одном уровне значений оси абсцисс расположены и символы групп “а” и “е” (рис. 6). Подобно sh и “с”, они различаются почти исключительно морфологией челюстей. Мысленно проведя от символа “а” прямую, параллельную оси абсцисс, в сторону уменьшения значений ГК1 плеяды челюстной дуги, можно убедиться, что эта воображаемая линия весьма близка к линии регрессии распределения символов “а”, “е” da, wh, tr и me. Значит, при переходе от всеядных генерализованных особей к хищникам-засадчикам (da и wh) и далее к хищникам-преследователям (tr и me) меняется лишь морфология челюстей, при весьма близких значениях признаков, прямо с питанием не связанных. Это соответствует гипотезе об определяющей роли разделения пищевых ресурсов в формировании комплекса форм крупных африканских усачей в оз. Тана (Sibbing et al., 1998; Sibbing, Nagelkerke, 2001).

При анализе рис. 6 возникает вопрос о соотношении остеологических и внешнеморфологических различий между особями сравниваемых совокупностей. Специализированные морфотипы, некогда описанные на основании различий внешних признаков, хорошо различаются и по пропорциям черепа (Mina et al., 1993, 1996, 1998; Мина и др., 2011, 2013). Дивергирующие группы GF, выявленные в настоящем исследовании, по пропорциям черепа на рис. 6 различаются не меньше, а в ряде сочетаний — больше, чем морфотипы. Так, по оси абсцисс различия между группами “с” и “е” сопоставимы с различиями морфотипов da и me, по оси ординат различия между группами “d” и “b” примерно соответствуют различиям морфотипов ba и se. По диагностическим же признакам внешнего строения каждая из особей, слагающих группы GF, отнесена к одному морфотипу — *intermedius*, в качестве которого, как указывалось выше, в

оз. Тана описана генерализованная форма. Объяснение этому несоответствию дает представление о диверсификации генерализованных особей, как о первой стадии формирования комплекса экологических форм усачей: 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” (Мина и др., 2016, с. 408). Кроме того, логично предположить, что группы GF, радирующие в разные направления, предпочитают разные биотопы. Соответственно, в разных участках озера анализируемые уловы состоят из представителей преимущественно одной радирующей формы в сочетании с представителями исходной формы “а”. Морфологический ряд смешанной таким образом совокупности непрерывен даже при анализе остеологических признаков (5б–5г), и неудивительно, что при сортировке таких уловов особи казались неразличимыми по признакам внешнего строения.

Следует отметить, что в первых публикациях современного периода изучения флоры форм крупных усачей в оз. Тана, начатой работами Нагелькерке с соавт. (Nagelkerke et al., 1994) и Мины с соавт. (Mina et al., 1996) исследователи склонялись к идее его монофилетического происхождения. Этому, в частности, способствовала кажущаяся уникальность танского комплекса. Ситуация изменилась, когда флоры форм усачей обнаружили в других водоемах Эфиопии (Голубцов, 2010). В более поздней работе Мины с соавт. (2011) обсуждаются варианты уже полифилетического происхождения комплекса танских усачей. Со временем полифилетическое происхождение некоторых речных флор подтвердили генетические исследования (Levin et al., 2019, 2020). Опубликованы дан-

ные, свидетельствующие о возможности полифилетического происхождения и танского флора усачей (Beshera, Harris, 2014; Levin et al., 2020).

В связи с этим необходимо подчеркнуть, что результаты настоящего исследования, основанного на анализе фенетических признаков, не свидетельствуют в пользу одной из гипотез. Заманчиво предположить, что, например, группа “e”, которая на рис. 6 радирует в направлении морфотипов wh, tr, ba, da, te, некогда дала начало если не всем пяти этим морфотипам, то одному или нескольким из них. В то же время, очевидно, что это не более чем предположение, правдоподобное, но не доказанное (во всяком случае, на данном этапе исследований). То же можно сказать и в отношении трех других дериватов формы “a”. Результаты исследования дают основания достаточно уверенно утверждать, что совокупность генерализованных особей, обитающих в исследуемый период в озере, фенетически гетерогенна. Она подразделяется на группы, в разной степени обособленные, и отношения некоторых пар этих групп соответствуют “гантелевидным структурам”, характерным для процессов формообразования в условиях симпатрии. Вместе с тем, из факта фенетической радиации особей GF в оз. Тана, наблюдаемой в настоящее время, не следует, что именно эта совокупность генерализованных особей является исходной для каждого или для части танских морфотипов. Обоснованно судить о том, дала начало тем или иным морфотипам озера данная совокупность генерализованных особей, или же одна (или несколько) из других возможных групп-основателей в процессе множественного вселения в оз. Тана разных линий GF, позволит лишь продолжение целенаправленных генетических исследований.

Выводы. Проведенное исследование показало, что особи генерализованной формы крупных африканских усачей, обитающие в оз. Тана, в пространный рассматриваемых признаков распределены неравномерно, образуя группы, в разной степени разобщенные между собой. Некоторые из выявленных групп различаются без перекрытия, отношения других можно определить, как “гантелевидные структуры”, характерные для процессов формообразования в условиях симпатрии. Отношения выявленных групп можно рассматривать как свидетельство разнонаправленной фенетической радиации, источник которой — одна из групп. В процессе формирования различий между экологическими формами (морфотипами) усачей комплекса *Barbus intermedius* вначале происходит расхождение по пропорциям черепа, затем — по признакам внешней морфологии. Результаты исследования хорошо согласуются с гипотезой о близости генерализованной формы к форме предковой, давшей начало многообразию комплекса *B. intermedius*.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне благодарен участникам экспедиции, участвующим в сборе материала: М.В. Мине, Ю.Ю. Дгебуадзе, А.С. Голубцову и А.А. Даркову. Особая благодарность М.В. Мине (Институт биологии развития РАН) и Ю.Ю. Дгебуадзе (Институт проблем экологии и эволюции РАН), за ценные замечания при ознакомлении с исходным вариантом рукописи.

ФИНАНСИРОВАНИЕ

Исследование выполнено в рамках государственных заданий Института проблем экологии и эволюции РАН (№ 0109-2018-0076, АААА-А18-118042490059-5) и Института биологии внутренних вод РАН (№ АААА-А18-118012690222-4). Материал собран на средства Долгосрочного международного проекта РАН “Совместная российско-эфиопская биологическая экспедиция”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Голубцов А.С. 2010. “Пучки видов” рыб в реках и озерах: симпатрическая дивергенция в фаунистически обедненных рыбных сообществах как особый модуль эволюции // Актуальные проблемы современной ихтиологии. К 100-летию Г.В. Никольского. Москва: Товарищество науч. изданий КМК. С. 96.
- Животовский Л.А. 1984. Интеграция полигенных систем в популяциях: проблемы анализа комплекса признаков. Москва: Наука.
- 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 Днепропетровского национального ун-та. С. 53.
- Кожара А.В., Маврин А.С., Мироновский А.Н. 2020. Структура фенетического разнообразия и систематика красноперки *Scardinius erythrophthalmus* водоемов и водотоков России и сопредельных стран. // Биология внутр. вод. № 6. С. 538. <https://doi.org/10.31857/S0320965220060121>
- Крылов А.В., Зелалем В., Прокин А.А. 2020а. Качественный состав и количественные характеристики зоопланктона прибрежья оз. Тана (Эфиопия) в конце сухого сезона // Биология внутр. вод. № 2. С. 137. <https://doi.org/10.31857/S0320965220020096>
- Крылов А.В., Зелалем В., Прокин А.А., Шкиль Ф.Н. 2020б. Зоопланктон прибрежной зоны оз. Тана в начале сухого сезона // Биология внутр. вод. № 5. С. 477. <https://doi.org/10.31857/S0320965220050058>
- Майр Э. 1971. Принципы зоологической систематики. Москва: Мир. (Mayr E. 1969. Principles of Systematic Zoology. New York: McGraw-Hill.)
- Мина М.В. 1986. Микроэволюция рыб: эволюционные аспекты фенетического разнообразия. Москва: Наука.
- Мина М.В., Левин Б.А., Мироновский А.Н. 2005. О возможности использования в морфометрических исследованиях рыб оценок признаков, получен-

- ных разными операторами // Вопр. ихтиологии. Т. 45. № 3. С. 331.
- 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., Держинский К.Ф., Мироновский А.Н., Капитанова Д.В. 2013. Фенетическое разнообразие крупных усачей *Barbus intermedius* complex sensu Vanister из прибрежной зоны Бахардарского залива (озеро Тана, Эфиопия) // Вопр. ихтиологии. Т. 53. № 6. С. 627.
<https://doi.org/10.7868/S0042875213050081>
- Мина М.В., Мироновский А.Н., Дгебуадзе Ю.Ю. 2016. Полиморфизм по пропорциям черепа у крупных африканских усачей *Barbus intermedius* sensu Vanister, 1973 (Cyprinidae) из озер Аваса и Лангано (Рифтовая долина, Эфиопия) // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 4. С. 403.
<https://doi.org/10.7868/S0042875216040081>
- Мироновский А.Н. 2006. Факторы, обуславливающие сопоставимость данных, полученных путем оценки пластических признаков рыб // Вопр. ихтиологии. Т. 46. № 2. С. 240.
- Мироновский А.Н. 2017. Место генерализованной формы в структуре фенетического разнообразия крупных африканских усачей комплекса *Barbus intermedius*. Метод корреляционных плеяд // Вопр. ихтиологии. Т. 57. № 4. С. 393.
<https://doi.org/10.7868/S0042875217040105>
- Banister K.E. 1973. A revision of the large *Barbus* (Pisces, Cyprinidae) of East and Central Africa. Pt. II // Bull. Brit. Mus. Nat. Hist. Zool. V. 26.
- Beshera K.A., Harris P.M. 2014. Mitochondrial DNA phylogeography of the *Labeobarbus intermedius* complex (Pisces, Cyprinidae) from Ethiopia // J. Fish. Biol. V. 85. P. 228.
<https://doi.org/10.1111/jfb.12408>
- Bini G. 1940. I pesci del Lago Tana // Missione di Studio al Lago Tana. V. 3. № 2. P. 137.
- Boulenger G.A. 1902. Descriptions of new fishes from the collection made by Mr. E. Degen in Abyssinia // Ann. Mag. Nat. Hist. Ser. 7. V. 60. P. 421.
- Brunelli G. 1940. Le mutazioni del genere *Barbus* del lago Tana // Missione di Studio al Lago Tana. V. 3. № 2. P. 207.
- De Graaf M. 2003. Lake Tana's piscivorous *Barbus* (Cyprinidae, Ethiopia): Ecology Evolution, Exploitation. Doctoral thesis, Experimental Zoology Group, Wageningen University, P.O. Box 338, 6700 AH Wageningen, The Netherlands.
- De Graaf M., Machiels M., Wudneh T., Sibbing F.A. 2004. Declining stocks of Lake Tana's endemic *Barbus* species flock (Pisces, Cyprinidae): natural variation or human impact? // Biol. Conservation. V. 116. P. 277.
[https://doi.org/10.1016/S0006-3207\(03\)00198-8](https://doi.org/10.1016/S0006-3207(03)00198-8)
- Dejen E., Anteneh W., Vijverberg J. 2017. The decline of The Lake Tana (Ethiopia) fisheries: Causes and possible solutions // Land Degrad. Dev. V. 28, P. 1842.
<https://doi.org/10.1002/ldr.2730>
- Kondrashov A.S., Mina M.V. 1986. Sympatric speciation: when is it possible? // Biological J. Linnean Society. V. 27. № 3. P. 201.
- Levin B.A., Casal-López M., Simonov E. et al. 2019. Adaptive radiation of barbids of the genus *Labeobarbus* (Cyprinidae) in the East African river // Freshwater Biol. V. 64. Iss. 10. P. 1721.
<https://doi.org/10.1111/fwb.13364>
- Levin B.A., Simonov E., Dgebuadze Yu. Yu. et al. 2020. In the rivers: Multiple adaptive radiations of cyprinid fishes (*Labeobarbus*) in Ethiopian Highlands // Scientific Reports. 10:7192 P. 1.
<https://doi.org/10.1038/s41598-020-64350-4>
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu. Yu. 1993. Allometrie et divergence entre les barbeaux du lac Tana (Ethiopie) // Cahiers d'Ethologie. V. 13. P. 219.
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu. Yu. 1996. Lake Tana large barbids: phenetics, growth and diversification // J. Fish Biol. V. 48. P. 383.
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Golubtsov A.S., Dgebuadze Yu. Yu. 1998. '*Barbus*' intermedius species flock in Lake Tana (Ethiopia). II. Morphological diversity of "large barbids" from Lake Tana and neighbouring areas: homoplasies or synapomorphies? // Ital. J. Zool. V. 65. Suppl. P. 9.
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Golani D. 2001. Consequences and modes of morphological diversification of East African and Eurasian barbids (genera *Barbus*, *Variacorhinus* and *Capoeta*) with particular reference to *Barbus intermedius* complex // Environ. Biol. Fish. V. 61. P. 241.
- Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A. 2000. The large barbids (*Barbus* spp., Cyprinidae, Teleostei) of Lake Tana (Ethiopia), with a description of a new species, *Barbus osseensis* // Netherl. J. Zool. V. 50. P. 179.
- Nagelkerke L.A.J., Rossberg A.G. 2014. Trophic niche-space imaging, using resource and consumer traits // Theoretical Ecology. V. 7. № 4. P.423.
<https://doi.org/10.1007/s12080-014-0229-5>
- Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A., Osse J.W.M. 1995. Morphological Divergence during Growth in the Large Barbids (*Barbus* spp.) of Lake Tana, Ethiopia // Neth. J. Zool. V. 45. P. 431.
- Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A., Van den Boogaart J.G.M. et al. 1994. The barbids (*Barbus* spp.) of Lake Tana: a forgotten species flock? // Environ. Biol. Fish. V. 39. P. 1.
- Rüppell E. 1836. Neuer Nachtrag von Beschreibungen und Abbildungen neuer Fische im Nil entdeckt // Abhandlungen aus dem Gebiete der beschreibenden Naturgeschichte. Bd 2. № 1. Frankfurt am Main: Mus. Senckenberg. P. 1.
- Rohlf F.J. 1998. NTSYS-pc: numerical taxonomy and multivariate analysis system. Version 2.02. New York: Exeter Software Press.
- Sibbing F.A., Nagelkerke L.A.J. 2001. Resource partitioning by Lake Tana barbids predicted from fish morphometrics and prey characteristics // Reviews in fish Biology and Fisheries. V. 10(4). P. 393.
- Sibbing F.A., Nagelkerke L.A.J., Stet R.J.M., Osse J.W.M. 1998. Speciation of endemic Lake Tana barbids (Cyprinidae, Ethiopia) driven by trophic resource partitioning; a molecular and ecomorphological approach // Aquat. Ecol. V. 32. P. 217.

Large African Barbs of the *Barbus intermedius* Complex: Pattern of Phenetic Radiation of Individuals of the Generalized form in Lake Tana (Ethiopia)

A. N. Mironovsky^{1, 2, *}

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

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

*e-mail: adissa@mail.ru

The structure of the phenetic diversity of generalized individuals in the polymorphic population of large african barbs living in Lake Tana was analyzed. It is shown that in the space of the considered characters, the generalized barbs are distributed unevenly, forming groups, to varying degrees separated from each other. Some of the groups differ without overlapping, the relationship of others may be defined as “dumbbell systems”. The phenetic relationship of the identified groups may be considered as evidence of the multidirectional radiation of the generalized barbs, that originates from one of the groups. The results of the study are consistent with the hypothesis that the generalized form is kin to the ancestral one, which gave rise to the diversity of the *Barbus intermedius* complex, as well as with the point of view, according to which the complex of morphotypes of the Tana large barbs was formed in the process of trophic resource partitioning in the lake.

Keywords: generalized form of the *Barbus* (= *Labeobarbus*) *intermedius* complex, diversification, dumbbell structures, sympatric speciation, Lake Tana, Ethiopia