

УДК 597.551.2.591.471.4.575.8

ВЕКТОР РАЗДЕЛЕНИЯ ПИЩЕВЫХ РЕСУРСОВ В ИЗМЕНЧИВОСТИ ОСОБЕЙ ГЕНЕРАЛИЗОВАННОЙ ФОРМЫ КРУПНЫХ АФРИКАНСКИХ УСАЧЕЙ КОМПЛЕКСА *BARBUS* (= *LABEOBARBUS*) *INTERMEDIUS* В ОЗЁРАХ ТАНА, ЛАНГАНО И АВАСА, ЭФИОПИЯ

© 2021 г. А. Н. Мироновский^{1, 2, *}

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

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

*E-mail: adissa@mail.ru

Поступила в редакцию 11.06.2020 г.

После доработки 17.11.2020 г.

Принята к публикации 26.11.2020 г.

Анализ диверсификации усачей генерализованной формы комплекса *Barbus* (= *Labeobarbus*) *intermedius* в мономорфных популяциях озёр Лангано и Аваса и в полиморфной популяции озера Тана позволяет выявить параметры изменчивости, направленной на разделение пищевых ресурсов. Большое сходство выявленных параметров в трёх изучаемых водоемах показывает, что в мономорфных популяциях структура изменчивости, направленной на разделение пищевых ресурсов, практически совпадает с таковой в полиморфной популяции. Вводится понятие “вектора разделения пищевых ресурсов”. В полиморфной популяции этот вектор вносит основной вклад в диверсификацию особей, в мономорфных популяциях его значение второстепенно. Сделан вывод о том, что разный эволюционный потенциал полиморфной и мономорфных популяций определяется удельным весом диверсификации, обусловленной вектором разделения пищевых ресурсов. Предлагаемый подход полагается перспективным в анализе изменчивости особей не только изучаемой, но и других систематических групп.

Ключевые слова: крупные африканские усачи, комплекс *Barbus* (= *Labeobarbus*) *intermedius*, генерализованная форма, векторы изменчивости, симпатрическое формообразование.

DOI: 10.31857/S0042875221040135

В системе фенетического разнообразия крупных африканских усачей комплекса *Barbus intermedius* (sensu Banister, 1973) генерализованными именуются особи без выраженных признаков специализации питания (Nagelkerke et al., 1994; Mina et al., 1996a, 1996b; Лёвин, 2003; Голубцов, 2010; Levin et al., 2019). Такие особи есть в каждом водоёме, где обитают представители комплекса, тогда как практически все формы, специализированные в отношении питания, известны лишь из тех локальностей, где они были описаны. Незменность присутствия в любой популяции ареала даёт основания рассматривать генерализованных особей как близких (или тождественных) особям предковой формы, в процессе своей диверсификации давшей начало всему многообразию комплекса *B. intermedius*. В пользу гипотезы о такой близости свидетельствуют результаты многочисленных исследований (Nagelkerke et al., 1994; Mina et al., 1996a, 1996b; Sibbing et al., 1998; Sibbing, Nagelkerke, 2000; Levin et al., 2019), в частности, анализ изменчивости морфологических призна-

ков генерализованных особей разных популяций в сравнении с изменчивостью особей специализированных морфотипов и аллопатрических видов усачей (Мироновский, 2020). Как оказалось, векторы диверсификации генерализованной формы, обитающей в оз. Тана, весьма сходны как с одноранговыми векторами симпатричных ей танских морфотипов, так и с соответствующими векторами аллопатрических видов крупных африканских усачей. Высокая степень этого сходства даёт основания полагать, что диверсификация особей генерализованной формы из оз. Тана, диверсификация танских морфотипов и диверсификация аллопатрических видов – это последовательные этапы одного процесса, и диверсификация морфотипов и видов идёт в направлениях, заданных диверсификацией особей генерализованной формы. Это, очевидно, является веским свидетельством в пользу гипотезы о близости генерализованной формы к предковой. Вместе с тем сравнение пар одноранговых векторов диверсификации мономорфных популяций генерали-

зованных особей озёр Лангано и Аваса выявило их сходство между собой и существенные отличия от соответствующих векторов генерализованных особей в оз. Тана. Это даёт основания полагать, что в разных локальностях диверсификация усачей генерализованной формы может идти по-разному.

Цель настоящего исследования — поиск ответа на вопрос: в чём заключается та разница диверсификации генерализованных особей в полиморфной популяции оз. Тана и в мономорфных популяциях озёр Аваса и Лангано, которая обуславливает различия их эволюционного потенциала?

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материал для исследования собран в трёх озёрах Эфиопии: Тана в 1992–2010 гг., Аваса в 1997–2016 гг. и Лангано в 2007–2011 гг. (рис. 1). Рыб отлавливали жаберными и накидными сетями, брали из уловов местных рыбаков. В оз. Тана обитает полиморфная популяция крупных африканских усачей; генерализованная форма (далее GF¹) этой популяции описана как морфотип *intermedius*² (Nagelkerke et al., 1994; Мина и др., 2016). В сравнении с разнообразием форм усачей в оз. Тана популяции озёр Аваса и Лангано можно рассматривать как практически мономорфные. Слабо выраженный полиморфизм по пропорциям черепа, обнаруженный у особей этих озёр, даёт основания предполагать лишь едва намечившуюся дивергенцию на две формы — эврифагов и ихтиофагов — и не сопряжён с различиями по внешним признакам (Мина и др., 2016). Численность выборки GF оз. Тана составила 119 особей стандартной длиной (*SL*) 17.0–28.7 см, оз. Аваса — 49 экз. *SL* 17.9–28.3 см, Лангано — 73 экз. *SL* 12.4–34.7 см.

У каждой особи сделано по 14 промеров черепа (рис. 2). Как показало изучение изменчивости крупных африканских усачей, данный набор признаков, обладая высокой разрешающей способностью и хорошей воспроизводимостью результатов измерений как одним, так и разными операторами, позволяет достаточно уверенно оценивать фенетические отношения большинства морфотипов (Mina et al., 1993, 1996a, 1996b, 1998; Мироновский, 2006).

Статистическая обработка данных выполнена средствами пакетов NTSYS 2.02k (Rohlf, 1998) и

Статистика 6. В расчётах использованы индексы — отношения абсолютных значений промеров к базальной длине черепа (*BL*). Далее при упоминании того или иного признака имеется в виду его индекс, а не сам промер. Значения индексов преобразовывали в натуральные логарифмы для нормализации распределений.

В анализе главных компонент (АГК) собственные векторы считали по корреляционной матрице; длину вектора принимали равной 1. В отличие от работ, в которых АГК используется для уменьшения числа переменных с последующим анализом распределения точек-объектов в двух- или трёхмерном пространстве первых ГК, настоящее исследование основано на анализе сходства и различия собственных векторов (СВ) корреляционных матриц, характеризующих главные направления дисперсии объектов рассматриваемых множеств (Андреев, Решетников, 1978; Андреев, 1980; Дгебуадзе и др., 2008; Мироновский, 2020). Главные направления дисперсии рассматриваются как основные направления изменчивости (диверсификации, дивергенции) усачей в изучаемых водоёмах. Для оценки сходства нагрузок признаков на собственные векторы использовали коэффициент ранговой корреляции Спирмена (r_s), достоверность r_s оценивали средствами пакета Статистика 6. Как показано в предыдущем исследовании (Мироновский, 2020), упорядоченная конструктивная изменчивость (сигнал), обуславливающая дивергенцию морфотипов и видов крупных африканских усачей, сосредоточена в двух первых собственных векторах — СВ1 и СВ2; далее (в СВ3, СВ4, СВ5 ...) преобладает шум, т. е. изменчивость стохастическая, случайная (Kaiser, 1960). Исходя из этого, анализ в настоящем исследовании ограничен СВ1 и СВ2.

РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

Чтобы сравнить дисперсию особей в изучаемых совокупностях, отложим на осях системы прямоугольных координат факторные нагрузки рассматриваемых переменных на СВ сравниваемых совокупностей. В гипотетическом случае, когда направления изменчивости в паре сопоставляемых совокупностей абсолютно одинаковы (т.е. диверсификационные процессы полностью совпадают), точки, соответствующие нагрузкам признаков, лягут на прямую, расположенную под углом 45° к осям координат, корреляция между значениями нагрузок будет равна 1. Точки на таком графике тем дальше расположены от начала координат, чем большую нагрузку в данном направлении изменчивости имеет данный признак. У начала координат окажутся точки, соответствующие переменным с наименьшими нагрузками в данном направлении изменчивости. Графики, отражающие результаты од-

¹ GF — от англ. “generalized form” — генерализованная форма.

² Латинское “intermedius”, как и определение “генерализованная”, указывает на обобщённость облика особей GF — промежуточного, или усреднённого, между другими танскими морфотипами. В качестве основного диагностического признака морфотипа *intermedius* Нагелькерке с соавторами (Nagelkerke et al., 1994. P. 3) указывают: “No extreme characters”, т.е., отсутствие экстремальных признаков, под экстремальными понимая диагностические признаки специализированных морфотипов озера.

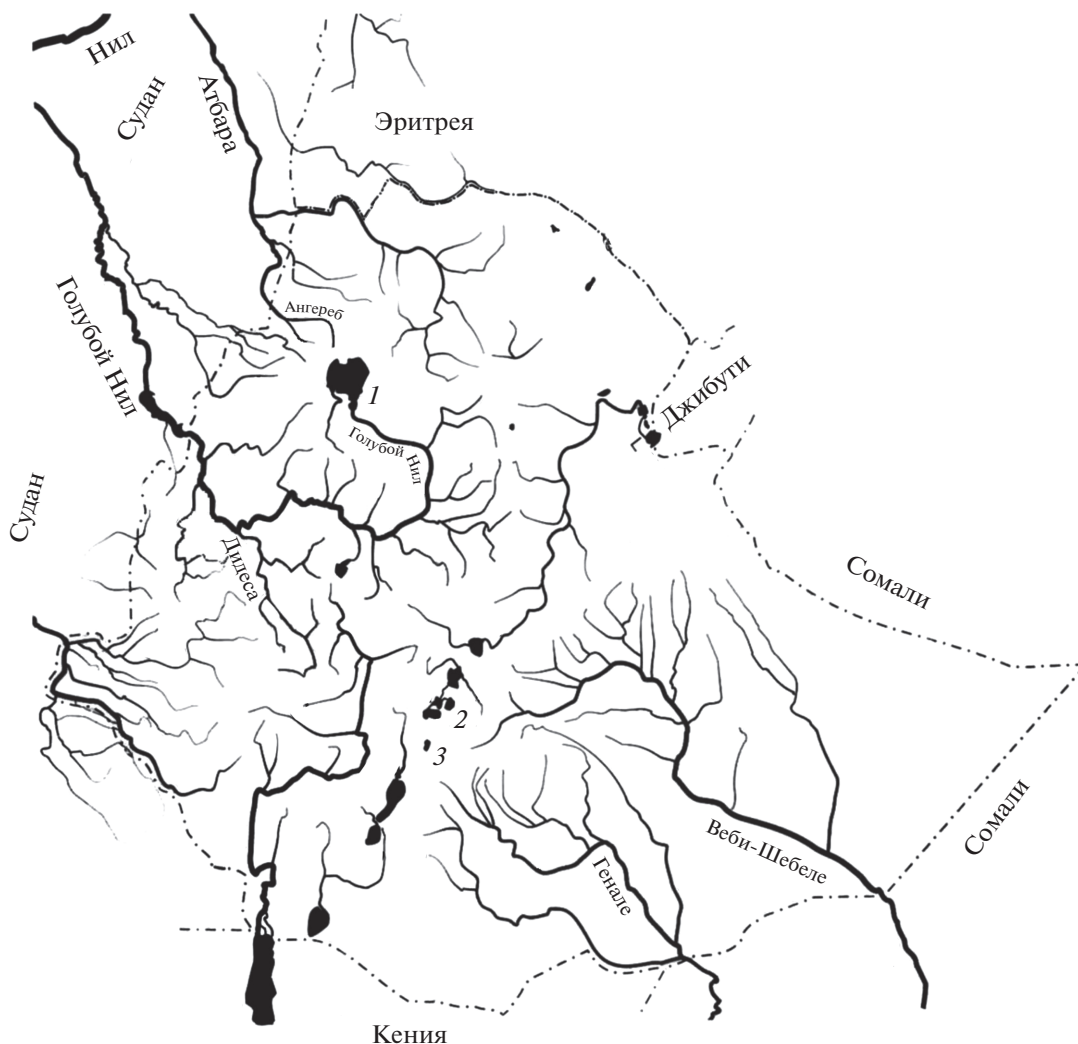


Рис. 1. Карта-схема района исследований. Озёра: 1 – Тана, 2 – Лангано, 3 – Аваса.

норангового сравнения двух первых СВ дисперсии особей в каждой из трёх анализируемых совокупностей усачей (таблица) приведены на рис. 3.

В распределении нагрузок признаков на СВ1 общим для мономорфных популяций озёр Аваса и Лангано является знаковая (“–” и “+”) оппозиция HS_1 и 12 других параметров: нагрузки HS_1 , почти совпадая по величине в обеих выборках, расположены в третьей четверти координатной плоскости, нагрузки других 12 параметров – в первой (рис. 3а). В популяции оз. Тана противостояния “ HS_1 против всех” нет, но есть другая оппозиция знаков: нагрузки параметров морфологии челюстей (*De*, *Pmx* и *Mx*) и одного из параметров жаберной крышки (*Iop*) расположены в третьей четверти координатной плоскости (“–”), а нагрузки других девяти признаков – в первой (“+”) (рис. 3б, 3в). Два параметра жаберной

крышки (*Por* и *Op*) находятся у начала координат, из чего следует, что их вес в дисперсии по СВ1 сравнительно невелик и основной вклад в изменчивость в этом направлении в популяции оз. Тана вносит противостояние групп *De*, *Pmx*, *Mx*, *Iop* (“–”) и B_1 – B_4 , HS_1 , HS_2 , Hm (“+”). Разница оппозиций знаков и состава противостоящих групп делает распределение нагрузок параметров на СВ1 в полиморфной и мономорфных популяциях несходным, а значимость корреляции между ними свидетельствует о закономерности этого несходства.

О сходстве дисперсии генерализованных усачей в популяциях озёр Аваса и Лангано по СВ2 свидетельствует высокая статистически значимая корреляция между соответствующими СВ2 (рис. 3г). Первое, что обращает на себя внимание при анализе соответствующих распределений, это отчётливое противостояние двух групп признаков, раз-

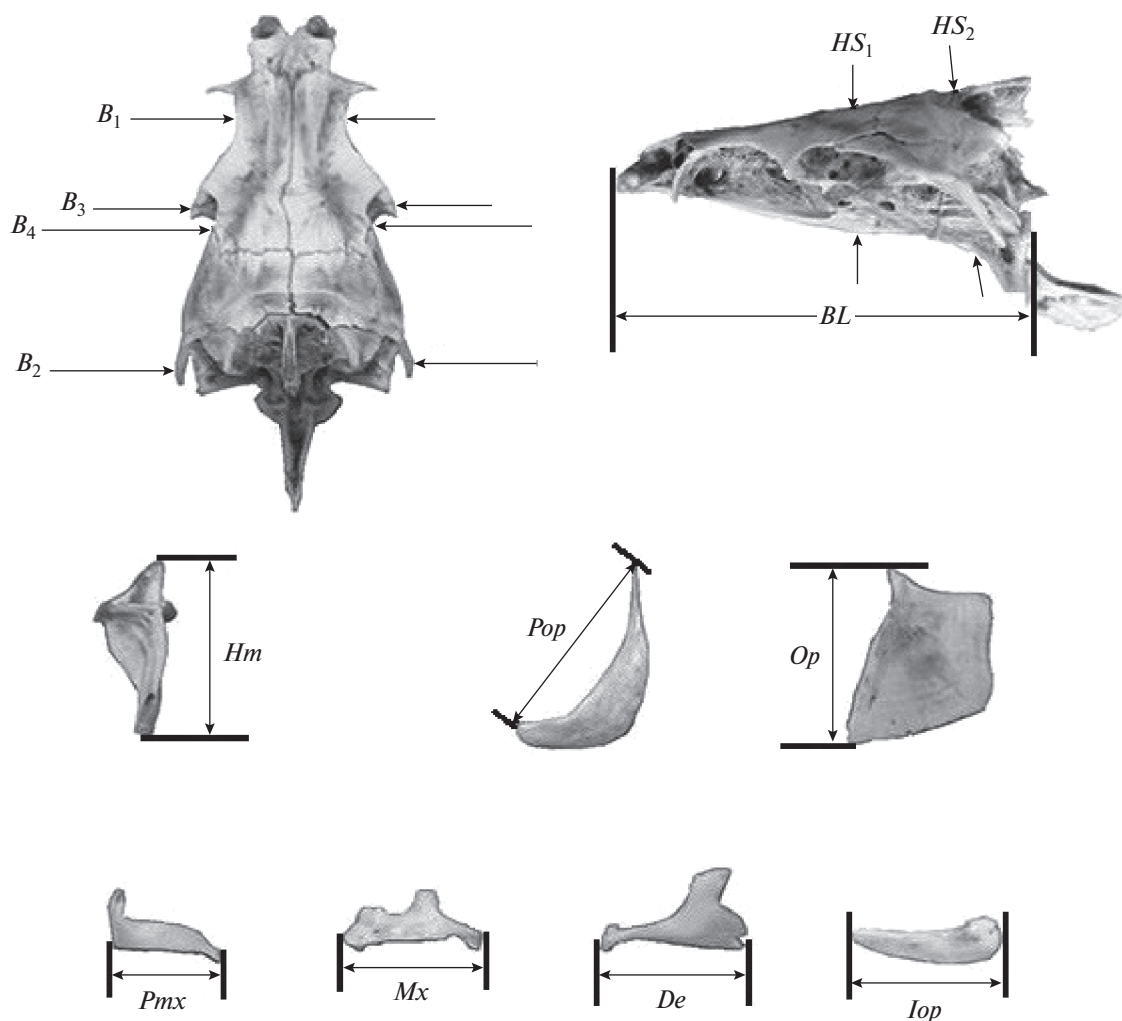


Рис. 2. Схема промеров черепа рыб комплекса *Barbus intermedius*: *BL* – базальная длина черепа; *B₁*, *B₂*, *B₃* – расстояние между внешними краями соответственно frontalia, pterotica и sphenotica; *B₄* – ширина черепа на уровне соединения frontale и pteroticum, *HS₁* и *HS₂* – высота черепа на уровне соответственно изгиба parasphenoideum и заднего края parasphenoideum, *Hm* – высота hyomandibulare, *Pop* – длина праеоперкулум, *Op* – высота передней части оперкулум; *Pmx*, *Mx*, *De* и *Iop* – длина соответственно праемаксилларе, максилларе, dentале и интероперкулум.

ных по знаку, но примерно одинаковых по абсолютной величине нагрузок на вектор. Первая группа – это *De*, *Pmx*, *Mx* и *Iop* (“–”), вторая – *B₁*–*B₄*, *HS₁*, *HS₂* и *Hm* (“+”). Высокие значения нагрузок свидетельствуют о том, что основной вклад в дисперсию особей, определяемую СВ2, вносят именно эти противостоящие одна другой группы. Два признака жаберной крышки (*Pop* и *Op*) ни в одну из групп явно не входят, они расположены у начала координат, их нагрузки на векторы близки к 0, т. е. их вклад в дисперсию объектов изучаемых совокупностей в данном направлении изменчивости сравнительно невелик.

Как видим, распределение нагрузок признаков на СВ2 в мономорфных популяциях (рис. 3г) отчётливо напоминает распределение нагрузок признаков на СВ1 в полиморфной популяции

оз. Тана (рис. 3б, 3в). Тогда как в распределении нагрузок признаков на СВ2 в выборке из оз. Тана (рис. 3д, 3е) мы видим оппозицию *HS₁* и 12 других параметров, наблюдавшуюся ранее (рис. 3а). В силу этого анализ данных рис. 3 даёт очевидные основания полагать, что направление диверсификации особей, которое в мономорфных популяциях соответствует СВ1 корреляционной матрицы (рис. 3а), в популяции полиморфной соответствует СВ2 (рис. 3д, 3е). И наоборот: направление диверсификации особей, соответствующее СВ1 корреляционной матрицы в полиморфной популяции (рис. 3б, 3в), соответствует СВ2 в популяциях мономорфных (рис. 3г).

Более наглядно это предположение иллюстрирует рис. 4, где отношения мономорфных и полиморфной популяций анализируются путём срав-

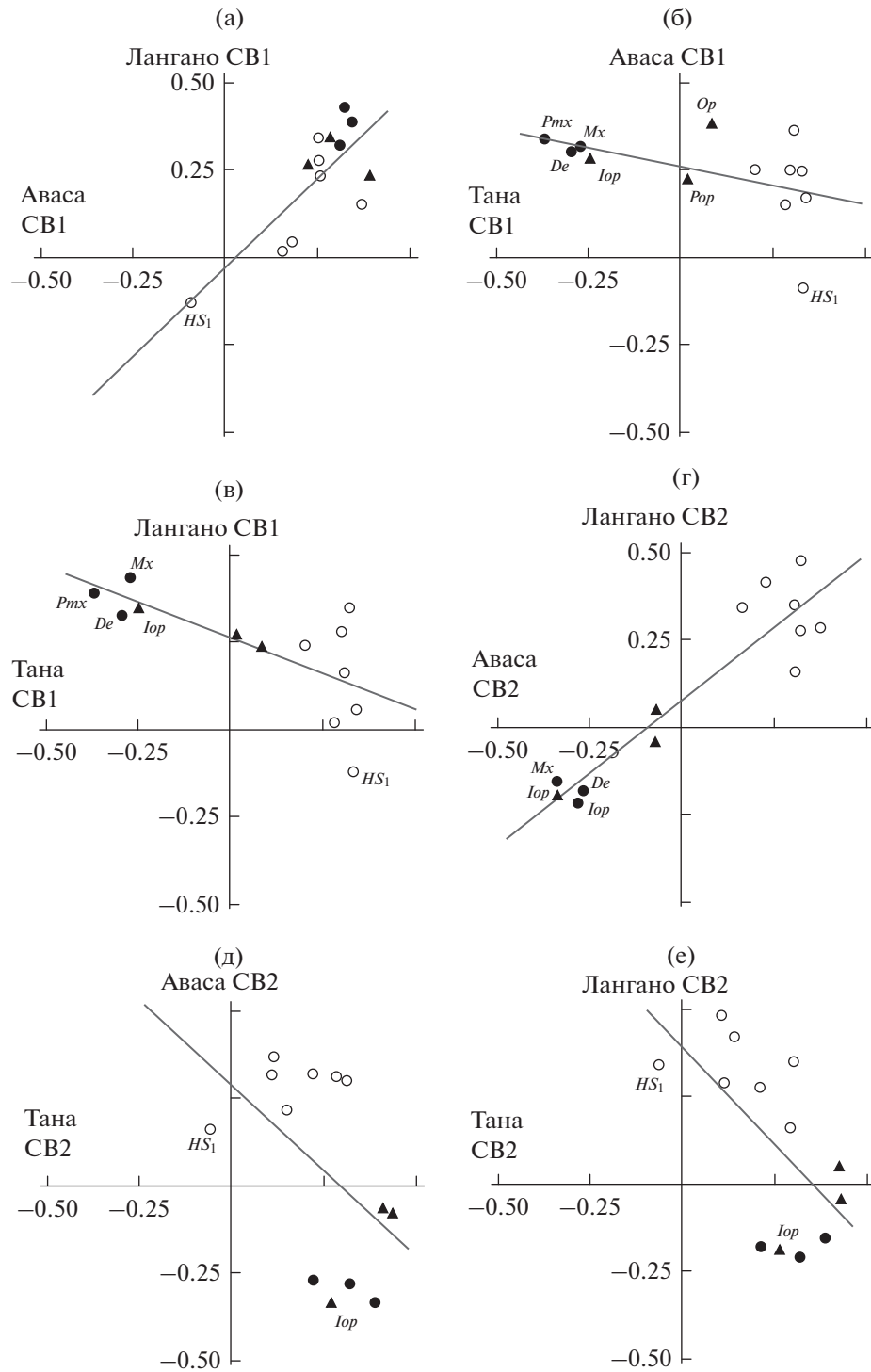


Рис. 3. Сравнение одноранговых собственных векторов – СВ1 (а–в) и СВ2 (г–е) – дисперсии особей генерализованной формы (GF) комплекса *Barbus intermedius* из озёр Тана, Аваса и Лангано: а – Аваса–Лангано, $r_s = 0.472$, $p = 0.103$; б – Тана–Аваса, $r_s = -0.566$, $p = 0.043$; в – Тана–Лангано, $r_s = -0.664$, $p = 0.013$; г – Аваса–Лангано, $r_s = 0.758$, $p = 0.003$; д – Тана–Аваса, $r_s = -0.505$, $p = 0.078$; е – Тана–Лангано, $r_s = -0.566$, $p = 0.044$. Нагрузки параметров: (●) – челюстной дуги: *Pmx*, *Mx*, *De*; (▲) – жаберной крышки: *Pop*, *Op*, *Iop*; (○) – нейрокраниума: B_1 – B_4 , HS_1 , HS_2 и *Hm*. (Чтобы не загромождать рисунки, параметры обозначены символами и надписями только в той мере, в какой это необходимо для понимания изложения.)

Собственные векторы (СВ1, СВ2): собственные значения и нагрузки рассматриваемых признаков в популяциях генерализованных усачей комплекса *Barbus intermedius* озёр Тана, Аваса и Лангано

Признак	Тана		Аваса		Лангано	
	СВ1	СВ2	СВ1	СВ2	СВ1	СВ2
B_3	0.300	0.113	0.255	0.377	0.282	0.292
B_2	0.203	0.292	0.257	0.308	0.240	0.163
B_1	0.320	0.213	0.250	0.323	0.349	0.280
B_4	0.309	0.144	0.369	0.224	0.160	0.422
HS_1	0.332	-0.063	-0.094	0.167	-0.126	0.347
HS_2	0.340	0.107	0.179	0.321	0.049	0.495
Hm	0.283	0.306	0.153	0.305	0.004	0.354
Pmx	-0.369	0.317	0.344	-0.276	0.392	-0.211
Pop	0.011	0.422	0.231	-0.068	0.266	0.055
Op	0.086	0.429	0.390	-0.071	0.237	-0.042
Iop	-0.246	0.264	0.288	-0.335	0.345	-0.188
Mx	-0.271	0.385	0.322	-0.338	0.437	-0.155
De	-0.296	0.213	0.308	-0.270	0.326	-0.178
Собственные значения	3.700	2.580	4.490	2.370	4.150	2.160
Объяснённая дисперсия %	28.5	19.9	34.5	18.3	31.9	16.6

Примечание. B_1, B_2, 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 изгиба parasphenoideum и заднего края parasphenoideum, Hm – высота hyomandibulare; Pmx, Pop – длина праемахилляре и праеорперкулум, Op – высота передней части орперкулум; Iop, Mx, De – длина соответственно интерорперкулум, махилляре и dentale.

нения векторов не одного, а разных рангов. В сравнении СВ1 полиморфной популяции оз. Тана с СВ2 каждой из мономорфных популяций (рис. 4а, 4б) нагрузки признаков весьма сходны как между собой, так и с нагрузками признаков в сравнении СВ2 двух мономорфных популяций (рис. 3г). Корреляция между СВ в трёх означенных сравнениях высокая и статистически значимая, что подтверждает закономерность их сходства. Сходны и графики, отражающие распределения нагрузок в сравнении СВ2 полиморфной популяции с СВ1 мономорфных популяций (рис. 4в, 4г), а также с графиком распределения нагрузок в сравнении СВ1 мономорфных популяций между собой (рис. 3а). В этих трёх сравнениях корреляция между СВ статистически не значима, что не позволяет рассматривать подобие векторов как достоверную закономерность. Вместе с тем разительное сходство паттернов распределения в трёх означенных сопоставлениях едва ли можно рассматривать как дело слепого случая. На каждом из трёх графиков (рис. 3а, 4в, 4г) признаки распределены только в первой и в третьей координатных плоскостях, в первой четверти координат сосредоточены 12 из 13 рассматриваемых параметров, в третьей четверти мы неизменно видим символ HS_1 (высота осевого черепа на уровне изгиба parasphenoideum). Очевидно, разделение 13 признаков в соотношении 12 : 1 так, чтобы в

трёх независимых наблюдениях (в популяциях трёх озёр) параметром, противостоящим прочим по знаку нагрузки на вектор, оказывался один и тот же параметр HS_1 , свидетельствует если не о закономерности, то об отчётливо выраженной тенденции, безусловно заслуживающей внимания и дальнейшего изучения.

Структура распределений признаков на рис. 3г, 4а и 4б почти совпадает со структурой корреляционных плеед, выявленных при оценке корреляций этих же 13 признаков в процессе диверсификации усачей комплекса *B. intermedius* (Мироновский, 2020). По краям распределений разнесены группа из De, Pmx, Mx, Iop и группа из B_1-B_4, HS_1, HS_2, Hm ; по абсолютной величине нагрузки признаков двух данных групп на векторы примерно равны. Почти на равном расстоянии от этих групп у начала координат расположена пара Pop и Op . Подобно этому, на дендрограммах корреляций, выявивших плееды, один кластер составили De, Pmx, Mx и Iop , второй – B_1-B_4, HS_1, HS_2, Hm (Мироновский, 2020). Признаки Pop и Op , формально входя в кластер с B_1-B_4, HS_1, HS_2, Hm , занимают в нём крайнее положение, а анализ матриц корреляций, по которым стоились дендрограммы, показывает, что эта пара признаков примерно равноудалена от обеих групп и попадание в один из кластеров определили вторые знаки

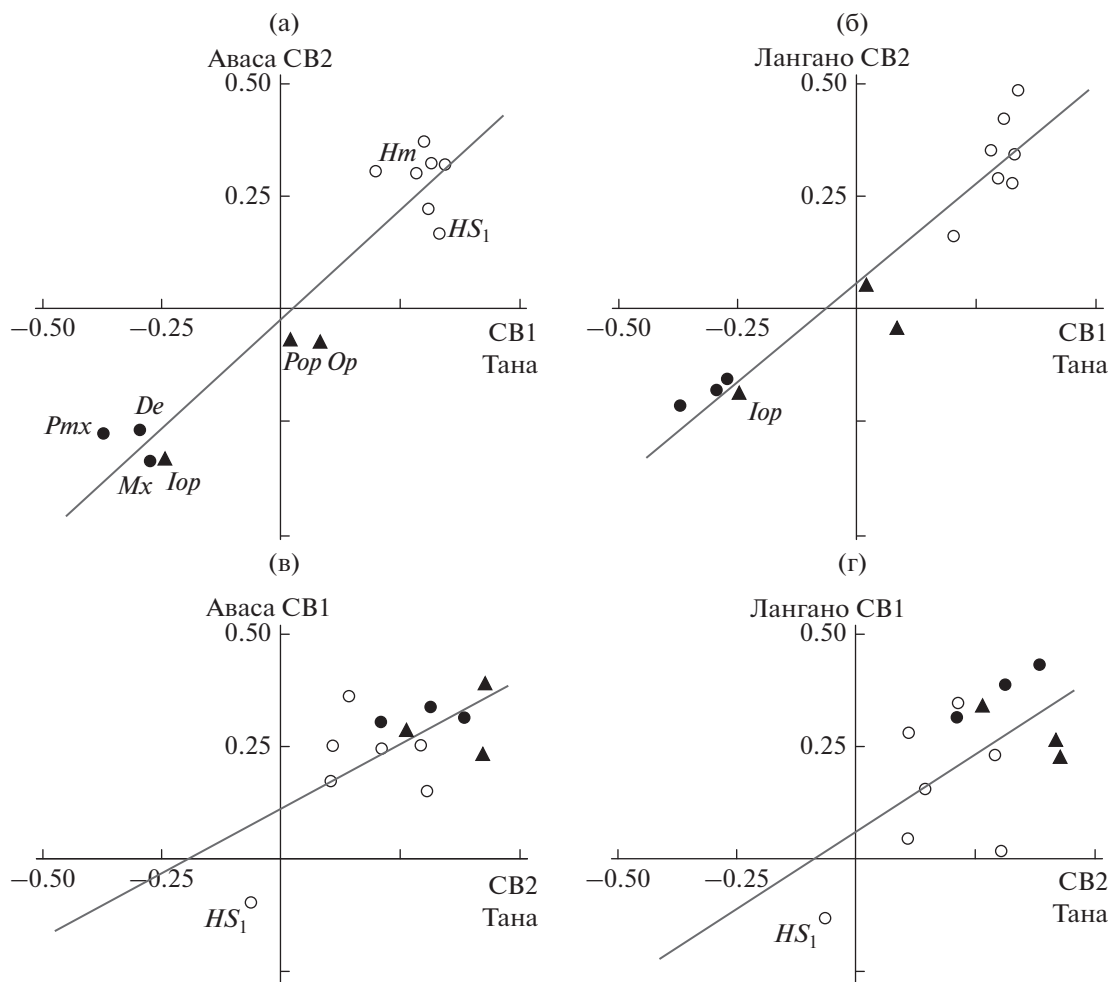


Рис. 4. Сравнение разноранговых собственных векторов (CB1–CB2) дисперсии особей GF комплекса *Barbus intermedius*: а – оз. Тана CB1–оз. Аваса CB2, $r_s = 0.786$, $p = 0.001$; б – оз. Тана CB1–оз. Лангано CB2, $r_s = 0.907$, $p = 0.001$; в – оз. Тана CB2–оз. Аваса CB1, $r_s = 0.428$, $p = 0.143$; г – оз. Тана CB2–оз. Лангано CB1, $r_s = 0.379$, $p = 0.201$; обозначения см. на рис. 3.

после запятой. Сделан вывод о том, что оппозиция выявленных плеяд, выражающаяся в значимой отрицательной корреляции между ними, присуща диверсификации особей в процессе разделения пищевых ресурсов (Мироновский, 2020). Аналогичная оппозиция по знаку нагрузок на СВ (“+” или “–”), высокое сходство паттерна распределений и тесные статистически значимые корреляции на рис. 3г, 4а и 4б позволяют рассматривать сопоставляемые СВ как разные реализации вектора разделения пищевых ресурсов в разных популяциях генерализованных особей. Именно разные реализации одного и того же вектора, общего для особей трёх изучаемых популяций, а не разные векторы в полиморфной и в монотипных популяциях. В пользу такого предположения свидетельствует и то, что при сравнении СВ полиморфной и монотипных популяций

(рис. 4а, 4б) r_s выше, чем при сравнении СВ монотипных популяций между собой (рис. 3г).

Подобие СВ разного ранга, выявленное в настоящем исследовании, позволяет развить одно из положений предыдущего исследования изменчивости изучаемой группы рыб (Мироновский, 2020). Результаты однорангового сравнения СВ1 и СВ2 трактовались тогда как свидетельство существования четырёх главных векторов диверсификации крупных африканских усачей. Как представлялось, два из них определяют диверсификацию генерализованных усачей в оз. Тана. Другие два – диверсификацию усачей монотипных популяций в озёрах Аваса и Лангано. Результаты настоящего исследования дают основания полагать, что главных направлений изменчивости не четыре, а два. Первое определяет отчётливо выраженная оппозиция двух групп признаков; основа одной из групп – это параметры

челюстной дуги (рис. 3г, 4а, 4б). Это предполагает прямую связь диверсификации с разделением пищевых ресурсов (далее это направление изменчивости будет обозначено как **рпр**-вектор, т.е. вектор **разделения пищевых ресурсов**). Значение оппозиции “ HS_1 против 12 прочих признаков” неочевидно, неочевидны и факторы, определяющие второе направление изменчивости (поэтому далее второй вектор диверсификации будем именовать x -вектором). Обратившись к рис. 3а, 4в и 4г, можно убедиться, что нагрузки параметров челюстной дуги высоки и здесь, давая основания полагать фактор питания весомым и во втором направлении изменчивости, хотя здесь этот фактор явно не единственный и, видимо, не главный.

В случае двух (а не четырёх) главных векторов изменчивости разница диверсификации генерализованных усачей разных совокупностей определяется тем, какой из них в данной совокупности соответствует СВ1, а какой – СВ2. В популяции оз. Тана позицию СВ1 занимает рпр-вектор (рис. 4а, 4б), тогда как позиция СВ2 – это позиция x -вектора (рис. 4в, 4г). В популяциях озёр Лангано и Аваса наоборот: позицию СВ1 занимает x -вектор (рис. 3а, 4в, 4г), а СВ2 – это позиция рпр-вектора (рис. 3г, 4а, 4б). Таким образом собственный вектор любого из двух рассматриваемых рангов (СВ1 и СВ2) в одних случаях может соответствовать диверсификации, направленной на разделение пищевых ресурсов (рпр-вектор), в других случаях – диверсификации под влиянием x -вектора неясной на данном этапе исследований направленности. Обратившись к таблице, можно убедиться, что в оз. Тана, где рпр-вектор занимает позицию СВ1, на его долю приходится 28.5% общей дисперсии, в озёрах Аваса и Лангано, где позиция рпр-вектора – это СВ2, доля определяемой им изменчивости равна соответственно 18.3 и 16.6%. Как показывает настоящее исследование, именно эта разница долей изменчивости, направленной на разделение пищевых ресурсов, видимо, и определяет разницу интенсивности трофической радиации генерализованных особей в этих водоёмах.

Интересно, что на рисунках, где сравниваются векторы одной и той же пары популяций – Лангано и Аваса (рис. 3а, 3г), Тана и Аваса (рис. 4а, 4в), Тана и Лангано (рис. 4б, 4г), корреляции между парами рпр-векторов (рис. 3г, 4а, 4б) высокие и статистически значимые, тогда как корреляции между парами x -векторов (рис. 3а, 4в, 4г) не достоверны. Из этого следует, что в межпопуляционных сравнениях сходство диверсификации особей в процессе разделения пищевых ресурсов больше, чем сходство их диверсификации по сумме факторов неочевидной направленности (или наоборот: межпопуляционные различия в диверсификации в процессе разделения пищевых ресурсов ниже межпопуляционных различий ди-

версификации по факторам неочевидной направленности). Другими словами, диверсификация особей в отношении разделения пищевых ресурсов в полиморфной и в мономорфных популяциях генерализованных усачей идёт сходным образом и эволюционный потенциал популяции определяется рангом (СВ1 или СВ2) рпр-вектора, определяющего этот процесс, т.е. долей изменчивости, направленной на разделение пищевых ресурсов. В пользу предположения о том, что сходство диверсификации особей в процессе разделения пищевых ресурсов не зависит от типа сравниваемых популяций, свидетельствует и то, что на рис. 4а и 4б, где сравниваются рпр-векторы мономорфных и полиморфной популяций, корреляции выше, чем на рис. 3г, где между собой сравниваются рпр-векторы двух мономорфных популяций.

В заключение отметим, что результаты настоящего исследования хорошо соответствуют представлениям Блэкета (1968) о предпочтительных направлениях и биологически значимых векторах изменчивости.

ВЫВОДЫ

1. Упорядоченная конструктивная изменчивость генерализованных усачей комплекса *B. intermedius* определяется двумя векторами, общими для мономорфных популяций озёр Аваса и Лангано и полиморфной популяции оз. Тана.
2. Один из выявленных векторов соответствует диверсификации особей в процессе разделения пищевых ресурсов.
3. Роль второго вектора изменчивости не очевидна и требует дальнейшего изучения.
4. В диверсификацию генерализованных особей в оз. Тана основной вклад вносит вектор разделения пищевых ресурсов.
5. В диверсификации генерализованных особей в популяциях озёр Лангано и Аваса вклад вектора разделения пищевых ресурсов второстепенен.
6. Интенсивность формообразования, т.е. эволюционный потенциал популяций трёх изучаемых озёр, определяется той долей изменчивости, какую вектор разделения пищевых ресурсов вносит в общую изменчивость генерализованных особей в каждом исследованном водоёме.

БЛАГОДАРНОСТИ

Автор искренне благодарен участникам Совместной российско-эфиопской биологической экспедиции (СРЭБЭ/JERBE), принимавшим участие в сборе материала: М.В. Мине, Ю.Ю. Дгебуадзе, А.С. Голубцову и А.А. Даркову. Искренняя благодарность М.В. Мине (ИБР РАН), нашему времени ознакомиться с первым вариантом рукописи и сделать ряд ценных заме-

чаний, а также неизвестным рецензентам за доброжелательную и весьма конструктивную критику.

ФИНАНСИРОВАНИЕ РАБОТЫ

Исследование выполнено в рамках государственных заданий ИПЭЭ РАН (№ 0109-2018-0076 АААА-А18-118042490059-5) и ИБВВ РАН (№ 121051100104-6). Материал собран на средства Долгосрочного международного проекта РАН “Совместная российско-эфиопская биологическая экспедиция”.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Андреев В.Л., Решетников Ю.С. 1978. Анализ фенотипической изменчивости географически удалённых популяций одного вида // Математические методы в экологии и географии. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР. С. 98–110.
- Блэкит Р.Э. 1968. Морфометрический анализ // Теоретическая и математическая биология. М.: Мир. С. 247–273.
- Голубцов А.С. 2010. “Пучки видов” рыб в реках и озерах: симпатрическая дивергенция в фаунистически обеднённых рыбных сообществах как особый модус эволюции // Актуальные проблемы современной ихтиологии. К 100-летию Г.В. Никольского. М.: Т-во науч. изд. КМК. С. 96–123.
- 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.
- Лёвин 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., 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) // Вопр. ихтиологии. Т. 56. № 4. С. 403–409.
<https://doi.org/10.7868/S0042875216040081>
- Мироновский А.Н. 2006. Факторы, обуславливающие сопоставимость данных, полученных путем оценки пластических признаков рыб // Там же. Т. 46. № 2. С. 240–251.
- Мироновский А.Н. 2020. Крупные африканские усачи: векторы диверсификации особой генерализованной формы как основа морфологического разнообразия комплекса *Barbus intermedius* в оз. Тана, Эфиопия // Там же. Т. 60. № 3. С. 283–294.
<https://doi.org/10.31857/S0042875220030121>
- 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. P. 1–148.
- Kaiser H.F. 1960. The application of electronic computers to factor analysis // Educ. Psychol. Measmt. V. 20. № 1. P. 141–151.
- Levin B.A., Casal-López M., Simonov E. et al. 2019. Adaptive radiation of barbs of the genus *Labeobarbus* (Cyprinidae) in the East African river // Freshwater Biol. V. 64. № 10. P. 1721–1736.
<https://doi.org/10.1111/fwb.13364>
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu. 1993. Allometry et divergence entre les barbeaux du lac Tana (Ethiopie) // Cahiers d'Ethologie. V. 13. P. 219–222.
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu. 1996a. Morphometry of barbel of Lake Tana, Ethiopia: multivariate ontogenetic channels // Folia Zool. V. 45. Suppl. 1. P. 109–116.
- Mina M.V., Mironovsky A.N., Dgebuadze Yu.Yu. 1996b. Lake Tana large barbs: phenetics, growth and diversification // J. Fish Biol. V. 48. P. 383–404.
- 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 barbs” from Lake Tana and neighbouring areas: homoplasies or synapomorphies? // Ital. J. Zool. V. 65. Suppl. P. 9–14.
- 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.
- Rohlf F.J. 1998. NTSYS-pc: numerical taxonomy and multivariate analysis system. Version 2.0. N.Y.: Exeter Software, 31 p.
- Sibbing F.A., Nagelkerke L.A.J. 2000. Resource partitioning by Lake Tana barbs predicted from fish morphometrics and prey characteristics // Rev. Fish Biol. Fish. V. 10. № 4. P. 393–437.
- Sibbing F.A., Nagelkerke L.A.J., Stet R.J.M., Osse J.W.M. 1998. Speciation of endemic Lake Tana barbs (Cyprinidae, Ethiopia) driven by trophic resource partitioning; a molecular and ecomorphological approach // Aquat. Ecol. V. 32. P. 217–227.