

РОССИЯ–АФРИКА: БЕЗОПАСНОСТЬ, ТЕХНОЛОГИЧЕСКИЙ СУВЕРЕНИТЕТ И ГУМАНИТАРНЫЕ ЦЕННОСТИ

БИОРАЗНООБРАЗИЕ ВОДНЫХ ЭКОСИСТЕМ ЭФИОПИИ

© 2024 г. А.С. Голубцов^{a,*}, Б.А. Лёвин^{a,b,**}, А.Н. Неретина^{a,***},
А.А. Котов^{a,****}, М.В. Мина^{c,*****}, Ю.Ю. Дгебуадзе^{a,d,*****}

^aИнститут проблем экологии и эволюции им. А.Н. Северцова РАН, Москва, Россия

^bИнститут биологии внутренних вод им. И.Д. Папанина РАН, пос. Борок, Россия

^cИнститут биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН, Москва, Россия

^dМосковский государственный университет имени М.В. Ломоносова, Москва, Россия

*E-mail: sgolubtsov@gmail.com

**E-mail: borislyovin@mail.ru

***E-mail: neretina-anna@yandex.ru

****E-mail: alexey-a-kotov@yandex.ru

*****E-mail: mvmina@bk.ru

*****E-mail: yudgeb@yandex.ru

Поступила в редакцию 15.05.2024 г.

После доработки 02.06.2024 г.

Принята к публикации 24.06.2024 г.

На протяжении 40 лет российские учёные занимаются исследованием биоразнообразия водных экосистем Абиссинского нагорья (Эфиопия) — уникального гидрологического и гидробиологического региона. Экспедиции состоялись во всех шести основных речных бассейнах страны, что позволило описать видовой состав и распространение рыб и ряда других гидробионтов. Выдающимся стало открытие так называемых “пучков форм” карповых рыб, состоящих из 4–6 морфотипов. Впервые была получена информация об экологии размножения, развитии, возрасте, росте, морфологии, питании и генетике представителей этих пучков (включая один, открытый в оз. Тана). Разработаны методы искусственного воспроизводства ряда промысловых рыб Эфиопии. Кроме того, существенно расширены знания о водных ракообразных.

Ключевые слова: Абиссинское нагорье, водные экосистемы, биоразнообразие, рыбы, водные беспозвоночные, пучки форм.

DOI: 10.31857/S0869587324060071, **EDN:** ECREJE

Со времён Ч. Дарвина и А. Уоллеса бытует представление о существовании регионов, которые отличаются необычайно богатым разнообразием живых организмов. Их стали называть центрами разнообразия, и именно в них протекали процессы макро- и микроэволюции. Яркими примерами служат оз. Байкал и водоёмы африканской Рифтовой долины. Формообразование здесь происходит до сих пор,

а его изучение способствует познанию механизмов эволюции. В частности, велись активные исследования гольцов рода *Salvelinus* в Сибири [1] и на Камчатке [2], мелких азиатских усачей рода *Puntius* в оз. Ланао на о-ве Минданао (Филиппины) [3], алтайских османов рода *Oreoleuciscus* Центрально-Азиатского бессточного бассейна (Монголия) [4]. Среди причин, обусловивших интерес российских учёных

ГОЛУБЦОВ Александр Серафимович — доктор биологических наук, заведующий лабораторией ИПЭЭ РАН. ЛЁВИН Борис Александрович — кандидат биологических наук, ведущий научный сотрудник ИБВВ РАН и ИПЭЭ РАН. НЕРЕТИНА Анна Николаевна — кандидат биологических наук, старший научный сотрудник ИПЭЭ РАН. КОТОВ Алексей Алексеевич — член-корреспондент РАН, главный научный сотрудник ИПЭЭ РАН. МИНА Михаил Валентинович — доктор биологических наук, ведущий научный сотрудник ИБР РАН. ДГЕБУАДЗЕ Юрий Юлианович — академик РАН, заведующий лабораторией ИПЭЭ РАН, заведующий кафедрой общей экологии и гидробиологии биологического факультета МГУ имени М.В. Ломоносова.

от друга сформировались пучки симпатрических форм¹ представителей рода *Barbus* (= *Labeobarbus*) (шесть пучков, включая один в оз. Тана, где 14 морфотипов описаны как виды) [21]. Пять пучков (по 4–6 морфотипов), состоящие из генерализованных и специализированных форм, отчётливо различающихся по внешнему виду и особенностям черепа, были впервые обнаружены участниками СРЭБЭ в реках Дидесса (бассейн Голубого Нила), Генале (бассейн Вабе Шебеле), Сор (бассейн Белого Нила), Гибе и Годжеб (бассейн Омо) [22, 23]. Пучок из шести морфотипов образовали рыбы рода *Garra* из бассейна Белого Нила [24, 25]. Интересно, что некоторые морфотипы крупных африканских усачей *Barbus* (= *Labeobarbus*) из речных пучков напоминают морфотипы из Таны, но не идентичны им, тогда как другие не имеют аналогов в этом озере. Например, в Генале обитают шесть форм крупных усачей, которые различаются по внешней морфологии и питанию (рис. 2).

Отметим, что в результате быстрого роста населения Эфиопии, развития сельского хозяйства и промышленности, а также интенсивного рыбного промысла, снижается разнообразие рыб и изменяется состав рыбного населения в отдельных водоёмах (например, в озёрах Тана и Чамо). Остановить этот процесс могут лишь специальные меры по сохранению и повышению качества вод, при этом основным источником рыбной продукции должна стать аквакультура. Исследования гидробионтов Эфиопии особенно актуальны ещё и потому, что в ближайшем будущем этот центр разнообразия может вовсе исчезнуть.

Изучение чешуи морфотипов из Генале показало, что её макроструктурные параметры (форма и число чешуй боковой линии) нельзя использовать для идентификации форм местных усачей и номинального вида *B. jubae*, хотя некоторые отличия наблюдаются у высокотелой формы (SH). Сканирующая электронная микроскопия выявила незначительные различия между формами и видами, однако они находятся в соответствии с развитием конкретных признаков микроструктуры чешуи. Показано, что микроструктура чешуи *B. jubae* ближе к *Barbus* (= *Labeobarbus*) *intermedius*, чем к *B. beso* [26].

Помимо изучения систематики и распространения рыб Эфиопии, участники экспедиции проводили работы по другим направлениям: морфология, экология и биология развития, поведение, кариология и молекулярная филогения. Морфологические исследования карповых и сомов заключались в остеологических промерах черепа и последующем анализе методами многомерной статистики [27–36]. Карповые рыбы стали основным объектом изуче-

¹ Симпатрическое видообразование — способ видообразования, при котором возникновение новых видов происходит в популяциях с перекрывающимися либо совпадающими ареалами.

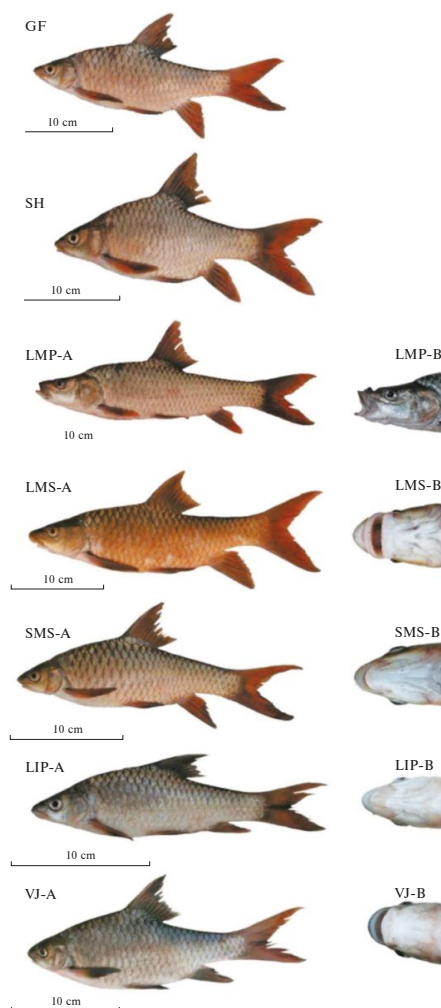


Рис. 2. Типичные представители форм крупных африканских усачей *Barbus* (= *Labeobarbus*) *gananensis* и *B. jubae* из р. Генале

GF — генерализованная форма, типичный *Barbus* (= *Labeobarbus*) *gananensis*; SH — высокотелая форма; LMP — большеротая рыбаедная форма; LMS — большеротый соскребыватель, вероятный гибрид *B. gananensis* × *B. jubae*; SMS — малоротый соскребыватель, вероятный гибрид *B. gananensis* × *B. jubae*; LIP — губастая форма с гипертрофированными губами; VJ — *B. jubae*, варикариноид; А — рыба целиком; В — голова

ния биологии развития [37–40]. Экологические изыскания охватывали главным образом карповых в местах симпатрической диверсификации (пучков форм), в ходе чего были впервые обнаружены нерестилища крупных африканских усачей [41], описаны нерестовое поведение [42], рост [31] и питание разных морфотипов [25, 43–46]. Кроме того, разработаны методы их искусственного воспроизводства. Пионерскими стали работы об особенностях электрогенерации у слабоэлектрических рыб (клеваторылы (*Mormyridae*) [47] и сомы (*Siluriformes*) [48–51]), а также поиск новых групп рыб такого

типа [52, 53]. Для установления филогенетических взаимоотношений африканских усачей привлекались кариологические данные [54, 55]. Рассмотрена изменчивость кариотипа и сформулированы гипотезы об эволюции в семействах окуней-ползунов Anabantidae и клюворылов Mormyridae, а также в отряде Cithariniformes [55–59].

Молекулярно-генетические исследования рыб Эфиопии ведутся на протяжении последних 25 лет. Большая их часть посвящена симпатрическому формообразованию (адаптивная радиация²) рыб, широко распространённым в водоёмах Абиссинского нагорья. Как уже отмечалось, местные рыбы способны образовывать пучки форм не только в озёрах, но и в реках [21–23, 25, 43].

Первая генетическая работа была посвящена пучку форм крупных африканских усачей *Barbus* (= *Labeobarbus*) оз. Тана. С помощью анализа аллозимов была проверена гипотеза о репродуктивной изоляции между симпатрическими формами [60, 61]. Оказалось, что только одна из 14 проанализированных форм существенно дивергировала и, возможно, была репродуктивно изолирована.

У крупных африканских усачей *Barbus* (= *Labeobarbus*), обитающих в реках Эфиопии, симпатрическая диверсификация характеризуется выраженными трофическими (потребление разных кормовых организмов) и топическими (разделение по местообитаниям) различиями между формами. Трофические адаптации выражаются в основном в строении ротового аппарата и приводят к соответствующим специализациям (рис. 3). Примечательно сходство состава комплексов симпатрических форм в разных речных бассейнах. Например, помимо наиболее распространённой генерализованной формы, встречаются губастая (с гипертрофированными губами), скребушая (одна или две) и рыбающая (от одной до трёх). На протяжении длительного времени было непонятно, являются ли формы репродуктивно изолированными и представляют собой самостоятельные виды или это всего лишь внутривидовые морфы? Являются ли сходные трофические формы в разных бассейнах представителями одной и той же филогенетической линии или они сформировались параллельно? Как быстро могут возникать пучки форм и каков механизм этого процесса? Генетические исследования, проведённые участниками СРЭБЭ, позволили пролить свет на эти вопросы.

Анализ трёх из шести симпатрических форм усачей р. Генале по последовательностям митохондриальной ДНК (мтДНК) показал, что рыбающая



Рис. 3. Основные ротовые фенотипы в трофической диверсификации *Barbus* (= *Labeobarbus*)

а — генералист; б — губастый; в — скребуший; з — рыбающий

форма генетически изолирована от генерализованной и губастой, которые не различались между собой [62]. В дальнейшем с помощью маркера мтДНК [63] была подтверждена видовая самостоятельность одной из форм со скребушим ротовым аппаратом, ранее описанной как *Varicorhinus jubae* (Banister, 1984). Результаты генетических тестов указывали на независимое, параллельное возникновение фенотипа соскребывателя от местных крупных усачей. Заметим, что скребушие формы ранее относили к африканскому роду *Varicorhinus*, в который входят до 37 валидных видов [63], однако позднее было обосновано включение всех представителей этого рода в состав рода *Labeobarbus*.

В результате молекулярно-генетических исследований других речных пучков форм крупных африканских усачей *Barbus* (= *Labeobarbus*) из бассейнов Белого и Голубого Нила, а также бассейна Омо–Туркана (>700 особей из 41 местообитания) установлено их независимое возникновение — феномен, ранее не встречавшийся в мировой научной литературе [22] (рис. 4).

Обнаружение случаев параллельных близкородственных диверсификаций даёт уникальные возможности для реконструкции процесса видообразования. Первое исследование подобного рода выполнено на примере широко распространённой в реках Эфиопии губастой формы усача *Labeobarbus* с применением методов экологии, морфологии и геномики [45]. Анализ состава пищевого комка и соотношения стабильных изотопов азота и углерода шести симпатрических пар генерализованной и губастой форм показали, что, несмотря на одинаково хорошо развитые губы, только в половине популяций они использовались для специализированного способа питания (бентофагия) и разделения трофических ресурсов с генерализованной предковой формой, от которой произошла губастая форма. Согласно результатам геномного анализа (ddRAD-seq), только в одном из шести случаев генетическая дивергенция между симпатрическими формами достигла видового уровня. Таким образом, был обнаружен континуум видообразования: от нефункционального полиморфизма через экологически релевантный полиморфизм к дивергентной эволюции и видообразованию [45]. Полученные

² Адаптивная радиация — эволюция экологического и фенотипического разнообразия внутри быстро диверсифицирующейся линии; дифференциация одного предка на ряд видов и форм, которые обитают в разнообразной среде и различаются морфологическими и физиологическими признаками.

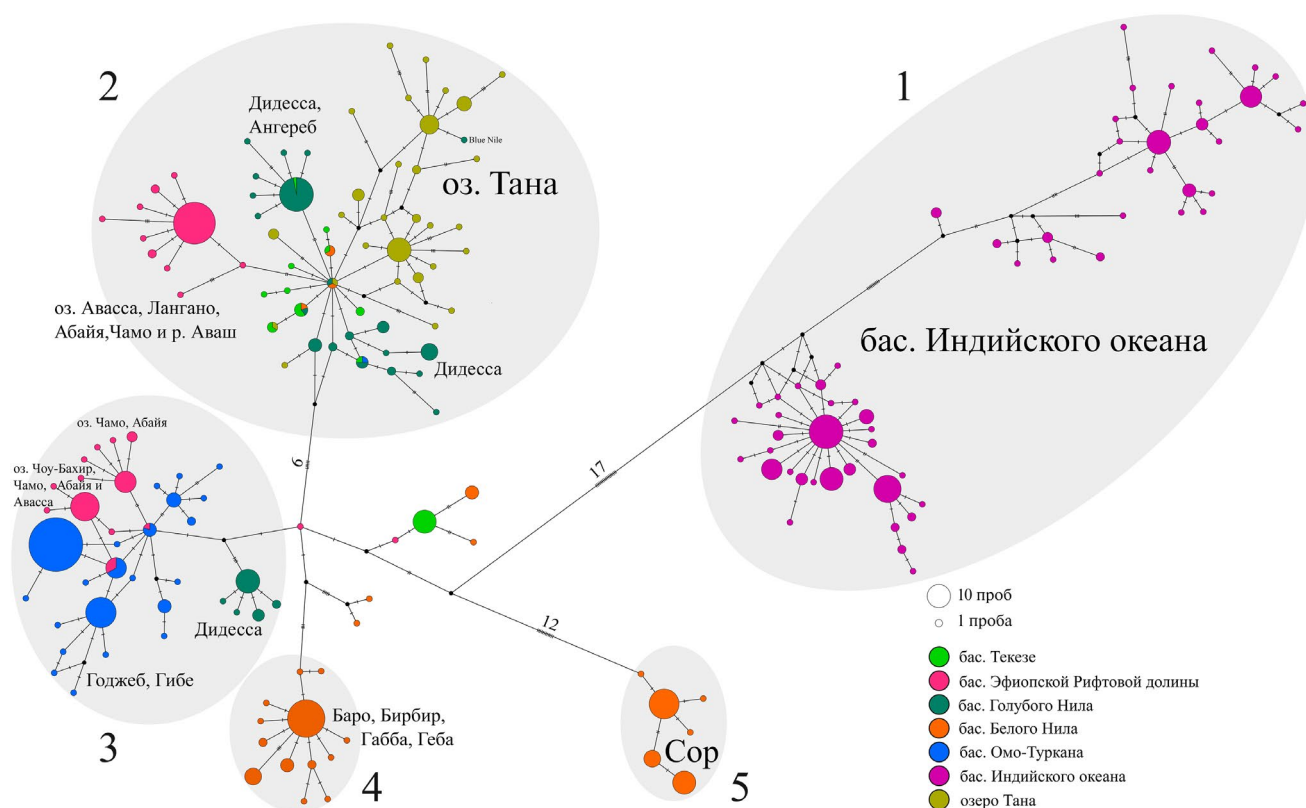


Рис. 4. Медианная сеть гаплотипов *Barbus* (= *Labeobarbus*) из основных бассейнов Абиссинского нагорья, восстановленная по 769 последовательностям цитохрома b (мтДНК)

Гаплогруппа 1 соответствует комплексу *L. gananensis*/ *L. jubae*; гаплогруппы 2–5 объединяют полиморфную группу *L. intermedius* s. lato; чёрные круги – гипотетические гаплотипы. Сеть построена в программе PopART 1.7 (составлено по [23] с изменениями)

результаты поддерживают эволюционную гипотезу генетической ассимиляции [64, 65], согласно которой сначала возникает фенотипическое новшество, а затем происходит его экологическое и генетическое закрепление.

Геномное исследование (ddRAD-seq, 7370 локусов длиной 969450 пар оснований) пучка форм карповых рыб рода *Garra* в р. Сор (бассейн Белого Нила) показало, что шесть выделенных по морфологии симпатрических форм (рис. 5) репродуктивно изолированы друг от друга и могут рассматриваться как молодые виды (рис. 6) [25]. Одна из форм с уникальным для рода *Garra* фенотипом образовалась в результате гибридизации других симпатрических форм, что, вероятно, представляет собой редкий случай гомотрипного гибридного видообразования (см. рис. 6, форма 6). Более того, филогеномный анализ и анализ генетической структуры популяций позволили обнаружить ещё одну, криптическую, форму (см. рис. 6, форма 2b), репродуктивно изолированную от других, но морфологически не различимую. Необычность этого пучка форм заключается в том, что трофическая диверсификация

узкоспециализированного перифитофага³, каким считались рыбы рода *Garra*, выходит далеко за рамки предковой специализации [46] и не имеет аналогов в границах ареала этого многочисленного рода (около 170 видов), простирающегося от Юго-Восточной Азии до Западной Африки.

Таким образом, обнаруженные и описанные пять речных пучков форм карповых рыб позволяют рассматривать Абиссинское нагорье в качестве естественного полигона для исследования редкого эволюционного феномена адаптивной радиации в речной среде. Кроме того, участники СРЭБЭ с помощью методов молекулярной генетики изучили другие аспекты эволюции и таксономии рыб Эфиопии. Так, на основании мультилокусного анализа (9465 пар оснований ДНК) установлены филогенетические связи и подразделённость 34 родов и 142 видов крупного подсемейства карповых Labeoninae, широко представленного в Азии

³ Перифитон – ассоциация гидробионтов (растения, животные, микроорганизмы), ведущих преимущественно прикреплённый образ жизни на твёрдых субстратах различного происхождения (камни, скалы, высшие водные растения, покровы животных, сваи, днища судов и пр.).

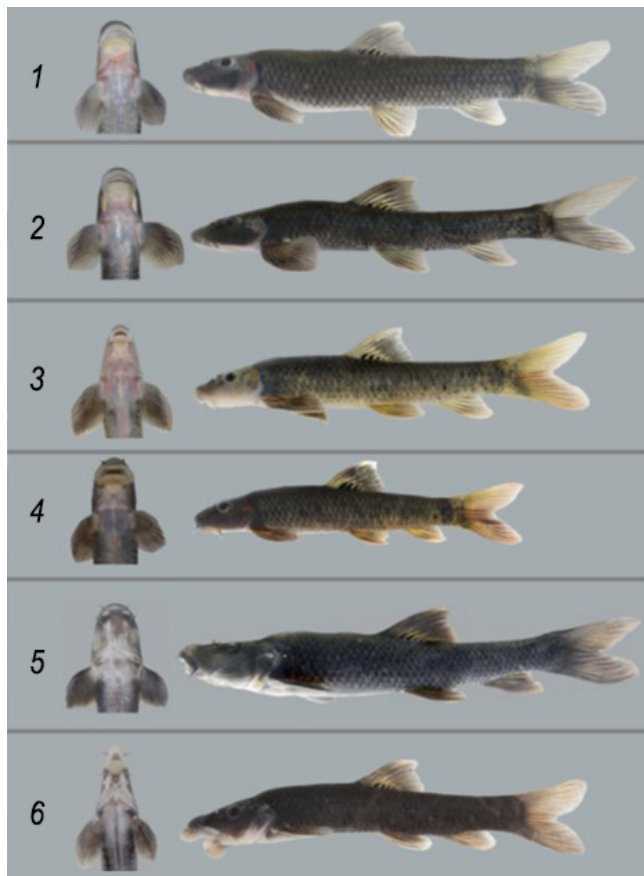


Рис. 5. Экоморфы *Garra* sp. из р. Сор (бассейн Белого Нила)

1 – генералист, 136 мм, SL; 2 – прогонистая, 99 мм, SL; 3 – узкоротая, 100 мм, SL; 4 – широкоротая, 100 мм, SL; 5 – хищная, 193 мм, SL; 6 – губастая, 128 мм

и Африке [66]. Определены филогения и таксономический статус клюворылых рыб из семейства Mormyridae [67]. Обнаружен и описан новый вид рода *Enteromius* [19]. Найдены следы древней гибридизации между эндемичным для бассейна оз. Звай *Barbus* (= *Labeobarbus*) *ethiopicus* и распространённым видом *Barbus* (= *Labeobarbus*) *intermedius* [68].

Разнообразие водных беспозвоночных. Основное внимание уделялось микроскопическим ракообразным (Crustacea: Cladocera, Copepoda, Ostracoda). Несмотря на то, что эти беспозвоночные массово распространены в континентальных водоёмах низких широт, ранее они не подвергались детальным фаунистическим исследованиям [69–71]. До недавнего времени основным источником сведений о микроскопических ракообразных Эфиопии служили прикладные гидробиологические работы, содержащие информацию только о доминирующих видах и не отличающиеся тщательностью проработки определений [72–75], а также генетические и таксономические труды [76–78], которые не были востребованы местными учёными. К сожалению, подобная ситу-

ация с инвентаризацией видов микроскопических ракообразных сложилась и в других африканских странах, что в значительной степени связано с отсутствием квалифицированных специалистов и дефицитом современного оборудования.

Согласно плану экспедиции, в качестве модельной группы были выбраны ветвистоусые ракообразные (Crustacea: Branchiopoda: Cladocera) – одна из наиболее разнообразных и массовых групп беспозвоночных животных водоёмов Африки [71]. Хотя большинство видов кладоцер едва различимы невооружённым глазом, они составляют важное звено в пищевых цепях континентальных водоёмов как первичные консументы, служащие пищей для других беспозвоночных и рыб [69]. Благодаря усилиям российских учёных за последние годы были получены новые данные о видовом составе и структуре популяций кладоцер Эфиопии, а также описаны некоторые закономерности распределения сообществ ветвистоусых ракообразных по высотному градиенту. Сегодня в этом регионе насчитывается 64 вида кладоцер, принадлежащих к двум отрядам, семи семействам и 35 родам [79].

В течение 2009–2015 гг. в Эфиопии были обнаружены 35 новых для местной фауны видов кладоцер, открыты три ранее неизвестных вида: *Daphnia izpodvala* Kotov et Taylor, 2010, *Acroperus africanus* Neretina et Kotov, 2015 и *Flavalona darkovi* Neretina et Sinev, 2021 [76, 77, 80]. Ещё один новый для науки вид (*Alonella* cf. *excisa*), который, согласно молекулярно-генетическим данным, является эндемиком высокогорий Бале [81], всё ещё ожидает формального описания. Наибольшее число видов кладоцер зафиксировано в водоёмах среднегорий и оз. Тана (39 видов) [79]. Значительно меньшим разнообразием обладают тропические низины и высокогорья. С увеличением высоты над уровнем моря возрастает специфичность состава комплексов доминирующих видов за счёт уменьшения вклада широко распространённых теплолюбивых тропических видов и увеличения вклада эндемичных таксонов [79].

В последние годы формальный список видов кладоцер водоёмов Эфиопии значительно расширился. Однако небрежное использование названий таксонов (ошибки в написании, устаревшие названия, младшие синонимы) [82] и часто сомнительная классификация (например, *Leptodora kindti* [75]) заставляют с недоверием относиться к результатам таких работ, по крайней мере касательно определения видов. Относительно надёжные данные по видовому составу кладоцер были опубликованы только для некоторых озёр, расположенных в горах Бале [81], но и они нуждаются в корректировке. Очевидные успехи были достигнуты лишь в количественных исследованиях: представлена сезонная динамика биомассы ветвистоусых ракообразных, установлена её зависимость от физико-химических параметров среды [72, 80, 82].

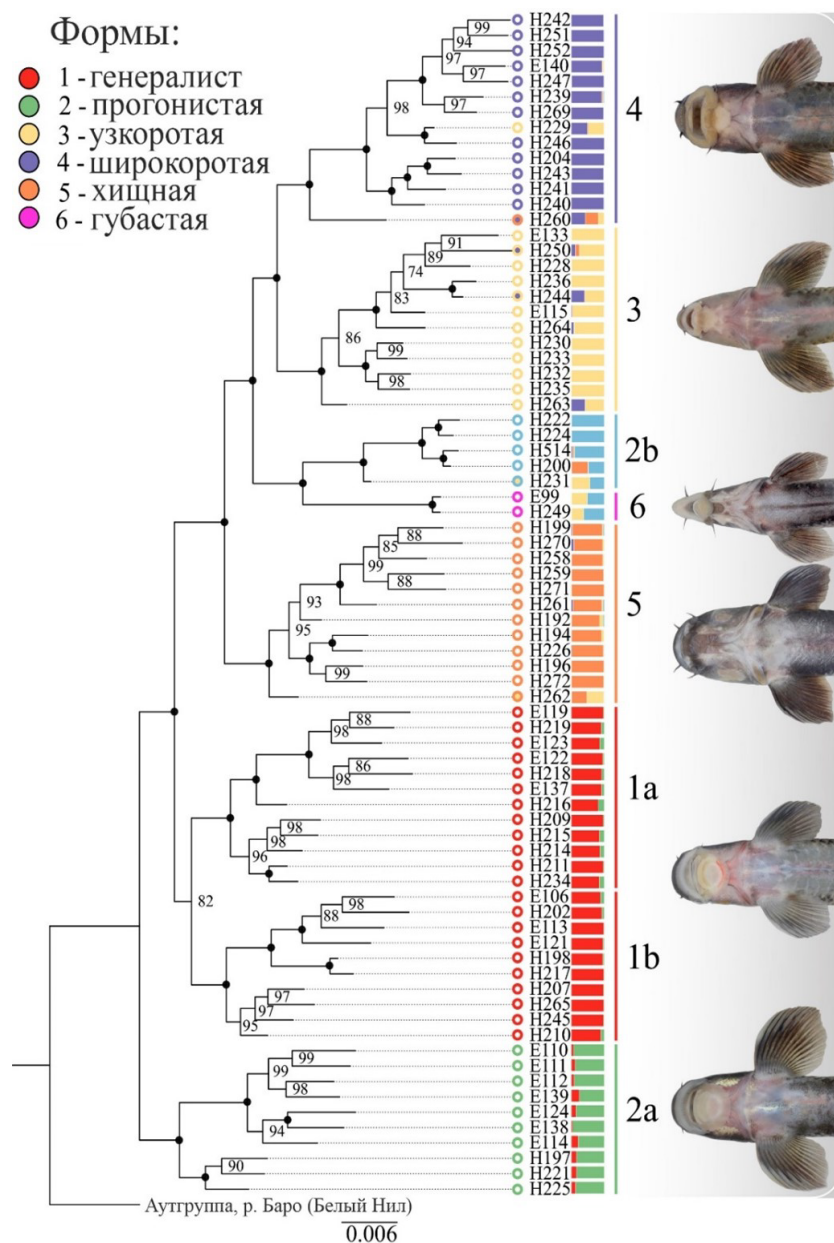


Рис. 6. ML-филогения симпатрических форм *Garra* из р. Сор (бассейн Белого Нила) по конкатенированным последовательностям RAD-локусов (7370 локусов, 969450 пар оснований)

Справа от названий образцов приведены пропорции генетических кластеров, полученные в программе RMAVERICK; чёрные круги в основании узлов означают 100%-ную поддержку бутстрэпа⁴ (составлено по [25] с изменениями)

Детальных таксономических публикаций, включающих исследование материала из Эфиопии, пока крайне мало [76–78, 83–89]. Не было предпринято никаких попыток хоть как-то соотнести друг с другом списки видов из многочисленных экологических работ, включая списки по другим странам Африки. Исследования в Эфиопии значительно отстают по охвату групп кладоцер от таких стран, как Чад [89, 90], Мали [91], Нигерия [92], Уганда, Конго [93], Камерун [94], ЮАР [95]. При этом многие таксоны, описанные в Африке на рубеже XIX–XX вв., до сих пор остаются недостаточно изученными и относятся к так называемым видам с сомнительной идентичностью (*species inquirenda*) [96]. Очевидно, что для улучшения качества проводимых исследований и разработки эффективных мер по охране уязвимых

водных экосистем от неблагоприятного антропогенного воздействия необходима консолидация усилий специалистов-гидробиологов из Эфиопии и России.

ИСТОЧНИКИ ФИНАНСИРОВАНИЯ

Работы по теме “Адаптивная радиация и видообразование у карповых рыб в условиях симпатрии” проводились в рамках гранта РНФ № 19-14-00218, исследования ветвистоусых ракообразных — гранта РНФ №22-14-00258.

⁴ Бутстрэп — практический компьютерный метод исследования распределения статистик вероятностных распределений, основанный на многократной генерации выборок методом Монте-Карло на базе имеющейся выборки.

ЛИТЕРАТУРА

1. Алексеев С.С. Распространение, разнообразие и диверсификация арктических гольцов *Salvelinus alpinus* (L.) complex (Salmoniformes, Salmonidae) Сибири / Автореф. ... докт. биол. наук. М., 2016. Alekseev S.S. Distribution, diversity and diversification of Arctic charr *Salvelinus alpinus* (L.) complex (Salmoniformes, Salmonidae) of Siberia / Author's abstract ... Dr. Biol. Sci. thesis. Moscow, 2016. (In Russ.)
2. Esin E.V., Bocharova E.S., Borisova E.A., Markevich G.N. Interaction among morphological, trophic and genetic groups in the rapidly radiating *Salvelinus* fishes from Lake Kronotskoe // *Evol. Ecol.* 2020, vol. 34, pp. 611–632.
3. Kornfield I., Carpenter K.E. Cyprinids of Lake Lanao, Philippines: taxonomic validity, evolutionary rates and speciation scenario // *Evolution of Fish Species Flocks*. Orono, Maine: Univ. Maine Press, 1984. Pp. 69–84.
4. Dgebuadze Yu.Yu. Diversity of freshwater fish communities: conservation and utilisation examples from Ethiopia, Mongolia and Russia // *Biological Diversity and Nature Conservation: Theory and Practice for Teaching*. Moscow: KMK Scientific Press Ltd, 2010. Pp. 156–167.
5. Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A., van den Boogaart J.G.M. et al. The barbs (*Barbus* spp.) of Lake Tana: a forgotten species flock? // *Environ. Biol. Fish.* 1994, vol. 39, pp. 1–21.
6. Golubtsov A.S., Dgebuadze Yu.Yu., Mina M.V. Fishes of the Ethiopian Rift Valley // *Ethiopian Rift Valley Lakes*. Leiden, Holland: Backhuys Publishers, 2002. Pp. 167–258.
7. Paugy D. The Ethiopian subregion fish fauna: an original patchwork with various origins // *Hydrobiologia*. 2010, vol. 649, pp. 301–315.
8. Roberts T.R. Geographical distribution of African freshwater fishes // *Zool. J. Linn. Soc.* 1975, vol. 57, pp. 249–319.
9. Tedla S. Freshwater fishes of Ethiopia. Addis Ababa, Ethiopia: Department of Biology, H.S.I.U., 1973.
10. Vinciguerra D. Spedizione del Barone Raimondo Franchetti in Dancalia. Reptili, Batraci e Pesci // *Ann. Mus. Civ. Stor. Natur.* 1931, vol. 55, pp. 104–108.
11. Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A. The large barbs (*Barbus* spp., Cyprinidae, Teleostei) of Lake Tana (Ethiopia), with a description of a new species, *Barbus osseensis* // *Neth. J. Zool.* 2000, vol. 50, pp. 179–214.
12. Abebe Getahun, Lazara K.J. *Lebias stiassnyae*: a new species of killifish from Lake Afdera, Ethiopia (Teleostei: Cyprinodontidae) // *Copeia*. 2001, vol. 2001 (1), pp. 150–153.
13. Stiassny M.L.J., Abebe Getahun. An overview of labeonin relationships and the phylogenetic placement of the Afro-Asian genus *Garra* Hamilton, 1822 (Teleostei: Cyprinidae), with the description of five new species of *Garra* from Ethiopia, and a key to all African species // *Zool. J. Linn. Soc.* 2007, vol. 150, pp. 41–83.
14. Chiozzi G., Stiassny M.L.J., de Marchi G. et al. A diversified kettle of fish: phenotypic variation in the endemic cichlid genus *Danakilia* of the Danakil Depression of northeastern Africa // *Biol. J. Linn. Soc.* 2018, vol. 124, pp. 690–705.
15. Englmaier G.K., Tesfaye G., Bogutskaya N.G. A new species of *Enteromius* (Actinopterygii, Cyprinidae, Smiliogastrinae) from the Awash River, Ethiopia, and the re-establishment of *E. akakianus* // *ZooKeys*. 2020, vol. 902, pp. 107–150.
16. Prokofiev A.M. Problems of the classification and phylogeny of nemacheiline loaches of the group lacking the preethmoid I (Cypriniformes: Balitoridae: Nemacheilinae) // *J. Ichthyol.* 2009, vol. 49, pp. 874–898.
17. Valdesalici S., Bellemans M., Kardashev R., Golubtsov A. *Nothobranchius nubaensis* (Cyprinodontiformes: Nothobranchiidae) a new annual killifish from Sudan and Ethiopia // *Aqua, Int. J. Ichthyol.* 2009, vol. 15, pp. 143–152.
18. Prokofiev A.M., Golubtsov A.S. Revision of the loach genus *Afronemacheilus* (Teleostei: Balitoridae: Nemacheilinae) with description of a new species from the Omo-Turkana basin, Ethiopia // *Ichthyol. Explor. Freshwat.* 2013, vol. 24, pp. 1–14.
19. Prokofiev A.M., Levin B.A., Golubtsov A.S. A new species of *Enteromius* from the Bale Mountain Region, southeastern Ethiopia (Teleostei: Cyprinidae) // *Ichthyol. Explor. Freshwat.* 2022, IEF-1161, pp. 1–19.
20. Dagosta F., de Pinna M. The Fishes of the Amazon: Distribution and Biogeographical Patterns, with a Comprehensive List of Species // *Bull. Amer. Mus. Nat. Hist.* 2019, vol. 431, pp. 1–163.
21. Nagelkerke L.A.J., Sibbing F.A. The large barbs (*Barbus* spp., Cyprinidae, Teleostei) of Lake Tana (Ethiopia), with a description of a new species, *Barbus osseensis* // *Neth. J. Zool.* 2000, vol. 50, pp. 179–214.
22. Голубцов А.С. “Пучки видов” рыб в реках и озёрах: симпатрическая дивергенция в фаунистически обеднённых рыбных сообществах как особый модус эволюции // *Актуальные проблемы современной ихтиологии (к 100-летию Г.В. Никольского)*. М.: Т-во научных изданий КМК, 2010. С. 96–123. Golubtsov A.S. Fish species flocks in lakes and rivers: sympatric divergence in faunistically depauperated fish communities as particular mode of evolution // *Current Topics of Modern Ichthyology (dedicated to the 100th anniversary of G.V. Nikolsky)*. Moscow: KMK Scientific Press, 2010. Pp. 96–123. (In Russ.)
23. Levin B.A., Simonov E., Dgebuadze Y.Y. et al. In the rivers: Multiple adaptive radiations of cyprinid fishes (*Labeobarbus*) in Ethiopian Highlands // *Sci. Rep.* 2020, vol. 10, 7192.

24. Golubtsov A.S., Cherenkov S.E., Fekadu Tefera. High morphological diversity of the genus *Garra* in the Sore River (the White Nile basin, Ethiopia): one more cyprinid species flock? // J. Ichthyol. 2012, vol. 52, pp. 817–820.
25. Levin B., Simonov E., Franchini P. et al. A rapid adaptive radiation in a hillstream cyprinid fish in the East African White Nile River basin // Mol. Ecol. 2021a, vol. 30, pp. 5530–5550.
26. Dgebuadze Yu.Yu., Chernova O.F. Scale Structure Variability of “Forms Flock” of *Barbus* (= *Labeobarbus*) *intermedius* and *Varicorhinus jubae* from the Genale River (Eastern Ethiopia) // J. Ichthyol. 2012, vol. 52, pp. 881–907.
27. Golubtsov A.S., Moots K.A., Dzerzhinskii K.F. Dentition in the African catfishes *Andersonia* (Amphiliidae) and *Siluranodon* (Schilbeidae) previously considered toothless // J. Fish. Biol. 2004, vol. 64, pp. 146–158.
28. Golubtsov A.S., Dzerzhinskii K.F., Prokofiev A.M. Four rows of pharyngeal teeth in an aberrant specimen of the small African barb *Barbus paludinosus* (Cyprinidae): novelty or atavistic alteration? // J. Fish. Biol. 2005, vol. 67, pp. 286–291.
29. Golubtsov A.S., Korostelev N.B., Levin B.A. Monsters with a shortened vertebral column: A population phenomenon in radiating fish *Labeobarbus* (Cyprinidae) // PLoS ONE. 2021, vol. 16, e0239639.
30. Mina M.V., Dgebuadze Yu.Yu., Mironovsky A.N. Morphometry of barbel of Lake Tana, Ethiopia: Multivariate ontogenetic channels in Lake Tana barbs // Fol. Zool. 1996, vol. 45, supp. 1, pp. 109–116.
31. Mina M.V., Mironovsky A.M., Dgebuadze Yu.Yu. Lake Tana large barbs: phenetics, growth and diversification // J. Fish. Biol. 1996, vol. 48, pp. 383–404.
32. Mina M.V., Mironovsky A.N., Golani D. Consequences and modes of morphological diversification of East African and Eurasian barbines (genera *Barbus*, *Varicorhinus* and *Capoeta*) with particular reference to *Barbus intermedius* complex // Environ. Biol. Fishes. 2001, vol. 61, pp. 241–252.
33. Mina M.V., Shkil F.N., Dzerzhinskii K.F. et al. Morphological diversity and age dependent transformations in progeny of the large Lake Tana barbs (*Barbus intermedius* complex) of several morphotypes. Results of a long time experiment // J. Ichthyol. 2012, vol. 52, pp. 821–837.
34. Mina M.V., Dzerzhinskii K.F., Mironovsky A.N., Kapitanova D.V. Phenetic diversity of the large barbs (*Barbus intermedius* complex sensu Banister) from the coastal zone of the Bahar Dar Gulf (Lake Tana, Ethiopia) // J. Ichthyol. 2013, vol. 53, pp. 645–661.
35. Mina M.V., Mironovsky A.H., Dgebuadze Yu.Yu. Polymorphism of skull proportions in large African barbs *Barbus intermedius* sensu Banister (Cyprinidae) from Lakes Awasa and Langano (Rift Valley, Ethiopia) // J. Ichthyol. 2016, vol. 56, pp. 498–504.
36. Shkil F.N., Smirnov S.V., Kapitanova D.V. Internal sources of infraorbital series and lateral line scale count variability in six *Labeobarbus* species composing the Lake Tana (Ethiopia) species flock // J. Appl. Ichthyol. 2018, vol. 34, pp. 465–471.
37. Alekseyev S.S. The role of heterochrony in the formation of morphological differences of “large” and “small” African barbs (*Barbus*, Cyprinidae) (Russian-Ethiopian investigations of Ethiopian fauna) // J. Ichthyol. 1994, vol. 3, pp. 119–141.
38. Smirnov S.V., Dzerzhinskii K.F., Levin B.A. On the relationship between scale number in the lateral line in the African barbel *Barbus intermedius* and the rate of ontogeny (by experimental data) // J. Ichthyol. 2006, vol. 46, pp. 129–132.
39. Smirnov S.V., Borisov V.B., Kapitanova D.V. et al. Heterochronies in skull development of Lake Tana large African barbs (*Labeobarbus*; Cyprinidae; Teleostei) // J. Appl. Ichthyol. 2012, vol. 28, pp. 406–410.
40. Smirnov S.V., Kapitanova D.V., Borisov V.B. et al. Lake Tana large barbs diversity: Developmental and hormonal bases // J. Ichthyol. 2012, vol. 52, pp. 861–880.
41. Alekseyev S.S., Dgebuadze Y.Y., Mina M.V., Mironovsky A.N. Small “large barbs” spawning in tributaries of Lake Tana: what are they? // Folia Zool. 1996, vol. 45, supp. 1, pp. 85–96.
42. Zworykin D.D., Budaev S.V., Darkov A.A. et al. Assessment of the role of chemoreception in the mate choice in barbs of the *Barbus intermedius* complex from Lake Tana, Ethiopia // J. Ichthyol. 2006, vol. 46, pp. 694–701.
43. Levin B.A., Casal-López M., Simonov E. et al. Adaptive radiation of barbs of the genus *Labeobarbus* (Cyprinidae) in an East African river // Fresh. Biol. 2019, vol. 64, pp. 1721–1736.
44. Levin B.A., Komarova A.S., Rozanova O.L., Golubtsov A.S. Unexpected diversity of feeding modes among chisel-mouthed Ethiopian *Labeobarbus* (Cyprinidae) // Water. 2021b, vol. 13, 2345.
45. Levin B., Komarova A., Simonov E. et al. Speciation and repeated origins of hypertrophied lips in parallel adaptive radiations of cyprinid fish from East Africa // Ecol. Evol. 2023, vol. 13, e10523.
46. Komarova A.S., Golubtsov A.S., Levin B.A. Trophic Diversification out of Ancestral Specialization: An Example from a Radiating African Cyprinid Fish (Genus *Garra*) // Diversity. 2022, vol. 14, 629.
47. Baron V.D., Orlov A.A., Golubtsov A.S. Polyphasic discharges of the electric organ of the speckled stonebasher *Pollimyrus isidori* (Mormyridae, Mormyrimorphs) from the Nile basin // Dokl. Biol. Sci. 2012, vol. 443, pp. 123–125.
48. Baron V.D., Orlov A.A., Golubtsov A.S. African *Clarias* catfish elicits long-lasting weakly electric pulses // Experientia. 1994, vol. 50, pp. 644–647.

49. Baron V.D., Morshnev K.S., Olshansky V.M. et al. Observations of the electric activity of silurid catfishes (Siluriformes) in Lake Chamo (Ethiopia) // J. Ichthyol. 2001, vol. 41, pp. 536–542.
50. Baron V.D., Orlov A.A., Golubtsov A.S. Electric discharges from the African catfishes *Clarias anguillaris* and *Heterobranchius longifilis*: similarity of discharge characteristics in the family Clariidae // Dokl. Biol. Sci. 2008, vol. 418, pp. 1–3.
51. Orlov A.A., Baron V.D., Golubtsov A.S. Electric discharges of two African catfishes of the genus *Auchenoglanis* (Claroteidae, Siluriformes) // Dokl. Biol. Sci. 2015, vol. 462, pp. 370–372.
52. Baron V.D., Orlov A.A., Golubtsov A.S. Electric organ discharges of *Cyphomyrus petherici* (Mormyridae, Osteoglossiformes) from the White Nile Basin // Dokl. Biol. Sci. 2018, vol. 481, pp. 142–145.
53. Orlov A.A., Golubtsov A.S., Baron V.D., Pavlov D.S. Bioelectric fields of the African marbled lungfish *Protopterus aethiopicus* (Sarcopterygii: Protopterygidae), African (*Heterotis niloticus*) and South American silver (*Osteoglossum bicirrhosum*) arowanas (Actinopterygii: Osteoglossidae): Primitive electrogenesis? // J. Ichthyol. 2015, vol. 5, pp. 874–879.
54. Golubtsov A.S., Krysanov E.Yu. Karyological study of some cyprinid species from Ethiopia. The ploidy differences between large and small *Barbus* of Africa // J. Fish. Biol. 1993, vol. 42, pp. 445–455.
55. Krysanov E.Yu., Golubtsov A.S. Karyotypes of some Ethiopian *Barbus* and *Varicorhinus* from the Nile Basin including Lake Tana morphotypes // Fol. Zool. 1996, vol. 45, supp. 1, pp. 67–75.
56. Krysanov E.Yu., Golubtsov A.S. Karyotypes of eight species of the African climbing gouramies of the genera *Ctenopoma* and *Microctenopoma* (Anabantidae, Perciformes) with comments on their phylogenetic relationships // J. Ichthyol. 2001, vol. 41, pp. 698–702.
57. Simanovsky S., Medvedev D., Tefera Fekadu, Golubtsov A. First cytogenetic information for five Nilotic elephantfishes and a problem of ancestral karyotype of the family Mormyridae (Osteoglossiformes) // Compar. Cytogenet. 2020, vol. 14, pp. 387–397.
58. Simanovsky S., Medvedev D., Tefera Fekadu, Golubtsov A. Derived karyotypes in two elephantfish genera (*Hyperopisus* and *Pollimyrus*): lowest chromosome number in the family Mormyridae (Osteoglossiformes) // Compar. Cytogenet. 2021, vol. 15, pp. 345–354.
59. Simanovsky S.A., Medvedev D.A., Tefera Fekadu, Golubtsov A.S. First cytogenetic data on Afrotropical lutefishes (Citharinidae) in the light of karyotype evolution in Characiformes // Compar. Cytogenet. 2022, vol. 16, pp. 143–150.
60. Mina M.V., Mironovsky A.N., Golubtsov A.S., Dgebuadze Y.Y. II—Morphological diversity of “large barbs”; from Lake Tana and neighbouring areas: Homoplasies or synapomorphies? // Ital. J. Zool. 1998, vol. 65, supp. 1, pp. 9–14.
61. Berrebi P., Valiushok D. Genetic divergence among morphotypes of Lake Tana (Ethiopia) barbs // Biol. J. Linn. Soc. 1998, vol. 64, pp. 369–384.
62. Dimmick W.W., Berendzen P.B., Golubtsov A.S. Genetic comparison of three *Barbus* (Cyprinidae) morphotypes from the Genale River, Ethiopia // Copeia. 2001, no. 4, pp. 1123–1129.
63. Levin B.A., Golubtsov A.S., Dgebuadze Y.Y., Mugue N.S. New evidence of homoplasy within the African genus *Varicorhinus* (Cyprinidae): an independent origin of specialized scraping forms in the adjacent drainage systems of Ethiopia inferred from mtDNA analysis // Afr. Zool. 2013, vol. 48, pp. 400–406.
64. Levin B.A. New data on morphology of the African scraping feeder *Varicorhinus beso* (Osteichthyes: Cyprinidae) with the special reference to specialized traits // J. Ichthyol. 2012, vol. 52, pp. 908–923.
65. Waddington C.H. Genetic assimilation of an acquired character // Evolution. 1953, vol. 7, pp. 118–126.
66. Yang L., Arunachalam M., Sado T. et al. Molecular phylogeny of the cyprinid tribe Labeonini (Teleostei: Cypriniformes) // Mol. Phyl. Evol. 2012, vol. 65, pp. 362–379.
67. Levin B.A., Golubtsov A.S. New insights into the molecular phylogeny and taxonomy of mormyrids (Osteoglossiformes, Actinopterygii) in northern East Africa // J. Zool. Syst. Evol. Res. 2018, vol. 56, pp. 61–76.
68. Levin B.A., Dgebuadze Y.Y., Tefera F. et al. An evidence of past introgressive hybridization between *Labeobarbus ethiopicus* and *L. intermedius* in the Ethiopian Rift Valley, East Africa // Ethiop. J. Bio. Sci. 2017, vol. 16, pp. 45–60.
69. Котов А.А. Морфология и филогения Аномопода (Crustacea: Cladocera). М.: Т-во научных изданий КМК, 2013.
Kotov A.A. Morphology and phylogeny of Anomopoda (Crustacea: Cladocera). Moscow: KMK Scientific Press, 2013. (In Russ.)
70. Martens K., Tudorancea C. Seasonally and spatial distribution of the ostracods of Lake Zwai, Ethiopia (Crustacea: Ostracoda) // Fresh. Biol. 1991, vol. 25, pp. 233–241.
71. Dumont H.J. On the diversity of the Cladocera in the tropics // Studies on the Ecology of Tropical Zooplankton. 1994, vol. 92, pp. 27–38.
72. Wondie A. Dynamics of the major phytoplankton and zooplankton littoral communities and their role in the food-web of Lake Tana, Ethiopia: PhD thesis. Addis Ababa, 2006. Pp. 1–161.
73. Fetahi T., Mengistou S., Schagerl M. Zooplankton community structure and ecology of the tropical-highland Lake Hayq, Ethiopia // Limnologica. 2011, vol. 41, pp. 389–397.
74. Vijverberg J., Dejen E., Getahun A., Nagelkerke L.A. Zooplankton, fish communities and the role of

- planktivory in nine Ethiopian lakes // *Hydrobiologia*. 2014, vol. 722, pp. 45–60.
75. *Embaye E., Wakjira M., Tiku S.* Diversity and abundance of crustacean zooplankton community in Gilgel Gibe reservoir, Southwestern Ethiopian Highland // *J. Appl. Life. Sci. Intern.* 2017, vol. 11, pp. 1–12.
76. *Kotov A.A., Taylor D.J.* A new African lineage of the *Daphnia obtusa* group (Cladocera: Daphniidae) disrupts continental vicariance patterns // *J. Plankt. Res.* 2010, vol. 32, pp. 937–949.
77. *Neretina A.N., Kotov A.A.* A new species of *Acroperus* Baird, 1843 (Cladocera: Chydoridae) from Africa // *Zootaxa*. 2015, vol. 4039, pp. 516–528.
78. *Popova E.V., Petrusek A., Kořínek V. et al.* Revision of the old world *Daphnia* (*Ctenodaphnia*) *similis* group (Cladocera: Daphniidae) // *Zootaxa*. 2016, vol. 4161, pp. 1–40.
79. *Неретина А.Н.* Фауна ветвистоусых ракообразных (Crustacea: Cladocera) Эфиопии / Дисс. ... канд. биол. наук. М., 2018.
Neretina A.N. The Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) of Ethiopia / PhD thesis. Moscow, 2018. (In Russ.)
80. *Krylov A.V., Zelalem W., Prokin A.A.* Qualitative composition and quantitative characteristics of zooplankton in the littoral zone of Lake Tana (Ethiopia) at the end of the dry season // *Inland. Water. Biol.* 2020a, vol. 13, pp. 206–213.
81. *Eggermont H., Wondafrash M., Van Damme K. et al.* Bale Mountain Lakes: ecosystems under pressure of Global Change? // *Walia-Special Edition on the Bale Mountains*. 2012, pp. 171–180.
82. *Krylov A.V., Zelalem W., Prokin A.A., Shkil F.N.* Zooplankton in the Lake Tana shore zone (Ethiopia) at the beginning of the dry season // *Inland. Water. Biol.* 2020b, vol. 13, pp. 605–612.
83. *Neretina A.N., Karabanov D.P., Sacherova V., Kotov A.A.* Unexpected mitochondrial lineage diversity within the genus *Alonella* Sars, 1862 (Crustacea: Cladocera) across the Northern Hemisphere // *PeerJ*. 2021, vol. 9, e10804.
84. *Neretina A.N., Sinev A.Y.* A new species of *Flavalona* Sinev & Dumont, 2016 (Crustacea: Branchiopoda) from Bale Mountains, Ethiopia // *Zootaxa*. 2021, vol. 4948, pp. 113–122.
85. *Akoma O.C., Goshu G., Imoobe T.O.T.* Variations in zooplankton diversity and abundance in five research fish ponds in northwest Amhara region, Ethiopia // *Ife J. Sci.* 2014, vol. 16, pp. 81–89.
86. *Коровчинский Н.М.* Ветвистоусые ракообразные отряда Стенорода мировой фауны (морфология, систематика, экология, зоогеография). М.: Т-во научных изданий КМК, 2004.
Korovchinsky N.M. The Cladocera of the order Ctenopoda of the World fauna (morphology, taxonomy, zoogeography). Moscow: KMK Scientific Press, 2004. (In Russ.)
87. *Orlova-Bienkowskaja M.Y.* Daphniidae: genus *Simocephalus* // *Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the World*. 2001, vol. 17, pp. 1–130.
88. *Kotov A.A., Štifter P.* Cladocera: family Ilyocryptidae (Branchiopoda: Cladocera: Anomopoda) // *Guides to the identification of the microinvertebrates of the Continental Waters of the world*. 2006, vol. 22, pp. 1–172.
89. *Garibian P.G., Neretina A.N., Taylor D.J., Kotov A.A.* Partial revision of the neustonic genus *Scapholeberis* Schoedler, 1858 (Crustacea: Cladocera): Decoding of the barcoding results // *PeerJ*. 2020, vol. 8, e10410.
90. *Rey J., Saint-Jean L.* Les Cladocères (Crustacés, Branchiopodes) du Tchad // *Cah. ORSTOM, Sér. Hydrobiol.* 1968, vol. 2, pp. 79–118.
91. *Rey J., Saint-Jean L.* Les Cladocères (Crustacés, Branchiopodes) du Tchad (Deuxième note) // *Cah. ORSTOM, Sér. Hydrobiol.* 1969, vol. 3, pp. 21–42.
92. *Dumont H.J., Pensaert J., Van de Velde I.* The crustacean zooplankton of Mali (West Africa) Faunal composition, community structure, and biogeography, with a note on the water chemistry of the lakes of the internal delta of the River Niger // *Hydrobiologia*. 1981, vol. 80, pp. 161–187.
93. *Egborge A.B., Onwudinjo E., Chigbu P.C.* Cladocera of coastal rivers of western Nigeria // *Hydrobiologia*. 1994, vol. 272, pp. 39–46.
94. *Van Damme K., Eggermont H.* The Afromontane Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) of the Rwenzori (Uganda–DR Congo): taxonomy, ecology and biogeography // *Hydrobiologia*. 2011, vol. 676, pp. 57–100.
95. *Chiambeng G.Y., Dumont H.J.* The Branchiopoda (Crustacea: Anomopoda, Ctenopoda and Cyclestherida) of the rain forests of Cameroon, West Africa: low abundances, few endemics and a boreal–tropical disjunction // *J. Biogeogr.* 2005, vol. 32, pp. 1611–1620.
96. *Smirnov N.N.* Check-list of the South-African Cladocera (Crustacea: Branchiopoda) // *Zootaxa*. 2008, vol. 1788, pp. 47–56.

BIODIVERSITY OF ETHIOPIAN AQUATIC ECOSYSTEMS

A.S. Golubtsov^{a,*}, B.A. Levin^{a,b,}, A.N. Neretina^{a,***}, A.A. Kotov^{a,****}, M.V. Mina^{c,*****},
Yu.Yu. Dgebuadze^{a,d,*****}**

^a*Ecology and Evolution of the Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

^b*Papanin Institute for biology of inland waters Academy of Sciences, Borok, Russia*

^c*Koltzov Institute of Developmental Biology of Russian Academy of Sciences, Moscow, Russia*

^d*Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia*

^{*}*E-mail: sgolubtsov@gmail.com*

^{**}*E-mail: borislyovin@mail.ru*

^{***}*E-mail: neretina-anna@yandex.ru*

^{****}*E-mail: alexey-a-kotov@yandex.ru*

^{*****}*E-mail: mvmina@bk.ru*

^{*****}*E-mail: yudgeb@yandex.ru*

For 40 years, Russian scientists have investigated the biodiversity of the aquatic ecosystems of the Ethiopian Highlands (Ethiopia), a unique hydrological and hydrobiological region. The expeditions took place in all six main river basins of Ethiopia, which made it possible to describe the species composition and distribution of fish and other aquatic organisms. The discovery of the so-called “species flock” of cyprinid fish, consisting of 4–6 morphotypes, was outstanding. For representatives of these flocks (including the previously discovered flock of lake Tana). Information on the ecology of reproduction, development, age, growth, morphology, nutrition and genetics was obtained for the first time. Methods of artificial reproduction of a number of commercial fishes of Ethiopia have been developed. In addition, knowledge about aquatic crustaceans has been significantly expanded.

Keywords: Ethiopian Highlands, aquatic ecosystems, biodiversity, fish, aquatic invertebrates, species flock.