

# Evolúcia rodu *Tropheus* v jazere Tanganika

## Všeobecná charakteristika jazera a rodu *Tropheus*

Africké jazerá vyprodukovali ohromujúco rozličnú faunu cichlidovitých rýb. Jazero Tanganika, ktorého vek sa odhaduje na 9 – 12 miliónov rokov, je najstaršie východoafrické jazero a skrýva morfológicky, geneticky a behaviorálne najrozmanitejšiu skupinu cichlidovitých rýb. Mnoho z vyše 200 popísaných druhov sa delí do geograficky a geneticky odlišných populácií, ktoré sa líšia hlavne v ich sfarbení. Najlepším príkladom tohto javu je endemický rod *Tropheus*, v rámci ktorého sa popisalo 6 druhov a viac ako 70 odlišne sfarbených miestnych variantov. Okrem *Tropheus duboisi*, je celková morfológia v tomto rode veľmi podobná. *Tropheusy* sa hojne vyskytujú v hornej pobrežnej zóne vo všetkých typoch skalnatých biotopov, kde sa kŕmia riasami a skrývajú sa pred predátormi. Piesočnatým a bahnitým pobrežiam, ako aj ústiam riek sa striktnie vyhýbajú. Je dokázané, že *Tropheusy* sa nedokážu pohybovať na väčšie vzdialenosti, najmä cez voľnú vodu, ako dôsledok ich vyhranenej špecifickej životného prostredia a vernosti k určitému miestu a teritoriality.

*Tropheus* je jeden z najštudovanejších rodov jazera. Etologické štúdie *Tropheus moori* ukázali komplexné vzory správania sa a vysoko vyvinutú sociálnu organizáciu. Neexistuje u nich vyhranený pohlavný dimorfizmus. Obe pohlavia si chránia teritórium a na rozdiel od mnohých ďalších tlamovcov, *Tropheusy* tvoria dočasné páry počas rozmnožovania. Vývoj ikier a plôdika prebieha výlučne v ústach samíc. Predchádzajúce fylogeografické štúdie *Tropheusov* demonštrovali prekvapujúco veľké genetické rozdiely medzi populáciami. *Tropheus duboisi* bol opísaný ako najpôvodnejšia vetva a 7 odlišných skupín vzniklo väčšinou súčasne. Šesť z nich sa vyskytuje v individuálnych pobrežných oblastiach a jedna skupina sa sekundárne rozšírila a kolonizovala skalnaté miesta v podstate po celom jazere. Údaje získané analýzou mitochondriálnej DNA (mtDNA) ukázali, že napriek všeobecne podobnej morfológii sa môže sfarbenie rýb ohromne líšiť medzi geneticky blízko príbuznými populáciami a naopak, môže byť veľmi podobné medzi geneticky veľmi vzdialenými populáciami sesterských druhov. Tieto pozorovania sa čiastočne vysvetľujú ako dôsledok paralelnej evolúcie podobných farebných vzorov v rámci prirodzeného výberu alebo ako dôsledok priestorového kontaktu medzi dvoma geneticky odlišnými populáciami po druhotnom kontakte a následnom triedení rodu, kedy sa kríženci týchto populácií a ich potomkovia späť krížili prednostne len s členmi jednej pôvodnej populácie.

## Historické zmeny jazera

Predpokladá sa, že rýchle formovanie veľkých druhových skupín východoafrických cichlíd spôsobujú abiotické (fyzikálne) faktory, ako geologické procesy a klimatické udalosti, ako aj biologické vlastnosti šíriacich sa organizmov. Niekoľko štúdií ukázalo, že veľké kolísanie hladiny jazera malo vážny vplyv na skalnaté prostredie a druhové spoločenstvá vo východoafrických priekopových jazerách. Jazero bolo vážne ovplyvnené zmenou na suché podnebie asi pred 1,1 miliónmi rokov, čo spôsobilo pokles hladiny asi o 650 – 700 m pod súčasnú hladinu. Potom sa jazero zväčšovalo postupne do obdobia asi pred 550000 rokmi. Ďalší pokles hladiny nastal asi pred 390000 až 360000 rokmi o 360 metrov, medzi 290000 až 260000 rokmi o 350 m a medzi 190000 až 170000 rokmi to bol pokles o 250 m. V najbližšej histórii poklesla hladina počas neskorého pleistocénu ľadovej doby, kedy bolo v Afrike suché podnebie. Ide o obdobie spreď 40-35000 rokmi (pokles o 160 m) a medzi 23-18000 rokmi (pravdepodobne o 600 m). Akýkoľvek vzrast hladiny posúva pobrežnú líniu a tvoria sa nové

skalnaté oblasti. Len čo vzdialenosti medzi novo formovanými oblasťami prekročia schopnosť šírenia sa jednotlivých druhov, tok génov sa preruší a hromadia sa genetické rozdiely medzi populáciami. Následný pokles hladiny môže viesť k sekundárnemu miešaniu, čo vedie k buď k zvyšujúcej sa genetickej rozdielnosti alebo príbuznosti nových druhov.

## Šírenie rodu *Tropheus* v jazere Tanganika

Na základe genetickej analýzy sa určili 3 obdobia šírenia sa *Tropheus*ov v jazere. Prvé obdobie prebiehalo počas stúpania hladiny v období medzi 1,1 mil. – 550000 rokmi, druhé šírenie prebiehalo počas poklesu hladiny v období medzi 390000 – 360000 rokmi a tretie šírenie nastalo počas poklesu hladiny v období medzi 190000 – 170000 rokmi. Klimatické zmeny pred 17000 rokmi spôsobili dramatický pokles hladiny nielen v Tanganike, ale aj v Malawi a dokonca vyschnutie jazera Viktória. Tieto udalosti synchronizovali procesy diverzifikácie cichlíd vo všetkých troch jazerách. Najdôveryhodnejšie vysvetlenie genetických vzorov *Tropheus*ov sú 3 obdobia nízkej hladiny jazera, kedy klesala hladina najmenej o 550 m, takže jazero bolo rozdelené na 3 jazerá. Skupiny *Tropheus*ov boli rozdelené do 8 hlavných skupín podľa mtDNA a podľa výskytu v jednotlivých lokalitách jazera, ktoré dostali názov podľa osád na pobreží:

Skupina A1 (Kibwe, Kabwe, Kiti Point)

Skupina A2 (Kabezi, Ikola, Bilila Island, Kyeso I./Kungwe – T. „yellow“, Kala, Mpulungu)

Skupina A3 (Nyanza Lac – T. brichardi, Ngombe, Bemba)

Skupina A4 (Nvuna Island, Katoto I.)

Skupina B (Rutungu, Kiriza)

Skupina C (Kyeso II.)

Skupina D (Zongwe, Moba, Kibwesa – T. „Kibwesa“)

Skupina E (Bulu – T. polli, Bulu – T. „Kirschfleck“)

Skupina F (Kibwesa – T. „Kirschfleck“, Mvua I., Inangu)

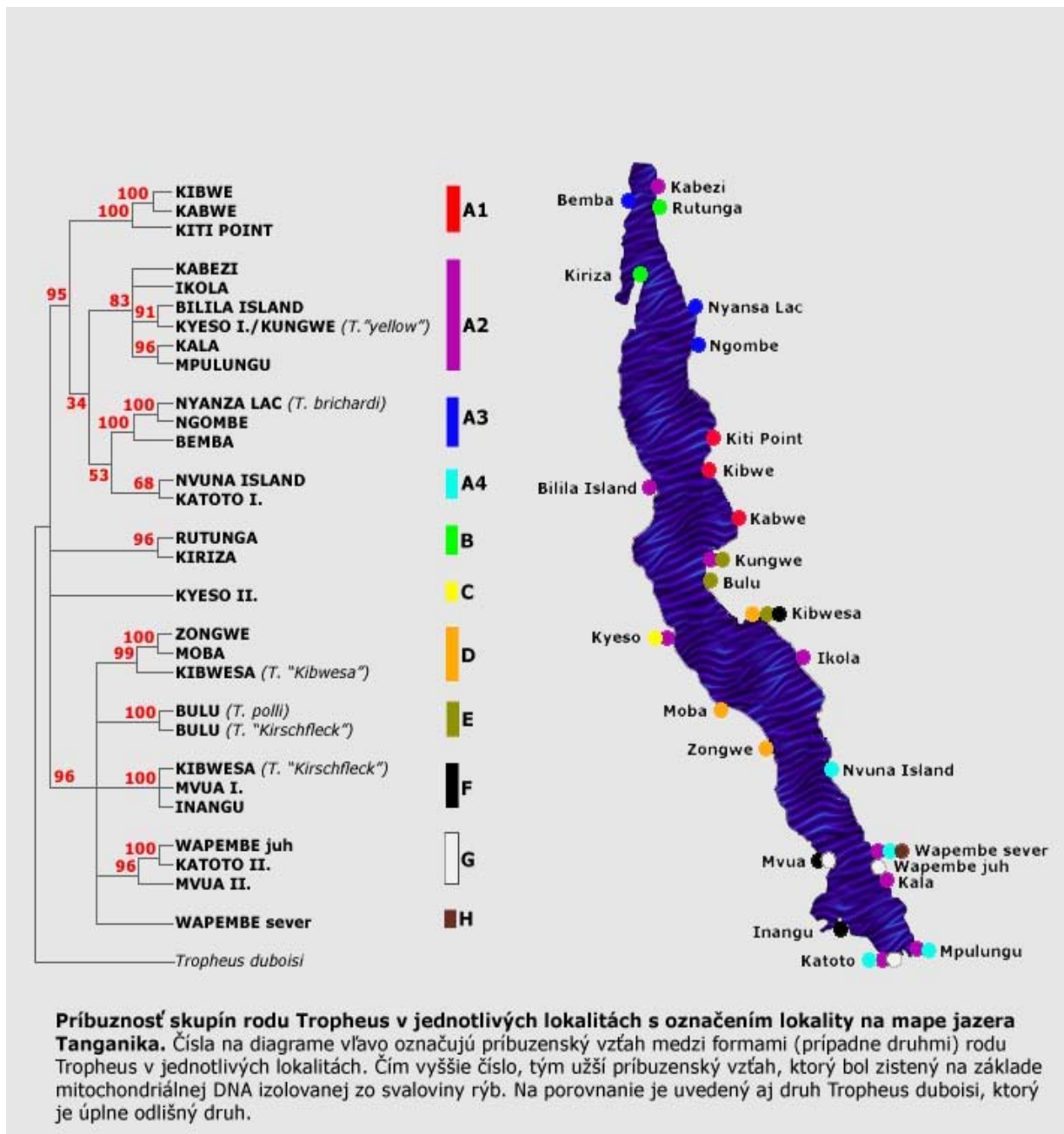
Skupina G (Wapembe juh, Katoto II., Mvua II.)

Skupina H (Wapembe sever)

Na obrázku sú znázornené vzťahy medzi jednotlivými skupinami rodu *Tropheus* a ich lokalizácia v jazere. Primárne šírenie rodu *Tropheus* bolo podmienené silným zvýšením hladiny jazera asi pred 700000 rokmi. Prvé dve skupiny (A a B) pochádzali z obsadenia severných častí jazera, skupina C a D vznikala na západnom pobreží centrálnej časti jazera a skupina E sa rozvíjala na východe strednej časti jazera. Skupiny F, G a H sa najpravdepodobnejšie udomácnili na juhu jazera. Treba upozorniť, že nedávno objavená ôsma skupina C v Kyeso pravdepodobne reprezentuje *Tropheus annectens*, pretože Kyeso je lokalizované v tesnej blízkosti typu vzoriek rýb, ktorý popísal Boulenger v roku 1990. Tieto ryby žili v blízkosti rýb, ktoré patria do skupiny A2, ktorú objavili na oboch stranách centrálnej časti jazera.

Morfologické analýzy ukázali, že 6 zo 7 jedincov malo 4 lúče na análnej plutve a siedmy jedinec mal lúčov 5. Ďalších 5 jedincov ulovených v Kyeso malo 6 análnych lúčov a tiež sa odlišovali v tvare úst a sfarbení od *T. annectens*. Je zaujímavé, že ryby odchytené v lokalite Kyeso predtým označené ako *T. annectens* patria do skupiny C na rozdiel od *Tropheus polli* (skupina E) z opačnej strany jazera, hoci majú podobnú morfológiu, počet lúčov análnej plutvy a sfarbenie.

Väčšina hlavných skupín sa rozširovala do susedných oblastí počas druhého rozšírenia asi pred 400000 rokmi a skupiny A a D zvládli presun k protihľému pobrežiu centrálnej časti Tanganiky. V tomto období sa po obsadení východného pobrežia skupina A rozdelila na 4



odlišné podskupiny. Podskupiny A1 a A3 sa pravdepodobne objavili po expanzii na východe severného pobrežia. Podskupina A2 pochádzala z obsadenia severozápadného pobrežia na severe aj v strednej časti jazera, zatiaľ čo podskupina A4 pravdepodobne pochádzala z kolonizácie východnej časti južného pobrežia. Skupina D pravdepodobne obsadila veľmi krátky úsek v oblasti Cape Kibwesa, kam sa presídlili zo západnej časti južného pobrežia. To bolo možné jedine v období pred 400000 rokmi, keď klesla hladina o 550 m, pretože *Tropheus* nie sú schopné sa presúvať pri zvýšení vodnej hladiny a tým aj zväčšení vzdialeností medzi skalnatými časťami jazera cez voľnú vodu. Iba pokles hladiny o 550 m postačoval na to, aby sa skalnaté dno dostalo do hĺbky asi 50 m, čím sa utvorili podmienky na presun *Tropheus*ov.

Rozšírenie T.“Kirschfleck“, ktoré patria do skupiny F na východnom pobreží centrálnej časti jazera a na sever od Kibwesa, sa zdá byť záhadné podľa súčasného rozšírenia ostatných členov tejto skupiny (F) na juhozápade okolo Cameron Bay. V oblasti Kibwesa žijú v blízkosti tri varianty *Tropheus*ov (*Tropheus polli*, T.“Kibwesa“ a T.“Kirschfleck“). Predsa

však vo vzorkách T. „Kirschfleck“ sa zistilo podľa mtDNA, že patrili dvom skupinám, čo naznačuje kríženie pravdepodobne pôvodných obyvateľov tejto oblasti – skupiny *T. polli* (E) a prisídlených T. „Kirschfleck“ (F). Existujú dve alternatívy: zástupcovia skupiny F sa mohli presunúť pozdĺž západnej časti južného pobrežia až k hranici strednej časti jazera. Zostáva však nejasné, ako sa mohla skupina F presunúť cez tak širokú oblasť strmo klesajúceho pobrežia na západe južného pobrežia, ktoré v súčasnosti obývajú ryby skupiny D, bez toho aby zanechali nejakú genetickú stopu alebo menšiu populáciu. Alternatívne vysvetlenie by mohlo byť, že skupina F sa pôvodne širila pozdĺž juhovýchodného pobrežia od Kibwesa asi po Wapembe a neskôr bola nahradená prisídlenými zástupcami skupiny A, takže haplotypy (skupina alel v jednom chromozóme prenášaná z generácie na generáciu spoločne, pričom potomok dedí dva haplotypy – jeden od otca a druhý od matky) skupiny F v Kibwesa sú pozostatky pôvodne podstatne rozšírenejšej skupiny. Ďalej by k tejto hypotéze bolo možné dodať, že skupina F druhotne osídlila ich súčasné teritórium v okolí Cameron Bay na juhozápade počas hlavného obdobia stúpania hladiny jazera pred 400000 rokmi. To by vysvetľovalo prítomnosť dvoch odlišných haplotypov v populácii v Mvua (F a G), ako následok kríženia po druhotnom kontakte so zástupcami skupiny F. Ak je táto hypotéza pravdivá, táto kolonizácia mohla úplne nahradiť predtým sa vyskytujúcu skupinu G, ktorá má v súčasnosti centrum výskytu južne od ústia rieky Lufubu. Ak berieme do úvahy fakt, že rieka Lufubu, ako tretí najväčší zdroj vody pre jazero, predstavuje vysoko stabilnú ekologickú bariéru, ktorá oddeľuje pobrežie hory Chaitika od poloostrova Inangu, potom skupina G si mohla udržiavať oblasť pôvodného rozšírenia južne od rieky Lufubu, ale bola nahradená zástupcami skupiny F v Cameron Bay po poklese hladiny.

Počas tretieho šírenia asi pred 200000 rokmi sa širili 3 podskupiny skupiny A pozdĺž pobrežia, kde sa pôvodne vyskytovali. Podskupina A2 sa musela premiestniť krížom cez jazero z južného okraja centrálnej časti na východné pobrežie južnej časti jazera. Podskupiny A2 a A4 sa rozšírili pozdĺž juhovýchodného pobrežia viac na juh jazera. V lokalite Wapembe na severe sa u jedného jedinca zistil haplotyp, podľa ktorého patrí do skupiny H, ktorá sa rozšírila pri primárnom šírení a všetky ďalšie jedince parili do dvoch podskupín A. Dva odlišné *Tropheusy* žijú v blízko príbuznom vzťahu blízko Wapembe. V Katoto, hlavnej hranici medzi skupinami A a G sa zistilo asi 50% populácie s haplotypom skupiny G a 50% z podskupín A2 a A4. Podskupina A2 sa zistila aj v lokalite Katukula, ale táto populácia je tvorená prevažne rybami zo skupiny G.

## Súhrn

*Tropheusy* 7 skupín nezmenili dramaticky ich rozpätie výskytu, čo môže byť kvôli stabilite ich životného prostredia, ktoré je tvorené kolmo klesajúcim pobrežím. Tieto oblasti neboli príliš ovplyvnené kolísaním hladiny jazera, pretože sa presúvali iba smerom dolu a hore pozdĺž útesov. Jedna podskupina (A2) sa zistila takmer po celom jazere a aj jedinci zo vzdialených populácií sú v úzkom vzťahu. Keďže sa zistili podobné charakteristiky rozšírenia aj iných rodov tanganických cichlíd (*Eretmodus*, *Cyprichromis*), pravdepodobne mali zmeny v jazere (klimatické a geologické) podobný vplyv na genetickú štruktúru populácií aj iných druhov.

## Literatúra

Baric, S. et al.: Phylogeography and evolution of the Tanganyikan cichlid genus *Tropheus* based upon mitochondrial DNA sequences. *J. Mol. Evol.*, 56, 2003, 54-68.  
Cohen, A.S., Soreghan, M.R., Scholz, C.A.: Estimating the age of formation of lakes: An example from Lake Tanganyika, East African Rift System. *Geology*, 21, 1993, 511-514.

Cohen, A.S. et al.: New palaeogeographic and lake-level reconstructions of Lake Tanganyika: Implications for tectonic climatic and biological evolution in a rift lake. *Basin Res.*, 9, 1997, 107-132.

Gasse, F. et al.: Water level fluctuations of Lake Tanganyika in phase with oceanic changes during the last glaciation and deglaciation. *Nature*, 342, 1989, 57-59.

Sturmbauer, C.: Explosive speciation in cichlid fishes of the African Great Lakes: A dynamic model of adaptive radiation. *J. Fish Biol.*, 53, 1998, 18-36.

Sturmbauer, C., Meyer, A.: Genetic divergence, speciation and morphological stasis in a lineage of African cichlid fishes. *Nature*, 358, 1992, 578-581.

Sturmbauer, C. et al.: Lake level fluctuation synchronize genetic divergences of cichlid fishes in African lakes. *Mol. Biol. Evol.*, 18, 2001, 144-154.

S použitím uvedenej literatúry spracoval: *Robert Toman*