

بررسی تغییرات شکل بدن در جمعیت‌های ماهی خیاطه (*Alburnoides eichwaldii* De Filippii, 1863) در حوضه دریای خزر با استفاده از روش ریخت‌سنجی هندسی

سهیل ایگدری، اسماعیل اسماعیل زادگان و عالیه مداح
گروه شیلات، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی کرج، دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه تهران، کرج، ایران

چکیده

هدف از این مطالعه، بررسی تغییرات شکل بدن جمعیت‌های مختلف ماهی خیاطه در حوضه دریای خزر با استفاده از ریخت‌سنجی هندسی بر پایه لندمارک است. نتایج تحقیق حاضر می‌تواند به درک بهتر الگوی تغییرپذیری ریختی و تکامل در حال پیشرفت این ماهیان در توده‌های آبی سیستم‌های رودخانه‌ای مختلف حوضه خزر کمک نماید. تعداد ۲۶۰ نمونه ماهی خیاطه از چهار رودخانه گرگانرود در بخش شرق، رودخانه ولمرود در بخش میانه و دو شاخه رودخانه سفیدرود در بخش غرب حوضه دریای خزر نمونه‌برداری شد. از سمت چپ سطح جانبی نمونه‌ها عکس‌برداری گردید. تعداد ۱۸ نقطه لندمارک بر روی تصاویر دو بعدی حاصل، تعیین گردید، سپس، با نرم‌افزار TpsDig2 بر روی آنها قرار داده شد. داده‌های حاصل پس از آنالیز پروکراست، با روش‌های آماری چند متغیره PCA، CVA و آنالیز خوشه‌ای تحلیل شدند و سپس الگوهای تغییر شکل هر جمعیت نسبت به شکل اجماع (میانگین همه جمعیت‌ها) در شبکه تغییر شکل مصورسازی گردید. تفاوت معنی‌داری بین شکل بدن جمعیت‌های مطالعه شده ماهی خیاطه به جز دو جمعیت متعلق به رودخانه سفیدرود یافت شد ($P < 0.05$). نتایج جدایی ریختی وابسته به زیستگاه، تغییرپذیری ریختی و تکامل در حال پیشرفت شکل بدن جمعیت‌های مختلف و تا حدودی ارتباط بین فاصله جغرافیایی و تمایز ریختی ماهی خیاطه را تحت تأثیر شرایط محیطی رودخانه‌های محل زیست در حوضه دریای خزر نشان داد. از این رو، نتایج نشان می‌دهد که هر جمعیت این گونه باید به عنوان یک ذخیره ژنتیکی و ریخت‌شناختی مجزا در نظر گرفته شود.

واژه‌های کلیدی: تغییرپذیری ریختی، ریخت‌سنجی هندسی، سفیدرود، گرگانرود، ولمرود

محیطی سازگار شوند (Nacua et al., 2010). عوامل

محیطی به عنوان نیروی قدرتمند در شکل‌دهی ریخت

مقدمه

ماهیان قادرند برای ادامه حیات با شرایط مختلف

رودخانه‌های مختلف حوضه دریای خزر، این پرسش مطرح است که آیا شکل بدن جمعیت‌های مختلف این گونه در توده‌های آبی این حوضه تغییر یافته است که بتواند به عنوان الگویی از تغییرپذیری ریختی و تکامل در حال پیشرفت، تحت تأثیر عوامل محیطی در نظر گرفته شود. از اینرو، این بررسی با هدف مقایسه شکل بدن جمعیت‌های مختلف ماهی خیاطه در حوضه دریای خزر با استفاده از روش ریخت‌سنجی هندسی به اجرا درآمد.

مواد و روش کار

جایگاه‌های نمونه‌برداری: در مجموع، تعداد ۲۶۰ قطعه ماهی خیاطه از چهار رودخانه گرگانرود شامل رودخانه‌های مادرسو (E: 55°50', N: 37°23') (۴۰ قطعه)، پیشکمر (E: 55°50', N: 37°35') (۳۰ قطعه)، چهل‌چای (E: 55°40', N: 37°22') (۴۰ قطعه) و زرین‌گل (E: 55°58', N: 36°50') (۴۰ قطعه) رودخانه ولمرود (در شهرستان تنکابن) (E: 50°50', N: 36°44') (۵۶ قطعه) در بخش میانه حوضه دریای خزر و دو سرشاخه رودخانه سفیدرود شامل رودخانه‌های گیلهرود (E: 49°47', N: 37°08') (۳۶ قطعه) و شهربیجار (E: 49°38', N: 37°00') (۲۸ قطعه) در بخش غرب حوضه دریای خزر، توسط دستگاه الکتروشوکر (۲۲۰ ولت) صید شدند. ماهیان صید شده پس از بیهوشی در محلول گل میخک، در فرمالین بافر ۱۰ درصد تثبیت شدند و سپس برای ادامه مطالعات به آزمایشگاه زیست‌شناسی آبزیان دانشگاه تهران منتقل شدند. برای کاهش تغییرات شکل بدن ناشی از رشد آلومتریکی، فقط نمونه‌های بالغ و بزرگتر از ۷۵ میلی‌متر انتخاب شدند.

موجودات در طی فرآیند فردزایی (تکامل فردی) شناخته شده است (Costa and Cataudella, 2007). شکل بدن شاخصی مهم برای رفتارهای شناگری و انتخاب زیستگاه در ماهیان است (Webb, 1982). از اینرو، شکل بدن نه تنها انعکاس‌دهنده ویژگی‌های ژنتیکی است بلکه می‌تواند منعکس‌کننده وضعیت محیط زندگی و زیستگاه ماهی نیز باشد (Guill et al., 2003). برای مثال، ماهیانی که در آب جاری مثل رودخانه زیست می‌کنند دارای بدنی دوکی شکل و ماهیان آب‌های ساکن دارای بدنی پهن و فشرده از دو طرف هستند (Haas et al., 2011; Ostrand et al., 2001).

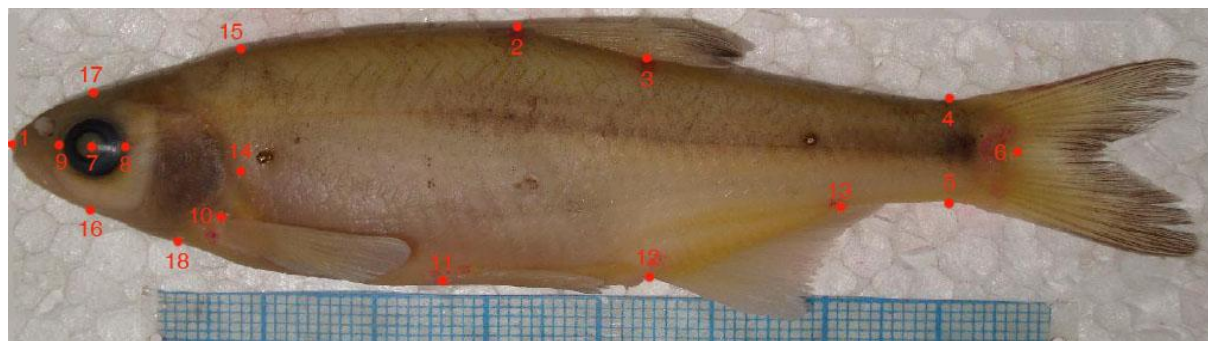
ماهیان یک گونه به واسطه جداسازی زیستگاه جمعیت‌های متفاوتی را تشکیل می‌دهند، در واقع، به واسطه ویژگی‌های آن محیط، طی فرآیند سازگاری، دچار تغییرات ریختی متفاوتی شده، از سایر جمعیت‌های آن گونه متمایز می‌شوند (Wootton, 1991). چنین وضعیتی ممکن است در مورد ماهیان رودخانه‌های مختلف حوضه دریای خزر از جمله ماهی خیاطه (*Alburnoides eichwaldii* De Filippii, 1863) که کاملاً از یکدیگر جدا شده‌اند نیز مشاهده شود. ماهی خیاطه (*A. eichwaldii*) به طور عمده در نه‌های کوچک و کمتر در رودخانه‌های بزرگ ایران یافت می‌شود. این گونه، به همراه سیاه‌ماهی (*Capoeta capoeta*) از جمله فراوان‌ترین گونه‌های رودخانه‌های حوضه دریای خزر است (Coad, 2012). اعضای این گونه در رودخانه‌هایی با آب پُر اکسیژن و کمتر آلوده یافت می‌شوند و بسترهای سنگی را ترجیح می‌دهند (Abdoli, 2000; Coad, 2012).

با توجه به وضعیت پراکنش ماهی خیاطه در

روش مورد استفاده: روش ریخت‌سنجی

هندسی، روشی بر پایه مختصات لندمارک‌هاست که برای بررسی تغییرات شکل نمونه‌های مطالعه شده استفاده می‌گردد (Adams *et al.*, 2004). به طور معمول، در مطالعات ریخت‌سنجی سنتی آنالیزهای آماری چند متغیره برای بررسی مجموعه‌ای از داده‌های

فاصله‌ای از قبیل طول، عرض و ارتفاع به کار برده می‌شود، ولی در روش ریخت‌سنجی هندسی داده‌های حاصل، مختصات لندمارک‌هاست که برای استخراج داده‌های شکل استفاده می‌شوند. این داده‌های شکل می‌توانند در یک شبکه تغییر شکل (deformation grid) مصورسازی گردند (Adams *et al.*, 2004).



شکل ۱- لندمارک‌های تعیین شده بر روی نمونه ماهیان: ۱- ابتدایی‌ترین بخش پوزه در قسمت فک بالا، ۲- ابتدای قاعده باله پشتی، ۳- انتهای قاعده باله پشتی، ۴- قسمت بالایی بیشترین تورفتگی ساقه دم، ۵- قسمت پایینی بیشترین تورفتگی ساقه دم، ۶- انتهایی‌ترین بخش ساقه دم، ۷- وسط چشم، ۸- انتهای‌ترین نقطه چشم، ۹- ابتدایی‌ترین نقطه چشم، ۱۰- ابتدای‌ترین نقطه قاعده باله سینه‌ای، ۱۱- ابتدای‌ترین نقطه قاعده باله شکمی، ۱۲- ابتدای قاعده باله مخرجی، ۱۳- انتهای قاعده باله مخرجی، ۱۴- انتهایی‌ترین بخش سرپوش آبششی، ۱۵- خطی عمود با انتهای سرپوش آبششی به سمت بالای بدن، ۱۶- امتداد خطی موازی از لندمارک شماره ۷ به سمت پایین بدن، ۱۷- امتداد خطی موازی از لندمارک شماره ۷ به سمت بالای بدن، ۱۸- بخش زیرین سرپوش آبششی.

از سمت راست، سطح جانبی نمونه‌ها با استفاده از Copystand مجهز به دوربین دیجیتال Kodak با قدرت تفکیک شش مگاپیکسل عکس‌برداری شد. برای استخراج داده‌های شکل در روش ریخت‌سنجی هندسی تعداد ۱۸ لندمارک تعیین گردید (شکل ۱). لندمارک‌ها با نرم‌افزار TpsDig2 بر روی تصاویر دو بعدی قرار داده شدند. روی هم‌گذاری جایگاه لندمارک‌های نمونه‌ها با استفاده از آنالیز پروکراست (Generalised Procrustes Analysis) و حذف تغییرات غیرشکل (شامل: مقیاس، جهت و موقعیت) با نرم‌افزار tpsRelw انجام شد (Zelditch, 2004). سپس، داده‌های به‌دست آمده شکل بدن جمعیت‌های مورد مطالعه با آنالیزهای

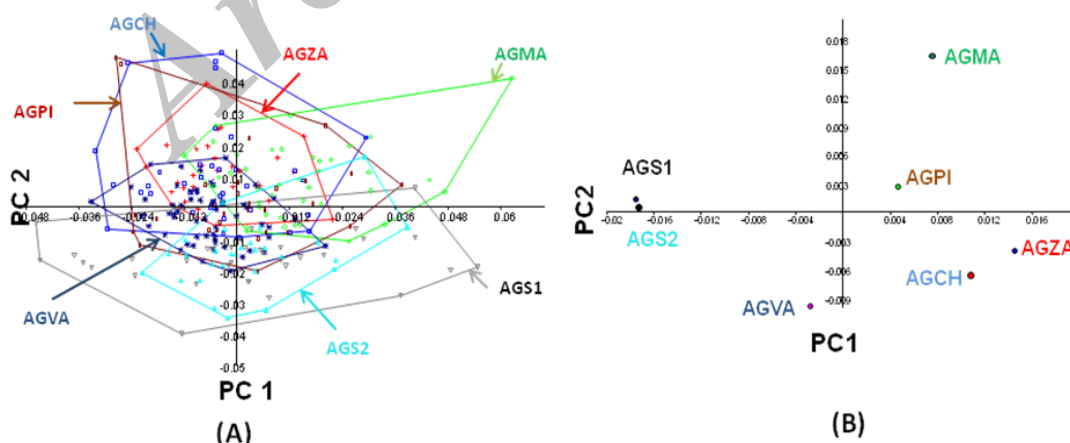
چندمتغیره تجزیه به مؤلفه‌های اصلی (PCA)، تجزیه همبستگی کانونی (CVA) و آنالیز خوشه‌ای توسط نرم‌افزار PAST نسخه ۲/۱۰ تحلیل شدند. مصورسازی تغییرات شکل بدن میانگین جمعیت‌ها نسبت به شکل میانگین کل (consensus configuration)، با نرم‌افزار tpsSpline نسخه ۲/۱۰، در شبکه تغییر شکل انجام شد. این مقایسه، بر اساس فاصله پروکراست است که سنجش استاندارد در بررسی تفاوت شکل در روش ریخت‌سنجی هندسی است (Rohlf, 2001). شبکه تغییر شکل، برای توصیف تغییرات شکل میان‌فرم‌های زیستی بوده، که در آن یک شکل مرجع مطابق با شکل هدف تغییر می‌کند (Adams *et al.*, 2004).

نتایج

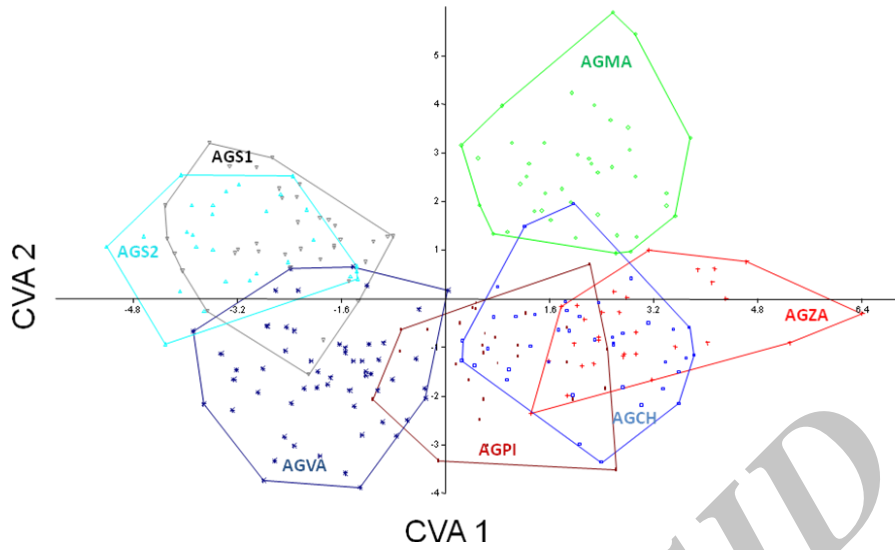
آنالیز تجزیه به مؤلفه‌های اصلی، تغییرات شکل بدن را در سه مؤلفه اصلی (PC) آشکار نمود. مؤلفه اصلی اول (PC1) مربوط به تغییر جایگاه لندمارک‌های مستقر در ناحیه سر و ساقه دم و مؤلفه‌های دوم و سوم (PC2 و PC3) مربوط به تغییر جایگاه لندمارک‌های مرتبط با عرض بدن بودند که در مجموع، ۵۳/۲ درصد از تغییرات قابل مشاهده را شامل می‌شدند (شکل ۲). آنالیز تجزیه همبستگی کانونیک (CVA) نشان داد که تفاوت معنی‌داری بین شکل بدن جمعیت‌های مورد مطالعه ماهی خیاطه وجود دارد ($P < 0/05$) و تنها تفاوت شکل بدن دو جمعیت متعلق به رودخانه سفیدرود معنی‌دار نبود (شکل ۳). نتایج مصورسازی در شبکه تغییر شکل نشان داد که تفاوت شکل بدن جمعیت‌های مختلف ماهی خیاطه از الگوهای متنوعی تبعیت می‌کند (شکل ۴). بر اساس الگوی جابجایی لندمارک‌ها، شکل بدن نمونه‌های رودخانه سفیدرود با جمعیت‌های دیگر تفاوت بسیار معنی‌داری را نشان دادند ($P > 0/0001$). در نمونه‌های فوق، بیشترین جابجایی لندمارک‌ها مربوط به ناحیه سر و سرپوش آبششی بود. ماهیان این رودخانه دارای پوزه و

قطر چشم کوچکتر، ارتفاع سر کمتر و ساقه دمی درازتر بودند و همچنین، موقعیت باله سینه‌ای آنها نیز در جایگاه بالاتری بودند (شکل ۴).

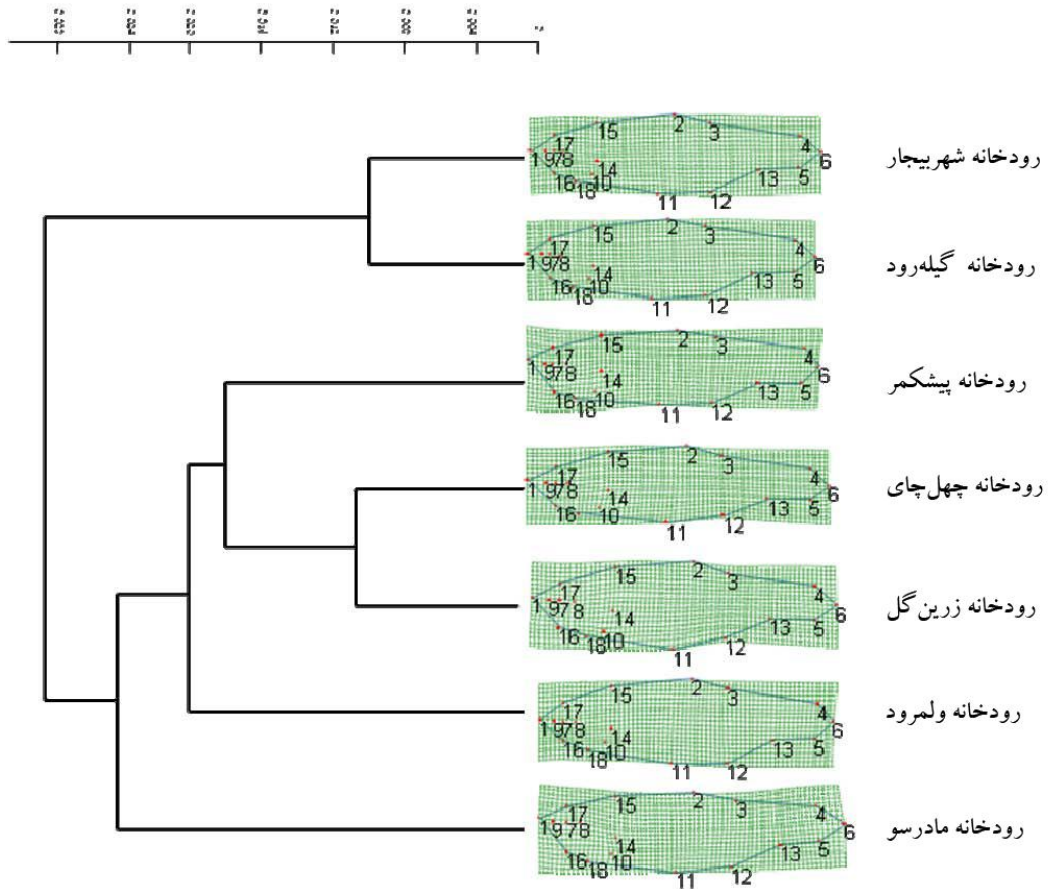
بر اساس الگوهای جابجایی لندمارک‌ها نمونه‌های رودخانه ولمرود دارای شکل بدن پهن و سری با ارتفاع کمتر بودند و در آنالیز خوشه‌ای با سایر جمعیت‌های رودخانه گرگانرود در یک شاخه قرار گرفتند (شکل ۴). مقایسه الگوهای شکل بدن با شکل میانگین نمونه‌ها نشان داد که نمونه‌های رودخانه مادرسو به دلیل کشیدگی لندمارک‌های ۲ و ۳ به طرف داخل، دارای بدنی با پهنای کمتر و دهانی در وضعیت بالاتر بودند (شکل ۴). نمونه‌های رودخانه‌های چهل‌چای و زرین‌گل هر دو دارای بدنی پهن و سر بزرگ با ارتفاع بیشتر بودند. تفاوت این دو جمعیت، داشتن ساقه دمی کوتاه‌تر در نمونه‌های رودخانه چهل‌چای و جا به جایی باله سینه‌ای به وضعیت شکمی در نمونه‌های رودخانه زرین‌گل است (شکل ۴). نمونه‌های رودخانه پیشکمر نیز دارای بدنی کم ارتفاع تر با سری بزرگتر و مرتفع بودند (شکل ۴).



شکل ۲- (A) نمودار آنالیز تجزیه به مؤلفه‌های اصلی (PCA) شکل بدن جمعیت‌های ماهی خیاطه (*A. eichwaldii*) و (B) نمودار آنالیز PCA بر اساس شکل اجماع جمعیت‌ها. AGZA= رودخانه چهل‌چای گرگانرود، AGCH= رودخانه پیشکمر گرگانرود، AGPI= رودخانه مادرسو گرگانرود، AGVA= رودخانه ولمرود، AGS1= رودخانه گیلرود و AGS2= رودخانه شهربیجار.



شکل ۳- نمودار CVA شکل بدن جمعیت‌های ماهی خیاطه (*A. eichwaldii*). AGPI = رودخانه پیشکمر گرگانرود، AGCH = رودخانه چهل‌چای گرگانرود، AGZA = رودخانه زرین‌گل گرگانرود، AGMA = رودخانه مادرسو گرگانرود، AGVA = رودخانه ولمرود، AGS1 = رودخانه گیلرود و AGS2 = رودخانه شهربیجار



شکل ۴- آنالیز خوشه‌ای شکل بدن جمعیت‌های مورد مطالعه ماهی خیاطه (*A. eichwaldii*)

بحث

نتایج بررسی حاضر نشان داد که شکل بدن جمعیت‌های مطالعه شده تغییر یافته است و این امر، جدایی ریختی وابسته به زیستگاه را در جمعیت‌های ماهیان خیاطه حوضه دریای خزر آشکار می‌سازد. در بسیاری از مطالعات نیز سازگاری به زیستگاه‌های متفاوت دلیل تفاوت شکل بدن بیان شده است (Hendry *et al.*, Robinson and Wilson 1994; McGuigan *et al.*, Langerhans *et al.*, 2003; 2002; Haas *et al.*, Nacua *et al.*, 2010; *et al.*, 2003; 2011).

نتایج همچنین، تغییرپذیری ریختی و تکامل در حال پیشرفت شکل بدن جمعیت‌های مختلف ماهی خیاطه را تحت تأثیر شرایط محیطی رودخانه‌های محل زیست در حوضه دریای خزر نشان داد و پیشنهاد می‌کند که ویژگی‌های زیستگاهی همراه با جدایی جغرافیایی از عوامل تعیین‌کننده تغییرات تکاملی است که به تغییر ویژگی‌های ریختی ماهیان موجود در آن منجر می‌شود. تفاوت‌های ریختی در موجودات چنانچه بتواند به صورت یک عملکرد در نتیجه سازگاری ترجمه گردد، می‌تواند با اهمیت باشد. در اکوسیستم‌های آبی چنین سازگاری‌هایی در نتیجه نیاز به سازش با نیروهای هیدرودینامیکی برای حفظ انرژی طی رفتارهای زیستی مرتبط است (Vogel, 1994; Nacua *et al.*, 2010). ماهی خیاطه در آب‌های جریان‌دار زیست می‌کنند و در چنین آب‌هایی برای برآوردن نیازهای زیستی خود نیازمند شنای فعال است (Huet, 1949; Lusk, 1995). جمعیت‌های ماهیان خیاطه در سرشاخه‌های رودخانه سفیدرود، به دلیل داشتن سر کوچکتر و ساقه دمی درازتر، دارای بدنی کشیده‌تر و بیشتر دوکی‌شکل

هستند. این شکل بدن، اصطکاک و شسته شدن در طی شنای آزاد در جریان‌های سریع نهرهای کم عمق رودخانه سفیدرود را کاهش می‌دهد (Blake, 1983; Burns *et al.*, Spoljaric and Reimchen, 2008; 2009; Haas *et al.*, 2011). ماهیان رودخانه با جریان سریع مادرسو نیز دارای بدنی کم ارتفاع تر بودند.

بدن پهن‌تر با سر بزرگ ماهیان رودخانه‌های چهل‌چای و زرین‌گل احتمالاً ناشی از سازگاری برای افزایش قابلیت مانور سریع است و این شکل بدن در شنای مداوم مثلاً برای یافتن غذا در محیط‌هایی با جریان کمتر مؤثر هستند (Blake, 1983; Spoljaric and Reimchen, 2008; Haas *et al.*, 2011). اعضای این گونه در رودخانه‌های فوق درون گودال‌ها و شکاف رودخانه‌ای که جریانی آرامتری داشتند، یافت شدند.

جایگاه نمونه‌برداری در رودخانه‌های زرین‌گل و پیشکمر، کوهستانی بودند. تفاوت شکل بدن جمعیت‌های مناطق کوهستانی و دشتی، حتی در گونه‌های یک رودخانه نیز نشان‌دهنده متفاوت بودن نوع سازگاری ماهیان با توجه به نوع زیستگاه (نهرهای سنگلاخی با جریان سریع در مقایسه با آب‌هایی با جریان کمتر) است. بسته به نوع زیستگاه، درجه حرارت و نوع جریان آب تعیین‌کننده شکل بدن در ماهی خیاطه گزارش شده است (Dadikyan, 1973). بنابراین، علاوه بر شدت جریان آب رودخانه، تفاوت دمای آب بین قسمت‌های بالادست و پایین‌دست نیز بر روی شکل بدن جمعیت‌های ساکن آن منطقه می‌توانسته تأثیرگذار باشد.

شکل بدن همچنین می‌تواند در موفقیت تغذیه و اجتناب از شکارچی نیز مؤثر باشد (Langerhans and Reznick, 2010). از اینرو، تفاوت شکل سر و

Langerhans و همکاران (۲۰۰۳) ارتباط فاصله جغرافیایی و تمایز ریختی در ماهیان را گزارش نموده‌اند. ماهیان پایین دست و بالادست رودخانه‌های گرگانود نسبت به ماهیان سه رودخانه مجزای دیگر، احتمالاً به یکدیگر بسیار نزدیکتر هستند، اما تفاوت زیاد خصوصیات ریختی رودخانه مادر سو نسبت به رودخانه ولمرود پیشنهاد می‌کند که برای معرفی زیرگونه‌ها و حتی گونه جدید در ماهیان خیاطه با استفاده از ویژگی‌های ریختی، بررسی‌های دقیق‌تری لازم است. جریان ژنی، نقش مهمی را در جمعیت‌های ماهی به ویژه در جمعیت‌هایی که در پایین دست و بالادست رودخانه‌ها زیست می‌کنند، ایفا می‌کند. با این وجود، تفاوت ریختی به واسطه سازگاری‌های محیطی می‌تواند نیازمند انعکاس در ژن نباشد بلکه این تغییرات ممکن است در نتیجه تغییرات فیزیولوژیکی و رفتاری باشد (Dynes *et al.*, 1999). چنین فرآیندی می‌تواند به ظهور یک زیرجمعیت از جمعیت اصلی منجر گردد (Booke, 1981). از این رو، نتایج این تحقیق نشان می‌دهد که هر جمعیت از این گونه باید به عنوان یک ذخیره مجزا که فرآیندهای تکاملی در آن در جریان است، در نظر گرفته شود.

ساختارهای آن و تغییر جایگاه باله سینه‌ای در نمونه‌های سفیدرود، ولمرود و رودخانه زرین گل نسبت به دیگر جمعیت‌ها احتمالاً مربوط به رفتار و نوع تغذیه است. Abdoli (۲۰۰۰) بیان نمود که ماهی خیاطه به مقدار زیاد از حشرات آبی تغذیه می‌کند ولی Treer و همکاران (۲۰۰۶) غذای غالب ماهی خیاطه در رودخانه ساوا (Sava) در کشور کرواسی را گیاهان آبی (Chlorophyceae و Bacillariophyceae) گزارش نموده‌اند. از اینرو، این احتمال وجود دارد که راهکار تغذیه‌ای جمعیت‌های مختلف متفاوت باشد. Hendry و همکاران (۲۰۰۲) علت تفاوت در اندازه سر و موقعیت چشم در ماهی سه خار (*Gasterosteus aculeatus*) را در تفاوت نحوه تغذیه بیان نموده‌اند. همچنین، در این ماهیان تغییر جایگاه باله سینه‌ای ممکن است برای افزایش قدرت مانور در مسیر جریان آب باشد. به هر حال، بررسی ارتباط بین حضور شکارچیان و نحوه تغذیه با شکل بدن جمعیت‌های ماهیان خیاطه در رودخانه‌های مختلف در پژوهش‌های آتی توصیه می‌گردد. نتایج تحقیق حاضر، همچنین تا حدودی ارتباط بین فاصله جغرافیایی و تمایز ریختی را نشان داد.

منابع

- Abdoli, A. (2000) The inland water fishes of Iran. Nature and Wildlife Meusume of Iran, Tehran.
- Adams, D. C., Rohlf, F. J. and Slice, D. E. (2004) Geometric morphometrics: Ten years of progress following the 'Revolution'. Italian Journal of Zoology 71: 5-16.
- Blake, R. W. (1983) Fish locomotion. Cambridge University Press, Cambridge.
- Booke, H. E. (1981) The conundrum of the stock concept-Are nature and nurture definable in fishery science? Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science 38: 1479-1480.
- Burns, J. G., Di Nardo, P. and Rodd, F. H. (2009) The role of predation in variation in body shape in guppies *Poecilia reticulata*: a comparison of field and common garden phenotypes. Journal of Fish Biology 75: 1144-1157.
- Coad, B. (2012) Fresh water fishes of Iran. Retrieved from <http://www.briancoad.com/contents.htm>. On: 19 May 2012.

- Costa, C. and Cataudella, S. (2007) Relationship between shape and trophic ecology of selected species of Sparids of the Caprolace coastal lagoon (Central Tyrrhenian sea). *Environmental Biology of Fish* 78: 115-123.
- Dadikyan, M. G. (1973) Variability of the Armenian riffle minnow (*Alburnoides bipunctatus eichwaldi* (Filippi)) in relation to the altitude at which it occurs. *Journal of Ichthyology* 13: 68-78.
- Dynes, J., Magnan, P., Bernatchez, L. and Rodriguez, M. A. (1999) Genetic and morphological variation between two forms of lacustrine brook charr. *Journal of Fish Biology* 54: 955-972.
- Guill, J. M., Hood, C. S. and Heins, D. C. (2003) Body shape variation within and among three species of darters (Perciformes: Percidae). *Ecology of Freshwater Fish* 12: 134-140.
- Haas, T. C., Blum M. J. and Heins, D. C. (2011) Morphological responses of a stream fish to water impoundment. *Biology Letters* 6: 803-806
- Hendry, A. P., Taylor, E. B. and McPhail, J. D. (2002) Adaptive divergence and the balance between selection and gene flow: lake and stream stickleback in the misty system. *Evolution* 56: 1199-1216.
- Huet, M. (1949) Aperçu des relations entre la pente et les populations piscicoles des eaux courantes. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie* 11: 332-351.
- Langerhans, R. B. and Reznick, D. N. (2010) Ecology and evolution of swimming performance in fishes: predicting evolution with biomechanics. In: *Fish locomotion: an ecoethological perspective* (eds. Domenici, P. and Kapoor, B. G.) 200-248. Science Publishers Inc, Enfield.
- Langerhans, R. B., Layman, C. A., Langerhans, A. K. and DeWitt, T. J. (2003) Habitat-associated morphological divergence in two Neotropical fish species. *Biological Journal of Linnean Society* 80: 689-698.
- Lusk, S. (1995) Influence of valley dams on the changes in fish communities inhabiting streams in the Dyje drainage area. *Folia Zoology* 44: 45-56.
- McGuigan, K., Franklin, C. E., Moritz, C. and Blows, M. W. (2003) Adaptation of rainbow fish to lake and stream habitats. *Evolution* 57: 104-118.
- Nacua, S. S., Dorado, E. L., Torres, M. A. J. and Demayo, C. G. (2010) Body shape variation between two populations of the white goby, *Glossogobius giuris*. *Research Journal of Fisheries and Hydrobiology* 5: 44-51.
- Ostrand, K. G., Wilde, G. R., Strauss, R. E. and Young, R. R. (2001) Sexual dimorphism in plains minnow, *Hybognathus placitus*. *Copeia* 2: 563-565.
- Robinson, B. W. and Wilson, D. S. (1994) Character release and displacement in fishes: a neglected literature. *American Nature* 144: 596-627.
- Rohlf, F. J. (2001) Comparative methods for the analysis of continuous variables: geometric interpretations. *Evolution* 55: 2143-2160.
- Spoljaric, M. A. and Reimchen, T. E. (2008) Habitat dependent reduction of sexual dimorphism in geometric body shape of Haida Gwaii threespine stickleback. *Biological Journal of the Linnean Society* 95: 505-516.
- Treer, T., Piria, M., Aničić, I., Safner, R. and Tomljanović, T. (2006) Diet and growth of spiralin, *Alburnoides bipunctatus* in the barbel zone of the Sava River. *Folia Zoology* 55: 97-106.
- Vogel, S. (1994) *Life in moving fluids*, 2nd ed., Princeton University Press, Princeton.
- Webb, P. W. (1982) Locomotor patterns in the evolution of actinopterygian fishes. *American Zoologist* 22: 329-342.
- Wootton, R. J. (1991) *Ecology of teleost fishes*. Chapman and Hall Ltd., London.
- Zelditch, M. (2004) *Geometric morphometrics for biologists: a primer*. Academic Press, New York.