



<https://tbj.ui.ac.ir/?lang=en>

**Taxonomy and Biosystematics**

E-ISSN: 2322-2190

Document Type: Research Paper

Vol. 14, Issue 4, No.53, (2023), P:1-16

Received: 29/05/2022 Accepted: 18/09/2022

## Phenotype Diversity of Iranian Cichlids *Iranocichla* spp. in Hormuzgan Basin using the Geometric Morphometrics Technique

**Manoochehr Nasri\***

Assistant Professor, Department of Environmental and Fisheries Sciences and Engineering, Faculty of Agriculture and Natural Resources, Lorestan University, Khorramabad, Iran  
nasri.m@lu.ac.ir

**Soheil Eagderi**

Associate Professor, Department of Fisheries, Faculty of Natural Resources, University of Tehran, Karaj, Iran  
soheil.eagderi@ut.ac.ir

**Elham Jamshidi**

M.Sc. Graduated, Department of Fisheries, Faculty of Natural Resources, University of Tehran, Karaj, Iran  
el.jam@ut.ac.ir

### Abstract

In the present study, interspecific morphological diversity and sexual dimorphism of *Iranocichla* spp. were investigated using the geometric morphometrics method in the water bodies of Hormozgan Province, Iran. In this context, 286 specimens of Iranian cichlids were collected from the Mehran, Rasoul, Shoor, and Khor-e-Goor hot streams and transported to the laboratory. The geometric shapes of the fish were digitized using 17 landmark points, and the data were analyzed after removing non-shape data. According to the results, the fishes of the Mehran River exhibited a deeper caudal peduncle, a higher caudal-fin base, and a longer body, reflecting their adaptation to lentic conditions. Fishes living in pool environments in Khor-e-Goor had shorter snouts and deeper bodies, indicating adaptive phenotypic plasticity to lotic conditions. Conversely, the fishes of the Rasoul and Shoor rivers displayed traits common to other groups, showing morphological adaptations to lotic conditions during rainfall seasons and to lentic conditions in dry seasons with strong selective pressures. Sexual dimorphism in head traits observed in the Khor-e-Goor and Rasoul taxa may be related to the mouth-breeding function in females, which requires a larger buccal cavity. Finally, the observed differences between the studied groups can be attributed to ongoing adaptive phenotypic plasticity in response to selective environmental pressures.

**Key words:** Natural selection, Biodiversity, Biogeography, Fish conservation, Iranian Native Fishes.

### Introduction

Iran, with its 19 basins, boasts a diverse range of biological components from the Palearctic, Ethiopian, and Oriental biogeographical realms. The composition of Iranian inland water fishes is the result of a combination of natural geographical events and human-induced habitat segregation. To

\*Corresponding author

Nasri, M., Eagderi, S., & Jamshidi, E. (2023). Phenotype diversity of iranian cichlids *iranocichla* spp. in hormuzgan basin using the geometric morphometrics technique. *Taxonomy and Biosystematics*, 14(53), 1-16.



2322-2190 © The Author(s). Published by University of Isfahan

This is an open access article under the CC BY-NC 4.0 License (<https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0>).



<http://dx.doi.org/10.22108/TBJ.2022.133867.1201>



<https://dori.net/dor/20.1001.1.20088906.1401.14.53.1.6>

date, two species of Cichlids have been reported in Iran, namely *Iranocichla hormuzensis* and *Iranocichla persa*. Most populations of Iranian cichlids are distributed in hot springs in Hormuzgan and southern Fars provinces. The varied geographical and climatological conditions in Iran highlight the need for more extensive taxonomical studies on the country's inland water fishes. The Iranian native cichlids, *Iranocichla* spp., belonging to the Cichlidae family, are taxa of African origin that have become isolated in the region. They possess significant ecological, biodiversity, and aquaculture values.

### Materials and Methods

In this study, intra-population morphological diversity and sexual dimorphism of *Iranocichla* spp. and their distinctiveness were investigated using landmark-based geometric morphometrics methods in the water bodies of Hormozgan Province, Iran. For this purpose, 286 specimens of Iranian cichlids were collected from the Mehran, Rasoul, Shoor, and Khor-e-Goor hot streams using electrofishing. All specimens were anesthetized with 1% clove oil extract, fixed in 4% formaldehyde, and then transported to the laboratory for further analysis. The geometric shapes of the fish were digitized using 17 morphological landmark points with the aid of TPSDig2 software. All non-shape data, including size, scale, and direction, were removed using Generalized Procrustes Analysis (GPA). The data were then analyzed using statistical programs PAST and MorphoJ, employing multivariate methods such as MANOVA/CVA, DFA, and Cluster Analysis.

### Findings

The obtained results between the coordinates of morphological landmarks and Procrustes distances ( $r=1$ ) confirmed the validity of Procrustes distances for statistical analyses. The results of the MANOVA/CVA indicated significant statistical differences between all taxa (Wilk's Lambda = 0.033,  $F = 18.5$ ,  $P < 0.001$ ). The greatest morphological differences were observed between the Mehran and Khor-e-Goor populations, while the least differences were noted between the Rasoul and Shoor populations. Cluster analysis with 1,000 permutations corroborated the MANOVA/CVA results. Accordingly, the Rasoul-Shoor specimens were grouped together with 53% support, but the Mehran specimens were distinctly separated from the others with 100% support. The only observed sexual morphological dimorphism was found in the Rasoul specimens.

### Conclusions and Results

Habitat-related morphological differentiation has been confirmed in many studies. In the present research, the distinct ecological differences between habitats were apparent. Khor-e-Goor, a hot sulfur spring, exhibits lentic conditions, while Mehran represents a lotic ecosystem. Rasoul and Shoor, being permanent rivers, demonstrate some lentic conditions, especially in dry seasons. The bottleneck effect is one of the outcomes of ecological selective pressures. The Cichlidae family is renowned for its considerable morphological plasticity, particularly in the buccal region, which is linked to feeding and breeding functions. This group of fish is well-known for their rapid and diverse morphological adaptations in response to ecological segregation pressures. Our findings confirmed the adaptability and morphological plasticity of these species in response to ecological conditions. Ultimately, the observed differences between the studied groups can be attributed to ongoing adaptive phenotypic plasticity, influenced by selective environmental pressures.

تاکسونومی و بیوسیستماتیک، سال چهاردهم، شماره پنجاه و سوم، زمستان ۱۴۰۱، ص ۱-۱۶

نوع مقاله: پژوهشی

پذیرش نهایی: ۱۴۰۱/۰۶/۲۷

دریافت مقاله: ۱۴۰۱/۰۳/۰۸

## بررسی تنوع ریختی جمعیت‌های طبیعی سیچلایدماهیان ایرانی *Iranocichla spp.* در حوضه هرمزگان با استفاده از تکنیک ریخت‌سنجی هندسی

منوچهر نصری\*، استادیار، گروه علوم و مهندسی محیط زیست و شیلات، دانشکده کشاورزی و منابع طبیعی، دانشگاه لرستان، خرم‌آباد، ایران

nasri.m@lu.ac.ir

سهیل ایگدری، دانشیار، گروه شیلات، دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه تهران، کرج، ایران

soheil.eagderi@ut.ac.ir

الهام جمشیدی، کارشناس ارشد، گروه شیلات، دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه تهران، کرج، ایران

el.jam@ut.ac.ir

### چکیده

در این مطالعه تنوع ریختی بین آرایه‌ای و بین جنسیتی سیچلایدماهیان ایرانی *Iranocichla spp.* و امکان تمایز آنها در منابع آبی استان هرمزگان براساس تکنیک ریخت‌سنجی هندسی مطالعه شد. تعداد ۲۸۶ قطعه ماهی سیچلایدماهی ایرانی از چهار منبع آبی مجزا شامل رودخانه‌های مهران، رسول و شور و منطقه خورگور صید و برای مطالعه به آزمایشگاه منتقل شد. شکل هندسی ماهیان با استفاده از تعداد ۱۷ لندمارک تعریف و رقوم‌سازی و پس از حذف داده‌های غیرشکلی و تأیید تناسب مختصات لندمارک‌ها، تجزیه و تحلیل شد. براساس نتایج، ماهیان ساکن محیط‌های جاری مانند رود مهران، ساقه دمی مرتفع‌تر و قاعده باله دمی وسیع‌تر و همچنین بدنی کشیده‌تر داشتند که برای سازگاری با شرایط آب‌های جاری کارآمد است. ماهیان ساکن محیط‌های حوضچه‌ای مانند خورگور نیز دارای پوزه‌ای کوتاه و بدنی مرتفع‌تر بودند که نوعی سازگاری برای شرایط آب‌های ساکن محسوب می‌شود؛ همچنین ماهیان رودخانه‌های شور و رسول از نظر ریختی صفاتی مشترک با هر دو گروه قبلی داشتند که انعکاسی از شرایط توأم محیط جاری در فصول بارانی و محیط حوضچه‌ای در فصول خشک به همراه فشارهای گزینشگر سخت‌گیرانه محیطی است. مشاهده تفاوت ریختی بین جنس‌های نر و ماده در خورگور و رود رسول در ناحیه سر ممکن است با نیاز ماهیان ماده برای محفظه دهانی بزرگ‌تر به منظور مراقبت از نوزادان مرتبط باشد. در نهایت، امکان در نظر گرفتن مشاهده تفاوت‌های ریختی در ماهیان مطالعه‌شده، در نقش الگوی تکامل پیش‌رونده براساس شکل هندسی سیچلایدماهیان ایرانی در پاسخ به شرایط گزینشگر محیطی وجود دارد.

**واژه‌های کلیدی:** انتخاب طبیعی، تنوع زیستی، جغرافیای زیستی، حفاظت از ماهیان، ماهیان بوم‌زاد ایران.

\* مسئول مکاتبات

نصری، منوچهر، ایگدری، سهیل، و جمشیدی، الهام. (۱۴۰۱). بررسی تنوع ریختی جمعیت‌های طبیعی سیچلایدماهیان ایرانی *Iranocichla spp.* در حوضه هرمزگان با استفاده از تکنیک ریخت‌سنجی هندسی. تاکسونومی و بیوسیستماتیک، ۱۴(۵۳)، ۱-۱۶.



2322-2190 © The Author(s). Published by University of Isfahan

This is an open access article under the CC BY-NC 4.0 License (<https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0>).



<http://dx.doi.org/10.22108/TBJ.2022.133867.1201>



<https://dorl.net/dor/20.1001.1.20088906.1401.14.53.1.6>

## مقدمه

کشور ایران با داشتن ۱۹ حوضه آبریز، دارای عناصر زیستی متنوعی از مناطق پالتارکتیک، اتیوپیان و اورینتال است. وجود اکوسیستم‌های آبی متعدد در کشور، لزوم انجام مطالعات جنبه‌های مختلف سیستماتیک، زیست‌شناسی و اکولوژی ماهیان آن را خاطر نشان می‌کند. از نظر آرایه‌شناسی، ابهامات زیادی در ارتباط با گونه‌ها و جمعیت‌های ماهیان آب‌های داخلی ایران وجود دارد. ماهیان آب‌های شیرین ایران به واسطه تنوع اقلیمی زیاد کشور، بسیار متنوع هستند (Keivany et al., 2016; Eagderi et al., 2017; Esmaeili et al., 2019; Nasri et al., 2018). بسیاری از گونه‌های ماهیان آب شیرین ایران از فعالیت‌های انسانی مانند تخریب و تکه‌تکه شدن زیستگاه تأثیر گرفته‌اند و آثار برخی از این وقایع در ریخت ماهیان مشاهده می‌شود (Esmaeilzadegan et al., 2013). علاوه بر عوامل انسانی، جدایی جغرافیایی نیز ممکن است بر شارش ژنی اثر بگذارد و تنوع ژنتیکی درون و میان جمعیتی را رقم بزند. این امر در برخی مواقع باعث تمایز ذخایر ژنتیکی شده و واحدهای تکاملی جداگانه‌ای را تشکیل داده است (Nasri et al., 2018, 2019).

سیچلاید ماهیان ایرانی *Iranocichla* spp. خانواده دهان‌تفریخ‌ماهیان، بومی ایران هستند (Coad, 2019) و علاوه بر ارزش اکولوژیکی (Esmaeili et al., 2013) و تنوع زیستی، ارزش زینتی (Marjani et al., 2013) و حتی ارزش پرورشی نیز دارند (Dadgar et al., 2014). سیچلاید ماهیان ایرانی در جایگاه عنصری آفریقایی که در جنوب ایران ایزوله شده است، از نظر جغرافیای زیستی بسیار اهمیت دارند (Coad, 1996). پراکنش این ماهی بیشتر در آب‌های گرم و با هدایت الکتریکی زیاد در استان هرمزگان و جنوب استان فارس

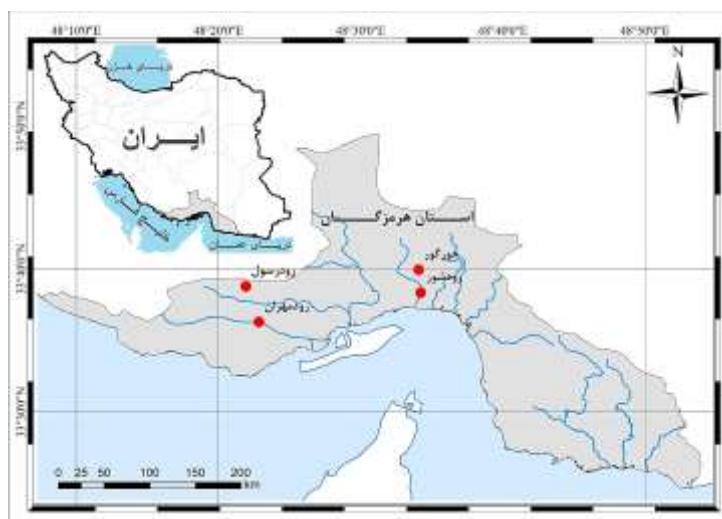
است (Abdoli, 2016; Keivany et al., 2016) و با اسامی محلی کارو، شنگک، کری و چاوز نیز شناخته می‌شود (Esmaeili et al., 2013). پژوهشگران کمتر به این گونه توجه کرده‌اند و مطالعات انگشت‌شماری درباره جنبه‌های مختلف زیست‌شناسی آن انجام شده است؛ برای مثال در مطالعه ساختار ژنتیک جمعیت سیچلاید ایرانی، تمایز ژنتیکی بین جمعیتی کم و تمایز ژنتیکی درون جمعیتی زیادی مشاهده شد (Ghasabshiran et al., 2013). نسبت جنسی آنها در رودخانه مهران به صورت ۱/۴۴ ماده: ۱ نر گزارش شده است. فصل تولید مثل آن اواخر زمستان و اوایل بهار گزارش شده است (Esmaeili et al., 2009). در مطالعه دیگری نسبت جنسی محاسبه شده به صورت ۱ نر به ۰/۹۳ ماده بیان شده است (Keivany & Daneshvar, 2015). در مطالعه دیگر، مراحل تکامل گنادی هر دو جنس نر و ماده ماهی سیچلاید ایرانی به صورت شش مرحله‌ای گزارش شده است (Esmaeili et al., 2010). در مطالعه‌ای براساس برخی شاخص‌های خونی ماهی سیچلاید ایرانی، بر سازگاری فیزیولوژیکی این ماهی به ویژه از نظر تنفسی با شرایط خاص محیط زیست آن در جنوب ایران تأکید شده است (Daneshvar et al., 2012). مقایسه ریختی دو جنس نر و ماده در دو فصل مختلف نشان داد صفات شمارشی این ماهیان از فصل و جنسیت تأثیر نمی‌گیرد؛ اما صفات اندازه‌ای در فصول مختلف متغیر است (Daneshvar et al., 2013). اخیراً براساس برخی صفات ظاهری و همچنین توالی ژنوم میتوکندریایی، گونه‌ای جدید از این جنس با نام *Iranocichla persa* از رودخانه‌های حسن‌لنگی، میناب و شور در استان هرمزگان توصیف شده است (Esmaeili et al., 2016)؛ همچنین جمعیت رودخانه شور نیز در نقش آرایه‌جا (Type Locality)

برای توصیف معرفی شده است. پیش از این نیز مطالعه تنوع ریختی بر مبنای الگوی رنگی و همچنین توالی دو ژن میتوکندریایی علاوه بر تنوع الگوی رنگی، وجود حداقل دو گروه از جنس *Iranocichla* را در استان هرمزگان تأیید کرده است (Schwarzer et al., 2017). با توجه به مطالب فوق، مطالعه حاضر به منظور بررسی تنوع ریختی آرایه‌های مختلف سیچلایدهایان ایرانی در زیستگاه‌های طبیعی آنها و قابلیت تکنیک ریخت‌سنجی هندسی در تفکیک گونه‌ها و جمعیت‌های مختلف و همچنین دوریختی جنسی آنها به اجرا درآمد.

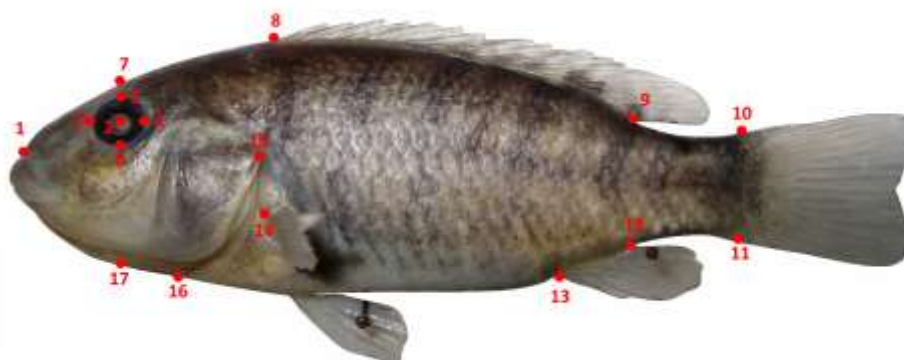
### مواد و روش‌ها

در این مطالعه، در مجموع ۲۸۶ قطعه سیچلایدهای ایرانی از چهار ایستگاه نمونه برداری در استان هرمزگان (شکل ۱) شامل خورگور (۱۶ ماده و ۲۲ نر) (*I. persa*)، رودخانه مهران (۱۹ ماده و ۴۳ نر) (*I. hormuzensis*)، رودخانه رسول (۱۷ ماده و ۱۰۹ نر) (*Iranocichla sp.*) و رودخانه شور (۱۷ ماده و ۴۳ نر) (*I. persa*) به کمک تور پره‌ریز چشمه صید و پس از بیهوشی در عصاره پودر گل میخک یک درصد، در فرمالین بافری ۱۰ درصد تثبیت و به آزمایشگاه منتقل

شد. از نیمرخ چپ تمام نمونه‌ها به کمک دوربین دیجیتال عکس برداری شد. به منظور نمایش شکل هندسی نمونه‌ها، تعداد ۱۷ لندمارک روی تصاویر دیجیتال انتخاب و با استفاده از نرم‌افزار tpsDigit2 (Rohlf, 2010) رقمی سازی شد (شکل ۲). برای حذف اثرات غیرشکلی شامل اندازه و جهت از مختصات لندمارک‌های رقمی شده، از روش روی هم گذاری عمومی (GPA) استفاده شد (Hammer, 2012). تناسب داده‌های tpsSmall 1.33 (Rohlf, 2015) برای تجزیه و تحلیل‌های آماری به کمک نرم‌افزار (Hammer, 2012) PAST و MorphoJ (Klingenberg, 2011) انجام شد. به منظور مقایسه ریختی بین جمعیت‌های مختلف سیچلایدهایان ایرانی از آزمون تجزیه و تحلیل تغییرات متعارف (CVA) و آنالیز خوشه‌ای (Cluster Analysis) و برای مقایسه ریختی بین جنس‌های نر و ماده از روش تجزیه و تحلیل توابع تشخیصی (DFA) استفاده شد.



شکل ۱- ایستگاه‌های نمونه برداری از سیچلایدهایان ایرانی در استان هرمزگان  
Figure 1 - Sampling stations of Iranian cichlids in Hormozgan Province.



شکل ۲- لندمارک‌های مشخص شده برای شبیه‌سازی شکل هندسی سیچلایدماهیان ایرانی: ۱. جلوترین بخش پوزه در فک بالا؛ ۲. مرکز حدقه؛ ۳. لبه پیشین ابتدای حدقه؛ ۴. لبه پسین حدقه؛ ۵. لبه بالایی حدقه؛ ۶. لبه پایینی حدقه؛ ۷. بالای سر محل برخورد خط فرضی عمود بر حدقه؛ ۸. ابتدای قاعده باله پشتی؛ ۹. انتهای قاعده باله پشتی؛ ۱۰. لبه بالایی محل اتصال باله دم به دم؛ ۱۱. لبه پایینی محل اتصال باله دم به دم؛ ۱۲. انتهای قاعده باله مخرجی؛ ۱۳. ابتدای قاعده باله مخرجی؛ ۱۴. ابتدای قاعده باله سینه‌ای؛ ۱۵. انتهای لبه سرپوش آبششی؛ ۱۶. قسمت زیرین سر در محل شکاف آبششی؛ ۱۷. مرز زیرین سر محل تقاطع با خط عمود بر حدقه.

Figure 2 - Defined landmarks for simulating the geometric shape of Iranian cichlids: 1. The foremost part of the snout on the upper jaw; 2. The center of the pupil; 3. The anterior edge of the beginning of the pupil; 4. The posterior edge of the pupil; 5. The upper edge of the pupil; 6. The lower edge of the pupil; 7. The top of the head where the hypothetical line perpendicular to the pupil intersects; 8. The beginning of the base of the dorsal fin; 9. The end of the base of the dorsal fin; 10. The upper edge of the connection of the caudal fin to the tail; 11. The lower edge of the connection of the caudal fin to the tail; 12. The end of the base of the anal fin; 13. The beginning of the base of the anal fin; 14. The beginning of the base of the pectoral fin; 15. The farthest edge of the gill cover; 16. The underside of the head at the gill slit; 17. The lower border of the head intersecting with the line perpendicular to the pupil.

## نتایج

نتایج همبستگی بین مختصات لندمارک‌های ریختی و فواصل پروکراست ( $r=1$ ) حاکی از هم‌ارز بودن داده‌های پروکراست و مناسب بودن آنها برای تجزیه و تحلیل‌های آماری بود. مقایسه شکل هندسی چهار گروه سیچلایدماهیان ایرانی بر اساس MANOVA/CVA تفاوت آماری معنی‌داری بین تمام آرایه‌ها نشان داد ( $F=18/5$ ,  $\text{Lambda} = 0/033$ ,  $P < 0/001$ ). مقادیر  $CV1$  و  $CV2$  به ترتیب  $72/87$  و  $21/93$  درصد و در مجموع  $94/80$  درصد تغییرات را در بر داشت. بیشترین فواصل پروکراست به ترتیب بین (خورگور - مهران)، (مهران - رسول) و (مهران - رود شور) و کمترین فواصل پروکراست به ترتیب بین (رود شور - رود رسول)، (خورگور - رود

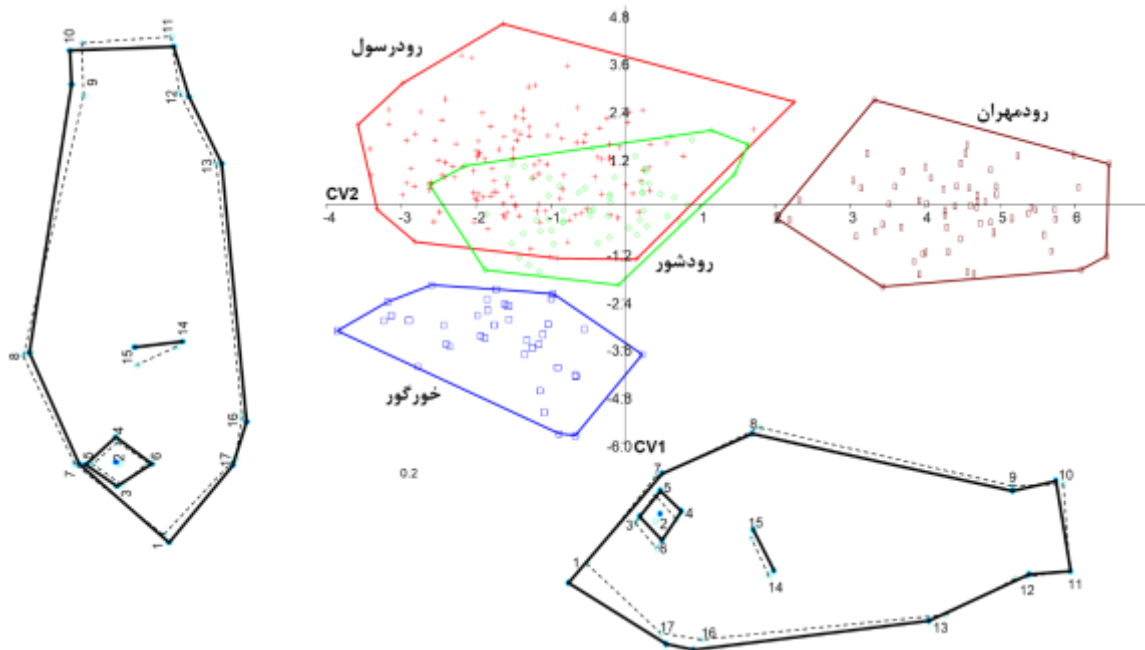
رسول) و (خورگور - رود شور) مشاهده شد (جدول

۱). بر این اساس نمونه‌های خورگور بر پایه ۱. کمترین طول پوزه، ۲. کمترین ارتفاع سر، ۳. کمترین ارتفاع تنه و ۴. کمترین طول قاعده باله مخرجی از سه گروه دیگر متمایز است (جدول ۲). نمونه‌های رود مهران نیز بر اساس بیشترین ارتفاع ساقه دم و بیشترین عقب‌نشینی سرپوش آبششی از سایرین متمایز است. دو گروه سیچلایدهای رودخانه شور و رسول از نظر ریختی همپوشانی زیادی دارند و به‌طور مشترک با داشتن صفات ۱. کمترین ارتفاع ساقه دم، ۲. بیشترین طول پوزه، ۳. بیشترین ارتفاع سر، ۴. بیشترین ارتفاع تنه و ۵. بیشترین طول قاعده باله مخرجی از دو گروه دیگر متمایز است (شکل ۳).

جدول ۱- فواصل پروکراست بین آرایه‌های سیچلایدهای ایرانی

Table 1 - Procrustes distances between populations of Iranian cichlids.

	رود رسول	رود مهران	رود شور
رود مهران	۰/۰۳۶		
رود شور	۰/۰۱۵	۰/۰۳۱	
خورگور	۰/۰۲۲	۰/۰۴۶	۰/۰۲۴



شکل ۳- نتایج تجزیه و تحلیل تغییرات شکلی متعارف چهار آرایهٔ سیچلایدهای ایرانی

Figure 3 - Analysis of traditional shape changes in four populations of Iranian cichlid fish.

جدول ۲- فهرست لودینگ‌های مربوط به CVA مختصات لندمارک‌های ریختی سیچلایدهای ایرانی

Table 2 - List of loadings related to CVA of landmark coordinates of Iranian cichlid fishes.

	X1	Y1	X2	Y2	X3	Y3	X4	Y4	X5	Y5	X6	Y6
CV1	۱۷۲/۰	۷۴/۶	-۴۸/۳	-۳۶/۳	۱۰۰/۵	۸۰/۷	۵۷/۸	-۱۱۵/۰	-۶۶/۱	۴۳/۱	۷۷/۶	-۴۴/۴
CV2	۶۲/۴	۵/۵	۵۰/۳	-۹۶/۳	-۷۷/۰	-۸۳/۰	-۱۳۴/۳	۱۰۷/۷	۱۴۴/۹	-۸۳/۱	۶۳/۱	۶۸/۷
	X7	Y7	X8	Y8	X9	Y9	X10	Y10	X11	Y11	X12	Y12
CV1	۲۵/۴	-۳۸/۷	۱۶/۵	-۳۰/۵	-۹۶/۲	۱۶/۹	-۹۰/۶	۸/۹	-۱۶۳/۰	۲/۶	-۱۳۴/۵	-۲۷/۰
CV2	-۱۸/۴	۱۴۴/۶	-۹/۰	۳۹/۹	-۵۳/۷	-۴۰/۱	-۱۱/۷	-۸۴/۵	۲۰/۰	۵۰/۲	-۸/۸	۷۵/۵
	X13	Y13	X14	Y14	X15	Y15	X16	Y16	X17	Y17		
CV1	-۲۰/۷	-۱/۵	-۱۶/۲	۱/۱	۵۱/۴	-۲۷/۰	۶۵/۵	۱۰۰/۶	۶۹/۱	-۸/۳		
CV2	۸/۳	-۴۰/۸	-۱/۳	۶/۲	-۷۴/۶	-۳۷/۷	۳/۸	۲۸/۲	۳۶/۰	-۶/۰		

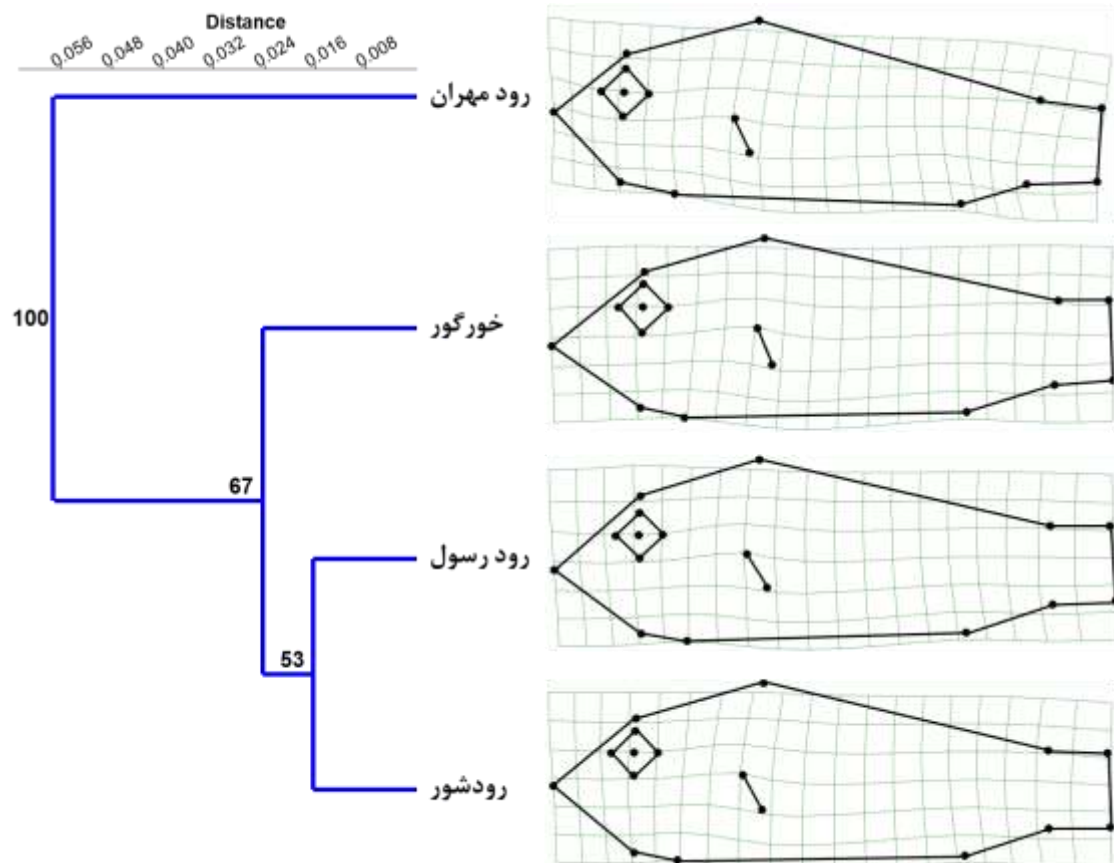
بازنمونه‌گیری به روش Ward نتایج CVA را تأیید کرده است (شکل ۴)؛ بر این اساس سیچلایدهای

نتایج تحلیل خوشه‌ای مختصات شکل اجماع چهار گروه سیچلایدهای ایرانی با تعداد ۱۰۰۰۰



به طور کامل مجزا و متمایز دسته بندی شدند؛ در نتیجه سیچلایدهای رودخانه مهرا ن از نظر ریختی بیشترین تفاوت را با سایر گروهها دارند و بیشترین شباهت ریختی هم بین دو آرایه رودخانه های شور و رسول مشاهده شد.

رودخانه های شور و رسول با پشتیبانی ۵۳ درصد در یک خوشه قرار گرفتند و ۶۷ درصد درخت های ممکن نیز سیچلایدهای خورگور را با دو گروه رودخانه های شور و رسول در یک خوشه دسته بندی کردند؛ اما سیچلایدهای رود مهرا ن (*I. hormuzensis*) با پشتیبانی ۱۰۰ درصد درخت های ممکن به صورت گروه ریختی



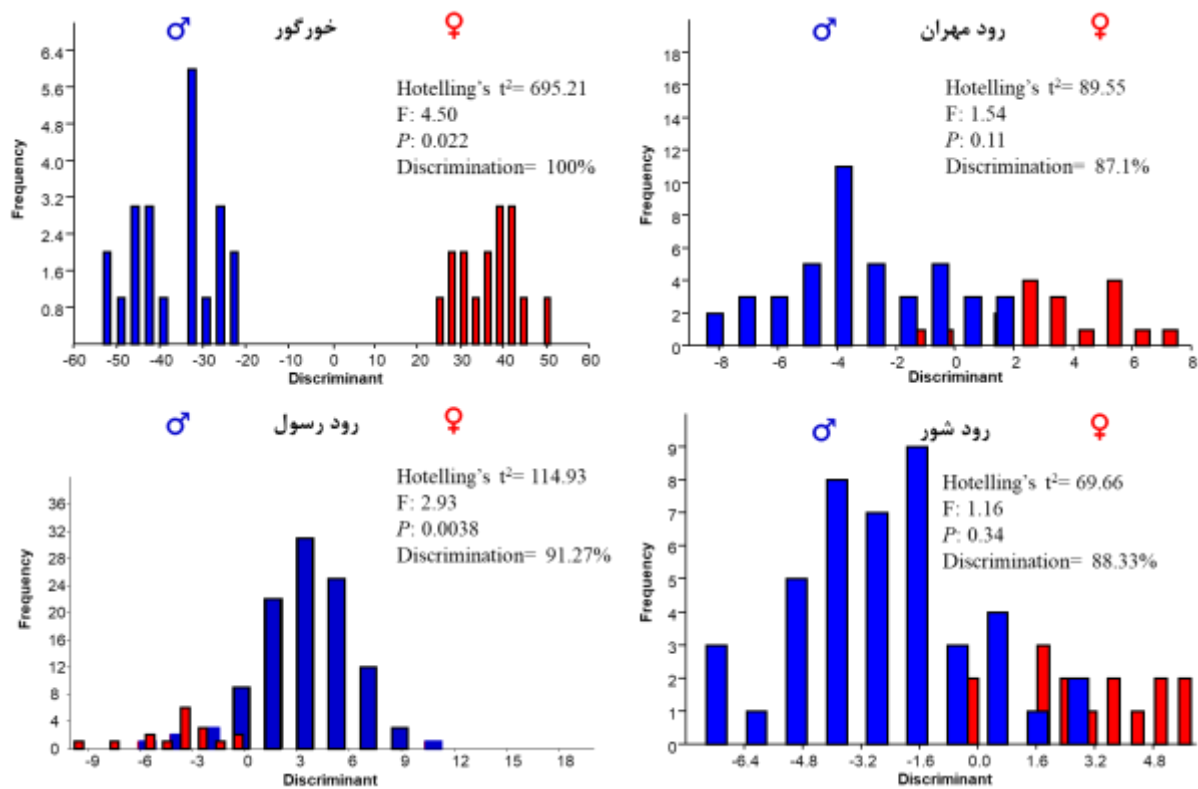
شکل ۴- تجزیه و تحلیل خوشه ای سیچلایدهای ایرانی بر اساس مختصات شکل اجماع آنها

Figure 4 - Cluster analysis of Iranian cichlid fishes based on the coordinates of their consensus shape

شد؛ اما در بین جنس های نر و ماده رود مهرا ن و رود شور تفاوت آماری معنی دار مشاهده نشد و آزمون Hotelling's T<sup>2</sup> آنها را از نظر آماری از یکدیگر تفکیک نکرد (شکل ۵).

مقایسه مختصات لندمارک های ریختی حاکی از وجود تفاوت بین جنس های نر و ماده در دو جمعیت سیچلایدهای خورگور و رود رسول بود؛ به طوری که جنس های نر و ماده خورگور به طور کامل و جنس های نر و ماده رود رسول تا ۹۱/۲۷ درصد از هم تفکیک



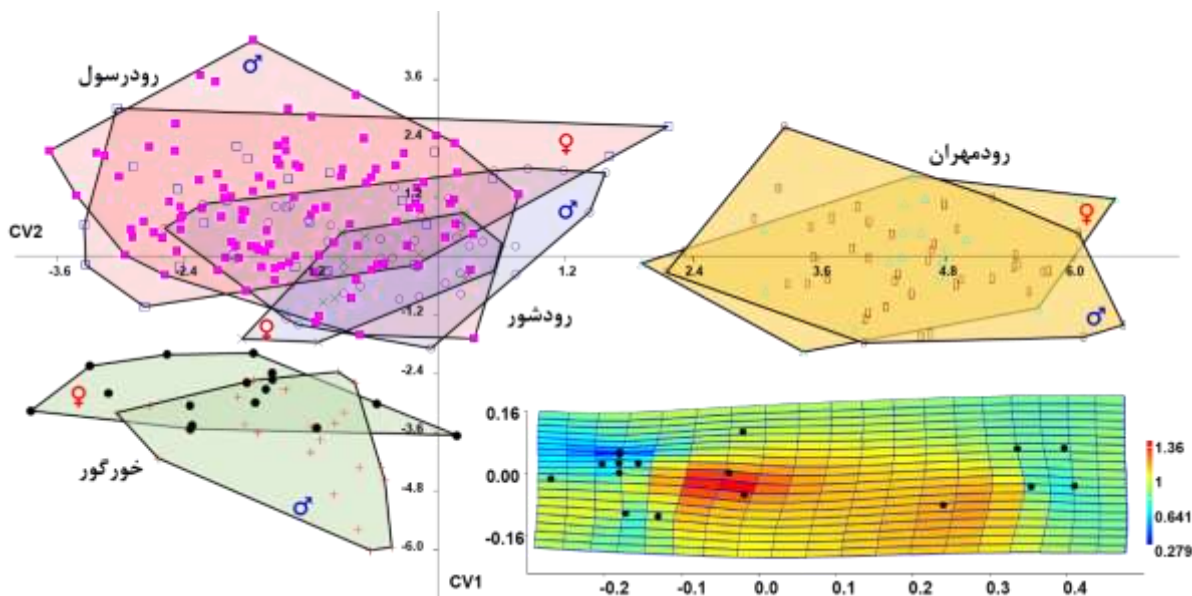


شکل ۵- نتایج آزمون Hotelling's T2 بین جنس‌های نر و ماده جمعیت‌های مختلف کمپلکس سیچلایدماهیان ایرانی

Figure 5 - Results of Hotelling's T2 test between male and female sexes of different populations of the Iranian cichlid fish complex

دو جنس نر و ماده سیچلایدماهی رود رسول به ترتیب شامل موقعیت چشم، قطر حلقه و ارتفاع سر است و بر این اساس ماهیان ماده دارای اندازه حلقه بزرگ‌تر و ارتفاع سر بیشتری نسبت به ماهیان نر هستند (شکل ۶).

نتایج تحلیل تغییرات کانونیک (CVA) گروه‌های مختلف سیچلایدماهی ایرانی به تفکیک جنسیت نشان داد تنها بین جنس‌های نر و ماده رود رسول تفاوت آماری معنی‌دار وجود دارد ( $P < 0/01$ ). براساس شبکه تغییر شکل، مهم‌ترین نواحی بیانگر تفاوت ریختی بین



شکل ۶- نتایج تجزیه و تحلیل تغییرات شکلی متعارف چهار آرایه سیچلایدهای ایرانی به تفکیک جنسیت به همراه شبکه تغییر شکل

Figure 6 - Results of the analysis of conventional shape changes in four arrays of Iranian cichlid fish, differentiated by gender, along with the deformation grid

## بحث

گوگردی که به صورت حوضچه‌هایی با اندازه‌های مختلف است، محیطی حوضچه‌ای محسوب می‌شود. رودخانه مهراں در جایگاه رودخانه‌ای دائمی، شرایط آب‌های جاری را به نمایش می‌گذارد. درباره رودخانه رسول و رود شور نیز با وجود داشتن شرایط آب‌های جاری، در طول سال در بخش‌هایی از مسیر، رودخانه خشک می‌شود و چالاب‌هایی از آنها بر جای می‌ماند؛ بنابراین در این دو رودخانه، علاوه بر شرایط آب‌های جاری، شاهد حضور محیط‌های حوضچه‌ای و اعمال فشارهای گزینشی (پدیده گردن بطری) نیز هستیم (Afshin, 1994)؛ همچنین خانواده Cichlidae با بیش از ۲۲۰ جنس و ۲۰۰۰ گونه، غنی‌ترین خانواده ماهیان استخوانی در جهان شناخته می‌شود (Turner et al., 2001). این خانواده با به نمایش گذاشتن دامنه متنوعی از سازگاری‌های اکولوژیکی، سریع‌ترین نرخ انشعاب‌پذیری در بین مهره‌داران را دارد و بیشترین سازش‌پذیری آنها در رابطه با اندام‌های تغذیه‌ای است

پژوهشگران جدایی ریختی وابسته به زیستگاه و ارتباط بین فاصله جغرافیایی و تمایز ریختی درباره ماهیان آب شیرین را تأیید می‌کنند (Langerhans et al., 2003). براساس مطالعه جمعیت‌های مختلف ماهی باس دریایی در سواحل استرالیا، جمعیت‌هایی که دارای تبادل ژنی اندکی هستند با گذشت زمان صفات ریختی مختص به خود را کسب می‌کنند و براساس آنها شناسایی می‌شوند (Jerry & Cairns, 1998). درباره جمعیت‌های مختلف ماهیان خیاطه حوضه دریای خزر، تفاوت‌های ریختی بین جمعیت‌های مجزا و دور از هم به‌طور کامل مشهود است (Eagderi et al., 2013). در مطالعه حاضر نیز بین جمعیت‌های مختلف سیچلایدهای ایرانی تفاوت‌های ریختی معنی‌داری مشاهده شد. بین زیستگاه‌های جمعیت‌های مطالعه‌شده تفاوت‌های اکولوژیکی مشخصی وجود دارد؛ برای مثال خورگور در جایگاه مجموعه‌ای از چشمه‌های آب گرم

(Kerschbaumer & Sturmbauer, 2011). امکان در نظر گرفتن سیچلایدها در جایگاه بهترین نمونه‌های آزمایشگاهی برای مطالعهٔ الگوهای انشقاق‌پذیری تکاملی وجود دارد (Seehausen, 2006). یکی از نکات جالب دربارهٔ انشقاق‌پذیری تکاملی سیچلایدها این است که با گذشت زمان یعنی با اشغال شدن آشیان‌های اکولوژیکی ممکن، میزان انشقاق‌پذیری آنها نیز کاهش می‌یابد و همچنین ناهمگنی زیستگاه در نقش فرصتی بالقوه برای اعمال فشارهای انشقاق‌گر عمل کرده است (Seehausen, 2006)؛ بنابراین با توجه به پراکنش جغرافیایی سیچلایدهایان ایرانی در استان هرمزگان و شدت فشارهای گزینشگر در این منطقه، وجود تنوع و انشعابات ریختی در بین جمعیت‌های این جنس درک می‌شود.

از آنجا که مهم‌ترین سازگاری‌های ماهیان محیط‌های جاری، توسعهٔ بالهٔ دمی و بدن باریک‌تر است و ماهیان محیط‌های ساکن بدنی مرتفع‌تر و دوکی‌شکل دارند (Langerhans & Reznick, 2009) و همچنین با توجه به اینکه رودخانهٔ مهران آبراه دائمی آب شور است که سبب اعمال فشارهای گزینشی بر ماهیان می‌شود، ممکن است ارتفاع ساقهٔ دمی بیشتر در ماهیان رود مهران که نشانهٔ وجود بالهٔ دمی وسیع‌تر است و همچنین وجود بدنی کشیده‌تر، نشانه‌ای از سازگاری این گروه با شرایط آب‌های جاری باشد؛ در مقابل نمونه‌های خورگور دارای پوزهٔ کوتاه‌تر و ارتفاع بدنی بیشتری هستند که نمایانگر ماهیان شاخص محیط‌های حوضچه‌ای است (Blake, 2004). خورگور منبع آبی با شرایط حوضچه‌ای و دارای دم‌ای بالا و ترکیبات شیمیایی گوگردی است؛ بنابراین سازگاری‌های مرتبط با شرایط حوضچه‌ای در این منبع آبی مشاهده می‌شود.

یکی از فاکتورهای محیطی مؤثر بر ریخت ماهیان خانوادهٔ Cichlidae غلظت اکسیژن در دسترس است که از طریق توسعهٔ ساختارهای آبخشی، نیاز به فضای آبخشی وسیع‌تر و در نتیجه افزایش ابعاد سر را به دنبال دارد (Chapman et al., 2000). با توجه به شرایط خاص مجموعهٔ چشمه‌های خورگور از نظر محتوای ترکیبات گوگردی و دم‌ای آب که موجب کاهش غلظت اکسیژن محلول می‌شود، ممکن است بخشی از تفاوت‌های ریختی این گروه به دلیل محتوای اکسیژن آب باشد. ماهیان رود شور و رود رسول از نظر ویژگی‌های ریختی بسیار هم‌پوشان هستند و به‌طور مشترک ساقهٔ دمی باریک‌تر، ارتفاع بدنی بیشتر و موقعیت پوزهٔ جلوتر دارند. این مجموعه صفات، ترکیبی از صفات مشاهده‌شده در دو گروه خورگور و رود مهران است که نشانگر وجود سازگاری‌های ریختی با ترکیبی از شرایط حوضچه‌ای و شرایط جریان رودخانه‌ای است (Zúñiga-Vega et al., 2007).

توضیح دقیق علل به وجود آمدن تفاوت‌های ریختی میان جمعیت‌ها بسیار دشوار است؛ اما به‌طور کلی ویژگی‌های ریختی، تحت کنترل و درهم‌کنش دو عامل شرایط محیطی و ژنتیکی است (Swain & Foote, 1999). ویژگی‌های محیطی در خلال دوران اولیهٔ تکوین ماهی اثرات بیشتری بر ریخت ماهیان دارد. به‌طور معمول ماهیانی که در دوران اولیهٔ زندگی دارای شرایط محیطی مشابهی هستند، از لحاظ ریختی شباهت بیشتری می‌یابند؛ همچنین هنگامی که ماهی در موقعیت محیطی جدیدی قرار گیرد، این امکان وجود دارد که تغییرات ریخت‌شناسی به شکل سریع در آن رخ دهد (Poulet et al., 2004). نتایج مقایسهٔ ریختی جمعیت‌های مختلف براساس

بنابراین جدایی جغرافیایی زیستگاههای سیچلاید ایرانی در جنوب ایران و اعمال نیروهای گزینشگر محیطی بر آنها و همچنین ظرفیت بسیار ماهیان سیچلاید در بروز انعطاف پذیری ریختی (Kerschbaumer & Sturbauer, 2011; Odhiambo et al., 2012) سبب بروز تفاوت های ریختی در آنها شده و از این طریق الگوی تکامل پیش رونده ای در شکل بدن ماهیان به نمایش گذاشته است. مطالعات مشابه روی سایر ماهیان آب های داخلی ایران نیز مؤید این موضوع است؛ برای مثال گونه های مختلف جنس *Cyprinion* و حتی جمعیت های مختلف از آنها در نواحی جغرافیایی جنوب شرق، جنوب و غرب ایران تفاوت های ریختی خاصی را به نمایش گذاشته اند که با شرایط زیستگاهی آنها همخوان است (Nasri et al., 2018; Nasri et al., 2019). مطالعه ریخت شناسی شاه کولی جنوبی *Alburnus mossulensis* نیز حاکی از بروز انعطاف پذیری ریختی در پاسخ به تفاوت های زیستگاهی است (Hasanpoor et al., 2015). از آنجا که برخی از تفاوت های ریختی به واسطه جنبه های کارکردی اعضای مختلف بدن بروز می کند (Nasri et al., 2016b)، مطالعات تکمیلی مانند استخوان شناسی و حتی بررسی دستگاه گوارش نیز ممکن است در بیان جنبه های مختلف انعطاف پذیری ریختی و تکامل ماهی سیچلاید ایرانی مفید باشد.

جنسیت به روش CVA تنها وجود تفاوت در بین جنس های نر و ماده ماهیان رودخانه رسول را تأیید کرد؛ این در حالی است که روش DFA چنین تفاوتی را در بین ماهیان خورگور نیز نشان داد. علت این تفاوت این است که روش CVA نسبت به روش DFA از نظر آماری سخت گیرانه تر و نسبت به تعداد نمونه ها حساس است (Hammer et al., 2001). یکی از دلایل بزرگ بودن سر ماهیان جنس ماده نسبت به جنس نر در خورگور و رود رسول این است که محفظه دهانی ماهیان جنس ماده برای نگهداری از نوزادان نیاز به فضای بیشتری دارد (Herler et al., 2010; Koblmiller et al., 2011). مطالعه ساختار اسکلت جمجمه عصبی ماهیان جنس *Cyprinion* نشان داده است که الگوی تغذیه ای و رفتار ماهیان در ساختار اسکلتی آنها و در نهایت در ریخت ظاهری آنها منعکس می شود (Nasri et al., 2016a).

مطالعات نشان داده است که جدایی جغرافیایی و فشارهای محیطی به واسطه بروز پاسخ های انعطاف پذیری ریختی و همچنین ظرفیت های ژنتیکی ماهیان حتی ممکن است موجب بروز تمایز ریختی بین جمعیت های محلی در سیستم رودخانه ای شود (Hänfling & Brandl, 1998). شکل بدن موجودات زنده علاوه بر خصوصیات ژنتیکی، منعکس کننده شرایط زیستگاهی و پاسخ های سازشی موجود زنده با آنها است (Vogel, 1994; Mohadasi et al., 2014).

## References

- Abdoli, A. (2016). *The inlandwater fishes of Iran*. Iran-Shenasi Publication. <https://www.iran-shenasi.com/book> [In Persian].
- Afshin, Y. (1994). *The rivers of Iran*. Jamab Company. [In Persian].
- Blake, R. W. (2004). Fish functional design and swimming performance. *Journal of Fish Biology*, 65(5), 1193-1222. <https://doi.org/10.1111/j.0022-1112.2004.00568.x>
- Chapman, L. G., Galis, F., & Shinn, J. (2000). Phenotypic plasticity and the possible role of genetic

- assimilation: Hypoxia-induced trade-offs in the morphological traits of an African cichlid. *Journal of Ecology Letters*, 3(5), 387-393. <https://doi.org/10.1046/j.1461-0248.2000.00160.x>
- Coad, B. W. (1996). Zoogeography of the fishes of the Tigris-Euphrates basin. *Journal of Zoology in the Middle East*, 13(1), 51-70. <https://doi.org/10.1080/09397140.1996.10637706>
- Coad, B. W. (2019). *Freshwater fishes of Iran*. Retrieved from: [www.briancoad.com](http://www.briancoad.com)
- Dadgar, S., Marjani, M., Khiabani, A., Sharifian, M., & Hosseinzadeh, S. H. (2014). Introducing Iranian Cichlid (*Iranocichla hormuzensis*): A special endemic aquarium species in Hormozgan province. *Journal of Aquaculture Development*, 8(2), 83-87. <https://www.researchgate.net> [In Persian].
- Daneshvar, E., Ardestani, M. Y., Dorafshan, S., & Martins, M. L. (2012). Hematological parameters of Iranian cichlid *Iranocichla hormuzensis*: Coad, 1982 (Perciformes) in Mehran River. *Anais da Academia Brasileira de Ciências*, 84(4), 943-949. <https://doi.org/10.1590/S0001-37652012005000054>
- Daneshvar, E., Keivany, Y., & Paknehad, E. (2013). Comparative biometry of the Iranian cichlid, *Iranocichla hormuzensis*, in different seasons and sexes. *Journal of Research in Zoology*, 3(2), 56-61. [10.5923/j.zoology.20130302.02](https://doi.org/10.5923/j.zoology.20130302.02)
- Eagderi, S., Esmaeilzadegan, E., & Maddah, A. (2013). Body shape variation in riffle minnows (*Alburnoides eichwaldii* De Filippii, 1863) populations of Caspian Sea basin. *Taxonomy and Biosystematics*, 5(14), 1-8. [https://tbj.ui.ac.ir/article\\_17464.html?lang=en](https://tbj.ui.ac.ir/article_17464.html?lang=en) [In Persian].
- Eagderi, S., Jouladeh-Roudbar, A., Nasri, M., Sayyadzadeh, G., & Esmaeili, H. R. (2017). Taxonomic status of the genus *Cobitis* (Teleostei: Cobitidae) in the Namak Lake Basin, Iran. *Iranian Journal of Ichthyology*, 4(2), 131-139. <https://doi.org/10.22034/iji.v4i2.228>
- Esmaeili, H. R., Ganjali, Z., & Monsefi, M. (2009). Reproductive biology of the endemic Iranian cichlid, *Iranocichla hormuzensis* Coad, 1982 from Mehran River, southern Iran. *Environmental Biology of Fishes*, 84(1), 141-145. <https://doi.org/10.1007/s10641-008-9397-8>
- Esmaeili, H. R., Ganjali, Z., & Monsefi, M. (2010). Gonad morphology and histology of a endemic Hormuz Cichlid, *Iranocichla hormuzensis* coad, 1982 from mehran river, southern Iran. *IUFS Journal of Biology*, 69(1), 1-12. <https://www.academia.edu/download/83633691>
- Esmaeili, H. R., Mehraban, H. R., & Masuodi, M. (2013). Distribution of Iranian cichlid (Cichlidae: *Iranocichla hormuzensis*) and its relation to altitude and coexisting species in Iran. *The First Iranian Conference of Ichthyology*, Isfahan University of Technology, 15-16 May 2013. pp:10. [In Persian].
- Esmaeili, H. R., Sayyadzadeh, G., Eagderi, S., & Abbasi, K. (2018). Checklist of freshwater fishes of Iran. *FishTaxa*, 3(3), 1-95. <https://www.researchgate.net>
- Esmaeili, H. R., Sayyadzadeh, G., & Seehausen, O. (2016). *Iranocichla persa*, a new cichlid species from southern Iran (Teleostei, Cichlidae). *ZooKeys*, (636), 141-161. <https://doi.org/10.3897/zookeys.636.10571>
- Esmaeilzadegan, E., Eagderi, S., Pirbeigi, A., & Nedaei, S. (2013). Impacts of Tarik dam (Sefidrud River) on the body shape of Riffle minnows *Alburnoides eichwaldi* (De Filippi, 1863) using the geometric morphometric method. *Applied Ichthyology Recerches*, 1(2), 39-46. <https://jair.gonbad.ac.ir/article-1-214-en> [In Persian].
- Ghasabshiran, Z., Dorafshan, S., & Keivany, Y. (2013). Population genetic structure of Iranian cichlid, *Iranocichla hormuzensis* as an only cichlidae family in Iran using microsatellite markers. *Taxonomy and Biosystematics Journal*, 5(14), 9-16. [https://tbj.ui.ac.ir/article\\_17461.html?lang=en](https://tbj.ui.ac.ir/article_17461.html?lang=en) [In Persian].
- Hammer, Ø. (2012). *PAST: Paleontological statistics*. Natural History Museum University of Oslo.
- Hammer, Ø., Harper, D. A., & Ryan, P. D. (2001). Past: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 1-9. [https://doc.rero.ch/record/15326/files/PAL\\_E2660](https://doc.rero.ch/record/15326/files/PAL_E2660)
- Hänfling, B., & Brandl, R. (1998). Genetic and morphological variation in a common European cyprinid, *Leuciscus cephalus* within and across Central European drainages. *Journal of Fish*



- Biology*, 52(4), 706-715. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb00814.x>
- Hasanpoor, S., Eagderi, S., Nasri, M., & Roshan, S. J. (2015). Phenotype plasticity analysis of *Alburnus mossulensis* Heckel, 1843 from Tigris basin using Geometric morphometrics. *Journal of Fisheries*, 9(1), 63-73. <https://www.researchgate.net> [In Persian].
- Herler, J., Kerschbaumer, M., Mitteroecker, P., Postl, L., & Sturmbauer, C. (2010). Sexual dimorphism and population divergence in the Lake Tanganyika cichlid fish genus *Tropheus*. *Journal of Frontiers in Zoology*, 7(1), 1-10. <https://doi.org/10.1186/1742-9994-7-4>
- Jerry, D. R., & Cairns, S. C. (1998). Morphological variation in the catadromous Australian bass, from seven geographically distinct riverine drainages. *Journal of Fish Biology*, 52(4), 829-843. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb00823.x>
- Keivany, Y., & Daneshvar, E. (2015). Reproduction of an isolated Iranian cichlid, *Iranocichla hormuzensis*. *Caspian Journal of Environmental Sciences*, 13(2), 119-128. [https://journals.guilan.ac.ir/article\\_1279\\_32.html](https://journals.guilan.ac.ir/article_1279_32.html)
- Keivany, Y., Nasri, M., Abbasi, K., & Abdoli, A. (2016). *Atlas of inland water fishes of Iran*. Iran Department of Environment. [In Persian].
- Kerschbaumer, M., & Sturmbauer, C. (2011). The utility of geometric morphometrics to elucidate pathways of cichlid fish evolution. *International Journal of Evolutionary Biology*, 2011, 1-8. <https://doi.org/10.4061/2011/290245>
- Klingenberg, C. P. (2011). MorphoJ: An integrated software package for geometric morphometrics. *Journal of Molecular Ecology Resources*, 11(2), 353-357. <https://doi.org/10.1111/j.1755-0998.2010.02924.x>
- Koblmüller, S., Albertson, R. C., Genner, M. J., Sefc, K. M., & Takahashi, T. (2011). Cichlid evolution: lessons in diversification. *International Journal of Evolutionary Biology*, 2011, 847969. <https://doi.org/10.4061%2F2011%2F847969>
- Langerhans, R. B., Layman, C. A., Langerhans, A. K., & Dewitt, T. J. (2003). Habitat-associated morphological divergence in two neotropical fish species. *Biological Journal of the Linnean Society*, 80(4), 689-698. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2003.00266.x>
- Langerhans, R. B., & Reznick, D. N. (2009). Ecology and Evolution of Swimming Performance in Fishes: Predicting Evolution with Biomechanics. In: Domenici, P. & Kapoor, B.G. (eds.), *Fish Locomotion: An Etho-Ecological Perspective*, Science Publishers, pp. 200-248. [http://gambusia.zo.ncsu.edu/Fish\\_Locomotion\\_2009](http://gambusia.zo.ncsu.edu/Fish_Locomotion_2009)
- Marjani, M., Sabet S. H. M., & Khyabani, A. (2013). Overview of the introduction of Hormoz cichlid fish *Iranocichla hormuzensis* as a native aquarium species. *The first conference of Aquaculture Reserches, Babol*. Islamic Azad University of Babol.
- Mohadasi, M., Eagderi, S., Shabanipour, N., Hosseinzadeh, M. S., AnvariFar, H., & Khaefi, R. (2014). Allometric body shape changes and morphological differentiation of Shemaya, *Alburnus chalcoides* (Guldenstadf, 1772), populations in the southern part of Caspian Sea using Elliptic Fourier analysis. *International Journal of Aquatic Biology*, 2(3), 164-171. <https://doi.org/10.22034/ijab.v2i3.80>
- Nasri, M., Eagderi, S., & Farahmand, H. (2016a). Geometric morphometric comparison of neurocranium and its ability to identify various species of Iranian Cyprinion genera. *Journal of Applied Ichthyological Research*, 3(4), 19-34. <https://jair.gonbad.ac.ir/article-1-99-en> [In Persian].
- Nasri, M., Eagderi, S., & Farahmand, H. (2016b). Descriptive and comparative osteology of Bighead Lotak, *Cyprinion milesi* (Cyprinidae: Cypriniformes) from southeastern Iran. *Vertebrate Zoology*, 66(3), 251-260. <https://vertebrate-zoology.arphahub.com/article/31563/download/pdf>
- Nasri, M., Eagderi, S., Farahmand, H., & Nezhadheydari, H. (2019). Interspecific morphological variation among members of the genus *Cyprinion* Heckel, 1843 (Teleostei: Cyprinidae) in Iran, using landmarkbased geometric morphometric technique. *Iranian Journal of Ichthyology*, 6(1), 54-64. <https://doi.org/10.22034/iji.v6i1.404>
- Nasri, M., Eagderi, S., Keivany, Y., Farahmand, H., Dorafshan, S., & Nezhadheydari, H. (2018). Morphological diversity of *Cyprinion* Heckel, 1843 species (Teleostei: Cyprinidae) in Iran. *Iranian*

- Journal of Ichthyology*, 5(2), 96-108. <https://doi.org/10.22034/iji.v5i2.265>
- Odhiambo, E. A., Mautner, S. I., Bock, O., & Sturmbauer, C. (2012). Genetic distinction of four haplochromine cichlid fish species in a satellite lake of Lake Victoria, East Africa. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 50(1), 51-58. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0469.2011.00641.x>
- Poulet, N., Berrebi, P., Crivelli, A. J., Lek, S., & Argillier, C. (2004). Genetic and morphometric variations in the pikeperch (*Sander lucioperca* L.) of a fragmented delta. *Archiv für Hydrobiologie*, 159(4), 531-554. <https://dx.doi.org/10.1127/0003-9136/2004/0159-0531>
- Rohlf, F. J. (2010). *TpsDig2—Thin Plate Spline Digitise*. 2.16. State University of New York.
- Rohlf, F. J. (2015). *TpsSmall—thin plate spline small variation analysis*. State University of New York
- Schwarzer, J., Shabani, N., Esmaili, H. R., Mwaiko, S., & Seehausen, O. (2017). Allopatric speciation in the desert: diversification of cichlids at their geographical and ecological range limit in Iran. *Hydrobiologia*, 791(1), 193-207. <https://doi.org/10.1007/s10750-016-2976-3>
- Seehausen, O. (2006). African cichlid fish: A model system in adaptive radiation research. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 273(1597), 1987-1998. <https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3539>
- Swain, D. P., & Foote, C. J. (1999). Stocks and chameleons: The use of phenotypic variation in stock identification. *Journal of Fisheries Research*, 43(1-3), 113-128. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(99\)00069-7](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(99)00069-7)
- Turner, G. F., Seehausen, O., Knight, M. E., Allender, C., & Robinson, R. L. (2001). How many species of cichlid fishes are there in African lakes?. *Journal of Molecular Ecology*, 10(3), 793-806. <https://doi.org/10.1046/j.1365-294x.2001.01200.x>
- Vogel, S. (1994). *Life in moving fluids: The physical biology of flow*. Second Edition. Princeton University Press.
- Zúñiga-Vega, J. J., Reznick, D. N., & Johnson, J. B. (2007). Habitat predicts reproductive superfetation and body shape in the livebearing fish *Poeciliopsis turrubarensis*. *Oikos*, 116(6), 995-1005. <https://doi.org/10.1111/j.0030-1299.2007.15763.x>



