

UPOTREBLJIVOST MERISTIČKIH I MORFOMETRIJSKIH SVOJSTAVA U RAZLIKOVANJU RIBLJIH POPULACIJA

T. Treer

Sažetak

Na osnovi većeg broja istraživanja analiziraju se načini primjene merističkih i morfometrijskih osobina u razlikovanju ribljih populacija. Opisuju se najvažnije i najistraživanije značajke (10 merističkih i 30 morfometrijskih), te objašnjava odnos genetske i ekološke varijance u njihovu očitovanju. Osim klasične metode odnosa u analiziranju morfometrijskih značajki, iznesene su i osnove suvremene metode vezane mreže (truss network).

U posebnu poglavlju navode se elementi osnovne statističke analize tih karakteristika. U raspravi se ističe da upotreba merističkih i morfometrijskih značajki može pomoći u razlikovanju ribljih populacija u njihovim izvornim biotopima, ali da genetsku uvjetovanost tih razlika posebnim metodama tek treba dokazati.

UVOD

Na tijelu svih životinja, pa tako i riba najuočljivije su karakteristike morfološke. Osim lako uočljivih razlika, po kojima odmah i bez dvojbe možemo razlikovati npr. štuku i soma, postoji i mnogo detalja bez kojih ne bismo mogli razlikovati velik broj sličnih vrsta šaranki. Ovakvi se parametri sustavno primjenjuju u ključevima za razlikovanje pojedinih vrsta riba, kao što je nama najpoznatiji onaj Vukovića i Ivanovića (1971). Veliko je pitanje, međutim, kada, koristeći se tim razlikama, možemo govoriti o različitim vrstama riba, a ne samo o interpopulacijskim razlikama unutar iste vrste. Tako je u našim vodama svojedobno gotovo svakoj rijeci pripisana druga vrsta riba roda *Salmo*, dok se ovakve promjene inače najčešće pripisuju genetskim razlikama među populacijama iste vrste porodice *Salmonidae*, najčešće uzrokovane zemljopisnom izolacijom područja mrijesta ili cijeloga životnog ciklusa (Vernon, 1957; Hartman i Raleigh, 1964; Frost,

Prof. dr. Tomislav Treer, Zavod za ribarstvo, pčelarstvo i specijalnu zoologiju, Agromski fakultet Sveučilišta u Zagrebu, Zagreb, Svetošimunska 25

1965, Ryman et al., 1979; Riddell et al., 1981; Campton i Utter, 1987. Quinn et al., 1987; Hindar et al., 1986; Taylor, 1988).

S obzirom na to da smo često u prilici da želimo što jasnije razlikovati populacije ili genetske linije iste vrste riba, i u prirodi i u avakulturi, tada posežemo za usporedbom parametara koji će nam to omogućiti. Oni mogu biti različite prirode, kao što su serološke (Krajnović, 1968, 1969) ili citološke analize (Bernatchez et al., 1991), pa čak i zastupljenost parazita (Moser, 1991), no još se uvijek zbog svoje važnosti i pristupačnosti znatno primjenjuju morfološke značajke. One su svrstane u dvije velike skupine: merističke, koje se mogu izbrojati, i morfometrijske, koje mjere pojedine dužine na tijelu riba i zatim ih postavljaju u međusobne odnose. Pritom je najvažnije uočiti razlike nastale genetskim utjecajem od razlika uvjetovanih ekološki, odnosno genetski od ekološke varijance fenotipa. Praktično je pitanje pri tome hoće li jedna populacija riba, stavljena u uzgojne uvjete neke druge populacije, zadržati svoje razlike, hoće li one nestati ili će ostati samo neke, i to koje. Tako npr. čak 15 signifikantnih razlika između mrestilišnih i divljih populacija srebrnog (koho) lososa (*Oncorhynchus kisutch*) više nisu postojale ako su se primjerci divlje populacije uzgajali u mrestilišnim uvjetima (Swain et al. 1991).

Webb (1984) funkcionalno je interpretirao morfometrijske odnose kod vodenih kralježnjaka, gdje se uočava jasna povezanost sa životnim uvjetima. Naime, poznato je da u riba (Tave, 1986a) osobine koje su manje značajne za preživljenje imaju veću heritabilnost (h^2 , stupanj nasljednosti) od onih iznimno važnih za preživljenje. Zato merističke značajke načelno imaju veći h^2 (bliže 1), jer za ribu nije toliko presudno hoće li npr. u dorzalnoj peraji imati 20 ili 22 žbice, dok morfometrijske karakteristike imaju manji h^2 (bliže 0), kako bi se npr. maksimalno mogućom promjenom oblika tijela mogle prilagoditi eventualnim novim, bitno drukčijim ekološkim uvjetima i preživjeti. Za razliku od merističkih osobina, morfometrijske se mijenjaju i tijekom rasta i spolnog sazrijevanja, ovisno o ekološkim uvjetima (Dimovski i Grupče, 1971), te Reist (1985, 1986) sugerira da se u morfometrijskim proučavanjima varijacije oblika ribljih populacija obvezno uspoređuju bez utjecaja veličine i dobi riba, a Ihssen et al. (1981b) da se merističke i morfometrijske karakteristike analiziraju odvojeno.

Osim fenotipske plastičnosti (modifikacija) kao posljedice različitih uvjeta života ili uzgoja, ekološka varijanca morfometrijskih značajki može se pogrešno pridati genetskim utjecajima zbog drugih razloga, kao što je npr. majčinski efekt koji je kod riba dosta jak i uglavnom se pripisuje starosti matice i veličini jaja (Fowler, 1972; Ayles 1974; Gall, 1974; Kanis et al., 1976). Ipak, ti su utjecaji najizraženiji u početku života riba (rano preživljavanje, brzina rasta, veličina), a poslije se (nakon više mjeseci) najčešće gube.

S obzirom na veću pouzdanost, logično bi bilo najveću pozornost u razlikovanju populacija ili genetskih linija riba usmjeriti na merističke značajke. Budući da su nama od broja žbica u perajama ili ljustaka na bočnoj liniji ipak kudikamo važnije dužina, visina ili širina tijela riba, zbog

količine mesa koju omogućuje, morfometrijskim značajkama moramo posvetiti jednako zanimanje. Merističke su osobine, dakle, bitne zbog svoje veće genetske relevantnosti, a morfometrijske zbog praktične upotrebljivosti.

MERISTIČKE OSOBINE

Svrha ponekih radova može se zadovoljiti samo dvjema ključnim merističkim osobinama (Alegria Hernandez, 1985), ali gotovo sva temeljitija istraživanja osnivaju se na proučavanju desetak tih karakteristika (npr. Dimovski i Grupče, 1971; Tave, 1986b; Edge et al., 1991; Melvin et al., 1992). Obvezno su to broj žbica u perajama, broj branhiospina i ljustaka na bočnoj prugi, a vrlo često i broj kralježaka, te broj ljustaka iznad i ispod bočne pruge. Katkad se, ovisno o specifičnim potrebama i o vrsti riba, proučavaju i neke druge značajke, kao broj ždrijelnih zubi (Vuković i Ivanović, 1971), škržnih listića (Nenashev, 1966) ili broj piloričkih nastavaka (Blanc et al., 1979; Bergot et al., 1981). Broj žbica u dorzalnoj i analnoj, te u pektoralnim perajama redoviti su u svim istraživanjima, dok se broj žbica u ventralnim, a napose u kaudalnoj peraji katkad i zanemaruje. Dosadašnja istraživanja nasljednosti tih osobina (h^2) nedostatna su da potvrde eventualno različito značenje broja žbica u različitim perajama (tablica 1).

Iz tablice se lako mogu razabrati dvije osnovne značajke — visina i varijabilnost heritabilnosti. Gotovo u svim istraženim slučajevima h^2 za merističke je osobine vrlo visok, često više od 0,50, te gotovo uvijek iznad 0,25, što se smatra minimumom za mogućnost uspješne selekcije (Tave, 1986a). To upućuje na znatnu stalnost tih karakteristika, pa tako i pouzdanost u razlikovanju populacija riba. Ipak treba imati na umu da je heritabilnost relativno stalna za određenu populaciju riba, ali da kod druge populacije iste vrste može biti i bitno drukčiji. Jednako tako utjecaj može imati i dosad prilično slabo istraživana varijanca genetsko—ekološke interakcije. Tako je (Tave 1984) ustanovio da h^2 za broj žbica u dorzalnoj peraji iste populacije tropskih živorodnih ribica gupija (*Lebistes reticulata*) pri temperaturi od 19 °C iznosi 0,41 ±0,12, dok se pri temperaturi kod 25 °C penje čak na 0,77±0,18.

U praksi se ipak ne moraju pokazati signifikantne razlike u veličini neke merističke osobine, iako je njezina nasljednost velika. Naime, populacije se, iako reproduktivno izolirane, ne moraju bitno razlikovati u cijelom nizu parametara, a često su i standardne devijacije toliko široke da ne omogućuju statičku potvrdu različitosti. Radi orijentacije u tablici 2. izneseni su primjeri za pet vrsta riba. Uočljiva je velika učestalost mogućnosti upotrebe broja branhiospina u razlikovanju populacija. Ova osobina ima jaku genetsku osnovu (Lindsey et al., 1970; Loch, 1974; Ihssen et al., 1981a, 1981b), pa i uz podložnost određenim ekološkim modifikacijama (Lindsey 1981) razlike u broju branhiospina upućuju na genetske razlike među populacijama. Osim toga, branhiospine imaju i veliku biološku važnost jer njihova veća

gustoća omogućuje i veću filtraciju planktona. Zbog toga je i mogućnost selekcije riba na veću gustoću branhiospina također predmet proučavanja (Tave, 1986b). One se inače redovito broje na prvome škržnom luku (Algria Hernandez, 1985). Broj žbica u perajama, kao i pripadajuće heritabilnosti, određuju se sumarno, ali i posebno za tvrde i meke žbice, kao i za gornji i donji dio repne peraje. Jednako tako i broj ljustaka na bočnoj prugi ne mora biti istovjetan s objiju strana, pa je potrebno naznačiti odnose li se podaci na lijevu ili na desnu stranu ribljeg tijela (Tave, 1986b; Edge et al., 1991).

Tablica 1. Visine heritabilnosti nekih merističkih osobina (modificirano prema Tave, 1986a)

Table 1. Heritabilities (h^2) of some meristic characters (modified after Tave 1986a)

Osobina Character	Vrsta ribe Fish species	Heritabilnost (h^2) Heritability (h^2)
broj žbica u dorzalnoj peraji Dorsal fin ray no.	šaran (Common carp) (<i>Cyprinus carpio</i>)	0,36–0,46
	kalifornijska pastrva (Rainbow trout) (<i>Oncorhynchus mykiss</i>)	0,90
	gupija (Guppy) (<i>Lebistes reticulata</i>)	0,41–0,77
	nilska tilapija (Nile tilapia) (<i>Tilapia nilotica</i>)	0,67
	sjevni živorodac (<i>Zoraces viriparous</i>)	0,79
broj žbica u analnoj peraji Anal fin ray no.	kalifornijska pastrva (Rainbow trout)	0,93
	nilska tilapija (Nile tilapia)	0,61
	sjevni živorodac (<i>Zoraces viriparous</i>)	0,60
broj žbica u kaudalnoj peraji Caudal fin ray no.	gupija (Guppy)	0,40–1,00
	nilska tilapija (Nile tilapia)	0,04–0,13
broj žbica u pektoralnim perajama Pectoral fin ray no.	nilska tilapija (Nile tilapia)	0,36
	sjevni živorodac	0,54
broj žbica u ventralnim perajama Ventral fin ray no.	nilska tilapija (Nile tilapia)	0,00
broj branhiospina No. gill rakers	kalifornijska pastrva (Rainbow trout)	0,37–0,67
	nilska tilapija (Nile tilapia)	0,21
	koljuška (Threespine sticklebeck) (<i>Gasterosteus aculeatus</i>)	0,58
broj ljustaka u bočnoj prugi Lateral line scale count	šaran (Common carp)	0,01–0,54
	nilska tilapija (Nile tilapia)	0,00–0,41

broj kralježaka No. vertebrae	šaran (Common carp) kalifornijska pastrva (Rainbow trout)	0,10–0,90 0,66
	domaća pastrva (Brown trout) (<i>Salmo trutta</i>)	0,90
	sjeverni živorodac (<i>Zoraces viriparous</i>)	0,81
	morski pas (Velvet belly shark) (<i>Etmopterus spinax</i>)	0,59
broj škržnih listića No. gill filaments	šaran (Common carp)	0,20–0,26
broj piloričkih nastavaka No. pyloric caeca	kalifornijska pastrva	0,68

Tablica 2. Signifikantnost razlika u merističkim osobinama različitih populacija pet vrsta riba (+ = signifikantno; - = nije signifikantno; 0 = nije istraživano)

Table 2. significant differences in meristic characters of diferent populations in five fish species (+ = significant; - = non significant; 0 = not checked)

Ribe i autori Fish species	<i>Sardina pilchardus</i> (Alegria Hernandez, 1985)	<i>Alburnus alburnus</i> (Dimovski Gru pče, 1971)	<i>Coregonus clupeaformis</i> (Edge et al., 1991)	<i>Coregonus huntsmani</i> (Edge et al., 1991)	<i>Alosa sapidissima</i> (Melvin et al., 1992)
Parametri Parameters					
dorzalna peraja (PD) - broj žbica Dorsal fin (PD) - ray no.	0	-	-	+	-
analna peraja (PA) - broj žbica Anal fin (PA) - ray no.	0	-	-	-	+
kaudalna peraja (PC) - broj žbica Caudal fin (PC) - ray no.	0	0	0	0	0
pektorana peraja (PP) - broj žbica Pectoral fin (PP) - ray no.	0	-	-	-	-
ventralne peraje (PV) - broj žbica Ventral fin (PV) - ray no.	0	-	-	-	0
branhiospine - broj Gill rakers - no.	+	+	+	+	+
bočne pruge (l.l.) - broj ljusaka Lateral line (l.l.) - scale count	0	+	-	-	-

iznad bočne pruge (l. sup) – broj ljustaka Above lateral line (l. sup.) – scale count	0	-	-	-	-
ispod bočne pruge (l. inf) – broj ljustaka Under lateral line (l.inf.) – scale count	0	+	-	-	-
kralješci – broj Vertebrae – no.	-	-	-	-	+

Tablica 3. Visine heritabilnosti nekih morfometrijskih osobina (modificirano prema Tave, 1986a)

Table 3. Heritabilities (h^2) of some morphometric characters (modified after Tave 1986a)

Osobina Character	Vrsta ribe Fish species	Heritabilnost (h^2) Heritability (h^2)
dužina tijela Body length	šaran (<i>Ciprinus carpio</i>) — 1 godina (Common carp – 1 year)	0,04–0,34
	šaran — 2 godina (Common carp – 2 years)	0,55
	kalifornijska pastrva (<i>Oncorhynchus mykiss</i>)— 5 mjeseci (Rainbow trout – 5 months)	0,16
	kalifornijska pastrva — 1 godina (Rainbow trout – 1 year)	0,20
	kalifornijska pastrva — 2 godine (Rainbow trout – 2 years)	0,26
	atlantski losos (<i>Salmo salar</i>) — 6 mjeseci (Atlantic salmon – 6 months)	0,15–1,00
	atlantski losos — 1 godina (Atlantic salmon – 1 year)	0,03–0,64
	atlantski losos — 2 godine (Atlantic salmon – 2 years)	0,07–0,36
	atlantski losos — 3 godine (Atlantic salmon – 3 years)	0,33
	atlantski losos — 3,5 godine (Atlantic salmon – 3,5 years)	0,76–0,84
	kanalni som (<i>Ictalurus punctatus</i>) — 4 mjeseca (Channel catfish – 4 months)	0,88
	kanalni som — 18 mjeseci (Channel catfish – 18 months)	0,40
	nilska tilapija (<i>Tilapia nilotica</i>) — 3 mjeseca (Nile tilapia – 3 months)	0,06
	pagar (<i>Pagrus major</i>) — 18 mjeseci (Red seabream – 1,5 months)	0,84
	gambuzija (<i>Gambusia affinis</i>) — 2 mjeseca (Mosquitofish – 2 months)	0,25–0,72

	sjenka (<i>Nibe mitskurii</i>) — 1,5 mjeseci (Nibe-croaker — 1,5 months)	0,53
visina tijela Body depth	šaran — 1 godina (Common carp — 1 year)	0,42
	šaran — 2 godine (Common carp — 2 years)	0,69
	šaran — 3 godine (Common carp — 3 years)	0,47
	šaran — 4 godine (Common carp — 4 years)	0,63
	kanalni som (Channel catfish)	0,16–0,19
dužina glave Head length	kalifornijska pastrva (Rainbow trout)	0,76
faktor kondicije (K) Condition factor (K)	kalifornijska pastrva (Rainbow trout)	0,00–0,06
	atlantski losos — 3 godine (Atlantic salmon — 3 years)	0,00–0,04
	atlantski losos — 3,5 godina (Atlantic salmon — 3,5 years)	0,71–0,81

MORFOMETRIJSKE OSOBINE

Za razliku od merističkih, morfometrijskih se karakteristika proučava znatno više, uglavnom oko 30. Klasična je u tom pogledu shema mjerenja i postavljanja u odnose po Pravdinu (1931). Osnove o tome mogu se naći i u knjizi Vukovića i Ivanovića (1971), te vrlo dobra objašnjenja u Gatzovom radu (1979), koji je na osnovi istraživanja hranjenja riba, ponašanja pri plivanju i staništa, odredio 30 morfometrijskih mjera kao pravocrtnih udaljenosti među točkama. Važno je napomenuti da je od triju mogućih dužina tijela (totalne, do vilice, te standardne) najznačajnija standardna, tj. bez repne peraje. Jednako tako treba znati da se radi standardizacije tih mjera one izražavaju u postocima, najčešće dužine tijela i dužine glave, ali i drugih veličina. Pri tome treba podsjetiti da se morfometrijske osobine mijenjaju u tijeku života, pa je uvijek nužno naznačiti dob riba od kojih su uzete. To se vrlo dobro može uočiti u tablici 3. u kojoj su prikazane visine h_2 za nekoliko najznačajnijih osobina.

Uočljivo je da heritabilnosti za morfometrijske osobine mogu dosta varirati, uostalom kao i te osobine same. Tako npr. raspon h^2 za jednogodišnjeg atlantskog lososa (*Salmo salar*) varira čak između 0,03 i 0,64 (Naevdal et al., 1975). Ipak i ovdje često nalazimo dosta visoku nasljednost, kao

npr. za visinu tijela šarana (*Cyprinus carpio*), (Smišek, 1979), što nam objašnjava uspješnost njegove selekcije na tu osobinu.

Ovakva klasična metoda odnosa pojedinih tjelesnih dužina pokazala se posebno prikladna za utvrđivanje ekoloških utjecaja na morfologiju riba (Winemiller, 1991). Međutim, za prikazivanje morfoloških razlika između genetski bliskih populacija ili taksona riba, bolje rezultate daje metoda vezane mreže (truss network), kojom se mjere elementi oblika, temeljeni na linearnim mjerenjima između homolognih ključnih anatomske točaka (Booksteijn et al., 1985), prikazani na sl. 1. Za metodu odnosa, naime, nije važno je li najveća visina tijela ispred, ispod ili iza ledne peraje, dok metoda vezane mreže uvijek mjeri udaljenosti do točke na početku ledne peraje. To znači da metoda odnosa može pokazati vrlo malu razliku između dviju vrlo udaljenih vrsta riba koje su slična općeg izgleda, jer žive u sličnim ekološkim uvjetima, a znatnu razliku sa srodnom vrstom koja nastanjuje drukčiji biotop. To kod metode vezane mreže nije slučaj.

Slika 1. Prikaz mjerenja morfometrijskih karakteristika u 17 točaka na tijelu riba po metodi vezane mreže (truss network)

Fig. 1. Measurement of morphometric characters in 17 landmarks on the fish body used to calculate the truss network

Osim dužina na tijelu riba, morfometrijskim osobinama pripadaju i neke vrlo važne udaljenosti unutar njihova tijela, kao što su dužina probavila, koja je izrazito ovisna o načinu prehrane, te dužina plivaćeg mjehura i branhiospina (Gatz, 1979). Ovome možemo pribrojiti i promjer ikre, što je vezano s plodnošću (brojem ikre) i gonadosomatskim indeksom (GSI), tj. udjelom mase gonada u ukupnoj masi tijela ribe. Veličina jaja dosta je stabilan parametar, koji malo varira i među vrlo udaljenim ribljim populacijama. (Bagenal, 1971, 1978). S obzirom na to da je promjer ikre u pozitivnoj korelaciji s dužinom riba, a u negativnoj s njihovom plodnosti (što je ikra veća, ima je manje) dio ovih varijacija može se pripisati razlikama u dužini riba među populacijama (Hislop, 1984; Mann et al., 1984). Drugi dio varijacija u veličini ikre vezan je za ekološke uvjete. Ako su oni stabilni, a u biotopu vlada nedostatak hrane za mlad, nad kojim, s druge strane, postoji intenzivna predacija, te ako je određena ihtiocenoza bogata vrstama, tada će i veličina ikre imati prednost nad njezinim brojem (Svardson, 1949, Stearns, 1976). To znači da je za neku populaciju u ovakvim uvjetima povoljnije da ima manji broj krupnijeg mlada koji će lakše i brže prevladati nepovoljno životno razdoblje.

$$(C:D: = \frac{\bar{x}_1 - \bar{x}_2}{s_1 + s_2}).$$

Proučavanjem ženki iz devet anadromnih populacija potočne pastreve (*Salmo trutta*) u

Norveškoj, L'Abée — Lund i Hindar (1990) ustanovili su da se dužinom matica može objasniti čak 71 — 98% intrapopulacijskih varijacija u plodnosti i 11 — 58% u promjeru ikre. Pri tome je GSI bio najveći kod populacija koje imaju srednji promjer jaja i srednju plodnost. Zbog

toga, iako je između više populacija ustanovljena statistički signifikantna razlika u ova tri reproduktivna parametra, veliko je pitanje koliko je ona genetski uvjetovana, a koliko bi se uzgojem u istim ekološkim uvjetima izgubila.

STATISTIČKA OBRADA PODATAKA

Rezultati prikazani u prethodnom istraživanju pokazuju koliko je važna statistička obrada dobivenih podataka, ali i njezino ispravno tumačenje. Od osnovnih parametara uvijek je, naravno, potrebno izračunati srednju vrijednost (\bar{x}) i standardnu devijaciju (s) za svaku mjerenu osobinu, ali i standardnu pogrešku ($S\bar{x}$), varijacijski koeficijent (c. v.) i mode (Alegria Hernandez, 1985). To će nam poslužiti da ustanovimo eventualnu signifikantnu razliku među pojedinim značajkama. Međutim, da bi se moglo tvrditi o razlikama među populacijama, Mary, Linsley i Usinger još su god. 1953. (Dimovski i Grupče 1971) postavili i oštriji kriterij, tj. da indeks C. D. mora biti veći od 1, 28:

Gotovo sva suvremena istraživanja merističkih i morfometrijskih značajki osnivaju statističku obradu prije svega na sustavu statističke analize (SAS Institute 1985). Pri tome u sumiranju dobivenih varijacija ključnu ulogu imaju glavne komponente (principal components, PC) iz korelacijske matrice dobivenih podataka. Rabe se uglavnom prve tri PC, koje modeliraju glavni udio varijacije među originalnim varijablama (Edge et al., 1991; Swain et al., 1991; Winemiller, 1991). Tako npr. PC sumira jake korelacije između morfometrijskih varijabli i opće veličine ribe, a PC₂ opisuje varijacije u obliku tijela, koje su statistički neovisne o veličini (Swain i Holtby 1989).

Uz ovakav prijeko potreban osnovni statistički pristup, ipak je kvalitetnije, napose u akvakulturi, kada se nastoji utvrditi i bitna, tj. genetska razlika, među populacijama. Tada je potrebno izračunati heritabilnost (h_2) za svaku osobinu, za što postoji više načina, te udio aditivne (V_a), dominacijske (V_D) i ekološke (V_E) varijance u očitovanju određenog fenotipa. Računanjem pak fenotipskih korelacija može se utvrditi vezanost ili neovisnost u nasljeđivanju pojedinih osobina (Tave, 1986b).

RASPRAVA

Merističke i morfometrijske značajke i dalje imaju važnu ulogu u razlikovanju populacija iste vrste riba i zbog svoje bar djelomične genetske uvjetovanosti, i zbog svoje biološke važnosti. Djelotvornost njihove upotrebe u otvorenim vodama može se ilustrirati razlikovanjem sjevernojadranskih od srednjoadrskih populacija srdele (*Sardina pilchardus*) već na osnovi četiriju takvih karakteristika. To je potkrijepljeno i činjenicom da su centri mrijesta ovih dviju populacija razdvojeni Jabučkom kotlinom, čime su one i reproduktivno izolirane (Alegria Hernandez, 1985).

Ipak, gotovo je svaki pokušaj znanstvena utvrđivanja razlika među populacijama temeljen na proučavanju desetak merističkih i oko 30 morfometrijskih karakteristika. Tako se npr. duž zapadne obale Atlantika, od Quebeca do Floride, nalaze populacije američke haringe (*Alosa sapidissima*) raspodijeljene u četiri velike regije. One se ljeti iz svih područja koncentriraju na jednome mjestu, u produktivnom zaljevu Fundy. Tada ih se, tako izmješane, na osnovi ovih značajki može razlikovati, i to 87,2% mužjaka, te 82,4% ženki (Melvin et al., 1992).

Iz navedenog je primjera vidljivo i to da se unatoč usporedbi velikog broja merističkih i morfometrijskih značajki za oko 15% jedinki ipak nije mogla utvrditi pripadnost određenoj populaciji. Još je veće pitanje koliko su i ustanovljene razlike uzrokovane genetski, a koliko su posljedica različitih ekoloških uvjeta razvoja na vrlo široku području. Tako i u našim uvjetima relativno malog prostora ribnjačari uočavaju da postoji razlika od dan—dva u početku mrijesta šarana na pojedinim ribnjačarstvima, što je uzrokovano različitim mikroklimatskim uvjetima. Utjecaji zemljopisne širine znatno su više izraženi na većim udaljenostima, pa šarani u tropima spolno sazrijevaju već u prvoj godini i mrijeste se do četiri puta na godinu (Horvath et al., 1985), a slične su promjene ustanovljene npr. i kod brkice, *Nemachilus barbatulus* (Mills i Eloranta, 1985), američke haringe (Leggett i Carscadden, 1978) te srebrnog lososa (Fleming i Gross, 1989, 1990). Mijenjaju se također i merističke i morfometrijske značajke kao kod američke haringe, kod čijih se populacija povećanjem zemljopisne širine povećava i dužina tijela, broj kralježaka, branhiospina, žbica u analnoj peraji i dr. (Melvin et al., 1992). I mnogi drugi autori uočavali su ovakve promjene (Sharp et al., 1978; Schweigert, 1981; Meng i Stocker, 1984; Winemiller 1991).

Osnovno, dakle, pitanje nije mogu li se usporedbom merističkih i morfometrijskih značajki razlikovati pojedine populacije iste vrste riba, nego koliko su te razlike genetski, a koliko ekološki uvjetovane. Upotrebom dovoljnog broja ovih osobina (oko 10 merističkih i 30 morfometrijskih) različite se populacije u načelu mogu razlučiti, premda i tada najčešće preostaje određeni postotak jedinki za koje to nije moguće učiniti, već su one po svojim značajkama prijelazne između osnovnih populacija. Pogrešno je, međutim, odmah zaključiti da se ovakve populacije i bitno genetski razlikuju. U uvodu je spomenut primjer mrestilišnih i divljih populacija srebrnog lososa, koje se međusobno signifikantno razlikuju u 22 morfometrijske osobine. Međutim, uzgajani zajedno, lososi divlje populacije izgubili

su tu razliku prema mrestilišnim osobinama u čak 15 značajki, ali se ona sada signifikantnom pokazala prema njihovoj braći i sestrama u divljini, koji nikamo nisu mogli pripadati drugoj populaciji riba (Swain et al. 1991).

Ako na ovaj način uspoređujemo uzgajane ribe, npr. tražeći različite populacije, odnosno genetske linije šarana, pretpostavljanje genetske komponente u utvrđenoj će nam razlici biti donekle lakše nego kod riba iz otvorenih voda, jer bez obzira na specifičnosti pojedinih ribnjačarstava, uzgajani šarani žive u relativno sličnim ekološkim uvjetima. Ipak zbog velikog broja naoko sitnih, pa i neprimjetnih razlika u životnim uvjetima, koje mogu znatno utjecati na fenotip (Treer, 1992) i ovdje mora vrijediti pravilo da merističke i morfometrijske značajke, doduše, mogu pokazati razliku među ribljim populacijama u njihovim različitim ekološkim uvjetima, ali eventualnu genetsku osnovu tih razlika tek treba posebno dokazati.

Summary

THE USE OF MERISTIC AND MORPHOMETRIC CHARACTERISTICS IN DIFFERENTIATION OF FISH POPULATIONS

Based on a number of investigations, the method of using meristic and morphometric characteristics for differentiating fish populations was examined. The most significant and frequently investigated characteristics (10 meristic and 30 morphometric), are described and the relation of genetic and ecological variances in their expression are explained. Besides the conventional methods of relations in analyzing morphometrical characteristics, also presented are the basic modern methods related to the network (truss network).

The basic elements of the analysis of these characteristics are stated. In the discussion it is emphasized that the use of meristic and morphometric characteristics can assist in differentiating the fish populations in their natural biotops, but that genetic conditioning of these differences still has to be confirmed by a special method.

LITERATURA

- Alegria Hernandez V., Jarcas I. (1985): Noviji podaci o heterogenosti srdale na isto-nom Jadranu. Morsko ribarstvo, 37, 135 — 139.*
- Ayles G. B. (1974): Relative importance of additive genetic and maternal source of variation in early survival of young splake hybrids (Salvelinus fontinalis x S. namaycush). J. Fish. Res. Board Can., 31, 1499 — 1502.*

- Bagenal T. B. (1971): The interrelation of the size of fish eggs, the date of spawning and the production cycle. *J. Fish Biol.*, (3), 207 — 219.
- Bagenal T. B. (1978): Aspects of fish fecundity. U: Gasking S. D. (eds): *Ecology of Freshwater Fish Production*, p. 75 — 101, Blackwell Scientific, Oxford.
- Bergot P., Blanc J. M., Escaffre A. M., Poisson H. (1981): Effect of selecting sires according to their number of pyloric caeca upon the growth of offspring in rainbow trout (*Salmo gairdneri* Richardson). *Aquaculture*, 25, 207 — 215.
- Bernatchez L., Edge T. A., Dodson J. J., Qadri S. U. (1991): Mitochondrial DNA and isozyme electrophoretic analyses of the endangered Acadian whitefish, *Coregonus huntsmani* Scott, 1987. *Can. J. Zool.* 69, 311 — 316.
- Blanc J. M., Chevassus B., Bergot P. (1979): Déterminisme génétique du nombre de caeca pyloriques chez la Truite fario (*Salmo trutta*, Linne) et la Truite arc-en-ciel (*Salmo gairdneri*, Richardson). *Ann. Genet. Sel. Anim.*, 11, 93, 103.
- Bockstein F., Cherdoff B., Elder R., Humphries J., Smith G., Struss R. (1985): *Morphometrics in evolutionary biology. Special Publication 15. Acad. Nat. Sci., Philadelphia.*
- Campton D. E., Utter F. M. (1987): Genetic structure of anadromous cutthroat trout (*Salmo darki darki*) populations in the Puget Sound area: evidence for restricted gene flow. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 44, 537 — 582.
- Dimovski A., Grup-e R. (1971): Morfološka karakteristika na belovicata (*Alburnus*) od Džiranskotozero i rekata Vardar. *Fragmenta Balcanica*, (8), 77 — 91.
- Edge T. A., Mc Allister D. E., Qadri S. U. (1991): Meristic and morphometric variation between the endangered acadian whitefish, *Coregonus huntsmani*, and the lake whitefish, *Coregonus dupeyronis*, in the Canadian Maritime Provinces and the State of Maine, USA. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48, 2140 — 2151.
- Fleming I. A., Gross M. R. (1989): Evolution of adult female life history and morphology in a Pacific Salmon (ocher *Oncorhynchus kisutch*). *Evolution*, 43, 141 — 157.
- Fleming I. A., Gross M. R. (1990): Latitudinal difference in trade-off between egg number and size in Pacific salmon. *Ecology*, 71, 1. 11.
- Fowler L. G. (1972): Growth and mortality of fingerling chinook salmon as affected by egg size. *Prog. Fish. Cult.*, 34, 66 — 69.
- Frost W. E. (1965): Breeding habits of Windermere char, *Salvelinus willughbii* (Gunther) and their bearing on speciation of those fish. *Proc. R. Soc. Lond. B*, 163, 232 — 284.
- Gall G. A. E. (1974): Influence of size of eggs and age of female on hatchability and growth in rainbow trout. *Calif. Fish Game*, 60, 26 — 35.
- Gatz A. J. (1979): Ecological morphology of freshwater stream fishes. *Tulane Stud. Zool. Bot.*, 21, 91 — 124.
- Hartman W. L., Raleigh J. F. (1964): Tributary homing of sockeye salmon at Brooks and Karluk Lakes, Alaska. *J. Fish. Res. Board Can.* 21, 485: 504.
- Hinder K., Ryman N., Sahl G. (1986): Genetic differentiation among local populations and morphotypes of Arctic char, *Salvelinus alpinus*. *Bid. J. Linn. Soc.*, 27, 269: 285.
- Hilgop J. R. G. (1984): A comparison of the reproductive tactics and strategies of coad, haddock, whiting and Norway pout in the North Sea. U: Potts G. W. & Wootton R. J. (eds): *Fish Reproduction: Strategies and Tactics*, p. 311 — 329, Academic Press, London.

- Havath L., Tanas G, Coche A. G (1985): *Common Carp 1. FAO Training Series B, FAO, Rome*, pp. 87,
- Ihsen P. E., Boake H. E., Casselman J. M., Mc Gade J. M., Payne N. R., Utter F. M. (1981b): *Stock identification: Materials and methods* *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38, 1838 — 1855.
- Ihsen P., E., Evas D. O., Christie W. J., Reckahn J. A., Des Jardine R. L. (1981a): *Life history, morphology and electrophoretic characteristics of five allopatric stocks of lake whitefish (Coregonus dupeffarmis) in the Great Lakes region.* *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38, 1790 — 1807,
- Kanis E., Réfštie T., Gjedrem T. (1976): *A genetic analysis of egg, alevin and fry mortality in salmon (Salmo salar), sea trout (Salmo trutta) and rainbow trout (Salmo gairdneri).* *Aquaculture* (8) 259 — 268.
- Krajnović M. (1968): *A serological approach to the population analysis of the Adriatic sardines (Clupea pilchardus Walb.).* *Rev. Int. Oceanogr. Méd.*, 10, 69 — 74.
- Krajnović M. (1969): *Immunogenetic studies of Adriatic sardines (Clupea pilchardus Walb.).* *Thalassia Jugoslavica*, (5) 167 — 173,
- L'Abée — Lund J. H., Hinder K. (1990): *Interpopulation variation in reproductive traits of anadromous female brown trout, Salmo trutta L.* *J. Fish Biol.*, 37; 755 — 763,
- Leggett W. D., Carscadden J. E. (1978): *Latitudinal variation in reproductive characteristics of American shad (Alosa sapidissima): evidence for population specific life history strategies in fish.* *J. Fish. Res. Board Can.*, 35, 1469 — 1478,
- Lindsey C. C. (1981): *Stocks are chameleons: plasticity in gill rakers of coregonid fishes.* *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38, 1497 — 1506.
- Lindsey C. C., Clayton J. W., Franzin W. G (1970): *Zoogeographic problems and protein variation in the Coregonus dupeffarmis whitefish species complex.* P. 127 — 146. U: Lindsey C. C. & Woods C. S (ed): *Biology of coregonid fishes*, University of Manitoba Press, Winnipeg
- Loch J. S (1974): *Phenotypic variation in the lake whitefish Coregonus dupeffarmis induced by introducing into a new environment.* *J. Fish. Res. Board Can.*, 31, 55 — 62
- Mann R. H. K., Mills C. A., Crisp D. T. (1984): *Geographical variation in the life — history tactics of some species of freshwater fish.* U: Potts G. W. & Wootton R. J. (eds): *Fish Reproduction: Strategies and Tactics*, p. 171 — 186, Academic Press, London.
- Melvin G. D., Daddsdl M. J., McKenzie J. A. (1992): *Usefulness of meristic and morphometric characters in discriminating populations of American shad (Alosa sapidissima) (Osteichthyes: Clupeidae) inhabiting a marine environment.* *Can. J. Fish. Aquat. sci.*, 49, 266 — 280.
- Meng H. J., Stocker M. (1984): *An evaluation of morphometrics and meristics for stock separation of Pacific herring (Clupea harengus pallas).* *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 41, 414 — 422.
- Mills C. A., Eloranta A. (1985): *Reproductive strategies in the stone loach (Nemachilus barbatulus).* *Oikos* 44, 341 — 349.
- Moser M. (1991): *Parasites as Biological Tags* *Parasitology today*, (7) 182 — 185,
- Naevdal G., Hdm M., Mdlar D., Osthus O. D. (1975): *Experiments with selective with breeding of Atlantic salmon.* *Int. Council Exp. Sea C. M.*, M, 22

- Nenashev G. A. (1966): Determination of the heritability of different characters in fish. *Sov. Genet.* (2), 39 — 43.
- Pravdin I. F. (1931): *Rukovodstvo po izu-enju rib. Moskva-Leningrad*
- Quinn T., Wood C. C., Margolis L., Riddell B. E., Hyatt K. D. (1987): Herring in wild sockeye salmon (*Oncorhynchus nerca*) populations as inferred from differences in parasite prevalence and allozyme allele frequencies. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 44, 1963 — 1971.
- Réist J. D. (1985): An empirical evaluation of several univariate methods that adjust for size variation in morphometric data. *Can. J. Zool.*, 63, 1429 — 1439.
- Réist J. D. (1986): An empirical evaluation of coefficients used in residual and allometric adjustment of size covariation. *Can. J. Zool.*, 64, 1363 — 1368.
- Riddell B. E., Leggett W. C., Saunders R. L. (1981): Evidence of adaptive polygenic variation between two populations of Atlantic salmon (*Salmo salar*) native to tributaries of the S. W. Miramichi River, N. B. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38, 321 — 333.
- Ryman N., Allenfot F. W., Stahl G. (1979): Reproductive isolation with little genetic divergence in sympatric populations of brown trout (*Salmo trutta*). *Genetics*, 92, 247 — 262.
- SAS Institute (1985): *SAS user's guide statistics Version 5 edition*. SAS Institute, Cary.
- Schweigert J. F. (1981): Pattern recognition of morphometric and meristic characters as a basis for herring stock identification. *Can. Tech. Rep. Fish. Aquat. Sci.*, 1021, pp. 13
- Sharp J. C., Able K. W., Leggett W. C., Carscadden J. E., (1978): Utility of meristic and morphometric characters for identification of capelin (*Mallotus villosus*) stocks in Canadian Atlantic waters. *J. Fish. Res. Board Can.*, 35, 124 — 130.
- Sriček J. (1979): The hybridisation of the Vachany and Hungarian lines of carp. *Bul. VURH Vachany* 15, 3, 12
- Stearns S. C. (1976): Life—history tactics a review of the ideas. *Quarterly Review of Biology*, 51, 3 — 47.
- Svardson G. (1949): Natural selection and egg number in fish. *Rep. Inst. Freshw. Res, Drottningholm*, 29 115 — 122.
- Swain D. P., Hdtby L. B. (1989): Differences in morphology and behaviour between juvenile coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*) rearing in a lake or in its tributary stream. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 46, 1406 — 1414.
- Swain D. P., Riddell B. E., Murray C. B. (1991): Morphological differences between hatchery and wild populations of coho salmon (*Oncorhynchus kisutch*): environmental versus genetic origin. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 48, 1783 — 1791.
- Tave D. (1984): Genetics of dorsal fin ray number in the guppy, *Poecilia reticulata*. *Copeia*, (1), 140 — 144.
- Tave D. (1986a): *Genetics for Fish Hatchery Managers*. AVI, Westport, pp. 299.
- Tave D. (1986b): A Quantitative Genetic Analysis of 19 Phenotypes in *Tilapia nilotica*. *Copeia*, (3), 672 — 679.
- Taylor E. B. (1988): Adaptive variation in rheotactic and agonistic behavior in newly emerged fry of chinook salmon, *Oncorhynchus tshawytscha*, from ocean — and stream — type populations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 45, 237 — 243.
- Treer T. (1991): *Genetika riba*. *Ribarstvo*, 47, 35 — 54.

- Venon E. H. (1957): *Morphometric comparison of three races of kokanee (Oncorhynchus nerka) within a large British Columbia lake* J. Fish. Res. Board Can. 14, 573 — 598.
- Vukovi} T., Ivanovi} B. (1971): *Satkovače ribe Jugoslavije* Zemaljski muzej B i H, Sarajevo, pp. 268.
- Webb P. W. (1984): *Body form, locomotion and foraging in aquatic vertebrates*, American Zoologist, 24, 1007 — 120.
- Winemiller K. O. (1991): *Ecomorphological Diversification in Lowland Freshwater Fish Assemblages from five Biotic Regions* Ecological Monographs, 61, 343 — 365.

Primljeno 20. 9. 1992.