



## تأثیر درجه حرارت بر شکل بدن ماهی آنجل (*Pterophyllum scalare* Lichtenstein, 1823) در مراحل اولیه رشد با استفاده از روش ریخت‌سنجی هندسی

مریم نصراله پورمقدم، سهیل ایگدری\*

گروه شیلات، پردیس کشاورزی و منابع طبیعی کرج، دانشکده منابع طبیعی، دانشگاه تهران، کرج

### تاریخچه مقاله: چکیده

دریافت: ۹۲/۱۰/۰۴  
اصلاح: ۹۲/۱۲/۲۵  
پذیرش: ۹۳/۰۱/۱۶

درجه حرارت از جمله مهم‌ترین فاکتورهای محیطی موثر بر زندگی ماهیان می‌باشد. ماهی آنجل از جمله ماهیانی است که روش‌های تکثیر و پرورش آن در صنعت ماهیان زینتی توسعه پیدا کرده است. این مطالعه با هدف بررسی تأثیر درجه حرارت بر شکل بدن ماهی آنجل در طی مراحل اولیه تکوین با استفاده از روش ریخت‌سنجی هندسی به اجرا درآمد. تعداد ۶۰ عدد لارو ماهی تازه تفریخ شده پس از دو هفته دوره پرورش اولیه، به مدت یک ماه در دو تیمار دمایی (۱۶ و ۲۸ درجه سانتی‌گراد) هر یک در سه تکرار پرورش داده شدند. سپس از سطح جانبی چپ نمونه‌ها عکس‌برداری و به منظور استخراج داده‌های شکل بدن تعداد ۱۴ لندمارک توسط نرم‌افزار tpsDig2 بر روی تصاویر دو بعدی رقومی گردید. داده‌های استخراج شده پس از آنالیز پروکراست، توسط آزمون‌های آماری چند متغیره DFA و ارزش P حاصل از آزمون permutation با ده هزار تکرار مورد تحلیل قرار گرفتند. نتایج تفاوت معنی‌داری را بین شکل بدن دو تیمار دمایی نشان داد، به طوری که در دمای بالاتر، ماهیان شکل بدن پهن‌تر و مخروطی، ارتفاع ساقه دمی کمتر و طول سر بیشتر داشتند. نتایج این تحقیق نشان داد که فاکتور محیطی درجه حرارت در مراحل اولیه تکوین در تنظیم شکل بدن ماهی آنجل نقش موثری دارد.

### کلمات کلیدی:

درجه حرارت  
شکل بدن  
ماهی آنجل  
ریخت‌سنجی هندسی

### مقدمه

درجه حرارت یکی از مهم‌ترین فاکتورهای محیطی می‌باشد که زندگی ماهیان را تحت تأثیر قرار می‌دهد. مطالعات نشان داده است که درجه حرارت علاوه بر ویژگی‌های رشد، متابولیسم و زمان تفریخ (Herzig and Winkler, 1986)، جذب زرده (Fukuhara, 1990)، توسعه ساختارهای ماهیچه‌ای (Johnston *et al.*, 2009)، ناهنجاری‌های اسکلتی (Polo *et al.*, 1991)، تعیین جنسیت (Koumoundouros *et al.*, 2002) و روند تکوین اندام‌های داخلی (Gibson and Johnston, 1995)، بر خصوصیات ریختی (Silva, 2003; Turan, 2004) و شمارشی (Turan, 2004) تأثیرگذار است. به طور کلی، درجه حرارت بر تمام ویژگی‌های موثر بر بقا (Fukuhara, 1990; Lein *et al.*, 1997) و طول عمر ماهی تأثیر دارد (Malek *et al.*, 2004).

اگرچه مطالعات انجام شده در مورد اثر درجه حرارت بر ماهیان متعدد می‌باشد، ولی تحقیقات اندکی در مورد تأثیر این فاکتور محیطی بر ویژگی‌های ریختی، به ویژه شکل بدن آن‌ها در مراحل اولیه زندگی به واسطه انعطاف‌پذیری ریختی (Phenotypic plasticity) انجام شده است. اثر درجه حرارت بر ویژگی‌های ریختی از جمله بدشکلی‌ها در ماهیان مورد تایید می‌باشد (Eshaghzadeh *et al.*, 2012).

\* نویسنده مسئول، پست الکترونیک: [Soheil.eagderi@ut.ac.ir](mailto:Soheil.eagderi@ut.ac.ir)

انعطاف پذیری ریختی، ظرفیت یک ژنوتیپ برای زیست با ریخت‌های مختلف در محیط‌های متفاوت است، که یک ویژگی سازگاری موجود به شرایط محیطی می‌باشد (Price et al., 2003).

پرورش ماهیان زینتی از جمله بخش‌های در حال توسعه، در صنعت شیلات می‌باشد. ماهیان زینتی به دلیل رنگ، شکل و رفتارشان مورد توجه هستند، چرا که به طور معمول کوچک، جذاب و صلح‌جو بوده و می‌توانند در فضای محدود آکواریوم زندگی کنند. از جمله محبوب‌ترین گونه‌های آب شیرین آکواریومی ماهی آنجل (*Pterophyllum scalare*) می‌باشد، که بومی منطقه آمازون در آمریکای جنوبی بوده و از سیچلاید‌های پرتفردار به واسطه ظرافت، ظرفیت تولیدمثل بالا و سازگاری زیاد به زیست در اسارت است و از این رو دارای ارزش اقتصادی بالایی نیز می‌باشد (Lewbart, 1998; Reis et al., 2003). به واسطه محبوبیت ماهی آنجل، روش‌های تکثیر و پرورش آن در صنعت ماهیان زینتی توسعه پیدا کرده است و با توجه به اهمیت بازاری آن، شناخت تاثیر درجه حرارت بر روی ساختار شکل بدن آن می‌تواند به معرفی دمای اپتیمم کمک کرده و همچنین یک درک از روند تاثیر این فاکتور بر انعطاف پذیری این گونه در اختیار ما قرار دهد. از این رو این مطالعه، با هدف بررسی تاثیر دما بر شکل بدن ماهی آنجل در مراحل اولیه تکوین با استفاده از روش ریخت‌سنجی هندسی به اجرا درآمد.

### مواد و روش‌ها

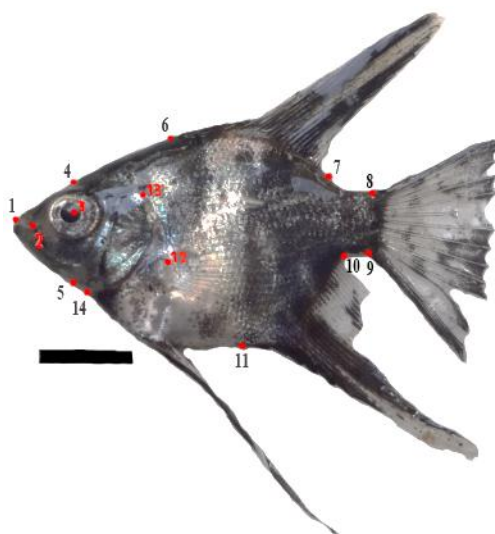
برای این تحقیق تعداد دو جفت مولد آنجل، به دو آکواریوم آب شیرین ۱۰۰ لیتری وارد شدند. البته به منظور کاهش تفاوت ژنتیکی و نشان دادن تاثیر واقعی درجه حرارت، تنها زادگان یک مولد مورد استفاده گرفت. به عنوان جایگاه تخم‌گذاری، دو عدد سنگ مرمر در داخل آکواریوم قرار داده شد. دمای آب به تدریج تا ۲۸ درجه سانتی‌گراد افزایش داده شد تا تکثیر آن‌ها القا گردد. سختی آب نیز در حدود ۷-۸ درجه و pH آن بین ۶-۶/۵ تنظیم گردید. غذاهای مولدین با دافنی زنده و غذای دستی (بیومار آلمان) انجام شد. پس از تخم‌ریزی ماهیان و بارور شدن آن‌ها توسط جنس نر، تخم‌ها به همراه سنگ مرمر از آکواریوم خارج و به یک تانک جداگانه با هوادهی شدید انتقال یافتند. تخم‌ها پس از تفریح نوزادان به منظور سازگاری و کاهش تلفات در درجه حرارت ۲۸ درجه سانتی‌گراد نگهداری شدند و بچه ماهیان تیمار ۱۶ درجه سانتی‌گراد، پس از هفته اول به تدریج طی یک هفته به دمای مورد نظر سازگار شدند. دو تیمار دمایی (۱۶ و ۲۸ درجه سانتی‌گراد) در دو محدوده انتهایی توان تحمل گونه ماهی آنجل بود. در این دوره لاروها توسط آرتمیای تازه تفریح شده (بلافاصله پس از تفریح) تغذیه شدند. در طول دوره پرورش علاوه بر غذای زنده از زرده تخم مرغ و غذای مصنوعی مرحله لاروی نیز استفاده گردید. در مجموع تعداد ۶۰ عدد لارو (۳۰ عدد برای هر تیمار) به مدت یک ماه در دو تیمار با سه تکرار (۱۰ ماهی برای هر تکرار) پرورش داده شد.

پس از یک ماه دوره پرورشی، بچه ماهیان در محلول گل میخک بیهوش و در فرمالین چهار درصد بافری تثبیت شدند. از سطح جانبی چپ نمونه‌ها با استفاده از دوربین عکاسی دیجیتال Sony با قدرت تفکیک ۱۶ مگاپیکسل عکس‌برداری گردید و به منظور استخراج داده‌های شکل بدن در روش ریخت‌سنجی هندسی، تعداد ۱۴ عدد لندمارک تعریف و توسط نرم افزار tpsDig2 بر روی تصاویر دو بعدی رقومی گردیدند (شکل ۱). جهت حذف تغییرات غیرشکل شامل اندازه، جهت و موقعیت، داده‌ها بر اساس آنالیز پروکراست Generalised Procrustes Analysis (Rohlf, 2001) روی هم‌گذاری شدند (Klingenberg, 1998). سپس داده‌ها توسط آزمون‌های آماری چند متغیره DFA و ارزش P حاصل از آزمون permutation با ده هزار تکرار مورد تحلیل قرار گرفتند. به منظور بررسی تفاوت شکل بدن در تیمارهای مورد مطالعه تفاوت‌های شکل بدن براساس میانگین شکل بدن (Consensus configuration) هر تیمار (میانگین سه تکرار) در شبکه تغییر شکل (Deformation grids) در نرم‌افزار MorphoJ مصورسازی و مقایسه شدند. این مقایسه براساس فاصله پروکراست است که یک سنجش استاندارد در بررسی تفاوت شکل در روش ریخت‌سنجی هندسی می‌باشد (Rohlf, 2001). کلیه آنالیزهای آماری در نرم افزارهای PAST و MorphoJ انجام شد.

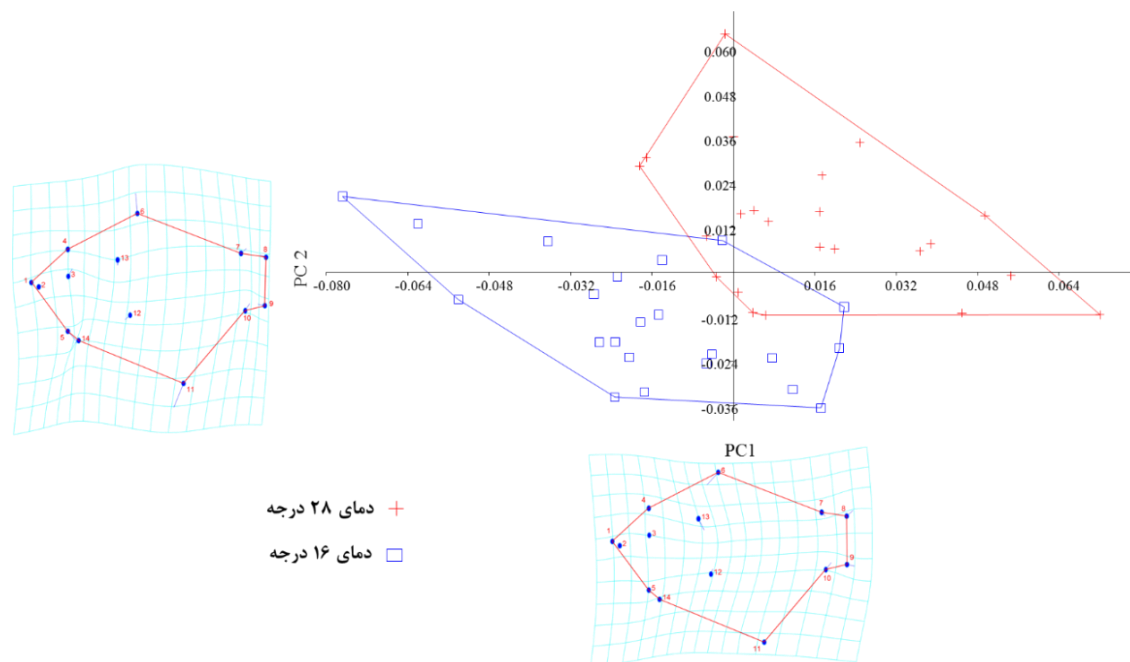
## نتایج

نتایج حاصل از آنالیز PCA شش عامل اول (به ترتیب ۳۲/۴۵، ۱۷/۱۰، ۱۲/۴۷، ۹/۱۵، ۶/۵۵ و ۳/۸۸ درصد از تغییرات) را به عنوان گروه‌های عاملی اصلی معرفی نمود، که در مجموع ۸۱/۶۲ درصد از تغییرات را شامل می‌شدند. از بین این شش عامل، دو فاکتور اول با مجموع ۴۹/۵۵ درصد از واریانس کل که سهم بیشتری از تغییرات را نشان می‌دادند با یکدیگر پلات شدند و نمودار حاصل از این آنالیز به خوبی توانست دو گروه را از یکدیگر متمایز نماید (شکل ۲). تغییرات در مؤلفه اصلی اول مربوط به دراز شدن باله پشتی و کاهش ارتفاع بدن (مربوط به جابه‌جایی لندمارک‌های ۶ و ۷)، دراز شدن ساقه دم (مربوط به جابه‌جایی پشتی لندمارک‌های ۸ و ۹)، دراز شدن قاعده باله مخرجی (مربوط به جابه‌جایی پشتی لندمارک ۱۰ و جلویی لندمارک ۱۱)، موقعیت شکمی تر باله سینه‌ای (مربوط به جابه‌جایی لندمارک شماره ۱۲)، تغییر پشتی - شکمی لبه سرپوش آبششی (جابه‌جایی لندمارک‌های مربوطه) بود. تغییرات در مؤلفه اصلی دوم نیز شامل جابه‌جایی جایگاه نوک پوزه، افزایش طول و ارتفاع سر (مربوط به تغییر موقعیت لندمارک‌های ۴ و ۵)، افزایش ارتفاع بدن (مربوط به جابه‌جایی پشتی لندمارک‌های ۶، ۷ و ۱۱)، کوتاه شدن طول ساقه دم، افزایش قاعده باله مخرجی (مربوط به جابه‌جایی لندمارک‌های ۱۰ و ۱۱)، موقعیت قدامی باله سینه‌ای و جمع شدگی ناحیه تحتانی شکاف آبششی (مربوط به جابه‌جایی لندمارک‌های ۱۳ و ۱۴) بود.

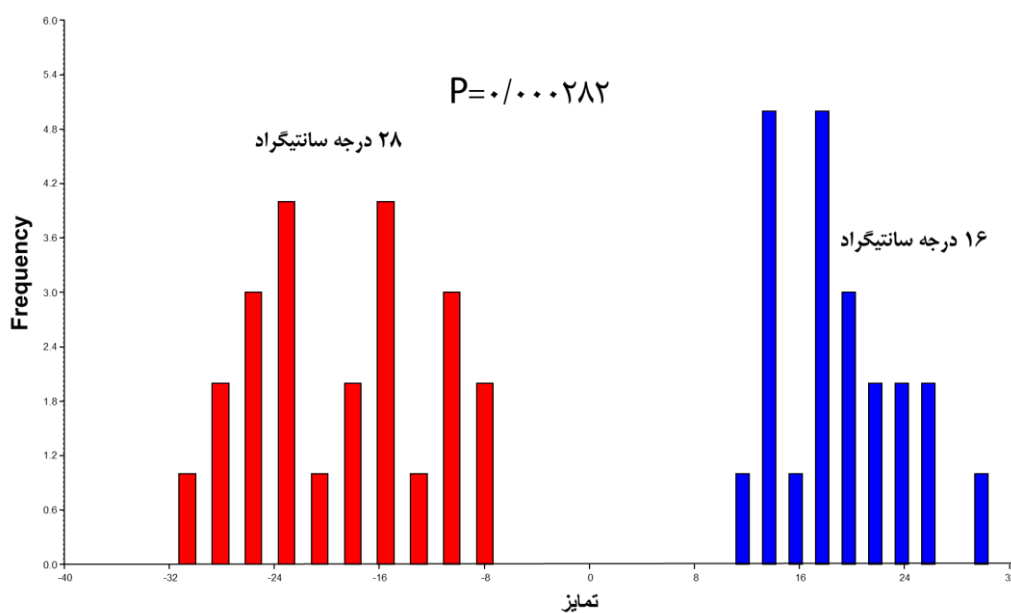
نتایج آنالیز DFA نشان داد که بین شکل بدن دو تیمار مورد مطالعه تفاوت معنی‌داری وجود دارد (شکل ۳) ( $P=0.000282$ ). نتایج همچنین نشان داد که افزایش دما سبب افزایش طول قاعده باله پشتی (مربوط به جابه‌جایی لندمارک‌های ۶ و ۷)، کاهش ارتفاع ساقه دم (جابه‌جایی شکمی لندمارک ۱۰)، افزایش طول قاعده باله مخرجی (مربوط به جابه‌جایی لندمارک‌های ۱۰ و ۱۱)، تغییر موقعیت جایگاه چشمی به سمت پشتی (فوقانی) و افزایش ارتفاع سر و تنه شده است (شکل ۴).



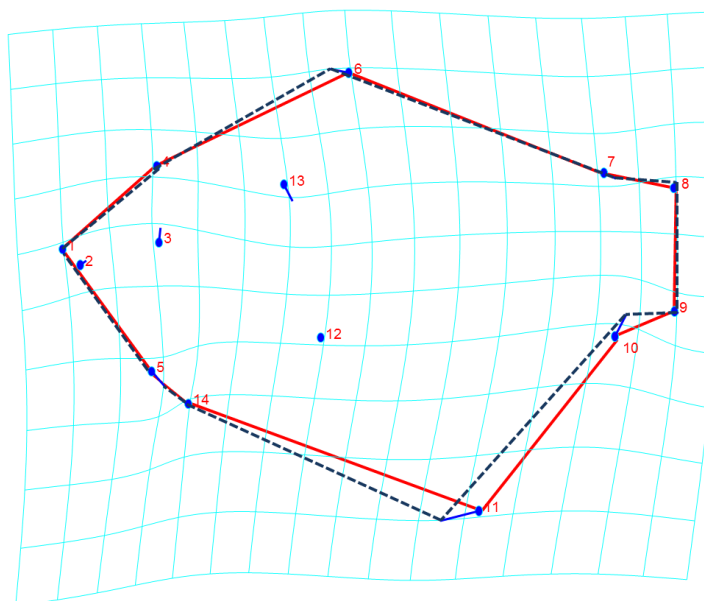
شکل ۱. نقاط لندمارک تعیین شده بر روی ماهی آنجل به منظور استخراج داده‌های شکل بدن. ۱- ابتدایی ترین بخش پوزه در قسمت فک بالا (نوک پوزه)، ۲- نقطه انتهایی دهان، ۳- مرکز چشم، ۴- امتداد خط عمود بر مرکز چشم در بالای سر، ۵- امتداد خط عمود بر مرکز چشم در پایین بدن، ۶- ابتدای قاعده باله پشتی، ۷- انتهای قاعده باله پشتی، ۸- نقطه بالای انتهای ساقه دم، ۹- نقطه پایین انتهای ساقه دم، ۱۰- انتهای قاعده باله مخرجی، ۱۱- ابتدای قاعده باله مخرجی، ۱۲- ابتدای قاعده باله سینه‌ای، ۱۳- انتهایی ترین قسمت سرپوش آبششی در جلوی بدن، ۱۴- ابتدایی ترین قسمت سرپوش آبششی.



شکل ۲. نمودار آنالیز تجزیه به مؤلفه‌های اصلی (PCA) شکل بدن تیمارهای مورد بررسی ماهی آنجل مورد مطالعه (شبکه‌های تغییر شکل ارائه شده بیانگر تغییرات مربوط به مؤلفه‌های اول و دوم است).



شکل ۳. نمودار آنالیز DFA شکل بدن ماهی آنجل در دو تیمار دمایی مورد مطالعه.



شکل ۴. مقایسه میانگین شکل بدن دو تیمار ماهی آنجل بعد از یک ماه دوره پرورش در دو درجه حرارت متفاوت (خط قرمز بیان‌گر شکل بدن در ۱۶ درجه سانتی‌گراد و خط چین نشان‌دهنده شکل میانگین نمونه‌ها در ۲۸ درجه سانتی‌گراد).

#### بحث

نتایج این تحقیق، تفاوت معنی‌داری را در شکل بدن ماهیان پرورش یافته در دو درجه حرارت متفاوت نشان داد، که بیان‌گر اثر مستقیم درجه حرارت بر شکل بدن ماهی آنجل در طی دوران اولیه تکوین می‌باشد. عوامل مختلف محیطی، نقش انکارناپذیری بر چگونگی زیست ماهی در اکوسیستم‌های آبی دارند. موجودات آبی برای بقا باید خود را با محیط زیست خود سازش دهند و به نحوی عمل کنند که کمترین هزینه را در قبال این فشارهای محیطی بپردازند (Fuiman and Batty, 1997). دما به عنوان یکی از مهم‌ترین عوامل غیرزنده محیطی، در بوم‌شناسی ماهیان می‌باشد. Sfkianakis و همکاران (۲۰۱۱) تاثیر چهار دمای مختلف را (۲۲، ۲۵، ۲۸ و ۳۱ درجه سانتی‌گراد) بر فنوتیپ ماهیان گورخری (*Danio rerio*) جوان بررسی نموده و نشان دادند که در این بچه ماهیان، شکل بدن و تقریباً تمام ویژگی‌های مریستیک مورد مطالعه به طور قابل توجهی در مراحل اولیه زندگی تحت تاثیر دما قرار می‌گیرد. به طوریکه ویژگی‌های مریستیکی، تمایز قابل توجهی را در درجه حرارت‌های بیشتر نشان دادند. بنابراین، دما با تاثیری که بر حالت فیزیکی آب، حلالیت اکسیژن و همچنین متابولیسم ماهی می‌گذارد، به عنوان یکی از فاکتورهای غیرزیستی، نقش مهمی در سازش‌های رفتاری و مورفولوژیکی ماهیان دارد (Wimberger, 1992).

نتایج همچنین نشان داد که در دمای بالاتر شکل بدن ماهی پهن‌تر و مخروطی با کاهش ارتفاع ساقه دم و افزایش طول سر همراه است. Georgakopoulou و همکاران (۲۰۰۷) تاثیر درجه حرارت را بر شکل بدن باس دریایی (*Dicentrarchus labrax*) در مراحل اولیه زندگی مورد بررسی قرار دادند. نتایج این پژوهش نشان داد که درجه حرارت، رشد و نمو بدن لاروها را به شدت تحت تاثیر قرار می‌دهد، به طوریکه در دمای پایین‌تر شکل بدن تمایل به باریک شدن دارد. کاهش درجه حرارت سبب افزایش ویسکوزیته و چگالی محیط آب می‌گردد و در نتیجه ماهی برای سازگاری با این شرایط، شکل بدن خود را به سمت دوکی شکل و کشیده شدن سوق می‌دهد، تا هزینه کمتری را بابت حرکت در آب بپردازد (Wimberger, 1992). تغییرات در شکل بدن ماهی‌ها می‌تواند به واسطه انعطاف‌پذیری ریختی عمومی ماهیان در زیستگاه‌هایی با شرایط متفاوت محیطی توضیح داده شود که به علت تغییرات در الگوهای تکاملی ماهیچه‌ها و استخوان‌ها است (Wimberger, 1992). شرایط فیزیکی‌شیمیایی آب‌ها به شدت تحت تاثیر فاکتورهای محیطی به خصوص درجه حرارت می‌باشد، بنابراین به نظر می‌رسد شرایط متفاوتی که ماهی در آن شنا می‌کند نیازمند پاسخ‌های حرکتی متفاوت است که لازمه آن تغییرات شکل ظاهری بدن ماهی است (Sfkianakis, 2011). انعطاف‌پذیری نتیجه رژیم‌های استرسی و محرک‌های مکانیکی متفاوتی است که به ماهی وارد می‌شود، بنابراین انعطاف‌پذیری رفتاری، مسئول تغییرات ریختی خواهد بود (Wimberger, 1992).

براساس نتایج، دمای بالاتر منجر به افزایش طول قاعده باله پشتی، کم شدن طول ساقه دمی، افزایش طول باله مخرجی و شکل مخروطی سر شده است. در دمای بالاتر آب از خاصیت روانروی بیشتری برخوردار است و ماهی برای اینکه از اثرات نیروی کششی آب در قسمت انتهایی بدن خود بکاهد مجبور است شکلی را انتخاب کند که سطح اصطکاک کمتری با آب داشته باشد و نیروی وارد بر قسمت جلو و عقب بدن را یکنواخت نماید (Bolton and Havenhand, 1997). همچنین تغییرات در قسمت لبه سرپوش آبششی و جایگاه دهانی ماهی در دمای بالاتر مشاهده گردید، به صورتی که سرپوش آبششی با زاویه بازتر و دهان در جایگاه فوقانی تری قرار داشت. در دمای بالاتر میزان اکسیژن محلول در آب کاهش یافته و از طرفی میزان اکسیژن خواهی ماهی افزایش می‌یابد (Mortimer, 1971)، بنابراین ماهی احتمالاً برای جبران این مشکل می‌تواند سازگاری‌های ریختی مانند سرپوش بازتر و دهان در موقعیت بالاتر را برگزیند تا بتواند اکسیژن مورد نیاز خود را تأمین نماید؛ به این صورت که سرپوش گسترده تر سطح تماس را با محیط آب حاوی اکسیژن بیشتر نموده و از طرفی موقعیت فوقانی دهان باعث می‌شود ماهی بتواند به شکل مؤثرتری از آب سطحی حاوی اکسیژن بیشتر استفاده نماید (Kramer and McClure, 1982).

از آن جایی که تحقیق حاضر در مراحل اولیه تکوین ماهی آنجل صورت پذیرفت، بنابراین نتایج به دست آمده منعکس کننده انعطاف پذیری ریختی و رفتارهای سازشی ماهی می‌باشد. علی‌رغم این که بیان شده است تغییرات ژنتیکی عامل اصلی در تنظیم فرم یک موجود می‌باشد (West-Eberhard, 2003)، ولی با توجه به تلاش برای کاهش اثر تفاوت های ژنتیکی در این آزمایش، نتایج این تحقیق نشان داد که فاکتورهای محیطی از جمله درجه حرارت در مراحل اولیه تکوین لاروی، در تنظیم شکل بدن ماهی آنجل بسیار موثرتر از عامل ژنتیکی می‌تواند باشد.

## منابع

- Bolton, T.F., Havenhand J.N. 1997. Physiological versus viscosity-induced Effects of water temperature on the swimming and sinking velocity of larvae of the serpulid polychaete *Galeolaria caespitosa*. Marine Ecology Progress Series. 159: 209–218.
- Eshaghzadeh, H., Eagderi, S., Poorbagher, H., Kazemi, R. 2012. A comparative study of alive and dead eleutheroembryo of Beluga (*Huso huso*) shape (5DPH) using geometric morphometric method. Iranian Scientific Fisheries Journal. 21: 1-10.
- Fuiman, L., Batty, R. 1997. What a drag it is getting cold: partitioning the physical and physiological effects of temperature on fish swimming. Journal of Experimental Biology. 200(12): 1745–1755.
- Fukuhara, O. 1990. Effects of temperature on yolk utilization, initial growth, and behaviour of unfed marine fish-larvae. Marine Biology. 106: 169–174.
- Georgakopoulou, E., Sfakianakis, D.G., Kouttoui, S., Divanach, P., Kentouri, M., Koumoundouros, G. 2007. The influence of temperature during early life on phenotypic expression at later ontogenetic stages in sea bass. Journal of Fish Biology. 70(1): 278–291.
- Gibson, S., Johnston, I.A. 1995. Temperature and development in larvae of the turbot *Scophthalmus maximus*. Marine Biology. 124: 17–25.
- Herzig, A., Winkler, H. 1986. The influence of temperature on the embryonic development of three cyprinid fishes, *Abramis brama*, *Chalcalburnus chalcoides mento* and *Vimbavimba*. Journal of Fish Biology. 28: 171–181.
- Johnston, I.A., Lee, H.T., Macqueen, D.J., Paranthaman, K., Kawashima, C., Anwar, A., Kinghorn, J.R., Dalmay, T. 2009. Embryonic temperature affects muscle fibre recruitment in adult zebrafish: Genome-wide changes in gene and microRNA expression associated with the transition from hyperplastic to hypertrophic growth phenotypes. Journal of Experimental Biology. 21: 21-78.
- Klingenberg, C.P. 1998. Heterochrony and allometry: the analysis of evolutionary change in ontogeny. Biological Reviews. 73: 79-123.
- Koumoundouros, G., Pavlidis, M., Anezaki, L., Kokkari, C., Steriotti, A., Divanach, P., Kentouri, M. 2002. Temperature sex determination in the European sea bass, *Dicentrarchus labrax* (Teleostei, Perciformes, Moronidae): critical sensitive ontogenetic phase. Journal of Experimental Zoology. 292: 573-579.
- Kramer, D.L., McClure, M. 1982. Aquatic surface respiration, a widespread adaptation to hypoxia in tropical freshwater fishes. Environmental Biology of Fishes. 7: 47-55.

- Lein I., Holmefjord I., Rye M. 1997. Effects of temperature on yolk sac larvae of Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). *Aquaculture*. 157: 123–135.
- Lewbart, G.A. 1998. *Ornamental Fish, Self-Assessment Colour*. Manson Publishing. 192 p.
- Malek, R.L., Sajadi, H., Abraham, J., Grundy, M.A., Gerhard, G.S. 2004. The effects of temperature reduction on gene expression and oxidative stress in skeletal muscle from adult zebrafish. *Comparative Biochemistry Physiology part C*. 138: 363–373.
- Mortimer, C.H. 1971. Chemical exchanges between sediments and water in the Great Lakes speculation on probable regulatory mechanisms. *Limnology and Oceanography*. 16(2): 387–440.
- Polo, A., Yufera, M., Pascual, E. 1991. Effects of temperature on egg and larval development of *Sparus aurata*. *Aquaculture*. 92: 367–375.
- Price, T.D., Qvarnström, A., Irwin, D.E. 2003. The role of phenotypic plasticity in driving genetic evolution. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 270 (1523): 1433–1440.
- Reis, R.E., Kullander, S.O., Ferraris, C.J. 2003. *Check List of the Freshwater Fishes of South and Central America*. EDIPUCRS. 729 p.
- Rohlf, F.J. 2001. Comparative methods for the analysis of continuous variables: geometric interpretations. *Evolution*. 55: 2143–2160.
- Sfakianakis, D.G., Leris, I., Laggis, A., Kentouri, M. 2011. The effect of rearing temperature on body shape and meristic characters in zebrafish (*Danio rerio*) juveniles. *Environmental Biology of Fish*. 18: 1–6.
- Silva, A. 2003. Morphometric variation among sardine (*Sardina pilchardus*) populations from the northeastern Atlantic and the western Mediterranean. *ICES Journal of Marine Science*. 60: 13–52.
- Turan, C. 2004. Stock identification of Mediterranean horse mackerel (*Trachurus mediterraneus*) using morphometric and meristic characters. *ICES Journal of Marine Science*. 61: 774–781.
- West-Eberhard, M.J. 2003. *Developmental Plasticity and Evolution*. Oxford University Press, New York.
- Wimberger, P.H. 1992. Plasticity of fish body shape. The effects of diet, development, family and age in two species of *Geophagus* (Pisces; Cichlidae). *Biology Journal of Linnean Society*. 45: 197–218.