

PARÂMETROS REPRODUTIVOS DE *Apistogramma agassizii* (CICHLIDAE: PERCIFORMES) EM AMBIENTES DE VÁRZEA NO MÉDIO SOLIMÕES-AM

Jomara Cavalcante de Oliveira¹, Leonardo da Silveira Rodrigues² & Helder Lima de Queiroz³

Resumo

As espécies do gênero *Apistogramma* são amplamente difundidas no comércio de peixes ornamentais, daí a importância de se estudar os parâmetros da biologia reprodutiva de *A. agassizii* em ambientes de várzea no médio Solimões. Os peixes foram coletados, bimestralmente em oito locais na Reserva Mamirauá, durante o período de março de 2011 a janeiro de 2012. Foram coletados no total 308 indivíduos. Através da observação da frequência bimestral dos estádios de maturação das gônadas verificou-se indivíduos sexualmente ativos em todos os meses de coleta, no entanto houve predominância nos meses de março-11 e janeiro-12. A evolução bimestral do índice gonadossomático sugere que a espécie desova no início da enchente. A fecundidade média foi analisada a partir de cinco ovários de fêmeas no estágio maduro e foi encontrado o valor médio de 111,40 ovócitos (D.P = 39,5). O desenvolvimento ovocitário observado foi sincrônico em dois grupos, característico de peixes com desova total. O mês com a maior incidência reprodutiva foi o mês de janeiro de 2012 coincidindo com a enchente, assegurando aos filhotes maior disponibilidade de alimento, minimizando os riscos de predação da prole devido ao aumento de abrigos.

Palavra chave: Período reprodutivo, primeira maturação, tipo de desova.

¹ Estudante de Licenciatura em Ciências Biológicas na Universidade do Estado do Amazonas – UEA (jomaracoliveira@yahoo.com.br)

² Professor na Universidade do Estado do Amazonas – UEA

³ Diretor Geral do Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá - IDSM

Abstract

The species of the genus *Apistogramma* are widespread in fish trade ornamentai, hence the importance of studying the parameters of the reproductive biology of *A. agassizii* in lowland environments in middle Solimões. Fish were collected bimonthly at eight locations in Mamirauá, during the period March 2011 to January 2012. We collected a total of 308 individuals. Through observation of the bimonthly frequency of maturity stages of gonads was found sexually active individuals in all sampling months, however predominated in March-11 and January-12. The bimonthly evolution of the gonadosomatic index suggests that the species spawns at the beginning of the flood. The average fecundity was analyzed from five ovaries of females at mature stage and found the average value of 111.40 oocytes (SD = 39.5). The synchronous oocyte development was observed in both groups, characteristic of fish spawning total. The month with the highest incidence reproductive was the month of January 2012 coinciding with the flood, ensuring greater availability of food puppies, minimizing the risk of predation of offspring due to increased shelter.

Keyword: reproductive period, first maturity, spawning type.

Introdução

Segundo BRITSKI *et al.* (1984) o conhecimento de peixes de água doce da América do Sul encontra-se ainda em estado incipiente, quando comparado com certas áreas temperadas do mundo, pois esta região possui a ictiofauna mais diversificada do mundo, com aproximadamente 8000 espécies (SCHAEFER, 1998) distribuída por numerosas e extensas bacias hidrográficas. Apesar do crescente aumento do número de pesquisadores que à ictiologia tem se dedicado, ainda faltam estudos para diversos aspectos, como os ecológicos (CAMARGO, 2005), e entre eles o estudo do processo reprodutivo é elemento fundamental para o conhecimento do ciclo de vida de determinada espécie (CAVALCANTI, 1994).

Segundo WOOTTON (1984), estratégia reprodutiva é o conjunto de características que uma espécie manifesta para ter sucesso na sua perpetuação. WINEMILLER (1989) reconheceu três padrões reprodutivos para espécies de água doce da América do Sul: estratégia do equilíbrio, caracterizada pela presença de cuidado parental e reprodução não-sazonal; estratégias oportunistas, caracterizadas pela capacidade de colonização rápida, maturação precoce e

reprodução contínua; e estratégia sazonal, caracterizada pela reprodução sincronizada com estação chuvosa, alta fecundidade, ausência de cuidado parental e deslocamento reprodutivos. Em ambientes instáveis e não previsíveis, a melhor estratégia é a produção do maior número possível de descendentes (r-estrategista); já em um ambiente onde a mortalidade é estável e/ou previsível, a melhor estratégia é o desenvolvimento da habilidade competitiva, produzindo descendentes em menor número, porém, mais capacitados a enfrentarem o ambiente (K-estrategista), de acordo com VAZZOLER (1996).

Entretanto, as variações nas condições de um ambiente exigem um certo ajuste nas estratégias reprodutivas, de modo que, esta venha a ser bem sucedida. Essas características, variáveis, são as táticas reprodutivas que podem ser: épocas de desovas, tipo de desenvolvimento ovocitário, tipo de desova e fecundidade dentre outras. E essas táticas são acopladas a índices que são utilizados como indicadores do período reprodutivo, pois através deles é possível avaliar o desenvolvimento das gônadas (VAZZOLER, 1996).

Entre os ciclídeos as táticas reprodutivas citadas são comuns, pois estes são bastante desenvolvidos quando se refere a territorialidade e cuidado parental, em particular na criação de filhotes. Muitas espécies são territoriais, arrumando o espaço para a construção do ninho e a guarda dos filhotes, enquanto alguns são carregadores bucais de ovos. O macho escava depressões no substrato para a desova, nas quais a fêmea deposita seus ovos e em seguida, capta os ovos fertilizados, ou ainda os ovos não fertilizados e o esperma do macho em sua boca, comportando-se como carregadores bucais até a eclosão (CÂMARA, 2004). De maneira geral, a maior parte das espécies da família Cichlidae caracteriza-se por prolongados períodos de reprodução e grande variedade de comportamentos reprodutivos (BRAGA, 1953).

A espécie *Apistogramma agassizii* é um peixe teleósteo dulcícola, pertencente a Família Cichlidae, possui um pequeno porte, podendo alcançar 6 cm, apresenta dimorfismo sexual acentuado em indivíduos adultos, com os machos sendo mais coloridos e com as nadadeiras mais prolongadas em relação as fêmeas (HERCOS, 2009). Em cativeiro, esta espécie faz ninho e apresenta desova com cerca de 200 ovócitos. A fêmea cuida dos ovos e filhotes até que esteja pronta para desovar novamente, ocasião em que o macho assume o cuidado parental (RÖMER, 2000).

Diante dessas informações e considerando a utilização de muitas espécies do gênero *Apistogramma* como espécies ornamentais em algumas regiões do Amazonas, buscou-se estudar

a biologia reprodutiva desta espécie, pois é importante para entender o ciclo de vida, o papel da espécie no ambiente, como ocorre sua interação com o meio biótico e abiótico de forma a auxiliar nas ações de manejo e conservação dos recursos aquático nesse ambiente de várzea. Com esse intuito o presente estudo teve como objetivo estudar os parâmetros da biologia reprodutiva de *A. agassizii* em ambientes de várzea através de informações obtidas pelo período de desova, tamanho de primeira maturação sexual, fecundidade, índice gonadossomático e tipo de desova da espécie.

4- Material e Métodos

Devido o termo de acessibilidade e custos financeiros, as coletas de *A. agassizii* foram realizadas bimestralmente em oito localidades (Rato, Aningal, Bolsinha, Juruá Grande, Juruazinho, Promessa, Secretário e Taracoá) da Reserva de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá (RDSM) durante o ano de 2011 e início 2012 (Figura 1), totalizando seis coletas. Os aparelhos de pesca utilizados para a captura da espécie foram: rapichés redondo de 30 x 30 cm de diâmetro e os rapichés de forma quadrada medindo 50 x 50 cm, em cada coleta eram capturados um número mínimo de 50 indivíduos o quais representariam a população na área de estudo.

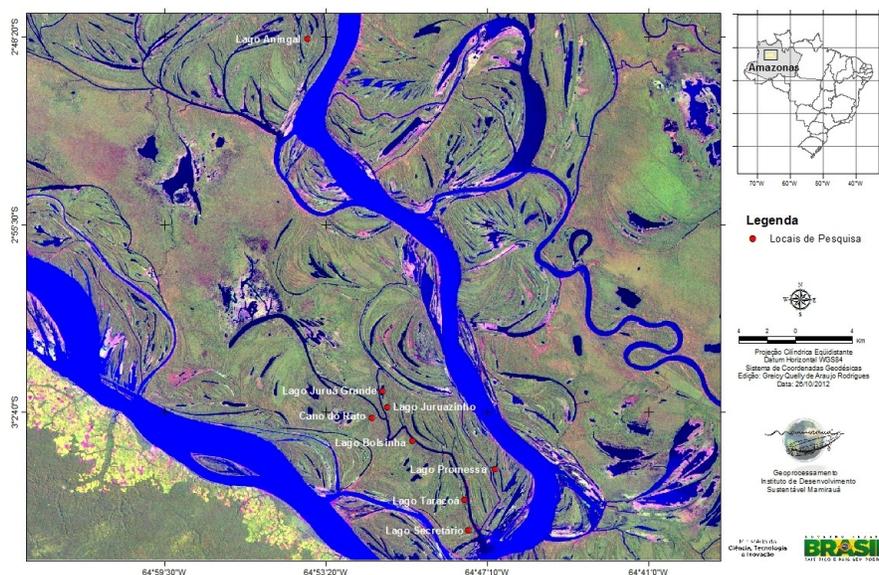


Figura 1: Locais onde foram realizadas as coletas de *Apistogramma agassizii* da Reserva Mamirauá, no período março/2011 a janeiro/2012.

Os peixes coletados foram fixados em solução formalina 10% e transportados para o laboratório, onde foram anotadas informações referentes a data e local de captura. Em laboratório, os indivíduos foram lavados em água corrente e posteriormente conservados em

álcool 70%. Devido a similaridade entre as espécies do gênero, para a identificação da espécie estudada foi utilizada a chave de identificação elaborada por BARATA & LAZZAROTTO (2008). Sempre que possível, a identificação dos exemplares foi realizada em campo.

A massa total de cada exemplar foi mensurada utilizando-se uma balança digital semi-analítica com aproximação de 0,001 g. Os dados de comprimento total e padrão foram determinados em milímetro com o auxílio de um paquímetro digital. Os exemplares foram abertos por meio de incisão abdominal para identificação macroscópica do sexo e do estágio de maturação das gônadas. Para análise macroscópica realizada foi utilizada a escala de classificação descrita por VAZZOLER (1996), que compreende quatro estádios:

Classificação destinada as fêmeas:

Imaturo – Ovários de tamanho reduzido, ocupando menos de 1/3 da cavidade celomática. São filamentosos, translúcidos, sem sinais de vascularização. Os ovócitos não são observados a olho nu.

Em maturação – Os ovários, ocupando de 1/3 a 2/3 da cavidade celomática, intensamente vascularizada. A olho nu observam-se ovócitos opacos, pequenos e médios.

Maduro – Ovários ocupam quase que totalmente a cavidade celomática, apresenta-se túrgidos e a olho nu observam-se ovócitos grandes, opacos e/ou translúcidos, cuja frequência varia com o progresso de maturação.

Esvaziada – Ovários apresentam-se em diferentes graus de flacidez, com membranas distendidas e de aspecto hemorrágico, ocupando novamente menos de 1/3 da cavidade celomática. Observam-se poucos ovócitos.

Classificação destinada aos machos:

Imaturo: Os testículos são reduzidos, filiformes, translúcidos, com posição semelhante a dos ovários.

Em maturação: Os testículos apresentam-se desenvolvidos, com forma lobulada.

Maduro: Os testículos apresentam-se túrgidos, ocupando grande parte da cavidade celomática.

Esvaziado: Os testículos apresentam-se flácidos, e desenvolvidos.

O período reprodutivo foi determinado através da frequência bimestral dos estádios de maturação das gônadas, combinando-o aos cálculos do índice gonadossomático (IGS), pelo fato de a maturação de células germinativas ocorrer concomitantemente ao aumento de peso das gônadas, descrito por VAZZOLER (1996). Para avaliar se o IGS é bom indicador quantitativo de

maturidade, foi estimado sua média nos diferentes estádios de desenvolvimento, e para verificar possíveis diferenças entre as médias, foi empregada a análise de variância (ANOVA) seguida pelo teste Tukey-Kramer com $P < 0,005$ (AYRES et al., 2007). Para o cálculo do IGS utilizou-se a seguinte expressão:

$$\text{IGS} = \text{Wt} - \text{Wg} * 100$$

Onde:

Wg = peso da gônada, Wt= peso total

O comprimento médio de primeira maturação sexual - L_{50} (no qual 50% dos indivíduos já estão aptos a se reproduzir) foi obtido por meio do ajuste visual a uma curva do tipo logística para ambos os sexos. Para isso, foram consideradas distribuições de frequência relativa de jovens (estádio imaturo) e adultos (estádio em maturação, maduro, esvaziado e repouso) por classe de comprimento total para o período total de coleta. O valor do L_{50} foi determinado por meio de uma função logística (KING, 1995), utilizando-se a expressão:

$$y = 1 / (1 + \exp(- (b1) * (x - (b2))))$$

Onde:

x= valor médio da classe de comprimento;

y= frequência de fêmeas adultas na classe de comprimento;

b1= taxa de crescimento da fase exponencial da curva logística

O valor de b2 desta função corresponderá ao L_{50} .

Para a determinação do tipo de desova, as gônadas de fêmeas em estágio maduro foram imersas em frascos com solução de Gilson (VAZZOLER, 1996), e estes foram agitados para que ocorra a dissociação dos ovócitos da membrana ovariana. Após a dissociação completa, os ovócitos foram lavados em álcool 70% para a retirada das membranas e da solução de Gilson. Os ovócitos foram mensurados com a utilização de um paquímetro digital (mm) sob estereomicroscópio. Em seguida, foram construídos gráficos da distribuição da frequência dos diâmetros dos ovócitos para cada ovário maduro. A observação da posição da moda mais avançada dos ovários indicará o desenvolvimento das fases ovocitárias, permitindo a inferência do tipo de desova da espécie.

A fecundidade foi estimada segundo o método volumétrico descrito por VAZZOLER (1996). Sob estereomicroscópio foram contados os ovócitos de cinco réplicas de cada par de ovários maduro (os ovócitos foram colocados numa proveta e em seguida foram colocados em álcool

70% até completar o volume de 10 mL. A mistura foi agitada para ocorrer a suspensão dos ovócitos e em seguida foi coletada uma amostra de 2 mL para a contagem de ovócitos). Posteriormente foi calculada a frequência de ovócitos vitelogênicos dentre o total de ovócitos contados para estimar a fecundidade absoluta.

Resultados e Discussão

Foram coletados no total 308 exemplares (Tabela 1), neles foram identificados quatro estádios de maturação (imaturo, em maturação, maduro e esvaziado) para ambos os sexos, distribuídos distintamente em todos os meses.

Tabela 1: Número de amostras de *Apistogramma agassizii*, referente ao período total de captura na RDSM, entre março/2011 a janeiro/2012.

Meses	F	M
mar-11	22	30
mai-11	23	29
jul-11	27	25
set-11	31	21
nov-11	27	25
jan-12	23	25
Total	153	155

Através da frequência bimestral dos estádios de maturação das gônadas foi determinado o período reprodutivo, onde se observou indivíduos sexualmente ativos em todos os meses de coleta, no entanto houve predominância nos meses de março/2011 e janeiro/2012 (Figura 2), período em que a precipitação pluviométrica é mais alta, indicando o pico reprodutivo no período de enchente. Corroborando com o estudo de AGOSTINHO & JÚLIO (1999), que sugerem que ocorra um sincronismo entre as fases do ciclo hidrológico e eventos como maturação gonadal, migração, desova e densidade de ovos, larvas e juvenis. O que vem a discordar de WINEMILLER (1989), onde este cita que existem três padrões reprodutivos para espécies de água doce da América do Sul, e que estes padrões ocorrem separadamente, no entanto foram encontrados os três padrões reprodutivos na espécie estudada e que ocorrem juntos, pois ela reproduz-se durante o ano todo, com picos reprodutivos sincrônicos a estação chuvosa e como a maioria dos indivíduos da família Cichlidae, pode apresentar cuidado parental e ainda ser k-estrategista.

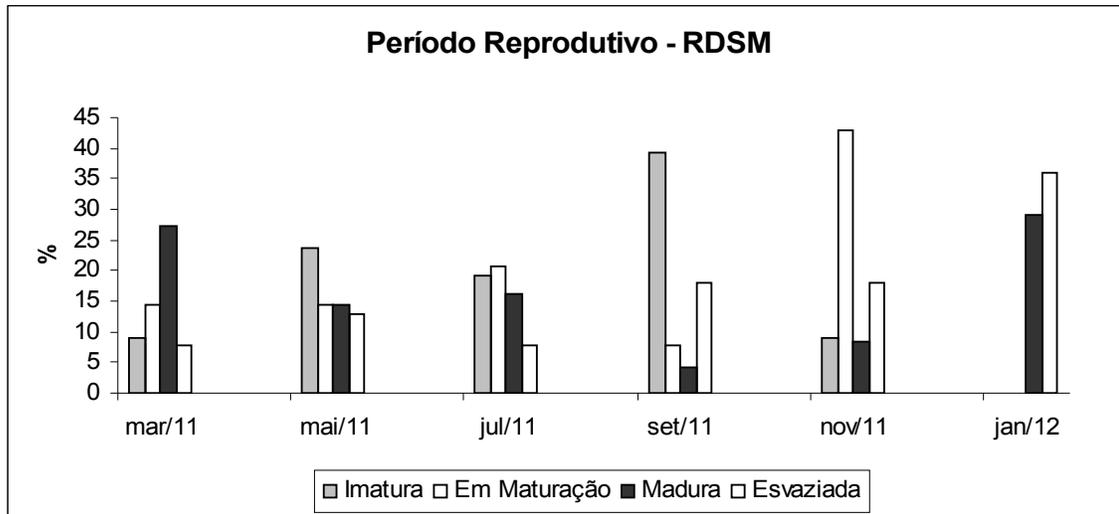


Figura 2: Distribuição bimestral das frequências relativas dos estádios de maturação de *Apistogramma agassizii* capturados na RDS Mamirauá entre março/2011 e janeiro/2012.

Ao analisar a distribuição dos valores individuais do IGS observou-se que as curvas de maturação com maior desenvolvimento ocorreram no mesmo período observado na frequência bimestral dos estádios de maturação, seguido de uma diminuição nos valores médios mensais do IGS entre os meses de maio/11 e novembro/11 (Figura 3). Com isso, este índice pode ser empregado para definição dos períodos em que as atividades reprodutivas são mais intensas, como proposto por VAZZOLER (1996), pois nos meses em que os indivíduos estavam sexualmente ativos verifica-se um marcado aumento no volume corporal, e conseqüentemente no peso das gônadas, que se reflete no aumento do valor desse indicador.

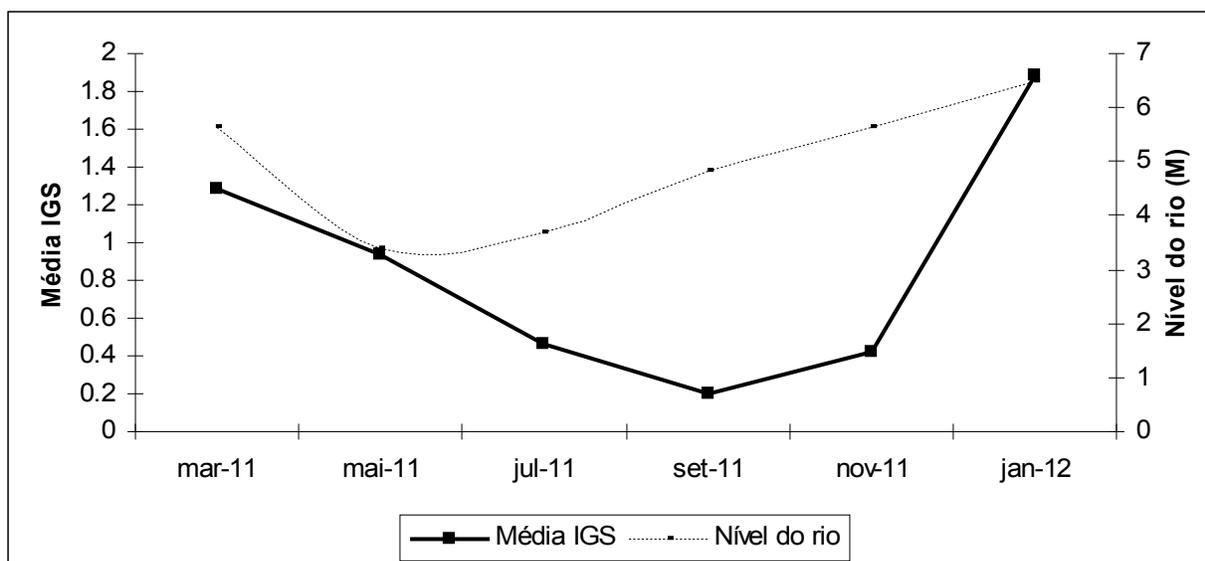


Figura 3: Média do Índice gonadossomático (IGS) dos estádios de maturação de *Apistogramma agassizii* distribuídos bimestralmente, capturados na RDS Mamirauá entre março/2011 e janeiro/2012.

Através da análise de variância, seguida pelo teste Tukey-Kramer, foi verificada diferença significativa nos valores do IGS quando comparados (Tabela 2), no estágio maduro com imaturo ($p < 0,001$; teste Tukey = 11,62), em maturação com maduro ($p < 0,001$; teste Tukey = 9,31) e maduro com esvaziado ($p < 0,001$; teste Tukey = 6,70), isso ocorre porque quando em estágio maduro a espécie tem um elevado aumento no peso.

Tabela 2: Teste Tukey-Kramer dos valores médios do índice gonadossomático (IGS) dos estádios de maturação de exemplares *A. agassizii*. Acima da diagonal os valores do teste, abaixo da diagonal os valores de p (probabilidade 5%). Valores significativos destacados.

Estádios	Imaturo	Em Maturação	Maduro	Esvaziada
Imaturo		1.1122	11.6212	2.0779
Em Maturação	> 0.05		9.3189	1.0609
Maduro	< 0.01	< 0.01		6.7069
Esvaziada	> 0.05	> 0.05	< 0.01	

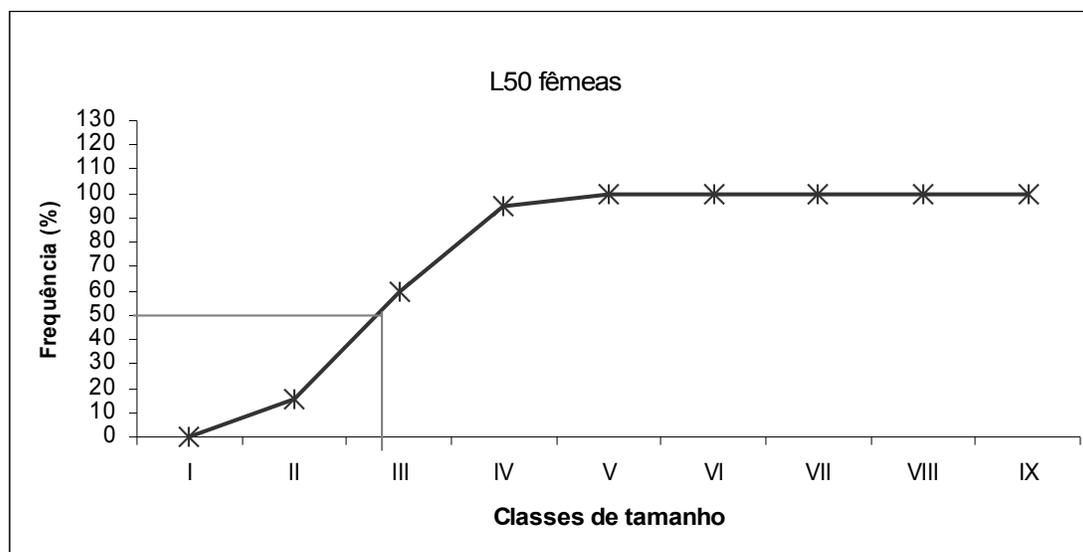
O comprimento médio de primeira maturação (L_{50}) foi baseado na distribuição da frequência relativa de indivíduos jovens (imaturo) e adultos (em maturação, maduro e esvaziado) por classes de comprimento, sendo obtidas no total nove classes de tamanho para ambos os sexos (Tabela 3), essas classes foram encontrados a partir do cálculo utilizando a fórmula apresentada em material e métodos. O L_{50} estimado para as fêmeas foi de 19,7 mm (Figura 4) e o estimado

para os machos foi de 21 mm (Figura 5), diferente do resultado encontrado por ROCHA (2010) em um estudo realizado na Reserva Amanã (AM), para qual ela encontrou os valores de 21,9 mm para fêmeas e 21,3 para os machos, apesar dos valores encontrados serem próximos eles são distintos. O que pode vir a explicar essa diferença é o tipo de ambiente a qual esses indivíduos estão inseridos, pois segundo LOWE-McCONNELL (1999) fatores como a disponibilidade de alimento, abrigo contra predadores, entre outros tipos de comportamentos, tem fundamental influência no padrão de vida da ictiofauna.

Tabela 3: Distribuição de tamanho para ambos os sexos de *Apistogramma agassizii* nas nove classes, encontradas a partir do cálculo do L_{50} (Tamanho de primeira maturação).

Fêmeas		Machos	
Classes	Tamanhos (mm)	Classes	Tamanhos (mm)
I	13.77	I	14.92
II	16.16	II	18.93
III	18.55	III	22.93
IV	20.94	IV	26.94
V	23.33	V	30.95
VI	25.72	VI	34.95
VII	28.11	VII	38.96
VIII	30.50	VIII	42.96
IX	32.89	IX	46.97

Figura 4: Tamanho médio de primeira maturação sexual (L_{50}) de fêmeas de *Apistogramma agassizii*



capturadas na RDS Mamirauá, valores distribuídos em classes de tamanho.

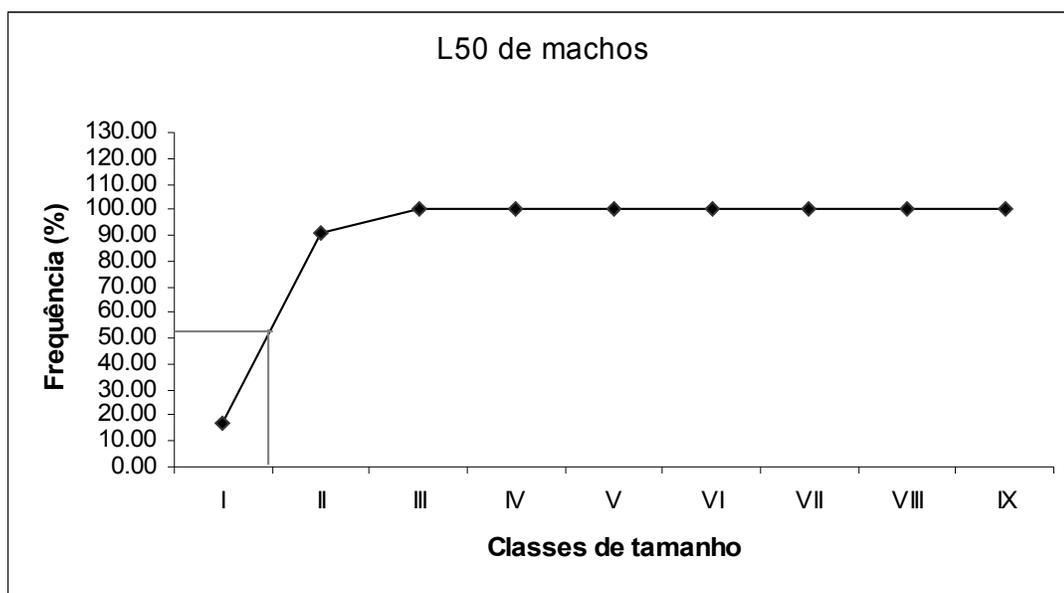


Figura 5: Tamanho médio de primeira maturação sexual (L_{50}) de machos de *Apistogramma agassizii* capturadas na RDS Mamirauá, valores distribuídos em classes de tamanho.

A distribuição de frequência do diâmetro dos ovócitos foi analisada em cinco exemplares (gônada-G) com maior peso gonadal, onde mostrou uma única moda evidente, o que corresponde a um único grupo de ovócitos maduros, a moda foi formada por um grupo de ovócitos que mediu entre 0,51 e 0,60 mm, mas ainda foi possível visualizar uma pequena moda ao final da linha diamétrica medindo os comprimentos entre 0,81 e 0,91 mm, sugerindo um desenvolvimento ovocitário sincrônico em dois grupos, característico de peixes com desova total (Figura 6). Segundo VAZZOLER (1996) esse mecanismo ocorre em espécies que desovam periodicamente durante sua vida, sendo que em cada período apenas um lote é eliminado.

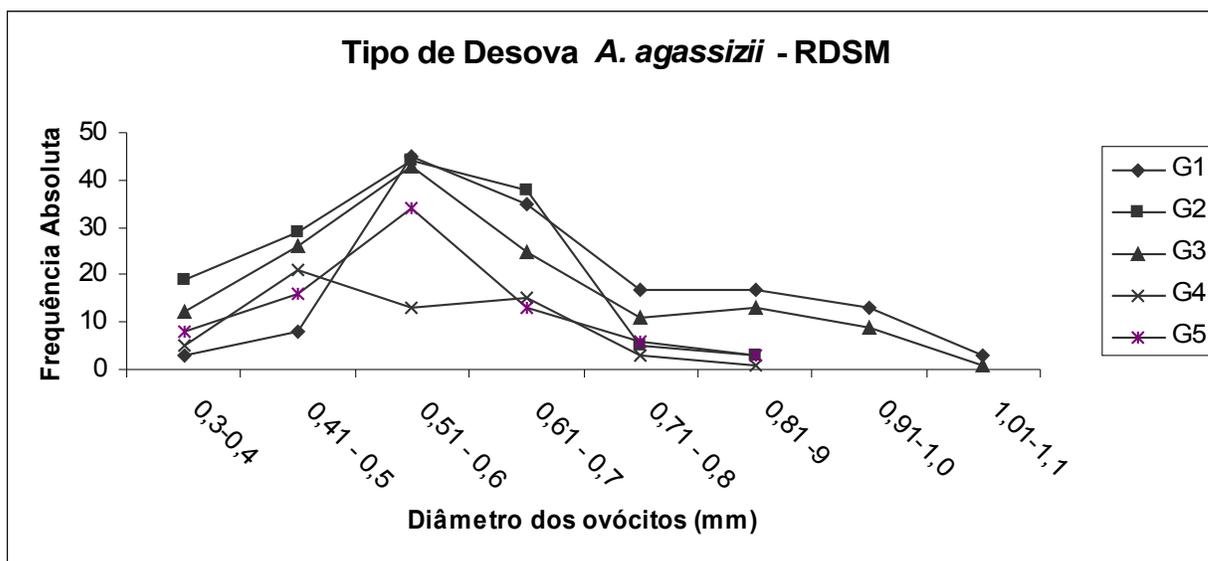


Figura 6: Frequência de ocorrência de diâmetro de ovócitos das espécies de *Apistogramma agassizii* capturadas na RDS Mamirauá.

A fecundidade média foi analisada a partir de cinco ovários de fêmeas no estágio maduro (os mesmos utilizados na distribuição do diâmetro dos ovócitos) e foi encontrado o valor médio de 111,40 ovócitos (D.P = 39,5) que será eliminado a cada desova e indica que esta espécie está se reproduzindo ao longo de todo o período hidrológico, como muitos ciclídeos que, por apresentar cuidado parental e fecundidade baixa, não possuem uma época pontual de reprodução e sim picos reprodutivos (LOWE-McCONNELL, 1999).

Conclusão

A espécie reproduz-se durante todo o período hidrológico, apresentando maior incidência reprodutiva no mês janeiro estendendo-se até o mês de março, sendo estes meses de enchente, o que assegura aos filhotes maior disponibilidade de alimento, minimizando os riscos de predação da prole devido ao aumento de abrigos.

Agradecimentos

Ao Ministério da Ciência Tecnologia e Inovação – MCTI, Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá e ADAPTA pelo financiamento do projeto. Aos assistentes de campo pelo auxílio nas coletas. Ao Jonas Oliveira pela logística durante a amostragem e identificação das espécies.

7- Referências Bibliográficas

AYRES, M., M. AYRES Jr., D. L. AYRES & A. S. SANTOS. 2007. BioEstat 5.0: Aplicações Estatísticas nas Áreas das Ciências biológicas e Médicas. Instituto de Desenvolvimento Sustentável Mamirauá. MCT/ Cnpq. Belém. 364 p.

AGOSTINHO, A. A., JULIO JUNIOR, H. F. 1999. Peixes da Bacia do Alto Rio Paraná. In: Lowe- Mc Connell, R. H. Estudos Ecológicos e Comunidades de Peixes Tropicais. São Paulo: Edusp, 374-400p.

BRAGA, R. 1953. Crescimento de tucunaré-pinima, *Cichla temensis* Humboldt, em cativeiro (Actinopterygii, Cichlidae). Dusenia, v. 6, p. 41-47.

BARATA, J. P. B.; LAZZAROTTO, H. 2008. Identificação das Espécies de *Apistogramma Regan* (Cichlidae: Perciformes) da Drenagem dos Lagos Amanã e Urini (AM, Brasil) e Chave para as Espécies de Ocorrência Local. UAKARI 4(1):7-22.

BRITSKI, H. A.; SATO, Y.; ROSA, A. B. S. Manual de Identificação de Peixes da Região de Três Marias, Brasília (com chave de Identificação para os Peixes da Bacia do São Francisco). 2º ed., Brasília: Câmara dos Deputados, Coordenação de Publicações – Codevasp, Divisão de Piscicultura e Pesca, 1984, 115 p.

CÂMARA, M.R. 2004. Biologia reprodutiva do ciclídeo neotropical ornamental acará disco, *Symphysodon discus* Heckel, 1840 (Osteichthyes: Perciformes: Cichlidae). Tese de Doutorado. UFSCar. São Carlos. 135p.

CAMARGO, M.; GIARNIZZO, T.; CARVALHO JR., J. 2005. Levantamento ecológico rápido da Fauna Íctica de tributários do Médio-baixo Tapajós e Curuá. Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi, 2(1): 229-247.

CAVALCANTI, D.G. Reprodução do cascudo cinza *Liposarcus ansisti* (Holberg, 1893) (Loricariidae, Siluriforme): Histologia de gônadas e fatores abióticos. 1994. 124 f. Dissertação

(Mestrado em Aqüicultura) - Centro de Aqüicultura (CAUNESP), Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal, 1994.

HERCOS, A . P.; QUEIROZ, H. L. & ALMEIDA, H. L. Peixes Ornamentais da Amanã. Tefé: IDSM, 2009. 241 p., il.

KING, M. 1995. Fisheries biology, assessment and management. Oxford, Fishing News Book Blackwell Science, 341p.

LOWE-MCCONNELL, R. H. 1999. Estudos ecológicos de comunidades de peixes tropicais. Tradução Anna Emília A. de M. Vazzoler; Ângelo A. Agostinho; Patrícia T.M. Cunnigham. São Paulo, Edusp, 534 p.

ROCHA, A. C. P. R. da Biologia reprodutiva de cinco espécies ornamentais de *Apistogramma* (Teleostei: cichlidae) da Reserva de Desenvolvimento Sustentável Amanã-Amazonas / Ana Carolina Prado Valladares da Rocha - Manaus: [s.n.], 2010. 99 f. : il. color.

ROMER, U. 2000: Cichlid Atlas 1: Natural History of South América Dwarf Cichlids. Volume 1. Mergus Verlag. 1311p.

SCHAEFER, S. A. 1998. Conflict and resolution impact of new taxa on phylogenetic studies of the Neotropical cascudinhos (Siluroidei: Loricariidae) In L. R. Malabarba, R. E. Reis, R. P. Vari, Z. M. S. Lucena & C. A. S. L. Lucena (eds). Phylogeny and Classification of Neotropical Fishes. Porto Alegre: EDIPUCRS, p. 375-400.

VAZZOLER, A. E. A. M. 1996. Biologia da Reprodução de Peixes Teleósteos: Teoria e Prática. Editora Universidade Estadual de Maringá, EDUEM. 169 p.

WINEMILLER. K.O. 1989. Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia*, v. 81, p. 225-241.

WOOTTON, R. J. Strategies and Tactics in fish reproduction. In: POTTS, G. W.; WOOTTON, R. J. Fish reproduction: Strategies and Tactics. San Diego: Academic press, 1984