

BIOLOGÍA DEL JUREL (*TRACHURUS MURPHYI*) EN EL PERÚ

Aspectos reproductivos del jurel *Trachurus murphyi*

Reproductive aspects of Jack mackerel *Trachurus murphyi*

Ángel Perea, Julio Mori, Betsy Buitrón y Javier Sánchez

Instituto del Mar del Perú, esquina Gamarra y General Valle
S/N Chucuito, Callao, Perú.

Email Ángel Perea: aperea@imarpe.gob.pe

Resumen

Se analiza y discute la serie temporal del Índice Gonadosomático (IGS) y la talla de primera madurez del jurel *Trachurus murphyi* Nichols 1920 en el Perú calculada mensualmente entre los años 1967 – 2012. Sobre la base de estos análisis se determinó la variación anual e interanual del ciclo reproductivo, además se demostró que frente a la costa del Perú *T. murphyi* tiene un solo periodo de desove relativamente amplio y que ocurre con un máximo en el mes de noviembre de cada año. Asimismo, se evidenció que durante más de cuatro décadas *T. murphyi* ha desovado regularmente cada año en el mar peruano. La actividad reproductiva del *T. murphyi* tiene una mayor variabilidad en el Perú y el periodo de desove tiene picos de menor magnitud pero de mayor amplitud con respecto al desove que ocurre frente a la costa de Chile. El análisis de las tallas de primera madurez no presentó cambios significativos a lo largo de toda la serie en el mar peruano.

Palabras clave: Reproducción, jurel, *Trachurus murphyi*, ciclo reproductivo, desove.

Abstract

The time series of monthly gonadosomatic index (GSI) and biannual size at first maturity of Jack mackerel *Trachurus murphyi* Nichols 1920 in Peru between 1967 and 2012 is analyzed and discussed. The annual and interannual variation of the reproductive cycle was determined. It is shown that in Peru *T. murphyi* has a single relatively extended spawning period with a maximum in November each year. It is also shown that for more than four decades *T. murphyi* has spawned regularly every year in Peruvian waters. The reproductive activity of *T. murphyi* has a greater variability off Peru and the spawning period has peaks of lesser magnitude but extend longer than observed in the spawning occurring off Chile. The analyses of the sizes at first maturity of Jack mackerel in Peruvian waters did not show significant changes throughout the entire period observed.

Keywords: Reproduction, Jack mackerel, *Trachurus murphyi*, reproductive cycle, spawning.

Citación:

Perea A., J. Mori, B. Buitrón & J. Sánchez. 2013. Aspectos reproductivos del jurel *Trachurus murphyi* en el Perú. En: Csirke J., R. Guevara-Carrasco & M. Espino (Eds.). Ecología, pesquería y conservación del jurel (*Trachurus murphyi*) en el Perú. Rev. peru. biol. número especial 20(1): 029- 034 (Septiembre 2013)

Introducción

Trachurus murphyi Nichols 1920 es una especie pelágica de amplia distribución en el Pacífico Sudoriental que incluye zonas de jurisdicción de Ecuador, Perú y Chile, como en alta mar. Desde el punto de vista reproductivo, se trata de un recurso con características gonocóricas (sexos separados) e iteróparos (la descendencia se produce en tandas sucesivas de desove), sin dimorfismo sexual visible. Estudios histológicos demostraron que su desarrollo ovocitario es de tipo asincrónico (Dioses et al. 1988, Gordo et al. 2008) y se determinó que esta especie tiene un patrón de desove parcial, ajustándose a la descripción de desovantes parciales de Hunter y Macewicz (1984) y de Murua y Saborido-Rey (2003).

En el Perú, Dioses et al. (1988) determinaron la talla media de madurez gonadal en 21 cm de longitud total (LT), verificando que *T. murphyi* desova con mayor intensidad entre setiembre y diciembre. Además, precisaron que durante los últimos años la principal área de desove en el Perú se ubicó entre los 14°00'S y 18°30'S, en el frente oceánico limitado por las aguas costeras frías de intenso afloramiento y las

Publicado online: 11/10/2013
Publicado impreso: 15/10/2013

aguas subtropicales superficiales, generalmente entre 100 y 150 mn de la costa.

El potencial reproductivo del jurel *T. murphyi* en el Perú, medido a través de la fecundidad parcial, muestra que esta especie es capaz de desovar en promedio 78789 ovocitos por tanda de desove, pudiendo alcanzar en las tallas mayores a 35 cm de longitud total, fecundidades parciales de hasta 162590 ovocitos por desove (Dioses et al. 1988).

En este trabajo se presentan resultados del análisis de información biológica proveniente del seguimiento de la pesquería desde el año 1967 al 2012, lo cual ha permitido conocer la variabilidad anual e interanual del ciclo reproductivo del *T. murphyi* en la costa peruana, sus cambios a lo largo del tiempo, así como estimar la talla de primera madurez con resolución bianual y de toda la serie.

Material y métodos

Fueron analizados un total de 145466 individuos colectados entre 1967 y 2012, por los Laboratorios Costeros del IMARPE de Paita (5°S), Chimbote (9°S), Huacho (11°S), Callao (12°S), Pisco (14°S) e Ilo (17°S), y que forman parte del programa de seguimiento de la pesquería pelágica. Para estos análisis se siguió la metodología descrita por Bouchon et al. (2002) que tomaron como referencia lo descrito por Holden y Raitt (1975), y se consideraron los siguientes datos: longitud total (LT), peso total, peso eviscerado y peso de la gónada. Para conocer los periodos de máxima madurez y desove se utilizó el valor promedio mensual del Índice Gonadosomático (IGS), el que se calculó como:

$$IGS = 100 * (Wg / We)$$

Donde:

Wg = Peso de la gónada y We = Peso eviscerado.

Para los cálculos de IGS se consideraron sólo hembras adultas iguales o mayores a 26 cm LT, en concordancia con la talla de primera madurez histórica estimada en este trabajo.

Con la finalidad de conocer los cambios anuales del IGS, se calcularon los valores medios por año, considerando solamente los de setiembre a diciembre (periodos de mayor actividad reproductiva), a los cuales se denominó "valor crítico". Se determinó el intervalo de confianza, integrando los valores de la desviación estándar, el número de muestra y la probabilidad al 95%.

Para comparar el ciclo reproductivo de *T. murphyi* en Perú y Chile, se analizaron datos del IGS del jurel de Chile desde 2001 hasta 2012. Estos datos están disponibles en boletines publicados periódicamente por el IFOP en su página web (ésta página web se actualiza periódicamente y sólo mantiene los boletines más recientes). Con esos datos se calcularon el promedio y la desviación estándar mensuales, para construir los patrones que se presentan en la Figura 1. Al momento de imprimir esta publicación, el patrón para la región centro-sur se puede observar en IFOP (2013a), y el patrón para la zona norte en IFOP (2013b). Dada la amplia distribución de *T. murphyi*, para la comparación del ciclo reproductivo se consideraron tres zonas, dos para la parte chilena y una para la peruana, de la siguiente manera:

Norte de Chile (Arica – Antofagasta – Coquimbo)

Centro – sur de Chile (San Antonio – Guateca)

Perú (Paita – Ilo)

Para comparar los ciclos reproductivos entre zonas, los valores mensuales de IGS fueron estandarizados tomándose como máximo valor 1 y recalculándose los valores mensuales para cada serie. Con los nuevos valores calculados se obtuvieron los ciclos reproductivos para cada zona.

La talla de primera madurez fue estimada para toda la serie histórica (1967 – 2012) agrupando los datos cada dos años para tener un tamaño de muestra representativo debido a la intermitencia de la actividad pesquera. Para construir las ojivas de madurez se aseguró que las muestras utilizadas provengan de periodos de desove y correspondan a un amplio rango de tallas e incluyan individuos virginales (Vazzoler 1982, Buitrón et al. 2011). Las proporciones fueron ajustadas a una curva logística de la forma:

$$y = a / (1 + b * \exp(-cx))$$

Donde:

x = Longitud total; a , b y c = constantes, $y = L_{50}$ o longitud de proporción 50% o 0.5.

Resultados y discusión

Ciclo reproductivo. La serie histórica completa del IGS muestra que en el Perú *T. murphyi* tiene un periodo de maduración y desove relativamente amplio, que se extiende entre sep-

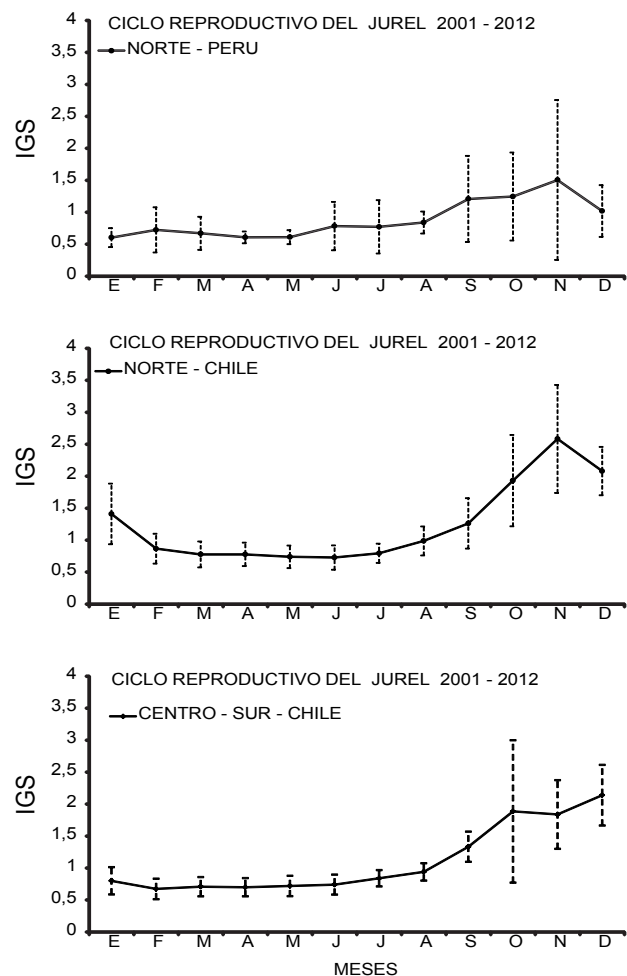


Figura 1. Ciclo reproductivo de jurel *T. murphyi*: a) en Perú, b) al norte de Chile; y, c) al centro-sur de Chile.

Figure 1. Reproductive cycle of Jack mackerel *T. murphyi*: a) in Peru with information from 1962 to 2012; b) in northern Chile; and c) in southern-central Chile.

tiembre y diciembre con máximos valores de IGS en noviembre. El patrón anual del IGS de *T. murphyi* en Perú es claramente diferente al que se observa para el *T. murphyi* en el centro-sur de Chile, donde según Oyarzún et al. (1998) y Aracena et al. (1998) los valores máximos se producen en diciembre (Fig. 1).

Por otro lado, Grechina et al. (1998) afirmaron que en la subdivisión norte del Pacífico Sudoriental, *T. murphyi* presentaría un desove intenso entre agosto y septiembre. Sin embargo nuestros resultados muestran claramente que los máximos valores de desove de *T. murphyi* frente a la costa peruana se producen en noviembre.

Las diferencias temporales entre los máximos desoves que se observan *T. murphyi* entre la jurisdicción de Perú y Chile, también han sido observadas en otras especies pelágicas de la región, tal como la anchoveta *Engraulis ringens*, la cual presenta un máximo de actividad reproductiva de julio a febrero en Chile (Claramunt 2012) y de setiembre a marzo en el norte-centro de Perú (Chirinos & Alegre 1969, Buitron & Perea 2000).

En peces la actividad de desove está fuertemente influenciada por las condiciones ambientales y las diferentes poblaciones y especies adaptan su calendario de desove para aprovechar ventanas de tiempo o periodos de menor incertidumbre ambiental (Wootton 1995) y una mayor probabilidad de supervivencia para sus productos de desove. Por lo tanto, la asincronía en el plazo máximo de actividad reproductiva entre el *T. murphyi* en Perú y el de la zona centro-sur de Chile puede ser el resultado de una respuesta diferente de estas poblaciones a los diferentes regímenes ambientales.

En la Figura 2 se muestran los valores de IGS estandarizados de *T. murphyi* de Perú y de la parte sur de Chile, donde se aprecian las diferencias en la amplitud y los meses que registran la máxima actividad reproductiva. Aunque no se cuenta con una serie de tiempo basada en estudios microscópicos que permita estimar la fracción desovante de *T. murphyi*, la característica de tener un periodo de desove más amplio con valores de IGS más bajos podría interpretarse como una estrategia reproductiva inducida por la alta variabilidad ambiental en el mar peruano, y que llevaría a *T. murphyi* a producir desoves menos intensos pero de mayor duración que permitirían aumentar la probabilidad de que sus estadios tempranos de vida encuentren condiciones

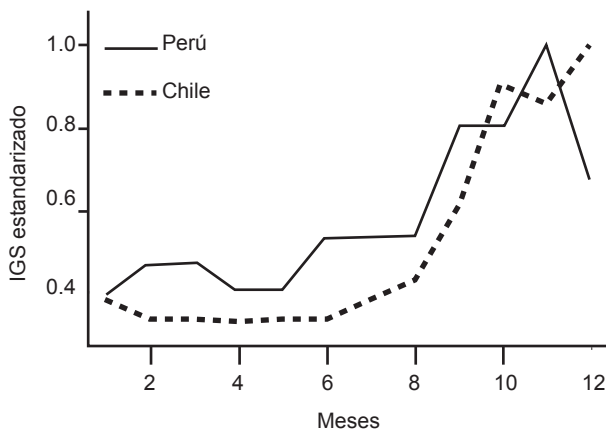


Figura 2. Ciclo reproductivo de jurel *T. murphyi* en Perú y sur de Chile con IGS estandarizado, años 2001-2010.

Figure 2. Reproductive cycle of Jack mackerel *T. murphyi* in Peru and southern Chile with standardized GSI, years 2001-2010.

Tabla 1. Principales características del ciclo reproductivo del jurel *T. murphyi* de acuerdo a la variación mensual del IGS.

Table 1. Main characteristics of the reproductive cycle of Jack mackerel *T. murphyi* according the monthly variability in the gonadosomatic index (GSI).

	Características del ciclo reproductivo		
	Amplitud de la actividad reproductiva (meses)	Mes de máxima actividad reproductiva (Máximo valor de IGS)	Variabilidad de la actividad reproductiva (SD)
Perú	4	Noviembre	Amplia (± 1.25)
Chile (norte)	3	Noviembre	Baja (± 0.84)
Chile (centro-sur)	3	Diciembre	Baja (± 0.54)

adecuadas para su sobrevivencia en una situación de mayor incertidumbre.

Hay tres diferencias interesantes en los ciclos reproductivos que se muestran en la Tabla 1 y que podrían ser los indicadores de diferentes adaptaciones a largo plazo en la estrategia reproductiva: (1) La amplitud del periodo máximo de desove en el Perú es de 4 meses, mientras que en el norte y en el centro-sur de Chile es de 3 meses; (2) los valores medios mensuales del IGS de *T. murphyi* frente a la costa peruana son inferiores a los de *T. murphyi* frente a la costa de Chile; y, (3) la desviación estándar del IGS en la actividad reproductiva máxima es mayor en Perú que en Chile. La mayor amplitud del periodo de desove y la desviación estándar más alta de IGS son señales claras de una respuesta biológica diferencial a un entorno más variable respecto al sur de Chile.

En general, los máximos valores de IGS son inferiores en el Perú comparados con los de *T. murphyi* en Chile, lo cual podría interpretarse como una menor actividad reproductiva en el mar peruano, que coincide con lo reportado por Cubillos et al. (2008). Sin embargo, en algunos años los mayores valores del IGS superan al patrón establecido, como lo registrado en los años 2001, 2003 y 2005 (Fig. 3).

Por otro lado, las estimaciones de abundancia de larvas de *T. murphyi* obtenidas con los cruceros de evaluación desde 1966 al 2010 (Ayón & Correa 2013) confirman que efectivamente *T. murphyi* desova y recluta en el mar peruano. Además, en algunos años dichas estimaciones muestran altas densidades de larvas, las cuales alcanzaron valores superiores a 500 larvas/m² indicando desoves abundantes. Por lo tanto, y considerando que el IGS es un índice que representa el crecimiento en peso del ovario debido a los procesos de maduración y desove, el registro de valores más bajos de IGS en Perú describe un ciclo reproductivo con características distintas, que lo distingue del ciclo reproductivo del *T. murphyi* en Chile.

Variación interanual del IGS.- Desde el año 1967 a la fecha, la variación interanual del IGS describe tres periodos en función de valores críticos (Fig. 3): el primero, desde 1967 hasta 1985, con valor medio crítico de 1.09 (DE = 1.18); el segundo, desde 1986 hasta 1998 con valor crítico de 1.54 (DE = 1.36); y el último desde 1999 hasta la actualidad, con valor crítico de 0.94 (DE = 1.06). En general, el IGS ha presentado valores más altos entre 1967 y 1999, periodo en el cual la pesca de *T. murphyi* para uso industrial fue más alta frente a Perú

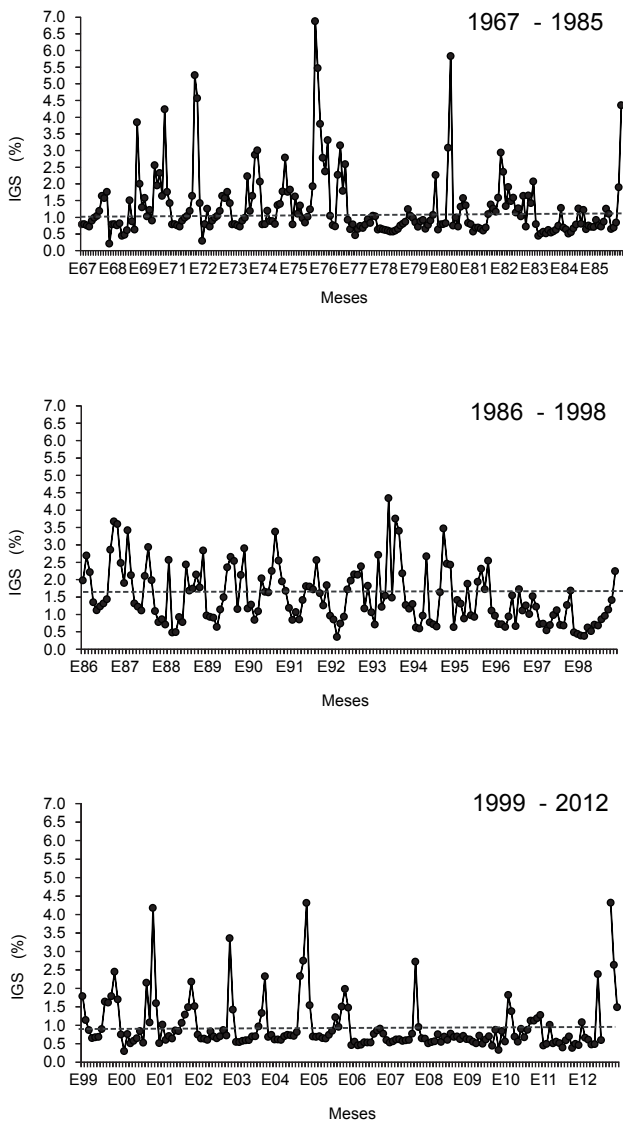


Figura 3. Tres periodos con diferentes valores críticos del IGS de jurel *T. murphyi*, mostrando el cambio interanual de este parámetro reproductivo.

Figure 3. Three period with different critical values of GSI of Jack mackerel *T. murphyi* showing interannual changes of GSI.

(Espino & Yamashiro 2012). Sin embargo, el IGS disminuyó en la última década (2000 hasta la fecha), y durante este periodo la pesca de *T. murphyi* también ha declinado. Comparando los promedios de IGS de setiembre a diciembre (donde se registra la mayor actividad reproductiva del *T. murphyi*) para cada año, se muestra una clara tendencia negativa (Fig. 4). La que muy probablemente estaría influenciada por la mayor presencia de individuos grandes de *T. murphyi* en la pesquería en esos años (1967 – 1971). Cabe anotar que en esos años la pesca de *T. murphyi* era realizada mayormente por la flota artesanal y de consumo humano directo, mientras que a mediados de los años 70 se incremento notablemente la pesca por parte de la flota industrial dedicada a la pesca para consumo humano indirecto y en los años 80 por barcos factoría. En los años 1967 – 71 se registraron los mayores promedios anuales de IGS con un máximo de 5.02, debido a la predominancia de ejemplares más grandes en los desembarques. En la Figura 5 se muestra el rápido aumento del IGS a partir de los 45 cm de longitud total que explicaría el cambio (disminución) de los valores de

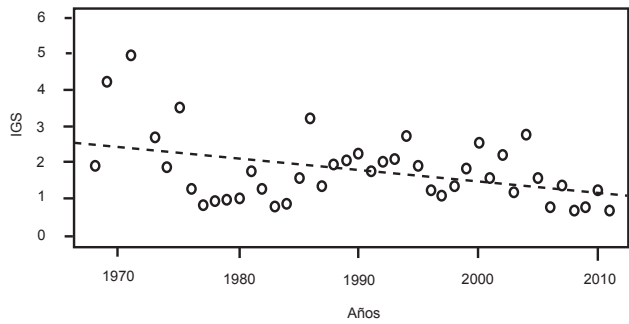


Figura 4. Media anual del IGS del jurel *T. murphyi* (1967-2012).

Figure 4. Annual mean of Jack mackerel *T. murphyi* GSI (1967-2012).

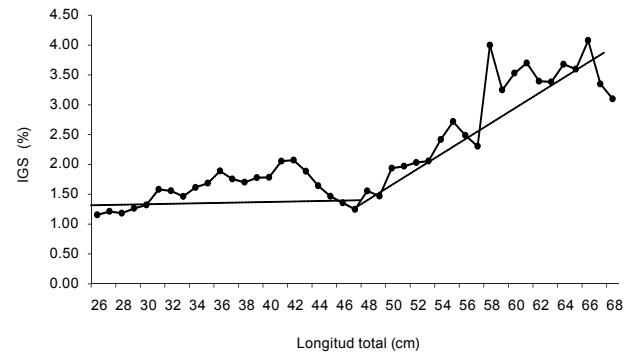


Figura 5. Índice gonadosomático de jurel *T. murphyi* en relación a la talla (LT).

Figure 5. Gonadosomatic index of Jack mackerel *T. murphyi* in relation to size (TL).

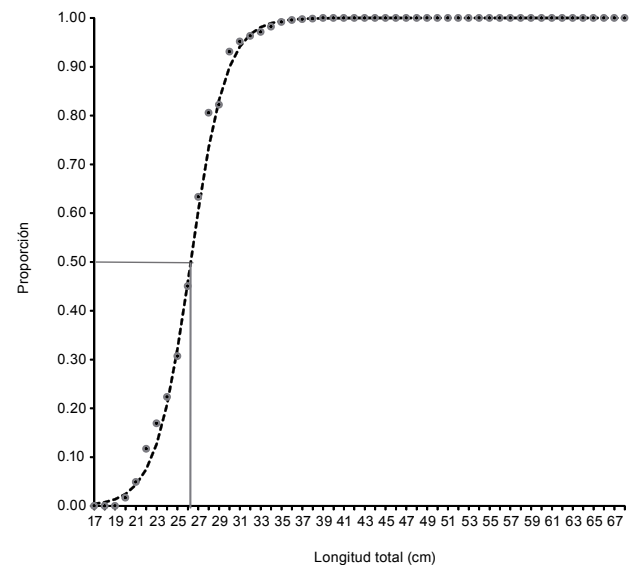


Figura 6. Ojiva de primera madurez de jurel *T. murphyi* frente a Perú (1967-2012).

Figure 6. Ogive of size at first maturity size Jack mackerel *T. murphyi* off Peru (1967-2012).

IGS promedio por la disminución de las tallas de ejemplares adultos en los desembarques a partir de los años 70.

Talla de primera madurez.- La talla de primera madurez de *T. murphyi* entre 1967 y 2012 estimada en este estudio es 26.5 cm LT (Fig. 6). Este valor es similar a las tallas indicadas por Andrianov (1994), quien reporta que los ejemplares maduros de machos y hembras del *T. murphyi* comienzan a predominar en

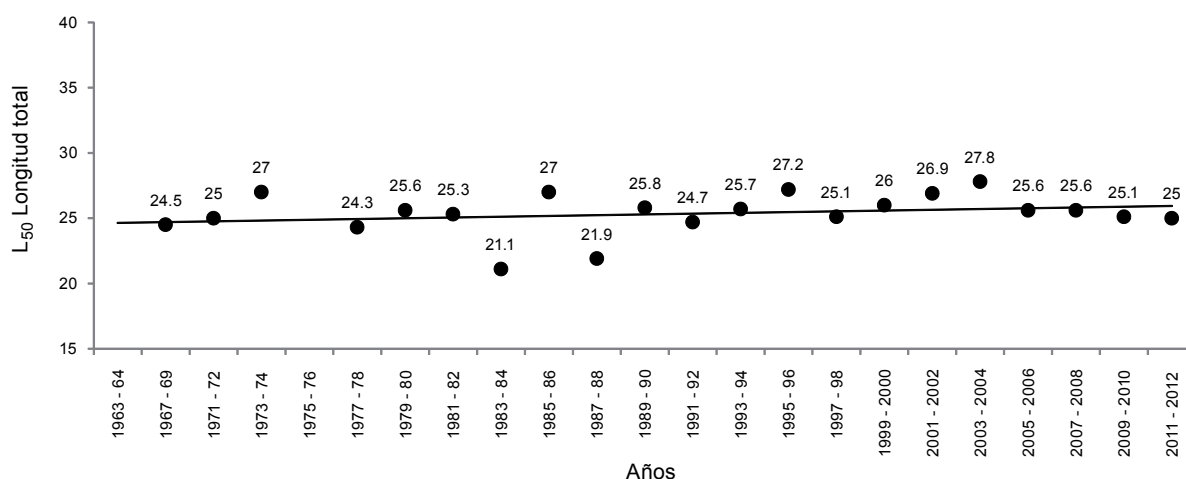


Figura 7. Tallas de primera madurez (L_{50}) de jurel *T. murphyi* para el Perú, valores bianuales de 1967 a 2012.

Figure 7. Size at first maturity (L_{50}) of *T. murphyi* for Peru, biannual values from 1967 to 2012.

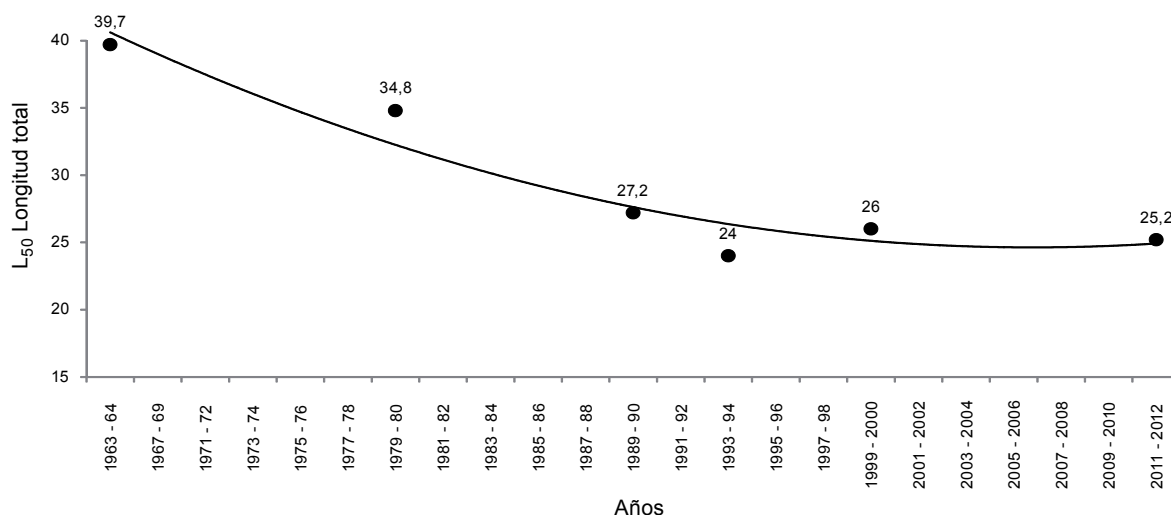


Figura 8. Tallas de primera madurez (L_{50}) de jurel *T. murphyi* para Chile, valores bianuales de 1964 a 2012.

Figure 8. Size at maturity of Jack mackerel *T. murphyi* for Chile, biannual values from 1964 to 2012.

tallas de 25 a 27 cm LT en el océano abierto de la subdivisión norte del Pacífico Sudoriental.

Las serie de estimaciones de primera madurez de *T. murphyi* en Perú muestran que no existe una tendencia en los valores de L_{50} en el periodo analizado (Fig. 7). A este respecto se destaca que en otras pesquerías se ha demostrado que la presión de pesca intensa y sostenida induce la maduración temprana de los recursos explotados (Trippel 1995). No han sido encontradas evidencias de un proceso de este tipo en la información analizada y, mas bien, los estimados de tallas de primera madurez de este estudio indican que no se ha producido maduración temprana alguna en el periodo observado. Se destaca que tampoco se han observado efectos sobre la talla de primera madurez relacionados con eventos tipo El Niño o con cambios de régimen.

Se hace notar que para el caso de Chile, para el mismo periodo analizado la talla de primera madurez gonadal bianual de *T. murphyi* ha venido disminuyendo de 39.7 cm LT en el periodo 1963 – 1964 (Kaiser 1973) a 26.0 cm LT en el periodo 1999 – 2000 (Cubillos & Alarcón 2010), y a 25.2 cm LT en el periodo 2011 – 2012 (Fig. 8).

Literatura citada

- Andrianov D. 1994. Sobre la biología reproductiva del jurel peruano. En: Biología y pesca comercial del jurel peruano en el Pacífico Sur. Dagoberto Arcos y Alexanders Grechina (Eds). Instituto de Investigación Pesquera Talcahuano, Chile: 25 – 35.
- Aracena O., R. Alarcón, S. Collado, I. López & D. Arriagada. 1998. Aspectos reproductivos del jurel (*Trachurus symmetricus murphyi*) de la pesquería de cerco de la Octava región, Chile, 1994 – 1995. En: Biología y ecología del jurel en aguas chilenas. Instituto de Investigación Pesquera, Talcahuano-Chile, 216 pp.
- Ayón P. & J. Correa. 2013. Variabilidad espacial y temporal de larvas de jurel *Trachurus murphyi* en el Perú entre 1966-2010. En: Csirke J., R. Guevara-Carrasco & M. Espino (Eds.). Ecología, pesquería y conservación del jurel (*Trachurus murphyi*) en el Perú. Rev. peru. biol. número especial 20(1): 009 – 020
- Bouchon M., M. Ñiquen, J. Mori, A. Echevarría & S. Cahuín. 2002. Manual de muestreo de la pesquería pelágica. Inf. Prog. Inst. Mar Perú – Callao. 157: 38pp.
- Buitrón B., A. Perea, J. Mori, J. Sánchez & C. Roque. 2011. Protocolo para estudios de peces pelágicos y demersales. Inf. Inst. Mar Perú – Callao 38 (4): 373 – 384.
- Buitrón B. & A. Perea. 2000. Aspectos reproductivos de la anchoveta peruana durante el periodo 1992 – 2000. Bol Inst. Mar Perú. Bol 19 (1-2) : 45-53.

- Chirinos A. & B. Alegre. 1969. Madurez sexual de la anchoveta (*Engraulis ringens* J) en los periodos reproductivos 1961 – 1968. Bol. Inst. Mar Perú 2 (3).
- Claramunt, G. 2012. Inter-annual reproductive trait variation and spawning habitat preferences of *Engraulis ringens* off northern Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 47 (2): 227-243
- Cubillos L.A., J. Páramo, P. Ruiz, S. Núñez & A. Sepúlveda. 2008. The spatial structure of the oceanic spawning of Jack mackerel (*Trachurus murphyi*) off central Chile (1998–2001). *Fisheries Research* 90: 261–270. DOI: 10.1016/j.fishres.2007.10.016
- Cubillos L.A. & C. Alarcón. 2010. Estimación de la talla media de madurez sexual en *Trachurus murphyi* mediante parámetros del consumo relativo de oxígeno. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 38(2): 178 – 187.
- Díoses T., V.H. Alarcón, M.E. Nakama & A. Echevarría. 1988. Desarrollo ovocitario, fecundidad parcial y distribución vertical de los cardúmenes en desove del jurel *Trachurus murphyi* (N). En: *Memorias del Simposio Internacional de los Recursos Vivos y las Pesquerías en el Pacífico Sudeste*. Pp. 287 – 294.
- Espino M. & C. Yamashiro. 2012. La variabilidad climática y las pesquerías en el Pacífico Suroriental. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 40(3): 705 – 721, 2012. *Latin American Journal of Aquatic Research* 705. International Conference: “Environment and Resources of the South Pacific”, P.M. Arana (Guest Editor). DOI: 103856/vol40 – issue3 – fulltext – 18.
- Grechina A., S. Núñez & D. Arcos. 1998. Biología reproductiva del jurel (*Trachurus symmetricus murphyi*) en el Pacífico Sur. En: *Biología y ecología del jurel en aguas chilenas*. Instituto de Investigación Pesquera, Talcahuano-Chile, 216 pp.
- Gordo L., A. Costa, P. Abaunza, P. Lucio, A. Eltink & I. Figueiredo. 2008. Determinate versus indeterminate fecundity of horse mackerel. *Fisheries Research* 89: 181 – 185
- Holden M.J. & D.F.S. Raitt. 1975. Manual de ciencia pesquera. Parte 2: Métodos para investigar los recursos y su aplicación. Doc. Téc. FAO Pesca (115) Rev. 1: 211 pp.
- Hunter J.R. & B.J. Macewicz. 1984. Measurement of spawning frequency in multiple spawning fishes. En: R. Lasker (ed). *An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: Application to the northern anchovy (*Engraulis mordax*)*: 330 pp.
- IFOP, 2013a. Informe Quincenal N°11 (01 al 15 Junio, 2013). Asesoría Integral para la toma de decisiones en Pesca y Acuicultura, 2013. Programa de Seguimiento de las Pesquerías Pelágicas, Zona Centro - Sur 2013. Subsecretaría de Economía / Julio 2013. 08p. (www.ifop.cl)
- IFOP, 2013b. Boletín Semanal N°23 (XV, I, II, III, IV Regiones) (03 al 09 Junio, 2013). Convenio I: Asesoría Integral para la Pesca y Acuicultura, 2013. Proyecto 1.10. Programa de Seguimiento de las Pesquerías Pelágicas Zona Norte 2013. Subsecretaría de Economía / Junio 2013. 15p. (www.ifop.cl)
- Kaiser C. 1973 Gonadal Maturation and Fecundity of Horse Mackerel *Trachurus murphyi* (Nichols) off the Coast of Chile. *Transactions of the American Fisheries Society* 102(1): 101 – 108.
- Murua H. & F. Saborido-Rey. 2003. Female reproductive strategies of marine fish species of the North Atlantic. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.* 33: 23 – 31.
- Oyarzun C., J. Chong & M. Malagueño. 1998. Fenología reproductiva en el jurel *Trachurus symmetricus* (Ayres 1855) (Perciformes, Carangidae) en el área Talcahuano-Chile: 1982 – 10984. En: *Biología y ecología del jurel en aguas chilenas*. Instituto de Investigación Pesquera, Talcahuano-Chile, 216 pp.
- Trippel E. 1995. Age at maturity as a stress indicator in fisheries. *BioScience* 45 (11): 759 – 771.
- Vazzoler A. 1982. Manual de métodos para estudos biológicos de populações de peixes. Reprodução e crescimento. CNPq, Programa Nacional de Zoologia, Brasília, 2: 108p.
- Wootton R.J. 1995. Ecology of teleost fishes. Published by Chapman & Hall, 2 – 6 Boundary Row, London SE1 8HN 404 pp.