

## FECUNDIDAD EN *JENYNSIA LINEATA* Y *CNESTERODON DECEMMACULATUS* (PISCES, CYPRINODONTIFORMES) DE LA PAMPASIA ARGENTINA

## FECUNDITY IN *JENYNSIA LINEATA* AND *CNESTERODON DECEMMACULATUS* (PISCES, CYPRINODONTIFORMES) OF ARGENTINE PAMPASIA

Ricardo A. Ferriz<sup>1</sup>, Cristina A. Bentos<sup>1</sup> y Sergio E. Gómez<sup>1,2</sup>.

1. Museo Argentino de Ciencias Naturales "Bernardino Rivadavia" (CONICET). Av. Angel Gallardo 470. 1405 Buenos Aires. República Argentina. 2. Instituto de Limnología "Raúl A. Ringuelet" (CONICET). Casilla de Correo 712. 1900 La Plata, República Argentina. E-mail: ricferr@muanbe.gov.ar, sgomez@muanbe.gov.ar

### RESUMEN

En este trabajo se estudiaron solamente hembras con embriones. El número de embriones (NE) y su longitud total (LTE) en *J. lineata* y el diámetro de la teca folicular (DTF) de *C. decemmaculatus* fueron analizados en función de la longitud estándar (LST) de las hembras, en ambas especies. El NE y LTE o DTF estuvieron correlacionados positivamente con LST en ambos casos. NE fue relacionado con la LST mediante las siguientes ecuaciones:

$$J. lineata \text{ NE} = 4.40 \times 10^{-4} \times \text{LST}^{2.9306}; R^2 = 62.18; n = 111 \text{ y}$$

$$C. decemmaculatus \text{ NE} = 2.98 \times 10^{-3} \times \text{LST}^{2.7875}; R^2 = 58.16; n = 227$$

Este modelo indica que la fecundidad es proporcional a la longitud. Para la talla de los embriones las ecuaciones fueron:

$$\text{LTE} = 3.2009 \times \text{LST}^{0.314}; R^2 = 9.45; n = 99 \text{ y}$$

$$\text{DTF} = 1.2304 \times \text{LST}^{0.2014}; R^2 = 8.21; n = 63$$

Los embriones de *C. decemmaculatus* son más pequeños que los de *J. lineata* ( $p < 0.05$ ). La primera madurez sexual fue estimada en 14 y 32 mm, respectivamente. Los intervalos de LST de *C. decemmaculatus* (14 a 35 mm) y *J. lineata* (32 a 68 mm) presentan una insignificante superposición. Los resultados obtenidos fueron comparados con los datos disponibles para el grupo. Estos peces pertenecen al mismo tipo ecológico; nuestros datos muestran que ambas especies utilizan la misma estrategia reproductiva, pero las diferencias observadas en el tamaño de los embriones sugiere una segregación trófica en los primeros estadios de vida, y la diferencia entre el tamaño de las hembras posibilitaría una segregación espacial.

### ABSTRACT

In this work only females with embryos were analyzed. The number of embryos (NE) and the total length of *J. lineata* embryos (LTE) and follicular diameter of *C. decemmaculatus* (DTF) were analyzed as function of female standard length (LST) in both species. The NE and LTE or DTF were correlated positively with Lst in both cases. NE as function of LST was related by the following equations:

$$J. lineata \text{ NE} = 4.40 \times 10^{-4} \times \text{LST}^{2.9306}; R^2 = 62.18; n = 111 \text{ and}$$

$$C. decemmaculatus \text{ NE} = 2.98 \times 10^{-3} \times \text{LST}^{2.7875}; R^2 = 58.16; n = 227$$

This model indicates that fecundity is proportional to length. For the embryo lengths the equations were:

$$\text{LTE} = 3.2009 \times \text{LST}^{0.314}; R^2 = 9.45; n = 99 \text{ and,}$$

$$\text{DTF} = 1.2304 \times \text{LST}^{0.2014}; R^2 = 8.21; n = 63$$

The embryos of *C. decemmaculatus* are smaller than those of *J. lineata* ( $p < 0.05$ ). The first sexual maturity was estimated in 14 and 32 mm, respectively. The Lst range of *C. decemmaculatus* (14 to 35 mm) and *J. lineata* (32 to 68 mm) shows negligible overlap. Obtained results were compared with available data of the group. These fishes are of the same ecological type; our data show that both species are using the same reproductive strategy, but the observed difference in the embryonic length suggests trophic segregation in the early stages, and the difference in the female length would allow spatial segregation.

**Palabras clave:** fecundidad, talla de embriones, número de embriones, tipos ecológicos, agua dulce.

**Keywords:** fecundity, embryonic length, number of embryos, ecological types, freshwater.

## INTRODUCCION

En Argentina están presentes tres de las seis familias en que se agrupan los Cyprinodontiformes. Anablepidae, representada por un sólo género *Jenynsia*; Poeciliidae, representada por los géneros *Cnesterodon*, *Phalloceros*, *Phalloptychus* y *Phyllotorynus*; y la familia Cyprinodontidae con cuatro géneros (López y Col., 1987).

*Jenynsia lineata lineata* (Jenyns, 1842) y *Cnesterodon decemmaculatus* (Jenyns, 1842) son los ciprinodóntidos más conspicuos de las aguas de la pampasia, encontrándoselos en charcas, bañados, ríos y lagunas; son peces de superficie relacionados a la vegetación litoral y poseen un régimen alimentario del tipo micro y meso animalívoro (Ringuelet, 1975; Escalante, 1987). *J. lineata* ha sido mencionada reiteradamente en la literatura científica, no obstante que Ghedatti y Weitzman (1996) consideran a la especie de la pampasia argentina como *J. multidentata* (Jenyns, 1842).

La reproducción de los peces es un tópico de importancia en el estudio de la ictiofauna de aguas continentales argentinas, en la medida que se ha investigado en un reducido número de especies. Entre las numerosas variables y condiciones que regulan la reproducción y los distintos aspectos que involucra la misma, en nuestro país se reportaron aspectos del desarrollo embriológico de algunos Cyprinodontiformes (Hylton Scott, 1918, 1927, 1928, 1962; Muzlera, 1934; Rojas y De Robertis, 1934; Siccardi, 1940a, 1940b y 1954; Molero y Pisano, 1987).

En este grupo se encuentran varias modalidades reproductivas, ovíparas, ovovivíparas y vivíparas (Siccardi, 1940; Winemiller, 1993; Bone y Col., 1996). *J. lineata* es una especie vivípara dado que completa su desarrollo en el oviducto el cual nutre al embrión. *C. decemmaculatus* es ovovivípara dado que el huevo tiene un desarrollo intraovárico a expensas de su propio vitelo (Siccardi, 1940b y 1954; Bone y Col., 1996).

Respecto a *C. decemmaculatus* no hay información disponible sobre el número de embriones, mientras que para *J. lineata* se conocen datos de ambientes argentinos (Hylton Scott, 1928; Muzlera, 1934; Menni y Col., 1988) y brasileños (Fontoura y Col., 1994).

Los objetivos de este trabajo son: establecer si existe correlación entre el número de embriones o tamaño de los mismos y el tamaño corporal de las hembras, establecer la relación entre NE, LTE o DTF y LST, e inferir a que talla se produce la maduración sexual de estas especies. Estos datos podrán ser utilizados para estimar la tasa de natalidad y contribuir a la dinámica poblacional de estos ciprinodontiformes.

## MATERIAL Y METODOS

Los ejemplares analizados de *J. lineata* proceden de la laguna La Salada de Monasterio (Partido de Chascomús), y fueron capturados durante enero de 1999. En tanto los individuos de *C. decemmaculatus* fueron recolectados en charcas permanentes de la ciudad de General Villegas (Partido de General Villegas), entre septiembre y octubre de 1998, y en la Laguna La Salada de Monasterio en enero de 1999. Las capturas fueron realizadas con red de arrastre costero.

Se analizaron sólo hembras embrionadas de ambas especies. En *J. lineata* se estudiaron un total de 111 ejemplares, comprendidos entre los 32 y 68 mm de longitud estándar. En *C. decemmaculatus* se emplearon 227 individuos, comprendidos entre 14 y 35 mm de longitud estándar.

Para cada ejemplar de *J. lineata* se registró: la longitud estándar (LST), el número total de embriones (NE) y el largo total promedio de los embriones a término (LTE) contenidos en cada adulto, en base a una submuestra aleatoria de 10 embriones por ejemplar. De los 111 ejemplares examinados sólo 99 contenían embriones a término. En el caso de *C. decemmaculatus* se registró la LST y el NE. En 63 ejemplares en los cuales se encontró embriones a término se tomó el diámetro de la teca folicular (DTF), en base a una submuestra aleatoria de 10 folículos por ejemplar. Las mediciones se realizaron con un calibrador graduado al 0.1 mm.

En *J. lineata* los embriones a término de nacimiento son aquellos que se encuentran pigmentados, mientras que en *C. decemmaculatus* las tecas foliculares conteniendo embriones con ojos bien desarrollados y cuerpo pigmentado, correspondientes a los estadios 10 y 11 según Haynes (1995), son los que se hallan a término.

Para el análisis estadístico se utilizó: test t de Student para diferencias de medias, análisis de correlación, análisis de regresión y test de F para la diferencia entre dos coeficientes de regresión (Sokal y Rohlf, 1979; Montgomery, 1993).

En los análisis de regresión entre pares de variables se ajustó un modelo multiplicativo:

$$y = m \cdot x^b,$$

siendo  $m$  la ordenada al origen, mientras que  $b$  es la pendiente de la curva. Como variable independiente se utilizó LST, y como variable dependiente se empleó alternativamente: NE, LTE y DTF. El ajuste de esta ecuación se realizó bajo su forma lineal utilizando el método de cuadrados mínimos.

## RESULTADOS

En ambas especies las hembras son de mayor tamaño que los machos; en *J. lineata* la hembra embrionada de mayor talla encontrada por nosotros tenía 68 mm y en *C. decemmaculatus* 35 mm, sin embargo Ringuelet et al. (1967) mencionan 94 mm y 38 mm como talla máxima, respectivamente.

La talla promedio para *J. lineata* fue de 48.96 mm (DE = 6.586; n = 111) mientras que para *C. decemmaculatus* fue de 22.81 mm (DE = 4.311; n = 227), las diferencias entre los valores medios fueron altamente significativas (t = 43.70; p << 0.001). El ejemplar más pequeño de *J. lineata* fue de 32 mm con 16 embriones, mientras que en *C. decemmaculatus* fue de 14 mm, con 3 embriones.

El número total de embriones promedio en ambas especies presenta diferencias significativas (t = 12.05; p << 0.001); los ejemplares de *J. lineata* examinados tenían 43 embriones (DE = 21.282) mientras que en *C. decemmaculatus* el promedio fue de 21 (DE = 12.490).

El número de embriones aumenta con el tamaño de las hembras en ambas especies, el análisis de correlación fue positivo y significativo (p < 0.01) con valores de r de 0.7886 y 0.7626 respectivamente (Fig. 1).

Para ambas especies se encontró una regresión multiplicativa significativa (p < 0.01) entre la longitud estándar y el número de embriones:

*J. lineata* NE =  $4.40 \times 10^{-4} \times \text{LST}^{2.9306}$ ; R<sup>2</sup> = 62.18; n = 111 y *C. decemmaculatus* NE =  $2.98 \times 10^{-3} \times \text{LST}^{2.7875}$ ; R<sup>2</sup> = 58.16; n = 227.

No existen diferencias significativas (p < 0.01; F = 0.5438) entre los valores de los exponentes de la longitud estándar de ambas ecuaciones.

Las longitudes totales de los embriones pigmentados (n=99) de *J. lineata* estuvieron comprendidas entre los 7.6 y 14.9 mm (longitud promedio = 10.98 mm, DE=1.388). El diámetro de las tecas foliculares, de *C. decemmaculatus* (n=63) varió entre 1.70 y 3.06 mm de longitud total (longitud promedio = 2.35 mm, DE=0.3261).

Cuando se analiza el tamaño promedio de los embriones a término en relación a la longitud estándar de las respectivas hembras se encuentra una correlación positiva y significativa (p < 0.05) en *J. lineata* (r = 0.3074; n = 99) y en *C. decemmaculatus* (r = 0.2866; n = 63). El análisis de regresión también fue significativo en ambos casos (p < 0.05) entre la longitud estándar y la LTE en *J. lineata* y DTF en *C. decemmaculatus*, (Fig. 2 y Fig. 3) respondiendo a las siguientes ecuaciones:

$$\text{LTE} = 3.2009 \times \text{LST}^{0.314}; \text{R}^2 = 9.45; n = 99$$

$$\text{DTF} = 1.2304 \times \text{LST}^{0.2014}; \text{R}^2 = 8.21; n = 63$$

## DISCUSION Y CONCLUSIONES

Los datos existentes sobre *J. lineata* son escasos, Hylton Scott (1928) encontró un total de 102 embriones en una hembra de 90 mm, Muzlera (1934) informa una parición de 11 y otra de 23 crías y Menni y Col., (1988) hallaron un promedio de 26.5 y 27 crías por hembra (longitud estándar media= 52.4 mm y 42.5 mm, respectivamente). El número máximo de embriones reportados para esta especie fue de 209 (Betito fide Fontoura, 1994), en un ambiente mixohalino de la Lagoa Dos Patos (Río Grande do Sul), sin indicar la talla de la hembra, que según la ecuación aquí calculada sería de 90.7 mm de longitud estándar.

En el caso de *C. decemmaculatus* no hemos encontrado referencias en la cantidad de embriones en relación a las tallas de las hembras. Winemiller (1993) cita para *Alfaro cultratus* entre 3 y 130

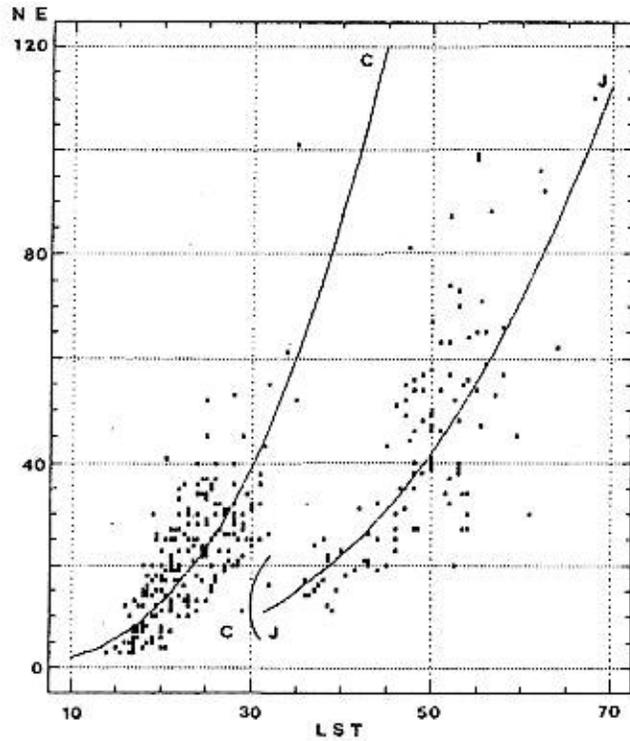


Figura 1. Diagrama de dispersión y curvas de regresión entre número total de embriones (NE) y longitud estándar (LST en mm) de las hembras de *Cnesterodon decemmaculatus* (C) y *Jenynsia lineata* (J).

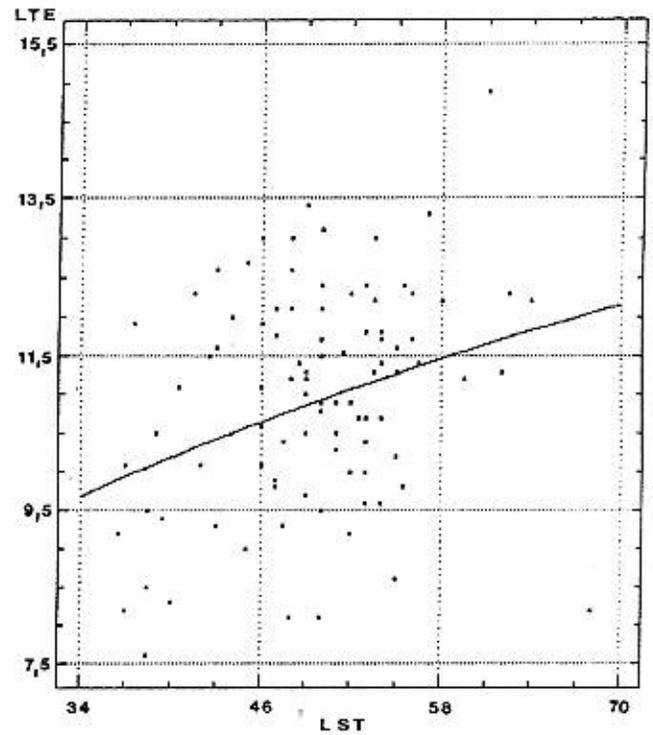


Figura 2. Diagrama de dispersión y curva de regresión entre tamaño de embriones a término (LTE mm) y longitud estándar (LST en mm) de las hembras de *Jenynsia lineata*.

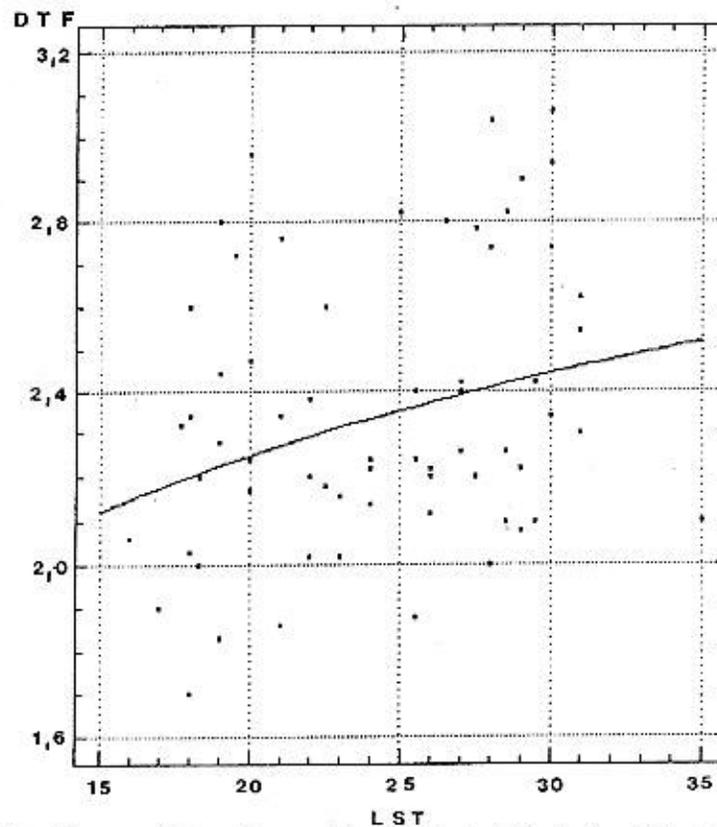


Figura 3. Diagrama de dispersión y curva de regresión entre diámetro de la teca folicular de embriones a término (DTF mm) y longitud estándar (LST en mm) de las hembras de *Cnesterodon decemmaculatus*.

embriones, 13 a 103 para *Phallichthys amates* y de 7 a 210 para *Poecilia gilli*. Trexler (1985) da cifras promedio de embriones de *Poecilia vivipara* que varían entre 14.9 y 23.7.

Aunque los tamaños corporales máximos de las dos especies aquí estudiadas son marcadamente diferentes, las cantidades máximas de embriones encontrados fueron similares en ambas, 110 para *J. lineata* (número promedio de embriones: 43) y 101 para *C. decemmaculatus* (número promedio de embriones: 21). Los datos máximos, mínimos y promedios de embriones para estas especies coinciden, en general, con lo aportado por la bibliografía para el grupo.

Los bajos valores de  $R^2$  encontrados para *J. lineata* y *C. decemmaculatus*, supuestamente se deba a que hay una cantidad significativa de hembras que han parido parcialmente, esto hace que no haya una estricta coincidencia entre el tamaño máximo y el número máximo de embriones. Este hecho puede apreciarse en el respectivo diagrama de dispersión (Fig. 1).

El número de embriones es proporcional a las tallas de las hembras en ambas especies. El hecho de que no existan diferencias significativas entre los exponentes (2.9306 y 2.7875) de las respectivas longitudes estándar indicaría que dichas especies poseen una misma estrategia reproductiva en cuanto a la fecundidad, que podría ser una característica del grupo. Sin embargo para *Poeciliopsis gracilis* el número de embriones no está influenciado por el tamaño de la hembra lo cual es consistente con la aparente tendencia de los poecílidos a la superfecundación (Contreras-MacBeath y Ramírez Espinoza, 1996). De manera opuesta, en coincidencia con nuestros resultados, Widodo (1986) calculó para *Lebistes reticulatus* una ecuación creciente curvilínea que relaciona el número de embriones con la talla de la hembra.

Hylton Scott (1928) determinó que los embriones a término de *J. lineata* presentaban una talla comprendida entre los 12 y 17 mm con un promedio de 14.42 mm, los cuales son algo mayores que los obtenidos en este trabajo. Winemiller (1989, 1993) para los tres poecílidos anteriormente mencionados determinó los siguientes diámetros máximos de las

tecas foliculares: *Alfaro* 3.75 mm, *Phallichthys* 2.10 mm y *Poecilia* 3.00 mm, y para *Poecilia reticulata* un diámetro promedio de 1.90 mm. Dichos valores coinciden con el intervalo obtenido para *C. decemmaculatus*.

Fontoura y Col., (1994) estimaron que la talla de la primera maduración para *J. lineata* en la Lagoa Fortaleza (Río Grande do Sul) está comprendida entre los 35 y 40 mm de longitud, con valores máximos de 60 embriones.

Las tallas mínimas de hembras preñadas examinadas de *J. lineata* (32 mm) y *C. decemmaculatus* (14 mm) podrían ser consideradas como estimadores de la primera madurez sexual en ambientes pampásicos. Luego de su madurez sexual y debido a su diferencia de tallas, *J. lineata* y *C. decemmaculatus* podrían ocupar espacios físicos distintos dentro de un mismo hábitat. El tamaño máximo de las hembras embrionadas de *C. decemmaculatus* (35 mm) es muy semejante al tamaño mínimo de las hembras embrionadas de *J. lineata* (32 mm) (Fig. 1).

En el caso de *C. decemmaculatus*, de manera aproximada y utilizando la fórmula de la longitud de la circunferencia, se puede asumir que la teca folicular de mayor tamaño por nosotros encontrada (3.06 mm de diámetro) contiene un embrión de 9.6 mm de longitud total. Un embrión de ese tamaño es algo mayor que el embrión de *J. lineata* más pequeña por nosotros encontrado (7.6 mm). Esta diferencia de tamaño posibilitaría que cada especie se alimente de organismos de distintos tamaño o taxa, al menos en los primeros tiempos de vida, en consecuencia las formas juveniles presentarían una segregación de los nichos tróficos evitando la competencia por el recurso alimentario (Gorman, 1987).

En el marco de la teoría de tipos ecológicos (Ringuelet y Col., 1967; Ringuelet, 1975) los ciprinodóntidos constituyen un tipo biológico bien definido en base al ambiente que frecuentan y a sus particulares modalidades reproductivas. Estos peces ocupan un hábitat definido como "frecuentadores de aguas vegetadas, micro y meso-animalívoros".

Dado que en general las lagunas pampásicas son ambientes relativamente inestables (Ringuelet, 1972) y dentro de un marco de estrategias de vida,

nuestras observaciones y datos sugieren que ambas especies siguen una misma estrategia reproductiva de tipo oportunista, también denominada r1 (Winemiller, 1989; Winemiller y Taphorn, 1989). Además el viviparismo es una forma de cuidado parental con un bajo número de crías, Wootton (1998) señala que la evidencia sugiere que los cuidados parentales han tendido a desarrollarse en peces que ocupan ambientes que son espacial y temporalmente impredecibles para huevos y juveniles.

## AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a Patricia S. Trenti por haber facilitado material de estudio y la lectura del primer manuscrito, a V. Cussac (CRUB) y J.J. López Gappa (MACN) por la lectura crítica del primer manuscrito, a Carlos A. Villar por la asistencia técnica y valiosos comentarios y a Susana Sanpietro por la facilidades prestadas en los muestreos. El presente trabajo fue parcialmente financiado por el CONICET (PIP N° 4738).

---

## LITERATURA CITADA

---

- BONE, Q., N.B. MARSHALL Y J.H.S. BLAXTER  
1995. *Biology of fishes*. Chapman & Hall, Second edition, 332 pp.
- CONTRERAS-MACBEATH, T. Y H. RAMIREZ ESPINOZA  
1996. Some aspects of the reproductive strategy of *Poeciliopsis gracilis* (Osteichthyes:Poeciliidae) in the Cuautla river, Morcros, Mexico. *J. Freshwat. Ecol.*, 11(3):327-338.
- ESCALANTE, A.  
1987. Alimentación de *Bryconamericus iheringi* y *Jenynsia lineata lineata* (Osteichthyes) en Sierra de la Ventana (Argentina). *An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso*, 18: 101-108.
- FONTOURA, N., A. BRAUN, D. LEWIS Y G. BRITO SOUTO  
1994. Dinámica populacional da ictiofauna da lagoa Fortaleza, Cidreira, Rio Grande do Sul. II. *Jenynsia lineata* (Jenyns, 1842) (Teleostei, Anablepidae). *Biociências*, 2(1):79-93.
- GHEDETTI, M.J. Y S.H. WEITZMAN  
1996. A new species of *Jenynsia* (Ciprinodontiformes: Anablepidae) from Brazil with comments on the composition and taxonomy of the genus. *Univ. Kansas Nat. Hist. Mus., Occ. Pap.* No. 179:1-25.
- GORMAN, O.T.  
1987. Habitat segregation in an assemblage of minnows in a Ozark Stream. En: *Community and Evolutionary Ecology of North American Stream Fishes*. Matthews, W.J. and C. Heins (edit.) University of Oklahoma Press.
- HAYNES, J.L.  
1995. Standardized classification of poeciliid development for life-history studies. *Copeia*, 1995(1):147-154.
- HYLTON SCOTT, M.I.  
1918. Desarrollo intraovárico de *Jenynsia lineata*. *An. Soc. Cient. Arg.* 86:349-354.
- HYLTON SCOTT, M.I.  
1927. Sobre gemelos uniovulares de *Fitzroyia lineata*. *Physis*, 8(31):568-572.
- 1928. Sobre el desarrollo intraovario de *Fitzroyia lineata* (Jen) Berg. *Anales del Mus. Hist. Nat. de Bs. As.*, 34:361-424.
- 1962. Primeras etapas del Sistema circulatorio en *Fitzroyia*. *Rev. Mus. Arg. Cienc. Nat., Cienc. Zool.*, 8(18):231-242.
- LOPEZ, H.L., R.C. MENNI Y A.M. MIQUELARENA  
1987. Lista de los peces de agua dulce de la Argentina. *Biología Acuática* No. 12:1-49.
- MENNI, R.C., H.L. LOPEZ Y R.H. ARAMBURU  
1988. Ictiofauna de Sierra de la Ventana y Chasicó (Provincia de Buenos Aires, Argentina), zoogeografía y parámetros ambientales. *An. Mus. Hist. Nat. Valparaíso*, 19:75-84.
- MOLERO, A.M. Y A. PISANO  
1987. Embryonic development stages of *Cnesterodon decemmaculatus* (Pisces: Poeciliidae). *Rev. Bras. Biol.*, 17(1/2):115-125.
- MONTGOMERY, D.  
1993. *Diseño y Análisis de Experimentos*. Ed. Iberoamericana, México, 589 pp.
- MUZLERA, J.M.  
1934. Observaciones sobre la biología de *Jenynsia lineata*. *Actas y Trab. V Congr. Nac. Med. Rosario* 3:130-142.
- RINGUELET, R.A.  
1972. Ecología y biocenología del hábitat lagunar o lago del tercer orden de la región neotropical templada (Pampasia Sudoriental de la Argentina). *Physis*, 31(82):55-76.

## RINGUELET, R. A.

1975. Zoogeografía y ecología de los peces de aguas continentales de la Argentina y consideraciones sobre las áreas ictiológicas de América del Sur. *Ecosur*, 2:1-151.

## RINGUELET, R. A., A. A. DE ARAMBURU Y R. H. ARAMBURU

1967. Los peces argentinos de agua dulce. Com. Inv. Cicnc, Prov. Bs. As., 602 pp.

## ROJAS, P. Y E. DE ROBERTIS

1934. Sobre la morfología y organización de los órganos genitales femeninos de algunos Pocciliidae (Peces). *Actas y Trab. V Congr. Nac. Med. Rosario*, 3:142-163.

## SICCARDI, E.M.

1940 a. La viviparidad de *Jenynsia lineata* (Jenyns) Berg. *Mus. Arg. Cienc. Nat. Public. Extra No. 121*, 8 pp.

1940b. La ovoviviparidad y viviparidad de los Cyprinodontes argentinos. *La Prensa Médica Argentina*, 27(38-39):1-36.

1954. La reproducción de los Ciprinodontiformes argentinas. *Ichthys*, 1(4):137-144

## SOKAL, R.R. Y J.J. ROHLF

1979. *Biometría*. II. Blume Ediciones, Madrid, 832 pp.

## TREXLER, J.C.

1985. Variation in the degree of viviparity in the sailfin molly, *Poecilia latipinna*. *Copeia*, 1985(4):999-1004.

## WIDODO, J.

1986. Reproduction of the guppy (*Lebistes reticulatus*) with special reference to the relationship of its body length and fecundity. *J. Peneletian Perikanan Laut, J. Mar. Res.*, 36:67-71.

## WINEMILLER, K.O.

1989. Patterns of variation in life history among South American fishes in seasonal environments. *Oecologia*, 81:225-241.

1993. Seasonality of reproduction by livebearing fishes in tropical rainforest streams. *Oecologia*, 95:266-276.

## WINEMILLER, K.O. Y D. C. TAPIORN

1989. La evolución de las estrategias de vida en los peces de los llanos occidentales de Venezuela. *Biollania*, 6:77-122.

## WOTTON, R.J.

1998. *Ecology of teleost fishes*. Second edition. Kluwer Academic Publishers, Dordrechth, 386 pp.