

VI.5 b *Especies introducidas*

2. *Basilichthys bonariensis* (pejerrey)

GERARD LOUBENS, FRANCISCO OSORIO*

Basilichthys bonariensis (VALENCIENNES, 1835), localmente llamado "pejerrey", es un Atherinidae originario de los medios estuarios y fluviales argentinos, uruguayos y del sur brasileño desde Bahía Blanca en el sur hasta el río da Prata al norte (BUEN, 1959 ; LAHILLE, 1929 y FOWLER, 1954). Penetra al interior de las tierras sobre varias centenas de kilómetros ya que forma parte de las principales especies comerciales de la región de Rosario, Paraná (WELCOMME, 1979 citando VIDAL, 1969). Debido a su valor comercial y a sus buenas facultades de adaptación, fue introducido en numerosos lagos naturales o artificiales de Argentina, de Chile y del Brasil (HUET, 1978), así como en Israel y en el Japón (BARDACH *et al.*, 1972). Respecto a Bolivia, ejemplares habrían sido liberados en 1946 en el lago Poopó por un club de pesca (BUSTAMANTE y TREVIÑO, 1977), pero de acuerdo a EVERETT (1971), la introducción habría tenido lugar un poco más tarde en el lago de Oruro. Cualquiera sea el caso, el pejerrey remontó el río Desaguadero para penetrar en el lago Titicaca en 1955 ó 1956. Invadió enteramente el lago y sus afluentes, donde actualmente es abundante en todos los medios que le convienen. Es muy probablemente la principal especie desde el punto de vista económico en la región del lago, *Orestias agassii* teniendo un valor comercial menor y *Salmo gairdneri* (trucha arco iris) siendo ahora menos abundante después de un período fasto en los años sesenta.

Según BUSTAMANTE y TREVIÑO (*op. cit.*), el pejerrey alcanza 56 cm de longitud a la horca y 2.5 kg. HUET (1978) indica 50 cm y 3 kg. Los records en nuestras pescas son de 50 cm de longitud estandard y solamente 1.65 kg. Los ejemplares de más de un kilo son bastante raros.

Observaciones taxonómicas

La especie *bonariensis* fue descrita por primera vez en 1835 por VALENCIENNES, in CUVIER y VALENCIENNES, Historia natural de los Peces, 10, p. 469, bajo el género *Atherina* Linné 1758. Actualmente, está generalmente situada en el género *Basilichthys*, Girard 1854, pero sigue empleándose *Odontesthes* Evermann y Kendall 1906, por ejemplo por NION (1977), HUET (1978) y PINTO PAIVA y SCHEFFER (1983). BERTIN y ARAMBOURG (1958), y RINGUELET y ARAMBURU (1961) utilizaron el género *Austromenidia* Hubbs 1918. Incluso se encuentra *Odontesthes basilichthys* (BARDACH *et al.*, 1972 ; PILLAY y DILL, 1979)! La última revisión de los Atherinidae parece ser la de SCHULTZ (1948), que coloca la especie en el género *Odontesthes*. Sin embargo, observamos varios caracteres en los pejerreyes del lago Titicaca que no corresponden a este género, ni a los géneros *Austromenidia* y *Basilichthys*, según la clave que da este autor. FOWLER (1954) considera sinónimos los tres géneros, pero no suministra las razones de esta operación. El problema del género al que pertenece el pejerrey del lago Titicaca permanece pues sin resolver. Esperando su resolución conservaremos el nombre más empleado, *Basilichthys bonariensis* (VALENCIENNES, 1835).

* Este capítulo se redactó a partir del estudio de LOUBENS (G.) y OSORIO (F.), *Rev. Hydrobiol. trop.* 21 (2) : 153-177 (1988).

A nivel subespecífico CABRERA (1962) cree poder distinguir una población estuarina en el río de La Plata y una población fluvial en el Paraná, pero su argumento – una diferencia en las curvas longitud–peso basadas en un pequeño número de ejemplares – nos parece bien frágil. Más recientemente FREYRE *et al.* (1983) designan a los pejerreyes del lago de embalse del río Tercero cerca de Córdoba (Argentina) con el nombre de *Basilichthys bonariensis bonariensis*. Finalmente LINARES (1979) (*non vidi*) nombra a los pejerreyes peruanos *B. bonariensis* var. *titicacaensis*. Hay pues diferentes indicios de la posible existencia de varias formas.

En cuanto a los pejerreyes introducidos en el Altiplano boliviano, se presentan dos preguntas al respecto : el origen del stock de donde provienen, el cual desafortunadamente es muy difícil de encontrar la traza exacta ; las particularidades que han podido adquirir en una treintena de años de aislamiento con relación a este stock de origen. La respuesta a estas preguntas pasa por la comparación minuciosa de las diferentes poblaciones estuarinas y continentales, de origen natural o artificial, que forma la especie alrededor del trópico de Capricornio.

Determinación de la edad y crecimiento

La escalimetría, el estudio de las distribuciones de longitud de los peces capturados o el marcado siendo métodos que se revelaron muy difíciles de aplicar en el lago Titicaca (LOUBENS y OSORIO, 1988), el crecimiento de *B. bonariensis* es sólo conocido por los trabajos efectuados en Chile y en Argentina. BURBIDGE *et al.* (1974) estudiaron los pejerreyes de la región de Valparaíso (33° S) utilizando el método de Petersen y la escalimetría. En el primer método, las pescas efectuadas no permiten pensar que hayan obtenido una buena representación de la población. En lo referente a la escalimetría, ninguna indicación es dada sobre la naturaleza de las marcas y la cronología de su aparición. No obstante, no es imposible que se puedan utilizar ya que el invierno es bastante neto en esta latitud. Los crecimientos anuales indicados (longitud total) son de 107 mm para el primer año, 111 para el segundo, 126 para el tercero, 84 para el cuarto y 45 para el quinto. Excepto para el primero, se basan en un pequeño número de observaciones.

Para Argentina, WURTSBAUGH *et al.* (en impresión) presentan los resultados de trabajos que no hemos podido consultar : *B. bonariensis* alcanzaría 20 cm en 1 año (RINGUELET y ARAMBURU, 1961) ; 28 cm en 1 año y 39 cm en 3 años (BOSCHI y FÜSTER, 1959). El lago de Lobos, cerca de Buenos Aires, y el lago de embalse del río Tercero, cerca de Córdoba, fueron muestreados con ayuda de jábegas de playa de poca altura y de algunas redes agalleras (FREYRE, 1976 ; FREYRE *et al.*, 1983). Las distribuciones observadas reflejan esencialmente la selectividad de los artefactos de pesca. Para el lago del río Tercero, la longitud estandar sería de 18.5 cm a 1 año, 22.3 cm a 2 años, 25 a 3 años, 27 a 4 años, etc... FREYRE *et al.* no observaron marcas anuales en las escamas – aunque la latitud de este lago sea muy próxima de la de Valparaíso – y presentan las marcas observadas en los ejemplares grandes como debidas a la reproducción.

Sexualidad y reproducción

Sex-ratio

No hemos observado dimorfismo sexual externo. El sexo y el estado sexual fueron reconocidos por observación de las gónadas, reconocimiento que es posible a partir de los 15 cm aproximadamente.

En los jóvenes hay netamente más machos que hembras, luego hay paridad entre los 18 y 24 cm. Seguidamente el porcentaje de machos continúa disminuyendo hasta un mínimo de 10 %, después del cual parece haber un leve aumento que sin embargo no es estadísticamente significativo debido al poco número de observaciones. Para el conjunto de los pejerreyes de más de 30 cm, hay 1 macho para 4 hembras ; para los ejemplares de más de 37 cm, sólo 1 macho para 7 hembras.

La disminución progresiva con el tamaño del porcentaje de machos se explica probablemente por un crecimiento menos rápido, aunque esto no puede ser probado, al desconocerse la edad.

WURTSBAUGH *et al.* (*op. cit.*) observaron una evolución semejante del sex-ratio con el tamaño en sus muestras de la parte septentrional del lago.

Escala de madurez y de maduración

La evolución de los ovarios en el curso de la vida de un pejerrey hembra puede describirse por el paso de 6 estados que van del individuo juvenil (estado 1) con un índice gonosomático I.G.S. bajo (0.1 %) a adultos que han desovado, para los cuales el I.G.S. varía entre 1.5 y 4 % (estado 6).

Cada estado se caracteriza por una morfología particular de los ovarios. Se distinguen tres estados solamente en la evolución de los testículos (LOUBENS y OSORIO, 1988).

Tamaños de madurez sexual

El tamaño de madurez sexual es aquél para el cual hay 50 % de inmaduros y 50 % de adultos. La capacidad de reproducirse que caracteriza a los adultos se considera como lograda cuando la gónada está en neta maduración.

Para las hembras, se constata que todos los individuos de más de 35 cm muestran signos claros de gametogénesis más o menos activa en cualquier estación (% H.A., cuadro 1). Para los machos, hay, aun en los machos grandes, cierta proporción de individuos con gónadas reducidas (M1) respecto a los cuales no se sabe si se trata de adultos o de juveniles. Se hace la hipótesis según la cual todos los machos de por lo menos 335 mm son adultos, lo que permite calcular la proporción de machos adultos en descanso sexual (M.A1) con relación a los machos en maduración (M+), sea 0,50. Se aplica esta proporción a las clases inferiores a 335 mm. Finalmente, las curvas de porcentajes de adultos según el tamaño dan los siguientes tamaños de madurez sexual (T.M.S.) : 280 mm para las hembras, 180 mm para los machos. Los tamaños mínimos de maduraciones son de 201 mm para las hembras y 140 mm para los machos. La hembra inmadura más grande teniendo 344 mm, obtenemos así el intervalo de madurez para las hembras : 201-344 mm.

L	Hembras		Machos					
	H	% H.A.	M	M1	M+	M.A1	M.A	% M.A.
135	68	0.0	54	50	4	2	6	11.1
160	134	0.0	174	135	39	19	58	33.3
185	165	0.0	176	98	78	39	117	66.5
210	138	2.2	151	64	87	43	130	86.1
235	112	6.3	109	43	66	33	99	90.8
260	82	22.0	70	26	44	22	66	94.3
285	69	59.4	41	15	26	13	39	95.1
310	62	77.4	26	10	16	8	24	92.3
335	47	87.3	21	7	14	7	21	100.0
360	58	98.3	18	5	13	5	18	100.0
385	68	100.0	8	3	5	3	8	100.0
410	55	100.0	9	2	7	2	9	100.0
> 410	26	100.0	6	3	3	3	6	100.0
T.M.S. : 280 mm Tamaño mínimo de maduración : 201 mm			T.M.S. : 180 mm Tamaño mínimo de maduración : 140 mm					

Cuadro 1. - Tamaños de madurez sexual, H, hembra ; M, macho ; A, adulto ; + , gametogénesis ; 1, inmaduro o adulto en reposo sexual. T.M.S., tamaño de madurez sexual.

Por otro método basado en la variación del I.G.S. con la longitud, se obtiene para las hembras una evaluación del T.M.S. de 285 mm, muy próxima de la primera.

Para los pejerreyes del norte del lago Titicaca, WURTSBAUGH *et al.* dan los siguientes tamaños mínimos de maduración avanzada, según un pequeño número de observaciones : 25 cm para las hembras y 17 cm para los machos. PINTO PAIVA y SCHEFFER (1982) estudiaron los *B. bonariensis* del río Jacui (Estado del Río Grande do Sul, Brasil, 30° S) por fecundación artificial y obtienen logros a partir de 25 cm de longitud total, o sea 21 cm de longitud estandar. Hay bastante acierto con nuestras observaciones. Finalmente BURBIDGE *et al.* (*op. cit.*) obtienen en su muestreo un grupo bien individualizado de peces cuyas longitudes están comprendidas entre 19 y 30 cm y que serían todos adultos.

Ciclo de maduración, período de reproducción

Los cuadros 2 y 3, ilustrados en la figura 1, dan por período de 2 meses los porcentajes de hembras y de machos en los diferentes estados de evolución y los I.G.S. medios correspondientes. Además, hemos calculado un índice, llamado índice de reproducción I.R. (última columna del cuadro 3), destinado a representar con un solo número todas las observaciones hechas en los I.G.S. de los machos y de las hembras. Es obtenido acordando la misma importancia a los machos como a las hembras. Como, en promedio, el I.G.S. de las hembras es 5.5 veces más elevado que el de los machos, el IR es igual a : IGS hembra + 5.5 IGS macho. Para su interpretación, hay que notar que si en una cierta época todos los adultos volvieran al reposo sexual, el IR sería igual a 1.5 aproximadamente.

Mes	N	% de los estados			I.G.S.	I.R.
		1	2	3		
I + II	157	43	21	36	0.8	10.1
III + IV	47	62	36	2	0.3	5.4
V + VI	136	25	30	35	0.7	6.9
VII + VIII	18	17	22	61	1.1	11.5
IX + X	29	55	14	31	0.9	10.1
XI + XII	57	40	16	44	1.1	8.7
I a XII	444				0.77	

Cuadro 3. - Porcentajes de machos en los diferentes estados de maduración, I.G.S. medio e índice de reproducción I.R. en función de las estaciones (individuos de por lo menos 200 mm).

Mes	N	% de los estados				I.G.S.
		1 + 2	3 + 4	5	6	
I + II	96	12	30	20	38	5.7
III + IV	45	4	33	7	56	3.7
V + VI	125	3	41	13	43	3.0
VII + VIII	31		48	19	32	5.4
IX + X	10		60	30	10	5.1
XI + XII	6	33	33	33		2.6
I a XII	313					4.23

Cuadro 2. - Porcentajes de hembras en los diferentes estados de maduración e IGS medio en función de las estaciones (individuos de por lo menos 300 mm).

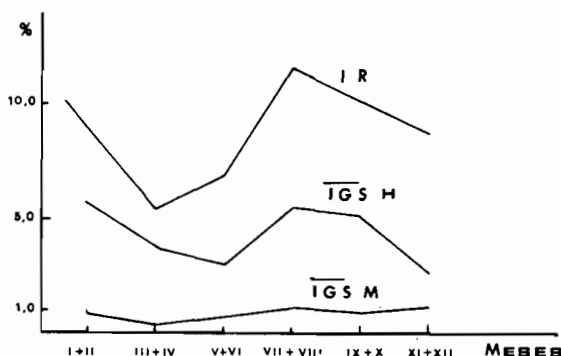


Fig. 1. - Variaciones bimestrales del IGS y del índice de reproducción I.R.

La época de reproducción cubre el año entero, los I.G.S. medios y el índice de reproducción son elevados en todas las épocas. Se puede solamente notar cierta reducción de marzo a junio. Como para *Orestias agassii*, los diferentes ciclos de maduración individual no están sincronizados entre ellos a causa de la notable constancia de las principales características físico-químicas y biológicas del medio.

Es interesante comparar estos resultados con los de *Basilichthys bonariensis* que viven en su medio de origen constituido por los medios estuarios y fluviales de llano entre 30° S y 40° S. Estos medios presentan fluctuaciones mucho más marcadas de la temperatura, la salinidad, las variaciones de niveles del agua. Las informaciones que hemos podido encontrar en la literatura son desafortunadamente sucintas y discordantes. BUEN (1953) indica que la especie desova en primavera, es decir de octubre a diciembre. Según BOSCHI y FUSTER (1959), en Argentina se encuentra individuos maduros todo el año pero sobre todo de septiembre a noviembre. IWASZKIW y FREYRE (1980) estiman que hay dos períodos de reproducción, el principal del mes de agosto al mes de noviembre, el secundario durante el otoño austral. Para PINTO PAIVA y SCHEFFER (1982), el desove tiene lugar de mayo a julio en el sur del Brasil. Estas indicaciones necesitan ser confirmadas y completadas por estudios más minuciosos que permitan hacer comparaciones sobre bases suficientemente sólidas, y en particular para ver cómo se ha modificado la cronología de la maduración después de una treintena de años pasados en medio estable.

El problema del desove

El desove de los pejerreyes en el lago Titicaca no se realiza sin dificultades. En efecto, en todas las épocas encontramos una notable proporción de hembras maduras que parecían no poder desovar o no haber acabado de desovar. Sus ovarios contenían grandes cantidades de huevos maduros con comienzos de atresia, formando a veces enormes hernias de donde manifiestamente los óvulos no podían salir. Algunos ovarios estaban igualmente rellenos de un líquido acuoso.

Con relación al medio de origen de la especie, la diferencia esencial está en la temperatura del agua. Efectivamente, la leve salinidad del lago Titicaca (1 g/l), su buena oxigenación, su cobertura vegetal abundante son factores favorables. En cambio, la temperatura de la capa superficial (10 m), en la que se encuentran los pejerreyes, está comprendida entre 10°C y 14°C con un máximo de diciembre a febrero (LAZZARO, 1985), mientras que los autores anteriormente citados están de acuerdo en admitir como playa propicia a la reproducción y a la incubación, el intervalo 15–21°C, el óptimo situándose en 17–18°C. Las temperaturas bastante frías del lago Titicaca constituyen probablemente un freno notable a la reproducción de esta especie subtropical, pero la constancia de esta reproducción permite subsanar esta desventaja. Sin embargo, hay que esperarse a fuertes fluctuaciones anuales de reclutamiento, dado que se encuentra en el límite inferior de tolerancia para este importante factor del medio como es la temperatura. Es lo que parece confirmar la observación de BUSTAMANTE y TREVIÑO (*op. cit.*) sobre los pejerreyes del Lago Menor, según observaciones hechas en 1976–1977 : «antes este pez era abundante en el Lago Menor, pero actualmente sólo se lo captura accidentalmente». Después de un período fasto en 1970, el pejerrey se habría rarificado en el Lago Menor para volverse nuevamente abundante durante el período correspondiente a nuestras observaciones (octubre 1979–noviembre 1981).

¿ Hay varios ciclos de maduración por año para cada individuo ? En los ovarios maduros se encuentra, además de los huevos maduros de 1.6 a 1.8 mm, oocitos en maduración pudiendo medir 0.7 a 0.8 mm y correspondiendo al estado 3. Parece posible un segundo ciclo en el curso de un solo año ya que la duración total de la maduración del estado 1 al estado 5 es generalmente del orden de algunos meses en numerosas especies de peces.

El I.G.S. de las hembras maduras puede tomar valores muy variables, entre 2 y 36 %, sin un modo marcado, lo que indica desoves escalonados, o tal vez incluso a veces interrumpidos, debido al problema de temperatura señalado anteriormente.

El número de huevos puestos por hembra y por año es, en este caso, muy difícil de evaluar. WURTSBAUGH *et al.* encontraron un promedio de 3.570 huevos maduros en los ovarios de 6 hembras de 24 a 28 cm pescadas en el norte del lago Titicaca. IWASZKIW y FREYRE (1980) estudiaron los *B. bonariensis* del lago de embalse del río Tercero. Contaron los huevos maduros encontrados en los ovarios de 80 hembras de 20 a 31 cm y dan la relación entre el número de huevos N y la longitud estandar L en mm : $N = 0.0188 L^{\text{exponente } 2.2955}$. Para $L = 260$ mm, $N = 6.572$, o sea mucho más que WURTSBAUGH *et al.*

Estudio de la condición

El estado de gordura, o condición, de los pejerreyes del lago fue estudiado utilizando diferentes coeficientes descritos por LE CREN (1951) y después de haber solucionado algunos problemas metodológicos que se encuentran expuestos detalladamente en LOUBENS y OSORIO (1988). Esto nos condujo a establecer un índice de condición C calculado a partir de los promedios del coeficiente de condición K buscado para 3 clases de tamaño (100–149 ; 150–199 y 200–249 mm). Recordamos que el coeficiente de condición $K = 10^5 PL^{-3}$ donde P es el peso del cuerpo en gramos y L la longitud estandar en mm*.

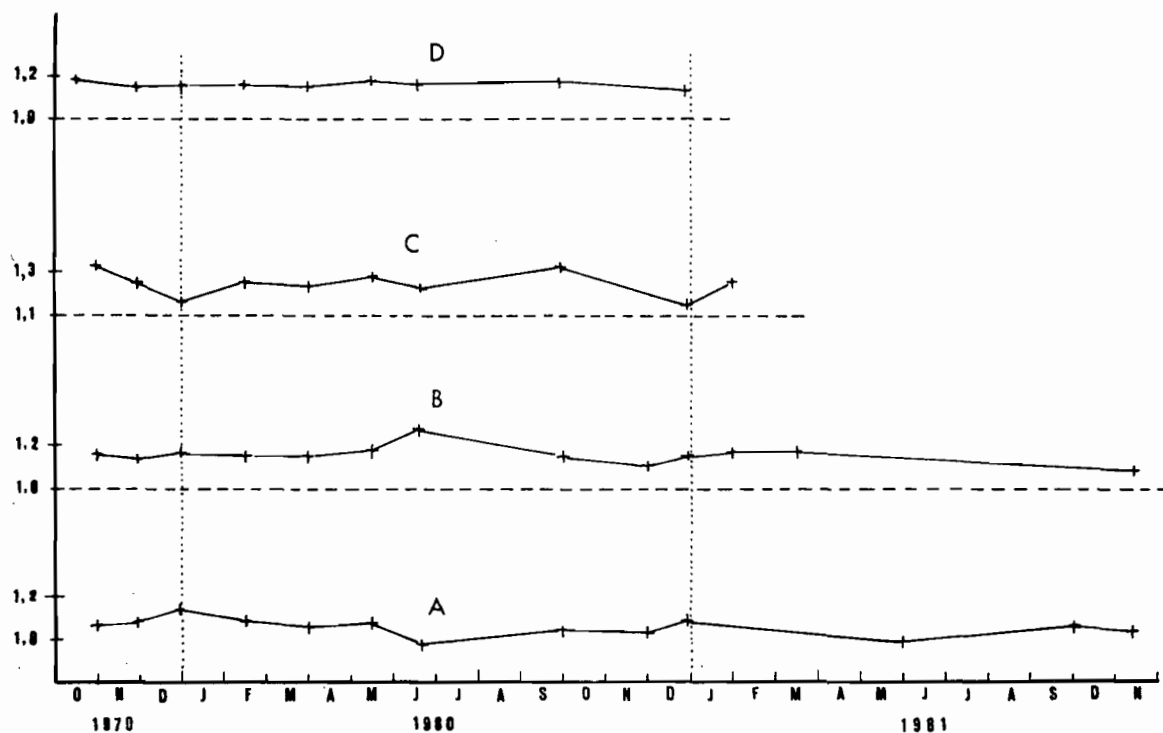


Fig. 2. - Variaciones de la condición de los pejerreyes de 100 a 249 mm. A, variaciones de K para los pejerreyes de 100 a 149 mm ; B, 150 a 199 mm ; C, 200 a 249 mm ; D, variaciones de C para los pejerreyes de 100 a 249 mm.

* Más allá de 250 mm y debido a un muestreo insuficiente, utilizamos el coeficiente de condición relativo $K' = P \times L^{-1}$, P siendo el peso calculado según la relación longitud-peso

Fecha	100 - 149 mm			150 - 199 mm			200 - 249 mm			C
	K	$v \times 10^2$	n	K	$v \times 10^2$	n	K	$v \times 10^2$	n	
30/10/79	1.06	0.59	130	1.15	1.07	72	1.33	2.21	10	1.18
27/11/79	1.08	0.67	169	1.13	0.50	123	1.25	0.87	14	1.15
1/01/80	1.13	0.84	113	1.17	1.04	136	1.17	1.17	21	1.16
17/02/80	1.09	0.65	108	1.15	0.52	126	1.25	2.05	26	1.16
1/04/80	1.07	0.39	11	1.14	0.66	20	1.23	0.57	9	1.15
13/05/80	1.07	0.41	11	1.18	0.63	23	1.28	1.37	40	1.18
19/06/80	0.97	0.20	10	1.27	0.87	11	1.23	0.71	40	1.16
27/09/80	1.04	0.90	300	1.14	1.03	40	1.32	1.35	20	1.17
28/11/80	1.02	0.40	50	1.10	0.63	57				
26/12/80	1.09	0.46	33	1.15	0.74	93	1.15	0.52	13	1.13
1/02/81				1.17	0.72	43	1.25	1.09	70	
12/03/81				1.17	0.35	10				
28/05/81	0.99	0.78	40							
1/10/81	1.05	1.55	14							
12/11/81	1.04	0.71	83	1.04	0.87	10				

Cuadro 4. - Características estacionales del coeficiente de condición K y del índice de condición C en los pejerreyes del Lago Menor. v , varianza de K.

Los resultados más completos son los del Lago Menor. No aparece ningún ciclo de la condición, aun si algunas muestras tienen un promedio significativamente diferente de otras. Estas heterogeneidades pueden ponerse a cuenta de muestras muy pequeñas con respecto a la variabilidad bastante fuerte del parámetro. El índice global de condición C muestra en particular una notable estabilidad de octubre de 1979 a diciembre de 1980. Para los ejemplares grandes, los resultados son incompletos pero no dejan vislumbrar ninguna variación importante (fig. 2 y cuadro 4). Se encuentra pues para *Basilichthys bonariensis* la estabilidad de la condición ya puesta en evidencia para una especie de biología muy diferente, *Orestias agassii* (LOUBENS y SARMIENTO, 1985). Esta estabilidad y el escalonamiento para el año entero del período de reproducción son características biológicas muy raras, reflejos de condiciones de medio particularmente constantes que aparentemente sólo han sido encontradas en los lagos del Este africano (LOUBENS y SARMIENTO, *op. cit.*).

Para el Lago Mayor, los resultados son incompletos. Sin embargo demuestran una tendencia a un mejor peso con relación a los pejerreyes del Lago Menor, a partir de 150 mm. La diferencia es neta para los grandes ejemplares (cuadro 5).

Los pejerreyes pelágicos grandes del Lago Mayor dispondrían de presas muy abundantes constituidas por los bancos de *Orestias ispi*, pequeña especie pelágica viviendo habitualmente en aguas profundas y así raramente presente en la parte meridional del Lago Menor.

Grupos de longitud (mm)	Fecha	K	v x 10 ²	n
100 - 149	10/05/80	0.95	0.58	12
	22/07/81	1.01	1.10	20
150 - 199	28/03/80	1.15	0.73	15
	10/05/80	1.21	1.24	52
	30/10/80	1.20	0.27	10
	26/02/81	1.21	0.82	22
200 - 249	28/03/80	1.28	0.87	40
	10/05/80	1.29	1.12	65
	25/06/80	1.29	0.89	23
	10/12/80	1.34	2.33	24
	26/02/81	1.25	1.39	49
	23/09/81	1.26	0.84	14

Cuadro 5. - Características estacionales del coeficiente de condición K en los pejerreyes del Lago Mayor.

Es interesante comparar los pejerreyes del lago Titicaca con los de Argentina y Chile sobre los cuales ha habido algunos trabajos (cuadro 6). No obstante, no es la condición la que estos autores estudiaron, sino la relación longitud-peso que se puede utilizar en la medida en que es realmente representativa de las poblaciones emparentadas : gran amplitud del intervalo de longitud - sino las rectas de regresión son sesgadas - e igualdad de los pesos acordados a las diferentes clases de longitud, como es el caso de los trabajos que retuvimos. Se trata de rectas de regresión, y para estas comparaciones los ejes mayores reducidos habrían sido preferibles, pero los coeficientes de correlación siendo muy elevados todas estas rectas son muy vecinas.

Parámetro	Burbidge <i>et al.</i> , 1974 Lago Peñuelas, Valparaíso Chile	Freyre, 1976 Lago de Lobos Buenos Aires Argentina	Freyre <i>et al.</i> 1983 Lago de Tercero Córdoba Argentina	Loubens y Osorio Lago Titicaca Bolivia
a x 10 ⁶	2.023	3.766	5.046	2.918
b	3.2525	3.2125	3.1629	3.2669
Longitud (mm)	Peso (g)			
200	110	93	96	96
300	406	342	345	361
400	1028	861	857	924

Cuadro 6. - Relaciones longitudes-pesos de algunas poblaciones de pejerreyes.

En lo que concierne a los pejerreyes de Chile, se dan datos para las longitudes totales LT que están unidas a las longitudes estandarizadas por la relación $LT = 1.177 L + 4$ (BURBIDGE *et al.*, 1974). Las relaciones obtenidas para los peces bolivianos y argentinos son muy parecidas, los pejerreyes bolivianos grandes serían un poco más pesados pero la diferencia no es probablemente significativa, la variabilidad del peso del cuerpo siendo elevada en los individuos grandes. En cambio, los pejerreyes chilenos son netamente más pesados para todas las longitudes. Aquí hay un índice de homogeneidad entre los pejerreyes bolivianos y argentinos, y de heterogeneidad de los pejerreyes chilenos. Sin embargo, estos resultados necesitarían ser estudiados minuciosamente con observaciones suplementarias más numerosas y normalizadas en cuanto a su toma y a su tratamiento.

Traslado de las materias de reserva, desarrollo de las gónadas y condición

Método

En el transcurso de la vida del pez, las materias de reserva pueden acumularse en ciertos órganos para seguidamente ser reutilizadas, entre otras cosas para la formación de productos sexuales. Estas transformaciones y traslados pueden provocar a veces variaciones importantes del peso relativo de estos órganos.

En los peces, las materias de reserva son esencialmente lípidos, el glicógeno representando sólo un porcentaje muy bajo del peso total, 0.3 % como máximo según JACQUOT (1961).

Respecto a los lípidos, es clásico distinguir los peces flacos, del tipo *Gadus*, cuyas reservas adiposas se concentran sobre todo en el hígado – la RHS (relación hepatosomática) es máxima durante la fase de premaduración de las gónadas, luego disminuye con la elevación del IGS –, y los peces gordos, del tipo *Mullus* hembra, cuyas grasas se acumulan en la dermis, los músculos y el peritoneo – la RHS es baja, poco variable, y no está decalada con relación al IGS (BOUGIS, 1952 ; BERTIN, 1958 a y b ; HUREAU, 1970 ; LAGLER *et al.*, 1977, entre otros).

Tratamos de estudiar estos traslados en *Basilichthys bonariensis* por intermedio de 4 relaciones o coeficiente, de los cuales 3 son bien conocidos, el IGS, la RHS y el coeficiente de condición (K para $L < 300$ mm o K' para $L > 300$ mm), y el cuarto debe definirse. En numerosas especies de peces, se puede formar grasa en cantidades a veces importante en la cavidad abdominal. Es fácil de retirar jalando el peritoneo al cual se adhiere, luego se pesa, lo que permite calcular la RPS, definiéndose como la relación del peso de la grasa peritoneal con el peso del cuerpo. El peso del peritoneo mismo siendo muy bajo, esta relación corresponde a grasa casi pura. Fue calculado para aproximadamente 750 pejerreyes. Los lípidos contenidos en los músculos o en la dermis no pueden evaluarse simplemente.

No obstante las variaciones de la condición podrán dar por diferencia una estimación aproximada de las variaciones de su stock.

Resultados

El caso más simple es el de los machos (cuadro 7, fig. 3). La RHS evolúa entre 2.0 y 3.1 % y sigue a leves variaciones pero significativas con el tamaño y con la maduración de los testículos. Con el tamaño, aumenta hasta la clase de 200–249 mm, luego permanece estable. La influencia de la maduración es débil pero neta, ya que conlleva una disminución de 0.5 a 0.6 % de la RHS cualquiera sea el tamaño. La RPS es de aproximadamente dos veces más elevada que la RHS y sufre variaciones análogas, pero más pronunciadas, la diferencia entre machos en reposo y machos en maduración alcanzando 2.5 % del peso del cuerpo en los individuos grandes. Finalmente K o K' disminuyen también levemente, pero significativamente en los machos en maduración.

Categorías de individuos		IGS	RHS	RPS	S	K o K'
Prepúberos	X	~ 0.1	2.56	3.83	6.5	1.180
140-199 mm	v		0.3537	2.0481		0.0155
IGS < 0.3 %	N		30	20		30
Adultos jóvenes	X	1.33	2.03	3.61	7.0	1.190
140-199 mm	v	0.7840	0.2646	2.3032		0.0089
IGS > 0.3 %	N	14	15	9		15
Prepúberos	X	0.16	3.14	6.04	9.3	1.292
200-249 mm	v	0.0064	0.6353	1.9419		0.0127
IGS < 0.3 %	N	39	59	42		59
Adultos jóvenes	X	1.38	2.48	4.19	8.1	1.242
200-249 mm	v	0.6175	1.0830	3.2218		0.0161
IGS > 0.3 %	N	75	71	53		74
Adultos	X	0.11	3.13	7.14	10.4	1.023
250-299 mm	v	0.0054	0.8272	2.1637		0.0079
IGS < 0.3 %	N	26	34	32		33
Adultos	X	1.28	2.54	5.79	9.6	0.965
250-299 mm	v	0.3229	0.6020	6.1196		0.0114
IGS > 0.3 %	N	47	46	42		47
Adultos	X	0.11	3.13	7.03	10.3	1.063
300 mm	v	0.0046	1.3400	4.1400		0.0159
IGS < 0.3 %	N	21	27	27		27
Adultos	X	1.24	2.60	4.52	8.4	0.991
300 mm	v	0.4332	0.9950	4.5757		0.0099
IGS > 0.3 %	N	42	42	42		42

Cuadro 7. - Variaciones en los machos de algunos parámetros relativos a las materias de reserva. S = IGS + RHS + RPS ; X, promedio ; v, varianza ; N, números colectados.

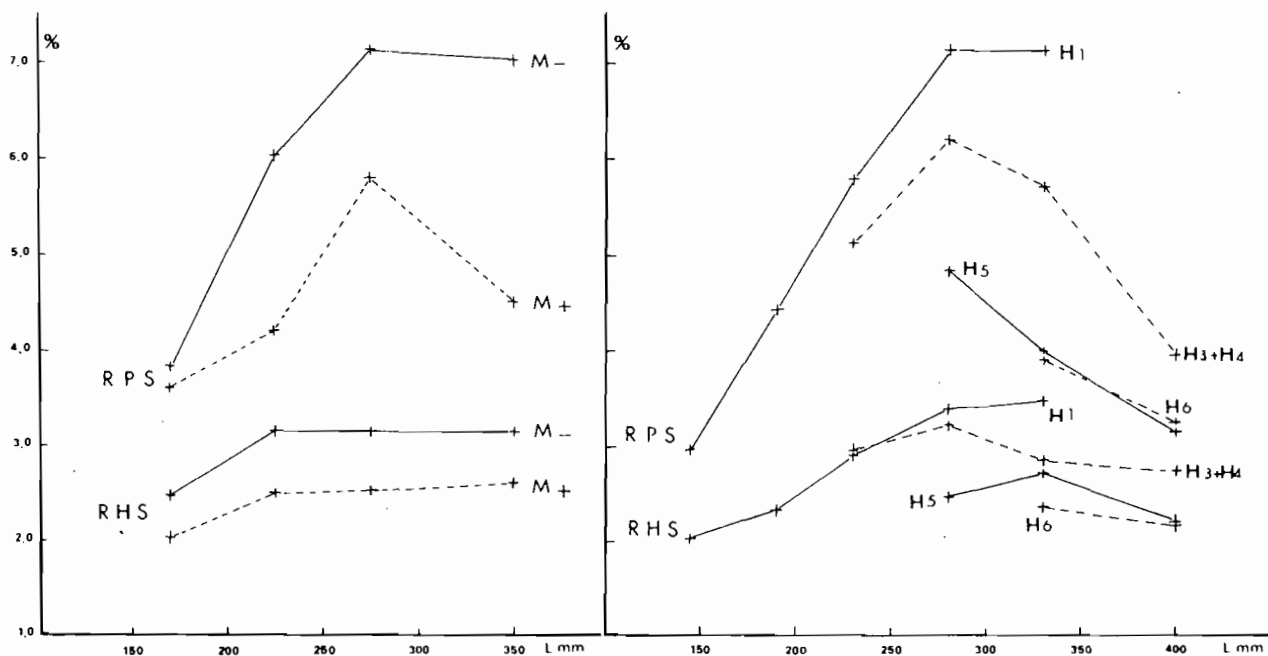


Fig. 3. - Variaciones de la RHS y de la RPS en los machos (izquierda) y en las hembras (derecha) según el tamaño y el estado sexual. M+, machos en maduración o maduros, M-, machos juveniles o en descanso sexual.

Si se intenta un balance en los machos de por lo menos 300 mm, K' vale 1.06 para los machos en reposo y 0.99 para los otros, o sea una diferencia de peso de 7 %. El 3 % de esta diferencia corresponde a la disminución de reservas hepáticas y peritoneales. Así pues el resto del cuerpo pierde por lo menos 5 %, teniendo en cuenta el IGS de los machos en maduración, a los cuales habría que agregar las pérdidas desconocidas debidas a la expulsión de la leche.

Los resultados obtenidos para las hembras son parecidos (cuadro 8, fig. 3). En los inmaduros y prepúberos, cuyo IGS permanece bajo, la RHS y la RPS crecen con el tamaño para alcanzar respectivamente 3.5 y 7.2 %. En esta fase predominan el crecimiento y la acumulación de las materias de reserva. Aquí también el desarrollo de los ovarios se traduce por una disminución del peso relativo del hígado y la utilización parcial de las grasas peritoneales. Para los individuos en postdesove, la RHS y la RPS ya sólo valen respectivamente 2.2 y 3.3 %. Finalmente K y K' varían igualmente muy poco, aun en el último estado de maduración de las hembras.

Estado sexual y longitudes (mm)		IGS	RHS	RPS	S	K ou K'
H1 120 - 169	\bar{X} v N	~ 0,1	2,05 0,1719 17	2,97 0,6976 18	5,1	1,060 0,0054 19
H1 170 - 209	\bar{X} v N	0,14 0,0171 23	2,35 0,2348 47	4,45 1,2212 32	6,9	1,214 0,0135 59
H1 + H2 210 - 254	\bar{X} v N	0,13 0,0099 82	2,94 0,4237 95	5,81 1,8390 73	8,9	1,273 0,0128 127
H1 + H4 + H5 210 - 254	\bar{X} v N	2,65 7,9744 14	2,99 0,8632 9	5,16 3,4398 8	10,8	1,390 0,0476 14
H1 + H2 255 - 299	\bar{X} v N	0,13 0,0112 51	3,42 1,0434 63	7,18 2,1736 57	10,8	1,365 0,0199 71
H3 + H4 255 - 299	\bar{X} v N	2,23 5,5683 34	3,26 1,9660 34	6,23 3,2233 34	11,7	1,346 0,0371 34
H5 255 - 299	\bar{X} v N	7,61 43,35 10	2,53 0,6931 10	4,89 5,0029 10	15,0	1,407 0,0193 10
H1 + H2 300 - 369	\bar{X} v N	0,28 0,0194 28	3,52 1,4308 28	7,19 1,5781 28	11,0	0,995 0,0176 28
H3 + H4 300 - 369	\bar{X} v N	2,42 5,7410 45	2,90 0,9958 45	5,76 5,4281 45	11,1	1,016 0,0271 45
H5 300 - 369	\bar{X} v N	9,19 53,68 23	2,75 0,8755 23	4,03 2,9656 22	16,0	1,037 0,0131 22
H6 300 - 369	\bar{X} v N	3,12 5,6248 25	2,40 0,3624 25	3,95 2,4561 25	9,5	0,988 0,0188 25
H3 + H4, ≥ 370	\bar{X} v N	4,26 7,9768 41	2,80 0,5166 41	4,02 3,4701 40	11,1	1,054 0,0231 42
H5 ≥ 370	\bar{X} v N	11,60 41,35 25	2,25 0,4985 25	3,20 5,5121 24	17,0	1,042 0,0170 25
H6 ≥ 370	\bar{X} v N	2,80 4,4640 62	2,22 0,2813 62	3,31 1,8307 62	8,3	0,975 0,0171 62

Cuadro 8. - Variaciones en las hembras de algunos parámetros relativos a las materias de reserva. S = IGS + RHS + RPS ; X, promedio ; v, varianza ; N, número.

El conjunto de estas observaciones conduce a formular varias anotaciones. Sobre el papel del hígado, éste tiene efectivamente cierta función adipopéxica, pero es bastante limitada en la economía general de las materias de reserva de la cual la esencial viene de afuera. Esto conduciría a colocar *Basilichthys bonariensis* más bien con los peces gordos, aunque el máximo de la RHS preceda para un pez dado el del IGS. Con respecto al choque fisiológico de la reproducción, éste parece leve dada la subsistencia de reservas en cantidades notables y la leve disminución de la condición. De todas maneras, no tiene nada que ver con el que sufren numerosas especies de peces cuyos genitores quedan agotados o mueren después del desove. Hay pues aquí aún una buena adaptación de los pejerreyes a su nuevo medio, el único punto negro siendo la frialdad excesiva del agua en el momento del desove.

Finalmente, estos resultados ponen en evidencia el papel jugado por el peritoneo como acumulador de lípidos, papel ya conocido pero raramente medido. Este papel es muy importante en los pejerreyes ya que la RPS excede 7 % antes del comienzo de la maduración de las gónadas. Sería interesante distinguir entre los peces gordos varios tipos según la importancia relativa de los lugares de acumulación de las materias grasas. Si se compara, por ejemplo, *Basilichthys bonariensis* y *Polydactylus quadrifilis*, especie anfibiótica del golfo de Guinea (LOUBENS, 1966), en la primera especie, el conjunto del hígado y de las grasas peritoneales sobrepasa 10 % del peso del cuerpo en los prepúberos de manera que el contenido en grasas de los músculos es probablemente bastante bajo y relativamente constante. En la segunda, las grasas hepáticas y peritoneales son de poca importancia (RHS muy poco variable alrededor de 0.5 %, RPS evolucionando entre 0.5 y 1.5 %), el contenido de los músculos en lípidos es indudablemente más fuerte y más variable. Esto puede intervenir en el valor comercial del pez en función de los gustos locales y ocasionar en el segundo caso fluctuaciones estacionales del precio de venta.

Relaciones tróficas

La alimentación de los *Basilichthys bonariensis* del lago Titicaca fue estudiada de manera minuciosa por WURTSBAUGH *et al.* Ellos examinaron los estómagos de varias centenas de ejemplares pescados en 1973 y 1974 en la parte septentrional del lago. Sin embargo, estos autores sólo dispusieron de un número muy pequeño de ejemplares de más de 25 cm de longitud estandard. Por lo que, después de haber recordado brevemente sus principales resultados, aportaremos algunos complementos sobre la alimentación de los pejerreyes grandes, de acuerdo a observaciones realizadas esencialmente en la parte meridional del Lago Menor.

Presas	Clases de longitud estandard (cm) del depredador			
	5-9	9 - 13.5	13.5 - 18	18-27
Anfípodos	27.5	39.2	31.2	17.9
Quironómidos	39.1	15.2	3.5	2.2
Copépodos	19.7	33.2	25.8	10.3
Cladóceros	1.5	5.4	7.0	4.1
<i>Orestias mooni</i>			1.3	32.3
Otros peces	5.6	2.4	24.7	27.4

Cuadro 9. - Alimentación de los pejerreyes de tamaño pequeño o mediano : porcentajes en volumen de las principales presas en función del tamaño del depredador (según WURTSBAUGH *et al.*, en impresión).

Los pequeños ejemplares de menos de 9 cm (cuadro 9) se alimentan sobre todo de los organismos del bentos, anfípodos y quironómidos esencialmente, como se podía suponer con lo que se sabe de su dominio vital. A partir de un tamaño un poco más grande, el bentos predomina pero el zooplancton representa 39 % de la alimentación. A los 15 cm, 3 categorías de presas tienen una importancia comparable : los anfípodos, el zooplancton y los peces. Por último, a eso de 20-25 cm, los peces son predominantes.

Nuestros resultados (cuadro 10) completan la secuencia confirmando el lugar cada vez más preponderante tomado por los peces a medida que crece el depredador. El zooplancton desaparece a partir de 35 cm, en tanto que el porcentaje de ocurrencia de los Anfípodos se reduce para volverse muy bajo en los individuos de más de 40 cm. Vemos pues que *Basilichthys bonariensis* explota los principales grupos zoológicos disponibles en la zona superficial (0-10 m) del lago Titicaca en el curso de las diferentes fases de su desarrollo. Se puede considerarlo, a nivel de la especie, como eurífago aunque los diferentes estados de desarrollo tengan preferencias marcadas.

Presas	Clases de longitud estandard (cm) del depredador				
	25-30	30 - 35	35 - 40	> 40	
Peces, indeterminado	47.2	40.0	39.3	50.0	
<i>Orestias</i> , indeterminado	5.6	16.7	7.1	15.0	
<i>Orestias agassii</i>	8.3	13.3	42.9	30.0	
<i>Orestias olivaceus</i>	5.6				

Total peces	69.4	70.0	89.3	95.0	

Anfípodos	19.4	26.7	10.7	5.0	
Zooplancton	13.9	10.0			
Insectos	2.8				
Número de estómagos	36	30	28	20	

Pez forraje	L'	4.6	6.0	7.0	7.7
	v	0.72	1.52	2.19	2.39
	N	18	28	26	12

Depredador	L	26.8	32.9	37.5	42.4
	v	0.82	2.76	1.54	2.51
	N	9	10	16	10

L / L'	5.8	5.5	5.4	5.5	

Cuadro 10. - Alimentación de los pejerreyes grandes : porcentajes de ocurrencia de las principales categorías de presas y relación entre el tamaño de los peces-forrajes y el de los depredadores.

Con respecto a los peces-forrajes, WURTSBAUGH *et al.* encuentran sobre todo en los estómagos de los pejerreyes un pequeño pez llamado localmente *ispi* y que los autores relacionan con la especie *moonii*. Muy probablemente se trata de *Orestias ispi*, especie descrita en 1981 por LAUZANNE, según numerosos ejemplares de *ispis* del Lago Menor. En los estómagos de los pejerreyes del Lago Menor, encontramos algunos *Orestias olivaceus* y numerosos *Orestias agassii*.

Por último, VAUX *et al.* (*op. cit.*) no encuentran ningún pez en los contenidos estomacales de una cuarentena de especímenes de 12 a 26 cm capturados lago adentro, a la entrada de la bahía de Puno, en una zona donde abunda *O. ispi*. Estas diferencias pueden explicarse de la siguiente manera.

Habitualmente hay pocos *O. ispi* en la capa de agua superficial, especie que al contrario abunda a 25–30 m de profundidad. Los pejerreyes capturados por VAUX *et al.* debieron pues contentarse de zooplancton. Si WURTSBAUGH *et al.* encontraron *O. ispi* en los contenidos estomacales de los pejerreyes litorales, es que *O. ispi* se aproxima de las costas para poner sus huevos en el cinturón vegetal y se encuentra así a la merced del depredador superficial como es *Basilichthys bonariensis*. Finalmente la ausencia de *O. ispi* en nuestros propios resultados se explica por la presencia muy esporádica de la especie en la parte meridional del Lago Menor de donde proviene lo esencial de nuestras colecciones de pejerreyes grandes. En resumen, el comportamiento de *B. bonariensis* es oportunista, pero este oportunismo no va hasta ocasionar modificaciones importantes del comportamiento, como inmersiones en agua profunda para aprovechar de la abundancia de presas a los 25–30 m.

Al medir los peces encontrados en los estómagos, se constata que existe una relación bastante constante entre el tamaño del depredador y el de la presa, la relación de las longitudes estandar medias estando siempre vecina de 5.5. Tal relación aparece raramente tan clara, probablemente porque se trata en este caso de una sola especie presa, *Orestias agassii* y de un solo medio, la parte meridional del Lago Menor.

Finalmente, es interesante notar la ausencia total de *Salmo gairdneri* en las presas. Sin duda alguna los datos son aún insuficientes, ya que WURTSBAUGH *et al.* estudiaron pejerreyes de menos de 30 cm y tal vez son los pejerreyes grandes los que capturan los *S. gairdneri*. Por otra parte, nosotros capturamos alrededor de 400 *B. bonariensis* de más de 30 cm, pero casi todos procedentes del Lago Menor donde son muy reducidas las poblaciones de truchas arco iris. Sin embargo, hay ya indicaciones según las cuales la depredación de *B. bonariensis* sobre *S. gairdneri*, si es que existe, no sería importante. En cambio, *S. gairdneri* se alimenta parcialmente de *B. bonariensis* : en 20 estómagos llenos observados, 4 contenían pejerreyes jóvenes de 8 a 12 cm.

Las principales especies presas del zooplancton son *Daphnia pulex* para los pejerreyes de menos de 20 cm y el copépodo *Boeckella titicacae* para los de 20 a 26 cm (VAUX *et al.*, *op. cit.*). En cambio, de acuerdo con los resultados dados por WURTSBAUGH *et al.*, los Cladóceros tienen poca importancia. Probablemente, eso proviene de la estructura de las poblaciones zooplanctónicas que varían según los medios y las estaciones.

BURBIDGE *et al.* (1974) dan la composición de los contenidos estomacales de 40 pejerreyes jóvenes de 6 a 9 cm procedentes del lago Peñuelas, Valparaíso, Chile. La alimentación es esencialmente zooplanctófaga con 93 % de Copépodos y 6 % de Cladóceros. CABRERA (1962) y CABRERA *et al.* (1973) estudiaron el régimen alimentario de aproximadamente 300 *B. bonariensis* de la región de Buenos Aires. Evidenciaron un régimen muy variado compuesto de numerosos elementos del zooplancton, del bentos y también, de manera predominante, de fragmentos de vegetales superiores acuáticos. Este último punto es sorprendente ya que, a pesar de la abundancia de la vegetación en el lago Titicaca, ni WURTSBAUGH *et al.*, ni nosotros mismos, encontramos el mínimo elemento de esta naturaleza pese a las numerosas observaciones. Estas observaciones chilenas y argentinas confirman el carácter omnívoro del régimen alimentario de *Basilichthys bonariensis*.

Conclusión

Estos primeros resultados sobre la biología de *Basilichthys bonariensis* en el lago Titicaca muestran que esta especie se ha adaptado muy bien a condiciones de vida bastante diferentes de las que reinan en su medio de origen. Viniendo de un medio fluvial subtropical de llano con estaciones bien marcadas, los pejerreyes se diseminaron rápidamente en toda la cuenca del lago Titicaca. Los principales aspectos de esta aclimatación exitosa son la reproducción continua, la abundancia de jóvenes en las extensas zonas formadas por los herbarios litorales, la abundancia de adultos en la zona pelágica superficial, la alimentación variada utilizando los principales recursos disponibles, la formación de reservas a menudo importantes, siempre considerables, la constancia de la condición.

Los ilancos en el conocimiento de la biología de la especie resultan considerables : determinación de la edad, crecimiento, estructura demográfica, población de los ríos. Sobre este último punto, se sabe solamente, gracias a WURTSBAUGH *et al.*, que el pejerrey penetra bastante profundamente en los tributarios del lago Titicaca bajo la forma de individuos de 10 a 22 cm. Asimismo, sería muy importante verificar si la temperatura muy fría es la causa de los desoves abortados observados en numerosas hembras del Lago Menor. Igualmente se debería profundizar el conocimiento de las relaciones con las especies autóctonas y *Salmo gairdneri*. Por último, se debería seguir el impacto de la pesca en los pejerreyes del lago. Hace 10 años, las capturas eran del orden de 1.700 toneladas para un dominio vital (zona de profundidad inferior a 50 m) de aproximadamente 3.000 km², o sea una extracción por hectárea de 5.7 kg. Esto no parece considerable, pero se ignora el nivel que estas capturas alcanzan hoy día y su impacto en las diferentes ecofases. Es probable que afecten principalmente las formaciones de reproductores, como lo constatamos en 1981 en la bahía de Guaqui, y en ese caso, pueden ser, pese a un tonelaje relativamente modesto, un factor capital de agotamiento del stock de *Basilichthys bonariensis* en el lago Titicaca.

Referencias

- BARDACH (J.E.), RYTHER (J.H.), Mc LARNEY (W.O.), 1972. – Aquaculture. John Wiley and Sons, New York, 868 p.
- BARRA (C.J.), 1968. – Taxonomía del pejerrey del Lago Titicaca y método para su salado y secado. Tesis Univ. Federico Villarreal, Lima.
- BARRA CORDOVA (C.), LA TORRE PEREZ (J.), 1980. – Algunos parámetros del crecimiento del pejerrey (*B. bonariensis*) en la represa México, Cochabamba. UMSS. Dep. de Biología, Cochabamba : 14 p.
- BERTIN (L.), 1958 a. – Appareil digestif. In : Traité de zoologie. Grassé éd., Masson, Paris, 13 (2) : 1248–1302.
- BERTIN (L.), 1958 b. – Sexualité et fécondation. In : Traité de zoologie. Grassé éd., Masson, Paris, 13 (2) : 1584–1652.
- BERTIN (L.), ARAMBOURG (C.), 1958. – Super-ordre des Téléostéens. In : Traité de zoologie. Grassé éd., Masson, Paris, 13 (3) : 2204–2500.
- BOSCHI (E.E.), FUSTER DE PLAZA (M.L.), 1959. – Estudio biológico pesquero del pejerrey del embalse del Río Tercero (*Basilichthys bonariensis*). Depart. Invest. Pesq., Secret. Agric. Ganad., Buenos Aires, 8 : 61 p.
- BEVERIDGE (M.C.M.), STAFFORD (E.), COUTTS (R.), 1985. – Metal concentrations in the commercially exploited fishes of an endorheic saline lake in the tin silver province of Bolivia. *Aquacult. Fish. Mgmt*, 16 (1) : 41–53.
- BOUGIS (P.), 1952. – Recherches biométriques sur les rougets (*Mullus barbatus* L., *Mullus surmulatus* L.). *Arch. Zool. exp. gén.*, 89 : 57–174.
- BUEN (F. de), 1953. – Los pejerreyes (Familia Atherinidae) en la fauna uruguaya, con descripción de nuevas especies. *Bol. Inst. Oceanogr.*, Sao Paulo, 4 (1) : 3–80.
- BUEN (F. de), 1959. – Los peces exóticos en las aguas dulces de Chile. *Invest. zool. Chil.*, 5 : 103–137.
- BURBIDGE (R.G.), CARRASCO (M.C.), BROWN (P.A.), 1974. – Age, growth, lengthweight relationship, sex ratio and food habits of the Argentine pejerrey, *Basilichthys bonariensis* (Cuv. et Val.), from Lake Peñuelas, Valparaiso, Chile. *J. Fish. biol.*, 6, 2 : 299–306.
- BUSTAMANTE (E.), TREVIÑO (H.), 1980. – Descripción de las pesquerías en el Lago Titicaca 1975–1979. Inst. Mar Perú, Puno : 73 p.
- CABRERA (S.E.), 1962. – La alimentación natural del pejerrey del río de La Plata. Dir. gal. Pesca, Secret. Agric. Ganad., Buenos Aires, 28 p.
- CABRERA (S.E.), 1962. – Crecimiento del pejerrey del río de La Plata y algunos datos ecológicos sobre la especie *Basilichthys bonariensis* (Cuv. et Val.). Dir. gal. Pesca, Secret. Agric. Ganad., Buenos Aires, 53 p.
- CABRERA (S.E.), BAIZ (M.), CHRISTIANSEN (H.E.), CANDIA (C.R.), 1973. – Algunos aspectos biológicos de las especies de ictiofauna de la zona de Punta Lara (río de La Plata). Alimentación natural del pejerrey (*Basilichthys bonariensis*). Serv. Hidrogr. nav., Buenos Aires, 29 p.
- CARLO (J.M. de), LOPEZ (R.B.), 1957. – La válvula intestinal del pejerrey. *Notas Mus. La Plata*, 19 : 161–169.
- CARMOUZE (J.P.), AQUIZE JAEN (E.), 1981. – La régulation hydrique du lac Titicaca et l'hydrologie de ses tributaires. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (4) : 311–328.
- COLLOT (D.), 1980. – Les macrophytes de quelques lacs andins (lac Titicaca, lac Poopó, lacs des vallées d'Hichu Kkota et d'Ovejhujo). ORSTOM, La Paz, 115 p., multigr.
- COUTTS (R.R.), 1983. – Potencial y producción pesquera en Bolivia. 1ª Reun. nac. Pesq., La Paz, 13 p., multigr.
- EIGENMANN (C.H.), ALLEN (W.R.), 1942. – Subfamily Orestiatinae : 346–381, pl : XVII–XXI. In : *Fishes of western South America*. Univ. Kentucky, USA, 494 p.
- EVERETT (G.V.), 1971. – The rainbow trout of Lake Titicaca and the fisheries. UNTA, Puno, 180 p.
- EVERETT (G.V.), 1973. – The rainbow trout *Salmo gairdneri* (Rich.) fishery of Lake Titicaca. *J. Fish Biol.*, 5 (4) : 429–440.

- EVERMANN (C.H.), RADCLIFFE (L.), 1909. – Notes on a Cyprinodont (*Orestias agassizii*) from central Peru. *Proc. Biol. Soc. Washington*, 22 : 165–170.
- EVERMANN (C.H.), RADCLIFFE (L.), 1917. – The fishes of the west coast of Peru and the Titicaca basin. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 95 : 166 p.
- FOWLER (H.W.), 1954. – Os peixes de agua doce do Brasil (4e entrega). *Arch. Zool. Est. São Paulo*, 9, 400 p.
- FRANC (J.), LAUZANNE (L.), ZUNA (F.), 1985. – Algunos datos sobre las pesquerías de la parte oriental del lago Titicaca Menor. *Rev. Inst. Ecol.*, La Paz, 7 : 1–21.
- FREYRE (L.R.), 1976. – La población de pejerrey de la laguna de Lobos. *Limnobiós*, 1 (4) : 105–128.
- FREYRE (L.R.), PROTOGINO (L.), IWASZKIW (J.), 1983. – Demografía del pejerrey *Basilichthys bonariensis bonariensis* (Pisces, Atherinidae) en el embalse Río Tercero, Córdoba. *Inst. Limnol.* «Dr R. A. Ringuelet», La Plata, 227 : 39 p.
- GALLEGOS (P.H.), 1968. – Contribución a la biología pesquera del pejerrey (*Basilichthys bonariensis*) del lago Titicaca. Régimen alimentario. Tesis Univ. Federico Villarreal, Lima, 73 p.
- GARMAN (S.W.), 1895. – The Cyprinodonts. *Mem. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll.*, 19 (1) : 179 p.
- GILSON (H.C.), 1964. – Lake Titicaca. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 15 : 112–127.
- GODOI (M.P.), 1946. – Contribuição a biologia do peixe-rei *Odontesthes bonariensis*. *Rev. bras. Biol.*, 6 (3) : 373–384.
- GONZALEZ (R.J.), MESTRARRIGO (V.), 1954. – El pejerrey : acuicultura. *Secret. Agric. Ganad.*, Buenos Aires, . 268 : 54 p.
- GRIMÁS (U.), NILSSON (N.A.), WENDT (C.), 1972 a. – Lake Vättern : effects of exploitation, eutrophication and introductions on the salmonid community. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 29 (6) : 807–817.
- GRIMÁS (U.), NILSSON (N.A.), TOIVONEN (J.), WENDT (C.), 1972 b. – The future of salmonid communities in fennoscandian lakes. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 29 (6) : 937–940.
- HANEK (G.), 1982. – La pesquería en el Lago Titicaca (Perú) : Presente y futuro. FAO FI : DP.PER.76.022, Rome, 65 p.
- HUET (M.), 1978. – Tratado de piscicultura. Sda. edición. Mundi-Prensa, Madrid, 728 p.
- HUREAU (J.C.), 1970. – Biologie comparée de quelques poissons antarctiques (Nototheniidae). *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, 68, 1391 : 244 p.
- IWASZKIW (J.M.), FREYRE (L.), 1980. – Fecundidad del pejerrey *Basilichthys bonariensis bonariensis* (Pisces, Atherinidae) del embalse Río Tercero, Córdoba. *Limnobiós*, 2 (1) : 36–49.
- JACQUOT (R.), 1961. – Organic constituents of fish and other aquatic animal foods. *In* : Fish as food. Borgstrom ed., Academic Press, New York and London, 1 : 145–209.
- JOHANNESSON (K.), VILCHEZ (R.), BERTONE (D.), 1981. – Acoustic estimation of ichthyomass and its distribution in Lake Titicaca. FAO report : FAO/GCP/RLA/025 (NOR), 65 p., multigr.
- KLEEREKOPER (H.), 1945. – O peixe-rei. *Min. Agric., Serv. Inform. agric.*, Rio de Janeiro, 98 p.
- LABA (R.), 1979. – Fish, peasants and state bureaucracies : development of Lake Titicaca. *Comp. political Stud.*, 12 (3) : 335–361.
- LAGLER (K.S.), BARDACH (J.E.), MILLER (R.R.), PASSINO (D.R.), 1977. – Ichthyology. John Wiley and Sons, New York, 506 p.
- LAHILLE (F.), 1929. – El pejerrey. *Bol. Minist. Agric.*, Buenos Aires, 28 (3) : 261–395.
- LAURENT (P.J.), 1965. – Que deviennent les truitelles arc-en-ciel lâchées dans le Léman ? *Pêcheur et chasseur suisses*, sept., 4 p.
- LAURENT (P.J.), 1972. – Lac Lemán : effects of exploitation, eutrophication and introduction on the salmonid community. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 29 (6) : 867–875.
- LAUZANNE (L.), 1981. – Description de trois *Orestias* nouveaux du lac Titicaca, *O. ispi* n. sp., *O. forgeti* n. sp. et *O. ichernavini* n. sp. (Pisces, Cyprinodontidae). *Cybium*, 5 (3) : 71–91.

- LAUZANNE (L.), 1982. – Les *Orestias* (Pisces, Cyprinodontidae) du Petit lac Titicaca. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 15 (1) : 39–70.
- LAUZANNE (L.), FRANC (J.), 1980. – Las truchas de las lagunas del valle de Hichu-Kkota. UMSA-ORSTOM, Informe 1, La Paz, 21 p., multigr.
- LAZZARO (X.), 1985. – Poblaciones, biomasa y producciones fitoplanctónicas del lago Titicaca. *Rev. Inst. Ecol.*, La Paz, 7 : 23–64.
- LEBLOND (R.), 1983. – Quelques aspects de l'alimentation et de la sélection des proies chez *Orestias ispi* Lauzanne (Pisces, Cyprinodontidae) du lac Titicaca. ORSTOM, La Paz : 29 p., multigr.
- LE CREN (E.D.), 1951. – The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). *J. Anim. Ecol.*, 20 (2) : 201–219.
- LILLELUND (K.), 1975. – Pêche et pisciculture. In : Le monde animal en 13 volumes, B. Grzimek éd., Stauffacher, Zurich, 4 : 63–78.
- LINARES (O.), 1979. – Importancia del pejerrey andino (*Basilichthys bonariensis* var. *titicacaensis*). *Documenta*, 8, 70–71 : 59–64.
- LOUBENS (G.), 1966. – Biologie de *Polydactylus quadrifilis* dans le bas Ogoué (Gabon). ORSTOM, Paris, 139 p.
- LOUBENS (G.), 1989. – Observations sur les poissons de la partie bolivienne du lac Titicaca. IV. *Orestias* spp., *Salmo gairdneri* et problèmes d'aménagement. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 22 (2) : 157–177.
- LOUBENS (G.), OSORIO (F.), 1988. – Observations sur les poissons de la partie bolivienne du lac Titicaca. III. *Basilichthys bonariensis* (Valenciennes, 1835) (Pisces, Atherinidae). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 21 (2) : 153–177.
- LOUBENS (G.), SARMIENTO (J.), 1985. – Observations sur les poissons de la partie bolivienne du lac Titicaca. II. *Orestias agassii*, Valenciennes, 1846 (Pisces, Cyprinodontidae). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 18 (2) : 159–171.
- LOUBENS (G.), OSORIO (F.), SARMIENTO (J.), 1984. – Observations sur les poissons de la partie bolivienne du lac Titicaca. I. Milieux et peuplements. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 17 (2) : 153–161.
- MAC DONAGH (E.J.), 1946. – Piscicultura del pejerrey en el arrozal de la Facultad de agronomía de La Plata. *Rev. Fac. Agron. La Plata*, 26 : 33–51.
- MATSUI (Y.), 1962. – On the rainbow trout in Lake Titicaca. *Bull. Jap. Soc. sci. Fish.*, 28 (5) : 497–498.
- NION (H.), 1977. – Técnicas para la producción de semillas en cultivo de peces en América latina. FAO, Informe Pesca 159.
- PARENTI (L.R.), 1981. – A phylogenetic and biogeographic analysis of Cyprinodontiform fishes (Teleostei, Atherinomorpha). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 168 (4) : 334–557.
- PARENTI (L.R.), 1984. – A taxonomic revision of the andean killifish genus *Orestias* (Cyprinodontiformes, Cyprinodontidae). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 178 (2) : 107–214.
- PILLAY (T.V.R.), DILL (W.A.), 1979. – Advances in aquaculture. Fishing News Books, 653 p.
- PINTO PAIVA (M.), SCHEFFER (A.C.), 1982. – Maturidade e reprodução do peixe-rei *Odontesthes bonariensis* (Valenciennes) na bacia do rio Jacuí (Brasil). *Ciênc. Cult.*, Sao Paulo, 34, 12 : 1649–1653.
- QUIROZ (A.), VILLAVERDE (F.), SARAVIA (P.), 1979. – Artes y métodos de pesca en las riberas del lago Titicaca. *Inst. Mar Perú*, Puno, 65 : 20 p.
- RINGUELET (R.), 1942. – El pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) del embalse Anzálón (La Rioja). *Notas Mus. La Plata*, 7 : 177–200.
- RINGUELET (R.), 1942. – Ecología alimenticia del pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) con notas limnológicas sobre la laguna de Chascomus. *Rev. Mus. La Plata*, 2 : 427–461.
- RINGUELET (R.), 1943. – Piscicultura del pejerrey o atherinicultura. Suelo Argentino, Buenos Aires, 162 p.
- RINGUELET (R.), ARAMBURU (R.H.), 1961. – Peces argentinos de agua dulce. Minist. Agric. Ganad., Buenos Aires, 7 : 98 p.

- RINGUELET (R.), FREYRE (L.R.), 1970. – La pesca del pejerrey en la laguna de Chascomus. Publ. municip., Chascomus, Argentina, 12 p.
- SCHULTZ (L.P.), 1948. – A revision of six subfamilies of Atherine fishes, with description of new genera and species. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 98 : 48 p.
- TCHERNAVIN (V.V.), 1944. – A revision of the subfamily *Orestiinae*. *Proc. Zool. Soc. London*, 114 : 140–233.
- TREVIÑO (H.), 1974. – Estudio preliminar sobre análisis de contenido estomacal de la especie *Orestias agassii* (Carachi blanco), en las localidades de Capachica, Chuiucto, Piata, Conima, en los meses de mayo, junio, julio y agosto. Tesis Univ. S. Agustín Arequipa : 60 p.
- TREVIÑO (H.), TORRES (J.), LEVY (D.A.), NORTHCOLE (T.G.), 1984. – Pesca experimental en aguas negras y limpias del litoral de la bahía de Puno, Lago Titicaca, Perú. *Bol. Inst. Mar Perú*, núm. extraord., 8 (6) : 36 p.
- VALENCIENNES (A.), 1839. – Rapport sur quelques poissons d'Amérique rapportés par M. Pentland. *L'Institut*, 7 : 118.
- VALENCIENNES (A.), 1846. – Des *Orestias*. In : Histoire naturelle des Poissons. Cuvier et Valenciennes, 18, Bertrand, Paris : 221–244.
- VAUX (P.), WURTSBAUGH (W.A.), TREVIÑO (H.), MARIÑO (L.), BUSTAMANTE (E.), TORRES (J.), RICHERSON (P.J.), ALFARO (R.), 1988. – Ecology of the pelagic fishes of Lake Titicaca, Peru–Bolivia. *Biotropica*, 20 (3) : 220–229.
- VELLARD (J.), 1963. – Civilisations des Andes. Gallimard, Paris, 270 p.
- VIDAL (J.C.), 1969. – Actividades pesqueras en Rosario. Estac. hydrobiol. Rosario, Argentina, 41 p.
- VILLA (I.), SOTO (D.), 1981. – Atherinidae (Pisces) of Rapel reservoir, Chile. *Verh. Internat. Verein. Linnol.*, 21 : 1334–1338.
- VILLWOCK (W.), 1962. – Die Gattung *Orestias* (Pisces, *Microcyprini*) und die Frage der intralakustrischen Speziation im Titicaca Seengebiet. *Verh. Zool. Ges. Wien, Zool. Anz. Suppl.*, 26 : 610–624.
- VILLWOCK (W.), 1975. – Poissons volants, Cyprinodontes et Athérines. In : Le monde animal en 13 volumes, B. Grzimek éd., Stauffacher, Zurich, 4 : 402–431.
- WELCOMME (R.L.), 1979. – Fisheries ecology of floodplain rivers. Longman, London and New York, 317 p.
- WURTSBAUGH (W.A.), BUSTAMANTE (E.), TREVIÑO (H.), 1991. – Biología y pesquería del pejerrey (*Basilichthys bonariensis*) en el Lago Titicaca. *Invest. Desar. soc. Altiplano*, Puno, 34 p. (in press).
- ZUÑIGA (E.), 1941. – Régimen alimenticio y longitud del tubo digestivo en los peces del género *Orestias*. *Mus. Hist. Nat. Javier Prado*, Lima, 16 : 79–86.