

UNIVERSIDAD MAYOR DE SAN ANDRÉS
FACULTAD DE CIENCIAS FARMACEUTICAS Y BIOQUIMICAS
MAESTRIA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS Y BIOMÉDICAS
INSTITUTO DE BIOLOGÍA MOLECULAR Y BIOTECNOLOGÍA
INSTITUT DE RECHERCHE POUR LE DEVELOPPEMENT



TESIS DE GRADO
PARA OPTAR AL TÍTULO DE *MAGISTER SCIENTIARUM*
MENCIÓN: ECOLOGÍA ACUÁTICA

BIOLOGÍA DE LA REPRODUCCIÓN Y CRECIMIENTO DE *Colossoma macropomum*
EN LA AMAZONÍA BOLIVIANA

Postulante: Lic. Lilian Esther Maldonado Salazar
Tutor: Dr. Jesús Nuñez Rodriguez

LA PAZ – BOLIVIA

2004

Agradecimientos

Al proyecto “Genoma / Población / Medio Ambiente en Peces de la Cuenca Amazónica Boliviana (UR081)”, Institut de Recherche pour le Développement (IRD).

A la Unidad de Limnología y Recursos Acuáticos (UMSS) por su apoyo para que crezca profesionalmente

A mi asesor Dr. Jesús Núñez (Investigador del IRD) por su experiencia transmitida, cooperación, sugerencias y aporte en la tesis.

A Dr. Jean François Renno UR081, por su cooperación, sugerencias en la tesis y su buen humor en general....

Al Dr. Fabrice Duponchelle (Investigador del IRD) por las sugerencias en el análisis de la información.

Al Dr. Philippe Vauchel (Investigador del IRD) por los datos de hidrología para el análisis de los resultados.

A Ramiro Fuentes por su excelente trabajo de histología

A mi esposo por su cariño y su apoyo

A mi familia por siempre estar junto a mi.

Y a todas las personas que hicieron posible la culminación de mis estudios.

RESUMEN

La presente investigación se basa principalmente en la comparación de las estrategias reproductivas y de crecimiento de *Colossoma macropomum* (Pacú) en las cuencas del Mamoré (río Sécure), del Iténez (ríos San Joaquín y San Martín) y Beni (Puerto Salinas).

A través del estudio de la biología reproductiva, se determinó tallas de madurez sexual, período reproductivo, índice de condición, tipo de desove y se consideró la fecundidad absoluta y relativa. Entre los aspectos de crecimiento se determinó la edad de cada individuo y se modelizaron curvas de crecimiento (Von Bertalanffy) además de aportar con información sobre la edad de primera madurez sexual.

Se encontraron variaciones significativas de los aspectos reproductivos (fecundidad, talla y edad de primera madurez sexual) de *Colossoma macropomum* entre cuencas. Esta especie presenta un único desove durante la época de reproducción que abarca la primera crecida del nivel del agua. En la cuenca del Mamoré alcanza una talla de madurez sexual precoz y posee fecundidad elevada diferente a la cuenca del Iténez que tiene una talla de madurez sexual más grande y una fecundidad menor.

En el crecimiento se observó diferencias entre las tres cuencas (Mamoré, Iténez y Beni).

Índice de Contenido

INDICE DE TABLAS

INDICE DE FIGURAS

I. INTRODUCCION	1
II. OBJETIVOS	3
2.1 OBJETIVO GENERAL	3
2.2 OBJETIVO ESPECIFICO	3
III. HIPÓTESIS	3
IV. REVISIÓN BILIOGRÁFICA	4
4. Biología y Ecología de los peces Amazonicos	4
4.1 Aspectos Reproductivos	4
4.1.1 Selección r-K	4
4.1.2 Edad y Talla de primera madurez sexual	7
4.1.3 Fecundidad y tamaño de ovocitos	7
4.2 Aspectos Tróficos	8
4.2.1 Hábitat	8
4.2.2 Calidad de agua	9
4.2.3 Alimentación	10
4.3 Edad y crecimiento	11
4.3.1 Esclerocronología	11
4.3.2 Otolitometria	11
4.3.3 Estimación de la edad	12
4.4 Descripción de <i>Colossoma macropomum</i>	13
5. MATERIAL Y MÉTODOS	
5.1 Descripción del área de estudio	14
5.1.1 Cuenca Mamoré	15
5.1.2 Cuenca Beni	16
5.1.3 Cuenca Iténez	16
5.2 Muestreos	17
5.2.1 Biología de la reproducción	17

5.2.2	Escala macroscópica de madurez sexual	18
5.2.3	Biología del crecimiento	19
5.3	Trabajo de laboratorio y análisis estadísticos	20
5.3.1	Biología de la reproducción	20
5.3.1.1	Tamaño de primera madurez sexual	20
5.3.1.2	Época de Reproducción	20
5.3.1.3	Índice de condición	21
5.3.1.4	Fecundidad	21
5.3.1.5	Tipo de desove	22
5.3.1.6	Histología de Ovarios y Testículos	22
5.3.2	Biología del Crecimiento	23
5.3.2.1	Preparación de otolitos y estimación de la edad	23
5.3.2.2	Estimación de la edad de primera madurez sexual	23
5.3.2.3	Crecimiento	23
5.3.2.4	Retro-cálculo de Edades	24
5.4	Relación Longitud-Peso	24
VI.	RESULTADOS	26
6.1	Biología reproductiva	26
6.1.1	Histología de ovarios y testículos	26
6.1.2	Época de reproducción	30
6.1.3	Índice de condición	33
6.1.4	Proporción de Hembras y Machos	35
6.1.5	Talla de primera madurez sexual (L_{50})	36
6.1.6	Tipo de desove	37
6.1.7	Fecundidad	38
6.2	Biología del crecimiento	41
6.2.1	Análisis de Longitud – Frecuencia	41
6.2.2	Interpretación de otolitos y estimación de la edad	42
6.2.3	Crecimiento	44
6.2.4	Edad de primera madurez sexual (A_{50})	47
6.2.5	Retro-cálculo	48

6.2.6 Relación Longitud-Peso	53
7. DISCUSIÓN	55
8. CONCLUSION	66
9. BIBLIOGRAFÍA	67

ÍNDICE DE FIGURAS

- Figura 1. Modelo tridimensional del continuo de las estrategias de vida
- Figura 2. Mapa Hidrográfico de Bolivia
- Figura 3. Esquema de las medidas para el análisis del retro-cálculo
- Figura 4. Estadios macroscópicos y microscópicos del desarrollo gonadal de *Colossoma macropomum* en la Amazonía boliviana (A) Hembras (B) Machos.
- Figura 5. Detalle de cortes histológicos para *C. macropomum* (1A) Estadio 2 (20 μ m) (1B) Estadio 1 (20 μ m) (1C) Estadio 3 (20 μ m) (1D) Estadio 3 (40 μ m); (2A) Estadio 3 (60 μ m) (2B) Estadio 4 -5 (250 μ m) (2C) Estadio 6-2 (50 μ m). Los valores en micras son equivalentes a las longitudes de las barras.
- Figura 6. Progresión estacional de los estadios de madurez sexual (porcentajes acumulados mensualmente) de *C. macropomum* de hembras y machos para la cuenca del Iténez.
- Figura 7. Progresión estacional de los estadios de madurez sexual de las hembras y machos (porcentajes acumulados mensualmente) de *C. macropomum* para la cuenca del Iténez.
- Figura 8. Comparación del Índice gonodosomático entre las cuencas del Mamoré e Iténez y entre sexos (2000-2002) (IGS M_MA = Machos Mamoré; IGS M_IT= Machos Iténez; IGS H_MA = Hembras Mamoré y IGS H_IT= Hembras Iténez). A: Hembras, B: Machos.
- Figura 9. Comparación de curvas de nivel de agua (años 1980, 1990 y 2000) e índice de condición (hembras y machos) para la cuenca de Iténez (Pedras Negras).
- Figura 10. Comparación de curvas de nivel de agua (años 1980, 1990 y 2000) e índice de condición (hembras y machos) para la cuenca de Mamoré (Puerto Varador cerca de Trinidad).
- Figura 11. Proporción de hembras y machos de *C. macropomum* para la cuenca del Iténez (2001-2002).
- Figura 12. Proporción de hembras y machos de *C. macropomum* para la cuenca del Mamoré (2001-2002).
- Figura 13. Histograma de frecuencia por tamaño de ovocitos de hembras de *C. macropomum* (A) Iténez (B) Mamoré.
- Figura 14. Comparación de regresiones lineares entre la fecundidad absoluta y el peso corporal de *C. macropomum* entre la cuenca del Mamoré y del Iténez.

- Figura 15. Relación entre la longitud estándar y la fecundidad absoluta de hembras de *C. macropomum* en el Iténez y Mamoré.
- Figura 16. Relación entre la longitud estándar y la fecundidad relativa de *C. macropomum* en el Iténez y Mamoré.
- Figura 17. Distribución de Frecuencias de tallas de *Colossoma macropomum* en las cuencas del Mamoré, Iténez y Beni durante los años 2001-2002.
- Figura 18. Porcentaje de formación de los anillos al borde para la cuenca del Iténez y Mamoré.
- Figura 19. Fotos de otolitos de *Colossoma macropomum*. (A) Natural; (B) Beni-teñido, 7-8 años (C) Mamoré-teñido, 4 años y (D) Iténez-teñido, 6 años.
- Figura 20. Comparación de las curvas de crecimiento logaritmizadas y de Von Bertalanffy de *Colossoma macropomum* (todos los individuos) en las cuencas del Mamoré, Iténez y Beni (Amazonía boliviana).
- Figura 21. Modelo del eje de medida de las distancias desde el *nucleus* a los anillos en un otolito de *C. macropomum*.
- Figura 22. Relación entre la longitud del pez y el radio del otolito para *Colossoma macropomum* en la cuenca del Mamoré.
- Figura 23. Relación entre la longitud del pez y el radio del otolito para *Colossoma macropomum* en la cuenca del Iténez.
- Figura 24. Comparación de curvas de crecimiento con el modelo de Von Bertalanffy calculadas y retro-calculadas para las cuencas del Mamoré, Iténez y Beni.
- Figura 25. Relación Longitud – Peso para *Colossoma macropomum* en la cuenca de Mamoré.
- Figura 26. Relación Longitud – Peso para *Colossoma macropomum* en la cuenca de Iténez

INDICE DE TABLAS

- Tabla 1. Detalle de número de individuos de *C. macropomum* capturados durante los años 2001-2002 en la cuenca del Mamoré, Iténez y Beni.
- Tabla 2. Porcentajes por clase de talla para la cuenca del Mamoré e Iténez LS= longitud estándar; nH= número de hembras; nH+= Hembras maduras; %H+= Porcentaje de hembras maduras; nM= número de machos; nM+= Machos maduros; %H+= Porcentaje de machos maduros (las estimaciones son los resultados de la modelización).
- Tabla 3. Talla de primera madurez sexual (L_{50}) de *Colossoma macropomum* de hembras y machos para las cuencas Mamoré, Iténez y Beni, (L_{50}) \pm desviación estándar
- Tabla 4. Fecundidad absoluta y relativa de hembras analizadas de *C. macropomum* en la cuenca del Mamoré e Iténez.
- Tabla 5. Edad de hembras y machos de *Colossoma macropomum* en las tres cuencas.
- Tabla 6. Modelo de Von Bertalanffy aplicado al crecimiento de *Colossoma macropomum*: Longitud estándar (mm); edad (años).
- Tabla 7. Edad de primera madurez sexual de *Colossoma macropomum* (hembras y machos) en las tres cuencas.
- Tabla 8. Modelo de Von Bertalanffy aplicado al crecimiento de *Colossoma macropomum*: Longitud estándar retro-calculadas (mm); edad (años).
- Tabla 9. Resultados del *test t* (two samples) entre las longitudes medidas (calculadas) para cada edad registrada y las longitudes retrocalculadas en las tres cuencas (Mamoré, Iténez y Beni). Número de observaciones (N); t-estadístico (t); (ns) no significativo.
- Tabla 10. Ecuaciones calculadas para la relación Longitud – Peso de *Colossoma macropomum* en las cuencas del Mamoré, Iténez y Beni.

I. INTRODUCCIÓN

Colossoma macropomum es una especie perteneciente al orden de los Characiformes cuya distribución está comprendida en toda la extensión de la cuenca Amazónica (Froese & Pauly, 2000). Es una de las especies más grandes de los peces dulceacuicolas de Sud América. Su ecología está fuertemente ligada a los ciclos de inundación de la Amazonía. Es un pez de llanura, encontrado indiferentemente en las aguas blancas de origen andino o las aguas negras o claras de las pampas inundadas (Araujo-Lima & Goulding, 1997; Loubens & Panfili, 1997). Varios estudios se han realizado sobre la ecología y la biología de *Colossoma macropomum* desde hace ya 20 años (Honda, 1974; Goulding, 1981; Goulding & Carvalho, 1982; Loubens & Panfili, 1997; Loubens *et al.*, 1984, Loubens & Aquim, 1986; Araujo-Lima & Goulding, 1997; Saint-Paul, 1982; Roubach & Saint-Paul, 1994; Muñoz & Van Damme, 1999) proporcionando algunos datos sobre la biología y parámetros vitales como el comportamiento migratorio de la especie, el tipo desove, la talla y edad de primera madurez sexual, crecimiento y alimentación.

Estos estudios sobre *Colossoma macropomum* forman parte de trabajos más generales que fueron realizados sobre la relación entre las características del hábitat y la ocupación espacial de los peces, tratando de establecer la importancia de los factores que determinan el uso espacial de la ictiofauna (García de Jalón *et al.*, 1993). Estas investigaciones han tratado de explicar la influencia de las variaciones del medio ambiente sobre parámetros vitales de los peces como el crecimiento o las estrategias reproductivas (variación en el tamaño de la madurez sexual, las diferencias en crecimiento para peces de la misma edad, etc.) ayudando a definir los procesos ecológicos implicados en la evolución de la biología reproductiva y el crecimiento de los peces en medios ambientes heterogéneos. Muchos trabajos intentaron explicar con teorías y modelos las estrategias de vida de los peces respecto a la influencia de su medio. El modelo propuesto por Mac Arthur & Wilson (1967) y Pianka (1970) « continuo r-K » permitió establecer una conexión entre la estacionalidad y el éxito reproductor de la población, en la cual, las variaciones desfavorables del medioambiente disminuyen las oportunidades de éxito reproductor durante el período desfavorable (Schaffer, 1974a, 1974b; Boyce, 1979). Sin embargo la definición de un medio favorable o desfavorable fue difícil de establecer. Por lo que más adelante Winemiller & Rose (1992) propusieron una división de las estrategias de vida de los peces según sus estrategias

reproductivas: (1) estacional, (2) de equilibrio y (3) oportunista. Según Ruffino & Isaac (1995) la mayoría de las especies de peces amazónicos con importancia comercial pertenecen a la estrategia estacional tales como *Colossoma macropomum*, *Prochilodus nigricans*, *Brachyplatystoma vaillantii* y *Brachyplatystoma flavicans*. En equilibrio *Cichla* spp., *Astronotus crassipinis* y *Arapaima gigas*. Oportunistas *Plagioscion* spp., y de los Serrasalmidae los géneros *Serrasalmus* y *Pygocentrus* mostrando así la fuerte influencia de las condiciones ecológicas sobre la fauna íctica y que permitían clasificar a los peces de acuerdo a su éxito reproductivo.

Roubach y Saint-Paul (1994) fueron los primeros en estudiar el comportamiento nutricional de *Colossoma macropomum* durante los ciclos hidrológicos en la Amazonía brasilera. Sus resultados indicaron la fuerte interacción entre los ciclos de inundación y el comportamiento migrador de esta especie e identificaron las consecuencias mayores de esta interacción sobre la disponibilidad de los recursos alimenticios, la estrategia reproductiva y el crecimiento de *C. macropomum*. Estos resultados fueron confirmados posteriormente por trabajos más amplios sobre las comunidades de peces ayudando a dibujar el perfil ecológico de *C. macropomum* (Ziburski, 1990; Colonnello, 1991; Honda, 1974; Gottsberger, 1978; Smith, 1979; Goulding 1980, 1983, 1989; Saint-Paul, 1982).

Aunque los grandes parámetros de la biología de *C. macropomum* son conocidos, los datos sobre las interacciones entre la estacionalidad y la calidad del agua son aún limitados. Así el presente trabajo se enfoca en el estudio comparativo de la biología reproductiva y el crecimiento de *C. macropomum* en dos medios químicamente y biológicamente diferentes (aguas claras del Iténez y aguas blancas del Mamoré y Beni). El propósito del presente trabajo es de contribuir al conocimiento ya existente de esta especie, para la aplicación de normas de manejo en la gestión de la explotación de las poblaciones en el medio ambiente y en piscicultura.

2. OBJETIVOS

2.1 OBJETIVO GENERAL

- Conocer la biología de la reproducción y crecimiento de las poblaciones de *Colossoma macropomum* en la Cuenca Amazónica Boliviana.

2.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

Para cada cuenca:

- Determinar la época de reproducción
- Determinar el tipo de desove
- Determinar la fecundidad relativa y absoluta y el tamaño de los ovocitos
- Determinar la talla y la edad de primera madurez sexual
- Establecer las curvas de crecimiento según el modelo de Von Bertalanffy
- Comparar los rasgos de vida en relación con las diferencias de ambiente entre cuencas

3. HIPÓTESIS

Debido a los cambios estacionales que ocurren en la cuenca Amazonica boliviana, las comunidades de peces de aguas blancas y negras o claras están sometidas a características hidrológicas y fisicoquímicas diferentes.

Las diferentes estrategias reproductivas y de crecimiento en la cuenca Amazonica pueden ser inducidas por la variabilidad del medio o por otros factores (genéticos).

IV. REVISIÓN BIBLIOGRÁFICA

4. Biología y Ecología de los peces Amazónicos

La fauna de peces de agua dulce de sud América, es una de las más diversas. Más de 3000 especies han sido descritas para la región, la mayoría en la cuenca del Amazonas (más de 2000 especies). Sin embargo, este número es aún una subestimación y podría superar las 5000 especies (Weitzman y Menezes, 1979 y Lauzanne *et al.*, 1992). Los trabajos que se realizaron en los ríos de la cuenca amazónica han tratado mayormente sobre los aspectos biológicos y ecológicos (Pearson, 1924; Fowler, 1939; Lauzanne *et al.*, 1991; Sarmiento, 1991; Sarmiento & Barrera, 1994; Barrera & Sarmiento, 1992; Sarmiento, 1996) ayudando a comprender la relación entre las estrategias de vida y las presiones selectivas del medioambiente sobre las especies ícticas.

4.1 Aspectos Reproductivos

Las especies a lo largo de su historia evolutiva han desarrollado estrategias reproductivas para optimizar la viabilidad de su descendencia. Para comprender la biología de una especie y sus ciclos de vida es importante conocer algunos parámetros de las poblaciones de la especie (Granado, 1996). En los peces, los parámetros a considerar son: la talla de madurez sexual (parámetro utilizado para el manejo de los stocks en piscicultura), el tiempo y duración del período reproductivo, aspectos que constituyen componentes críticos en las estrategias de vida en los peces (Villacorta-Correa & Saint-Paul, 1999).

4.1.1 Selección r-K

Los términos r y K se refieren a los parámetros de la curva logística de crecimiento de una población donde r es el declive (índice de crecimiento de la población) y K la asíntota superior (capacidad de carga del medio ambiente para la población) (Southwood *et al.*, 1974). Mac Arthur & Wilson (1967) crearon los términos “selección-K” y “selección-r” los cuales no presentan ninguna restricción a los trópicos y zonas templadas. Según Southwood *et al.* (1974) el espectro r-K esta correlacionado con la estabilidad del hábitat y las estrategias ecológicas de las especies pueden ser determinadas por el medioambiente ya que la mayoría de los hábitats son clasificados de acuerdo a la estabilidad de su entorno (Munro, 1990).

Más adelante Pianka (1970) visualizó a los términos r-K como un continuo a lo largo del cual se sitúan los organismos vivos. Las características asociadas a la selección r son, la maduración precoz, fuerte índice de crecimiento individual, fuerte fecundidad relativa, descendientes de tamaño pequeño, gran esfuerzo de reproducción y corta duración de vida. Se

consideran organismos que ocupan medios ambientes fluctuantes e impredecibles con recursos abundantes. Los caracteres asociados a la selección K son la maduración tardía, bajo índice de crecimiento individual, fecundidad relativa y esfuerzo de reproducción débiles, descendientes de gran tamaño, gran esperanza de vida. Se consideran organismos que ocupan un medio ambiente dominado por la competencia trófica y espacial (Southwood *et al.*, 1974 y Pianka, 1970).

La comparación entre especies y la incapacidad de reconocer el continuo r-K frente a la diversidad encontrada en la evolución de las historias de vida, han llevado a muchos autores a proponer ejes suplementarios al modelo de Pianka (1970). Estos modelos de estrategias de historias de vida comprenden uno o varios ejes; este tipo de enfoque a puesto en relieve factores importantes de la expresión de las historias de vida, tales como los efectos de la alometría y de la filogenia (Southwood, 1977; Whittaker y Goodman, 1979; Winemiller & Rose, 1992 y Duponchelle, 1997). Sin embargo la multiplicidad de fuerzas selectivas que influyen sobre las historias de vida y la diversidad de respuestas generadas por los organismos, hacen que ningún modelo de estrategias demográficas pueda responder a la diversidad de rasgos de vida (Southwood 1988; Stearns 1992; Blondel 1995). Sin embargo Winemiller & Rose (1992), a partir de un estudio de 216 especies ícticas en norte América, determinaron 3 tipos de estrategias reproductivas a lo largo de un continuo tridimensional, estas se basan en tres parámetros demográficos: la supervivencia juvenil, la fecundidad y la edad de primera madurez sexual :

- (1) Estrategia “oportunista”, fijada para aquellos peces que generalmente poseen tallas pequeñas, madurez precoz, corto tiempo de generación, fecundidad relativa elevada, época de reproducción larga con numerosas puestas. Esta estrategia correspondería al tipo de selección *r*, encontrados en ambientes inestables con variaciones espaciales y temporales imprevisibles.
- (2) Estrategia de “equilibrio”, fijada para aquellos peces que presentan ovocitos de gran talla, fecundidad reducida, cuidados paternos, tiempo de generación intermedia o larga, madurez sexual retardada y estación de reproducción prolongada. Propia de la selección K, ya que se desarrollan en ambientes favorables.
- (3) Estrategia “periódica”, fijada para peces de tallas grandes, con fecundidad alta, duración de vida larga, tiempo de generación relativamente largo, edad y madurez sexual mas tardía y una reproducción cíclica-anual. Esta estrategia se desarrolla en ambientes de ciclos casi previsibles, sin embargo, presentan periodos críticos para la supervivencia de los individuos

(ejemplo, en zonas tropicales, periodos de aguas bajas (inhabituales) cuando los recursos disminuyen). Dando lugar a una fecundidad elevada, que compensará una importante mortalidad, que sucede durante los períodos desfavorables.

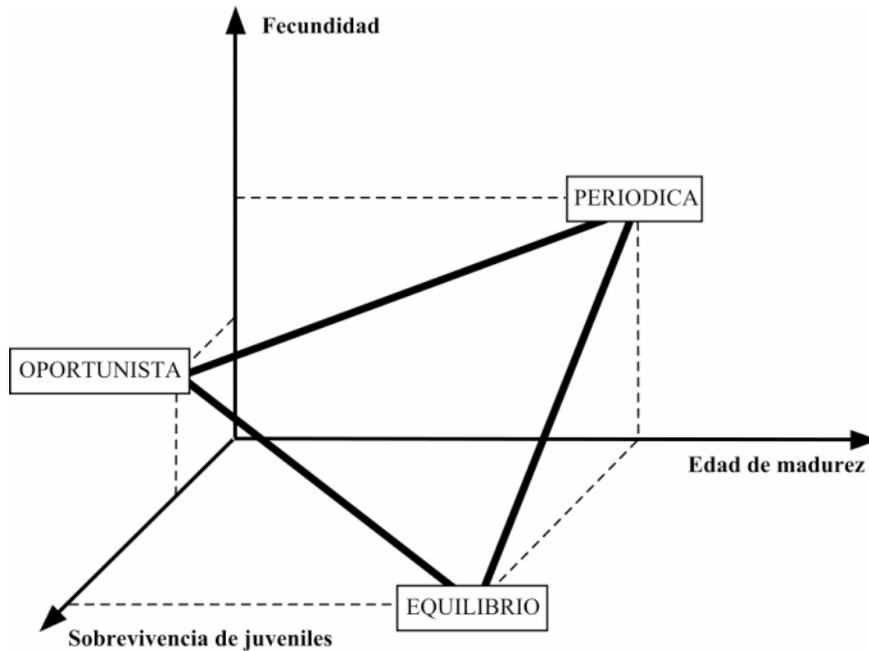


Fig. 1. Modelo tridimensional del continuo de las estrategias de vida (según Winmilller & Rose, 1992)

Las características medioambientales inestables de la Amazonía, condicionan a las especies ícticas en adoptar estrategias con una fecundidad alta y esfuerzo reproductivo grande que corresponden a las estrategias oportunista y periodica para poder maximizar su éxito reproductivo. Los estudios realizados en la Amazonía muestran que tanto los Characiformes como los Siluriformes adoptan una de las dos estrategias según el tamaño de los adultos, como sugieren los datos de los Characidae (Loubens & Panfili (1997); Lauzanne *et al.* (1992); Goulding *et al.* (1988); Vazzoler *et al.* (1989a, 1989b); Bayley (1973); Jamett *et al.* (1997); Muñoz & Van Damme (1999); Lowe McConnell (1987)) y Pimelodidae (Barthem & Goulding (1997); Barthem (1990); Castro (1986); Santos de Menezes & Caramaschi (1994)). Sin embargo como en todo ecosistema existen excepciones como ser los cichlidos (*Apistogramma*, *Cichla*, *Astronotus* etc...) y algunos Characiformes como los géneros *Hoplias* y *Pyrrhulina* que presentan

como parte de sus estrategias reproductivas el cuidado paterno, adoptando la estrategia del equilibrio.

4.1.2 Edad y Talla de primera madurez sexual

La edad y la talla de primera madurez sexual son rasgos cruciales en las teorías de las historias de vida de los peces en las cuales la optimización reproductiva es más sensible que en los otros rasgos (Stearns, 1992). Así para comprender el proceso implicado en la determinación de la madurez en poblaciones naturales es importante definir ambos términos (Duponchelle & Panfili, 1998).

El término “fases de madurez” se emplea para designar el grado de madurez de los ovarios y testículos de los peces, representados en una escala de estadios o grados de maduración sexual (Martinez Espinoza, 1984). Según Bagenal & Tesh (1978) la madurez sexual es la fase durante la cual el pez alcanza el estado adulto con capacidad de reproducirse. Aunque no solamente comprende a los individuos que han alcanzado la primera madurez sexual sino también a los individuos que entran en maduración gonadal cada año durante la época de reproducción.

Algunos trabajos se han publicado sobre la talla y edad de la primera madurez sexual de las especies ícticas neo-tropicales. Loubens (1980); Loubens *et al.* (1984); Loubens & Aquim (1986); Loubens & Panfili (1995, 2001) en la Amazonía boliviana; Araujo-Lima & Goulding (1997); Gosso & Iwaski (1993); Lamas & Godinho (1996) en la Amazonía Central; Villacorta-Correa & Saint-Paul (1999) en la Amazonía brasilera; Jamett *et al.* (1997) en Costa Rica; encontrando una correlación entre la edad y talla de primera madurez sexual de las diferentes especies con los cambios del medioambiente, como proponen Winemiller & Rose (1992) en el modelo tridimensional.

4.1.3 Fecundidad y tamaño de ovocitos

La fecundidad es una de las características biológicas propia de cada especie. Es considerada como un carácter adaptativo, donde los cambios resultan de la acción de la selección del medio ambiente sobre la variabilidad fenotípica (Kartas & Quignard, 1984). El conocimiento de la fecundidad de una especie es un factor importante para poder estimar la explotación racional de una población. Se emplea para calcular el potencial reproductor de una población y la supervivencia desde el huevo hasta la eclosión (Baxter, 1963).

El análisis de la fecundidad se realiza en función de numerosos parámetros como ser la longitud, el peso del cuerpo, la edad y el peso de las gónadas del pez. La evaluación cuantitativa de la fecundidad individual o de una población exige de una parte la identificación de los ovocitos en los ovarios y otra parte del reconocimiento de los individuos que participarán en la reproducción, además de la estimación de la proporción de individuos maduros de la población (Kartas & Quignard, 1984)

La síntesis que realizó Vazzoler & Menezes (1992) mostró la grande diversidad de las estrategias reproductivas en los Characiformes neotropicales. Como existen especies que realizan extensas migraciones reproductivas y presentan desoves totales, con una fecundidad elevada y ovocitos de pequeño tamaño, llegando en algunos casos a millares de ovocitos (*Brycon cephalus*, *Leporinus elongatus*, *Prochilodus scrofa*, *Salminus maxillosus*); como especies no migratorias y sin cuidado paterno, presentando una fecundidad intermedia, con ovocitos de tamaños intermedios (*Astyanax bimaculatus*, *Parodon tortuosus*) y especies con cuidado paterno con fecundidad reducida y con ovocitos de gran tamaño (*Hoplias malabaricus*). En otras palabras se puede decir que existe una fuerte relación entre el número de ovocitos producidos por cada hembra dentro de una población y la adaptación a las condiciones bióticas y abióticas del medio por lo que puede ser considerado un parámetro muy variable entre especies y hábitats.

4.2 Aspectos Tróficos

Balon (1975), identificó tres factores principales que influyen sobre la supervivencia y crecimiento de los peces: (1) la calidad del agua a través de la disponibilidad de oxígeno, de la temperatura y la composición química; (2) la predación; (3) la disponibilidad alimentaria. Aspectos importantes que influyen sobre el éxito evolutivo de una especie a través de la capacidad del mantenimiento o expansión del rango de distribución de la población (Munro, 1990).

4.2.1 Hábitat

La influencia de la variabilidad del medioambiente sobre los sucesos reproductivos es el centro del estudio de la evolución de los rasgos de vida (Armstrong & Shelton, 1990). Saint-Paul (1994) cuantificó la importancia de las planicies de inundación para las comunidades de peces en aguas blancas y aguas negras en la cuenca del Amazonas. La hipótesis más discutida en la cuenca Amazónica es la gran diversidad en relación con la paleoecología de la región. Sin embargo existen muchas hipótesis alternas, como los disturbios, dinámica de ríos y heterogeneidad de hábitat que son consideradas como mecanismos complementarios para el mantenimiento de la diversidad biológica, pero que resultan insuficientes cuando se trata de explicar el origen de esta diversidad (Hamilton, 1997).

Las variaciones de las condiciones estacionales de las planicies inundadas en la Amazonia producen un incremento en la densidad, diversidad y riqueza de este medioambiente. El incremento del número de comunidades de peces es más evidente en época de inundación que en época de estiaje (Pouilly *et al.*, 1999). Puede haber una diferencia de más de 10 metros en el nivel de agua de los grandes ríos de la Amazonía boliviana, según la estación del año. Durante la estación seca, cuando los pequeños canales y los lagos son poco profundos, los peces están en el cauce principal del río y en la época de lluvias, los ríos se llenan, crecen los lagos y la selva baja queda inundada. Muchos peces, se desplazan a las zonas inundadas donde se alimentan de los frutos y semillas que caen de los árboles al agua (Kendall, 1994). A consecuencia de estos fenómenos, los peces llevan un tipo de vida cíclico pasando del cauce principal durante la época seca (caracterizados por una gran concentración de biomasa y una intensa predación) al bosque o la pampa inundada en la época de lluvias que transforma los ríos en lagos, diluyendo así la ictiofauna (Yañez, 1999).

4.2.2 Calidad de agua

Según Sioli (1984) y Junk (1984), la calidad de agua en la Amazonía está clasificada según dos tipos de agua: (1) ríos de aguas blancas (Mamoré y Béni), (2) ríos de aguas negras o claras (Iténez). En los ríos de aguas negras, el agua proviene de suelos arenosos y pantanos pobres en nutrientes; son aguas ácidas (pH 3.8 – 4.9), de color oscuro debido al elevado contenido de sustancias húmicas, consecuencia de la descomposición parcial de la materia orgánica, y la transparencia lumínica alcanza a 1.0 – 1.5 m de profundidad. La producción fitoplanctónica es pobre por la escasez de nutrientes, por lo que la cadena trófica se inicia a través del aprovechamiento de material alóctono que proviene del bosque. En los ríos de aguas blancas, las aguas se originan en los Andes, y su color se debe a la gran cantidad de material que transportan en suspensión; son ricos en nutrientes minerales, pero de escasa transparencia (30 – 50 cm), y el pH tiende a la neutralidad (6.5); debido a la turbulencia y opacidad la producción primaria fitoplanctónica también es pobre. Sin embargo, cuando las aguas blancas ricas en nutrientes inorgánicos, invaden los cuerpos de agua lénticos litorales pobres en nutrientes, los fertilizan y con la sedimentación del material suspendido, se promueve el desarrollo de una rica diversidad biológica asociada a los bosques de la zona de inundación (Siamazonia, 2003).

4.2.3 Alimentación

La cantidad de nutrientes en las planicies de inundación esta determinada por los ciclos hidrobiológicos de la cuenca Amazónica. Goulding (1980) y Lowe McConnell (1987) postularon que durante las aguas altas, las regiones terrestres son convertidas en hábitats acuáticos que ofrecen un espacio más amplio para los peces. Estos nuevos hábitats acuáticos llamados lagunas o várzeas constituyen una entrada de los nutrientes alóctonos como las frutas, los artrópodos terrestres y la materia orgánica del suelo originando una fuente suplementaria de recursos durante toda la fase de inundación.

La disponibilidad de alimento en un ecosistema inestable es altamente variable debido a la variación de las estaciones (hidrológicas) entre años. La mayoría de las especies acumulan reservas durante los periodos de aguas altas y en algunos casos realizan migraciones de pequeñas o grandes escalas entre el cauce principal y las planicies de inundación, para encontrar una mayor disponibilidad de alimento y de mejores condiciones de hábitat (menor competencia y mayor espacio para las crías) (Junk & Piedade, 1997)

Numerosos estudios han tratado de explicar la relación entre las planicies de inundación y la alimentación herbívora de algunos peces Amazónicos (Goulding, 1980; Goulding *et al.*, 1988; Saint-Paul *et al.*, 2000; Lowe McConnell, 1987). Goulding (1980) y Goulding *et al.* (1988) mostraron la relación entre la fructificación de tres especies de plantas que utilizan la propagación ictiocoral como estrategia reproductiva y la estrategia trófica de varias especies de peces. Saint-Paul (1984) y Roubach & Saint-Paul (1994) analizaron contenidos estomacales en la cuenca Amazónica central, encontrando un porcentaje elevado de semillas y Goulding *et al.* (1996) y Silva *et al.* (2000) demostraron la fuerte correlación que existe entre los ciclos de inundación y la alimentación de las especies ícticas.

4.3 Edad y crecimiento

La edad es un dato que se utiliza para el estudio de la demografía y la dinámica de las poblaciones naturales (Lamotte & Bourlière, 1973 citado por Panfili, 1992). También es utilizada en la cronología de las etapas de vida de los individuos y de las poblaciones. Es así que el conocimiento de la edad de una población es necesaria para el análisis de las variaciones temporales en estructura y en abundancia. Para los peces, el crecimiento es uno de los aspectos más estudiados en la dinámica de las poblaciones y la composición de las edades de captura

(Campana, 2000; Bagenal & Tesch, 1978; Brothers, 1987; Fowler, 1990 citados por Panfili *et al.*, 2001).

4.3.1 Esclerocronología

El estudio de la interpretación de las marcas de crecimiento sobre las piezas cálcicas es resumido bajo el término de esclerocronología que es definido como el método de estimación de la edad a partir de las marcas conservadas por los tejidos duros en los animales (Panfili, 1992).

4.3.2 Otolitometría

La otolitometría es un método de estimación de la edad de los peces a partir de marcas guardadas sobre piezas cálcicas (otolitos) localizadas en el laberinto membranoso del oído interno (Grase, 1958; Blacker, 1974). Existen tres pares de otolitos cada uno de ellos está situado en cámaras en la base de un canal semi-circular (Grase, 1958): *lapillus* que se encuentra en la cámara utriculus, la *sagitta* en el saculus y el *asteriscus* en la lagena. Cada otolito posee una forma y dimensión características y específicas para cada especie. La *sagitta* es en general la más utilizada (Panfili, 1992) y la más voluminosa de las piezas cálcicas, tiene una forma elíptica.

El aumento del tamaño de los otolitos se hace por deposición de material cálcico en su superficie, esta deposición es cíclica y se realiza en función de ritmos internos del metabolismo del calcio y de la síntesis proteica (Morales-Nin, 1991). El crecimiento no es uniforme en toda la pieza cálcica, el aumento es más fuerte en el eje antero-posterior y el más débil es en la dirección próximo o distal. Los otolitos presentan varias marcas de crecimiento, existiendo diferentes tipos de marcas cíclicas sobre los otolitos, en función del nivel de análisis: micro-estructuras (crecimiento cíclico mas o menos diario), macro-estructuras (crecimiento cíclico estacional) y las estructuras discontinuas (marcas a-cíclicas) (Panfili, 1992).

4.3.3 Estimación de la edad

Existen varios métodos para la estimación de la edad individual y están fundadas sobre el hecho de que el crecimiento de los peces es continuo aunque la tasa de crecimiento disminuye a medida que el pez es más viejo. Las piezas cálcicas de los peces se comportan como un registrador de las variaciones del crecimiento. Saber la edad de cualquier organismo y en especial

de los peces, tiene un gran interés al permitir abordar estudios sobre el crecimiento, dinámica de poblaciones, manejo y gestión sostenible de pesquerías (Bagenal *et al.*, 1973).

Las primeras observaciones de marcas de crecimiento cíclicas sobre las piezas calcificadas de peces fueron hechas sobre las especies que viven en climas templados para las cuales es relativamente fácil de poner en relación la alternancia de las estaciones con los depósitos de las marcas. A diferencia de un medio tropical donde las variaciones de las condiciones medio ambientales (temperatura principalmente) serán menos marcadas pero donde también existen ritmos de crecimiento estacionales notables en muchas especies (Longhurst & Pauly, 1987).

Panfili *et al.* (2001), hacen referencia sobre lo difícil que es el conocer la edad absoluta (edad verdadera) de los peces. La constatación de los numerosos errores en las estimaciones de la edad a relanzado el interés de los métodos de validación. Validar significa el probar si una técnica es exacta. Una estimación es por supuesto de menor valor pero a veces es la única posibilidad (Archibald *et al.*, 1983).

Teóricamente una experiencia de validación debe ser hecha para cada población de una especie, ya que pueden existir diferencias importantes entre las poblaciones. La validación es una etapa obligatoria para todo estudio de esclerocronología y en particular en las especies para las cuales ningún estudio de edad ha sido realizado anteriormente (Campana, 2001).

Dos aspectos deben ser tomados en consideración: (1) que los incrementos son depósitos con una periodicidad que quizás muestre un paso del tiempo regular (exactitud) y (2) que las marcas del crecimiento son interpretadas de forma coherente y repetitiva para estimar la edad (precisión). Las metodologías disponibles para validar la frecuencia de depósito de las marcas en la pieza cálcica pueden ser reagrupadas en cuatro principales categorías (a) La validación directa, que toma en cuenta una marca de referencia precisa sobre la pieza cálcica como referencia sobre las otras marcas de crecimiento; este es un método individual que utiliza la mayor parte del tiempo las técnicas de marcaje y/o recaptura (b) La validación semi-directa, que necesita la observación de series cronológicas de marcas de crecimiento sobre un gran número de individuos; es un método poblacional (c) La validación indirecta, que necesita la comparación de la estimación de la edad individual con las estimaciones estadísticas realizadas a partir de las distribuciones de frecuencias de tallas o partir de otros datos de edad, también es un método poblacional (d) La verificación, implica simplemente las interpretaciones múltiples (obtenidas a

partir de una o más lecturas efectuadas sobre una o mas piezas cálcicas (Panfili, 1992 y Panfili *et al.*, 2001).

4.4 Descripción de *Colossoma macropomum*

C. macropomum se caracteriza por una coloración negra en todo el cuerpo excepto en la parte posterior del abdomen que tiende a ser blanquecina, tiene una aleta adiposa radiada y puede llegar a pesar 30 kg y medir 100 cm (Lauzanne & Loubens, 1985).



Goulding (1980) y Ayala (1997) indican que es una especie omnívora tendiendo a frugívora, consumiendo preferentemente semillas sin partes carnosas y frutas. Según Martínez Espinoza (1984) acumula grasa en la época lluviosa, cuando los individuos tienen un acceso favorecido a los árboles frutales, y consume la grasa durante la época de aguas bajas. Durante esta época puede alimentarse de zooplancton, debido al elevado número de branquio-espinas que posee. El papel que estos grandes Characidae juegan en la ecología de los bosques o sabanas inundadas es de extrema importancia, puesto que sirven de agentes dispersantes de semillas que son ingeridas y expulsadas sin alteración (Martínez Espinoza, 1984).

Según Goulding (1980), *Colossoma macropomum* es desovador total, es decir desova una sola vez al año antes que las aguas alcancen su nivel máximo. Generalmente los individuos desovan en la confluencia de los ríos principales y sus tributarios. Durante la época de aguas bajas se encuentran en los ríos y lagunas adyacentes (Lauzanne & Loubens, 1985).

V. MATERIAL Y MÉTODOS

5.1 Descripción del área de estudio

La cuenca amazónica boliviana, cubre una superficie de 724 000 Km², representando el 66% de la superficie total del país. Este gran ecosistema abarca los departamentos de Pando, Beni y parte de Santa Cruz. Está cuenca comprende cinco subcuencas: de los ríos Beni, Abuná, Mamoré, Iténez y Madera (Lauzanne & Loubens, 1985).

Los sistemas fluviales en la Amazonía boliviana están caracterizados por la ocurrencia de pulsos de inundación con diferentes grados de predictibilidad. Los pulsos de inundación son el factor primordial que influye en la riqueza de la fauna acuática y en la dinámica de los ecosistemas acuáticos (Bourrel *et al.*, 1999).

La Amazonía es muy variada en cuanto a su relieve; se conforma por una parte norte central plana de terrenos recientes, al sudoeste, la cadena de los Andes y el escudo brasilero de edad primaria (Boero, 1993). Este relieve permite que se desarrolle una diversidad de vegetación pasando desde bosques siempre verdes hasta bosques deciduos (suroeste); bosques mezclados de pastos y pastos puros con varios grados de humedad; según la naturaleza del suelo (Lauzanne & Loubens, 1985).

La Amazonía boliviana se caracteriza también por una gran llanura central que puede ser inundada durante cuatro meses, la superficie afectada puede abarcar de 100 000 a 150 000 Km² según la hidrometeorología anual de las cuencas (Roche & Fernández, 1988). La dinámica de los ciclos de inundación forma sistemas abiertos (ríos) y sistemas cerrados (lagos), donde se producen intercambios importantes de energía y materia orgánica entre el medio acuático y el terrestre, además de permitir la migración de las poblaciones de peces necesaria para algunas especies.

Una característica importante en la cuenca Amazónica son las precipitaciones. En la llanura adyacente a los Andes, las precipitaciones registradas son desde 600 mm /año al Sur hasta 2000 mm/año al Norte, formando un canal eje sobre los ríos Pilcomayo, Parapeti, Negro, Iténez y Mamoré (Roche *et al.*, 1992), las precipitaciones aumentan en dirección del Escudo Brasileiro y los Andes. La época de lluvias está comprendida desde Octubre hasta Marzo, y se caracteriza por altas temperaturas, formación de meandros que llegaran a formar lagos lenticulares y que tal vez se conectaran al cauce principal en la próxima época de aguas altas.

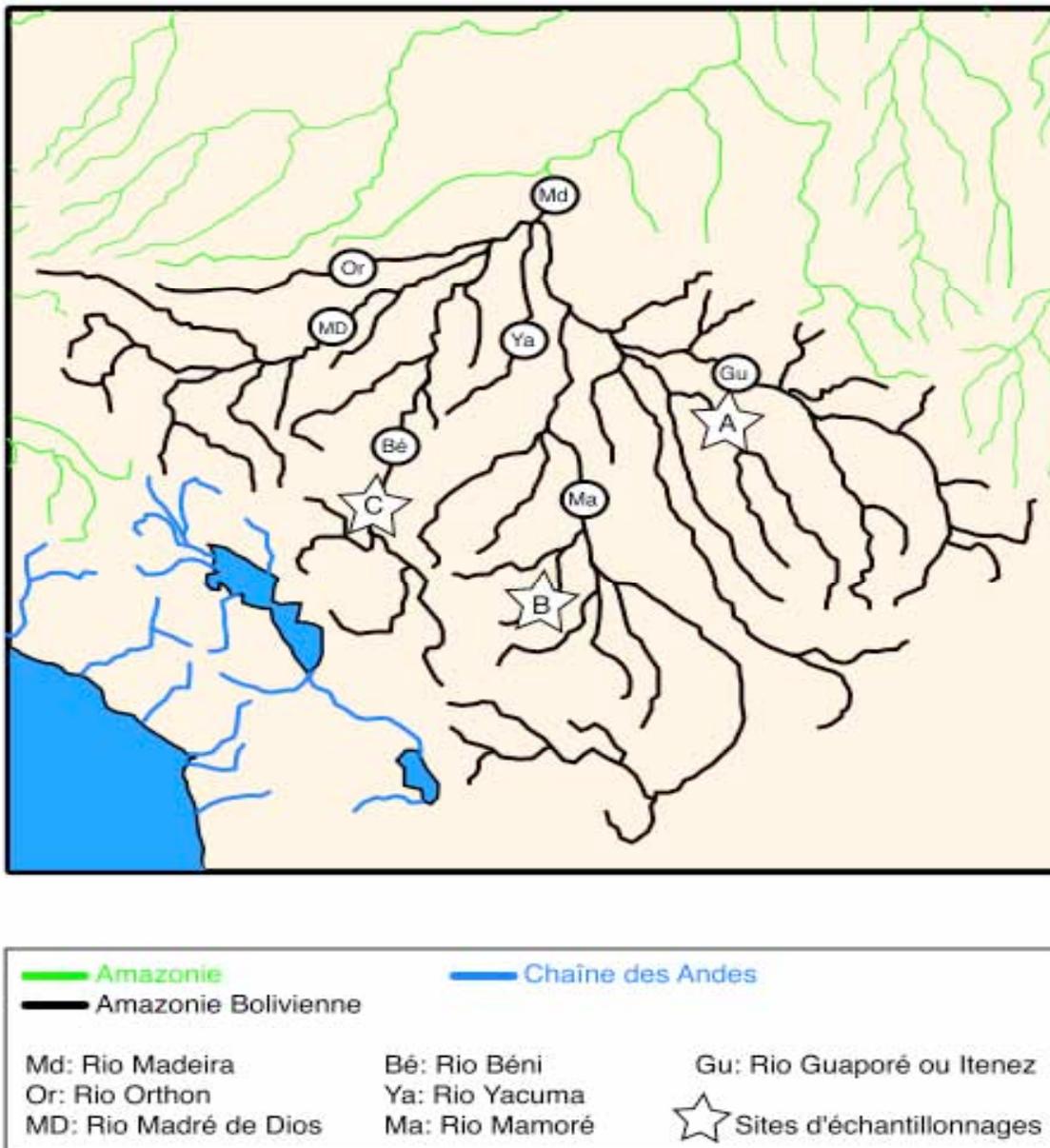


Fig 2. Mapa hidrográfico de Bolivia (Fuente: Nicolas Hubert) ☆ ríos muestreados

5.1.1 Cuenca Mamoré

El sistema del río Mamoré está constituido por un bosque galería de más o menos 10 Km de ancho cubriendo una superficie de 222 000 km². Tiene como principales afluentes a los ríos Ichilo, Chapare, Grande, Securé, Iténez, Apere, Yacuma y otros (Montes de Oca, 1996). El cauce principal se va desarrollando, recortando a su paso meandros. Los antiguos meandros forman

lagunas independientes y aisladas en época de aguas bajas, pero conectadas cada año durante la inundación que cubre el bosque galería con dos o tres metros de agua. Las características morfológicas, fisicoquímicas y de vegetación de estas lagunas evolucionan con el tiempo. El agua de la cuenca del Mamoré tiene dos orígenes distintos, agua exógena o blanca cargada de sedimentos erosionados de los Andes y agua endógena o de planicie cargada de ácidos húmicos (Pouilly *et al.*, 1999).

El Mamoré es un río de tipo tropical con una época de inundación comprendida desde Septiembre hasta Febrero y una época de estiaje desde Marzo hasta Agosto (Lauzanne *et al.*, 1990). El río tiene aguas blancas según la clasificación de Sioli (1964,1968). La pluviosidad varía según el lugar, pasa de más de 4000 mm en la cabeza de los ríos Chapare, Isiboro y Securé a menos de 1000 al sur-este de Trinidad (Ronchail, 1985).

5.1.2 Cuenca del Beni

La cuenca del río Beni, está constituida por los ríos Madre de Dios, Orton, Alto Beni, Kaka, Quiquibey, Tuichi, Madidi, y otros más arriba. Esta cuenca está localizada entre 10° y 21° de latitud Sur y entre 59° y 72° de longitud Oeste. Está limitada al Sur y al Oeste por los relieves de la cordillera oriental de los Andes y al Este por los afloramientos del escudo brasileño.

Esta región subtropical abarca las áreas conocidas como los Yungas y faja subandina del norte y centro. Predominan áreas de climas húmedos hasta pluviales. Los suelos se encuentran sobre áreas de fuertes pendientes y están sometidas a procesos de remoción en masa y de erosión muy fuerte.

La cuenca del río Beni recibe en su parte andina importantes precipitaciones, de 800 hasta 1000 mm por año en la cumbre y puede sobrepasar los 4000 mm/año en la parte superior de los valles calientes de los Yungas. El valor promedio de las precipitaciones en la parte andina es de 1630 mm por año y el rango observado en los llanos está incluido entre 1650 y 2000 mm por año (Guyot, 1993). La variación estacional de las temperaturas es la misma que la de las precipitaciones, con un mínimo en época seca y un máximo en época húmeda.

5.1.3 Cuenca Iténez

El río Iténez nace en Brasil (Mato - Grosso) a la altura del paralelo 16° sur, en la serranía Aguapecí con el nombre de río Barbaos. Desde su confluencia con el río Verde hace frontera

(limite internacional) entre Bolivia y Brasil, sigue un curso noroeste y a la altura del paralelo 11°51', se une al Mamoré y luego forma el gran río Madeira (Boero, 1984).

El río Iténez es navegable todo el año desde Piso Firme hasta su confluencia con el Mamoré (613 Km.), el ancho promedio del río es de 300 m con profundidades mínimas de 1,20 m. El río Iténez presenta inundaciones periódicas (Roche & Fernández, 1988) y se caracteriza por dejar un sistema de lagunas inundables. Sus principales afluentes son: Pauserna, Paragua, San Simón, Blanco (dos afluentes del río Blanco: río San Martín y San Joaquín) y el río Itonamas)

5.2 Muestreos

Se colectaron 359 individuos de *C. macropomum* desde 2001 hasta 2002 y se utilizó cuatro hembras del 2003, para completar los análisis de reproducción; sobre los ríos Isoboro-Securé (Mamoré); San Martín y San Joaquín (Iténez) y río Beni (Alto Beni), cada cuenca con un período de pesca de 15 días aproximadamente. Se utilizaron mallas de arrastre con un diámetro de 10 a 12 cm de nudo a nudo aproximadamente.

Tabla 1. Detalle de número de individuos de *C. macropomum* capturados durante los años 2001-2002 en la cuenca del Mamoré, Iténez y Beni.

Cuenca/Mes	Número de individuos										Total
	Ene	Feb	Abr	May	Jun	Jul	Spt	Oct	Nov	Dec	
Mamoré	37	*	24	19	14	24	34	4	37	4	197
Iténez	19	2	*	19	22	*	*	76	*	5	143
Beni	*	*	*	*	*	*	*	15	4	*	19

* Meses donde no hubo salidas al campo

5.2.1 Biología de la reproducción

De cada individuo se tomó datos de: longitud estándar (LS) desde la extremidad de la boca hasta la articulación de la aleta caudal (mm), peso total (Pt), peso total de las gónadas y peso de una fracción de gónada. Para la reproducción se determinó el sexo y los estadios de las gónadas a través de la observación directa de las gónadas según la escala de maduración sexual propuesta por Loubens *et al.* (1984). Los estadios de maduración sexual fueron averiguados en histología.

Las muestras colectadas para calcular la fecundidad fueron una fracción de peso conocido de gónadas de hembras en estadio cuatro (con ovocitos maduros) en formol al 5%. Para confirmar el desarrollo gonadal de ambos sexos se tomó una fracción de gónada tanto para hembras como para machos de cada individuo capturado conservados en solución de Bouin (75% ácido pícrico, 5% ácido acético y 20% formol) y se realizó posteriormente un análisis histológico en el laboratorio de la Unidad Limnología y Recursos Acuáticos de la Universidad Mayor de San Simón en Cochabamba.

5.2.2 Escala macroscópica de madurez sexual

Hembras

Estadio 1: Ovarios sin desarrollar.- Los ovarios son translucidos, sin coloración o rosáceos. Cada uno tiene la forma de un cilindro estrecho (1 hasta varios milímetros de anchura según el tamaño del pez) pegado a la pared dorsal de la cavidad abdominal. Los ovocitos no son visibles a simple vista; se necesita una lupa con la cual se puede distinguir los ovocitos transparentes característicos de este estadio, los cuales permiten también distinguir con toda certeza las hembras de los machos.

Este estado puede corresponder a un pez juvenil o un adulto en descanso sexual según el tamaño de la gónada. La distinción es difícil y necesita generalmente cortes histológicos.

Estadio 2: Inicio de desarrollo.- Los ovocitos son más grandes y opacos (comienzo de la acumulación del vitelo), el ovario presenta una mezcla de zonas translúcidas y opacas.

Estadio 3: En desarrollo.- El ovario entero está ocupado por ovocitos opacos visibles a simple vista. Tiene una coloración a menudo amarilla o anaranjada según los individuos.

Estadio 4: En desarrollo avanzado.- Este aspecto es semejante al de una hembra 3, pero el ovario es más desarrollado, y los ovocitos de tamaño más grande. En los estadios 3 y 4, los exámenes a la lupa enseñan que los ovarios contienen también pequeños ovocitos transparentes, pero representan una parte ínfima de la gónada.

Estadio 5: Desove inminente o en curso.- Los ovocitos pasan por una última transformación en el ovario antes del desove (maduración ovocitaria). Crecen aún más y se ponen translúcidos (ovocitos). Son libres al interior del ovario y salen del cuerpo con una presión débil en los flancos. El tamaño que alcanza es alrededor de 1 mm de diámetro.

Estadio 6: Desovado.- El ovario es flácido, casi vacío, sanguinolento. A veces se quedan algunos ovocitos maduros que no fueron expulsados. Hay también óvulos opacos de pequeño tamaño como en un estadio 3.

Estadio 6-2: En recuperación después del desove.- El ovario está aún rojizo y desorganizado, pero tiene más firmeza, puede ser difícil el distinguir los estadios 3 y 6-2, pero es necesario tratar de hacerlo por el significado muy distinto de los dos estadios.

Machos

Los elementos que constituyen los testículos son muy pequeños y la gónada se desarrolla menos que en el caso de la hembra, de tal modo que el distinguir estadios a simple vista es aún más difícil que para las hembras. Tres estadios fueron utilizados.

Estadio 1: Sin desarrollar.- Los testículos son dos hilos o cintas delgadas situados de la misma manera que los ovarios. Puede corresponder este estadio a juveniles o adultos.

Estadio 2: En desarrollo.- Testículos más gruesos, de sección transversal a menudo triangular, rosáceos, a menudo con partes blancuzcas indicando el avance de la espermiación (proceso final de la espermatogénesis, conduciendo a la producción de los espermatozoides).

Estadio 3: Maduro.- Testículos blancos con esperma saliendo fácilmente mediante una ligera presión en los flancos.

Fuente: modificado de Loubens *et al.* (1984).

5.2.3 Biología del crecimiento

Para la determinación de la edad y crecimiento se extrajeron los otolitos (*sagitta*) de 264 individuos de diferentes longitudes estándar de *C. macropomum* para las tres cuencas (Mamoré, Iténez y Beni), los otolitos fueron guardados en sobres para ser analizados posteriormente en el laboratorio.

5.3 Trabajo de laboratorio y análisis estadísticos

5.3.1 Biología de la reproducción

5.3.1.1 Tamaño de primera madurez sexual

La longitud estándar (LS) promedio en la primera madurez sexual (L_{50}) fue estimada por el ajuste de la fracción de hembras y machos maduros por intervalos de clase de 30 mm de LS para las tres cuencas (Iténez, Mamoré y Beni), mediante una regresión no lineal (Método de Newton, Statistica 5.0).

$$\%M = 1/(1+e^{(-a*(L-L_{50})})$$

%M: Porcentaje de hembras o machos maduros por clase de tamaño; L: Valor Central en cada clase de tamaño; a y L_{50} : Constantes del modelo.

Para comparar las tallas de madurez entre sexos y entre cuencas, se realizó un *t-test* en el programa Statistica 5.0.

Los cortes histológicos de gónadas nos permitieron identificar individuos en procesos de gametogénesis y otros en inmadurez. Con estas observaciones histológicas se verificó la talla de madurez sexual y la época de reproducción, considerando individuos sexualmente maduros, aquellos que ingresaron en vitelogénesis y de espermatogénesis (estadios 2-3 para machos y estadios 4-5 para hembras).

5.3.1.2 Época de Reproducción

La época de reproducción fue revelada por la evolución del desarrollo gonadal de los estadios de madurez tanto de los ovarios como de los testículos. Para determinar la época de reproducción se utilizaron los peces en los estadios 3 (Este estadio indica que la maduración comenzó), 4, 5 y 6 (época de reproducción) y 6-2 (indicando el fin de la época de reproducción) para hembras; para machos la época de reproducción fue determinada por los estadios 2 y 3.

Para estimar la curva del periodo y pico de reproducción se utilizó el índice gónado-somático. Método comúnmente utilizado para interpretar las variaciones del desarrollo gonadal

(ciclo sexual) a lo largo de un ciclo anual. Presentandose como una relación porcentual entre el peso del pez y de las gónadas utilizando la siguiente relación matemática:

$$IGS = \frac{\text{Peso Total de la gónada}}{\text{Peso Total del Pez}} * 100$$

Para comparar la variación mensual y la variación entre cuencas, se utilizó un análisis de varianza.

5.3.1.3 Índice de condición

El índice de condición (K) determina el periodo en el cual los peces acumulan una mayor biomasa en su cuerpo y permite determinar la época de los cambios en las condiciones fisiológicas relacionadas con la edad, sexo y hábitats diferentes (Le Cren, 1951).

El índice de condición para ambos sexos fue calculado con la siguiente relación matemática:

$$K = \frac{Pt}{L^3} * 100$$

Donde:

Pt = Peso total del pez (g.)

L = Longitud estándar (mm)

Las diferencias estacionales de condición entre cuencas y dentro de cada cuenca entre meses fueron analizadas con *t-test* en Estadística 5.0.

5.3.1.4 Fecundidad

La fecundidad fue calculada por el número de ovocitos contenidos en los ovarios en estadio 4. Se separó y peso tres porciones de cada gónada (aproximadamente 0,25 gramos cada una). Cada sub-muestra de gónada fue colocada en cajas pétri donde se retiró las membranas y restos del tejido. Posteriormente los ovocitos separados se colocaron en una solución de formol (2%) y agua destilada.

Se realizó conteo del número de ovocitos y la medición de sus diámetros utilizando un sistema de análisis de imágenes computarizado (NIH Image para Macintosh). Luego se promedió el número de ovocitos total de las replicas para cada pez. Para calcular la fecundidad absoluta y la relativa se utilizaron las siguientes relaciones matemáticas:

$$\text{Fecundidad absoluta} = \frac{\text{N}^\circ \text{ de ovocitos encontrados} \times \text{Peso gonadal total}}{\text{Peso de la sub muestra gonadal}}$$

$$\text{Fecundidad relativa} = \frac{\text{Fecundidad absoluta}}{\text{Peso de la hembra (g)}}$$

La comparación tanto de la fecundidad absoluta como relativa entre cuencas fue calculada utilizando comparación de las pendientes de regresiones lineales en el programa Statgraphics 5.0.

5.3.1.5 Tipo de desove

Se utilizaron las gónadas procesadas para la fecundidad para estimar los módulos de frecuencia de tamaño de los ovocitos en estadios de maduración (estadio 4) se determinó los diámetros máximos y mínimos de los ovocitos para la cuenca del Iténez y del Mamoré.

5.3.1.6 Histología de Ovarios y Testículos

Para el análisis histológicos del desarrollo gonadal de *Colossoma macropomum* fueron tomadas las muestras de los años 2001 al 2002 para todos los estadios descritos macroscópicamente para cada cuenca.

Para determinar el comportamiento de maduración de los ovarios y confirmar las observaciones macroscópicas. Los fragmentos de gónadas fijadas en Bouin; se analizaron bajo técnicas histológicas con tinción Eosina-hematoxilina. Posteriormente se prepararon placas con cortes histológicos (7 µm) de gónadas para todos los estadios macroscópicos. La técnica de

histología nos permitió confirmar los estadios descritos macroscópicamente y poder observar los procesos de vitelogénesis y espermatogénesis

5.3.2 Biología del Crecimiento

5.3.2.1 Preparación de otolitos y estimación de la edad

Para cada pez capturado fueron removidos los otolitos (*sagitta*), limpiados y clasificados. Para determinar la edad de cada individuo se sometieron los otolitos a técnicas de esclerocronología (Panfili, 1992). Cada otolito fue incluido en resina epoxy, gastado con lijas de agua y pulidos con polvo de alumina de 1 y 3 μm . Posteriormente se los sometió a un ataque ácido superficial con EDTA (Ácido etileno di-amina tetra-acético), a un lavado con agua destilada y teñidos con azul de toluidina al 1% durante 10 minutos.

Los otolitos fueron observados en estereomicroscópio con un aumento de 25x para poder distinguir las bandas opacas que se forman en toda la circunferencia de cada otolito, éstas fueron consideradas como anillos y el total de bandas fueron registradas. La edad de los otolitos fue determinada a partir de la media de tres lecturas diferentes y así disminuir el coeficiente de variación. Las edades fueron asignadas basándose en el número de anillos para los años y meses respecto al mes de captura y al mes supuesto de nacimiento (Loubens & Panfili, 1995 y 2001; Tserpes & Tsimenides, 2001).

5.3.2.2 Estimación de la edad de primera madurez sexual

La edad de la primera madurez sexual (A_{50}) fue estimada desde la ecuación de VonBertalanffy modificada, utilizando las tallas de madurez sexual (L_{50}). Se realizó la comparación de las de los A_{50} calculada utilizando un *t-test* en el programa Statistica 5.0.

5.3.2.3 Crecimiento

La estimación teórica del crecimiento en longitud fue obtenida por observación de longitud estándar (mm) y la edad (años), estos datos fueron modelizados usando el programa FISAT, y el modelo de Von Bertalanffy para estimar la curva de crecimiento (Bagenal & Tesch, 1978).

La expresión está dada por:

$$L_t = L_\infty (1 - e^{-K(t-t_0)})$$

Donde:

L_t = Longitud teórica a la edad t

L_∞ = Longitud asintótica a edad infinita

K = Coeficiente de crecimiento

t = Edad del individuo en años

t_0 = Edad teórica del individuo a la longitud cero

Los datos fueron linearizados mediante un logaritmo base diez. Las curvas de crecimiento para las tres cuencas, fueron comparadas a través de regresiones lineales en el programa Statgraphics Plus con 95% de confianza.

5.3.2.4 Retro-cálculo de Edades

El método denominado retro-cálculo se fundamenta en la sincronía entre el crecimiento del pez y de la estructura ósea (otolitos, escamas o vértebras). Este método se basa en que los efectos de los cambios ambientales en la fisiología del pez, muchas veces pueden ser reconocidos en estructuras duras del cuerpo (como marcas de crecimiento en escamas, otolitos, vértebras, etc.). Weaterley & Gill (1987) indica que desde el punto de vista práctico, los efectos de los cambios en la pesca o la presión de los predadores pueden ser inferidos a partir de los datos del crecimiento retro-calculado.

El método consiste en encontrar la relación lineal entre la longitud del pez y longitud del otolito, para esto utilizando la siguiente relación matemática:

$$LS_i = ((a+bR_j)/(a+bR))*LS$$

Donde:

LS_i = Longitud del pez a la formación de la marca i

a y b = Constantes

R_j = Longitud de la primera marca sobre el eje

R = Talla del eje de referencia a la captura desde el núcleo al borde

LS = Longitud de captura

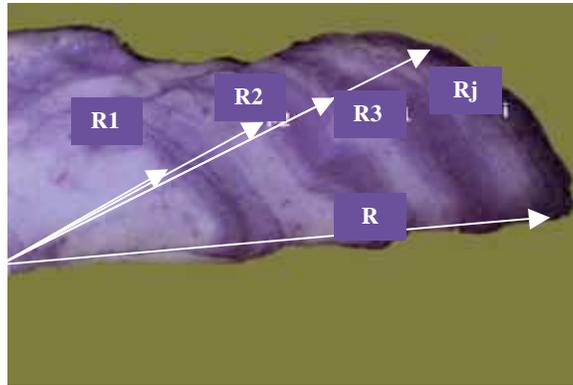


Fig. 3. Esquema de medidas para el análisis del retro-cálculo (modificado de Panfili *et al.*, 2001)

Las curvas del retro-cálculo fueron linearizadas con logaritmo natural y se realizó una comparación de regresiones lineales entre sexos y entre cuencas, en el paquete estadístico Statgraphics Plus 5.0.

5.4 Relación Longitud-Peso

Para determinar la relación peso-longitud, se usó el peso total y las longitudes estándar (Ricker, 1975). Esta relación fue calculada separadamente para los dos sexos aplicando la relación matemática:

$$Pt = a L^b$$

Pt = Peso total en gramos

L = Longitud estándar (mm)

a y b = Coeficientes

Debido a que la talla es una magnitud lineal y el peso proporcional al cubo de la talla, si el pez al crecer mantiene la misma forma, se dice que el crecimiento es isométrico y b es igual a 3. Cuando esto no ocurre, es decir, no se mantiene la proporcionalidad, se dice que el crecimiento es alométrico y el valor de b es distinto de 3 (Granado, 1996).

VI. RESULTADOS

6.1 Biología reproductiva

6.1.1 Histología de ovarios y testículos

Los ovarios y testículos de *C. macropomum* fueron elegidos al azar para cada uno de los estadios asignados con observación macroscópica. Se realizó la verificación de los estadios asignados (dados) y el seguimiento del desarrollo gonadal (vitelogenénesis y espermatogénesis respectivamente) (ver Fig. 4A: Hembras y 4B: Machos).

Hemos observado gónadas inmaduras con características típicas de inmadurez como el tamaño de los ovocitos (80 a 150 μm aproximadamente) y su textura (lisa). También se observó distintos estadios de maduración con la formación de alvéolos corticales, lípidos, glóbulos de vitelo y gónadas con folículos post-ovulares, que representan una evidencia directa de una puesta reciente, finalmente folículos en distintas fases del proceso de reabsorción (atresia).

Las observaciones macroscópicas en machos son más complejas que para las hembras. Los estadios observados microscópicamente nos permitieron diferenciar el estadio 1 que es un testículo en el cual se observan aún numerosas células germinales y espermatogonias, característica que no se observa en un macho estadio 2 que presenta espermatocitos I y espermatocitos II principalmente y en un macho considerado maduro (estadio 3) los túbulos seminíferos están llenos de espermatidas y espermatozoides.

Fig. 4B. Estadios macroscópicos y microscópicos del desarrollo gonadal de Machos de *Colossoma macropomum* en la Amazonía boliviana

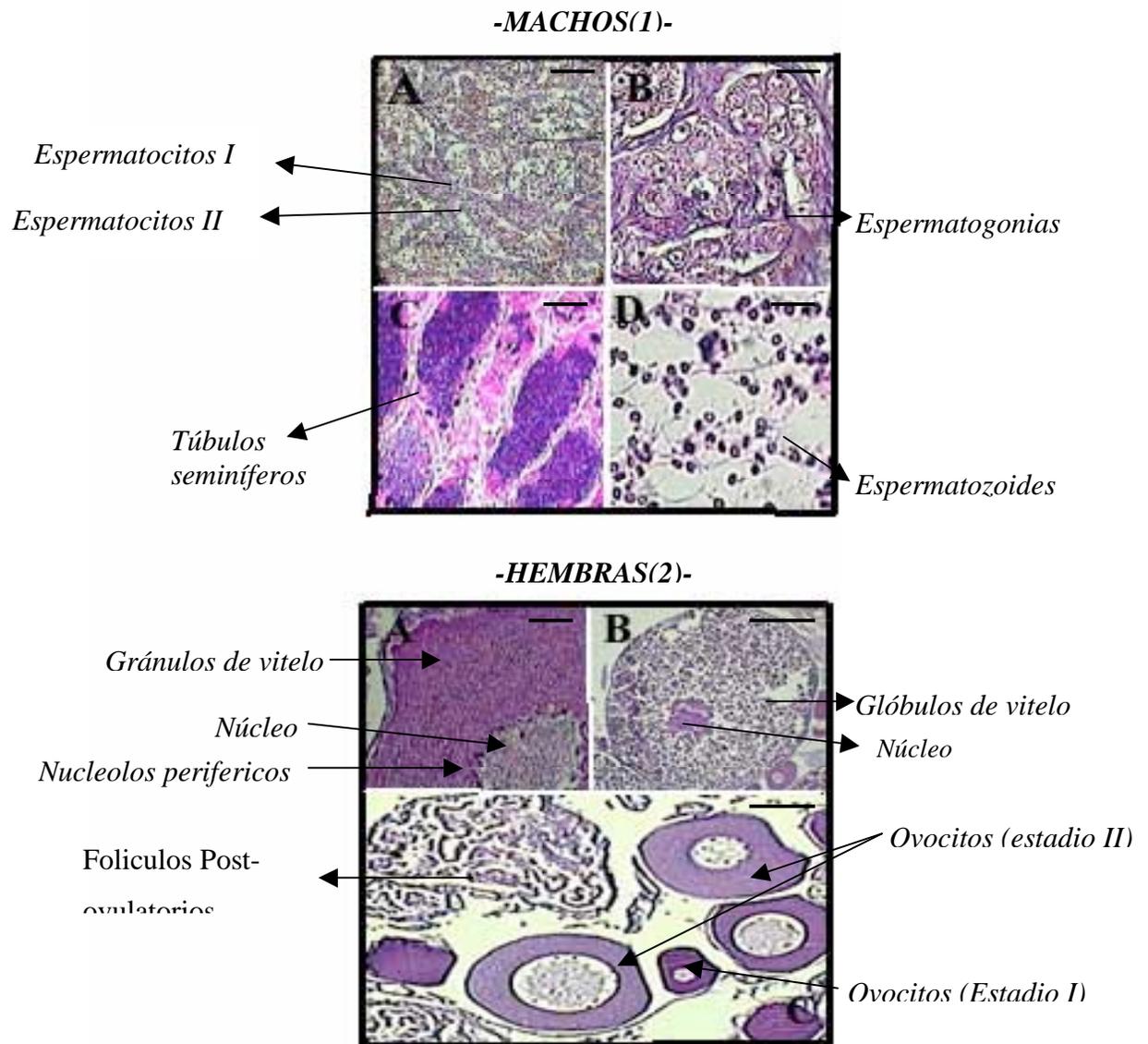


Fig 5. Detalle de cortes histológicos para *C. macropomum* (1A) Estadio 2 (20 μ m) (1B) Estadio 1 (20 μ m) (1C) Estadio 3 (20 μ m) (1D) Estadio 3 (40 μ m); (2A) Estadio 3 (60 μ m) (2B) Estadio 4 -5 (250 μ m) (2C) Estadio 6-2 (50 μ m). Los valores en micras son equivalentes a las longitudes de las barras

6.1.2 Época de reproducción

La evolución de los estadios de maduración sexual nos permitió estimar la actividad reproductiva para la cuenca del Mamoré e Iténez.

Aunque para la cuenca del Iténez no se tiene datos para cada mes, se puede decir que la época de reproducción ocurre alrededor del mes de Octubre (probablemente entre Septiembre y Noviembre) y que en Diciembre la actividad sexual esta casi acabada encontrando hembras post-desove o en descanso sexual (estadio 6-2), indicando el fin de la época de reproducción. Para los machos la actividad reproductiva sigue un patrón similar al de las hembras (Fig. 6 y 7).

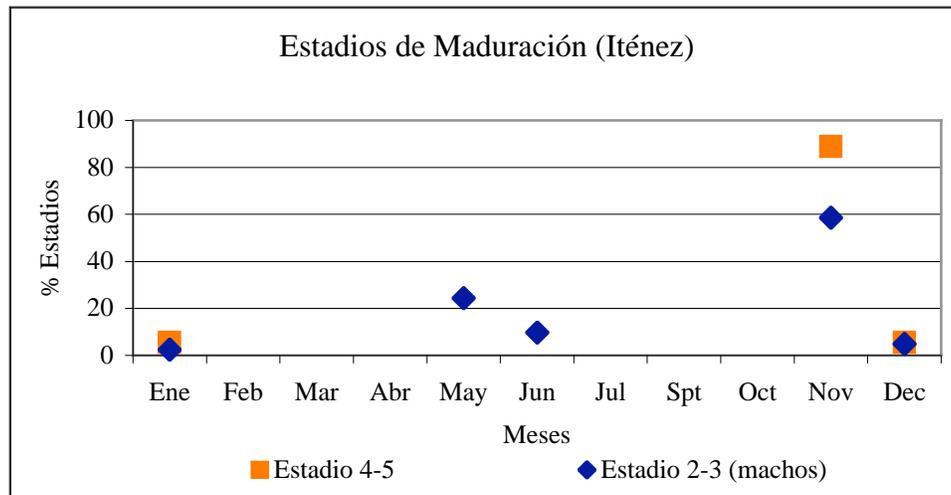


Fig. 6. Progresión estacional de los estadios de madurez sexual (porcentajes acumulados mensualmente) de *C. macropomum* de hembras y machos para la cuenca del Iténez.

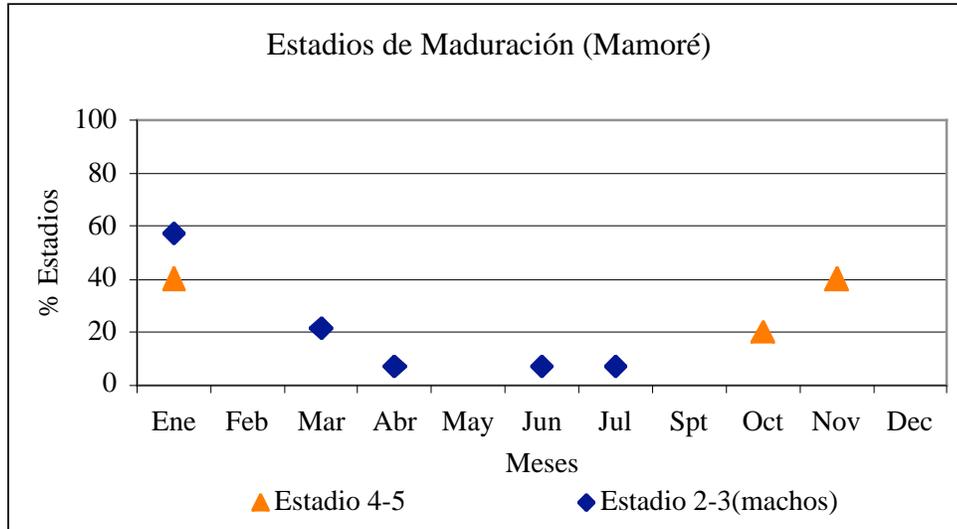


Fig. 7. Progresión estacional de los estadios de madurez sexual de los hembras y machos (porcentajes acumulados mensualmente) de *C. macropomum* para la cuenca del Mamoré.

Para la cuenca del Mamoré fue difícil obtener muestras biológicas, sin embargo tenemos más meses representados para esta cuenca pero con pocos individuos. Las hembras empiezan a madurar a partir del mes de Septiembre pudiéndose ver un incremento de la actividad reproductiva en el mes de Octubre y un pico entre Noviembre y Enero. Para los machos se tiene pocos individuos maduros (estadio 2 y 3), por lo que no se puede dar un período reproductivo preciso. Para determinar el termino de la época de reproducción se analizaron hembras en estadio 6-2, observándose hembras en descanso sexual a partir del mes de Febrero.

Para la cuenca del Beni solo se tiene datos de los meses de Octubre y Noviembre que según los estadios encontrados son los meses con mayor actividad reproductiva para machos (estadio 3). Respecto a las hembras solo se tiene dos individuos en estadio 4, pero no se tiene datos del resto del ciclo reproductivo por lo que no podemos hacer ninguna estimación.

Hemos estimado el Índice gonado-somático (IGS) para todos los individuos (hembras y machos) capturados y determinado el período de desove de *C. macropomum* para la cuenca del Mamoré e Iténez.

Tanto para la cuenca del Mamoré e Iténez se registraron valores bajos de IGS para hembras y machos (Fig. 8) Para la cuenca del Mamoré se observó que desde el mes de Enero hasta Julio, el crecimiento o desarrollo ovocitario es mínimo y el máximo desarrollo en Noviembre, indicando que la época de reproducción para esta cuenca da inicio a partir del mes de

Septiembre con un pico entre Octubre y Noviembre y se termina en Diciembre. Para la cuenca del Iténez comienza en el mes de Octubre y termina en Diciembre-Enero.

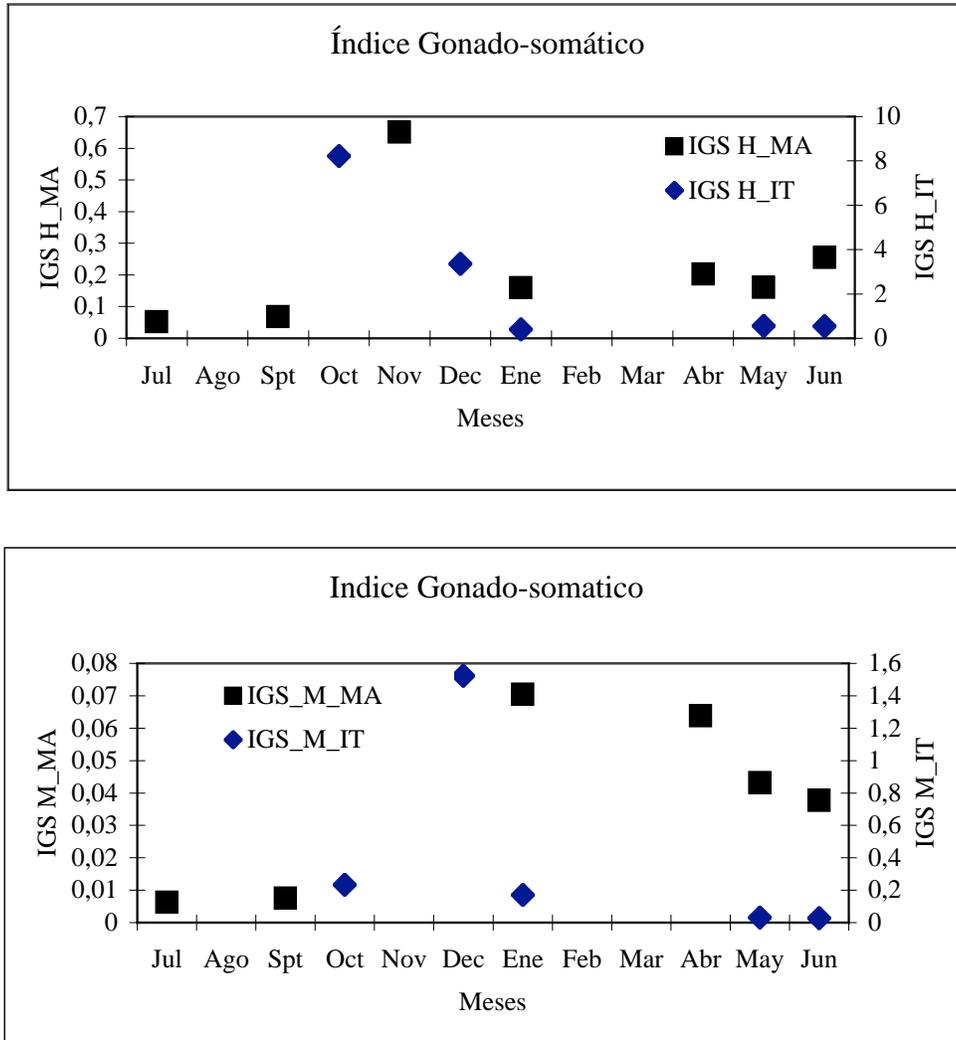


Fig. 8. Comparación del Índice gonodosomático entre las cuencas del Mamoré e Iténez y entre sexos (2000-2002) (IGS M_MA = Machos Mamoré; IGS M_IT= Machos Iténez; IGS H_MA = Hembras Mamoré y IGS H_IT= Hembras Iténez). A: Hembras, B: Machos.

La heterogeneidad de la varianzas nos llevó a analizar el incremento y reducción del desarrollo ovocitario (IGS) con un *Test* de *Kruskal-Wallis* entre los meses y entre cuencas con un *test* χ^2 . Para la cuenca del Mamoré, las hembras presentaron diferencias significativas entre meses ($P = 0,000$), se observó un desarrollo ovocitario homogéneo durante los meses de aguas altas. El mes en el que se observó un mayor desarrollo ovocitario fue el mes de Noviembre que está dentro de los meses de aguas altas. Las hembras en la cuenca del Iténez también presentaron diferencias significativas entre los meses analizados (Enero, Mayo, Octubre y Diciembre), sin embargo la insuficiencia de datos debido al muestreo alternativo que se realizó entre las cuencas dentro de cada mes no nos permiten estimar el mes con mayor desarrollo ovocitario, y que podría explicar el desfase de los meses y del desarrollo gonadal que probablemente no existe, aunque el máximo desarrollo ovocitario se observó en el mes de Octubre.

Para machos en la cuenca del Iténez, los valores de IGS presentaron diferencias significativas entre los meses de aguas altas y los meses de aguas bajas, durante el período de estudio, observándose un desarrollo testicular mayor en el mes de Diciembre. Para la cuenca del Mamoré la insuficiencia de datos para machos no nos permitió estimar el período en el cual se produce un incremento en el desarrollo testicular.

6.1.3 Índice de Condición (K)

En las figuras 9 y 10, se puede observar que la influencia de los cambios estacionales (niveles de agua) sobre el peso o la corpulencia de *C. macropomum*, durante los meses de estudio, no presenta una correlación.

La comparación dentro de cada cuenca entre estaciones (estación seca y húmeda) indica que para la cuenca del Iténez hay diferencias significativas entre estaciones ($gl = 58$; $t = 2,05$; $P = 0,04$) y para la cuenca del Mamoré no hay diferencias entre estaciones ($gl = 58$; $t = 0,40$; $P = 0,68$) Para la cuenca del Iténez un *t-test* entre los meses mostró que hay diferencias entre el mes de Octubre con el resto de los meses testados (Enero, Febrero, Mayo y Junio) y no así para la cuenca del Mamoré. Un análisis de varianza (ANOVA) entre cuencas mostró que hay diferencias significativas ($P = 0,005$).

Los valores bajos de K obtenidos en las hembras puede deberse a que estas se están preparando para la reproducción, es decir estarían invirtiendo energía en la producción de ovocitos.

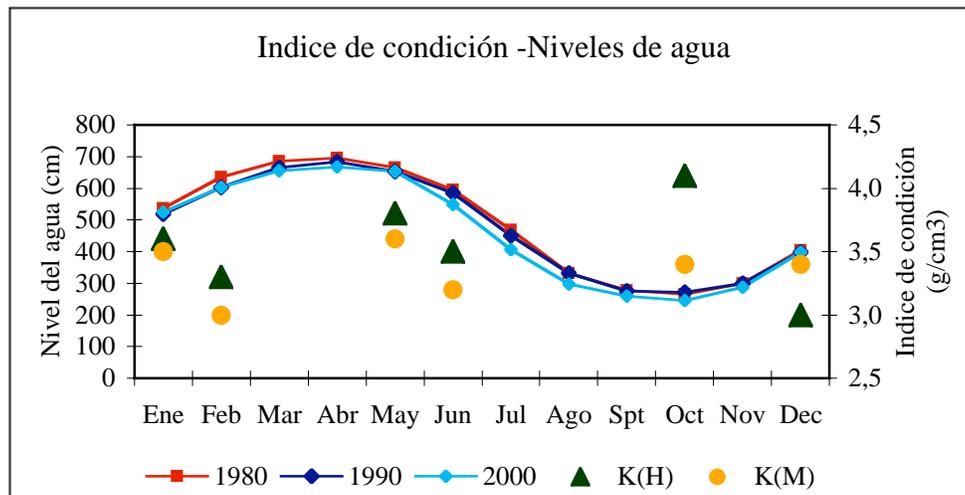


Fig. 9. Comparación de curvas de nivel de agua (años 1980, 1990 y 2000) e índice de condición (hembras y machos) para la cuenca de Iténez (Pedras Negras).

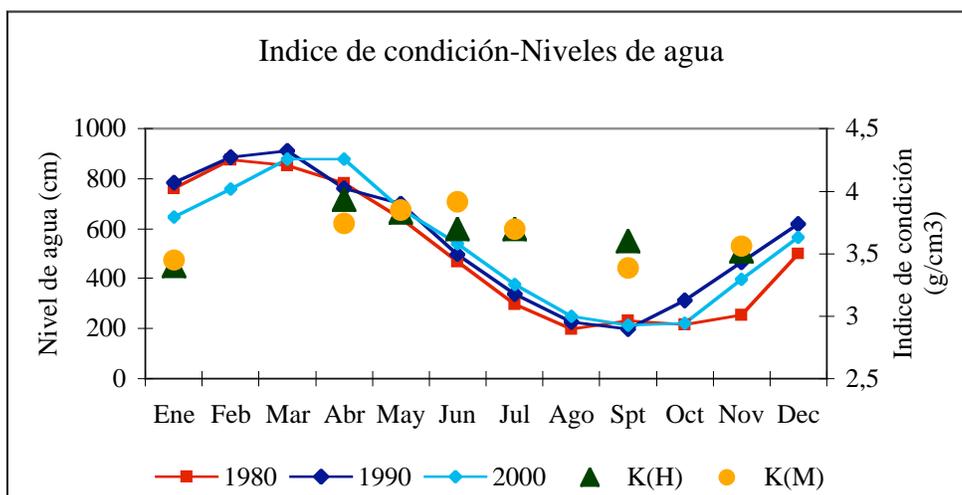


Fig. 10 Comparación de curvas de nivel de agua (años 1980, 1990 y 2000) e índice de condición (hembras y machos) para la cuenca de Mamoré (Puerto Varador (cerca de Trinidad)).

6.1.4 Proporción de Hembras y Machos

El número de individuos de *C. macropomum* capturados durante el período de estudio fue de 67 hembras y 72 machos para la cuenca del Iténez y 72 hembras y 64 machos para la cuenca del Mamoré.

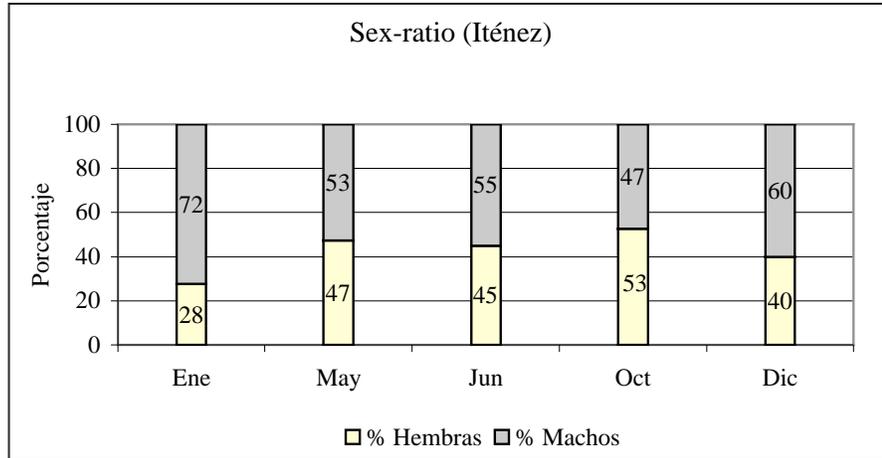


Fig. 11. Proporción de hembras y machos de *C. macropomum* para la cuenca del Iténez (2001-2002).

En la cuenca del Iténez (Fig. 11) se observa que la proporción de hembras y machos presenta variaciones entre meses. Sin embargo el análisis de $\chi^2(3,766 < 9,488)$, indica que no existen diferencias significativas en la proporción de hembras y machos para la cuenca del Iténez durante el período estudiado.

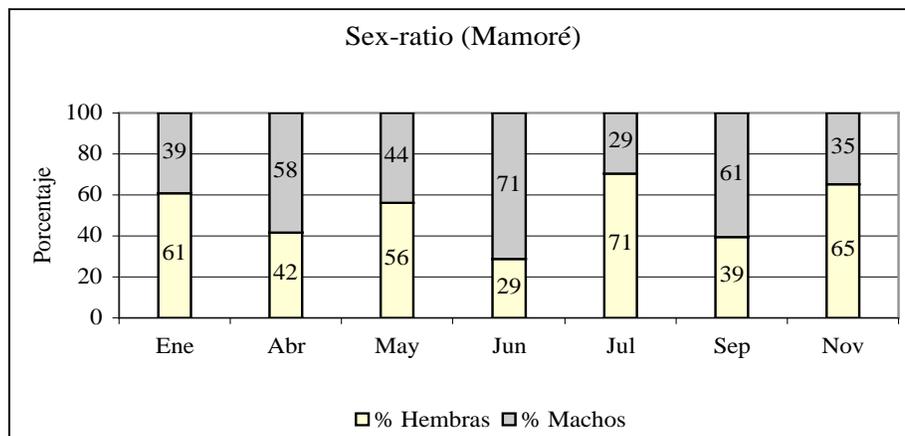


Fig. 12. Proporción de hembras y machos de *C. macropomum* para la cuenca del Mamoré (2001-2002).

La Figura 12 nos muestra la proporción de hembras y machos para la cuenca del Mamoré presentado variaciones entre meses. Pero el test de $\chi^2(10,437 < 12,592)$, indica que no existen

diferencias significativas en la proporción de hembras y machos para la cuenca del Mamoré sobre el período estudiado.

Para la cuenca del Beni el muestreo fue solamente en dos meses Octubre y Noviembre, y los individuos que se capturaron en su mayoría fueron machos (80%), por lo que no se realizó ninguna comparación entre hembras y machos para esta cuenca.

6.1.5 Talla de primera madurez sexual (L_{50})

La distribución de los estadios sexuales de hembras y machos en función a su longitud estándar durante el período de reproducción y de puesta nos permitió hacer una estimación de la talla de madurez sexual (Tabla 2).

Tabla 2. Porcentajes por clase de talla para la cuenca del Mamoré e Iténez. LS= longitud estándar; nH= número de hembras; nH+= Hembras maduras; %H+=Porcentaje hembras maduras nH= número de machos; nH+= Machos maduras; %H+=Porcentaje machos maduras (las estimaciones son los resultados de la modelización).

La talla de madurez sexual observada (L_{50}) para la cuenca del Iténez es de $582 \pm 3,6$ mm

Clase LS	Iténez						Mamoré					
	nH	nH+	%H+	nM	nM+	%M+	nH	nH+	%H+	nM	nM+	%M+
150	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
180	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
210	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
240	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
270	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
300	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
330	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
360	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
390	4	0	0	3	0	0	6	0	0	2	0	0
420	5	0	0	6	0	0	7	1	14,3	4	2	50
450	10	0	0	11	0	0	4	1	25	2	2	100
510	1	0	0	6	0	0	1	1	100	2	2	100
540	4	0	0	6	3	50	1	1	100	1	1	100
570	2	1	50	9	6	67	2	2	100	1	1	100
600	20	13	65	12	10	83	1	1	100	1	1	100
720	6	5	83	12	11	92	1	1	100	2	2	100
750	7	7	100	8	8	100	1	1	100	1	1	100
780	5	5	100	2	2	100	1	1	100	1	1	100
810	3	3	100	2	2	100	1	1	100	1	1	100

para hembras y de $551 \pm 4,14$ mm para machos. Para la cuenca del Mamoré las L_{50} observadas son de $455 \pm 1,04$ mm para hembras y para machos de $427 \pm 1,12$ mm, sin embargo los datos fueron insuficientes en las clases de transición, por lo que el cálculo que se hizo es una talla de madurez

sexual estimada. La comparación entre hembras y machos para las dos cuencas mostró que hay diferencias significativas entre hembras ($gl = 2; t = 109,98; P = 0,00008$) y entre machos ($gl = 2; t = 71,59; P = 0,0001$). Los datos fueron insuficientes para la cuenca del Beni también en las clases de transición, sin embargo se estimaron tallas de primera madurez sexual de 562,27 y 495,20 mm respectivamente para hembras y machos (Tabla 3).

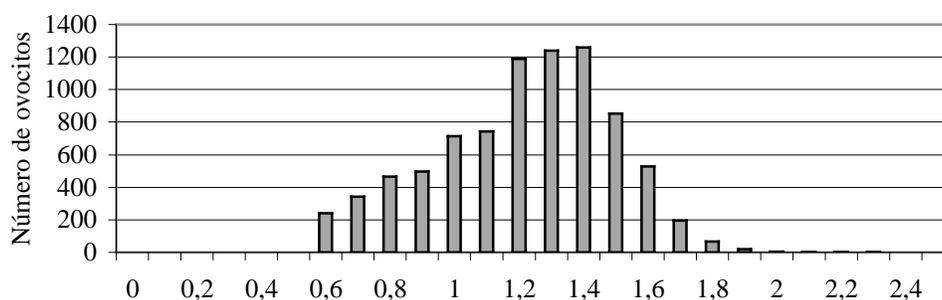
Tabla 3. Talla de primera madurez sexual (L_{50}) de *Colossoma macropomum* de hembras y machos para las cuencas Mamoré, Iténez y Beni, ($L_{50} \pm$ desviación estándar).

CUENCA	NÚMERO	L_{50}HEMBRAS	L_{50} MACHOS
MAMORÉ	58	455±1,04	427±1,12
ITÉNEZ	21	582±3,6	551±4,14
BENI	15	562*	495*

*Debido a la insuficiencia de datos no se puede calcular la desviación estándar para el modelo.

6.1.6 Tipo de desove

Para la cuenca del Iténez (Fig. 12) y la del Mamoré los histograma de frecuencia por tamaño de ovocitos en estadios de maduración indican un solo modo ovocitario que alcanza diámetros entre 1 y 1,5 mm. Lo que sugiere que *C. macropomum* tiene un solo desove por época reproductiva, es decir que la estrategia reproductiva de esta especie es el desove total. La comparación de los diámetros de los ovocitos entre cuencas mostrarán que no hay diferencias significativas ($gl = 7; t = -0,955; P = 0,37$).



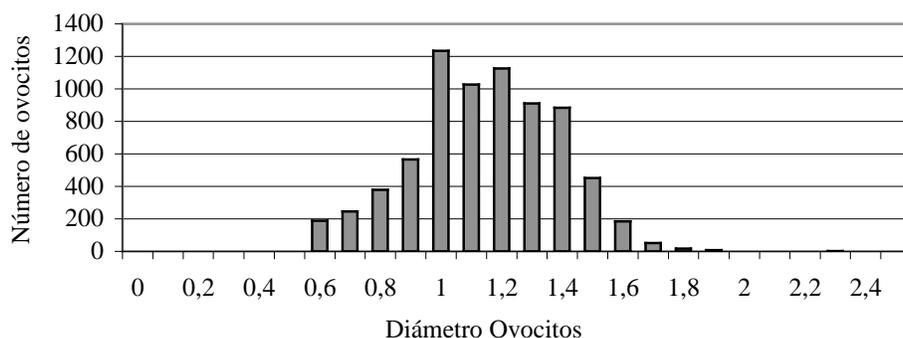


Fig. 13. Histograma de frecuencia por tamaño de ovocitos de hembras de *C. macropomum*.
(A) Iténez (B) Mamoré.

6.1.7 Fecundidad

La fecundidad fue calculada para la cuenca del Mamoré e Iténez. Ya que para la cuenca del Beni los datos de hembras maduras (estadio 4) fueron insuficientes para realizar el cálculo respectivo.

Los valores mínimos y máximos de la fecundidad absoluta para *C. macropomum* en la cuenca del Iténez son de 67.243 ovocitos para una hembra de 61.7 cm y 9000 g y 1'407.812 ovocitos para una hembra de 75 cm y 16400 g. Para la cuenca del Mamoré los valores mínimos y máximos de la fecundidad absoluta son de 285.796 ovocitos para una hembra de 61,7 cm y 8800 g y 2'271.280 ovocitos de pez para una hembra de 70,8 cm y 13.250 g.

Tabla 4. Fecundidad absoluta y relativa de hembras analizadas de *C. macropomum* en la cuenca del Iténez y Mamoré

	FECUNDIDAD ABSOLUTA					
	Mamoré			Iténez		
		LS (mm)	Pt (g)		LS (mm)	Pt (g)
Maxima	2'271280	708	13250	1'407812	750	16400

Minima	285796	61,7	8800	67243	617	9000
FECUNDIDAD RELATIVA						
	Mamoré	LS (mm)	Iténez	LS (mm)		
Maxima	171,41	708	85,84	750		
Minima	31,78	680	9,27	640		

Los análisis de regresión lineal para la cuenca del Mamoré y la cuenca del Iténez mostraron que la relación entre la fecundidad absoluta y la longitud estándar (LS) es estadísticamente significativa para ambas cuencas ($P = 0,0216$ y $P = 0,028$) (Fig.15). El coeficiente de correlación para la cuenca del Mamoré e Iténez es positivo ($R = 0,74$ y $R = 0,65$) indicando una relación moderadamente fuerte entre la fecundidad absoluta y LS. La relación entre la fecundidad absoluta y el peso del pez fue estadísticamente significativa para ambas cuencas ($P = 0,0078$ y $P = 0,036$ respectivamente) y los coeficientes de correlación [$R = 0,66$ (Mamoré) y $R = 0,63$ (Iténez)] indicaron una relación moderadamente fuerte entre la fecundidad y el peso del pez. Las comparaciones de las regresiones lineares de la fecundidad absoluta -peso y fecundidad relativa-longitud estándar (Fig. 14 y 16) muestra variación significativa de la pendiente [$gl = 1$; $F = 4,84$; $P = 0,043$] y [$gl = 1$; $F = 23,65$; $P = 0,0000$] entre cuencas y una diferencia significativa entre los interceptos [$gl = 1$; $F = 7,89$; $P = 0,0126$] y [$gl = 1$; $F = 7,31$; $P = 0,0091$].

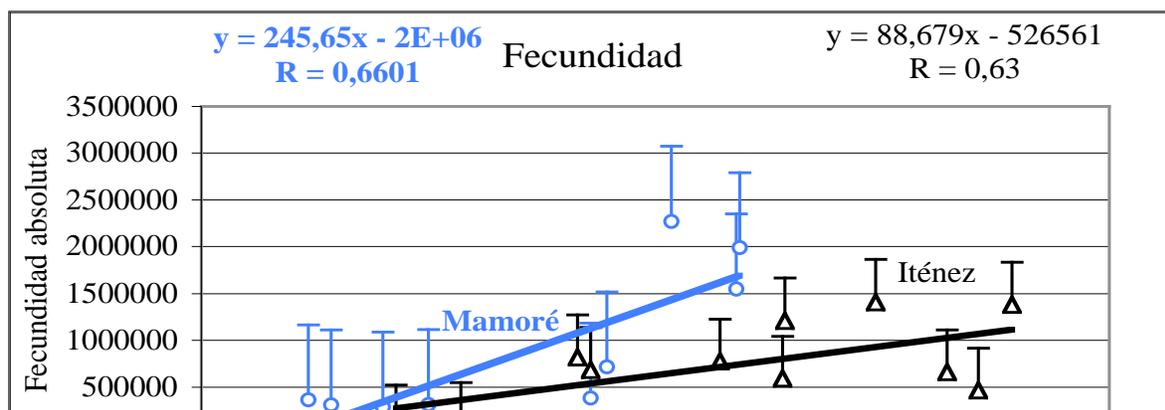


Fig. 14. Comparación de regresiones lineares entre la fecundidad absoluta y el peso corporal de *C. macropomum* entre la cuenca del Mamoré y del Iténez.

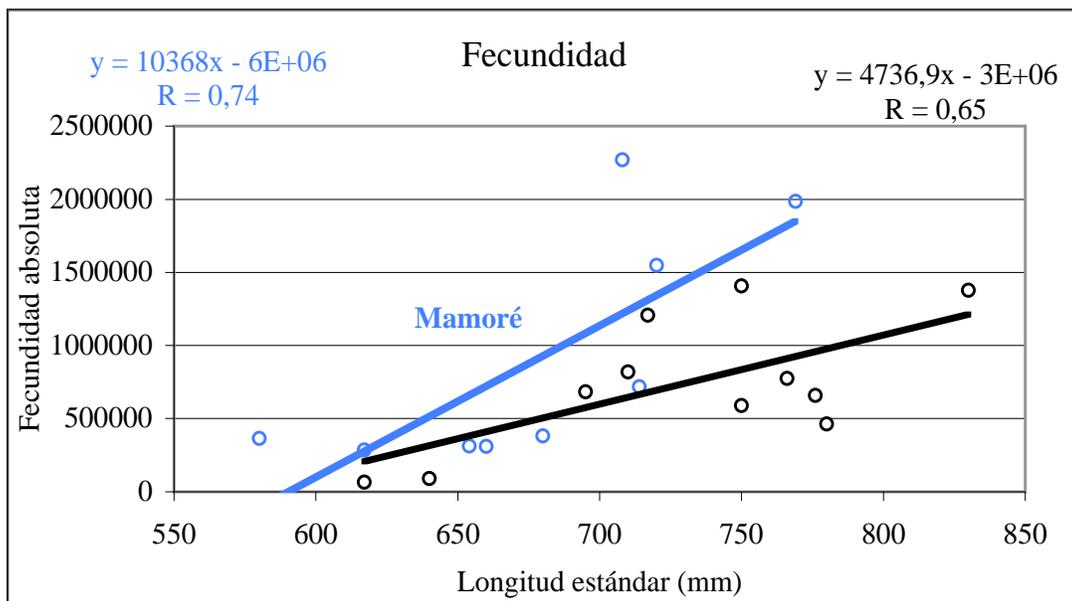


Fig. 15. Relación entre la longitud estándar y la fecundidad absoluta de hembras de *C. macropomum* en el Iténez y Mamoré

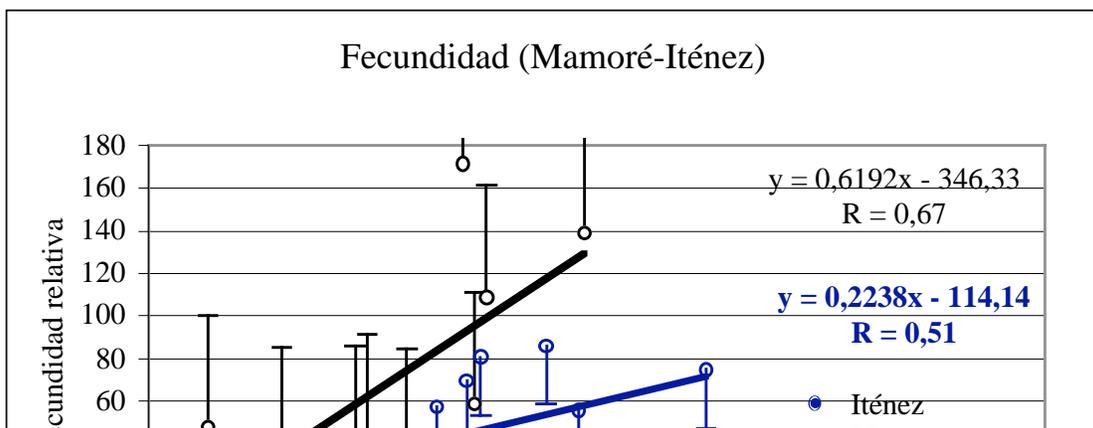




Fig. 16. Relación entre el longitud estándar y la fecundidad relativa de *C. macropomum* en el Iténez y Mamoré.

6.2 Biología del crecimiento

6.2.1 Análisis de Longitud – Frecuencia

Los machos y hembras de las cuencas del Iténez, Mamoré y Beni fueron colectados entre los años 2001 y 2002. Estas muestras fueron subdivididas dentro de clases de tamaño de 30 mm antes del análisis. Para cada cuenca se hizo la distribución del número de individuos colectados durante los dos años respecto a su longitud estándar. Para la cuenca del Iténez y la cuenca del Mamoré se observó una distribución de frecuencias de tres modos de longitudes estándar. En la cuenca del Mamoré con una mayor distribución en los modos hacia los individuos más pequeños a diferencia de la cuenca del Iténez donde su distribución mayor fue hacia los individuos de longitudes estándar grandes. Un análisis estadístico reveló que no existe una diferencia significativa entre la distribución de las frecuencias de tallas dentro de las poblaciones de la cuenca del Iténez y Mamoré (Kolmogorov-Smirnov two-sample test, $p > 0,1$). En la cuenca del Beni se observó una distribución intermedia ya que en el muestreo solo se han colectado individuos representantes de tallas medianas a grandes durante Octubre y Noviembre del 2002, por lo que no se puede realizar un test de comparación, ya que la distribución no representa la realidad de esta población (Fig 17).

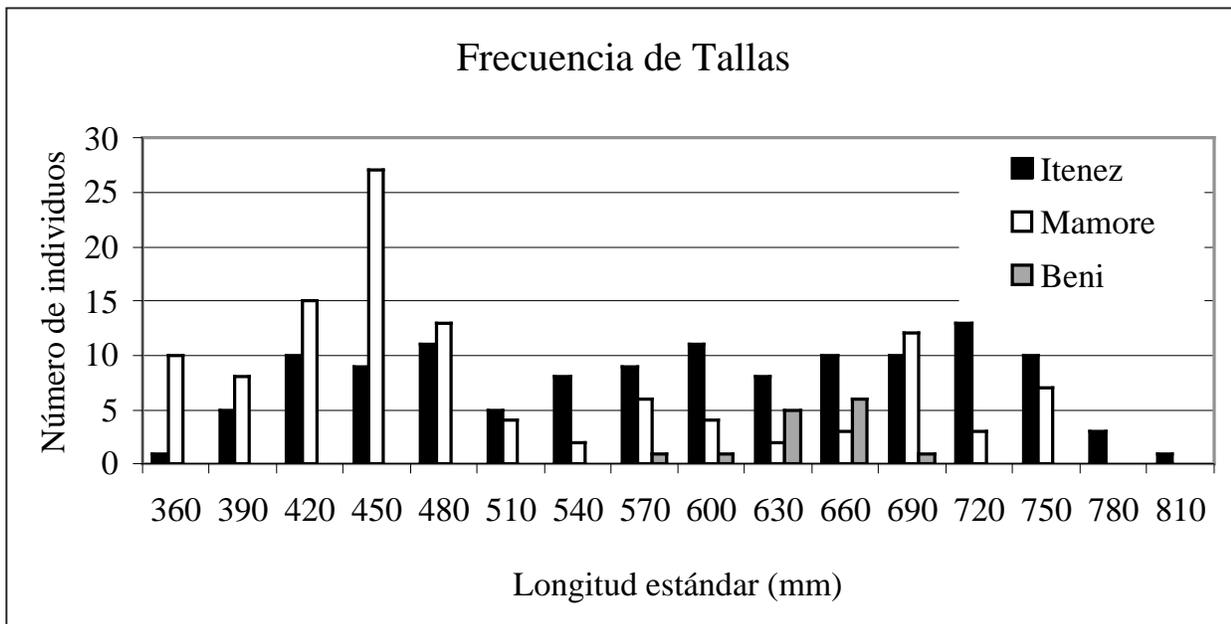
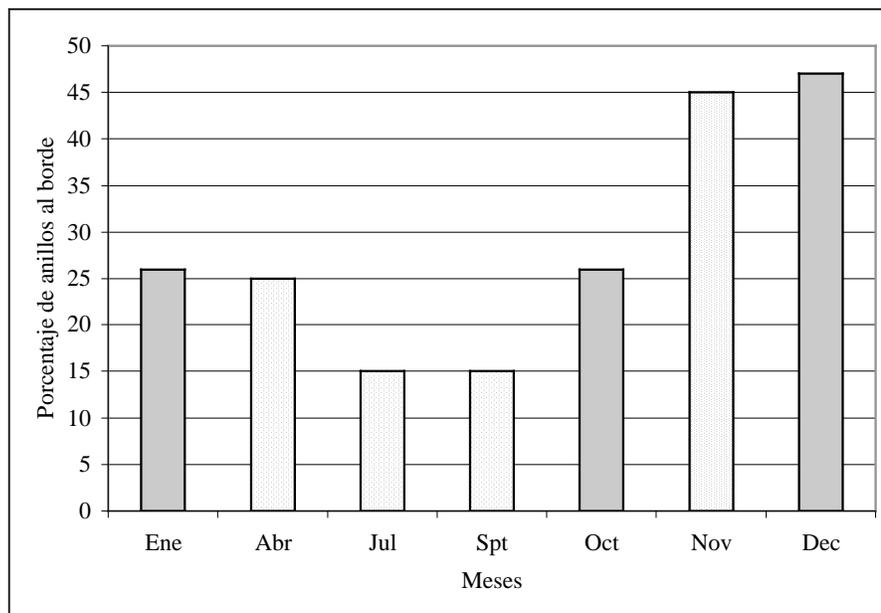


Fig. 17. Distribución de Frecuencias de tallas de *Colossoma macropomum* en las cuencas del Mamoré, Iténez y Beni durante los años 2001-2002.

6.2.2 Interpretación de otolitos y estimación de la edad

La interpretación de los otolitos de *Colossoma macropomum* fue realizada desde una marca principal (el *nucleus*) que corresponde a la primera zona formada de esta pieza cálcica. La estructura interna de la región del otolito comprendida entre el núcleo y la primera marca principal de crecimiento es relativamente compleja al ser la más larga y la menos coloreada, por lo que la lectura del primer anillo es la que dificultó en algunos casos la interpretación. Los anillos de los otolitos fueron definidos por las bandas coloreadas. Estas zonas oscuras fuertemente teñidas fueron consideradas como una disminución anual del depósito de calcio. Esta banda es seguida de un espacio hialino hasta la formación de un nuevo anillo anual (Fig. 19). Una



de las dificultades para la interpretación fue la existencia de las marcas coloreadas de intensidad intermedia, las marcas incompletas y de marcas muy próximas o sobrepuestas que podían ser una o dos marcas. En lo que concierne a la coloración del borde del otolito existe una mayor posibilidad de error e incertidumbre para la aparición o no de un anillo, se observó coloraciones débiles en el borde o discontinuas que fueron consideradas como marcas secundarias para la formación de un anillo. Las bandas formadas al borde del otolito nos permitieron determinar el período en el cual se forma cada anillo. Según las observaciones realizadas el mayor porcentaje de otolitos con anillo al borde es entre Noviembre-Diciembre, meses probables de formación de los anillos para esta especie (Fig. 18), lo que representa aproximadamente 11 a 12 meses de vida considerando que los peces nacen en promedio durante el mes de Noviembre.

Fig 18. Porcentaje de formación de los anillos al borde para la cuenca del Mamoré e Iténez.

- Iténez
- Mamoré

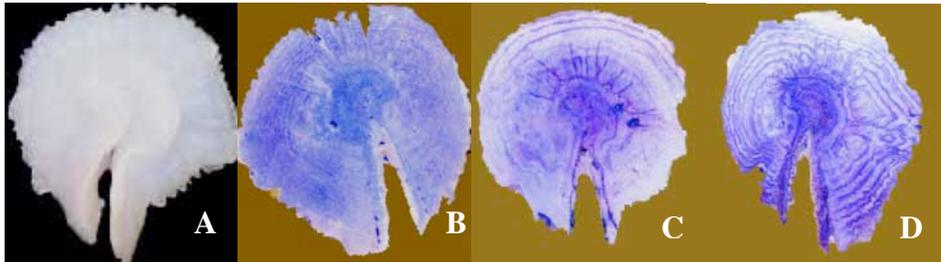


Fig. 19. Foto de otolito de *Colossoma macropomum*. (A) Natural; (B) Beni-teñido, 7-8 años (C) Mamoré-teñido, 3+ años y (D) Iténez-teñido, 6 años.

En las cuencas Iténez y Mamoré se observó que la formación de los anillos anuales (bandas coloreadas) es marcada y se puede distinguir claramente la formación de las bandas oscuras y los espacios hialinos que las separan y que corresponde a los meses en los cuales el pez se encuentra en condiciones favorables para su crecimiento. En la cuenca del Beni los otolitos no presentan la misma apariencia. Las bandas oscuras son mucho más delgadas y difícilmente se puede distinguir la formación de estas bandas oscuras entre las bandas hialinas (Fig. 19).

Se determinó la edad de 111 individuos, para la cuenca del Iténez (43), Mamoré (54) entre hembras y machos y 14 individuos para la cuenca del Beni. Se observaron 8 clases de edades con intervalos de 1 año (Tabla 5). Sin embargo se capturaron individuos más viejos pero al no tener un número óptimo estadísticamente no fueron incorporados en las tablas y curvas realizadas

Tabla 5. Edad de hembras y machos de *Colossoma macropomum* en las tres cuencas.

	MAMORÉ	ITÉNEZ	BENI
Edad (años)	N	N	N
1	7	0	0
2	12	2	0
3	22	3	0
4	7	5	1
5	0	10	2

6	3	13	2
7	1	6	3
8	2	4	6
Total	54	43	14

6.2.3 Crecimiento

La modelización del crecimiento para la cuenca del Mamoré, Iténez y Beni es presentada en la Tabla 6. El modelo lineal aplicado al conjunto de datos logaritmizados muestra un coeficiente de correlación inferior al obtenido con el modelo de Von Bertalanffy (0,70 contra 0,99) para la cuenca del Iténez. De igual manera para la cuenca del Mamoré el coeficiente de correlación fue inferior al obtenido con el modelo de Von Bertalanffy (0,89 contra 0,99). El coeficiente de correlación para la cuenca del Beni fue inferior al obtenido con el modelo de Von Bertalanffy (0,30 contra 0,97).

Tabla 6. Modelo de Von Bertalanffy aplicado al crecimiento de *Colossoma macropomum*:

Longitud (mm); edad (años).

CUENCA		<i>N</i>	<i>L</i> _∞	<i>k</i>
MAMORÉ	Todos	54	744	0,246
	Hembras	26	736	0,282
	Machos	28	742	0,240
ITÉNEZ	Todos	43	881	0,184
	Hembras	21	879	0,188
	Machos	22	849	0,186
BENI	Todos	14	748	0,276

La
entre la

estándar y la edad, mostraron una correlación para la cuenca del Mamoré $R = 0,89$; para la cuenca del Iténez $R = 0,70$ y Beni $R = 0,30$.

El análisis de covarianza (ANCOVA) para comparar las curvas de crecimiento logaritmizadas entre cuencas, muestra que existe una variación significativa de sus pendientes entre las cuencas Mamoré – Iténez ($gl = 2$; $F = 278,75$; $P = 0,0000$) (Fig. 20). Esta comparación nos indica que *Colossoma macropomum* tiene un crecimiento diferente entre la cuenca del Mamoré y la cuenca del Iténez. Para la cuenca del Beni el crecimiento es significativamente diferente a las cuencas del Mamoré e Iténez ($gl = 1$; $F = 49$; $P = 0,0000$ y $gl = 1$; $F = 16,04$; $P = 0,0001$ respectivamente).

relación
longitud

El análisis de progresión modal para cada sexo separadamente para la cuenca del Iténez muestra que las hembras tuvieron un crecimiento ligeramente superior ($K = 0,188 > 0,186$) que los machos; la cuenca del Mamoré presentó el mismo comportamiento observándose en las hembras un crecimiento ligeramente superior a los machos ($0,282 > 0,240$).

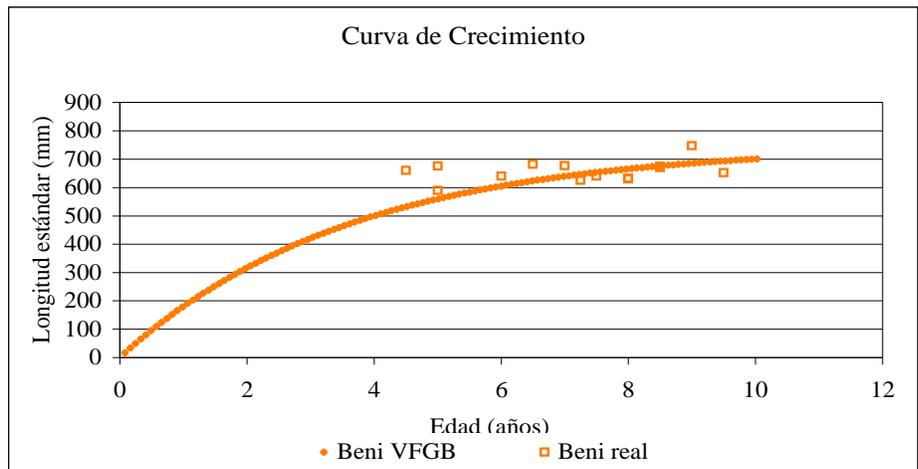
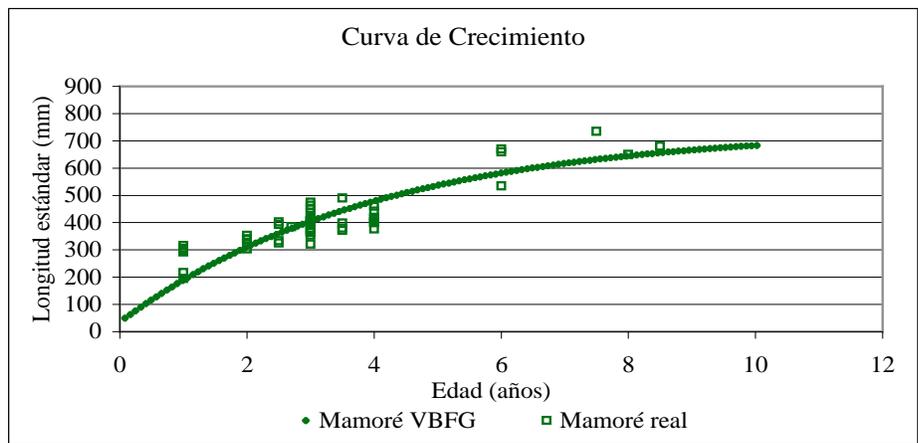
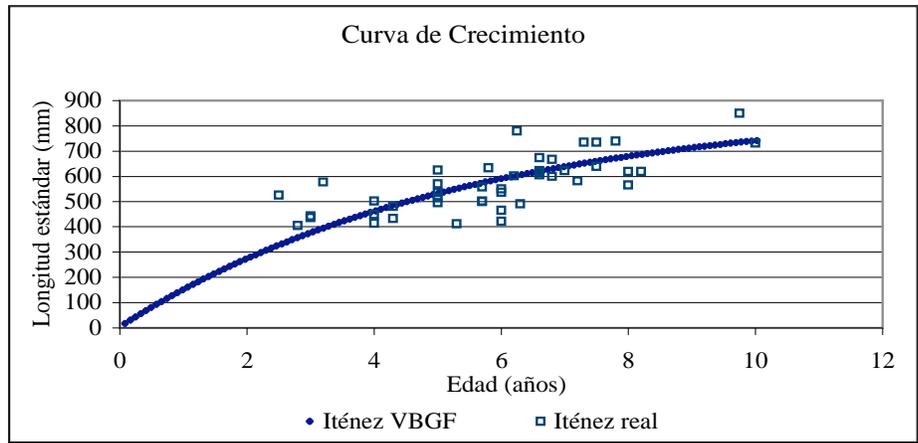


Fig. 20. Comparación de las curvas de crecimiento de Von Bertalanffy y datos reales de *Colossoma macropomum* (todos los individuos) en las cuencas del Mamoré, Iténez y Beni (Amazonía boliviana).

6.2.4 Edad de primera madurez sexual (A_{50})

La edad de primera madurez sexual fue calculada para machos y hembras de las tres cuencas en relación a la talla de primera madurez sexual (L_{50}) (tabla 7). Para las hembras de la cuenca del Iténez la edad de primera madurez observada es de 6,1 años y para los machos de 5,5 años, observándose una diferencia significativa ($t= 34.64$, $gl= 2$, $P = 0,00083$) entre machos y hembras. En la cuenca del Mamoré se observó un A_{50} de 3,4 años para hembras y machos, no presentando diferencias significativa ($t = 0.00$ $gl = 2$, $P = 1.00$) entre machos y hembras. Para la cuenca del Beni las edades de primera madurez sexual (A_{50}) son de 4,4 años para hembras y de 3,3 años para machos, aunque debido a la insuficiencia de datos son resultados preliminares.

La edad de madurez sexual para hembras del Iténez presentó una diferencia significativa con las hembras de la cuenca del Mamoré ($t = 44.11$, $gl = 2$, $P = 0,00051$). Para los machos el A_{50} también presentó una diferencia significativa entre el Iténez y Mamoré ($t = 47.85$, $gl = 2$, $P = 0,00041$).

Esta variación de edad y talla de madurez sexual, sugieren una diferencia de crecimiento entre ambas poblaciones (Mamoré, Beni e Iténez). La relación L_{50}/A_{50} es un índice de comparación (mm/ año) del crecimiento entre el nacimiento y la madurez, este indica que las poblaciones de hembras y machos en la cuenca del Mamoré presentan una tasa de crecimiento alta (133,8 y 125,6 mm/años respectivamente). En la cuenca del Iténez tanto las hembras como los machos muestran una tasa de crecimiento menor (95,4 y 100,2 mm/año). En la cuenca del Beni la tasa de crecimiento para los machos es alta (150,1 mm/año) y para las hembras una tasa más alta (127,7 mm/año) que la cuenca del Iténez y no así con la cuenca del Mamoré (Tabla 7).

Estos resultados indican que tanto para la cuenca del Mamoré como la del Beni los machos y las hembras presentan una tasa de crecimiento mayor en comparación con los machos y hembras de la cuenca del Iténez que poseen la menor tasa de crecimiento. Sin embargo como no se realizó ningún análisis estadístico de la edad de primera madurez sexual, no podemos asegurar o descartar variaciones significativas entre sexos y/o entre cuencas.

Tabla 7. Edad de primera madurez sexual de *Colossoma macropomum* (hembras y machos) en las cuencas del Iténez, Mamoré y Beni.

		HEMBRAS	MACHOS
MAMORÉ	L ₅₀ mm	455±1.04	427±1.12
	A ₅₀ años	3.4±0.014	3.4±0.015
	L ₅₀ /A ₅₀ mm/año	133.8	125.6
ITÉNEZ	L ₅₀ mm	582±3.6	551±4.14
	A ₅₀ años	6.1±0.121	5.5±0.121
	L ₅₀ /A ₅₀ mm/año	95.40	100.18
BENI	L ₅₀ mm	562.2	495.2
	A ₅₀ años	4.4	3.3
	L ₅₀ /A ₅₀ mm/año	127.7	150.1

6.2.5 Retro-cálculo

El crecimiento longitudinal de *Colossoma macropomum*, se estimó indirectamente, basándonos en el retro-cálculo de longitudes a las edades pretéritas. Este modelo se aplicó sobre la base de la hipótesis de proporcionalidad de la longitud del pez (Francis, 1990). En este sentido, para *C. macropomum* se observó la relación existente entre la longitud estándar del pez y el radio del otolito (distancia del núcleo al borde) (Fig. 21). En un amplio rango de tallas se observó un ajuste a una relación lineal entre el crecimiento en longitud del pez y el incremento del radio del otolito, presentando este una correlación entre ambas variables (Fig. 22 y 23).

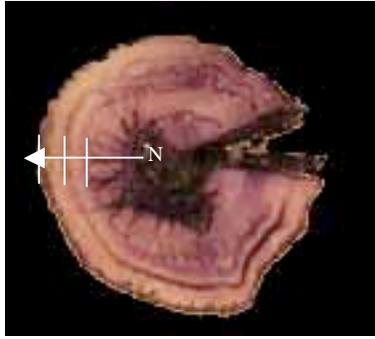


Fig. 21. Modelo del eje de medida de las distancias del núcleo a los anillos en un otolito de *C. macropomum*.

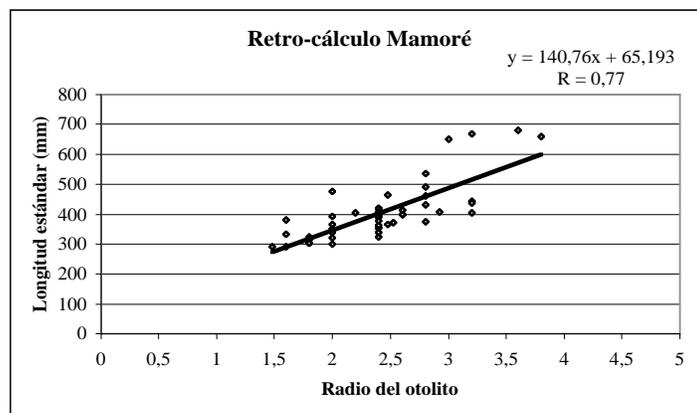


Fig. 22. Relación entre la longitud del pez y el radio del otolito para *Colossoma macropomum* en la cuenca del Mamoré.

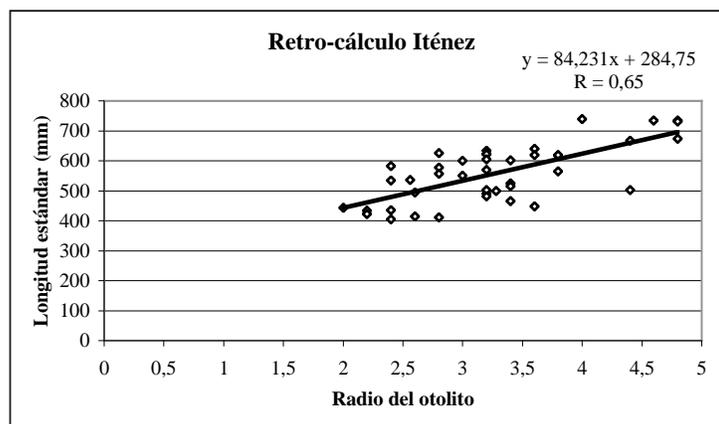


Fig. 23. Relación entre la longitud del pez y el radio del otolito para *Colossoma macropomum* en la cuenca del Iténez.

CUENCA	<i>n</i>	<i>L_∞</i>	<i>K</i>	<i>t₀</i>
--------	----------	----------------------	----------	----------------------

Tabla 8. Modelo de Von Bertalanffy aplicado al crecimiento de *C. macropomum*: Longitud estándar retro-calculada (mm); edad (años).

MAMORÉ	195	743	0,276	-0,079
ITÉNEZ	199	880	0,188	-0,226
BENI	130	747	0,296	-0,034

Las curvas logaritmizadas calculadas a partir de las longitudes retro-calculadas sobre el modelo de Von Bertalanffy (Tabla 8) muestran diferencias entre la curva de Von Bertalanffy calculada desde las longitudes de captura y las edades obtenidas de la interpretación de las bandas de los otolitos (Fig. 24). Sin embargo un análisis *t-test* entre las longitudes estándar de captura y las retro-calculadas para cada edad registrada (1 a 7 años) mostró que no existen diferencias significativas entre las longitudes obtenidas desde los dos métodos (Tabla 9).

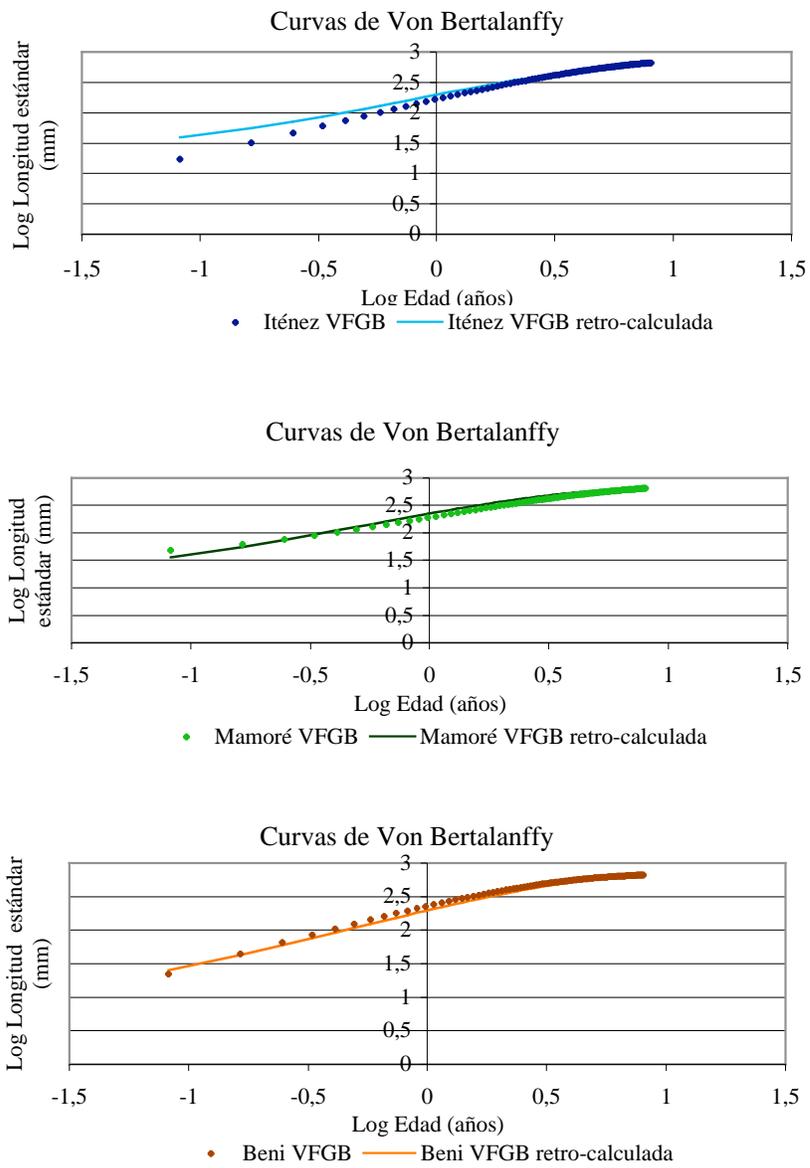


Fig. 24. Comparación de curvas de crecimiento con el modelo de Von Bertalanffy calculadas y retro-calculadas para las cuencas del Mamoré, Iténez y Beni.

Tabla 9. Resultados del *t-test* (two samples) entre las longitudes medidas (calculadas) para cada edad registrada y las longitudes retrocalculadas por separado en cada cuenca (Mamoré, Iténez y Beni). Número de observaciones (N); t-estadístico (t); (ns) no significativo.

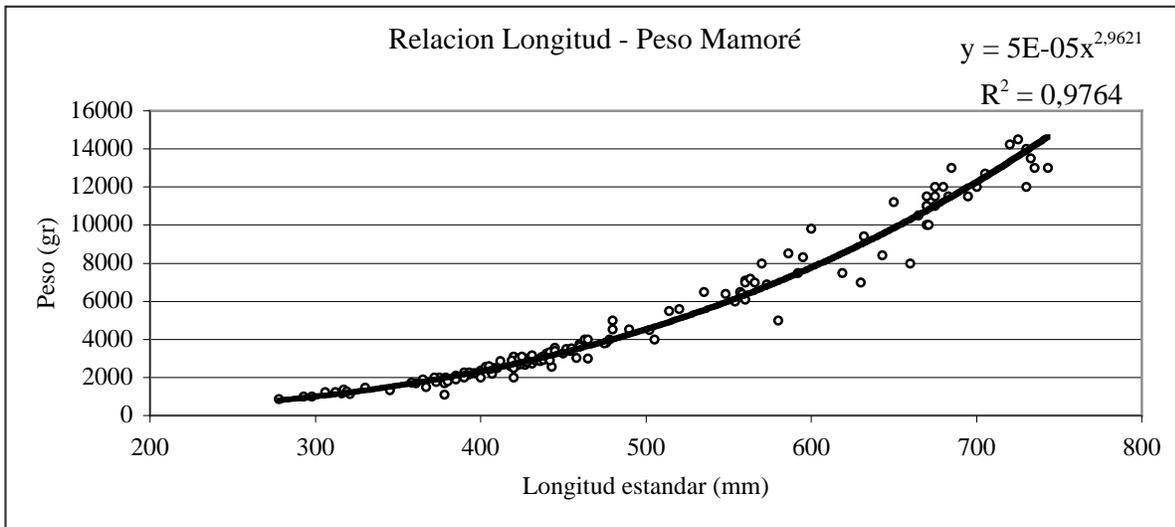
CUENCA	Variable	Variable	Media	DS	N	t	gl	P valor
MAMORÉ	Edad1	Calculada	274,14	47,63				
		Retrocalculo	335	70,29	7	-2,21	6	0,069 ns
	Edad 2	Calculada	344,3	29,65				
		Retrocalculo	367,6	25,35	10	-2,28	9	0,050 ns.
	Edad 3	Calculada	393,5	40,04				
		Retrocalculo	377,3	26,38	10	1,44	9	0,183 ns
	Edad 4	Calculada	416	27,59				
		Retrocalculo	400	34,01	7	1,00	6	0,355 ns
ITÉNEZ	Edad 6	Calculada	632,5	65,12				
		Retrocalculo	604,25	51,64	4	2,86	3	0,064 ns
	Edad 2	Calculada	465	84,85				
		Retrocalculo	415,6	77,07	2	9,50	1	0,07 ns
	Edad 3	Calculada	485,3	79,46				
		Retrocalculo	473,0	26,85	3	0,405	2	0,72 ns
	Edad 4	Calculada	455,6	35,69				
		Retrocalculo	434	49,66	5	0,736	4	0,502 ns
BENI	Edad 5	Calculada	534	65,12				
		Retrocalculo	508	75,39	10	1,03	9	0,328 ns
	Edad 6	Calculada	595,08	95,07				
		Retrocalculo	557,25	59,85	12	1,17	11	0,265 ns
	Edad 7	Calculada	675,83	69,28				
		Retrocalculo	638,83	48,70	6	1,40	5	0,217 ns
	Edad 5	Calculada	642	45,73				
		Retrocalculo	610	58,94	3	0,55	2	0,637 ns
	Edad 6	Calculada	661	29,69				
		Retrocalculo	601	34,64	2	1,31	1	0,41 ns
	Edad 7	Calculada	647	26,76				
		Retrocalculo	599	47,65	3	3,53	2	0,07 ns

6.2.6 Relación Longitud-Peso

La relación longitud–peso calculada por $Pt = aL^b$ (tabla 10) para las dos cuencas presentaron correlaciones positivas ($R^2 = 0,9374$ y $0,9757$) sin embargo la correlación para la cuenca del Beni fue muy baja debido a la insuficiencia de datos de individuos de longitudes y pesos pequeños.

El coeficiente b fue cercano a 3 para la cuenca del Mamoré ($b = 2,9965$) e inferior para la cuenca del Iténez ($b = 2,8842$), indicando que el crecimiento de *C. macropomum* es isométrico en el Mamoré y alométrico en la cuenca del Iténez (Fig. 25 y 26).

La comparación de las regresiones lineales (peso y longitud estándar logaritmizadas) entre la cuenca Mamoré e Iténez no presentó diferencias significativas entre sus pendientes e interceptos ($gl = 1$; $F = 3,05$; $P = 0,082$ y $gl = 1$; $F = 2,25$; $P = 0,1352$).



ig. 25. Relación Longitud – Peso para *Colossoma macropomum* en la cuenca de Mamoré.

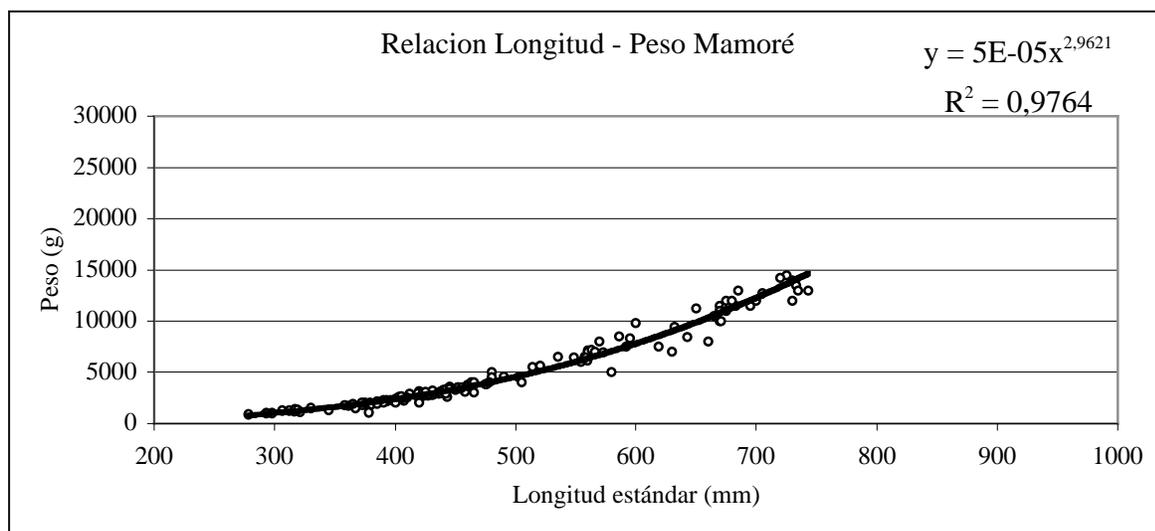


Fig. 26. Relación Longitud – Peso para *Colossoma macropomum* en la cuenca de Iténez

Tabla 10. Ecuaciones calculadas para la relación Longitud – Peso de *Colossoma macropomum* en las cuencas del Mamoré, Iténez y Beni.

CUENCA	SEXO	N	a	B	R
MAMORÉ	Hembras	74	0.00003	3.0453	0.98
	Machos	64	0.00006	2.9181	0.99
	Todos	140	0.00005	2.9621	0.98
ITÉNEZ	Hembras	69	0.00006	2.9200	0.99
	Machos	70	0.00002	2.7547	0.98
	Todos	140	0.00008	2.8843	0.98

VII. DISCUSIÓN

Biología reproductiva

La variación de la proporción de hembras y machos para las cuencas del Mamoré e Iténez no presentó diferencias estadísticamente significativas. Loubens *et al.* (1984); Loubens & Aquim (1986) y Villacorta-Correa & Saint-Paul (1999) observaron que la proporción de hembras y machos también estaba equilibrada en la Cuenca del Mamoré y en la región de Manaus respectivamente.

Loubens & Aquim (1986) hacen referencia a que en los individuos jóvenes existe una pequeña diferencia que se mantiene por un intervalo variable y que llega a alcanzar valores nulos o muy débiles, pero no mencionan si estos resultados son comprobados estadísticamente. Muñoz & Van Damme (1999) observaron algunas diferencias en la proporción de sexos en el río Ichilo en el mes de Febrero encontrando una mayor proporción de hembras (83%) respecto a los machos (17%), sin embargo en el resto del muestreo no encontraron una diferencia constante apoyando a lo citado por Loubens & Aquim (1986) que estas diferencias son variables y que llegan a anularse. Nuestros resultados muestran que el sex ratio es equilibrado para *Colossoma macropomum* en las cuencas del Mamoré e Iténez.

Hay varios factores que producen modificaciones en las estrategias reproductivas de las especies ícticas (Bagenal, 1969; Wootton, 1973; Springate *et al.*, 1985) y Belk (1995) citados por Duponchelle & Panfili (1998) que explican que la edad y la talla de madurez sexual depende de las variaciones ambientales, tales como la variación del nivel del agua, disponibilidad alimentaria, predación por clase de talla, estructura demográfica.

La talla y la edad de primera reproducción son rasgos de historia de vida muy importantes. Una reducción de la edad de primera reproducción puede significar un incremento en el valor reproductivo y la maximización del número de descendientes producidos a edades precoces (Silva, 1973). Las variaciones de edad y la talla de madurez pueden resultar de una gran plasticidad, siendo susceptibles a variar entre poblaciones y a lo largo del tiempo en una misma población (Duponchelle & Panfili, 1998).

La comparación de la talla de primera madurez sexual para una misma especie entre diferentes regiones es interesante porque puede ser un índice de la explotación de las poblaciones por el hombre. Cuando la explotación es fuerte y los pescadores sacan los individuos más grandes y viejos los peces modifican sus estrategias reproductivas, disminuyendo su L_{50} y A_{50} e incrementando el esfuerzo de reproducción (Garrod & Horwood, 1984). Sin embargo las presiones medioambientales también pueden jugar un papel importante en las modificaciones de estos rasgos de vida, tal como la calidad del agua y los ciclos de inundaciones que sufren los diferentes ríos en la Amazonía boliviana. Las variaciones de estos parámetros medioambientales desde el último trabajo realizado por Loubens & Panfili (1997) en la década de los años 80 y la actual (2004), muestran una considerable disminución de las superficies de inundación (comm. pers. Lauzanne) en la región de Trinidad dando lugar a que las poblaciones de *C. macropomum* especialmente juveniles estén sometidos a condiciones nutricionales y espaciales menos favorables. Esta ausencia de grandes inundaciones y sus consecuencias sobre la disponibilidad alimenticia para los juveniles tanto como para los progenitores, podría explicar las diferencias de L_{50} encontradas entre nuestro estudio y el de Loubens & Panfili (1997).

Pocos son los trabajos presentados sobre la edad y talla de primera madurez sexual para *C. macropomum*. Araujo-Lima & Goulding (1997) en la Amazonía central y Goulding & Carvalho (1982) en la cuenca del Orinoco, indican tallas de primera madurez sexual para *C. macropomum* de 56 a 58 cm (longitud estándar) para las hembras maduras más pequeñas respectivamente. En la cuenca del Mamoré (Amazonía boliviana) Loubens *et al.* (1984) observaron tallas de 56 cm para hembras. Sin embargo más tarde Loubens & Aquim (1986) y Loubens & Panfili (1997) encontraron tallas de primera madurez sexual superiores a las de su primer informe de 62 cm para hembras. Siendo estas tallas, registradas en el último informe, elevadas respecto a los resultados obtenidos en trabajos anteriores (ya mencionados) en la Amazonía central al igual que el presente estudio, donde la tallas registradas para la cuenca de Mamoré son mas pequeñas que el trabajo de Loubens & Aquim (1986) y Loubens & Panfili (1997) (cuenca del Mamoré tallas de 45,5 cm para hembras y 42,7 cm para machos).

La talla de primera madurez sexual es una característica inestable y puede variar con las variaciones que presenta el medio natural, por la influencia de los asentamientos humanos (antropización) o el incremento en la explotación pesquera (Duponchelle & Panfili, 1998). Por lo que esta variación de las tallas de primera madurez sexual sugiere que las poblaciones de *C.*

macropomum están sometidas en la última década a dos factores que pueden llegar a una disminución del L_{50} -la reducción del espacio vital y la reducción de la disponibilidad alimenticia tanto para adultos como para los juveniles- y el incremento del esfuerzo de pesca sin discriminación de la talla de madurez sexual-. Efectivamente, en los años 80 cuando Loubens y colaboradores muestrearon, la pesca era casi inexistente en Trinidad (comm pers. Lauzanne), mientras que la pesca comercial en la actualidad está muy desarrollada.

Esta variación podría también tener una base genética pero Reznick *et al.* (1990) mostraron que se necesita entre 30 y 60 generaciones (es decir entre 120 y 240 años tomando 4 años como A_{50}) para que un carácter sea impreso en el patrimonio genético de una población. Pero desde el trabajo realizado por Loubens & Panfili (1997) en la década de los 80 hasta la fecha no ha transcurrido el número de generaciones suficiente para que este carácter haya sido integrado en el genoma de *C. macropomum*. Por lo que se podría decir que estas modificaciones son una respuesta fenotípica debida a las modificaciones del medio y el incremento de la presión de pesca.

Loubens & Panfili (1997) determinaron que la edad de primera madurez sexual para *C. macropomum* varía entre 7 y 10 años en la cuenca del Mamoré. En Brasil la edad de primera madurez sexual reportada para esta especie es de 4 años (Lovshin, 1995). La edad de primera madurez sexual observada en el presente estudio para la cuenca del Mamoré fue de 3,4 años para hembras y machos. Analizando los resultados de Loubens & Panfili (1997) podemos decir que en vista a que el presente estudio tiene una diferencia de 20 años con este último trabajo da lugar a diferentes modificaciones en las estrategias de vida de *C. macropomum* como respuesta a los cambios de su medioambiente.

El hecho de que la edad de primera madurez sexual a bajado puede deberse a que el tamaño de primera madurez ha bajado también, el cálculo realizado del A_{50} sobre las L_{50} encontradas por Loubens & Panfili (1997) muestran una disminución de la edad de primera madurez sexual de 10 años aproximadamente a 7,7 años, estas variaciones pueden ser debidas a que las condiciones ambientales han cambiando de manera significativa. Según Lauzanne (comm. pers.) la diferencia de las superficies inundadas y el tiempo durante el cual están inundadas entre estas dos décadas es un factor muy importante en las variaciones de edad de primera madurez sexual en la cuenca del Mamoré, ya que determina la distribución espacial de las poblaciones y la predación. Bourrel & Phillips (1999) estimó que la superficie de inundación

para la cuenca del Mamoré en la década de los años 80 fue de 100 000 km²; pero por falta de estudios no se puede realizar comparaciones con la actualidad aunque Lauzanne (comm. pers.) en otras observaciones vió que la superficie de inundación en la cuenca del Mamoré disminuyó enormemente, dando lugar a condiciones desfavorables para las poblaciones de *C. macropomum*.

Para la cuenca del Iténez se calculó una edad de primera madurez sexual de 6,1 y 5,5 años para hembras y machos respectivamente, no encontramos datos de referencia por lo que nuestros datos son los primeros para esta cuenca. La diferencia de la edad de primera madurez sexual entre la cuenca de Mamoré y la cuenca del Iténez sugiere que en la cuenca del Mamoré está ocurriendo una mayor explotación pesquera que da lugar a una disminución del tamaño y edad de madurez. Araujo-Lima & Goulding (1997) indican resultados similares en Brasil donde la explotación pesquera aumentó desde 1970 a 1980 dando lugar a tallas y edades de primera madurez sexual más tempranas.

Época de maduración y reproducción

Araujo- Lima & Goulding (1997) indican que la época de desove tiene una duración de dos a cinco meses desde el comienzo de las inundaciones y que en la Amazonía central ocurre entre Noviembre y Abril. Loubens & Aquim (1986) indican que la época de reproducción para la cuenca del Mamoré comienza en Octubre y termina en Diciembre, estando relacionada con el ciclo de inundación de esta región. Y al noreste de Bolivia en la cuenca del Iténez a partir del mes de Octubre coincidiendo también con la estación de aguas altas (Reinert & Winter, 2001). Los resultados obtenidos en el presente estudio nos revelan una fuerte relación entre la época de reproducción y los ciclos de inundación de las cuencas estudiadas. La época de reproducción determinada para la cuenca del Mamoré se ajusta a los resultados obtenidos por Loubens & Aquim (1986) encontrando hembras en estadios 4 y 5 desde Octubre hasta Enero durante los años muestreados (2001-2002), indicando que la actividad reproductiva está en proceso. Para la cuenca del Iténez la época de reproducción estimada está comprendida entre los meses de Octubre hasta Diciembre encontrándose dentro de la época de aguas altas, dentro del rango de meses propuesto por Reinert & Winter (2001). Para la cuenca del Beni los datos fueron insuficientes para poder determinar una época de reproducción y compararla (de Octubre y Noviembre 2002).

Para poder confirmar la época de reproducción se utiliza el IGS que es un índice indicador del desarrollo de las gónadas (ovarios y testículos) para especies que desovan una sola vez (Villacorta-Correa *et al.*, 1999; Duponchelle *et al.*, 1999 y Lino, 2002). Los índices gónado-somáticos calculados para la cuenca del Iténez nos permiten confirmar el incremento en el desarrollo gonadal durante los meses de crecidas del agua (Octubre a Diciembre) y para la cuenca del Mamoré se observó un incremento en el desarrollo gonadal entre Septiembre-Noviembre coincidiendo también con la época de aguas altas.

Tipo de desove

El tipo de desove en los peces está determinado por el genoma de la especie y la interacción entre la dinámica del desarrollo ovocitario y la frecuencia de desoves dentro de un período de reproducción (Vazzoler, 1996 y Vieira, 1996). La distinción de un solo lote o modo de ovocitos en las gónadas maduras de *C. macropomum* indica un desarrollo ovocitario sincrónico: un grupo de reserva de ovocitos previtelogénicos (estadio I y II) que no participará de la próxima reproducción y un segundo grupo en maduración que acumula vitelo y será liberado en el desove.

La distribución de frecuencias de tamaño de ovocitos y los cortes histológicos confirman que *C. macropomum* desova una sola vez durante la época de reproducción como en el río Ichilo (Muñoz & Van Damme, 1999) o en la Amazonía Brasileña (Vieira, 1996).

Fecundidad

Araujo-Lima & Goulding (1997) observaron que la fecundidad de *C. macropomum* en la Amazonía central para una hembra de 60 cm (LS) es de 480.000 ovocitos y una hembra de 80 cm (LS) puede producir alrededor de 1'200.000 millones de ovocitos. El número exacto de ovocitos producido está probablemente relacionado con la cantidad de energía y reservas que el pez ha acumulado durante el periodo de alimentación. Los valores máximos y mínimos obtenidos en el presente estudio para la cuenca del Iténez fueron de 1'407.812 para un pez de 16.400 g y 75 cm y 67.244 para un pez de 9.000 g y 61 cm respectivamente. Para la cuenca del Mamoré los valores máximos y mínimos de la fecundidad absoluta son de 2'271.280 ovocitos para una hembra de 70 cm y 13.250 g y de 285.796 ovocitos para una hembra de 61 cm y 8.800 g valores superiores a los obtenidos en la Amazonía central.

Los resultados obtenidos para la fecundidad absoluta en la cuenca del Mamoré nos muestran una fecundidad más alta en comparación a la cuenca del Iténez, pudiéndose plantear dos hipótesis, la primera, el tipo de agua, donde los ecosistemas acuáticos estudiados están divididos en dos categorías: ríos de aguas blancas (Mamoré) y ríos de aguas negras o claras (Iténez) (Montes de Oca, 1996). Según Sioli (1984) y Junk (1984) la calidad de agua en la Amazonía esta clasificada dos tipos de agua: (1) aguas blancas con un contenido alto de materiales suspendidos (transparencia de 10-50 cm, pH 6.2-7.2) representando una barrera efectiva para algunas especies; (2) los ríos de aguas negras, muy ácidos (pH 3.8-4.9) extremadamente pobres en iones inorganicos considerados como los ríos menos productivos en la Amazonía (Goulding, 1980) y/o aguas claras que corresponden a un tipo particular de aguas negras (transparencia de 0,6 a 4 m y pH 4.5-7.8). Condicionando esta caracterización, la diversidad de organismos que habitan en determinados tipos de agua (Munro, 1999; Lowe Mc Connel, 1987). La cuenca del Mamoré por las características fisicoquímicas descritas, es más productiva que la cuenca del Iténez (aguas claras o negras) dando mejores condiciones alimenticias. Considerando el costo energético de la producción de gametos, la disponibilidad alimenticia juega un papel importante en la regulacion de la fecundidad (Wootton, 1990). Las mejores condiciones alimenticias en el Mamoré podrían explicar la fecundidad más alta que en el Iténez, aunque la comparación de los diámetros de los ovocitos en ambas cuencas muestra que no hay diferencias significativas. La segunda hipótesis está relacionada con la presión de pesca que es más baja en el Iténez que en el Mamoré. El hecho que el L_{50} y la A_{50} son más altas en el Iténez tendería a confirmarlo. Según la teoría, una presión de pesca sobre los adultos lleva a una disminución de L_{50} y A_{50} y un mayor esfuerzo de reproducción que se puede traducir por una elevada fecundidad (Duponchelle, 1997).

Biología del crecimiento

La formación de los anillos en los otolitos es una respuesta a variables medioambientales (Booth *et al.*, 1995; Panfili, 1992). Hay varias variables que pueden explicar la formación de los anillos en los peces: reproducción (Duponchelle & Panfili, 1998), temperatura (Longhurst & Pauly, 1987) y los ciclos de inundación (Welcomme, 1974). Boulenger (1896, 1912) citado por Booth *et al.* (1995) encontró en Tilapias (*O. andersonii*, *O. macrochir* y *O. rendalli*) que la

formación de los anillos ocurría durante los ciclos de inundación y los meses en los cuales la temperatura se elevaba (verano), observando una sincronización de la formación de los anillos con los ciclos hidrológicos. Panfili (1992) y Loubens & Panfili (1997) observaron que la hidrología es un factor muy importante de la ritmicidad y de la naturaleza de los depósitos de calcio en los otolitos de *C. macropomum*.

En áreas tropicales y subtropicales, la formación de los anillos ha sido atribuida a la reproducción, particularmente para los cichlidos (Garrod, 1959; Pannella, 1974; Hecht 1980a citado por Booth *et al.* 1995). En el presente trabajo no se determinaron las variables medioambientales responsables de la formación de los anillos. Sin embargo la formación de la última banda sobre el otolito fue considerada mayoritariamente entre Noviembre y Diciembre aproximadamente coincidiendo con la época de aguas altas e incremento de la temperatura según la bibliografía (Guyot, 1993; Loubens & Panfili, 1997 y Reinert & Winter, 2001).

Existen pocos trabajos sobre la determinación de la edad de *C. macropomum* en su medio natural (Panfili, 1992; Loubens & Panfili, 1997 y Reinert & Winter, 2001). El método utilizado para la interpretación de las marcas sobre los otolitos utilizada en los trabajos mencionados es el corte transversal y la coloración con azul de toluidina. Según Loubens & Panfili (1997) con el método del corte transversal, se puede obtener bandas claras y opacas definidas. Sin embargo cuando se intento realizar lectura sobre otolitos procesados con esta técnica se observó bandas intermedias que disminuyen el poder de interpretación de la lectura del otolito y en algunos casos altera la nitidez de las bandas. Entonces, en el presente trabajo se utilizó la técnica de pulido de toda la superficie del otolito que nos permitió tener una área más grande para la lectura de las bandas del otolito, además no presentaron bandas intermedias observándose bandas más definidas sobre toda la circunferencia del otolito.

Algo interesante que se observó en nuestro estudio es que la formación de las bandas es diferente entre cuencas. Para la cuenca del Mamoré las bandas son más marcadas y la tinción es fuerte por lo que la lectura es un poco más sencilla. Para la cuenca del Iténez la formación de las bandas no es muy marcada y se puede observar marcas delgadas intermedias que pueden dificultar la lectura. Para la cuenca del Beni fue más compleja la lectura debido a que las bandas son delgadas y continuas, eso nos lleva a plantear la hipótesis de que en esta última cuenca las variaciones medioambientales no influirían de una manera fuerte en la formación de las bandas o que estas variaciones son más débiles y no producen fuertes alteraciones del crecimiento del

otolito. Por lo que se podría decir que en ríos donde los ciclos de crecidas son estacionales o marcadas el crecimiento del pez también presentará un patrón de crecimiento marcado, donde en estaciones favorables tendrá un crecimiento rápido y en estaciones desfavorables un crecimiento lento. La diferencia de los ríos con crecidas estacionales y los ríos donde las crecidas no tienen grandes variaciones puede ser explicada por la velocidad de crecimiento, donde un río que no presenta grandes variaciones tendrá un crecimiento más o menos constante a la inversa de un río con crecidas estacionales (Panfili *et al.*, 2001).

El crecimiento de *C. macropomum* es rápido durante los primeros años de vida. Legendre & Albaret (1991) consideran que la talla máxima observada en la naturaleza es un parámetro que puede dar una buena indicación sobre el potencial de crecimiento de los peces tropicales. La curva de crecimiento de la cuenca del Mamoré presentó un coeficiente de crecimiento de $K=0,246$ y la cuenca del Iténez de $K=0,184$ lo que indica que en la cuenca del Mamoré *C. macropomum* tiene un crecimiento superior al de la cuenca del Iténez. La cuenca del Beni presentó un índice $K = 0,276$ superior a la cuenca del Mamoré e Iténez. Este último índice puede tener un margen de error más grande, ya que la insuficiencia de datos pudo dar lugar a que la curva modelizada de Von Bertalanffy haya sido sobrestimada, debido a que no se pudo capturar individuos jóvenes para la cuenca del Beni. Loubens & Panfili (1997) calcularon un coeficiente de crecimiento $K=0,209$ para *C. macropomum* en la cuenca del Mamoré, inferior a los encontrados en el presente estudio. Una posible explicación para que los coeficientes de crecimiento encontrados sean superiores al encontrado por los autores mencionados podría ser que durante los 20 años que pasaron entre el trabajo mencionado y el presente el medioambiente sufrió una intervención de la mano del hombre (pesca) más fuerte, provocando así que los peces modifiquen su tasa de crecimiento, sugiriendo que una mayor explotación pesquera altera el crecimiento entre el nacimiento y la primera madurez sexual, lo que podría explicar el K más alto en la actualidad que hace 20 años cuando no había pesca.

Para la cuenca del Beni se podría plantear la hipótesis de que este ecosistema no sufre una presión pesquera muy fuerte y que las poblaciones de individuos adultos no ha sido alteradas aún y como contiene aguas blancas, las condiciones tróficas son favorables lo que podría explicar el mejor crecimiento.

El índice de condición calculado en el presente estudio nos muestra la correlación entre la disponibilidad de alimento y los niveles de agua. Según Goulding (1981); Loubens & Panfili

(1997) y Reinert & Winter (2001), que realizaron estudios sobre la ecología de estas dos cuencas (Mamoré e Iténez) indican que se trata de dos medios totalmente diferentes tanto fisicoquímicamente, como a nivel de producción. Estas diferencias se deben a que el origen de las aguas que inundan estas cuencas también son diferentes, ya que para la cuenca del Mamoré y del Beni las aguas provienen de los Andes y para la cuenca del Iténez sus aguas se originan dentro de la foresta húmeda del Escudo brasileiro, aguas que condicionan el nivel productivo de cada cuenca.

La diferencia de crecimiento encontrada entre las cuencas del Mamoré, Iténez y Beni nos permiten plantear la hipótesis de que el crecimiento de *C. macropomum* podría estar condicionado por tres factores. El primer factor la calidad del agua donde aguas blancas y aguas negras o claras dan lugar a crecimientos diferentes por sus características físico-químicas y nutritivas de cada una de ellas. El segundo factor es la presión de pesca donde en un medio donde existe mayor presión, como se observó en la cuenca del Mamoré, los individuos pescados serán los de gran tamaño por su interés comercial y las poblaciones que quedarán serán individuos de tallas medianas a pequeñas. El tercer factor los ciclos de inundación, los cuales someten a las poblaciones de *C. macropomum* a épocas favorables y desfavorables, donde en grandes inundaciones (década de los 80) los adultos invaden los bosques inundados y los juveniles las pampas, teniendo durante varios meses condiciones nutricionales sumamente buenas y a la inversa en años con superficies de inundación pequeñas (década de los años 90) Lauzanne (comm. pers.).

La utilización de los datos retro-calculados a partir de marcas de crecimiento están sujetos a numerosas discusiones (Campana, 1990; Panfili *et al.*, 2001). Una consideración a hacer sobre el retro-cálculo es que puede existir un desacoplamiento entre el crecimiento somático de un pez y el crecimiento de sus otolitos (Panfili, 1992). Campana & Nelson (1985) y Campana (1990) indica que la relación lineal entre la talla del otolito y talla del pez permite la modelización del crecimiento de jóvenes a partir de individuos viejos. Echeverria (1987) empleó modelos de regresiones lineales altamente significativas para la relación talla del otolito y talla del pez sobre 30 especies de peces de las costas californianas. Numerosos métodos de estimación del crecimiento por el retro-cálculo están basados directamente sobre una relación lineal después de la transformación de las variables (Francis, 1990). Panfili, (1992) no encontró una relación lineal

entre la talla del otolito y la del pez para *C. macropomum*, según el autor esto pudo deberse a errores en la medición del radio sobre las secciones (cortes) de los otolitos. Una explicación planteada por Panfili fue que las poblaciones de *C. macropomum* en la cuenca del Mamoré no eran explotadas o que la mayoría de sus muestras eran peces de tallas grandes, sugiriendo que las relaciones lineales clásicas establecidas en la literatura solo pueden aplicarse a poblaciones de peces explotadas.

Los trabajos que han utilizado el método del retro-cálculo para modelizar las curvas de crecimiento (Dee & Radtke, 1989; Nishimura & Yamada, 1988 y Loubens, 1980) se han incrementado en los últimos 20 años. En el presente trabajo se observó una relación lineal entre la talla del otolito ($R= 0,77$ (Mamoré) y $R= 0,65$ (Iténez)) y la talla del pez, con una correlación positiva, que nos permitió estimar el crecimiento individual para *C. macropomum*. Al no encontrar una diferencia significativa entre las longitudes estándar calculadas o medidas y las retro-calculadas, la validación de los datos para la aplicación del método del retro-cálculo, puede ser tomado como referencia para poder analizar curvas de crecimiento en poblaciones explotadas de *C. macropomum*.

En la relación matemática de longitud-Peso, el coeficiente b es interpretado como un coeficiente alométrico. Cuando b es menor que 3 significa que el pez crece de una forma alométrica (es menos redondo); los valores de b mayores a 3 significan que el pez crece más en longitud y cuando b es igual a tres el crecimiento es isométrico lo que significa que la forma del pez no cambia a medida que aumenta su talla.

Villacorta-Correa *et al.* (1999) y Costa (1998) encontraron para *C. macropomum* que el valor de b en la relación de longitud-peso para todos sus especímenes fue significativamente diferente de 3, lo cual representa un crecimiento alométrico. Un análisis similar hecho por Jamett (1997) en *Astyanax fasciatus* (Characidae) encontró que la relación longitud-peso tanto para machos como para hembras sugiere cierto grado de dimorfismo sexual, dados los valores diferentes para el valor alométrico (3,081 y 3,434 para machos y hembras respectivamente). Safrán (1992) indica que valores altos para el factor alométrico indican una tendencia a la forma más esférica en el cuerpo.

Trabajos similares fueron realizados por Panfili (1992) y Araujo-Lima & Goulding (1997) en la cuenca del Mamoré y en la cuenca del Orinoco obteniendo coeficientes de $b=2,5795$ y $b=$

2,749 respectivamente sugiriendo un crecimiento alométrico. El valor de b cercano a 3 ($b= 2,96$) encontrado en la cuenca del Mamoré nos sugiere un crecimiento isométrico y para la cuenca del Iténez ($b = 2,864$) sugiere un crecimiento alométrico, con un crecimiento en volúmenes proporcionales al incremento de su tamaño (es decir una forma más esférica).

VIII. CONCLUSIÓN

Los datos del presente trabajo proporcionan nueva información sobre la biología de *Colossoma macropomum* en las tres cuencas estudiadas (Mamoré, Iténez y Beni).

*Las edades y tallas de primera madurez sexual calculadas muestran una disminución de estas variables, en comparación con los trabajos de Loubens & Aquim (1997), que puede deberse a las variaciones medioambientales que se han dado desde el último estudio (20 años atrás), además del incremento de la explotación pesquera (cuenca del Mamoré). Para la cuenca del

Iténez y del Beni las edades y longitudes de primera madurez sexual fueron más altas, pero que al no haber estudios previos, estos resultados deben ser considerados como preliminares.

*Las observaciones macroscópicas y microscópicas (histología) de las gónadas durante el proceso de maduración, confirman la fuerte relación de la época de reproducción con la hidrología en la cuenca Amazónica, estando sincronizada con la crecida de las aguas.

*Los histogramas de frecuencia de tamaño de ovocitos y la histología muestran que las hembras de *C. macropomum* para la cuenca del Iténez y la cuenca del Mamoré tienen una maduración sincronica de sus ovocitos y que tienen desoves totales una vez al año durante la época de reproducción.

*La fecundidad relativa para *Colossoma macropomum* es superior para la cuenca del Mamoré en relación a la cuenca del Iténez, produciendo

*El crecimiento de *C. macropomum* es diferente entre las tres cuencas (Mamoré, Iténez y Beni). El crecimiento para la cuenca del Beni es mayor en relacion a las otras dos cuencas, aunque debido al número de datos, este resultado debe ser considerado como preliminar. Esta diferencia puede deberse a que el crecimiento esta ligado a factores medioambientales y a una explotación menor.

*Tanto el modelo de Von Bertalanffy como el modelo de retro-cálculo nos mostraron un comportamiento similar en la determinación del crecimiento. Ambos fueron validados estadísticamente por lo que pueden ser utilizados en estudios del crecimiento de poblaciones de esta especie.

BIBLIOGRAFÍA

- Armstrong, M. J. & P. A. Shelton. 1990. Clupeoid life-history styles in variable environments. *Environmental Biology of Fishes* 28: 77-85.
- Archibald, C.P., D. Fournier y B. M. Leaman. 1983. A user's guide to Fournier's catch-at-age model. Canadian Manuscript Report of Fisheries and Aquatic Sciences 1688. 84pp.
- Araujo-Lima, C. & M. Goulding. 1997. So fruitfull a fish (Ecology, Conservation and Aquaculture of the Amazon's Tambaqui. New York. 21-96pp.
- Ayala, G. 1997. Relaciones tróficas de los peces en ambientes lénticos de la llanura aluvial del río Chapare (Cochabamba). Tesis para obtener el título de Lic. En Biología. UMSS. Cochabamba Bolivia. 97pp.
- Bagenal, T. B. 1973. Fish fecundity and its relations with stock and recruitment Rapp. P.-v. Reun. Cons. Int Explor. Mer 164: 186-198pp.
- Bagenal, T. B. & F. W. Tesch. 1978. Age and growth. In : Methods for assessment of fish production in freshwaters, Bagenal T. B. (éd.), IBP Handbook, B. Blackwell, Oxford.
- Bagenal, T. B. 1969. The relationship between food supply and fecundity in brown trout *Salmo trutta*. L.J. Fish Biol. 1:167-182pp.
- Balon, E. K. 1975. Reproductive guilds of fishes: a proposal and definition. J. Fish Res Board Can. 32 (6): 821-864pp.
- Barrera, S. y J. Sarmiento. 1992. Lista de peces de Territorio indígena Parque Nacional Isoboro-Sécure. pp 77-106 en: Altamirano R. (Ed). Territorio Indígena Parque Nacional Isoboro-Sécure. Inventario de Flora y Fauna. CIDEBENI, GTZ, Instituto de Ecología (UMSA).

- Barthem, R. & M. Goulding. 1997. The Catfish Connection: Ecology, Migration and Conservation of Amazon Predators. Casebound editions of Columbia University. New York Chichester, West Sussex. 1-137 pp.
- Barthem, R. B. 1990. Descrição da pesca da piramutaba (*Brachyplatystoma vaillantii*, Pimelodidae) no estuário e na calha do Rio Amazonas. Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi (Antropologia) 6(1): 30-117pp.
- Baxter, I.G., 1963 A comparison of fecundities of early and late maturity stages of herring in the north-western North Sea. Rapp. P.-V.Réun.Cons.Perm.Int.Explor.Mer, 154: 170–174pp.
- Bayley, P. B. 1973. Studies on the migratory characin, *Prochilodus platensis* Holmberg, 1889 (Pisces, Characoidei) in the river Pilcomayo, South America. Journal of Fish Biology 5:25-40pp.
- Belk, M. C. 1995. Variation in growth and age at maturity in bluegill sunfish: genetic or environmental effects? Journal Fish Biology. 47: 237-247pp.
- Blacker, R. W. 1974. Recent advance in otolith studies. In: Sea fisheries research, Jones R.R.H. wiley New York. 67-90pp.
- Blondel, J. 1995. Biogéographie : approche écologique et évolutive. Masson, 320p.
- Boero, H. 1993. Bolivia Mágica.Ed.Vertiente La Paz-Bolivia.Tomo I. 312pp.
- Boero, F. 1984. The ecology of marine hydroids and effects of environmental factors : Rev. Marine Ecology 5 :93-118pp.

- Booth, A., G. Merron & C. Buxton. 1995. The growth of *Oreochromis andersonni* (Pisces: Cichlidae) from the Okavango Delta, Botswana, and a comparison of the scale and otolith methods of ageing. *Environmental Biology of Fishes* 43: 171-178pp.
- Bourrel, L. S. Moreau & L. Phillips. 1999. Dinámica de las inundaciones en la cuenca Amazónica boliviana. *Rev. Bol de Ecol.* 6: 5-17pp.
- Boyce, M.S. 1979. Seasonality and patterns of natural selection for life histories. *Am. Nat.* 114: 569-583pp.
- Campana, S. E. & J. D. Neilson. 1985. Microstructure of fish otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 42:1014-1032pp.
- Campana, S. E. 1990. How reliable are growth back-calculations based on otoliths?. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 47: 2219-2227pp.
- Campana, S. E. 2001. Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *Journal of fish biology*, 59: 197-242pp.
- Castro, D. M. 1986. Los bagres de la subfamilia Sorubiminae de la Orinoquia y Amazonia colombiana (Siluriformes-Pimelodidae). *Boletim Ecotropica* 13: 1-39pp.
- Colonnello, G. 1991. Phenological observations and forest litter production in a floodplain forest (várzea) of the Orinoco River, Venezuela. *Interciência* 16: 202-208pp.
- Costa, L. R. 1998. Subsídios ao manejo do tambaqui (*Colossoma macropomum*) na várzea do medio Solimoes: Pesca, dinamica de população estimativa de densidade e dispersão. *Dissertacao de Mestrado. INPA/UFAM. Manaus.* 76p.

- Dee, A. J. & R. L. Radtke. 1989. Age and growth of the brick soldierfish, *Myripristis amaena*. Coral Reefs, 8: 79-85 pp.
- Duponchelle, F. 1997. Reproduction du tilapia (Pisces, Cichlidae) *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758) dans les retenues artificielles de Cote d'Ivoire: analyse comparative des modalités de reproduction et approche expérimentale de leur déterminisme. Thèse de doctorat. Université de Bretagne Occidentale. 135p.
- Duponchelle, F. & J. Panfili. 1998. Variations in age and size at maturity of female Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*, populations from man-made lakes of Côte d'Ivoire. Environmental Biology of Fishes, 52: 453-465pp.
- Duponchelle, F., P. Cecchi, D. Corbin, J. Nunez & M. Legendre. 1999. Variations in fecundity and egg size of female Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*, populations from man-made lakes of Côte d'Ivoire. Environmental Biology of Fishes, 57: 155-170pp.
- Echeverria, T. W. 1987. Relationship of otolith length to total length in rockfishes from Northern and Central California. Fishery Bulletin, 85(2): 383-387pp.
- Fowler, H. F. 1939. Zoological results of the second Bolivian expedition for the Academy of Natural Sciences of Philadelphia, 1936-1937. Part I. The fishes Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia. 92:43-103pp.
- Francis, R. I. C. 1990. Back-calculation of fish length: a critical review. Journal Fish Biol. 36, 883-902pp.
- Garcia de Jalón, D. 1993. Principios y técnicas de gestión en la pesca de aguas continentales. Mundi Prensa. Madrid. 24-32 pp.

- Garrod D. J. & Harwood J. W. 1984. Reproductive strategies and the response to exploitation In Fish Reproduction (eds. G. W. Poots & R. J. Wootton). Academic Press, New York. 367-384.
- Gosso, Ma. & J. M. Iwazki. 1993. Aportes al estudio de la reproducción del Armado – *Pterodoras granulosus* (Familia Doradidae) - del río Paraná, entre ríos Argentina: fecundidad y maduración ovocitaria. Acta Limnologica Brasilensia, 6: 133 –143pp.
- Goulding, M. 1980. The fishes and the forest. Exploration in Amazonian Natural History. University of California Press, Berkeley. London. 280p.
- Goulding M. and M. L. Carvalho. 1982. Life history and management of the tambaqui (*Colossoma macropomum*, Characidae) an important Amazonian food fish. Rev. Bras. Zool. 1(2):107-133.
- Goulding, M. 1981. Man and fisheries on an Amazon frontier. Junk Publishers. Boston – London. 136p.
- Goulding, M. and M. L. Carvalho. 1982. Life History and Management of the Tambaqui (*Colossoma macropomum*, Characidae): An Important Amazonian Food Fish. Revista Brasileira de Zoologia 1(2):33-107pp.
- Goulding, M. 1983. Amazonian Fisheries. The Dilemma of Amazonian Development. In E. F. Moran. Ed. Boulder Col.: Westview Press.
- Goulding, M. M. L. Carvalho and E. G. Ferreira. 1988. Rio Negro: Rich Life in Poor water: Amazonian Diversity and Foodchain Ecology As Seen Through Fish Communities. The Hague: SPB Academic Publishing.
- Goulding, M. 1989. Amazon: The Flooded Forest. London: The BBC.

- Goulding, M., J. H. Smith and D. Mahar. 1996. *Floods of Fortune: Ecology and Economy Along the Amazon*. New York: Columbia University Press.
- Granado, C. 1996. *Ecologia de Peces*. Editorial Mac-Graw Hill. Bogota, Colombia 45:115-200pp.
- Grassé, P. P. 1958. L'oreille et ses annexes In : *Traité de Zoologie-Anatomie, systematique, biologie-Agnathes et Poissons: anatomie, éthologie, systematique*, Grassé P.-P. (éd). Tome xiii(1). Masson, Paris. 1061-1098pp.
- Guyot, J. L. 1993. *Hydrogéochimie des fleuves de l'Amazonie bolivienne*. ORSTOM France (Eds. Collection Etudes et theses). 261p.
- Hamilton, H. 1997. *Influencias geologicas sobre la biodiversidad Amazonica revelados por análisis genético molecular de delfines de río*. Proyecto de tesis de Doctorado. Universidad de Berkeley. 1-12pp.
- Honda, E. M. S. 1974. *Contribuição ao conhecimento da biologia de peixes do Amazonas II. Alimentação do tambaqui, Colossoma bidens*. *Acta Amazonica* 4 :47-53pp.
- Jamett, M., J. Peña y W. Alvarado. 1997. *Crecimiento y maduración sexual de Astyanax fasciatus (Pises: Characidae) en el embalse Arenal, Guanacaste, Costa Rica*. Escuela de Ciencias Biológicas. Universidad Nacional Heredia, Costa Rica. *Rev. Biol. Trop.* 45(2): 855-859pp.
- Junk, W. 1984. *Amazonian floodplains: their ecology, present and potential use*. *Hydrobiologie Tropical*, 15 (4): 285-301pp.

- Junk, W. J. & M. T. F. Piedade. 1997. Plant life in the floodplains with special reference to herbaceous plants. Pp. 147-185. *In* W. J. Junk (ed) The Central Amazon Floodplain Ecology of a Pulsing System, Ecological Studies 123, Springer, Berlin.
- Kartas, F. et J. P. Quignard. 1984. La Fécondité des poissons Téléostéens. Ed Masson, Paris. 3-117pp.
- Kendall, S. 1994. Los delfines de la Amazonia y la Orinoquia. Fundación Omacha. 1-31pp.
- Lamas, I. R. & A. Lima Godinho. 1996. Reproduction in the piranha *Serrasalmus spilopleura*, a neotropical fish with an unusual pattern of sexual maturity. *Environmental Biology of Fishes* 45: 161-168pp.
- Lauzanne, L. & G. Loubens. 1985. Peces del río Mamoré. Collection Travaux et Documents 192, ORSTOM- CORDEBENI-UTB. París, Francia. 65p.
- Lauzanne, L., G. Loubens & B. Le Guennec. 1990. Pesca y Biología pesquera en el Mamoré Medio (Región de Trinidad, Bolivia). *Interciencia*, 15(6): 452-460pp.
- Lauzanne, L., G. Loubens & B. Le Guennec. 1991. Liste commenté des poissons de l'Amazonie bolivienne. *Hydrobiologie Tropical*, 24 (1): 61-76pp.
- Lauzanne, L., G. Loubens & B. Le Guennec. 1992. Les milieux aquatiques de la région de Trinidad (Béni, Amazonie bolivienne). *Rev. Hydrobiol. Trop.* 25(1):3-21pp.
- Legendre, M. & J. Albaret. 1991. Maximum observed length as an indicator of growth rate in tropical fishes. *Aquaculture*, 94: 327-341pp.

- Lino, H. F. 2002. Biología de reproducción y crecimiento de *Pygocentrus nattereri* (Pises Serrasalmidae) en la cuenca del Mamoré y del Iténez (Beni, Bolivia). Tesis de Licenciatura. Universidad Mayor de San Andrés. Facultad de Ciencias Puras y Naturales. Carrera de Biología.
- Longhurst, A. R. & D. Pauly. 1987. Ecology of tropical oceans. Academic Press Inc., Hartcourt Brace Jovanovich Publishers. New York. 407p.
- Loubens, G. 1980. Biologie de quelques especes de Poissons du lagon néo- calédonien III. Croissance. Cahiers de l'Indo-pacifique. 2(2): 101-153pp.
- Loubens, G., J. L. Aquim & E. Robles. 1984. Primeras observaciones sobre la sexualidad y la reproducción de las principales especies de peces de la región de Trinidad -Beni-Bolivia. ORSTOM. 34p.
- Loubens, G & J. L. Aquim. 1986. Sexualidad y reproducción de las principales peces la Cuenca del río Mamoré Beni-Bolivia. ORSTOM. 45p.
- Loubens, G & J. Panfili. 1995. Biologie de *Prochilodus nigricans* (Teleostei: Prochilodontidae) dans le bassin du Mamoré (Amazonie bolivienne). Ichthyological Exploration of Freshwaters 6(1): 17-32 pp.
- Loubens, G. & J. Panfili. 1997. Biologie de *Colossoma macropomum* (Teleostei : Serrasalmidae) dans le bassin du Mamoré (Amazonie bolivienne). Ichthyol. Explor. Freshwaters, 8(1) 1-22pp.
- Loubens, G. & J. Panfili. 2001. Biologie de *Piaractus brachypomus* (Teleostei, Serrasalmidae) dans le basin du Mamoré (Amazonie Bolivienne). Ichthyol. Explor. Freshwaters, 11 (1): 13-34 pp.

- Lovshin L. L. 1995. The colossomids. In C. E. Nash and A. J. Novotny (eds.) World animal science; production of aquatic animals: fishes. Elsevier Science, Amsterdam, The Netherlands.
- Lowe-McConnell, R. H. 1987. Ecological studies in tropical fishes communities. Tropical Biology Series. 382 p.
- McArthur, R.H. & E.O.Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Princeton, N.J., Princeton University Press. 203p.
- Martinez Espinoza, M. 1984. El cultivo de las especies del género *Colossoma* en America latina. FAO. Serie RLAC/84/41-PES 5. Santiago, Chile. 47p.
- Montes de Oca, I. 1996. Geografía y recursos naturales de Bolivia. EDABOL. 3ªed., Bolivia. 614p.
- Morales-Nin, B. 1991. Determinación del crecimiento de peces oseos en base a la microestructura de los otolitos. FAO Documento Técnico de Pesca, 322. Roma, FAO, 58pp.
- Muñoz, H. & P. A. Van Damme. 1998. Parámetros de Reproducción de 4 especies de peces comerciales (*Pseudoplatystoma fasciatum*, *P. trigrinum*, *Colossoma macropomum* y *Piractus brachypomun*) en la cuenca del río Ichilo (Bolivia). Revista Boliviana de Ecología, 4: 29-54pp.
- Munro, A. A. Scott and T. Lam 1990. Reproductive Seasonality in Teleosts: Environmental Influences. United States. 1-241pp.
- Nikolsky, G. 1963. The ecology of fishes. London, Academic Press. New York. 352pp.

- Nishimura, A. & Yameda J. 1988. Geographical differences in early growth of walleye pollock *Theragra chalcogramma*, estimated by back-calculation of otolith daily growth increments. *Marine Biology*, 97: 459-465pp.
- Panfili, J. 1992. Estimation de l'age individuel des poissons: méthodologies et applications à des populations naturelles tropicales et temperes. These de doctorat. Montpellier - France. 456p.
- Panfili, J. H. Pontual, H. Troadec, P. Wright. 2001. Manuel de sclérochronologie des poissons. Coédition Ifremer-IRD, 464p.
- Pearson, N. E. 1924. The Fishes of the eastern slope of the Andes. I. The fishes of the río Beni basin Bolivia, collected by the Mulford expedition. *Indiana University studies* 11(64): 3-83pp.
- Pianka, E. R. 1970. On r and K-selection *Amer. Natur.* 104:592-597pp.
- Pouilly, M., C. Ibañez, M. Gutierrez, & T. Yunoki. 1999. Funcionamiento ecológico de las laguna de la zona de inundación del río Mamoré (Beni – Bolivia). *Rev. Boliviana de ecología y conservación*, 6: 41-54pp.
- Reinert, T. and K. Winter 2001. Sustainability of Harvested Pacú (*Colossoma macropomum*) Populations in the Northeastern Bolivian Amazon. *Conservation Biology*. 16(5) 1344-1351pp.
- Reznick, D.A. Briga H. & Endler J. A. 1990. Experimentally induced life history evolution in a natural population. *Nature* 346:357-359pp.
- Ricker, W. E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada*. 191-382pp.

- Rochail, J. 1985. Situations météorologiques et variations climatologiques en Bolivie (Situation météorologiques-analyse de séries climatiques-inventaire de saisons exceptionnelles: PHICAB: SENAMHI-ORSTOM-IFEA-AASANA. La Paz, Bolivia.
- Roche, M. A. & C. Fernandez Jáuregui. 1988. Water resources, salinity and salt yields of the rivers of the bolivian Amazone. J. Hidrol., 101: 305-331pp.
- Roche, M. A., C. Fernández Jáuregui, A. Aliaga, J. Peña, E. Salas & J. L. Montaña. 1992. Balance Hídrico Superficial de Bolivia. ORSTOM. Bolivia.29p.
- Roubach, R. and Saint-Paul U. 1994. Use of fruit and seeds from Amazonian inundated forests in feeding trials with *Colossoma macropomum* (Cuvier, 1818) (Pisces, Characidae). Journal Appl. Ichthyol. Berlin. 10: 134-140pp.
- Safrán, P. 1992. Theoretical analysis of the weight-length relationship in fish juveniles. Mar. Biol. 112: 545-551pp.
- Saint-Paul, U. 1982. Ecological and Physiological investigations of *Colossoma macropomum*, a new species for fish culture in Amazonia. Memorias de la Association Latinoamericana de Acuicultura. 5:501-518pp.
- Saint-Paul, U. 1994. Der neotropische Überschwemmungswald: Beziehung zwischen Fisch und Umwelt. Final Rep BMFT No 0339366A, BMFT.
- Saint-Paul U. J. Zuanon, A. Villacorta-correa, M. Garcia, Fabré N. Berger U. & Junk W. 2000. Fish communities in central Amazonian white and black water floodplains. Environmental Biology of Fishes 57: 235-250.

- Santos de Menezes, M. e Caramaschi P. É. 1994. Características reprodutivas de *Hypostomus* Grupo *H. Punctatus* no rio Ubatuba, Maricá, RJ (Osteichthyes, Siluriformes). Departamento de Ecología, Instituto de Biología, Universidade Federal do Rio de Janeiro. C.P. 68020. Rio Janeiro. *Rev. Brasil Biol.* 54(3): 503-513pp.
- Sarmiento, J. 1991. Lista preliminar de los peces de Ixiamas. Dpto Santa Cruz, Bolivia. Colección Boliviana de Fauna. La Paz, Bolivia.
- Sarmiento, J. & Barrera S. 1994. Peces de la Reserva de la Biosfera Territorio Indígena Pilon Lajas. Colección Boliviana de Fauna. La Paz, Bolivia.
- Sarmiento, J. 1996. Lista preliminar del Parque Nacional Amboró Dpto. Santa Cruz, Bolivia. Colección Boliviana de Fauna. La Paz, Bolivia.
- Schaffer, W. M. 1974a. Selection for optimal life histories the effects of age structure. *Ecology* 55:291-303pp.
- Schaffer, W. M. 1974b. Optimal reproductive effort in fluctuating environments. Department of Biology, University of Utah, Salt Lake City. *Rev. The American Naturalist.* 108(964): 783-789pp.
- Siamazonia, 2003. Sistema de información de la diversidad Biológica y ambiental de la Amazonia Peruana, 2003, Proyecto BIODAMAZ.
- Silva, S. S. 1973. Aspects of the reproductive biology of the *Sprot Sprattus sprattus* (L0) in inshore waters of the west coast Scotland. *J. Fish Biol.* 5: 689-705pp.
- Silva, J. A. M., M. Pereira-Filho and M. I. Oliveira-Pereira. 2000. Seasonal variation of nutrients and energy in tambaqui's (*Colossoma macropomum* CUVIER, 1818) natural food. CPAQ/INPA. Manaus, Brasil. *Rev. Brasil. Biol.* 60(4): 599-605pp.

- Sioli, H. 1984. Principal biotypes of primary production in the waters of waters of Amazonia. In: R. Misra & B. Gobal. Varanasi, (Eds). Proceedings of the Symposium on recent advances tropical ecology. India, International Society for Tropical Ecology, 591-600pp.
- Sioli, H. 1964. General features of the limnology of Amazonia. Verh. Internat. Verein Limmology. 15: 1053-1058pp.
- Sioli, H. 1968. Hydrochemistry and Geology in the brasílian Amazon region. Amazoniana. 1: 267-277pp.
- Smith, N. J. H. 1979. A pesca no río Amazonas CNPq/INPA. Manaus. 119p.
- Southwood, T. R. E., May R. M., Hassell and Conway R. 1974. Ecological strategies and population parameters. Department of Zoology, Imperial College. London. Rev. The American Naturalist. 108(964): 791-803pp.
- Southwood, T. R. E. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies? J. Amin. Ecol. 46: 337-365pp.
- Southwood, T. R. E. 1988. Tactics, strategies and templets. Oikos 52: 3-18pp.
- Springate, J. R. C. Bromage N. R. & Cumaranatunga P.R.I. 1985. The effects of different rations on fecundity and egg quality in the rainbow trout (*Salmo gairdneri*). 371-391pp. In : CB. Cowey A. M. Macke & Bell J. G. (Eds) Nutrition and Feeding in fish. Academic Press. London.
- Stearns, S. C. 1992 The influence of size and phylogenies on patterns of co variation among life history traits in mammals. Oikos 41: 173-187pp.

- Tserpes, G. & N. Tsimenides. 2001. Age growth and mortality of *Serranus cabrilla* (Linnaeus, 1758) on the Cretan shelf. In: Fisheries Research, 5: 27-34pp.
- Vazzoler, A. E. & N. Menezes. 1992. Síntesis de Conhenimientos sobre o comportamento reproductivo dos characiformes da América do sud (Teleostei, Ostariophysi). Rev. Brasil. Biol., 52(4): 627-640pp.
- Vazzoler, A. E. A. de M. 1996. Biología e reprodução de peixes teleósteos: teoria e practica. Ed. EDUEN. Sao Paulo. 169 p.
- Vazzoler, A. E. A. de M., S. A. Amadio and M. C. Caraciolo-Malta. 1989a. Aspectos biológicos de peixes amazônicos. XI. Reprodução das espécies do gênero *Semaprochilodus* (Characiformes, Prochilodontidae) no baxio Río Negro, Amazonas, Brazil. Rev. Brasileira de Biología 49(1): 165-173pp.
- Vazzoler, A. E. A. M., S. A. Amadio and M. C. Caraciolo-Malta. 1989b. Aspectos biológicos de peixes amazônicos. XII. Indicadores quantitativos do período de desova das espécies do gênero *Semaprochilodus* (Characiformes, Prochilodontidae) no baxio Río Negro, Amazonas, Brazil. Rev. Brasileira de Biología 49(1): 81-175pp.
- Vieira, E. F. 1996. Biología reproductiva do tambaqui *Colossoma macropomum* (Cuvier 1818) (Teleostei: Serrasalminidae) no médio Amazonas. Trabalho de conclusão de curso, Licenciatura Plena em Ciências Biológicas. Faculdade Integradas do Tapajós, Santarém PA. 24p.
- Villacorta-Correa, M. & Saint-Paul U. 1999. Structural indexes and sexual maturity of tamabaqui *Colossoma macropomum* (Cuvier, 1818) (Characiformes: Characidae) in central Amazon, Brasil. Rev. Brasil. Biol? 59 (4): 637-652pp.
- Weatherley, A. H. & Gill H. S. 1987. The biology of fish growth. Academic Press. New York. 443pp.

- Welcome, R. L. 1974. River Fisheries. FAO and Agriculture Organization of the United Nation. Rome. 262-330pp.
- Weitzman, S. H. & N. A. Menezes. 1979. Estado atual da sistemática dos peixes de água doce da América do Sul: Acta Amazonica 8: 657-677pp.
- Whittaker, R. H. & Goodman, D. 1979. Classifying species according to their demographic strategy: 1-Population fluctuations and environmental heterogeneity. Am. Nat. 113: 185-200pp.
- Winemiller, K. O. & K. A. Rose. 1992. Patterns of life-history in North America Fishes: implications for population regulations. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences, 49 (10): 2196-2218pp.
- Wootton, R. J. 1973. The effect of size of food ration on egg production in the female three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. J. Fish Biol. 5: 89-96pp.
- Wootton, R. J. 1990. Ecology of Teleost fishes. Ed. Chapman & Hall, London. 160-195pp.
- Yañez, M. 1999. Etología, Ecología y conservación del delfín *Inia geoffrensis* en los ríos Iténez y Paragua del Parque Nacional Noel Kempff Mercado. Tesis de Maestría en Ecología y Conservación. Universidad Mayor de San Andrés. Facultad de Ciencias Naturales. Instituto de Ecología. Carrera Biología.
- Ziburski, A. 1990. Ausbreitungs-und Reproductions biologie einiger Baumarten der amazonischen. PhD. Thesis Univ. Hamburg. 112pp.