

UNIVERSIDAD MAYOR DE SAN ANDRÉS  
FACULTAD DE CIENCIAS PURAS Y NATURALES  
CARRERA DE BIOLOGÍA



**BIOLOGÍA DE REPRODUCCIÓN Y CRECIMIENTO DE**  
*Pygocentrus nattereri* (Pisces Serrasalminae) EN LA  
**CUENCA DEL MAMORÉ Y DEL ITÉNEZ**  
**(Beni, Bolivia)**

**Tesis de Grado**

**Presentada por:**

**Heyny Faviany Lino Pimentel**

**La Paz – Bolivia**

**2002**

UNIVERSIDAD MAYOR DE SAN ANDRÉS  
FACULTAD DE CIENCIAS PURAS Y NATURALES  
CARRERA DE BIOLOGÍA

**BIOLOGÍA DE REPRODUCCIÓN Y CRECIMIENTO DE**  
***Pygocentrus nattereri* (Pisces Serrasalminae) EN LA**  
**CUENCA DEL MAMORÉ Y DEL ITÉNEZ**  
**(Beni, Bolivia)**

**Tesis de grado para obtener el título de:**  
**LICENCIATURA EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

**Presentado por :**

**Heyny Faviany Lino Pimentel**

**TUTOR ADMINISTRATIVO**

**M.Sc. Julio Pinto**

.....

**ASESOR CIENTÍFICO**

**Dr. Jesús Núñez (IRD)**

.....

**TRIBUNAL**

**Dr. Fabrice Duponchelle**

.....

**Dra. María Ripa de Marconi**

.....

**JEFE DE CARRERA**

**Lic Rubén Marín**

.....

**LA PAZ – BOLIVIA**

**2002**

*Saber disfrutar y valorar  
lo que tienes y sientes  
es la mejor vivencia  
que la vida te ha dado....*

*Dedicado a dos personas que han dado  
todo de sí para hacer posible este logro, a mi  
mamá Aída Pimentel, quien con su amor y  
paciencia me ha dado la fuerza para continuar y  
a mi papá Julio Lino, quien ha sido mi mejor  
ejemplo e inspiración para culminar mis  
estudios.....*

## *Agradecimientos*

A mis papas por su constante apoyo y sacrificio incondicional durante mis estudios y la realización del presente trabajo. A mi abuela Irene, por su apoyo y cariño.

Por el apoyo económico y logístico al proyecto “Genoma / Población / Medio Ambiente”, dirigido por el Dr. Jean François Renno y financiado por el IRD (Institut de Recherche pour le Développement). A la Universidad Técnica del Beni (UTB) por el apoyo material y de personal. Al instituto de Ecología de la Universidad Mayor de San Andrés.

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

Al Dr. Jean François Reno (Investigador del IRD) por su confianza y amistad, por darme la fuerza para conseguir una de mis metas y darme la oportunidad de realizar investigación.

A Jaime Sarmiento (Lab. Ictiología – Colección Boliviana de Fauna) por su colaboración en la toma de datos, apoyo bibliográfico y cooperación desinteresada en el enriquecimiento de este trabajo.

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

A Frederic Mahe (Investigador del IRD) por su apoyo en la recolección de datos, y brindarme su sincera amistad.

A los guías y pescadores: Alfredo Parada, Orlando Vaca y Tomás Suárez, y a los comunarios, quienes fueron los pilares que hicieron posible la recolección de datos.

Al M.Sc. Julio Pinto, Dra. María Ripa de Marconi y M. Sc. Francisco Osorio por su cooperación y aporte al presente trabajo.

A David Kopp por su constante apoyo y confianza, que me hicieron comprender que muchas veces las dificultades son fáciles de superar.

A los amigos Marolyn Vidaurre, Cynthia Carvajal, Nicaned De los Ríos, Freddy Pinaya, Pren Jai Vidaurre, Gustavo Álvarez, Eddy Perez, Iván Valdez y a quienes estuvieron siguiendo mis pasos en los buenos y difíciles momentos dándome su apoyo y fuerza.

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

**Biología de reproducción y crecimiento de  
*Pygocentrus nattereri* (*Pisces Serrrasalmidae*)  
en la cuenca del Mamoré del Iténez  
(Beni, Bolivia)**

**RESUMEN**

La presente investigación se basa principalmente en la determinación de los rasgos de reproducción y aspectos de crecimiento de *Pygocentrus nattereri* (piraña) en las cuencas del río Mamoré (río Sécure) y del Iténez (ríos San Joaquín y San Martín) de la región del Beni.

A través del estudio de la biología reproductiva, se determinó tallas de madurez sexual, período reproductivo, 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 Bertalanfii) además de aportar con información sobre la edad de primera madurez sexual.

No se encontraron variaciones significativas de los aspectos reproductivos de *Pygocentrus nattereri* entre cuencas. Esta especie presenta multidesove durante la época de reproducción que abarca la primera crecida del nivel del agua, alcanza una talla de madurez sexual precoz y posee fecundidad elevada. Sin embargo la única diferencia se establece en el tipo de crecimiento, puesto que durante los primeros años de vida de esta especie, existe un crecimiento más acelerado en la cuenca del Mamoré a diferencia del Iténez, posteriormente en los siguientes años de vida esta variación se hace nula.

## CONTENIDO

	<b>Pag.</b>	
CONTENIDO .....	i	
INDICE DE FIGURAS .....	iii	
INDICE DE TABLAS .....	vi	
MARCO DE LA TESIS .....	viii	
RESUMEN.....	ix	
1. INTRODUCCIÓN .....	1	
2. MARCO TEÓRICO.....	3	
2.1 Selección r-K.....	3	
2.2 Modelo tridimensional de estrategia de reproducción .....	4	
2.3 Aspectos de las estrategias de reproducción .....	5	
2.3.1 Tipo de desove .....	6	
2.3.2 Período de reproducción.....	6	
2.3.2.1 Índice gónado somático (IGS).....	7	
2.3.3 Maduración sexual.....	8	
2.3.4 Fecundidad.....	9	
2.4 Aspectos de crecimiento.....	10	
2.4.1 Esclerocronología.....	10	
2.4.1.1 Otolitometría.....	11	
3. HIPÓTESIS .....	13	
4. OBJETIVOS .....	13	
4.1 Objetivo Superior.....	13	
4.2 Objetivo General.....	13	
4.3 Objetivos Específicos.....	13	
5. ÁREA DE ESTUDIO .....	14	
5.1 Descripción general de la Cuenca Amazónica boliviana .....	14	
5.2 Cuenca Mamoré.....	15	
5.2.1 Ubicación de la zona de muestreo.....	16	
5.3 Cuenca Iténez.....	18	
5.3.1 Ubicación de la zona de muestreo.....	18	
5.4 Presentación de <i>Pygocentrus nattereri</i> .....	20	
6. METODOLOGÍA.....	21	
6.1 Diseño de estudio.....	23	
6.2 Recolección de datos en campo.....	24	
6.2.1 Técnicas de pesca.....	24	
6.2.2 Biología de la reproducción.....	25	
6.2.3 Biología del crecimiento.....	28	
6.3 Trabajo en laboratorio.....	29	
6.3.1 Biología de la reproducción .....	29	
6.3.2 Biología del crecimiento.....	30	
6.4 Análisis de datos.....	31	
6.4.1 Talla de madurez sexual.....	31	
6.4.2 Época de reproducción.....	32	
6.4.3 Tipo de desove.....	33	

6.4.4 Fecundidad .....	33
6.4.5 Edad y crecimiento.....	34
6.4.6 Edad de primera madurez sexual .....	35
6.4.7 Relación Longitud-Peso.....	35
<b>7. RESULTADOS .....</b>	<b>36</b>
7.1 Biología reproductiva.....	36
7.1.1 Tallas de madurez sexual.....	36
7.1.2 Época de reproducción .....	39
7.1.2.1 Evolución de estadios de maduración sexual .....	39
7.1.2.2 Desarrollo gonadal – IGS.....	41
7.1.3 Tipo de desove.....	44
7.1.3.1 Módulos de frecuencia por tamaño.....	44
7.1.3.2 Histología de ovarios.....	45
7.1.4 Fecundidad.....	47
7.1.4.1 Relación Fecundidad Absoluta – Peso corporal.....	47
7.1.5 Fecundidad Relativa.....	48
7.2 Aspectos de crecimiento.....	50
7.2.1 Edad.....	50
7.2.2 Crecimiento modelizado con la formula Von Bertalanffy.....	51
7.2.3 Comparación de la longitud estándar entre clases de edad .....	53
7.2.4 Edad de primera madurez sexual.....	53
7.2.5 Crecimiento alométrico.....	55
7.2.5.1 Relación Longitud – Peso.....	55
<b>8. DISCUSIONES .....</b>	<b>57</b>
8.1 Biología de la reproducción .....	57
8.1.1 Tallas de Madurez sexual (L50) .....	57
8.1.2 Época reproductiva .....	58
8.2.3 Tipo de desove - Estructura del ovario .....	62
8.2.4 Fecundidad .....	63
8.2 . Aspectos de crecimiento .....	65
8.2.1 Edad y Crecimiento .....	65
8.2.2 Edad de primera madurez sexual .....	68
8.2.3 Crecimiento alométrico .....	69
<b>9. CONCLUSIONES .....</b>	<b>70</b>
<b>BIBLIOGRAFÍA .....</b>	<b>73</b>
<b>ANEXO 1 .....</b>	<b>82</b>

ÍNDICE DE FIGURAS	Pag.
Figura 1. Modelos de estrategias de historia de vida de peces, según Winemiller & Rose (1992).	5
Figura 2. Esquema de ubicación de los otolitos en el oído interno (Stequert 1995).	12
Figura 3. Morfología y plano de corte de una Sagitta derecha de un Osteichthyo. La zona central del corte representa el núcleo (modificado de Panfili 1992).	12
Figura 4. Río Sécure que desemboca en el río Mamoré.	18
Figura 5. Mapa de ubicación de los puntos de muestreo en el río Sécure, cuenca del Mamoré.	19
Figura 6. Río San Martín que confluye al río Blanco o Baures de la cuenca del Iténez.	21
Figura 7. Mapa de ubicación de los puntos de muestreo en el río San Martín y San Joaquín, cuenca del Iténez.	22
Figura 8. A. <i>Pygocentrus nattereri</i> . B. Mandíbulas gruesas y dientes agudos formados en línea.	25
Figura 9. Captura de <i>Pygocentrus nattereri</i> con mallas agalleras.	27
Figura 10. Armado de redes agalleras y espineles en ambientes inundados (Goulding 1980).	28
Figura 11. Esquema de una gónada de hembras con maduración gonadal en pre-desove (estadío 4), de la cual se extrajo un fragmento.	30
Figura 12. Ubicación del par de otolitos Sagitta en el laberinto membranoso del oído interno del pez, modificado de Gauthier (2001).	31
Figura 13. Esquema de oocitos separados en una caja Petri, a partir de este tipo de imagen, el Software realiza el recuento automático. En la parte derecha se presenta un esquema ampliado de un oocito del cual se registran las medidas máximas y mínimas de su diámetro.	32
Figura 14. Otolito con formación de anillos en el núcleo y en la región próxima al borde. Presenta 4 años de edad. X 25.	33

- Figura 15. Distribución bimodal del número de oocitos por diámetro de un individuo. 36  
flecha indica el ultimo grupo modal de diámetros superiores, que corresponde a un evento de puesta.
- Figura 16. Modelización de la función logística de la talla de madurez sexual del porco 40  
de hembras y machos de *P. nattereri* maduros por intervalos de 20 mm (L: Cuenca del río Mamoré B. Cuenca del río Iténez.
- Figura 17. Cortes de ovarios de *P. nattereri*. A. Ovario en vitelogénesis, se observan 41  
oocitos en estadios de maduración. 100x. B. Ovario que no ingresó a proceso vitelogénesis, se observan oocitos en estadios primarios de maduración.
- Figura 18. A. Corte histológico de un testículo en espermatogénesis, observar los can 42  
con gran cantidad de espermatidas, que darán lugar a los espermatozoides. B. Testículo que no ingreso a proceso de espermatogénesis, se observa los espacios intertubulares sin elementos germinales (espermatidas).
- Figura 19. Evolución bimensual de estados de maduración sexual de hembras *P. nattu* 43  
en la cuenca del Mamoré.
- Figura 20. Evolución bimensual de estados de maduración sexual de hembras *P. nattu* 44  
en la cuenca del Iténez.
- Figura 21. Variación bimensual del IGS de hembras y machos en la cuenca del Mamoré 45  
Calculada con individuos que alcanzaron la talla de madurez sexual (L50).  
barras representan el error estándar.
- Figura 22. Variación bimensual del IGS de hembras y machos en la cuenca del Iténez 46  
Calculada con individuos (hembras y machos) que alcanzaron su talla de madurez sexual. Las barras grafican el error estándar.
- Figura 23. Histograma de frecuencia oocitaria de una hembra en estado de maduración 47  
avanzada (estadio 4, pre-desove). Cuenca Mamoré.
- Figura 24. Histograma de frecuencia oocitaria de una hembra en estado de maduración 48  
avanzada (Estadio 4, pre-desove). Cuenca Iténez.
- Figura 25. Corte histológico de un ovario que no ingresó a proceso de vitelogénesis. 149  
óvalo y la llave indican grupos de oocitos en diferente grado de desarrollo (pequeños grandes).10x.

ÍNDICE DE FIGURAS		Pag.
Figura 26.	Corte histológico de un ovario en vitelogénesis avanzada (estadío de maduración 3). El óvalo indica grupos de oocitos en diferente grado de desarrollo (mas pequeños).10x.	50
Figura 27.	Corte histológico de una hembra en vitelogénesis avanzada (estadío de maduración 4). Se observan oocitos en estadío de maduración sexual avanzada (pre-desove), y otros grupo aún en proceso de maduración. 10x.	50
Figura 28.	Comparación de regresiones lineares entre la fecundidad absoluta y el peso corporal de <i>P. nattereri</i> , entre la cuenca del Mamoré y del Iténez.	51
Figura 29.	Fecundidad relativa e IGS de hembras con madurez avanzada (estadío 4, pre-desove) en la cuenca del Mamoré. Las barras representan el error estándar.	53
Figura 30.	Fecundidad relativa e IGS de hembras con madurez avanzada (pre-desove) en la cuenca del Iténez. Las barras representan el error estándar.	53
Figura 31.	Imagen de otolitos de <i>P. nattereri</i> . Las estrellas indican bandas oscuras que asumen un año de edad. A. Otolito con 5 bandas B. Otolito con 3 bandas.	54
Figura 32.	Curva de ajuste de Von Bertalanffy a los datos de Longitud estándar (mm) y edad (años).	56
Figura 33.	Comparación de las curvas de crecimiento logaritmizadas en las cuencas del Mamoré e Iténez.	56
Figura 34.	Edad y talla (L50) de primera madurez sexual de hembras y machos <i>P. nattereri</i> en la cuencas del Mamoré y del Iténez. Las figuras triangulares corresponden a machos y las circulares a hembras. El ovalo indica el primer año de vida.	58
Figura 35.	Regresión de la relación Longitud estándar (mm) – Peso (g) para la cuenca Mamoré.	59
Figura 36.	Comparación de regresión linear de la longitud estándar (mm) - Peso (g) de <i>P. nattereri</i> entre ambas cuencas ( Mamoré e Iténez).	60
Figura 37.	Frecuencia mensual de especies (% spp) en reproducción y tendencia de la variación del nivel pluviométrico y la temperatura en la cuenca Amazónica.	64

- 
- Figura 38. Nivel de agua - promedio mensual 1988 – 1998 en Puerto Varador-Trinidad (datos proporcionados por el SEMENA) (Modificado de Pouilly et al. 1999). Variación mensual del nivel del agua, Y fotoperiodo de la región de Trinidad en 2002 (hrs. luz) obtenidos de [www.bd1.fr](http://www.bd1.fr). Y la curva de puntos indica el período de reproducción que tendría *P. nattereri* dentro del ciclo hidrológico.

---

Tabla I.	Ubicación geográfica de los puntos de muestreo en el río Sécure (norte-sur).	18
Tabla II.	Ubicación geográfica de los puntos de muestreo en los ríos San Martín y San Joaquín.	21
Tabla III.	Fechas de muestreo en la cuenca del Mamoré e Iténez y su ubicación dentro del ciclo hidrológico.	26
Tabla IV.	Máximos y mínimos de longitud estándar (mm) y peso (g) de hembras y machos de <i>Pygocentrus nattereri</i> de las cuencas del río Mamoré y del Iténez.	39
Tabla V.	Talla de madurez sexual de hembras y machos de <i>P. nattereri</i> en las cuencas Mamoré e Iténez, durante la época húmeda entre 2001-2002.	40
Tabla VI.	Estimación de Fecundidad Relativa (oocitos/g) en la cuenca del Mamoré y del Iténez.	52
Tabla VII.	Edad de hembras y machos de <i>P. nattereri</i> en las dos cuencas, donde la edad máxima observada fue en la cuenca Mamoré con 7,8 años.	55
Tabla VIII.	Valores del modelo de crecimiento de Von Bertalanffi.	55
Tabla IX.	Comparaciones de la longitud estándar entre edades y entre cuencas. La clase de edad 1, 2 y 4 indican alta significancia.	57
Tabla X.	Edad de primera madurez sexual (E 50) calculada a partir de la talla de madurez sexual (L 50), para hembras y machos de ambas cuencas.	59
Tabla XI.	Características físico químicas de los tres tipos de aguas según Sioli (1968), Salati et al. (1983) y Moyle & Cech (1996).	72

## MARCO DE LA TESIS

La tesis es un logro del programa “Interacciones Genoma / Poblaciones / Medio Ambiente de peces Tropicales”, realizado por el IRD (Institut de Recherche pour le Développement).

Este programa se desarrolla en el marco del convenio con el Instituto de Biología Molecular y Biotecnología (IBM y B) e Instituto de Ecología (I.E.) de la Universidad Mayor de San Andrés (UMSA) de La Paz, con el Centro de investigación de Recursos Acuáticos (CIRA) de la Universidad Técnica del Beni (UTB), y la Unidad de Limnología y Recursos Acuáticos (ULRA) de la Universidad Mayor de San Simón (UMSS) de Cochabamba.

Reconociendo la importancia de las poblaciones en la evolución de la diversidad biológica, el programa de investigación intenta responder a las siguientes preguntas:

- ¿Cuáles son los roles de los factores ecológicos, genéticos e históricos en la estructuración de las poblaciones ?
- ¿Cuáles son los roles de la plasticidad fenotípica y de los rasgos de vida en la adaptación, la estructuración y el mantenimiento de las poblaciones ?

Dar respuestas a estas preguntas permitirá una mejor comprensión de los mecanismos de especiación de peces en los medios acuáticos tropicales.

Los enfoques están centrados en varios niveles de integración del genoma a la especie, por ello las investigaciones se basan principalmente en el estudio de interacciones entre rasgos de vida y estructura de las poblaciones. Contemplando, estrategias de reproducción, biología, ecología de las primeras fases de vida, crecimiento y carga parasitaria.

**Biología de reproducción y crecimiento de  
*Pygocentrus nattereri* (Pisces Serrrasalmidae)  
en la cuenca del Mamoré del Iténez  
(Beni, Bolivia)**

**RESUMEN**

La presente investigación se basa principalmente en la determinación de los rasgos reproducción y aspectos de crecimiento de *Pygocentrus nattereri* (piraña) en las cuencas del río Mamoré (río Sécure) y del Iténez (ríos San Joaquín y San Martín) de la región del Beni.

A través del estudio de la biología reproductiva, se determinó tallas de madurez sexual, período reproductivo, 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 Bertalanfii) además de aportar con información sobre la edad de primera madurez sexual.

No se encontraron variaciones significativas de los aspectos reproductivos de *Pygocentrus nattereri* entre cuencas. Esta especie presenta multidesove durante la época de reproducción que abarca la primera crecida del nivel del agua, alcanza una talla de madurez sexual precoz y posee fecundidad elevada. Sin embargo la única diferencia se establece en el tipo de crecimiento, puesto que durante los primeros años de vida de esta especie, existe un crecimiento mas acelerado en la cuenca del Mamoré a diferencia del Iténez, posteriormente en los siguientes años de vida esta variación se hace nula.

## **1. INTRODUCCIÓN**

En regiones tropicales y ecuatoriales la reproducción de los peces revela carácter estacional y generalmente depende de la dinámica fluvial para regular su ciclo biológico; principalmente para el desarrollo de órganos sexuales, maduración de gametos y estímulos para el acto reproductivo (Kunkel & Flores 1991). Así la gametogénesis normalmente se asocia a la estación de lluvias, época en la cual, también la alimentación disponible se constituye en un recurso importante para el desarrollo y crecimiento de larvas y juveniles (Billard & Breton 1981).

En la amazonía boliviana, son escasos los estudios sobre biología reproductiva y de crecimiento. Se tienen reportes de Loubens & Aquim (1986), Muñoz & Van Damme (1998), Loubens & Panfili (2000) quienes principalmente trabajaron con especies comerciales de gran talla. Acerca de estas, Goulding (1981) considera que a consecuencia de una pesca exhaustiva durante varios años, es posible que sus poblaciones disminuyan considerablemente.

Por otra parte, poca importancia se le ha dado a especies de bajo valor comercial, aunque estas también juegan un papel importante en la subsistencia de poblaciones humanas, en numerosas regiones ribereñas de la planicie de inundación del Beni (Loubens & Aquim 1986).

Entre estas especies que son utilizadas para consumo local, se encuentra *Pygocentrus nattereri*, que en un futuro, podría constituirse en una nueva alternativa para la pesca comercial e incluso ser utilizada con fines turísticos como la pesca deportiva. A pesar de ello y de su importancia como especie depredadora, existe poca información sobre su biología. Referencias importantes provienen de revisiones taxonómicas sobre el género (Fink 1993), aspectos reproductivos en el Paraná-Brasil (Bonnetto *et al.* 1967, Oldani *et al.* 1992), morfología y alimentación (Machado-Allison & García 1985, Machado-Allison 1987, Nico & Taphorn 1988, Jégu 1992).

Entre los trabajos reportados para la región amazónica boliviana, están los realizados por la ex ORSTOM (Instituto Francés de Investigación Científica para el desarrollo en Cooperación), la UTB (Universidad Técnica del Beni) - CORDEBENI (Corporación de Desarrollo del Beni), entre 1983 -1987; que se refieren a relaciones longitud estándar-peso (Le Guennec 1985), morfología (Lauzanne & Loubens 1985, Pouilly *et al.* 2001) y algunos aspectos de biología reproductiva (Loubens & Aquim 1986), además de reportes sobre su presencia en la cuenca del Madre de Dios y del Iténez (Lauzanne *et al.* 1991).

Estos reportes son insuficientes para conocer los rasgos de reproducción de *P. nattereri*, por ello que el presente trabajo contribuye con información sobre su época de reproducción, edad y talla de madurez sexual, tipo de desove, fecundidad y crecimiento en las cuencas del Mamoré y del Iténez de la región del Beni.

## **2. MARCO TEORICO**

### **2.1 Selección r-K**

Los ambientes acuáticos, colonizados por una diversidad de ictiofauna, están sometidos a diversos impactos naturales y/o producidos por el hombre. Dependiendo del grado de percepción de la fauna a los estímulos ambientales, las variaciones se reflejan en una adaptación que influye sobre su fisiología, supervivencia, reproducción y crecimiento (Zanuy & Carrillo 1987).

Respecto a variaciones del ambiente, teorías de selección "*K*" y selección "*r*", propuestas originariamente por MacArthur y Wilson 1967 y desarrolladas por Pianka en 1970 (Pianka 1970), que definen como las situaciones extremas de un continuum r-K a lo largo del cual se sitúan los individuos

Los términos *r* y *K* se refieren a los parámetros de la curva logística de crecimiento de una población, donde "*r*" es la pendiente (tasa de crecimiento de la población) y "*K*" es la asíntota superior (capacidad de carga del ambiente natural para la población).

Las características asociadas a la selección "*r*" son: madurez precoz, alta tasa de crecimiento individual, elevada fecundidad relativa, descendientes de pequeña talla, gran esfuerzo de reproducción y duración de vida corta. Los caracteres asociados a la selección "*K*" son: madurez tardía, baja tasa de crecimiento individual, fecundidad relativa y esfuerzo de reproducción reducido, descendientes de gran talla y gran esperanza de vida (Pianka 1970).

Sin embargo, varios autores consideran el continuum r-K de Pianka (1970) (sobre el cual se basan una gran parte de las teorías sobre rasgos de vida), como una visión muy estrecha que no puede responder a la diversidad de rasgos de vida (Stearns 1992, Blondel 1995, Duplonchelle 1997).

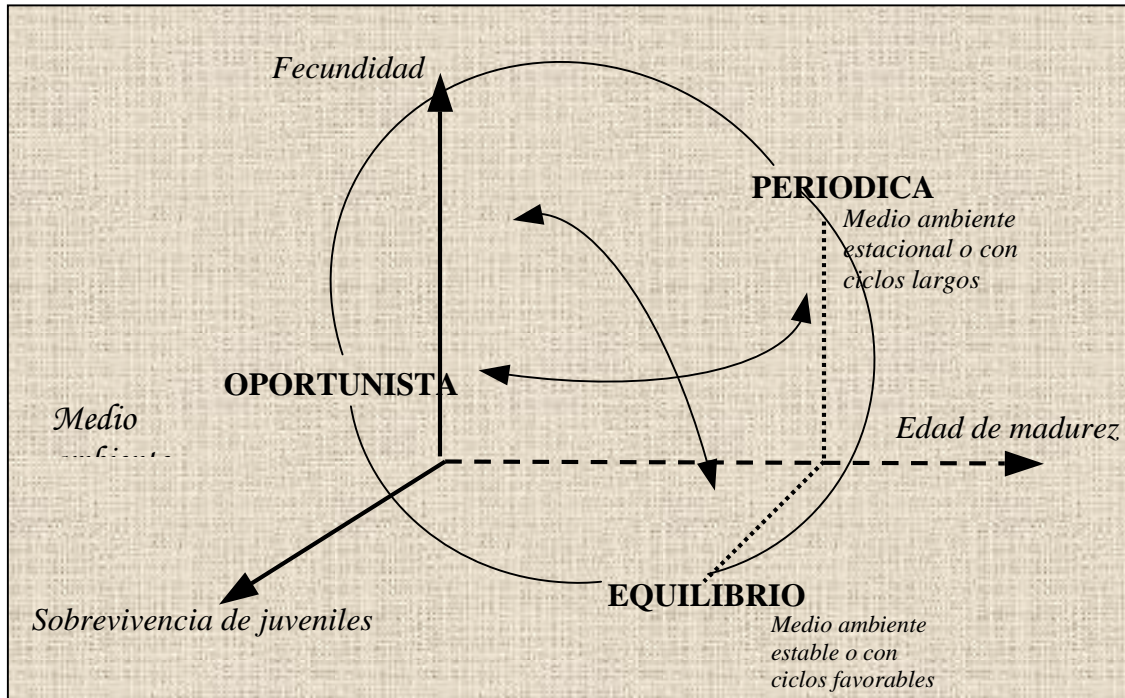
## 2.2 Modelo tridimensional de estrategia de reproducción

Ante la limitada capacidad del continuum r-K para explicar la diversidad encontrada en los rasgos de vida, varios autores proponen dos ejes suplementarios al modelo de Pianka (1970), entre ellos Winemiller & Rose (1992). Sin embargo la multiplicidad de fuerzas selectivas que ejercen sobre las historias de vida y la diversidad de respuestas generadas por los organismos hacen que ningún modelo de estrategias demográficas puedan responder a la diversidad de rasgos de vida (Southwood 1988, Stearns 1992, Blondel 1995).

Winemiller & Rose (1992), a partir de un estudio de 216 especies ícticas en norte América, resolvieron 3 tipos de estrategias reproductivas a lo largo de un continuum tridimensional, estas se basan en tres parámetros demográficos: la sobrevivencia juvenil, la fecundidad y la edad de primera madurez (Fig. 3):

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 parentales, periodos de gestación largos, tiempo de generación intermedia o larga, madurez sexual retardada y estación de reproducción prolongada. Propia de la selección *K*, ya que se desarrolla en ambientes favorables.
3. **Estrategia periódica**, fijada para peces de tallas grandes, con fecundidad alta, duración de vida larga, tiempo de generación relativamente largo (que puede coincidir a veces con el ciclo de reproducción), 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 sobrevivencia de los individuos (ejemplo, en

zonas tropicales, periodos de aguas bajas cuando los recursos disminuyen). Esta situación permite fecundidad elevada, que compensará una importante mortalidad, que sucede a períodos desfavorables.



**Figura 1.** Modelos de estrategias de historia de vida de peces, según Winemiller and Rose (1992).

### 2.3 Aspectos de las estrategias de reproducción

Según Winemiller (1992), los criterios tomados en cuenta para definir estrategias de reproducción son:

1. Tipo y periodo de reproducción.
2. Edad y talla de madurez sexual.
3. Fecundidad.

### 2.3.1 Tipo de desoves

El estudio de la modalidad del desove en los peces, permite establecer pautas de la conducta reproductiva; Wooton (1990) distingue dos tipos de desoves en peces:

1. *Reproducción única.* Los individuos producen todos sus descendientes simultáneamente en un acontecimiento reproductor (único desove, semelparidad), posteriormente mueren, ejemplo: salmones.

2. *Varias reproducciones a lo largo de la vida.* Los organismos mantienen condiciones que favorecen su supervivencia para reproducirse de nuevo o más tarde (iteroparidad). Dentro de esta categoría se distinguen:

- i. **Desove total** (reproducción estacionaria), todos los oocitos maduran y son expulsados al mismo tiempo (sincrónicamente), en un periodo del año definido y tiempo limitado que corresponde a la época de reproducción de estas especies (Lowe-McConnell 1987, Gosso 1997), ejemplo las truchas. Los peces que presentan este tipo de desove, generalmente realizan migraciones para reproducirse (bagres).
- ii. **Desove múltiples**, (reproducción continua) durante la cual los oocitos son producidos y expulsados a intervalos irregulares (Bagenal & Braum 1978). Estos pueden realizar pequeños movimientos o desplazamiento locales para desovar (Gosso 1997).

### 2.3.2 Periodo de reproducción

Muchas especies tropicales desovan más de una vez anualmente y/o continuamente; en tanto otras, presentan un periodo reproductivo al año (Billar & Breton 1981, Wooton 1990). Estos periodos coinciden con la época de lluvias, pues existe sincronización del

ciclo hidrológico, la época de reproducción y desove en peces del trópico (Welcomme 1985) y algunas veces con el fotoperíodo (Duponchelle 1997, Duponchelle *et al.* 1999).

Seguramente en zonas inundables, las primeras lluvias actúan como señal que activa su comportamiento fisiológico induciendo a la reproducción y desove en la mayoría de los peces llaneros (Reid 1983). Lugares, donde además de encontrar a disposición grandes cantidades de recursos alimenticios (entre vegetación y sustrato inundado), encuentran un ambiente más favorable para el desarrollo de sus larvas (Lowe-McConnell 1987).

Para determinar este periodo, se ha utilizado índices que indican el desarrollo de las gónadas a lo largo del tiempo.

### **2.3.2.1 Índice gónado somático (IGS)**

El IGS se refiere al porcentaje que representan las gónadas con referencia del cuerpo. Se expresa como la relación entre el peso de las gónadas y el peso del cuerpo del pez, multiplicado por cien. (Nikolsky 1963, Bagenal 1978). Permite estimar el estado de maduración de las gónadas y el periodo de desove de la población durante el periodo reproductivo (Gosso 1997). Sobretudo, es común utilizar este índice para comparar el grado de maduración de grupos de ejemplares en diferentes épocas del año para el estudio de reproducción (Vlaming *et al.* 1982).

El promedio del IGS para una muestra elegida al azar de hembras adultas, conjuntamente con el conocimiento de sus estados sexuales individuales, provee buena información sobre el estado sexual de la población, sin embargo, esta información puede ser complementada con histología. A través de análisis citológicos de gónadas, se puede precisar la frecuencia de desove en el caso de peces que presentan multidesove durante el periodo de reproducción (com pers. Dr. Núñez-IRD).

Existe correspondencia entre el índice y el estado sexual. Según Loubens *et al.* (1984) la escala de maduración identificada para algunas especies de peces (como *Colossoma*

*macropomum*, *Piaractus brachipomun*, *Pseudoplatystoma fasciatum*, *P. tigrinum*) de Trinidad presenta variaciones del IGS, siendo:

- De 0.1 hasta 0.6%, para hembra en estadio sexual 1 (H1)
- De 1 % para hembras en estadio sexual 2 (H2)
- De 1 a 5% para hembras en estadio sexual 3 (H3)
- Hasta 15% para hembras en estadio sexual 4 (H4)
- De 15% a 20% para hembras con desove total, en estadio sexual 5 (H5)
- Para los estados sexuales 6 (H6) y 7 (H7), los porcentajes son semejantes a los de hembras en estadio sexual 3 (H3).

### **2.3.3 Maduración sexual**

La maduración sexual es un proceso biológico de desarrollo cíclico, por el cual un adulto pasa del "reposo" sexual (periodo de latencia) al estado maduro (periodo de reproducción), retornando luego a una fase de reposo sexual (Loubens *et al.* 1984, Sarmiento *et al.* 1987, Arias 1996). Este proceso se verifica en individuos que realizan la primera maduración o en aquellos que reinician el ciclo.

El ritmo fisiológico interno de la maduración gonadal es ajustado por una serie de regulaciones hormonales, asegurando la aparición de actividades sexuales cuando las condiciones ambientales sean más favorables para la supervivencia de las larvas (Lagler *et al.* 1984). Esto es cuando grandes cantidades de material nutritivo son inducidas periódicamente para formar la mayor parte de reservas de óvulos (con pocos elementos nutritivos en el esperma) (Bagenal & Braum 1978).

La maduración se presenta en una escala de estados o grados de madurez sexual. En hembras, la definición de estos se realiza en función del desarrollo de oocitos, y de características generales del ovario (Espinoza 1999).

La **Madurez sexual** es la fase del ciclo de maduración sexual, a través de la cual, el pez (estado juvenil) alcanza el estado adulto con capacidad de reproducirse, que ocurre una sola vez en la vida del pez (Bagenal 1978).

La **Talla de Madurez sexual (TMS)** se expresa como la talla a la cual el 50% de los individuos (machos ó hembras) adquieren la capacidad de reproducirse (Nikolsky 1963, Bagenal 1978).

Muchos factores influyen a fin de que el pez alcance por primera vez la capacidad para reproducirse: características propias de la especie, edad, tamaño y la fisiología que combinados constituyen factores de significancia en relación al estado adulto (Nikolsky 1963). Siendo la talla de madurez sexual un parámetro característico de una fase en el ciclo de maduración sexual (Lagler *et al.* 1984).

Dependiendo de las especies, algunas alcanzan su madurez durante las primeras semanas de nacimiento, mientras que otras pueden encontrar su madurez a los 15 años (Wooton 1990), esta variación de la edad y tamaño de la primera reproducción, constituye un factor de la estrategia de reproducción de la especie (Winemiller 1992).

#### **2.3.4 Fecundidad**

La fecundidad en peces, se expresa como el número de oocitos maduros, presentes en hembras en el momento previo al desove (estado sexual 4 ) (Nikolsky 1963, Bagenal 1978, Lagler *et al.* 1984, Gosso 1989, Gosso & Iwaszkiw 1993). Su estimación es de vital importancia en estudios reproductivos y dinámica poblacional (Gosso 1989).

La fecundidad varía con la especie y con factores como la longitud, peso, edad, periodicidad de desoves, frecuencia a través del ciclo reproductivo, condiciones ambientales, disponibilidad de alimento, el grado de cuidado parental, etc. Tales factores, sumados con la fecundación, incubación, eclosión y desarrollo embriológico tienen efectos directos en las hembras (Nikolsky 1963), que serán visibles en el número de descendientes de cada

puesta, incrementando o disminuyendo la fecundidad con el tamaño de la puesta (Begon 1978).

La estimación de la fecundidad presenta algunas dificultades; el problema radica en distinguir los oocitos en reserva de los que están desarrollados, para ello el criterio que más se utiliza es la presencia o ausencia de vitelo. El número de oocitos contenidos en las gónadas, proporciona la fecundidad por estación (Bagenal & Braum 1978) y permite estimar uno o varios desoves a partir de porcentajes de oocitos en distinto estado de vitelogénesis (Kartas & Quignard 1984, Wooton 1990).

Varios autores distinguen *fecundidad absoluta*, expresada como el número de oocitos que el individuo es capaz de desarrollar; frecuentemente se hacen comparaciones entre poblaciones utilizando la regresión fecundidad-peso. Sin embargo, es posible trabajar con *fecundidad relativa*, representada por el número de oocitos por unidad de peso (Kartas & Quignard 1984), permitiendo comparar entre individuos de diferentes tamaños y/o entre poblaciones.

La selección natural favorece a aquellos individuos que muestran mayor eficacia: a aquellos que realizan una contribución proporcional más elevada al futuro de la población a la que pertenecen. Todos los componentes del ciclo vital afectan a esta contribución y lo pueden hacer a través de la fecundidad y la supervivencia lo que se traduce en valor reproductivo (Begon *et al.* 1978).

## **2.4 Aspectos de crecimiento**

### **2.4.1 Esclerocronología**

La esclerocronología es el estudio para la interpretación de marcas de crecimiento en piezas óseas (espinas, escamas, vértebras y otolitos) (Panfili 1992, Campana 2000). Se basa en el crecimiento continuo que presenta dos fases:

- a. *Crecimiento acelerado*, que se observa como anillos claros.
- b. *Crecimiento lento*, evidenciándose como bandas oscuras.

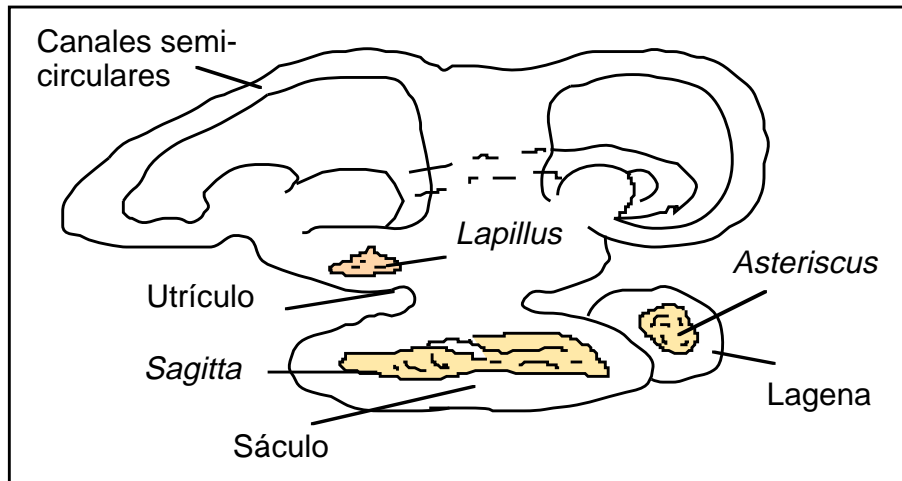
Las técnicas de esclerocronología permiten la descripción de eventos espacio-temporales que afectan a la vida del pez (Castanet *et al.* 1992 citado por Loubens & Panfili 1992). El crecimiento depende enteramente de las condiciones ambientales y de la disponibilidad de recurso, entonces se considera que las piezas calcificadas funcionan como registradores de variaciones del crecimiento (Lagler *et al.* 1984).

Los métodos de esclerocronología conducen, principalmente, a la determinación de la edad de los peces en dos etapas indisociables: el evidente crecimiento de las piezas calcificadas y el estudio de la cronología de sus depósitos (Loubens & Panfili 1992).

La determinación de la edad en peces es una base para conocer la biología y dinámica de poblaciones silvestres o en cautiverio (Loubens & Panfili 1992). Además de proporcionar conocimientos sobre longevidad de las especies, brinda información sobre la tasa de crecimiento, edad de la primera madurez, edad de migraciones importantes y fundamentalmente la edad a la cual el pez alcanza su longitud apropiada para la pesca, que resulta útil para planes de manejo del recurso pesquero (Tresierra *et al.* 1986).

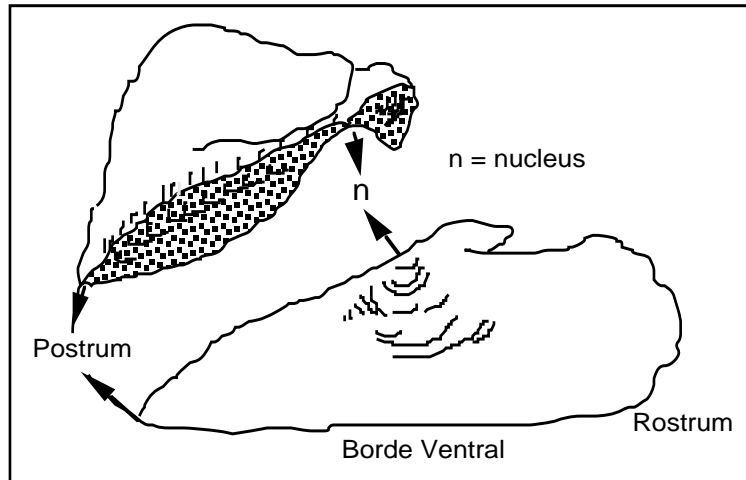
#### **2.4.1.1 Otolitometría**

Es un método de estimación de la edad en peces a partir de marcas registradas sobre otolitos (Panfili 1992). Los otolitos son piezas calcificadas localizadas en el laberinto membranoso del oído interno (Grasse 1958, Blaker 1974). Normalmente existen tres pares; cada par, situado en una cavidad, en la base del canal semicircular (Grasse 1958): el *lapillus* ubicado en la cavidad Utrículo, la *sagitta* en el sáculo y el *asteriscus* en la Laguna (Fig. 2).



**Figura 2.** Esquema de ubicación de los otolitos en el oído interno (Stequert 1995).

Cada otolito se está formado por cristales de carbonato de calcio (aragonita) envueltos por una matriz proteica de peso molecular elevado (otolina), poseen forma, dimensiones y características específicas, que varían según los estados de desarrollo de la especie. Presenta la región anterior llamada *Rostrum*, la posterior o *Postrostrum* y una central o *Nucleus* (Fig.3)



**Figura 3.** Morfología y plano de corte de una *Sagitta* derecha de un Osteichthyo. La zona central del corte representa el núcleo (modificado de Panfili 1992)

### **3. HIPOTESIS**

A consecuencia de la variación topográfica, origen geológico, movimiento de agua, sustrato y principalmente factores físico químicos entre cuencas, que podrían influir sobre los rasgos de vida, conduciendo a variaciones en las estrategias reproductivas y de crecimiento, se espera encontrar diferencias en la biología reproductiva (talla de madurez sexual época de reproducción, tipo de desove y fecundidad) y en el crecimiento de las poblaciones de *Pygocentrus nattereri* de la cuenca del Mamoré y del Iténez.

### **4. OBJETIVOS**

#### **4.1 Objetivo superior**

Conocer la biología reproductiva y el crecimiento de *Pygocentrus nattereri* (Serrasalmyidae), aportando con conocimiento sobre rasgos de vida de la especie e incrementando la información para la elaboración de planes de conservación y manejo de especies depredadoras, como alternativa de pesca para subsistencia y en un futuro como pesca de deporte.

#### **4.2 Objetivo central**

Conocer la biología de reproducción y crecimiento en poblaciones de *Pygocentrus nattereri*, en la cuenca del Mamoré (río Sécure) y realizar una comparación con las poblaciones del Iténez (San Joaquín y San Martín), de la región del Beni durante la época húmeda.

### **4.3 Objetivos específicos**

- Estimar los rasgos de las estrategias reproductivas (época de reproducción, edad y tallas de madurez sexual, tipo de desove, fecundidad absoluta y relativa) y compararlos entre las cuencas del Mamoré y del Iténez.
  
- Proponer modelo de crecimiento y determinar la edad de primera madurez sexual de las poblaciones de *Pygocentrus nattereri* y comparar entre las cuencas del Mamoré y del Iténez.

Los enfoques están centrados en varios niveles de integración del genoma a la especie, por ello las investigaciones se basan principalmente en el estudio de interacciones entre rasgos de vida y estructura de las poblaciones. Contemplando, estrategias de reproducción, biología, ecología de las primeras fases de vida, crecimiento y carga parasitaria.

## **5. ÁREA DE ESTUDIO**

### **5.1 Descripción general de la Cuenca Amazónica boliviana**

La cuenca amazónica boliviana, está formada por cuatro sub cuencas: Madre de Dios (2715Km<sup>2</sup>), Beni (122 400 Km<sup>2</sup>), Mamoré ( 222 000 Km<sup>2</sup>) e Iténez (303 300 Km<sup>2</sup>), estos ríos se unen para conformar el Madeira, afluente mayor del Río Amazonas (Roche *et al.* 1988, Lauzanne & Loubens 1985).

La amazonia boliviana se sitúa entre los 10° S y 20° S, siendo una zona de transición entre la amazonía central y la zona tropical, es variada en cuanto a relieve. Se conforma por una planicie de terrenos recientes; la cadena de los andes y el escudo brasilero (Sarmiento1992, Boero 1993). La parte central de la planicie está formada por la llanura de inundación de aproximadamente 200 000 Km<sup>2</sup>, se extiende por todo el departamento del Beni, sus límites: al Oeste el río Beni, al Norte con una parte del río Iténez, al Este con el río Blanco y al Sud Oeste con los Andes (Loubens *et al.* 1992).

Este relieve permite el desarrollo de diversa vegetación estructurada por unidades de vegetación: sabanas, pantanos y zonas boscosas, entre estos últimos se caracterizan los bosques de galería que forman cordones a lo largo de los cursos del río y se caracterizan por tener mayor humedad (Lauzanne & Loubens 1985). Los suelos de textura franco-arcillosa en la superficie y mayor cantidad de arcilla en el suelo, provocan en época de inundación, acumulación rápida de agua en la superficie que no puede filtrar (Hanagarth 1993).

La diversidad se refleja también en los cuerpos de agua, constituidos por ríos grandes y pequeños, permanentes o temporal y además de lagunas, pantanos, "curiches" y zonas de inundación de diversa duración, que dependen del ciclo hidrológico (Lauzanne & Loubens 1985).

La llanura central es inundada mas de 4 meses al año (Roche *et al.* 1988, Bourrel *et al.* 1999, Pouilly *et al.* 1999). Las precipitaciones en la llanura adyacente a los andes, crecen desde 600 mm año<sup>-1</sup> en el sur hasta 2000 mm año<sup>-1</sup> en el norte y las precipitaciones aumentan en dirección del Escudo Brasileño y los Andes (Roche *et al.* 1992).

En estos llanos, el curso del agua describe meandros, los cuales pueden aislarse del curso principal para formar numerosos lagos lenticulares, que en oportunidades vuelven a conectarse con el cauce principal, durante crecidas de agua.

Estos planos de inundación constituyen un sistema dinámico que se considera intermediario entre ríos (sistemas abiertos) y lagos (sistemas cerrados). Al realizar contacto, la fase terrestre con el medio acuático (en tiempo), permiten intercambios importantes de energía y de elementos nutritivos.

## **5.2 Cuenca Mamoré**

La subcuenca del Río Mamoré cubre una superficie de 222 000 km<sup>2</sup>, 26% de la cuenca del río Madeira. Tiene origen en el ramal de la Cordillera Oriental con el nombre de río Rocha. Desde las estribaciones de los Andes, continúa su curso al sur a través de la gran llanura central de Bolivia, hasta su confluencia con el río Iténez o Guaporé, de altura inferior a 200 metros (Hanagarth 1993, Montes de Oca 1997).

El sistema fluvial Mamoré, considerado como una de las redes más extensa de la cuenca hidrográfica amazónica, se constituye por afluentes de gran magnitud; los principales son de origen andino: de sur a norte, el río Ichilo, el Chapare, el Isiboro, el Sécure, el Apere el Rapulo y el río Yacuma (Loubens *et al.* 1992).

Corresponde a llanuras húmedas, de clima tropical con precipitación anual de 1827 mm. Las características hidrológicas hacen variar el nivel del agua en todo el ambiente: el primer nivel crítico de 750 cm, corresponde al inicio de desbordes del río; el segundo de 750 cm a 950 cm y el tercero desde 950 cm a 1091 cm, donde el 90 % del paisaje se encuentra inundado, comunicando todo medio acuático (Loubens & Panfili 2000).

Considerado como río de llanura se caracterizan por un curso meandroso probablemente de origen tectónico (Sarmiento 1992). Las aguas del Mamoré central tienen características que se asemejan al tipo de aguas “blancas” con un elevado contenido de materia en suspensión (Sioli 1984).

Los ríos y lagunas presentan un mismo patrón de variación estacional con valores mínimos de temperatura y máximos de oxígeno en época de aguas bajas y el fenómeno inverso durante la época de aguas altas. La conductividad, transparencia y el pH siguen un patrón general con valores mínimos en época de aguas altas y máximos durante el estiaje (Pouilly *et al.* 1999).

### **5.2.1 Ubicación de la zona de muestreo**

La zona de estudio se encuentra en la Provincia Cercado del departamento del Beni, sobre el río Sécure que desemboca al río Mamoré aproximadamente a 14°41'11.8 de Latitud Sur y 65°01'00.2 Latitud Oeste). Los ambientes muestreados fueron lagunas ubicadas fuera de los límites del Parque Nacional Isiboro-Sécure (Tabla D); las cuales, durante época de aguas altas, presentan conexión al cauce principal, río Sécure (Fig. 4 y 5).

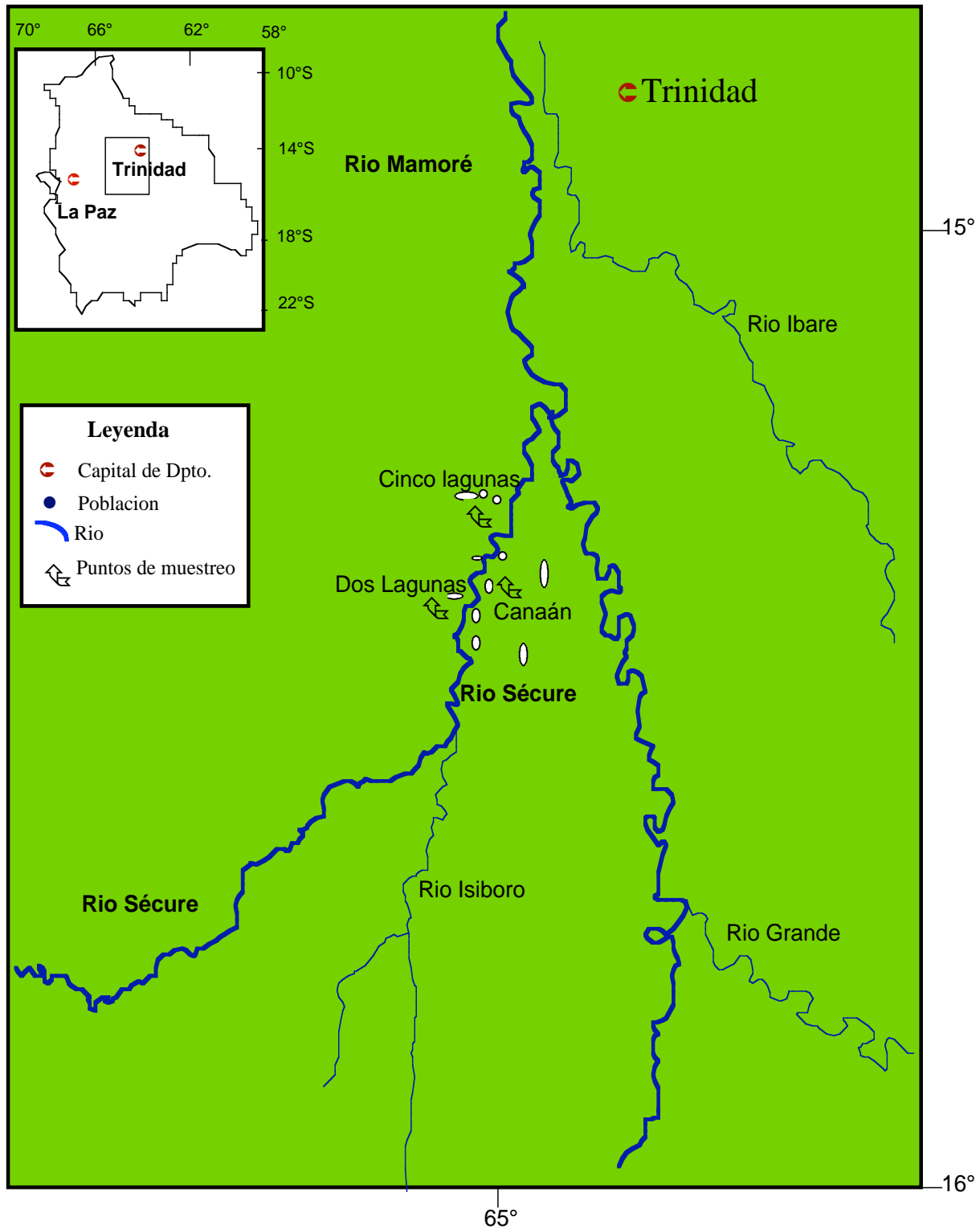
Nombre	Latitud (S)	Longitud (W)
Cinco Lagunas	15°16'35.6	65°01'35.6
Nueva Canaán	15°19'38.1	65°00'05.4
Dos Lagunas	15°21'55.1	65°02'48.8

**Tabla I.** Ubicación geográfica de lagunas donde se realizó el muestreo (río Sécore).



F. Lino

**Figura 4.** Río Sécore que desemboca en el río Mamoré.



**Figura 5.** Mapa de ubicación de los puntos de muestreo en el río Sécure, cuenca del Mamoré.

### 5.3 Cuenca Iténez

El río Iténez nace en Brasil (paralelo 16° sur) en la serranía Aguapechi con el nombre de río Barbaos. Desde su confluencia con el río Verde forma límite internacional entre Bolivia y Brasil. Sigue curso noroeste y a la altura del paralelo 11°51' se une al Mamoré para formar el río Madeira (Boero 1993).

En el extremo norte de la cuenca del Iténez, en el Escudo Brasileño (forma de meseta), alcanza alturas ligeramente superiores a 1000 m. Las precipitaciones anuales son 1512 mm, con evapotranspiración (ETP) que varía entre 1187mm año<sup>-1</sup> a 1347 mm año<sup>-1</sup> o de 76 a 85 % y un caudal asegurado en 7% con 64.10<sup>9</sup> m<sup>3</sup> (Roche *et al.* 1992).

Es navegable todo el año, el ancho promedio del río es de 300 m con profundidad mínima de 1,20 m.. El río no presenta índice de meandrismo elevado, pero en su curso se encuentran cachuelas, bancos de arena y ensanchamientos del río (Montes de Oca 1997).

Al igual que el río Mamoré, sufre inundaciones periódicas (Roche & Fernández 1988) dejando sistemas de lagunas inundables. Sus principales afluentes son: Pauserna, Paraguá, San Simón, Blanco o Baures y el río Itonamas.

Asociado a sedimentos antiguos precámbricos (Sarmiento 1992), la cuenca del Iténez tiende a considerarse dentro del rango de “aguas claras” por características de pH (entre 4.5 – 7.8), bajos nutrientes y una transparencia que varia entre 1 a 4.3 m. según la clasificación de Sioli (1984) y Salati *et al.* (1984).

#### 5.3.1 Ubicación de la zona de muestreo

La zona de estudio se encuentra en la provincia Iténez, dentro de los límites de la Reserva de Inmovilización del Iténez. Los puntos de muestreo se localizan sobre el río San

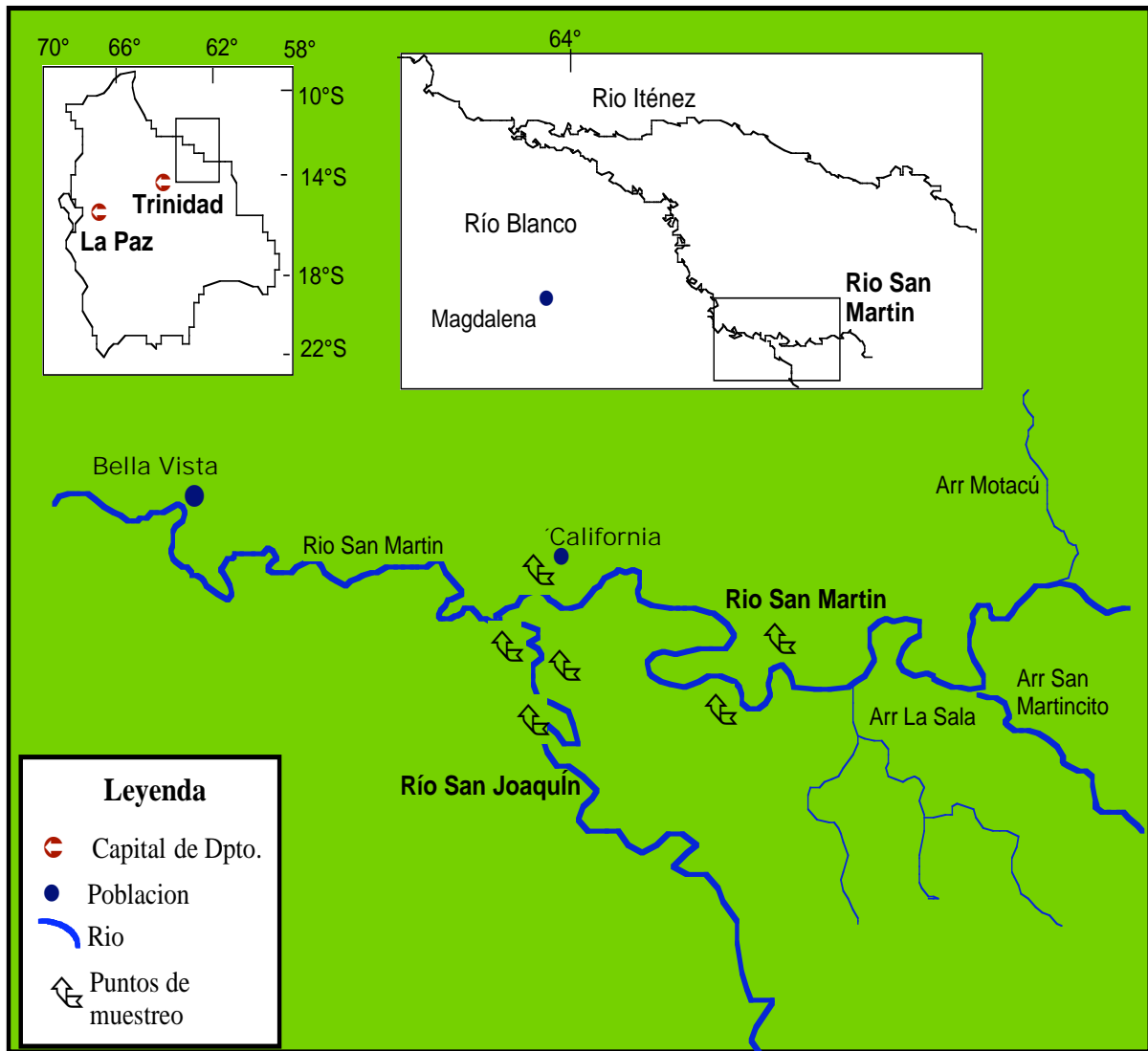
Martín y San Joaquín aproximadamente a los S y O (confluente del San Martín) (Tabla II, Fig. 6 y 7).

**Tabla II.** Ubicación geográfica de los lugares de muestreo en los ríos San Martín y San Joaquín (Cuenca Iténez).

Río	Nombre	Latitud (S)	Longitud (W)
San Martín	Laguna La Sala	13°20,069	63°26,529
San Martín	Bahía California	13°17,753	63°33,355
San Joaquín	Bahía Sitio 4	13°21,553	63°33,026
San Joaquín	Bahía Sitio 5	13°29,030	63°31,207
San Joaquín	Bahía Sitio 6	13°19,551	63°33,777



**Figura 6.** Río San Martín que confluye al río Blanco de la cuenca del Iténez.



**Figura 7.** Mapa de ubicación de los puntos de muestreo en el río San Martín y San Joaquín, cuenca del Iténez.

#### 5.4 Presentación de *Pygocentrus nattereri*

*Pygocentrus* (Müller & Troschel, 1844) es un género pequeño, pertenece al Orden Characiforme, sub familia Serrasalminae; aunque existen ocho especies nominales en la literatura asignadas a este género, solamente tres pirañas son aceptadas por autores recientes (Fink 1993, Machado-Allison & Fink 1995): *P. caribe* (Machado-Allison & Fink

1992), *P. piraya* (Cuvier 1819) y *P. nattereri* (Kner 1860), Machado-Allison 1985, Machado-Allison & Fink 1992).

Numerosas revisiones taxonómicas del género (Eigenmann 1915, Norman 1929, Gosline 1951, Géry 1972-1976) clasifican a los *Pygocentrus* como *Rooseveltiella*, *Taddyella* o *Serrasalmus*. A pesar de estudios sobre relaciones filogenéticas de la subfamilia Serrasalminae de Machado-Allison (1985), que concluyen que se debe mantener el estatus genérico propuesto anteriormente por Kner (1860), otros como Jégu & Dos Santos (1988) y Géry (1993) prefieren nombrarlos como *Serrasalmus*.

*Pygocentrus*, responde a varios nombres vernaculares que provienen de diferentes regiones: piraña o paña (Perú), piraña cajú (Brasil), caribe (Venezuela) y palometa o piraña colorada (Bolivia). En un tiempo fue considerado como "carnívoro obligatorio"; la evidencia que soportaba esta hipótesis estaba asociada a la estructura de las mandíbulas, la formación y anatomía del aparato branquial (Eigenmann 1915, Gosline 1951), sin embargo, estudios mas detallados de Goulding (1980), Machado-Allison & García (1985), Nico & Taphorn (1988) sobre la alimentación de peces adultos y juveniles de estos grupos, rechazan la hipótesis e indican que presentan una dieta más amplia, relacionada con cambios estacionales y disponibilidad de recurso.

#### **5.4.1 Distribución**

*Pygocentrus*, se encuentra ampliamente distribuido en Sud América; en las cuencas del Amazonas, San Francisco, Orinoco y Paraguay-Paraná (Machado-Allison & Fink 1995). Sin embargo, *P. nattereri* ha sido capturada en las cuencas Amazónica y Del Plata (Norman 1913, Eigenmann 1915, 1993 Bonetto *et al.* 1967, Oldani *et al.* 1992, Fink 1993, Agostinho & Júlio In Lowe-McConnell 1987).

En Bolivia *Pygocentrus nattereri*, se registró en las cuenca del Mamoré, Beni, Madre de Dios, Ichilo, Sécuré e Iténez de la cuenca Amazónica (Loubens & Aquim 1986, Lauzanne *et al.* 1990-1991, Géry 1993).

#### **5.4.2 Caracteres anatómicos, biológicos, ecológicos e importancia económica**

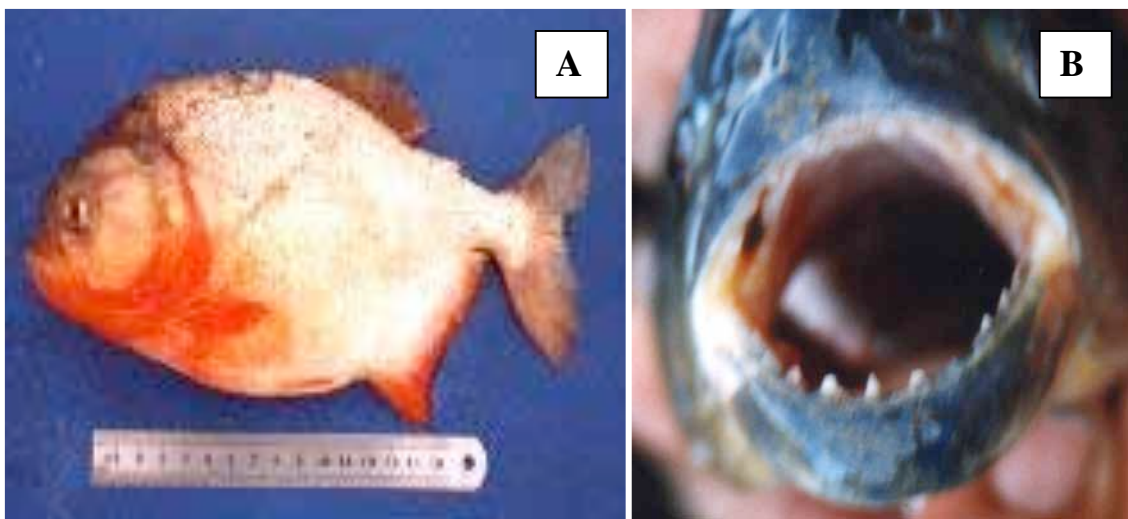
El cuerpo de *Pygocentrus nattereri* es comprimido, generalmente alto, con un vientre afilado y armado de espinas. Presenta una pequeña espina delante de la aleta dorsal. Las escamas son pequeñas y numerosas.

Es una especie carnívora, de cabeza y mandíbulas corpulentas con dientes cortantes y agudos dispuestos en fila, formando una sierra. La extremidad del hocico se estrecha progresivamente y posee un perfil cóncavo (Fig. 8 A y B).

En estados adultos (generalmente alcanzan un máximo entre 250 a 300 mm), parecen alimentarse mucho más de peces muertos, enfermos o heridos que de peces vivos en buen estado. En este sentido juegan un papel útil dentro de la cadena trófica como reguladores de poblaciones (Lauzanne & Loubens 1985).

Por lo general, permanece en las lagunas bajas o zonas de inundación con plantas sumergidas. Según Lauzanne & Loubens (1985) es una de las especies más abundantes en la cuenca del Mamoré. Los lugares que ocupa en el ambiente acuático son las riberas con vegetación asociada, entre gramíneas y ciperáceas, principalmente *Paspalum sp*, *Eleocharis* y *Dichromena* (Machado-Allison 1987).

Para las comunidades ribereñas, *Pygocentrus nattereri* se constituye en un recurso notable para la alimentación familiar, sin embargo no es explotada con importancia comercial.



F. Lino

**Figura 8.** A. *Pygocentrus nattereri*. B. Mandíbulas gruesas y dientes agudos formados en línea.

## 6. MÉTODOS

### 6.1 Diseño de estudio

El estudio se realizó durante época húmeda, entre los meses septiembre de 2001 (comienzo de la época húmeda) a febrero de 2002.

Se realizaron cuatro salidas hacia la región del Mamoré (una de estas salidas correspondió a época seca) y tres a la cuenca del Río Iténez. Con seguimiento bimensual (una salida por mes a cada cuenca), cada una de ellas contó aproximadamente con un periodo de 10 días de pesca (Tabla III).

Los lugares de pesca seleccionados, durante época húmeda, tienen conexión con el cauce principal: en la cuenca del Mamoré al río Sécure. En la cuenca del Iténez los puntos de muestreo son ambientes inundados que se conectan a los ríos San Joaquín y San Martín.

**Tabla III.** Fechas de muestreo en la cuenca del Mamoré e Iténez y su ubicación dentro del ciclo hidrológico.

	MAMORÉ		ITÉNEZ	
<b>Meses</b>	Julio	Época seca	Octubre	Época húmeda
	Septiembre	Inicio época húmeda	Diciembre	Época húmeda
	Noviembre	Época húmeda	Febrero	Época húmeda
	Enero	Época húmeda		
<b>Total salidas/cuenca</b>	4		3	

## 6.2 Recolección de datos en campo

### 6.2.1 Técnicas de pesca

Para la pesca experimental se utilizó 5 redes agalleras (Fig. 9), cuyos números variaron entre: 25, 35, 45, 55 y 60 mm (nudo a nudo).

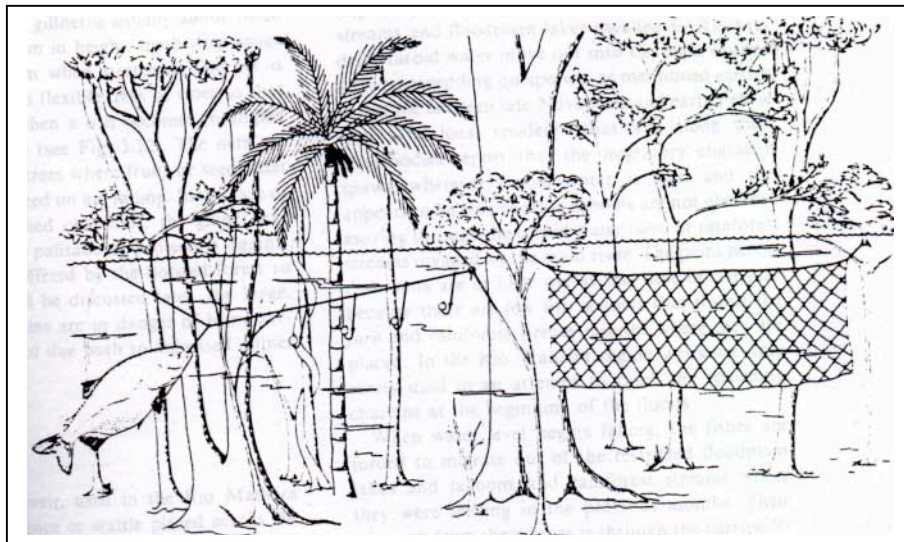
El área de captura de las redes fue de 50m<sup>2</sup> (25 m de largo x 2 m de alto). En cada punto de muestreo, las redes permanecieron armadas por lo menos tres días. Las revisiones se realizaron con intervalos de 3 a 4 horas, de las 6:00 am a 11:00 pm. Permaneciendo templadas hasta la mañana siguiente. También se recurrió a la pesca con lineada, espineles y caña de pescar (Fig. 10), además de la ayuda de los pobladores.

Los individuos fueron identificados en campo a través de claves taxonómicas de Lauzanne (1985), posteriormente se analizaron parámetros reproductivos.



F. Lino

**Figura 9.** Captura de *Pygocentrus nattereri* con mallas agalleras.



**Figura 10.** Armado de redes agalleras y espineles en ambientes inundados (Goulding 1980).

### 6.2.2 Biología de reproducción

**a. Longitud y peso de los individuos.** Se registró medidas de uso frecuente:

- Longitud Estándar (**LS**): Desde la extremidad anterior del hocico hasta la articulación del pedúnculo caudal (última vértebra); se midió con ictiómetro graduado en milímetros.
- Peso Total (**PT**) registrado con una balanza electrónica (Mettler) de 100 - 300 g de capacidad, precisión 1g.
- Peso Total Gónada (**PTG**) y peso de un fragmento gónada (**PGF**), registrado con una balanza (Mettler), precisión 0.01 gramos.

#### **b. Sexo y estado sexual**

Para ubicar al pez dentro del periodo de reproducción, se determinó el sexo y los estadios de maduración gonadal de cada individuo, a través de la observación directa de las gónadas y por comparación con parámetros establecidos de una escala de maduración sexual. Diferenciando forma, color,

aspecto y tamaño dentro de la cavidad abdominal. La escala utilizada para hembras fué de Legendre & Ecoutin (1989) y para machos fué de Loubens *et al.* 1984:

**Escala de maduración sexual para hembras** (Legendre & Ecoutin 1989):

**Estado 1:** Inmaduro. Las gónadas se muestran como dos cilindros transparentes. Los oocitos no son visibles a simple vista.

**Estado 2:** Principio de la maduración. Los ovarios son ligeramente delgados y se evidencian pequeños oocitos blanquecinos.

**Estado 3:** Maduración. Los ovarios continúan creciendo en longitud y consistencia gruesa, se observan oocitos blanquecinos en primera vitelogénesis.

**Estado 4:** Final de la maduración. Los ovarios ocupan un gran parte de la cavidad abdominal y están completamente llenos de oocitos de tamaño uniforme y coloración amarillenta pálida, en avanzada vitelogénesis.

**Estado 5:** Maduro. La ovulación ocurrida, los oocitos pueden ser expulsados por presión en el abdomen. La coloración es amarillenta. Este estado es efímero.

**Estado 6:** Agotado. El ovario se muestra alargado sanguinolento y vacío con restos de alargados folículos atréticos. Pequeños oocitos blanquecinos son visibles.

**Estado 6-2:** Descanso. presenta el aspecto general de una gónada en estado 2, pero el ovario es grueso, la gónada es alargada, a menudo rojiza con un aspecto de saco vacío. Este estado es característico de hembras en descanso, las cuales tuvieron desove durante la pasada época de maduración.

**Estado 6-3:** Recuperación después del desove. Con un aspecto general de la gónada de estado 3, pero con espacios vacíos e oocitos, los restos de folículos atréticos de tamaño

alargado y la apariencia sanguinolenta son evidentes. Este estado es característica de hembras en post-desove que inician otro ciclo de vitelogénesis.

**Escala de maduración sexual para machos (Loubens *et al.* 1984):**

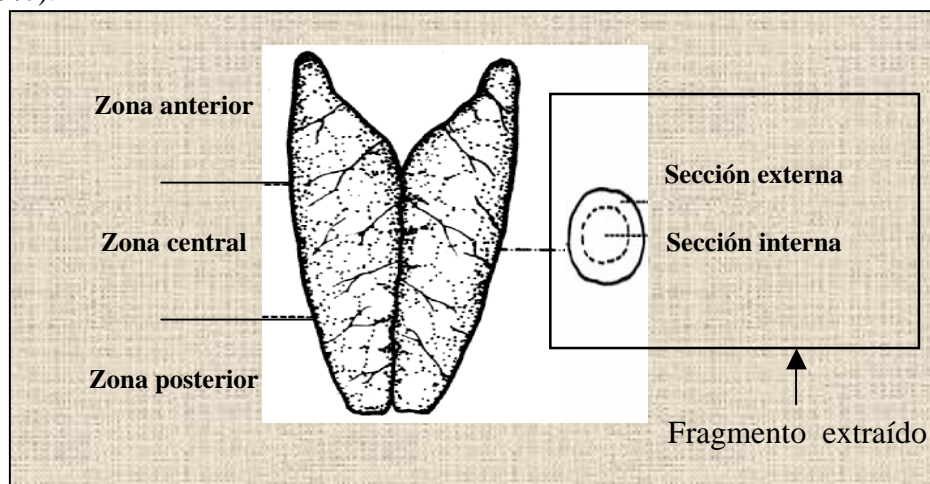
**Estado 1 :** Sin desarrollar. Los testículos son dos hilos como cintas delgadas, situadas de la misma manera que los ovarios. Sin embargo se diferencian porque el testículo inmaduro del macho es mucho más alargado y delgado.

**Estado 2 :** En desarrollo. Testículos más gruesos, de sección transversal a menudo triangular, rosáceos, algunas veces con secciones blancas que indican avance de la espermiación (proceso final de la espermatogénesis, conduciendo a la producción de los espermatozoides).

**Estado 3 :** Maduro. Testículos triangulares blancos, el espermatozoides es fácilmente notorio con una ligera presión de los flancos.

**c. Fecundidad**

Para calcular la fecundidad, y la frecuencia del tamaño de oocitos, de cada hembra que alcanzó el estadio de maduración avanzado (pre-desove), se extrajo un fragmento de la parte central de la gónada (derecha) (Fig. 11), el mismo que fue pesado y conservado en formol (5%).



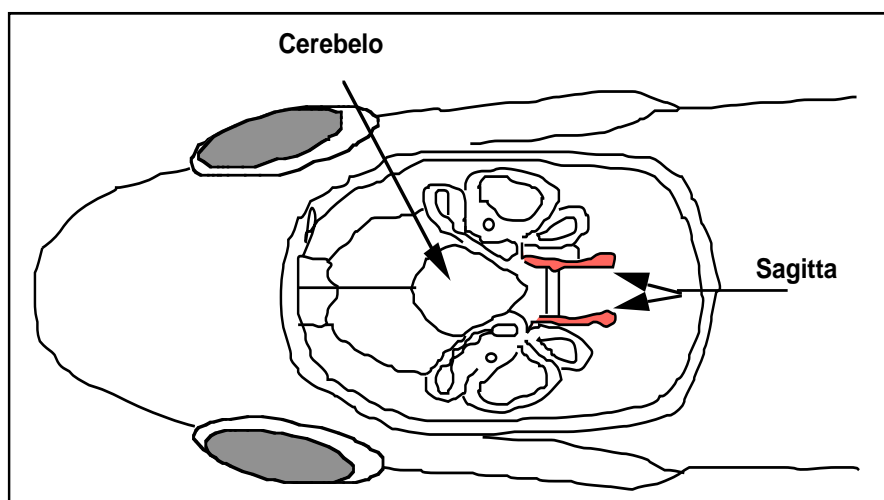
**Figura 11.** Esquema de una gónada hembra con maduración gonadal en pre-desove (estadío 4), de la cual se extrajo un fragmento.

#### d. Tipo de desove

Para establecer tipo de desove, confirmar el desarrollo gonadal (hembras y machos) y la talla de madurez sexual de la población, se extrajo de cada individuo capturado (hembra o macho) un volumen de gónada aproximado de  $1\text{ cm}^3$ , fijado en solución "BOUIN" (75% ácido pícrico, 5% ácido acético y 20% formol). Este fragmento fue analizado histológicamente bajo técnicas convencionales de tinción Hematoxilina y Eosina, en el Hospital Gastroenterológico de la ciudad de La Paz.

#### 6.2.3 Biología de crecimiento

A través de este método, basado en recuento del número de anillos formados por el depósito en las piezas cálcicas (otolitos), se pudo determinar la edad de cada individuo y el crecimiento de la población. Se extrajo los otolitos (*Sagitta*) del laberinto membranoso del oído interno de cada pez, los cuales se colocados directamente en sobres. (Fig 12).



**Figura 12.** Ubicación del par de otolitos *Sagitta* en la cabeza del pez, modificado de Gauthier (2001).

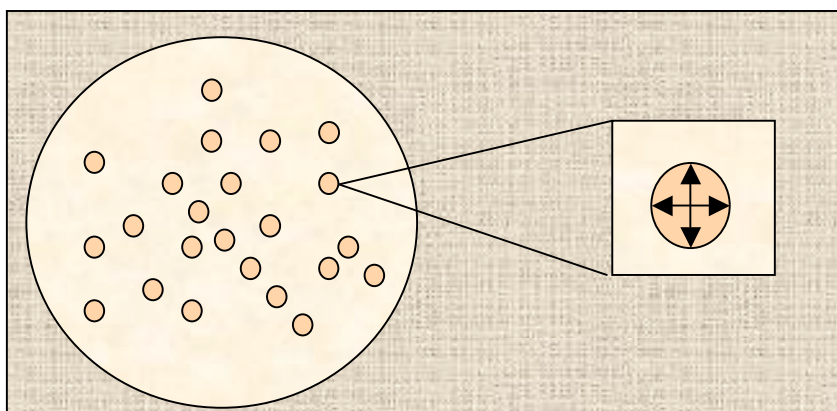
## 6.3 Trabajo en laboratorio

### 6.3.1 Biología de la reproducción

#### a. Fecundidad

La fecundidad se estimó a partir de las muestras de ovario fijados en formol (5%), Para esto se realizó conteo ovocitario de tres fragmentos del ovario extraídos al azar, cada uno de 0,25 gramos (pesadas en balanza "Mettler AE-166" de precisión 0.0001). Cada una de estas 3 réplicas fueron analizadas independientemente para el recuento ovocitario.

Los oocitos del fragmento de ovario, fueron separados cuidadosamente en una caja Petri. Con ayuda de una cámara de video conectada a la computadora, y con el software de visualización de imágenes (NIH IMAGE ver.1.62b7 para Macintosh) se realizó automáticamente el conteo ovocitario, registrándose las medidas máximas y mínimas del diámetro de cada oocito (Fig.13).



**Figura 13.** Esquema de oocitos desfragmentados, a partir del cual el Software realizó el recuento automático. A la derecha, una ampliación de un oocito y modo de medición (max. y min.)

### b. Tipo de desove

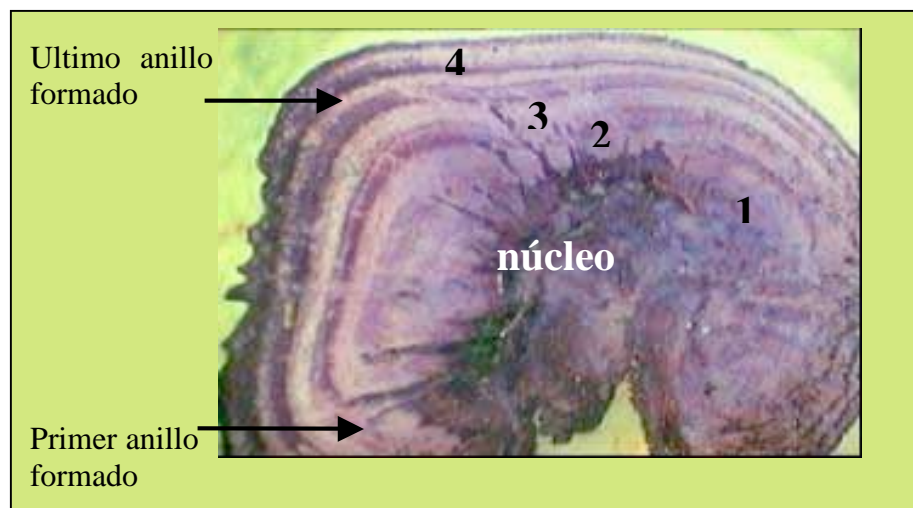
Para determinar el comportamiento de maduración de los ovarios, los fragmentos de gónadas fijadas en BOUIN se analizaron bajo técnicas histológicas con tinción Eosina-Hematoxilina. Posteriormente se prepararon placas con cortes histológicos de gónadas en distinto grado de madurez.

### 6.3.2 Biología del crecimiento

Para determinar la edad de cada individuo se sometió los otolitos a técnicas de esclerocronología (Panfili 1993) (Ver anexo 1 - Preparación de otolitos para la interpretación de lecturas). Posteriormente se realizó la lectura e interpretación de edad:

#### a. Lectura de otolitos

La lectura se realizó bajo estereo-microscopio (25x y 50x), identificando bandas claras y oscuras que corresponden al crecimiento. Para interpretar la edad se escogieron bandas oscuras; las cuales se contaron desde el primer anillo (formado en la región del núcleo) hasta el ultimo (próximo al borde del otolito) (Fig. 14).



F. Lino

**Figura 14.** Otolito con formación de anillos en el núcleo y en la región próxima al borde.

Presenta 4 años de edad.

### **b. Interpretación de la edad**

Para interpretar la edad, se siguieron tres pasos:

1. Un año. Cuando se observó una banda oscura completa cerca al borde del otolito.
2. Mas de un año. Cuando se observó una banda clara en formación en el borde del otolito.
3. Menos de un año. Cuando se observa solo numerosas microestrías formando el núcleo, sin definición de bandas de crecimiento anual.

Una vez interpretada la edad de cada individuo, se promediaron las lecturas de dos personas observadoras.

### **c. Estimación de la edad en meses**

En base a lectura de otolitos que presentaron un solo anillo (que asumimos un año de edad), se promedió “un mes de nacimiento para toda la población”. Se contabilizó este “mes de nacimiento” como “mes cero” y se calculó los meses de vida con la fecha de captura, obteniendo: años + meses de edad. Este método es aconsejado por numerosos estudios relacionados con la edad (Loubens & Panfili 1992-2000, Tserpes & Tsimenides 2001)

## **6.4 Análisis de datos**

### **6.4.1 Talla de madurez sexual**

La talla de madurez sexual (L50) se estimó por la función logística de una regresión no lineal (método de Newton) (Babier *et al.* 1994, Abaunza *et al.* 1995, Lowerre-Barbieri *et al.* 1996), el porcentaje de hembras y/o machos maduros por clase de tamaño de 20mm, ponderada por el número total de individuos por cada clase de talla:

$$\% \text{ HM} = \frac{1}{1 + e^{(-a * (L_{\infty} - L_{50}))}} * 100$$

**Donde:**

% HM = porcentaje de hembras y/ o machos maduros en la clase de tamaño

$L_{\infty}$  = valor central de cada clase de tamaño

$a$  y  $L_{50}$  = constantes del modelo

$e$  = exponencial

Para comparar las tallas de madurez entre sexos y entre cuencas, se realizaron comparación de medias en el programa estadístico Statsgraphics Plus con 95% de confianza.

Cortes histológicos de gónadas identificaron individuos en procesos de gametogénesis y otros en inmadurez y con estas observaciones histológicas se verificó la talla de madurez sexual. Se consideró individuos sexualmente maduros, aquellos que ingresaron a etapas de vitelogénesis y de espermatogénesis.

#### 6.4.2 Época de reproducción

Para definir la época de reproducción se analizó la evolución estacional de la actividad sexual, determinada por proporciones mensuales (%) de diferentes estadios de maduración sexual de hembras, de las que la talla fué superior o igual a la talla de madurez sexual.

Para estimar la curva del periodo y pico de reproducción, se calculó el índice gónado somático (IGS) expresado en porcentaje, de hembras y machos que alcanzaron la talla de madurez sexual ( $L_{50}$ ).

$$\text{IGS} = \frac{\text{Peso total de gónadas}}{\text{Peso total pez}} \times 100$$

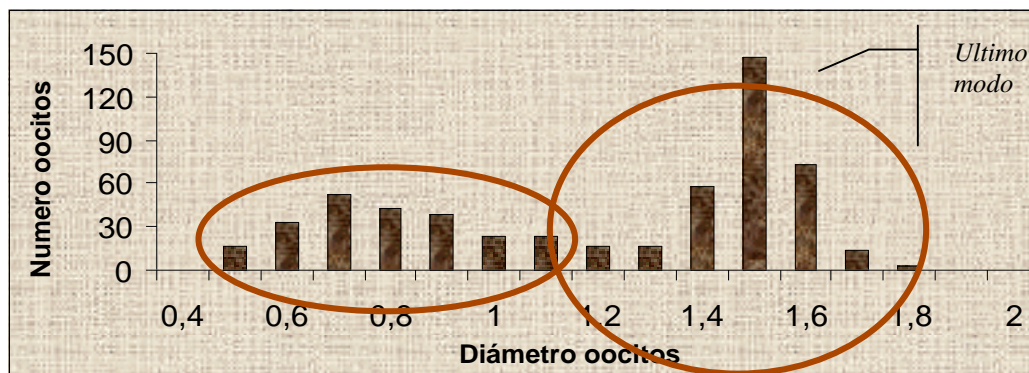
Para comparar la variación mensual, se utilizó un análisis de varianza, y comparaciones múltiples de Tukey entre meses. Para la comparación del IGS entre cuencas se realizó un  $t$ -Test. Todos los análisis, se realizaron en el programa estadístico SPSS. 10, con 95% de confianza.

#### 6.4.3 Tipo de desove

Para determinar el tipo de desove (total o fragmentado), se realizaron observaciones histológicas de gónadas de hembras en distinto grado de maduración sexual. Se utilizó histogramas de frecuencia del número de oocitos por diámetro, para cada hembra que hubo alcanzado maduración avanzada (pre-desove, estadio 4).

#### 6.4.4 Fecundidad

Para estimar la fecundidad se tomó en cuenta solo el número de oocitos (de cada replica) a partir de la ultima distribución modal, que asciende a diámetros mayores. Según Kartas & Quignard (1984) cuando se tienen desoves fragmentados el mejor método de estimación es hacer el recuento del último grupo modal que corresponde a un evento de puesta, por ejemplo (Fig. 15):



**Figura 15.** Distribución bimodal del número de oocitos por diámetro de un individuo. La flecha indica el último grupo modal de diámetros superiores, que correspondería a un evento de puesta.

Se realizó un análisis de comparación de medias para determinar la variaciones significativas entre réplicas, el resultado del análisis fue no significativo, lo que permitió promediar el número de oocitos total de las réplicas para cada pez, expresando la fecundidad:

$$\text{Fecundidad absoluta} = \frac{\text{Número oocitos}}{\text{Peso de submuestra (g)} * \text{Peso de gónadas (g)}}$$

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

Estas expresiones permitieron obtener la relación Fecundidad Absoluta – Peso, y observar la evolución de la Fecundidad Relativa poblacional por meses a través de histogramas.

Un análisis de comparación de regresiones lineares fue utilizado para comparar entre cuencas, las curvas lineares de Fecundidad absoluta y peso. Realizado en el programa Statgrafics Plus con 95% de confianza.

Análisis de varianza fue utilizado para probar la significancia de la fecundidad relativa entre meses; y para la comparación entre cuencas, se realizó un *t*-Test (95% de confianza) en el programa estadístico SPSS.10.

#### 6.4.5. Edad y crecimiento

La edad de una población reducida de hembras y machos, se agruparon en intervalos de 1 año. Modelos de Von Bertalanffy (FISAT) se aplicaron a las curvas de crecimiento, la expresión está dada por:

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

**Donde:**

$L_t$  = Longitud teórica a la edad  $t$ ,  $L_{\infty}$  = Longitud asintótica

$K$  = Coeficiente de crecimiento

$t$  = Edad del individuo en años

$t_0$  = Edad teórica del individuo a la longitud cero (Bagenal 1978)

Normalizados los datos la edad y longitud estándar ( $L_n$ ), las curvas de crecimiento para las dos cuencas, fueron comparadas a través de regresiones lineales en el programa Statgrafics Plus con 95% de confianza.

Para comparar la longitud estándar de cada clases de edad entre cuencas, se aplico la prueba U-Mann Witney en el programa SSPS.10. con 95% de confianza.

#### 6.4.6 Edad de primera madurez sexual

Para determinar la edad de primera madurez sexual, se recurrió a la curva de crecimiento modelizada de Von Bertalanffi, utilizando la talla de madurez sexual registrada anteriormente.

#### 6.4.7 Relación Longitud-Peso

Para determinar esta relación nos basamos en el modelo presentado por Nikolsky (1963), Bagenal (1978), Loubens & Panfili (2000):

$$P = a * L^b$$

**Donde:**  $P$  = Peso del pez en gramos,  $L$  = Longitud estándar en cm,  $a$  y  $b$  = Coeficientes

## 7. RESULTADOS

Se registraron 437 individuos entre hembras y machos, de los cuales 280 se capturaron en la cuenca del Mamoré y 157 en la cuenca del Iténez. Los rangos de talla y peso de hembras y machos en cada cuenca se observa en la Tabla IV.

**Tabla IV.** Máximos y mínimos de longitud estándar (mm) y peso (g) de hembras y machos de *Pygocentrus nattereri* de las cuencas del río Mamoré y del Iténez.

Cuenca	Mamoré		Iténez	
	H	M	H	M
<i>N° de individuos</i>	212	68	105	52
<b>Talla máxima (mm)</b>	251	242	241	224
<b>Talla mínima (mm)</b>	82	122	116	120
<b>Peso máximo (g)</b>	750	600	646	509
<b>Peso mínimo (g)</b>	39	76	67	75
<b>Total individuos capturados / cuenca</b>	<b>280</b>		<b>157</b>	
<b>Total individuos</b>	<b>437</b>			

H = hembras; M = machos

### 7.1 Biología reproductiva

#### 7.1.1 Tallas de madurez sexual

Durante la época húmeda se estimó la talla de madurez sexual de hembras y machos de *P. nattereri* en las cuencas del Mamoré y del Iténez.

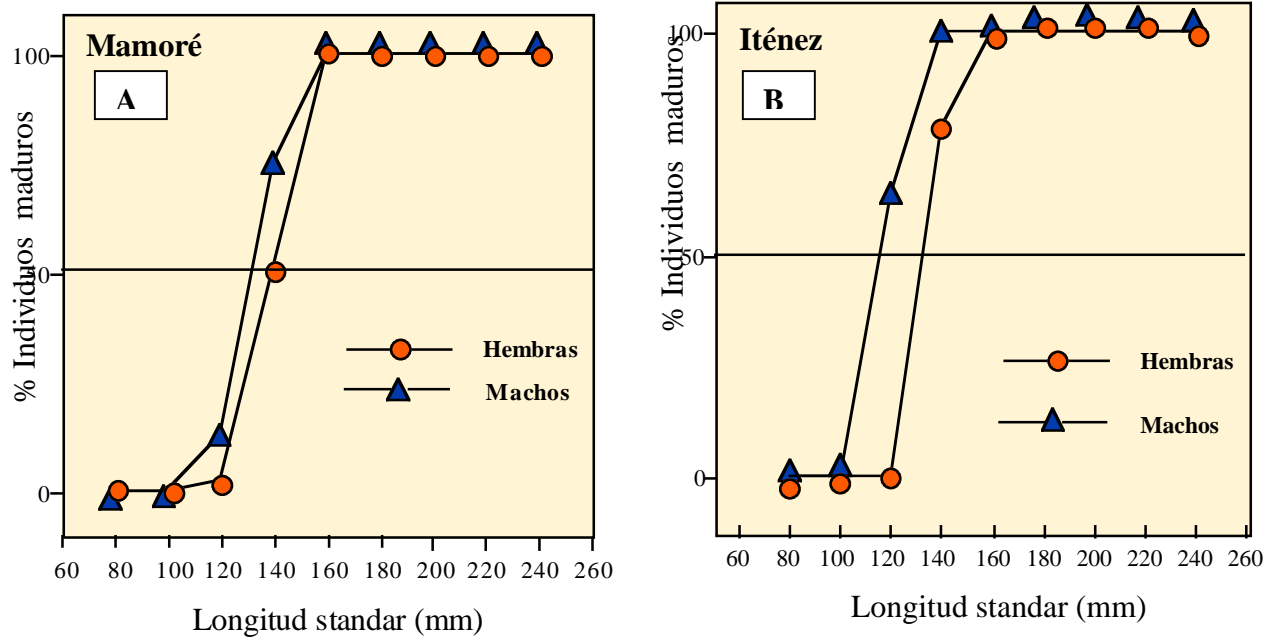
En la cuenca del Mamoré, la talla de madurez sexual ( $L_{50}$ ) de hembras y machos es 139,8 y 132,8 mm de longitud estándar, respectivamente. En la cuenca del Iténez la talla registrada para hembras es de 137.6 mm y para machos 118.7 mm de longitud estándar. (Tabla V).

Tanto hembras como machos en la cuenca del río Mamoré alcanzan la talla de madurez sexual en una clase de longitud entre 120-139 mm. En la cuenca del Iténez las hembras llegan a su madurez sexual en la misma clase de longitud que los *P. nattereri* del Mamoré (120-139) sin embargo los machos son sexualmente maduros en una clase inferior entre 100 - 119 mm. (Fig. 16 A-B).

**Tabla V.** Talla de madurez sexual de hembras y machos de *P. nattereri* en las cuencas Mamoré e Iténez, durante la época húmeda entre 2001-2002.

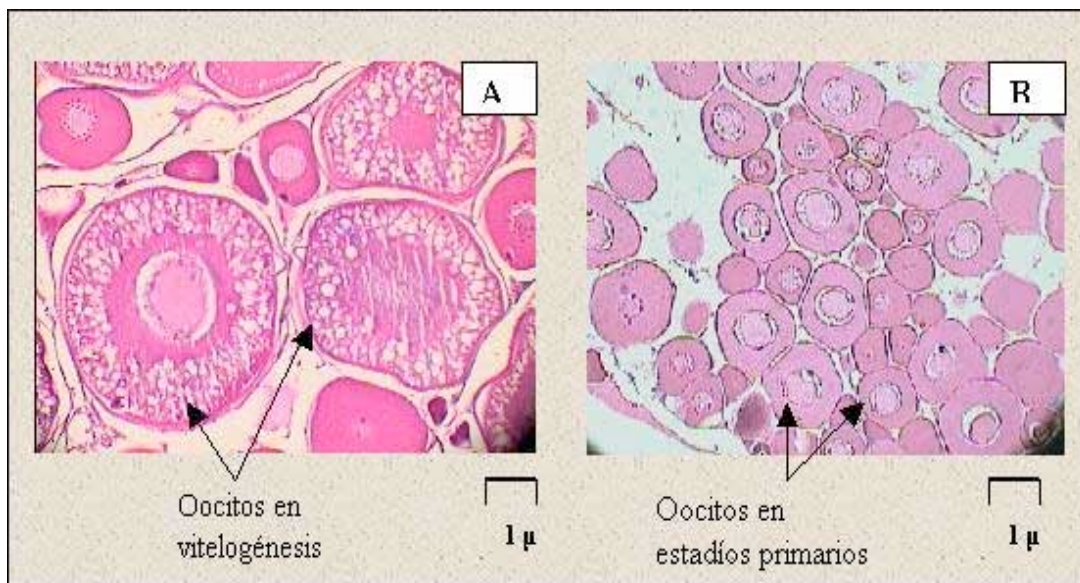
	Mamoré		Iténez	
	n	L <sub>50</sub> (mm)	n	L <sub>50</sub> (mm)
<b>Hembras</b>	134	139,8 ± 0,48	90	137,6 ± 0,49
<b>Machos</b>	60	132,8 ± 0,46	48	118,7 ± 0,45

n = Total de hembras en estadios de maduros; L<sub>50</sub> = Talla a la cual el 50% de individuos alcanzan la madurez sexual; ± desviación estándar.



**Figura 16.** Modelización de la función logística de la talla de madurez sexual del porcentaje de hembras y machos de *P. nattereri* maduros por intervalos de 20 mm (Ls). **A.** Cuenca del río Mamoré **B.** Cuenca del río Iténez.

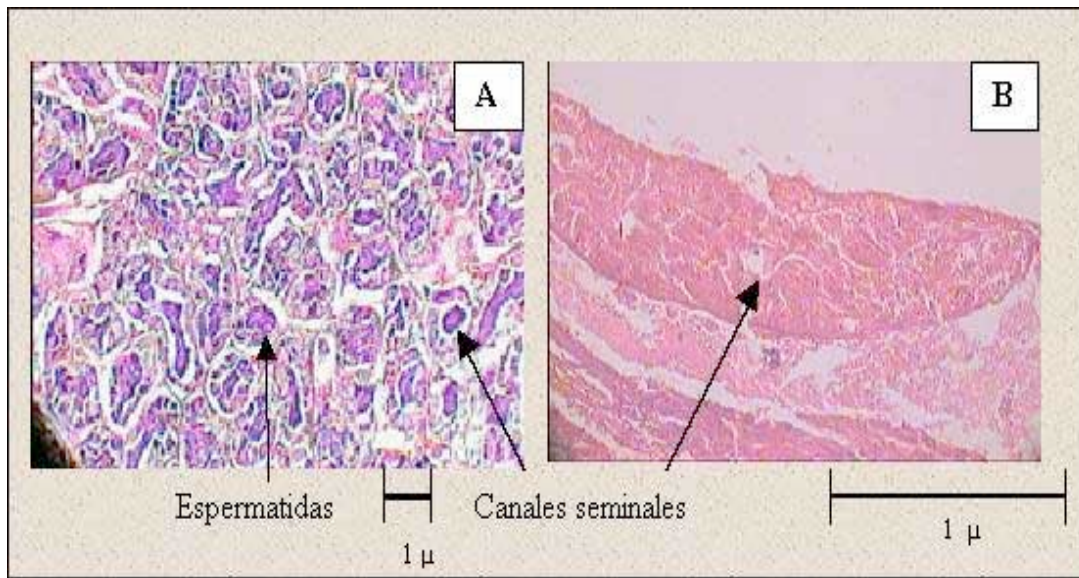
El análisis histológico, confirmó procesos de vitelogénesis y espermatogénesis. Estos se presentaron frecuentemente en peces de tallas superiores a 130 mm. Las hembras mostraron ovarios con oocitos que ingresaron a proceso de vitelogénesis donde los elementos germinales son evidentes (Fig. 17 - A). Contrariamente, en individuos inferiores a 120 mm, oocitos en estadios primarios de maduración fueron mas frecuentes (Fig. 17-B).



**Figura 17.** Cortes de ovarios de *P. nattereri*. **A.** Ovario en vitelogénesis, se observan los oocitos en estadios de maduración. 100x. **B.** Ovario que no ingresó a proceso de vitelogénesis, se observan oocitos en estadios primarios de maduración.

En machos, la presencia de espermatidas en los canales seminales indicó el ingreso a procesos de espermatogénesis, que en estado de maduración mas avanzada se convertirán

en espermatozoides (Fig. 18 - A). En machos cuyas gónadas no ingresaron en fase de madurez, los canales seminales (intertubulares) se encontraron vacíos y lánguidos (Fig. 18 - B).



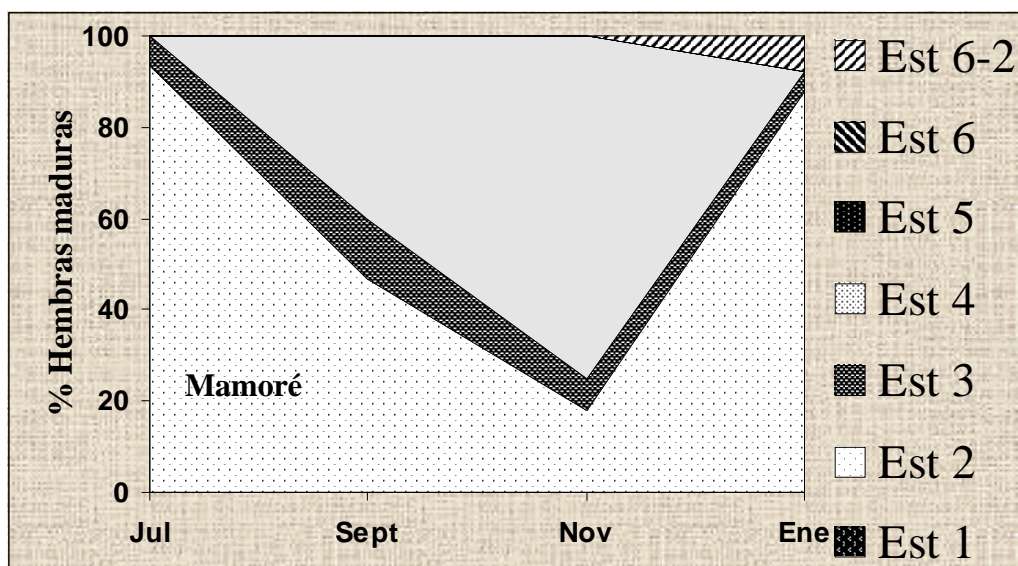
**Figura 18.** **A.** Corte histológico de un testículo en espermatogénesis, observar los canales con gran cantidad de espermatidas, que darán lugar a los espermatozoides.100x. **B.** Testículo que no ingreso a proceso de espermatogénesis, se observa los espacios intertubulares sin elementos germinales (espermatidas).

El análisis de comparación de medias de la talla de madurez sexual entre hembras de ambas cuencas no resulta significativa ( $t = - 0,43$  ;  $P = 0,66$ ). Del mismo modo entre machos de ambas cuencas no refleja variación significativa ( $t = - 0,58$  ;  $P = 0,56$ ), para ambos casos con 95% de confianza. Lo cual indicaría que la talla de madurez tanto para machos como para hembras de ambas cuencas oscila entre la clase 100 – 140 mm de longitud estándar.

## 7.1.2 Época de reproducción

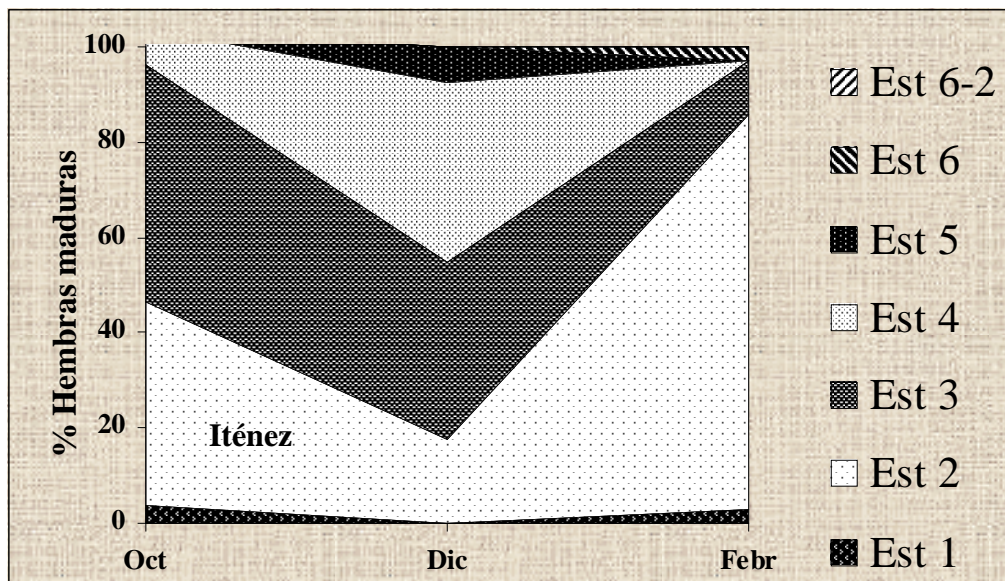
### 7.1.2.1 Evolución de estadios de maduración sexual

Proporciones relativas de estadios de maduración sexual 3 y 4 en la cuenca del Mamoré, indican que aproximadamente a partir de septiembre existe incremento de la actividad reproductiva, intensificándose hacia noviembre con un alto porcentaje de estadios de maduración 4. Posteriormente esta actividad disminuye hacia enero, y es confirmada con la aparición de estadios de reposo sexual 6-2 (Fig. 19). Dentro de la época de muestreo no se registra el estadio 5 (desove), sin embargo se asume su presencia ya que el estadio 6-2 confirma que las gónadas se presentan desovadas. Estas proporciones sugieren que la época de reproducción abarcaría el periodo de muestreo en época húmeda, aproximadamente desde septiembre hasta enero.



**Figura 19.** Evolución bimensual de estados de maduración sexual de hembras *P. nattereri* en la cuenca del Mamoré.

En la cuenca del Iténez, la actividad reproductiva abarca todo el periodo de muestreo (octubre, diciembre y febrero), y es confirmada por las proporciones de los estadios de maduración sexual 3, 4 y 5 que muestran valores superiores a 45% de individuos maduros. Un incremento del porcentaje de hembras en madurez sexual en diciembre, indica la mayor actividad sexual, que posteriormente disminuye hacia febrero, mes donde se observa la evolución de estadios post desove (estadio 6) que confirman el inicio de periodo de descanso sexual (Fig. 20).



**Figura 20.** Evolución bimensual de estados de maduración sexual de hembras *P. nattereri* en la cuenca del Iténez.

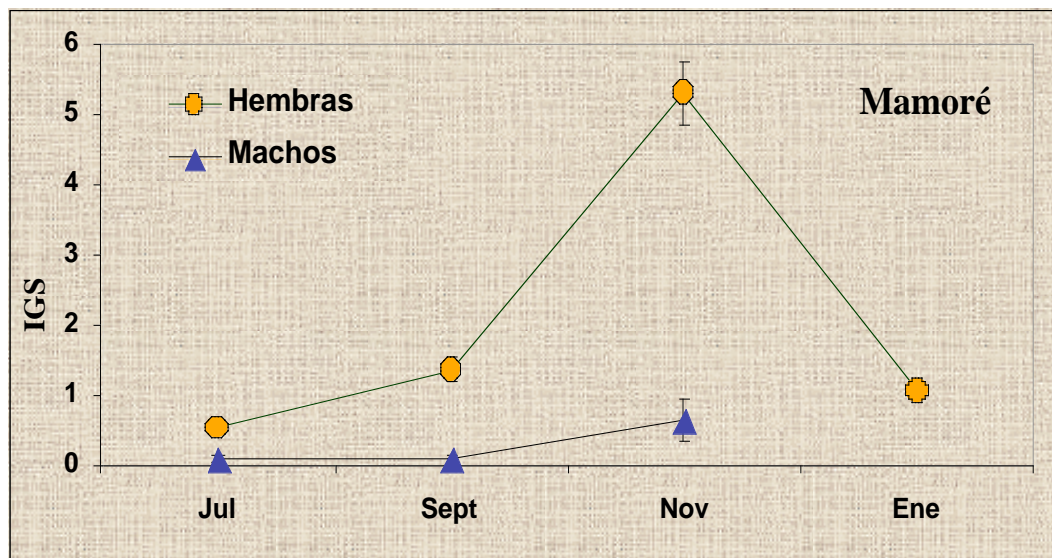
Comparando la época de reproducción entre cuencas se observa desplazamiento en el pico de actividad sexual. Para la cuenca del Mamoré el máximo se ubica en noviembre, en comparación a la cuenca del Iténez, donde *P. nattereri* encuentra su máxima actividad sexual en diciembre. Estos resultados soportarían la idea de una variación en la época reproductiva entre ambas cuencas.

#### 7.1.2.2 Desarrollo gonadal – IGS

En la cuenca del Mamoré, valores bajos de IGS de hembras se observan en julio, que indica mínimo crecimiento oocitario (actividad reproductiva reducida), posteriormente se incrementan hacia septiembre y en noviembre se observa un pico de actividad sexual, el cual desciende hacia enero (Fig. 21). Esta intensificación del desarrollo gonadal indicaría (al igual que los resultados de la evolución de estadios de maduración sexual), que la época de reproducción comenzaría a partir de septiembre extendiéndose hasta enero, mes en que iniciaría el periodo de descanso sexual y fin de la época de reproducción.

Un análisis de la significancia del incremento y posterior reducción del desarrollo oocitario en función a los meses, indica que la diferencia mensual es significativa ( $gl = 3$ ;  $F = 69,15$ ;  $P = 0,00$ ). Según la matriz de comparaciones múltiples de Tukey, la variación significativa entre los meses se presenta en: Julio-Noviembre ( $gl = 3$ ,  $F = 6$ ,  $P = 0,00$ ); Julio - Septiembre ( $gl = 3$ ;  $P = 0,03$ ); Septiembre - Noviembre ( $gl = 3$ ;  $P = 0,00$ ) y Noviembre - Enero ( $gl = 3$ ;  $P = 0,00$ ) altamente significativos.

Para machos, valores del IGS son bajos en comparación con hembras, sin embargo se observa un ligero incremento hacia noviembre que indica actividad sexual. En enero no se registraron machos, por tanto no se presentan valores de IGS (Fig. 21). Un análisis de la significancia del aumento de desarrollo gonadal muestra indica que la diferencia mensual es significativa entre Julio - noviembre ( $gl = 2$ ;  $P = 0,004$ ) septiembre - noviembre ( $gl = 2$ ;  $P = 0,001$ ).



**Figura 21.** Variación bimensual del IGS de hembras y machos en la cuenca del Mamoré. Calculada con individuos que alcanzaron la talla de madurez sexual ( $L_{50}$ ). Las barras representan el error estándar.

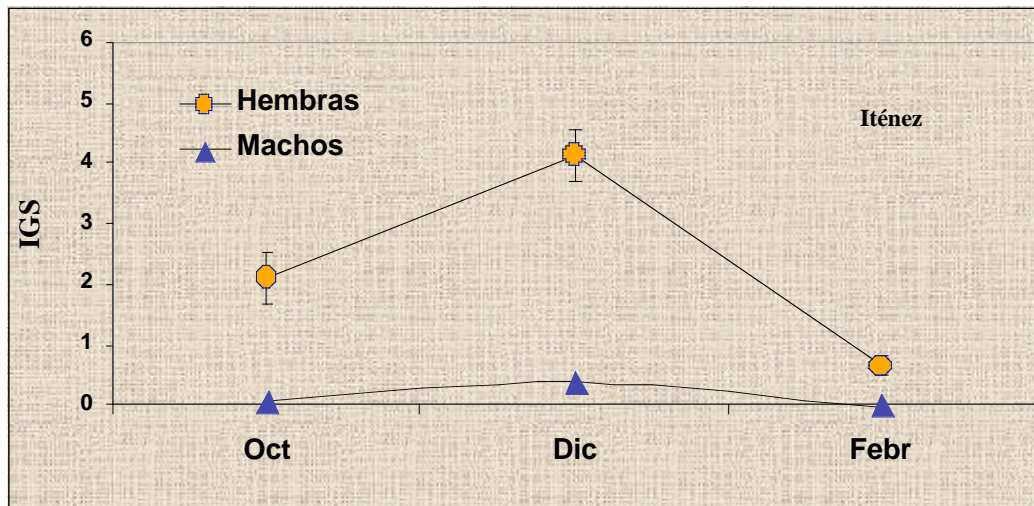
En la cuenca del Iténez el IGS (calculado a partir de la talla de madurez sexual para hembras y machos), indica que el desarrollo oocitario habría empezado hacia el mes de

octubre ya que los valores son elevados; posteriormente se observa aumento del IGS hacia diciembre que indica intensa actividad sexual y desarrollo gonadal. Luego sufre descenso brusco hacia febrero (Fig. 22).

Esto refleja la presencia de desarrollo oocitario - gonadal que marca la época de reproducción durante los meses de muestreo: octubre, diciembre y comienzo del periodo de reposos sexual en febrero, asumiendo que el desarrollo gonadal se detuvo.

Estas variaciones son altamente significativas ( $gl = 2$ ,  $F = 28,97$ ;  $P = 0,000$ ), y comparaciones múltiples muestran diferencias entre los meses: Octubre - Diciembre ( $P = 0,00$ ), Octubre - Febrero ( $P = 0,015$ ), Diciembre - Febrero ( $P = 0,000$ ).

Para machos al igual que en la cuenca del Mamoré, los valores son bajos, con un leve incremento hacia diciembre y descenso hacia febrero. Lo cual refleja la existencia de actividad sexual. Siendo significantes las variaciones entre Octubre - Diciembre ( $gl = 2$ ,  $F = 28,97$ ,  $P = 0,004$ ) y Diciembre - Febrero ( $P = 0,002$ ) (Fig.22).



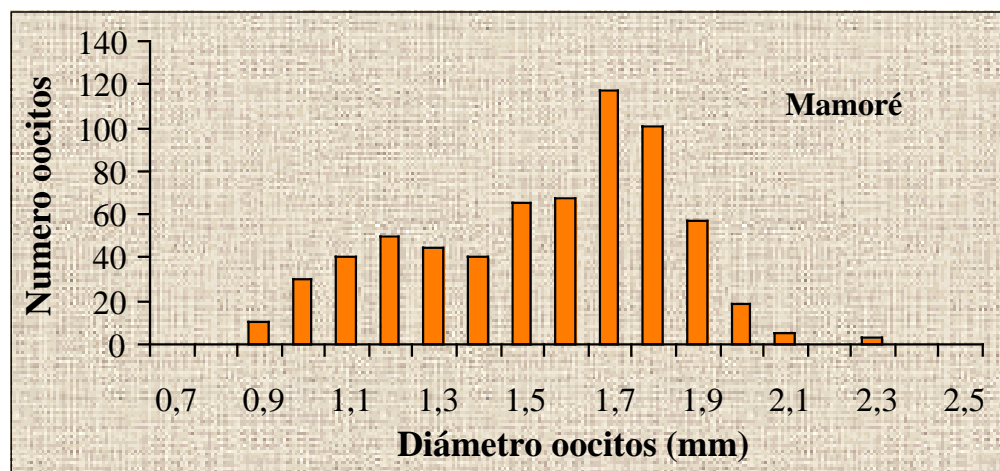
**Figura 22.** Variación bimensual del IGS en la cuenca del Iténez, calculada con individuos que alcanzaron su talla de madurez sexual. Las barras grafican el error estándar.

Comparando entre cuencas, el análisis de varianza indica que la variación del IGS de *P. nattereri* tanto en la cuenca del Mamoré como en la del Iténez no es significativa ( $gl = 1$ ;  $F = 1,981$ ;  $P = 0,161$ ) asumiendo que el desarrollo gonadal durante la época de reproducción no varía entre cuencas.

### 7.1.3 Tipo de desove

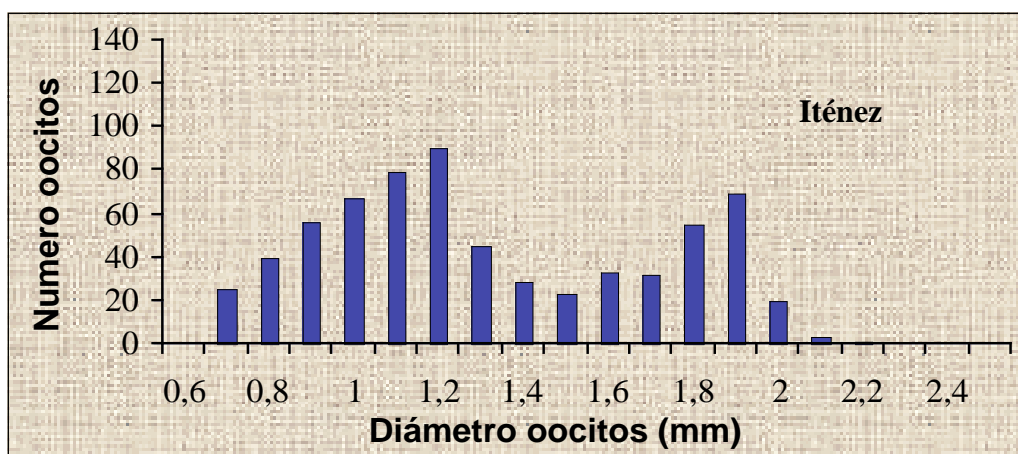
#### 7.1.3.1 Módulos de frecuencia por tamaño

En la cuenca del Mamoré, la frecuencia por tamaño de oocitos en estadíos de maduración avanzada (estadío de maduración 4, pre-desove) indican un módulo oocitario que alcanza diámetros mayores (entre 1,5 y 2,3 mm), y un segundo modo de oocitos de diámetros inferiores entre 0,9 y 1,4 mm. Esta distribución del número de oocitos por diámetro sugieren que *P. nattereri* tendría más de un desove por época reproductiva. Y que la puesta total de oocitos se realizaría por lotes, donde el primero correspondería a oocitos de diámetros superiores (Fig. 23).



**Figura 23.** Histograma de frecuencia oocitaria de una hembra en estado de maduración avanzada (estadío 4, pre-desove). Cuenca Mamoré.

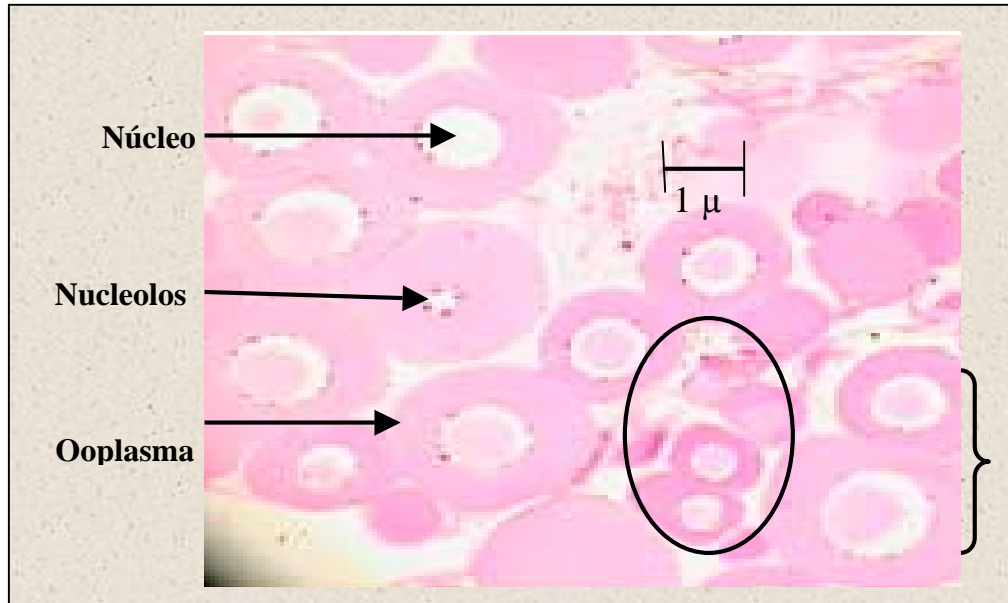
En la cuenca del Iténez la frecuencia por tamaño de oocitos en estadios de maduración avanzada (estadio de maduración 4, pre-desove) presenta de igual manera que en el Mamoré, distribución bimodal. Un primer modo de oocitos con diámetros superiores (entre 1, 5 y 2, 2 mm) y el segundo modo de oocitos de diámetros menores (entre 0, 7 y 1, 4 mm). Lo cual sugiere que *P. nattereri* en la cuenca del Iténez, presentaría multidesove durante la época reproductiva (mas de un desove) (Fig. 24).



**Figura 24.** Histograma de frecuencia oocitaria de una hembra en estado de maduración avanzada (Estadio 4, pre-desove). Cuenca Iténez.

### 7.1.3.2 Histología de ovarios

Cortes histológicos de hembras que aún no ingresaron en proceso de vitelogénesis muestran pequeños oocitos provistos de núcleo que ocupa una gran porción y varios nucleolos situados sobre el borde de la membrana nuclear. Sin embargo, dentro de todo el complejo, existen grupos en diferente grado de desarrollo (Fig. 25).



**Figura 25.** Corte histológico de un ovario que no ingresó a proceso de vitelogenénesis. El óvalo y la llave indican grupos de oocitos en diferente grado de desarrollo (unos de menor tamaño que otros) 100x.

Contrariamente el corte de un ovario en vitelogenénesis (estadio de maduración 3), muestra variedad de tamaños y desarrollo de oocitos. En oocitos de mayor diámetro se observa formación de la membrana pellúcida, a la vez que las inclusiones de vitelogenina se disponen formando un anillo en el ooplasma (Fig. 26). De igual manera otro corte de ovario en vitelogenénesis y de desarrollo mucho más avanzado (estadio de maduración 4) distingue presencia de cantidades elevadas de material de reserva (vitelo), los oocitos presentan mayor diámetro en comparación de otro grupo en desarrollo temprano (Fig. 27).



**Figura 26.** Corte histológico de un ovario en vitelogénesis avanzada (estadio de maduración 3). El óvalo indica grupos de oocitos en diferente grado de desarrollo (mas pequeños).100x.



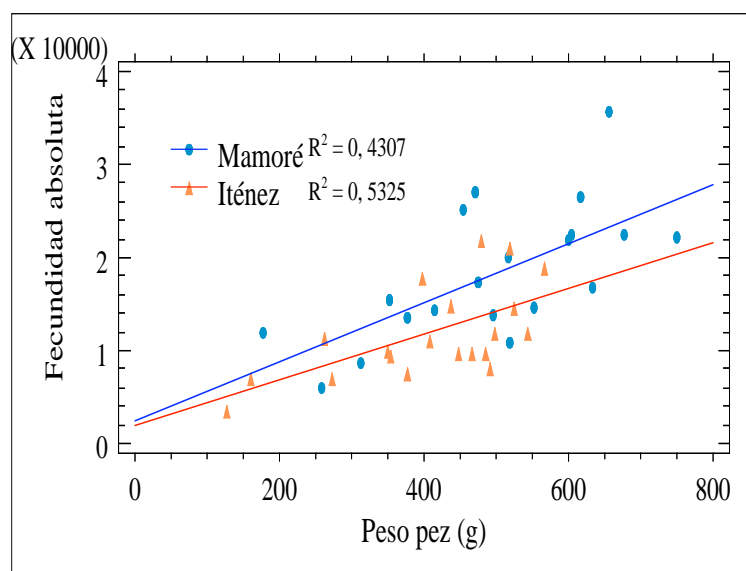
**Figura 27.** Corte histológico de una gónada hembra en vitelogénesis avanzada (estadio de maduración 4). Se observan oocitos en estadio de maduración sexual avanzada (pre-desove), y otros grupo aún en proceso de maduración. 100x.

### 7.1.4 Fecundidad

En la cuenca del Mamoré la estimación de la fecundidad absoluta (calculada para las dos gónadas) varía entre 11871 oocitos para una hembras de 176 g. y 22048 oocitos en una hembras de 750g con. En la cuenca del Iténez la variación de la fecundidad absoluta se registra entre 3551 oocitos para una hembras de 126g. y 19230 oocitos para una hembra de 566g.

#### 7.1.4.1 Relación Fecundidad Absoluta – Peso corporal

Tanto en la cuenca Mamoré como en la del Iténez, la relación de la fecundidad absoluta con el peso corporal, indican correlación positiva, para el Mamoré con  $R^2 = 0,4307$  y para el Iténez  $R^2 = 0,5325$  (Fig. 28). Mientras el peso se incrementa, la fecundidad tiende a elevarse. La comparación de las regresiones lineares de la fecundidad absoluta y el peso (Fig. 28) no muestra variación significativa de la pendiente ( $gl = 1$ ;  $F = 0,36$ ;  $P = 0,55$ ), entre cuencas, sin embargo existe una diferencia de las intercepciones (ordenadas al origen) ( $gl = 1$ ;  $F = 0,85$ ;  $P = 0,020$ ).



**Figura 28.** Comparación de regresiones lineares entre la fecundidad absoluta y el peso corporal de *P. nattereri*, entre la cuenca del Mamoré y del Iténez.

#### 7.1.4.2 Fecundidad Relativa

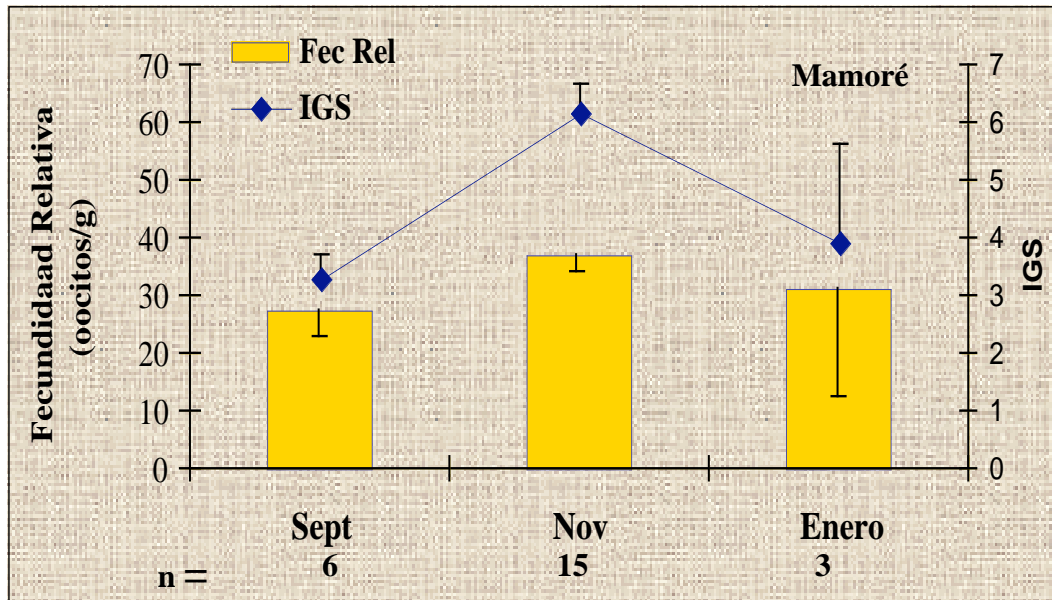
Ninguna correlación de la fecundidad relativa y el peso se presentó para ambas cuencas,  $R^2 = 0,0075$  en el Mamoré y  $R^2 = 0,064$  en el Iténez.

La estimación de fecundidad relativa del último grupo modal de puesta, calculada mensualmente durante septiembre, noviembre y enero (Tabla VI) en la cuenca del Mamoré (Fig. 29) no presenta variación significativa ( $gl = 2$ ;  $F = 1,07$ ;  $P = 0,361$ ). Lo cual indica que *P. nattereri* produce la misma cantidad de oocitos mensualmente durante una época de reproducción. El IGS de cada hembra de la cual se estimó su fecundidad relativa, indica que la variación mensual entre septiembre y noviembre es significativa ( $P = 0,13$ ) (Fig. 29), indicando que la fecundidad estimada en el mes de septiembre correspondería a un estadio inferior de maduración en comparación de la fecundidad estimada en los meses de noviembre y enero.

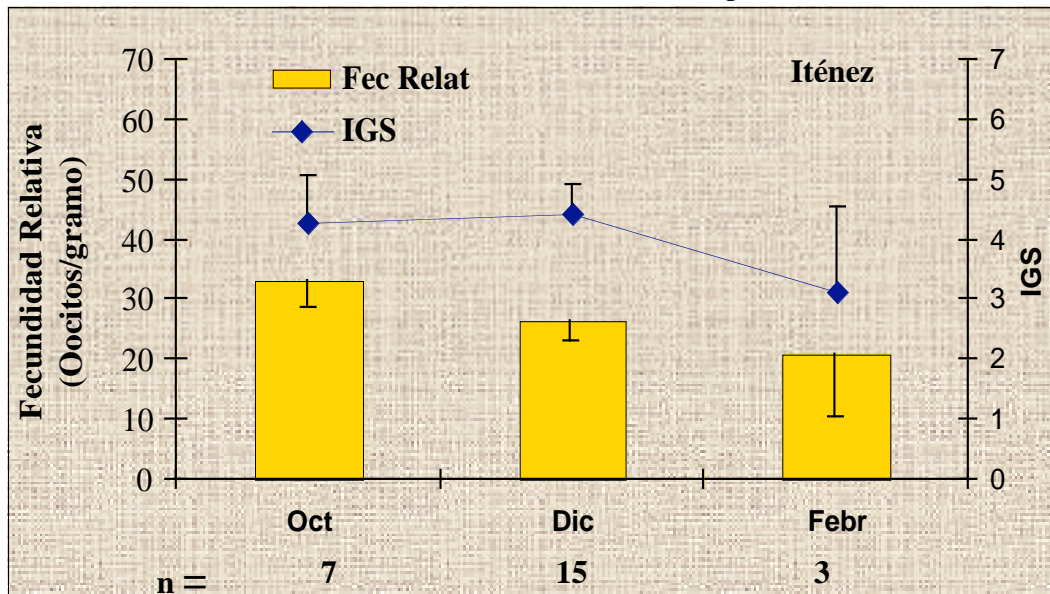
De igual manera, en la cuenca del Iténez, la fecundidad relativa estimada del último grupo modal de puesta durante octubre, diciembre y febrero (Tabla VI) (Fig. 30) tampoco presenta diferencias significativas entre meses durante una época de reproducción ( $gl = 2$ ;  $F = 1,19$ ;  $P = 0,322$ ). La variación del IGS (para hembras con maduración 4, pre-desove), no presentan diferencias significativa durante el periodo de muestreo ( $F = 0,601$ ;  $P = 0,557$ ) indicando que la fecundidad estimada, fue de hembras que presentan el mismo desarrollo gonadal (estadio maduración avanzada 4) durante los meses de muestreo.

**Tabla VI.** Fecundidad Relativa (oocitos/g) en la cuenca del Mamoré y del Iténez.

Fecundidad Relativa	Mamoré 3			Iténez 3		
Número de hembras	6	3	3	7	3	3
Promedio Fec. Rel / época	Sept	Nov	Ene	Oct	Dic	Feb
Promedio	27	37	31	33	27	25



**Figura 29.** Fecundidad relativa e IGS de hembras con madurez avanzada (estado 4, pre-desove) en la cuenca del Mamoré. Las barras representan el error estándar.



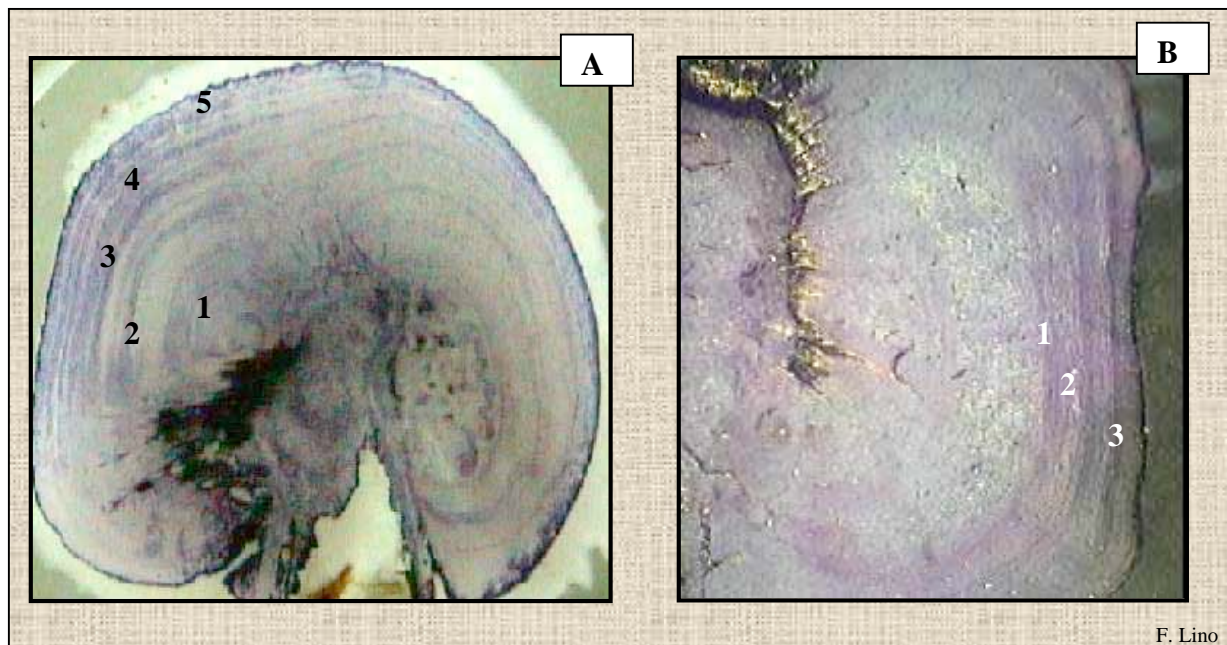
**Figura 30.** Fecundidad relativa e IGS de hembras con madurez avanzada (pre-desove) en la cuenca del Iténez. Las barras representan el error estándar.

La comparación de la fecundidad relativa entre cuencas indica que la variación del número de oocitos/ gramo, tanto para el Mamoré como para el Iténez no es significativa ( $Z = -1,50$ ;  $P = 0,134$ ). Lo que indica que no existe una diferencia del número de oocitos / gramo entre cuencas.

## 7.2 Aspectos de crecimiento

### 7.2.1 Edad

Se determinó la edad de 117 especímenes (entre hembras y machos) repartidos en ambas cuencas: 52 individuos para la cuenca del Iténez y 65 para la cuenca del Mamoré. Se registraron 7 clases de edad con intervalos de un año (Tabla VII). Las bandas oscuras sumen crecimiento anual (Fig. 31).



**Figura 31.** Imagen de otolitos de *P. nattereri*., las estrellas indican bandas oscuras que asumen un año de edad. **A.** Otolito con 5 bandas **B.** Otolito con 3 bandas.

**Tabla VII.** Edad de hembras y machos de *P. nattereri* en las dos cuencas, donde la edad máxima observada fue en la cuenca Mamoré con 7,8 años.

	<b>MAMORÉ</b>	<b>ITÉNEZ</b>
<b>Clase de edad (años)</b>	<b>n</b>	<b>n</b>
<b>0+</b>	5	6
<b>1+</b>	13	10
<b>2+</b>	3	6
<b>3+</b>	9	5
<b>4+</b>	11	6
<b>5+</b>	11	15
<b>6+</b>	10	4
<b>7+</b>	3	1
<b>Total hembras</b>	<b>42</b>	<b>35</b>
<b>Total machos</b>	<b>23</b>	<b>17</b>
<b>Total</b>	<b>65</b>	<b>52</b>

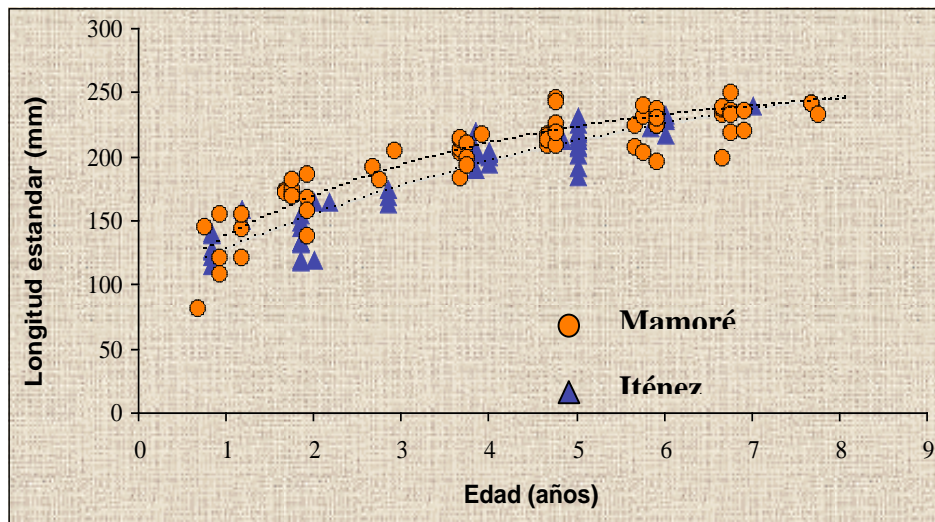
### 7.2.2 Crecimiento modelizado con la formula Von Bertalanffy

La modelización de las curvas de crecimiento para toda la población de hembras y machos, proporciona valores del coeficiente de crecimiento para ambas cuencas, el error estándar y el coeficiente de variación (Tabla VIII). En la cuenca del Mamoré el coeficiente de crecimiento es mayor ( $K = 0,304$ ) al registrado para la cuenca del Iténez ( $K = 0,169$ ), lo que indicaría que *P. nattereri* del Mamoré presenta crecimiento mas acelerado.

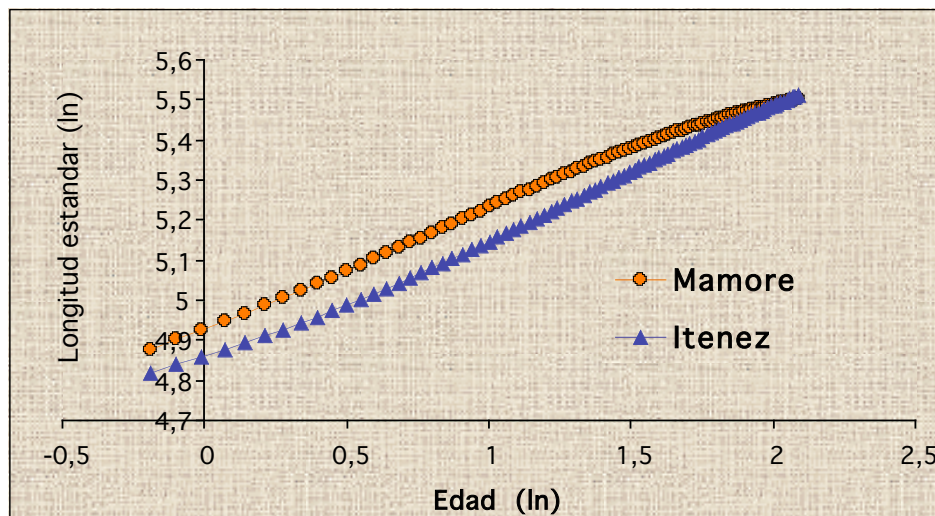
**Tabla VIII.** Valores de ajuste del modelo de crecimiento de Von Bertalanffy

	Mamoré			Iténez		
	$L_{\infty}$	K	$t_0$	$L_{\infty}$	K	$t_0$
<b>Valor de ajuste</b>	260	0,304	- 1,503	300	0,169	-2,345
<b>Coef. Variación</b>	0,0493	0,2369	-0,3295	0,1865	0,4790	-0,3630
<b>Error Estándar</b>	12,827	0,072	0,495	55,964	0,081	0,852
<b>Coef. Variación</b>	0,0493	0,2369	-0,3295	0,1865	0,4790	-0,3630

La relación entre la longitud estándar y la edad, mostraron alta correlación para la cuenca del Mamoré  $R^2=0,9938$  y para la cuenca del Tienes,  $R^2 = 0,9974$  (Fig. 31), lo que indica que la longitud estándar se incrementa con la edad. Posteriormente el análisis de covarianza (ANCOVA) para comparar las curvas de crecimiento logaritmizadas entre cuencas, muestra variación significativa de sus pendientes ( $gl = 1$ ;  $F = 2,67$ ;  $P = 0,000$ ) (Fig. 32). Esta comparación confirma que *P. nattereri* de la cuenca del Mamoré presenta crecimiento mas acelerado que *P. nattereri* de la cuenca del Iténez.



**Figura 32.** Curva de ajuste de Von Bertalanffy a datos de Longitud estándar (mm) y edad (años).



**Figura 33.** Comparación de las curvas de crecimiento logaritmizadas (Mamoré e Iténez).

### 7.2.3 Comparación de la longitud estándar entre clases de edad

La variación de la longitud estándar por clase de edad entre cuencas (Mamoré e Iténez), indican diferencias significativas en algunos años de vida (Tabla IX), a medida que incrementa la edad la variación no es significativa.

**Tabla IX .** Comparaciones de la longitud estándar entre edades y entre cuencas. La clase de edad 1, 2 y 4 indican alta significancia.

Edad	LS promedio Mamoré	LS promedio Iténez	Valor Z	Valor P	Significativo
0+	122,8	129,5	0,365	> 0,05	No
1+	163,0	140,3	2,761	< 0, 05	Si
2+	193,3	160,0	- 2,334	< 0, 05	Si
3+	204,9	205,0	- 0,133	> 0, 05	No
4+	221,5	203,7	- 3,026	< 0, 05	Si
5+	223,5	213,9	- 1,820	> 0, 05	No
6+	230,9	227,8	- 1,699	> 0, 05	No
7+	239,0	241,0	- 0,471	> 0, 05	No

### 7.2.4 Edad de primera madurez sexual

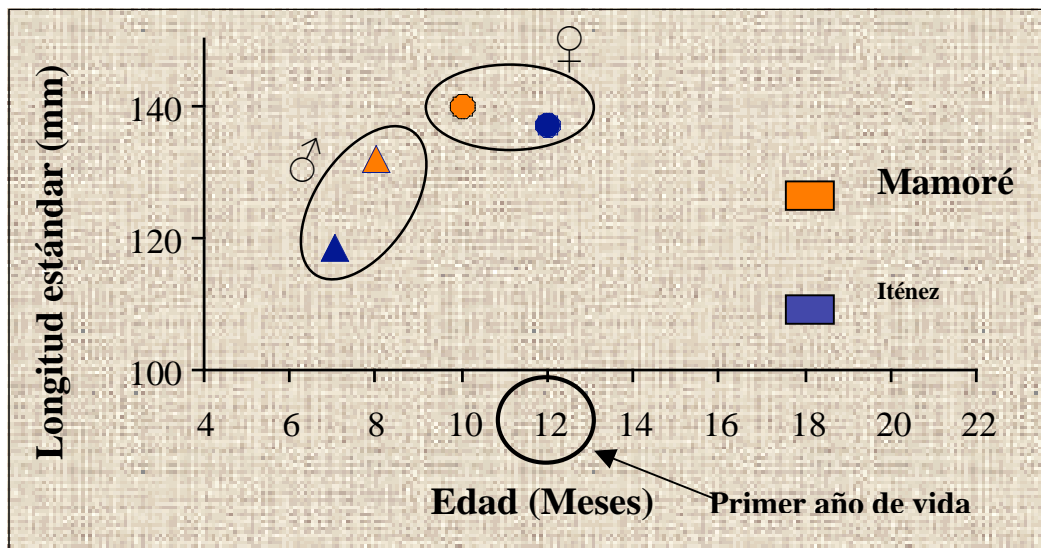
Las poblaciones de *P. nattereri* tanto en la cuenca del Mamoré como en la del Iténez alcanzan la primera madurez sexual entre el primer y segundo año de vida, lo que se interpreta como madurez precoz a una talla promedio (Fig. 34). En la cuenca del Mamoré, los machos a los 8 meses de edad y hembras cerca de los 10 meses son considerados maduros. En la cuenca del Iténez, las hembras alcanzan su edad de primera madurez sexual mas tarde, a los 12 meses, contrariamente los machos llegan a ser sexualmente maduros a muy temprana edad, antes del primera año, a los 7 meses (Fig. 34).

Esta variación de edad y talla de madurez sexual, sugieren la diferencia de crecimiento entre ambas poblaciones (Mamoré e Iténez). La relación  $L_{50}/E_{50}$  es un índice de

comparación (mm/ mes) 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 (14,0 y 16,5 mm/ mes respectivamente). En la cuenca del Iténez las hembras muestran una tasa de crecimiento menor (11,4 mm/ mes) a diferencia de los machos (17,0 mm/ mes) siendo los que presentan la tasa de crecimiento mas elevada de ambas cuencas (Tabla X).

Estos resultados indican que en ambas cuencas los machos presentan una tasa de crecimiento mayor. En comparación de hembras que poseen tasa de crecimiento mas lenta. Sin embargo como no se realizó ningún análisis estadístico de la edad de primera madurez sexual, no podemos asegurar o descartar variación significativa entre sexos y/o entre cuencas.



**Figura 34.** Edad y talla (L50) de primera madurez sexual de *P. nattereri* en la cuencas del Mamoré y del Iténez. Las figuras triangulares corresponden a machos y las circulares a hembras.

**Tabla X.** Edad de primera madurez sexual ( $E_{50}$ ) calculada a partir de la talla de madurez sexual ( $L_{50}$ ), para hembras y machos de ambas cuencas.

	<b>Mamoré</b>			<b>Iténez</b>		
	<b>(<math>L_{50}</math>) mm</b>	<b>E (<math>_{50}</math>) meses</b>	<b><math>L_{50} / E_{50}</math> mm / mes</b>	<b>(<math>L_{50}</math>) mm</b>	<b>E (<math>_{50}</math>) meses</b>	<b><math>L_{50} / E_{50}</math> mm / mes</b>
<b>Hembras</b>	139,81	10	14,0	137,6	12	11,5
<b>Machos</b>	132,8	8	16,6	128,7	7	18,4

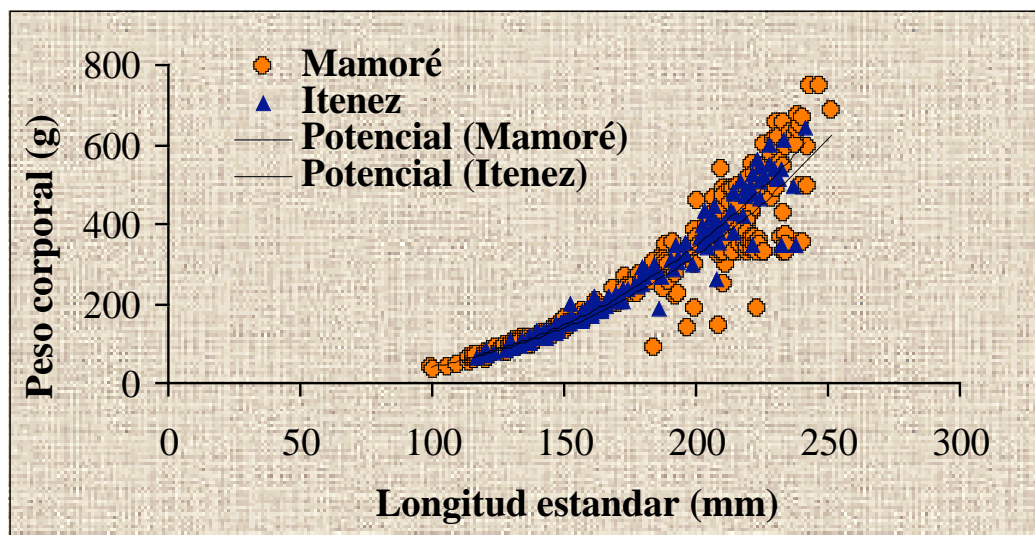
## 7.2.5 Crecimiento alométrico

### 7.2.5.1 Relación Longitud – Peso

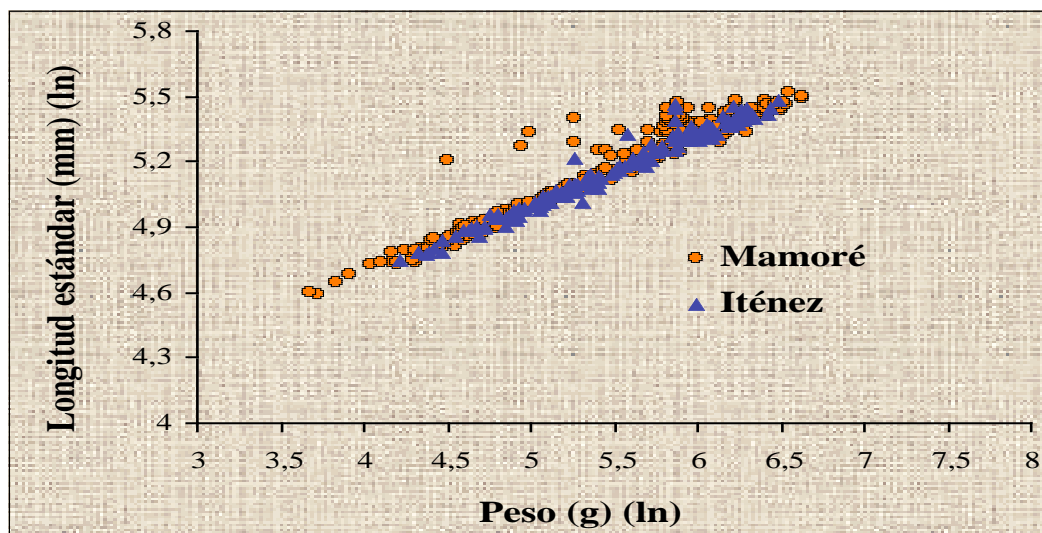
Tanto en la cuenca del Mamoré como en la cuenca del Iténez, la regresión Longitud estándar - Peso, presentó correlación positiva,  $R^2 = 0,933$  y  $R^2 = 0,969$ , respectivamente. El coeficiente  $b$  diferente de 3 que resulta de la ecuación  $P = a L^b$ , indica crecimiento alométrico para ambas cuencas:  $b = 2,8479$  (Mamoré) y  $b = 2,916$  (Iténez) (Fig. 34). Indica que las poblaciones crecen en volumen proporcional al incremento de tamaño.

La comparación de las curvas logaritmizadas (comparación de regresiones lineares, muestra que entre la cuenca del Mamoré y del Iténez no existe diferencia significativa entre sus pendientes ( $gl = 1$ ;  $F = 0,29$ ;  $P = 0,5935$ ), lo que indica crecimiento en volumen similar entre ambas cuencas. Por tanto confirma que no existe dimorfismo entre poblaciones de

ambientes diferentes. Sin embargo se observa diferencia en sus intersecciones ( $gl = 1$ ;  $F = 17,39$ ;  $P = 0,0000$ ) (Fig. 35) traducido como un diferencia de peso a tallas pequeñas.



**Figura 35.** Regresión de la relación Longitud estándar (mm) - Peso (g) para la cuenca Mamoré, las curvas tomaron en cuenta el  $n$  total de la población de peces para cada cuenca.



**Figura 36.** Comparación de regresión lineal de la longitud estándar (mm) - Peso (g) de *P. nattereri* entre ambas cuencas ( del Mamoré e Iténez).

## **8. DISCUSIONES**

### **8.1 Biología de la reproducción**

#### **8.1.2 Tallas de Madurez sexual (L<sub>50</sub>)**

Las tallas de madurez sexual encontradas en hembras (139,8 mm) y machos (132,8 mm) de *P. nattereri* en la cuenca del Mamoré, son inferiores a anteriores registros de Loubens & Aquím (1986) en la región del Mamoré, quienes resolvieron que la talla de madurez para hembras de *P. nattereri* es de 150 mm y para machos a partir de 180 mm.

La talla de madurez sexual no es una característica estable, puede variar en tiempo y este factor podría explicar la desigualdad en los resultados obtenidos por Loubens & Aquím (1986) ya que existe una diferencia de muestreo de aproximadamente 14 años. Otra de las razones podría atribuirse a que registraron datos durante períodos de grandes inundaciones, donde el recurso disponible, de una manera u otra resulta ser mayor lo que conduce a que los peces encuentren mayor oportunidad de alimentación que influye sobre su crecimiento y desarrollo.

Muchos autores explican que la talla de madurez sexual depende de condiciones ambientales del medio donde habitan los peces. Condiciones desfavorables (variación en el nivel del agua, o sobreexplotación) conducirían a la disminución de tallas. Generalmente en la obtención de la talla de madurez sexual influye factores como la disponibilidad alimentaria, la estructura demográfica y la predación por clase de talla (Duponchelle 1997, Duponchelle *et al.* 2000).

Un incremento de mortalidad juvenil resultaría en maduración precoz (Cole 1954 citado por Duponchelle 1997), sin embargo otros autores indican que una alta mortalidad juvenil trae como consecuencia una reproducción atrasada y disminución del esfuerzo de reproducción (Murphy 1968). Así mismo una tasa de mortalidad no variable en todas las

clases de edad no modificaría el esfuerzo de reproducción. En un estudio de Belk (1995) sobre *Lepomis macrochirus*, demostró que una depredación selectiva a tallas pequeñas resultó en una madurez tardía a talla elevada, contrariamente la predación selectiva de la pesca de grandes tallas tiende a reducir la talla de madurez sexual.

La intensa competencia entre adultos determinan en gran parte tasas de supervivencia (Begon *et al.* 1978), esto influye sobre las poblaciones, cuya consecuencia es la reducción de las tallas de la madurez sexual. Sin embargo estudios sobre estructuración de bancos, comportamiento caníbal o mortalidad por clases de talla de *P. nattereri* no han sido realizados para ambas cuencas. Por algunos reportes de comportamiento en cautiverio, se sabe que las poblaciones de *Pygocentrus* se estructuran por tamaño viviendo en sociedad (bancos) lo cual generaría cierto grado de competencia (Braker 1963).

Esto justificaría que *P. nattereri* ingrese a etapas de madurez sexual temprana, lo cual coincide con estudios sobre Characiformes de Ruffino & Isaac (1995) que indican que los *Pygocentrus* son un claro ejemplo de especies con madurez precoz.

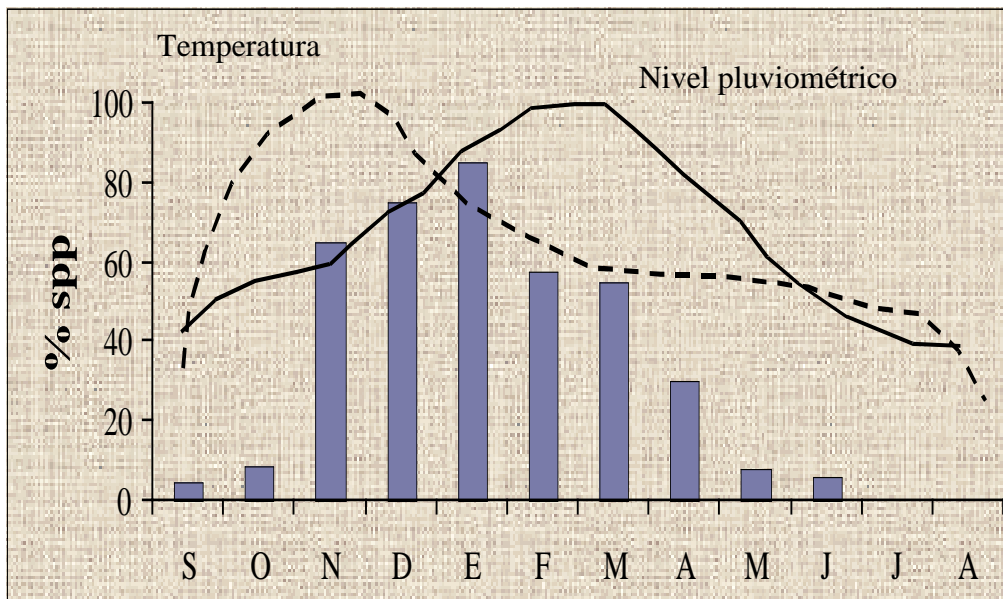
### 8.1.3 Época reproductiva

La época reproductiva es el período donde el mayor porcentaje de individuos se encuentran en maduración avanzada y posterior desove (estados de maduración 4, 5 y 6). Según varios estudios (Zanuy & Carillo 1987, Duponchelle 1997, Duponchelle *et al.* 1998, 1999) el ciclo de reproducción está controlado por el fotoperíodo que determina la periodicidad del ciclo anual y por una serie de componentes medioambientales como la temperatura, la lluvia, el recurso trófico. En regiones templadas con ciclos estacionales marcados el período de reproducción se correlaciona con estos factores que pueden regular la maduración gonadal y la actividad reproductora.

Sin embargo en regiones tropicales, el fotoperíodo tiende a variar mínimamente a lo largo del año y la temperatura varía ligeramente, según se trate de estación seca o húmeda (Zanuy & Carillo 1987), a pesar de ello siempre se observan picos de puesta que

generalmente están asociados a las lluvias y/o inundaciones estacionales. Por lo que la temperatura, el fotoperíodo y nivel del agua son transformados en respuestas fisiológicas que controlan el ciclo biológico, regulando el período reproductivo para que la progenie pueda aprovechar los recursos disponibles en el medio (Billard & Breton 1981, Vazzoler & Menezes 1992).

Así en la cuenca amazónica la oscilación de temperatura, y el nivel pluviométrico de forma directa o indirecta, parece ser un factor preponderante en la delimitación del período de reproducción. Algunos estudios en la Amazonía indican que la variación del nivel del agua y la época de reproducción de varias especies de peces podrían estar sincronizados (Fig.37) (Vazzoler & Menezes 1992) .



**Figura 36.** Frecuencia mensual de especies (% spp) en reproducción y tendencia de la variación del nivel pluviométrico y la temperatura en la cuenca Amazónica (Vazzoler & Menezes 1992).

Generalmente, varios autores coinciden en que las variaciones del recurso alimenticio son determinantes para el inicio del período reproductivo (Kramer 1978, Lowe-McConnell 1979). El recurso alimenticio debe ser suficiente para sostener el crecimiento de larvas,

juveniles y cubrir costos energéticos adicionales de los reproductores. En ambientes tropicales que presentan ciclos hidrológicos de crecida del nivel de agua, el recurso alimenticio se

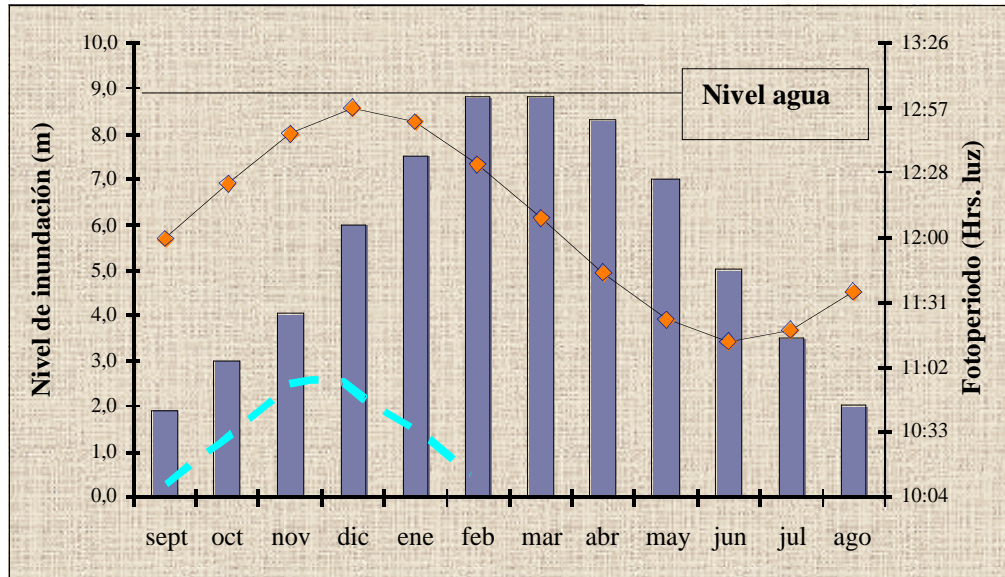
incrementa precisamente cuando ocurren durante períodos de inundación (época húmeda), donde las condiciones de alimentación y protección para el desenvolvimiento de las larvas son las mas favorables y vitales (Goulding 1980-1981). Posterior a esta época húmeda el recurso alimenticio tiende a limitarse y la actividad sexual de los peces disminuye.

Loubens & Aquím (1986) que trabajaron en la región del Beni durante períodos de inundación, reportan que *P. nattereri* presenta una época mas o menos larga de desarrollo gonadal, comenzando su maduración en agosto o septiembre (con mayor porcentaje de desarrollo gonadal en los últimos meses del año, noviembre-diciembre, durante la primera parte de la crecida del nivel del agua).

Nuestros resultados coinciden con el trabajo de Loubens & Aquím (1986), ya que según los porcentajes de hembras en maduración avanzada (4, 5 y 6), indican que la maduración en la cuenca del Mamoré se inicia aproximadamente en septiembre registrándose la mayor actividad sexual en noviembre. En la cuenca del Iténez también se observa que la época de reproducción se realiza durante el ultimo trimestre del año, de octubre a diciembre con un incremento en este mes, tendiendo a disminuir en hacia febrero.

Otros estudios realizados por Vazzoler & Menezes (1992) en el Paraná sobre el género *Pygocentrus*, indican que el período de reproducción abarcaría desde noviembre-marzo, durante época húmeda.

Así *P. nattereri*, encuentra su período reproductivo justo en la época de crecida del nivel de agua entre los meses de septiembre a febrero Fig. 38 (como la mayoría de las especies tropicales), cuando se inician las primeras lluvias y al parecer estaría sincronizado con un período de horas luz mas largo.



**Figura 37.** Nivel de agua - promedio mensual 1988 – 1998 en Puerto Varador -Trinidad (datos proporcionados por el SEMENA) (Modificado de Pouilly *et al.* 1999). ■ = variación mensual del nivel de agua ◆ = Fotoperíodo de la región de Trinidad en 2002 (hrs. luz) obtenidos de [www.bd1.fr](http://www.bd1.fr). Y la curva de líneas entrecortadas indica el período de reproducción que tendría *P. nattereri* dentro del ciclo hidrológico.

El índice gónado somático se relaciona al estado de maduración del ovario; es un índice preciso del crecimiento oocitario, se basa en el incremento de la maduración sexual, traducida como un crecimiento de oocitos en vitelogénesis. Determinar el IGS para toda la población de hembras que se encuentra en madurez es interesante, sin embargo, observar la variación entre sexos da una idea del comportamiento de los machos respecto de las

hembras. Es así que el IGS en los machos (con valores mas reducidos) siguen el mismo patrón de incremento gonadal que las hembras.

Al no observar diferencia significativa del IGS entre cuencas el desarrollo de las gónadas tanto de hembras como de machos que alcanzan un pico de actividad sexual, en noviembre para el Mamoré y diciembre para el Iténez, indicaría que durante época húmeda, *P. nattereri* se encontrarían en proceso de vitelogenina y maduración, incrementando los niveles de vitelogenina para la producción de nuevos oocitos en las gónadas (hasta los meses pico de su reproducción).

Sin embargo para la cuenca del Mamoré la maduración gonadal comenzaría en el mes de agosto extendiéndose posiblemente hasta febrero, en comparación con la cuenca del Iténez, donde el comienzo de maduración gonadal comenzaría posiblemente en el mes de septiembre y se extendería hasta marzo. Ya que el incremento del IGS asume el inicio de la maduración y la disminución del mismo indican el fin el período reproductivo.

Respecto a esto se observa desplazamiento de un mes en la maduración gonadal, este desplazamiento podría deberse a la diferencia del ciclo hidrológico entre ambas cuencas, lo cual indicaría que una variación en el inicio de maduración gonadal de *P. nattereri* en ambas cuencas estaría sincronizada con factores ambientales, específicamente con el incremento del nivel del agua. En algunos reportes (Roche *et al* 1988) se indica que las precipitaciones se van incrementando en tiempo hacia la región del Escudo brasilero, donde el nivel del agua tiende a subir mas tarde que en comparación a la cuenca del Mamoré.

Muchos estudios determinaron épocas de reproducción con muestreos mensuales y monitoreos anuales, sin embargo, en el presente trabajo los resultados se limitan a registros bimensuales para cada cuenca. No se presentan muestreos mensuales para cada cuenca, lo que podría considerarse como sesgo en la toma de datos y camuflar los picos de actividad sexual. sin embargo, se identifican picos de actividad reproductiva y los porcentajes de estadios en maduración avanzada señalan la época de reproducción de *P. nattereri* durante los meses de muestreo.

Aunque es difícil identificar factores que determinan la totalidad de los ciclos biológicos en un organismo, es posible que cuando las condiciones ambientales son propicias, la selección natural favorece a individuos incrementando su valor selectivo.

#### **8.1.4 Tipo de desove - Estructura del ovario**

Como se observa en cortes histológicos (Fig.24-26), *P. nattereri* se caracteriza por presentar en la mayoría de sus estadios, diferente grado de maduración y desarrollo oocitario. La estructura ovárica que presenta estas características, en general, es propia de especies que realizan más de un desove por cada período reproductivo (desove sincronizado por módulos) (Macer 1974, Bagenal 1978, Gosso 1989, Gosso & Iwaszkiw 1993) las revisiones bibliográficas indican que este tipo de desarrollo oocitario es muy común entre peces tropicales (Caramaschi *et al.* 1982, Lowe-McConnell 1987, Vazzoler & Menezes 1992, Mazzoni & Caramaschi 1996-1997).

Sin embargo, para una mejor interpretación del tipo de desove, se toma en cuenta la distribución porcentual de diferentes grupos de tamaño de los oocitos, los distintos estados de maduración gonadal y la duración de la época de reproducción (Gosso 1989, Gosso & Iwaszkiw 1993). Por ello la distribución de frecuencia por tamaño de oocitos (correspondientes a ovarios en maduración avanzada), sugiere el tipo de desove por módulos (sincronismo por grupos), cada uno de estos liberados en un evento de puesta.

Los análisis histológicos durante la época de desove y el análisis de distribución de diferentes grupos de tamaño de oocitos en los ovarios, sugieren que las hembras de *P. nattereri* liberarían oocitos maduros varias veces durante la época de reproducción. Lo que hace pensar que la maduración sería gradual, pues la existencia de diversas camadas de oocitos en distinto grado de maduración presentes en los ovarios, permite apreciar el tipo de

desarrollo de los oocitos, una vez comenzado el proceso de maduración gonadal (Gosso 1989).

El desove implica que oocitos de mayor diámetro (con cantidades elevadas de vitelo), no esperarán el desarrollo de aquellos que se encuentren aún en maduración (diámetros inferiores), y serán desovados formando un lote de puesta. Los siguientes que quedaron en el ovario seguirán su desarrollo de madurez hasta ser desovados durante toda la época de reproducción (Gosso 1989). Lo que también indica que las gónadas se encuentran en constante ovogénesis durante la época de reproducción (Billard & Breton 1981, Kunkel & Flores 1994).

### **8.1.5 Fecundidad**

La fecundidad no es una característica estable en peces, varía de acuerdo a las especies y a diversos factores como la edad, la periodicidad de los desoves, condiciones ambientales y también es susceptible de variar anualmente dentro una misma población (Duponchelle 1997); estos factores que tendrán efectos directos en las hembras, aumentando o disminuyendo su esfuerzo reproductivo (Nikolsky 1963).

Generalmente la fecundidad absoluta se correlaciona positivamente con la longitud estándar y el peso. A medida que la talla se incrementa, se presentan fecundidades mayores (Nikolsky 1963, Bagenal 1978, Kartas & Quignard 1984, Winemiller 1989, Winemiller & Rose 1992). Nuestras observaciones concuerdan con estas correlaciones ya que, la fecundidad absoluta de *P. nattereri* tanto en la cuenca Mamoré como Iténez se incrementa a medida que el peso corporal aumenta.

Respecto a la fecundidad relativa, en la cuenca del Mamoré indica que durante la época de reproducción (período de desove), *P. nattereri* genera cantidades similares de oocitos. Sin embargo los análisis estadísticos en la cuenca del Mamoré indican una variación del desarrollo gonadal de septiembre a noviembre. Esto se discute tal vez porque en el recuento de oocitos, posiblemente se haya incluido gónadas de hembras que se

encontraban en maduración gonadal poco avanzada (estadíos 3) o inversamente que se haya tomado en cuenta hembras en post desove, en ambos casos el IGS sería menor (Duponchelle com.pers.).

En la cuenca del Iténez donde la fecundidad relativa no muestra variaciones significativas entre los meses de muestreo (similar producción de oocitos durante octubre, diciembre y febrero), se confirma por los valores del desarrollo gonadal que tampoco muestran diferencias bimensuales, que indica que las gónadas se encontraron en un mismo estadio de maduración (estadíos 4).

Reportes sobre la fecundidad de *P. nattereri* en la amazonía boliviana no son conocidos. Sin embargo, Vazzoller & Menezes (In: Lowe-McConnell 1987) categorizan a esta especie dentro de aquellas que presentan alta fecundidad, por generar cantidades elevadas de oocitos (lo cual se relaciona con bajo cuidado parental); lo que puede explicarse como una estrategia reproductiva. Sin embargo, no siempre el número de oocitos desovados es proporcional con el número de descendientes, es así que el número de huevos producidos por una población debe ser ajustado a las condiciones del medio ambiente (Bagenal 1978).

La “estrategia oportunista” descrita por Winemiller & Rose (1992), incluye a la mayoría de los pequeños Characidae dentro de esta estrategia que podría resultar de gran relevancia para *P. nattereri*. Las características de su biología reproductiva: talla pequeña (max observado 260 mm, 240 mm para hembras y machos respectivamente), madurez sexual temprana (132 mm, hembra madura en pre-desove), reproducción estacional de larga duración (aprox. 7 meses), desove múltiple, sugieren la estrategia **Oportunista**. Esto se respalda por observaciones de Ruffino & Isaac (1995) que indican que los *Pygocentrus* son claro ejemplo de especies oportunistas cuyos juveniles colonizan rápidamente nuevos hábitat, de condiciones desfavorables y de alta predación.

Por otra parte se discute que la plasticidad de los rasgos de vida de los individuos respecto a su entorno, aumenta a medida en que ellos son capaces de obtener información

sobre la estación venidera. Muchos organismos han desarrollado diversas estrategias que les permiten utilizar señales de advertencia que, a su vez, varían en relación con los factores ambientales (fotoperíodo, temperatura, recursos disponibles etc.) y les sirven para sincronizar sus ciclos biológicos (Zanuy & Carrillo 1987). Estas señales son las que controlan los ciclos biológicos afectando a sus procesos fisiológicos, fijándose o eliminándose a lo largo de la evolución y alterando sus frecuencias génicas (Renno com pers.).

## 8.2 . Aspectos de crecimiento

### 8.2.1 Edad y Crecimiento

En ambientes templados los peces son expuestos a la estacionalidad de factores externos que sincronizan los ciclos biológicos anuales e inducen al depósito anual de marcas de crecimiento (Panfili 1992). Sin embargo, en países tropicales como África y la región amazónica, no existen estaciones marcadas, donde las épocas secas y húmedas juegan respectivamente el mismo rol que el invierno y primavera. Por tanto la expresión histológica de la alternancia de estaciones secas y húmedas es marcada en los peces (Quick & Bruton 1984, Lecomte *et al.* 1985 – 1986 - 1989, citados en Panfili 1992).

La edad puede resultar compleja en algunos individuos, sobre todo porque la interpretación de los anillos de crecimiento muchas veces se ve confundida (Loubens & Panfili 2000). A pesar de ello, para *P. nattereri*, registramos las edades sin complicaciones. Debido a que el protocolo de aplicación propuesto por Panfili (1993), Loubens & Panfili (1992) para *Prochilodus nigricans*, *Colossoma macropomun* y *Pyaractus brachypomun*, por Stequert (1995) para *Thunnus albacares* y por Gauthier (2001) para *Vinciguerria nimbaria* (estas últimas, especies marinas), resulta adecuado también para *P. nattereri*. Las bandas oscuras que asumimos como crecimiento anual, se hacen evidentes desde la región del núcleo hasta el borde del otolito.

Ningún reporte sobre la determinación de edad de esta especie se ha realizado, por lo tanto nuestros resultados son las primeras observaciones al respecto. En la cuenca de Mamoré los datos de edad, ajustados al modelo de crecimiento de Von Bertalanffy, muestra que *P. nattereri* durante sus primeros años de vida, tendría un crecimiento mas acelerado que en la cuenca del Iténez.

El crecimiento acelerado en la cuenca del Mamoré se confirma con el coeficiente K (de crecimiento) superior para esta cuenca ( $K = 0,304$ ) que para el Iténez ( $K = 0,169$ ) respaldado por la diferencia significativa entre pendientes, lo cual indica diferencia en la velocidad de crecimiento entre las dos cuencas.

Sin embargo en el muestreo y en la modelización de la curva de crecimiento no se incluye individuos de tallas inferiores a los 82 mm, lo cual podría ser el factor que determine la diferencia observada en los resultados negativos para la edad a la talla cero ( $t_0$ ), que indicaría que las larvas nacen a menos de 1 mm, este factor de muestreo sesgado en el tamaño de los peces podría influir también en las pendientes que se muestran significativamente diferentes.

La comparación de las tallas a una misma edad entre cuencas, indica que durante los primeros años de vida (desde el 1º año hasta el 2º) la diferencia son significativas, soportando un crecimiento mas acelerado para la cuenca del Mamoré. Sin embargo para peces que alcanzan un talla propia de la especie, la curva de crecimiento tiende a estabilizarse presentando crecimiento nulo o constante (Bagenal & Tesch 1978). Esto sucede también con poblaciones de *P. nattereri* de la cuenca del Iténez y del Mamoré, para las cuales al alcanzar los 5 años de edad las curvas se homogenizan y no presentan mas crecimiento.

En ambientes estacionales las poblaciones que poseen mejor valor selectivo son aquellas que optimizan su crecimiento durante el períodos favorables (Boyce 1979). Durante períodos desfavorables, generalmente el crecimiento se ve afectado por factores bióticos como la disponibilidad alimenticia (Goulding 1980 - 1981) la cual a su vez es

influida por factores como la calidad del agua (turbidez, riqueza de nutrientes entre otros), la competencia y riqueza del ambiente.

En ambientes tropicales se observa una diversa composición química y variación del nivel del agua que es acompañado por incrementos de turbidez, nutrientes, velocidad de corriente; tales cambios pueden afectar la temperatura y principalmente la disponibilidad de alimento (Munro *et al.* 1990).

La alimentación, juega un papel importante en el desarrollo de las poblaciones, pues durante la estación húmeda, cuando los ríos se desbordan, los peces invaden las zonas inundadas donde la nutrición se incrementa por la alta disponibilidad de recursos y hábitat (Goulding 1980 - 1981, Munro *et al.* 1990, Pouilly *et al.* 2000).

Según algunos estudios sobre la alimentación de *Pygocentrus* indican que en etapas juveniles, estas especies se alimentan de insectos acuáticos, invertebrados, crustáceos y en cierto grado de material vegetal (Nico & Taphorn 1988, Machado-Allison 1982). Respecto a esto se admite que peces juveniles se alimentan del bentos y crustáceos, y a medida que incrementan su tamaño, la dieta varía adquiriendo regímenes carnívoros dependiendo de la especie (Pouilly *et al.* 2000).

La disponibilidad de alimento también está relacionada a la calidad de agua, los sistemas acuáticos de la Amazonía central han sido caracterizados por Sioli (1968), Salati *et al.* (1983) y reportados por Moyle & Cech (1996). Según características generales presentadas (Tabla XII) se observan tres tipos de aguas, donde el pH y la transparencia determinan la calidad del agua.

**Tabla XI.** Características físico químicas de los tres tipos de aguas según Sioli (1968), Salati *et al.* (1983) y Moyle & Cech (1996).

<i>Parámetros</i>	<b>Aguas Blancas</b>	<b>Aguas Claras</b>	<b>Aguas negras</b>
<b>pH</b>	6,2 - 7,2	4,5 - 7,0	3,8 - 4,2
<b>Transparencia</b>	0,1 - 0,5	1 - 4,3	1,3 - 2,3
<b>Turbidez</b>	fuerte	baja	baja
<b>Oxígeno disuelto</b>	moderado	fuerte	bajo
<b>Nutrientes</b>	mucho	bajo	muy bajo
<b>Conductividad</b>	60 - 70 $\square$ S $\text{cm}^{-1}$ , 20° C	6 - 50 $\square$ S $\text{cm}^{-1}$ , 20° C	8 $\square$ S $\text{cm}^{-1}$ , 20° C
<b>Iónes</b>	Ca <sup>+</sup> - Mg > Na - K % 64 10 20 40		Ca - Mg < Na - K % 20 6 38 35

Análisis químicos de Geisler & Schneider (1976), revelan la relación entre el contenido de calcio del agua y los peces, indicando que existe bajo contenido de Ca<sup>+</sup> en *aguas claras* (6.8 %) a diferencia de las *aguas blancas* (13,4 % y 64% reportado por Salati (1983)). Esta diferencia de iónes favorece con un mejor suplemento alimentario a las poblaciones de peces y crustáceos que a consecuencia exhiben rápido crecimiento (Worthmann 1979).

Referente a la tipología de agua, la cuenca del Mamoré tiende a considerarse dentro del rango de aguas blancas (pH cercanos a neutro, turbias con promedio abundante de sólidos suspendidos aprox. 300mg.l<sup>-1</sup>), relativamente ricas en nutrientes y conductividad mediana (Bonetto & Castellón 1985, Lauzanne 1990, Ibáñez 2000).

Mucho se ha discutido sobre la riqueza de estas aguas, indicando que a parte de los recurso disponibles en su medio, la composición de nutrientes de sus aguas resulta favorable para el desenvolvimiento de su fauna, ya que la dinámica de enriquecimiento de los suelos por parte de las aguas procedentes de la región andina y preandina, desde el punto de vista socio-económico le da valor indudable. Considerándolas zonas potencialmente activas para la agricultura y la producción biológica en general (Junk 1982). Esta característica también podría resultar conveniente para *P. nattereri*, que muestra crecimiento acelerado en la cuenca del Mamoré

A diferencia del Mamoré, la cuenca del Iténez tiende a considerarse como ambiente de agua claras y transparentes pudiendo variar considerablemente en cuanto al contenido de nutrientes. El pH de 7.8 disminuye hasta 4.5 sin consecuencia fisiológica negativa sobre la fauna íctica (Bonetto & Castellón 1985), sin embargo podría resultar menos favorecedor para el crecimiento de los peces, como se observa para *P. nattereri*.

A pesar de esto, mas estudios sobre el depósito de  $\text{Ca}^+$  en los otolitos son necesarios ya que el conocimiento de las estructuras de crecimiento, son esenciales para la comprensión de las relaciones entre el esqueleto y los factores genéticos y epigenéticos del crecimiento (Castanet *et al.* 1993 In: Loubens & Panfili 1993), distinguir diferenciaciones entre el crecimiento de poblaciones y deducir si el medio ambiente es propicio para aprovechamiento y cultivo de ictiofauna. Sin embargo, para validar el registro de las marcas de crecimiento anuales, es necesario de verificar el crecimiento a través de técnicas específicas de validación .

### **8.2.2 Edad de madurez sexual**

Como se había discutido anteriormente tanto la talla como la edad de primera reproducción es un rasgo de historia de vida muy importante, se constituye en un factor determinante de selección natural (Cole 1954 citado por Duponchelle 1997), Wootton 1979). En general, tamaños mínimos de madurez sexual se relacionan con la longevidad y el rango de crecimiento (Silva 1973) una reducción de la edad de primera reproducción puede significar un incremento en el valor reproductivo y maximizar el numero de descendientes producidos a edad precoces.

Las variaciones de edad y la talla de madurez demuestran una gran plasticidad de las características de reproducción, siendo susceptibles a variar entre poblaciones y a lo largo del tiempo (Duponchelle 1997, Duponchelle *et al.* 1998).

La edad y talla de primera madurez sexual registradas para *P. nattereri* en la cuencas del Mamoré como en la del Iténez aparecen como características plásticas que permiten a los *Pygocentrus* optimizar el esfuerzo de reproducción. La variación de edad de madurez

sexual, se explicarían por las diferencias de crecimiento de las poblaciones ya que en la cuenca del Mamoré como en el Iténez, *P. nattereri* alcanza su madurez sexual dentro de los dos primeros años de vida. Como se había discutido, durante los primeros años de vida es donde se observa diferencias significativas en la tasa de crecimiento para ambas cuencas.

Sin embargo, estudios anuales son necesarios para observar niveles de variación en tallas y edad de madurez sexual ya de esta manera se contribuye con medidas básicas para planes de manejo y así poder proponer tamaños de aprovechamiento de pesca para la especies de valor comercial y también para aquellas para las cuales recientemente se le está dando importancia pesquera.

### 8.2.3 Crecimiento alométrico

La relación Longitud y peso, de correlación positiva ( $r^2 = 0,9333$ ) encontrada para la población de *P. nattereri* ( $n = 212$ ) de la cuenca del Mamoré (río Sécure) indica que la forma y volumen de los individuos varía a lo largo de su crecimiento, desde juveniles hasta adultos; esto concuerda con datos Le Guennec (1985) específicos para *P. nattereri* de la región del Mamoré, con alta correlación ( $r^2 = 0,996$ ) y un coeficiente  $b \approx 3$  que también indica crecimiento alométrico para la población. Por otra parte estudios de Ruffino & Isaac (1995) también aseguran este tipo de crecimiento para *P. nattereri*. De igual manera, para la población ( $n = 157$ ) de la cuenca Iténez, el coeficiente  $b \approx 3$  se traduce como crecimiento alométrico.

Lo importante en este aspecto es que las poblaciones del Iténez y del Mamoré presentan la misma forma y volumen, con la diferencia que los *P. nattereri* de la cuenca del Mamoré llegan a esta característica mas rápidamente.

## 9. CONCLUSIONES

Tanto en la cuenca del Mamoré como en la del Iténez, *Pygocentrus nattereri* alcanza madurez sexual temprana en hembras y en machos. Entre cuencas no existe diferencia significativa de la talla de madurez sexual.

En la cuenca del Mamoré la mayor actividad reproductiva se encuentra durante el mes de noviembre, lo cual se observa con la presencia de estadios de maduración avanzada 3, 4 y de post desove 6-2.

En la cuenca del Iténez la mayor actividad reproductiva se encuentra durante el mes de diciembre, lo cual se confirma con los porcentajes de estadios de maduración avanzada 4, 5 y 6.

El desplazamiento del pico de actividad sexual entre cuencas no indica que exista diferencia entre época de reproducción.

*Pygocentrus nattereri* sigue un ciclo anual de reproducción, como la mayoría de los peces en ambientes tropicales; coincidiendo con las extensas inundaciones que ocurren durante la temporada de lluvias. Tanto en la cuenca Mamoré como en la cuenca Iténez la época de reproducción se encuentra durante el inicio de la crecida del nivel del agua, a partir de septiembre.

A partir de la observación macroscópica e histológica de las gónadas durante el proceso de la maduración, el análisis de los histogramas de frecuencia por tamaño de oocitos, se sugiere que las hembra de *P. nattereri*, tanto en la cuenca Mamoré como en la Iténez, presenta maduración asincrónica, desovando mas de una vez durante el periodo reproductivo, en forma fraccionada (desove múltiple).

No existe variación de la relación de fecundidad absoluta y peso entre cuencas por lo que se concluye que en ambas cuencas la fecundidad se incrementa con el peso.

La fecundidad relativa (oocitos / gramo) indica que tanto en la cuenca Mamoré como en la cuenca Iténez *P. nattereri* produce la misma cantidad de oocitos durante el período de mayor actividad sexual.

Las características de su estrategia reproductiva: talla reducida, madurez sexual temprana, reproducción estacional de larga duración, desove múltiple durante la época de reproducción, permiten considerar a *P. nattereri* como una especie de “Estrategia Oportunista”.

En la región del Beni, *P. nattereri* depende de las variaciones del medio ambiente para encontrar una variación cíclica anual mas o menos acentuada que sea suficiente para inducir el sincronismo de las marcas de crecimiento y de la reproducción.

Un crecimiento mas acelerado durante los primeros años de vida explica que *P. nattereri* encuentra en la cuenca del Mamoré, condiciones mas favorables para el desarrollo de su progenie, a diferencia del Iténez donde se observa crecimiento lento.

Al no encontrar diferencias significativas de las estrategias de reproducción (talla de madurez, época de reproducción, tipo de desove, fecundidad, es posible que la diferencia de características del medio (origen geológico, tipo de agua) no sería relevante para maximizar o minimizar el valor reproductivo de *P. nattereri* ?. tal vez estas diferencias solamente influyen sobre su crecimiento?.

Es posible que las estrategias estén ligadas a factores genéticos propios de la especie, o que exista una clara dependencia de fenómenos ambientales como reguladores de su fisiología (ciclo hidrológico, temperatura, fotoperíodo, turbidez disponibilidad de alimento, etc.). Sin embargo solo se podrá descubrir ello con estudios genéticos o estudios de caracterización del medio relacionando a la biología reproductiva. De esta manera se podría aclarar si las variaciones de los rasgos de vida de las poblaciones están sometidas a

efectos de plasticidad fenotípica frente a las condiciones ambientales o se deben a características genotípicas.

## BIBLIOGRAFÍA

- \_\_\_\_\_. 1976. Les Genres de Serrasalminae (Pises -Characoidei). Zoologische Museum Universiteit van Amsterdam, 5(6): pp. 47 - 54.
- \_\_\_\_\_. 1980. The fishes and the forest. Exploration in Amazonian Natural History. University of California Press, Berkeley. London. 280p.
- \_\_\_\_\_. 1981. Man and fisheries on an Amazon frontier. Junk Publishers. Boston – London. 136p.
- \_\_\_\_\_. 1987. Los peces de los llanos de Venezuela. Un ensayo sobre su Historia Natural. Universidad Central de Venezuela. Caracas-Venezuela. 141p.
- \_\_\_\_\_. 1993. Contributions a l'etude des poissons Characoïdes - 27: Systématique et évolution de quelques piranhas (*Serrasalmus*). Zoologische Verhandlungen. Leiden, Pp. 597-617.
- \_\_\_\_\_. 1996. Spawning season, ovarian development and fecundity of *Hypostomus affinis* (Osteichthyes, Loricariidae). Rev. Brasil.Biol. 57(3): 455-462.
- \_\_\_\_\_. 1997. Observations on the reproductive biology of female *Hypostomus luetkeni* Lacèpède 1803. Ecology of Freshwater Fish, 6: 53-56.
- Arias, J. A. 1996. Reproducción artificial de la Boga (*Orestias pentlandii*) y su importancia en el mercado. Tesis de Licenciatura. La Paz - Bolivia. 104p.
- Bagenal, T. M. 1978. Aspects of fish fecundity. In: Gerking S.D (Eds). Ecology of freshwater fish production. Blackwell Oxford. pp 75-101.
- Bagenal, T. B. & E. Braum. 1978. Eggs and Early Life History. In: Bagenal T.B. (Eds). Methods for assessment of fish production in fresh waters. Blackwell Oxford. Pp. 165-201.
- Bagenal T. B. & F. W. Tesch. 1978. Age and growth. In: Bagenal T.B. (ed). Methods for assessment of fish production in fresh waters. Blackwell Oxford. Pp. 101-136.
- Begon M., J. L. Harper & C.R. Townsend. 1988. Ecología- individuos, población y comunidades. OMEGA S.A. Pp. 886.

- Belk, M.C. 1995. Variation in growth and age at maturity in bluegill sunfish: genetic or environmental effects?. J. Fish boil. 47: 237-247.
- Billard, R. & B. Breton. 1981. Le cycle reproducteur chez les poissons téléostéens. Cahiers du Laboratoire de Montereau. 12: 43-56.
- Blacker, W. P. 1974. Black piranhas spawned at Shedd Aquarium. Aquarium Philadelphia 32 (10) 12-14.
- Blacker, R.W. 1974. Recent avances in otolith studies. In: Harden Jones, F.R. (Eds). Sea Fisheries Research. London Elek Science. Pp. 67-90.
- Boero, H. 1993. Bolivia Mágica. Vertiente. La Paz -Bolivia. Tomo I. 312 p.
- Bonetto, A., C. Pignalberi & E. Cordoviola. 1967. Las “palometas” o “piranhas” de las lagunas del Paraná medio. Acta Zool. Lilloana, 23: 45-65.
- Boyce, M.S. 1979. Seasonality and patterns of natural selection for life histories. Am. Nat. 114: 569-583.
- Bourrel, L., S. Moreau & L. Phillips. 1999. Dinámica de las inundaciones en la cuenca Amazónica Boliviana. Rev. Bol de Ecol. 6: 5-17.
- Campana, S. E. 2000. 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- 242.
- Caramaschi, E.P., H. Godinho & F. Foresti. 1982. Reproduçãõ de *Hoplias malabaricus* (Bloch, 1974) (Teleostei, Erythrinidae) na presa do rio Pardo (Botucatu, SP.). I. Histologia e escala de maturaçãõ do ovario. Rev. Brasil.Biol., 42 (3): 635-640.
- Daget, J. 1960. Les migrations des poissons dan les eaux douces tropicales africaines. Proc. IPFC, (3) : 79-82.
- Duponchelle, F. & M. Legendre 1998. Variations in age and size at maturiry of female Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*, populations from man-made lakes of Côte d’Ivoire. Environmental Biology of Fishes, 52: 453-465.
- Duponchelle, F., P. Cecchi, D. Corbin, J. Nunez, & M. Legendre. 1999. Spawning season variations of female Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*, populations from man-made lakes of Côte d’Ivoire. Environmental Biology of Fishes, 56: 377-389.
- Duponchelle, F., P. Cecchi, D. Corbin, J. Nunez, & M. Legendre. 2000. 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: 155-170.

- 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. Laurent Pouyard & M. Legendre 1998. Evidence of environmental effects on reproductive characteristics of female Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*, populations from man-made lakes of Ivory Coast. *Aquat. Living Resour.*, 11 (3): 137-144.
- Eigenmann, C. 1915. The Serrasalmine and Mylinae. *Annals of the Carnegie Museum*, Pittsburgh, 9 (3-4): 226 – 272.
- Espinoza, P. 1999. Reproducción artificial del Mauri (*Trichomycterus dispar?*) por el método seco, bajo tres niveles de temperatura y oxígeno. Tesis de grado. La Paz - Bolivia. 90p.
- Ferreira, E., J. Zuanon & G. Dos Santos. 1998. Peixes Comerciais do Medio Amazonas: Região de Santarém, Pará. IBAMA. Brasília. 211p.
- Fink, W. 1993. Revision of the Piranha Genus *Pygocentrus* (Teleostei, Characiformes). *Copeia*, (3), Pp 665-687.
- Fao computerized information series (Fisheries). N° 8. ICLARM stock assessment tools. (FISAT). Reference Manual. Rome. 262p.
- Gauthier, E. 2001. *Vinciguerria nimbaria*: quelques considérations sur l'âge de métamorphose et sur la croissance de l'espèce. Report des travaux effectués au LASAA (Laboratoire de Sclérochronologie des Animaux Aquatiques IFREMER - IRD de Brest). Pp 1-23.
- Geisler, R. & J. Sheider. The element matrix of amazon waters and its relationship with the mineral content of fishes (Determinations using Neutron Activation Analysis). *Amazoniana*, 1 (4) : 47-65.
- Géry, J. 1972. Poissons Characoides des Guyanes II. Famille des Serrasalmidae. *Zoologische Verhandlungen*. Leiden, (122): 134 - 248.
- Gosline, W. 1951. Notes on the characid fishes of the subfamily Serrasalminae. *California Academy Sciences*, 27 (2): 17 - 64.
- Gosso, Ma. 1997. Aportes al estudio de la reproducción de peces del río Paraná Medio, Entre Ríos: Sábalo (*Prochilodus platensis*) y Armado (*Pterodoras granulosus*). 83p.
- Gosso, Ma. & J. M. Iwazkiw. 1993. Aportes al estudio de la reproducción del Armado – *Pterodoras granulosus* (Familia Doradidae) - del río Parana, entre ríos Argentina: fecundidad y maduración ovocitaria. *Acta Limnologica Brasilensia*, 6: 133 -143.
- Goulding, M. 1979. Ecologia da pesca do rio Madeira. CNPq / INPA. Manaus, 172 p.

- Grasse, P. 1958. Traité de zoologie agnathes of poissons anatomie, éthologie, systématique. MASSON ET CIE. Tomo 3.
- Hanagart, W. 1993. Acerca de la geología de las sabanas del Beni en el Noreste de Bolivia, ed. Instituto de Ecología UMSA. Bolivia. 186 p.
- Ibáñez, C. 2000. Composición de la comunidad de zooplancton en 8 lagunas de la planicie de inundación del Río Mamoré - variación espacio temporal con relación a los parámetros físico químicos al ciclo hidrológico. Tesis licenciatura. LA Paz-Bolivia Pp. 85.
- Jegú, M. & G. Dos Santos. 1988. Le genere *Serrasalmus* (Pises, Serrasalmodae) dans le bas Tocantins (Brésil, Parà) avec la description d'une espèce nouvelle, *S. geryi*, du bassin - Araguaia-Tocantins. *Hydrobiologie Tropical*, 21 (3) : 239-274.
- Junk, W. 1982. Amazonian floodplains: their ecology, present and potential use. *Hydrobiologie Tropical*, 15 (4): 285-301.
- Kartas, F. & J. P. Quignard. 1984. La fécondité des poissons Téléostéens. Collection de Biologie des Milieux Marins. Masson - Paris. 121 p.
- Kee Cha, H. C-W, Oh, S. Yung Hong, K. Yang Park. 2002. Reproduction and population dynamics of *Penaeus chinensis* (Decapoda: Penaeidae) on the western coast of Korea, Yellow Sea. *Fisheries Research*, 56: 25-36.
- Kunkel, L. & S. A. Flores. 1994. Reproducción de *Prochilodus scrofa* (Steindachner, 1881) Osteichthyes, Prochilodontidae: Histología y escala de maduración de ovarios. B. *Inst. Pesca*. 21(unico):83-93.
- Lagler, K., P. Bardach & R. Miller. 1984. *Ictiology*. AGT. 1ª ed. México D.F. 219 p.
- Lauzanne, L. & G. Loubens. 1985. Peces del río Mamoré. Collection Travaux et Documents 192, ORSTOM- CORDEBENI-UTB, París. 65p.
- Lauzanne, L., G. Loubens & B. Le Guennec. 1990. Pesca y Biología pesquera en el Mamoré Medio (Región de Trinidad, Bolivia). *Interciencia*, 15(6): 452-460.
- Lauzanne, L., G. Loubens & B. Le Guennec. 1991. Liste commenté des poissons de l'Amazonie bolivienne. *Hydrobiologie Tropical*, 24 (1): 61-76.
- Leciak, E. 2000. Méthodes pour l'étude de la reproduction et la croissance de six espèces de poissons Téléostéens en Amazonie bolivienne. No publicado. 30p.
- Le Guennec, B. 1985. Claves Longitud-Peso de 38 sp de peces de la región de Trinidad - Bolivia. ORSTOM. 29p.

- 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. 34 p.
- Loubens, G & J. L. Aquim. 1986. Sexualidad y reproducción de las principales peces la Cuenca del río Mamoré Beni-Bolivia. ORSTOM. 45p.
- Loubens, G., L. Lauzanne & B. Le Guennec. 1992. Les milieux aquatiques de la région de Trinidad (Béni, amazonie bolivienne). Hydrobiologie Tropical, 25 (1): 3-21.
- Loubens, G. & J. Panfili. 1992. Estimation de l'age individuel de *Prochilodus nigricans* (Teleostei, Prochilodidae) dans le Béni (Bolivie) protocole d'etudie et aplicacion. Aquati.Living Resours, 5: 41-56.
- Loubens, G. & J. Panfili.2000. Biologie de *Pseudoplatystoma fasciatum* et *P. tigrinum* (Teleostei, Pimelodidae) dans le basin du Mamoré (Amazonie Bolivienne). Ichthyol. Explor. Freshwaters, 11 (1): 13-34.
- Lowe-McConnell. 1987. Ecological studies in tropical fishes communities. Tropical Biology Series. 382p.
- Macer, C.T. 1974. The reproductive biology of the horse macherel *Trachurus trachurus* (L<sub>o</sub>) in the North Sea and English Channel. Fish Biol. 6: 415-436.
- Machado-Allison, A. 1985. Estudios sobre la subfamilia Serrasalminae Parte III: sobre el estatus genérico y relaciones filogenéticas de los géneros *Pygopristis*, *Pygocentrus*, *Pristobrycon* y *Serrasalmus* (Teleostei-Characidae-Serrasalminae). Acta Biológica Venezuelica, 12 (1): 19-42.
- Machado-Allison, A. & C. García. 1985. Food habits and morphological changes in three Serrasalmin species of the Venezuelan flooding plains. Copeia, (1): 193-196.
- Machado-Allison, A. & W. Fink. 1995. Sinopsis de las especies de la subfamilia Serrasalmine presentes en la cuenca del Orinoco. Claves, Diagnosis e Ilustraciones. LITO COLOR R.I., C.A. Caracas-Venezuela. 90p.
- McArtur, R.H. & E.O.Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Princeton, N.J., Princeton University Press. 203p.
- Mazzoni, R. & E. P. Caramaschi. 1995. Size structure, sex ratio and onset of sexual maturity of two species of *Hypostomus*. Journal of fish biology, 47: 841-849.
- Moyle & Cech .1996. Fishes. An introduction to Ichthyology. Prentice Hall. 590 p.
- Montes de Oca, I. 1997. Geografía y recursos naturales de Bolivia. EDABOL.3ªed.,Bolivia. 614 p.

- Munro, A. 1990. Tropical freshwater fishes. In: Munro, A., A. Scott & T.J. Lam. (Eds). Reproductive seasonality in Teleosts: Environmental Influences. Florida, Cap 8: 145-188p.
- Muñoz, H. & P. A. Van Dame. 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: 29-54.
- Murphy, G.I. 1968. Patterns in life history and the environmental. Am. Nat. 102: 391-403.
- Nico, L. & D. Taphorn. 1988. Food habits of Piranhas in the low Llanos of Venezuela. Biotropica 20 (4): 311-321.
- Nikolsky, G. 1963. The ecology of fishes. Academic Pres. New York. 351p.
- Norman, J.R. 1929. The southamerican characid fishes of the Subfamily Serrasalminae with a revision of the genus *Serrasalmus* Lacèpède. The Zoological Society of London, 52: 781-829.
- Oldani, G., J. Iwazskiw, O. Padín & A. Otaegui. 1992. Fluctuaciones de la abundancia de peces en el Alto Paraná (Corrientes, Argentina). Publicaciones de la Comisión del Río Uruguay. Serie Técnico científica, 1: 43-55.
- Panfili, J. 1992. Estimation de l'age individuel des poissons: méthodologies et aplicaciones à des populations naturelles tropicales et temperes. These de doctorat. Montpellier - Francia. 456 p.
- Pianka, E.R. 1970. On r- and k selection. American Nautalist, 104: 592-597.
- Pouilly, M., Ibañez, C., Gutierrez, M. & Yunoki, T. 1999. Funcionamiento ecológico de las laguna de la zona de inundación del río Mamoré (Beni – Bolivia). Rev. Boliviana de ecología y conservación, 6: 41-54.
- Pouilly, M. & F. Lino. 2000. Dietary-morphological relationships in a fish assemblage in the Bolivian Amazonian floodplain. A publicarse.
- Reid, S. 1983. La biología de los bagres rayados *Pseudoplatystoma fasciatum* y *Pseudoplatystoma tigrinum* en la cuenca del río Apeuré, Venezuela. Revista Unellez de Ciencia y Tecnología, 1(1): 12-41.
- Roche, M. A. & C. Fernandez Jáuregui. 1988. Water resources, salinity and salt yields of the rivers of the bolivian Amazone. J. Hidrol., 101: 305-331.
- Roche, M. A., C. Fernandez Jáuregui, A. Aliaga, J. Peña, E. Salas & J. L. Montaña. 1992. Balance Hídrico Superficial de Bolivia. ORSTOM. Bolivia. 29p.

- Ruffino, M. & V. J. Isaac. 1995. Life cycle and biological parameters of several Brazilian amazon fish species Informe para la consultora de GOPA/GTZ, proyecto IARA/IBAMA: 41-45.
- Salati, E., W. Junk, O. Shubart, A.E. Oliviveira. 1993. Amazonia: Desenvolvimento, integração e ecología. Ed. Brasiliense S.A. Brasil 327p.
- Sarmiento, J., L. Azabache, L. Mariño & A. Hinojosa. 1987. "Sinopsis biológica de las principales especies ícticas del Lago Titicaca" Oldespa. Doc. de pesca N° 007. Pp.173.
- Silva S. S. 1973. Aspects of the reproductive biology of the Sprat, *Sprattus sprattus* (L.) in inshore waters of the west coast Scotland. J.Fish Biol. 5: 689-705.
- Sioli, H. 1968. 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, 591-600p.
- Sioli, H. 1968. Hydrochemistry and Geology in the brasílian Amazon region. Amazoniana, 1: 267-277.
- Soutwood, T.R. 1977. Habitat the templet for ecological strategies?. Journal of animal ecology, 46: 337-365.
- Stéquert, B. 1995. Détermination de l'âge des thons tropicaux à partir de leurs otolithes: Exemple du Yellowfin (*Thunnus albacares*). Doc.Technique du centre ORSTOM de Brest. N° 76.1-31pp.
- Tresierra, A., W. Carvajal, J. Oliva, J. Culquichicon.1986. Apuntes de Biología Pesquera. Parte I. FCB-UNT. Perú.186p.
- Tserpes, G. & N. Tsimenides. 2001. Age growth and mortality of *Serranu cabrilla* (Linnaeus, 1758) on the Cretan shelf. In: Fisheries Research, 5: 27-34.
- Vazzoler, A. E. & N. Menezes. 1992. Síntese de Conhenimimentos sobre o comportamento reproductivo dos characiformes da América do sul (Teleostei, Ostariophysii). Rev. Brasil. Biol., 52(4): 627-640.
- Vlaming, V., G. Grossman & F. Chapman. 1982. On the use the gonosomatic index. In: Comp Biochem Physiol., 73 (4): 31-39.
- Welcomm, R. L. 1985.River Fisheries. FAO and Agriculture Organization of the United Nation. Rome. 262-330pp.
- 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 Siences, 49 (10): 2196-2218.

Winemiller, K. O. 1992. Life-history strategies and the effectiveness of sexual selection. *Oikos* 63 (2): 318-326.

Wootton, R. J. 1990. Ecology of Teleost fishes. Ed. Chapman & Hall, London.160-195p.

Worthmann, H. 1979. A relação entre o desenvolvimento do otólito e o crescimento do peixe como auxílio na distinção de populações de Pescada (*Plagioscion squamosissimus*). *Acta amazonica*, 9 (3): 573-586.

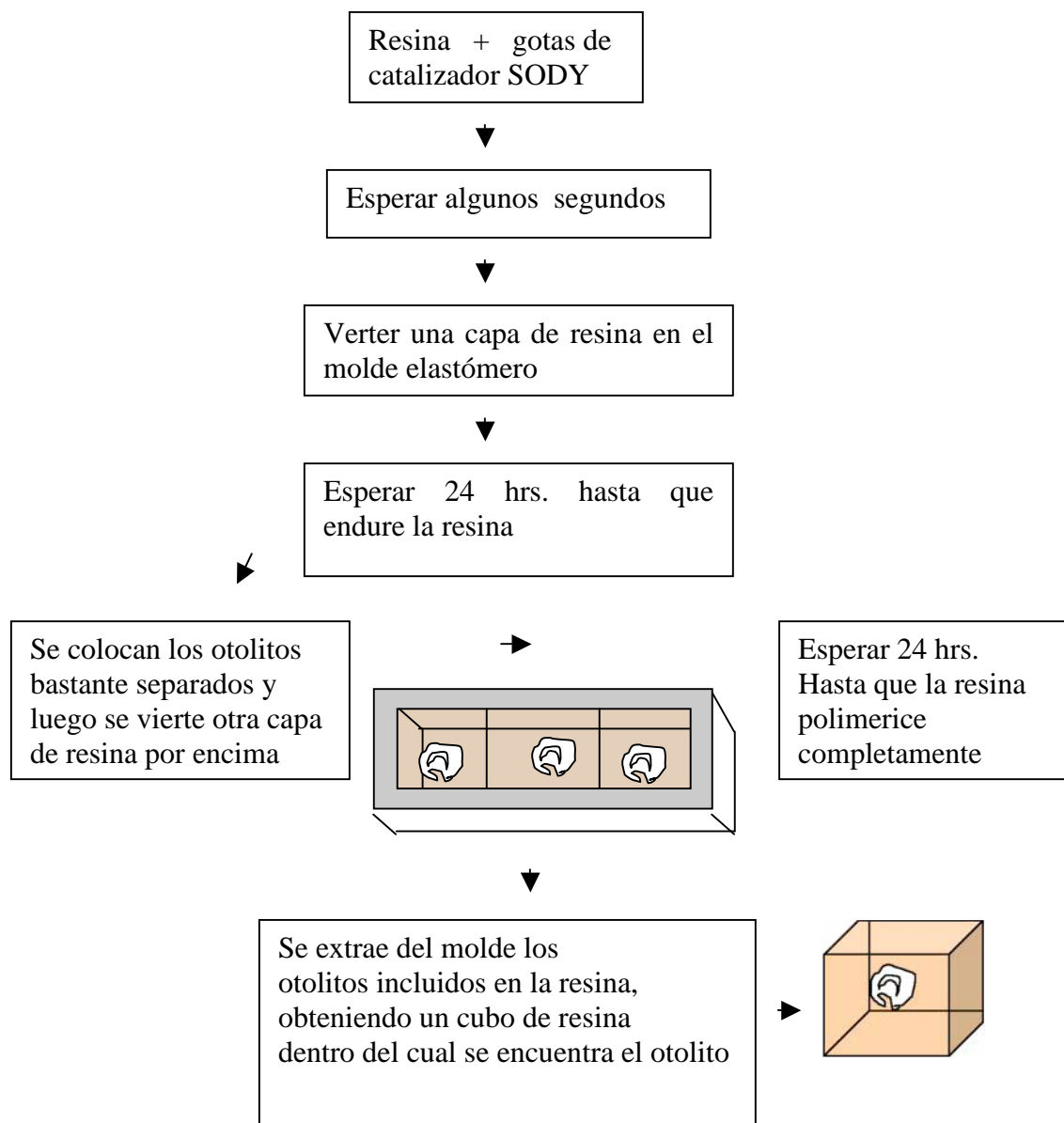
Zanuy, S & M. Carrillo. 1987. La reproducción de los Teleósteos y su aplicación en acuicultura. In: Espinosa de los Monteros, J. & U. Labarta (Eds). Reproducción en Acuicultura. CAICYT. Madrid.

## ANEXO 1

### PREPARACIÓN DE OTOLITOS PARA LECTURA DE MARCAS DE CRECIMIENTO

Los otolitos se incluyen en un molde elastómero con resina poliéster transparente que polimeriza en frío (SODY 33 + catalizador a 2%). Luego son pulidos, sometidos a solución EDTA y posteriormente a tinción con Azul de Toluidina (1%).

#### *ii. Preparación de resina e inclusión de otolitos*



### **iii. Pulido de los otolitos**

El pulido, se realiza en forma oblicua, utilizando papel lija n° 400 y 800, estos son de mayor aspereza y aceleran el proceso de desgaste. Una vez alcanzada la región del núcleo, se pulen con polvo de alumina de 3  $\mu\text{m}$  y 1  $\mu\text{m}$  para darle un acabado fino.

### **iv. Ataque con ácido y tinción**

El ataque a los iones calcio se realiza con solución de EDTA (Ácido etilene-diamino-tetraacético), siendo un ácido quelante de iones  $\text{Ca}^+$  (Panfili, 1993), permite mejorar la visibilidad de microestrías, luego se tiñe con azul de Toluidina (1%) dejando cerca de 10 a 5 min. luego se limpian sin extraer toda la coloración. Posteriormente se observan las marcas bajo estereo-microscopio.