

Research Article

Parámetros poblacionales de los principales recursos pesqueros de la cuenca del río Apure, Venezuela (2000-2003)

Alfredo Pérez-Lozano¹ & Barbarino Aniello²

¹Vice-rectorado de Planificación y Desarrollo Regional, Subprograma de Pesca Continental y Piscicultura
Universidad Nacional Experimental de los Llanos Occidentales Ezequiel Zamora
Apartado Postal N°04, San Fernando 7001, Estado Apure, Venezuela

²Estación Experimental Apure, Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas
Carretera San Fernando, Biruaca, Apartado Postal 94, San Fernando 7001, Estado Apure, Venezuela

RESUMEN. A partir de la distribución de frecuencias de tallas de las 14 especies de peces comerciales más importantes del río Apure, se estimaron durante el periodo 2000-2003 los parámetros poblacionales más significativos, así como el índice de desempeño del crecimiento (\emptyset) y tasa de explotación ($E = F/Z$). Las especies analizadas representaron el 83% de la abundancia de las especies comerciales de la zona. Los parámetros de crecimiento se usaron para determinar el estado de los principales recursos pesqueros del río Apure. Los resultados obtenidos indicaron un predominio de valores relativamente bajos de K y altos de L_{∞} , típico de especies longevas. Esto, combinado con los altos valores en las estimaciones de Z y F , implica una alta tasa anual de supervivencia y baja tasa de renovación de la población. Las estimaciones de E para las 14 especies fueron altas $E_{0,1}$ (0,50-0,94). Los indicadores de sobrepesca para las cuatro especies más abundantes (*P. mariae*, *P. tigrinum*, *M. duriventre* y *H. littorale*), mostraron que al menos tres presentan síntomas de sobrepesca de crecimiento. Se concluye que las 14 especies han sido pescadas severamente y que los resultados obtenidos proporcionan un punto de partida, para el manejo y evaluación de los recursos pesqueros del río Apure.

Palabras clave: peces, parámetros poblacionales, recursos pesqueros, río Apure, Venezuela.

Population parameters of main fishery resources in the basin of the Apure River, Venezuela (2000-2003)

ABSTRACT. Population parameters, performance index (\emptyset) and exploitation rates ($E = F/Z$), of the 14 most important commercial fish species, in the Apure River, were estimated from length frequency distributions of commercial catches in the period 2000-2003. Growth parameters were used to determine the status of the principal fisheries resources of the Apure River. The analyzed species represented 83% of the total commercial species. The results showed a predominance of values relatively low of K and high L_{∞} , common in longevity species. This data combined with the high values from estimations of Z and F showed a survival annual high rate and low stock tuner-over rate. The E estimations for the 14 fish species were high. $E_{0,1}$ (0.50-0.94). The overfishing indicators to four most fish species abundant (*P. mariae*, *P. tigrinum*, *M. duriventre* y *H. littorale*), showed that at least three species were heavy exploited. In general the analysis indicate that these 14 fish species have been strongly fished, and the data obtained is a starting point (as biological reference point) to be used for the assessment and management of fisheries resources in the Apure River.

Keywords: fish species, population parameters, fisheries resources, Apure River, Venezuela.

Corresponding author: Alfredo Pérez-Lozano (piracatinga@yahoo.com.br)

INTRODUCCIÓN

El acompañamiento de las pesquerías comerciales continentales ha sido usado como un procedimiento directo para evaluar recursos pesqueros (Barbarino *et al.*, 1998). De hecho, Pauly (1983) señaló la

importancia de este método para analizar los datos de producción pesquera en países en desarrollo, para mejorar el conocimiento de la biodiversidad y dinámica de los ecosistemas acuáticos y ayudar al establecimiento de líneas de base para la evaluación y manejo de pesquerías. Sin duda que el desarrollo de

un sistema de referencia es atractivo, como una ayuda para mejorar el manejo de los recursos explotados y sustentar los beneficios derivados de las pesquerías existentes (FAO, 1999; García *et al.*, 2000).

Las pesquerías de la Cuenca del río Apure, así como en el bajo y medio Orinoco, presentan una alta presión pesquera (Winemiller *et al.*, 1996). Actualmente, no existe lugar que pueda ser identificado como de baja explotación o cercano a las condiciones prístinas, que proporcione una línea de referencia tanto para estudios comparativos, como para la rehabilitación de las pesquerías. Por ejemplo en el río Apure, en toda la cuenca, no se han conducido campañas de pesca exploratoria para evaluar los recursos pesqueros durante las últimas cuatro décadas. Por tal motivo, el objetivo de este trabajo es evaluar el estado de explotación de las principales especies comerciales, utilizando algunos parámetros poblacionales y con ello generar una línea de base para la elaboración de pautas de manejo pesquero, en la región.

MATERIALES Y MÉTODOS

El área de estudio comprendió un sector de aproximadamente 300 km del Bajo río Apure, desde la localidad de El Saman hasta el sector Boca Apure (Fig. 1), cuya anchura varió entre 50 y 350 m. Se analizó el trecho constituido por el canal principal del río, además de las lagunas del plano inundable. Los datos fueron colectados en campañas de pesca comerciales realizadas en el área de estudio. Un total de 110 campañas de pesca se monitorearon durante los años 2000 a 2003. Para cada campaña se registró la captura total y se tomó una muestra representativa de los ejemplares capturados siguiendo en lo posible el esquema descrito por Pauly (1983).

Se utilizaron embarcaciones pesqueras de metal, con eslora de 10-12 m, propulsadas por motores fuera de borda de 40 Hp. Normalmente, se utilizaron dos embarcaciones para realizar un arrastre con una red de ahorque de 120 x 4 m, con abertura total de malla de 4 a 8 cm. La velocidad de arrastre varió entre 2,9 y 3,2 nudos, con un promedio de 3,0 nudos durante el arrastre.

Se registró la longitud estándar (LE) y la longitud total (LT) en cm (con precisión de 0,5 cm) en las especies más abundantes, aunque para los propósitos de este estudio, se usó solo la longitud total. Los especímenes de las especies más frecuentes fueron fotografiados y clasificados hasta el nivel específico, usando FishBase (Froese & Pauly, 2000; www.fishbase.org).

Los parámetros: longitud asintótica L_{∞} (cm), constante de crecimiento K (año^{-1}) y edad a la talla cero (t_0) de la función de crecimiento de Von Bertalanffy se estimaron usando la longitud máxima de cada especie y las ecuaciones empíricas:

$$L_{\infty} = L_{\text{máx}}/0,95 \text{ (Pauly \& Morgan, 1987)} \quad (1)$$

$$K = 5,4 (L_{\infty})^{-0,6811} \text{ (Munro \& Pauly, 1983; Moreau et al., 1986)} \quad (2)$$

$$\log(-t_0) = 0,3922 - 0,2752 * \log(L_{\infty}) - 1,038 * \log(K) \text{ (Pauly, 1979).} \quad (3)$$

La longevidad fue calculada con la ecuación $T_{\text{max}} = 3/K$ (Froese & Binohlan, 2003). El índice de desempeño del crecimiento, $\emptyset = \log(K) + 2 \log(L_{\infty})$ (Pauly & Munro, 1984), fue calculado usando los valores de L_{∞} y K estimado para cada especie.

La talla de primera madurez sexual (L_m), fue estimada según la ecuación:

$$\log(L_m) = 0,9469 * \log(L_{\infty}) - 0,1162 \text{ (Froese \& Binohlan, 2000), y la talla de máximo rendimiento:}$$

$$\log(L_{\text{opt}}) = 1,0421 * \log(L_{\infty}) - 0,2742 \text{ (Froese \& Binohlan, 2003).}$$

También se calculó el índice de relación de la longitud media de madurez sexual (L_m/L_{∞}) (Froese & Binohlan, 2000). Para determinar el grado de sobrepesca, se utilizó el estimador propuesto por Froese (2004), donde se clasifica la proporción de peces “viejos” y “maduros” usando como indicadores las longitudes L_m y L_{opt} (Longitud óptima). El estado del recurso pesquero capturado por la flota comercial, se determinó de acuerdo con la descripción de los siguientes indicadores de sobrepesca:

- 1) Reclutamiento máximo: porcentaje de peces maduros capturados (L_{100}), permite que el 100% de los peces desoven al menos una vez antes de ser capturados, para mantener el reclutamiento y la salud del stock desovante.
- 2) Crecimiento máximo: porcentaje de peces capturados a la talla de máximo rendimiento (L_{opt}), permitiendo que sea alcanzada, como una fracción mayor que el L_m , es decir el 100% de los peces capturados deberían estar dentro de $\pm 10\%$ de L_{opt} .
- 3) Longevidad máxima: porcentaje de peces viejos capturados, es decir peces con un tamaño mayor a la talla de máximo rendimiento ($L_{\text{opt}} + 10\%$). Con tres interpretaciones:
 - a) Una captura del 0% de los mega-desovadores existentes (sería lo ideal),
 - b) Una captura del 30-40% de los mega-desovadores (sería aceptable),
 - c) Una captura menor del 20% de los mega-desovadores (sería preocupante).

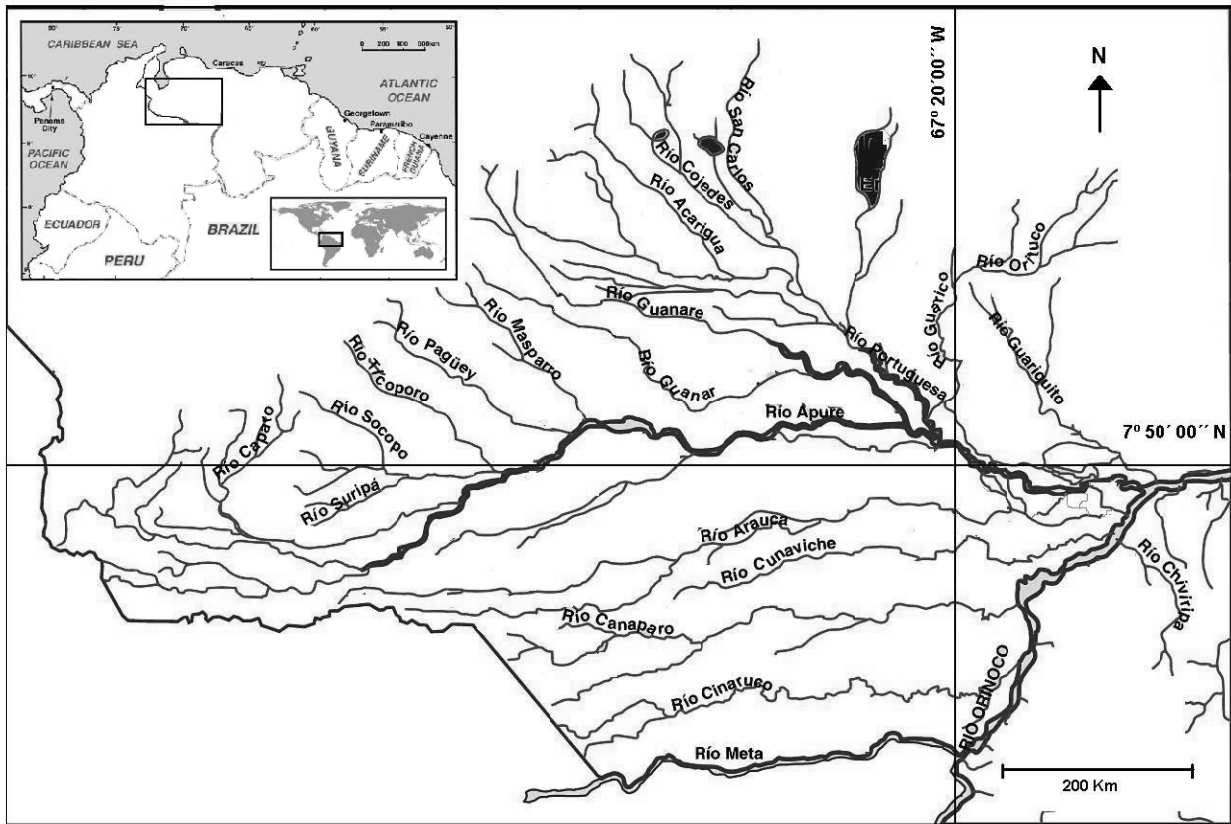


Figura 1. Mapa de la cuenca del río Apure, mostrando la ubicación de las áreas de muestreo usadas durante el periodo 2000-2003.

La tasa instantánea de mortalidad natural M (año^{-1}), fue derivada de la ecuación de Taylor (1958) $M = -\ln(1-0,95)/A_{0,95}$; $A_{0,95} = t_0 + 2,996/K$

Donde: $A_{0,95}$: longevidad, t_0 y K son parámetros de la función de crecimiento de Von Bertalanffy (Sparre & Venema, 1992).

La tasa de mortalidad total Z (año^{-1}), fue estimada usando la fórmula de Beverton & Holt (1959), a partir de los parámetros L_∞ y K de la función de crecimiento de Von Bertalanffy:

$$Z = K (L_\infty - L) / (\bar{L} - L_c),$$

donde: L_c = longitud de primera captura, en centímetro y L = longitud media de la muestra en centímetro, y la mortalidad por pesca, con la fórmula (año^{-1}), $F = Z - M$.

También se cálculo la tasa de explotación $E = F/Z$, que expresa la proporción dada a una cohorte/población que murió debido a la presión pesquera (Beverton & Holt, 1966). Los resultados de las ecuaciones empíricas fueron similares a los obtenidos por métodos estadísticos paramétricos, pero sin el intervalo de confianza (Froese & Binohlan, 2003).

El porcentaje de remoción anual ($R\%$) fue estimado por la formula sugerida por Ricker (1975), cuyos parámetros fueron previamente definidos.

$$R\% = [F/Z (1 - e^{-Z})] 100$$

Los puntos de referencia para la estimación de la mortalidad por pesca de máximo rendimiento ($F_{opt} = 0,5 M$) y mortalidad por pesca limite ($F_{limit} = 2/3 M$) (Patterson, 1992), fueron calculados para cada una de las especies analizadas.

RESULTADOS

Se registró 31 especies de peces de interés comercial pertenecientes a 27 géneros y 13 familias, capturados entre julio 2000 y junio 2003 en el río Apure, con diversos hábitos alimenticios y estrategias reproductivas. De este total, se consideraron las 14 especies comerciales más abundantes para el análisis de sus parámetros poblacionales.

Agrupando los valores de los parámetros poblacionales de las especies, según sus estrategias de vida, éstas se encuentran ubicadas en dos categorías (K y

r2) según la clasificación de Winermiller & Taphorn (1989).

En las especies tipo K, los valores de L_{∞} de la función general de Von Bertalanffy (VBFG) variaron entre 90,69 cm (*Plagioscion squamosissimus*) y 120 cm (*Pseudoplatystoma tigrinum*). Del total de especies, ocho tenían valores de L_{∞} que excedían los 100 cm. Igualmente, los valores del parámetro K de la VBFG variaron entre 0,21 (*P. tigrinum*) y 0,25 (*P. squamosissimus*). Los menores valores de K se obtuvieron para las especies con altos valores de L_{∞} (i.e., *Brachyplatystoma juruense*, *B. platynemum*, *B. rousseauxii*, *P. tigrinum*, *Pseudoplatystoma fasciatum*, *Oxydoras niger*, *Pellona flavipinnis*, *Piaractus brachypomus* y *Plagioscion squamosissimus*) (Tabla 1). Por otro lado, los valores del índice de desempeño de crecimiento (\emptyset), variaron de 3,47 (*P. tigrinum*) a 2,56 (*H. littorale*) (Tabla 2). De las 14 especies, nueve correspondieron a especies de gran porte (*P. tigrinum*, *P. fasciatum*, *B. rousseauxii*, *B. juruense*, *C. macropomum*, *B. platynemum*, *O. niger*, *P. flavipinnis* y *P. brachypomus*), las cuales tienen los valores más altos de \emptyset , variando entre 3,47 y 3,30. La mortalidad natural (M) fluctuó entre 0,20 (*P. tigrinum* y *P. flavipinnis*) y 0,59 (*H. littorale*). Con la mortalidad por pesca, se observó que los valores más bajos ($F < 0,90$) fueron para *P. tigrinum*, *P. fasciatum*, *B. rousseauxii*, *B. juruense*, *C. macropomum*, *B. platynemum*, *O. niger*, *P. flavipinnis* y *P. brachypomus*.

En las especies tipo r2, los valores representativos de tres especies como *Mylossoma duriventre*, *Pygocentrus cariba* y *Prochilodus mariae*, tenían un L_{∞} bajo. Las especies de tamaño pequeño tenían un K entre 0,39 (*P. mariae*) y 0,44 (*M. duriventre*) (Tabla 1). En general, se observó una tendencia decreciente de los valores de K con respecto a los valores de L_{∞} , lo cual es consistente con el patrón de crecimiento de peces (Pauly, 1980). Las especies con bajo L_{∞} tenían valores de \emptyset entre 2,56 y 2,95.

Los valores de M para este grupo variaron levemente (0,20-0,24), mientras que siete especies tenían altos valores de Z (1,15-6,68) (Tabla 3). El valor de F para el resto de las especies fluctuó entre 1,14 (*P. flavipinnis*) y 5,05 (*H. littorale*). La estimación de la tasa de mortalidad por pesca (F) varió entre 0,22 y 6,32 para *P. brachypomus* y *P. mariae* respectivamente (Tabla 3). Las tasas más altas de mortalidad por pesca fueron para *P. mariae*, *P. cariba*, *H. littorale*, *M. duriventre* y *B. platynemum*. Los valores de mortalidad total (Z) y natural (M) para las 14 especies se indican en la Tabla 2. Los valores de Z variaron entre 0,40 (*P. brachypomus*) y 6,68 (*P. mariae*). En base a las tasas de mortalidad total anual de las 14 especies, se determinó que siete tenían más del 50% de sus stocks removidos, siendo mayor para *P. mariae*, *P. cariba*, *H. littorale*, *M. duriventre*, *B. platynemum*, *P. flavipinnis* y *P. squamosissimus*.

Tabla 1. Parámetros de crecimiento de la función de crecimiento de Von Bertalanffy (L_{∞} , K, t_0), longitud de primera madurez sexual (L_m), y longitud de máximo rendimiento (L_{opt}) para 14 especies de peces de la cuenca del río Apure durante el periodo 2002-2003.

Especie	L_{∞}	K	t_0	L_m	L_{opt}	L_m/L_{∞}
<i>Pseudoplatystoma tigrinum</i>	120,03	0,21	0,53	71,23	78,10	0,47
<i>Brachyplatystoma rousseauxii</i>	109,93	0,22	0,51	65,54	71,26	0,47
<i>Brachyplatystoma juruense</i>	108,92	0,22	0,51	64,97	70,58	0,47
<i>Pseudoplatystoma fasciatum</i>	110,94	0,22	0,52	66,11	71,94	0,47
<i>Colossoma macropomum</i>	88,66	0,25	0,47	53,47	56,96	0,48
<i>Brachyplatystoma platynemum</i>	114,98	0,21	0,52	68,39	74,68	0,47
<i>Piaractus brachypomus</i>	102,85	0,23	0,50	61,54	66,48	0,48
<i>Oxydoras niger</i>	114,98	0,21	0,52	68,39	74,68	0,47
<i>Pellona flavipinnis</i>	115,99	0,21	0,52	68,96	75,36	0,47
<i>Plagioscion squamosissimus</i>	90,69	0,25	0,48	54,63	58,31	0,48
<i>Prochilodus mariae</i>	46,90	0,40	0,36	26,85	29,98	0,52
<i>Pygocentrus cariba</i>	37,63	0,46	0,31	21,32	23,75	0,53
<i>Mylossoma duriventre</i>	33,51	0,49	0,29	20,66	21,28	0,54
<i>Hoplosternum littorale</i>	24,21	0,62	0,23	14,73	15,65	0,56

Tabla 2. Longevidad (T_{\max}), mortalidad natural (M) y total (Z), e índice de desempeño de crecimiento (\emptyset) para las 14 especies de peces capturados en la cuenca del río Apure durante el periodo 2002-2003.

Especie	T_{\max}	M	Z	\emptyset
<i>Pseudoplatystoma tigrinum</i>	14,47	0,20	0,66	3,47
<i>Brachyplatystoma rousseauxii</i>	13,62	0,21	0,80	3,42
<i>Brachyplatystoma juruense</i>	13,54	0,21	0,72	3,42
<i>Pseudoplatystoma fasciatum</i>	13,71	0,21	0,80	3,43
<i>Colossoma macropomum</i>	11,77	0,24	0,62	3,30
<i>Brachyplatystoma platynemum</i>	14,05	0,21	2,89	3,45
<i>Piaractus brachypomus</i>	13,02	0,22	0,44	3,39
<i>Oxydoras niger</i>	14,05	0,21	0,83	3,45
<i>Pellona flavipinnis</i>	14,13	0,20	1,34	3,46
<i>Plagioscion squamosissimus</i>	11,95	0,24	1,15	3,31
<i>Prochilodus mariae</i>	7,74	0,37	6,68	2,95
<i>Pygocentrus cariba</i>	6,56	0,44	3,51	2,81
<i>Mylossoma duriventre</i>	6,07	0,47	4,23	2,74
<i>Hoplosternum littorale</i>	4,86	0,59	5,64	2,56

Tabla 3. Mortalidad por pesca (F), tasa de explotación (E), porcentaje de remoción anual (R%) y los puntos de referencia biológicos (F_{opt}) (F_{limit}) para las 14 principales especies de peces de la cuenca del río Apure durante el periodo (2002-2003).

Especie	F_{opt}	F_{limit}	F	E	% Remoción
<i>Pseudoplatystoma tigrinum</i>	0,10	0,13	0,46	0,70	33,70
<i>Brachyplatystoma rousseauxii</i>	0,11	0,14	0,59	0,74	43,34
<i>Brachyplatystoma juruense</i>	0,11	0,14	0,51	0,70	36,27
<i>Pseudoplatystoma fasciatum</i>	0,11	0,14	0,59	0,74	40,64
<i>Colossoma macropomum</i>	0,12	0,16	0,38	0,61	28,15
<i>Brachyplatystoma platynemum</i>	0,10	0,14	2,69	0,93	87,75
<i>Piaractus barchypomus</i>	0,11	0,15	0,22	0,50	17,63
<i>Oxydoras niger</i>	0,10	0,14	0,63	0,75	42,64
<i>Pellona flavipinnis</i>	0,10	0,14	1,14	0,85	62,63
<i>Plagioscion squamosissimus</i>	0,12	0,16	0,91	0,79	53,95
<i>Prochilodus mariae</i>	0,19	0,25	6,31	0,94	94,34
<i>Pygocentrus cariba</i>	0,22	0,29	3,07	0,88	84,95
<i>Mylossoma duriventre</i>	0,24	0,31	3,75	0,89	87,55
<i>Hoplosternum littorale</i>	0,29	0,39	5,05	0,90	89,25

Las estimaciones de los valores de M, fueron consistentes con las limitadas estimaciones independientes de M disponibles en la literatura, y los altos valores de Z implican una tasa moderadamente baja de supervivencia anual para las 14 especies. Sin embargo, los bajos valores de M y K y altos valores de L_{∞} , obtenidos para la mayoría de las especies, indican una relativa baja tasa de renovación, típica de las especies de peces de mayor tamaño.

La estimación de la tasa de explotación (E) para las 14 especies, fue mayor de 0,50 y varió entre 0,61 y 0,94. La media de E fue 0,78. Estos datos indican que

los recursos pesqueros del río Apure, para el periodo 2000-2003, al menos para estas especies, fueron intensamente explotados. Las estimaciones de máximo rendimiento de la mortalidad total de F_{opt} y el F_{limit} , mostró que todas las especies están siendo explotadas por sobre los niveles máximos de los puntos de referencia biológicos antes mencionados.

Para *M. duriventre*, el porcentaje de peces maduros (L_m), en las capturas, fue de 84,2% y el porcentaje de peces con tallas de máximo rendimiento (L_{opt}) fue de 11,6%. Por otra parte, el porcentaje de los mega desovadores fue de 72,5%, lo cual indica que la flota

pesquera está ejerciendo su mayor presión sobre este segmento de la población, o que la especie posee mecanismos eficientes compensatorios a la explotación pesquera o, simplemente, la flota pesquera ejerce una baja presión sobre el recurso, lo que debe ser monitoreado de forma más detallada.

En *P. mariae* se observó que el porcentaje de peces maduros (L_m) en las capturas fue de 45,7% es decir, existe una clara selectividad de peces con tamaños próximos a la longitud media de madurez sexual. El porcentaje de peces con tallas de máximo rendimiento (L_{opt}) fue de 44,7%. El porcentaje de los mega desovadores fue de 10,4%, lo cual necesita ser monitoreado, ya que una explotación de las clases de tallas más altas de la estructura poblacional podría reducir la resiliencia del stock.

En *P. tigrinum* se observó que el porcentaje de peces maduros (L_m) (69,3%) no logra reproducirse al menos una vez. En el caso de los peces con tallas de máximo rendimiento (L_{opt}), apenas representó el 10,1%, indicando que esta especie se mantiene en el límite recomendado. En cuanto al porcentaje de mega desovadores, estos están en el límite de pasar el umbral de riesgo (20,5%). Es evidente que *P. tigrinum* no muestra señales de sobrepesca de reclutamiento, aunque hay claros indicios de sobrepesca de crecimiento.

En *H. littorale*, el porcentaje de peces maduros (L_m) en las capturas fue elevado (86%). El porcentaje de los peces con tallas de máximo rendimiento (L_{opt}), fue de 9,26%, indicando que muy pocos peces están alcanzando la talla de máximo rendimiento. Por último, el indicador de longevidad máxima ($L_{opt}+10\%$), mostró que la proporción de los mega desovadores aumentó el límite del umbral de riesgo, con 3,9%. Estos valores sugieren que el stock estaría severamente sobreexplotado.

DISCUSIÓN

Una de las premisas básicas para la implementación de planes de manejo pesquero es el conocimiento previo de las estrategias de vida de las especies comerciales (Bayley & Petrere, 1989). Winemiller (1992) adaptó el concepto del continuo de estrategias de vida r y k establecidos por Pianka (1970), para las especies de peces tropicales y definió tres tipos de estrategias: Periódica (r_2), Equilibrio (k) y Oportunista (r_1). Estas estrategias de vida, fueron el resultado de un proceso evolutivo direccionado por la selección natural, permitiendo agrupar las especies alrededor de un continuo con tres ejes, para caracterizar la historia de vida de las especies en algún punto de ese continuo

(Winemiller & Taphorn, 1989; Winemiller & Rose, 1992).

P. tigrinum, *P. fasciatum*, *B. rousseauxii*, *B. juruense*, *C. macropomum*, *B. platynemum*, *P. brachypomus*, *O. Níger* y *P. flavipinnis*, presentaron características propias de estrategia de vida tipo k , con alto número de clases etarias de gran tamaño (>90 cm), esperanza de vida de más de 15 años y baja mortalidad natural.

Una situación especial fue observada por Alonso & Pirker (2005) en el dorado (*B. rousseauxii*), en el río Amazonas, determinando que esta especie presenta alta fecundidad, característica propia de ambos extremos del continuo $k-r$. A pesar que Winemiller & Taphorn (1989) consideraron a las especies de bagres de la familia Pimelodidae como r -estrategas (estrategia estacional), es posible que esta clasificación sea insuficiente para describir las estrategias de vida para las especies de los grandes bagres de América del Sur. En todo caso, la repuesta de *P. tigrinum*, *P. fasciatum*, *B. rousseauxii*, *B. juruenses*, *B. platynemum*, y *P. flavipinnis* a la presión pesquera, ha sido la disminución de la abundancia y biomasa de los stocks.

P. cariba, *P. mariae* y *M. duriventre* presentaron características r -estrategas, con alta fecundidad y estrategia reproductiva estacional, con frecuencia anual y edad de primera maduración sexual, menores a dos años, que puede ser considerada baja.

Los valores relativamente bajos de K y altos de L_∞ obtenidos es típico de los grandes depredadores neotropicales y fue observado para algunas especies del río Apure (*P. tigrinum*, *P. fasciatum*, *B. rousseauxii*, *B. juruense*, *B. platynemum*, *O. níger* y *P. flavipinnis*).

En especies como: *M. duriventre* se obtuvo un porcentaje de peces maduros (L_m) de 84,2% y un porcentaje de peces con (L_{opt}) de 11,6%. Esto indica que, si bien el recurso está bajo presión pesquera, estos valores se mantienen dentro de un rango aceptable. Para *P. mariae*, con L_m de 45,7% y L_{opt} de 44,7%, se estableció que el stock está bajo una fuerte presión pesquera pero aún se mantiene dentro de un nivel aceptable, si se mantienen las actuales condiciones de explotación.

Por otra parte, los resultados sobre la mortalidad total (Z) y tasa de explotación (E), obtenidos para las 14 especies, fueron relativamente altos, indicando que los principales recursos pesqueros en el río Apure están siendo fuertemente explotados y que la fase de expansión de la pesquería continental (sin la aplicación de prácticas de manejo adaptativo o precautorio), está afectando a la mayoría de las especies comerciales.

En las pesquerías continentales de algunos países de América del Sur, donde el esfuerzo pesquero sobre los stocks es heterogéneo y poco cuantificable, un análisis independiente de la pesquería, podría proporcionar una referencia del conocimiento sobre los parámetros poblacionales de las especies que puede ser usado con propósitos comparativos (Tabla 4), pero esta información es fragmentaria, difícil de localizar y algunas veces hasta contradictoria, lo cual dificulta la comparación.

Analizando los parámetros poblacionales (L_{∞} , K , Z , F , M , L_m , L_{opt}), en función del tamaño medio máximo esperado, permite clasificar las especies según su tamaño en:

1. Especies de pequeño tamaño, con L_{∞} menores de 60 cm, que presenta altas tasas de crecimiento, mortalidad natural, y baja esperanza de vida como *Hoplosternum littorale*, *Prochilodus mariae*, *Mylossoma duriventre* y *Pygocentrus cariba*.
2. Especies de gran tamaño, con L_{∞} mayores de 60 cm, que presentan bajos valores en las tasas de crecimiento y alta esperanza de vida como *P. tigrinum*, *P. fasciatum*, *B. rousseauxii*, *B. juruense*, *B. platynemum*, *O. niger* y *P. flavipinnis*.

Este último grupo, a pesar de tener un ciclo de vida más largo, presentó una talla de madurez sexual relativamente baja ($L_m/L_{\infty} < 0,47$). La relación entre el tamaño máximo esperado (L_{∞}) y la talla media de madurez sexual (L_m), indicó que el 71,4% de las especies analizadas, madura cuando alcanzan más de la mitad de su tamaño máximo, lo cual se aleja del patrón esperado de la relación $L_m/L_{\infty} = 0,50$ (Tabla 4), un resultado diferente a lo obtenido por Barthem & Fabre (2003) en la Amazonia brasilera (especialmente en *P. fasciatum*, *B. rousseauxii*). Esta relación, puede ser explicada considerando que con un crecimiento más rápido en los primeros estadios de vida, las especies tendrían más probabilidades de escapar de los depredadores, mientras que una madurez más larga implicaría una mayor tasa reproductiva, considerando que un aumento del tamaño depende principalmente de la disponibilidad de los peces a alimentarse (Nikolsky, 1969; Fabre & Barthem, 2005).

Las limitaciones sobre el uso de los métodos para la determinación de parámetros poblacionales basados en longitudes, han sido ampliamente discutidas (Pauly & Morgan, 1987; Rosenberg & Beddington, 1988; Sparre & Venema, 1992). La supuesta desventaja de los métodos para la determinación de la edad basados en tallas, es puesta en duda cada vez más, a raíz de los nuevos métodos y refinaciones metodológicas que han aumentado su precisión, especialmente con los recientes desarrollos en la informática. Los actuales

métodos basados en las longitudes han aumentado su exactitud y precisión (Isaac, 1990; Gallucci *et al.*, 1996), esto sin mencionar que la colecta de estos datos es fácil y económica, y no requiere personal especializado. Por otra parte, tales datos están disponibles en la mayoría de las agencias gubernamentales, y muchos procesos biológicos y pesqueros están mejor relacionados con la longitud que con la edad (Gulland, 1987; Pauly & Morgan, 1987). De las 14 especies analizadas, solo dos de ellas (*P. flavipinnis* y *P. squamosissimus*) no tienen sus procesos reproductivos sincronizados con el pulso de inundación anual y, por lo tanto, los parámetros poblacionales basados en el análisis de frecuencia de tallas, trabajan mejor con especies en la cual el reclutamiento ocurre por un corto periodo y presentan tasas de crecimiento relativamente altas (King, 1995).

Nueve de las 14 especies analizadas aquí (*P. tigrinum*, *P. fasciatum*, *B. rousseauxii*, *B. juruense*, *B. platynemum*, *O. niger*, *P. flavipinnis*, *C. macropomum* y *P. barchypomus*), tienen una tasa de crecimiento relativamente baja, pero con una alta tasa de fecundidad, demostrando la alta inversión en energía de los procesos reproductivos. Esto es una consecuencia de la sincronización de los procesos reproductivos de estas especies con el pulso de inundación anual, aprovechando la época de aguas altas (mayo a octubre), cuando existe alta disponibilidad de recursos alimenticios y refugio (Tabla 5).

En la cuenca del río Apure ha existido una larga tradición de pesca artesanal la cual ha sido escasamente documentada. Novoa (2002) analizó el estado de esta pesquería, encontrando que la producción pesquera del río Apure en 2003 fue de 6.266 ton (alrededor de 45,8% fue de *P. mariae*), sin mostrar mayor diferencia con respecto al año 2000 (Tabla 5). Prácticamente cinco especies dominaron el total de la captura (73%): dos detritívoros (*P. mariae* y *H. littorale*) con estrategias de vida diferentes (r_2 y k respectivamente), un herbívoro mediano (*M. duriventre*) y dos carnívoros grandes (*P. tigrinum* y *P. fasciatum*).

Sin embargo, a pesar de cualquier sesgo hacia las especies de mayor tamaño, pudiera sobreestimarse los valores de Z , F y E , derivado del uso de ecuaciones empíricas (Froese & Binohlan, 2000, 2003; Froese, 2004). A pesar de ello, se concluye que las 14 especies están sobre-explotadas, ya que los valores, son relativamente altos en comparación con el $E_{0,1}$ obtenido.

Una de las razones que limita el manejo pesquero, en las regiones tropicales, es la escasa información sobre parámetros poblacionales, taxonómicos, pesquerías multiespecíficas, y el desconocimiento de las

Tabla 4. Parámetros de crecimiento de la función de crecimiento de Von Bertalanffy (L_{∞} y K), talla de primera madurez sexual (L_m), talla de máximo rendimiento (L_{opt}), mortalidad natural (M), por pesca (F) y total (Z), e índice (L_m/L_{∞}) para las 14 especies de peces de la cuenca del río Apure durante el periodo 2002-2003.

Especie	L_{∞} (cm)	K	L_m (cm)	L_{opt} (cm)	L_m/L_{∞}	Z	F	M	Referencia
<i>Schyzodon fasciatus</i>	36	0,52	24	22,7	0,66	3,14	2,21	0,93	Santos (1981); Fabr�e <i>et al.</i> (1995)
<i>Prochilodus nigricas</i>	42	0,46	26	26,6	0,61	1,36	0,89	0,47	Oliveira (1996)
<i>Brachyplatystoma flavicans</i>	140	0,29	88	91,8	0,62	1,31	0,99	0,31	Fabr�e <i>et al.</i> (2000); Alonso (2002)
<i>Semaprochilodus taeneuis</i>	34	0,48	24	21,3	0,70	?	?	?	Ribeiro (1983); Fabr�e & Saint-Paul (1997)
<i>Hypophthalmus sp.</i>	52,6	0,55	45	37,7	0,86	1,17	0,62	0,55	Cutrim (1999); Santos & Batista (2005)
<i>Brycon cephalus</i>	22	0,68	16	13,1	0,56	?	?	?	Villacorta-Correa (1987); Batista (2001)
<i>Calophysus. macropterus</i>	42	0,41	26	27,7	0,65	1,29	0,87	0,42	P�rez & Fabre (2002 2009)
<i>Brachyplatystoma vailantii</i>	110	0,14	55	71,5	0,50	?	?	?	Pirker (2001)
<i>Pseudoplatystoma. fasciatum</i>	179	0,32	75	118	0,50	2,40	1,89	0,51	Ruffino & Isaac (1995)
<i>Colossoma macropomum</i>	119	0,22	56	77,4	0,47	1,39	0,94	0,44	Isaac & Ruffino (1996); Viera <i>et al.</i> (1999)
<i>Cichla spp.</i>	71	0,36	35	45,4	0,49	2,13	1,44	0,69	Ruffino & Isaac (1995)

Tomado y modificado de Barthem & Fabr e (2003).

interrelaciones bi ticas entre ellos y su ambiente. El generar esta informaci n es arduo y costoso, adem s, demandar a mucho tiempo para su generaci n. Por lo tanto, la expresi n ‘‘r pido y sucio’’, adquiere un significado importante en este contexto, para una primera aproximaci n sobre el estado de los recursos pesqueros de una determinada pesquer a.

Por tanto, en ausencia de m todos y datos m s precisos, los resultados de la evaluaci n de la sobrepesca obtenidos mediante m todos emp ricos, adem s de proporcionar un punto de partida, confirman la sobrepesca de crecimiento; sin embargo, el indicador de longevidad m xima, muestra a excepci n de *M. duriventre*, un porcentaje que excede el l mite del 20% de los mega-desovadores.

Froese (2004), mostr  el importancia de los peces longevos en la supervivencia a largo plazo de la poblaci n de una especie, ya que las hembras, al ser de mayor tama o, son m s fecundas, y generalmente el n mero de huevos se incrementa exponencialmente con la talla, por tanto las larvas tienen m s probabilidades de sobrevivencia.

Los indicadores propuestos por Froese (2004), est n basados en las observaciones de los cambios en la distribuci n de frecuencias de las tallas y la biomasa de las poblaciones de peces. Estos indicadores representan una herramienta importante en la

recuperaci n de los stocks y, para el monitoreo de las especies, especialmente de aquellas con estrategia de vida tipo *k* (Fig. 2).

La alta longevidad prolonga la fase reproductiva de las especies, al permitir tener una reserva de reproductores en casos de problemas en el reclutamiento (Beverton, 1957), por lo cual los megadesovadores, pueden ser vistos como una reserva de la poblaci n para resistir a eventos estoc sticos (Trippel, 1998). Es importante considerar que la alteraci n de los ecosistemas acu ticos, adem s de la presi n pesquera (Winemiller *et al.*, 1996), puede estar afectando la biomasa del stock de una especie de forma m s severa de lo que inicialmente se consideraba, especialmente si los factores extr nicos (crecientes y cotas del r o), y los intr nicos (bajo  xito reproductivo), son combinados en un determinado a o, m s a n, con la confirmaci n de los cambios clim ticos. Esta informaci n, derivada de las relaciones emp ricas, es suficiente para manejar los recursos pesqueros hasta que datos m s precisos puedan estar disponibles.

La incorporaci n de estrategias de conservaci n de tipo espacial (reservas de pesca) o temporal (vedas) dentro de un plan de manejo, proporciona un robusto mecanismo adicional al conjunto de herramientas de los gestores pesqueros, para mantener la biomasa del

Tabla 5. Composición específica de los principales peces comerciales del Bajo Apure durante el periodo 2000-2003.

Especie	Año 2000		Especie	Año 2003	
	Captura (kg)	%		Captura (kg)	%
<i>Prochilodus mariae</i>	2.801.146	44,88	<i>Prochilodus mariae</i>	2.871.695	45,83
<i>Pseudoplatystoma</i> sp.	1.008.575	16,16	<i>Pseudoplatystoma</i> sp.	1.405.047	22,42
<i>Hoplosternum littorale</i>	458.683	7,35	<i>Hoplosternum littorale</i>	522.750	8,34
<i>Mylossoma duriventre</i>	314.541	5,04	<i>Mylossoma duriventre</i>	493.261	7,87
<i>Phractocephalus hemiliopterus</i>	247.480	3,97	<i>Oxydoras niger</i>	338.688	5,40
<i>Pinirampus pinirampu</i>	154.913	2,48	<i>Phractocephalus hemiliopterus</i>	95.971	1,53
<i>Pterigoplichthys multiradiatus</i>	139.817	2,24	<i>Cephalosilurus apurensis</i>	82.837	1,32
<i>Plagioscion squamosissimus</i>	136.963	2,19	<i>Plagioscion. squamosissimus</i>	68.657	1,10
<i>Cephalosilurus apurensis</i>	119.318	1,91	<i>Pterigoplichthys multiradiatus</i>	60.912	0,97
<i>Pygocentrus cariba</i>	114.977	1,84	<i>Schizodon scotorhabdotus</i>	58.511	0,93
<i>Oxydoras níger</i>	114.641	1,84	<i>Pygocentrus cariba</i>	43.837	0,70
<i>Colossoma macropomum</i>	110.483	1,77	<i>Colossoma macropomum</i>	41.050	0,66
<i>Hoplias malabaricus</i>	105.680	1,69	<i>Brachyplatystoma juruense</i>	35.584	0,57
<i>Brachyplatystoma rousseauxii</i>	70.839	1,14	<i>Hoplias malabaricus</i>	31.829	0,51
<i>Brycon</i> sp.	46.472	0,74	<i>Astronotus</i> sp.	28.501	0,45
<i>Schizodon scotorhabdotus</i>	42.889	0,69	<i>Pinirampus. pinirampu</i>	13.655	0,22
<i>Hydrolycus armatus</i>	42.131	0,68	<i>Brachyplatystoma rousseauxii</i>	9.351	0,15
<i>Astronotus</i> sp.	41.409	0,66	<i>Leiarius marmoratus</i>	9.273	0,15
<i>Brachyplatystoma platynemum</i>	31.185	0,50	<i>Piaractus brachypomus</i>	8.786	0,14
<i>Zungaro zungaro</i>	25.585	0,41	<i>Brachyplatystoma platynemum</i>	8.602	0,14
<i>Pimelodus ornatus</i>	22.994	0,37	<i>Pimelodus ornatus</i>	7.912	0,13
<i>Semaprochilodus laticeps</i>	22.610	0,36	<i>Semaprochilodus laticeps</i>	7.114	0,11
<i>Leiarius marmoratus</i>	19.401	0,31	<i>Zungaro zungaro</i>	5.778	0,09
<i>Leporinus</i> sp.	16.226	0,26	<i>Hydrolycus armatus</i>	5.225	0,08
<i>Brachyplatystoma juruense</i>	13.315	0,21	<i>Leporinus</i> sp.	4.195	0,07
<i>Piaractus brachypomus</i>	9.374	0,15	<i>Pellona flavipinnis</i>	3.686	0,06
<i>Pellona flavipinnis</i>	6.220	0,10	<i>Surubimichthys planiceps</i>	1.341	0,02
<i>Calophysus macropterus</i>	1.620	0,03	<i>Platynemichthys notatus</i>	607	0,01
<i>Platynemichthys notatus</i>	810	0,01	<i>Brachyplatystoma vaillanti</i>	470	0,01
<i>Brachyplatystoma filamentosum</i>	406	0,01	<i>Brycon amazonicus</i>	420	0,01
<i>Brachyplatystoma vaillanti</i>	200	0,00	<i>Calophysus. macropterus</i>	380	0,01
			<i>Brachyplatystoma filamentosum</i>	361	0,01
Total	6.240.903	100,00	Total	6.266.286	100

stock desovante y proteger al reclutamiento de la sobrepesca (Welcomme, 1992). En el sistema hidrográfico Apure-Orinoco, se deberían considerar estrategias de manejo basadas en:

a) Establecer captura de baja frecuencia o de baja intensidad que, en conjunto con las reservas de pesca

y vedas, deberían proteger la biomasa del stock desovante de las especies comerciales,

b) Considerar que los peces solo podrían capturarse una vez alcanzada su longitud óptima (L_{opt}), es decir, cuando la talla del cuerpo a una determinada clase de edad no explotada alcanza su máxima biomasa

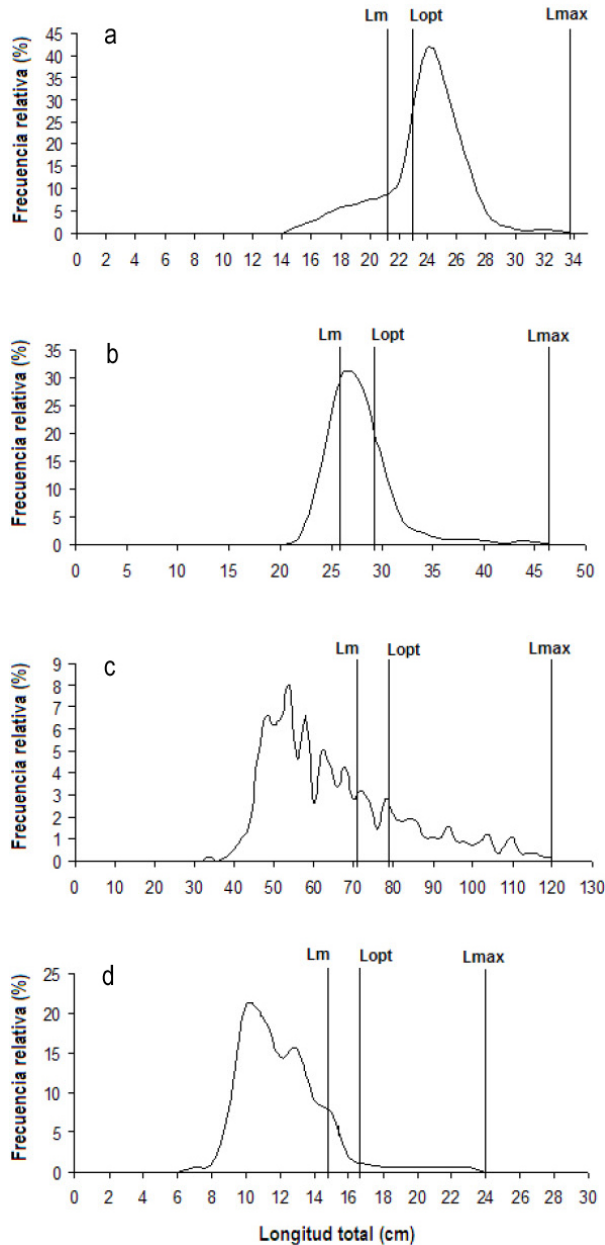


Figura 2. Distribución de frecuencias de talla de a) *M. duriventre*, b) *P. mariae*, c) *P. tigrinum* y d) *H. littorale*, desembarcados en el bajo Apure durante el periodo 2000-2003. L_m : longitud media de madurez sexual, L_{opt} : longitud de máximo rendimiento y L_{max} : talla máxima que podría alcanzar el pez en el tiempo.

(Froese, 2004). Sin embargo, esto no implica que no deba haber restricciones en la pesca de tamaños superiores a la longitud óptima.

c) Ajustar la mortalidad por pesca próxima a la mortalidad natural ($F = M$), ya que la adopción de una estrategia de cosecha tal como: $F = F_{0,1}$ fue muy conservativa y, usualmente, resultó en $F = M$ como estrategia de cosecha. Walters (1986) reportó que las

tasas de mortalidad por pesca de máximo rendimiento (F_{opt}), son sustancialmente más bajas, que las tasas de mortalidad natural para muchas especies. Adicionalmente, Patterson (1992) encontró que las tasas de mortalidad por pesca por encima de $2/3M$, son frecuentemente asociadas a la declinación de los stocks, mientras que las tasas de mortalidad por pesca, por debajo de este nivel, resultarían en la recuperación del stock. En consecuencia, la tasa de explotación para peces longevos necesitaría ser bien conservativa. Por tal motivo, una reducción de la biomasa del stock desovante, de cualquier especie, podría necesitar un largo periodo de recuperación de los stocks, con las consecuentes pérdidas económicas y conflictos sociales asociados. Por tanto, se recomienda aplicar uno o varios criterios propuestos en el presente trabajo, al menos durante cinco años, para que los stocks pesqueros puedan recuperarse. Así, los esfuerzos para implementar un régimen de gestión basado en el Rendimiento Máximo Sostenible (RMS), sería un importante paso en la dirección adecuada, y con la inclusión del criterio de capturar peces una vez alcanzada su longitud óptima (L_{opt}), representaría un gran avance tanto para el ecosistema como para la industria pesquera.

AGRADECIMIENTOS

Al Instituto Socialista de Pesca y Acuicultura (INSOPESCA), por el acceso a las estadísticas pesqueras oficiales durante el periodo 2002-2003. Al personal del Departamento de Pesquerías del Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas (INIA Apure) y su personal técnico Nauden Ortiz, David Arana y Luis Astudillo. A los pescadores comerciales del Bajo Apure. Al Fondo Nacional de Ciencia y Tecnología (FONACIT), por la subvención otorgada por el proyecto de investigación S1-99000994, "Dinámica poblacional del bagre rayado *Pseudoplatystoma tigrinum* (Pisces, Pimelodidae) en el río Apure, Venezuela", y a la Universidad Nacional Experimental de los Llanos Occidentales "Ezequiel Zamora" (UNELLEZ) por el apoyo logístico e institucional prestado.

REFERENCIAS

- Alonso, J.C. & L. Pirker. 2005. Dinâmica populacional e estado atual de exploração de piramutaba e de dourada. In: N.N. Fabrè & R.B. Barthem (eds.). O manejo da pesca dos grandes bagres migradores: piramutaba e dourada no eixo solimões-Amazonas. ProVárzea/IBAMA, Manaus, pp. 21-28.
- Barbarino, A., D. Taphorn & K.O. Winemiller. 1998. Ecology of coporo *Prochilodus mariae* (Chara-

- ciformes: Prochilodontidae) and status of annual migrations in western Venezuela. *Environ. Biol. Fish.*, 53: 33-46.
- Barthem, R. & N. Fabr . 2003. Biolog a e diversidade dos recursos pesqueiros da Amaz nia. In: M. Ruffino (ed.). A pesca e os recursos pesqueiros da amaz nia Brasileira. ProV rzea/IBAMA, Manaus, pp. 11-55.
- Bayley, P.B. & M. Petrere. 1989. Amazon fisheries: assessment methods, current status and management options. In: P. Dodge (ed.). Proceedings of the International Large River Symposium. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.*, 106: 385-398.
- Beverton, R.J.H. & S.J. Holt. 1957. On the dynamics of exploited fish populations. *Fish. Invest. Ser. II*, 19: 533 pp.
- Beverton, R.J.H. & S.J. Holt. 1959. A review of the lifespans and mortality rates of fish in nature, and their relation to growth and other physiological characteristics. *CIBA Found. Colloquia Age*, 5: 142-180.
- Beverton, R.J.H. & S.J. Holt. 1966. Manual of methods for fish stock assessment. Part 2. Tables of yield functions. *FAO Fish. Tech. Pap.*, 38: 67 pp.
- Food and Agriculture Organization (FAO). 1999. Indicators for sustainable development of marine capture fisheries. *FAO Tech. Guidelines Responsible Fish*, 8: 68 pp.
- Fabr , N.N. & R.B. Barthem. 2005. O manejo da pesca dos grandes bagres migradores: piramutaba e dourada no eixo Solim es/Amazonas. ProV rzea/IBAMA, Manaus, 116 pp.
- Froese, R. 2004. Keep it simple: three indicators to deal with overfishing. *Fish Fish.*, 5: 86-91.
- Froese, R. & C. Binohlan. 2000. Empirical relationship to estimate asymptotic length at first maturity and length at maximum yield per recruit in fishes with a simple method to evaluate length frequency data. *J. Fish. Biol.*, 56: 758-773.
- Froese, R. & C. Binohlan. 2003. Simple methods to obtain preliminary growth estimates for fishes. *J. Appl. Ichthyol.*, 19(6): 376-379.
- Froese, R. & D. Pauly. 2000. *Fish Base 2000: concepts, design and data sources*. ICLARM, Los Ba os, Laguna, Philippines, 344 pp.
- Garc a, S., D. Staples & J. Chesson. 2000. The FAO guidelines for the development and use of indicators for sustainable development of marine capture fisheries and an Australian example of their application. *Ocean Coast. Manage.*, 43(7): 537-556.
- Gallucci, V., S.B. Saila, D.J. Gustafson & B.J. Rothschild. 1996. Stock assessment. Quantitative methods and applications for small-scale fisheries. Lewis Publishers, New York, 527 pp.
- Gulland, J.A. 1987. Natural mortality and size. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 39: 197-199.
- Isaac, V. 1990. The accuracy of some length-based methods for fish population studies. *ICLARM Tech. Rep.*, 27: 1-81.
- King, M. 1995. *Fisheries biology, assessment and management*. Fishing News Books, London, 341 pp.
- Moreau, J., C. Bambino & D. Pauly. 1986. Indices of overall growth performance of 100 tilapia (Cichlidae) populations. In: J.L. Maclean, L.B. Dizon & L.V. Hosillos (eds.). The first Asian fisheries forum. Association of Fisheries Society, Manila, pp. 491-495.
- Munro, J.L. & D. Pauly. 1983. A simple method for comparing the growth of fish and invertebrates. *ICLARM Fishbyte*, 1(1): 5-6.
- Novoa, D. 2002. Los recursos pesqueros del eje fluvial Orinoco-Apure: presente y futuro. INAPESCA, Caracas, 214 pp.
- Nikolsky, G.V. 1969. Theory of the population dynamics as the biological background for rational exploration on management of fishery resources. Oliver & Boyd Press, Edinburgh, 323 pp.
- Pauly, D. 1979. Theory and management of tropical multispecies stocks. A review with emphasis on the southeast Asian demersal fisheries. *ICLARM studies and reviews Vol. 1*, Manila, ICLARM, 35 pp.
- Pauly, D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 39(3): 195-212.
- Pauly, D. 1983. Algunos m todos simples para la evaluaci n de recursos pesqueros tropicales. *FAO Doc. Tec. Pesca*, 234: 49 pp.
- Pauly, D. & G.R. Morgan (eds.). 1987. Length-based methods in fisheries research. *ICLARM Conference Proceedings*, 13: 468 pp.
- Pauly, D. & J.L. Munro. 1984. Once more on growth comparison of fish and invertebrates. *ICLARM Fishbyte*, 2(1): 21.
- Patterson, K. 1992. Fisheries for small pelagic species: an empirical approach to management targets. *Rev. Fish Biol. Fish.*, 2(4): 321-338.
- P rez, A. & N.N. Fabr . 2002. Aspectos reproductivos de la piracatinga *Calophysus macropterus* Lichtenstein, 1819 (Pisces: Pimelodidae) en la Amazonia Central, Brasil. *Bol. Cent. Invest. Biol.*, 36: 217-374.
- P rez, A. & N.N. Fabr . 2009. Seasonal growth and life history of the catfish, *Calophysus macropterus* (Lichtenstein, 1819) (Siluriformes: Pimelodidae) from the Amazon floodplain. *J. Appl. Ichthyol.*, 2: 245-254.

- Pianka, E. 1970. On r and k selection. *Am. Natur.*, 104: 592-597.
- Ricker, W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish population. *Bull. Fish. Res. Bd. Can.*, 191: 382 pp.
- Rosenberg, A. & J. Beddington. 1988. Length-based methods of fish stock assessment. In: J. Gulland (ed.). *Fish population dynamics*. John Wiley, New York, pp. 83-104.
- Santos-Filho, L.C. & V.S. Batista. 2005. Determinação de idade e crescimento do mapará (*Hypophthalmus marginatus*) na Amazônia Central. *Acta Amazônica*, 35: 85-92.
- Sparre, P. & S.C. Venema. 1992. Introduction to tropical fish stock assessment. Part 1. Manual. FAO Fish. Tech. Paper No. 306.1: 376 pp.
- Taylor, C. 1958. Cod growth and temperature. *J. Cons. Int. Explor. Mer*, 23: 366-370.
- Trippel, E.A. 1998. Egg size and viability and seasonal offspring production of young Atlantic cod. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 127: 339-359.
- Von Bertalanffy, L. 1938. A quantitative theory of organic growth. *Hum. Biol.*, 10: 181-213.
- Walters, C. 1986. *Adaptative management of renewable resources*. Macmillan Publishing, New York, 374 pp.
- Welcomme, R.L. 1992. *Pesca fluvial*. FAO Doc. Tec. Pesca, 262: 303 pp.
- Winemiller, K.O. 1992. Life history strategies and the effectiveness of sexual selection. *Oikos*, 62: 318-327.
- Winemiller, K.O. & D. Taphorn. 1989. La evolución de las estrategias de vida de los peces de los llanos occidentales de Venezuela. *Biollania*, 6: 77-122.
- Winemiller, K.O. & K.A. Rose. 1992. Patterns of life-history diversification in North American fishes: implications for population regulation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 49: 2196-2218.
- Winemiller, K., C. Marrero & D. Taphorn. 1996. Perturbaciones causadas por el hombre en las poblaciones de peces de los llanos y del pie de monte andino de Venezuela. *Biollania*, 12: 13-37.

Received: 25 July 2011; Accepted: 5 June 2013