

Aspectos reproductivos del bagre rayado *Pseudoplatystoma tigrinum* (Siluriformes, Pimelodidae) en la Cuenca del río Apure, Venezuela

Alfredo Pérez¹, Otto Castillo², Aniello Barbarino³ y Nidia Fabr e⁴

¹Universidad Nacional Experimental de los Llanos Occidentales Ezequiel Zamora (UNELLEZ), Vicerrectorado de Planificaci n y Desarrollo Regional, Programa Ciencias del Agro y del Mar. San Fernando, estado Apure, Venezuela.

Correo electr nico: piracatinga@yahoo.com.br

²Universidad Nacional Experimental de los Llanos Occidentales Ezequiel Zamora (UNELLEZ) Vicerrectorado de Producci n Agr cola, Programa Ciencias del Agro y del Mar. Guanare, estado Portuguesa, Venezuela. Correo electr nico: castillo.otto@gmail.com

³Instituto Nacional de Investigaciones Agr colas, Estaci n Experimental Apure, Carretera Perimetral, AP. 94, San Fernando, estado Apure, Venezuela. Correo electr nico: abarbarino@inia.gob.ve

⁴Universidade Federal de Alagoas, Instituto de Ciencias Biologicas e da Saude (ICBS), Setor Biodiversidade e Ecologia, Alagoas, Brasil

RESUMEN

El objetivo de este trabajo fue estudiar los aspectos reproductivos y pesqueros de *Pseudoplatystoma tigrinum* y su relaci n con el pulso de inundaci n. Fueron analizadas las frecuencias de los estadios de madurez sexual, proporci n sexual, talla media de madurez sexual, proporci n sexual y fecundidad. Un total de 1.165 peces fueron procesados oriundos de los tributarios del r o Apure (alto llano) y del cauce m s la planicie inundable del r o Apure (bajo llano), entre los a os 1996 y 2003. Se determin  mediante el  ndice gonadosom tico, que esta especie se reproduce durante los meses de mayo y junio, previo al m ximo llenado del r o. La presencia de ejemplares sexualmente maduros (estadios III y IV), indican que el desove es sincr nico con el pulso de inundaci n y ocurre entre mayo y junio en los tributarios del r o Apure, donde el predominio de las hembras fue evidente. La fecundidad absoluta oscil  entre 782.268 a 3.420.556 ovocitos. En el alto llano se observ  una disminuci n de los valores de la talla media de madurez sexual de 69,4 cm de longitud furcal (LF) en 1996 a 65,0 cm de LF en 2002, as  como en la distribuci n de tallas de m ximo rendimiento. Aspectos relacionados con la sobreexplotaci n del recurso tambi n son discutidos.

Palabras claves: Madurez sexual, Fecundidad, *Pseudoplatystoma tigrinum*, Apure, Venezuela.

Reproductive aspects of striped catfish *Pseudoplatystoma tigrinum* (Siluriformes, Pimelodidae) in Apure Basin, Venezuela

ABSTRACT

The goal of this study was to assess the reproductive and fisheries aspects of *Pseudoplatystoma tigrinum* and their relationships with pulse inundation. The sexual development frequency, sexual proportion, sexual maturation mean length, sexual proportion and fecundity were analyzed. 1165 fishes were processed from tributaries of Apure River (highland) and from floodplain of Apure River (lowland) from 1996 to 2003. Using the gonadosomatic index it was determined that the reproduction period is from may to June, during rising waters in the main channel. The observation of fishes with advanced maturate gonads (state III and IV) showed that the reproduction is synchronic with the inundation pulse in the tributaries of Apure River, where the females were abundant. The absolute fecundity varies between 78.268-3.420.556 oocytes. In the tributaries (highland) the sexual mean length be lowing from 69.40 cm (in 1996) at 65.0 cm in 2002. Also relationship with overfishing aspects are discussed.

Key words: sexual maturity, fecundity, *Pseudoplatystoma tigrinum*, Apure, Venezuela.

INTRODUCCIÓN

Comprender el ciclo de vida de una especie, representa un elemento importante en el estudio de la dinámica poblacional, para el éxito de cualquier plan de manejo de los recursos pesqueros tanto en ambiente marino como continental (Harden-Jones, 1970; Gulland, 1983; Fonteles-Filho, 1989; Sparre y Venema, 1995).

En los ríos con planicies inundables de América del Sur, los ambientes acuáticos estacionales creados por el pulso de inundación, constituyen la principal área de cría de los peces (Junk, 1997), lo que indica que en otro lugar de la cuenca se debe llevar a cabo la reproducción, por tanto la conexión entre estas áreas deben generar rutas migratorias (Poulsen *et al.*, 2002), y esto se ha evidenciado en muchas especies de importancia pesquera, como: *Brachyplatystoma roseauxii* (Barthem y Goulding, 1997), *Brachyplatystoma vaillantii* (Barthem y Goulding, 1997) y *Prochilodus platensis* (Bayley, 1973).

En Venezuela, la pesca artesanal continental, en comparación con la pesca artesanal marítima, tiene una menor importancia relativa, en términos de biomasa. El aporte máximo de la pesca continental a la producción nacional nunca ha sobrepasado el 14% (15.000 ton.). En la cuenca del río Apure, existen alrededor de 1.000 especies de peces (Taphorn *et al.*, 1997; Lasso *et al.*, 2003) y se han detectado unas 70 especies con interés comercial para consumo humano.

Los bagres conocidos como “rayados” pertenecen al género *Pseudoplatystoma* están representado en Venezuela, por dos especies en el continente suramericano (*P. fasciatus* y *P. tigrinum*). Por su abundancia en número, el bagre rayado (*Pseudoplatystoma tigrinum*) es la segunda especie de importancia comercial en los desembarques continentales de Venezuela; solamente en el periodo desde 1996 a 2003, *P. tigrinum* representó en promedio el 15,7% de la captura total continental, contribuyendo en promedio con 6.121 ton/año (Novoa, 2002). Esta especie es altamente valorada y demandada en el mercado, se consume principalmente fresco en los centros de consumo ubicados en las principales ciudades del país (Castillo *et al.*, 1988; Novoa, 2002).

A pesar que *P. tigrinum* representa una de las especies más importantes del río Apure, el conocimiento de algunos aspectos de su ciclo de vida

es limitado (Castillo *et al.*, 1988; Barbarino *et al.*, 1999), incluso en la Cuenca del río Apure (Apuróquia), no existe información sobre el impacto de la pesca sobre la porción de la población que está siendo pescada, lo que podría afectar la sustentabilidad de este importante recurso pesquero, por falta de información sobre su biología. Por este motivo, el conocimiento de los aspectos reproductivos, es esencial para proporcionar elementos claves en el manejo sostenible de este recurso pesquero.

MATERIALES Y MÉTODOS

Recolección de datos

Los datos biológicos como: longitud furcal (LF), peso eviscerado (Pe), sexo y estadios de maduración sexual de *P. tigrinum* fueron obtenidos mensualmente de diversas fuentes:

a) En el alto llano, 211 ejemplares fueron obtenidos de los mercados municipales, próximos a los tributarios del río Apure (ríos Sarare, Caparo, Guanare, Portuguesa y San Carlos), durante los periodos 1996 a 1998 y 2002 a 2003.

b) En el bajo llano, 951 ejemplares fueron obtenidos, por medio de muestreos mensuales durante el periodo 1996 a 2003, en el cauce principal del río Apure (Figura 1).

Estos datos fueron colectados usando embarcaciones de pesca que habitualmente usan los pescadores artesanales. Estas embarcaciones tienen una eslora de 10 a 12 m y son propulsadas por motores fuera de borda de 40 HP. Normalmente dos embarcaciones son utilizadas para realizar un arrastre con una red de ahorque (“gill net”) de 120 m x 4 m, con una abertura de malla entre nudos de 4 a 8 cm. La velocidad de arrastre varía de 5.0 a 6,1 Km/h, con un promedio de 5,5 Km/h durante el curso total del arrastre.

Para determinar los diferentes estadios de madurez sexual de las hembras de *P. tigrinum*, se usó la clasificación macroscópica de las gónadas dada por Vazzoler (1996).

El índice gonadosomático (IGS) según la relación propuesta por Anderson y Gutreuter (1992): $IGS = (\text{Peso de las gónadas} / \text{Peso estimado del pez}) \times 100$, es un índice que permite determinar el inicio de la maduración sexual y la época de desove, el cual fue

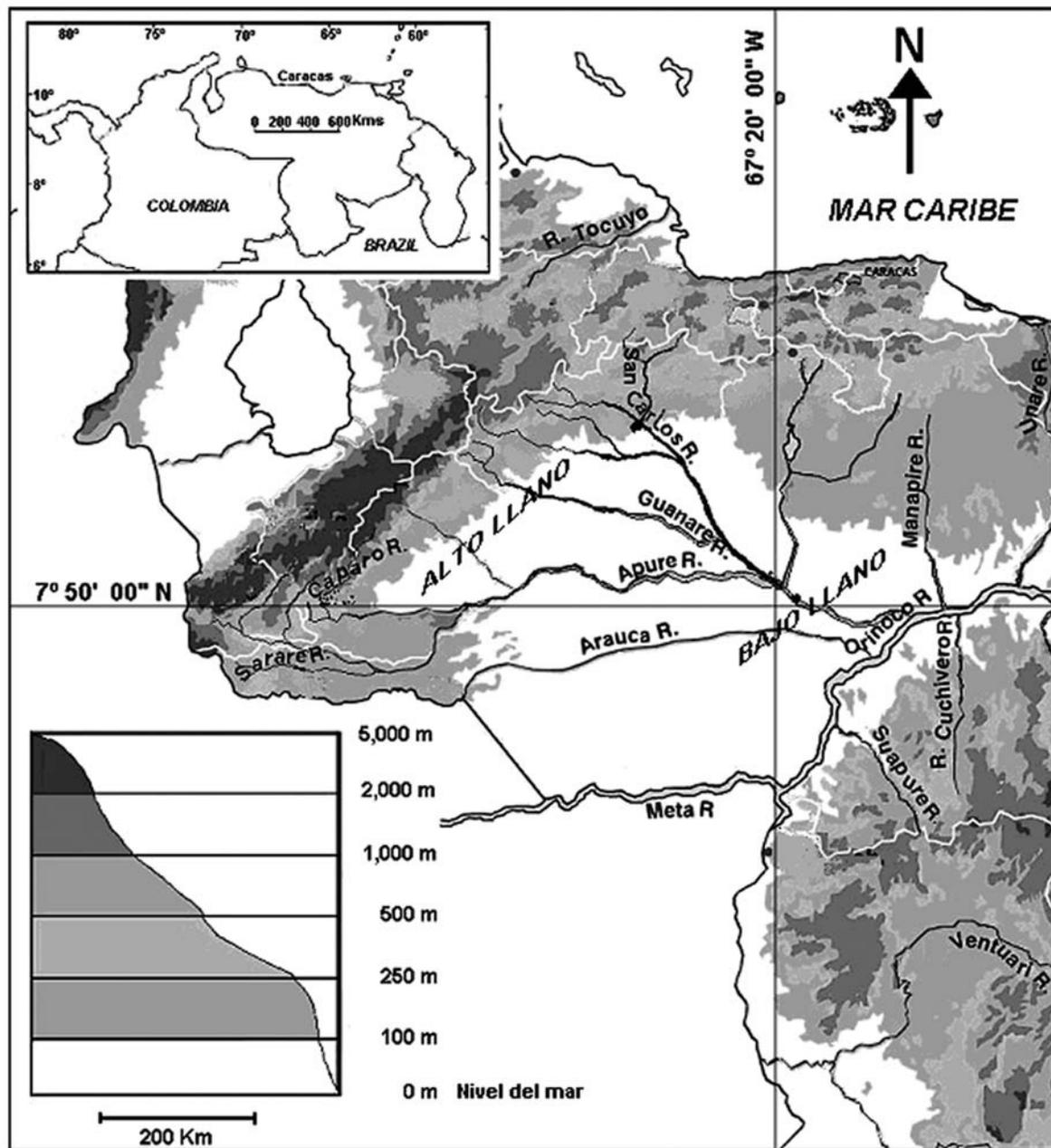


Figura 1. Localización de las áreas de muestreo de *P. tigrinum*, correspondiente al alto y bajo llano en la cuenca del río Apure.

calculado mensualmente, a fin de establecer la época y la frecuencia de los desoves, a partir de la frecuencia de los estadios de desarrollo gonadal y del IGS, los valores medios mensuales del IGS, fueron calculado solamente para las hembras, debido a la dificultad de extraer completas las gónadas de los machos, sobre todo en las fases inmaduras.

Los ovarios de 65 hembras del alto llano y de 609 hembras del bajo llano, fueron considerados, de los cuales 42 y 185 ovarios respectivamente, además de extraerlos y pesarlos con la ayuda de dinamómetros de diferentes capacidades,

Para el análisis de fecundidad se extrajeron algunos ovarios en estadio III (fase vitelogénica), que fueron pesados y fijados en una solución de formaldehído

al 5%. Para la determinación de la fecundidad absoluta se utilizó el método gravimétrico (Bagenal 1978), separando y pesando tres trozos pequeños de diferentes regiones del ovario, e introduciéndolos en viales con solución de Gilson, que permitieron la disgregación de los ovocitos, para su conteo y extrapolarlo al peso total del ovario. Se estimó la fecundidad relativa dividiendo la fecundidad absoluta entre el peso eviscerado del pez. También, se midió el diámetro mayor de una fracción de 60 ovocitos tomados al azar, con la finalidad de hacer inferencias sobre la estrategia de reproducción total o parcial de esta especie (Breder y Rosen, 1966). Para contar y medir los ovocitos se utilizó un microscopio estereoscópico marca LEICA MZ-6 con aumento de 10x1.25, conectado a una cámara digital de vídeo, acoplada a una computadora; la observación de los ovocitos fue realizada con luz reflejada sobre una base cóncava de fondo negro. La medición del diámetro de los ovocitos se realizó, con ayuda de las herramientas del programa *Imagen Pro Express* versión 4.0 (Media Cybernetic Inc.).

Para comparar la proporción sexual de *P. tigrinum* entre el alto y bajo llano, fue probada la hipótesis H_0 : la proporción sexual es independiente del área, y la hipótesis H_1 : la proporción sexual es dependiente del área, utilizando la prueba de independencia $R \times C$, a través de una Tabla de contingencia (fila 8 x columna 2) aplicando el estadístico G (Sokal y Rohlf, 1981). Igualmente, se comparó la estructura de tallas por sexos. Para ello fue utilizado, la prueba de chi cuadrado (χ^2), para determinar diferencias significativas en la proporción sexual entre las clases de tallas.

Estimación de la talla de maduración sexual

El tamaño medio de primera madurez sexual (L_{50}), fue estimado para las hembras, ajustando la proporción de peces maduros por clases de tallas de dos centímetros de longitud furcal (LF) a un modelo logístico, estimados por sexo, de la ecuación: $L_{50} = 1/[1 + \exp(-b(L_i - (-a/b)))]$ (King, 1995), donde: L_i = longitud furcal observada; a y b = son las constante del ajuste lineal entre la longitud furcal (LF) y el logaritmo de la proporción del número de hembras maduras vs número total de hembras en la muestra, $\ln((1-P)/P)$. La talla media de madurez sexual fue tomada como la talla en la cual el 50% de los individuos están maduros. A fin de mostrar el efecto

de la pesca sobre el tamaño de los peces, para cada área de los llanos occidentales, fue estimada la talla de máximo rendimiento (L_{OPT}), derivadas de las ecuaciones empíricas de Froese y Binohlan (2003): $\text{Log}(L_{OPT}) = 1,0421 * \text{log}(L_{\infty}) - 0,2742$ (para ambos sexos), donde $L_{\infty} = \text{LF máx obs}/0,95$ (Pauly, 1983).

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

La frecuencia de los estadios de madurez sexual III y IV en las hembras de *P. tigrinum* del bajo llano, fue baja, con respecto a lo observado en el alto llano (Figura 2a), donde una alta frecuencia de hembras ovadas en estadio III, fue apreciada principalmente, así como de hembras listas para el desove (estadio IV). En cuanto al bajo llano, durante ese período, la frecuencia de hembras maduras o en proceso de desove fue baja o nula (Figura 2b).

Ciclo de maduración gonadal

Cuando los diferentes estadios de madurez sexual, son comparados con el periodo hidrológico del río, observamos una correspondencia con la expansión de los espacios acuáticos y el inicio del proceso reproductivo, como se evidencia en la Figura 3a. En base al ciclo de maduración gonadal y a la presencia de ejemplares hembras en estadios III y IV de desarrollo gonadal, el espectro de reproducción para *P. tigrinum* en la cuenca del río Apure, se inicia a finales de marzo y culmina en junio.

Dentro de este marco, se analizó también la relación entre los estadios de madurez sexual con la talla, en los peces capturados en el alto llano. En este sentido se observó que a partir de los 65 cm de LF se reduce la frecuencia de las hembras en estadio I y II, y empiezan a aumentar los estadios III y IV (Figura 3b). También se evidenció que las frecuencias de los peces mayores de 70 cm de LF con estadios V de madurez sexual, eran muy altas lo que indicarían que los peces más viejos desovan primero que los peces de menor talla.

La variación del IGS para *P. tigrinum* que se observa en la figura 4a, muestra que los ovarios presentaron un desarrollo más rápido a partir del mes de mayo donde la especie acelera la maduración gonadal. El máximo valor del IGS se encontró para el mes de mayo, pero es probable que dicho valor se incremente aún más. Por tanto, se presume que el pico de desove de esta especie ocurre más tardíamente,

Cuadro 1. Clasificación empírica de los estadios de desarrollo gonadal de las hembras según los criterios de Vazzoler (1996).

Fases gonadales	Características
Estadio I (inmaduros)	Ovarios filiformes translúcidos, de tamaño muy reducido; ovocitos invisibles a simple vista.
Estadio II (madurando)	Característico de individuos en maduración; los ovocitos pueden ser observados con auxilio de un microscópico estereoscópico.
Estadio III (maduro)	Los ovarios se presentan túrgidos, ocupando casi totalmente la cavidad abdominal; los ovocitos se desprenden bajo ligera presión del abdomen.
Estadio IV (desovantes)	Los ovarios completamente flácidos de coloración amarilla, ocupando menos de 1/3 de la cavidad abdominal; pocos ovocitos en estadio de reabsorción.
Estadio V (desovados)	Los ovarios presentan tamaño reducido cerca de 1/3 de la cavidad celómica siendo mayores que de los estadios II, son translúcidos con baja vascularización; los ovocitos no pueden ser vistos a simple vista.

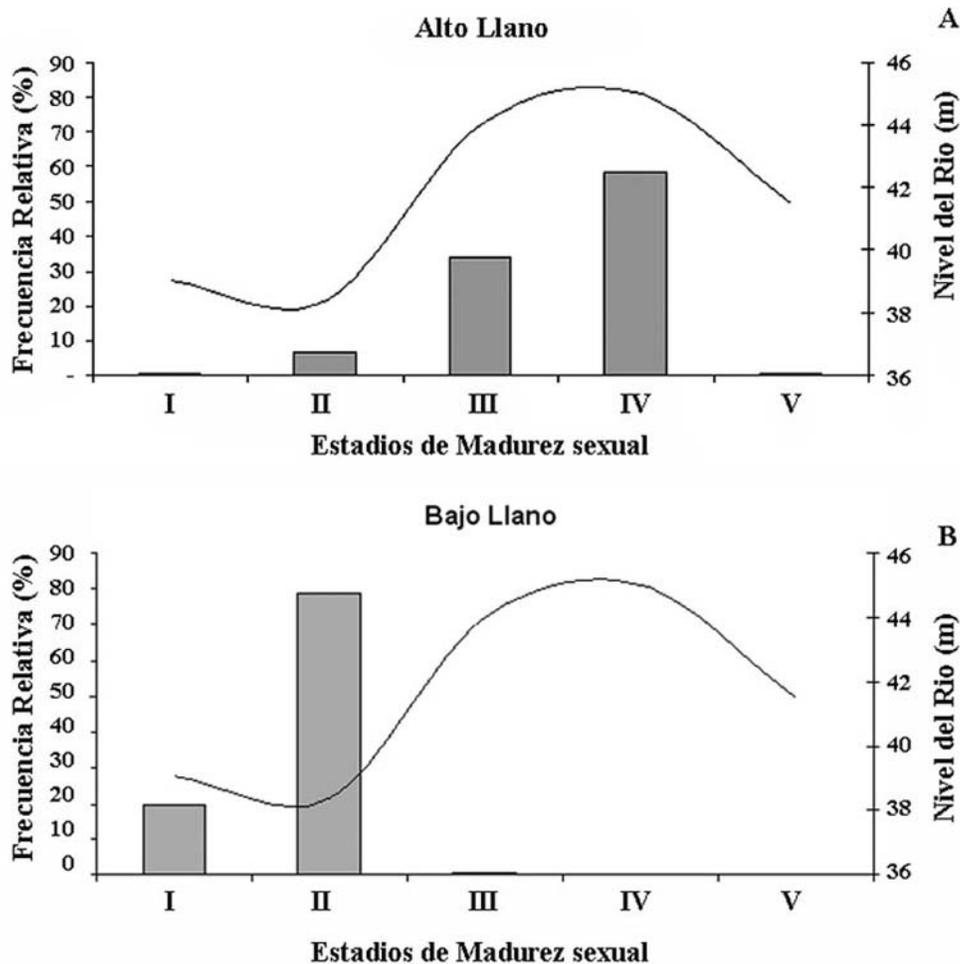


Figura 2. Frecuencia relativa de los estadios de maduración sexual de las hembras de *P. tigrinum* en el alto llano (A) y bajo llano (B) y, nivel del río.

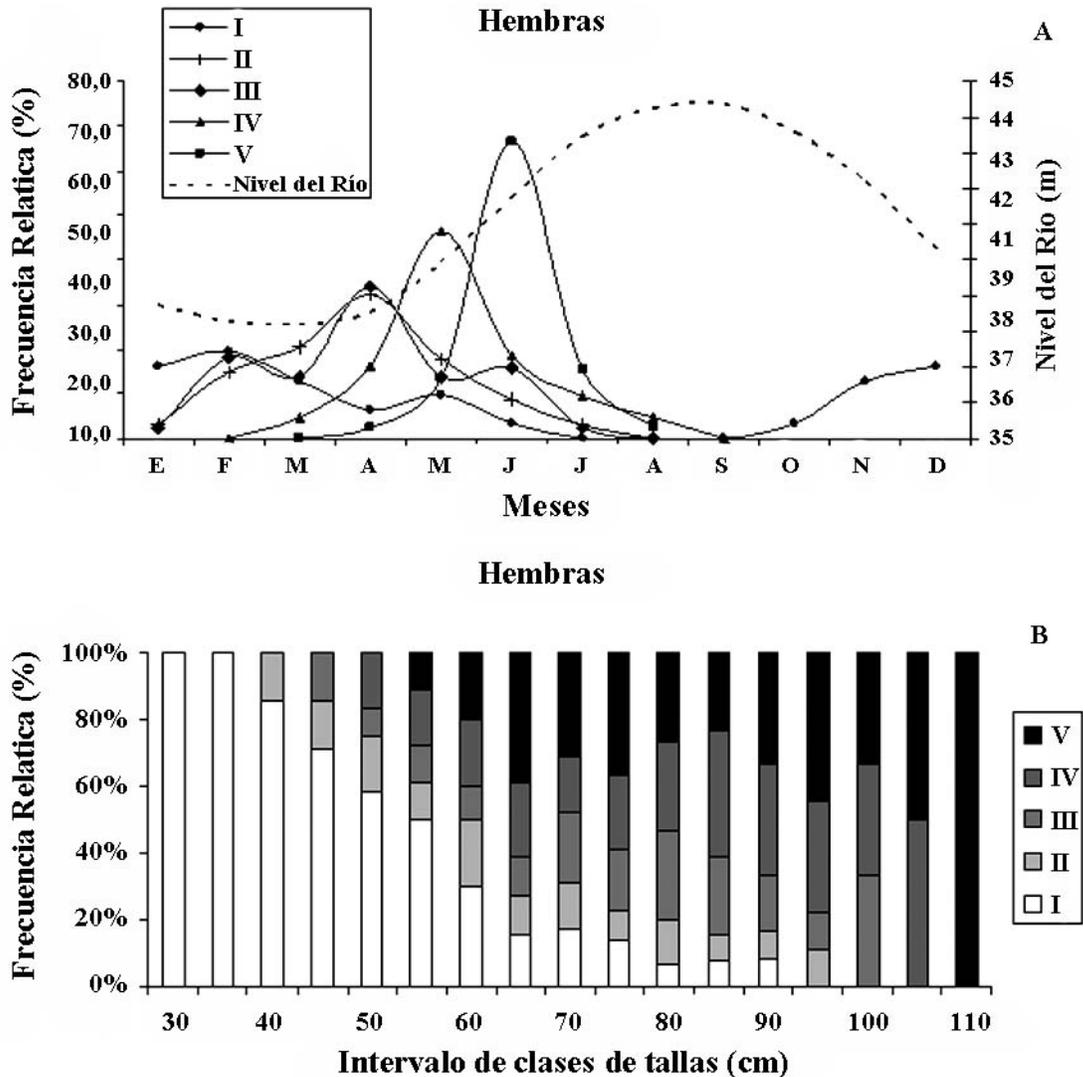


Figura 3. Frecuencia relativa de los estadios de maduración sexual de las hembras de *P. tigrinum* por mes (A) y por tallas (B) durante en el periodo 1996 a 2003.

abarcando el mes de junio, cuando el río esta próximo a alcanzar el máximo nivel (Figura 4a). Así mismo se notó que, esta especie se encuentra en pleno reposo reproductivo, durante los meses de julio a febrero, debido a las condiciones de inundación imperante y a la sequía extrema.

Por otro lado, se analizó la relación del IGS con la talla (Figura 4b); observándose que a partir de los 45 cm de LF, está especie comienza el desarrollo gonadal, aumentando su frecuencia en torno a los 60 y 70 cm de LF.

Los ovocitos de *P. tigrinum* presentaron un diámetro medio de 0,64 mm (0,47 a 0,79 mm). Esta especie, tiene una fecundidad alta, con desove total

durante la temporada de inundación, el cual ocurre en espacios abiertos, la variación de la fecundidad total para *P. tigrinum* fue de 3.420.556 a 782.268 ovocitos, y la variación de la fecundidad media por peso fue de 295 ± 122 ovocitos/g.

Proporción sexual

En *P. tigrinum* la relación de proporcionalidad para ambos sexos fue de 2:1 a favor de las hembras ($\chi^2_{0,05[1]}=3,84 < G_{obs}=26,39$). La segregación espacial de la proporción sexual, mostró que la hipótesis $H_0: 1H=1M$, fue rechazada para *P. tigrinum* en el alto llano ($\chi^2_{0,05[1]}=3,84 < G_{obs}=71,64$), siendo la relación de proporcionalidad de 1,10:0,90 a favor de las hembras. En el bajo llano, esta hipótesis también fue rechazada

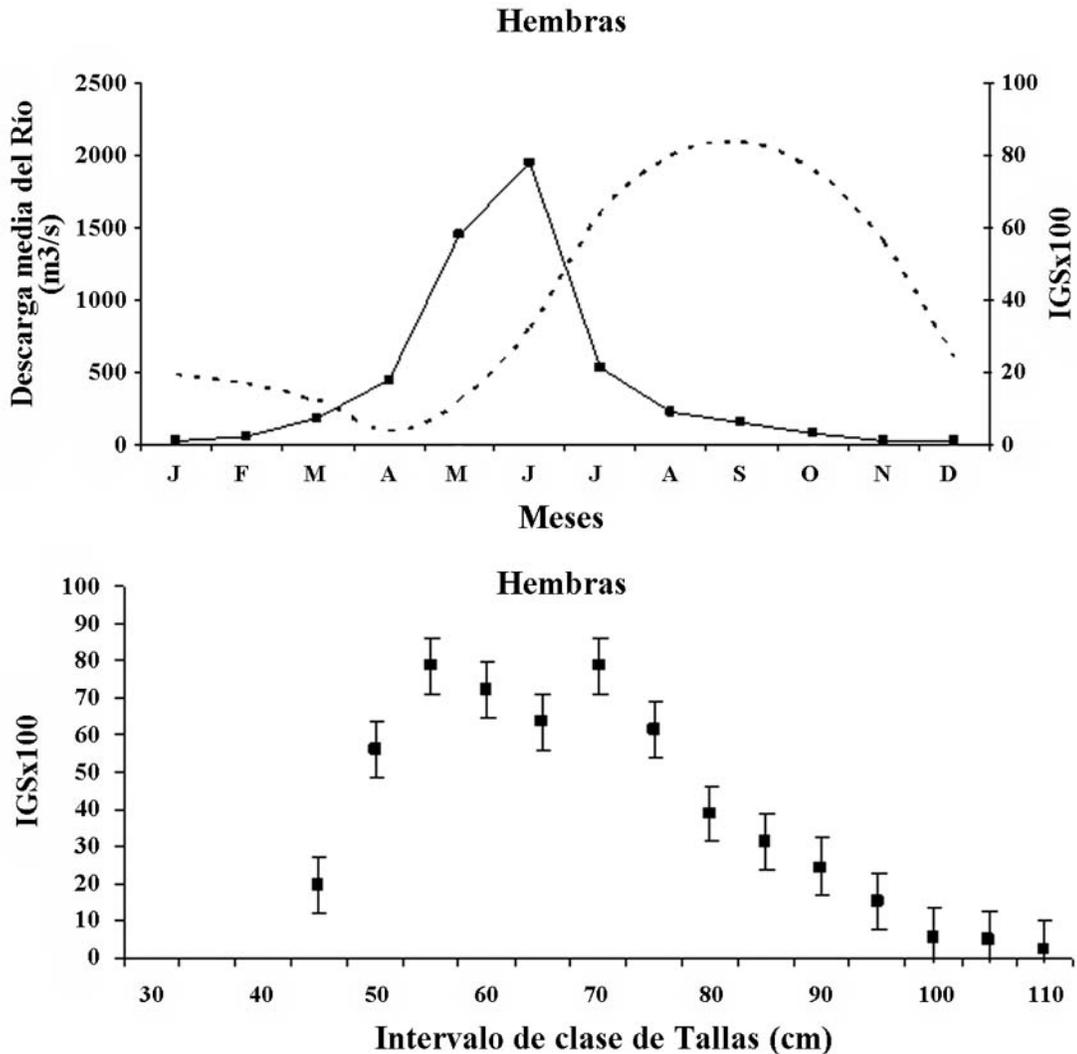


Figura 4. Variación del IGS para hembras de *P. tigrinum* por mes (A) y por tallas (B), en el periodo 1996 a 2003.

($\chi^2_{0,05[1]}=3,84 < G_{obs}=101,44$) siendo, en este caso, la relación de proporcionalidad, de 1,5:1 a favor de las hembras.

En cuanto a la distribución de tallas por sexo, se registró que las hembras tienden a alcanzar mayores tallas que los machos (Figura 5a), y se observa en éstas un aumento de las frecuencias de tallas a partir de los 70 cm de LF, mientras que los machos mostraron dos picos de máxima frecuencia bien definidas uno a los 50 cm de LF y otro a los 70 cm de LF (Figura 5b),

Talla media de madurez sexual (L_{50}) y talla de máximo rendimiento (L_{OPT})

En el alto llano para el periodo 1996-1998, se determinó una talla de captura de 40,0 cm de LF para

los machos y de 47,4 cm de LF para las hembras. Los valores de L_{50} fueron de 69,4 y 56,4 cm LF para hembras y machos respectivamente (Cuadro 2). Los valores de máximo rendimiento (L_{OPT}), mostraron un comportamiento parecido (72,20 y 56,5 cm LF para hembras y machos).

Para el periodo 1996-2003, fue evidente la disminución de los valores de L_{50} y L_{OPT} en las hembras, y para los machos se evidenció un aumento de ambos valores en comparación con el periodo anterior. Por lo demás, también se percibió un claro dimorfismo sexual en relación a las tallas, mostrando las hembras mayores tallas que los machos (Figuras 6 a, b)

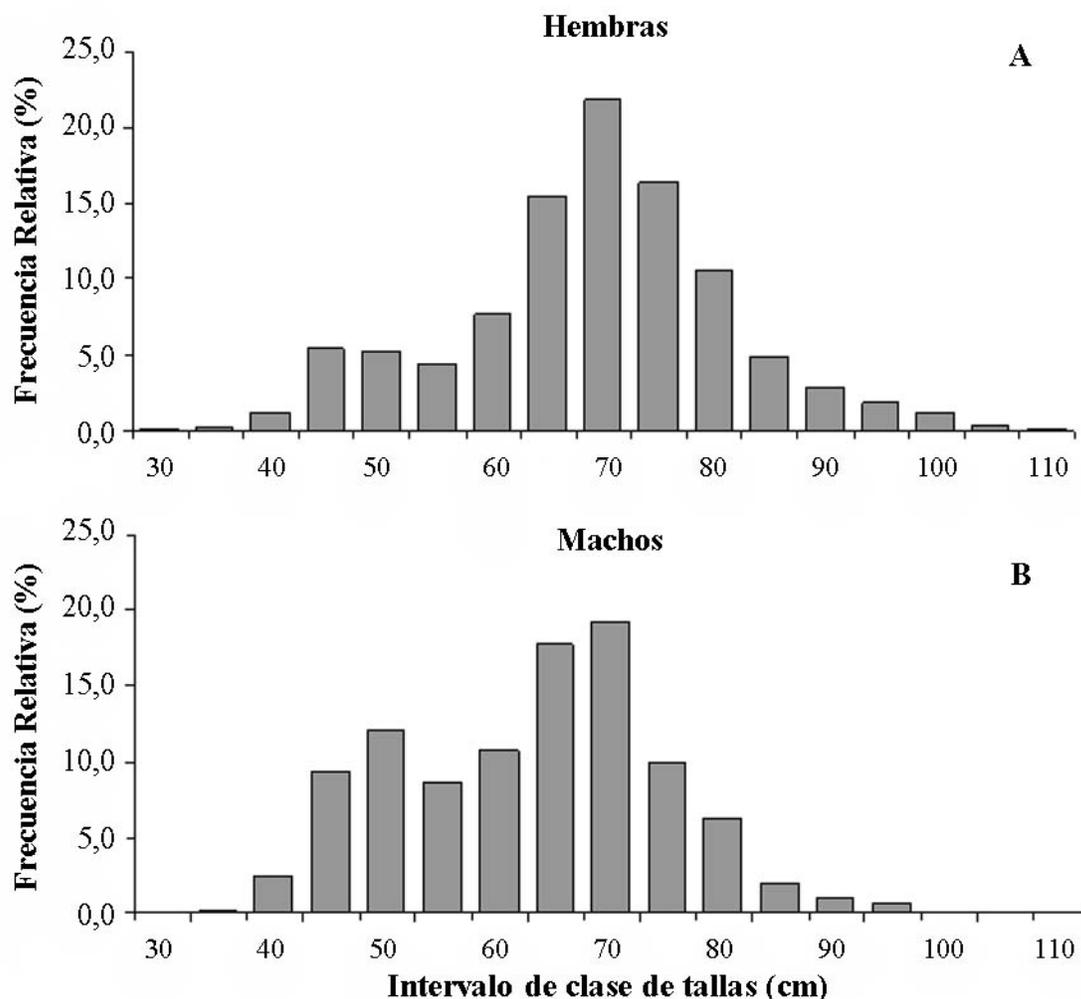


Figura 5. Distribución de la frecuencia de tallas de *P. tigrinum* para hembras (A) y para machos (B), en el periodo 1996 a 2003.

Cuadro 2. Resumen de los valores de Talla de primera captura (L_c), Talla media de primera maduración sexual (L_{50}), Talla de máximo rendimiento (L_{OPT}), Talla máxima observada (L_{MAX}) y Talla máxima asintótica (L_{∞}) de *P. tigrinum* para los periodos 1996 a 1998 y 2002 a 2003.

Parámetros	Bajo llano (1996-1998)		Alto Llano (2002-2003)	
	Hembra	Macho	Hembra	Macho
L_c	47,4	40,0	48,0	45,0
L_{50}	69,4	56,4	65,0	57,0
L_{opt}	72,2	56,5	67,2	61,3
$L_{m\acute{a}x}$	108,4	85,3	101,1	92,4
L_{∞}	110,5	87,6	103,2	95,1

Es importante señalar, que la mayoría de los peces de agua dulce de la Amazonia y de la Orinoquia, presentan estacionalidades en el proceso reproductivo (Lowe-McConnell, 1987). El desarrollo de las gónadas y posterior desove suceden en una época en que las condiciones ambientales son favorables al desarrollo de los huevos y larvas (Vazzoler, 1996). Para muchas especies de peces de agua dulce, el ciclo reproductivo está asociado con el pulso de inundación del río (Welcomme, 1992; Junk *et al.*, 1997). Esta sincronización de los eventos reproductivos de la mayoría de las especies de peces neotropicales ha sido documentada por varios autores (Saint-Paul, 1984; Junk, 1985; Fabré y Saint-Paul, 1998; Fabré *et al.*, 2000; Perez y Fabré, 2002).

Los resultados del ciclo reproductivo evaluado por la frecuencia de los diferentes estadios de madurez sexual, tanto para el alto y bajo llano, indican que *P. tigrinum* inicia su maduración sexual en el alto llano desde el final del periodo seco hasta el final del periodo de subida de aguas, y que el desove ocurre de mayo a junio.

Cabe destacar, que Castillo *et al.* (1988) encontraron un valor de fecundidad promedio para *P. tigrinum* (actualmente *P. tigrinum*) de 324.437 ovocitos, en la región del bajo llano, notablemente menor al observado en el presente trabajo. Por el contrario, Ajiaco y Ramírez (1995) reportaron que *P. tigrinum* (actualmente *P. tigrinum*) en el alto río Meta (Colombia), mostró un valor de fecundidad relativa de

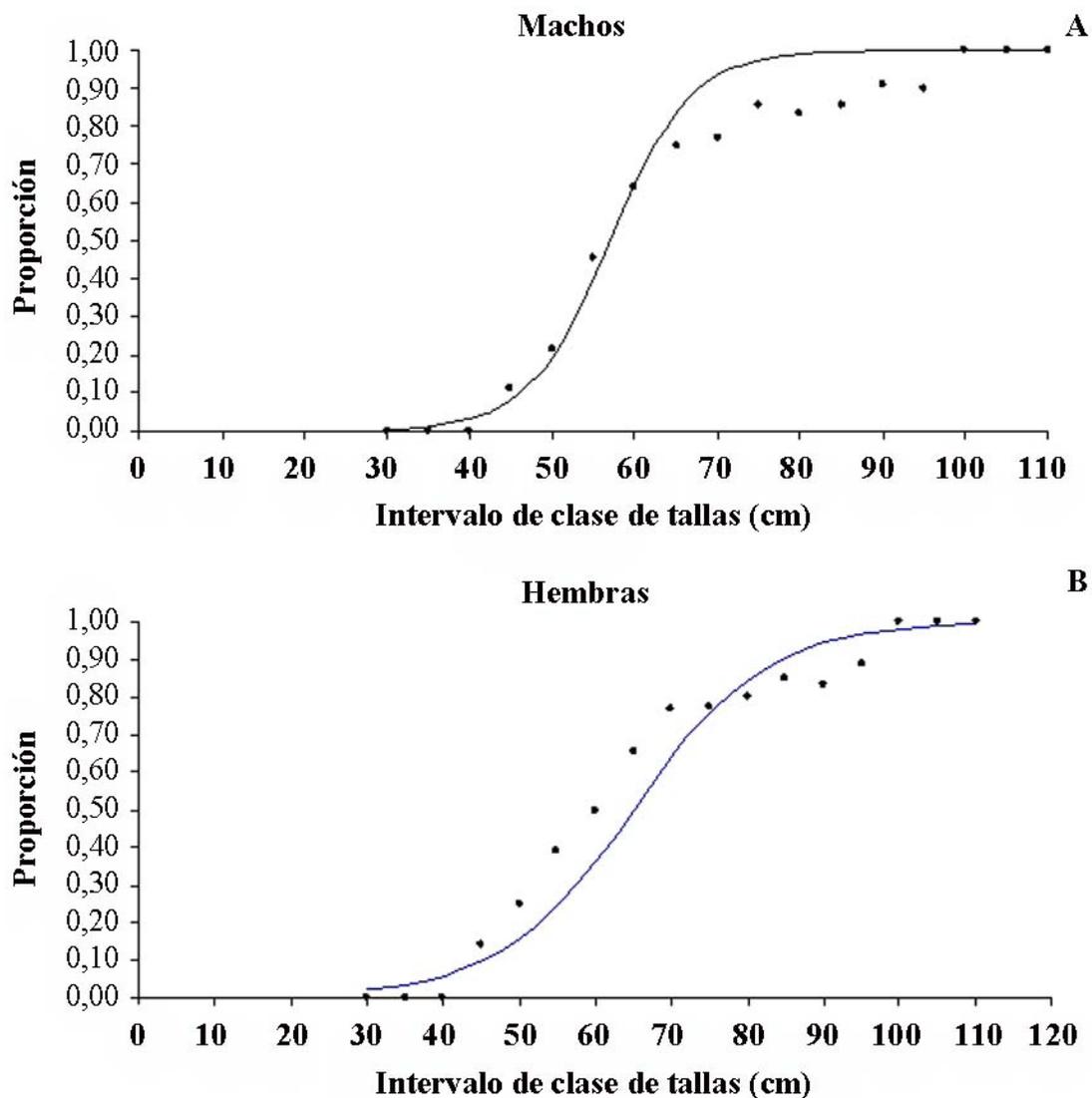


Figura 6. Talla media de maduración sexual (L50) para machos (A) y para hembras (B) de *P. tigrinum* para el periodo 1996 a 2003.

152 ovocitos/g, que también es inferior al encontrado en el presente trabajo.

Mientras que en este estudio, los ovocitos de *P. tigrinum* en el alto llano mostraron un diámetro medio de 0,64 mm. Castillo *et al.*, (1988), citaron un valor ligeramente menor de 0,59 mm en la región del bajo llano, que se ajusta al intervalo de tamaños observado en el presente trabajo para el alto llano.

El análisis de la proporción sexual en el bajo llano, mostró un predominio de las hembras. En esta área fueron encontradas hembras inmaduras y en reposo sexual, y la diferencia entre los sexos fue de aproximadamente cuatro centímetros. Del mismo modo, para el alto llano la proporción sexual fue más evidente a favor de las hembras.

Es importante señalar, que en los años 80, cuando la pesca en la cuenca del río Apure, no había alcanzado los volúmenes actuales, 15.000 toneladas anuales, (Anuario Estadístico Agropecuario, 1990), y la pesquería empieza a expandirse, un comité de expertos hace mención al posible impacto de la pesca sobre la ictiofauna (MARNR, 1991); de allí surge el dilema entre los efectos a largo y corto plazo de este fenómeno.

Es por ello, que es importante considerar la alteración de los ecosistemas acuáticos, además de la presión pesquera (Winemiller *et al.*, 1996), ya que pudiera estar afectando la biomasa del stock, especialmente si los factores extrínsecos (crecientes y cotas del río) y los intrínsecos (bajo éxito reproductivo) son combinados en un determinado año. De modo que teóricamente, *P. tigrinum* podría soportar una alta explotación, siempre y cuando, más del 50% de la población adulta consiga reproducirse, y los hábitats de reproducción del stock desovante en el alto llano sean preservados; aún así, si las tasas de captura son mantenidas o incrementadas, existe la probabilidad real de un colapso del recurso en el corto plazo.

CONCLUSION

A través del índice gonadosomático, se determinó que *P. tigrinum* se reproduce durante los meses de mayo y junio, previo al máximo llenado del cauce principal del río.

La presencia de ejemplares sexualmente maduros, en el pie de monte andino durante los mes de marzo y

abril indican que el desove es sincrónico con el pulso de inundación.

En el alto llano se observó una disminución de los valores de la talla media de madurez sexual, igual tendencia fue observada para los otros parámetros como: L_{opt} , L_{max} , L_c .

La relación de proporción sexual en *P. tigrinum* fue a favor de las hembras, tanto en el total como la segregación espacial.

La distribución de tallas por sexo, mostró que las hembras tienden a alcanzar mayores tallas que los machos, principalmente a partir de los 70 cm de LF.

P. tigrinum sólo podría soportar una alta explotación, siempre y cuando, más del 50% de la población adulta consiga reproducirse, y los hábitats de reproducción del stock desovante en el alto llano sean preservados, al menos en el corto plazo.

AGRADECIMIENTOS

Este trabajo fue realizado gracias al apoyo del personal del Departamento de Pesquerías del Instituto Nacional de Investigaciones Agrícolas (INIA). Además se recibió una subvención otorgada por Fondo Nacional de Ciencia y Tecnología (FONACIT) a través del proyecto de investigación S1-99000994: Dinámica poblacional del bagre rayado *Pseudoplatystoma tigrinum* (Pisces, Pimelodidae) en el río Apure, Venezuela (primer autor). Así como también se contó con el apoyo logístico e institucional de la Universidad Nacional Experimental de los Llanos Occidentales "Ezequiel Zamora" (UNELLEZ).

LITERATURA CITADA

- Ajiaco, R. E. y H. Ramírez. 1995. El bagre rayado *Pseudoplatystoma fasciatum* (Linnaeus) y *Pseudoplatystoma tigrinum* (Valenciennes), aspectos biológico pesqueros en el alto río Meta. Boletín Científico INPA 3: 157-167.
- Bagenal, T. B. and F. W. Tesch. 1978. Age and growth. In: Methods for Assessment of fish production In Freshwater. Bagenal T. (ed.), 3th Edition, Blackwell Scientific Publications. IBP Handbook No 5. 365 p.
- Barbarino, A. D. Taphorn and K. O. Winemiller. 1999. Ecology of Coporo *Prochilodus mariae* (Characiformes: Prochilodontidae) and status

- of annual migrations in western Venezuela. *Environmental Biology of Fishes*. 53:33-46.
- Barthem, R. and M. Goulding. 1997. Os bagres balizadores. Ecologia, migração e conservação de peixes amazônicos. Tefé: Sociedade Civil Mamirauá.
- Bayley, P. B. 1973. Studies on the migratory characin, *Prochilodus platensis* Holmberg, 1888 (Pisces, Characoidei) in the river Pilcomayo, South America. *Journal of Fish Biology*, 5:25-40.
- Breder, C. M. and D. E. Rosen. 1966. Modes de reproduction in fishes. American Museum of Natural History, New York. 941 p.
- Castillo, O., E. Valdez, N. Ortiz y M. Moscó. 1988. Aspectos sobre la historia natural de los bagres comerciales en el bajo llano. Memorias de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle. Suplemento especial XLVIII: 235-281.
- Fabre, N. N. and U. Saint-Paul. 1998. Annulus formation on scales and seasonal growth of the Central amazonian anostomid *Schizodon fasciatus*. *Journal Fish. Biology* 53: 1-11.
- Fabre, N. N., J. C. Donato y J. C. Alonso. 2000. Bagres de la Amazonia Colombiana: Un Recurso sin Fronteras. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI. Bogotá. 253 p.
- Fonteles-Filho, A. A. 1989. Recursos Pesqueiros Biologia e Dinâmica Populacional. Imprensa Oficial do Ceara Fortaleza. Ceará. 296 p.
- Froese, R. and C. Binohlan. 2003. Simple methods to obtain preliminary growth estimates for fishes. *Journal Applied Ichthyology*. 19(6):376-379.
- Gulland, J. A. 1983. Fish Stock Assessment: A manual of basic methods. John Wiley & Sons. N. Y. 223 p.
- Harden-Jones, F. R. 1970. Fish migration. Edward Arnold (Publishers) Ltda. London & Southampton. 325 p.
- Junk, W. J. 1985. Temporary fat storage, an adaptation of some fish species to the water level fluctuations and related environmental changes of the Amazon river. *Amazoniana*, 9(3):315-351.
- Junk, W. J. 1997. General aspects of floodplain ecology with special reference to Amazonian floodplains. In: Junk WJ (ed.), *The Central Amazon Floodplain: ecology of a pulsing system*. Springer-Verlag. Ecological studies. 126:3-20.
- King, M. 1995. Fisheries biology assessment and management. Fishing News Books. London. 341 p.
- Lasso, C., D. Lewis, D. Taphorn, C. Do-Nascimento, O. Lasso-Alxcala, F. Provenzano, A. Machado-Allison. 2003. Biodiversidad ictiológica continental de Venezuela. Parte 1: Lista de especies y distribución por cuenca. Memorias Fundación La Salle de Ciencias Naturales 159-169:105-196.
- Lowe-McConnell, R. H. 1987. Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge University Press. London. 382 p.
- MARNR. Ministerio del Ambiente y de los Recursos naturales Renovables. 1991. Documento final del taller de trabajo Recuperación de la pesca en el río Apure. Caracas.101p.
- Novoa, D. 2002. Los recursos pesqueros del eje fluvial Orinoco-Apure: Presente y Futuro. Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura. Caracas. 148 p.
- Pauly, D. 1983. Algunos métodos simples para la evaluación de recursos pesqueros tropicales. FAO Documento Técnico de Pesca (234). 49 p.
- Pérez, A. y N. N. Fabrè. 2002. Aspectos Reproductivos de la piracatinga *Calophysus macropterus* Lichtenstein, 1819 (Pisces: Pimelodidae) en la Amazonia Central, Brasil. *Boletín del Centro de Investigaciones Biologicas* 36(3):217-374.
- Poulsen, A. F., P. Ouch, V. Sintavong, S. Ubolratana and T.T. Nguyen. 2002. Fish migrations of the Lower Mekong River Basin: implications for development, planning and environmental management. MRC Technical Paper No.8, Phnom Penh. 62 p.
- Saint-Paul, U. 1984. Investigations on the seasonal changes in the chemical composition of liver and condition from a neotropical Characoid

- fish *Colossoma macropomum* (Serrasalminidae). Amazoniana, 9 (1):147-158.
- Sokal, R. R. and F. J. Rohlf. 1981. Biometry. The principles and practice of statistics in biological research. New York. W.H. Freeman & Co. Oxford. 595 p.
- Sparre, P. y S. C. Venema. 1995. Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales. Parte 1 - Manual. FAO, Documento Técnico de Pesca 306/1. Roma. 418 p.
- Vazzoler, AEAM. 1996. Biología da reprodução de peixes teleosteos; teoria e pratica. Maringá, EDUEM; São Paulo SBI. 169 p.
- Welcomme, R. L. 1992. Pesca fluvial. FAO, Documento Técnico de Pesca N° 262, Roma. 303 p.
- Taphorn, D, R. Royero, A. Machado Allison y F. Mago. 1997. Lista actualizada de los peces de agua dulce de Venezuela. En: La Marca, E. (Editor) 1997. Vertebrados actuales y fósiles de Venezuela. Serie Catálogo Zoológico de Venezuela, Vol. 1. Museo de Ciencia y Tecnología de Mérida, Mérida, Venezuela. pp 55-100 .
- Winemiller, K., C. Marrero y D. Taphorn. 1996. Perturbaciones causadas por el hombre en las poblaciones de peces de los llanos y del piedemonte andino de Venezuela. Biollania. (12):13-37.