

Artículo científico

Longitud promedio de madurez sexual y época de desove del mauri *Trichomycterus dispar* en el lago Titicaca, sector peruano*

René Chura-Cruz**✉, Iván David Anahua-Larico** e Hilda Faustina Ninaraqui-Lupaca**

El mauri *Trichomycterus dispar* es una especie nativa que habita en el lago Titicaca y tiene valor comercial para la población circunlacustre. Presenta bajos volúmenes en la pesca comercial, pero se carece de información actualizada sobre su biología reproductiva para una explotación racional y sostenible. La época reproductiva fue determinada mediante el indicador macroscópico del índice gonadosomático (IGS) y la longitud promedio de madurez sexual se estimó sobre la base del 50% de hembras adultas ajustado a un modelo logístico y con información biológica en meses de mayor época reproductiva. Se evaluaron 1 849 individuos en cuatro zonas del lago, entre febrero y diciembre de 2014, recolectados de la pesca comercial en un muestreo aleatorio estratificado. Se observaron ejemplares de hembras sexualmente maduras durante todo el periodo de estudio. El IGS presentó fluctuaciones que indican un extenso periodo de desove, con mayor intensidad entre agosto y noviembre, sincronizados entre zonas. La longitud promedio de primera madurez sexual (LPMS) para hembras se estimó en 12.1 cm de longitud total (Lt), con intervalo de confianza (IC) entre 11.8 y 12.3 cm Lt. La variación de la LPMS entre zonas no fue significativa. Estos resultados pueden ser considerados en las estrategias de manejo de la pesquería del mauri en el lago Titicaca.

Palabras clave: Titicaca, mauri, madurez, época reproductiva.

Size mean at sexual maturity and spawning season of mauri *Trichomycterus dispar* in lake Titicaca, Peruvian Sector

The mauri *Trichomycterus dispar* is a native species that inhabits Titicaca Lake and has commercial value for the population that lives around the lake. Despite presenting low commercial fishing, there's lack of up-to-date information about their reproductive biology for a rational and sustainable exploitation. The reproductive period was determined through macroscopic indicator of the gonadosomatic index (IGS) and the average length of sexual maturity was estimated on the basis of 50% of adult females adjusted to a logistic model and with biological information in months of higher reproduction. A total of 1 849 individuals were evaluated in four zones of the lake, between February and December of 2014, collected from commercial fishing through stratified random sampling. Sexually mature female specimens were observed throughout the study period. The IGS showed fluctuations indicating an extensive period of spawning, with an intense period between August and November, synchronized between zones. The average length of first sexual maturity (LPMS) for females was estimated at 12.1 cm total length (Lt), with confidence interval (CI) between 11.8 and 12.3 cm Lt. The variation of the LPMS between zones was not significant. These results can be considered in the management strategies of the mauri fishery in Lake Titicaca.

Key words: Titicaca, mauri, maturity, reproductive season

Introducción

En el lago Titicaca se desarrolla una actividad pesquera artesanal permanente que se caracteriza

por proveer de sustento alimenticio y económico al poblador ribereño (Segura *et al.* 2013) y data sus inicios desde la existencia de las primeras culturas pre-incas en la cuenca del lago Titicaca (Capriles *et al.* 2014) y desde 1500 a 2000 a.c. en el altiplano por la cultura Tiahuanaco (Vila *et al.* 2007).

La fauna ictiológica del lago Titicaca incluye más de treinta especies del género *Orestias* Valenciennes 1839 (especies endémicas), y entre una y dos del género *Trichomycterus* Valenciennes 1832

* Trabajo presentado en cartel en el XXXVII Congreso de Ciencias del Mar - SUMAR Concepción, Chile, 23 al 27 de mayo de 2016.

** Laboratorio Continental Puno, Instituto del Mar del Perú (IMARPE). Puno, Perú. CP 21000. ✉ Responsable de la correspondencia: rchura@imarpe.gob.pe

(Sarmiento *et al.* 1987). El género *Trichomycterus* incluye cerca de 120 especies que se distribuyen comúnmente en las cabeceras de los ríos neotropicales (Pardo *et al.* 2005), de las cuales 13 fueron reportadas para el altiplano (Vila *et al.* 2007). A nivel de los Andes, la distribución geográfica longitudinal de trichomictéridos va desde el lago Junín en el norte del Perú hasta el lago Poopó, al sur de Bolivia, comprendiendo las coordenadas geográficas de 9° a 22° S, y en cuanto a la distribución altitudinal, se han encontrado individuos de pequeñas longitudes hasta los 4 270 msnm (Sarmiento *et al.* 1987, Vila *et al.* 2007).

Los datos de desembarque del mauri *Trichomycterus dispar* (Tschudi 1846) en el lago Titicaca para el periodo 1982 y 2014 indican una descarga máxima de 222 t en 1982, seguido un periodo de descenso brusco hasta 1992 (1 t); entre 1993 y 2002 las descargas fueron menores a 10 t/año. Para 2003 a 2007 hubo una recuperación, seguida de un periodo de disminución progresivo hasta 2014 (4.3 t) (IMARPE 2015). La variación del desembarque anual de 2014 con relación al periodo de máxima descarga de 1982 establece una disminución de 98 por ciento.

El mauri es una especie de la zona litoral que se moviliza casi al contacto con el fondo (IMARPE 2007). Tiene una tasa de fecundidad total en promedio de 2 500 a 5 200 oocitos por hembra adulta (Montoya 1989, Deguen-Dublín *et al.* 2002¹, Paca *et al.* 2002², Vila *et al.* 2007), siendo la coloración de las ovas amarillo pálido y con un diámetro de 1.7 mm (Paca *et al.* 2002²). Estudios de la longitud de primer desove del mauri en la zona de bahía de Puno del lago Titicaca fueron reportados por Montoya (1989), y la época de desove en el lago fue descrita por Paca *et al.* (2002²) e IMARPE (2013).

El conocimiento de los aspectos reproductivos, como ciclo de desove, longitud y edad de

primera madurez sexual, fecundidad y potencial de desove, es de importancia relevante tanto para el conocimiento de la biología básica del recurso, como para el empleo de métodos de evaluación de *stocks* (Parker 1985), por lo que resulta fundamental actualizar aspectos de la biología reproductiva del mauri (época de desove y longitud media de primera madurez sexual) para su conservación y su uso racional. Además, los resultados serán base para instrumentar medidas de ordenamiento pesquero del Reglamento de Ordenamiento Pesquero y Acuícola para el lago Titicaca en Perú.

Materiales y métodos

Área de estudio

El lago Titicaca (15°13' - 16°36' S, 68°34' - 70°02' O) se ubica a una altitud de 3 810 m sobre el nivel del mar, tiene una superficie de aproximadamente 8 400 km², un volumen de 930 km³ (Fig. 1) y se caracteriza por ser el segundo lago más grande y navegable en Sudamérica; 56% del área total del lago corresponde a Perú (Hahnenberger 2003³). El lago se divide en tres zonas: *i*) el lago Mayor (6 500 km²), el de mayor extensión y con la máxima profundidad (284 m); *ii*) la bahía de Puno con 500 km² y una profundidad media de 10 y 30 m y, por último, *iii*) el lago Pequeño de 1 400 km² y de 20 a 30 m de profundidad media (Wirrmann 1991, Paredes y Gonfiantini 1999).

Fuente de información

Los especímenes de *T. dispar* fueron identificados de acuerdo con las variaciones merísticas descritas por Paca *et al.* (2002²). La información básica proviene de muestreos biológicos que se realizaron a una escala mensual de forma regular por el personal del Instituto del Mar del Perú (IMARPE) a través del Programa de Seguimiento de Pesquería.

1. Deguen-Dublín M, R Huerta-Maguiña, F Apaza-Sotomayor, J Vilcherrez-Landa, J Galves-Caparó, V Martínez-Quintana. 2002. Evaluación del potencial de promoción de pesca de especies introducidas. Informe final. Proyecto PER/G32/98. Programa de Naciones Unidas para el Desarrollo/Autoridad Binacional Autónoma del Lago Titicaca. Puno, Perú. 168p.

2. Paca F, R Paca, S Atencio, R Alfaro, B Paca, R Chura. 2002. Desarrollo de programas de pesca artesanal en el ámbito peruano del sistema TDPS. Proyecto PER/G32/98. Conservación de la biodiversidad en la cuenca del lago Titicaca. Subcontrato 24.24. Informe final. 450p. www.pnud.bo/biodiversidadtdps/proyecto

3. Hahnenberger M. 2003. Summertime precipitation variability and atmospheric circulation over the south American Altiplano: Effects of lake Titicaca and Salar de Uyuni. Oklahoma Weather Center Research Experiences for Undergraduates Program, Summer. 23p.

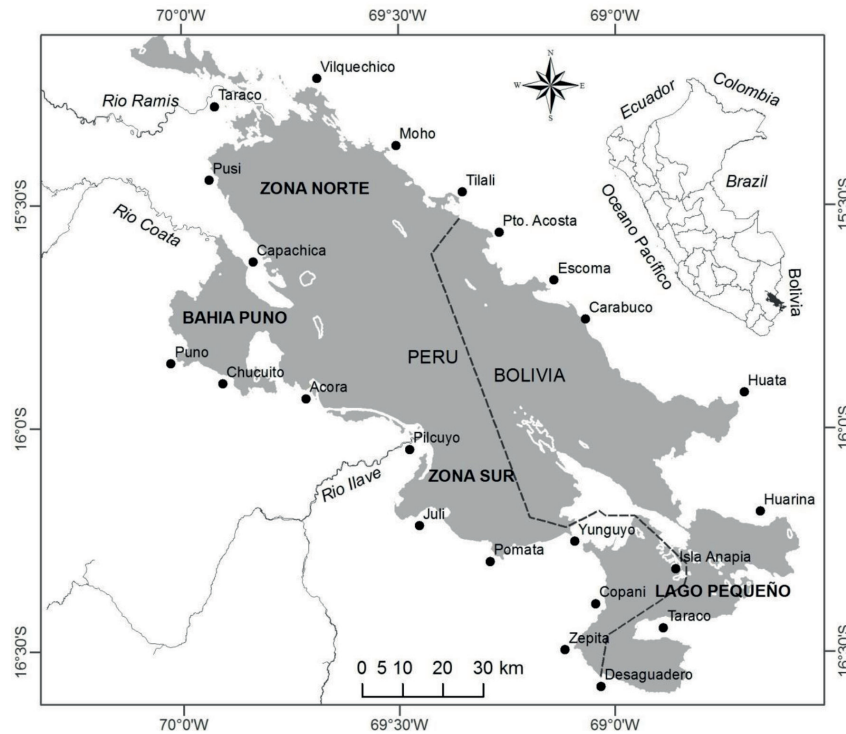


Fig. 1. Localización geográfica del lago Titicaca, Perú - Bolivia.

El estudio consideró solamente hembras, porque los cambios más notables y fáciles de percibir en la actividad reproductiva de los peces ocurren en ovarios. Además, las hembras representan las unidades reproductivas, de las cuales dependen la renovación y la manutención de la población (Leal *et al.* 2011).

El diseño de muestreo empleado se hizo con el método aleatorio estratificado en grupos de longitud de cada medio centímetro (0.5 cm), para lo que se recolectaron 10 ejemplares por cada intervalo de longitud comercial. Se registró la longitud total (Lt) con un ictiómetro de 1 cm de precisión y el peso total y de gónadas con una balanza electrónica de 0.01 g de sensibilidad, para cada ejemplar. A los especímenes hembra se le extrajeron las gónadas y se determinó el estado de madurez sexual (EMS) mediante la escala macroscópica de ocho estadios de Johansen (1924).

El número de individuos evaluado fue de una media mensual de 43 individuos (entre 37 y 46) por zona, condicionado por la disponibilidad de la especie en la pesca.

Los datos e información fueron obtenidos y analizados en cuatro zonas: norte, sur, bahía

de Puno y lago Pequeño de febrero a diciembre de 2014.

Época de desove

La época principal de desove se determinó mediante la estimación del índice gonadosomático (IGS) (Buitrón *et al.* 2011). El IGS es un indicador macroscópico de actividad reproductiva cuando alcanza valor máximo dentro de un ciclo anual, reflejado en los cambios en el peso de la gónada (Cubillos *et al.* 1999, Hernández-Santoro *et al.* 2013). El IGS se expresa con la siguiente ecuación:

$$IGS = \frac{PG_i}{(PT_i - PG_i)} \times 100 \quad \text{Ec. 1}$$

donde: PG_i es el peso de la gónada (g), PT_i el peso total (g) de cada espécimen.

Longitud promedio de primera madurez sexual

Para determinar la longitud promedio de madurez sexual (LPMS) se consolidó la información proveniente de las observaciones macroscópicas de las gónadas, donde los estadios de madurez

sexual I y II se consideraron como “inmaduros” y los estadios del III al VIII como “maduros”. Las muestras se tomaron en periodos pico de desove considerando un amplio intervalo de longitudes que incluyeran desde los juveniles o virginales hasta los adultos de mayor tamaño.

La longitud de primera madurez sexual se define cuando la ojiva de madurez alcanza 50% de la probabilidad de observar individuos hembras maduros (Cubillos 2005). El modelo utilizado fue la ecuación logística:

$$P_{Lt} = \frac{1}{1 + e^{\alpha_0 + \beta_1 Lt}} \quad \text{Ec. 2}$$

donde: P_{Lt} es proporción de hembras maduras en la longitud total (Lt); α_0 es intercepto y β_1 la pendiente; Lt es longitud total del pez (cm).

Los parámetros α_0 y β_1 se obtuvieron mediante una regresión logística que es conducida como una variable de respuesta binomial y generalmente como una variable exploratoria cuantitativa. La regresión logística usa un modelo lineal generalizado (GLM) hacia un modelo de probabilidad de “éxito” (p) por el valor de la variable exploratoria (Ogle 2013⁴). La relación generalmente no es lineal (probabilidad de cero y uno). En consecuencia, la regresión logística procede a transformar p a una ecuación lineal.

$$\text{logit}(p) = \log\left(\frac{p}{1-p}\right) \quad \text{Ec. 3}$$

donde: $1-p$ es una probabilidad de “fracaso”. El análisis de madurez como “éxito” es definido como “inicio de maduros” y “fracaso” es definido como “inicio de inmaduros”. Con esta transformación se forma un modelo lineal.

$$\text{logit}(p) = \log\left(\frac{p}{1-p}\right) = \alpha + \beta_1 X \quad \text{Ec. 4}$$

donde: X es la longitud total del pez (cm, Lt).

Posteriormente se determina la longitud media de madurez a 50% de peces maduros (*i.e.* $p = 0.5$) mediante la siguiente ecuación:

$$L_{50} = \frac{\alpha_0}{\beta_1} \quad \text{Ec. 5}$$

donde: L_{50} representa la longitud de madurez (cm, Lt). α_0 y β_1 son constantes del modelo logístico.

Los intervalos de confianza (IC) de los parámetros de la regresión logística (α_0 y β_1) fueron estimados a 95% mediante técnica de remuestreo de *bootstrap* considerando 1 000 repeticiones (Ogle 2013⁴).

La longitud promedio de primera madurez sexual se estimó con información biológica proveniente de los meses de mayor actividad reproductiva (julio-octubre) tal como recomiendan Cerna y Oyarzun (1998) y Leal *et al.* (2011). Para comparar las L_{50} estimadas para las zonas del lago con respecto a L_{50} para el lago, se realizó la prueba de *t Student*. Los análisis de datos se realizaron con el programa R (Venables *et al.* 2016) y rutinas de FishR (Ogle 2013⁴).

Resultados

Se analizó un total de 1 849 ejemplares hembras. El intervalo de longitud de los peces a nivel del lago fluctuó entre 9.5 y 20.0 cm Lt . La longitud promedio de los ejemplares analizados por zonas fluctuó de 14.5 cm Lt (lago Pequeño) a 15.3 cm Lt (bahía de Puno).

El IGS promedio por mes para el lago Titicaca, estimado a partir de los datos de las zonas, indica que el mauri tiende a presentar máximos de IGS en septiembre. El IGS se incrementa de manera progresiva desde abril hasta septiembre y disminuye hasta noviembre (Fig. 2). De la evolución del IGS promedio mensual, la época de desove del mauri se establece entre agosto y noviembre (Tabla 1).

Para la obtención de la información de madurez sexual se emplearon 880 ejemplares, de los cuales 85% fue de peces maduros. La hembra inmadura de mayor tamaño se registró con 14 cm Lt y la madura de menor tamaño fue de 11 cm Lt . La longitud promedio de primera madurez sexual para el lago se determinó como de 12.1 cm Lt (α_0 y β_1 de 15.0182 y -1.2455, respectivamente) con un IC de 11.83 - 12.30 cm Lt . Mientras,

4. Ogle DH. 2013. FSA: Introductory fisheries analysis with R. R package version 0.4.6. Recruitment: maturity analyses. FishR. <http://derekogle.com/fishR/examples/oldFishRVignettes/Maturity.pdf>

Tabla 1
Parámetros de tendencia central, promedio y desviación del índice gonadosomático (IGS) de *Trichomycterus dispar*, durante el periodo 2014

Mes	n	Longitud (cm)	Longitud media (cm)	Moda (cm)	Promedio IGS (%)	Desviación estándar
Febrero	156	(10.0 – 18.5)	14.5	14.8	7.9	3.3
Marzo	199	(11.0 – 20.0)	14.9	15.3	7.2	4.0
Abril	145	(11.5 -19.5)	14.5	15.3	5.3	2.0
Mayo	175	(9.5 -19.0)	14.8	15.7	6.8	2.2
Junio	138	(11.5 – 18.0)	14.5	15.2	9.7	4.3
Julio	172	(11.0 – 19.5)	14.5	14.8	12.0	4.2
Agosto	152	(11.0 – 19.0)	14.7	14.8	15.7	4.2
Septiembre	204	(11.0 – 20.0)	14.6	15.4	18.5	2.4
Octubre	196	(11.0 – 19.5)	14.6	15.1	12.2	2.7
Noviembre	169	(12.0 – 20.0)	15.1	14.8	9.7	3.2
Diciembre	143	(11.0 – 19.0)	14.7	14.3	10.8	2.9
	1 849		14.7	15.0		

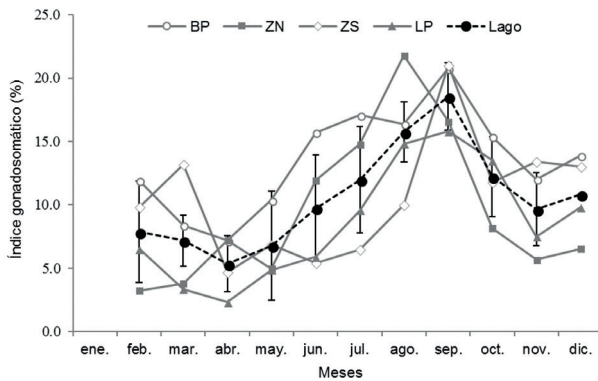


Fig. 2. Promedio mensual del índice gonadosomático de *Trichomycterus dispar* por zonas y en el lago Titicaca (2014). La barra vertical representa ± 1 desviación estándar de los datos. BP = Bahía Puno, ZN = Zona Norte, ZS = Zona Sur, LP = Lago Pequeño y Lago = Lago Titicaca.

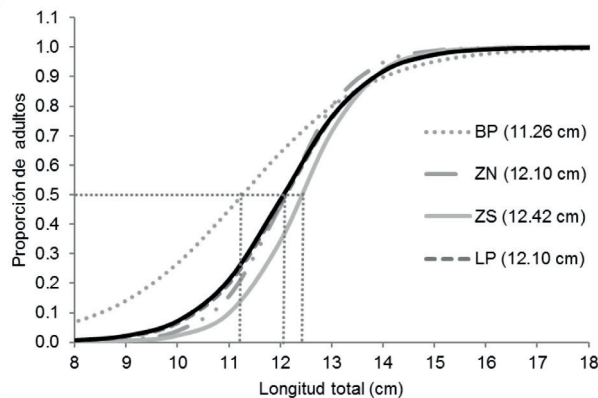


Fig. 3. Longitud de primera madurez sexual (L_{50}) de *Trichomycterus dispar* para el lago Titicaca y zonas del lago. BP = Bahía Puno, ZN = Zona Norte, ZS = Zona Sur, LP = Lago Pequeño y Lago = Lago Titicaca.

la LPMS por zonas del lago se determinó con un valor mínimo de 11.26 cm Lt ($\alpha_0 = 8.9819$, $\beta_1 = -0.7974$) para bahía de Puno, con un IC de 9.90 - 12.14 cm Lt y un máxima de 12.42 cm Lt ($\alpha_0 = 19.4696$, $\beta_1 = -1.6780$) para la zona sur con IC de 12.08 - 12.77 cm Lt. Mientras que los valores para la zona norte y lago Pequeño fue de 12.10 cm Lt ($\alpha_0 = 18.5986$, $\beta_1 = -1.5368$; $\alpha_0 = 15.3873$, $\beta_1 = -1.2722$, respectivamente) (Fig. 3). La LPMS por zonas del lago no fue estadísticamente diferente con relación al L_{50} estimado para el lago Titicaca ($t_4 = 0.5285$, $p = 0.6337$).

Discusión

La época de desove para las especies de trichomictéridos reportada para Sudamérica está asociada a la ubicación geográfica del hemisferio sur, donde para el caso de *Trichomycterus areolatus* Valenciennes 1846 se presenta entre septiembre y octubre (Manríquez *et al.* 1998).

De la evaluación del ciclo reproductivo para el mauri por zonas del lago, el valor máximo de IGS para bahía de Puno, zona sur y lago Pequeño se determinó en septiembre con un periodo sincrónico en el desarrollo gonadal, a excepción de la zona norte donde el máximo IGS fue en agosto. Por consiguiente, se establece el periodo de reproducción del mauri para el lago Titicaca entre agosto y noviembre (Tabla 1).

El mayor valor del IGS encontrado en septiembre en el mauri se interpreta como un máximo pico reproductivo durante este mes, que permite interpretar que el desove a fines del invierno e inicios de la primavera podría responder a una estrategia del recurso para aumentar la probabilidad de sobrevivencia de las larvas, por las condiciones adecuadas del medio acuático y alimento (Casatti 2003), principalmente en la zona litoral del lago que presenta reclutamiento exitoso de peces debido a la disponibilidad de alimento natural y refugio frente a depredadores (Chura-Cruz *et al.* 2013). No obstante, para su confirmación es necesario realizar estudios sobre otros aspectos reproductivos, como la variación de abundancia y la distribución de las larvas y los alevinos de esta especie.

El periodo de reproducción de mauri establecido en la presente investigación se asemeja a los determinados por Montoya (1989), Paca *et al.* (2002²) e IMARPE (2011). Sin embargo, el desfase en el periodo reproductivo en algunas zonas del lago podría estar influenciado por regímenes de fotoperiodo y térmicos desfasados en el tiempo; así, mientras mayor es el desfase existente en los ciclos fototérmicos, mayor será el retraso o adelanto que experimenten las puestas de los reproductores y, a la inversa, cuanto menor sea este desfase ambiental, el periodo de puesta de los grupos tenderá a coincidir (Carrillo *et al.* 2009).

El tamaño de madurez determinado en el presente estudio difiere de los resultados determinados por Montoya (1989) (TM = 14.7 cm Lt) y se aproxima a los estimados por Van Damme *et al.* (2009) (TM = 11 cm Lt) y de IMARPE (2011) (TM = 12.1 cm Lt).

Una posible disminución de la longitud de madurez sexual podría estar asociada a la sobrepesca, que pudiera estar induciendo un cambio evolutivo o adaptación en la longitud promedio de madurez sexual (Hutchings 2005, Cerna-Troncoso 2011). Otra explicación podría estar relacionada con los cambios en el ambiente, en particular con los de la temperatura u otras condiciones que influyen en la disponibilidad de alimento (Tripell *et al.* 1997).

El mauri es una especie que se pesca en la zona litoral del lago con redes de enmalle de monofilamento de 1.5 a 2 plg; las capturas altas suceden entre agosto y octubre, meses que corresponden

a la época reproductiva, lo que estaría ocasionando una disminución de la tasa de renovación de la población por efecto de pesca de individuos maduros, lo que es reflejado en los volúmenes de desembarque anual (IMARPE 2014).

Agradecimientos

Al Instituto del Mar del Perú y a los observadores de campo Sheila Godoy Suárez, Yanet Coila Rojas, Glicerio Amaru Chambilla y al coordinador del Laboratorio Continental de Puno César Garrara Peralta, quienes hicieron posible la realización de los muestreos biológicos.

Literatura citada

- Buitrón B, A Perea, J Mori, J Sánchez, C Roque. 2011. Protocolo para estudios sobre el proceso reproductivo de peces pelágicos y demersales. *Informe Instituto Mar del Perú*. 38(4): 373-383.
- Capriles JM, KM Moore, AI Domic, CA Hastorf. 2014. Fishing and environmental change during the emergence of social complexity in the Lake Titicaca Basin. *Journal of Anthropological Archaeology* 34: 66-77. doi: 10.1016/j.jaa.2014.02.00125
- Carrillo M, S Zanuy, MJ Bayarri. 2009. El control ambiental de la reproducción de los peces con especial referencia al control del ciclo sexual, de la pubertad y de la precocidad. *En: MA Carrillo Estévez (coord.). La Reproducción de los peces: aspectos básicos y su aplicación en la acuicultura*. Publicaciones Científicas y Tecnológicas de la Fundación Observatorio Español de Acuicultura. Consejo Superior de Investigaciones Científicas/Ministerio de Medio Ambiente y Medio Rural y Marino. Madrid, España. 3: 173-246.
- Casatti L. 2003. Biology of a catfish, *Trichomycterus* sp. (Pisces: Siluriformes), in a pristine stream in the Morro do Diabo State Park, Southeastern Brazil. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 38(2): 105-110. doi: 10.1076/snfe.38.2.105.15928
- Cerna JF, C Oyarzun. 1998. Talla de primera madurez sexual y fecundidad parcial de la merluza común (*Merluccius gayi* Guichenot 1848) del área de la pesquería industrial de la zona de Talcahuano, Chile. *Investigaciones Marinas* 26: 31-40. doi: 10.4067/S0717-71781998002600004
- Cerna-Troncoso JF. 2011. Variación del crecimiento somático y la madurez de merluza común

- (*Merluccius gayi gayi*) en el Pacífico Sur Oriental frente a Chile: ¿Una respuesta compensatoria o evolutiva? Tesis de Maestría. Facultad de Ciencias Naturales y Oceanográficas, Universidad de Concepción. Chile. 65p.
- Chura-Cruz R, L Cubillos, J Tam, M Segura, C Villanueva. 2013. Relación entre el nivel del lago y la precipitación sobre los desembarques del pejerrey *Odontesthes bonariensis* (Valenciennes, 1835) en el sector peruano del lago Titicaca entre 1981 y 2010. *Ecología Aplicada* 12 (1): 19-28.
- Cubillos SL, M Canales A, D Bucarey S, A Rojas S, R Alarcón M. 1999. Época reproductiva y talla media de madurez sexual de *Strangomera bentincki* y *Engraulis ringens* en el periodo 1993-1997, en la zona centro-sur de Chile. *Investigaciones Marinas* 27: 73-85.
- Cubillos L. 2005. *Biología pesquera y evaluación de stock*. Laboratorio Evaluación de Poblaciones Marinas y Análisis de Pesquerías. Departamento de Oceanografía, UDEC. Concepción, Chile. 198p.
- Hernández-Santoro C, G Pérez-Mora, E Díaz-Ramos, G Böhm-Stoffel. 2013. Análisis de indicadores macro y microscópicos para establecer el periodo de máxima intensidad de desove de la anchoveta *Engraulis ringens* en la zona norte de Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 48(3): 451-457. doi: 10.4067/S0718-19572013000300004
- Hutchings JA. 2005. Life history consequences of overexploitation to population recovery in Northwest Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62: 824-832. doi: 10.1139/f05-081
- IMARPE. 2007. *Anuario científico y tecnológico*. Instituto del Mar del Perú, enero - diciembre, Volumen 8. ISSN 0378-7702. 170 pp.
- IMARPE. 2011. *Anuario científico y tecnológico*. Instituto del Mar del Perú. Perú. 220p.
- IMARPE. 2013. *Anuario científico y tecnológico*. Instituto del Mar del Perú. Perú. 214p.
- IMARPE. 2014. *Anuario científico y tecnológico*. Instituto del Mar del Perú. Perú. 243p.
- IMARPE. 2015. *Anuario científico y tecnológico*. Instituto del Mar del Perú. Perú. 260p.
- Johansen AC. 1924. On the summer and autumn spawning herring of the North Sea. *Meddeleser fra Kommissionen for Danmarks Fisheri og Havundersogelser* 5: 1-119.
- Leal E, TM Canales, A Aranis, M Gonzáles. 2011. Actividad reproductiva y longitud de madurez de sardina austral *Sprattus fuegensis* en el mar interior de Chiloe, Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 46(1): 43-51. doi: 10.4067/S0718-19572011000100006
- Manríquez A, L Huaquin, M Arellano, G Arratia. 1998. Aspectos reproductivos de *Trichomycterus areolatus* Valenciennes, 1846 (Pisces: Teleostei: Siluriformes) en Río Angostura, Chile. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* 23(2): 89-102. doi: 10.1080/01650528809360749
- Montoya-Calderón SF. 1989. Contribución al estudio de algunos parámetros de bioecología del *Trichomycterus* sp. Mauri lago Titicaca-Puno. Tesis de Licenciatura. Facultad de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional del Altiplano. Puno, Perú. 101p.
- Pardo R, S Scott, I Vila. 2005. Análisis de formas en especies chilenas del género *Trichomycterus* (Osteichthyes: Siluriformes) utilizando morfometría geométrica. *Gayana* 69(1): 180-183.
- Paredes M, G Gonfiantini. 1999. Lake Titicaca: historian and current studies. *Water and environment news*. International Atomic Energy Agency. Quarterly N° 8/9. pp: 6-8.
- Parker K. 1985. Biomass model for the egg production method. In: R Lasker (ed.). *An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: Application to the Northern anchovy, Engraulis mordax*. NOAA Tech. Rep. NMFS, 36: 5-6.
- Sarmiento J, L Azabache, L Mariño y A Hinojosa. 1987. Sinopsis biológica de las principales especies ícticas del lago Titicaca. *OLDEPESCA-Documento de Pesca* 7: 173p.
- Segura M, A Guardia, L Cervantes. 2013. Encuesta de la pesca artesanal en el lago Titicaca (junio-diciembre 2006). *Informe Instituto Mar del Perú* 40(3-4): 274-290.
- Trippel EA, OS Kjesbu, P Solemdal. 1997. Effects of adult age and size structure on reproductive output in marine fishes. In: RC Chambers, EA Trippel (eds.). *Early Life History and Recruitment in Fish Populations*. Chapman & Hall Fish and Fisheries Series 21. London, UK. pp: 63-102.
- Van Damme PA, F Carvajal-Vallejos, J Sarmiento, S Barrera, K Osinaga, G Miranda-Chumacero. 2009. Peces. En: Ministerio de Medio Ambiente y Agua. Libro rojo de la fauna silvestre de vertebrados de Bolivia. La Paz, Bolivia. pp: 29-90.
- Venables WN, DM Smith, R Core Team. 2016. *An Introduction to R: A Programming Environment for Data Analysis and Graphics*. Version 3.3.0 (2016-05-03).
- Vila I, P Rodrigo, S Scott. 2007. Freshwater fishes of the Altiplano. *Aquatic Ecosystem*

Health & Management 10(2): 201-211. doi:
10.1080/14634980701351395

Wirrmann D. 1991. Morfología y batimetría. *En: C*
Dejoux, A Iltis (eds.). *El Lago Titicaca: Síntesis del*

conocimiento limnológico actual. Institut Français
de Recherche Scientifique pour le Développement
en Cooperation/ Instituto de Historia Social
Boliviana, La Paz, Bolivia. II.1: 31-37.

Recibido: 31 de marzo de 2017.

Aceptado: 7 de marzo de 2018.