

**UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA
LA MOLINA**

FACULTAD DE PESQUERÍA



**“EDAD Y CRECIMIENTO DE LA SARDINA
(*Triportheus angulatus*) EN DOS RÍOS DE LA AMAZONÍA
PERUANA – REGIÓN LORETO”**

**TESIS PARA OPTAR TÍTULO DE
INGENIERO PESQUERO**

STEPHANIE GEOVANA REYES LLANOS

LIMA – PERÚ

2019

La UNALM es titular de los derechos patrimoniales de la presente investigación (Art. 24 – Reglamento de Propiedad Intelectual)

UNIVERSIDAD NACIONAL AGRARIA LA MOLINA

FACULTAD DE PESQUERÍA

“EDAD Y CRECIMIENTO DE LA SARDINA (*Triportheus angulatus*) EN DOS RÍOS DE LA AMAZONÍA PERUANA – REGIÓN LORETO”

Presentado por:

Stephanie Geovana Reyes Llanos

Tesis para optar el Título de:

INGENIERO PESQUERO

Sustentado y aprobado por el siguiente jurado:

M. Sc. Arcadio Henry Orrego Albañil
Presidente

M.Sc. Fernando Santiago Galecio Regalado
Miembro

Dr. Julio Gregorio Gonzales Fernández
Miembro

Dr. Jaime Humberto Mendo Aguilar
Asesor

Lima, 2020

DEDICATORIA

A Geovana Llanos y Edgardo Reyes.

AGRADECIMIENTOS

Al apoyo del Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (IIAP) por la prestación de sus instalaciones y materiales para el desarrollo del presente trabajo.

A la Blga. Áurea García por darme la oportunidad de realizar una pasantía en el programa AQUAREC, instruirme en la pesca amazónica y alentarme a realizar esta investigación.

Al Dr. Fabrice Duponchelle por su constante asesoramiento y apoyo en el proceso de elaboración de esta tesis.

Al Dr. Jaime Mendo por su asesoría, consejos y correcciones pertinentes.

A las Blgas. Gladys Vargas y Adela Ruiz por compartir sus experiencias, por las enseñanzas y el aliento recibido en los días en laboratorio.

A las amistades y lazos hechos en la realización de esta tesis. A Audrey, Ingrid, Rodrigo, David, José, Aaron, Bernat, Jordi y Paul por ser mi familia en mi año en Iquitos.

Y muy en especial a mi tía Marianela y a mi hermano Freddy, por el día a día y por confiar siempre en mí.

ÍNDICE GENERAL

Página

RESUMEN

ABSTRACT

I. INTRODUCCIÓN.....	1
II. REVISIÓN DE LITERATURA.....	3
2.1. Aspectos biológicos de la especie	3
2.1.1. Ubicación taxonómica y descripción	3
2.1.2. Distribución y hábitat.....	4
2.1.3. Alimentación	4
2.1.4. Ciclo reproductivo	5
2.1.5. Crecimiento	5
2.2. Aspectos pesqueros	6
2.2.1. Desembarques	6
2.2.2. Descripción de la flota y artes de pesca	7
2.3. Determinación de la edad y crecimiento	8
2.3.1. Esclerocronología	8
2.3.2. Estimación de la edad	10
2.3.3. Crecimiento en talla y peso.....	11
2.3.4. Validación de la periodicidad de la formación de los anillos	14
2.3.5. Edad y crecimiento en peces amazónicos	15
III. METODOLOGÍA.....	17
3.1. Ubicación de la zona de estudio.....	16
3.2. Material biológico	177
3.3. Preparación y lectura de los otolitos.....	18
3.4. Determinación de la edad.....	20
3.4.1. Precisión de la lectura de los anillos de crecimiento de los otolitos	20
3.4.2. Validación de la periodicidad de la formación de anillos.....	21
3.4.3. Obtención de datos edad-talla.....	22
3.5. Crecimiento.....	22
3.5.1. Estimación de los parámetros de crecimiento.....	22
3.5.2. Curvas de crecimiento en talla y peso	23
3.5.3. Comparación del crecimiento.....	24

IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN.....	26
4.1. Precisión de la lectura de los anillos de crecimiento de los otolitos	26
4.2. Validación de la periodicidad de formación de anillos.....	27
4.2.1. Naturaleza del borde	28
4.2.2. Incremento marginal relativo (IMR)	29
4.3. Obtención de datos edad-talla	31
4.4. Crecimiento.....	36
4.4.1. Estimación de los parámetros de crecimiento.....	36
4.4.2. Curvas de crecimiento en talla y peso	38
4.4.3. Comparación del crecimiento.....	43
V. CONCLUSIONES.....	45
VI. RECOMENDACIONES.....	46
VII. BIBLIOGRAFÍA.....	47
VIII. ANEXOS.....	59

ÍNDICE DE TABLAS

Página

Tabla 1. Principales modelos matemáticos para la evaluación del crecimiento en peces.....	12
Tabla 2. Número de otolitos de sardina (<i>Triportheus angulatus</i>) seleccionados y analizados por rango de talla y sexo.....	18
Tabla 3: Coeficiente de variación calculado a partir de las lecturas realizadas a secciones de otolitos de sardina (<i>Triportheus angulatus</i>).....	26
Tabla 4. Clave edad – talla de la muestra de sardina (<i>Triportheus angulatus</i>) procedente del río Amazonas.....	31
Tabla 5. Clave edad – talla de la muestra de sardina (<i>Triportheus angulatus</i>) procedente del río Ucayali.....	32
Tabla 6. Clave edad-talla con longitudes retrocalculadas (cm) de la sardina (<i>Triportheus angulatus</i>) procedente del río Amazonas.....	34
Tabla 7. Clave edad-talla con longitudes retrocalculadas (cm) de la sardina (<i>Triportheus angulatus</i>) procedente del río Ucayali.....	34
Tabla 8. Parámetros del modelo de crecimiento de Von Bertalanffy para la sardina (<i>Triportheus angulatus</i>).....	36
Tabla 9. Longitud estándar (LS) total calculada a partir de la ecuación de Von Bertalanffy	37
Tabla 10. Valores de a y b, coeficientes de correlación de ambos ríos para la relación peso-longitud de la sardina (<i>Triportheus angulatus</i>).....	41
Tabla 11. Resultados obtenidos a través del test de Máxima Verosimilitud para la comparación de las curvas de crecimiento de sardina (<i>Triportheus angulatus</i>).....	43
Tabla 12. Valores de phi para la sardina (<i>Triportheus angulatus</i>) de los ríos Amazonas y Ucayali.....	44

ÍNDICE DE FIGURAS

	Página
Figura 1. Ejemplar completo de <i>Triportheus angulatus</i> (Spix & Agassiz 1829), “sardina”....	4
Figura 2. Distribución geográfica de las especies de sardina <i>Triportheus angulatus</i> (círculos) y <i>Triportheus brachipomus</i> (cuadrados).....	5
Figura 3. Porcentaje de las principales especies desembarcadas en Loreto entre los años 2006 – 2016	7
Figura 4. Desembarque total (t) de la flota de carga y pasajero, y la flota pesquera comercial	7
Figura 5. Estructuras calcificadas usadas para estudios esclerocronológicos.....	9
Figura 6. Representación gráfica de la ecuación de crecimiento de Von Bertalanffy	13
Figura 7. Gráfico de la ecuación de crecimiento de Von Bertalanffy en función del peso y la longitud.....	13
Figura 8. Puertos de desembarque donde se recolectaron las muestras de sardina (<i>Triportheus angulatus</i>) para la presente investigación.....	16
Figura 9. Partes del otolito entero de sardina (<i>Triportheus angulatus</i>) y plan de corte	19
Figura 10. Corte transversal de otolito asteriscus de sardina (<i>Triportheus angulatus</i>). Se puede reconocer el núcleo, la zona opaca y hialina	20
Figura 11. Medición de los radios de un otolito de sardina (<i>Triportheus angulatus</i>)	27
Figura 12. Época de formación de los anillos de crecimiento de sardina (<i>Triportheus angulatus</i>) en el río Amazonas	28
Figura 13. Época de formación de los anillos de crecimiento de sardina (<i>Triportheus angulatus</i>) en el río Ucayali.....	28
Figura 14. Promedio mensual del IMR del otolito asteriscus de sardina (<i>Triportheus angulatus</i>) procedente del río Amazonas. Las barras representan el error estándar.....	30
Figura 15. Promedio mensual del IMR del otolito asteriscus de sardina (<i>Triportheus angulatus</i>) procedente del río Ucayali. Las barras representan el error estándar	30
Figura 16. Relación Longitud estándar-Radio del otolito de sardina (<i>Triportheus angulatus</i>) para cada río.....	33

Figura 17. Relación de la talla y edad de la sardina (<i>Triportheus angulatus</i>) del río Amazonas y del río Ucayali obtenidos a través de las longitudes observadas y el retrocálculo.....	35
Figura 18. Distribución edad-talla en función al modelo de crecimiento de Von Bertalanffy a partir de las longitudes observadas de la sardina (<i>Triportheus angulatus</i>) proveniente del río Amazonas	38
Figura 19. Distribución edad-talla en función al modelo de crecimiento de Von Bertalanffy a partir de las longitudes observadas de la sardina (<i>Triportheus angulatus</i>) proveniente del río Ucayali.....	39
Figura 20. Relación potencial entre la longitud estándar y el peso total de la sardina (<i>Triportheus angulatus</i>) en el río Amazonas	40
Figura 21. Relación potencial entre la longitud estándar y el peso total de la sardina (<i>Triportheus angulatus</i>) en el río Ucayali	40
Figura 22. Curva edad-peso en función al modelo de crecimiento de Von Bertalanffy de la sardina (<i>Triportheus angulatus</i>) proveniente del río Amazonas	41
Figura 23. Curva edad-peso en función al modelo de crecimiento de Von Bertalanffy de la sardina (<i>Triportheus angulatus</i>) proveniente del río Ucayali.....	42

ANEXOS

	Página
Anexo 1: Otolitos enteros de sardina bajo a) luz transmitida y b) luz reflejada	59
Anexo 2: Etapas de la preparación del otolito, desde el tratamiento previo y limpieza hasta la fotografía de la sección teñida.	59
Anexo 3: Tabla de tallas observadas y retrocalculadas de sardina proveniente de los ríos Amazonas y Ucayali	60

RESUMEN

La presente investigación pretende contribuir con el manejo pesquero de la sardina (*Triportheus angulatus*; Spix & Agassiz 1829) procedente de los ríos Amazonas y Ucayali a través de la determinación de la edad y crecimiento. Para ello se realizó la lectura de anillos de 278 otolitos asteriscus de individuos cuyas tallas oscilaron entre 7.7 y 16.6cm de longitud estándar, colectados por el programa AQUAREC-IIAP, durante el 2008 y 2009 procedentes de los ríos Amazonas y Ucayali. El conteo de marcas fue realizado en los cortes transversales de los otolitos los cuales fueron previamente tratados con ácido etilendiaminotetraacético (EDTA) y teñidos con azul de toluidina. El análisis de borde y el incremento marginal relativo (IMR) validaron la formación de un anillo anual entre los meses de agosto a octubre, durante la época seca. La edad máxima observada fue de 5 años y los parámetros de crecimiento estimados fueron para los individuos del río Amazonas, hembras: $L_{\infty}= 14.806\text{cm}$, $K= 0.911$ y $t_0= -0.215$; machos: $L_{\infty}= 14.457\text{cm}$, $K= 0.766$ y $t_0= -0.399$ y para los individuos del río Ucayali, hembras $L_{\infty}= 15.573\text{cm}$, $K= 0.790$ y $t_0= -0.174$; machos: $L_{\infty}= 13.520\text{cm}$, $K= 1.338$ y $t_0= 0.106$. El índice de crecimiento Φ' calculado fue similar para ambos casos. Por otro lado, el test de máxima verosimilitud mostró diferencias significativas entre el crecimiento de hembras y machos en cada río.

Palabras claves: Crecimiento, edad, otolitos, *Triportheus angulatus*, asteriscus.

ABSTRACT

The present study determines age and growth of the sardine (*Triportheus angulatus*; Spix & Agassiz 1829) from the Amazon and Ucayali rivers in order to contribute to its management. A total of 278 otolith rings were analysed from individuals ranged between 7.7 and 16.6 cm of standard length, collected by the AQUAREC-IIAP program, during 2008 and 2009 in the Amazon and Ucayali rivers. The counting of marks was made on transverse sections of the otoliths previously treated with ethylenediamine tetraacetic acid (EDTA) and stained with toluidine blue. The edge analysis and the relative marginal increase (IMR) validated the formation of annual rings, during the dry season. The maximum age observed was 5 years and the estimated growth parameters for the individuals of the Amazon River were females: L_{∞} = 14.806cm, K = 0.911 and t_0 = -0.215; males: L_{∞} = 14.457cm, K = 0.766 and t_0 = -0.399 and for the individuals of the Ucayali River were females L_{∞} = 15.573cm, K = 0.790 and t_0 = -0.174; males: L_{∞} = 13.520cm, K = 1.338 and t_0 = 0.106. The growth performance (Φ') was similar for both cases. On the other hand, the maximum likelihood test showed significant differences between the growth of females and males in each river.

Key words: Growth, age, otoliths, *Triportheus angulatus*, asteriscus.

I. INTRODUCCIÓN

La actividad pesquera en la ciudad de Iquitos es la más importante de la región amazónica (García *et al.*, 2009b; 2012), desarrollada principalmente en los ríos Amazonas y Ucayali (Tello y Bayley, 2001). En décadas pasadas los desembarques pesqueros en Loreto estuvieron constituidos por bagres migradores y grandes especies de escama, sin embargo, la fuerte presión de pesca ha desplazado estos grupos por el de especies pequeñas, de baja longevidad, rápido crecimiento y alta fecundidad, principalmente de la orden Characiforme (García *et al.*, 2009b). Entre estos carácidos se encuentra la sardina (*Triporthus angulatus*, Spix & Agassiz 1829), pez de características migratorias, y de alto consumo por las poblaciones ribereñas (García *et al.*, 2012).

La sardina forma parte de las cinco principales especies que sustentan la pesquería en la ciudad de Iquitos (García *et al.*, 2012). A pesar de su importancia comercial, el conocimiento sobre la dinámica poblacional es escaso debido a que no se cuenta con información biológica básica de la especie (Tello, 1998). Uno de los parámetros fundamentales para la evaluación de stocks es el crecimiento, que puede ser evaluado a través de la determinación de la edad (Morales y Gonzales, 2009). La lectura de los incrementos periódicos que se forman en las partes duras de la mayoría de peces son útiles para la estimación de la edad (Campana, 2001), como los otolitos, que son estructuras calcáreas del oído interno, los cuales no se encuentran sujetos a reabsorción (Ma *et al.*, 2010) y registran el crecimiento del pez incluso cuando el crecimiento somático ha cesado (Wells *et al.*, 2003).

En ese contexto, el Programa AQUAREC-IIAP, específicamente el subproyecto PESCA-LORETO realizó monitoreos biológico-pesqueros con la finalidad de contribuir en la evaluación de diversas especies, entre ellas la sardina (*Triporthus angulatus*). La presente investigación propone generar conocimiento sobre la edad y crecimiento de esta especie procedente de los ríos Amazonas y Ucayali, a través de la lectura de los anillos de crecimiento formados en los otolitos, que pueda aportar en la identificación y adopción de medidas de manejo dirigidas a la conservación y uso responsable de los recursos pesqueros de la Amazonía peruana.

Para ello se plantearon los siguientes objetivos específicos:

- Validar el periodo de formación y determinar el patrón de formación de las marcas de crecimiento en otolitos de sardina.
- Determinar la edad y los parámetros de crecimiento en ambos sexos de la especie a partir de los datos generados.
- Comparar el crecimiento de la sardina procedente del río Amazonas y el río Ucayali.

II. REVISIÓN DE LITERATURA

2.1. Aspectos biológicos de la especie

2.1.1. Ubicación taxonómica y descripción

La sardina *Triportheus angulatus* (Spix & Agassiz, 1829) pez amazónico, se clasifica de la siguiente manera:

Reino	: Animalia
Filo	: Cordata
Clase	: Actinopterygii
Orden	: Characiforme
Familia	: Characidae
Género	: <i>Triportheus</i>
Especie	: <i>Triportheus angulatus</i> (Spix & Agassiz 1829)

De acuerdo a Malabarba (2004) el género *Triportheus* está compuesto por 16 especies, siendo las especies comerciales: *Triportheus elongatus*, *Triportheus flavus* y *Triportheus angulatus* (Ferreira *et al.*, 1998). Esta última, denominada comúnmente sardina (Perú), sardina papuda (Brasil), arenca y plumuda corta (Colombia), es un pez de agua dulce que puede llegar a los 255 mm de longitud total (Prestes *et al.*, 2010), de cuerpo de color plateado, comprimido lateralmente y caracterizado por poseer largas aletas dorsales y un filamento en medio de la aleta caudal que sobresale del margen del resto de la aleta (Goulding, 1980; Malabarba, 2004; Galvis *et al.*, 2006). La mandíbula inferior es más larga que la superior, contando esta última con tres filas de dientes. Posee finas y largas branquiespinas (Goulding, 1980; Galvis *et al.*, 2006). Tórax prominente, característico del género. Sus escamas son cicloideas, delgadas y grandes (Malabarba, 2004) (Figura 1).

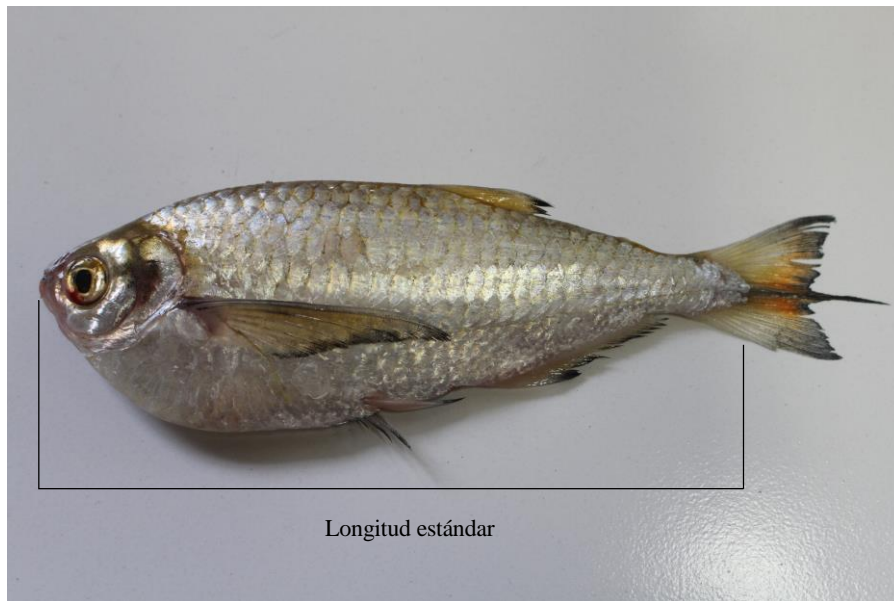


Figura 1. Ejemplar completo de *Triportheus angulatus* (Spix & Agassiz 1829), “sardina”

2.1.2. Distribución y hábitat

El género *Triportheus* se encuentra ampliamente distribuido en la cuenca amazónica (Malabarba, 2004) (Figura 2). Cabe resaltar que la sardina es un pez migratorio de distancias medias (100-1000 km.) y de alta adaptabilidad a su entorno (Gonçalves, 1984; Höfling *et al.*, 2000; Soares de Araujo *et al.*, 2012). En Sudamérica se distribuye a lo largo de los canales principales de los ríos Madeira, Solimões (Barthem y Goulding, 2007) y en la Amazonía peruana en los ríos Ucayali, Marañon, Napo, Huallaga, Pastaza, Yavari, Putumayo, Amazonas, Puinahua, Curaray, Arabela, Tapiche, Tigre e Itaya (García-Davila *et al.*, 2018).

2.1.3. Alimentación

La sardina es un pez omnívoro (Gonçalves, 1984; Goulding, 1980), considerado un consumidor secundario (Tello y Bayley, 2001). De acuerdo a diversos autores, la composición de la dieta de la sardina depende de las variaciones hídricas y de la disponibilidad del alimento (Yamamoto *et al.*, 2004; Marín y Aron, 2006). Por ejemplo, en época de creciente, las sardinas se trasladan a los bosques inundados donde se alimentan de frutos, invertebrados, flores y semillas aprovechando la abundancia de alimento que conlleva la estación. En vaciante su alimentación consiste básicamente en hojas y plantas autóctonas, insectos y detritos (Gonçalves, 1984; Goulding, 1980; Marín y Aron, 2006; Yamamoto *et al.*, 2004)



Figura 2. Distribución geográfica de las especies de sardina *Triportheus angulatus* (círculo) y *Triportheus brachipomus* (cuadrado)

Fuente: Malabarba (2004)

2.1.4. Ciclo reproductivo

El género *Triportheus* es uno de los menos estudiados de la Amazonía (Martins-Queirois *et al.*, 2008) sin embargo diversas investigaciones han observado que la época reproductiva de la especie se encuentra ligada al ciclo hidrológico, iniciándose la época de desove en temporada de lluvias, antes que éste alcance el máximo nivel (IIAP, 2011; Soares de Araujo *et al.*, 2012), entre los meses de setiembre y marzo para el caso de la Amazonía peruana (García *et al.* 2009a; IIAP, 2011). Las sardinas realizan migraciones con fines reproductivos (Soares de Araujo *et al.*, 2012). De acuerdo a Araujo-Lima (1984), la estrategia reproductiva de estos caraciformes migradores es la de desovar aguas arriba en los ríos de aguas blancas, para que las larvas y estadios juveniles crezcan en zonas de inundación donde hay mayor protección y oferta de alimento. Muestra una fecundación externa, donde la hembra expulsa de 2000 a 12000 ovocitos de forma total, sin posterior cuidado parental (Höfling *et al.*, 2000; Riofrío *et al.*, 2008).

2.1.5. Crecimiento

La especie *Triportheus angulatus* presenta un rápido crecimiento y alta mortalidad (Prestes *et al.*, 2010). De acuerdo a Araujo *et al.* (2012) y Prestes *et al.* (2010), presenta un crecimiento alométrico negativo, es decir hay un incremento mayor de la longitud que del peso, lo cual es

una característica de las especies con cuerpo alargado y comprimido lateralmente como la sardina (Prestes *et al.*, 2010).

2.2. Aspectos pesqueros

2.2.1. Desembarques

Dentro del territorio amazónico existen dos tipos de pesquerías; el 75 por ciento de los desembarques pertenecen a la pesca de subsistencia mientras que el 25 por ciento restante del volumen de pescado desembarcado pertenece a la pesca comercial, la cual llega a puerto en embarcaciones de carga y pasajero y en embarcaciones de flota pesquera artesanal (Tello y Bayley, 2001).

En las últimas décadas se ha observado un aumento de las especies desembarcadas en la región Loreto, pasando de 21 especies, entre los años 1984 – 1995, a un promedio de 65 especies, siendo los grandes peces, de alto valor comercial como el Paiche (*Arapaima Gigas*), Gamitana (*Colossoma macropomum*) o Dorado (*Brachyplatystoma rousseauxii*) desplazados por especies pequeñas, de rápido crecimiento y menor valor, las cuales llegan a puerto y son comercializadas en estado seco, salado y fresco (García *et al.*, 2009b).

El orden Characiforme conforma más del 80 por ciento del total de estas capturas en la región Loreto siendo el Boquichico (*Prochilodus nigricans*) la principal especie, con el 30 por ciento de las capturas, seguida por la Llambina (*Potamorhina altamazonica*), Palometa (*Mylosoma duriventris*) y la Ractacara (*Psectrogaster amazónica*) (García *et al.*, 2009b).

De acuerdo al desembarque pesquero de la región Loreto, los desembarques de peces en los puertos han ido en aumento en las últimas décadas; en el año 2016 se capturó 373.4 toneladas de sardina proveniente principalmente de los ríos Ucayali y Amazonas, siendo destinada en su mayoría a la ciudad de Iquitos y encontrándose en ese período entre las 10 primeras especies desembarcadas en la región, la cual mayormente se comercializa en estado fresco (Direpro Loreto, s.p.; 2009b; 2009c; López, 2010) (Figura 3). Cabe mencionar que la sardina también es un recurso importante en otras ciudades Amazónicas como Pucallpa, con capturas anuales promedio de 168 toneladas (Vela *et al.*, 2013) y en ciudades brasileras como Manaus y Manacupuru, donde la sardina conforma el 12 por ciento de los desembarques (Prestes *et al.*, 2010).

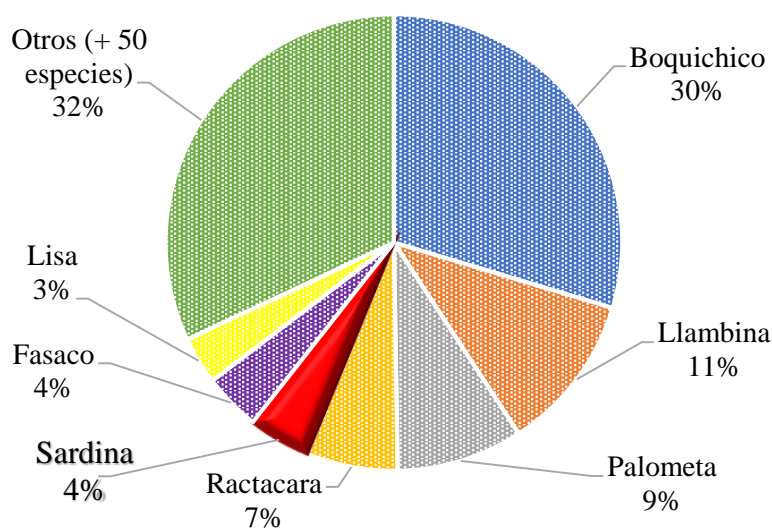


Figura 3. Porcentaje de las principales especies desembarcadas en Loreto entre los años 2006 – 2016

2.2.2. Descripción de la flota y artes de pesca

La pesquería en la región es de carácter multispecífico (Tello y Bayley, 2001). La flota pesquera de subsistencia está conformada por embarcaciones pequeñas como canoas, usadas por las familias de las comunidades (Tello y Montreuil, 1994) y la comercial está compuesta por dos tipos de embarcaciones; el 79 por ciento que proviene de las embarcaciones de carga y pasajero que llegan a puerto trayendo el pescado en cajones isotérmicos y el 21 por ciento restante por la flota pesquera comercial (García *et al.*, 2012) (Figura 4).

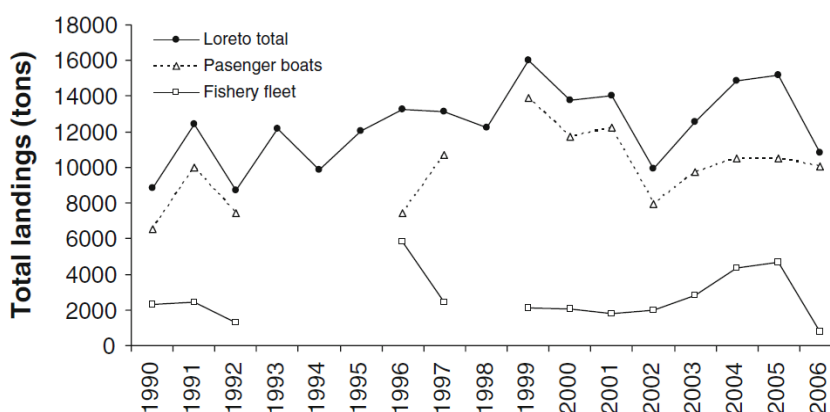


Figura 4. Desembarque total (t) de la flota de carga y pasajero, y la flota pesquera comercial

Fuente: (García *et al.*, 2009b)

Las embarcaciones de carga y pasajero recorren mayores distancias que la flota pesquera comercial sin embargo mantienen la calidad del pescado por más tiempo y ofrecen una mayor variedad de especies (García *et al.*, 2012). Por otro lado, la flota pesquera comercial ha visto disminuido sus desembarques considerablemente en los últimos años, pasando de ser el principal abastecedor de pescado fresco en el mercado a verse obligados a realizar viajes a ríos lejanos, principalmente debido a que las zonas de pesca han sido restringidas por las mismas comunidades ribereñas, a fin de proteger sus recursos, quienes venden la pesca a intermediarios (García *et al.*, 2009b, 2012).

De acuerdo al informe temático preparado por el Congreso de la República (Robinson, 2015), la pesca en la Amazonía aún no se encuentra regulada por lo que es escasa la información que se puede obtener sobre el número de pescadores y embarcaciones, sin embargo en general la flota pesquera de la ciudad de Iquitos, está categorizada de acuerdo a la capacidad del cajón isotérmico, en cinco categorías (1 a 2t, 3 a ≤ 5 t, 6 a ≤ 8 t, 10 a ≤ 12 t y de ≥ 14) siendo la principal la de 6 a ≤ 8 toneladas la cual es la más utilizada con el 56% de los desembarques, seguida por la de 10 a ≤ 12 toneladas con el 35% de desembarques aproximadamente (García *et al.*, 2012; Tello y Montreuil, 1994). El promedio de eslora de una embarcación es de 17mts., utilizando un sistema de propulsión principal y motores de centro con potencia promedio de 60 HP (Tello y Montreuil, 1994).

Las artes de pesca más usadas por las embarcaciones de subsistencia son las flechas, anzuelos y atarrayas. De la flota pesquera comercial son: las redes tipo hondera (56% del total de muestra) con longitud promedio de 100 m. y altura de 30 m., con tamaño de malla de 2'' en su mayoría, 1 $\frac{3}{4}$ '' y 1 $\frac{1}{2}$ ''. Las redes agalleras (42%) con longitud promedio de 70m. y altura de 8 m., con un tamaño de malla entre 4'' y 12'', y las redes de arrastre (2%) (Tello y Montreuil, 1994). Las redes están confeccionadas con hilo de nylon tipo filamento. Las faenas de pesca duran entre 20 a 30 días, dependiendo de los ciclos hidrológicos y la abundancia de la especie.

2.3. Determinación de la edad y crecimiento

2.3.1. Esclerocronología

El estudio de las estructuras calcificadas de organismos vivos a través del análisis de los anillos de crecimiento se denomina esclerocronología, el cual es esencial para entender la dinámica de una población (Panfili *et al.*, 2002) y se basa en el crecimiento continuo de las estructuras calcificadas influenciadas por las condiciones bióticas y abióticas del medio (Panfili, 1993).

En el caso de los peces, las estructuras que mayormente son usadas para este propósito son los otolitos, las vértebras y las escamas (Ma *et al.*, 2010; Morales y Gonzáles, 2009; Panfili *et al.*, 2002) (Figura 5). Sin embargo, son los otolitos las estructuras que permiten en muchos casos obtener los mejores resultados debido a que son acelulares y no son sometidos a reabsorción mineral. Asimismo, registran de manera continua el crecimiento y edad de los peces incluso en aquellos de crecimiento lento o muy viejos (Ma *et al.*, 2010).

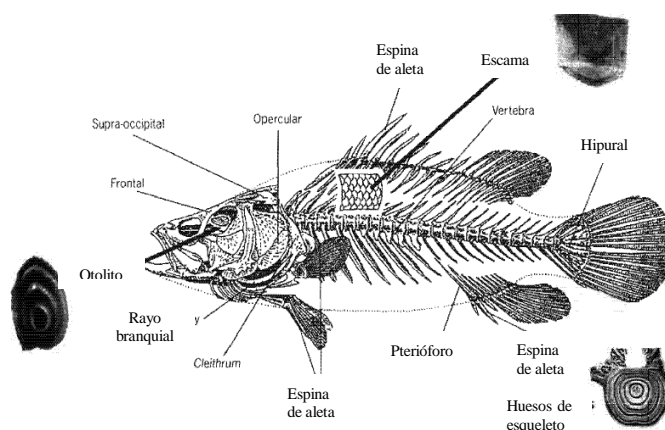


Figura 5. Estructuras calcificadas usadas para estudios esclerocronológicos

Fuente: Modificado de Panfili *et al.* (2002)

Los peces presentan tres pares de otolitos, estos son: sagitus, lapillus y asteriscus, los cuales son pequeñas estructuras de carbonato de calcio envueltas en una matriz proteica que se localizan en el oído interno de los peces, ubicados a los costados del neurocráneo (lado izquierdo y derecho) (Leta y Keim, 1982; Da Silva, 2000). Los tres otolitos difieren en forma y tamaño, y se conforman a partir de la cristalización de la forma de aragonita de carbonato de calcio en una plantilla de matriz orgánica compuesta en gran parte de una proteína de queratina, que es rica en residuos de aspartamo y glutamato (Panfili *et al.*, 2002). El otolito crece por la adición de capas concéntricas de proteínas (zona opaca del otolito) y carbonato de calcio (zona hialina del otolito) que van formándose a lo largo de la vida del pez (Leta y Keim, 1982). Estos mismos autores mencionan que los otolitos muestran una gama de estructuras adicionales internas, marcas de crecimiento, que a menudo se forman a través del tiempo, por los propios cambios fisiológicos o variaciones en el ambiente en el que vive el pez, y que van desde la sub-diurna a la anual.

En la mayoría de las especies el par de otolitos más utilizados para los estudios de edad y crecimiento es el sagita por ser el más grande, sin embargo, en las especies pertenecientes al

super orden Ostariophysi, entre ellas los carácidos, el asteriscus es el par de mayor tamaño y donde mejor se aprecian los anillos de crecimiento (Adams, 1940 mencionado por Panfili *et al.*, 2002; López *et al.*, 2012; Loubens y Panfili, 1995, 1997).

2.3.2. Estimación de la edad

De acuerdo a Morales-Nin (1991), la edad puede determinarse a través de los siguientes métodos:

- Estima directa: por mediciones directas de la tasa de crecimiento de algunos ejemplares y extrapolación al total de la población. La estima directa se realiza mediante la observación directa de la progresión de la talla del pez a largo de su crecimiento en cautiverio o en poblaciones sedentarias.
- Análisis de frecuencia de tallas: siguiendo la progresión a lo largo del tiempo de las modas identificables en las clases de talla. El Análisis de frecuencia de talla es utilizado en poblaciones con un reclutamiento estacional marcado sin embargo puede estar influenciado por las artes de pesca utilizadas por lo que las tallas pueden, en algunos casos, estar sub o sobrerrepresentadas.
- Método anatómico: por enumeración de las marcas periódicas de crecimiento formadas en los tejidos duros, tales como escamas, otolitos, vértebras, espinas y huesos urohiales.

El método anatómico a través de la lectura de los anillos de crecimiento en los otolitos permite obtener datos edad-talla para la estimación de los parámetros de crecimiento de la ecuación de Von Bertalanffy el cual proviene del modelo matemático que ha demostrado ser ajustable al crecimiento observado en la mayoría de los peces y el cual considera la talla del cuerpo como una función de la edad (Morales –Nin, 1991; Sparre y Venema, 1997).

Los otolitos muestran líneas de crecimiento que se forman gradualmente a través de la vida del pez, debido a diversos factores externos, entre ellos cambios en el medio ambiente, alimentación, migración, desove, etc. Según diversos autores, entre ellos, Panfili *et al.* (2002) la formación de los anillos muestra patrones de crecimiento de mayor interés de estudio y a diferentes resoluciones, y son los siguientes:

- Incrementos primarios, diarios

- Incremento por temporada
- Incrementos anuales
- Discontinuidades en la estructura del otolito que corresponden a periodos de stress.

Pannella (1971) fue el primero en descubrir el incremento diario de los anillos de crecimiento en los otolitos lo cual ayudó a entender su microestructura (Pannella 1970; citado por Campana, 1999). Este ritmo diario es de control endógeno, influenciado por el fotoperiodo, y otros factores exógenos como la temperatura y frecuencia de alimentación (Campana y Neilson, 1985). La deposición está compuesta por cristales de aragonita (Zona L) y una matriz orgánica discontinua (Zona D) (Watanabe *et al.*, 1982), controlada por una variación circadiana en la química del plasma (Wright *et al.*, 1992).

En el caso de los incrementos por temporada y los incrementos anuales, son visibles en los otolitos tanto de peces de agua templada como tropical y se obtienen a través de la lectura de los anillos conformados, como se mencionó anteriormente, por carbonato de calcio y proteínas (Morales-Nin, 1991; Panfili *et al.*, 2002). Entre los métodos para mejorar el contraste de los anillos en los otolitos y facilitar su interpretación, se encuentran la sumersión en líquido aclarante (agua, glicerina), el corte en láminas, la tinción o el tostado (Morales-Nin, 1991).

La estimación de la edad en peces incluye varias etapas: desde la determinación de la estructura calcificada más adecuada para el estudio, el reconocimiento de los patrones de crecimiento, el método de preparación que permita obtener las mejores lecturas, la precisión en interpretación de las marcas, la validación y la aplicación de los resultados obtenidos (Panfili *et al.*, 2002).

2.3.3. Crecimiento en talla y peso

La lectura de los anillos de crecimiento permite esencialmente obtener la edad de un pez y relacionarla a su tamaño (Rocha y Gómez, 1993). Para ello existen diversos modelos matemáticos (Tabla 1) que permiten representar el crecimiento de un individuo de la población de acuerdo a los datos con los que se cuentan, entre ellos está el modelo Logístico (Ricker, 1975), el modelo Gompertz (Gompertz, 1825), el modelo Schnute (Schnute, 1981), etc. Sin embargo, el modelo más utilizado en las pesquerías comerciales es el de Von Bertalanffy (Arkhipin y Roa-Ureta, 2005), debido a la sencillez en su aplicación. Según Csirke (1989), Von Bertalanffy desarrolló una formulación matemática que satisface las siguientes condiciones: que la expresión matemática sea coherente con el proceso biológico de crecimiento; que pueda ser incorporada fácilmente en los modelos de dinámica de poblaciones;

y que la ecuación se ajuste bien a la mayor parte de los datos observados sobre crecimiento de peces.

Tabla 1: Principales modelos matemáticos para la evaluación del crecimiento en peces

Modelo	Ecuación	Parámetros	Observación
Logístico	$L(t) = L_{\infty} / (1 + e^{-K(t-t_0)})$	L_{∞} , k y t_0	Curva sigmoidea de tipo asintótica. Caracteriza bien el crecimiento cuando este es lento en los primeros estadíos de vida.
Gompertz	$L(t) = L_{\infty} * e^{-e^{-K(t-t_0)}}$	$L(t)$, k y t_0	Curva sigmoidea, asume decrecimiento exponencial de tasa de crecimiento con relación a edad. Caracteriza bien el crecimiento cuando es lento en los primeros estadíos de vida.
Schnute	$L(t) = [y_1^b + (y_2^b - y_1^b)(1 - e^{-a(t-T_1)}) / 1 - e^{-a(T_2-T_1)}]^{1/b}$	a, b, y_1 e y_2	Curva versátil que genera curvas asintóticas y no asintóticas.
Von Bertalanffy	$L(t) = L_{\infty} * (1 - \exp(-K(t-t_0)))$	L_{∞} , k y t_0	Curva exponencial inversa, asintótica. Asume que condiciones ambientales son constantes.

Fuente: Arzola-Sotelo (2014)

Este modelo presenta una curva de forma exponencial inversa, es de tipo asintótica y tiene tres parámetros en su ecuación: L_{∞} , asíntota máxima que alcanza el individuo; k, parámetro de curvatura que expresa qué tan rápido la longitud alcanza su valor máximo; y t_0 , valor teórico del tiempo en el cual la longitud es cero (Arzola-Sotelo, 2014) (Figura 6).

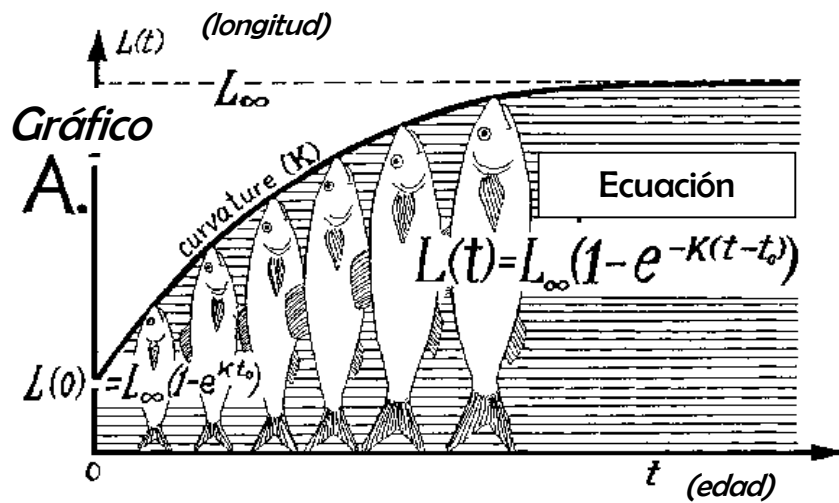


Figura 6. . Representación gráfica de la ecuación de crecimiento de Von Bertalanffy

Fuente: Modificado de Sparre y Venema (1997)

La ecuación de Von Bertalanffy puede ser convertida para quedar en función del peso, esto se obtiene gracias a la fórmula de relación peso/talla: $W(t) = q * L^b(t)$ (Sparre y Venema, 1997) (Figura 7).

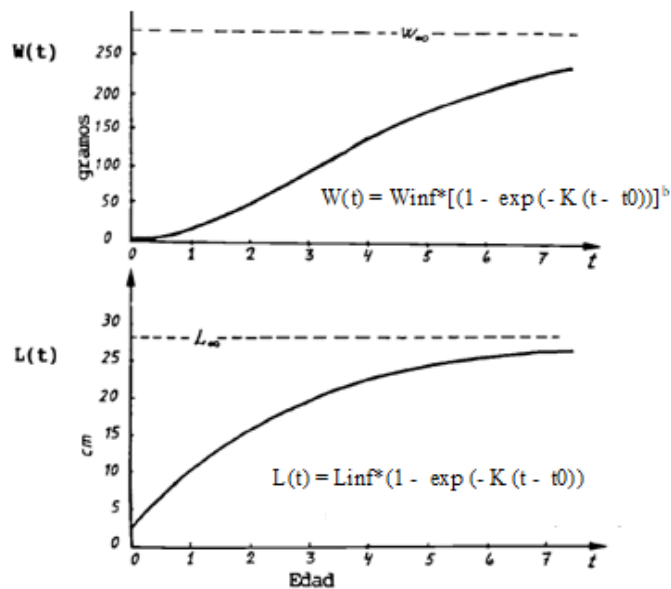


Figura 7. Gráfico de la ecuación de crecimiento de Von Bertalanffy en función del peso y la longitud

Fuente: Modificado de Sparre y Venema (1997)

2.3.4. Validación de la periodicidad de la formación de los anillos

Es imposible conocer la edad exacta de un pez capturado al azar en medio natural, sin embargo, existen métodos para validar la periodicidad de la formación de anillos en la estructura calcificada. (Panfili, 1993; Villamor *et al.*, 2015).

Existen tres métodos de validación, de acuerdo a Panfili (2002):

a. Directo

Permite validar la edad con la observación directa de las estructuras de un solo individuo en ambientes naturales o controlados. Para ello las estructuras deben ser marcadas usando: colorantes, antibióticos, etc. Luego de un intervalo de tiempo se podrá registrar el incremento en las estructuras. Esta técnica puede ser usada incluso en larvas sin embargo se requiere en su mayoría de estanques de piscicultura lo que lo aleja de las condiciones naturales y por lo tanto de representar la realidad.

b. Semidirecto

Este método consiste en observar los bordes de la estructura y seguir su evolución a través del tiempo. Existen dos formas para analizar el borde del otolito:

- Cualitativo:

Evalúa la presencia o ausencia de marcas en el borde del otolito, dando como resultado el porcentaje de otolitos teñidos en el borde del total de la muestra estudiada.

- Cuantitativo:

Consiste en obtener la distancia marginal relativa (RMD) la cual es la relación de la última marca y el borde del otolito (AMD) con la distancia que separa las dos últimas marcas ($D_i, i-1$). En este caso toda medición y descripción de las mismas debe ser estandarizada. La distancia marginal relativa o incremento marginal relativo es menos sensible a las variaciones de la tasa de crecimiento pues compensa los efectos de la reducción del crecimiento con la edad, expresado generalmente en porcentaje.

c. Indirecta

En este caso se trabaja con frecuencia de tallas, sin embargo, este método no valida la periodicidad de los patrones de crecimiento.

2.3.5. Edad y crecimiento en peces amazónicos

Años atrás, se consideraba que en los peces de aguas cálidas no era posible la lectura de los anillos de crecimiento debido a la estacionalidad no marcada del medio ambiente, por ello sugerían que la determinación de edad y crecimiento en peces tropicales se realice mediante métodos indirectos tales como la frecuencia de tallas (Sparre y Venema, 1997). Sin embargo, varias investigaciones demuestran que la lectura en estructuras duras del pez es eficiente para determinar la tasa de crecimiento en peces tropicales probablemente influenciadas por el ciclo de precipitaciones, el periodo de desove o la alimentación (Cutrim y Batista, 2005; Duponchelle *et al.*, 2007; Hauser *et al.*, 2018; Jepsen *et al.*, 1999; Loubens y Panfili 1995, 1997, 2001). En estos peces se ha determinado la formación de un anillo de crecimiento anual durante la temporada seca en todas las especies estudiadas de la Amazonía occidental, y dos marcas en el caso de los peces de la Amazonía central asociados con la falta de alimento en la temporada seca y las migraciones reproductivas (Duponchelle *et al.* 2007; Loubens y Panfili, 1992; Pérez y Fabré, 2009). En el caso del Boquichico (*Prochilodus nigricans*), carácido de gran importancia comercial que habita los ríos amazónicos, Silva y Steward (2006) mencionan que la estructura más confiable para la lectura de las marcas de crecimiento se encuentra en los otolitos, donde los anillos se visualizan más nítidamente en comparación con las escamas, siendo el par asteriscus donde se evidencia la lectura más clara.

Por otro lado, Villacorta (1997) compara la lectura de anillos en otolitos, escamas, vertebras y aletas de Gamitana (*Colossoma macropomum*), concluyendo también que las estructuras más confiables son los otolitos, sin embargo, debido a la presencia de varias marcas intermedias recomienda realizar una relación entre la dimensión de la estructura y la longitud del pez para la aplicación de modelos de retrocálculo con la finalidad de obtener resultados más confiables. Para la misma especie, Loubens y Panfili (1997) mencionan que existe una variación significativa entre las tallas máximas promedio de machos y hembras, siendo las de las hembras las mayores a partir de la madurez sexual.

Diversos estudios demuestran que existe dimorfismo sexual en los peces amazónicos, tal es el caso de Hauser *et al.* (2018), quien en el estudio de edad y crecimiento del

Brachyplatystoma rousseauxii en la cuenca del río Madeira, Brasil, indica que las hembras crecen más rápido y en mayor longitud que los machos. Martins-Queiroz *et al.* (2008) observó esta misma característica en el género *Triportheus*, donde las hembras alcanzan una longitud asintótica mayor lo cual puede ser ventajoso al estar relacionado con una mayor fecundidad.

Solo se han reportado tres investigaciones sobre la determinación de la edad y crecimiento en la sardina (*Triportheus angulatus*): de la reserva Coaracy Nunes (Brasil), de los lagos de la Amazonía central brasilera y de la cuenca de Iténez (Bolivia). El único estudio que utiliza estructuras óseas es el de López *et al.* (2012) que analiza los otolitos de sardina procedentes de la cuenca Iténez (ríos Blanco, San Martín, Iténez y San Simón) demostrando que el otolito es una estructura apropiada para los estudios de edad y crecimiento, eligiéndose al otolito asteriscus como el par más indicado para las lecturas. Los resultados proporcionados por López *et al.* (2012) indican una edad máxima de 5.3 años, así como una longitud promedio de 11.8 a 14.9, dependiendo de la procedencia de la especie y las condiciones del río. Además, se estimó el coeficiente de crecimiento en $K=1.71\pm 0.37$ y una longitud asintótica de 14.9 ± 0.3 .

Prestes *et al.* (2010) confirma el poco conocimiento de la dinámica poblacional de la sardina sin embargo sus investigaciones muestran que es un pez de rápido crecimiento y alta mortalidad, mientras de Sá-Olivera (2015), obtuvo los parámetros de crecimiento de los peces de la reserva Coaracy, entre ellos la sardina, con un $L_{\infty}=26.6$ y $K=0.51$.

Respecto al método de lectura de anillos diarios de crecimiento, no existen reportes del uso de este método en otolitos de sardina y en especies amazónicas en general, sin embargo, Montreuil y Tello (2006) realizan el estudio de determinación de la edad mediante la lectura de esclerites (anillos) en escamas de Boquichico (*Prochilodus nigricans*), el cual no requiere de tratamiento previo de las escamas ni uso de reactivos por lo que demuestra su practicidad y efectividad. En este estudio los autores demuestran que la formación de las esclerites es rítmica, existiendo una correlación directa entre la longitud del pez y el número de esclerites, así como el número de esclerites y el radio de la escama. Montreuil y Tello concluyen que se forma una esclerite cada dos días y estipula que ritmos similares de crecimiento pueden existir en otras especies con escamas, por lo que recomienda la realización de otras investigaciones en especies de importancia de consumo en la pesquería amazónica.

III. METODOLOGÍA

3.1. Ubicación de la zona de estudio

Las muestras de otolitos de sardina fueron obtenidas de individuos colectados en los desembarques de la flota comercial y artesanal que llega a los principales puertos de la ciudad de Iquitos: Don José, Sofy, Pesquero, Henry y Masusa, ubicados en la provincia de Maynas, departamento de Loreto; los cuales provienen principalmente de los ríos Amazonas y Ucayali (Figura 8).

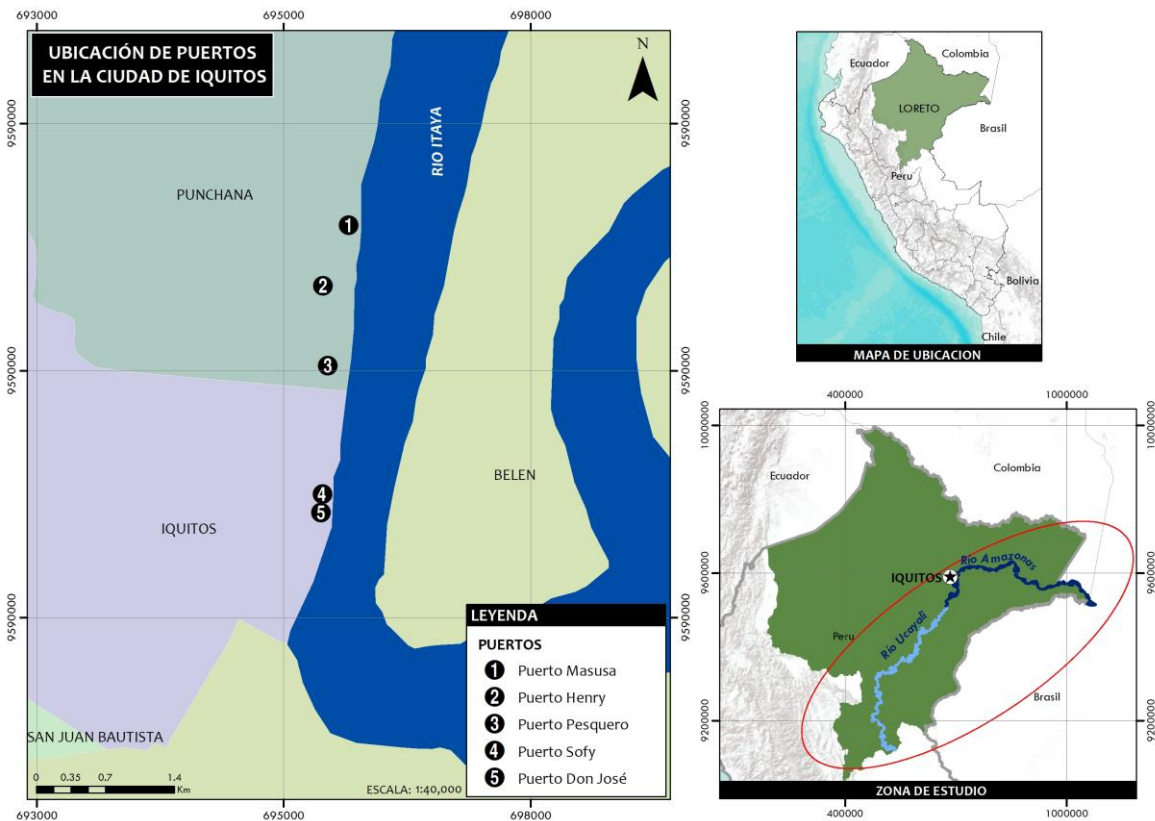


Figura 8. Puertos de desembarque donde se recolectaron las muestras de sardina (*Triportheus angulatus*) para la presente investigación

3.2. Material biológico

El material biológico para este estudio fue proporcionado por el subproyecto PESCA – Loreto del programa AQUAREC-IIAP el cual fue recolectado por el periodo de un año, entre mayo

2008 y junio 2009. El estudio se realizó en el laboratorio de Histología y Esclerocronología del Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (IIAP) - Quistococha, ubicado en la ciudad de Iquitos. La muestra consistió de un total de 278 pares de otolitos asteriscus, de los cuales 194 provinieron del río Amazonas y 84 del río Ucayali. Cada otolito contó con el registro de la longitud estándar (cm), peso total (g), sexo y estadio gonadal de cada uno de los individuos de sardina. Para el presente estudio se analizaron uno de los pares de otolitos de los 278 individuos de sardina, en su mayoría el par derecho.

A fin de determinar el número de muestra por río, los otolitos de individuos machos y hembras fueron ordenados por sexo y rango de talla desde 7 a 16.9 cm de longitud estándar, tal como se muestra en la tabla 2, cabe mencionar que en algunas tallas no se hallaron las muestras correspondientes.

Tabla 2: Número de otolitos de sardina (*Triportheus angulatus*) seleccionados y analizados por rango de talla y sexo

Rango talla (LS) (cm)	RÍO AMAZONAS		RÍO UCAYALI	
	Sexo H	Sexo M	Sexo H	Sexo M
7-7.9	-	3	-	-
8-8.9	9	6	-	-
9-9.9	8	5	-	1
10-10.9	10	17	1	1
11-11.9	17	17	2	7
12-12.9	15	20	8	9
13-13.9	17	9	10	12
14-14.9	16	10	10	7
15-15.9	11	1	7	1
16-16.9	3	-	8	-
Total	106	88	46	38

3.3. Preparación y lectura de los otolitos

Cada otolito asteriscus seleccionado fue sumergido en agua destilada por 24 horas, posteriormente limpiado con un cepillo dental a fin de eliminar los residuos de tejido existente y secado con papel absorbente. Se fotografiaron los otolitos enteros bajo la luz transmitida y reflejada de un microscopio estereoscópico marca Leica M125 (Anexo 1). Se identificaron las partes del otolito y se determinó el corte que se realizaría en la estructura a fin de estandarizarlo (Figura 9).

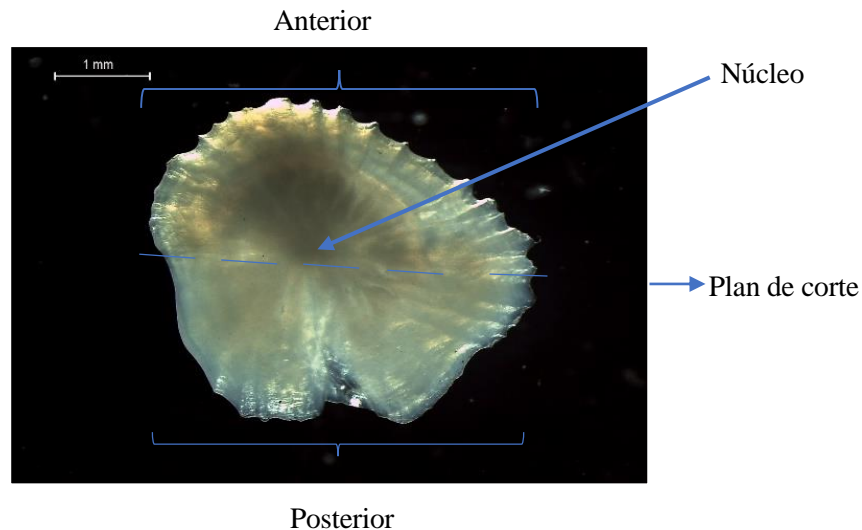


Figura 9. Partes del otolito entero de sardina (*Triportheus angulatus*) y plan de corte.

Luego los otolitos fueron sumergidos en resina polyester utilizando pequeños moldes diseñados especialmente para este propósito, los cuales fueron colocados en una estufa marca P Selecta por un periodo de 48 horas a 38°C y una vez secos, cada otolito fue colocado en bolsas de plástico ziploc con su respectivo código.

Para la lectura de los anillos se realizó un corte transversal de los otolitos por debajo del núcleo, obteniendo la parte anterior del otolito. El corte se realizó con una cortadora de baja velocidad equipada con una sierra diamantada marca Isomet © Buehler.

La superficie del corte de la parte anterior del otolito fue lijado con papel lija de 1200 micras y pulido con una solución de aluminio (3 micras) para posteriormente agregarle una gota de Ácido etilendiaminotetraacético (EDTA) (concentrado al 0.1 M) por cinco minutos a fin de que el otolito aclare sus marcas, después fue coloreado con azul de toluidina por un espacio de tres minutos, para una mejor visualización de los anillos de crecimiento (Ritcher y McDermott, 1990; Panfili *et al.*, 2002) (Anexo 2).

Con la ayuda del microscopio estereoscópico y mediante luz transmitida se realizó la verificación de las marcas y se hizo un registro fotográfico con la cámara integrada y un marcador de talla. La Figura 10 muestra las zonas que forman un anillo de crecimiento, compuesta por la unión de una zona opaca y una hialina en una sección teñida de otolito de sardina (Barretto *et al.*, 2011; Khemiri *et al.*, 2005).

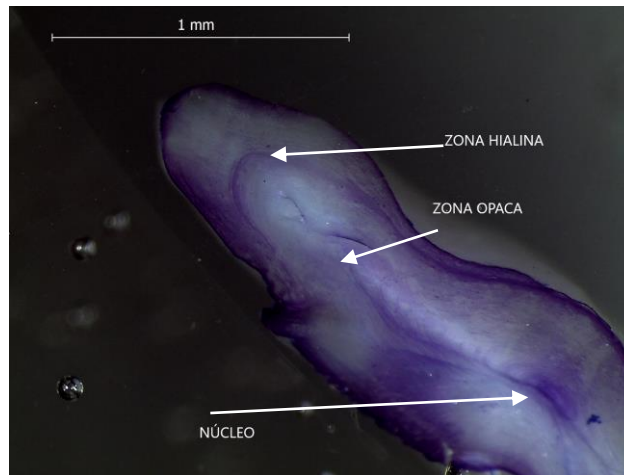


Figura 10. Corte transversal de otolito asteriscus de sardina (*Triportheus angulatus*). Se puede reconocer el núcleo, la zona opaca y hialina.

Las mediciones de los radios fueron realizadas con el software para materiales de microscopía Axio Vision versión 4.8. Estas medidas se realizaron desde el núcleo hasta el extremo del otolito (R) así como a cada uno de los anillos de crecimiento (r_1 , r_2 , r_3 , etc.).

3.4. Determinación de la edad

3.4.1. Precisión de la lectura de los anillos de crecimiento de los otolitos

La precisión se define como la reproducibilidad de mediciones repetidas en una determinada estructura, la cual nos permite evaluar la relativa facilidad para reproducir la lectura de los incrementos de crecimiento en una estructura o de comparar el nivel de habilidad de un lector respecto a los otros (Campana, 2001). Para ello cada una de las fotos de la sección transversal del otolito teñido fue leída por dos diferentes lectores sin conocimiento previo de la talla, sexo o fecha de captura. Cuando hubo desacuerdo entre los lectores, se analizaron las medidas de la fotografía, descartando aquellas en los que no hubo un acuerdo final.

La precisión fue medida usando el coeficiente de variación (CV), donde X_{ij} es la lectura del número de anillos i determinada para el pez j , \bar{X}_j es el promedio de la lectura del número de anillos para el pez j y R el número de veces que se leyó la muestra.

$$CV_j = 100\% \times \frac{\sqrt{\frac{\sum_{i=1}^R (X_{ij} - X_j)^2}{R-1}}}{X_j} \quad (1)$$

Debido a que el estudio de la edad se encuentra influenciado por la especie y la estructura a analizar, no hay un valor *a priori* que indique una objetiva precisión de las lecturas, sin embargo, un promedio de los resultados de estudios de precisión de lecturas en estructuras calcificadas, indican un valor aceptable de coeficiente de variación menor al 7.6 por ciento y un 5 por ciento en promedio para otolitos (Campana, 2001).

3.4.2. Validación de la periodicidad de la formación de anillos

El método de validación de la edad confirma la frecuencia de formación de incrementos de crecimiento en una estructura dada, y que estas han sido interpretadas correctamente por los lectores de edad en el estudio (Campana, 2001). Esta debe ser una etapa obligatoria en estudios esclerocronológicos, especialmente donde no se ha realizado estimaciones de edad previa (Panfili *et al.*, 2002). En la presente investigación se usaron los métodos semi-directos de análisis de la naturaleza del borde que evalúa la presencia o ausencia de las marcas en el borde de la estructura calcificada y la evolución del porcentaje en el tiempo, y el incremento marginal relativo (IMR) ó sus siglas en inglés RMI (Panfili *et al.*, 2002) con la ecuación:

$$RMI = (R_T - R_N) / (R_N - R_{N1}) \quad (2)$$

Donde:

R_T es el radio total del otolito

R_N la distancia desde el núcleo hasta la última marca

R_{N1} la distancia desde el núcleo hasta la penúltima marca.

Cabe mencionar que para la validación con el IMR se utilizaron otolitos que presentaron al menos una marca de crecimiento y un borde.

3.4.3. Obtención de datos edad-talla

a) Datos de lectura

Se elaboró la clave edad-talla a partir del número de los anillos de crecimiento identificados en los otolitos y las longitudes estándar de cada uno de los individuos.

b) Retrocálculo

Técnica utilizada para obtener las tallas del pez en edades muy tempranas o pretéritas; para el cálculo se usó el método de Fraser-Lee (Araya y Cubillos, 2002; Morales y Gonzáles, 2009) basado en el supuesto que «el incremento de crecimiento del otolito es, en promedio, una proporción constante del incremento del pez», para ello primero se establece la relación entre la longitud estándar del pez (LS) y el radio total del otolito (R) mediante una regresión lineal:

$$LS = a + b(R) \quad (3)$$

Donde:

LS es la longitud estándar del pez

a es el intercepto

b es la pendiente

R es el radio total del otolito

Seguidamente se estimaron las longitudes retrocalculadas del pez mediante la fórmula de Fraiser-Lee:

$$Li = ri/R (L-a) + a \quad (4)$$

Donde:

Li es la longitud del pez en años previos de vida

ri es el radio parcial del anillo

R es el radio total del anillo

L es la longitud del pez

a es la intersección del eje de las ordenadas

3.5. Crecimiento

3.5.1. Estimación de los parámetros de crecimiento

Los parámetros de crecimiento de Von Bertalanffy se estimaron mediante el método iterativo de estimación no lineal del programa computacional Statistica 8 (Haddon, 2001 mencionado por Törnvall, 2004).

A fin de obtener edades más precisas se realizó el cálculo teórico para obtener la edad en meses (A), tomando en cuenta el mes de captura (c), el mes promedio de nacimiento (n) (estimado a partir de la época de reproducción de la especie en la zona geográfica estudiada) y el número de marcas (An), utilizando las fórmulas siguientes (Panfili *et al.* 2002):

$$A=12*An+(12+c-n): \text{ si el pez es capturado antes del mes promedio de nacimiento} \quad (5)$$

$$A=12*An+(c-n): \text{ si el pez es capturado después del mes promedio de nacimiento} \quad (6)$$

Donde:

A es la edad individual en meses

An el número de anillos en el mes promedio de la época de reproducción

n el mes promedio de nacimiento

c el mes promedio de captura

Para el cálculo de la edad se utilizó el mes promedio de reproducción de la sardina: 1ero de diciembre (García, s.f.).

3.5.2. Curvas de crecimiento en talla y peso

Las curvas de crecimiento tanto en talla y en peso fueron modelizadas utilizando el modelo de Von Bertalanffy (1934) a través de la ecuación lineal:

- Crecimiento en longitud

$$L(t) = L_{\infty} * (1 - \exp(-K(t - t_0))) \quad (7)$$

Donde:

L es la talla promedio a la edad t

L_{∞} es la talla asintótica

K es coeficiente de crecimiento

t_0 es la talla a la edad 0

- Crecimiento en peso

$$W(t) = W_{inf} * [(1 - \exp(-K(t - t_0)))]^b \quad (8)$$

Donde:

$W(t)$ es el peso promedio a la edad t

W_{inf} es el peso asintótico

K, t_0 son los parámetros previamente hallados.

Las variables a y b se estimaron a través de la relación longitud estándar (LS) – peso, usando datos de talla y peso de 278 individuos y la ecuación:

$$W_{inf} = a * (L_{inf})^b \quad (9)$$

Donde:

a es el factor de condición

b es la variable utilizada cuando el pez no presenta crecimiento isométrico ($b \neq 3$)

3.5.3. Comparación del crecimiento

a) Comparación de las curvas de crecimiento

Se compararon las curvas de crecimiento entre poblaciones con el test de máxima verosimilitud (Duponchelle *et al.*, 2007) utilizando el procedimiento de mínimos cuadrados ponderados de Kimura (1980) para buscar diferencias significativas entre machos y hembras de las poblaciones procedentes del río Amazonas y del río Ucayali a través del programa Microsoft Excel. El test de máxima verosimilitud S_{ML} (*Maximum Likelihood Test*) se comparó con el χ^2 usando tres grados de libertad (tres parámetros), al igual que para las comparaciones de curvas de crecimiento de machos y hembras en total. Para ello si el valor χ^2 resulta mayor que el valor de la ecuación, la hipótesis de igualdad de parámetros poblacionales se acepta.

$$S_{ML} = \sum_{i=1}^k n_i \times \left[\ln(s_c^2) - \ln(s_k^2) \right] \quad (10)$$

Donde:

n_i es el número de individuos de la K ta población

S_c^2 : es la varianza residual del modelo global (de los dos ríos)

S_k^2 : es la varianza residual de las K poblaciones ($k=2$)

b) Índice phi prima

Pauly y Munro (1984) establecieron un método para evaluar el desempeño del crecimiento a través del valor phi prima Φ' (como una medida de la similitud entre pares de estimaciones de K y L_{∞}), por medio de la siguiente ecuación:

$$\Phi' = \log k + 2 \log L_{\infty} \quad (11)$$

Donde:

k es el factor de crecimiento

L es la longitud asintótica (cm)

IV. RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1. Precisión de la lectura de los anillos de crecimiento de los otolitos

Los otolitos fueron leídos independientemente por dos lectores; del total de otolitos seleccionados se reinterpretaban aquellos que presentaron discordancia en las lecturas y se descartaron aquellas en donde se mantenía la diferencia para evitar errores en los posteriores análisis.

Las lecturas presentaron un coeficiente de variación (CV) de 3.11. Los otolitos de sardina procedentes del río Amazonas presentaron lecturas con un mayor coeficiente de variación que las del río Ucayali (4.64 y 1.59, respectivamente) (Tabla 3).

Tabla 3: Coeficiente de variación calculado a partir de las lecturas realizadas a secciones de otolitos de sardina (*Triportheus angulatus*)

COEFICIENTE DE VARIACIÓN		
Río	n	CV (%)
Amazonas	169	4.64
Ucayali	84	1.59
Total	253	3.11

La forma circular y el tamaño grande (respecto a sus otros pares) del otolito asteriscus en los carácidos permite que esta sea una buena estructura para la lectura de anillos de crecimiento. Da Silva (2000) menciona que el otolito asteriscus es frágil, por lo tanto, es más difícil de manipular sin que se quiebre, sin embargo, en el presente estudio las pocas quebraduras observadas se produjeron por la presión realizada en el lijado.

Los resultados muestran un coeficiente de variación aceptable para el total de lecturas de los anillos en cada uno de los ríos. Esto refleja la relativa facilidad en distinguir las marcas de crecimiento en estructuras como el otolito de sardina a través del método de tinción. Sin embargo, la precisión es mayor en las lecturas de los otolitos del río Ucayali, debido a que los otolitos del río Amazonas se colorearon más en los bordes de la estructura lo que causó confusión al determinar si se trataba de un anillo o la formación de un borde. Algunos de los anillos en los otolitos también presentaron líneas dobles y líneas intermedias muy marcadas

(falsos anillos) lo que dificultó su interpretación, por lo que fue necesario una reinterpretación. Esta dificultad también lo apreciaron Loubens y Panfili (1997) en la estimación de la edad de la Gamitana, donde el CV fue mayor al 10 por ciento en un cuarto de las lecturas realizadas, presentándose la mayor variación en los peces de mayor talla.

Respecto al método que permite identificar mejor los anillos de crecimiento, esto depende de la especie y la estructura a analizar. En el caso de los carácidos, varias investigaciones demuestran que el método de tinción es con el que se obtiene la mejor identificación de los anillos, como es el caso del estudio de Sardina en la cuenca Iténez (López *et al*, 2012), o en el estudio del crecimiento en Boquichico (Loubens y Panfili, 1995), en la Piraña Roja (Duponchelle *et al.*, 2007) y Gamitana en la cuenca del Mamoré (Loubens y Panfili, 1997). Este estudio permite observar que la técnica de corte y tinción es un método apropiado para la lectura de los anillos de crecimiento en otolitos de sardina.

4.2. Validación de la periodicidad de formación de anillos

La fotografía del segmento transversal de un otolito (Figura 11), muestra la medición de cada uno de los radios de un otolito de sardina previamente teñido.

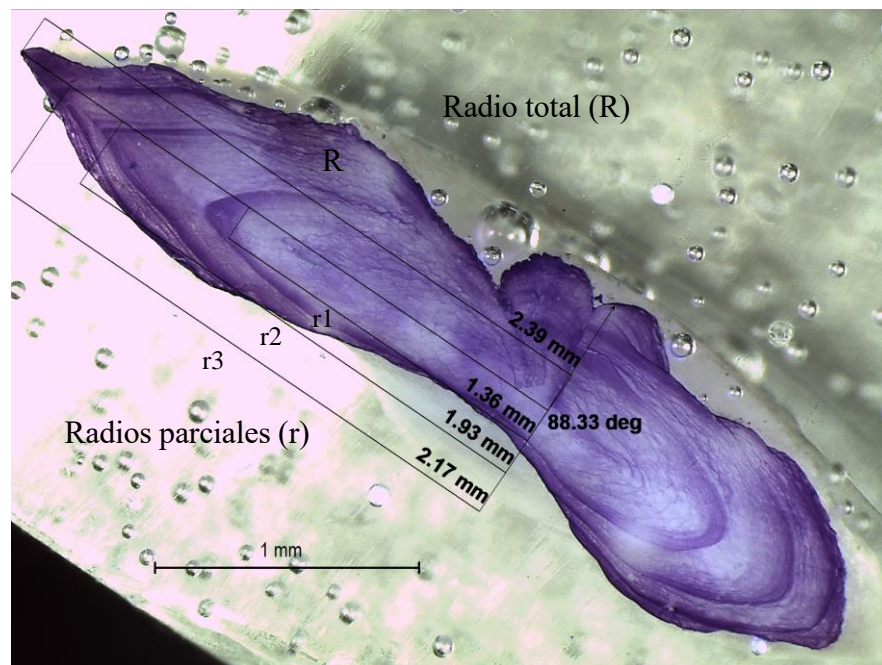


Figura 11. Medición de los radios de un otolito de sardina (*Triportheus angulatus*).

4.2.1. Naturaleza del borde

En ambos ríos se observó una frecuencia máxima (%) de otolitos con borde teñido entre los meses de agosto a octubre (Figura 12 y 13), luego empieza a disminuir desde octubre hasta el mes de mayo, coincidiendo con el inicio de la temporada de lluvias en la región (Servicio de Hidrografía y Navegación de la Amazonía – SEHINAV, 2018).

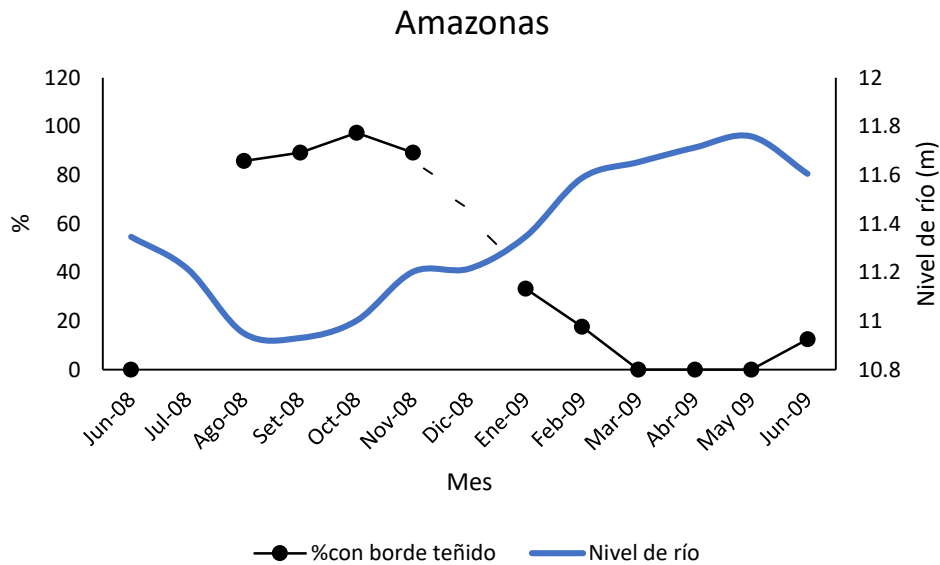


Figura 12. Época de formación de los anillos de crecimiento de sardina (*Triportheus angulatus*) en el río Amazonas

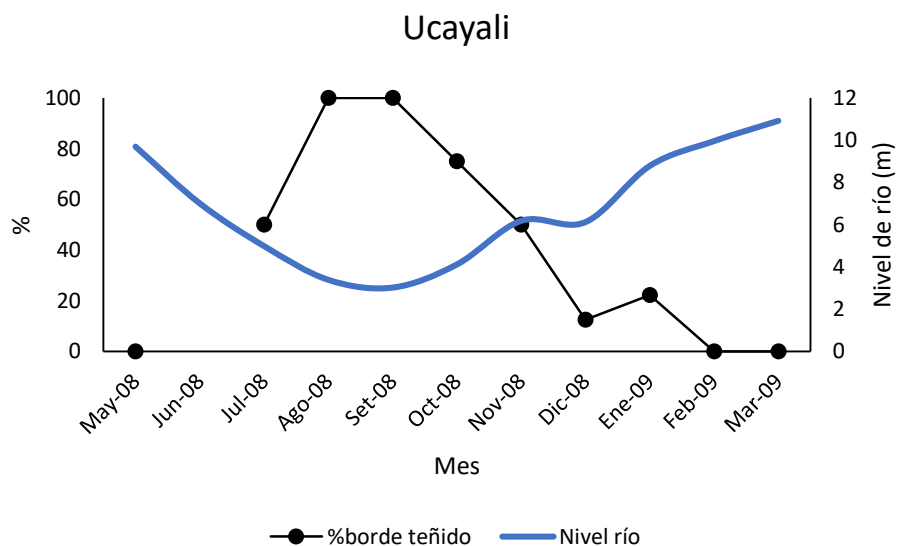


Figura 13. Época de formación de los anillos de crecimiento de sardina (*Triportheus angulatus*) en el río Ucayali

La época de formación de los anillos de crecimiento coinciden en ambos ríos, lo cual puede deberse a la similitud de los ciclos hidrológicos (Ruiz, 2011). De acuerdo a estos gráficos se pudo deducir que los anillos de crecimiento en sardina se forman una vez al año. Este patrón de formación anual coincide con lo mencionado por autores como Fabre y Saint Paul (1998), Loubens y Panfili (1992, 1997), Silva y Steward (2006), quienes en sus estudios de edad en especies de la región neotropical sugieren un patrón general de formación de un anillo o *annulus* anual.

Tanto para el río Amazonas como para el río Ucayali, los meses de formación de los anillos coincide con la temporada seca e inicio de la creciente, lo que confirma lo mencionado por Fabré y Saint-Paul (1998), quienes indican que la formación del anillo está asociado a los cambios hidrológicos en sistemas tropicales y a la actividad reproductiva (Rocha-Olivares y Gomez-Muñoz, 1993) que comienza en el mes de setiembre, al inicio de la temporada de lluvias (Soares de Araujo *et al.*, 2012). Otro estudio de crecimiento realizado en *Colossoma macropomun*, especie amazónica del mismo orden, señala que la formación de la zona opaca del otolito está relacionada con el acceso a las zonas inundadas y por consiguiente la alimentación de frutos, granos, etc., y con el periodo de migración y reproducción (Loubens y Panfili, 1997).

4.2.2. Incremento marginal relativo (IMR)

En la Figura 14 podemos observar que el IMR de los anillos de crecimiento de la sardina proveniente del río Amazonas crece gradualmente desde los meses de enero a junio y decrece abruptamente después de junio permaneciendo en un nivel bajo de agosto a diciembre, alcanzando el valor más bajo en agosto con 0.16 mm. El anillo se forma entonces entre julio-agosto a noviembre-diciembre. En el caso de los otolitos del río Ucayali, el IMR baja abruptamente en agosto y se queda bajo hasta octubre con un mínimo de 0.18 mm en setiembre (Figura 15). Así, el anillo se forma entre agosto y octubre. Asimismo, se muestra el error estándar por mes, el cual aumenta en los meses con menor número de muestra.

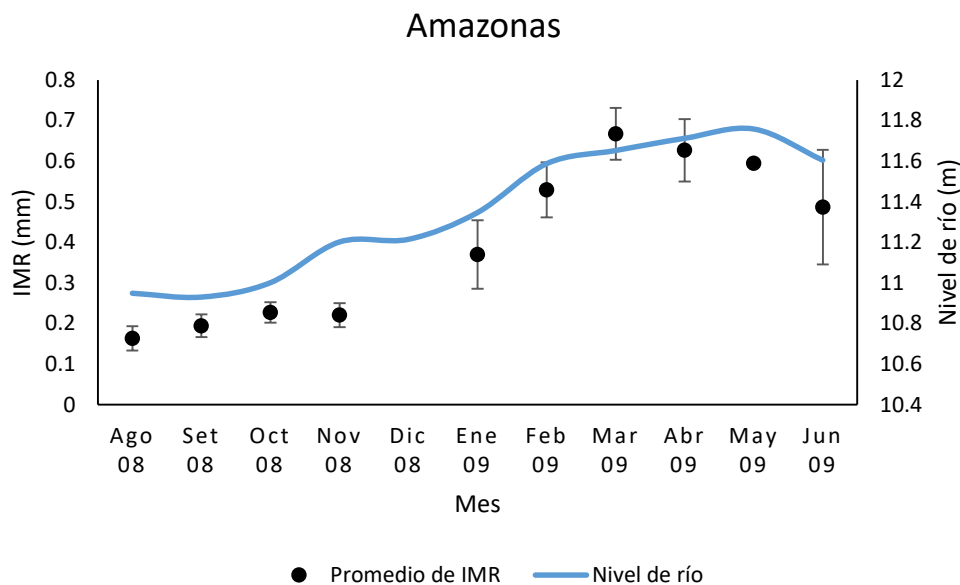


Figura 14. Promedio mensual del IMR del otolito asteriscus de sardina (*Triportheus angulatus*) procedente del río Amazonas. Las barras representan el error estándar

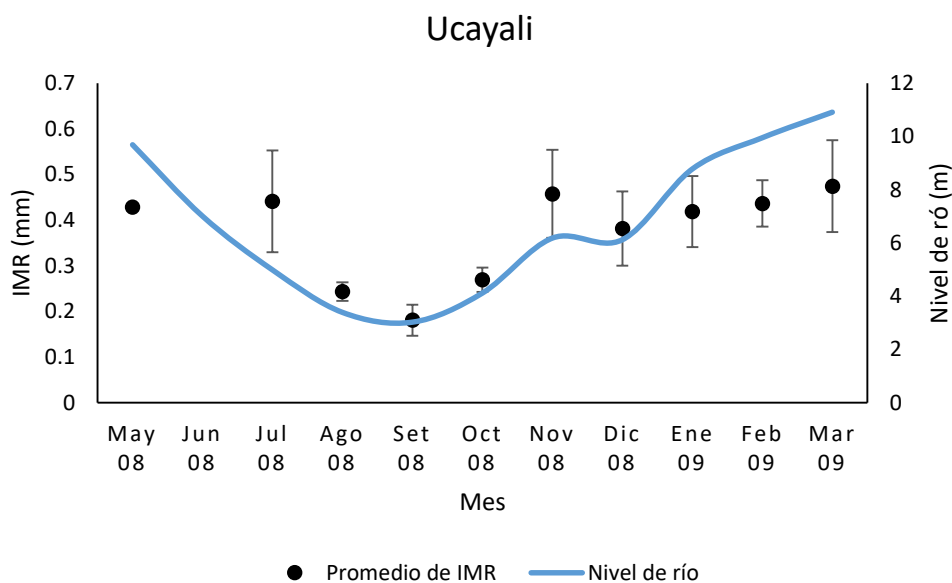


Figura 15. Promedio mensual del IMR del otolito asteriscus de sardina (*Triportheus angulatus*) procedente del río Ucayali. Las barras representan el error estándar

Según Khemri *et al.* (2005), el IMR cae cuando una nueva zona hialina empieza a formarse y aumenta cuando la zona opaca es depositada. Por lo tanto, los resultados del presente estudio sugieren que la zona hialina se forma una vez al año entre los meses de agosto a octubre en ambos ríos, lo cual corrobora lo mencionado por Loubens y Panfili (1992, 1997),

Fabre y Saint Paul (1998), Silva y Steward (2006) quienes indican que la formación de un anillo por año es el patrón general para una variedad de especies de carácidos.

Es importante mencionar que la interpretación de las marcas en el método de validación de la naturaleza del borde está sujeta a la subjetividad y a la experiencia del lector, lo que podría causar errores de interpretación (Panfili, 1992), por lo que resultó muy importante el uso del IMR para corroborar los resultados de la periodicidad de formación de los anillos obtenidos.

4.3. Obtención de datos edad-talla

a) Datos de lectura

La edad del pez se estima de acuerdo al número total de marcas de crecimiento en el otolito al momento de la captura, teniendo en cuenta la fecha de captura y la fecha promedio de nacimiento. Considerando que las marcas se forman anualmente según lo determinado en la validación de la periodicidad de formación de los anillos, cada anillo corresponde a un año de edad.

Con la edad y la longitud estándar se realizó la clave edad – talla para ambos ríos (Tabla 4 y 5)

Tabla 4: Clave edad – talla de la muestra de sardina (*Triportheus angulatus*) procedente del río Amazonas

RÍO AMAZONAS						
Clase	Grupo de edad					Total
(cm)	0	1	2	3	4	
7-7.9	3					3
8-8.9	15					15
9-9.9	8	5				13
10-10.9	4	21	1	1		27
11-11.9		29	5			34
12-12.9		15	17	2	1	35
13-13.9		7	15	4		26
14-14.9		3	18	5		26
15-15.9			6	5	1	12
16-16.9				2	1	3
Total	30	80	62	19	3	194
L media (cm)	8.85	9.53	12.32	13.68	14.24	

Tabla 5: Clave edad – talla de la muestra de sardina (*Triportheus angulatus*) procedente del río Ucayali

RÍO UCAYALI							
Clase (cm)	Grupo de edad						Total
	0	1	2	3	4	5	
7-7.9							
8-8.9							
9-9.9				1			1
10-10.9		2					2
11-11.9		5	4				9
12-12.9		4	6	7			17
13-13.9		2	9	10	1		22
14-14.9			5	9	2	1	17
15-15.9			2	5		1	8
16-16.9			1	3	3	1	8
Total	0	13	27	35	6	3	84
L media (cm)		10.00	12.30	13.40	14.76	14.91	

En los Tablas 4 y 5 se puede observar que no se obtuvieron individuos con edad cero procedentes del río Ucayali, probablemente debido a la selectividad de las artes de pesca utilizadas. Los otolitos de sardina del río Amazonas presentaron hasta cuatro anillos mientras que los otolitos procedentes del río Ucayali presentaron hasta cinco anillos, es decir, los individuos presentaron edades máximas de cuatro y cinco años de edad respectivamente. Estas edades concuerdan con lo presentado por López *et al.* (2012), quien indica que la edad máxima de la sardina en los ríos analizados es en río Blanco: 5.3 años, río San Martín: 4.8 años y río Iténez: 5.0 años.

Los individuos alcanzaron en ambos ríos las longitudes estandar máximas (16-16.9cm) con 4 anillos en el río Amazonas y con 5 anillos en el río Ucayali, lo que podría indicar que las condiciones ambientales, la calidad del agua y la productividad son mejores en el río Amazonas por ello el crecimiento es mucho más rápido, o podría deberse a un efecto de muestreo.

b) Retrocálculo

La Figura 16 muestra la relación entre el incremento del radio del otolito y el crecimiento en longitud (RO-LS) de la sardina de los ríos Amazonas y Ucayali. En ambos casos se observa

una relación lineal positiva ($r^2=0.55$ y $r^2=0.53$, para Amazonas y Ucayali, respectivamente).

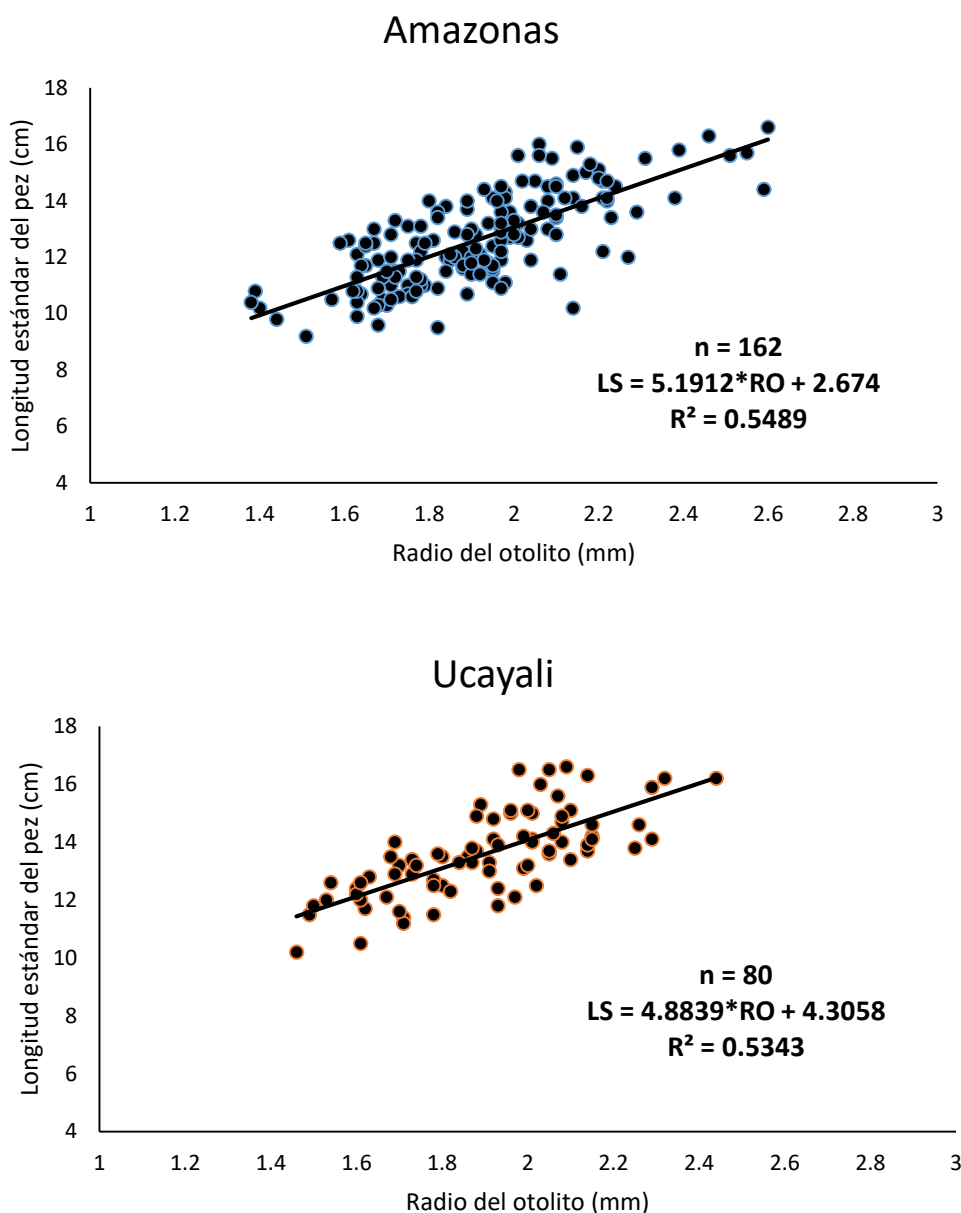


Figura 16. Relación Longitud estándar-Radio del otolito de sardina (*Triportheus angulatus*) para cada río

Los valores del coeficiente de correlación (r^2) muestran una relación lineal entre las variables, siendo el del río Ucayali el que muestra una mayor dispersión de datos, sin embargo en diversos estudios de crecimiento con uso de retrocálculo tanto en peces de agua tropicales y templadas, se obtuvieron resultados similares, *Colossoma macropomum* ($r^2=0.60$), *Ethmidium maculatum* ($r^2=0.62$), *Palabrax humeralis* ($r^2=0.64$) siendo los parámetros obtenidos en la regresión aceptados y utilizados en las fórmulas de retrocálculo.

Con esta relación podemos señalar que el otolito es una estructura adecuada para la aplicación del retrocálculo (Medina, 2006).

Las mediciones de los radios y la correspondiente talla retrocalculada de los individuos analizados se presentan en el Anexo 3 y las longitudes promedio retrocalculadas para cada grupo de edad de la sardina del río Amazonas y río Ucayali se presentan en la Tabla 6 y 7 respectivamente.

Tabla 6: Clave edad-talla con longitudes retrocalculadas (cm) de la sardina (*Triportheus angulatus*) procedente del río Amazonas

RÍO AMAZONAS				
Clase (cm)	1	2	3	4
7-7.9	4			
8-8.9	35	1		
9-9.9	58		1	
10-10.9	51	4		
11-11.9	11	27	2	1
12-12.9	5	26	4	
13-13.9		20	5	
14-14.9		6	7	
15-15.9			3	2
16-16.9				
Total	164	84	22	3
L media (cm)	9.69	12.38	13.63	14.22

Tabla 7: Clave edad-talla con longitudes retrocalculadas (cm) de la sardina (*Triportheus angulatus*) procedente del río Ucayali

RÍO UCAYALI					
Clase (cm)	1	2	3	4	5
7-7.9	1				
8-8.9	6	1			
9-9.9	33		1		
10-10.9	34	5			
11-11.9	8	22	1		
12-12.9	2	26	12	1	
13-13.9		13	19	2	1
14-14.9		4	7	2	
15-15.9			4	3	2
16-16.9				1	
Total	84	71	44	9	3
L media (cm)	9.99	12.23	13.43	14.52	14.87

El método de retrocálculo es discutido debido a que estudios indican que el radio del otolito puede variar sistemáticamente con el crecimiento somático del pez (Campana, 1990), sin embargo, sigue siendo ampliamente usado debido a que permite estimar el crecimiento individual en edades previas del pez con diferentes estructuras calcáreas, siendo el otolito el más usado por no estar sometido a reabsorción (Panfili *et al.*, 2002).

No se han encontrado estudios previos de retrocálculo en la sardina sin embargo sí se han realizado en otras especies de la misma familia como en *Colossoma macropomum* (Gamitana). En este trabajo Maldonado (2014) encuentra una relación lineal positiva entre la talla el otolito y la talla del pez (Mamoré: $r^2=0.59$, Iténez: $r^2=0.42$), lo que le permitió estimar el crecimiento individual de la especie.

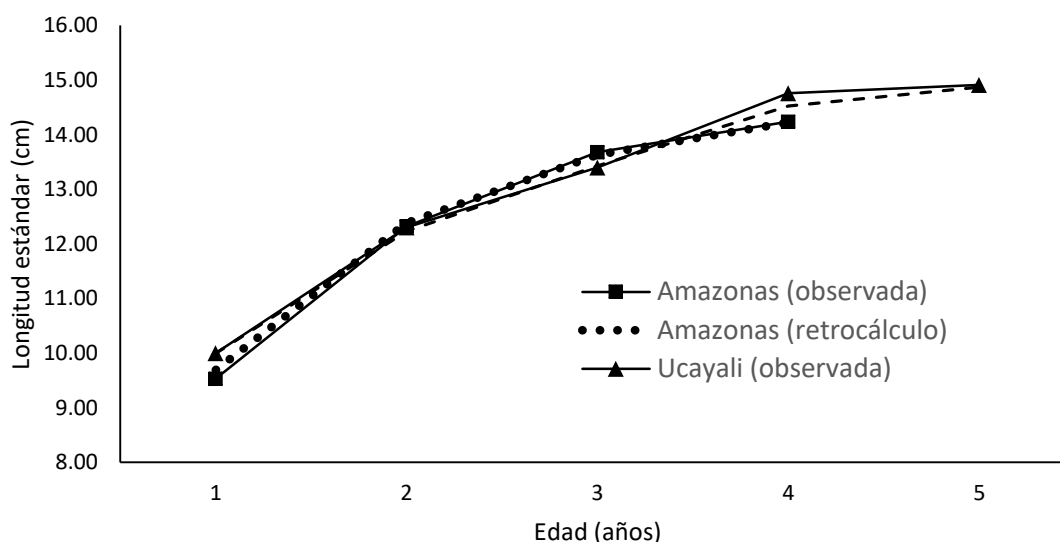


Figura 17. Relación de la talla y edad de la sardina (*Triportheus angulatus*) del río Amazonas y del río Ucayali obtenidos a través de las longitudes observadas y el retrocálculo

Respecto a la presente investigación, podemos observar en la figura 17 que las tallas observadas promedio por edad fueron similares a las obtenidas a través del retrocálculo por lo que estas últimas podrían resultar útiles para ajustar las curvas de crecimiento en caso no se cuente con una muestra representativa de individuos en ciertos grupos de edad. En este estudio se usaron las longitudes observadas para los posteriores análisis debido a que se cuenta con los datos de talla tomado en campo para cada uno de los años de vida de la sardina

(Araya y Cubillos, 2002).

4.4. Crecimiento

4.4.1. Estimación de los parámetros de crecimiento

Los parámetros de crecimiento estimados en este estudio a partir de los datos observados, y por otros autores se muestran en la Tabla 8.

Tabla 8: Parámetros del modelo de crecimiento de Von Bertalanffy para la sardina (*Triportheus angulatus*)

Lugar	Sexo	L_{∞}	K	t0	Lmax	tmax	Autor
Río Amazonas	Total	14.873	0.774	-0.369	16.6	4.25	Este estudio
	Hembra	14.806	0.911	-0.215	16.6	4.25	Este estudio
	Macho	14.457	0.766	-0.399	15.3	3.83	Este estudio
Río Ucayali	Total	15.011	0.818	-0.192	16.6	5.17	Este estudio
	Hembra	15.573	0.790	-0.174	16.6	5.17	Este estudio
	Macho	13.520	1.338	0.106	15.1	5.17	Este estudio
Amazonía central-Brasil	Total	26.78	0.77	-	25.5	-	Prestes <i>et al.</i>
Amazonía Iténez - Bolivia	Total	14.9	1.71	-	18.5	5.3	López <i>et al.</i>
Reserva Coarary - Brasil	Total	26.6	0.51	-	25.3	-	Sá-Oliveira <i>et al.</i>

La longitud estándar máxima registrada (LS) para la sardina en esta investigación fue de 16.6cm, valor cercano al indicado por López *et al.* (2012) con 17.3cm en río Blanco, 18.5cm en río San Martín, 17cm en río Iténez y 17.3 cm en río San Simón, pero lejano al propuesto por Prestes *et al.* (2010) y Yamamoto *et al.* (2004) en la Amazonía central brasileira con 25.5cm y 25cm de longitud estándar respectivamente, lo que se puede deber a las óptimas condiciones del medio, especialmente en los ríos Jaitêua y São Lourenço donde se obtuvieron las mayores tallas debido a que se encuentran en un complejo lacustre que favorece la existencia de mayores áreas para la alimentación y reproducción de peces y a un manejo pesquero responsable por parte de los pobladores de la zona (Soares *et al.*, 2009).

Los estudios de edad y crecimiento de la sardina son escasos, por lo cual existe poca información de sus parámetros de crecimiento, en el caso de Perú aún no existe estudios de

esta especie. López *et al.* (2012), estimó la edad de la sardina a través de la lectura de otolitos y señala que en la cuenca Iténez (basado en los peces del río San Martín, río Blanco, río medio Iténez y río Iténez) presenta un L_{∞} de 14.9 cm, cercano a las tallas infinitas obtenidas para ambos ríos en el presente estudio, sin embargo, de acuerdo al mismo autor, los parámetros obtenidos solo se pueden tomar de manera referencial debido a que el número de muestras fue pequeño (de 16 a 29 ejemplares por río). En este mismo estudio se obtiene un $k=1.71$, siendo este el valor más alto de todos los registrados. Mientras que Prestes *et al.* (2010) determina que la sardina en la Amazonía central tiene un L_{∞} de 26.78 cm y un k de 0.77. Para las especies del mismo género como *Triportheus albus*, el mismo autor estimó un L_{∞} de 24.68 cm y un k de 0.86 y para *Triportheus auriatus* un L_{∞} de 27.83 cm y un k de 0.65 siendo, en todos los casos, el valor de la talla asintótica muy diferente a las obtenidas en la presente investigación el cual podría deberse a la diferencia en las tallas máximas observadas de los individuos las cuales son superiores a las del presente estudio.

Cabe mencionar que para el estudio de Sá-Oliveira *et al.* (2015) se tomaron los datos de longitud total de los peces por lo que el valor de L_{∞} es alto respecto a los demás y el k más pequeño, considerando que ambos parámetros se encuentran relacionados (Živkov *et al.*, 1998; Medina, 2006).

Tabla 9: Longitud estándar (LS) total calculada a partir de la ecuación de Von Bertalanffy

Edad (años)	Este estudio		Prestes et al. (2010)	López et al. (2012)
	Río Amazonas (Perú)	Río Ucayali (Perú)	Lago grande Manacapuru (Brasil)	Cuenca Iténez (Bolivia)
1	9.7	9.2	12.1	11.6
2	12.5	12.2	20.0	14.3
3	13.8	13.8	23.6	14.8
4	14.4	14.6	25.3	14.9
5	14.6	15.1	26.1	14.9

Debido a que los parámetros de crecimiento no se deben analizar independientemente ya que podría resultar en interpretaciones erróneas (García *et al.*, 2009a), en la tabla 9 se comparan las longitudes estándar obtenidas a través de la ecuación de Von Bertalanffy. En ella se aprecia

que los valores obtenidos en los ríos Amazonas y Ucayali son similares a los de López *et al.* (2012) quien también realizó el estudio de edad a través del conteo de marcas en la estructura del otolito; las longitudes estándar calculadas en el caso de Prestes (2010) son mucho mayores considerando que las tallas halladas en el muestreo de ese estudio fueron superiores y a que se utilizó como análisis la distribución de frecuencia de talla, por lo que se podría presumir que esta diferencia se debe a la metodología usada o que esta población pertenece a otro stock.

4.4.2. Curvas de crecimiento en talla y peso

Las Figuras 18 y 19 muestran el ajuste de los datos a las curvas de crecimiento a partir de las longitudes observadas de acuerdo al modelo de crecimiento de Von Bertalanffy.

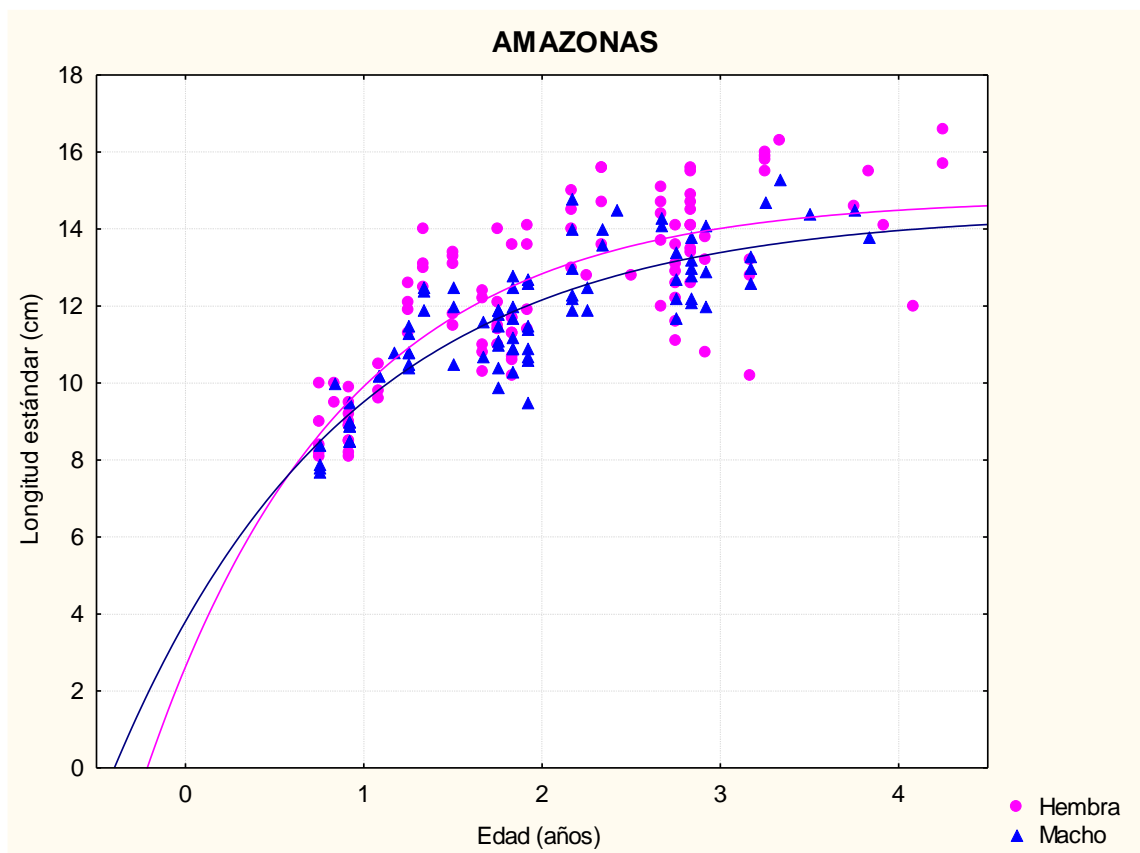


Figura 18. Distribución edad-talla en función al modelo de crecimiento de Von Bertalanffy a partir de las longitudes observadas de la sardina (*Triportheus angulatus*) proveniente del río Amazonas

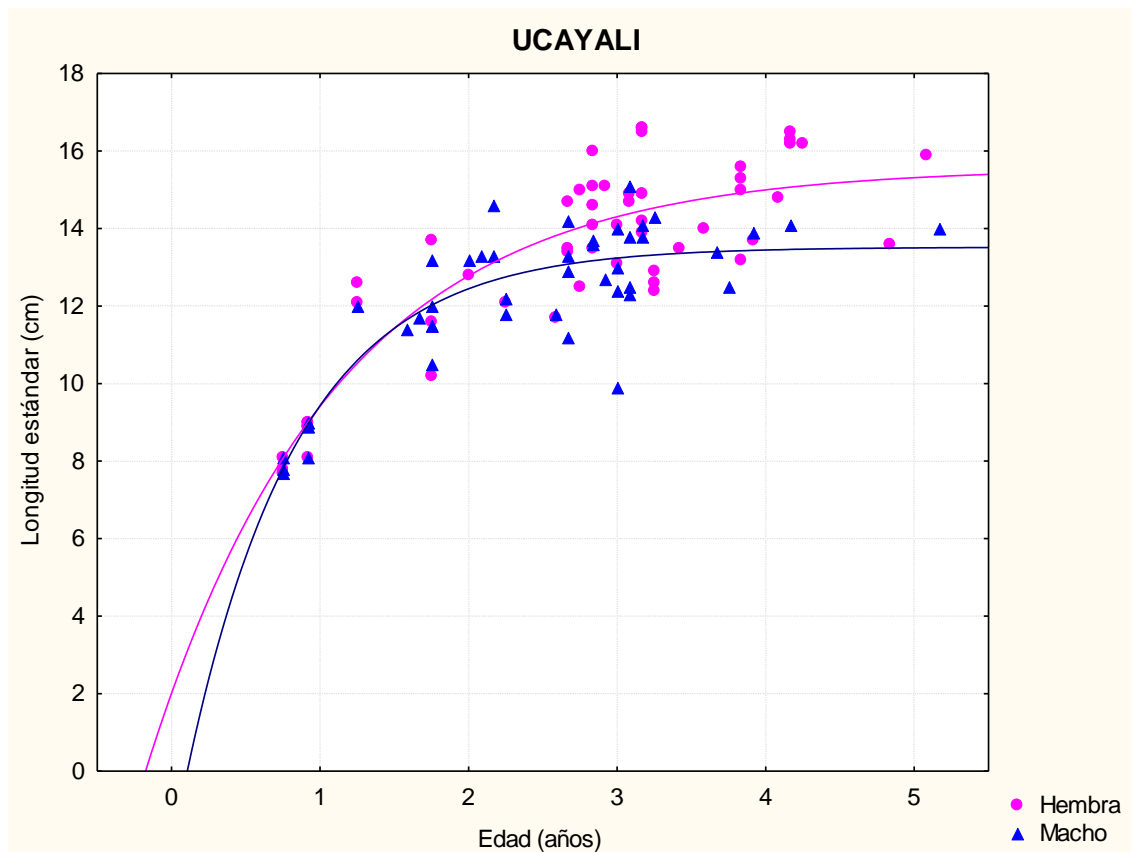


Figura 19. Distribución edad-talla en función al modelo de crecimiento de Von Bertalanffy a partir de las longitudes observadas de la sardina (*Triportheus angulatus*) proveniente del río Ucayali

La sardina muestra un rápido crecimiento en ambos ríos, siendo las hembras las que alcanzan las mayores tallas. Se aprecia que la curva de crecimiento en el río Ucayali es más acentuada y presenta una mayor diferencia entre sexos, especialmente a partir de los dos años de edad.

Crecimiento en peso

La relación longitud-peso se ajustó a una regresión potencial (Figuras 20 y 21) cuya pendiente fue de valor muy cercano a tres lo que sugiere un crecimiento corporal isométrico.

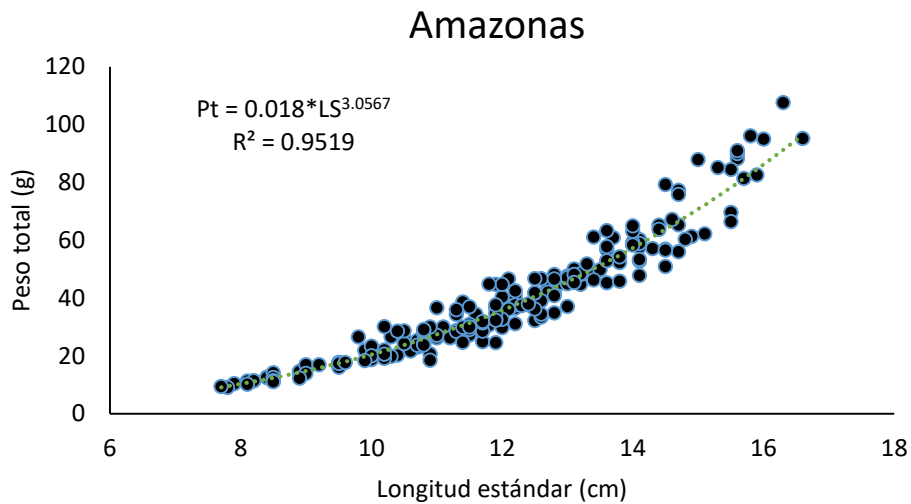


Figura 20. Relación potencial entre la longitud estándar y el peso total de la sardina (*Triportheus angulatus*) en el río Amazonas

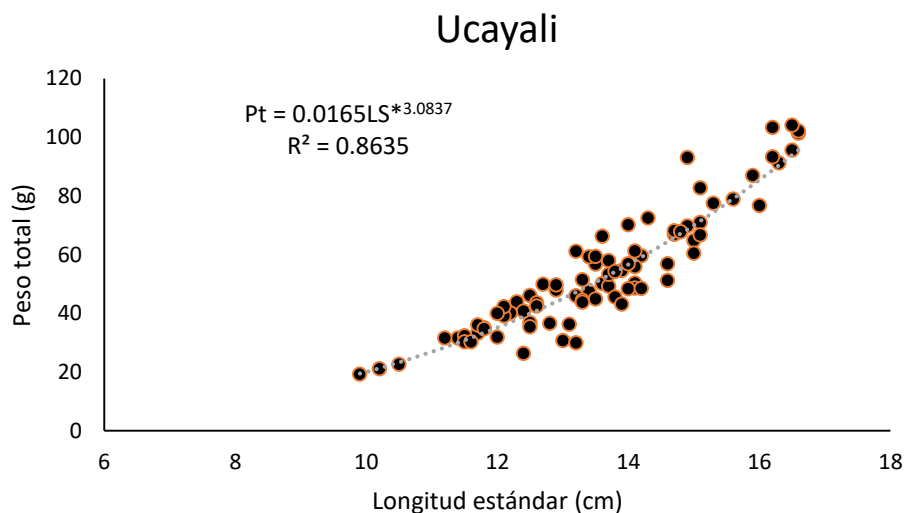


Figura 21. Relación potencial entre la longitud estándar y el peso total de la sardina (*Triportheus angulatus*) en el río Ucayali

Los parámetros estimados a y b así como el coeficiente de correlación en ambos ríos se muestran en la Tabla 10. En todos los casos se observa un buen ajuste con valores de r^2 cercanos a 1, excepto los machos del río Ucayali que muestran una mayor dispersión de datos.

Tabla 10: Valores de a y b, coeficiente de correlación de ambos ríos para la relación peso-longitud de la sardina (*Triportheus angulatus*)

	Lugar	a	b	r2	n
Río Amazonas	H	0.018	3.0689	0.9648	106
	M	0.021	2.9921	0.9294	78
	T	0.018	3.0567	0.9519	194
Río Ucayali	H	0.0158	3.112	0.8857	46
	M	0.0482	2.6504	0.7518	38
	T	0.0165	3.0837	0.8635	84

Aplicando los valores obtenidos a la ecuación de Von Bertalanffy en función al peso obtenemos:

- Río Amazonas

$$W_t = 69.01 * [(1 - \exp(-0.774(t + 0.369)))]^{3.0567}$$

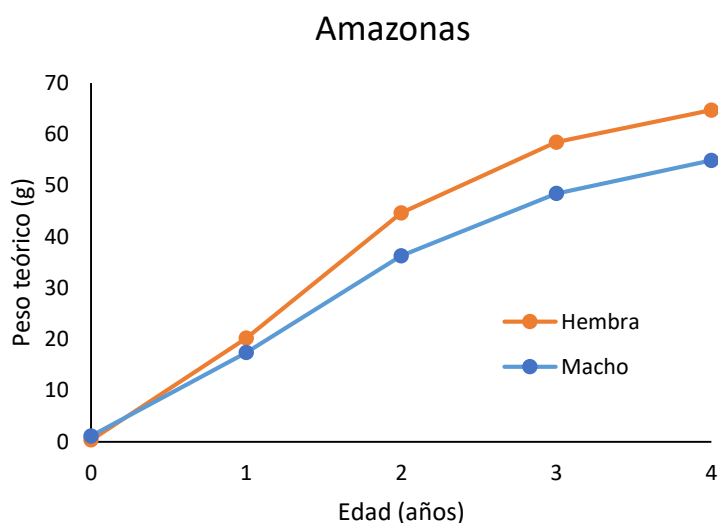


Figura 22. Curva edad-peso en función al modelo de crecimiento de Von Bertalanffy de la sardina (*Triportheus angulatus*) proveniente del río Amazonas

- Río Ucayali

$$W_t = 71.05 * [(1 - \exp(-0.778(t + 0.269)))]^{3.0837}$$

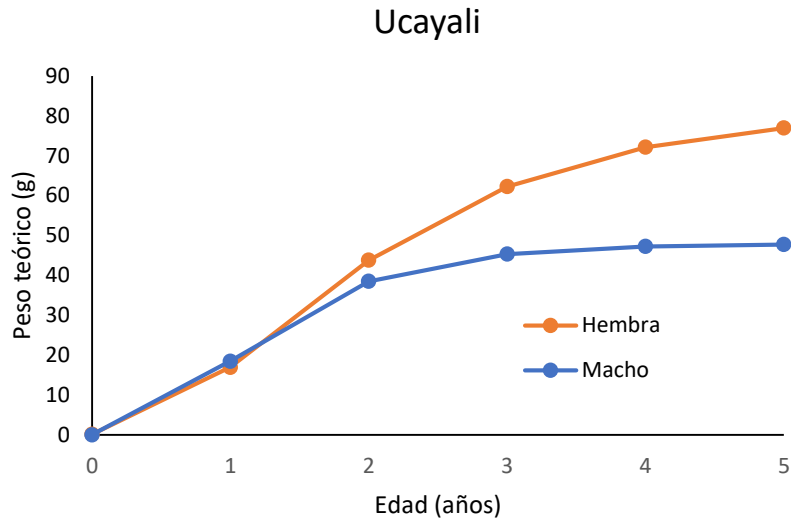


Figura 23. Curva edad-peso en función al modelo de crecimiento de Von Bertalanffy de la sardina (*Triporthus angulatus*) proveniente del río Ucayali

El coeficiente de determinación fue mayor en el río Amazonas que en el río Ucayali, lo que indica que hubo una mejor relación edad-peso en las sardinias provenientes del río Amazonas. Esta diferencia podría deberse al menor número de muestras en el río Ucayali (Morales y Gonzáles, 2009).

En la misma tabla se observa que el valor b es muy cercano a 3, por lo que se puede asumir que la sardina de los ríos Amazonas y Ucayali tiene un crecimiento de tipo isométrico, es decir presenta una misma proporción en el crecimiento de longitud como de peso, tal como lo menciona Sa-Oliveira *et al.* (2015) en la cuenca Norte del Brasil, con un $b=3.05$. El resultado difiere con lo mencionado por Prestes *et al.*, 2010 quien indica que la sardina muestra un crecimiento alométrico negativo ($b < 3$), es decir que el incremento en longitud es mayor que el incremento del peso.

Asimismo las curvas edad-peso (figuras 22 y 23) muestran que las hembras presentan un mayor crecimiento respecto al peso lo cual ha sido reportado por otras especies de la misma familia como *Colossoma macropomum* (Loubens y Panfili, 1997; Maldonado, 2004) o *Pygocentrus nattereri* (Duponchelle *et al.*, 2007). Para *Triporthus angulatus* los pesos máximos son de 107.6g y 104.2g en hembras y 85.2g y 72.5g en machos para los ríos Amazonas y Ucayali respectivamente. Esto se ratifica con los resultados del análisis de

varianza (ANOVA), donde se encuentran diferencias significativas entre sexos en el río Amazonas (F=11.08, P<0.05) y en el río Ucayali (F=25.84, P<0.05)

4.4.3. Comparación del crecimiento

a) Comparación de curvas

Se aplicó el test de máxima verosimilitud para comparar las curvas de crecimiento en longitud en ambos ríos, estos resultados mostraron diferencias significativas entre machos y hembras (mayor crecimiento en hembras, figuras 18, 19, 22 y 23) en la sardina procedente del río Amazonas ($S_{ML}=20.409$, $p<0.001$) y del río Ucayali ($S_{ML}=23.429$, $p<0.001$) ($\chi^2=7.81$; 5%; gl 3).

Asimismo, se realizaron las comparaciones entre las hembras de ambos ríos y los machos de ambos ríos, teniendo como resultado que no existen diferencias significativas entre hembras del río Amazonas y del río Ucayali ($S_{ML}=0.826$, $p>0.05$), tampoco existen diferencias significativas entre machos del río Amazonas y el río Ucayali ($S_{ML}=-0.588$, $p>0.05$), lo que podría indicar que se trata de un mismo stock. Estos resultados se encuentran registrados en la tabla 11.

Tabla 11: Resultados obtenidos a través del test de Máxima Verosimilitud para la comparación de las curvas de crecimiento de sardina (*Triporthus angulatus*)

Test de Máxima Verosimilitud (SML)							
Comparación de las curvas de crecimiento entre sexos de un mismo río				Comparación de las curvas de crecimiento entre sexos en ambos ríos			
Río	Sexo	SML	p	Río	Sexo	SML	p
Amazonas	H	20.49	$p<0.001$	Amazonas	H	0.826	$p>0.05$
	M			Ucayali	H		
Ucayali	H	23.429	$p<0.001$	Amazonas	M	-0.588	$p>0.05$
	M			Ucayali	M		

No hay estudios previos que comparen las curvas de crecimiento en sardina, sin embargo, diversos investigadores han observado un dimorfismo sexual en otras especies amazónicas, siendo las hembras generalmente las de mayor tamaño como es el caso del *Triporthus trifurcatus*, Piraña roja (*Pygocentrus nattereri*), Dorado (*Brachyplatystoma rousseauxii*), Gamitana (*Colossoma macropomum*) (Duponchelle *et al.*, 2007; Hauser *et al.*, 2018; Loubens y Panfili, 1997, Martins-Quieroz *et al.*, 2008). Estas diferencias en el crecimiento pueden derivarse a una respuesta genética o fenotípica a las variables ambientales (Hauser *et al.*, 2018)

y son más notables luego de alcanzar la madurez sexual (Loubens y Panfili, 1997, Duponchelle *et al.*, 2007).

b) Índice de phi prima (Φ')

Los valores de Φ' estimados en este estudio fueron similares para la sardina proveniente del río Amazonas y el río Ucayali, tal como se puede observar en la Tabla 12.

Tabla 12: Valores de phi para la sardina (*Triportheus angulatus*) de los ríos Amazonas y Ucayali

Lugar	Sexo	Φ
Río Amazonas	Total	2.23
	Hembra	2.30
	Macho	2.20
Río Ucayali	Total	2.27
	Hembra	2.28
	Macho	2.39

Los valores obtenidos sugieren un desempeño de crecimiento de la sardina similar en ambos ríos, cercanos al mencionado por López *et al.* (2012) en la cuenca de Iténez Φ' : 2.58 y Sá-Olivera (2015) en la reserva Curacay Φ' : 2.56. Esto concuerda con lo citado por Pauly y Munro (1984) quienes indicaron que esta prueba tiende a presentar valores muy similares entre sí a nivel de especie.

Prestes *et al.* (2010) en lago Grande de Manacapuru (Brasil) obtiene para la sardina un Φ' : 2.74, el cual es un valor mayor comparado con nuestros resultados, el cual era de esperarse debido al alto valor de L_{∞} obtenidas en ese estudio ($L_{\infty}=26.78$), considerando que Φ' resulta de la relación de los parámetros L_{∞} y k .

Con ello podemos presumir que los parámetros de crecimiento obtenidos en este estudio para sardina en ambos ríos se encuentran dentro del rango para la especie.

V. CONCLUSIONES

- 1) El período de formación de los anillos de crecimiento en la sardina (*Triportheus angulatus*) es anual, y coincide con la temporada seca e inicio de la creciente en la región.
- 2) La sardina puede llegar a los cuatro años de vida en el río Amazonas y cinco años en el río Ucayali.
- 3) Los parámetros de crecimiento para la sardina procedente del río Amazonas fue de Hembras: $L_{\infty}= 14.806$, $k= 0.911$ y $t_0= -0.215$; Machos: $L_{\infty}= 14.457$, $k= 0.766$ y $t_0= -0.399$ y para sardina procedente del río Ucayali fue de Hembras: $L_{\infty}= 15.573$, $k= 0.790$ y $t_0= -0.174$; Machos: $L_{\infty}= 13.520$, $k= 1.338$ y $t_0= 0.106$.
- 4) Se encontraron diferencias significativas en el crecimiento entre sexos en la sardina proveniente del río Amazonas y del río Ucayali, siendo las hembras las que muestran, en ambos ríos, un mayor crecimiento tanto en peso como en longitud.
- 5) No existen diferencias significativas en longitud entre las hembras de ambos ríos ni de longitud entre los machos en ambos ríos.

VI. RECOMENDACIONES

- Realizar estudios sobre el ciclo reproductivo de la sardina a fin de generar nuevos conocimientos biológicos-pesqueros de la especie como fecundidad, edad y talla de primera madurez sexual.
- Extraer las muestras de sardina directamente de las zonas de pesca que permitan una mayor representatividad de las tallas, evitando la selectividad del arte usado.
- Realizar un estudio usando la lectura de microincrementos en los otolitos que permita validar el patrón de formación de los anillos anuales.
- Incluir en el Reglamento de ordenamiento pesquero de la amazonía un plan de manejo de la sardina que incluya la implementación de la talla mínima de captura y época de veda durante el periodo de reproducción.
- Realizar un estudio a nivel molecular que permita corroborar que la sardina de ambos ríos pertenece al mismo stock.
- Realizar un estudio morfométrico y molecular a la sardina de la Amazonía a fin de identificar si toda la población pertenece al mismo stock.

VII. BIBLIOGRAFÍA

1. Adams, L.A. (1940). Some characteristic otoliths of American Ostariophysi. *Journal of Morphology*, 66, 497-527.
2. Araujo-Lima, C. A. R. M. (1984). Distribuição espacial e temporal de larvas de Characiformes em um setor do rio Amazonas, próximo a Manaus, Am. (Tesis de maestría). Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia/Fundação Universidade do Amazonas, Manaus, Amazonas.
3. Araya, M. y Cubillos, L. (2002). Análisis retrospectivo del crecimiento en peces y sus problemas asociados. *Gayana (Concepción)*. 66(2), 161-179. doi: 10.4067/S0717-65382002000200010
4. Arkhipkin A.I. y Roa-Ureta, R. (2005). Identification of ontogenetic growth models for squid. *Marine and Freshwater Research*, 56(4): 371-386. doi: 10.1071/MF04274
5. Arzola-Sotelo, E. (2014). Aplicación del enfoque multimodelo para la evaluación del crecimiento individual de la curvina golfina *Cynoscion othonopterus* en el Alto Golfo de California. México. *Ciencia pesquera*, 22(1): 79-88.
6. Barretto, A.; Sáez, M.; Rico, M.; Jaureguizar, A. (2011). Age determination, validation and growth of Brazilian flathead (*Percophis brasiliensis*) from the southwest Atlantic coastal waters (34°-41°S) Lat. Am. J. Aquat. Res, 39(2): 297-305.
7. Barthem, R. y Goulding, M. (2007). Un ecosistema inesperado: la Amazonía revelada por la pesca. Lima, Perú: Asociación para la Conservación de la Cuenca Amazónica (ACCA).

8. Barros, N.; Lima, L.; Araujo, A.; Gurgel, L.; Chellappa, N.; Chellappa, S. (2016). Estudos sobre as táticas e as estratégias reprodutivas de sete espécies de peixes de água doce do rio grande de norte, Brasil. *Holos*, 3: 84-103. doi: 10.15628/holos.2016.3648
9. Bertalanffy, L.V. (1938). A quantitative theory of organic growth: Inquiries on growth laws II. *Human Biol.*, 10: 181-213.
10. Campana, S. (1990). How reliable are growth back-calculations base on otoliths? *Can. J. Fish Aquat. Sci.*, 47(11): 2219-2227. doi: 10.1139/f90-246
11. Campana, S. (1999). Chemistry and composition of fish otoliths: pathways, mechanisms and applications. *Marine Ecology*, 188: 263-297. doi: 10.3354/meps188263
12. Campana, S. (2001). Accuracy, precisión and quality control in age detemination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *Journal of Fish Biology*, 59: 197-242. doi: 10.1111/j.1095-8649.2001.tb00127.x
13. Campana, S. y Neilson, J.D. (1985). Microestructure of fish otoliths. *Can. J. Fish Aquat. Sci*, 42(5): 1014-1032. doi: 10.1139/f85-127
14. Chang, W. (1982). A statistical method for evaluating the reproducibility of age determination. *Can. J. Fish Aquat. Sci*, 39(8): 1208-1210. doi: 10.1139/f82-158
15. Csirke, J. (1989). Introducción a la dinámica de poblaciones de peces. Callao, Perú. FAO, Doc. Téc. Pesca. Recuperado de <http://www.fao.org/3/T0169S/T0169S00.htm>
16. Cutrim, L.; Batista, V. (2005). Determinacao de idade e crescimento do mapará (*Hypophthalmus marginatus*) na Amazonia Central. *Acta Amazónica*, 35(1): 85-92. doi: <https://doi.org/10.1590/S0044-59672005000100013>

17. Da Silva, A. (2000). Estudio morfológico dos otolitos Sagitta, Asteriscus e Lapillus de teleósteos (Actinopterygii, Teleostei) de Portugal continental (Tesis de doctoral). Universidade de Lisboa, Lisboa.
18. Dirección Regional de la Producción – DIREPRO. (2002). Actividad pesquera y acuícola en la región Loreto. 17p
19. Dirección Regional de la Producción – DIREPRO. (2016). Boletín Estadístico marzo 2016. Oficina de planeamiento y presupuesto. Loreto. 67p.
20. Duponchelle, F. ; Lino, F. ; Hubert, N. ; Panfili, J. ; Renno, J.F. ; Baras, Torrico J.P. ; Dugue, R. ; Nuñez, J. (2007). Environment-related life history trait variations of the red-bellied piranha, *Pygocentrus nattereri*, in two river basins of the Bolivian Amazon. J. Fish Biol, 71(4): 1113–1134. doi : 10.1111/j.1095-8649.2007.01583.x
21. Fabr , N.N.; Saint-Paul, U. (1998). Annulus formation on scales and seasonal growth of the Central Amazonian anostomid *Schizodon fasciatus*. J Fish Biol., 53(1):1–11. doi: 10.1111/j.1095-8649.1998.tb00103.x
22. Ferreira, E. J. G.; Zuanon, J. A. S.; Dos Santos, G. M. (1998). Peixes comerciais do m dio Amazonas: Regi o de Santar m, Par . Bras lia: Ediciones IBAMA.
23. Galvis, G.; Mojica, J.; Duque, S R.; Castellanos, C.; S nchez, P.; Arce, M.; Gutierr z, A.; Jim nez, L F.; Santos, M.; Vejarano, S.; Arbel ez, F.; Prieto, E.; Leiva, M. (2006). Peces del medio Amazonas regi n de Leticia. Serie de gu as tropicales de campo 5. Bogot , Colombia: Conservaci n Internacional.
24. Garc a, A.; Alonso, J.C.; Carvajal F., G.; Moreau, J.; Nu ez, J.; Renno, J. F.; Tello, S.; Montreuil, V.; Duponchelle, F. (2009a). Life-history characteristics of the large Amazonian migratory catfish *Brachyplatystoma rousseauxii* in the Iquitos regi n, Peru. Journal of Fish Biology, 75: 2527-2551. doi: 10.1111/j.1095-8649.2009.02444.x

25. García, A.; Tello, S.; Vargas, G.; Duponchelle, F. (2009b). Patterns of comercial fish landings in the Loreto región (Peruvian Amazon) between 1984 and 2006. *Fish Physiol Biochem.* Springer Science+Business Media B.V, 35(1): 53-67. doi: 10.1007/s10695-008-9212-7
26. García, A.; Arbildo, M.; Vargas, G.; Tello, S. (2009c). Propuesta de Manejo de la “Sardina” *Triportheus angulatus* en Loreto. Memoria Institucional 2009. Iquitos, Perú. Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana. Recuperado de: http://www.iiap.org.pe/Archivos/publicaciones/Publicacion_1479.pdf
27. García, A.; Vargas, G.; Tello, S.; Duponchelle, F. (2012). Desembarque de pescado fresco en la ciudad de Iquitos, región Loreto - Amazonía Peruana. *FOLIA AMAZÓNICA*. Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana, 21: 45 – 52.
28. García-Dávila, C.; Sánchez, H.; Flores, M.; Mejía, J.; Angulo, C.; Castro Ruiz, D.; Estivals, G.; García, A.; Vargas, G.; Nolorbe, C.; Núñez, J.; Mariac, C.; Duponchelle, F.; Renno, J.-F. (2018). Peces de consumo de la Amazonía peruana. Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (IIAP). Recuperado de: <http://repositorio.iiap.gob.pe/handle/IIAP/368>
29. Goncalves, R. (1984). Biología alimentar de tres especies de *Triportheus* (Pisces: Characoidei, characidae) do Lago do Castanho, Amazonas. *Acta Amazónica*, 14 (81-2): 48-76.
30. Goulding, M. (1980). The fishes and the forest explorations in Amazonian natural history. *Explorations in Amazonian Natural History*. Berkley, Los Angeles/London: University of California press.
31. Griffiths, S.; Fry, G.; Manson, F.; Lou, D. (2010). Age and growth of Longtail Tuna (*Thunnus tonggol*) in tropical and temperate waters of the central Indo -Pacific. *ICES Journal of Marine Science*, 67(1): 125-134.

32. Haddon, M. (2001). *Modelling and quantitative methods in fisheries*. Boca Raton, Florida. Chapman & Hall/CRC.
33. Hauser, M.; Doria, C.; Melo, L.; Santos, A.; Ayala, D.; Nogueira, L.;... Duponchelle, F. (2018). Age and growth of the Amazonian migratory catfish *Brachyplatystoma rousseauxi* in the Madeira River basin before the construction of dams. *Neotropical Ichthyology*, 16(1): e170130. doi: 10.1590/1982-0224-20170130
34. Hofling, J.; Ishikawa, L.; Ribeiro, F.; Bertolim, R.; Beluzzo, A. (2000). Distribuição, reprodução e alimentação de *Triportheus signatus* (*Triportheus angulatus*) no serervatório de Salto Grande, Bacia do rio Piracicaba, sp, Brasil. *Bioikos*, PUC-Campinas, 14(1): 16-23.
35. Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana - IIAP. (2011). Propuesta de manejo de poblaciones naturales de ocho especies de peces de importancia comercial en Loreto. Proyecto: Manejo de Recursos Pesqueros Amazónicos (PESCA) en Iquitos. Programa de Investigación para el Uso y Conservación del Agua y sus Recursos – AQUAREC. Iquitos, Perú. Instituto de Investigaciones de la Amazonia Peruana - IIAP. 17 p.
36. Jepsen, D. B.; Winemiller, K.O.; Taphorn, D.C.; Rodriguez Olarte, D. (1999). Age structure and growth of peacock cichlids from rivers and reservoirs of Venezuela. *Journal of Fish Biology*, 55: 433-450.
37. Khemiri, S.; Gaamour, A.; Zylberberg, L.; Meunier, F.; Romdhane, M. (2005). Age and growth of bogue, *Boops boops*, in Tunisian waters. *Acta adriática*, 46(2): 159-175.
38. Kimura, D. K. (1980). Likelihood methods for the von Bertalanffy growth curve. *Fish.Bull – Noaa*, 77: 765-766.
39. Lara-Mendoza R. E. y Márquez-Farías, J.F. (2014). Estructura de tallas y relación peso-longitud del pez guitarra pinta, *Rhinobatos glaucostigma* (Rajiformes: Rhinobatidae) en la plataforma continental de Sinaloa, México. *Hidrobiológica*, 24 (2):

- 119-127. Recuperado de:
http://www.scielo.org.mx/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S018888972014000200-004&lng=es&tlng=es
40. Leta, H. y Keim, A. (1982). Lectura de edades en otolitos de peces teleósteos. Montevideo, Uruguay. FAO. Recuperado de:
<http://www.fao.org/docrep/field/003/AC567S/AC567S00.htm#TOC>
41. López, E.; Pouilly, M.; Vallejos, A.; Pérez, T.; Rejas, D. (2012). Effect of water quality on growth of four fish species in the Iténez basin (Upper Madera, Amazon). *Environ Biol Fish*, 95:371-381. doi: 10.1007/s10641-012-0011-8
42. López, J. (2010). El Mercado de productos pesqueros en la ciudad de Iquitos. INFOPESCA. 40p.
43. Loubens, G. y Panfili, J. (1992). Estimation de l'âge individuel de *Prochilodus nigricans* (Teleostei: Prochilodidae) dans le Béni (Bolivie): protocole d'étude et application. *Aquatic Living Resources*, 5: 41-56.
44. Loubens, G. y Panfili, J. (1995). Biologie de *Prochilodus nigricans* (Teleostei: Prochilodontidae) dans le bassin du Mamoré (Amazonie bolivienne). *Ichthyol. Explor. Freshw*, 6 : 17 – 32.
45. Loubens, G. y Panfili, J. (1997). Biologie de *Colossoma macropomum* (Teleostei: Serrasalminidae) dans le bassin du Mamoré (Amazonie bolivienne). *Ichthyol. Explor. Freshw*. 8 : 1–22.
46. Ma, B.; Xie, C.; Huo, B.; Yang, X.; Li, P. (2010). Age validation, and comparison of otolith, vertebra and opercular bone for estimating age of *Schizothorax o'connori* in the Yarlung Tsangpo River, Tibet. *Environ. Biol Fish* 90, 159-169. doi: 10.1007/s10641-010-9727-5

47. Malabarba, M. (2004). Revision of the Neotropical genus *Triportheus* Cope, 1872 (Characiformes: Characidae). *Neotropical Ichthyology*, 2 (4): 167-204. doi: 10.1590/S1679-62252004000400001
48. Maldonado, L. (2004). Biología de la reproducción y crecimiento de *Colossoma macropomum* en la Amazonía boliviana (tesis doctoral). Universidad mayor de San Andrés. La Paz-Bolivia.
49. Marín, G.; Aron, A. (2006). Variación temporal de la dieta de “Sardina” *Triportheus angulatus* (Characiformes, Characidae) en una laguna de la selva amazónica peruana. *Folia Amazónica*. 15 (1-2). doi: 10.24841/fa.v15i1-2.233
50. Maroñas, M. (2006). Crecimiento individual en peces. Cátedras de Ecopoblaciones. Recuperado de: <http://www.fcnym.unlp.edu.ar/catedras/ecopoblaciones>.
51. Martins-Queiroz, M.; Mateus, L.; Valdener, G.; Venere, P. (2008). Reproductive biology of *Triportheus trifurcatus* (Castelnau, 1855) (Characiformes: Characidae) in the middle rio Araguaia, MT, Brazil. *Neotropical Ichthyology*, 6(2): 231-236. doi: 10.1590/S1679-62252008000200010
52. Medina, S. (2006). Edad y crecimiento de la Sierra del Pacífico *Scomberomorus sierra* (Jordan y Starks, 1895), en el Golfo de California, México (tesis de maestría). Instituto Politécnico Nacional, La Paz, México.
53. Mendivil-Mendoza, J. E.; Rodríguez-Domínguez, G.; Castillo-Vargasmachuca, S. G.; Ortega-Lizárraga, G. G. y Aragón-Noriega, E. A. (2017). Estimación de los parámetros de crecimiento de la Curvina Golfina *Cynoscion othonopterus* (pisces: sciaenidae) por medio de los casos del modelo de schnute. *Revista de ciencia y tecnología de América*, 42(9): 570-577.
54. Montreuil, V. y Tello J.S. (2006). Determinacion de edad en “boquichico” (*Prochiodus nigricans* AGASSIZ, TELEOSTEI: Characoidei) mediante lectura de esclerites en escamas. *Folia Amazónica*. 1. 27. 10.24841/fa.v1i1-2.94.

55. Morales-Nin, B. Determinación del crecimiento de peces óseos en base a la microestructura de los otolitos. (1991). Documento Técnico de Pesca. FAO, (58p.). N°. 322. Recuperado de: https://books.google.com.pe/books?id=vCtx--MKIoQC&pg=PA7&lpg=PA7&dq=otolitos+PECES&source=bl&ots=DJSSlrmB8&sig=KRjGdqpzWB3krHdZNFZnta_KJbE&hl=es&sa=X&ved=0ahUKEwjim47ZvMXLAhWDJR4KHQfBAloQ6AEIUzAL#v=onepage&q=otolitos%20PECES&f=false.
56. Morales, M. y Gonzáles, W. (2009). Edad y crecimiento del pez *Haemulon steindachneri* (Perciformis: Haemulidae) en el suroeste de la isla de Margarita, Venezuela. *Revista de Biología Tropical*, 58(1): 299-310. Recuperado de: http://www.scielo.sa.cr/scielo.php?script=sci_arttext&pid=S0034-77442010000100022&lng=en&tlng=es.
57. Nascimento, W. S.; Araújo, A.; Barros, N.; Gurgel, L.; Costa, E.; Chellapa, S. L. (2011). Length-weight relationship for seven freshwater fish species from Brasil. *Appl. Ichthyol.*, 28: 272-274. doi: 10.1111/j.1439-0426.2011.01906.x
58. Panfili, J. (1993). Estimation de l'âge individuel des poissons: Méthodologies et applications á des populations naturelles tropicales et tempérées (tesis doctoral). Université Montpellier II. París-Francia.
59. Panfili, J.; De Pontual, H.; Troadec, H.; Wright P. (2002). *Manual of Fish Sclerochronology*. Brest, France: Ifemer – IRD.
60. Pauly, D; Munro, J. L. (1984). Once more on growth comparison in fish and invertebrates. *Fishbyte* 2(1):21
61. Prestes, L. ; Mota, M. ; Ribeiro, F. y Bittencourt, M. (2010). Dinámica populacional de *Triportheus albus*, *T. angulatus* e *T. auritus* (Characiformes : characidae) em lagos de Amazonia central. *Biota Neotrop.*, 10(3): 177-181. doi : 10.1590/S1676-06032010000300020

62. Richter, H. y Mcdermott, J.G. (1990). The staining of fish otoliths for age determination. *J. Fish Biol.* 36(5) : 773-779. doi : 10.1111/j.1095-8649.1990.tb04331.x
63. Riofrío, J.; Ferré, W.; Velarde, D. (2008). Contribuciones para el manejo de la pesquería comercial en Pucallpa (Ucayali, Perú). Centro del Bien Común. El Manejo de las Pesquerías en Ríos Tropicales de Sudamérica. Capítulo 7. Pag. 238-256. Recuperado en: <https://prd-idrc.azureedge.net/sites/default/files/openebooks/420-8/>
64. Robinson, P. (2015). Informe Temático N°140/2014-2015. Estado Situacional de la pesca artesanal en la selva de Perú. Congreso de la República. Recuperado en: [http://www2.congreso.gob.pe/sicr/cendocbib/con4_uibd.nsf/EF4F964B127C4AE605258060005D07C6/\\$FILE/93_INFTEM140_2014_2015_pesca_artesanal.pdf](http://www2.congreso.gob.pe/sicr/cendocbib/con4_uibd.nsf/EF4F964B127C4AE605258060005D07C6/$FILE/93_INFTEM140_2014_2015_pesca_artesanal.pdf)
65. Rocha-Olivares, A. y Gómez-Muñoz, V. (1993). Validación del uso de otolitos para determinar la edad del Huachinango del pacífico *Lutjanus peru*, en la bahía de la Paz y Aguas adyacentes, B.C.S., Mexico. *Ciencias Marinas* 19(3): 321-331.
66. Ruiz, A. (2011). Historia de vida de la “Arahuana” *Osteoglossum bicirrhosum* (Cuvier, 1829) en tres cuencas de la Amazonía peruana (tesis de maestría). Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Lima, Perú.
67. Sá-Oliveira, J. C.; Angelini, R.; Isaac-Nahum, V.J. (2015). Population parameters of the fish fauna in a long-established Amazonian reservoir (Amapá, Brasil). *J. Appl. Ichthyol.* 31, 290-295. doi: 10.1111/jai.12667
68. Servicio de Hidrografía y Navegación de la Amazonía – SEHINAV. Marina de Guerra del Perú. (2018). Estaciones limnimétricas. Disponible en <https://www.dhn.mil.pe/shnaNEW/index.php?seccion=histograma>
69. Silva, E. y Steward, D. (2006). Age structure, growth and survival rates of the comercial fish *Prochilodus nigricans* (bocachico) in North-eastern Ecuador. *Environ Biol Fish.* 77:63-77. doi: 10.1007/s10641-006-9055-y

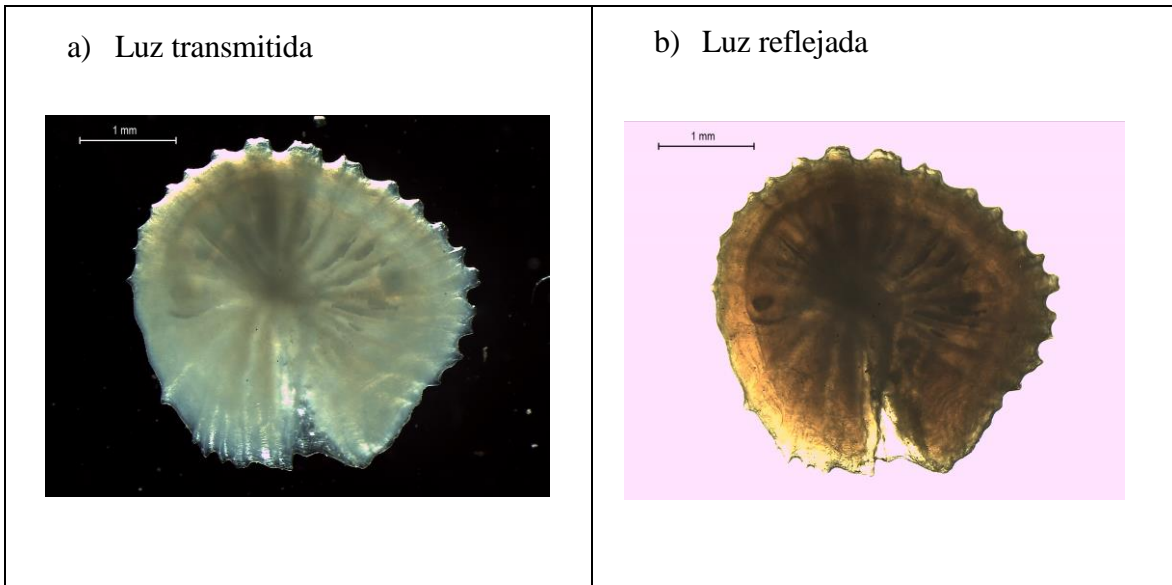
70. Soares, M.G.M., Silva, F.R., Anjos, H.D.B., Prestes, L., Bevilaqua, D.R.; Campos, C.P. (2009). Ambientes de pesca e a ictiofauna do complexo lacustre do lago grande de Manacapuru, AM: Composição taxonômica e Parâmetros populacionais. En A pesca na Amazônia Central – Ecologia, conhecimento tradicional e formas de manejo (p. 59-89). Manaus: Editorial EDUA.
71. Soares de Araujo, A.; Barreto, L.; Silva, W.; Yamamoto, M; Chellappa, S. (2012). Características morfométricas-merísticas e aspectos reprodutivos da sardinha de água doce, *Triportheus angulatus* (Osteichthyes: Characiformes) do rio Acauã do bioma Caatinga. *Biota Amazônica*, 2(1): 59-73. doi: 10.18561/2179-5746/biotaamazonia.v2n1p59-73
72. Soares de Santana, H. (2018). Idade e crescimento em peixes: de ciencia à modelagem populacional (tesis doctoral). Universidade Estadual de maringá, Maringa, Brasil.
73. Sparre, P. y Venema, S.C. (1997). Parte 1. Manual. Documento Técnico de Pesca. FAO (p. 301). Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales. Recuperado de: <http://www.fao.org/documents/card/es/c/88c572ae-835d-5f1a-ac64-cb06864dbe81/>
74. Tello, S. (1998). Analysis of a multispecies fishery: the commercial fishery fleet of Iquitos, Amazon basin, Peru. Oregon State University.
75. Tello, S. y Bayley, P. (2001). La pesquería comercial de Loreto con énfasis en el análisis de la relación entre captura y esfuerzo pesquero de la flota comercial de Iquitos, cuenca del Amazonas (Perú). *Folia Amazónica*, 12:123–139.
76. Tello, J. Y Montreuil, V. 1994. Características de la flota pesquera comercial de Iquitos. *Folia Amazónica*, 6: 1-2.
77. Törnvall, G. (2004). Periodicidad en la formación de los anillos en otolito y estimación de los parámetros de crecimiento de *Helicolenus lengerichi* (Norman, 1937) en la X región, Chile (tesis de grado). Universidad Austral de Chile, Valdivia, Chile.

78. Trinidad, A. (2014). Modelos de crecimiento en biología, su significado biológico y selección del modelo por su ajuste (tesis de maestría). Universidad Autónoma Metropolitana, Iztapalapa. México D.F., México.
79. Vela, A.; Zorrilla, L; García, A.; Dañino, A. (2013). Análisis de los desembarques de pescado fresco en la ciudad de Pucallpa, región Ucayali. FOLIA AMAZÓNICA. Iquitos, Perú. Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana, 22 (1-2) 2013: 7 – 14. doi: 10.24841/fa.v22i1-2.27
80. Villacorta, M. (1997). Estudio de idade e crescimento do tambaqui (*Colossoma macropomum*) no Amazonas central, pela analicé de marcas sazonais nas estruturas mineralizadas e microestruturas dos otolitos (Tesis doctoral). Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia – Universidad Federal del Amazonas, Brasil.
81. Villamor, B., Landa, J., Antolínez, A., Barrado, J., Dueñas, C., Hernández, C., Meijide, M., Navarro, M.R., Riveiro, I. (2015). Age determination procedures for pelagic and benthic species from ICES area in Spanish Institute of Oceanography (IEO). España: Instituto Español de Oceanografía (IEO).
82. Watabe, N.; Tanaka, K.; Yamada, J.; Dean, J.M. (1982). Scanning electron microscope observations of the organic matrix in the otolith of the teleost fish *Fundulus heteroclitus* (Linnaeus) and *Tilapia nilotica* (Linnaeus). J Exp. Mar. Biol. Ecol., 58:127–134. doi: 10.1016/0022-0981(82)90100-9
83. Wells, B.; Friendland, K.; Clarke, L. (2003). Increment patterns in otoliths and scales from mature Atlantic salmon *Salmo salar*. Marine Ecology progress series. USA, 2:293-298.
84. Wright, P.; Talbot, C.; Thorpe, J.E. (1992). Otolith calcification in Atlantic salmon parr, *Salmo salar* L and its relation to photoperiod and calcium metabolism. J Fish Biol., 40:779–790.

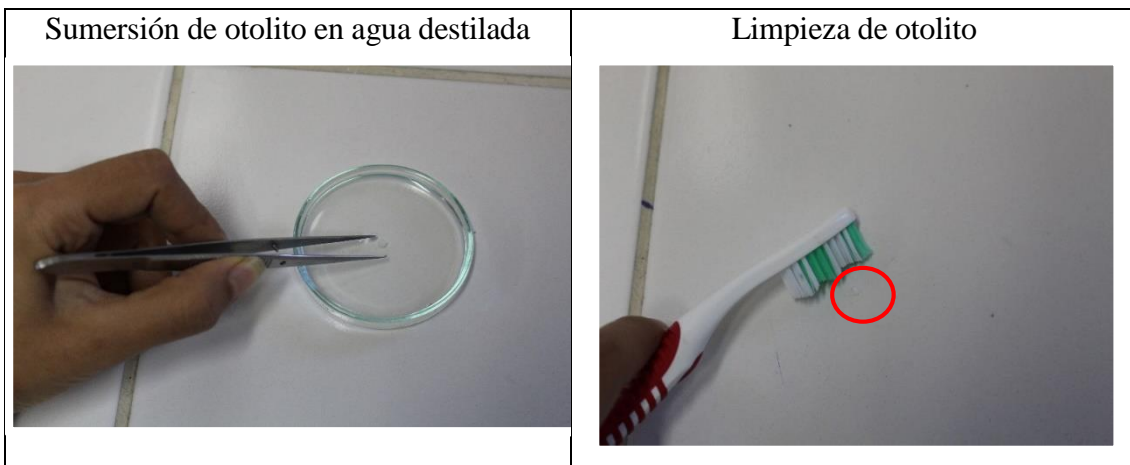
85. Yamamoto, K.; Soares, M.; Freitas, C. (2004). Alimentação de *Triportheus angulatus* (Spix y Agassiz, 1829) no lago Camaleão, Manaus, AM, Brasil. *Acta Amazónica*, 34(4) 2004: 653 – 659.
86. Živkov, M.; Trichkova, T.; Raikova-Petrova, G. (1999). Biological reasons for the unsuitability of growth parameters and índices for comparing fish growth. *Environmental Biology of Fishes*, 54: 67-76. doi: 10.1023/A:1007425005491

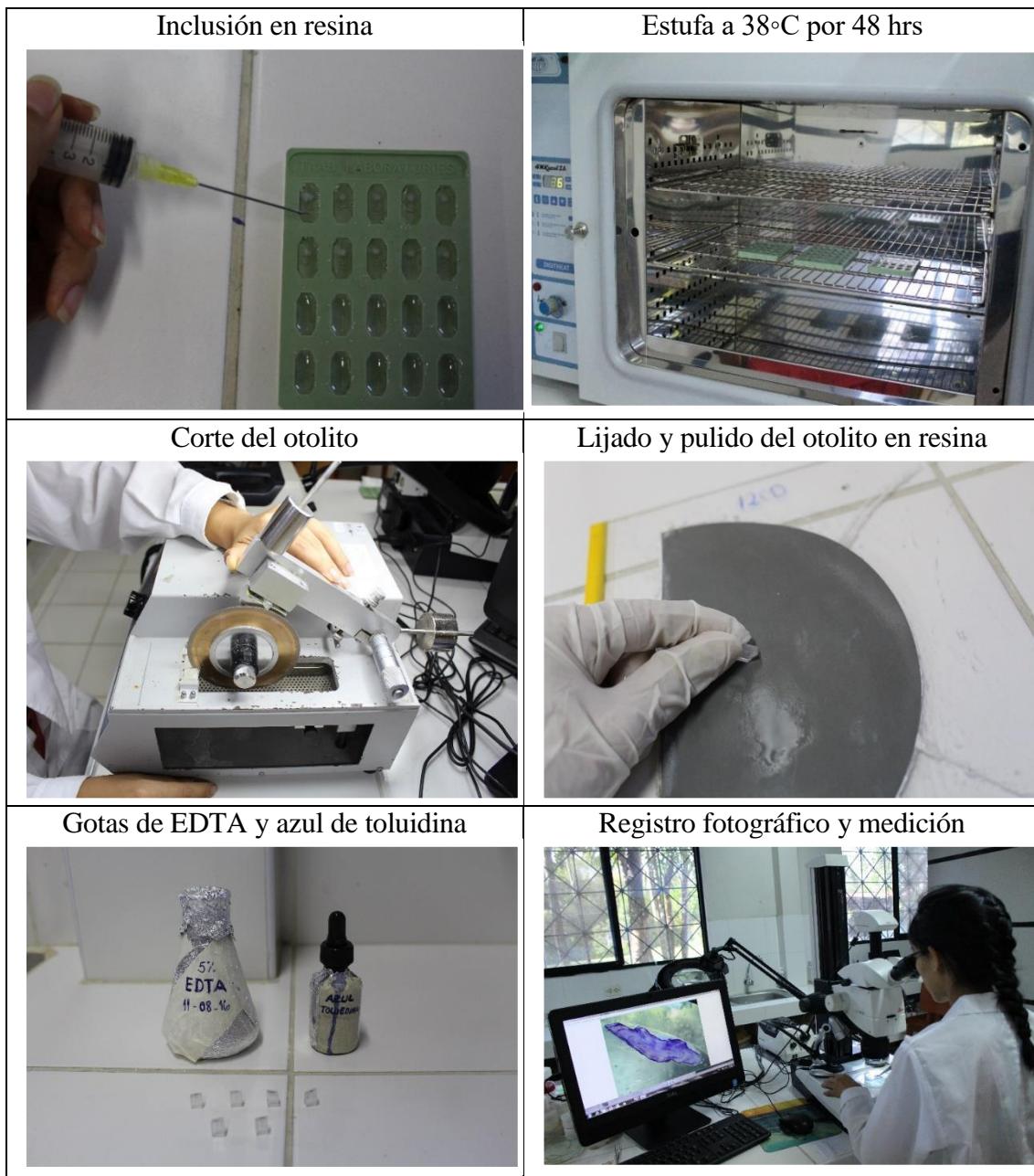
VIII. ANEXOS

Anexo 1: Otolitos enteros de sardina bajo a) luz transmitida y b) luz reflejada



Anexo 2: Etapas de la preparación del otolito, desde el tratamiento previo y limpieza hasta la fotografía de la sección teñida





Anexo 3: Tabla de tallas observadas y retrocalculadas de sardina proveniente de los ríos Amazonas y Ucayali

a) Río Amazonas:

Nº	Long est.	Dist. Núcleo a 1er anillo	Dist. Núcleo a 2do anillo	Dist. Núcleo a 3er anillo	Dist. Núcleo a 4to anillo	Dist. Núcleo a borde interior	Dist. núcleo a extremo otolito	Tallas retrocalculadas			
								1	2	3	4
1	10.5	1.3					1.69	8.69			
2	11.5	1.33					1.72	9.50			
3	10.7	1.21				1.59	1.64	8.60			

4	10.3	1.41				1.69	1.7	9.00			
5	12.4	1.52				1.92	1.95	10.26			
6	12	1.24	1.76				1.84	8.96	11.59		
7	11.6	1.49				1.83	1.88	9.75			
8	12.2	1.45				1.85	1.89	9.98			
9	10.8	1.41				1.69	1.75	9.22			
10	11	1.32				1.74	1.79	8.81			
11	14.4	1.81	2.3			2.54	2.59	10.87	13.09		
12	14.1	1.54	1.85			2.09	2.14	10.90	12.55		
13	14.7	1.33	1.75			2	2.05	10.48	12.94		
14	14.3	1.34	1.77			1.91	1.98	10.54	13.07		
15	15.1	1.35	1.8			2.15	2.2	10.30	12.84		
16	13.7	1.49	1.87				1.89	11.37	13.58		
17	11.5	1.3				1.9	1.95	8.56			
18	9.9	1.05				1.53	1.63	7.33			
19	11.6	1.23	1.65				1.95	8.30	10.23		
20	13.4	1.56	1.91			2.07	2.1	10.64	12.43		
21	12.9	1.17	1.61			1.84	1.86	9.11	11.53		
22	14	1.83				2.19	2.22	12.01			
23	14.5	1.54	1.84	1.93		2.06	2.08	11.43	13.14	13.65	
24	13.6	1.18	1.88			2.2	2.29	8.30	11.64		
25	13.1	1.32	1.84				1.97	9.66	12.41		
26	12.2	1.26	1.7			1.86	1.88	9.06	11.29		
27	11	1.44				1.75	1.78	9.41			
28	11.4	1.59				2.07	2.11	9.25			
29	11.1	1.32				1.94	1.98	8.29			
30	12.6	1.38	1.76			1.98	2.03	9.42	11.28		
31	11.9	1.36				1.78	1.85	9.46			
32	11.8	1.45				1.89	1.94	9.49			
33	12.7	1.42	1.76			1.95	1.99	9.83	11.54		
34	12.1	1.03				1.5	1.63	8.63			
35	11	1.14				1.62	1.75	8.10			
36	11.1	1.46	1.9				1.95	8.98	10.88		
37	12.2	1.17	1.93			2.15	2.21	7.72	10.99		
38	10.4	1.27				1.61	1.63	8.69			
39	11.7	1.18	1.56				1.65	9.13	11.21		
40	14.6	1.09	1.74	1.97		2.06	2.1	8.86	12.56	13.86	
41	14.1	1.47	1.92			2.12	2.21	10.27	12.60		
42	11.5	1.39				1.7	1.73	9.77			
43	11.9	1.42				1.95	1.97	9.32			
44	11	1.15				1.68	1.71	8.27			
45	15.6	1.81	2.24			2.46	2.51	12.00	14.21		
46	14.1	1.49	2.01			2.3	2.38	9.83	12.32		
47	15.5	0.91	1.44	1.55			1.64	9.79	13.94	14.80	
48	14.7	1.48	1.92			2.16	2.21	10.73	13.12		

49	13.5	1.21	1.83			2.07	2.1	8.91	12.11		
50	14.9	1.44	1.94			2.09	2.14	10.90	13.76		
51	15.5	1.36	1.85			2.05	2.09	11.02	14.03		
52	14.5	1.36	1.88			2.06	2.1	10.33	13.26		
53	12.8	1.29	1.71			1.87	1.91	9.51	11.74		
54	13.4	1.56	1.93			2.15	2.23	10.18	11.96		
55	13.8	1.36	1.87			2.01	2.04	10.09	12.87		
56	13.2	1.29	1.75			1.91	1.94	9.67	12.17		
57	13.6	1.57				1.93	1.99	11.29			
58	13.8	1.34	1.79	2.02		2.12	2.16	9.58	11.89	13.08	
59	14.1	1.18	1.91			2.12	2.22	8.75	12.50		
60	13	1.26	1.69			1.86	1.9	9.52	11.86		
61	12.5	1.32				1.69	1.77	10.00			
62	12.6	1.37	1.78			1.92	1.97	9.58	11.64		
63	11.3	1.42				1.64	1.72	9.80			
64	12	1.63				1.81	1.86	10.85			
65	11.2	1.41				1.7	1.78	9.43			
66	12.2	1.24	1.72			1.93	1.97	8.67	10.99		
67	11.7	1.17				1.6	1.64	9.11			
68	12.8	1.34				1.67	1.71	10.61			
69	12.1	1.31	1.71			1.9	1.92	9.11	11.07		
70	11.7	1.53				1.82	1.88	10.02			
71	11.3	1.09				1.62	1.69	8.24			
72	11.7	1.52				1.91	1.95	9.71			
73	10.9	1.2				1.64	1.68	8.55			
74	10.9	1.49				1.78	1.82	9.41			
75	10.3	1.21				1.64	1.68	8.17			
76	10.7	1.28				1.72	1.75	8.54			
77	10.6	1.17				1.71	1.73	8.03			
78	10.2	1.03				1.35	1.4	8.21			
79	10.6	1.36				1.7	1.76	8.80			
80	11.4	1.39				1.79	1.9	9.06			
81	12	1.3	1.74			1.85	1.9	9.05	11.21		
82	9.5	1.29				1.72	1.82	7.51			
83	11.9	1.45				1.85	1.93	9.61			
84	11.4	1.46				1.86	1.92	9.31			
85	12.7	1.61				1.92	2.01	10.70			
86	12.9	1.27	1.72			1.94	1.97	9.27	11.60		
87	11.5	1.43				1.8	1.84	9.53			
88	12.6	0.87					1.16	10.12			
89	13.8	1.23	1.69			1.81	1.84	10.11	12.89		
90	13.6	1.51				1.92	1.97	11.05			
91	13.2	1.3	1.82			1.97	2.01	9.48	12.21		
92	14.1	1.5	2	2.08			2.12	10.76	13.45	13.88	
93	14.1	1.29	1.77			1.92	1.98	10.12	12.89		

94	14.1	1.51				1.9	1.95	11.52			
95	10.7	1.35				1.85	1.89	8.41			
96	10.9	1.46				1.92	1.97	8.77			
97	10.8	1.33	1.73				1.77	8.78	10.62		
98	9.2	1.33					1.51	8.42			
99	9.6	1.41					1.68	8.49			
100	12	1.36	1.98	2.11	2.22		2.27	8.26	10.81	11.34	11.79
101	10.5	1.3				1.51	1.57	9.15			
102	9.8	1.21					1.44	8.66			
103	10.2	1.48					1.67	9.34			
104	12.8	1.14	1.55	1.73			1.89	8.78	10.98	11.94	
105	13	1.47	1.87			1.94	2	10.26	12.33		
106	13.3	1.52	1.77	1.89			2	10.75	12.08	12.72	
107	12.2	1.31	1.57			1.73	1.78	9.68	11.08		
108	12.6	1.36	1.58	1.73			1.81	10.13	11.34	12.16	
109	13	1.5	1.84	2.01			2.08	10.12	11.81	12.65	
110	14.8	1.17	2.02				2.2	9.12	13.81		
111	15	1.27	1.89			2.08	2.17	9.89	13.41		
112	14	1.41	1.81				2.08	10.35	12.53		
113	14	1.24	1.62				1.8	10.48	12.87		
114	14.5	1.61	2.12				2.24	11.17	13.87		
115	13.2	1.42	1.74	1.86			1.97	10.26	11.97	12.61	
116	12.3	1.33	1.71				1.91	9.38	11.29		
117	13	1.25	1.82				2.04	9.00	11.89		
118	10.2	1.5	1.74	2.02			2.14	7.95	8.79	9.78	
119	10.8	1.38					1.63	9.55			
120	11.9	1.49	1.96				2.04	9.41	11.54		
121	12.5	1.32	1.56				1.67	10.44	11.85		
122	10.8	0.93					1.39	8.11			
123	11.3	1.43					1.77	9.64			
124	10.8	1.23					1.62	8.84			
125	10.5	1.41					1.71	9.13			
126	10.4	1.09					1.38	8.78			
127	11.3	1.27					1.63	9.39			
128	15.9	1.54	1.95	2.07			2.15	12.15	14.67	15.41	
129	16	1.38	1.8	1.95			2.06	11.60	14.32	15.29	
130	14.7	1.39	2.07	2.16			2.22	10.20	13.89	14.37	
131	15.8	1.36	1.93	2.17			2.39	10.14	13.27	14.59	
132	15.5	1.38	1.91	2.13			2.31	10.34	13.28	14.50	
133	16.6	1	1.81	2.18	2.41		2.6	8.03	12.37	14.35	15.58
134	15.7	1.86	2.12	2.36	2.47		2.55	12.18	13.50	14.73	15.29
135	11.9	1.37	1.7				1.77	9.82	11.54		
136	11.5	1.42					1.7	10.05			
137	11.9	1.4					1.68	10.36			
138	12.6	1.19					1.61	10.01			

139	12.1	1.36					1.85	9.60			
140	12.8	1.49	1.86				2.1	9.86	11.64		
141	13	1.29					1.67	10.65			
142	11.9	1.43					1.75	10.21			
143	12.4	1.02					1.65	8.69			
144	12.5	1.25					1.65	10.12			
145	13.6	1.39	1.76				2.07	10.01	11.96		
146	14	1.29					1.89	10.40			
147	13.6	1.16	1.56				1.82	9.64	12.04		
148	13.1	1.45					1.75	11.31			
149	12.5	1.1					1.59	9.47			
150	16.3	1.45	2.01	2.32			2.46	10.71	13.81	15.52	
151	15.6	1.35	1.84				2.01	11.36	14.51		
152	15.3	1.37	1.9	2.11			2.18	10.61	13.68	14.89	
153	15.6	1.55	1.83				2.06	12.40	14.16		
154	14.7	1.31	1.71				2.02	10.47	12.85		
155	14	1.33	1.68				1.96	10.36	12.38		
156	14.5	1.38	1.75				1.97	10.96	13.18		
157	13.1	1.36					1.78	10.64			
158	14.4	1.14	1.72	1.83			1.93	9.60	13.12	13.79	
159	12	1.38					1.67	1.71	10.20		
160	12.5	1.43					1.79	10.52			
161	13.3	1.22					1.72	10.21			
162	13.4	1.3					1.82	10.34			
163	12.8	1.35	1.81				2	9.51	11.84		
164	11.8	1.37					1.9	9.25			

b) Río Ucayali

Nº	Long est.	Dist. Núcleo a 1er anillo	Dist. Núcleo a 2do anillo	Dist. Núcleo a 3er anillo	Dist. Núcleo a 4to anillo	Dist. Núcleo a 5to anillo	Dist. núcleo a extremo otolito	Tallas retrocalculadas				
								1	2	3	4	5
1	13.5	1.07	1.5	1.71			1.8	9.77	11.97	13.04		
2	14	1.49	1.79	1.99			2.08	11.25	12.65	13.58		
3	11.4	1.32					1.71	9.78				
4	11.8	1.14	1.54				1.93	8.73	10.29			
5	11.7	1.39	1.83				2.21	8.96	10.43			
6	11.2	1.08	1.52				1.71	8.66	10.43			
7	13.4	1.27	1.85				2.1	9.81	12.32			
8	11.7	1.22					1.62	9.87				
9	13.5	1.05	1.58				1.86	9.50	12.12			
10	13.4	0.99	1.38	1.58			1.73	9.51	11.56	12.61		

11	12.9	0.99	1.51				1.73	9.22	11.81			
12	14.2	1.3	1.8				2.15	10.29	12.59			
13	14.7	1.17	1.7				2.08	10.15	12.80			
14	13.3	1.12	1.68				1.91	9.58	12.22			
15	13.2	1.08					1.7	9.96				
16	10.2	1.05					1.46	8.54				
17	11.5	1.21					1.78	9.20				
18	12.5	1.18	1.57				1.8	9.68	11.45			
19	15	1.03	1.65				2.01	9.79	13.08			
20	13.7	1.39					1.88	11.25				
21	11.5	1.06					1.49	9.42				
22	10.5	1.29					1.61	9.27				
23	12	1.3					1.61	10.52				
24	12.5	1.35	1.61	1.81			2.02	9.78	10.84	11.65		
25	11.6	1.21					1.7	9.50				
26	16	1.12	1.65				2.03	10.76	13.81			
27	15.3	0.83	1.36	1.59			1.89	9.13	12.22	13.55		
28	15	1.17	1.49	1.84			1.96	10.69	12.44	14.35		
29	15.6	0.82	1.45	1.76			2.07	8.78	12.22	13.91		
30	13.6	1.4	1.92				2.05	10.65	13.01			
31	14.1	1.26	1.8				2.01	10.45	13.08			
32	13.5	0.95	1.39				1.68	9.50	11.91			
33	13.7	1.19	1.84				2.14	9.53	12.38			
34	13.2	1.02	1.43	1.69			1.74	9.52	11.62	12.94		
35	13.6	1.06	1.54	1.65	1.73		1.79	9.81	12.30	12.87	13.29	
36	15.1	1.31	1.75	1.95			2	11.38	13.75	14.83		
37	14.6	1.78	2.2				2.26	12.41	14.33			
38	12.7	1.21	1.58				1.78	10.01	11.76			
39	15.1	1.06	1.59				1.96	10.14	13.06			
40	13.7	1.4	1.81	1.99			2.05	10.72	12.60	13.43		
41	13.9	1.31	1.71	1.96			2.14	10.18	11.97	13.09		
42	14	1.01	1.44	1.6			1.69	10.10	12.57	13.48		
43	13.1	1.06	1.69	1.94			1.99	8.99	11.77	12.88		
44	13	1.07	1.59	1.85			1.91	9.18	11.54	12.73		
45	12.8	1.09	1.55				1.63	9.99	12.38			
46	13.2	1.31	1.62				2	10.13	11.51			
47	12.4	1.23	1.8	1.9			1.93	9.46	11.85	12.27		
48	14.1	1.39	1.78	2.03			2.15	10.64	12.41	13.55		
49	9.9	0.95	1.3	1.55			1.76	7.33	8.44	9.23		
50	14.7	1.09	1.31	1.5			1.55	11.62	13.09	14.36		
51	14.9	0.87	1.34	1.64			1.88	9.21	11.86	13.55		
52	15.1	1.31	1.81	1.98			2.1	11.04	13.61	14.48		
53	14.8	0.8	1.31	1.69	1.87		1.92	8.68	11.47	13.54	14.53	
54	15.9	0.72	1.46	1.81	2	2.16	2.29	7.95	11.70	13.47	14.43	15.24
55	13.8	1.05	1.33	1.76			1.87	9.64	11.06	13.24		

56	13.3	1.13	1.71				1.87	9.74	12.53			
57	12.3	1.32	1.64	1.75			1.82	10.10	11.51	11.99		
58	12.5	1.19	1.58	1.73			1.78	9.78	11.58	12.27		
59	13.3	1.2	1.75				1.84	10.17	12.86			
60	14.6	1.28	2.06				2.15	10.43	14.17			
61	14.1	1.55	1.68	1.82	1.88		1.92	12.21	12.88	13.59	13.90	
62	14.1	1.45	1.94	2.21			2.29	10.51	12.60	13.76		
63	14	1.33	1.5	1.64	1.74	1.91	2.01	10.72	11.54	12.22	12.70	13.52
64	13.8	1.36	1.92	2.16			2.25	10.04	12.41	13.42		
65	14.2	1.35	1.64	1.84			1.99	11.02	12.46	13.45		
66	13.9	1.28	1.63	1.83			1.93	10.67	12.41	13.40		
67	16.6	0.98	1.39	1.69			1.84	10.85	13.59	15.60		
68	16.6	1.14	1.67	1.95			2.09	11.01	14.13	15.78		
69	16.5	1.04	1.48	1.93			2.05	10.49	13.11	15.79		
70	16.3	1.06	1.73	1.88	1.95	2.06	2.14	10.25	14.00	14.84	15.24	15.85
71	14.9	1.14	1.79	1.99			2.08	10.11	13.42	14.44		
72	16.2	1.16	1.69	1.88	2.28		2.44	9.96	12.54	13.47	15.42	
73	16.5	0.92	1.31	1.78	1.94		1.98	9.97	12.37	15.27	16.25	
74	12.4	1.18	1.37	1.57			1.6	10.28	11.24	12.25		
75	12.2	1.1	1.46				1.6	9.73	11.51			
76	16.2	1.21	1.69	1.85	2.08		2.32	10.51	12.97	13.79	14.97	
77	14.3	1.49	1.84	2.01			2.06	11.53	13.23	14.06		
78	12.1	1.29	1.68				1.97	9.41	10.95			
79	12.9	1.24	1.4	1.57			1.69	10.61	11.43	12.29		
80	12.6	1.18	1.44	1.57			1.61	10.38	11.72	12.39		
81	12.1	1.09					1.67	9.39				
82	11.8	0.95	1.32				1.5	9.05	10.90			
83	12.6	1.23					1.54	10.93				
84	12	1.09					1.53	9.79				