

## Estimación de la edad y crecimiento de la cachama negra mediante la inferencia multimodal, en la región media del Orinoco en Venezuela

Ángel González<sup>1\*</sup>, Jeremy Mendoza<sup>2</sup>, Freddy Arocha<sup>2</sup>, Arístide Márquez<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Instituto Limnológico, Universidad de Oriente (UDO) Caicara del Orinoco, Bolívar, Venezuela. <sup>2</sup>Instituto Oceanográfico de Venezuela (IOV), Biología Pesquera, Cumaná, Sucre, Venezuela. <sup>3</sup>Instituto Oceanográfico de Venezuela (IOV), Oceanografía Química, Cumaná, Sucre, Venezuela. \*Correo Electrónico: angelgonzalez78@hotmail.com

### RESUMEN

La contribución de la cachama (*Colossoma macropomum*) en la composición por especie de los desembarcos de la pesca artesanal en la región del Orinoco medio, ha disminuido, por lo que se requirió la valoración del rendimiento sostenible de la especie y la generación de información para establecer medidas de conservación. Con base en lo anterior se realizaron estudios de evaluación de la población explotada, para estimar la edad y los parámetros de crecimiento de la especie en la región media Orinoco. La edad fue determinada a partir de los anillos de crecimiento de los otolitos y la longitud-edad mediante el procedimiento del retro-cálculo. Las características del crecimiento se determinaron por inferencia de múltiples modelos como von Bertalanffy, Logístico, Gompertz y Schnute-Richards. Luego, se seleccionó el de mejor ajuste utilizando el criterio de la información de Akaike (AIC). La edad máxima fue de cinco años en peces de hasta 63 cm de longitud total, mientras que los parámetros de crecimiento estimados a partir de un modelo promedio entre los modelos de von Bertalanffy y Schnute-Richards fueron  $L_{\infty} = 74,3$  cm de longitud total,  $K = 0,309$  año<sup>-1</sup> y  $t_0 = -0,358$  años; con un crecimiento relativamente rápido.

**Palabras clave:** recursos pesqueros, evaluación de poblaciones ícticas, peces de agua dulce, *Colossoma macropomum*, dinámica de poblaciones, crecimiento

## Age and growth estimation of the black cachama through multimodal inference in the middle Orinoco region in Venezuela

### ABSTRACT

The contribution of the cachama (*Colossoma macropomum*) in the species composition of artisanal fishing landings in the middle Orinoco region has decreased, so the assessment of the sustainable yield of the species and the generation of information for establish conservation measures, was required. Based on the above, evaluation studies of the exploited population were carried out to estimate the age and growth parameters of the species in the Orinoco medial region. Age was determined from the growth rings of the otoliths and the length-age by the retro-calculation procedure. The growth characteristics were determined by inference from multiple models such as von Bertalanffy, Logístico, Gompertz and Schnute-Richards. Then, the best fit was selected using the Akaike information criterion (AIC). The maximum age was five years in fish up to 63 cm in total length, while the growth parameters estimated from an average model between von Bertalanffy and Schnute-Richards models were  $L_{\infty} = 74.3$  cm in length total,  $K = 0.309$  year<sup>-1</sup> and  $t_0 = -0.358$  years; with relatively rapid growth.

**Key words:** fishery resources, stock assessment, freshwater fishes, *Colossoma macropomum*, population dynamics, growth.

## INTRODUCCIÓN

La cachama, pez de la Familia Characidae (*Colossoma macropomum*), se encuentra entre las especies de mayor importancia comercial y de cultivo en Venezuela. Está ampliamente distribuida en el río Orinoco, desde Puerto Ayacucho hasta el bajo delta (Novoa y Ramos 1982) y en la sub-cuenca del río Apure, desde el pie de monte andino hasta el bajo llano incluyendo los ríos Apure, Portuguesa, Guanare y Caparo, entre otros (Novoa 2002). En la fase adulta, habita en el canal principal del Orinoco y en las lagunas de inundación, donde se alimenta de frutos y semillas de los bosques inundados; mientras que en el estadio juvenil se encuentra frecuentemente en las lagunas de inundación, donde se alimenta de zooplankton (Novoa y Ramos 1982, Araújo-Lima y Goulding 1997).

Durante los años ochenta fue una especie relativamente importante en la composición de la captura de la pesca artesanal en el Orinoco medio, conjuntamente a *Pseudoplatystoma* spp. y *Plagioscion squamosissimus* (Novoa et al. 1984, González et al. 2016). Luego, se describe un incremento importante en su producción en el intervalo 2000-2004 (FAO 2005), para posteriormente disminuir. En relación a lo anterior, se reportó recientemente que los porcentajes de producción son relativamente bajos (INSOPESCA 2017).

Esta disminución de la producción, aunado al tamaño relativamente pequeño de los peces desembarcados, expuso la necesidad de renovar los estudios de evaluación de la población explotada y actualizar la información de los aspectos biológicos de la especie, los cuales no existían para esta población en el río Orinoco.

Entre las variables importantes a estudiar como población explotada, la edad y el crecimiento de la especie son características a tener en cuenta, ya que constituyen una referencia en cuanto a las respuestas de la especie, a influencias ambientales y humanas como la pesca (Mercier et al. 2011, Cruz-Vázquez et al. 2012, Gherard et al. 2013); además de ser una información básica en la aplicación de modelos analíticos de evaluación (González et al. 2015).

La estimación de los parámetros como crecimiento y tamaño medio de los peces desembarcados, es importante; el primero para calcular con mayor precisión el efecto del esfuerzo de pesca, mientras que el segundo, para valorar el rendimiento sostenible de la especie; lo anterior, con el fin de generar información que permita establecer medidas de conservación y que sustenten algunas ya implementadas como la Resolución 002 de INSOPESCA (2002).

En el estudio del crecimiento de los peces, el modelo de von Bertalanffy ha sido extensamente utilizado; no obstante, su uso se ha establecido de manera a priori, sin considerar posibles incertidumbres y asumiendo de manera implícita que constituye el modelo ideal. Algunos investigadores han considerado que lo anterior es poco realista y no justificado desde el punto de vista matemático (Buckland et al. 1997, Burnham y Anderson 2002). Lo anterior puede conducir a errores en las estrategias recomendadas para el manejo de la pesquería (Costa et al. 2013, Aragón-Noriega et al. 2015), ya que ignorar la incertidumbre asociada a la selección del modelo, a menudo sobreestima la precisión y promueve que las predicciones sean menos exactas de lo esperado (Burnham y Anderson 2002).

En alcance a lo expresado, se ha evidenciado la necesidad de utilizar otras metodologías, entre ellas la inferencia de modelos múltiples de crecimiento y la teoría de la información, que permita seleccionar el modelo que muestre una mayor plausibilidad biológica y estadística con relación a los datos (Burnham y Anderson 2002). Este enfoque ha sido considerado recientemente como una mejor alternativa en comparación con el uso a priori del modelo de von Bertalanffy (Katsanevakis y Maravelias 2008, Zhu et al. 2009, Baer et al. 2011, Mercier et al. 2011); luego, la orientación para seleccionar el modelo de mejor ajuste, sería la teoría de la información según el criterio de Akaike (Katsanevakis 2006).

Entre los modelos alternativos al de von Bertalanffy, se han utilizado los modelos de Gompertz, Logístico de Ricker y el generalizado de Schnute-Richards (Penna et al. 2005, Costa et al. 2013, Arzola-Sotelo, 2013, Aragón-Noriega et al. 2015). A

partir de estos modelos es posible seleccionar el de mejor ajuste basándose en la forma de la curva anticipada, las suposiciones biológicas y el ajuste de los datos (Aragón-Noriega *et al.* 2015).

Con base en las consideraciones anteriores, el objetivo de esta investigación fue estimar la edad y los parámetros de crecimiento de la cachama (*Colossoma macropomum*) en la región media del Orinoco, mediante la inferencia multimodal del crecimiento.

## MATERIALES Y MÉTODOS

Con frecuencia mensual, se tomaron muestras entre los meses de enero y diciembre del 2011. Los sitios de muestreo fueron las lagunas de Castellero y la Teja de la región del Orinoco medio, así como el canal principal entre la desembocadura del río Apure y Punta Brava en la región de Caicara del Orinoco, estado Bolívar (Figura 1). Se utilizaron redes de enmalle con abertura de malla entre 10 y 16 cm.

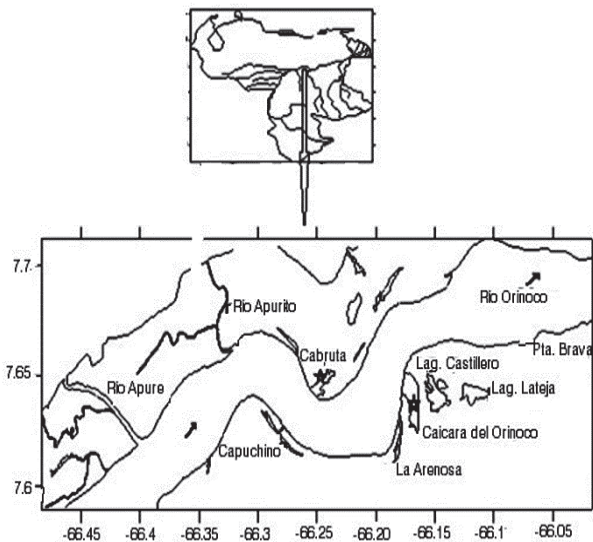


Figura 1. Área de muestreo de *Colossoma macropomum* en la región del Orinoco medio en Venezuela

La edad se determinó utilizando el método directo del conteo y medición de los anillos de crecimiento en los otolitos (sagitas) de peces previamente medidos en su longitud

total (cm). Para esto, los otolitos fueron tratados con agua caliente por cinco minutos para eliminar la mayor cantidad de tejido muscular y adiposo. Luego, el otolito izquierdo fue pulido en dirección antero-posterior por la cara exterior primero con una lija gruesa y luego con una lija de agua para exponer el núcleo y los anillos de crecimiento. Posteriormente fueron sometidos a la técnica del quemado en estufa a 100°C por 24 horas para resaltar los anillos y realizar las mediciones (González *et al.* 2005).

La observación y medida de los anillos se efectuó utilizando una lupa estereoscópica trinocular Motic SMZ 140/143 adaptada a una cámara micro-fotográfica Moticam 2300, conectada a un monitor. La comparación de los radios de los anillos se realizó mediante la prueba de Kruskal-Wallis para las medianas, con ayuda del programa estadístico Statgraphics 4.1.

La periodicidad de formación de los anillos se estableció mediante el análisis mensual del promedio del incremento marginal (*IM*) de los otolitos, estimado según la ecuación:

$$IM = \frac{(S_c - r_i)}{(r_i - r_{i-1})}$$

donde:

$S_c$  = radio del corte del otolito

$r_i$  = radio del último anillo

$r_{i-1}$  = radio del penúltimo anillo.

La época del año de formación de los anillos, fue establecida en aquella en la que se evidenciara la reducción del promedio del *IM*, estimado globalmente para los meses de sequía y de lluvia. La comparación estacional del *IM* se realizó de igual forma mediante la prueba de Kruskal-Wallis para las medianas, con ayuda del programa estadístico Statgraphics 4.1.

Para el estudio del crecimiento se utilizaron los datos de longitud-edad, obtenidos mediante el método del retro-cálculo de la longitud a la formación de cada anillo, usando la ecuación de Fraser-Lee:

$$L_t = a + (L_c - a) \times \left( \frac{S_t}{S_c} \right)$$

(González *et al.* 2010)

donde:

$L_t$  = longitud retro-calculada a cada anillo.

$a$  = intercepción de la regresión entre el radio del corte del otolito y la longitud del pez.

$L_c$  = longitud del pez.

$S_i$  = radio de los anillos.

$S_c$  = radio del corte del otolito.

La intercepción " $a$ " se determinó con el modelo de regresión de mejor ajuste a la relación entre  $S_c$  y  $L_c$ , según el coeficiente de correlación  $R$  estimado con ayuda del Statgraphics 4.1.

En la estimación del crecimiento se aplicaron los modelos de von Bertalanffy, el modelo Logístico de Ricker, el modelo de Gompertz y el modelo generalizado de Schnute - Richards (Costa *et al.* 2013, Aragón-Noriega *et al.* 2015), con la finalidad de determinar el de mejor ajuste de los datos y disminuir incertidumbres.

Estos modelos estuvieron representados por las siguientes ecuaciones:

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

Modelo de von Bertalanffy.

$$L_{(t)} = L_{\infty} \times (1 + e^{-K_2(t-t_1)})^{-1}$$

Modelo Logístico de Ricker.

$$L_{(t)} = L_{\infty} \times \exp(-e^{-K_3(t-t_2)})$$

Modelo de Gompertz.

$$L_{(t)} = L_{\infty} \times (1 + \alpha e^{-Kt})^{\frac{1}{b}}$$

Modelo de Schnute-Richards.

donde:

$L_{(t)}$  = longitud teórica

$L_{\infty}$  = longitud asintótica

$t$  = edad

$K$  = rapidez con que se alcanza  $L_{\infty}$

$K_2$  = tasa de crecimiento relativo

$K_3$  = tasa de disminución exponencial del crecimiento relativo con la edad

$t_0$  = edad teórica del pez a la longitud cero

$t_1$  y  $t_2$  = puntos de inflexión de la curva sigmoidea

$$t_2 = \frac{\ln X}{K_3}$$

$X$  = tasa de crecimiento relativa inicial teórica en edad cero

La ecuación de Schnute - Richards es un modelo generalizado, donde los parámetros de crecimiento corresponden a los de von Bertalanffy, Logístico y Gompertz, cuando el parámetro " $b$ " se hace igual a 1, -1 y  $\approx 0,01$  respectivamente. Este modelo no estima  $t_0$  directamente (Costa *et al.* 2013).

La clasificación y comparación de los modelos propuestos se efectuó utilizando el criterio de información de Akaike ( $AIC$ ), según las siguientes ecuaciones (Costa *et al.* 2013, Aragón-Noriega *et al.* 2015):

$$AIC = n \times (\log \sigma^2) + 2k + \frac{2k \times (k+1)}{n-k-1}, \quad \sigma^2 = \frac{RSS}{n}$$

$$\Delta AICc = AICc - AICmin$$

Donde  $RSS$  fue la suma de cuadrados residual de cada modelo, " $n$ " el tamaño de la muestra, " $k$ " el número de parámetros estimados en cada modelo (incluyendo a  $\sigma^2$ ),  $AICc$  fue el  $AIC$  de cada modelo,  $AICmin$  fue el valor más pequeño del  $AIC$  y  $\Delta AICc$  el grado de separación de cada  $AICc$  con relación al  $AICmin$ .

$\Delta AICc$  comparó la separación relativa de cada modelo con relación al modelo más parsimonioso o moderadamente más preciso, el cual correspondió al que produjo el menor valor del  $AIC$  ( $AICmin$ ).

Los criterios utilizados para ponderar el ajuste de los modelos fueron los siguientes:

- $\Delta AICc > 10$  se consideró como un modelo no ajustado debidamente a los datos y fue descartado.
- Para  $4 \leq \Delta AICc \leq 7$ , se consideró como un modelo ajustado moderadamente a los datos.
- Cuando  $\Delta AICc < 2$ , se consideró como un modelo fuertemente respaldado por los datos (Arzola-Sotelo 2013) e indicó una correspondencia con el modelo más preciso o de menor  $AIC$  (Burnham y Anderson 2002).

Para confirmar la selección del mejor modelo se calculó la plausibilidad de cada uno mediante la ponderación de Akaike ( $W_i$ ), de acuerdo a lo



sugerido por Burnham y Anderson (2002), con la siguiente ecuación:

$$Wi = \frac{e^{(-\frac{1}{2} \times \Delta i)}}{\sum e^{(-\frac{1}{2} \times \Delta i)}}$$

donde  $\Delta i$  fue el  $\Delta A/Cc$  de cada modelo.

Para corroborar el modelo más plausible, se utilizaron los siguientes criterios:

- Cuando  $Wi > 0,9$  se consideró como el modelo de mejor ajuste.
- Cuando  $Wi < 0,9$  se conjeturó que ninguno fue superior a otro y se determinó en este caso, un modelo promedio (Costa *et al.* 2013).

En el modelo promedio, la longitud asintótica ( $L_{\infty prom}$ ) se calculó utilizando la ecuación:

$$L_{\infty prom} = \sum Wi \times L_{\infty i}$$

El error estándar se estimó mediante la ecuación:

$$E.SL_{\infty prom} = \sum Wi \times (VarL_{\infty i} + (L_{\infty i} - L_{\infty prom})^2)^{\frac{1}{2}}$$

Donde  $VarL_{\infty i}$  fue la varianza del  $L_{\infty}$  estimada del ajuste de los datos longitud-edad con cada modelo "i" (Costa *et al.* 2013). De la misma manera se hizo para determinar el promedio de "K" y " $t_0$ ", dependiendo de los modelos promediados.

La longevidad promedio se determinó usando la ecuación:

$$A_{0,95} = t_0 + 2,996/K$$

La cual estimó el tiempo promedio requerido para que la especie alcanzara el 95 % del  $L_{\infty}$  (Penha *et al.* 2004).

## RESULTADOS Y DISCUSIÓN

En total se observaron hasta cinco anillos de crecimiento que representaron grupos de edad en peces de longitudes comprendidas entre 22 y 63 cm de longitud total; con diferencias significativas en las medianas de los radios ( $P < 0,05$ ) y una relación también significativa entre dichos radios y la longitud de los peces ( $P < 0,05$ ).

Los anillos se observaron como bandas diferencialmente oscurecidas, posiblemente por formarse durante la época del año cuando disminuyó la

deposición de calcio por incremento del crecimiento (Morales-Nin 1992); haciéndose relativamente fácil de observar y de medir, excepto el primer anillo que frecuentemente se oscureció en menor intensidad.

Los anillos se formaron durante los meses de sequía, cuando se redujo significativamente ( $P < 0,05$ ) el promedio del incremento marginal ( $IM = 0,03 \pm 0,01$  cm) en comparación con el de los meses de lluvia ( $IM = 0,14 \pm 0,05$  cm); relacionándose aparentemente la formación de estos anillos con variables medioambientales como el ciclo hidrológico del Orinoco (Loubens y Panfili 1997) y el aumento de la temperatura durante los meses de sequía (Booth *et al.* 1995, Panfili 1992), además de la canalización de la energía para la reproducción que ocurre durante los primeros meses de lluvia (Duponchelle y Panfili 1998).

En el Amazonas central, los anillos de crecimiento en los otolitos y escamas de *C. macropomum* se forman anualmente durante la época de aguas bajas y temperaturas relativamente altas (Villacorta-Correa 1997); mientras que en el Amazonas boliviano, la hidrología constituye un factor importante en la formación de los depósitos de calcio en los otolitos (Panfili 1992, Loubens y Panfili 1997).

La relación entre el radio de los anillos y la longitud de los peces se ajustó positivamente a diferentes modelos de regresión según el coeficiente  $R$ ; no obstante, el modelo lineal utilizado para el procedimiento del retro-cálculo fue el más simple debido a que fue el que mejor se adaptó, al permitir la modelización del crecimiento de jóvenes a partir de individuos viejos tal como fue reportado por Campana (1990).

Este modelo lineal estuvo representado por la ecuación:

$$L_c = -0,0346241 + 0,0154267S_c \quad (R = 0,89)$$

donde  $L_c$  fue la longitud total del pez (cm) y  $S_c$  el radio del otolito (cm) y "a" se representó con el valor -0,0346241.

La gran mayoría de los peces capturados (65 %) presentaron entre uno y dos anillos de crecimiento (uno y dos años de edad), con una longitud promedio observada de  $28,5 \pm 3,5$  cm de longitud total y una

longitud promedio retro-calculada de  $26,4 \pm 4,1$  cm de longitud total para los peces de un año de edad. Los peces de dos años de edad presentaron una longitud promedio observada de  $39,5 \pm 3,6$  cm de longitud total, y una longitud promedio retro-calculada de  $38,5 \pm 3,0$  cm de longitud total (Cuadro 1).

En los lagos de la confluencia de los ríos Solimões y Japurá del estado de Amazonas (Brasil), la edad máxima de *C. macropomum* es de seis años de edad. Se observan peces con longitudes comprendidas entre 26,75 cm y 60,15 cm de longitud a la forka, cuya mayoría alcanzan hasta cinco años de edad (Costa *et al.* 2013);

las medidas anteriores son similares a las longitudes observadas para los peces de entre uno y cinco años de edad de esta investigación (Cuadro 1), aun considerando la diferencia en el tipo de longitud utilizado.

En las cuencas del Iténez, Mamoré y Beni del Amazonas boliviano, se han reportado ocho clases de edades para *C. macropomum*; con una longitud estándar de 36 cm en peces de un año de edad (Maldonado 2004), mayor que la estimada en el presente trabajo, aun considerando la diferencia en el tipo de longitud utilizado.

Cuadro 1. Promedio de las longitudes observadas y retro-calculadas por grupo de edad de *Colossoma macropomum* en del Orinoco, sector Caicara-Cabruta

Edad	N	L obs	LR1	LR2	LR3	LR4	LR5
I	28	28,5±3,5	<b>26,4±4,1</b>				
II	29	39,5±3,6	20,9	<b>38,5±3,0</b>			
III	17	46,3±0,5	24,0	31,0	<b>45,9±0,6</b>		
IV	7	55,6±3,9	26,4	33,6	39,8	<b>51,3±1,5</b>	
V	7	62,3±1,0	24,4	27,6	39,4	45,5	<b>61,9±1,5</b>

N = número de peces por edad

L obs = promedio de la longitud observada de los peces por edad (cm)

LRn = promedio de las longitudes retro-calculadas por edad (negritas; cm)

En el presente trabajo, los modelos propuestos produjeron estadísticamente un buen ajuste según el coeficiente *R* (Cuadro 2). En cuanto a las curvas, además de la forma exponencial inversa y sigmoidea de cada modelo (Figura 2), todas

fueron del tipo asintótico característico del crecimiento de los peces, con un progreso a la par de la edad, hasta alcanzar una longitud teórica máxima ( $L_{\infty}$ ), a partir de la cual no crecen más (Sparre y Venema 1995).

Cuadro 2. Parámetros de crecimiento estimados por los modelos de von Bertalanffy, Logístico, Gompertz y Schnute y Richard, ajustados a los datos longitud-edad de *Colossoma macropomum* del Orinoco, sector Caicara-Cabruta

MODELO	R	$L_{\infty}$	K	$K_2$	$K_3$	$t_0$	$t_1$	$t_2$	$\alpha$	b
Von Bertalanffy	93,1	73,3	0,309			-0,358				
Logístico	92,5	62,0		0,800			1,465			
Gompertz	92,8	65,5			0,549			0,919		
Schnute-Richards	93,0	77,0	0,309						-0,895	1,051

*R* = coeficiente de determinación;  $L_{\infty}$  = longitud asintótica; *K* = rapidez con que se alcanza  $L_{\infty}$ ;  $K_2$  = tasa de crecimiento relativo;  $K_3$  = tasa de disminución exponencial del crecimiento relativo con la edad;  $t_0$  = edad teórica del pez a la longitud cero;  $t_1$  y  $t_2$  = puntos de inflexión de la curva sigmoidea  $t_2 = \frac{\ln X}{K_3}$ ; *a* y *b* = Parámetros del modelo de Schnute-Richards

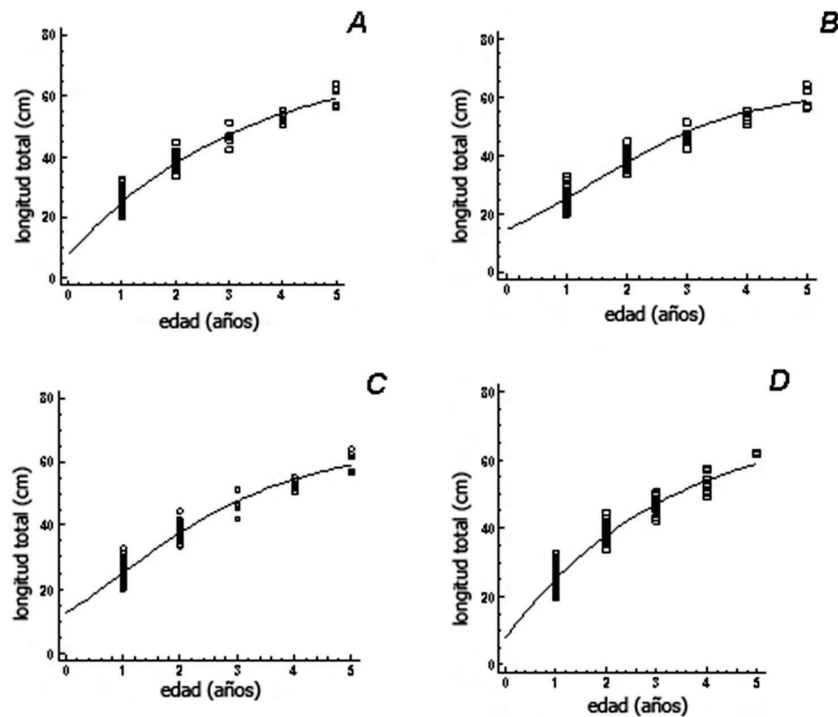


Figura 2. Curvas de crecimiento de *Colossoma macropomun* estimadas por los modelos de von Bertalanffy (A), Logístico (B), Gompertz (C) y Schnute-Richards (D).

Estadísticamente y según las curvas de crecimiento, los cuatro modelos se ajustaron eficientemente a los datos, quedando la incertidumbre de la selección del mejor modelo (Burnham y Anderson 2002, Katsanevakis 2006). Para esto, el criterio de la información de Akaike ( $AIC$ ) basado en la información Kullback-Leibler (distancia K-L) como medida conceptual de la distancia relativa de un modelo dado con relación al que mejor describe la información de los datos (Burnham y Anderson 2002), proveyó información sustancial.

De acuerdo con el  $AIC_{min}$ , el modelo más parsimonioso o preciso en el ajuste de los datos correspondió al modelo de von Bertalanffy ( $AIC_{min} = 194,1$ ; Cuadro 3); a partir del cual se obtuvo un  $\Delta AICc = 9,5$  para el modelo Logístico que por su aproximación al valor de referencia  $\Delta AICc > 10$  indicó un mal ajuste de los datos. Este mal ajuste del modelo se corroboró de igual forma por el relativamente bajo valor de  $W_i$ , que indicó un ajuste de apenas un 0,6 % del total de datos ( $W_i =$

0,006; Cuadro 3). El  $\Delta AICc$  para el modelo de Gompertz ( $\Delta AICc = 4,2$ ), por el contrario, indicó un ajuste moderado de los datos; sin embargo, el relativamente bajo valor de  $W_i = 0,082$  (Cuadro 3) indicó de igual forma un mal ajuste.

El  $L_{\infty}$  estimado por los modelos Logístico y de Gompertz (Cuadro 2) se consideró biológicamente no confiable por presentar un valor similar al promedio de la longitud máxima observada (62,3 cm de longitud total) y al de la longitud máxima retro-calculada (61,9 cm de longitud total; Cuadro 1); lo cual, conjuntamente al mal ajuste que produjeron, llevaron a descartar dichos modelos para el estudio del crecimiento de la especie.

El  $\Delta AICc$  estimado para el modelo de Schnute-Richards ( $\Delta AICc = 2,1$ ; Cuadro 3) indicó un fuerte respaldo de los datos debido a su aproximación a dos (Arzola-Sotelo 2013); además de verificar al modelo de von Bertalanffy como el de mejor ajuste, por el valor del parámetro "b" que produjo

Cuadro 3. Parámetros del Criterio de la Información de Akaike para la comparación de los modelos de crecimiento de *Colossoma macropomum* en el Orinoco medio

MODELO	K	AICc	$\Delta AICc_i$	Wi	Wi(%)
Von Bertalanffy	4	194,1 <sup>1</sup>	0	0,678	67,8
Logístico	4	203,5	9,5	0,006	0,6
Gompertz	4	198,3	4,2	0,082	8,2
Schnute-Richards	5	196,2	2,1	0,240	24,0

<sup>1</sup> =  $AIC_{min}$ ; K = número de parámetros en cada modelo; AICc = criterio de información de Akaike para cada modelo;  $\Delta AICc_i$  = diferencias entre los AICc; Wi = ponderación de Akaike

( $b = 1,051$ ; Cuadro 2). En algunas regiones del Amazonas el modelo general de Schnute, de donde deriva el modelo de Schnute-Richards, también verificó al modelo de von Bertalanffy como el de mejor ajuste ( $b = 1$ ; Penna *et al.* 2005); mientras que en las lagunas de la confluencia de los ríos Solimões y Japurá del estado de Amazonas, por el contrario, los modelos Logístico y de Gompertz fueron los que produjeron un mejor ajuste (Costa *et al.* 2013).

De esta manera se observó que los datos longitud-edad de *C. macropomum* han sido modelados de forma distinta en regiones diferentes, indicando que aparentemente la selección del modelo de mejor ajuste no sólo depende del patrón de crecimiento de la especie, sino también de la calidad y las características del conjunto de datos en cuanto a la información que contienen (Katsanevakis 2006, Katsanevakis y Maravelias 2008).

El objetivo de la teoría de la información para seleccionar modelos de crecimiento es no solo modelar los datos de longitud-edad que se utilizan en el estudio del crecimiento, sino también manifestar la información que dichos datos contienen (Buckland *et al.* 1997, Burnham y Anderson 2002).

El funcionamiento del modelo de von Bertalanffy depende en gran medida de la calidad de los datos y del tamaño de la muestra (Cailliet *et al.* 2006), ajustándose mejor a datos que contienen una información relativamente completa en cuanto a la composición por edad de la muestra (presencia de peces juveniles y viejos); tal como ocurrió en

el presente trabajo y en algunas regiones del Amazonas (Penna *et al.* 2005). Este tipo de información facilita el modelaje de un crecimiento asintótico desde un tamaño inicial  $L_0$  hasta el tamaño asintótico  $L_\infty$ , con una tasa decreciente y sin punto de inflexión en la curva, característico del modelo de von Bertalanffy (Karkach 2006).

Cuando la información de los datos incluye solamente peces juveniles, como en el caso de las lagunas de la confluencia de los ríos Solimões y Japurá del estado de Amazonas, los datos no soportan bien el modelo de von Bertalanffy y se ajustan mejor a otros modelos como el Logístico y de Gompertz (Costa *et al.* 2013), considerando que dichos modelos tienden a caracterizar bien el crecimiento relativamente rápido en estadios temprano de la vida de los peces (Karkach 2006). Sin embargo, datos compuestos en su mayor parte por peces adultos tampoco se ajustan bien al modelo de von Bertalanffy (Costa *et al.* 2013).

El modelo de Schnute-Richards produjo un buen ajuste de los datos y verificó al modelo de von Bertalanffy como el más parsimonioso o preciso en el ajuste; sin embargo, ninguno de dichos modelos fue superior a otro ya que ambos producen valores de Wi por debajo de 0,9 (Cuadro 3), siendo necesaria la estimación de un modelo promedio. En las lagunas de la confluencia de los ríos Solimões y Japurá del estado de Amazonas, tampoco se observó superioridad alguna entre los modelos de Gompertz y Logísticos en cuanto al mejor ajuste y fue necesario la estimación de un modelo promedio (Costa *et al.* 2013).



Cuadro 4. Longitud asintótica ( $L_{\infty}$ ) del modelo promedio establecido a partir de los modelos de von Bertalanffy y de Schnute-Richards

MODELO	Wi	$L_{\infty}$	$L_{\infty}$ estim	Var	EE	Valor inferior	Valor superior
Von Bertalanffy	0,738	73,3	54,1	17,8	14,5	39,6	68,6
Schnute-Richards	0,262	77,0	20,2	19,7	14,9	5,2	35,1
<b>Modelo Promedio</b>			<b>74,3</b>		<b>29,4</b>	<b>44,8</b>	<b>103,7</b>

Wi = Ponderación de Akaike;  $L_{\infty}$  = Longitud asintótica;  $L_{\infty}$  estim = Promedio de la longitud asintótica estimada para cada modelo; Var = Varianza del promedio de la longitud asintótica estimada para cada modelo; EE = Error estándar del promedio de la longitud asintótica estimada para cada modelo

Según el modelo promedio, el  $L_{\infty}$  estimado para *C. macropomum* en el Orinoco medio fue de 74,3 (44,8 – 103,7) cm de longitud total (Cuadro 4), aproximadamente igual al valor 73,3 (65,0 – 81,6) estimado originalmente a partir del ajuste no lineal del modelo de von Bertalanffy (Cuadro 2) y al valor 77,0 (68,3-85,9) de Schnute-Richards (Cuadro 2), excepto el intervalo de confianza.

Sin embargo, el  $L_{\infty}$  estimado según el modelo promedio fue el que mejor se adaptó a la longitud máxima que la especie alcanza en la naturaleza, en comparación con los estimados de los modelos de von Bertalanffy y de Schnute-Richards; considerando que la longitud máxima observada para el río Orinoco es de 92 cm de longitud total (Lasso y Sánchez-Duarte 2011) y la estimada para el río Apure es de 88,7 cm de longitud total (Pérez-Lozano y Barbarino 2013). Esto se observó de igual forma para el  $L_{\infty}$  estimado en algunas regiones del Amazonas boliviano como Beni (74,4 cm de longitud estándar) y Mamore (74,8 cm de longitud estándar) reportados por Maldonado (2004), y para las lagunas de inundación del estado de Amazonas (90,4 cm de longitud a la Forka) establecido por Costa (2013).

El valor de  $K$  según el modelo promedio fue de 0,309 año<sup>-1</sup> (0,158-0,460) (Cuadro 5), igual al valor 0,309 año<sup>-1</sup> (0,227-0,390), estimado a partir del ajuste no lineal del modelo de von Bertalanffy y el de Schnute-Richards, excepto el intervalo de confianza. En promedio, estas estimaciones fueron similares a las determinadas previamente en el río Apure ( $K = 0,250$  año<sup>-1</sup>) por Pérez-Lozano y Barbarino (2013), así como en el Amazonas boliviano, específicamente los ríos Beni ( $K = 0,276$  año<sup>-1</sup>) y río Mamoré ( $K = 0,246$  año<sup>-1</sup>), reportadas por Maldonado (2004). De igual forma en el estado Amazonas ( $K = 0,230$  año<sup>-1</sup>) y el bajo Amazonas con un valor de  $K = 0,230$  año<sup>-1</sup> reportadas por Petrere (1983) e Isaac y Rufino (1996). Sin embargo, el valor de  $K$  determinado a partir del modelo de von Bertalanffy y de Schnute-Richards, a diferencia del estimado con el modelo promedio, generaron incertidumbre en cuanto a los estimados de  $K$  en algunas regiones como el medio Solimões ( $K = 0,156$  año<sup>-1</sup>), el Amazonas Central ( $K = 0,160$  año<sup>-1</sup>), y 0,137 año<sup>-1</sup>, reportados en otras regiones del Amazonas (Costa 1998, Villacorta-Correa 1997, Penna *et al.* 2005).

Cuadro 5. Rapidez del crecimiento  $K$  del modelo promedio establecido a partir de los modelos de von Bertalanffy y de Schnute-Richards

MODELO	Wi	K	K estim	Var	EE	Valor inferior	Valor superior
Von Bertalanffy	0,738	0,309	0,228	0,008	0,090	0,138	0,318
Schnute-Richards	0,262	0,309	0,081	0,003	0,061	0,020	0,142
<b>Modelo Promedio</b>			<b>0,309</b>		<b>0,151</b>	<b>0,158</b>	<b>0,460</b>

Wi = ponderación de Akaike;  $K$  = rapidez del crecimiento;  $K$  estim = promedio del parámetro de curvatura estimada para cada modelo; Var = Varianza del promedio del parámetro de curvatura estimada para cada modelo; EE = Error estándar del promedio del parámetro de curvatura estimada para cada modelo

La correspondencia de los estimados del  $L_{\infty}$  y  $K$  del modelo promedio con relación a los determinados para algunas regiones donde los valores del modelo de von Bertalanffy dejaron incertidumbre, demostró la importancia del uso de la inferencia multimodal en lugar de la selección a priori de dicho modelo para el estudio del crecimiento de la especie y de los peces en general.

Según el estimado de  $K$ , *C. macropomum* tuvo un crecimiento relativamente rápido que le permitió alcanzar más del 50 % del promedio de la longitud máxima estimada (37,2 cm de longitud total) a la edad de dos años (Cuadro 2); algo considerado como una ventaja adaptativa para evitar los depredadores (Cerdenares Ladrón de Guevara *et al.* 2011).

El parámetro de condición inicial  $t_0$  no se pudo promediar por cuanto el modelo de Schnute-Richards no lo determinó directamente; sin embargo, en el modelo promedio se conjeturó que fue igual al estimado por el modelo de von Bertalanffy ( $t_0 = -0,358$  año; Cuadro 2), por la correspondencia que hubo entre los dos modelos y por la igual proyección de las curvas de crecimiento (Figura 2A y 2D) sobre el eje de las ordenadas, en donde los puntos de corte corresponden a  $t_0$  (Sparre y Venema 1995).

Según los valores promedio de  $K$  ( $0,309 \text{ año}^{-1}$ ) y  $t_0$  ( $-0,358$  año) la longevidad media de *C. macropomum* fue de 9,5 años. Este valor es menor al intervalo 13 - 20 años reportado en el Amazonas (Petreire 1983, Isaac y Rufino 1996); sin embargo, si se considera el límite inferior estimado para  $K$  ( $0,158 \text{ año}^{-1}$ ), la longevidad promedio sería de aproximadamente 19 años.

En las lagunas de la confluencia de los ríos Solimões y Japurá del estado de Amazonas, la longevidad de *C. macropomum* fue de 25 años (Costa *et al.* 2013), mayor que la reportada para el Orinoco y el Amazonas. Sin embargo, la diferencia pudo estar relacionada con la metodología utilizada para determinar  $t_0$ , por cuanto en dichas lagunas fue estimado a partir de la curva de crecimiento, ante la ausencia de estimados de  $K$  y  $t_0$ . En este sentido, utilizando los valores de  $K$  y  $t_0$  determinados por Costa (1998) para el medio Solimões, la longevidad promedio fue de

18 años; la cual probablemente sería la longevidad que la especie alcanza realmente en la región del Solimões, incluyendo las lagunas de inundación de la confluencia de los ríos Solimões y Japurá del estado de Amazonas.

Los parámetros de crecimiento de *C. macropomum* en el medio Orinoco presentaron diferencias numéricas con relación a otras regiones del Amazonas, determinadas generalmente por la estrecha relación inversa entre  $K$  y  $L_{\infty}$  (Penna *et al.* 2005); sin embargo, el tipo de crecimiento parece ser el mismo al comparar los modelos de crecimiento según los parámetros estimados por Penna *et al.* (2005) para el Amazonas ( $L_{\infty} = 100,39$  cm;  $K = 0,137 \text{ año}^{-1}$ ;  $t_0 = -1,676$  año) con los calculados en este trabajo para el Orinoco medio ( $L_{\infty} = 74,3$  cm;  $K = 0,309 \text{ año}^{-1}$ ;  $t_0 = -0,230$  año). De acuerdo al método de comparación de modelos de crecimiento de Chen (Chen *et al.* 1992, González *et al.* 2005), se demostró la no existencia de diferencias significativas entre dichos modelos ( $P > 0,05$ ).

## CONCLUSIONES

*Colossoma macropomum* tiene un crecimiento relativamente rápido en el Orinoco medio, donde puede alcanzar más de la mitad del promedio de su longitud máxima a la edad de dos años; una edad que además corresponde a la de los peces que son capturados en mayor cantidad.

Por otra parte, los parámetros de crecimiento estimados en el trabajo no se pudieron utilizar para inferir acerca del estrés de la pesquería sobre el recurso, debido a que son los primeros que han sido reportados en el Orinoco. Sin embargo, considerando que el estimado de  $K$  fue relativamente mayor que el reportado para algunas regiones del Amazonas, es posible que en el Orinoco la presión de la pesca esté obligando a la especie a desviar su energía para madurar sexualmente a una edad más joven, conduciendo a una sobrepesca de crecimiento que está siendo demostrada por el tamaño relativamente pequeño de los peces que se están desembarcando.

## LITERATURA CITADA

- Aragón-Noriega, EA.; Alcántara-Razo, E; Valenzuela - Quiñonez, Rodríguez-Quiroz, W. 2015. Multi-model inference for growth parameter estimation of the big eye croaker *Micropogonias megalops* in the upper gulf of California. *Revista de biología marina y oceanografía* 50(1):25-38.
- Araújo-Lima, C; Gouldin, M. 1997. So Fruitful a Fish. Ecology, Conservation, and Aquaculture of the Amazon's Tambaqui. New York, USA, Columbia University Press. 191 p.
- Arzola-Sotelo, A. 2013. Aplicación de la teoría de modelos múltiples en la evaluación del crecimiento individual del chano (*Micropogonias megalops*, Gilbert 1890) en el norte del Golfo de California. Tesis de maestría. Guaymas, México, Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste. 81 p.
- Baer, A; Schulz, A; Traulsen, I; Krieter, J. 2011. Analysing the growth of turbot (*Psetta maxima*) in a commercial recirculation system with the use of three different growth models. *Aquaculture International* 19(3):497-511.
- Booth, A; Merron, G; Buxton, C. 1995. The growth of *Oreochromis andersonni* (Pisces: Cichlidae) from the Okavango Delta, Botswana, and a comparison of the scale and otolith methods of ageing. *Environmental Biology of Fishes* 43(2):171-178.
- Buckland, ST; Burnham, KP; Augustin, NH. 1997. Model selection: an integral part of inference (en línea). *Biometrics* 53(2):603-618. Consultado 10 oct. 2017. Disponible en <http://dx.doi.org/10.2307/2533961>.
- Burnham, KP; Anderson, DR. 2002. Model selection and multimodel inference: A practical information-theoretic approach. New York, USA. Springer. 488 p.
- Cailliet, GM; Smith, WD; Mollet, HF; Goldman, KJ. 2006. Age and growth studies of chondrichthyan fishes: the need for consistency in the terminology, verification, validation, and growth function fitting. *Environmental Biology of Fishes* 77(3):211-228.
- Campana, SE. 1990. How reliable are growth back - calculations based on otoliths?. *Canadian Journal of Fisheries and aquatic Sciences* 47(11):2219-2227.
- Cerdenares-Ladrón de Guevara, G; Morales-Bojórquez, E; Rodríguez-Sánchez, R. 2011. Age and growth of the sailfish *Istiophorus platypterus* (Istiophoridae) in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Marine Biology Research* 7(5):488-499.
- Chen, Y; Jackson, DA; Harvey, HH. 1992. A comparison of von Bertalanffy and polynomial functions in modeling fish growth data. *Canadian Journal of Fisheries and aquatic Sciences* 49(6):1228-1235.
- Costa, LRF. 1998. Subsídios ao Manejo do Tambaqui (*Colossoma macropomum* Cuvier, 1818) na várzea do Médio Solimões: pesca, dinâmica de população, estimativa de densidade e dispersão. Dissertação de mestrado. Manaus, Brasil, INPA. 76 p.
- Costa, LRF; Barthem, RB; Albernaz, AL; Bittencourt, MM, Villacorta-Corrêa, MA. 2013. Modelling the growth of tambaqui, *Colossoma macropomum* (Cuvier, 1816) in floodplain lakes: model selection and multimodel inference (en línea). *Brazilian Journal of biology* 73(2):397-403. Consultado 10 oct. 2017. Disponible en <http://bit.ly/2Q2Sy8J>
- Cruz-Vásquez, R; Rodríguez-Domínguez, G; Alcántara-Razo, E; Aragón-Noriega, EA. 2012. Estimation of individual growth parameters of the Cortes Geoduck *Panopea globosa* from the Central Gulf of California using a multi model approach. *Journal of shellfish Research* 31(1):725-732.
- Duponchelle, F; Panfili, J. 1998. Variations in age and size at maturity of female Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*, populations from man-made lakes of Côte d'Ivoire. *Environmental Biology of Fishes* 52(1):453-465.
- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations). 2005. Fishery Country Profile. Subsector de la pesca continental en Venezuela (en línea). FID/CP/VEN. Consultado 22 ago. 2005. Disponible en <http://bit.ly/3614H3x>

- Gherard, KE; Erisman, BE; Aburto-Oropeza, OK; Rowell, K; Allen, LG. 2013. Fishery-dependent estimates of growth, development, and reproduction in Gulf Corvine (*Cynoscion othonopterus*). Bulletin of the southern California Academy of Sciences. 112(1):1-18.
- González, A; Mendoza, J; Arocha, F; Márquez, A. 2005. Crecimiento de la curvinata de río *Plagioscion squamosissimus*, en el Orinoco medio. Zootecnia Tropical 23(2):155-170.
- González, A; Mendoza, J; Arocha, F; Márquez, A. 2010. Edad y crecimiento del bagre rayado *Pseudoplatystoma orinocoense* del Orinoco medio en Venezuela. Zootecnia Tropical 28(2):283-293.
- González, A; Mendoza, J; Arocha, F; Márquez, A. 2015. Edad y crecimiento del bagre dorado *Brachyplatystoma rousseauxi* del Orinoco medio, según anillos de la espina pectoral. Zootecnia Tropical 33(2): 153-161.
- González, A; Mendoza, J; Arocha, F; Márquez, A. 2016. Caracterización de la pesca artesanal en el río Orinoco sector Caicara-Cabruta 2004-2008. Zootecnia Tropical 34(1):23-35.
- INSOPESCA (Instituto Nacional Socialista de Pesca y Acuicultura) 2002. Providencia administrativa n.º 002, Regulación de la pesca en río Orinoco y sus afluentes ubicados en los estados Amazonas, Anzoátegui, Bolívar, Guárico, Monagas y Delta Amacuro. Gaceta Oficial de la República Bolivariana de Venezuela 37472(64). 26 jun.
- INSOPESCA (Instituto Nacional Socialista de Pesca y Acuicultura) 2017. Producción Pesquera Continental (en línea). Consultado 9 nov. 2017. Disponible en [http://www.insopesca.gob.ve/?page\\_id=582](http://www.insopesca.gob.ve/?page_id=582)
- Isaac, VJ; Rufino, ML. 1996. Population dynamics of tambaqui *Colossoma macropomum* Curvier, in the lower Amazon Brazil. Fisheries management and ecology 3(4):315-333.
- Karkach, AS. 2006. Trajectories and models of individual growth. Demographic Research 15(12):347-400.
- Katsanevakis, S. 2006. Modelling fish growth: Model selection, multi-model inference and model selection uncertainty. Fisher Research 81: 229-235.
- Katsanevakis, S; Maravelias, CD. 2008. Modelling fish growth: multi-model inference as a better alternative to a priori using von Bertalanffy equation. Fish and Fisheries 9(2):178-187.
- Lasso, CA; Sánchez-Duarte, P. 2011. Los peces del delta del Orinoco. Diversidad, bioecología, uso y conservación. Caracas, Venezuela, Fundación La Salle de Ciencias Naturales y Chevron C.A. 500 p.
- Loubens, G; Panfili, J. 1997. Biologie de *Colossoma macropomum* (Teleostei: Serrasalmidae) dans le bassin du Mamoré (Amazonie bolivienne). Ichthyological exploration of freshwaters 8(1):1-22.
- Maldonado, SLE. 2004. Biología de la reproducción y crecimiento de *Colossoma macropomum* en la Amazonía boliviana. Tesis de Maestría. La Paz, Bolivia, Universidad Mayor de San Andrés. 67 p.
- Mercier, L; Panfili, J; Paillon, C; N'diaye, A; Mouillot, D; Darnaude, AM. 2011. Otolith reading and multi-model inference for improved estimation of age and growth in the gilthead seabream *Sparus aurata* (L.). Estuarine Coastal and Shelf Science 92(4):534-545.
- Morales-Nin, B. 1992. Determination in growth of bony fishes from otolith microstructure. Rome, Italy. FAO. Fisheries Technical Paper n° 322. 51 p.
- Novoa, DF. 2002. Los recursos pesqueros del eje fluvial Orinoco-Apure: Presente y Futuro. Caracas, Venezuela, Ministerio de Agricultura y Tierra, INAPESCA. 148 p.
- Novoa, D; Ramos, F. 1982. Aspectos generales de la biología de las principales especies de peces de importancia comercial en el río Orinoco. En: Los recursos pesqueros del río Orinoco y su explotación. Caracas, Venezuela, CVG. p. 107-128.
- Novoa, D; Ramos, F; Cartaya, E. 1984. Las pesquerías artesanales del río Orinoco,



- Sector Caicara-Cabruta. Parte I. Memoria de la Sociedad de Ciencias Naturales La Salle 121(44):163-215.
- Panfili, J. 1992. Estimation de l'âge individuel des poissons: méthodologies et applications à des populations naturelles tropicales et tempérées. These de doctorat. Montpellier, France, Université Montpellier II. 457 p.
- Penha, JMF; Mateus, LAF; Barbieri, G. 2004. Age and growth of the duckbill catfish (*Sorubim* cf. *lima*) in the Pantanal. Brazilian Journal of Biology 64(1):125-134.
- Penna, MAH; Villacorta-Correa, MA; Walter, T; Petrere Jr, M. 2005. Growth of the tambaqui *Colossoma macropomum* (Cuvier) (Characiformes: Characidae): which is the best model?. Brazilian Journal of Biology 65(1):129-139.
- Pérez-Lozano, A; Barbarino, A. 2013. Parámetros poblacionales de los principales recursos pesqueros de la cuenca del río Apure, Venezuela (2000-2003). Latin American Journal of Aquatic Research 41(3):447-458.
- Petrere Jr, M. 1983. Yield per recruit of the tambaqui *Colossoma macropomum* Curvier, in the Amazonas state, Brazil. Journal of Fish Biology 22: 133-144.
- Sparre, P; Venema, SC. 1995. Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales. Parte 1: Manual. Roma, Italia. FAO. Documento Técnico de Pesca nº 306/1 Rev.1. 420 p.
- Villacorta-Corrêa, MA. 1997. Estudo de idade e crescimento do tambaqui *Colossoma macropomum* (Characiformes: Characidae) no Amazonas Central, pela análise de marcas sazonais nas estruturas mineralizadas e microestruturas nos otólitos. Tese de Doutorado. Manaus, Brasil, Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia. 217 p.
- Zhu, L; Li, L; Liang, Z. 2009. Comparison of six statistical approaches in the selection of appropriate fish growth models. Chinese Journal of Oceanology and Limnology 27:457-467.