



Universidad Nacional Mayor de San Marcos

Universidad del Perú. Decana de América

Dirección General de Estudios de Posgrado

Facultad de Ciencias Biológicas

Unidad de Posgrado

**Edad y crecimiento de *Pseudoplatystoma punctifer* en
dos sistemas fluviales de la Amazonía Peruana e
implicancias para su gestión**

TESIS

Para optar el Grado Académico de Magíster en Biodiversidad y
Gestión de Ecosistemas

AUTOR

Maricell ARMAS LOARTE

ASESORES

Dr. Ricardo BRITZKE

Dr. Fabrice DUPONCHELLE (Coasesor)

Mg. Teófilo Hernán ORTEGA TORRES (Coasesor)

Lima, Perú

2022



Reconocimiento - No Comercial - Compartir Igual - Sin restricciones adicionales

<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/>

Usted puede distribuir, remezclar, retocar, y crear a partir del documento original de modo no comercial, siempre y cuando se dé crédito al autor del documento y se licencien las nuevas creaciones bajo las mismas condiciones. No se permite aplicar términos legales o medidas tecnológicas que restrinjan legalmente a otros a hacer cualquier cosa que permita esta licencia.

Referencia bibliográfica

Armas, M. (2022). *Edad y crecimiento de Pseudoplatystoma punctifer en dos sistemas fluviales de la Amazonía Peruana e implicancias para su gestión*. [Tesis de maestría, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Facultad de Ciencias Biológicas, Unidad de Posgrado]. Repositorio institucional Cybertesis UNMSM.

Metadatos complementarios

Datos de autor	
Nombres y apellidos	Maricell Armas Loarte
Tipo de documento de identidad	DNI
Número de documento de identidad	44296377
URL de ORCID	https://orcid.org/0000-0003-3406-8399
Datos de asesor	
Nombres y apellidos	Ricardo Britzke
Tipo de documento de identidad	Carné de extranjería emitido en Perú
Número de documento de identidad	CE. 001314410
URL de ORCID	https://orcid.org/0000-0002-1042-2544
Datos del jurado	
Presidente del jurado	
Nombres y apellidos	Zoila Raquel Siccha Ramírez
Tipo de documento	DNI
Número de documento de identidad	42176293
Miembro del jurado 1	
Nombres y apellidos	José Carlos Riofrío Quijandría
Tipo de documento	DNI
Número de documento de identidad	06104499
Miembro del jurado 2	
Nombres y apellidos	Jerry Omar Arana Maestre
Tipo de documento	DNI
Número de documento de identidad	42541058
Datos de investigación	

Línea de investigación	A.1.1.1. Biodiversidad y Ecología de Ecosistemas Acuáticos
Grupo de investigación	No aplica
Agencia de financiamiento	Perú. Amazonian Fishes and Climate Change Project. 203-2015-FONDECYT-UNMSM.
Ubicación geográfica de la investigación	Centro de Investigaciones Fernando Alcántara Bocanegra (Quistococha), Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana País: Perú Departamento: Loreto Provincia: Maynas Distrito: San Juan Bautista Carretera Iquitos-Nauta km 4.5 Latitud: -3,817021 Longitud: -73.319945
Año o rango de años en que se realizó la investigación	Julio 2008 – Julio 2010
URL de disciplinas OCDE	Biología marina, Biología de agua dulce, Limnología https://purl.org/pe-repo/ocde/ford#1.06.12



UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS

Universidad del Perú. Decana de América



FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS

UNIDAD DE POSGRADO

Exped. N° 224v-UPG-FCB-2022

**ACTA DE SUSTENTACIÓN DE TESIS PARA OPTAR AL GRADO ACADÉMICO DE
MAGÍSTER EN BIODIVERSIDAD Y GESTIÓN DE ECOSISTEMAS
(SUSTENTACIÓN VIRTUAL)**

Siendo las 16:05 horas del día martes 11 de octubre de 2022, en Evento Virtual mediante la herramienta MEET de Google, con enlace meet.google.com/apb-gfad-gvm, el Jurado de Tesis conformado por:

Dra. Zoila Raquel Siccha Ramírez	(Presidente)
Mg. José Carlos Riofrío Quijandría	(Miembro)
Mg. Jerry Omar Arana Maestre	(Miembro)
Dr. Ricardo Britzke	(Asesor)

Se reunió para la sustentación oral y pública de la Tesis para optar al Grado Académico de Magíster en Biodiversidad y Gestión de Ecosistemas, que solicitara la señorita Bachiller Doña **MARICELL ARMAS LOARTE**.

Después de darse lectura al **Expediente N° 224v-UPG-FCB-2022**, en el que consta haberse cumplido con todas las disposiciones reglamentarias, los señores miembros del Jurado presenciaron la exposición de la Tesis Titulada:

“EDAD Y CRECIMIENTO DE *Pseudoplatystoma punctifer* EN DOS SISTEMAS FLUVIALES DE LA AMAZONÍA PERUANA E IMPLICANCIAS PARA SU GESTIÓN”, y formuladas las preguntas, éstas fueron absueltas por la graduando.



UNIVERSIDAD NACIONAL MAYOR DE SAN MARCOS

Universidad del Perú. Decana de América

FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS



UNIDAD DE POSGRADO

Acto seguido el Jurado procedió a la votación la que dio como resultado el calificativo de: MUY BUENO con la nota de Dieciocho (18)

A continuación, el Presidente del Jurado de Tesis recomienda que la Facultad proponga que la Universidad le otorgue el grado académico de Magíster en Biodiversidad y Gestión de Ecosistemas, a la señorita Bachiller **MARICELL ARMAS LOARTE**.

Siendo las 17:25 p.m, se levantó la Sesión, recibiendo la graduando las felicitaciones de los señores miembros del Jurado y público asistente.

Se extiende la presente Acta en Lima, el día martes 11 de octubre del año 2022.

.....
Dra. Zoila R. Siccha Ramírez

Profesora Auxiliar a T.C.

PRESIDENTE

zsicchar@unmsm.edu.pe

RENACYT P0000126

.....
Dr. Ricardo Britzke

Profesora Auxiliar T.C.

ASESOR

rbritzke@unmsm.edu.pe

RENACYT P0071661

.....
Mg. José C. Riofrío Quijandría

Profesor Asociado a T.C.

MIEMBRO

jriofríoq@unmsm.edu.pe

RENACYT P0011489

.....
Mg. Jerry O. Arana Maestre

Profesor Auxiliar a T.C.

MIEMBRO

jaranam@unmsm.edu.pe

RENACYT P0168392



FACULTAD DE CIENCIAS BIOLÓGICAS
UNIDAD DE POSGRADO

INFORME DE EVALUACIÓN DE ORIGINALIDAD

1. Facultad: CIENCIAS BIOLÓGICAS
2. UNIDAD DE POSGRADO
3. Autoridad académica que emite el informe de originalidad:
Evaluadores de la originalidad de los documentos de investigación conducentes a los grados académicos de la UPG (RD N° 564-D-FCB-2018):
_ Dra. Diana Fernanda Silva Dávila y
_ Dra. Mónica Arakaki Makishi
4. Apellidos y Nombres de la autoridad académica: LIZ ERIKA CRUZ PIO, Directora de la Unidad de Posgrado
5. Operador del Programa Informático de Similitudes:
X Dra. Diana Fernanda Silva Dávila y
_ Dra. Mónica Arakaki Makishi
6. Documento evaluado: "EDAD Y CRECIMIENTO DE *Pseudoplatystoma punctifer* EN DOS SISTEMAS FLUVIALES DE LA AMAZONIA PERUANA E IMPLICANCIAS PARA SU GESTIÓN"
7. Tesis para optar al Grado Académico de: Magíster en Biodiversidad y Gestión de Ecosistemas
8. Autor del documento:
Apellidos: ARMAS LOARTE
Nombres: MARICELL
9. Fecha de recepción de documento: 17 de junio de 2022
10. Fecha de aplicación del programa informático de similitud:
17 de junio de 2022
11. SOFTWARE UTILIZADO
- Turnitin
12. Configuración del programa detector de similitudes
X Excluye texto entrecomillado
X Excluye bibliografía
X Excluye cadenas menores a 40 palabras
- Otros criterios (especificar)
13. Porcentaje de similitudes según programa detector de similitudes
- Porcentaje en letras y números: DIEZ por ciento de similitud (10%)
14. Fuentes originales de las similitudes encontradas
- Indicarlas en decreciente y su respectivo porcentaje: Se adjunta Informe respectivo
15. Observaciones
.....
16. Calificación de originalidad
- Documento cumple criterios de originalidad, sin observaciones.
17. Fecha del informe
1° Informe: 20 de junio de 2022



Firmado digitalmente por SILVA
DAVILA Diana Fernanda FAU
20148092282 soft
Motivo: Soy el autor del documento
Fecha: 20.06.2022 11:20:55 -05:00

DRA. DIANA FERNANDA SILVA DÁVILA
Miembro Evaluador



Firmado digitalmente por CRUZ PIO
Liz Erika FAU 20148092282 soft
Motivo: Soy el autor del documento
Fecha: 20.06.2022 12:45:57 -05:00

DRA. LIZ ERIKA CRUZ PIO
Directora de la Unidad de Posgrado

DEDICATORIA

A Magnolia, por todos esos momentos que pasamos juntas durante mis años en la universidad, siempre te llevaré en mi corazón.

AGRADECIMIENTOS

Al Institut de Recherche pour le Développement (IRD) de Francia y al Programa de Investigación para el Uso y Conservación del Agua y sus Recursos (AQUAREC) del Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (IIAP) por permitirme el uso de datos para el análisis y desarrollo de esta tesis.

Al proyecto Amazon Fish (203-2015 FONDECYT-UNMSM) por el financiamiento brindado para realizar los estudios de maestría.

Al Museo de Historia Natural, por permitirme el uso de sus instalaciones para desarrollar parte de esta tesis.

A mis asesores. Al Mg. Sc. Hernán Ortega por su guía y apoyo incondicional durante todo el proceso. Al Dr. Fabrice Duponchelle por su orientación y compartir sus enseñanzas. Al Dr. Ricardo Britzke por brindarme su asesoría y apoyo para culminar este proyecto.

A los miembros del Jurado: Mg. Sc. Jerry Arana, Mg. Sc. Carlos Riofrio y Dra. Raquel Siccha por sus acertadas observaciones brindadas durante el proceso de revisión.

A mis amigos y compañeros del Departamento de Ictiología y Departamento de Limnología del Museo de Historia Natural por brindarme su amistad y ánimos durante todos estos años. A Lenin Chumbe, por su orientación en la elaboración de mapas.

A mis padres por su amor, valores inculcados y por motivarme a ser una mejor persona cada día.

TABLA DE CONTENIDO

RESUMEN.....	i
ABSTRACT.....	ii
1. INTRODUCCIÓN	1
2. ANTECEDENTES.....	3
2.1 Sistemática del género <i>Pseudoplatystoma</i> en la cuenca amazónica.....	3
2.2 Descripción de <i>Pseudoplatystoma punctifer</i>	6
2.3 Distribución geográfica de <i>Pseudoplatystoma punctifer</i>	7
2.4 Aspectos biológicos de <i>Pseudoplatystoma punctifer</i>	8
2.5 Normativa pesquera de <i>Pseudoplatystoma punctifer</i>	9
2.6 Edad y crecimiento.....	9
3. HIPÓTESIS.....	11
4. OBJETIVOS	12
4.1 Objetivo general	12
4.2 Objetivos específicos.....	12
5. METODOLOGÍA	12
5.1 Área de estudio.....	12
5.2 Material biológico	15
5.3 Procesamiento y lectura de vértebras	15
5.4 Validación de la formación de los anillos de crecimiento y datos hidrológicos	17
5.5 Estructura Etaria.....	18
5.6 Parámetros de crecimiento	18
5.7 Análisis estadístico.....	19
5.8 Comparación con otros estudios	20
6. RESULTADOS.....	21
6.1 Individuos analizados.....	21
6.2 Lectura de vértebras y validación de la formación de las marcas de crecimiento.....	23
6.3 Estructura etaria.....	29
6.4 Parámetros de crecimiento	31
6.5 Comparaciones de las curvas de crecimiento.....	32

6.6 Madurez sexual	34
6.7 Comparación con otros estudios	35
7. Discusión.....	37
7.1 Formación de las marcas de crecimiento	37
7.2 Estructura de tallas, edad y parámetros de crecimiento	39
7.3 Implicancia en la gestión del recurso	43
8. CONCLUSIONES	45
9. RECOMENDACIONES	46
10. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS	46
11. ANEXOS.....	59

ÍNDICE DE TABLAS

Tabla 1. Rangos de longitud estándar y peso promedio \pm desviación estándar (DS) y número de individuos (N) hembras y machos de <i>Pseudoplatystoma punctifer</i> en el sistema AMU y río Putumayo.....	21
Tabla 2. Estructura de tallas por sexo de individuos de <i>Pseudoplatystoma punctifer</i> correspondientes al sistema AMU y río Putumayo.....	21
Tabla 3. Análisis de varianza de un solo factor de los valores medios mensuales del incremento marginal relativo de 217 individuos de <i>Pseudoplatystoma punctifer</i> del sistema AMU. Grados de libertad (GL), suma de cuadrados ajustada (SC Adjuts.) cuadrados medios ajustado (MC ajust.).....	28
Tabla 4. Valores medios mensuales del incremento marginal relativo de individuos de <i>Pseudoplatystoma punctifer</i> del sistema AMU. Diferentes letras indican diferencias significativas ($p<0.05$) de acuerdo a la prueba de Tukey. Número de individuos (N), mes del año (factor).	28
Tabla 5. Análisis de varianza de un solo factor de los valores medios mensuales del incremento marginal relativo de 69 individuos de <i>Pseudoplatystoma punctifer</i> del río Putumayo. Grados de libertad (GL), suma de cuadrados ajustada (SC Adjuts.) cuadrados medios ajustado (MC ajust.).....	28
Tabla 6. Valores medios mensuales del incremento marginal relativo de individuos de <i>Pseudoplatystoma punctifer</i> en el río Putumayo. Diferentes letras indican diferencias significativas ($p<0,05$) de acuerdo a la prueba de Tukey. Número de individuos (N), mes del año (factor).	29
Tabla 7. Estructura etaria por rangos de edad de individuos hembras y machos de <i>Pseudoplatystoma punctifer</i> del sistema AMU y río Putumayo.	29
Tabla 8. Parámetros de crecimiento de la función Von Bertalanffy de individuos hembras y machos de <i>Pseudoplatystoma punctifer</i> del sistema AMU y río Putumayo.....	32
Tabla 9. Longitud estándar a una edad determinada calculada en base a la función de Von Bertalanffy para hembras y machos de <i>Pseudoplatystoma punctifer</i> en el sistema AMU y río Putumayo proyectada hasta los 10 años de edad.	32
Tabla 10. Porcentaje, longitud estándar media \pm desviación estándar y rangos de hembras y machos inmaduros de <i>Pseudoplatystoma punctifer</i> en el sistema AMU y río Putumayo.	34
Tabla 11. Tallas y edades máximas y talla y edad de primera madurez de <i>Pseudoplatystoma punctifer</i> en estudios previos de la especie en distintas localidades comparadas con los resultados del presente estudio.	36

ÍNDICE DE FIGURAS

Figura 1. Distribución de las ocho especies reconocidas por Buitrago-Suárez y Burr (2007). Tomado de Torrico <i>et al.</i> (2009).	4
Figura 2. Bagres del género <i>Pseudoplatystoma</i> presentes en la Amazonía Peruana: <i>P. punctifer</i> cluster-1 (a); <i>P. punctifer</i> cluster-2 (b); <i>P. tigrinum</i> (c); y <i>Platystoma punctifer</i> (Castelnau, 1855), ilustración de la descripción original. Tomado de García-Dávila <i>et al.</i> (2013).....	6
Figura 3. Área de estudio y zonas de toma de muestras (círculos rojos).....	14
Figura 4. Distribución de frecuencia relativa de longitud estándar de hembras y machos de <i>Pseudoplatystoma punctifer</i> en a-b. sistema AMU y c-d. río Putumayo.....	22
Figura 5. Vértebras de <i>Pseudoplatystoma punctifer</i> . a-b. cinco anillos de crecimiento: el primero es múltiple, el segundo doble y el tercero, cuarto y quinto simples. c-d. Dos anillos de crecimiento. e-f. Un anillo de crecimiento. Centro de la vértebra (ctr), líneas rojas indican los anillos hialinos, marca intermedia (i), pre marca (p). Imágenes de la izquierda corresponden a vista frontal de la vértebra; imágenes de la derecha: vista del corte transversal con la confirmación de los anillos de crecimiento en el cuerpo calcáreo.	24
Figura 6. Promedio (círculos rojos) y desviación estándar (barras verticales) de los radios de los anillos de crecimiento formados en vértebras de <i>Pseudoplatystoma punctifer</i> en a. sistema AMU y b. río Putumayo.....	26
Figura 7. Valores medios mensuales del IMR (círculos rojos) y desviación estándar (barras verticales) de vértebras de <i>Pseudoplatystoma punctifer</i> en relación al ciclo hidrológico en a. sistema AMU y b. río Putumayo.	27
Figura 8. Frecuencia relativa de estructura etaria de individuos hembras y machos de <i>Pseudoplatystoma punctifer</i> del sistema AMU y río Putumayo.....	30
Figura 9. Curvas de crecimiento de Von Bertalanffy de hembras (triángulos rosados) y machos (círculos azules) de <i>Pseudoplatystoma punctifer</i> en a. sistema AMU y b. río Putumayo.	31
Figura 10. Crecimiento en longitud y años de a. hembras, y b. machos de <i>Pseudoplatystoma punctifer</i> en base a la función de Von Bertalanffy en el sistema AMU (líneas azules) y río Putumayo (líneas rojas).....	33
Figura 11. Estimación de L50 de <i>Pseudoplatystoma punctifer</i> en el sistema AMU (a-b) y río Putumayo (c-d).	34

RESUMEN

La doncella *Pseudoplatystoma punctifer* es un bagre que cumple un rol económico y ecológico en la cuenca Amazónica. Pese a ello, poco se conoce acerca de sus parámetros de edad, crecimiento y dinámica poblacional como base para la implementación de medidas de manejo. El presente estudio tuvo el objetivo de validar la formación de marcas de crecimiento en vértebras de individuos recolectados entre 2008 y 2010 en dos sistemas fluviales de la Amazonia Peruana (Amazonas-Marañón-Ucayali y Putumayo), estimar la edad y comparar los parámetros de crecimiento entre sexos y sistemas analizando los resultados con la realidad pesquera actual. Fueron analizados 372 individuos del sistema Amazonas-Marañón-Ucayali (AMU) y 93 del Putumayo. Se validó la formación de un anillo de crecimiento por año y la edad osciló entre los 0,3 y 9,4 años. Las hembras fueron los individuos más grandes y longevos, presentando crecimiento significativamente mayor que los machos en ambos sistemas. Para ambos sexos el crecimiento fue significativamente mayor en el sistema AMU que en el Putumayo. Las tallas máximas registradas así como las tallas y edades de primera madurez en el sistema AMU y tallas máximas y de primera madurez en el río Putumayo fueron menores a las reportadas en estudios previos en las mismas zonas, este hecho junto con el considerable porcentaje de juveniles presentes en las capturas sugiere que la especie está siendo fuertemente explotada. Se requiere de manera urgente actualizar estudios de biología reproductiva y dinámica poblacional e implementar medidas de gestión del recurso a nivel de cuencas incluyendo trabajar de manera coordinada con los países fronterizos con los que se comparte el recurso como Colombia y Brasil. Se requiere también implementar estrategias de gestión participativas que incluya a las comunidades, pescadores, autoridades regionales y nacionales buscando el beneficio común y el uso racional del recurso.

Palabras clave: Amazonas-Marañón-Ucayali, Bagre, gestión de recursos, Putumayo, Vértebra.

ABSTRACT

The doncella *Pseudoplatystoma punctifer* is an economically and ecologically important catfish in the Amazon basin. However, little is known about its age, growth and population dynamics parameters in order to the implementation of resource management measures. This study aims to validate the formation of growth marks in vertebrae of individuals collected between 2008 and 2010 from two rivers systems of the Peruvian Amazon (Amazon-Marañón-Ucayali and Putumayo), estimate age and compare growth parameters between sexes and systems analyzing the results with the current fishing reality. A total of 372 individuals from the Amazon-Marañón-Ucayali (AMU) system and 93 from the Putumayo River were analyzed. The formation of one growth ring per year was validated and the individual ages ranged from 0,3 to 9,4 years old. Females grew significantly larger than males in both systems. Both females and males grew significantly better in the AMU system than in the Putumayo River. Maximum observed length and size at maturity in the AMU system were lower than those reported in previous studies in the area, and together with an important proportion of juveniles in the catches suggest that the species is heavily exploited. It is urgently required to update reproductive biology and population dynamics studies and implement resource management measures at the basin level including working in coordination with the bordering countries with which the resource is shared, such as Colombia and Brazil. It is also required to implement participatory management strategies that include communities, fishermen, regional and national authorities seeking common benefit and rational use of the resource.

Keywords: Amazonas-Marañón-Ucayali, Catfish, resources management, Putumayo, Vertebrae.

1. INTRODUCCIÓN

La cuenca amazónica alberga la mayor diversidad de peces de agua dulce conocidas (Jézequel *et al.*, 2020) con 2257 especies registradas (Oberdorff *et al.*, 2019) siendo muchas de estas aprovechadas por las pesquerías. El orden Siluriformes (peces con placas o piel desnuda) es uno de los grupos más diversos y ampliamente distribuidos en la cuenca (Burgess, 1989) y es además uno de los más aprovechados por la actividad pesquera (Barletta *et al.*, 2016; Doria *et al.*, 2018; Garcia *et al.*, 2009; García-Dávila *et al.*, 2018). Dentro de este orden la familia Pimelodidae está conformada, en parte, por grandes bagres de importancia comercial, como los géneros *Pseudoplatystoma*, *Brachyplatystoma*, *Phractocephalus*, *Zungaro*, entre otros. Dentro del género *Pseudoplatystoma*, la especie *P. punctifer* (Castelnau, 1855), conocida comúnmente como “doncella” en Perú, “pintadillo” en Colombia y “surubim” en Brasil, presenta amplia distribución en la Amazonia, encontrándose en países como Perú, Colombia, Bolivia, Ecuador y Brasil, siendo rara o ausente en los estuarios de la cuenca. Presenta hábitos migratorios y juega un importante rol ecológico por ser un eficiente depredador (Barthem y Goulding, 1997, 2007).

Debido a su gran tamaño (> 1 m) y a la ausencia de espinas intermusculares, la doncella es uno de los principales componentes de los desembarques pesqueros en la cuenca Amazónica (Barletta *et al.*, 2016; Barthem y Goulding, 1997, 2007; Doria *et al.*, 2018; Garcia *et al.*, 2009; García-Dávila *et al.*, 2018) convirtiéndose en uno de los principales componentes pesqueros en la Amazonia Peruana desde inicios de los años noventa (Garcia *et al.*, 2009) siendo incluso comercializada durante sus primeras etapas de vida con fines ornamentales (García-Dávila *et al.*, 2018, 2020; Padilla-Pérez *et al.*, 2001). Su extracción en el 2019 fue de 562 toneladas, representando el 3,2% de las descargas de peces amazónicos (PRODUCE, 2020). Como para muchas otras especies de importancia comercial, la pesca se ha convertido en la principal amenaza para la especie (Barletta *et al.*, 2016; Castello y Macedo, 2016; Duponchelle *et al.*, 2021; de Jesus y Kohler, 2004).

A pesar de la amplia distribución e importancia ecológica y económica de la especie, poco se conoce acerca de su dinámica poblacional, reproducción y de sus parámetros de edad y crecimiento. Los estudios de edad y crecimiento son herramientas importantes para la interpretación de la dinámica poblacional en peces y proveen las bases para el establecimiento de estrategias de manejo de recursos (Campana y Thorrold, 2001; Hutchinson y TenBrink, 2011). El conteo de marcas de crecimiento en estructuras calcáreas como los otolitos, vértebras o escamas es un método ampliamente empleado para la estimación de la edad de peces y su efectividad requiere que los resultados sean validados (Campana y Thorrold, 2001). En la cuenca amazónica, el conteo de marcas de crecimiento en estructuras calcáreas ha sido aplicado exitosamente en diferentes especies (e.g. Balboni *et al.*, 2021; Cutrim y Batista, 2005; Duponchelle *et al.*, 2007, 2012; Hauser *et al.*, 2018; Loubens, 2003; Loubens y Panfili, 1995, 1997, 2001; Pérez y Fabré, 2009; Silva y Stewart, 2006), incluyendo al género *Pseudoplatystoma* Bleeker, 1862 en la cuenca del río Mamoré en Bolivia (Loubens y Panfili, 2000). En la Amazonia Peruana, donde la doncella es una de las especies de mayor importancia comercial (García *et al.*, 2009), información acerca de sus parámetros de edad y crecimiento es aún escasa.

En países de la región amazónica como Perú, Colombia y Brasil, el manejo pesquero se basa en medidas reglamentarias dirigidas a las tallas mínimas de captura, regulaciones de artes de pesca, vedas y áreas de pesca (Agudelo, 2015). De acuerdo a la normativa vigente en Perú, se estableció una talla mínima de captura de doncella para toda la Amazonia Peruana (RM N° 147-2001-PE y DS N° 015-2009-PRODUCE) sin considerar que una especie de tan amplia distribución pueda presentar diferentes parámetros de crecimiento (Vazzoler, 1982), por lo que podrían requerir de distintas medidas de manejo dependiendo del sistema donde se encuentre. Estudios previos han reportado importantes variaciones en rasgos de vida entre especies de peces entre las cuencas del río Putumayo y del sistema Amazonas-Ucayali-Marañón (Bonilla Castillo *et al.*, 2018; Duponchelle *et al.*, 2012), sugiriendo menor crecimiento en la cuenca del Putumayo, por lo que nuestro interés estuvo focalizado en estos dos sistemas fluviales.

El presente estudio tuvo como propósito la estimación de edad y crecimiento de *P. punctifer* en base a anillos de crecimiento formados en las vértebras de individuos provenientes de los desembarques pesqueros de dos sistemas fluviales de la Amazonia Peruana (Amazonas-Marañón-Ucayali y Putumayo) y determinar la existencia de diferencias en los parámetros de edad y crecimiento entre dichos sistemas, lo que nos permitirá establecer las bases para sugerir medidas de gestión más acordes a la amplia distribución de la especie.

2. ANTECEDENTES

2.1 Sistemática del género *Pseudoplatystoma* en la cuenca amazónica

Hasta antes del 2007 el género *Pseudoplatystoma* incluía tres especies reconocidas: *P. corruscans* (Spix y Agassiz, 1829) en el sistema del río Paraná-Paraguay; *P. fasciatum* (Linnaeus, 1766) y *P. tigrinum* (Valenciennes, 1840), ambas distribuidas en la cuenca del río Amazonas. Una revisión sistemática basada en caracteres morfológicos realizada por Buitrago-Suárez y Burr (2007) amplió el número de especies del género a ocho, incluyendo, además de las tres ya mencionadas, la validación de las especies *P. punctifer* y *P. reticulatum* (Eigenman y Eigenman, 1889); y la descripción de tres nuevas especies: *P. orinocoense* Buitrago-Suárez y Burr, 2007, *P. metaense* Buitrago-Suárez y Burr, 2007 y *P. magdaleniatum* Buitrago-Suárez y Burr, 2007. De acuerdo con Buitrago-Suárez y Burr (2007) *P. punctifer* (antes *P. fasciatum*) y *P. tigrinum* serían simpátricas en la cuenca del río Amazonas; *P. metaense* y *P. orinocoense*, simpátricas de la cuenca del río Orinoco; *P. corruscans* y *P. reticulatum*, simpátricas de la cuenca del río Paraná; *P. magdaleniatum*, endémica de la cuenca del río Magdalena; y la distribución de *P. fasciatum* quedaría restringida a las cuencas de los ríos de las Guayanas (Figura 1).

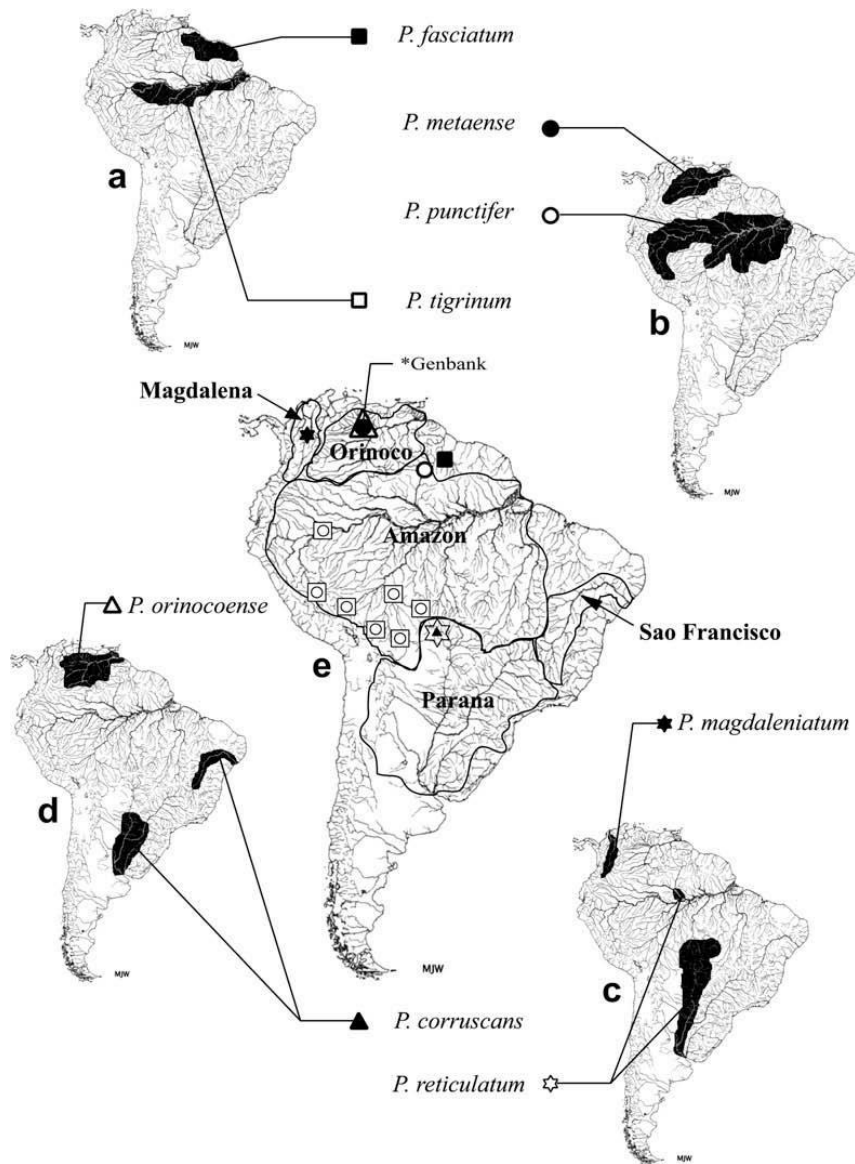


Figura 1. Distribución de las ocho especies reconocidas por Buitrago-Suárez y Burr (2007). Tomado de Torrico *et al.* (2009).

Posteriormente, estudios desarrollados a nivel genético molecular en el género *Pseudoplatystoma* invalidaron el estatus taxonómico de *P. punctifer* debido a que no fue posible diferenciarla genéticamente de *P. fasciatum*, reafirmando la presencia de esta última en la cuenca amazónica junto con *P. tigrinum* (Carvalho-Costa *et al.*, 2011; Torrico *et al.*, 2009). De acuerdo con Torrico *et al.* (2009) la aparente no diferenciación entre *P. fasciatum* y *P. punctifer* podría deberse a una traslocación de individuos, eventos de introgresión, o a que actualmente existe una

conexión entre Guyana y la cuenca amazónica a través de la sabana inundada del Rupununi (Lowe-McConnell, 1964) por lo que se trataría de una misma especie en ambos sistemas; sugiriendo también que Buitrago-Suárez y Burr (2007) pudieron haber separado erróneamente ambas especies o realizado una descripción morfológica inadecuada.

Un análisis molecular del género *Pseudoplatystoma* en la Amazonia Peruana (García-Dávila *et al.*, 2013) determinó la existencia de dos grupos genéticos (cluster) claramente diferenciados de *P. tigrinum*. Ambos cluster se encontraron incluidos dentro de lo que Buitrago-Suárez y Burr (2007) describieron como *P. punctifer*. El cluster-1, fue caracterizado por presentar la cabeza con bordes laterales casi rectos y un patrón de coloración típico de franjas negras y blancas, muy parecido a lo que Buitrago-Suárez y Burr (2007) describieron como *P. fasciatum* (Figura 2a); el cluster-2 presentó un perfil dorso ventral más aplanado y patrón de coloración con ausencia de franjas negras (Figura 2b), más parecida a lo que Castelnau (1855) describió como *Platystoma punctifer* (Figura 2d); mientras que *P. tigrinum* fue claramente diferenciado de los cluster mencionados por presentar una cabeza con bordes laterales cóncavos y patrón de coloración con rayas negras rectas o en forma de bucle que se continúan hasta el dorso del cuerpo sin líneas blancas verticales (Figura 2c). En este análisis fue incluida la secuencia genética de *P. fasciatum* del GenBank Guyana, que fue anidada dentro del cluster-1. Los resultados sugirieron la existencia de dos posibles taxa dentro de *P. punctifer*: *P. fasciatum*, que correspondería al cluster-1; y la especie descrita por Castelnau (1855) como *Platystoma punctifer*, que correspondería al cluster-2 (García-Dávila *et al.*, 2013).

Aunque una revisión sistemática de estas especies es necesaria, debido a que el estudio realizado por Buitrago-Suárez y Burr (2007) es el último desarrollado a nivel taxonómico – morfológico, por el bien de la homogeneidad trataremos a la especie de interés como *Pseudoplatystoma punctifer*, considerando la concordancia con el

patrón morfológico y de coloración (franjas oscuras en la parte lateral del cuerpo) de la especie descrita en García-Dávila *et al.* (2013).

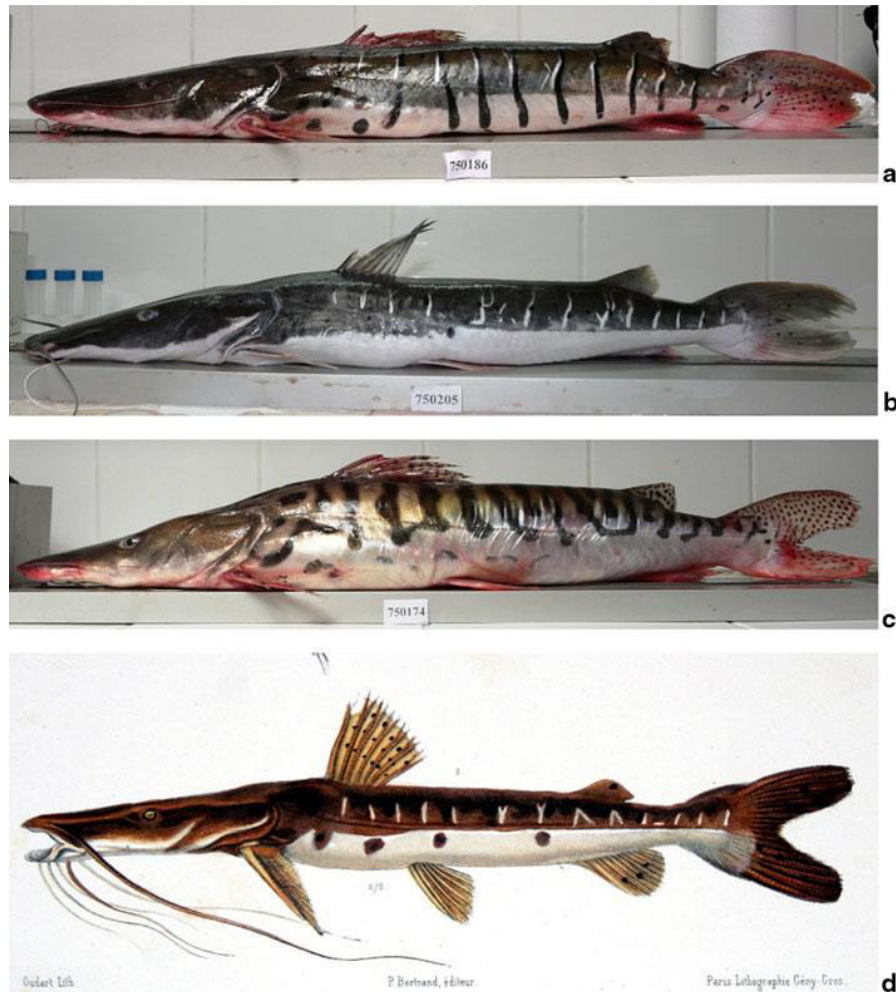


Figura 2. Bagres del género *Pseudoplatystoma* presentes en la Amazonía Peruana: *P. punctifer* cluster-1 (a); *P. punctifer* cluster-2 (b); *P. tigrinum* (c); y *Platystoma punctifer* (Castelnau, 1855), ilustración de la descripción original. Tomado de García-Dávila *et al.* (2013).

2.2 Descripción de *Pseudoplatystoma punctifer*

La etimología del género *Pseudoplatystoma* proviene de tres términos griegos: *psuedes*, por falso; *platys*, por plano; y *stoma*, por boca. De acuerdo con Buitrago-Suárez y Burr (2007) Bleeker usó una combinación de caracteres para diagnosticar

el género de la siguiente manera: “Hocico fuertemente deprimido. Maxila superior no prominente. Dientes intermaxilares (premaxilares) pequeños, dientes vomero-palatinos en cuatro parches. Ojos en posición dorsal. Narinas anteriores y tabulados. Barbillas largas. Espina pectoral aserrada, dorsal delgada. Aleta anal corta y aleta caudal bilobulada”.

La especie *P. punctifer* presenta las siguientes características (Buitrago-Suárez y Burr, 2007): Región anterior de la cabeza puntiaguda. Parte más ancha del cuerpo a nivel del origen de la aleta dorsal. Región ventral del cuerpo formando una línea recta. Perfil posterior a la aleta dorsal disminuyendo gradualmente en altura hacia las aletas adiposa y caudal. Pigmentación oscura en la región dorsolateral extendiéndose hasta la línea lateral. Región entre la línea lateral a ventral pálida, variando de blanquecino a amarillento. Barras oscuras verticales acompañadas de líneas pálidas cortas adjuntas. Aletas caudal, dorsal y anal con pocos puntos. Pigmentación oscura en la región dorsal de la aleta pectoral, pálida ventralmente. Región postero dorsal de la cabeza áspera, lisa anteriormente. Narinas anteriores tubulares y blanquecinas/amarillentas, la posterior con un colgajo de borde blanquecino. Barbillas maxilares largas, extendiéndose más allá de la aleta pectoral, las barbillas mentonianas posteriores alcanzando el origen de la aleta pélvica.

Cabe resaltar que en el medio natural el patrón de coloración de la especie suele ser muy variable, pudiendo crear confusión en su identificación (Agudelo *et al.*, 2000), pero para el presente estudio fueron considerados los individuos más abundantes con el patrón de coloración típico de franjas negras y blancas como el descrito por García-Dávila *et al.* (2013).

2.3 Distribución geográfica de *Pseudoplatystoma punctifer*

Las especies del género *Pseudoplatystoma* están ampliamente distribuidas en las principales cuencas de América del Sur (Orinoco, Guyana, Magdalena, Paraná-Paraguay y la cuenca Amazónica), *P. punctifer* presenta una amplia distribución abarcando gran parte de la Amazonía (Bolivia, Brasil, Colombia, Ecuador y Perú)

(Buitrago-Suárez y Burr, 2007) desde el bajo Amazonas hasta las cabeceras de todos los tipos de ríos, incluyendo canales, las áreas de inundación y arroyos de la selva lluviosa, también se encuentran tanto en aguas corrientes como tranquilas, pero son raros o ausentes en estuarios (Barthem y Goulding, 1997, 2007; Resende 2003). Durante las épocas secas la especie prefiere los sistemas lóticos (Loubens y Panfili, 2000).

2.4 Aspectos biológicos de *Pseudoplatystoma punctifer*

Se caracteriza por sus hábitos alimenticios nocturnos (Flores-Nava y Brown, 2010) aunque también pueden estar activos durante el día. Habita las cabeceras de ríos y es frecuente en áreas protegidas por troncos, ramas y vegetación de ambientes lóticos (Loubens y Panfili, 2000; Reid, 1983). Su alimentación corresponde a niveles tróficos altos, siendo en su mayoría predadores ictiófagos (Barthem y Goulding, 1997, 2007; Flores-Nava y Brown, 2010; Loubens y Panfili, 2000) pudiendo incluir en su dieta a miembros de su propia clase, en tallas menores a 10 cm consumen insectos y larvas de peces (Reid, 1983). Las principales especies incluidas en su dieta en el medio natural pertenecen al orden Characiformes (Deza-Taboada *et al.*, 2005).

En el medio natural la reproducción y desove de doncella están estrechamente relacionados con el ciclo hidrológico del río ocurriendo durante la época de creciente (Camacho *et al.*, 2006; Deza-Taboada *et al.*, 2005; García *et al.*, 2001; Tello y García, 2009). Presenta hábitos migratorios (Barthem y Goulding, 1997, 2007; Resende, 2003), la mayoría de adultos migra aguas arriba para reproducirse en la zona pre andina durante la primera etapa de aguas altas alcanzando los machos la madurez sexual con más precocidad mientras que las hembras presentan crecimiento más rápido (Loubens y Panfili, 2000). Presenta altas tasas de fecundidad (Rufino, 2004) y altas tasas de mortalidad larval en el medio natural debido a que no hay cuidados parentales de la prole (Fernández, 2015).

2.5 Normativa pesquera de *Pseudoplatystoma punctifer*

Respecto a la pesquería de doncella en el Perú la R.M. N° 147-2001-PE que aprobó el Reglamento de Ordenamiento Pesquero de la Amazonía Peruana estableció lo siguiente: las pesquerías comerciales de consumo humano no podrán emplear redes menores a ocho pulgadas de tamaño de malla para los grandes bagres; la talla mínima de captura, acopio, transporte y comercialización de *P. punctifer* es de 86 cm de longitud a la horquilla; y prohíbe la extracción con fines ornamentales de los alevinos y juveniles de la especie proveniente del medio natural. Posteriormente en su última actualización el D.S. N° 015-2009-PRODUCE mantiene los tamaños de malla mínimos para la extracción de bagres y la talla mínima de captura para la especie y prohíbe su extracción y comercialización con fines ornamentales de alevinos, juveniles y adultos provenientes del medio natural a menos que procedan de programas de manejo que establezcan cuotas individuales.

De acuerdo con el Libro Rojo de Peces Dulceacuícolas de Colombia Mojica *et al.* (2012) *P. punctifer* pasó de la categoría de Especie en Peligro el 2002 a Especie Vulnerable el 2012, este ajuste se realizó tomando en cuenta la ampliación de distribución de la especie que incluye dos o más países y a sus hábitos migratorios a lo largo de las cuencas amazónicas, resaltando la imperiosa necesidad de emprender trabajos en conjunto con otros países para su conservación y uso sostenible. Según la Lista Roja Nacional de Peces de Agua Dulce de Ecuador (Aguirre *et al.*, 2019), *P. punctifer* está categorizada como En Peligro. En Perú el Libro Rojo de la Fauna Amenazada de Perú no incluye la categoría de peces. Adicionalmente, *P. punctifer* no está incluida en el listado de especies de fauna silvestre CITES-PERÚ (MINAM, 2018).

2.6 Edad y crecimiento

El crecimiento de los peces puede depender tanto de factores ambientales (temperatura, concentración de oxígeno, fotoperiodo, disponibilidad de nutrientes,

etc.) como genéticos (la heredabilidad en una población puede influir en la contribución de los factores genéticos que muestra un rasgo fenotípico como el crecimiento) y fisiológicos (Dutta, 1994). Diferencias en crecimiento en una misma especie pueden deberse a la variabilidad genética de una población (independiente de los factores ambientales) y/o a la plasticidad fenotípica en condiciones ambientales distintas (Caswell, 1983; Giesel, 1976; Partidge y Harvey, 1988; Stearn, 1992).

Los estudios de edad y crecimiento son herramientas importantes en la interpretación de la dinámica de poblaciones de peces y permiten determinar los cambios causados por las tasas de explotación (Morales-Nin, 1991). Uno de los métodos empleados para las estimaciones de edad y crecimiento es el conteo de marcas en estructuras calcificadas como otolitos, vértebras, espinas y huesos urohiales porque éstos registran las variaciones del crecimiento que responden a condiciones bióticas y abióticas del medio (Panfili, 1993; Panfili *et al.*, 2002). Estas marcas se forman a partir de discontinuidades en las estructuras esqueléticas que pueden surgir por cambios en la temperatura del ambiente o alteraciones fisiológicas, el desove o a los cambios en el régimen trófico (Tresierra y Culquichicón, 1993).

Inicialmente los estudios de edad y crecimiento en peces eran desarrollados en climas templados debido a las fuertes diferencias estacionales y su relación con la formación de marcas. Posteriormente se determinó que en zonas tropicales existen ritmos de crecimientos notables en muchas especies. En la Región Neotropical se han desarrollado diversos estudios de edad y crecimiento en base al conteo de marcas en estructuras calcáreas como en *Sorubim cf. lima* en espinas de la aleta dorsal (Penha *et al.*, 2004); en *P. corruscans* (Balboni *et al.*, 2021; Mateus y Petrere, 2003) en espinas de la aleta pectoral; en *P. fasciatum* y *P. tigrinum* en vértebras (Inturias, 2008; Loubens y Panfilli, 2000); en *Brachyplatystoma rousseauxii* (Castelnau, 1855) (Alonso, 2002; Hauser *et al.*, 2018), *Hypophthalmus marginatus* Valenciennes, 1840 (Cutrim y Batista, 2005), *Pygocentrus nattereri* Kner, 1858

(Duponchelle *et al.*, 2007), *B. platynema* Boulenger 1898 (Rodrigues, 2011), *Osteoglossum bicirrhosum* (Cuvier, 1829) (Duponchelle *et al.*, 2012) en otolitos. Estos estudios sugieren la eficiencia de estas estructuras para estimar los parámetros de edad y crecimiento en especies amazónicas.

Respecto al género *Pseudoplatystoma*, el estudio desarrollado por Loubens y Panfili (2000) en la cuenca del río Mamoré en Bolivia, señala a las vértebras como los mejores indicadores de las marcas de crecimiento entre las espinas y el hueso opercular debido a que estos se maltrataban con la fijación y formaban marcas muy opacas, respectivamente. En este estudio se determinó la formación de una marca de crecimiento por año y se estimó la longevidad de *P. fasciatum* y *P. tigrinum* en 10 y 15 años, respectivamente, siendo las hembras las que presentaron mayores tallas y longevidad que los machos. Resultados similares fueron hallados por Inturias (2008) en base al conteo de anillos de crecimiento en vértebras de *P. punctifer* y *P. tigrinum* con edades máximas observadas de 11 años también en el río Mamoré e Iténez en la Amazonía Boliviana.

3. HIPÓTESIS

H₀: Los parámetros de edad y crecimiento de *Pseudoplatystoma punctifer* en el sistema Amazonas-Marañón-Ucayali y el río Putumayo presentan patrones similares.

H₁: Los parámetros de edad y crecimiento de *Pseudoplatystoma punctifer* en el sistema Amazonas-Marañón-Ucayali y el río Putumayo presentan patrones diferentes.

4. OBJETIVOS

4.1 Objetivo general

Conocer los parámetros de edad y crecimiento de *Pseudoplatystoma punctifer* en el sistema Amazonas-Marañón-Ucayali y el río Putumayo para proveer las bases científicas de una gestión pesquera adecuada de la especie.

4.2 Objetivos específicos

- Validar la periodicidad de formación de los anillos de crecimiento en las vértebras de *Pseudoplatystoma punctifer*.
- Comparar los parámetros de edad y crecimiento de *Pseudoplatystoma punctifer* en el sistema Amazonas-Marañón-Ucayali y el río Putumayo.
- Comparar la estructura de edades y tallas de *Pseudoplatystoma punctifer* en el sistema Amazonas-Marañón-Ucayali y río Putumayo con resultados de estudios previos en las mismas zonas.
- Determinar la idoneidad de gestión y las medidas de ordenamiento pesquero nacional aplicados en *Pseudoplatystoma punctifer* en el sistema Amazonas-Marañón-Ucayali y río Putumayo en base a los resultados de edad y crecimiento del presente estudio.

5. METODOLOGÍA

5.1 Área de estudio

Comprende las principales cuencas de la región Amazónica: Marañón, Ucayali y Putumayo, en las que se asignaron principalmente cinco zonas de toma de muestra ubicadas en la región Loreto, donde fue adquirido el material biológico. El lugar de toma de muestra en la cuenca del río Amazonas fue ubicado en Caballococha,

provincia de Mariscal Ramón Castilla. En la cuenca del río Ucayali, en la parte baja de la cuenca, los lugares de toma de muestra se ubicaron en Jenaro Herrera y Requena, provincia de Requena. En la cuenca del río Marañón la toma de muestra fue ubicada en Nauta, provincia de Loreto. En la cuenca del río Putumayo la toma de muestra fue en San Antonio del Estrecho, provincia de Putumayo. Adicionalmente fue incluida una zona de toma de muestra en la región Ucayali ubicada en la parte alta de la cuenca del río Ucayali en Pucallpa, provincia de Coronel Portillo, con la finalidad completar el rango de tallas de material biológico con individuos pequeños y mejorar el modelamiento de datos.

Los ríos Marañón y Ucayali son ríos de agua blanca que nacen en el piedemonte andino en Perú y la confluencia de ambos forma el río Amazonas. Estos ríos llevan sólidos suspendidos (orgánicos e inorgánicos) y nutrientes desde los Andes. Su red hidrológica se caracteriza por presentar meandros, lagunas y arroyos, muchos de los cuales se inundan anualmente durante la temporada de lluvias (Hales y Petry, 2008). El río Marañón tiene una longitud de 1707 km (ANA, 2011), su velocidad media en la parte baja es de 1,65 m/s con caudal entre 7000 y 25000 m³/s (IRD *et al.*, 2011). El río Ucayali tiene una longitud de 2670 km, con velocidad promedio de corriente entre 1,5 y 2,5 m/s (MTC, 2005) con un caudal promedio de 2700 a 20000 m³/s en su porción más baja (IRD *et al.*, 2011). Desde la confluencia de estos ríos en Perú hasta el océano Atlántico en Brasil, el río Amazonas tiene una longitud aproximada de 3750 km, representando el sistema fluvial más largo del mundo (Hales y Petry, 2008) con una velocidad promedio de corriente de 1,48 m/s y caudal entre 10000 y 46000 m³/s en la porción peruana (IRD *et al.*, 2011). En el estuario, el caudal de descarga estimado es de 209000 m³/s (Guyot *et al.*, 2007).

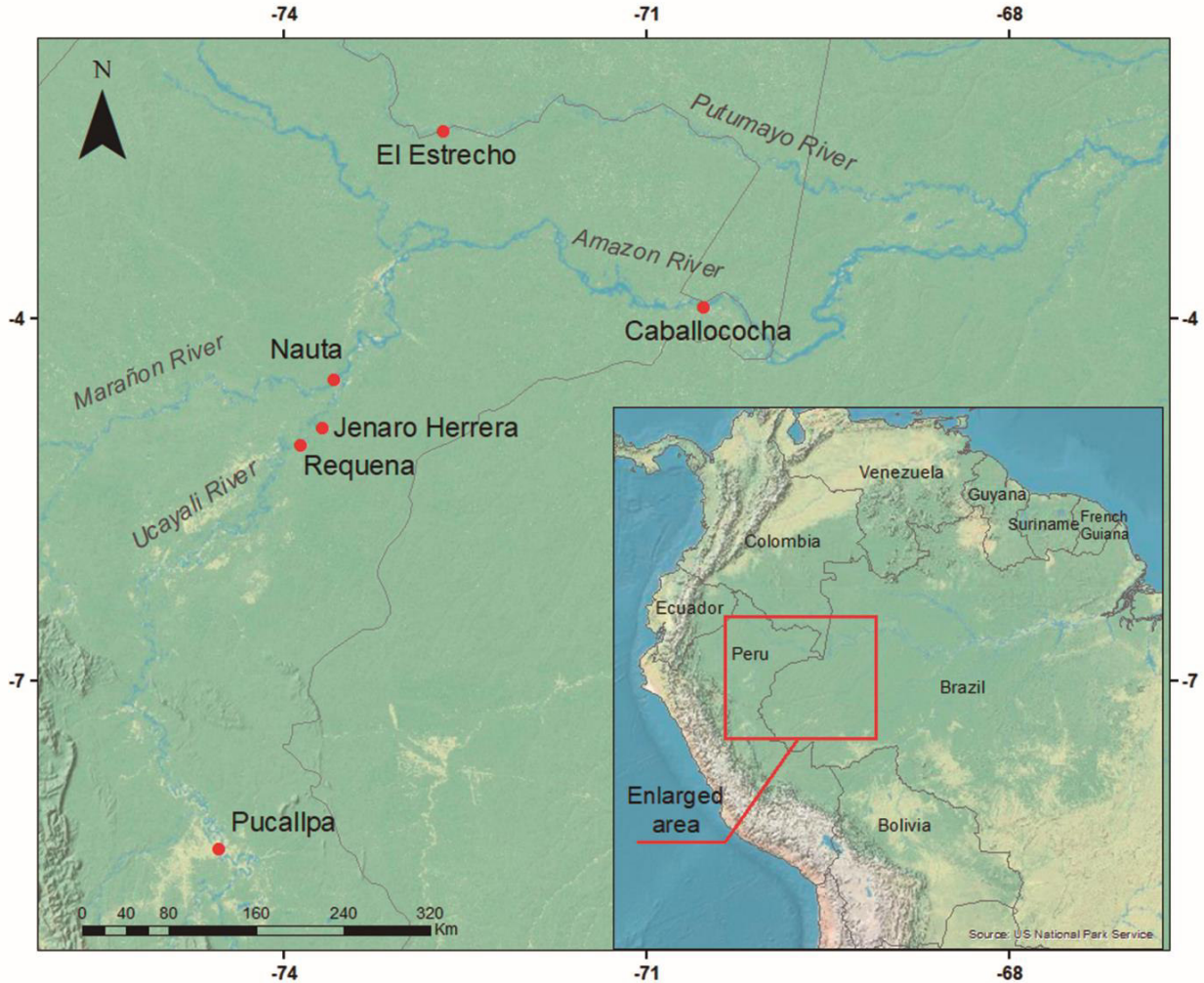


Figura 3. Área de estudio y zonas de toma de muestras (círculos rojos).

El río Putumayo es uno de los dos mayores tributarios del río Amazonas en Colombia con una longitud aproximada de 2000 km, de los cuales alrededor de 1500 km se discurren entre Colombia, Ecuador y Perú (en altas y medianas altitudes) mientras que el resto se encuentra en Brasil (González *et al.*, 2006). Este río también es de aguas blancas y sus orígenes se encuentran en los Andes de Colombia. Debido a su posición latitudinal ecuatorial, la cuenca del río Putumayo es una región con una particular abundancia de lluvias durante todo el año (Salazar *et al.*, 2006). La velocidad promedio de corriente del río Putumayo se encuentra entre 0,5 y 1,0 m/s con un caudal promedio de 250 a 7000 m³/s (IDEAM, 2004).

5.2 Material biológico

En las zonas de toma de muestra se visitaron los puntos de desembarque de capturas de la flota pesquera comercial desde julio de 2008 hasta julio de 2010 para adquirir vértebras de *Pseudoplatystoma punctifer* directamente de pescadores de confianza con los que previamente se acordó la compra para asegurar que la procedencia de individuos correspondiera a las áreas geográficas de interés.

Los individuos analizados fueron medidos al milímetro en cada punto de desembarque registrando la longitud estándar (LS), longitud total (LT) y peso con una balanza de mano digital de 20 kg de capacidad y 0.01 kg de sensibilidad. Se determinó el grado de madurez gonadal de acuerdo a la escala de Núñez y Duponchelle (2009). Se extrajeron las cinco primeras vértebras de cada individuo, las mismas que fueron trasladadas al Centro de Investigaciones Fernando Alcántara Bocanegra (Quistococha) del Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (IIAP) para su procesamiento. La colecta adicional desarrollada en Pucallpa se realizó en noviembre de 2017 y el material fue procesado en el Departamento de Ictiología del Museo de Historia Natural de la Universidad Nacional Mayor de San Marcos.

5.3 Procesamiento y lectura de vértebras

El procesamiento de vértebras se realizó siguiendo los lineamientos de Loubens y Panfili (2000). Las vértebras fueron hervidas en agua hasta lograr desprender el tejido blando adherido y con un cepillo de cerdas suaves se removió en su totalidad el tejido restante. Posteriormente fueron secadas totalmente con ayuda de una estufa a 40°C durante un periodo aproximado de 48 horas para poder ser almacenadas en seco en empaques individuales debidamente rotulados. Las vértebras fueron observadas en sección frontal con luz reflejada en fondo negro con un microscopio estereoscópico Leica MZ16 con cámara incorporada conectada a una computadora a partir de la cual se realizó un registro fotográfico. Luego de la lectura frontal, se realizó un corte transversal a cada vértebra con una cortadora eléctrica para confirmar las lecturas en

el cuerpo calcáreo (Loubens y Panfili, 2000). Las imágenes obtenidas fueron analizadas con el software AxioVision v4.8.

Las marcas de crecimiento fueron identificadas por su origen alrededor del centro de la vértebra bajo luz reflejada siguiendo a Loubens y Panfili (2000): bandas amplias claras (zonas opacas) alternadas por bandas oscuras delgadas (anillos hialinos) fueron observadas. El conjunto de una banda clara y una banda oscura corresponde a un anillo de crecimiento, la distancia entre bandas claras se hace cada vez más delgada a medida que aumenta la distancia del centro de la vértebra. La formación de bandas claras y amplias se produce durante las etapas de crecimiento rápido del pez, mientras que las bandas oscuras y delgadas se forman durante las etapas de crecimiento lento; cuando los peces son muy mayores, las bandas claras y oscuras pueden llegar a ser muy delgadas, dificultando la identificación de anillos de crecimiento (Panfili *et al.*, 2002). La identificación y lectura de las marcas de crecimiento en vértebras fue realizada de manera independiente (por separado) por dos observadores a un ángulo de 90° con la finalidad de comparar de forma más confiable los resultados individuales. Cuando los resultados de las lecturas independientes fueron diferentes, fueron re interpretadas por los observadores en conjunto. Se tomó la distancia en mm, a una escala conocida, desde el centro de la vértebra hasta cada anillo hialino identificado y hasta el borde de cada vértebra.

Debido a la proximidad de las áreas de pesca en los ríos Amazonas, Marañón y Ucayali (Figura 3), la similitud en la dinámica hidrológica y considerando los hábitos migratorios de la especie, las vértebras provenientes de estos ríos fueron agrupadas para el análisis con la finalidad de obtener una mejor cobertura de datos para la obtención de las curvas de crecimiento y de meses para el proceso de validación de la formación de las marcas de crecimiento. Por ello, nos referiremos a las zonas de los ríos Amazonas Marañón y Ucayali como el sistema AMU. Las muestras provenientes del río Putumayo fueron analizadas de manera independiente.

5.4 Validación de la formación de los anillos de crecimiento y datos hidrológicos

La periodicidad de formación de anillos de crecimiento fue determinada por el método del Incremento Marginal Relativo (IMR) (Fabr e y Saint-Paul, 1988; Haimovici y Reis, 1984):

$$\text{IMR} = [(R_t - R_n) / (R_n - R_{n-1})] \times 100$$

Donde:

R_t : es el radio total de la v ertebra;

R_n : es la distancia del centro de la v ertebra hasta el  ltimo anillo hialino;

R_{n-1} : es la distancia del n cleo hasta el pen ltimo anillo hialino.

La repentina reducci n significativa en los valores promedios mensuales del IMR, seguido de un gradual incremento de los mismos fue interpretado como el periodo de formaci n de un anillo hialino. Los valores del IMR de cada mes durante todo el periodo de colecta fueron promediados para obtener datos de la mayor cantidad de meses posible tanto de las v ertebrae provenientes del sistema AMU como las del r o Putumayo.

Los niveles de agua para el sistema AMU fueron obtenidos del ORE-HYBAM (Observatoire r gional, Hydrologie du bassin Amazonien) y del SENAMHI (Servicio Nacional de Meteorolog a e Hidrolog a del Per ) de la estaci n Tamshiyacu con datos hidrol gicos diarios promediados de los a os 2008 a 2010. Se usaron datos hidrol gicos de dicha estaci n debido a que se encuentra localizada en el r o Amazonas, aguas abajo de la confluencia de los r os Mara n y Ucayali. Para el r o Putumayo, los niveles de agua fueron obtenidos del IDEAM (Instituto de Hidrolog a, Meteorolog a y Estudios Ambientales) con valores hidrol gicos diarios promediados de los a os 2008 a 2010 de la estaci n El Estrecho.

5.5 Estructura Etaria

La edad individual en meses fue calculada tomando en cuenta el mes de captura de cada ejemplar, el número de anillos de crecimiento y el mes de nacimiento (Panfili *et al.*, 2002). El mes de nacimiento fue considerado aquel en el que existiera una mayor proporción de hembras en etapa de reproducción: siendo febrero en el sistema AMU (Deza-Taboada *et al.*, 2005; García *et al.*, 2001) y abril en el río Putumayo (Camacho *et al.*, 2006). Las siguientes fórmulas fueron aplicadas:

- Para ejemplares capturados antes del mes de nacimiento:

$$E = (12xA) + 12 + C - N$$

- Para ejemplares capturados después del mes de nacimiento:

$$E = (12xA) + C - N$$

Donde:

E: edad de cada ejemplar;

A: número de anillos de cada ejemplar;

C: mes en que fue capturado el ejemplar;

N: mes de nacimiento del ejemplar capturado.

5.6 Parámetros de crecimiento

Los parámetros de crecimiento fueron calculados por la Función de Von Bertalanffy usando una estimación no lineal (método quasi-Newton) según la siguiente ecuación:

$$L_t = L_{\infty} (1 - e^{-k(t-t_0)})$$

Donde:

L_t : longitud en la edad t ;

L_{∞} : longitud infinita (máxima esperada);

e : base de logaritmo neperiano;

k : tasa de crecimiento;

t: edad del pez en la longitud L_t ;
 t_0 : edad teórica del pez en la longitud 0.

La talla de primera madurez (L_{50} , longitud promedio en la cual el 50% de individuos están aptos para reproducirse) fue estimado ajustando el porcentaje de individuos maduros de hembras y machos por separado (%MF) a partir del estadio II de acuerdo a la escala de madurez de Núñez y Duponchelle (2009) a intervalos de 5 cm de LS a una función logística, utilizando una regresión no lineal, ponderado por el número de individuos en cada clase de longitud (Duponchelle y Panfili, 1998) según la siguiente fórmula:

$$\%MF = 1/[1+e^{-(a(L-L_{50}))}]$$

Donde:

%MF: porcentaje de individuos maduros por clase de longitud;

L: valor central de cada clase de longitud;

a y L_{50} : son constantes del modelo.

La edad de primera madurez (A_{50} , edad en la cual el 50% de individuos están aptos para reproducirse) fue calculada a partir de la curva de crecimiento de Von Bertalanffy como se describe a continuación (Duponchelle *et al.*, 2007):

$$A_{50} = \{-\ln[1-(L_{50}/L_{\infty})]k^{-1}\} + t_0$$

5.7 Análisis estadístico

Los valores mensuales del IMR fueron comparados usando un Análisis de Varianza (ANOVA) de un solo factor y con el test post hoc de Tukey. Un decrecimiento significativo seguido por un incremento gradual de los valores del IMR fueron interpretados como la temporada de formación de un anillo hialino (Panfili *et al.*, 2002).

Las curvas de crecimiento fueron comparadas entre sexos y zona de procedencia de las muestras aplicando el test de máxima verosimilitud (Tomassone *et al.*, 1993) y aplicando la suma de cuadrados de Kimura (1980). Para k poblaciones el test de máxima verosimilitud (S_{ML}) fue comparado con la prueba χ^2 con 3 grados de libertad (tres parámetros):

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

Donde:

n: es el número de individuos de la k^{ta} población.

S_c^2 : es la varianza residual del modelo global.

S_k^2 : es la varianza residual de las k poblaciones.

El mismo test fue utilizado para las comparaciones 2 a 2 de curvas de crecimiento entre sexos y zonas de procedencia tomando en cuenta la corrección de Bonferroni. Los modelamientos y análisis estadísticos fueron realizados con el programa Statistica 12.5 (StatSoft Inc.).

5.8 Comparación con otros estudios

Los valores de longitudes máximas registradas, L_{50} , edades máximas y A_{50} fueron comparados con otros estudios realizados en el área de estudio o en zonas cercanas en base a revisión bibliográfica. Los datos presentados en LT o longitud a la horquilla (LH) fueron convertidos a LS para una comparación homogénea mediante las siguientes ecuaciones:

- **LS = 0,9776LH – 1,8379**, $R^2 = 0,9984$, $P < 0,001$ (García-Vasquez *et al.*, datos no publicados).
- **LS = 0,8736LT + 0,210**, $R^2 = 0,9797$, $P < 0,001$ (datos del presente estudio)

Si bien es cierto, las relaciones de tallas podrían presentar variaciones de acuerdo a las zonas de donde provengan los individuos, sin embargo, la aplicación de las

ecuaciones anteriores sirvió para fines comparativos brindando una aproximación a las tallas de interés para nuestros análisis.

6. RESULTADOS

6.1 Individuos analizados

Durante el periodo 2008-2010 y la colecta adicional realizada en 2017, se recolectaron en total 465 vértebras de individuos de *P. punctifer* entre los 19,5 – 92,5 cm LS y 80 – 12 000 g de peso (Tabla 1). En el sistema AMU se registró un total de 372 muestras (205 hembras y 167 machos), mientras que en el río Putumayo se registraron 93 muestras (49 hembras y 44 machos) (Tabla 1). Debido a la lejanía y a las dificultades logísticas que aseguraran la adquisición de muestras del río Putumayo (El Estrecho), sólo fue posible recolectarlas durante el año 2009, por ello la menor cantidad de muestras procedentes de esta zona.

Tabla 1. Rangos de longitud estándar y peso promedio \pm desviación estándar (DS) y número de individuos (N) hembras y machos de *Pseudoplatystoma punctifer* en el sistema AMU y río Putumayo.

Sistema/río	Sexo	N	LS promedio \pm DS (cm)	Rango LS (cm)	Peso promedio \pm SD (g)	Rango peso(g)
AMU	Hembras	205	51,4 \pm 17,5	21 - 92,5	2329 \pm 2318	80 - 12000
	Machos	167	45,1 \pm 13,4	19,5 - 83	1417 \pm 1278	80 - 7700
Putumayo	Hembras	49	50,8 \pm 12,2	23,5-74,0	1715 \pm 1118	120-4990
	Machos	44	45,7 \pm 8,8	23,5-58,0	1119 \pm 532	150-2240

Tabla 2. Estructura de tallas por sexo de individuos de *Pseudoplatystoma punctifer* correspondientes al sistema AMU y río Putumayo.

Rango de LS (cm)	Sistema AMU			Río Putumayo		
	Hembras	Machos	Total	Hembras	Machos	Total
10,0-19,9		1	1			
20,0-29,9	26	23	49	4	4	8
30,0-39,9	32	39	71	5	6	11

Rango de LS (cm)	Sistema AMU			Río Putumayo		
	Hembras	Machos	Total	Hembras	Machos	Total
40,0-49,9	47	46	93	10	19	29
50,0-59,9	31	34	65	18	15	33
60,0-69,9	34	17	51	10		10
70,0-79,9	20	6	26	2		2
80,0-89,9	12	1	13			
90,0-99,0	3		3			
	205	167	372	49	44	93

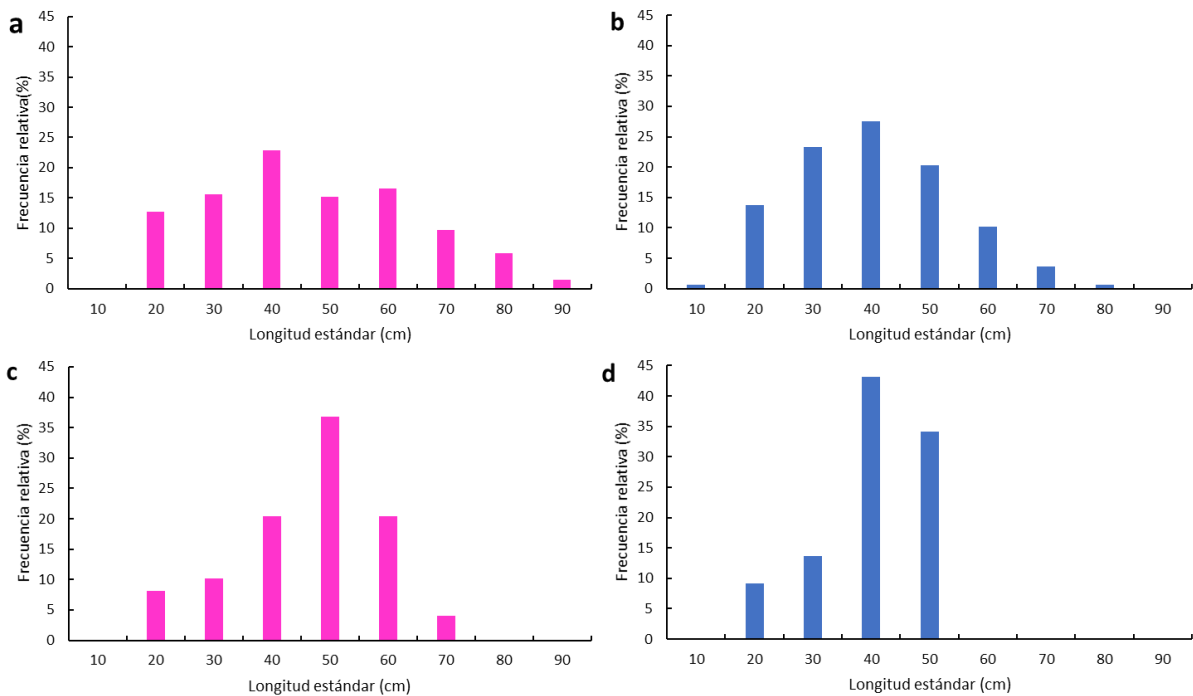


Figura 4. Distribución de frecuencia relativa de longitud estándar de hembras y machos de *Pseudoplatystoma punctifer* en a-b. sistema AMU y c-d. río Putumayo.

En ambos sistemas las hembras predominaron entre 40 - 60 cm de LS y los machos entre 30 - 50 cm. En el río Putumayo fue notable la baja representatividad de individuos a partir de los 70 cm (Tabla 2, Figura 4).

6.2 Lectura de vértebras y validación de la formación de las marcas de crecimiento

Se diferenciaron las marcas de crecimiento en sección frontal de las vértebras de *P. punctifer* por la alternancia de coloración y grosor de zonas alrededor del centro de la vértebra: se identificó una zona clara y amplia (zona opaca) formada inmediatamente alrededor del centro seguida de una zona oscura más delgada (zona/anillo hialino). La alternancia entre ambas zonas fue más evidente en el corte transversal, el número de zonas claras y oscuras dependió de la edad de los individuos, a más zonas claras y oscuras alternadas, mayor edad. Las zonas oscuras delgadas correspondieron a los anillos de crecimiento y la distancia entre ellas alrededor del centro de la vértebra se fue haciendo cada vez más estrecha a medida que se alejaban del mismo. Se identificaron anillos simples (una sola zona oscura regularmente ancha), dobles (dos zonas oscuras cercanas) y múltiples (varias zonas oscuras acentuadas y cercanas) en las vértebras de *P. punctifer* procedentes tanto del sistema AMU como del río Putumayo (Figura 5a-b). La formación de anillos múltiples y dobles se produjo en todos los casos antes de la formación de los anillos simples.

En algunos casos en la vista frontal de las vértebras se identificó entre los anillos hialinos de crecimiento la existencia de zonas similares más delgadas y menos intensas dificultando el conteo de los anillos de crecimiento, estas zonas fueron diferenciadas de los anillos con ayuda del corte transversal donde se distinguió con mayor claridad la intensidad entre ambas, las más intensas fueron interpretadas como anillos de crecimiento y las menos intensas como marcas intermedias (Figura 5c-d). De manera similar, antes de la formación del primer anillo de crecimiento en algunos individuos se identificaron zonas más delgadas y de menor intensidad muy cercanos al centro de la vértebra y fueron diferenciadas del anillo hialino también con ayuda del corte transversal, estas zonas fueron identificadas como pre marcas de crecimiento (Figura 5e-f).



Figura 5. Vértex de *Pseudoplatystoma punctifer*. a-b. cinco anillos de crecimiento: el primero es múltiple, el segundo doble y el tercero, cuarto y quinto simples. c-d. Dos anillos de crecimiento. e-f. Un anillo de crecimiento. Centro de la vértebra (ctr), líneas rojas indican los anillos hialinos, marca intermedia (i), pre marca (p). Imágenes de la izquierda corresponden a vista frontal de la vértebra; imágenes de la derecha: vista del corte transversal con la confirmación de los anillos de crecimiento en el cuerpo calcáreo.

En el sistema AMU el primer anillo se formó a una distancia de $5,34 \pm 0,807$ mm del centro de la vértebra (distancia media y desviación estándar, respectivamente), el segundo a $8,75 \pm 1,131$ mm, el tercero a $11,55 \pm 1,506$ mm con una tendencia en el

aumento de la desviación estándar a medida que aumentó en número de anillos de crecimiento (Figura 6b). En el río Putumayo el primer anillo de crecimiento se formó a $5,01 \pm 0,785$ mm, el segundo a $8,44 \pm 1,179$ mm, el tercero a $10,77 \pm 1,930$ mm siendo en adelante poca la variación de la desviación estándar a medida que aumentan los anillos de crecimiento (Figura 6b).

En el sistema AMU el IMR (analizado en 217 individuos) presentó variaciones significativas (ANOVA de un solo factor, $F_{9,207}=7,45$, $P<0,001$, Tablas 3 y 4) con un valor mínimo observado en el mes de setiembre ($17,28 \pm 8,31\%$, media \pm DS) luego de un valor elevado en agosto ($59,70 \pm 25,26\%$), este menor valor coincidió con el mes en que el nivel del agua fue más bajo (Figura 7a). En el río Putumayo el IMR (analizado en 69 individuos) también presentó variaciones significativas entre meses (ANOVA de un solo factor, $F_{6,62}=14,32$, $P<0,001$, Tablas 5 y 6) con el menor valor registrado durante el mes de noviembre ($9,65 \pm 3,12\%$) luego de un valor alto en octubre ($41,01 \pm 16,58\%$) coincidiendo con los meses en los que el nivel del agua fue bajo (Figura 7b). Debido a la escasez natural del recurso y a las mayores dificultades logísticas en El Estrecho, no se obtuvieron datos del IMR durante los meses de octubre ni noviembre en el sistema AMU; ni de enero, marzo, mayo, julio y diciembre en el río Putumayo.

En ambos casos, aunque no se obtuvieron datos del IMR en algunos meses, la repentina caída significativa de los valores del IMR seguidas por un incremento gradual de los valores del mismo ocurrieron una vez durante un ciclo anual, sugiriendo la formación de un anillo hialino (banda oscura) al año y por tanto, la formación de un anillo de crecimiento por año. Las bandas amplias claras corresponden a las zonas de crecimiento rápido y están relacionadas a altas tasas metabólicas producidas durante el periodo de aguas altas, mientras que las bandas oscuras delgadas corresponden a las zonas de crecimiento lento y están relacionadas a bajas tasas metabólicas producidas durante el periodo de aguas bajas.

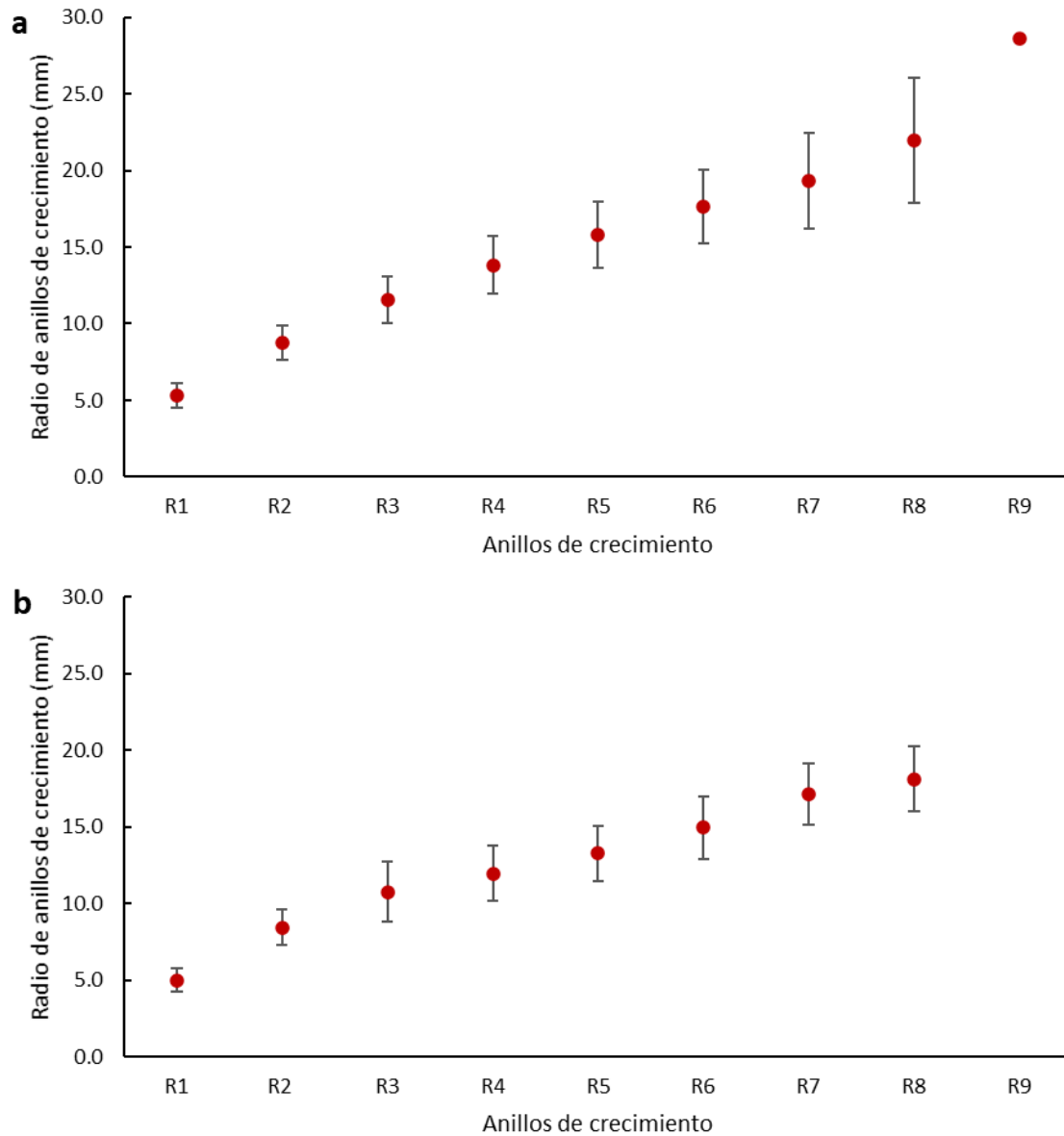


Figura 6. Promedio (círculos rojos) y desviación estándar (barras verticales) de los radios de los anillos de crecimiento formados en vértebras de *Pseudoplatystoma punctifer* en a. sistema AMU y b. río Putumayo.

La formación del anillo hialino en el sistema AMU ocurriría en el mes de setiembre, y en el río Putumayo alrededor del mes de noviembre. La formación de las zonas de crecimiento lento ocurriría en un tiempo ligeramente más corto que las zonas de

crecimiento rápido durante un ciclo anual tanto en el sistema AMU como en el río Putumayo.

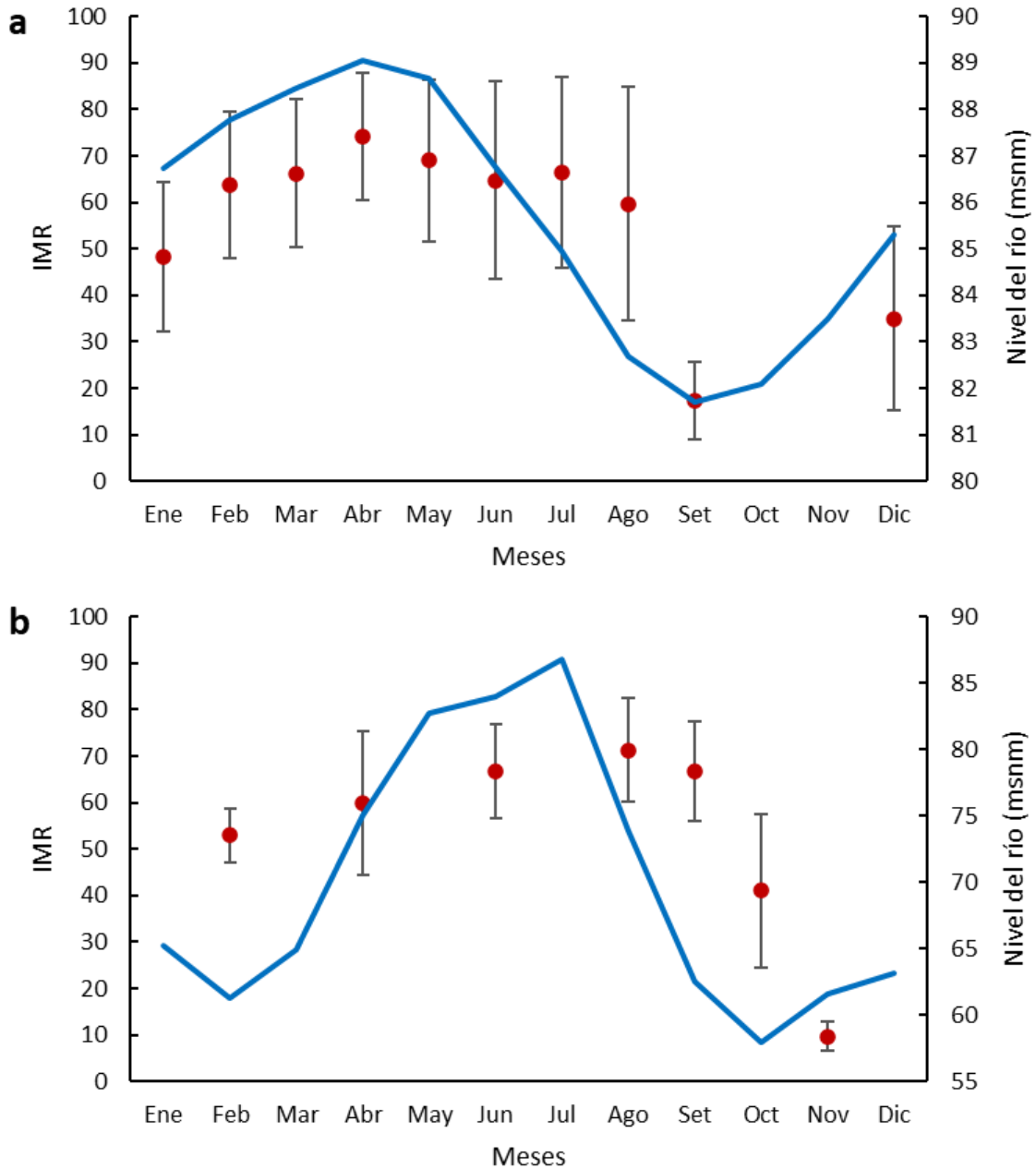


Figura 7. Valores medios mensuales del IMR (círculos rojos) y desviación estándar (barras verticales) de vértebras de *Pseudoplatystoma punctifer* en relación al ciclo hidrológico en a. sistema AMU y b. río Putumayo.

Tabla 3. Análisis de varianza de un solo factor de los valores medios mensuales del incremento marginal relativo de 217 individuos de *Pseudoplatystoma punctifer* del sistema AMU. Grados de libertad (GL), suma de cuadrados ajustada (SC Adjts.) cuadrados medios ajustado (MC ajust.).

Fuente	GL	SC Ajust.	CM Ajust.	F-Valor	P-Valor
Factor	9	21813	2423,7	7,45	0
Error	207	67328	325,3		
Total	216	89142			

Tabla 4. Valores medios mensuales del incremento marginal relativo de individuos de *Pseudoplatystoma punctifer* del sistema AMU. Diferentes letras indican diferencias significativas ($p < 0.05$) de acuerdo a la prueba de Tukey. Número de individuos (N), mes del año (factor).

Factor	N	Media	Grupo		
Abr	36	74,18	A		
May	32	68,98	A		
Jul	7	66,48	A	B	C
Mar	27	66,25	A		
Jun	26	64,71	A	B	
Feb	20	63,71	A	B	C
Ago	25	59,7	A	B	C
Ene	38	48,36			C D
Dic	4	34,95		B	C D
Set	2	17,28			D

Tabla 5. Análisis de varianza de un solo factor de los valores medios mensuales del incremento marginal relativo de 69 individuos de *Pseudoplatystoma punctifer* del río Putumayo. Grados de libertad (GL), suma de cuadrados ajustada (SC Adjts.) cuadrados medios ajustado (MC ajust.).

Fuente	GL	SC Ajust.	CM Ajust.	F-Valor	P-Valor
Factor	6	17036	2839,4	14,32	0
Error	62	12291	198,2		
Total	68	29327			

Tabla 6. Valores medios mensuales del incremento marginal relativo de individuos de *Pseudoplatystoma punctifer* en el río Putumayo. Diferentes letras indican diferencias significativas ($p < 0,05$) de acuerdo a la prueba de Tukey. Número de individuos (N), mes del año (factor).

Factor	N	Media	Grupo	
Ago	19	71,31	A	
Set	9	66,77	A	
Jun	2	66,76	A	B
Abr	2	59,8	A	B
Feb	2	52,98	A	B
Oct	33	41,01		B
Nov	2	9,65		C

6.3 Estructura etaria

En el sistema AMU predominaron individuos entre los 1,0 y 2,9 años de edad tanto en hembras como machos. En rangos altos de edad como de 5,0 a 7,9 las hembras fueron más representativas que los machos y el mayor rango de edad fue alcanzado únicamente por hembras (de 9,0 a 9,9 años de edad) aunque con una baja representatividad respecto a los demás rangos. En el río Putumayo el rango de edad predominante fue también de 1,0 a 2,9 años, siendo ligeramente más representativos los machos que las hembras. Las hembras fueron predominantes a partir de los 4,0 años de edad, alcanzando hasta el rango de 8,0 a 8,9, los machos sólo alcanzaron hasta el rango de edad de 4,0 a 4,9 años. Los mayores rangos de edad fueron registrados en el sistema AMU. Tabla 7, Figura 8.

Tabla 7. Estructura etaria por rangos de edad de individuos hembras y machos de *Pseudoplatystoma punctifer* del sistema AMU y río Putumayo.

Rangos de edad	AMU			Putumayo		
	H	M	Total	H	M	Total
0,0 - 0,9	35	35	70	5	6	11
1,0 - 1,9	49	48	97	8	14	22
2,0 - 2,9	40	36	76	12	11	23

Rangos de edad	AMU			Putumayo		
	H	M	Total	H	M	Total
3,0 - 3,9	26	28	54	7	10	17
4,0 - 4,9	19	15	34	7	3	10
5,0 - 5,9	15	2	17	5	0	5
6,0 - 6,9	5	2	7	3	0	3
7,0 - 7,9	11	0	11	0	0	0
8,0 - 8,9	4	1	5	2	0	2
9,0 - 9,9	1	0	1			

En el sistema AMU el individuo hembra de mayor edad presentó 9,4 años y el macho alcanzó los 8,5 años. En el río Putumayo la hembra de mayor edad presentó 8,2 años y el macho mayor registró 4,8 años.

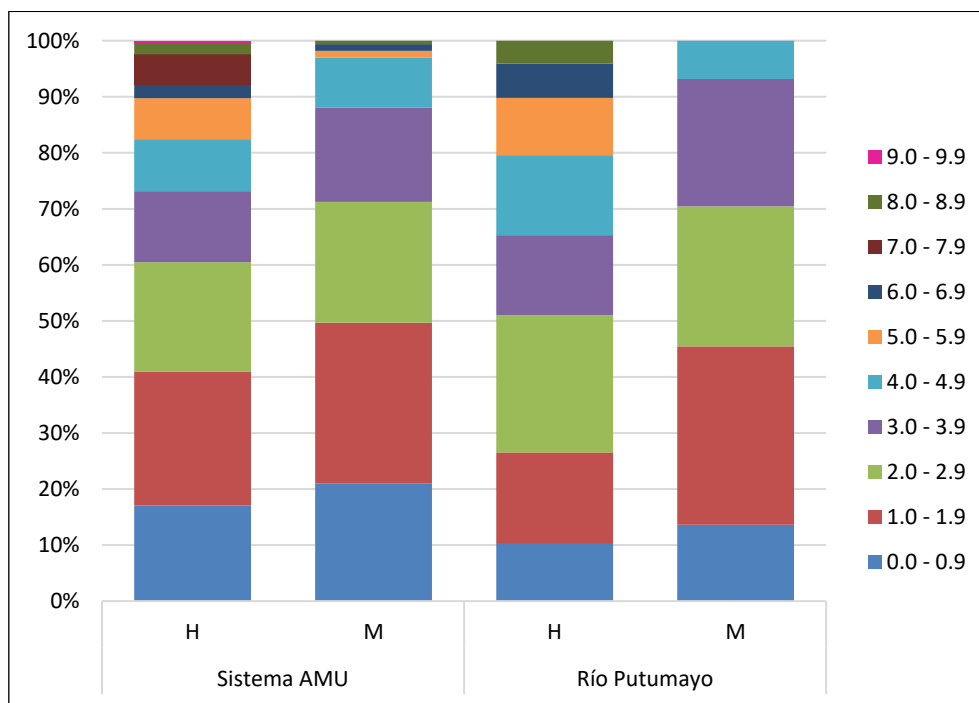


Figura 8. Frecuencia relativa de estructura etaria de individuos hembras y machos de *Pseudoplatystoma punctifer* del sistema AMU y río Putumayo.

6.4 Parámetros de crecimiento

Tanto en el sistema AMU como en el río Putumayo, los individuos menores a los 4,0 años de edad y con LS entre 20,0 y 60,0 cm fueron predominantes, con pocos ejemplares mayores de 8,9 años y/o mayores a los 80,0 cm de LS (Figura 9). Los individuos más grandes y longevos fueron capturados en el sistema AMU: el más longevo fue una hembra de 9,4 años de edad y 91,1 cm de LS; mientras que los individuos más grandes fueron dos hembras, ambas de 92,5 cm de LS y de 6,3 y 8,0 años de edad (Figura 9a). En el río Putumayo, los individuos más grandes y longevos también fueron hembras y presentaron 74,0 cm de LS y 8,2 años de edad y 68,0 cm y 8,3 años de edad, respectivamente (Figura 9b). Contrario a lo observado en el río Putumayo, las curvas de crecimiento en el sistema AMU no lograron alcanzar la asíntota a pesar del mayor número de muestras.

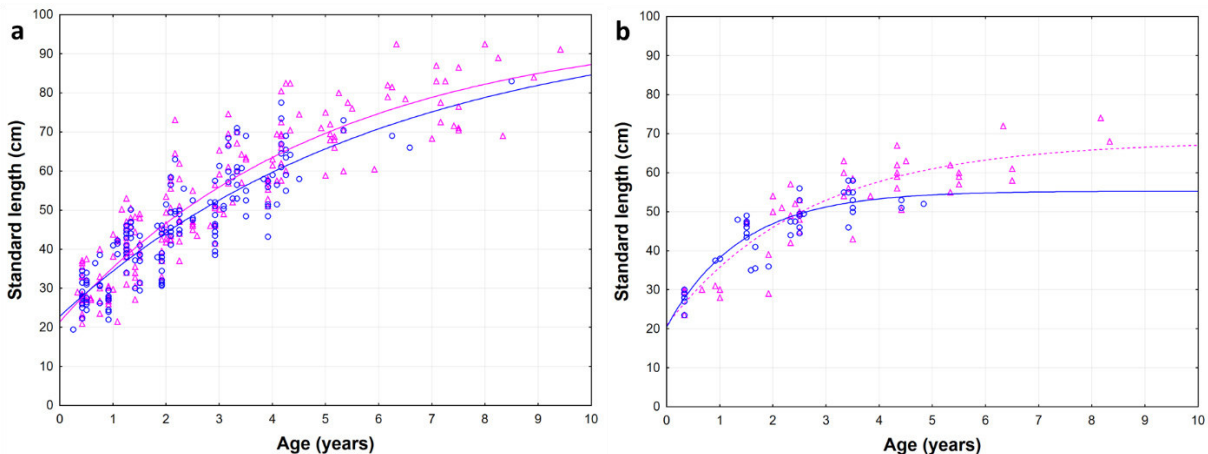


Figura 9. Curvas de crecimiento de Von Bertalanffy de hembras (triángulos rosados) y machos (círculos azules) de *Pseudoplatystoma punctifer* en a. sistema AMU y b. río Putumayo.

Los parámetros de crecimiento estimados con la función Von Bertalanffy se presentan en la Tabla 8. El valor más alto de L_{∞} fue 99,5 cm con k de 0,20 que correspondieron a machos del sistema AMU; el menor valor de L_{∞} fue 55,3 cm con k de 0,71 que correspondieron a machos del río Putumayo. Los valores más altos de L_{∞} se correspondieron con los valores más bajos de k y viceversa.

Tabla 8. Parámetros de crecimiento de la función Von Bertalanffy de individuos hembras y machos de *Pseudoplatystoma punctifer* del sistema AMU y río Putumayo.

Río/sistema	L _∞ (cm)		K		t ₀	
	Hembras	Machos	Hembras	Machos	Hembras	Machos
AMU	97,3	99,5	0,20	0,16	-1,23	-1,59
Putumayo	68,1	55,3	0,38	0,71	-0,97	-0,64

6.5 Comparaciones de las curvas de crecimiento

Como se observa en la Figura 9, después de 2 a 3 años de edad, las hembras presentaron crecimiento significativamente mayor que los machos tanto en el sistema AMU ($S_{ML}=8,919$, $P<0,05$) como en el río Putumayo ($S_{ML}=9,317$, $P<0,05$) ($Chi^2= 7,815$, 5,00%, $gl=3$).

Individuos del sistema AMU presentaron mayor longitud a determinada edad que individuos del río Putumayo y por tanto mayor crecimiento (Figura 9, Tabla 9). La diferencia fue significativa tanto para hembras ($S_{ML}=31,773$, $P<0,0125$) como para machos ($S_{ML}=25,978$, $P<0,0125$) ($Chi^2= 13,28$, 1,25%, $gl=3$), alcanzando casi los 20,0 cm para hembras y 27,0 para machos a la edad de 9 años (la mayor edad observada en nuestro muestreo (Tabla 9).

Tabla 9. Longitud estándar a una edad determinada calculada en base a la función de Von Bertalanffy para hembras y machos de *Pseudoplatystoma punctifer* en el sistema AMU y río Putumayo proyectada hasta los 10 años de edad.

Edad (años)	LS hembras (cm)		LS machos (cm)	
	AMU	Putumayo	AMU	Putumayo
1	35,3	35,8	34,4	38,2
2	46,6	46,0	44,2	46,9
3	55,9	52,9	52,6	51,2
4	63,5	57,7	59,7	53,3
5	69,6	61,0	65,7	54,3
6	74,7	63,2	70,8	54,8
7	78,8	64,7	75,1	55,0
8	82,2	65,8	78,8	55,2

Edad (años)	LS hembras (cm)		LS machos (cm)	
	AMU	Putumayo	AMU	Putumayo
9	85,0	66,5	81,9	55,2
10	87,2	67,0	84,6	55,3

El crecimiento en hembras hasta los 2 años de edad es bastante similar en el sistema AMU y el río Putumayo, del segundo año en adelante la diferencia entre ambos sistemas se va acentuando llegando a ser de aproximadamente 20 cm a la edad proyectada de 10 años. Las hembras adultas del río Putumayo no llegaron a alcanzar los 70 cm de LS hasta la proyección de 10 años mientras que en el sistema AMU estuvieron cerca de los 90 cm de LS (Tabla 9, Figura 10a).

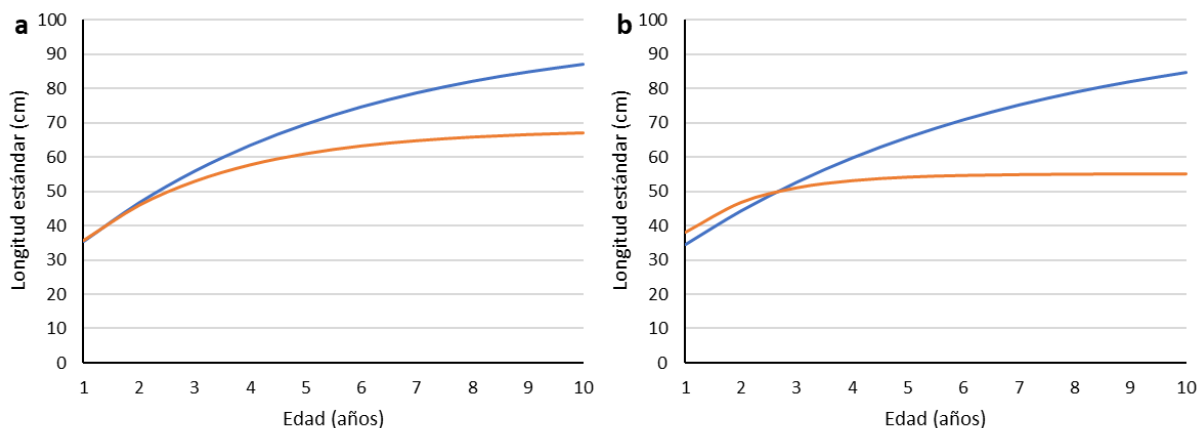


Figura 10. Crecimiento en longitud y años de a. hembras, y b. machos de *Pseudoplatystoma punctifer* en base a la función de Von Bertalanffy en el sistema AMU (líneas azules) y río Putumayo (líneas rojas).

El crecimiento de machos del río Putumayo fue mayor que el de machos del sistema AMU hasta cerca de los tres años de edad, a partir de esta edad el crecimiento fue mayor en el sistema AMU y se fue acentuando con el incremento de los años. La diferencia en tallas hasta la proyección de los 10 años de edad en machos fue de aproximadamente 30 cm entre ambos sistemas, siendo incluso mayor a la diferencia en tallas de hembras. (Tabla 9, Figura 10b).

6.6 Madurez sexual

La proporción de individuos inmaduros analizados durante el periodo de estudio fue mayor en el sistema AMU (50,5%) que en el río Putumayo (18,4%) para hembras y de manera similar en el caso de machos con un mayor porcentaje de individuos inmaduros en el sistema AMU (40,2%) que en el río Putumayo (22,7%) (Tabla 10).

Tabla 10. Porcentaje, longitud estándar media \pm desviación estándar y rangos de hembras y machos inmaduros de *Pseudoplatystoma punctifer* en el sistema AMU y río Putumayo.

Río/sistema	Hembras			Machos		
	Porcentaje	LS media \pm DS (cm)	Rango de LS (cm)	Porcentaje	LS media \pm DS (cm)	Rango de LS (cm)
AMU	50,5	36,9 \pm 8,0	21,0 - 52,0	40,2	32,6 \pm 6,6	19,5 - 46,0
Putumayo	18,4	30,0 \pm 4,0	23,5 - 39,0	22,7	31,95 \pm 5,1	23,5 - 38,0

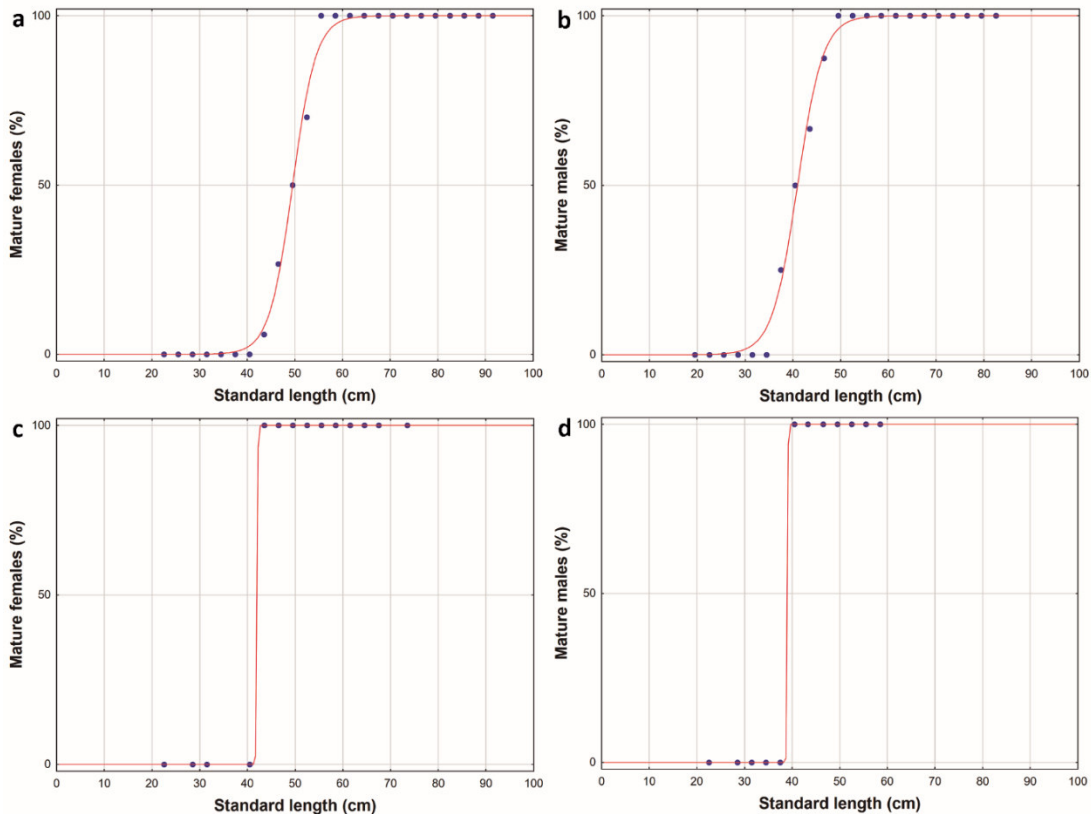


Figura 11. Estimación de L50 de *Pseudoplatystoma punctifer* en el sistema AMU (a-b) y río Putumayo (c-d).

En el sistema AMU las hembras fueron ligeramente más grandes ($49,5 \pm 9,2$ cm vs $41,0 \pm 9,9$ cm) y mayores (2,4 vs 1,7 años de edad) en madurez sexual que los machos (Figura 11a-b), aunque las diferencias fueron estadísticamente no significativas ($t = 0,63$, $P = 0,53$). La misma tendencia se presentó en el río Putumayo: $42,0 \pm 0,2$ cm a la edad de 1,6 años para hembras y $39,0 \pm 0,2$ cm a la edad de 1,1 años para machos (Figura 11c-d). Debido al mayor crecimiento de individuos del sistema AMU, hembras y machos tendieron a presentar mayores tallas de maduración en el sistema AMU que en el río Putumayo, aunque las diferencias fueron estadísticamente no significativas ($t = 0,82$, $P = 0,42$ y $t = 0,20$, $P = 0,84$ para hembras y machos respectivamente).

6.7 Comparación con otros estudios

Las tallas máximas estimadas en el sistema AMU (presente estudio) fueron menores a las registradas previamente tanto en hembras como en machos en el río Ucayali (Deza-Taboada *et al.*, 2005) y similares a las reportadas en el Bajo Amazonas (Reynel, 2018). En el río Putumayo, se presentó una situación similar, con tallas menores a las registradas por Camacho *et al.* (2006). En comparación con otras cuencas, de acuerdo a los resultados de Loubens y Panfili (2000) las tallas del presente estudio fueron menores pero similares a lo reportado por Inturias (2008) (Tabla 11).

Las L50 estimadas en el sistema AMU (presente estudio) tanto en hembras como en machos fueron menores a las registradas previamente por García *et al.* (2001) y Deza-Taboada *et al.* (2005) y menores también a los resultados obtenidos por Reynel (2018) con datos de colecta posteriores al presente estudio (2016-2017). En otras cuencas, nuestras estimaciones fueron mayores a las calculadas en la cuenca del Iténez (Inturias, 2008) pero menores a las reportadas en el río Mamoré (Inturias, 2008; Lauzanne *et al.*, 1990; Loubens y Panfili, 2000). La L50 estimada en el río Putumayo fue menor a la calculada (sin especificar sexo) previamente por Camacho *et al.* (2006) (Tabla 11).

La edad máxima registrada en el sistema AMU fue mayor a las previamente reportadas en la cuenca del río Mamoré obtenidos por Loubens y Panfili (2000) en hembras; similar en hembras y mayor en machos de la cuenca de los ríos Iténez y Mamoré de

acuerdo con (Inturias, 2008). No se encontraron estudios previos de edad en el río Putumayo. La edad máxima registrada en el río Putumayo tanto en hembras como en machos fue menor a las reportadas en estudios previos en otras cuencas (Tabla 11).

Tabla 11. Tallas y edades máximas y talla y edad de primera madurez de *Pseudoplatystoma punctifer* en estudios previos de la especie en distintas localidades comparadas con los resultados del presente estudio.

	Hembras	Machos	Localidad	Autor
LS máxima	92,5	83,0	Sistema AMU	Presente estudio
	74,0	58,0	Río Putumayo, Perú	
	104,5	93,5	Cuenca Mamoré, Bolivia	Loubens y Panfili (2000)
	~137,0	~107,7	Río Ucayali, Perú	Deza-Taboada <i>et al.</i> (2005)
	>100,0		Río Putumayo, Perú-Colombia	Camacho <i>et al.</i> (2006)
	83,0	63,5	Cuenca Iténez, Bolivia	Inturias (2008)
	90,0	66,0	Cuenca Mamoré, Bolivia	Inturias (2008)
	~95,0	~85,0	Bajo Amazonas, Perú	Reynel (2018)
L50	49,5	41,0	Sistema AMU	Presente estudio
	42,0	39,0	Río Putumayo, Perú	
	65,0	54,0	Mamoré Medio, Bolivia	Lauzanne <i>et al.</i> (1990)
	73,0	55,0	Cuenca Mamoré, Bolivia	Loubens y Panfili (2000)
	86,0	78,8	Iquitos, Perú	García <i>et al.</i> (2001)
	82,3	68,8	Río Ucayali, Perú	Deza-Taboada <i>et al.</i> (2005)
		68,4	Río Putumayo, Perú-Colombia	Camacho <i>et al.</i> (2006)
	39,9	35,3	Cuenca Iténez, Bolivia	Inturias (2008)
	55,6	48,5	Cuenca Mamoré, Bolivia	Inturias (2008)
60,0	57,0	Bajo Amazonas, Perú	Reynel (2018)	
A máxima	9,4	8,5	Sistema AMU	Presente estudio
	8,2	4,8	Río Putumayo, Perú	
	8,7	-	Cuenca Mamoré, Bolivia	Loubens y Panfili (2000)
	9,6	7,4	Cuenca Iténez, Bolivia	Inturias (2008)
9,9	7,8	Cuenca Mamoré, Bolivia	Inturias (2008)	
A50	2,4	1,7	Sistema AMU	Presente estudio
	1,6	1,1	Río Putumayo, Perú	
	5,0	3,0	Cuenca Mamoré, Bolivia	Loubens y Panfili (2000)
	2,7	2,7	Cuenca Iténez, Bolivia	Inturias (2008)
4,4	4,07	Cuenca Mamoré, Bolivia	Inturias (2008)	

La A50 de hembras y machos calculadas en el sistema AMU y en el río Putumayo fue menor, a excepción de hembras del sistema AMU y de la cuenca río Iténez que fueron cercanas, a las registradas previamente en las cuencas de los ríos Mamoré e Iténez (Inturias, 2008; Loubens y Panfili, 2000).

7. Discusión

7.1 Formación de las marcas de crecimiento

La formación anual de marcas de crecimiento en estructuras calcáreas está compuesta por zonas de crecimiento rápido y zonas de crecimiento lento, relacionadas a altas y bajas tasas de crecimiento (Panfili *et al.*, 2002). El tiempo de formación de las marcas suele depender de la disponibilidad de alimento, lo que está estrechamente ligado al ciclo hidrológico de los ríos en la cuenca amazónica (Junk *et al.*, 1989). La temporalidad del pulso del agua o “pulso de inundación” es el principal impulsor del desempeño de los organismos y de los patrones de los procesos ecológicos (Junk *et al.*, 1989; Junk y Wantzen, 2004). El número de marcas de crecimiento y el periodo de formación de las zonas de crecimiento rápido y zonas de crecimiento lento dependerá de cada especie y de sus patrones ecológicos.

En la Amazonia occidental los peces por lo general forman un anillo de crecimiento durante el periodo de aguas bajas como en el orden Osteoglosiformes en *Osteoglossum bicirrhosum* en Perú (Duponchelle *et al.*, 2012); en el orden Characiformes en *Pygocentrus nattereri* en Bolivia (Duponchelle *et al.*, 2007), *Prochilodus nigricans* Spix y Agassiz, 1829 en Bolivia (Loubens y Panfili, 1995) y Ecuador (Silva y Stewart, 2006), *Colossoma macropomum* (Cuvier, 1816) (Loubens y Panfili, 1997) y *Piaractus brachypomus* (Cuvier, 1818) (Loubens y Panfili, 2001) en Bolivia; y en el orden Perciformes en *Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840) también en Bolivia (Loubens, 2003). Por otra parte, otras especies relacionadas tienden a formar dos marcas de crecimiento por año en la Amazonia central brasileña

como en el orden Siluriformes en *Brachyplatystima rousseauxii* (Hauser *et al.*, 2018), *Hypophthalmus marginatus* (Cutrim y Batista, 2005) y *Calophysus macropterus* (Lichtenstein, 1819) (Pérez y Fabr , 2009); y en el orden Osteoglossiformes en *Arapaima* sp. (Arantes *et al.*, 2010).

A pesar de no haber contado con datos de todos los meses del IMR en nuestros resultados, fue posible determinar que la formaci n de anillos hialinos se produjo durante la  poca seca (bajos niveles de agua) y el inicio de la  poca h meda (inicio del aumento de los niveles de agua debido al inicio de la intensidad de lluvias) tanto en el sistema AMU como en el r o Putumayo, indicando la formaci n de un anillo de crecimiento por a o. Estos resultados coincidieron con los obtenidos por Loubens y Panfili (2000) con *P. punctifer* y *P. tigrinum* en la amazonia boliviana donde determinaron que las zonas de crecimiento lento se forman durante la  poca seca e inicio de lluvias,  pocas que coincidir an con dificultades para la captura de presas e inicio de la etapa reproductiva, respectivamente. Durante la temporada seca las especies tendr an mayores dificultades para capturar presas debido a las altas densidades y competencia con otros depredadores como otros bagres de gran tama o y/o delfines (Barthem y Goulding, 1997; Loubens y Panfili; 2000). Bajas tasas de crecimiento lento debido a competencia y altas densidades entre depredadores han sido reportadas en bagres amaz nicos (Hauser *et al.*, 2018; Nu ez *et al.*, 2008) y salm nidos (Mazur *et al.*, 1993; Puffer *et al.*, 2017; Taniguchi y Nakano, 2000; Vollestad, 2002). El periodo reproductivo de una especie usualmente conlleva un alto gasto metab lico para la maduraci n gonadal a expensas de la tasa de crecimiento (Giesel, 1976; Panfili, 2002). La etapa de desove de *P. punctifer* comienza en noviembre en el sistema AMU (Deza-Taboada *et al.*, 2005; Garc a *et al.*, 2001) y entre marzo y abril en el r o Putumayo (Camacho *et al.*, 2006), coincidiendo con el periodo de incremento de niveles de agua en ambos sistemas. Tanto en el sistema AMU como en el r o Putumayo, la formaci n de marcas de crecimiento estar a relacionada los factores de competici n-densidad y reproducci n.

El periodo de crecimiento rápido correspondió al periodo de descenso de aguas, cuando los peces que estarían protegidos en el bosque inundado retornaran a los canales principales del río convirtiéndose en presas para los depredadores que estratégicamente estarían esperando para capturarlos durante este proceso (McKey *et al.*, 2016; Wantzen *et al.*, 2002) como lo descrito para doncella por Loubens y Panfili (2000). Usando otolitos, un reciente estudio en otra especie del género: *P. metaense* en la cuenca del río Orinoco también determinó la formación de un anillo de crecimiento por año durante el periodo de aguas bajas (Pérez y Fabr , 2018).

La presencia de marcas intermedias y de pre marcas de crecimiento podr an ser atribuidas a condiciones de estr s que no necesariamente ser an regulares durante la historia de vida de los individuos (Panfili *et al.*, 2002), posiblemente relacionadas a competencia por el alimento con otros depredadores.

7.2 Estructura de tallas, edad y par metros de crecimiento

El dimorfismo sexual observado, en el que las hembras son m s grandes que los machos, es com n en bagres amaz nicos (e.g. Alonso, 2002; C rdoba *et al.*, 2013; Garc a *et al.*, 2009; Hauser *et al.*, 2018) y ha sido reportado para el g nero *Pseudoplatystoma* en otras regiones como en la Amazonia boliviana (Loubens y Panfili, 2000), en la cuenca del r o Orinoco (Barbarino, 2005; P rez y Fabr , 2018) y en la confluencia de los r os Paran  y Paraguay (Balboni *et al.*, 2021). En nuestros resultados, las hembras fueron los individuos de mayores tallas y edades tanto en el sistema AMU como en el r o Putumayo y predominaron desde los 60,0 y 50,0 cm de LS, respectivamente. De manera similar Loubens y Panfili (2000) en la cuenca del r o Mamor  en Bolivia reportaron que los machos pasaron raramente los 80,0 cm de LS y que las hembras pudieron llegar hasta los 104,5 cm y que el individuo de mayor edad fue una hembra de 8,7 a os. Inturias (2008), tambi n en la Amazonia boliviana, report  hembras hasta los 90,0 cm de LS y 9,9 a os de edad, mientras que los machos no excedieron los 60,0 cm y los 7,8 a os. Garc a *et al.* (2001) y Deza-Taboada *et al.*

(2005), en áreas que incluyen el sistema AMU, encontraron también que las hembras fueron de mayor tamaño que los machos.

Las máximas tallas de doncella capturadas en el presente estudio correspondieron a dos hembras del sistema AMU de 92,5 cm de LS, esta talla estuvo por debajo de las previamente reportadas en la misma región por García *et al.* (2001) y Deza-Taboada *et al.* (2005) con individuos hembras de aproximadamente 120,0 cm de LS. Por otro lado, las presentes tallas máximas son más cercanas a las obtenidos por Reynel (2018) con datos de colecta de los años 2016 y 2017, lo que se debería a que ambos estudios fueron los más recientemente realizados y reflejaría una tendencia más similar en la estructura de tallas. En el río Putumayo, la mayor talla correspondió a un individuo hembra de 74,0 cm de LS, siendo una talla mucho más pequeña que la reportada por Camacho *et al.* (2006) en la misma región con individuos ocasionalmente capturados que sobrepasaron los 100,0 cm de LS.

La reducción en tallas y longevidad en nuestros resultados respecto de estudios previos, enfatiza el hecho de que cada vez es menos factible conseguir individuos de grandes tallas ya que éstos son altamente cotizados y comercializados, y a que se vuelven escasos en el medio natural por la presión de pesca como lo observado en *Cichla temensis* en el río Negro (Lubich *et al.*, 2021). Esto se refleja en las curvas de crecimiento del sistema AMU donde no se logra alcanzar la asíntota. Altos valores de L_{∞} suelen ocurrir cuando no hay suficientes individuos mayores y de crecimiento lento en las muestras (Pauly, 1979), como lo ocurrido en nuestro caso en machos del sistema AMU a pesar de dos años de muestreo.

En especies de gran tamaño y alto valor comercial como la doncella, la disminución de individuos grandes y de mayor edad en el medio natural, y consecuentemente en los desembarques, representa un efecto bien documentado de la intensificación de la explotación pesquera (Castello *et al.*, 2013) y de la alta selectividad de pescadores artesanales y comerciales por capturar estas especies impulsada por el comercio en los mercados urbanos (Tregidgo *et al.*, 2021). Condiciones similares han sido

reportadas para el género *Pseudoplatystoma* en la cuenca baja del río Paraná (Resende, 2003), en *P. metaense* en la cuenca del río Orinoco (Pérez y Fabré, 2018), *P. tigrinum* y *P. punctifer* en la Amazonía central (Isaac *et al.*, 1998; Ruffino e Isaac, 1999) y en *B. rousseauxii* (Córdoba *et al.*, 2013) en la Amazonía Colombiana donde el recurso está sobreexplotado. La alta presión de pesca que soportaría la especie en el área del presente estudio es reforzada por la alta proporción de individuos inmaduros presentes en los datos registrados. Aunque el muestreo realizado no pretendió ser representativo de la distribución de tallas desembarcada, sino de toda la distribución de tallas posible, se refleja la captura de los pescadores, y los individuos inmaduros representaron una gran parte del muestreo, sobre todo en el sistema AMU.

Los resultados obtenidos indican diferencias significativas del crecimiento de doncella entre el sistema AMU y el río Putumayo. Adicionalmente se observaron diferencias en la talla de madurez sexual en el presente estudio, aunque no fueron significativas, sugiriendo la existencia de poblaciones distintas en el área evaluada. Las diferencias en rasgos de historia de vida de doncella entre estos sistemas hídricos podrían deberse a factores tanto genéticos como ambientales (Caswell, 1983; Giesel, 1976; Partridge y Harvey, 1988; Stearns, 1992). Estudios previos encontraron que en distancias de ~200 km entre poblaciones geográficas de *P. punctifer* en la Amazonia Central podría resultar en diferencias significativas de poblaciones genéticas utilizando marcadores microsatélites (Telles *et al.*, 2014). Por otro lado, Pereira *et al.* (2009) demostraron la existencia de seis grupos genéticamente diferentes de *P. corruscans* en el sistema Paraná-Paraguay. La distancia geográfica entre el sistema AMU y el río Putumayo es mucho mayor de 200 km siguiendo el curso del río (Figura 1), por lo tanto, diferencias genéticas que resulten en un mejor crecimiento en el sistema AMU no pueden ser descartadas.

Otros estudios han reportado un menor crecimiento en especies de peces en el río Putumayo respecto del sistema AMU como en *Osteoglossum bicirrhosum* “arawana” (Duponchelle *et al.*, 2012) y en *Prochilodus nigricans* “boquichico” (Bonilla-Castillo *et al.*, 2018). El hecho de que distintas especies de peces tiendan a presentar un menor

crecimiento en el río Putumayo sugiere que la variación genética estocástica (deriva, mutaciones, etc), que se supone que son eventos aleatorios (Hartl y Clarck, 2007), no pueden explicar por sí solos los patrones observados, y que condiciones ambientales menos favorables en el río Putumayo en comparación con otras cuencas, son una posible explicación complementaria. Por su puesto, el ajuste de los rasgos de historia de vida por condiciones ambientales locales podría lograrse a través de la variación fenotípica y/o adaptación genética; es decir, a través de la selección progresiva de genomas mejor adaptados a las condiciones ambientales locales (Hartl y Clarck, 2007; Partridge y Harvey, 1988; Stearns, 1992), pero el alcance e importancia de estos factores va más allá de los objetivos de este estudio.

El río Putumayo con sus suelos poco fértiles y su bajo contenido de nutrientes resultando en bajos valores de pH, conductividad y clorofila a, característicos de aguas oligotróficas, ha sido considerado previamente menos productivos que otros ríos amazónicos (González *et al.*, 2006; Salazar *et al.*, 2006). Adicionalmente, la contaminación química producto del cultivo de coca, deforestación, minería ilegal (Sierra *et al.*, 2017) o altos niveles de mercurio en peces (Nuñez-Avellaneda *et al.*, 2006) han sido reportados en el río Putumayo, pero aún no hay datos suficientes que sustenten que esta contaminación sea mayor que en el sistema AMU. Como previamente fue señalado por Bonilla-Castillo *et al.* (2018): una mayor presión de pesca en el río Putumayo que en el sistema AMU podría también explicar un menor crecimiento en las poblaciones de peces del río Putumayo, donde las poblaciones más fuertemente explotadas tienden a presentar tallas máximas más pequeñas y menor crecimiento. La evidencia disponible, como la alta proporción de individuos inmaduros en las capturas del sistema AMU no apoya esta hipótesis, ni el hecho de que la densidad de población humana es mayor alrededor de Iquitos, lo que implicaría una mayor presión pesquera en esa zona. De cualquier forma, son necesarios más estudios para probar estas dos hipótesis no mutuamente excluyentes. Sin embargo, sea cual sea la razón de los diferentes patrones de crecimiento observados, éstos tienen importantes implicancias para la gestión de las pesquerías.

7.3 Implicancia en la gestión del recurso

Para mantener la sustentabilidad de un recurso pesquero, las capturas deberían consistir en el 100% de individuos maduros y el 100% en una talla óptima que supere la talla de primera madurez sexual (Froese, 2004). En nuestros resultados, la existencia de individuos inmaduros como parte de las capturas indica que hay peces en estadio juvenil que no han tenido la oportunidad de reproducirse ni una sola vez en sus vidas y que están siendo extraídos, poniendo en riesgo la estabilidad del recurso (Froese, 2004; Myers y Mertz, 1998). Muchos estudios han demostrado que en especies de gran tamaño y de vida larga, las hembras más grandes y longevas “mega desovadoras” proveen una mejor calidad de progenie y contribuyen desproporcionadamente a las futuras generaciones (Arnold *et al.*, 2018; Berkeley *et al.*, 2004; Birkeland y Dayton, 2005; Froese, 2004; Venturelli *et al.*, 2009), por lo que su permanencia en el medio natural debe ser tomada en cuenta en las medidas de ordenamiento pesquero para asegurar la prevalencia del recurso.

En el sistema AMU, muy pocos individuos superaron los 80,0 cm de LS, no alcanzando la talla de primera madurez determinada por García *et al.* (2001) (~86,0 cm LS en hembras y ~78,8 cm LS en machos) y Deza-Taboada *et al.* (2005) (~82,3 cm LS en hembras y 68,8 cm LS en machos) con datos de alrededor de una década previa de colecta (1996-1997 y 2001-2002, respectivamente) que los nuestros (2008-2010) ni los ~82,0 cm LS (86,0 cm de LH) propuestos como talla mínima de captura en la regulación pesquera amazónica (Resolución Ministerial N° 147-2001-PE y Decreto Supremo N° 015-2009-PRODUCE). En el río Putumayo, nuestras tallas estimadas se encontraron muy por debajo de las reportadas por Camacho *et al.* (2006) (~68,4 cm LS sin precisar el sexo ni la fecha de colecta de datos). Cabe precisar que debido a la poca cantidad de datos, sobre todo en el río Putumayo donde la gráfica no se ajustó mucho a una función sigmoidea, las tallas de primera madurez podrían estar siendo subestimadas, lo que explicaría que nuestras tallas de madurez sexual calculadas en el sistema AMU sean menores a las reportadas por Reynel (2018) con datos de colecta más recientes.

A pesar de ello, los resultados sugieren una gran disminución de tallas de madurez sexual de doncella en ambos sistemas. La reducción en tallas y edades de madurez sexual en una población es un indicador de una alta tasa de mortalidad de adultos y juveniles de una especie (Reznick *et al.*, 1990; Stearns, 1992). Esto y el decrecimiento de las tallas máximas observadas sugieren una fuerte presión pesquera en doncella. Nuestros resultados justifican más estudios para estimar con precisión el estado de explotación de este importante recurso en la Amazonia peruana.

La existencia de diferencias en el crecimiento de doncella entre los sistemas evaluados debe ser tomada en cuenta para la implementación de medidas de manejo del recurso, así como en la determinación de tallas mínimas y máximas de captura basados en la madurez sexual. Aunque parte del muestreo fue realizado en Pucallpa, la mayoría de ejemplares del sistema AMU fueron capturados en Loreto, en los alrededores de Iquitos. Muestreos adicionales con un mayor número de individuos en las partes altas de los ríos Ucayali y Marañón podrían revelar variaciones en el crecimiento y otros rasgos de vida dentro de lo que consideramos en este trabajo como sistema AMU.

Los resultados obtenidos proveen evidencia de una fuerte presión pesquera tanto en adultos como en juveniles y de estructuración de las poblaciones en el sistema AMU y en el río Putumayo y la urgente necesidad de generar información reciente. Más estudios de la estructura poblacional (genéticos y de historias de vida) de este importante recurso en la Amazonia Peruana son necesarios para proveer una base científica sólida para el desarrollo de adecuadas estrategias de gestión pesquera y de conservación que aseguren la sostenibilidad del recurso. Estas regulaciones deben ser tratadas a nivel de cuencas y en coordinación con los países fronterizos con los que se comparte el recurso, por tratarse de una especie de amplia distribución y hábitos migratorios, como con Colombia y Brasil. Por lo tanto, se requiere de un proceso de ordenación pesquera que involucre política coordinada por los Ministerios de Relaciones Exteriores, como de las autoridades científicas y ambientales de los países involucrados.

Sin embargo, la problemática pesquera va más allá de la aplicación de regulaciones sobre los tamaños mínimos de captura o de aparejos de pesca, tiene que ver con la problemática ambiental, social y económica. Por ello es necesario promover estrategias de gestión participativas que incluya a las comunidades, pescadores, autoridades regionales y nacionales buscando el beneficio común y el uso racional del recurso. Estas situaciones que van más allá de los objetivos de este trabajo pero son necesarios mencionar por el bien de la sostenibilidad del recurso.

8. CONCLUSIONES

- En el sistema Amazonas-Marañón-Ucayali (AMU) y en el río Putumayo se forma una marca de crecimiento por año en vértebras de *P. punctifer* y existe una temporada de crecimiento lento y otra de crecimiento rápido.
- El crecimiento de *P. punctifer* presentó diferencias entre el sistema AMU y el río Putumayo, tendiendo a ser mayor en el sistema AMU.
- Las hembras de *P. punctifer* alcanzan mayores longitudes y edades que los machos tanto en el sistema AMU como en el río Putumayo.
- Las tallas máximas y de primera madurez registradas de *P. punctifer* fueron menores a las previamente reportadas en estudios realizados en las mismas zonas, lo que sugiere una fuerte presión de pesca comercial sobre la especie en los sistemas hidrológicos evaluados. No se registraron datos previos de edad de la especie en los sistemas evaluados.
- Se registró una considerable cantidad de individuos con tallas muy por debajo de la talla mínima de captura según el Reglamento de Ordenamiento Pesquero de la Amazonía Peruana vigente (Resolución Ministerial N° 147-2001-PE y Decreto Supremo N° 015-2009-PRODUCE).
- Las medidas de manejo pesquero vigentes no se encuentran acordes a las condiciones particulares de crecimiento de *P. punctifer* en los sistemas evaluados, por lo que se requiere implementar medidas de gestión específicos según las cuencas de interés.

9. RECOMENDACIONES

- Establecer un control estricto de tallas mínimas de captura y de venta de la especie evaluada en cada sistema o cuenca.
- El Estado Peruano a través de sus instituciones debería regular constantemente las descargas de este recurso velando por su sostenibilidad.
- Procurar la coordinación con autoridades municipales o entidades competentes con jurisdicción en las cuencas del Amazonas, Marañón, Putumayo y Ucayali para reforzar el programa de control y seguimiento de información.
- Realizar estudios de biología reproductiva y de dinámica poblacional de la especie en las zonas de interés.

10. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- Alonso J. 2002. Padrão-espaco temporal da estrutura populacional e estado da exploração pesqueira da dourada *Brachyplatystoma flavicans*, Castelnau, 1855 (Siluriformes: Pimelodidae), no sistema estuário-Amazonas-Solimões. Ph.D. Dissertation, Universidade Federal do Amazonas-INPA, Brasil. 217pp.
- Agudelo E, Salinas Y, Sanchez CL, Munoz-Sosa DL, Alonso JC, Arteaga ME *et al.* 2000. Bagres de la Amazonia Colombiana: un recurso sin fronteras. SINCHI. Programa de Ecosistemas Acuáticos. Editorial Scipto Ltda: Santa Fé de Bogotá D.C. Colombia.
- Agudelo E. 2015. Bases científicas para contribuir a la gestión de la pesquería comercial de bagres (familia Pimelodidae) en la Amazonia Colombiana y sus zonas de frontera. Tesis doctoral, Universitat Autònoma de Barcelona, España. 260pp.
- Aguirre W, Anaguano-Yancha F, Burgos-Morán R, Carrillo-Moreno C, Guarderas L, Jácome-Negrete I, *et al.* 2019. Lista Roja de los peces dulceacuícolas de Ecuador. Ministerio del Ambiente, DePaul University, Wildlife Conservation Society-Ecuador

(WCS), Universidad Estatal Amazónica. Universidad Indoamérica, Instituto Quichua de Biotecnología Sacha Supai, Universidad Central del Ecuador, Pontificia Universidad Católica del Ecuador Sede en Esmeraldas, Instituto Nacional de Pesca, Universidad del Azuay, Instituto Nacional de Pesca, Universidad Central del Ecuador, Antonio Torres, Universidad de Guayaquil e Instituto Nacional de Biodiversidad. Quito, Ecuador.

- Arantes CC, Castello L, Steward DJ, Cetra M., Queiroz HL. 2010. Population density, growth and reproduction of arapaima in an Amazonian river-floodplain. *Ecology of Freshwater Fish* 19(3): 455-465. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2010.00431.x>
- Arnold LM, Smith WD, Spencer PD, Evans AN, Heppell SA, Heppell SS. 2018. The role of maternal age and context-dependent maternal effects in the offspring provisioning of a long-lived marine teleost. *Royal Society Open Science* 5:170966. <https://doi.org/10.1098/rsos.170966>
- Autoridad Nacional del Agua (ANA). 2011. Codificación y clasificación de cursos de agua superficiales del Perú. Ministerio de Agricultura, Lima-Perú.
- Balboni L, Vargas F, Colautti D. 2021. Age and growth of *Pseudoplatystoma corruscans* (Siluriformes: Pimelodidae) at the confluence of the Paraná and Paraguay rivers. *Neotropical Ichthyology* 19(2):e200101. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-2020-0101>
- Barbarino A. 2005. Aspectos biológicos y pesqueros de los bagres rayados *Pseudoplatystoma fasciatum* (Linnaeus 1766) y *P. tigrinum* (Valenciennes 1840) (Siluriformes: Pimelodidae) en la parte baja de los ríos Apuré y Arauca, Venezuela. *Memoria de la Fundación La Salle de Ciencias Naturales* 163: 71-91.
- Barletta M, Cussac VE, Agostinho AA, Baigún C, Okada EK, Catella AC, *et al.* Fisheries ecology in South American river basins. En: J.F. Craig (Ed). 2016. *Freshwater Fisheries Ecology, First Edition*. Chapter 3.22, pp. 311-348. <https://doi.org/10.1002/9781118394380.ch27>
- Barthem R, Goulding M. 1997. *The Catfish Connection, Ecology, Migration, and Conservation of Amazon Predators*. New York, USA. 144pp.

- Barthem R, Goulding M. 2007. Un ecosistema inesperado: la Amanozía revelada por la pesca. ACCA. Lima, Perú. 243pp.
- Berkeley SA, Chapman C, Sogard SM. 2004. Maternal age as determinant of larval growth and survival in a marine fish, *Sebastes melanops*. Ecology. 85(5):1258-1264. <https://doi.org/10.1890/03-0706>
- Birkeland C, Dayton PK. 2005. The importance in fishery management of leaving the big ones. Trends in Ecology and Evolution 20(7):356-358. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.03.015>.
- Bonilla-Castillo CA, Agudelo E, Gómez G, Duponchelle F. 2018. Population dynamics of *Prochilodus nigricans* (Characiformes: Prochilodontidae) in the Putumayo River. Neotropical Ichthyology 16(2):e170139. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20170139>
- Buitrago-Suárez UA, Burr BM. 2007. Taxonomy of the catfish genus *Pseudoplatystoma*, Bleeker (Siluriformes, Pimelodidae), with recognition of eight species. Zootaxa 1512:1-38. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1512.1.1>
- Burgess WE. 1989. An atlas of freshwater and marine catfishes. A preliminary survey of the Siluriformes. New Jersey: TFH Publication, Neptune City.
- Camacho K, Alonso JC, Cipamocha C, Agudelo E, Sánchez CL, Freitas A, et al. 2006. Estructura de tamaños y aspectos reproductivos del recurso pesquero aprovechado en la frontera Colombo-Peruana del río Putumayo. En: Agudelo E, Alonso JC, Moya LA (editores). Perspectivas para el ordenamiento de la pesca y la acuicultura en el área de integración fronteriza Colombo-Peruana del río Putumayo. Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI y Instituto Nacional de Desarrollo INADE p. 47-58.
- Campana SE, Thorrold SR. 2001. Otoliths, increments, and elements: keys to a comprehensive understanding of fish populations? Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 58(1):30-38. <https://doi.org/10.1139/f00-177>
- Carvalho-Costa LF, Piorski NM, Willis SC, Galetti Jr PM, Ortí G. 2011. Molecular systematics of the neotropical shovelnose genus *Pseudoplatystoma* Bleeker 1862 based on nuclear and mtDNA markers. Molecular Phylogenetics and Evolution 59(1):177-194. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.02.005>

- Castello L, McGrath DG, Hess LL, Coe MT, Lefebvre PA, Petry P, *et al.* 2013. The vulnerability of Amazon freshwater ecosystems. *Conservation Letters* 6(4):217-229. <https://doi.org/10.1111/conl.12008>
- Castello L, Macedo M. 2016. Large-scale degradation of Amazonian freshwater ecosystems. *Global Change Biology* 22:990-1007. <https://doi.org/10.1111/gcb.13173>
- Castelnau FD. 1855. Animaux nouveaux ou rares recueillis pendant l'expédition dans les parties centrales de l'Amérique du Sud :de Rio de Janeiro a Lima, et de Lima au Para : exécutée par ordre du gouvernement Français pendant les années 1843 a` 1847. P. Bertrand, Paris
- Caswell H. 1983. Phenotypic plasticity in life-history traits: Demographic effects and evolutionary consequences. *American Zoologist* 23:35-46.
- Córdoba E, León AV, Bonilla-Castillo CA, Petrere JR. M, Peláez M, Duponchelle F. 2013. Breeding, growth and exploitation of *Brachyplatystoma rousseauxii* Castelnau, 1855 in the Caqueta River, Colombia. *Neotropical Ichthyology* 11(3):637-647. <https://doi.org/10.1590/S1679-622520013000300017>
- Cutrim L, Batista V. 2005. Determinação de idade e crescimento do mapará (*Hypophthalmus marginatus*) na Amazonia Central. *Acta Amazónica*. 35(1):85-92. <http://dx.doi.org/10.1590/S0044-59672005000100013>
- De Jesus M, Kholer C. 2004. The Commercial Fishery of the Peruvian Amazon. *Fisheries* 29(4):10-16. [https://doi.org/10.1577/1548-8446\(2004\)29\[10:TCFOTP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8446(2004)29[10:TCFOTP]2.0.CO;2)
- Deza-Taboada SA, Bazán-Albites RS, Culquichicón-M ZG. 2005. Bioecología y pesquería de *Pseudoplatystoma fasciatum* (Linnaeus, 1766; Pisces), doncella, en la región Ucayali. *Folia Amazónica* 14(2):5-18. <https://doi.org/10.24841/fa.v14i2.143>
- Doria CRC, Duponchelle F, Lima MAL, Garcia A, Carvajal-Vallejos FM, Méndez MM, *et al.* 2018. Review of fisheries resource use and status in the Madeira River Basin (Brazil, Bolivia, and Peru) before hydroelectric dam completion. *Review in Fisheries Science and Aquaculture* 26(4):494-514. <https://doi.org/10.1080/23308249.2018.1463511>

- Duponchelle F, Panfili J. 1998. Variations in age and size at maturity of female Nile tilapia, *Oreochromis niloticus*, populations from man-made lakes of Cote d'Ivoire. *Environmental Biology of Fishes* 52:453-465. <https://doi.org/10.1023/A:1007453731509>
- Duponchelle F, Lino F, Hubert N, Panfili J, Renno JF, Baras E, *et al.* 2007. Environment-related life history trait variations of the red-bellied piranha, *Pygocentrus nattereri*, in two river basins of the Bolivian Amazon. *Journal of Fish Biology* 71(4):1113-1134. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01583.x>
- Duponchelle F, Ruiz A, Waty A, Panfili J, Renno JF, Farfan F *et al.* 2012. Contrasted hydrological systems of the Peruvian Amazon induce differences in growth patterns of the silver arowana, *Osteoglossum bicirrhosum*. *Aquatic Living Resources* 25(1):55-66. <https://doi.org/10.1051/alr/2012005>
- Duponchelle F, Isaac VJ, Doria C, Van Damme PA, Herrera-R GA, Anderson EP, *et al.* 2021. Conservation of migratory fishes in the Amazon basin. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 31(5):1087-1105. <https://doi.org/10.1002/aqc.3550>
- Dutta H. 1994. Growth in Fishes. *Gerontology* 40:97-112.
- Fabré NN, Saint-Paul U. 1988. Annulus formation on scales and seasonal growth of the Central Amazonian anostomid *Schizodon fasciatus*. *Journal of Fish Biology* 53(1): 1-11. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb00103.x>
- Fernández CJ. 2015. Adaptación al consumo alimentario inerte a alevines de “doncella” *Pseudoplatystoma punctifer* (Siluriformes: Pimelodidae). Tesis para optar por el grado académico de Magister, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Perú. 47 p.
- Flores-Nava A, Brown A (editores). 2010. Peces nativos de agua dulce de América del Sur de interés para la acuicultura: Una síntesis del estado de desarrollo tecnológico de su cultivo. Serie Acuicultura en Latinoamérica (FAO) Número 1.
- Froese R. 2004. Keep it simple: three indicators to deal with overfishing. *Fish and Fisheries* 5(1):86-91. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2004.00144.x>
- García A, Montreuil V, Rodríguez R. 2001. Talla de primera maduración y época de desova de la “doncella”, *Pseudoplatystoma fasciatum* (Linnaeus) y el “tigre

zúngaro”, *Pseudoplatystoma tigrinum* (Valenciennes), en la Amazonía peruana. *Boletim do Museu Paraense Emilio Goeldi Serie Zoologia* 17(1):3-13.

- Garcia A, Tello S, Vargas G, Duponchelle F. 2009. Patterns of commercial fish landings in the Loreto region (Peruvian Amazon) between 1984 and 2006. *Fish Physiology and Biochemistry* 35(1):53-67. <https://doi.org/10.1007/s10695-008-9212-7>
- García-Dávila C, Duponchelle F, Castro-Ruiz D, Villacorta J, Quérrouil S, Chota-Macuyama W, *et al.* 2013. Molecular identification of a cryptic species in the Amazonia predatory catfish genus *Pseudoplatystoma* (Bleeker, 1962) from Peru. *Genetica* 141(7–9):347–58. <https://doi.org/10.1007/s10709-013-9734-5>
- García-Dávila C, Sánchez H, Flores M, Mejía J, Angulo C, Castro-Ruiz D, *et al.* 2018. Peces de consumo de la Amazonía Peruana. Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (IIAP). Iquitos, Perú. 218 pp.
- García-Dávila C, Estivals G, Mejia J, Flores M, Angulo G, Sánchez H, *et al.* 2020. Peces ornamentales de la Amazonía Peruana. Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (IIAP). Iquitos.
- Giesel JT. 1976. Reproductive strategies as adaptations to life in temporally heterogeneous environments. *Annual Review of Ecology and Systematics* 7:57-79. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.07.110176.000421>
- Gonzáles JCA, Nuñez-Avellaneda M, Córdoba EA, López LFR, Páez CLS. 2006. Ecosistemas acuáticos de la Amazonía colombiana: avances y perspectivas. *Revista Colombia Amazónica Número Especial*: 163-180.
- Guyot JL, Jouanneau JM, Soares L, Boaventura GR, Maillet N, Lagane C. 2007. Clay mineral composition of river sediments in the Amazon Basin. *Catena* 71:340-356. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2007.02.002>
- Haimovici M, Reis EG. 1984. Determinação de idade e crescimento da castanha *Umbrina canosai*, (Pisces, Sciaeinidae) do Sul do Brasil. *Atlântica* 7: 25-46.
- Hales J, Petry P. 2008. Amazon Lowlands [Internet]. *Freshwater Ecoregions of the World*. Acceso: 10/11/2020. <https://www.feow.org/ecoregions/details/316>
- Hartl DL, Clarck AG. 2007. *Principles of population genetics*. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. Publishers. 672 pp.

- Hauser M, Doria CR, Melo LR, Santos AR, Ayala DM, Noriega LD, *et al.* 2018. Age and growth of the Amazonian migratory catfish *Brachyplatystoma rousseauxii* in the Madeira River basin before the construction of dams. *Neotropical Ichthyology* 16(1):el70130. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20170130>
- Hutchinson CE, TenBrink TT. 2011. Age determination of the Yellow Irish Lord: Management Implications as a result of New Estimates of Maximum Age. *North American Journal of Fisheries Management*. 31(6): 1116-1122. doi: 10.1080/02755947.2011.646453
- IDEAM (Instituto de Hidrología y Meteorología y Estudios Ambientales). 2004. Informe anual sobre el estado actual del medio ambiente y los recursos naturales renovables en Colombia. Bogotá.
- IRD (Institut de Recherche pour le Développement), HIBAM (Hidrologia da Bacia Amazonica), Senamhi (Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología). 2011. Evaluación hidrológica de las cuencas amazónicas peruanas. Lima: Ministerio del Ambiente.
- Inturias, AD. 2008. Edad, crecimiento y reproducción de *Pseudoplatystoma fasciatum* y *Pseudoplatystoma tigrinum* en la Amazonía Boliviana. Tesis para obtener el grado de Magíster Scientiarium. La Paz-Bolivia. 88pp.
- Isaac VJ, Ruffino ML, McGrath D. 1998. In search of a new approach to fisheries management in the middle Amazon region. In Funk F, Heiflets J, Janelles J, Power J, Quinn T, Schweigert J, Sullivan P, Ahang CI (Eds). *Symposium of Fishery Stock Assessment Models for the 21st century*. Alaska Sea Grant College Program. Pp. 889-902. <https://doi.org/10.4027/fsam.1998.49>
- Jézéquel C, Tedesco PA, Darwall W, Dias MS, Frederico RG, Hidalgo M, *et al.* 2020. Freshwater fish diversity hotspots for conservation. *Conservation Biology*.; 34(4):956–965. <https://doi.org/10.1111/cobi.13466>
- Junk WJ, Bayley PB, Sparks RE. 1989, The flood pulse concept in river-floodplain-systems. In: Dodge D.P. (editor). *Proceedings of International Large River Symposium*. Canadian Special Publication of Fisheries and Aquatic Sciences 106. P. 110-127.

- Junk WJ, Wantzen KM. 2004. The Flood Pulse Concept: New aspects, approaches and applications-An Update. In: Welcomme RL, Petr T (editors). Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries. Bangkok: Food and Agriculture Organization and the Mekong River Commission, FAO Regional Office for Asia and the Pacific. P. 117-149.
- Kimura, Daniel K. 1980. Likelihood Methods for the von Bertalanffy Growth Curve. Fishery bulletin 77(4): 765–76.
- Lauzanne L, Loubens G, Le Guennec B. 1990. Pesca y Biología pesquera en el Mamoré Medio (Región de Trinidad, Bolivia). Interciencia 15(6): 452-460.
- Loubens G, Panfili J. 1995. Biologie de *Prochilodus nigricans* (Teleostei : Prochilodontidae) dans le bassin du Mamoré (Amazonie bolivienne). Ichthyological Exploration of Freshwaters 6: 17–32.
- Loubens G, Panfili J. 1997. Biologie de *Colossoma macropomum* (Teleostei : Serrasalminidae) dans le bassin du Mamoré (Amazonie bolivienne). Ichthyol. Ichthyological Exploration of Freshwaters 8: 1-22.
- Loubens G, Panfili J. 2000. Biologie de *Pseudoplatystoma fasciatum* et *P. tigrinum* (Teleostei: Pimelodidae) dans le bassin du Mamoré (Amazonie Bolivienne). Ichthyological Exploration of Freshwaters 11(1): 13-34.
- Loubens G, Panfili J. 2001. Biologie de *Piaractus brachipomus* (Teleostei: Serrasalminidae) dans le bassin du Mamoré (Amazonie bolivienne). Ichthyological Exploration of Freshwaters 12: 51-64.
- Loubens G. 2003. Biologie de *Plagioscion squamosissimus* (Teleostei: Scianidae) dans le bassin du Mamoré (Amazonie bolivienne). Ichthyological Exploration of Freshwaters 14(4): 335-352.
- Lowe-McConnell R. 1964. The fishes of the Rupununi savannah districts of British Guiana Part 1. Ecological grouping of fish species and effects of the seasonal cycle on the fish. Zoological Journal of the Linnaean Society 45:103-144.
- Lubich C, Campos C, Freitas C, Siqueira-Souza. 2021. Effects of fishing on the population of Speckled Pavo *Cichla temensis* in the Middle Negro River (Amazonas State, Brazil): A Decrease in the Size of the Trophy Fish? Transactions of the American Fisheries Society 150(6): 667-678. <https://doi.org/10.1002/tafs.10329>

- Mateus L, Petrere M Jr. 2003. Age, growth and yield per recruit analysis of the pintado *Pseudoplatystoma corruscans* (AGASSIZ, 1829) in the Cuiabá Rives, Brazil. *Brazilian Journal of Biology* 64(2): 257-264. <https://doi.org/10.1590/s1519-69842004000200011>
- Mazur CF, Tillapaugh D, Brett JR, Iwama GK. 1993. The effect of feeding level and rearing density on growth, feed conversion and survival in Chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) reared in salt water. *Aquaculture* 117(1-2): 129-140. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(93\)90129-M](https://doi.org/10.1016/0044-8486(93)90129-M)
- McKey DB, Durécu M, Pouilly M, Béarez P, Ovando A, Kalebe M *et al* 2016. Present-day African analogue of pre-European Amazonian floodplain fishery shows convergence in cultural niche construction. *Proceeding of the National Academy of Sciences of the United States of America* 113(52): 14938-14948. <https://doi.org/10.1073/pnas.1613169114>
- MINAM (Ministerio del Ambiente). 2018. Listado de especies de Fauna Silvestre CITES-Perú. Dirección General de Diversidad Biológica. Lima. Perú. 134 pp.
- Mojica JI, Usma JS, Álvarez-León R, Lasso CA (Eds). 2012. Libro Rojo de peces dulceacuícolas de Colombia 2012. Instituto de Investigaciones de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt, Instituto de Ciencias Naturales de la Universidad Nacional de Colombia, WWF Colombia y Universidad de Manizales. Bogotá, D.C., Colombia. 319pp.
- Morales-Nin B. 1991. Determinación del crecimiento de peces óseos en base a la microestructura de los otolitos. *FAO Documento Técnico de Pesca* N° 322. 58pp.
- MTC (Ministerio de Transportes y Comunicaciones). 2005. Estudio de la Navegabilidad del Río Ucayali en el tramo comprendido entre Pucallpa y la confluencia con el Río Marañón. Dirección General de Transporte Acuático. Lima-Perú.
- Myers RA, Mertz G. 1998. The limits of exploitation: a precautionary approach. *Ecological Applications* 8(1) Supplement: S165-S169.
- Nuñez J, Dugué R., Corcuy Arana N, Duponchelle F, Renno JF, Raunaud T *et al*. 2008. Induced breeding and larval rearing of Surbí, *Pseudoplatystoma fasciatum*

(Linnaeus, 1766), from the Bolivian Amazon. *Aquaculture Research* 39(7): 764-776.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2008.01928.x>

- Nuñez J, Duponchelle F. 2009. Towards a universal scale to assess sexual maturation and related life history traits in oviparous teleost fishes. *Fish Physiology and Biochemistry* 35: 167-180. <https://doi.org/10.1007/s10695-008-9241-2>
- Nuñez-Avellaneda M, Marín ZY, Alonso JC, Ríos E, Andrade-Sossa C, Freitas A, Gaya R. 2006. Los ambientes de pesca en la frontera Colombo-Peruana del río Putumayo. En: Agudelo E, Alonso JC, Moya LA (editores). *Perspectivas para el ordenamiento de la pesca y la acuicultura en el área de integración fronteriza colombo-peruana del río Putumayo*. Bogotá (DC): Instituto de Investigaciones Científicas SINCHI y Instituto Nacional de Desarrollo INADE. p. 31-45.
- Oberdorff T, Dias MS, Jézéquel C, Albert JS, Arantes CC, Bigorne R et al. 2019. Unexpected fish diversity gradients in the Amazon basin. *Science Advances* 2019;5: eaav8681. <https://doi.org/10.1126/sciadv.aav8681>
- Padilla-Pérez PP, Alcántara-Bocanegra F, Ismiño-Orbe R. 2001. Reproducción inducida de la doncella *Pseudoplatystoma fasciatum* y desarrollo embrionario – larval. *Folia Amazónica* 12 (1-2): 141-154. <https://doi.org/10.24841/fa.v12i1-2.130>
- Panfili J. 1993. Estimation de l'âge individuel des poissons: méthodologies et applications a des populations naturelles tropicales et tempérées. Thèse de doctorat. Montpellier-Francia. 456pp.
- Panfili J, Pontual H, Troadec H, Wright PJ (eds). 2002. *Manual of fish sclerochronology*. Brest, France: Ifremer-IRD coedition. 464pp.
- Partridge L, Harvey PH. 1988. The ecological context of life history evolution. *Science* 241: 1449-1455.
- Pauly D. 1979. Gill size and temperature as governing factors in fish growth: a generalization of Von Bertalanffy's growth formula. *Berichte aus dem Institut für Meereskunde* 63, Kiel University. Kiel. 156pp.
- Penha JM, Mateus LA, Barbieri G. 2004. Age and Growth of the Duckbill Catfish (*Sorubim cf. lima*) in the Pantanal. *Brazilian Journal of Biology* 64(1): 125-134. <https://doi.org/10.1590/S1519-69842004000100014>

- Pereira LHG, Foresti F, Oliveira C. 2009. Genetic structure of the migratory catfish *Pseudoplatystoma corruscans* (Siluriformes: Pimelodidae) suggests homing behavior. *Ecology of Freshwater Fish* 18: 215-225.
- Pérez A, Fabr  NN. 2009. Seasonal growth and life history of the catfish *Calophysus macropterus* (Lichtenstein, 1819) (Siluriformes: Pimelodidae) from the Amazon floodplain. *Journal of Applied Ichthyology* 25(3): 343-349. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2008.01104.x>
- P rez A, Fabr  NN. 2018. Life-history characteristics of *Pseudoplatystoma metaense* (Teleostei: Siluriformes: Pimelodidae) from the northwestern Orinoco River Basin. *Neotropical Ichthyology* 16(1): 1-10. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20160140>
- PRODUCE (Ministerio de la Producci n). 2020. Anuario estad stico Pesquero y Acu cola 2019. Oficina General de Evaluaci n de Impacto y Estudios Econ micos, Oficina de Estudios Econ micos. Lima.
- Puffer M, Berg OK, Huusko A, Vehanen T, Einum S. 2017. Effects of intra-and interspecific competition and hydropeaking on growth of juvenile Atlantic Salmon (*Salmo salar*). *Ecology of Freshwater Fish* 26(1): 99-107. <https://doi.org/10.1111/eff.12258>
- Reid S. 1983. La biolog a de los bagres rayados *Pseudoplatystoma fasciatum*, *Pseudoplatystoma tigrinum* en la cuenca del r o Apur , Venezuela. *Revista UNELLEZ de Ciencia y Tecnolog a Producci n Agr cola* 1:13-41.
- Resende EK. 2003. Migratory fishes of the Paraguay-Paran  Basin. In: Carolsfeld J, Harvey B, Ross C, Baer A (editors). *Migratory fishes of South America: biology, fisheries and conservation status*. Ottawa: International Development Research Centre y World Bank. P. 103-155.
- Reynel RA. 2018. Biolog a reproductiva de “doncella”, *Pseudoplatystoma punctifer* (Castelnau, 1855) y “tigre z ngaro”, *Pseudoplatystoma tigrinum* (Valenciennes, 1840), en la zona del Bajo Amazonas, Per . Tesis de Bi logo Acuicultor. Universidad Nacional de la Amazon a Peruana. Iquitos, Per .

- Reznick DA, Bryga H, Endler JA. 1990. Experimentally induced life history evolution in a natural population. *Nature* 346(6282): 357-359. <https://doi.org/10.1038/346357a0>
- Rodrigues A. 2011. Primeiro relato de estudo de idade e crescimento de babão (*Brachyplatystoma platynemum*): rio Madeira, Rondonia. Fundação Universidade Federal de Rondônia Núcleo de Ciências e da Terra Departamento de Ciências Biológicas. Brasil. 52pp.
- Ruffino M. 2004. A pesca e os recursos pesqueiros na Amazonia brasileira. IMABA, Manaus, 272 p.
- Ruffino ML, Isaac VJ. 1999. Dinâmica populacional do Surubim-tigre, *Pseudoplatystoma tigrinum* (Valenciennes, 1840) no médio Amazonas (Siluriformes, Pimelodidae). *Acta Amazonica*. 29(3): 463-476. <https://doi.org/10.1590/1809-43921999293476>
- Salazar CA, Acosta LE, Agudelo E, Mazorra A, Alonso JC, Núñez-Avellaneda M, *et al.* 2006. El área de integración fronteriza Colombo-Peruana del río Putumayo. En: Agudelo E., Alonso JC, Moya LA (editores). *Perspectivas para el ordenamiento de la pesca y la acuicultura en el área de integración fronteriza Colombo-Peruana del río Putumayo*. Bogotá (DC) Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI y Instituto Nacional de Desarrollo INADE p.13-30.
- Sierra CA, Mahecha M, Poveda G, Álvarez Dávila E, Velez VH, Reu B, Feilhauer H *et al.* 2017. Monitoring ecological change during rapid socio-economic and political transitions: Colombian ecosystems in the post-conflict era. *Environmental Science and Policy* 76: 40-49.
- Silva E, Stewart D. 2006. Age structure, growth and survival rates of the commercial fish *Prochilodus nigricans* (bocachico) in North-eastern Ecuador. *Environmental Biology of Fishes* 77: 63-77. <https://doi.org/10.1007/s10641-006-9055-y>
- Stearns SC. 1992. *The evolution of life histories*. New York: Oxford University Press. 249pp.
- Taniguchi Y, Nakano S. 2000. Condition-specific competition: implications for the altitudinal distribution of stream fishes. *Ecology* 81(7): 2027-2039. <https://doi.org/10.2307/177290>

- Telles MPC, Collevantti RG, Braga RS, Guedes LBS, Castro TG, Costa MC *et al.* 2014. Geographical genetics of *Pseudoplatystoma punctifer* (Castelnau, 1855) (Siluriformes, Pimododidae) in the Amazon Basin. *Genetics and Molecular Research* 13(2): 3656-3666. <https://doi.org/10.4238/2014.May.9.8>
- Tello S, García A. 2009. La pesquería de grandes bagres en la región Loreto. Instituto de Investigaciones de la Amazonia Peruana. 28 pp.
- Tomassone R, Dervin C, Masson JP. 1993. *Biométrie Modélisation de Phénomènes Biologiques*. Paris: Masson.
- Torrico J, Hubert N, Desmarais E, Duponchelle F, Nunez J, Montoya J *et al.* 2009. Molecular phylogeny of the genus *Pseudoplatystoma* (Bleeker, 1862); Biogeographic and evolutionary implications. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 51: 588-594. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.11.019>
- Tregidgo D, Parry L, Barlow J, Pompeu PS. 2021. Urban markets amplifies strong species selectivity in Amazonian artisanal fisheries. *Neotropical Ichthyology* 19(3):e210097. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-2021-0097>
- Tresierra A, Culquichicón Z. 1993. *Biología Pesquera*. Concytec. Trujillo. Perú. 432 pp.
- Vazzoler A. 1982. *Manual de métodos para estudios biológicos de poblaciones de peces: Reproducción y crecimiento*. CNPq. Programa Nacional de Zoología. Brasilia. 108pp.
- Venturelli PA, Shuter BJ, Murphy CA. 2009. Evidence for harvest-induced maternal influences on the reproductive rates of fish populations. *Proceedings of the Royal Society B*. 276: 919-924. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1507>
- Vollestad LA. 2002. Growth-rate variation in brown trout in small neighbouring streams: evidence for density-dependence? *Journal of Fish Biology* 61(6): 1513-1527. <https://doi.org/10.1006/jfbi.2002.2170>
- Wantzen KM, Arruda Machado F, Voss M, Boriss H, Junk WJ. 2002. Seasonal isotopic shifts in fish of the Phantanal wetland, Brazil. *Aquatic Sciences* 64(3):239-251. <https://doi.org/10.1007/PL00013196>

11. ANEXOS

El artículo científico publicado en relación a la presente tesis se presenta adjunto en las siguientes páginas.

Age validation and contrasted growth performances of *Pseudoplatystoma punctifer* (Siluriformes: Pimelodidae) in two river systems of the Western Amazon

Correspondence:
Maricell Armas
maricell.armas@gmail.com

 Maricell Armas¹,  Hernán Ortega¹,  Aurea García-Vasquez^{2,3,†},
 Carmen García-Dávila^{2,3},  Gladys Vargas^{2,3},  Jesus Nuñez^{3,4},
 Jean-François Renno^{3,5} and  Fabrice Duponchelle^{3,6}

The doncella *Pseudoplatystoma punctifer* is an economically and ecologically important catfish in the Amazon basin. However, little is known about its age, growth and population dynamics parameters. This study aims to validate the formation of growth marks in vertebrae of individuals collected from two rivers systems of the Peruvian Amazon (Amazon-Marañón-Ucayali and Putumayo) and compare growth parameters using the von Bertalanffy growth function between sexes and systems. A total of 372 individuals from the Amazon-Marañón-Ucayali (AMU) system and 93 from the Putumayo River were analyzed. The formation of one growth ring per year was validated and the individual ages ranged from zero to nine years old. Females grew significantly larger than males in both systems. Both females and males grew significantly better in the AMU system than in the Putumayo River. Maximum observed length and size at maturity in the AMU system were lower than those reported in previous studies in the area, and together with an important proportion of juveniles in the catches, suggest that the species is heavily exploited. Further studies on the reproductive biology and population dynamics of the doncella are needed in order to implement management measures more in line with the current situation.

Keywords: Amazonas-Marañón-Ucayali, Catfish, Fisheries management, Putumayo, Vertebrae.

Submitted June 5, 2021

Accepted January 5, 2022

by Fernando Pelicice

Epub March 28, 2022

Online version ISSN 1982-0224

Print version ISSN 1679-6225

Neotrop. Ichthyol.

vol. 20, no. 1, Maringá 2022

¹ Departamento de Ictiología, Museo de Historia Natural, Universidad Nacional Mayor de San Marcos, Av. Arenales, 1256, 14-0434 Lima, Peru. (MA) maricell.armas@gmail.com (corresponding author), (HO) hortega.musm@gmail.com.

² Instituto de Investigaciones de la Amazonia Peruana (IIAP), Av. José A. Quiñones, km 2.5, 784 Iquitos, Peru. (CGD) cgarcia@iiap.gob.pe, (GV) gladysvargas@hotmail.com.

³ Laboratoire Mixte International - Evolution et Domestication de l'Ichtyofaune Amazonienne (LMI-EDIA), IIAP, UAGRM, IRD, Montpellier, France. (JN) jesus.nunez@ird.fr, (JFR) jean-francois.renno@ird.fr, (FD) fabrice.duponchelle@ird.fr.

⁴ Institut de Recherche pour le Développement (IRD), Laboratoire BOREA (MNHN, Univ. Caen, Sorbonne Univ., Univ. Antilles, CNRS, IRD), Paris, France.

⁵ Institut de Recherche pour le Développement (IRD), UMR DIADE (Univ. Montpellier, IRD), Montpellier, France.

⁶ Institut de Recherche pour le Développement (IRD), MARBEC (Univ. Montpellier, CNRS, Ifremer, IRD), Montpellier, France.

[†] In Memoriam.

La doncella *Pseudoplatystoma punctifer* es un bagre de importancia económica y ecológica en la cuenca Amazonica. Pese a ello, poco se conoce acerca de parámetros de edad, crecimiento y dinámica poblacional. Este estudio tuvo como objetivo validar la formación de marcas de crecimiento en vértebras de individuos colectados en dos sistemas fluviales de la Amazonia Peruana (Amazonas-Marañón-Ucayali y Putumayo) y comparar los parámetros de crecimiento usando la función de von Bertalanffy entre sexos y sistemas. Fueron analizados 372 individuos del sistema Amazonas-Marañón-Ucayali (AMU) y 93 del Putumayo. Se validó la formación de un anillo de crecimiento por año, la edad osciló entre cero y nueve años. Las hembras fueron significativamente más grandes que los machos en ambos sistemas. Para ambos sexos el crecimiento fue significativamente mayor en el sistema AMU que en el Putumayo. Las máximas tallas y edades de primera madurez observadas en el sistema AMU fueron menores a las reportadas en estudios previos en el área, y junto con un considerable porcentaje de juveniles presentes en las capturas, se sugiere que la especie está siendo fuertemente explotada. Son necesarios estudios de biología reproductiva y dinámica poblacional de doncella para implementar medidas de manejo acordes a la situación actual.

Palabras clave: Amazonas-Marañón-Ucayali, Bagre, Manejo de pesquerías, Putumayo, Vértebra.

INTRODUCTION

The Amazon basin is home to the highest diversity of freshwater fish species on earth (Jézéquel *et al.*, 2020). The order Siluriformes, fish with plates or bare skin, is one of the most diverse and widely distributed groups in the Amazon basin (Burgess, 1989). It is also one of the most exploited by fishing activity (García *et al.*, 2009; Barletta *et al.*, 2016; Doria *et al.*, 2018; García-Dávila *et al.*, 2018). Within the order, the family Pimelodidae hosts many large and commercially important catfishes, such as the species *Pseudoplatystoma punctifer* (Castelnau, 1855), known as “doncella” in Peru and “surubim” in Brazil. The doncella has a wide distribution in the Amazon, being found in countries such as Peru, Colombia, Bolivia, Ecuador and Brazil, although it is rare or absent at the mouth of the Amazon. It inhabits the headwaters of rivers and is also frequent in areas protected by trunks, branches and vegetation of lotic environments (Reid, 1983; Loubens, Panfili, 2000). It has migratory habits and plays an important ecological role as an efficient predator (Barthem, Goulding, 1997, 2007). The species was formerly known as *P. fasciatum* (Linnaeus, 1766) before Buitrago-Suárez, Burr (2007), in a systematic review based on morphological characters, decided that *P. fasciatum* was restricted to the Guyana shield basins and that the species distributed in the rest of the Amazon basin was *P. punctifer*. This segregation, however, was not supported by subsequent molecular analyses, that could not differentiate between *P. fasciatum* and *P. punctifer* (Torrico *et al.*, 2009; Carvalho-Costa *et al.*, 2011). Furthermore, more recent molecular analyses evidenced the existence of two clearly separated species within what Buitrago-Suárez, Burr (2007) described as *P. punctifer*: a species with the typical black-and-white striping

pattern of *P. fasciatum* and another, less common one lacking the black stripes and having a distinct mouth shape that closely resembles what Castelnau had described as *Platystoma punctifer* in 1855 (García-Dávila *et al.*, 2013). Although a systematic revision of these species is clearly called for, for the sake of homogeneity, we will keep referring to *Pseudoplatystoma punctifer* in the rest of the text while talking about the typical black-and white-striped species.

Despite the species' wide distribution, economic and ecological importance, little is known about its population dynamics, reproduction or age and growth patterns. As for many others fish of commercial importance, fishing has become one of the main threats to the species (de Jesus, Kohler, 2004; Barletta *et al.*, 2016; Castello, Macedo, 2016; Duponchelle *et al.*, 2021). Owing to its large size (>1 m) and few intra-muscular spines, this species is one of the main components in the fisheries landings of the Amazon (Barthem, Goulding 1997, 2007; Garcia *et al.*, 2009; Barletta *et al.*, 2016; Doria *et al.*, 2018; García-Dávila *et al.*, 2018). Young stages are also marketed for ornamental purposes (Padilla-Pérez *et al.*, 2001; García-Dávila *et al.*, 2018, 2021). The doncella has been a major component of fisheries landings of the Peruvian Amazon since the early nineties (Garcia *et al.*, 2009) and its extraction was 562 tons in 2019, representing 3.2% of the Amazonian fish landings (PRODUCE, 2020).

Age and growth studies are important tools for the interpretation of population dynamics in fish and provide the basis for establishing resource management strategies (Campana, Thorrold, 2001; Hutchinson, TenBrink, 2011). Counting growth marks on calcareous structures, such as otoliths, vertebrae or scales, is a widely used method for age estimation in fish and its effectiveness requires that the results are validated (Campana, 2001). In the Amazon basin, counting growth marks in calcareous structures has been successfully carried out in different species (*e.g.*, Loubens, Panfili, 1992, 1997, 2001; Loubens, 2003; Cutrim, Batista, 2005; Silva, Stewart, 2006; Duponchelle *et al.*, 2007; Pérez, Fabr , 2009; Duponchelle *et al.*, 2012; Hauser *et al.*, 2018), including the genus *Pseudoplatystoma* Bleeker, 1862 in the Mamor  River basin in Bolivia, where the formation of a single annual growth mark was validated using vertebrae (Loubens, Panfili, 2000). In the Peruvian Amazon, where the doncella is among the most commercially important species (Garcia *et al.*, 2009), information regarding age and growth parameters of this species are lacking. The current fishing regulations impose a minimum size of capture for the entire Peruvian Amazon (Ministerial Resolution N  147-2001-PE and Supreme Decree N  015-2009-PRODUCE) without considering that, in widely distributed species such as the doncella, populations of the same species could have different growth rates, hence different size at maturity (Vazzoler, 1982) and might therefore require different management measures. Previous studies have reported a slower growth in populations of *Osteoglossum bicirrhosum* (Cuvier, 1829) (Duponchelle *et al.*, 2012) and *Prochilodus nigricans* Spix & Agassiz, 1829 (Bonilla-Castillo *et al.*, 2018) in the Putumayo River when compared to populations of the Amazon-Ucayali-Mara n system. The aim of this study was to validate the formation of growth marks in doncella vertebrae from two different river systems (Amazon-Mara n-Ucayali and Putumayo) of the Peruvian Amazon, and investigate the potential existence of age and growth differences between river systems, hypothesising that as for the previously mentioned species, *P. punctifer* would have a slower growth in the Putumayo River.

MATERIAL AND METHODS

Fish sampling and study area. Vertebrae of the typical black-and-white-striped doncella were collected between July 2008 and July 2010 at landing sites in the Amazonas (Caballococha), Ucayali (Jenaro Herrera, Requena and Pucallpa), Marañón (Nauta) and Putumayo rivers (San Antonio del Estrecho) (Fig. 1). The Marañón and Ucayali are white-water rivers born in the Andean Piedmont in Perú and their confluence form the Amazonas River. These rivers carry suspended solids (both organic and inorganic) and rich nutrients from the Andes. Their network is characterized by meanders, oxbows, and streams, many of which flood annually during the rainy season (Hales, Petry, 2008). The Marañón River has a length of 1707 km (ANA, 2011), its average velocity on the lower portion is $1.65 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ with flow ranging between 7000 to $25000 \text{ m}^3\cdot\text{s}^{-1}$ (IRD *et al.*, 2011). The Ucayali River has a length of 2670 km, its average velocity is between 1.5 to $2.5 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ (MTC, 2005) with a flow ranging from 2700 to $20000 \text{ m}^3\cdot\text{s}^{-1}$ in the lower portion (IRD *et al.*, 2011). From the confluence of these two rivers in Peru to the Atlantic Ocean in Brazil, the Amazon River is approximately 3750 km long representing the largest river system on earth (Hales, Petry, 2008) with an average velocity of $1.48 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ and flow between 10000 to $46000 \text{ m}^3\cdot\text{s}^{-1}$ in the Peruvian portion (IRD *et al.*, 2011). In the estuary, the discharge is estimated at $209000 \text{ m}^3\cdot\text{s}^{-1}$ (Guyot *et al.*, 2007). The Putumayo River is one of the two major affluents of Colombia flowing into the Amazon River, with a length of 2000 km, of which ~1500 travels the Colombian, Ecuadorian and Peruvian territories (in high and median altitudes) whereas the last 450 km are in Brazil (González *et al.*, 2006). It is also a white-water river and its origin is in the Andes mountains of Colombia. Due to its equatorial latitudinal position, the Putumayo River basin is a region with particularly abundant rainfall throughout the year (Salazar *et al.*, 2006). The average velocity of the Putumayo River is between 0.5 to $1.0 \text{ m}\cdot\text{s}^{-1}$ with a flow ranging from 250 to $7000 \text{ m}^3\cdot\text{s}^{-1}$ (IDEAM, 2004).

Fish vertebrae were acquired directly from known traders with whom previous agreement was made to ensure the geographic origin of the individuals. The collected individuals were measured at the landing sites to the nearest mm, recording standard length (L_S), total length (L_T), and body mass with a digital handheld scale of 20 kg capacity and 0.01 kg sensitivity. The stage of gonadal maturity was determined by direct observation according to the scale of Núñez, Duponchelle (2009). The first five vertebrae were extracted from each individual and taken to the facilities of the Quistococha Experimental Centre of the Peruvian Amazon Research Institute (IIAP) for processing. In addition, a collection was made in the Ucayali River (Pucallpa) in November 2017 to complete the size range of small individuals and improve data modelling. This material was processed in the Ichthyology Department of Museo de Historia Natural of Universidad Nacional Mayor de San Marcos (MHN-UNMSM). Specimens were deposited at the Ichthyological Collection of MHN-UNMSM under the catalog numbers: MUSM 46080, 50947, 69601–69604.

Vertebrae processing and analysis. The processing followed the guidelines of Loubens, Panfili (2000). The vertebrae were boiled in water until most of the adhering soft tissue was released and the remaining tissue was removed with a soft-bristled brush. They were then placed in an oven at $40 \text{ }^\circ\text{C}$ for approximately 48 hours until they

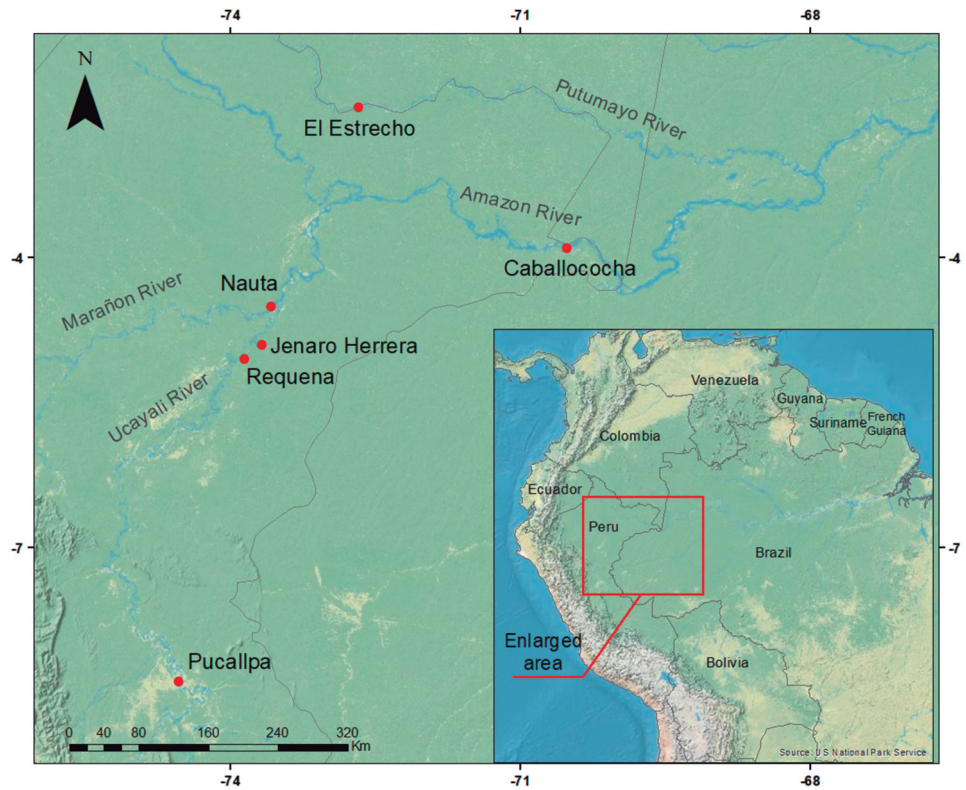


FIGURE 1 | Map of sampling sites of *Pseudoplatystoma punctifer* in the Peruvian Amazon River systems. Sampling sites are symbolized by red dots.

were completely dry to be stored in individual packaging duly labelled. The vertebrae were observed in frontal section and with light reflected on a dark background with a Leica MZ16 stereoscopic microscope with a built-in camera connected to a computer, from which a photographic record was made. Each vertebrae was then cross-sectioned (transversal section) with a slow-speed electric cutter to confirm the readings on the corpus calcareum (Loubens, Panfili, 2000). The images obtained were analysed with the software AxioVision v4.8.

Growth marks were identified by their formation around the centre of the vertebra, under reflected light, following Loubens, Panfili (2000): broad light bands (opaque zones) alternating with thin dark bands (hyaline rings) were observed. The set of a light band and a dark band corresponds to a growth ring, the distance between the light bands becoming shorter as they move away from the centre of the vertebra. Light, broad bands form during the fast growth stages of the fish, while dark, thin bands form during the slow growth stages; when fish are very old, the light and dark bands can become very thin, making it difficult to identify growth rings (Panfili *et al.*, 2002). The identification of the growth marks was carried out independently by two separate observers, at a 90° angle in order to more reliably compare individual results. When the two independent lectures were in disagreement, the vertebrae were re-interpreted by the observers, this time together. When the disagreement remained, the vertebrae were discarded. All the interpretation were finally agreed by the two observers, so, there were

no discarded vertebrae. Distance in mm, on a known scale, were taken from the centre of the vertebrae to each hyaline ring and to the edge of the vertebrae.

Given the relative proximity of the areas sampled in the Marañón, Ucayali and Amazon systems (Fig. 1), their similarity in hydrological dynamics, and considering the migratory habits of the species, vertebrae from these rivers were pooled for the analyses in order to obtain a better coverage of length for growth curves and of months for the validation process. We will there after refer to the Amazon, Marañón and Ucayali rivers as AMU system. Vertebrae from the Putumayo River were analysed independently.

Validation of ring formation and hydrological data. The period of growth ring formation was determined by the Relative Marginal Increment (RMI) method:

$$RMI = [(R_t - R_n) / (R_n - R_{n-1})] \times 100$$

where R_t is the total radius of the vertebra, R_n is the distance from the core to the last ring (hyaline ring) and R_{n-1} is the distance from the core to the penultimate ring (Haimovici, Reis, 1984; Fabré, Saint-Paul, 1988). The sudden significant decrease in monthly mean RMI values followed by a gradual increase in it was interpreted as the period of hyaline ring formation. The RMI values for each month during the entire collection period were averaged to obtain data for all possible months in both the AMU system and the Putumayo River.

Water levels were obtained from ORE-HYBAM (Observatoire régional, Hydrologie du bassin Amazonien) and SENAMHI (Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología, Perú) from the Tamshiyacu station for the AMU system due to its location in an area where the three rivers converge, with hydrological data from years 2008–2010 with daily values average per month. For the Putumayo River, water levels were obtained from IDEAM (Instituto de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales) with hydrological data from the El Estrecho station with daily values averaged per month from years 2008–2010.

Individual age in months was calculated by taking into account the month of capture, the number of growth rings and the month of birth (Panfili *et al.*, 2002). The month of birth was considered to be the month with the highest proportion of breeding females: February in the AMU system (García *et al.*, 2001; Deza-Taboada *et al.*, 2005) and April in the Putumayo River (Camacho *et al.*, 2006). The following formulae were applied:

- for individuals captured before the month of birth: $E = (12 \times A) + 12 + C - N$
- for those captured after the month of birth: $E = (12 \times A) + C - N$,

where E is the age of each individual in months, A is the number of growth rings, C is the month of capture and N is the month of birth.

Statistical Analyses. The growth parameters were calculated by the Von Bertalanffy Growth Function (VBGF) using a non-linear estimation (quasi-Newton method) according to the following equation:

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

where L_t is the length at age t , L_∞ is the infinite length, K is the growth rate, t is the age of the fish at L_t , t_0 is the theoretical age of the fish at length 0.

RMI mean monthly values were compared using one-way-ANOVA with Tukey's post hoc test. A significant decrease followed by an increase in RMI values was interpreted as the formation of a seasonal translucent ring (Panfili *et al.*, 2002).

Length at first maturity (L_{50} , average length at which 50% of individuals are able to breed) was estimated by fitting the percentage of mature individuals, from stage 2 onwards using the maturity scale of Núñez, Duponchelle (2009), at 5 cm L_s intervals to a logistic function, using non-linear regression, weighted by the number of individuals in each length class (Duponchelle, Panfili, 1998):

$$\%MF = 1/[1+e^{(-a(L-L_{50}))}]$$

where $\%MF$ is the percentage of mature individuals per standard length class, L is the central value of each length class, a is a constant and L_{50} is estimated by the model.

For comparison of length at maturity with previous studies in the Peruvian Amazon (in the discussion section), where the L^{50} is given in fork length (L^F), values were converted using the following equation: $L_s = 0.9776 * L^F - 1.8379$, $R^2 = 0.9984$, $P < 0.001$ (García Vasquez *et al.*, unpublished data).

The age at first sexual maturity (A_{50} , average age at which 50% of individuals are able to breed) was calculated from the VBGF as follows (Duponchelle *et al.*, 2007):

$$A_{50} = \{-\ln[1-(L_{50}/L_\infty)]K^{-1}\} + t_0$$

where L_{50} is the size at first sexual maturity and L_∞ , K , and t_0 are parameters from the VBGF.

Growth curves were compared between sexes and geographical populations using the maximum likelihood test (Tomassone *et al.*, 1993) and applying Kimura (1980) sum of squares. For k populations the maximum likelihood test (S_{ML}) was compared with the X^2 test with 3 degrees of freedom (3 parameters):

$$S_{ML} = \sum_i^k n_i x [\ln(S_C^2) - \ln(S_K^2)]$$

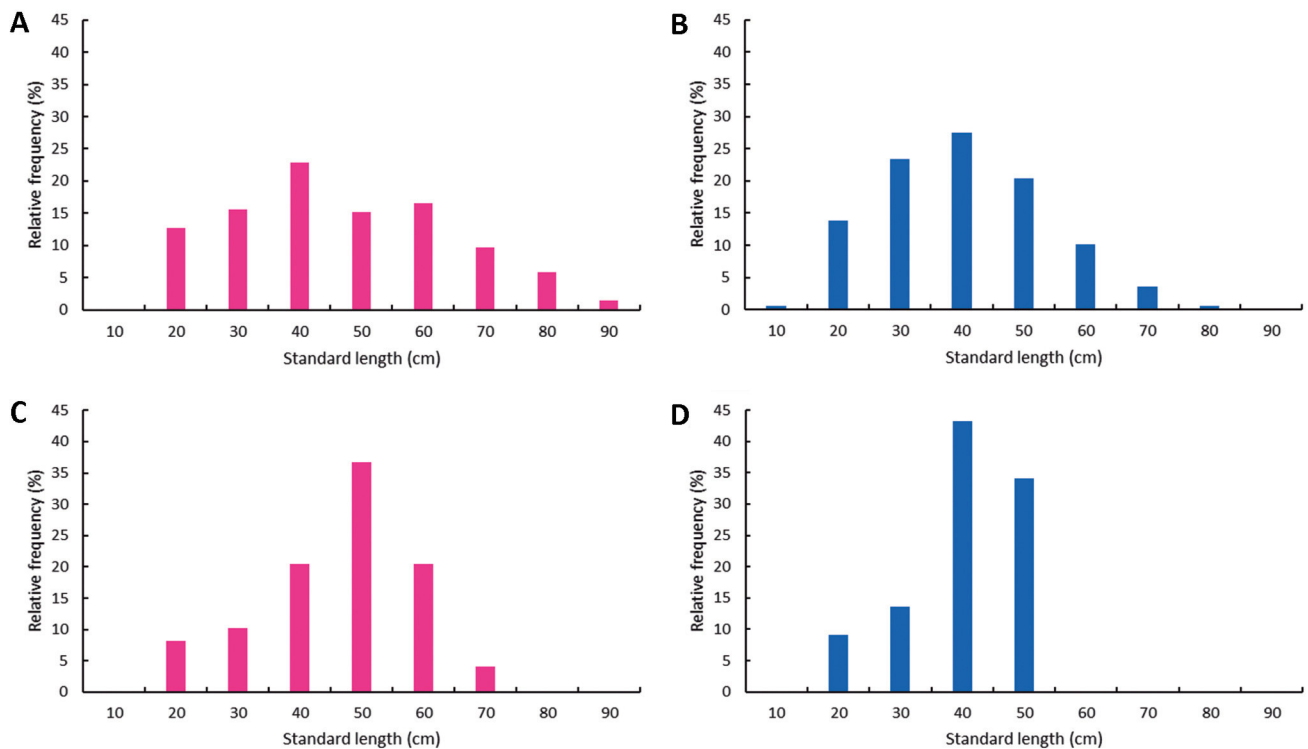
where n is the number of individuals in the k^{th} population, S_C^2 is the residual variance of the overall model, S_K^2 is the residual variance of the k populations. The same test was used for comparisons of growth curves among sexes within a geographical population and between geographical population. Statistical modelling and analyses were performed with Statistica 12.5 software (StatSoft Inc.) (Weiß, 2007).

RESULTS

Vertebrae were collected from 465 individuals of *P. punctifer* during the study period (19.5–92.5 cm L_s): 372 from the AMU system and 93 from the Putumayo River (Tab.

TABLE 1 | Standard length and mass ranges, mean \pm standard deviation (SD) and number (N) of *Pseudoplatystoma punctifer* females and males analyzed in AMU system and Putumayo River.

River system	Sex	N	Mean length \pm SD (cm)	Length range (cm)	Mean mass \pm SD (g)	Mass range (g)
AMU	Females	205	51.4 \pm 17.5	21.0–92.5	2329 \pm 2318	80–12000
	Males	167	45.1 \pm 13.4	19.5–83.0	1417 \pm 1278	80–7700
Putumayo	Females	49	50.8 \pm 12.2	23.5–74.0	1715 \pm 1118	120–4990
	Males	44	45.7 \pm 8.8	23.5–58.0	1119 \pm 532	150–2240

**FIGURE 2** | Standard length frequency distributions of *Pseudoplatystoma punctifer* females (left) and males (right) in the A–B. AMU system and C–D. Putumayo River.

1). In both systems females predominated between 40–60 cm L_s (Figs. 2A, C) and males between 30–50 cm L_s (Figs. 2B, D). All vertebrae were interpreted and included in the analyses for age and growth estimates.

Interpretation of growth rings and validation. Single (a dark band), double (two dark bands close together) and multiple (several dark bands close together) hyaline rings were identified in the vertebrae of *P. punctifer* from the Peruvian Amazon (Figs. 3A–B). Double or multiple rings were occasionally observed only in the first growth marks and occurred before the single rings. In some cases, in the frontal view of the

vertebrae, similar but thinner and less intense bands were identified between the hyaline rings, making the identification of growth rings difficult. These marks, however, were differentiated from the hyaline rings in the transversal sections, where the difference in intensity between the two zones was more clearly distinguished; these less intense bands were interpreted as intermediate marks (Figs. 3C–D). Similarly, before the formation of the first ring, very thin and less intense bands were identified very close to the center of the vertebrae and were easily differentiated from the hyaline rings in the transversal section; these bands were interpreted as pre-marks (Figs. 3E–F).

In the AMU system, the first growth ring formed on mean \pm SD of 5.34 ± 0.807 mm from the core of the vertebra, the second at 8.75 ± 1.131 mm, the third at 11.55 ± 1.506 mm with a trend of increasing standard deviation as growth rings increased (Fig. 4A).

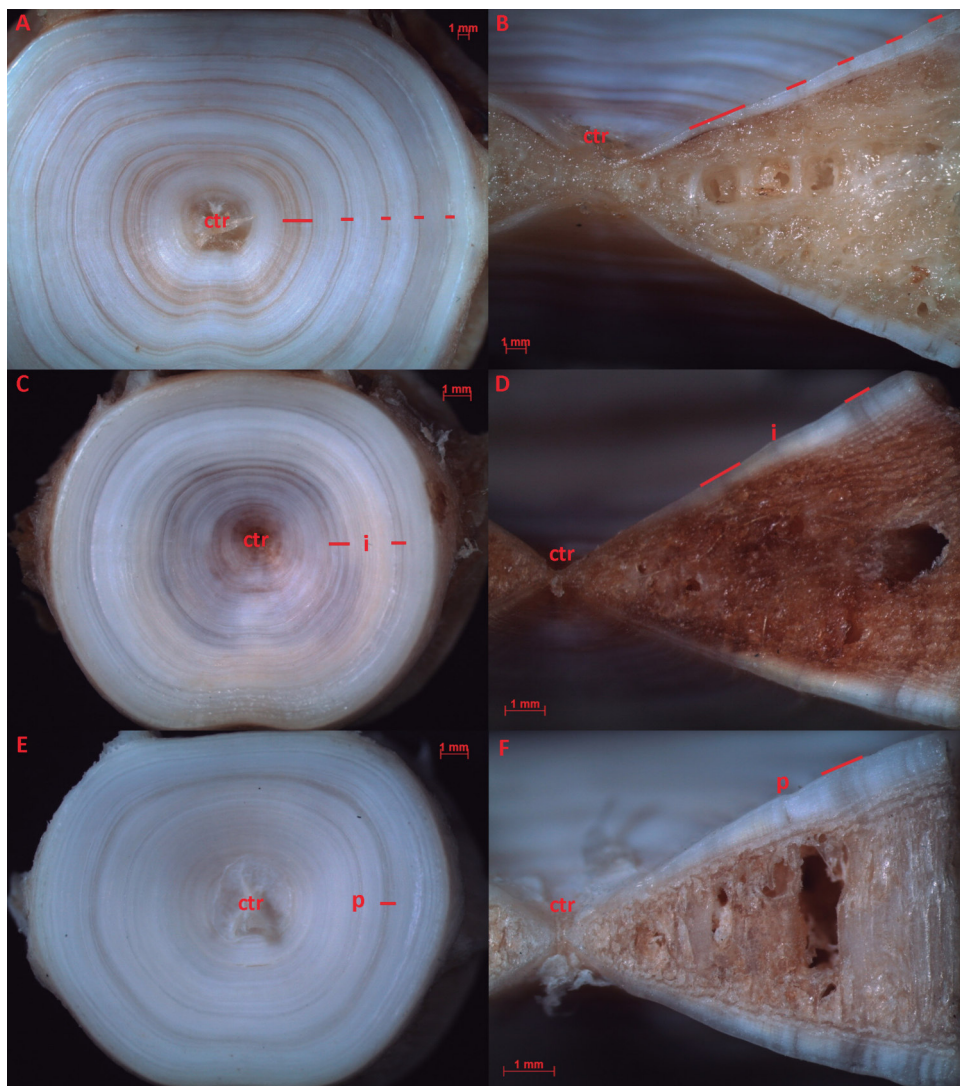


FIGURE 3 | *Pseudoplatystoma punctifer* vertebrae showing **A–B**. Five growth rings: the first one is multiple, the second one double and the third, fourth and fifth are simple, **C–D**. Two growth rings and **E–F**. One growth ring. Vertebrae center (ctr), hyaline rings (red lines), intermediate mark (i), pre mark (p). Left images: vertebrae frontal view. Right images: vertebrae cross section view with the confirmation of the rings on the corpus calcareum.

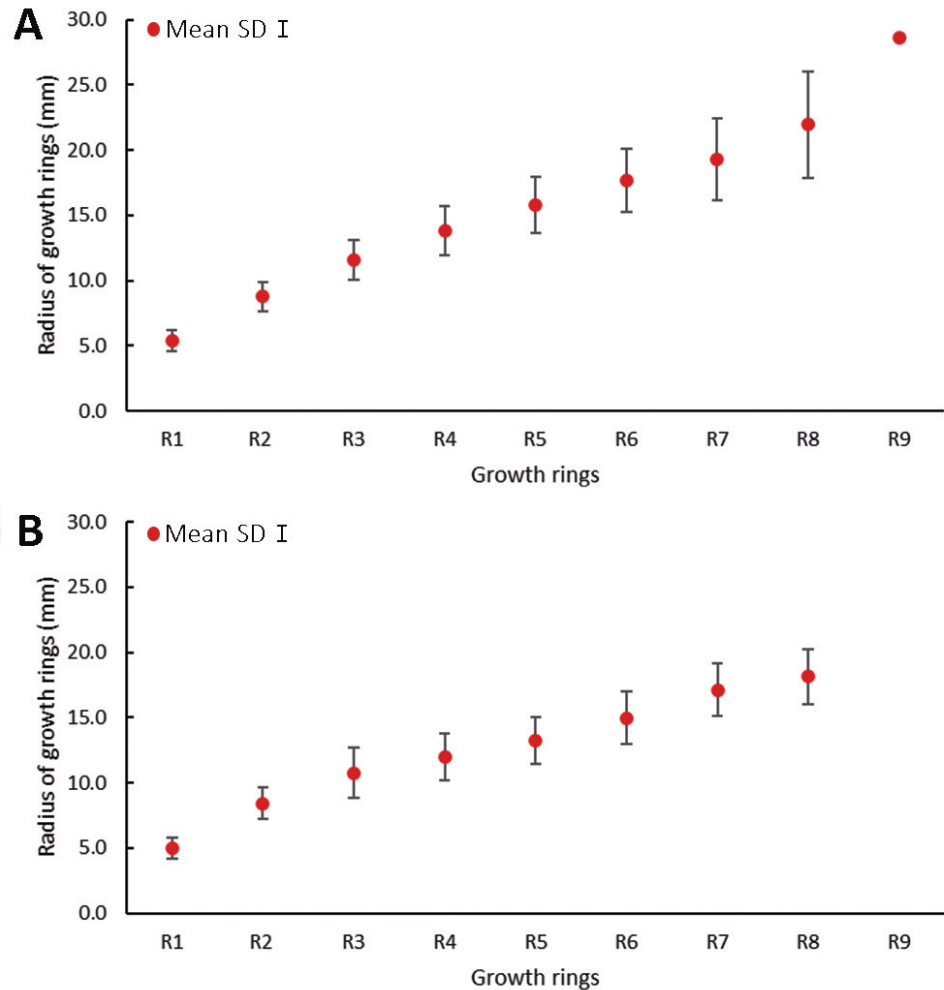


FIGURE 4 | Mean and standard deviation (SD) of each growth ring radius in vertebrae of *Pseudoplatystoma punctifer* from the **A.** AMU system and **B.** Putumayo River.

In the Putumayo River the first growth ring formed at 5.01 ± 0.785 mm, the second at 8.44 ± 1.179 mm, the third at 10.77 ± 1.930 mm with little variation in standard deviation thereafter as growth rings increased (Fig. 4B).

In the AMU system, RMI (carried out on 217 individuals) significantly varied among months (one-way ANOVA, $F_{9,207} = 7.45$, $P < 0.001$) (details describe in Tab. S1) with lowest mean monthly value ($17.28 \pm 8.31\%$, mean \pm SD) observed in September, after a high value in August ($59.70 \pm 25.26\%$), this lower value coinciding with the lowest water level (Fig. 5A). In the Putumayo River, the RMI (carried out on 69 individuals) also significantly varied among months (one-way ANOVA, $F_{6,62} = 14.32$, $P < 0.001$) (details described in Tab. S2) with lowest mean monthly value occurred in November ($9.65 \pm 3.12\%$) after a high value in October ($41.01 \pm 16.58\%$), also coinciding with a period of low water level (Fig. 5B). In both cases, although samples could not be obtained at some months, the sudden significant drop in monthly mean RMI values (Tabs. S1 and S2) followed by gradually rising values occurred only once over an annual cycle, suggesting

the formation of a single hyaline ring (dark band) and thus the formation of one growth ring per year. The broad light bands correspond to fast growth zones related to high metabolic rates and form during the high-water period, while the narrow dark bands correspond to slow growth zones and are related to low metabolic rates that form during the low water period. The formation of the slow-growth (dark) bands occurred in a slightly shorter time than the fast-growth (clear) bands during an annual cycle in both groups (Fig. 5).

Growth and age. In both river systems, individuals below 4 years old and between 20.0 and 60.0 cm L_s predominated, with very few specimens older than 8.0 years and/or larger than 80.0 cm L_s (Fig. 6). The largest and oldest individuals were captured in

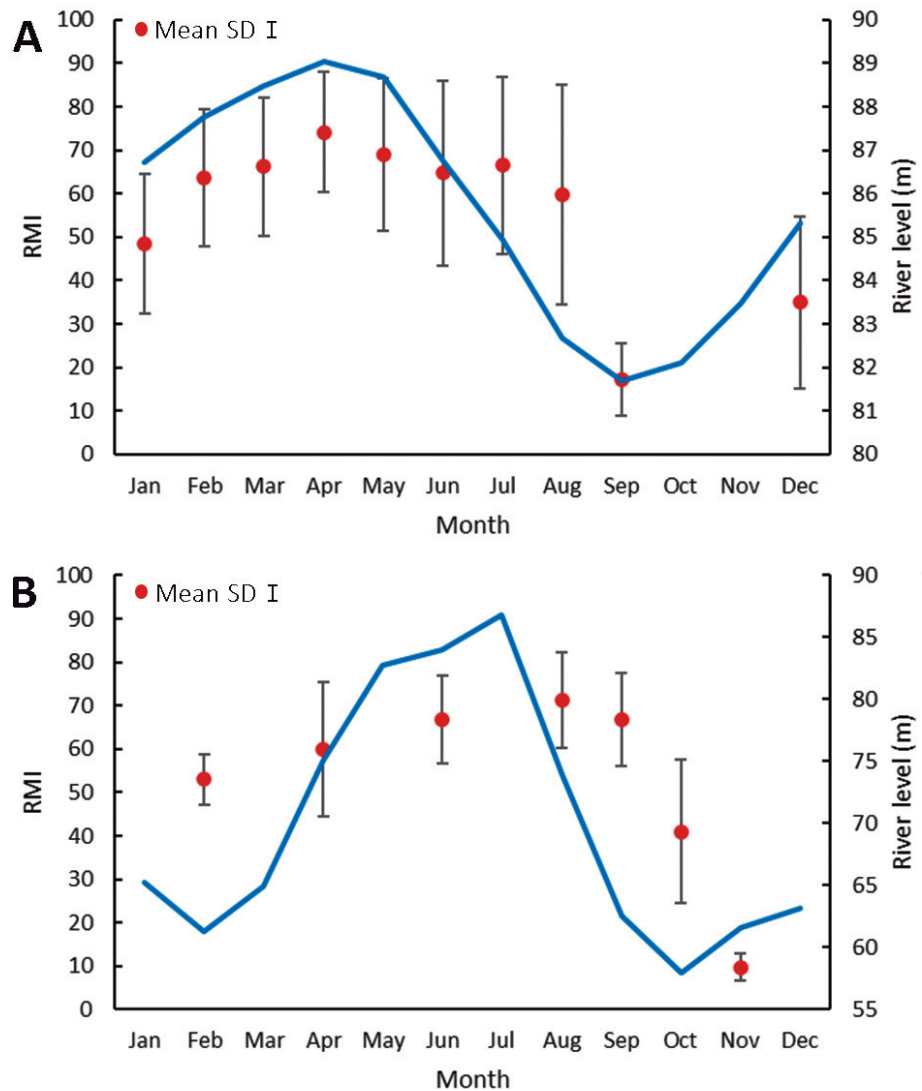


FIGURE 5 | Mean monthly relative marginal increment (RMI ± SD) of *Pseudoplatystoma punctifer* vertebrae in relation to the hydrological cycle in the **A.** AMU system and **B.** Putumayo River. The illustrated hydrological cycles represent the average monthly values from the period 2008–2010.

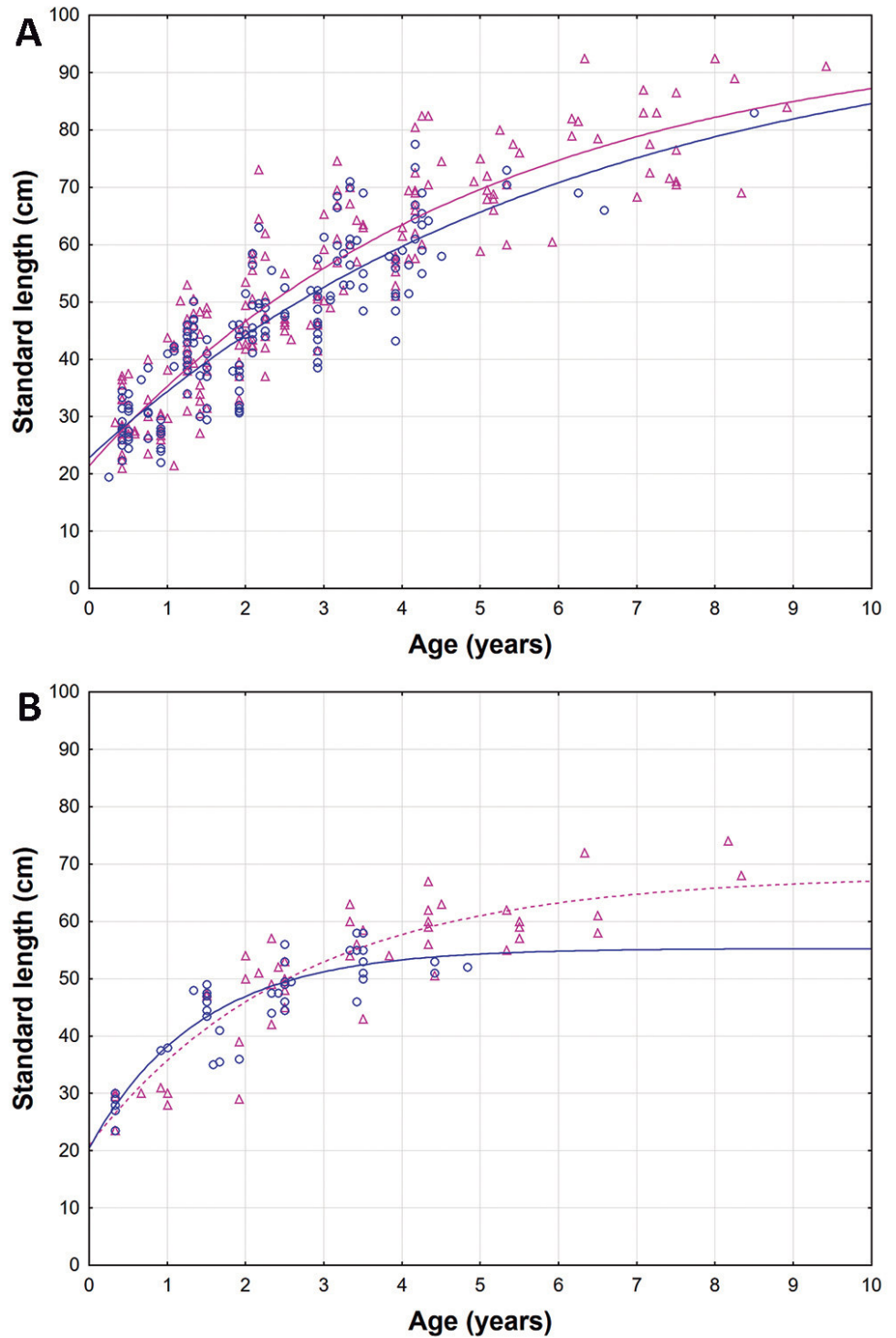


FIGURE 6 | Von Bertalanffy growth curves for *Pseudoplatystoma punctifer* females (pink triangles) and males (blue circles) in the **A.** AMU system and **B.** Putumayo River.

TABLE 2 | Von Bertalanffy growth parameters for *Pseudoplatystoma punctifer* females and males in the AMU system and Putumayo River.

River system	L_{∞} (cm)		K		t_0	
	Females	Males	Females	Males	Females	Males
AMU	97.3	99.5	0.20	0.16	-1.23	-1.59
Putumayo	68.1	55.3	0.38	0.71	-0.97	-0.64

the AMU system: the oldest individual was a female of 9.4 years and 91.1 cm L_S ; while the largest individuals were two females, both of 92.5 cm L_S and 6.3 and 8.0 years old (Fig. 6A). In the Putumayo River, the largest and oldest individuals were also females of 74.0 and 72.0 cm L_S and 8.2 and 6.3 years old, respectively (Fig. 6B). In contrast with the situation observed in the Putumayo River, the growth curves in the AMU system did not reach the asymptote, despite a larger sample size.

The growth parameters estimated with the von Bertalanffy function are presented in Tab. 2. As observed in Fig. 6, after two or three years old, females had a significantly better growth than males in both the AMU system ($S_{ML} = 8.919$, $P < 0.05$) and the Putumayo River ($S_{ML} = 9.317$, $P < 0.05$).

Growth was very similar during the first two to three years in the AMU system and in the Putumayo River for both females and males, then it progressively started to diverge. Overall, fish from the AMU system had largest length-at-age than fish from the Putumayo River, hence a better growth (Fig. 6; Tab. 3). The difference was significant for both females ($S_{ML} = 31.773$, $P < 0.0125$) and males ($S_{ML} = 25.978$, $P < 0.0125$): it reached almost 20.0 cm for females and 27.0 cm for males at 9.0 years old (the largest observed age in our sampling, Tab. 3).

TABLE 3 | Standard length-at-age for females and males of *Pseudoplatystoma punctifer* in the AMU system and Putumayo River.

Age (years)	Females length-at-age (cm)		Males length-at-age (cm)	
	AMU	Putumayo	AMU	Putumayo
1	35.3	35.8	34.4	38.2
2	46.6	46.0	44.2	46.9
3	55.9	52.9	52.6	51.2
4	63.5	57.7	59.7	53.3
5	69.6	61.0	65.7	54.3
6	74.7	63.2	70.8	54.8
7	78.8	64.7	75.1	55.0
8	82.2	65.8	78.8	55.2
9	85.0	66.5	81.9	55.2
10	87.2	67.0	84.6	55.3

Sexual maturation. In the AMU system, females were slightly larger (49.5 ± 9.2 cm SD vs. 41.0 ± 9.9 cm) and older (2.4 vs. 1.7 years old) at sexual maturity than males (Figs. 7 A, B), although differences were not statistically significant ($t = 0.63$, $P = 0.53$). The same was observed in the Putumayo River: 42.0 ± 0.2 cm at 1.6 years old for females and 39.0 ± 0.2 cm at 1.1 years old for males (Figs. 7C, D). Owing to the better growth of fishes from the AMU system, both females and males tended to reach maturity at larger sizes in the AMU system than in the Putumayo River, although the differences were not statistically significant ($t = 0.82$, $P = 0.42$ and $t = 0.20$, $P = 0.84$, for females and males, respectively).

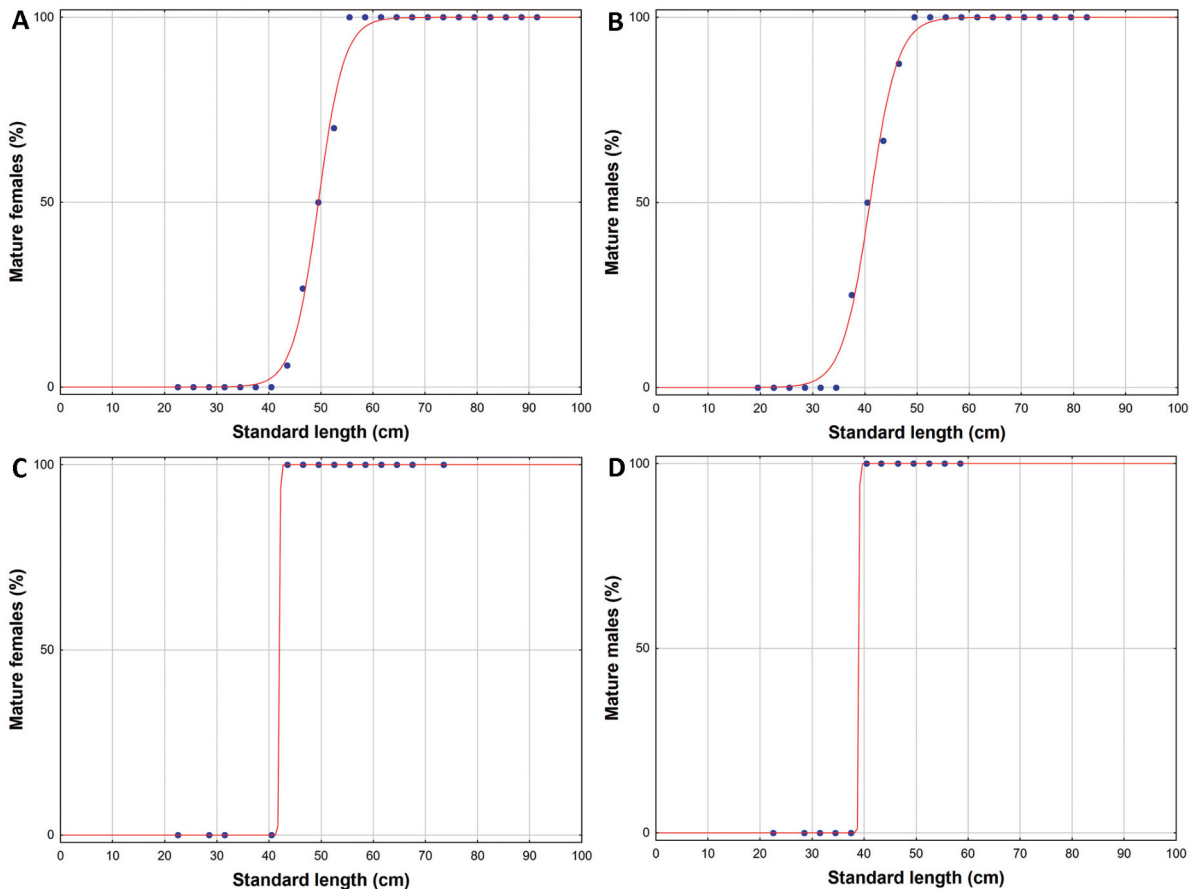


FIGURE 7 | Standard length at first sexual maturity (L_{50}) of *Pseudoplatystoma punctifer* in the **A–B**. AMU system and **C–D**. Putumayo River.

TABLE 4 | Percentage, standard length mean \pm standard deviation (SD) and ranges of immature females and males of *Pseudoplatystoma punctifer* in the AMU system and Putumayo River.

River system	Females			Males		
	Percentage	Mean length \pm SD (cm)	Length range (cm)	Percentage	Mean length \pm SD (cm)	Length range (cm)
AMU	50.5	36.9 ± 8.0	21.0–52.0	40.2	32.6 ± 6.6	19.5–46.0
Putumayo	18.4	30.0 ± 4.0	23.5–39.0	22.7	31.95 ± 5.1	23.5–38.0

The proportion of immature individuals sampled during the study was higher in the AMU system (50.5%) than in the Putumayo River (18.4%) for females, and for males: 40.2% and 22.7% for in the AMU system and Putumayo River, respectively (Tab. 4).

DISCUSSION

The annual formation of growth marks in calcareous structures is composed of fast and slow growth zones, related to high and low metabolic rates (Panfili *et al.*, 2002). The timing of mark formation usually depends on food availability, which is closely linked to the hydrological cycle of rivers in the Amazon basin (Junk *et al.*, 1989). The seasonality of the water pulse or “flood pulse concept” is the main driver of the performance of organisms and patterns of ecological processes (Junk *et al.*, 1989; Junk, Wantzen, 2004). The number of marks and period of formation of the fast and slow growth zones will depend on each species and their ecological patterns. Fish species usually form one yearly growth ring during the low water season in the western and southern parts of the Amazon basin, such as in the order Osteoglossiformes: *Osteoglossum bicirrhosum* in Peru (Duponchelle *et al.*, 2012); Characiformes: *Pygocentrus nattereri* Kner, 1858 in Bolivia (Duponchelle *et al.*, 2007), *Prochilodus nigricans* in Bolivia (Loubens, Panfili, 1992) and Ecuador (Silva, Stewart, 2006), *Colossoma macropomum* (Cuvier, 1816) (Loubens, Panfili, 1997) and *Piaractus brachypomus* (Cuvier, 1818) (Loubens, Panfili, 2001) in Bolivia; and Perciformes: *Plagioscion squamosissimus* (Heckel, 1840) in Bolivia (Loubens, 2003). On the other hand, many related species tend to form two growth marks per year in the Central Brazilian Amazonia such as the Siluriformes: *Brachyplatystoma rousseauxii* (Castelnau, 1855) (Hauser *et al.*, 2018), *Hypophthalmus marginatus* Valenciennes, 1840 (Cutrim, Batista, 2005) and *Calophysus macropterus* (Lichtenstein, 1819) (Pérez, Fabr e, 2009); and Osteoglossiformes: *Arapaima* sp. (Arantes *et al.*, 2010).

Despite insufficient data at some months in our results, it was possible to determinate that the hyaline rings were formed during the dry season (lower water levels) and early wet season (onset of increased water levels due to increased rainfall intensity) in both, the AMU system and the Putumayo River, indicating the formation of one growth ring per year. These results are consistent with those of Loubens, Panfili (2000) in *P. punctifer* and *P. tigrinum* (Valenciennes, 1840) in the Bolivian Amazon: the zones of slow growth were formed during the dry season and the beginning of the rainy season, coinciding with difficulties in capturing prey and the beginning of the reproductive stage of the species. During the dry season the species would have greater difficulties in capturing prey due to high densities and competition with other predators such as larger catfish and/or dolphins (Barthem, Goulding, 1997; Loubens, Panfili, 2000). Low growth rates in fish due to competition and high densities among predators have been reported in Amazonian catfish (Nu ez *et al.*, 2008; Hauser *et al.*, 2018) and salmonids (Mazur *et al.*, 1993; Taniguchi, Nakano, 2000; Vollestad, 2002; Puffer *et al.*, 2017). The reproductive period of a species usually entails great metabolic expenditure for gonadal maturation at the expense of growth rate (Giesel, 1976; Panfili *et al.*, 2002). The breeding period of *P. punctifer* starts in November in the AMU system (Garc a *et al.*, 2001; Deza-Taboada *et al.*, 2005) and in March-April in

the Putumayo River (Camacho *et al.*, 2006), coinciding with the rising-water period in both systems. In both river systems, growth mark formation may therefore be related to competition - density factors and reproduction. The rapid growth period corresponds to the receding water period, when fish that were sheltered in flooded forests would return to the main river channels and become prey for predators that would strategically wait for capture during this process (Wantzen *et al.*, 2002; McKey *et al.*, 2016) as described for the doncella by Loubens, Panfili (2000). Using otoliths, a recent study on another species, *P. metaense* Buitrago-Suárez & Burr, 2007 in the Orinoco basin also revealed the formation of a single annual growth mark during the low water period (Pérez, Fabr e, 2018). The presence of intermediate and pre-marks, could be attributed to stress conditions that were not necessarily regular during the life history of the individual (Panfili *et al.*, 2002), possibly related to feeding competition with other predators.

The observed sexual dimorphism, in which females are larger than males, is common in Amazonian catfish (*e.g.*, Alonso, 2002; Garc a V squez *et al.*, 2009; C rdoba *et al.*, 2013; Hauser *et al.*, 2018) and has even been reported for the genus *Pseudoplatystoma* in other regions such as in the Bolivian Amazon (Loubens, Panfili, 2000) and in the Orinoco basin (Barbarino, 2005; P rez, Fabr e, 2018). In our results, females were the largest and oldest individuals in both river systems and predominated over males from 60 cm L_S onwards (Fig. 6). Similarly, Loubens, Panfili (2000) in the Mamor e River basin in Bolivia found that the largest individuals of doncella were females, with males rarely exceeding 80 cm L_S while females reached up to 104.5 cm and the oldest individual was a female of 8.7 years. Inturias (2008), also in the Bolivian Amazon, recorded females up to 90.0 cm L_S and 9.9 years of age, while males did not exceed 66.0 cm L_S and 7.8 years. Garc a *et al.* (2001) and Deza-Toboada (2005) also found that females reached larger sizes than males. The maximum sizes of doncella captured in the present study corresponded to two females from the AMU system, both with 92.5 cm L_S . These sizes were below those previously reported in the same region by Garc a *et al.* (2001) and Deza-Taboada *et al.* (2005) with individuals of ~120.0 cm L_S . In the Putumayo River, the largest size was a female of 74 cm L_S , being smaller than that previously reported by Camacho *et al.* (2006) in the same region where individuals exceeding 100.0 cm L_S were sometimes captured.

The reduction in size and longevity in our results, compared to earlier studies, emphasizes the fact that it is becoming less and less feasible to obtain large individuals. As they are highly valued and marketed, they become scarce in the wild due to a strong fishing pressure, as observed in *Cichla temensis* Humbolt, 1821 in the Negro River (Lubich *et al.*, 2021). This is reflected in the growth curves where the asymptotic phase of growth is not reached in the AMU system (Fig. 6A). High L_∞ values often occur when there are not enough old, slow-growing individuals in the samples (Pauly, 1979), which was the case in our sampling in spite of a two years sampling effort. In large and commercially valuable species such as the doncella, the decrease of large and long-lived individuals in the wild and, therefore, in landings, is a documented effect of the intensification of fishing exploitation (Castello *et al.*, 2013) and of the high selectivity of artisanal and commercial fisheries towards large preferred species, driven by large urban markets (Tregidgo *et al.*, 2021). Similar conditions were found in the genus *Pseudoplatystoma* in the lower Paran a River basin (Resende, 2003), in *P. metaense*

in the Orinoco River basin (Pérez, Fabré, 2018); in *P. tigrinum* and *P. punctifer* in the central Amazon (Isaac *et al.*, 1998; Ruffino, Isaac, 1999); and in *B. rousseauxii* (Córdoba *et al.*, 2013) in the Colombian Amazon, where the resource is overexploited. The high fishing pressure supported by doncella in the sampling area is attested by the relatively high proportion of immature individuals in the catches. Although our sampling was not meant to be representative of the landed size distribution, but rather of the entire length distribution available, it nevertheless reflected what the fishers caught, and immature individuals accounted for a large portion of our sampling, particularly in the AMU system. Capturing fish that have not yet had the opportunity to reproduce, hence to contribute to future generations is an acknowledged source of stock depletion (Myers, Mertz, 1998; Froese, 2004).

Our results indicate important growth differences in doncella between the AMU system and Putumayo River. In addition, differences in size at sexual maturity, although not significant in the present study, were observed, suggesting the existence of different populations in the areas evaluated. These differences in doncella life history traits between watersheds could be due to both genetic and environmental factors (Giesel, 1976; Caswell, 1983; Partridge, Harvey, 1988; Stearns, 1992). Previous studies have shown that distances of ~200 km between geographical populations of *P. punctifer* in Central Amazonia could result in significantly different genetic populations using microsatellite markers (Telles *et al.*, 2014). Pereira *et al.* (2009) have also demonstrated the existence of six genetically distinct groups of *P. corruscans* (Spix & Agassiz, 1829) in the Paraná-Paraguay system. The geographic distance between the sampling sites in the AMU system and Putumayo River were much larger than 200 km following the course of the river (Fig. 1) and a genetic differentiation resulting in a better growth in the AMU system can therefore not be excluded. Other studies, however, have reported a lower growth in fish species of the Putumayo River, when compared with the AMU system like in *O. bicirhosum* (Duponchelle *et al.*, 2012) and in *P. nigricans* (Bonilla-Castillo *et al.*, 2018). The fact that fish of different species tend to have a slower growth in the Putumayo River suggests that stochastic genetic variation (drift, mutations, etc.), which is supposed to be random (Hartl, Clarck, 2007), cannot account alone for the observed patterns and that less favourable environmental conditions in the Putumayo River, compared to other river basins, are a likely complementary explanation. Of course, life-history traits adjustment to local environmental condition could be achieved through phenotypic variation and/or genetic adaptation, *i.e.*, progressive selection for genomes better adapted to the local environmental conditions (Partridge, Harvey, 1988; Stearns, 1992; Hartl, Clarck, 2007), but sorting out their relative importance is beyond the scope of this study.

The Putumayo River with its poorly fertile soils with low nutrients contents resulting in low pH, conductivity and chlorophyll-a values characteristics of oligotrophic waters, has previously been considered as less productive than other Amazonian rivers (González *et al.*, 2006; Salazar *et al.*, 2006). Additionally, chemical contamination resulting from the culture of coca, deforestation, illegal mining (Sierra *et al.*, 2017) or high mercury levels in fish (Nuñez-Avellaneda *et al.*, 2006) have been reported in the Putumayo, but there is no data yet to support the hypothesis that such contamination would be higher than in the AMU system. As previously pointed out by Bonilla-Castillo *et al.* (2018) a higher fishery exploitation in the Putumayo River

than in the AMU system could also account for slower growth in fish populations of the Putumayo River, where the more heavily exploited populations tend to have smaller maximum sizes and slower growth. The available evidence, such as a higher proportion of immature individuals in the catches of the AMU system does not lend support to this hypothesis, nor does the fact that human population density is much higher around Iquitos, which should entail a higher fishing pressure. Nevertheless, further studies would need to be carried out to test these two alternatives and not mutually exclusive hypotheses. Yet, whatever the reasons underlying the observed differences in growth patterns, these have important implication for fisheries management.

In order to maintain the sustainability of a fishery resource, catches should consist of 100% mature individuals and 100% individuals at an optimum size that exceeds the size at first sexual maturity (Froese, 2004). In our results, the existence of immature individuals as part of the catch indicates that juveniles that have not had the opportunity to reproduce at least once in their lives are being harvested, putting the stability of the resource at risk (Myers, Mertz, 1998; Froese, 2004). Several studies have also shown that in large, long-lived fish species, large old female (“megaspawners”) provide a better quality of progeny and disproportionately contribute to future generations (Berkeley *et al.*, 2004; Froese, 2004; Birkeland, Dayton, 2005; Venturelli *et al.*, 2009; Arnold *et al.*, 2018), so their permanence in the wild should be taken into account in management measures to ensure the stability and prevalence of the resource.

In the AMU system, very few individuals exceeded 80 cm L_S , not reaching the lengths at first maturity determined by García *et al.* (2001) more than a decade earlier: 90 cm L_F (~86 cm L_S following equation: $L_S = 0.9776 * L_F - 1,8379$, $R^2 = 0.9984$, $P < 0.001$, Garcia Vasquez *et al.*, unpublished data) for females and 82.5 cm L_F (~79 cm L_S) for males, and set at 86 cm L_F (~82 cm L_S) as minimum catch size in the fishing regulation of the Peruvian Amazon (Ministerial Resolution N° 147–2001–PE and Supreme Decree N° 015–2009–PRODUCE). Although the present study did not aim at precisely determining size at maturity, the results nevertheless suggest a strong decrease in the mean size at maturity of the doncella in the AMU system, from 86 cm L_S in 1996–1997 (García *et al.*, 2001) to ~50 cm L_S in 2008–2010 (present study). The reduction in age and size at sexual maturity in a population is an indicator of a higher adult to juvenile mortality ratio (Reznick *et al.*, 1990; Stearns, 1992), and is a sign of heavy exploitation of the resource. This and the observed decrease in maximum observed lengths suggest of a strong fishing pressure on the doncella, at least in the AMU system. These results warrant further studies to precisely estimate the state of exploitation of this important resource in the Peruvian Amazon.

The existence of differences in the growth of doncella between river systems should be taken into account for the implementation of management measures, as well as the updating of minimum catch sizes based on the size at sexual maturity. Although part of the sampling occurred in Pucallpa, most samples of the AMU system where from the Loreto region around Iquitos. Further sampling and increased sample numbers in the upper portions of the Ucayali and Marañón systems could reveal growth and other life history traits variations within what we considered here as AMU system. The doncella, despite its ecological and economical importance remains understudied in the Peruvian Amazon. Our results provide evidence of strong fishing pressure on both adults and juveniles and of populations structuring. Further studies

investigating the population structure (genetic and life history trait variations) of this important resource in the Peruvian Amazon are needed to provide a sound basis for the development of appropriate fisheries management and conservation measures to ensure the sustainability of the resource.

ACKNOWLEDGMENTS

This study was financed by the partnership between the Institut de Recherche pour le Développement (IRD) from France and the Programa de Investigación para el Uso y Conservación del Agua y sus Recursos (AQUAREC) of the Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (IIAP). In addition, this study was part of the M. Armas master thesis supported by the Amazonian Fishes and Climate Change Project (203–2015 FONDECYT–UNMSM). †This study is dedicated to the memory of Aurea García-Vasquez, dearest colleague and friend who succumbed to covid-19. We miss you.

REFERENCES

- **Alonso JC.** Padrão espaço-temporal da estrutura populacional e estado atual da exploração pesqueira da dourada *Brachyplatystoma flavicans*, Castelnau, 1855 (Siluriformes: Pimelodidae), no sistema estuário-Amazonas-Solimões. [PhD Thesis]. Manaus, AM: Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia; 2002. <https://bdtd.inpa.gov.br/handle/tede/2952>
- **Arantes CC, Castello L, Stewart DJ, Cetra M, Queiroz HL.** Population density, growth and reproduction of arapaima in an Amazonian river-floodplain. *Ecol Freshw Fish.* 2010; 19(3):455–65. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2010.00431.x>
- **Arnold LM, Smith WD, Spencer PD, Evans AN, Heppell SA, Heppell SS.** The role of maternal age and context-dependent maternal effects in the offspring provisioning of a long-lived marine teleost. *R. R. Soc. open sci.* 2018; 5:(170966). 170966. <https://doi.org/10.1098/rsos.170966>
- **Autoridad Nacional del Agua (ANA).** Codificación y clasificación de cursos de agua superficiales del Perú [Internet]. Lima; 2011. <https://repositorio.ana.gob.pe/handle/20.500.12543/596>
- **Barbarino A.** Aspectos biológicos y pesqueros de los bagres rayados *Pseudoplatystoma fasciatum* (Linnaeus 1766) y *P. tigrinum* (Valenciennes 1840) (Siluriformes: Pimelodidae) en la parte baja de los ríos Apure y Arauca, Venezuela. *Mem Fund La Salle Cienc Nat.* 2005; 163:71–91. http://flasa.msinfo.info/portal/bases/biblio/texto/memoria/men_2005_65_163_71-91.pdf
- **Barletta M, Cussac VE, Agostinho AA, Baigún C, Okada EK, Catella AC et al.** Fisheries ecology in South American river basins. In: Craig JF, editor. *Freshwater fisheries ecology.* John Wiley & Sons; 2016. p.311–48. <https://doi.org/10.1002/9781118394380.ch27>
- **Barthem R, Goulding M.** Un ecosistema inesperado: la Amazonía revelada por la pesca. Lima: Asociación para la Conservación de la Cuenca Amazónica; 2007.
- **Barthem R, Goulding M.** The catfish connection: ecology, migration, and conservation of Amazon predators. New York: Columbia University Press; 1997.
- **Berkeley SA, Chapman C, Sogard SM.** Maternal age as a determinant of larval growth and survival in a marine fish, *Sebastes melanops*. *Ecology.* 2004; 85(5):1258–64. <https://doi.org/10.1890/03-0706>

- **Birkeland C, Dayton PK.** The importance in fishery management of leaving the big ones. *Trends Ecol Evol.* 2005; 20(7):356–58. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2005.03.015>
- **Bonilla-Castillo CA, Córdoba EA, Gómez G, Duponchelle F.** Population dynamics of *Prochilodus nigricans* (Characiformes: Prochilodontidae) in the Putumayo River. *Neotrop Ichthyol.* 2018; 16(2):1–12. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20170139>
- **Buitrago-Suárez UA, Burr BM.** Taxonomy of the catfish genus *Pseudoplatystoma* Bleeker (Siluriformes: Pimelodidae) with recognition of eight species. *Zootaxa.* 2007; 1512(1):1–38. <https://doi.org/10.11646/zootaxa.1512.1.1>
- **Burgess WE.** An atlas of freshwater and marine catfishes. A preliminary survey of the Siluriformes. New Jersey: TFH Publication, Neptune City; 1989.
- **Camacho K, Alonso JC, Cipamocha C, Agudelo E, Sánchez CL, Freitas A et al.** Estructura de tamaños y aspectos reproductivos del recurso pesquero aprovechado en la frontera Colombo-Peruana del río Putumayo. In: Agudelo E, Alonso JC, Moya LA, editors. *Perspectivas para el ordenamiento de la pesca y la Acuicultura en el área de integración fronteriza Colombo-Peruana del río Putumayo.* Bogotá (DC): Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI & Instituto Nacional de Desarrollo INADE; 2006. p.47–58.
- **Campana SE.** Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *J Fish Biol.* 2001; 59(2):197–242. <https://doi.org/10.1006/jfbi.2001.1668>
- **Campana SE, Thorrold SR.** Otoliths, increments, and elements: keys to a comprehensive understanding of fish populations? *Can J Fish Aquat Sci.* 2001; 58(1):30–38. <https://doi.org/10.1139/f00-177>
- **Carvalho-Costa LF, Piorski NM, Willis SC, Galetti PM, Ortí G.** Molecular systematics of the neotropical shovelnose catfish genus *Pseudoplatystoma* Bleeker 1862 based on nuclear and mtDNA markers. *Mol Phylogenet Evol.* 2011; 59(1):177–94. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2011.02.005>
- **Castello L, Macedo MN.** Large-scale degradation of Amazonian freshwater ecosystems. *Glob Change Biol.* 2016; 22(3):990–1007. <https://doi.org/10.1111/gcb.13173>
- **Castello L, Mcgrath DG, Hess LL, Coe MT, Lefebvre PA, Petry P et al.** The vulnerability of Amazon freshwater ecosystems. *Conserv Lett.* 2013; 6(4):217–29. <https://doi.org/10.1111/conl.12008>
- **Caswell H.** Phenotypic plasticity in life-history traits: demographic effects and evolutionary consequences. *Am Zool.* 1983; 23(1):35–46. <https://www.jstor.org/stable/3882552>
- **Córdoba EA, León ÁVJ, Bonilla-Castillo CA, Junior MP, Peláez M, Duponchelle F.** Breeding, growth and exploitation of *Brachyplatystoma rousseauxii* Castelnau, 1855 in the Caqueta River, Colombia. *Neotrop Ichthyol.* 2013; 11(3):637–47. <https://doi.org/10.1590/S1679-62252013000300017>
- **Cutrim L, Batista VS.** Determinação de idade e crescimento do mapará (*Hypophthalmus marginatus*) na Amazônia Central. *Acta Amaz.* 2005; 35(1):85–92. <https://doi.org/10.1590/S0044-59672005000100013>
- **Deza-Taboada SA, Bazán-Albites RS, Culquichicón-M ZG.** Bioecología y pesquería de *Pseudoplatystoma fasciatum* (Linnaeus, 1766; Pisces), Doncella, en la región Ucayali. *Folia Amazónica.* 2005; 14(2):5–18. <https://doi.org/10.24841/fa.v14i2.143>
- **Doria CRC, Duponchelle F, Lima MAL, Garcia A, Carvajal-Vallejos FM, Méndez CC et al.** Review of fisheries resource use and status in the Madeira River Basin (Brazil, Bolivia, and Peru) before hydroelectric dam completion. *Rev Fish Sci Aquac.* 2018; 26(4):494–514. <https://doi.org/10.1080/23308249.2018.1463511>
- **Duponchelle F, Isaac VJ, Doria C, Van Damme PA, Herrera-R GA, Anderson EP et al.** Conservation of migratory fishes in the Amazon basin. *Aquat Conserv.* 2021; 31(5):1087–105. <https://doi.org/10.1002/aqc.3550>
- **Duponchelle F, Lino F, Hubert N, Panfili J, Renno JF, Baras E et al.** Environment-related life-history trait variations of the red-bellied piranha *Pygocentrus nattereri* in two river basins of the Bolivian Amazon. *J Fish Biol.* 2007; 71(4):1113–34. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2007.01583.x>

- **Duponchelle F, Panfili J.** Variations in age and size of maturity *Oreochromis niloticus*, populations from man-made lakes of Code d' Ivoire. *Environ Biol Fish.* 1998; 52:453–65. <https://doi.org/10.1023/A:1007453731509>
- **Duponchelle F, Ruiz Arce A, Waty A, Panfili J, Renno JF, Farfan F et al.** Contrasted hydrological systems of the Peruvian Amazon induce differences in growth patterns of the silver arowana, *Osteoglossum bicirrhosum*. *Aquat Living Resour.* 2012; 25(1):55–66. <https://doi.org/10.1051/alr/2012005>
- **Fabré NN, Saint-Paul U.** Annulus formation on scales and seasonal growth of the Central Amazonian anostomid *Schizodon fasciatus*. *J Fish Biology.* 1988; 53(1):1–11. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1998.tb00103.x>
- **Froese R.** Keep it simple: Three indicators to deal with overfishing. *Fish Fish.* 2004; 5(1):86–91. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2004.00144.x>
- **García A, Tello S, Vargas G, Duponchelle F.** Patterns of commercial fish landings in the Loreto region (Peruvian Amazon) between 1984 and 2006. *Fish Physiol Biochem.* 2009; 35(1):53–67. <https://doi.org/10.1007/s10695-008-9212-7>
- **García A, Montreuil V, Rodríguez R.** Talla de primera maduración y época de desova de la “doncella”, *Pseudoplatystoma fasciatum* (Linnaeus) y el “tigre zúngaro”, *Pseudoplatystoma tigrinum* (Valenciennes), en la Amazonía peruana. *Bol Mus Para Emilio Goeldi Ser Zool.* 2001; 17(1):3–13.
- **García Vásquez A, Alonso JC, Carvajal F, Moreau J, Nuñez J, Renno JF et al.** Life-history characteristics of the large Amazonian migratory catfish *Brachyplatystoma rousseauxii* in the Iquitos region, Peru. *J Fish Biol.* 2009; 75(10):2527–51. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2009.02444.x>
- **García-Dávila C, Duponchelle F, Castro-Ruiz D, Villacorta J, Quérouil S, Chota-Macuyama W et al.** Molecular identification of a cryptic species in the Amazonian predatory catfish genus *Pseudoplatystoma* (Bleeker, 1962) from Peru. *Genetica.* 2013; 141(7–9):347–58. <https://doi.org/10.1007/s10709-013-9734-5>
- **García-Dávila C, Estivals G, Mejía J, Flores M, Angulo G, Sánchez H et al.** Peces ornamentales de la Amazonía Peruana. Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (IIAP). Iquitos; 2021. <https://hdl.handle.net/20.500.12921/596>
- **García-Dávila C, Sánchez Riveiro H, Flores Silva MA, Mejía de Loayza JE, Angulo Chávez CAC, Castro Ruiz D et al.** Peces de consumo de la Amazonía Peruana. Instituto de Investigaciones de la Amazonía Peruana (IIAP) [Internet]. Iquitos; 2018. https://investigacion.minam.gob.pe/observatorio/sites/default/files/garcia_libro_2018.pdf
- **Giesel JT.** Reproductive strategies as adaptations to life in temporally heterogeneous environments. *Annu Rev Ecol Syst.* 1976; 7:57–79. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.07.110176.000421>
- **González JCA, Nuñez-Avellaneda M, Córdoba EA, López LFR, Páez CLS.** Ecosistemas acuáticos de la amazonía colombiana: avances y perspectivas. *Colomb. Amazónica.* 2006; Número Especial:163–80. <https://www.sinchi.org.co/files/publicaciones/revista/pdf/0/10%20ecosistemas%20acuticos%20de%20la%20amazonia%20colombiana%20avances%20y%20perspectivas.pdf>
- **Guyot JL, Jouanneau JM, Soares L, Boaventura GR, Maillet N, Lagane C.** Clay mineral composition of river sediments in the Amazon Basin. *Catena.* 2007; 71(2):340–56. <https://doi.org/10.1016/j.catena.2007.02.002>
- **Haimovici M, Reis EG.** Determinação de idade e crescimento da castanha *Umbrina canosai*, (Pisces, Sciaenidae) do Sul do Brasil. *Atlântica.* 1984; 7:25–46.
- **Hales J, Petry P.** Amazon Lowlands [Internet]. *Freshwater Ecoregions of the World*; 2008. <https://www.feow.org/ecoregions/details/316>
- **Hartl DL, Clarck AG.** Principles of population genetics. Sunderland, Massachusetts: Sinauer Associates, Inc. Publishers; 2007.
- **Hauser M, Doria CRC, Melo LRC, Santos AR, Ayala DM, Nogueira LD et al.** Age and growth of the amazonian migratory catfish *Brachyplatystoma rousseauxii* in the Madeira River basin before the construction of dams. *Neotrop Ichthyol.* 2018; 16(1):1–14. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20170130>

- **Hutchinson CE, TenBrink TT.** Age determination of the Yellow Irish Lord: management implications as a result of new estimates of maximum age. *N Am J Fish Manage.* 2011; 31(6):1116–22. <https://doi.org/10.1080/02755947.2011.646453>
- **Institut de Recherche pour le Développement (IRD), Hidrologia da Bacia Amazonica (HIBAM), Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología (Senamhi).** Evaluación hidrológica de las cuencas amazónicas peruanas [Internet]. Lima: Ministerio del Ambiente; 2011. <https://centroderecursos.cultura.pe/es/registrobibliografico/evaluaci%C3%B3n-hidrol%C3%B3gica-de-las-cuencas-amaz%C3%B3nicas-peruanas>
- **Instituto de Hidrología y Meteorología y Estudios Ambientales (IDEAM).** Informe anual sobre el estado actual del medio ambiente y los recursos naturales renovables en Colombia [Internet]. Bogotá; 2004. <http://documentacion.ideam.gov.co/openbiblio/bvirtual/018781/018781.htm>
- **Inturías AD.** Edad, crecimiento y reproducción de *Pseudoplatystoma fasciatum* y *Pseudoplatystoma tigrinum* en la Amazonía Boliviana. [Master Thesis]. La Paz: Universidad Mayor de San Andrés; 2008.
- **Isaac V, Ruffino M, McGrath D.** In search of a new approach to fisheries management in the middle amazon region. *Low Wake Fi.* 1998; 889–902. <https://doi.org/10.4027/fsam.1998.49>
- **De Jesus MJ, Kohler CC.** The commercial fishery of the Peruvian Amazon. *Fisheries.* 2004; 29(4):10–16. [https://doi.org/10.1577/1548-8446\(2004\)29\[10:TCFOTP\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8446(2004)29[10:TCFOTP]2.0.CO;2)
- **Jézéquel C, Tedesco PA, Darwall W, Dias MS, Frederico RG, Hidalgo M et al.** Freshwater fish diversity hotspots for conservation. *Conserv Biol.* 2020; 34(4):956–65. <https://doi.org/10.1111/cobi.13466>
- **Junk WJ, Bayley PB, Sparks RE.** The flood pulse concept in river-floodplain-systems. In: Dodge DP, editor. *Proceedings of International Large River Symposium.* *Can Spec Publ Fish Aquat Sci.* 106; 1989. p.110–27.
- **Junk WJ, Wantzen KM.** The Flood Pulse Concept: New aspects, approaches and applications-An Update. In: Welcomme RL, Petr T, editors. *Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries.* Bangkok: Food and Agriculture Organization and the Mekong River Commission, FAO Regional Office for Asia and the Pacific; 2004. p.117–49. <http://hdl.handle.net/11858/00-001M-0000-000F-DB40-5>
- **Kimura DK.** Likelihood methods for the von Bertalanffy growth curve. *Fish B-NOAA.* 1980; 77(4):765–76.
- **Loubens G.** Biologie de *Plagioscion squamosissimus* (Teleostei: Sciaenidae) dans le bassin du Mamoré (Amazonie bolivienne). *Ichthyol Explor Freshw.* 2003; 14(4):335–52. https://www.pfeil-verlag.de/wp-content/uploads/2015/05/ief14_4_07.pdf
- **Loubens G, Panfili J.** Biologie de *Colossoma macropomun* (Teleostei: Serrasalimidae) dans le bassin du Mamoré (Amazonie bolivienne). *Ichthyol Explor Freshw.* 1997; 8(1):1–22. https://horizon.documentation.ird.fr/exl-doc/pleins_textes/pleins_textes_6/b_fdi_47-48/010010615.pdf
- **Loubens G, Panfili J.** Biologie de *Piaractus brachypomus* (Teleostei: Serrasalimidae) dans le bassin du Mamoré (Amazonie bolivienne). *Ichthyol Explor Freshw.* 2001; 12(1):51–64. https://horizon.documentation.ird.fr/exl-doc/pleins_textes/divers20-05/010027698.pdf
- **Loubens G, Panfili J.** Biologie de *Pseudoplatystoma fasciatum* et *P. tigrinum* (Teleostei: Pimelodidae) dans le bassin du Mamoré (Amazonie bolivienne). *Ichthyol Explor Freshw.* 2000; 11(1):13–34. https://horizon.documentation.ird.fr/exl-doc/pleins_textes/divers20-05/010027696.pdf
- **Loubens G, Panfili J.** Estimation de l'âge individuel de *Prochilodus nigricans* (Teleostei: Prochilodidae) dans le Béni (Bolivie): protocole d'étude et application. *Aquat Living Resour.* 1992; 5(1):41–56. <https://www.cambridge.org/core/journals/aquatic-living-resources/article/abs/estimation-de-lage-individuel-de-prochilodus-nigricans-teleostei-prochilodidae-dans-le-beni-bolivie-protocole-detude-et-application/CFC2EA4AB22E752F71BF8DB64EF64055>

- **Lubich C, Campos C, Freitas C, Siqueira-Souza.** Effects of fishing on the population of Speckled Pavo *Cichla temensis* in the Middle Negro River (Amazon State, Brazil): A decrease in the size of the trophy fish? *Trans Am Fish Soc.* 2021; 150(6):667–78. <https://doi.org/10.1002/tafs.10329>
- **Mazur CF, Tillapaugh D, Brett JR, Iwama GK.** The effect of feeding level and rearing density on growth, feed conversion and survival in chinook salmon (*Oncorhynchus tshawytscha*) reared in salt water. *Aquaculture.* 1993; 117(1–2):129–40. [https://doi.org/10.1016/0044-8486\(93\)90129-M](https://doi.org/10.1016/0044-8486(93)90129-M)
- **McKey DB, Durécu M, Pouilly M, Béarez P, Ovando A, Kalebe M et al.** Present-day African analogue of a pre-European Amazonian floodplain fishery shows convergence in cultural niche construction. *Proc Natl Acad Sci USA.* 2016; 113(52):14938–43. <https://doi.org/10.1073/pnas.1613169114>
- **Ministerio de la Producción (PRODUCE).** Anuario estadístico pesquero y acuícola 2019. Oficina General de Evaluación de Impacto y Estudios Económicos, Oficina de Estudios Económicos [Internet]. Lima; 2020. <https://ogeiee.produce.gob.pe/index.php/en/shortcode/oe-documentos-publicaciones/publicaciones-anuales/item/949-anuario-estadistico-pesquero-y-acuicola-2019>
- **Ministerio de Transportes y Comunicaciones (MTC).** Estudio de la navegabilidad del Río Ucayali en el tramo comprendido entre Pucallpa y la confluencia con el Río Marañón. Dirección General de Transporte Acuático [Internet]. Lima; 2005. <https://portal.mtc.gob.pe/transportes/acuatico/documentos/estudios/Estudio%20de%20la%20Hidr%C3%A1ulica%20Fluvial%20del%20r%C3%ADo%20Ucayali%20-%20Informe%20Final.pdf>
- **Myers RA, Mertz G.** The limits of exploitation: A precautionary approach. *Ecol Appl.* 1998; 8(1 Supl.):165–69. <https://doi.org/10.2307/2641375>
- **Nuñez J, Dugué R, Corcué Arana N, Duponchelle F, Renno JF, Raynaud T et al.** Induced breeding and larval rearing of Surubí, *Pseudoplatystoma fasciatum* (Linnaeus, 1766), from the Bolivian Amazon. *Aquac Res.* 2008; 39(7):764–76. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2109.2008.01928.x>
- **Nuñez-Avellaneda M, Marín Z, Alonso JC, Ríos E, Andrade-Sossa C, Freitas A et al.** Los ambientes de pesca en la frontera colombo-peruana del río Putumayo. In: Agudelo E, Alonso JC, Moya LA, editors. *Perspectivas para el ordenamiento de la pesca y la Acuicultura en el área de integración fronteriza Colombo-Peruana del río Putumayo.* Bogotá (DC): Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI & Instituto Nacional de Desarrollo INADE; 2006. p.31–45.
- **Núñez J, Duponchelle F.** Towards a universal scale to assess sexual maturation and related life history traits in oviparous teleost fishes. *Fish Physiol Biochem.* 2009; 35(1):167–80. <https://doi.org/10.1007/s10695-008-9241-2>
- **Padilla-Pérez PP, Alcántara-Bocanegra F, Ismiño-Orbe R.** Reproducción inducida de *Pseudoplatystoma fasciatum* y desarrollo embionario - larval. *Folia Amazónica.* 2001; 12(1–2):141–54. <https://doi.org/10.24841/fa.v12i1-2.130>
- **Panfili J, Pontual H, Troadec H, Wright PJ, editors.** *Manual of fish sclerochronology.* Brest, France: Ifremer-IRD; 2002.
- **Partridge L, Harvey PH.** The ecological context of life history evolution. *Science.* 1988; 241(4872):1449–55. <https://doi.org/10.1126/science.241.4872.1449>
- **Pauly D.** Gill size and temperature as governing factors in fish growth: a generalization of von Bertalanffy's growth formula. *Kiel: Berichte Aus Dem Institut für Meereskunde an der Christian-Albrechts-Universität Kiel, Nr. 063; 1979.* https://doi.org/10.3289/ifm_ber_63
- **Pereira LHG, Foresti F, Oliveira C.** Genetic structure of the migratory catfish *Pseudoplatystoma corruscans* (Siluriformes : Pimelodidae) suggests homing behaviour. *Ecol Freshw Fish.* 2009; 18(2):215–25. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0633.2008.00338.x>
- **Pérez A, Fabrè NN.** Life-history characteristics of *Pseudoplatystoma metaense* (Teleostei: Siluriformes: Pimelodidae) from the northwestern Orinoco River Basin. *Neotrop Ichthyol.* 2018; 16(1):1–10. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20160140>

- **Pérez A, Fabrè NN.** Seasonal growth and life history of the catfish *Calophysus macropterus* (Lichtenstein, 1819) (Siluriformes: Pimelodidae) from the Amazon floodplain. *J Appl Ichthyol.* 2009; 25(3):343–49. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0426.2008.01104.x>
- **Puffer M, Berg OK, Huusko A, Vehanen T, Einum S.** Effects of intra- and interspecific competition and hydropeaking on growth of juvenile Atlantic salmon (*Salmo salar*). *Ecol Freshw Fish.* 2017; 26(1):99–107. <https://doi.org/10.1111/eff.12258>
- **Reid S.** La biología de los bagres rayados *Pseudoplatystoma fasciatum* y *P. tigrinum* en la cuenca del río Apuré, Venezuela. *Revista UNELLEZ de Ciencia y Tecnología.* 1983; 1:13–41.
- **Resende EK.** Migratory fishes of the Paraguay-Paraná Basin. In: Carolsfeld J, Harvey B, Ross C, Baer A, editors. *Migratory Fishes of South America: biology, fisheries and conservation status.* Ottawa: International Development Research Centre & World Bank; 2003. p.103–55.
- **Reznick DA, Bryga H, Endler JA.** Experimentally induced life-history evolution in a natural population. *Nature.* 1990; 346:357–59. <https://doi.org/10.1038/346357a0>
- **Ruffino ML, Isaac VJ.** Dinâmica populacional surubim-tigre, *Pseudoplatystoma tigrinum* (Valenciennes, 1840) no médio Amazonas (Siluriformes, Pimelodidae). *Acta Amazon.* 1999; 29(3):463–76. <https://doi.org/10.1590/1809-43921999293476>
- **Salazar CA, Acosta LE, Agudelo E, Mazorra A, Alonso JC, Núñez-Avellaneda M et al.** El área de integración fronteriza Colombo-Peruana del río Putumayo. In: Agudelo E, Alonso JC, Moya LA, editors. *Perspectivas para el ordenamiento de la pesca y la Acuicultura en el área de integración fronteriza Colombo-Peruana del río Putumayo.* Bogotá (DC): Instituto Amazónico de Investigaciones Científicas SINCHI & Instituto Nacional de Desarrollo INADE; 2006. p.13–30.
- **Sierra CA, Mahecha M, Poveda G, Álvarez-Dávila E, Gutierrez-Velez VH, Reu B et al.** Monitoring ecological change during rapid socio-economic and political transitions: Colombian ecosystems in the post-conflict era. *Environ Sci Policy.* 2017; 76(October):40–49. <https://doi.org/10.1016/j.envsci.2017.06.011>
- **Silva EA, Stewart DJ.** Age structure, growth and survival rates of the commercial fish *Prochilodus nigricans* (bocachico) in North-eastern Ecuador. *Environ Biol Fish.* 2006; 77(1):63–77. <https://doi.org/10.1007/s10641-006-9055-y>
- **Stearns SC.** The evolution of life histories. New York: Oxford University Press; 1992.
- **Taniguchi Y, Nakano S.** Condition-specific competition: implications for the altitudinal distribution of stream fishes. *Ecology.* 2000; 81(7):2027–39. <https://doi.org/10.2307/177290>
- **Telles MPC, Collevatti RG, Braga RS, Guedes LBS, Castro TG, Costa MC et al.** Geographical genetics of *Pseudoplatystoma punctifer* (Castelnau, 1855) (Siluriformes, Pimelodidae) in the Amazon Basin. *Genet Mol Res.* 2014; 13(2):3656–66. <https://doi.org/10.4238/2014.May.9.8>
- **Tomassone R, Dervin C, Masson JP.** *Biométrie Modélisation de Phénomènes biologiques.* Paris: Masson; 1993.
- **Torrice JP, Hubert N, Desmarais E, Duponchelle F, Nuñez Rodriguez J, Montoya-Burgos J et al.** Molecular phylogeny of the genus *Pseudoplatystoma* (Bleeker, 1862): Biogeographic and evolutionary implications. *Mol Phylogenet Evol.* 2009; 51(3):588–94. <https://doi.org/10.1016/j.ympev.2008.11.019>
- **Tregidgo D, Parry L, Barlow J, Pompeu PS.** Urban market amplifies strong species selectivity in Amazonian artisanal fisheries. *Neotrop Ichthyol.* 2021; 19(3):e210097. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-2021-0097>
- **Vazzoler AEAM.** Manual de métodos para estudos biológicos de populações de peixes. Reprodução y crecimiento. São Paulo: CNPq; 1982.
- **Venturelli PA, Shuter BJ, Murphy CA.** Evidence for harvest-induced maternal influences on the reproductive rates of fish populations. *Proc R Soc B.* 2009; 276(1658):919–24. <https://doi.org/10.1098/rspb.2008.1507>

- **Vollestad LA.** Growth-rate variation in brown trout in small neighbouring streams: evidence for density-dependence? *J Fish Biol.* 2002; 61(6):1513–27. <https://doi.org/10.1006/jfbi.2002.2170>
- **Wantzen KM, Arruda Machado F, Voss M, Boriss H, Junk WJ.** Seasonal isotopic shifts in fish of the Pantanal wetland, Brazil. *Aquat Sci.* 2002; 64(3):239–51. <https://doi.org/10.1007/PL00013196>
- **Weiß CH.** StatSoft, INC., Tulsa, OK.: STATISTICA, Version 8. *Adv Stat Anal.* 2007; 91:339–41. <https://doi.org/10.1007/s10182-007-0038-x>

AUTHORS' CONTRIBUTION

Maricell Armas: Conceptualization, Formal analysis, Investigation, Software, Validation, Visualization, Writing-original draft.

Hernán Ortega: Conceptualization, Funding acquisition, Supervision, Writing-review and editing.

Aurea García-Vasquez: Data curation, Project administration, Resources, Writing-review and editing.

Carmen García-Dávila: Data curation, Methodology, Project administration, Resources, Writing-review and editing.

Gladys Vargas: Data curation, Funding acquisition, Resources, Writing-review and editing.

Jesus Nuñez: Conceptualization, Investigation, Methodology, Resources, Writing-review and editing.

Jean-François Renno: Conceptualization, Investigation, Methodology, Resources, Writing-review and editing.

Fabrice Duponchelle: Conceptualization, Formal analysis, Funding acquisition, Investigation, Methodology, Project administration, Resources, Software, Supervision, Validation, Visualization, Writing-review and editing.

ETHICAL STATEMENT

Collection authorization according to the Ministerial Resolution N° 1497-2018 PRODUCE/DGPCHDI (3/Oct/2018).

COMPETING INTERESTS

The authors declare no competing interests.

HOW TO CITE THIS ARTICLE

- **Armas M, Ortega H, Garcia-Vasquez A, Garcia-Davila C, Vargas G, Nuñez J, Renno Jean-François, Duponchelle F.** Age validation and contrasted growth performances of *Pseudoplatystoma punctifer* (Siluriformes: Pimelodidae) in two river systems of the Western Amazon. *Neotrop Ichthyol.* 2022; 20(1):e210099. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-2021-0099>

Neotropical Ichthyology

OPEN ACCESS



This is an open access article under the terms of the Creative Commons Attribution License, which permits use, distribution and reproduction in any medium, provided the original work is properly cited.

Distributed under Creative Commons CC-BY 4.0

© 2022 The Authors. Diversity and Distributions Published by SBI



Official Journal of the Sociedade Brasileira de Ictiologia