

Proyecto Evaluación del Recurso Sábalo (*Prochilodus lineatus*) en el Paraná. Informe de los resultados de la segunda etapa - 2006-2007

Secretaría de Agricultura, Ganadería, Pesca y Alimentos
Subsecretaría de Pesca y Acuicultura
2008

Autores de Secciones de este Documento

Selectividad de las redes agalleras.

A. Espinach Ros, A. Dománico

Distribución de tallas e inferencias sobre el reclutamiento

A. Espinach Ros, L. D. Demonte , A. Dománico

Estimación de edades y crecimiento

A. Espinach Ros, L.D. Demonte, M. Campana, A. Trogolo, A. Dománico y E. Cordiviola

Biología reproductiva del sábalo

K. Rodrigues, E. Christiansen

Estimaciones de la mortalidad natural y por pesca

A. Espinach Ros

Características de la historia de vida del sábalo e implicancias para el manejo

A. Espinach Ros, L. D. Demonte , A. Dománico

Indice

1. Resumen	1
2. Evolución de las capturas.....	3
3. Descripción del Proyecto	4
4. Segundo Informe anual	6
4.1. Área de estudio y operaciones de campaña	6
4.2. Selectividad de las redes agalleras	8
4.3. Distribución de tallas e inferencias sobre el reclutamiento	10
4.4. Estimación de edades y crecimiento	12
4.5. Biología reproductiva del sábalo	16
4.6. Estimaciones de la mortalidad natural y por pesca	19
5. Características de la historia de vida del sábalo e implicancias para el manejo	19
6. Bibliografía	22

1. Resumen

Durante la segunda etapa del proyecto se realizaron 5 campañas regulares de pesca exploratoria con baterías de redes agalleras y 2 campañas de evaluación de prerreclutas, entre noviembre de 2006 y diciembre de 2007. Adicionalmente se realizaron 2 campañas de corta duración en el Río de la Plata.

La nueva información aportada confirmó, con ligeros ajustes, los resultados sobre selectividad de las redes agalleras y tallas de primera maduración obtenidos en la primera etapa. Por otra parte, las dificultades encontradas en la determinación de edades a partir de la identificación de anillos de crecimiento en las escamas, y el alto grado de incertidumbre asociado, llevaron a la búsqueda de métodos de mayor confiabilidad.

La validez de las estimaciones de los parámetros de crecimiento y de valores derivados como la mortalidad natural (mediante regresiones empíricas) y la talla crítica, por un lado, y de la estructura de edades y la mortalidad total a través de la curva de captura, por el otro, dependen de la exactitud y la precisión en la determinación de las edades individuales.

Las investigaciones sobre determinación de edades culminaron con el desarrollo y validación de un método basado en la identificación de anillos de crecimiento en secciones transversales parcialmente calcinadas del *lapillus* (otolito utricular). Las edades determinadas a partir de los otolitos coinciden aceptablemente con las leídas en las escamas hasta los primeros tres años, pero divergen considerablemente en edades mayores. Entre otros factores, esta discrepancia se explica por la alta frecuencia de procesos de reabsorción en las escamas de sábalo, que podrían obliterar anillos completos, y por la limitación del crecimiento de estas estructuras, que prácticamente se detiene cuando los peces se acercan al tamaño asintótico. Los

otolitos, en cambio, muestran un crecimiento continuo, sin reabsorción, que se manifiesta por un incremento lineal de su peso con la edad.

La aplicación de este método, de alta exactitud y precisión, permitió caracterizar al sábalo, contra lo que se suponía hasta el momento, como una especie relativamente longeva que puede superar los 25 años de edad, con una estrategia de historia de vida claramente de tipo periódico en el sentido de Winemiller (Winemiller, 1992, 2005; Winemiller y Rose, 1992).

La estrategia periódica maximiza el éxito reproductivo en situaciones de fluctuaciones ambientales cíclicas en gran escala y magnitud variable (como los ciclos de inundación y estiaje en el Paraná), e incluye rasgos como tamaño corporal mediano o grande, longevidad prolongada, talla de primera maduración relativamente grande, alta fecundidad, reproducción estacional con desove total sincronizado, huevos y larvas pequeños, ausencia de cuidados parentales, y frecuentemente, como en el caso del sábalo, comportamiento migratorio. Esta estrategia está asociada típicamente con fuertes variaciones interanuales en el reclutamiento, en respuesta a variaciones ambientales en gran escala. A menudo es posible observar cohortes exitosas que dominan a la población durante varios años de reclutamientos pobres o nulos, incluso por más de una década. Debido a que la supervivencia de larvas y juveniles depende de variaciones ambientales interanuales, es extremadamente difícil establecer correlaciones entre el tamaño del stock parental y el reclutamiento.

La aplicación de la técnica de datación mediante otolitos a los muestreos de esta segunda etapa, muestra que la estructura de edades de la población de sábalo en el rango de tallas comerciales presenta un claro predominio de individuos de edad 10, correspondientes a la cohorte de 1997, cuyo reclutamiento estuvo seguramente muy favorecido por la última creciente extraordinaria de larga duración, que se produjo en 1997-98. Esta cohorte representa más del 50% de la biomasa legalmente explotable (conformada por ejemplares a partir de 34 cm Ls).

La distribución de tallas de los individuos de edad 10 abarca un extenso rango entre 30 cm y 50 cm de longitud estándar (Ls). Esta fuerte variación en el crecimiento hace que el reclutamiento a la pesquería sea gradual y se produzca a lo largo de varios años. De hecho, alrededor del 10 % de los individuos de la cohorte presentes en la actualidad están todavía por debajo de 34 cm de Ls. Esta cohorte es la que ha sustentado principalmente el crecimiento de la pesquería de sábalo a partir del 2000.

Luego de la creciente de 1997-98 se inició un subperíodo relativamente seco, en el que las condiciones para el reclutamiento del sábalo no fueron favorables. La primera creciente importante se produjo en el verano 2006-2007, pero su duración fue relativamente breve, y estuvo seguida por un estiaje pronunciado y un invierno excepcionalmente frío que produjeron mortandades masivas de juveniles y adultos por desecación, bajas temperaturas y probables efectos denso-dependientes. Si bien los muestreos de prerreclutas mostraron densidades de juveniles aparentemente altas, el éxito del reclutamiento de esta cohorte deberá evaluarse en lo que resta del periodo juvenil y durante su paso por la pesquería. Las condiciones hidrológicas en el presente periodo reproductivo (2007-2008) se presentan nuevamente desfavorables.

Aunque los valores de mortalidad natural y por pesca estuvieron sobreestimados en los análisis de la primera etapa del proyecto debido al sesgo en la determinación de edades, el progresivo agotamiento de la cohorte de 1997, y la probable ausencia hasta el momento de una nueva cohorte exitosa, hacen aconsejable mantener las medidas restrictivas de la pesca adoptadas por la CPCyA del CFA, incluyendo la captura máxima permisible (CMP) basada en antecedentes históricos, para minimizar la

posibilidad de una reducción del stock reproductivo por debajo del nivel que aseguraría un reclutamiento plenamente exitoso en el momento en que se presenten condiciones ambientales excepcionalmente favorables, como en el caso de las crecientes de 1997-98 o 1982-83.

Como en el caso de otras especies de estrategia periódica, pequeños incrementos en la supervivencia de los estadios juveniles del sábalo pueden producir grandes aumentos en la abundancia de adultos. La protección del stock de reproductores y especialmente el mantenimiento de las vías de desplazamiento y la conectividad e integridad del valle aluvial son las acciones más efectivas para favorecer el sostenimiento de la abundancia de la población. En ese sentido es particularmente aconsejable avanzar en la evaluación del estado del valle aluvial y sus vinculaciones con los canales principales con el objeto de diseñar e implementar medidas de compensación o mitigación de las perturbaciones negativas.

2. Evolución de las capturas de sábalo

Las capturas de sábalo reflejadas por los volúmenes de exportación certificados por SENASA muestran un fuerte incremento a partir de 1994 (Fig. 1) con un máximo en el 2004 de 32.000 t de sábalo eviscerado, correspondiente a 36.000 tn de pescado entero. En relación con la presumible evolución de las capturas, de las que se carece de información estadística adecuada, y con las medidas restrictivas de la exportación aplicadas desde fines de 2006, las exportaciones fueron de 27.505 t en ese año y de 15.491t en 2007 de acuerdo con las certificaciones de SENASA. No se dispone de información para estimar el consumo interno.

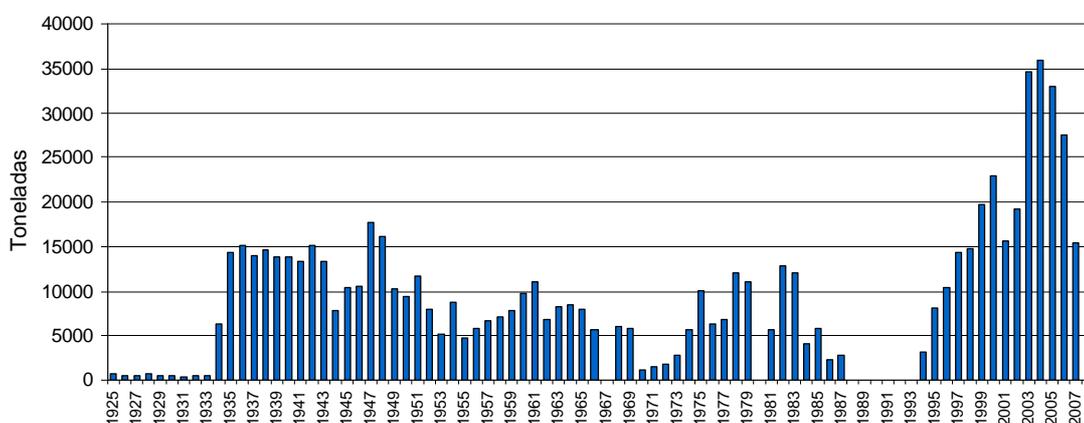


Figura 1. Capturas de sábalo en toneladas entre 1925 y 2007, no hay información disponible entre 1988 y 1993, los datos a partir de 1994 corresponden solamente a las capturas para exportación. (Fuentes: ex Dirección Nacional de Pesca Continental y SENASA).

3. Descripción del Proyecto

- **Instituciones integrantes del proyecto**

Subsecretaría de Pesca y Acuicultura de la Nación (SSPyA)

Secretaría de Estado de Medio Ambiente y Desarrollo Sustentable de la Provincia de Santa Fe.

Subsecretaría de Asuntos Agrarios y Recursos Naturales de la Provincia de Entre Ríos

Instituto Nacional de Limnología (CONICET-UNL)

Universidad Nacional del Litoral (UNL)

Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP).

- **Meta del proyecto:** manejo ecosistémico y sustentable de la pesquería del sábalo

- **Objetivos del proyecto:** generar herramientas que permitan evaluar el estado del recurso y sus posibilidades de explotación sustentable, así como indicadores bio-ecológicos del sistema que integra e indicadores socio-económicos de la pesquería.

- **Participantes**

Subsecretaría de Pesca y Acuicultura (SSPyA)

Dra. Laura Luchini (Coordinadora CPC - CFA) lluchi@mecon.gov.ar

Personal contratado para el proyecto:

Lic. Danilo Demonte (Investigador, responsable de campañas)

Lic. Karina Rodrigues (Investigadora, Histología)

Lic. Alicia Trógolo (Investigadora asistente)

Provincia de Santa Fe (Dirección General de Recursos Naturales y Ecología, Secretaría de Estado de medio Ambiente y Desarrollo Sustentable)

Lic. Daniel Del Barco (Investigador) dmdelbarco@gigared.com

Provincia de Entre Ríos (Dirección General de Recursos Naturales Forestación y Economías Alternativas, Subsecretaría de Asuntos Agrarios y Recursos Naturales)

Ing. Roque Fernández (Profesional Técnico)

Ing. Antonio Velazco (Profesional Técnico)

Provincia de Buenos Aires (Dirección de Desarrollo Pesquero, Ministerio de Asuntos Agrarios y Producción)

Lic. Mauricio Remes Lenicov (Dirección)

Lic. Federico Argemi (Profesional Técnico)

Lic. Horacio Oñativía (Profesional Técnico)

Instituto Nacional de Limnología (Conicet-UNL)

Dra. María Julieta Parma
Prof. Elly Cordiviola (Investigadora)
Lic. Mirta Campana (Investigadora)
Sr. Ramón Regner (Técnico pescador)
Sr. Eduardo Lordi (Técnico pescador)
Sr. Esteban Creus (Técnico pescador)
Sr. Leonel Meaudi (Técnico)

Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero (INIDEP).

Lic. Alberto Espinach Ros (Investigador, Coordinación técnica)
alespin@inidep.edu.ar
Dr. Haraldo Ernesto Christiansen (Investigador, Histología)
Dr. Alejandro Dománico (CIC-INIDEP, Investigador)
aledoma_4_8@hotmail.com
Dr. Carlos Fuentes (Investigador) cfue@inidep.edu.ar
Lic. Graciela Seigneur (Investigadora)
Sra. Bibiana Giussi (Técnica)
Sr. Santiago Sebastiani (Técnico pescador)
Sr. Antonio Delgado (Técnico pescador)
Sra. Ester del Valle Paz (Técnica de apoyo)

4. Segundo Informe Anual

4.1. Área de estudio y operaciones de campaña

Como en la primera etapa, se abarcó el área de mayor presión pesquera, en la que se seleccionaron tres zonas de muestreo coincidentes con las de mayor captura por parte de la pesquería comercial (Helvecia – Cayastá, Diamante y Victoria). Se mantuvo además una zona limítrofe donde los niveles de explotación del sábalo son prácticamente nulos (Reconquista), como punto de comparación. En cada zona se realizaron muestreos en ambientes con características fluviales o lacustres frecuentados por los pescadores comerciales (Fig 2 A). Además de la realización de 5 campañas de pesca exploratoria similares a las efectuadas en la primera etapa, se agregaron 2 campañas para la evaluación de prerreclutas en las transecciones Cayastá - Piedras Blancas y Rosario - Victoria (Fig. 2 B). Complementariamente se realizaron 2 campañas de corta duración a la altura de las localidades de Berisso y Magdalena para incorporar información procedente del Río de la Plata (Fig. 2 A)

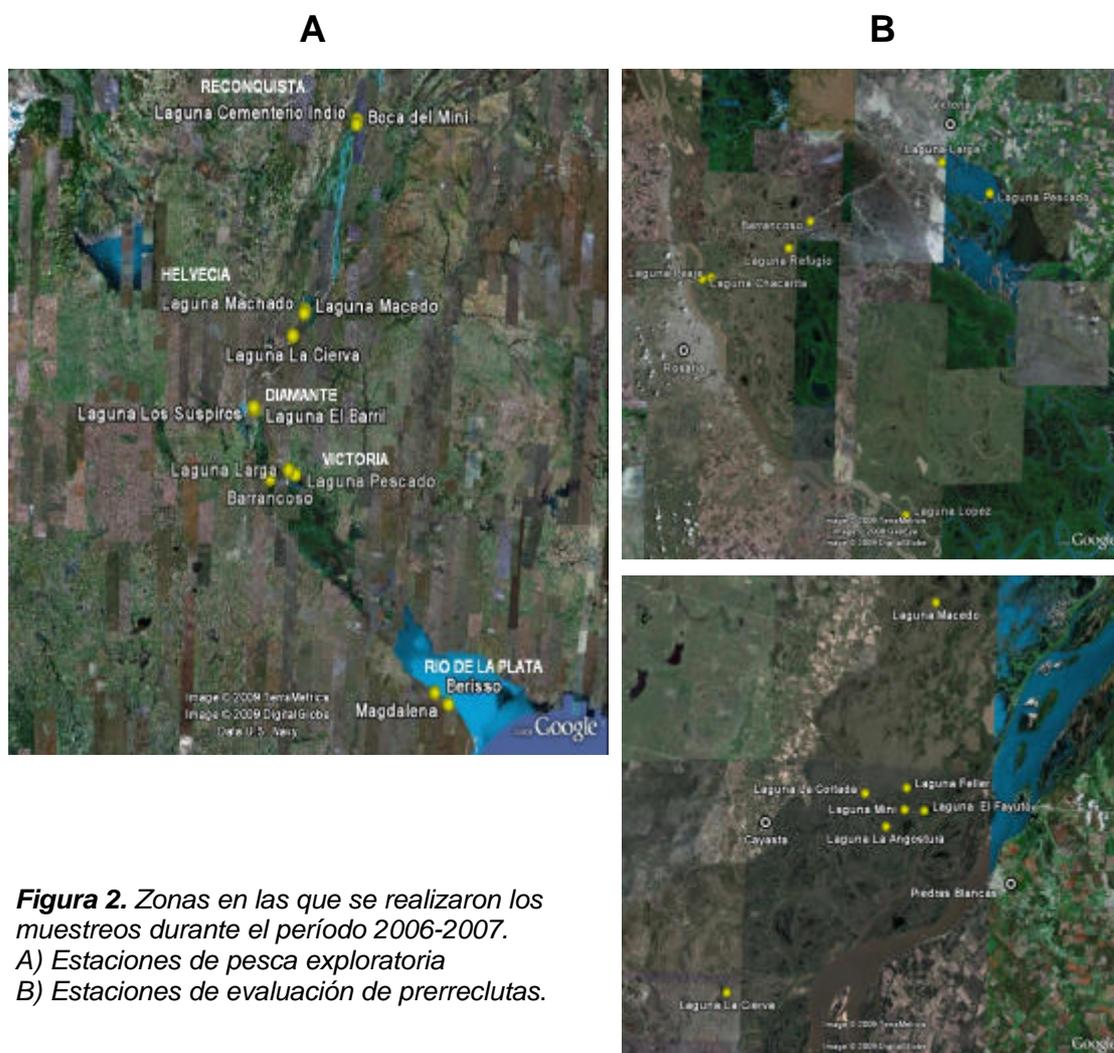


Figura 2. Zonas en las que se realizaron los muestreos durante el período 2006-2007.
A) Estaciones de pesca exploratoria
B) Estaciones de evaluación de prerreclutas.

La distribución en el tiempo de las campañas, su duración y la situación hidrológica durante su transcurso se muestran en la Figura 3.

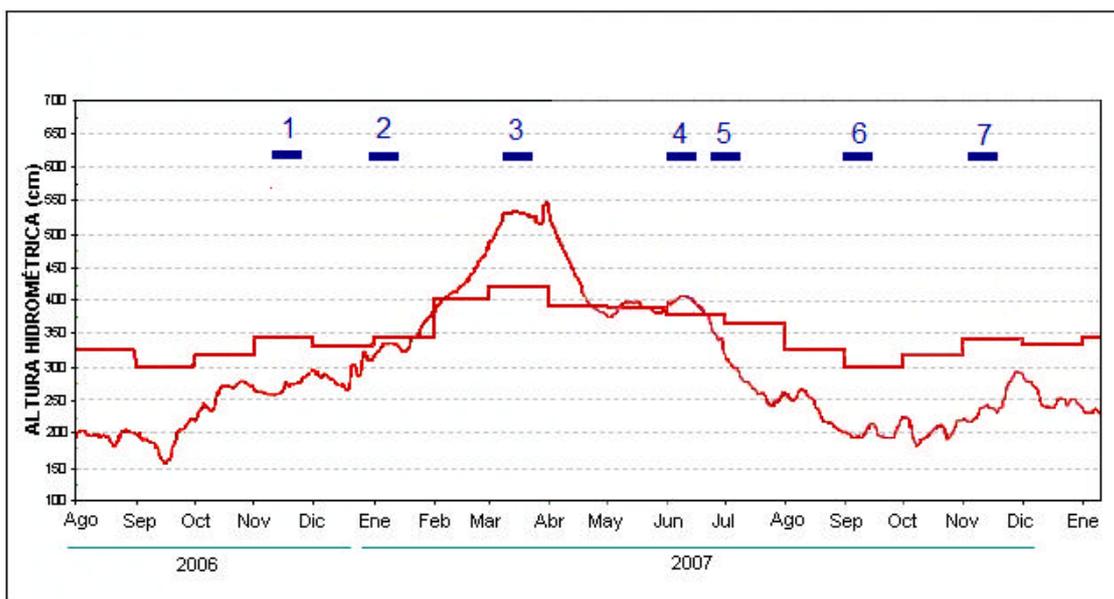


Figura 3. Fechas, duración de las campañas y situación hidrológica durante el periodo de estudio. Se muestran los niveles diarios registrados en el hidrómetro de Paraná y los valores medios mensuales correspondientes al período húmedo 1974/1998 (INA).

1, 2, 3, 4 y 6: Campañas de pesca exploratoria; 5 y 7: Campañas de evaluación de prerreclutas.

A las artes de pesca utilizadas en la primera etapa consistentes en redes agalleras de hilo de nylon multifilamento y coeficiente de armado de 0,5, compuestas por paños de 50 m de longitud y mallas de 50, 70, 80, 105, 120, 140, 160 y 180 mm entre nudos opuestos, se agregaron además paños de 30, 40 y 90 mm, para mejorar las características de selectividad global de la batería.

Las redes se calaron por la tarde, entre las 15 hs y las 17 hs, y se levantaron a la mañana siguiente. En cada campaña y cada estación o sitio de muestreo se realizaron operaciones de pesca al menos durante dos días consecutivos. Las capturas se registraron según el tamaño de malla y se estandarizaron a 100 m lineales de cada malla por noche de pesca. De todos los ejemplares de sábalo capturados se obtuvieron los datos de longitud, peso total y eviscerado, sexo y estadio gonadal macroscópico y se extrajeron escamas y otolitos para la determinación de edades. De submuestras representativas se fijaron gónadas en formol 10 % para los estudios histológicos de maduración y fecundidad.

En general, la medida de longitud utilizada fue la longitud estándar (L_s)¹ debido a que el deterioro de la aleta caudal impidió la medición de la longitud total (L_t)² en la mayoría de los casos. Cuando fue conveniente, con fines de comparación, las longitudes totales se calcularon a partir de las longitudes estándar mediante la regresión $L_t(\text{cm}) = 1,209 \cdot L_s(\text{cm}) + 1,057$, o su equivalente en mm, obtenida a partir de ejemplares con la aleta caudal intacta.

¹ La longitud estándar es la distancia entre paralelas que pasan por el extremo del hocico y la base de la aleta caudal.

² La longitud total es la máxima distancia entre paralelas que pasan por el extremo del hocico y el extremo distal de la aleta caudal con sus lóbulos rotados hacia el eje del cuerpo.

4.2. Selectividad de las redes agalleras

La selectividad es la capacidad de un arte de pesca concreto para capturar individuos de especies y tallas determinadas. Teniendo en cuenta los factores que operan en el proceso, la selectividad puede definirse como el producto de la probabilidad de encuentro con el arte de pesca por la probabilidad de retención una vez producido el contacto. Si bien hay evidencias en algunos casos de que los peces de mayor tamaño tienen más probabilidades de encuentro con las redes agalleras utilizadas en forma estacionaria (atribuidas principalmente a su mayor velocidad de natación), también se conocen ejemplos en contrario. La probabilidad de encuentro depende en todo caso de un conjunto complejo de factores ambientales y de comportamiento muy difíciles de evaluar, por lo que en este caso sólo se considerará la estimación de la curva de retención, definida como la probabilidad relativa de que un pez de longitud L sea capturado al entrar en contacto con el arte de pesca. Por otra parte, éste es el dato requerido para la estimación de tamaños de malla adecuados para la pesca comercial.

Para la estimación de las curvas de retención se aplicaron los métodos de Holt (1963) y Sechin (1969) en sus versiones extendidas según Pet *et al.* (1995). El primero es un procedimiento indirecto de estimación (no requiere el conocimiento previo de la distribución de tallas de la población), que parte de la suposición de que la curva de retención puede describirse mediante la distribución normal.

Para estimar los parámetros de la curva se comparan las capturas de pares de redes de igual construcción y dimensiones y diferente tamaño de malla pero con curvas de retención solapadas, operando al mismo tiempo y en las mismas condiciones. La modificación introducida por Pet *et al.* (1995) sustituye el supuesto del modelo de igualdad de varianzas de las curvas por el más realista de un coeficiente de variación uniforme.

La selectividad (retención) de las redes agalleras para la captura por encaje o acuñaamiento de una especie dada puede predecirse también de manera física a partir de mediciones del perímetro de la cabeza (perímetro opercular) y el perímetro máximo (generalmente a la altura del origen de la primera aleta dorsal). Sechin (1969) y Kawamura (1972) derivaron curvas teóricas de retención asumiendo que i) Todos los peces en los cuales el perímetro opercular es menor y el perímetro máximo es mayor que la abertura de la malla son capturados y ii) Los perímetros en cada clase de tamaño se distribuyen normalmente, con una varianza común para todas las clases. Este último supuesto no se cumple en muchos casos, incluyendo el del sábalo, en el que la dispersión de los perímetros aumenta con la longitud del pez (Fig. 4). Nuevamente, en la extensión adoptada por Pet *et al.* (1995) se asume una varianza común para las longitudes del intervalo de captura de mallas próximas, pero un coeficiente de variación constante para rangos más amplios.

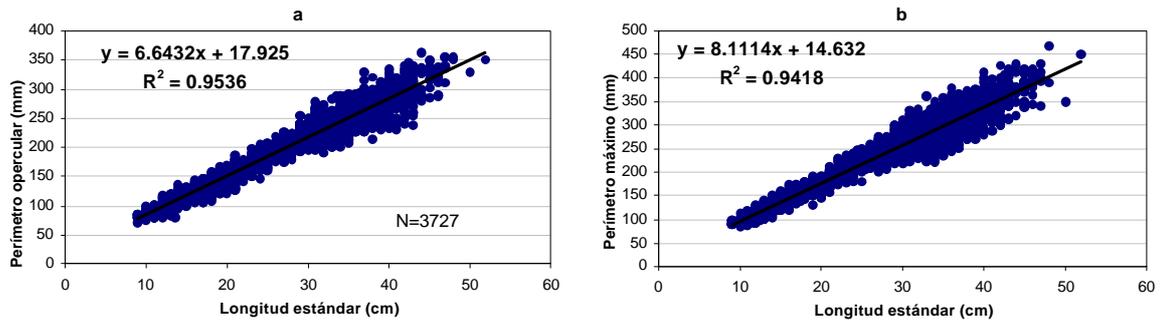


Figura 4. Relación entre la longitud estándar y los perímetros opercular (a) y máximo (b).

Ambos métodos produjeron resultados similares (Fig. 5), aunque el de Sechin (1969) mostró un mejor ajuste con las distribuciones de frecuencias de longitud de las capturas, particularmente en los casos en que éstas fueron relativamente uniformes en el rango de selección de la malla.

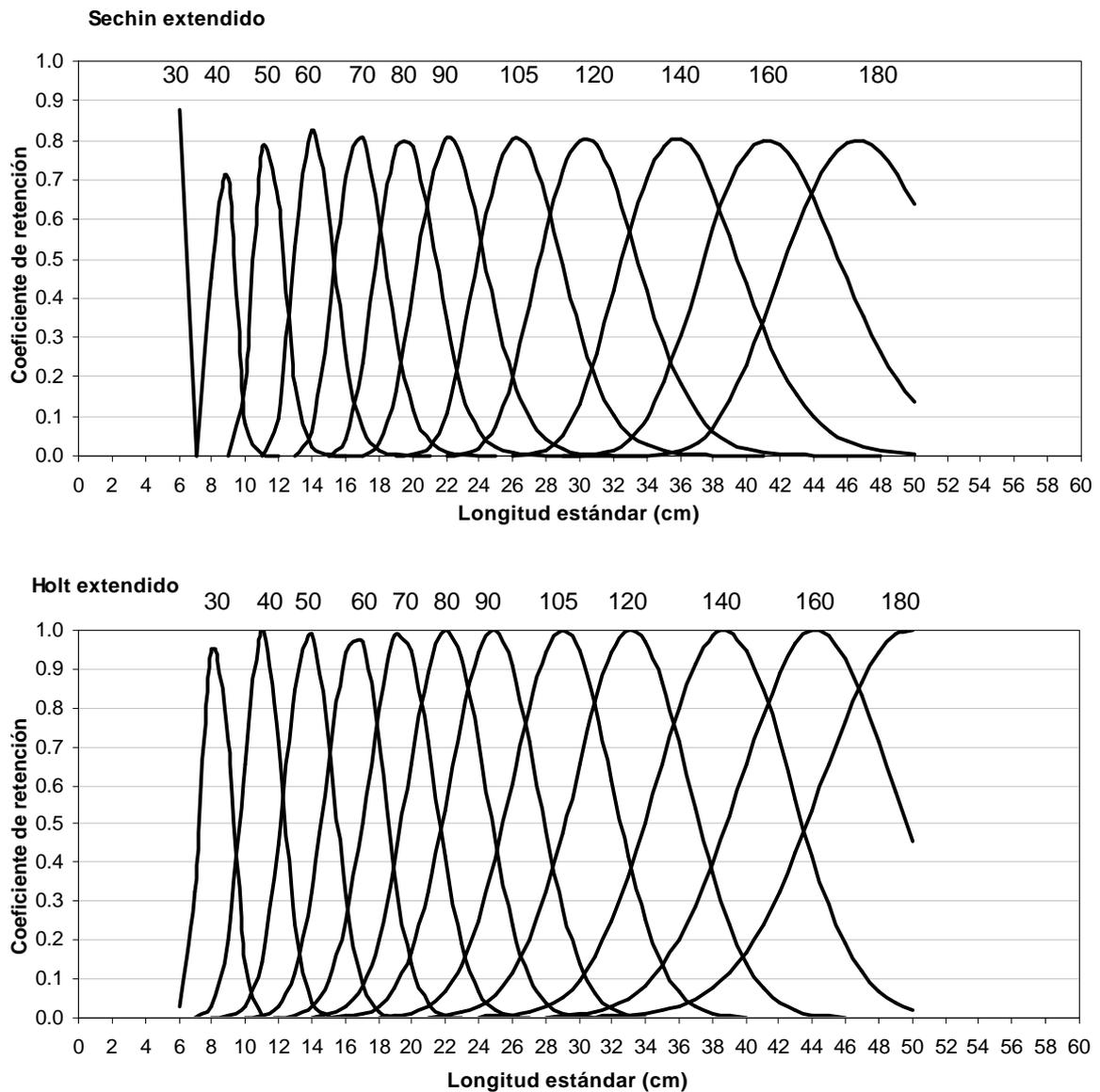


Figura 5. Curvas de retención estimadas con los métodos de Holt (1963) y Sechin (1969) modificados por Pet et al. (1995).

En la Figura 6 se muestra la curva de retención conjunta del tren de redes agalleras, estimada por ambos métodos y la distribución de tallas de la captura estandarizada corregida por las probabilidades de retención.

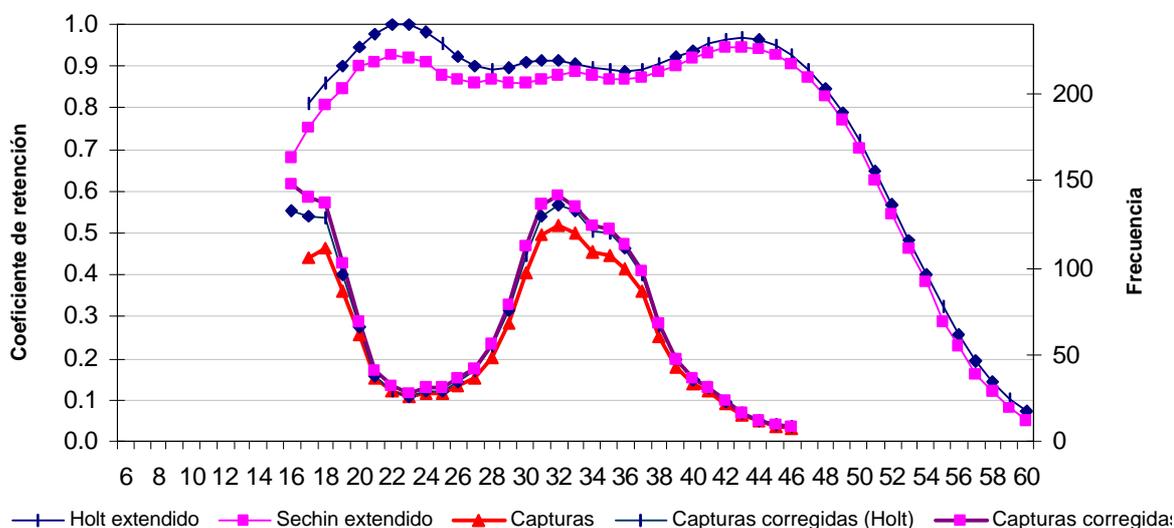


Figura 6. Curvas de retención conjuntas del tren de redes agalleras y distribución de longitudes corregida a partir de 20 cm (Ls).

Para corregir las distribuciones de tallas se utilizó la curva de selectividad global de la batería estimada por el método de Sechin extendido.

4.3. Distribución de tallas e inferencias sobre el reclutamiento³

A partir de la última campaña de la 1ª etapa, realizada en marzo-abril de 2006 el nivel hidrométrico se mantuvo en descenso, por debajo de los niveles medios del “Ciclo húmedo”, hasta llegar a un mínimo de 1,5 m en el hidrómetro de Paraná en septiembre (Fig. 3). A partir de ese momento comenzó una etapa de ascenso que se aceleró a partir de enero de 2007, sobrepasando el nivel medio en una fase de inundación que culminó en marzo con niveles entre 5,0 m y 5,5 m. En abril se inició un franco descenso hasta que el nivel se estabilizó alrededor de la media mensual (aproximadamente 4 m) entre principios de mayo y mediados de junio. A partir de esta fecha continuó la bajante, ya bien por debajo de los niveles medios mensuales, hasta llegar a menos de 2 m en octubre. A partir de ese momento se produjo un incremento de los niveles hasta alcanzar un máximo de 3 m a fines de noviembre y descender nuevamente durante diciembre; siempre muy por debajo de los niveles medios del periodo húmedo 1972 – 1998. Esta situación de aguas bajas en primavera y verano configura un escenario claramente desfavorable para el reclutamiento en la temporada reproductiva 2007 – 2008.

En la distribución de tallas de la campaña de enero (Fig. 7) se observa la ausencia de juveniles provenientes del pico reproductivo de primavera, en coincidencia con los bajos niveles hidrométricos registrados durante ese periodo, pero, por otra parte aparecieron representadas tallas entre 40 cm y 50 cm (Ls), especialmente en la zona de Victoria, muy poco frecuentes en los muestreos anteriores.

³ A los fines de este informe se define como **reclutamiento** a la integración a la población muestreada de ejemplares juveniles de edad 0 (menos de un año de vida).

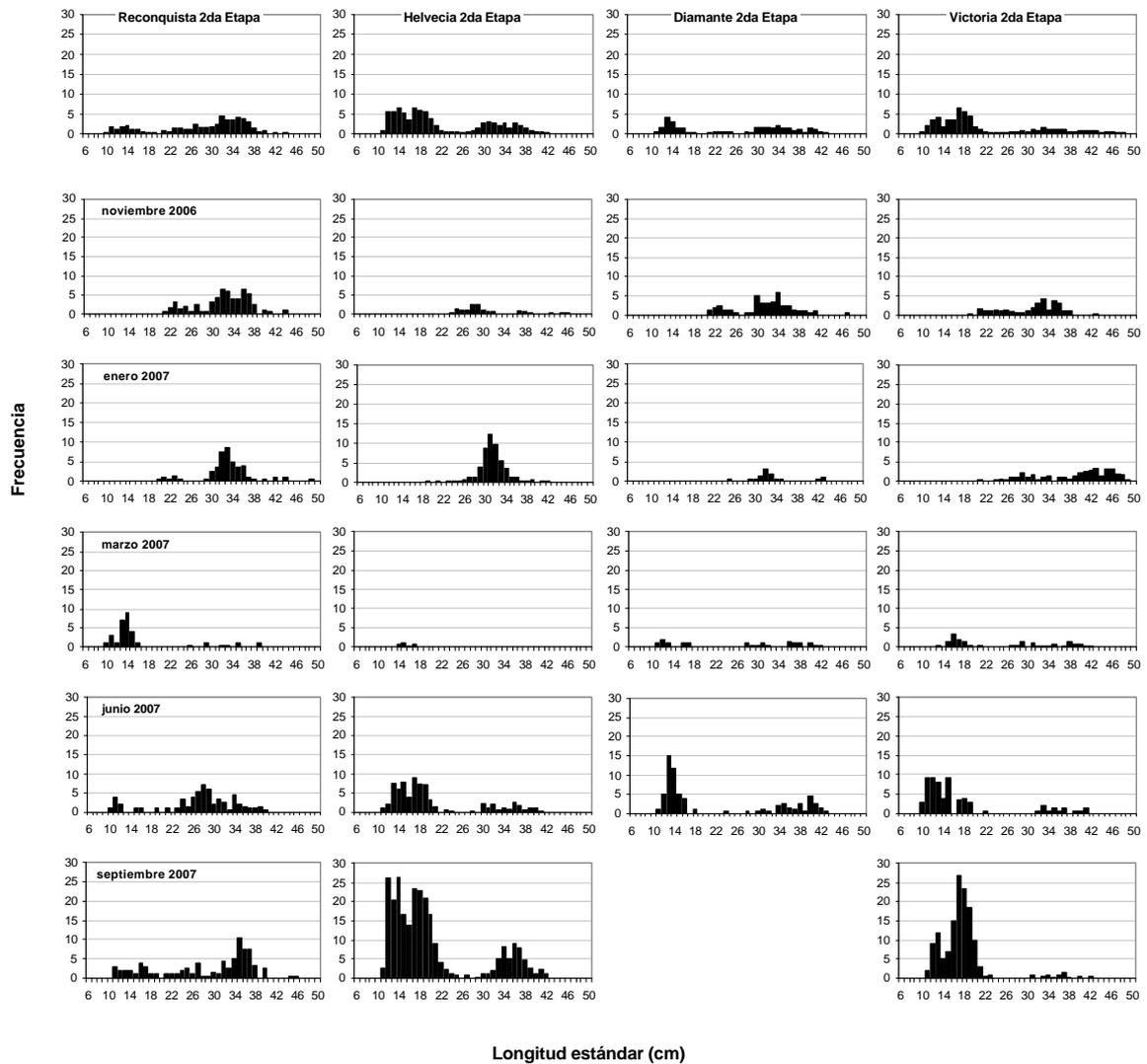
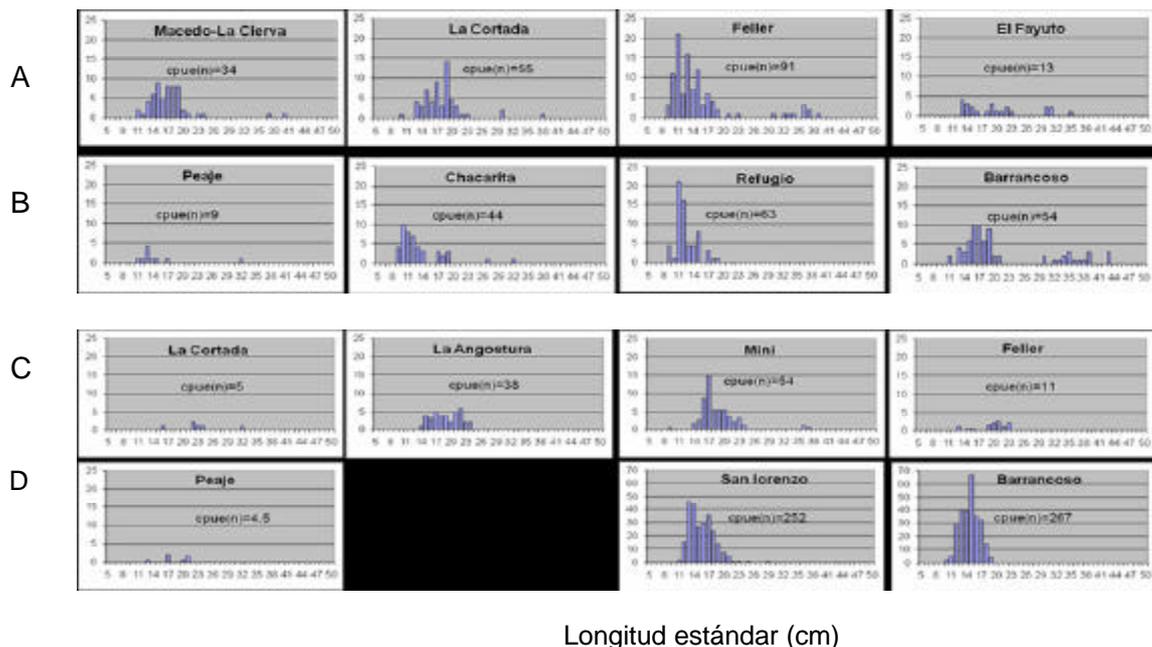


Figura 7. Distribuciones de frecuencias de longitud (L_s), estandarizadas y corregidas por selectividad, obtenidas en las zonas de muestreo de Reconquista, Helvecia-Cayastá, Diamante y Victoria en las campañas realizadas. Fila superior: Frecuencias de longitud medias durante el ciclo anual.

En la campaña de marzo (RS 07-02), se detectó claramente la presencia de juveniles con tallas entre 9 cm y 15 cm, provenientes del desove de verano, a pesar de que la captura por unidad de esfuerzo de todas las tallas fue relativamente baja, debido a la dispersión producida por la gran expansión del área inundada. Una clara diferencia con muestreos anteriores fue la abundancia de juveniles registrada en la zona de Reconquista. En la campaña de junio (RS 07-03), realizada en condiciones de aguas medias, y particularmente en la de septiembre, en aguas bajas, se observó la presencia de juveniles en todas las zonas de muestreo. La distribución generalizada de juveniles en el valle aluvial santafecino y el delta entrerriano se verificó además en las campañas de muestreo de prerreclutas realizadas en julio y en noviembre (Fig. 8), en las que se realizaron muestreos a lo largo de transecciones en ambas zonas.

Frecuencia



Longitud estándar (cm)

Figura 8. Distribuciones de tallas (L_s) obtenidas con baterías de redes agalleras (30 a 90 mm) y capturas por unidad de esfuerzo (en número) de juveniles de sábalo entre 8 cm y 22 cm (cohorte 2006-2007) en sitios de muestreo ubicados sobre transecciones del valle aluvial del Paraná. A) Cayastá – Piedras Blancas (julio), B) Rosario - Victoria (julio); C) Cayastá - Piedras Blancas (noviembre) y D) Rosario - Victoria (noviembre).

4.4. Estimación de edades y crecimiento

La búsqueda de alternativas más confiables a la determinación de edades por lectura de escamas llevó a la selección de los otolitos utriculares (*lapilli*) que en el sábalo son de tamaño relativamente grande, aunque algo menores que los asteriscos.

Estos otolitos fueron considerados y descartados por diversos investigadores que se ocuparon de la determinación de edades en especies del género *Prochilodus* y otras especies de Ostariofisios, por su aspecto masivo y opaco. Un antecedente del uso de los lapilli para la determinación de edades es el trabajo sobre crecimiento del patí (*Luciopimelodus patí*) de Fortuny y Espinach Ros (1982).

Los otolitos fueron preparados mediante la técnica de calcinación parcial, inclusión en resina poliéster transparente, desgaste hasta el núcleo y pulido de la superficie, o desgaste y pulido del otolito con discos abrasivos concéntricos utilizados con un torno manual de alta velocidad, y posterior quemado de la superficie en llama de alcohol según el método de Christiansen.

El quemado parcial permite distinguir con claridad un patrón de bandas oscuras (traslúcidas en el otolito sin quemar), con mayor contenido de proteínas, que limita las zonas de crecimiento más anchas y de coloración más clara (opacas en el otolito sin quemar). Debido a sus particulares características estructurales, la zona correspondiente a la protuberancia macular o "*gibbus maculae*" (Assis, 2005) (Fig. 9), es la que muestra este patrón de bandas de crecimiento con mayor claridad y regularidad (Fig. 10).

La validación de la frecuencia anual de las bandas de crecimiento se realizó por tres métodos independientes: En primer lugar, se estimó el porcentaje de desarrollo de la banda de crecimiento en formación, considerada desde el último anillo oscuro hasta el borde del otolito. La distribución de frecuencias de los porcentajes de desarrollo en las sucesivas campañas mostró que en noviembre predominan porcentajes altos (80% a 99%) y bajos (0% a 5%), intermedios en enero y altos a partir de marzo. Estos resultados indican que la época en que se inicia una nueva banda de crecimiento es a fin de la primavera y que su desarrollo está casi completo hacia principios del otoño.



Figura 9. Otolitos utriculares (*Lapilli*) de sábalo en vista ventral

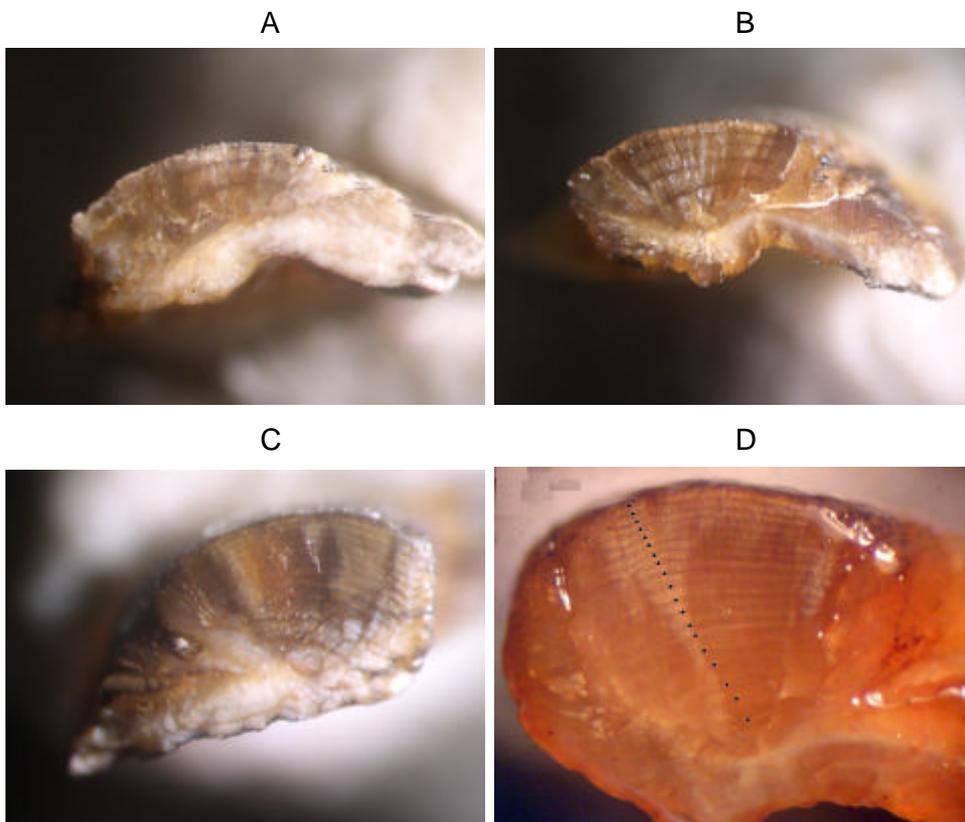


Figura 10. Secciones transversales de otolitos utriculares de sábalos de diferentes edades: A: 2+, B: 4+, C: 11+, D: 19+.

La presencia de una cohorte dominante permitió también validar la periodicidad anual de la formación de bandas de crecimiento en los *lapilli*. En muestreos de sábalo en el Río de la Plata se observó que en agosto de 2006 predominaban ejemplares con 9 bandas o anillos de crecimiento completos, mientras que en agosto de 2007 el número predominante fue 10 y en diciembre de 2007 (durante la época de marcación) pasó a 11, con un porcentaje de individuos con 10 anillos que estaban por completar el undécimo (Fig. 11)

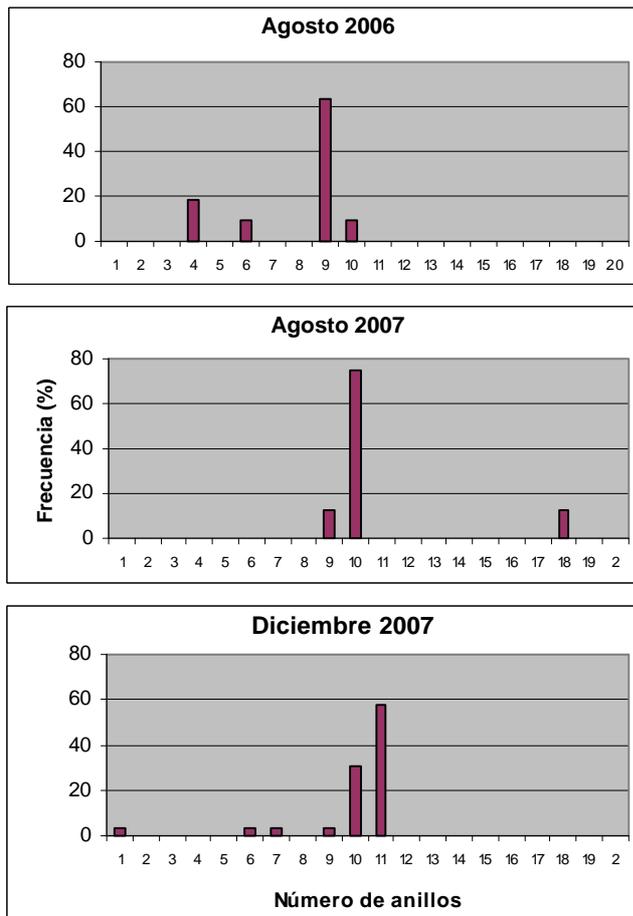


Figura 11. Distribución de frecuencias de número de anillos en los otolitos de ejemplares de sábalo capturados en el Río de la Plata entre agosto de 2006 y diciembre de 2007.

Por último, el patrón de formación de anillos en los *lapilli* del sábalo es morfológicamente similar al del resto de los caraciformes y siluriformes analizados en este estudio, incluyendo al pacú (*Piaractus mesopotamicus*), en cuyo caso la periodicidad anual de los anillos fue validada de manera directa, por recuento en peces de edad conocida (entre 2 y 10 años) (Espinach Ros, inédito).

Mediante la interpretación de las marcas identificadas en los otolitos se asignaron edades entre 0 y 25 años a los ejemplares muestreados y se construyó una clave longitud – edad. A partir de la clave y la distribución de tallas corregida por selectividad, se estimaron las abundancias relativas de las clases de edad presentes. (Fig. 12).

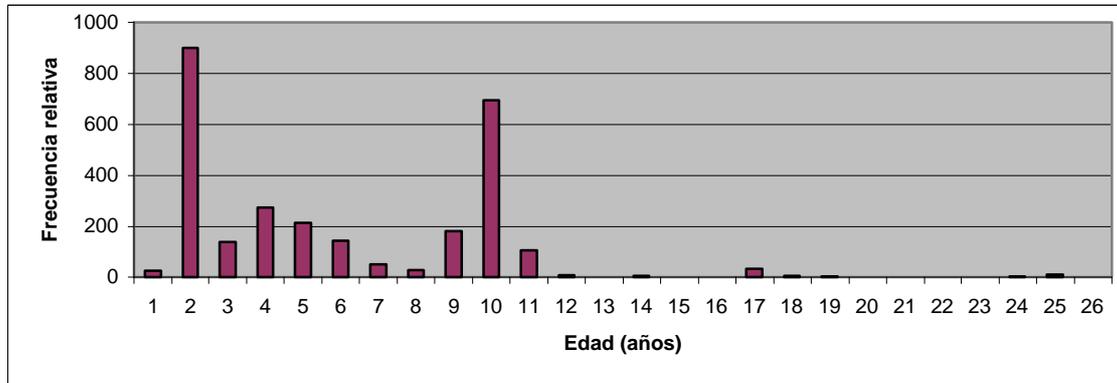


Figura 12. Distribución de frecuencias relativas de las clases de edad durante el periodo de muestreo, de acuerdo con la lectura de otolitos.

La clase de edad 10, particularmente abundante, corresponde a la cohorte de 1997 cuyo reclutamiento se vio evidentemente favorecido por la creciente extraordinaria de 1997-1998. La presencia de individuos de 17-18 años y los ejemplares de 24-25 años estaría relacionada, a su vez, con las crecientes de 1990 y de 1982-1983.

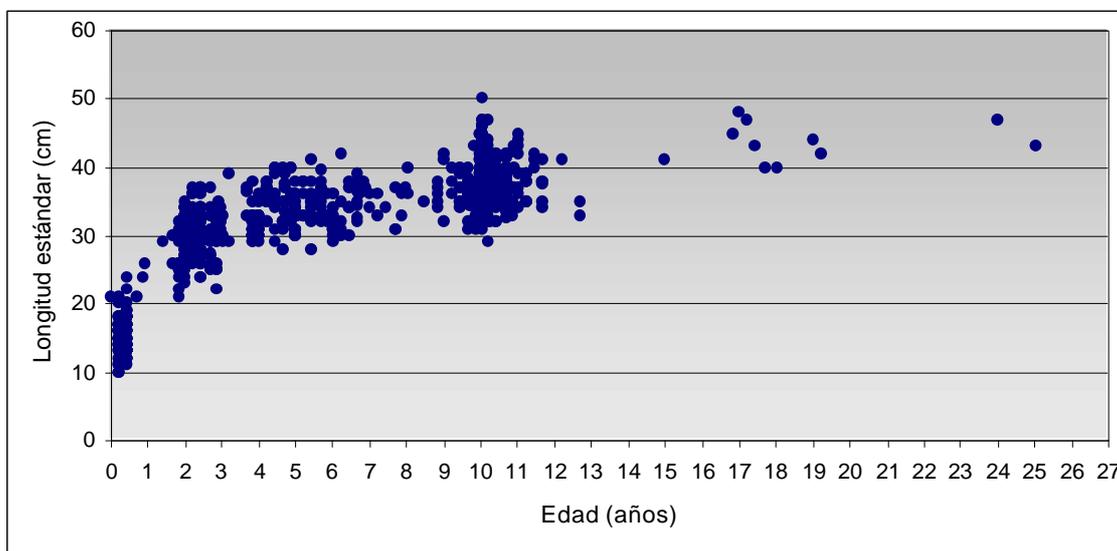


Figura 13. Distribución de longitudes (L_s) por edad estimada a partir de lectura de otolitos.

La distribución de longitudes por edad muestra un rápido crecimiento inicial, hasta los 2 o 3 años, y un crecimiento mucho más lento, pero sostenido, a partir de ese momento (Fig. 13). Los rangos de longitudes para cada edad son amplios y muestran un alto grado de superposición. El patrón de crecimiento se ajusta mejor a un modelo bifásico; considerando las longitudes de los ejemplares de la fase adulta (mayores de dos años), se obtuvieron los siguientes valores de los parámetros de la ecuación de von Bertalanffy: L_{inf} (L_s) = 46,61, k = 0,08 y t_0 = -11,14.

4.5. Biología reproductiva

Datos biológicos y procesamiento histológico

Durante las campañas se registró el peso total en g (Pt), longitud estándar al cm inferior (Ls), sexo y estadio de maduración de cada ejemplar. Para determinar el grado de maduración gonadal macroscópico se empleó una escala de 7 estadios, compuesta por las siguientes fases: 1) Virginal, 2) Maduración temprana, 3) Maduración intermedia, 4) Maduración avanzada, 5) Fluyente, 6) Regresión y 7) Reposo.

Se extrajeron las gónadas y se conservaron en formol al 10 % para su fijación y posterior procesamiento.

En laboratorio las mismas se pesaron en una balanza electrónica, obteniendo así el peso gonadal (Pg). Luego los ovarios fueron procesados mediante deshidratación con alcohol etílico en diferentes concentraciones, se aclararon con xilol, y finalmente se incluyeron en parafina. Se realizaron cortes al micrótopo de aproximadamente 5 μm , los cuales se colorearon con la técnica de hematoxilina-eosina-floxina. A partir de estas preparaciones histológicas, mediante análisis microscópico, se describió el grado de desarrollo de los ovocitos y se identificaron los distintos componentes y formaciones tisulares involucradas en el diagnóstico de la condición madurativa.

Determinación de la talla de primera madurez

Para la concreción de este objetivo se determinó la proporción de individuos en maduración (con ovocitos en vitelogénesis o con evidencia de esperma) y adultos por clase de talla, posteriormente estos valores se ajustaron a un modelo logístico. El ajuste y comparación de tallas de primera maduración obtenidas para machos y hembras, se efectuaron por el método de máxima verosimilitud (Kendall y Stuart, 1967).

Las estimaciones se realizaron siguiendo dos criterios, por un lado se consideraron los ejemplares que poseían tejidos gonadales de apariencia normal y por otro lado se utilizaron también aquellos que poseían ciertas anomalías en dichos tejidos (hipoplasias, aplasias, reacciones inflamatorias y tumorales), dada la alta incidencia de estos diagnósticos principalmente en los machos (10,27 % de los machos totales), aunque en los últimos meses analizados, noviembre de 2006 y enero de 2007, sólo se presentaron en el 1,08% de los casos. La estimación de la talla de primera madurez sexual mostró diferencias altamente significativas entre sexos ($p < 0,0001$) y para ambos grupos (Tabla 1). Al considerar únicamente aquellos individuos sin anomalías, se observó que los machos alcanzaban su primera madurez sexual a una longitud estándar de 23,9 cm, mientras en las hembras era de 27,7 cm (Figura 14). Al incorporar los peces con anomalías se encontró una ligera variación en la talla de los machos (24,7cm) y ninguna en la de las hembras (Fig. 15). Estos resultados fueron diferentes a los comunicados en el primer informe, en el cual los machos con y sin anomalías presentaban una talla de madurez de 26,4cm, es decir bastante más elevada que los machos sin tejidos anómalos (23,9cm), esto se debe a que en esta segunda etapa de muestreo prácticamente no se incorporaron ejemplares anómalos. Cabe destacar que el 97% de las anomalías se encontraron en machos. Por último estos valores deben considerarse como una estimación preliminar debido a que se contó con un escaso número ejemplares entre 25 y 30 cm Ls, es decir justamente el rango en el que se encuentra la talla de primera madurez.

Tabla 1. Parámetros del modelo logístico estimados por máxima verosimilitud para la determinación de la talla de primera madurez (L50) en machos y hembras de sábalo, con y sin anomalías.

	Machos normales	Hembras normales	Machos normales y con anomalías	Hembras normales y con anomalías
C	0.2969	0.6535	0.3141	0.6534
L50	23.9	27.7	24.7	27.7
S	2.77	2.68	2.41	2.68
N	665	850	739	852

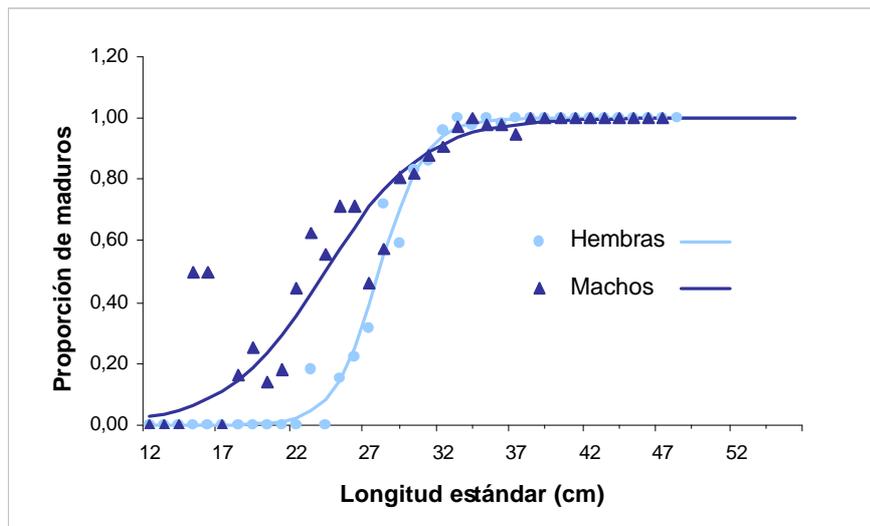


Figura 14. Porcentaje de hembras y machos maduros de apariencia normal de sábalo en función de la longitud estándar.

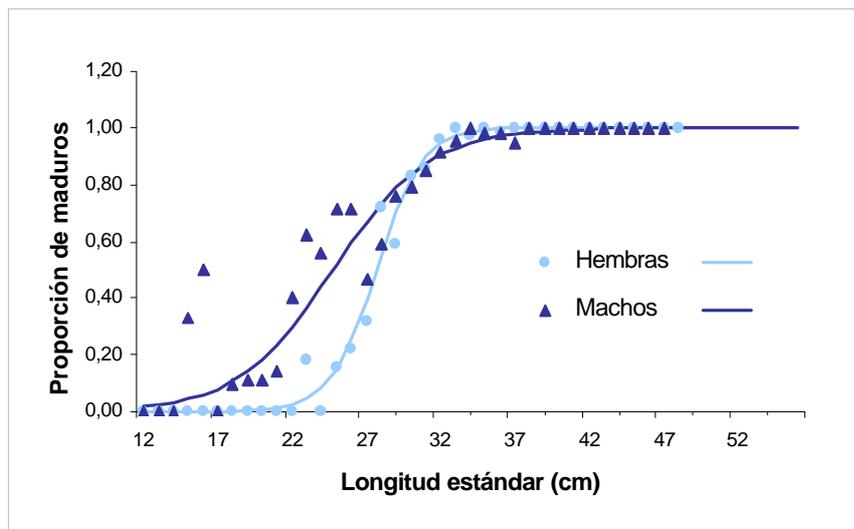


Figura 15. Porcentaje de hembras y machos maduros de sábalo, incluyendo los que presentaban anomalías tisulares, en función de la longitud estándar.

Estimación de la fecundidad

Teniendo en cuenta que la fecundidad total (Ft) es el número de ovocitos evacuados en una estación reproductiva, se procedió a estimar esta variable a partir del recuento de ovocitos vitelados en aquellos ovarios que no presentaban FPOs recientes ni atresias. Dado la ausencia de hembras con ovocitos hidratados en los muestreos, no fue factible estimar la fecundidad parcial de esta especie.

Para la estimación de fecundidad total se seleccionaron 108 ovarios en maduración avanzada (con ovocitos vitelados). El cálculo se realizó a partir del método gravimétrico, para lo cual se tomaron tres muestras de tejido correspondientes a la región anterior, media y posterior del mismo ovario. Estas muestras fueron pesadas en una balanza analítica ($\pm 0,1$ mg); posteriormente se determinó el número de ovocitos vitelados presentes en las mismas mediante conteo bajo lupa y se promediaron los valores obtenidos para cada ovario. La Ft fue calculada multiplicando el número de ovocitos vitelados por gramo de ovario obtenido a partir de las muestras por el peso gonadal correspondiente a ese individuo. La fecundidad relativa (Fr, número de ovocitos vitelados por gramo de hembra) se determinó obteniendo el cociente entre la fecundidad total y el peso total del individuo sin los ovarios.

Las estimaciones de fecundidad (total y relativa) se relacionaron con las variables talla y peso total mediante análisis de regresión y correlación. El ajuste de las regresiones fue probado mediante los criterios de error medio cuadrático y relativo y se efectuaron análisis de residuales.

La fecundidad total (Ft) correspondiente a 108 hembras analizadas arrojó un valor medio de 282541 (± 152847) ovocitos vitelados para una longitud promedio de 34 (± 3) cm Ls. Esta variable se incrementó en forma lineal tanto en función de la talla como del peso total sin ovarios ($p < 0,0001$) (Figuras 16 y 17).

La fecundidad relativa varió entre 55 y 583 ovocitos vitelados por gramo de hembra libre de ovarios, con un valor medio de 290 (± 127) ovocitos vitelados, esta variable no evidenció una relación significativa con la talla o el peso de las hembras ($p > 0,05$), al igual que lo presentado en el primer informe.

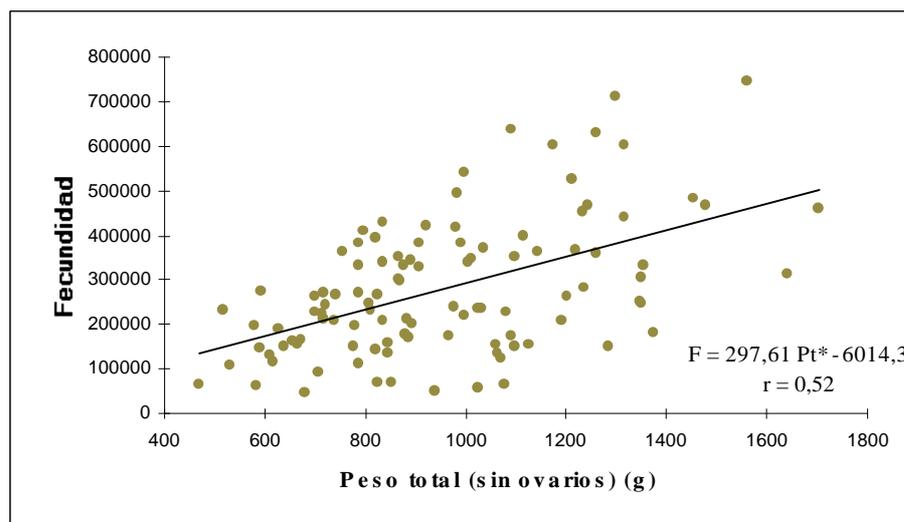


Figura 16. Relación de la fecundidad total con el peso total libre de ovarios de las hembras maduras de sábalo.

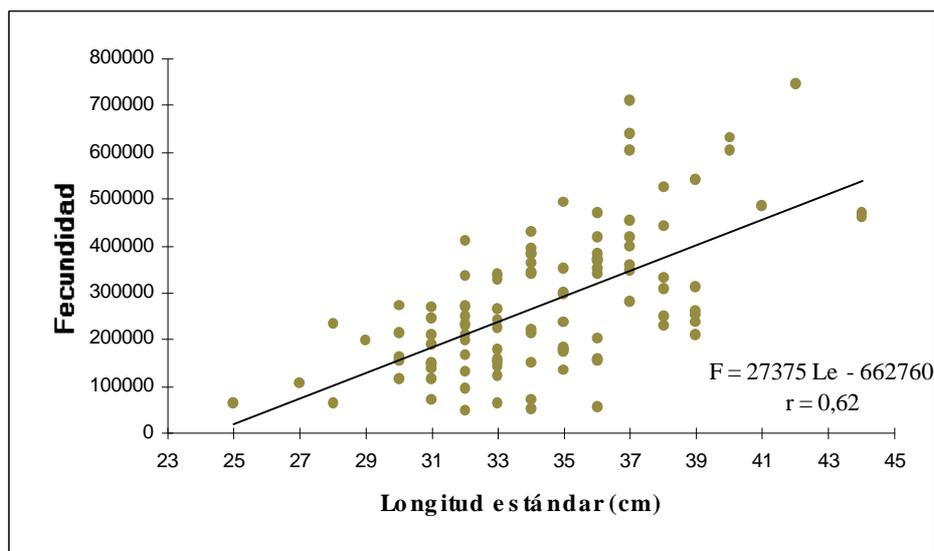


Figura 17. Fecundidad total de las hembras maduras de sábalo en función de la longitud estándar.

4.6. Estimación de la mortalidad

La amplia variación en el reclutamiento dificulta mucho la estimación de la mortalidad mediante la curva de captura. Sin embargo puede obtenerse una estimación tentativa de la mortalidad media a partir de la abundancia relativa de las clases de edad de 4 hasta 8 años, considerando que las condiciones hidrológicas fueron relativamente estables en ese período, que resultó ser de alrededor de 0,39 año⁻¹.

El coeficiente instantáneo de mortalidad natural, estimado indirectamente a partir de correlaciones con la edad máxima o los parámetros de la curva de von Bertalanffy para adultos y la temperatura media, varió entre 0,12 año⁻¹ y 0,19 año⁻¹ (Tabla 2). De este modo, la mortalidad por pesca sería aproximadamente de la misma magnitud que la mortalidad natural. Este valor debe considerarse sólo como tentativo debido, entre otros factores, a los diferentes grados de reclutamiento a la pesquería y las posibles variaciones, no cuantificadas, en el esfuerzo de pesca.

Tabla 2. Estimaciones de la tasa instantánea de mortalidad natural (M)

Método	Estimación de M (año ⁻¹)
Pauly (FishBase, 2008)	0,19 (0,12 – 0,29)
Hoenig (1983)	0,167
Jensen (1996)	0,12

5. Características de la historia de vida del sábalo e implicancias para el manejo.

La utilización de los otolitos para la estimación de edades con mayor exactitud y precisión permitió caracterizar al sábalo, contra lo que se suponía hasta el momento, como una especie relativamente longeva que puede superar los 25 años de edad, con

una estrategia de ciclo de vida claramente de tipo periódico en el sentido de Winemiller (Winemiller, 1992, 2005; Winemiller y Rose, 1992).

La estrategia periódica permite maximizar el éxito reproductivo en situaciones de fluctuaciones ambientales cíclicas en gran escala y magnitud variable (como los ciclos de inundación y estiaje en el Paraná), e incluye rasgos como tamaño corporal grande, longevidad prolongada, talla de primera maduración relativamente grande, alta fecundidad, reproducción estacional con desove total sincronizado, huevos y larvas pequeños, ausencia de cuidados parentales, y frecuentemente, como en el caso del sábalo, comportamiento migratorio. Esta estrategia está asociada típicamente con fuertes variaciones interanuales en el reclutamiento, en respuesta a variaciones ambientales en gran escala, y frecuentemente es posible observar cohortes exitosas que pueden dominar a la población durante varios años de reclutamientos pobres o nulos, incluso por más de una década. Debido a que la supervivencia de larvas y juveniles depende de variaciones ambientales interanuales y espaciales prácticamente impredecibles, es extremadamente difícil establecer correlaciones entre el tamaño del stock parental y el reclutamiento.

De acuerdo con los muestreos y la aplicación de la técnica de datación mediante otolitos en esta segunda etapa, la estructura de edades de la población de sábalo en el rango de tallas comerciales (a partir de 34 cm Ls) muestra un claro predominio de individuos de edad 10, correspondientes a la cohorte de 1997, cuyo reclutamiento estuvo muy favorecido por la última creciente extraordinaria de larga duración, que se produjo en 1997-98. Esta cohorte representó en el 2007 más del 50% de la biomasa legalmente explotable, conformada por ejemplares a partir de 34 cm Ls (Fig. 18), y es la que ha sustentado principalmente el incremento de las capturas a partir del 2000.

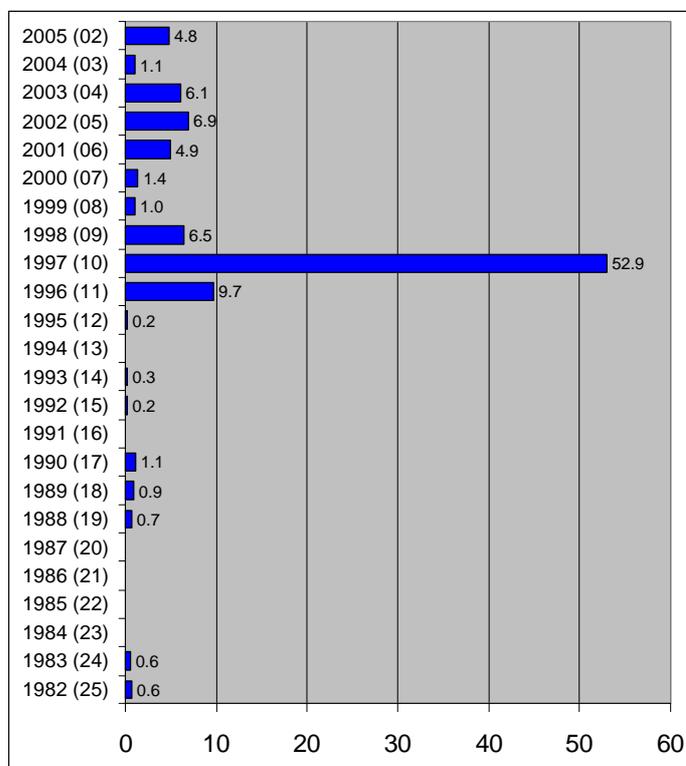


Figura 18. Porcentaje de la biomasa pescable legalmente correspondiente a cada una de las cohortes presentes en la población durante 2007.

La distribución de tallas de los individuos de cada cohorte abarca un extenso rango de longitudes (Fig. 13). Esta fuerte variación en el crecimiento hace que el reclutamiento a la pesquería sea gradual y se produzca a lo largo de varios años. De hecho, alrededor del 10 % de los individuos de la cohorte de 1997 presentes en la actualidad están todavía por debajo de 34 cm de Ls.

Luego de la creciente de 1997-98 se inició un subperíodo relativamente seco, en el que las condiciones para el reclutamiento del sábalo no fueron favorables. La primera creciente importante se produjo en el verano 2006-2007, pero su duración fue relativamente breve, y estuvo seguida por un estiaje pronunciado y un invierno excepcionalmente frío que produjeron mortandades masivas de juveniles y adultos por desecación, bajas temperaturas y probables efectos denso-dependientes. Si bien los muestreos de prerreclutas mostraron densidades de juveniles aparentemente altas, el éxito del reclutamiento de esta cohorte deberá evaluarse en lo que resta del periodo juvenil y durante su paso por la pesquería. Las condiciones hidrológicas en el presente periodo reproductivo (2007-2008) se presentan nuevamente desfavorables.

Aunque los valores de mortalidad natural y por pesca estuvieron fuertemente sobrestimados en los análisis de la primera etapa del proyecto, debido al sesgo en la determinación de edades, el gradual agotamiento de la cohorte de 1997, y la probable ausencia de una nueva cohorte exitosa, hacen aconsejable mantener las medidas restrictivas de la pesca adoptadas por la CPCyA del CFA, incluyendo la captura máxima permisible (CMP) basada en antecedentes históricos, para minimizar la posibilidad de una reducción del stock reproductivo por debajo del nivel que aseguraría un reclutamiento plenamente exitoso en el momento en que se presenten condiciones ambientales excepcionalmente favorables, como en el caso de las crecientes de 1997-98 o 1982-83.

Se reiteran también las recomendaciones de evitar el incremento del esfuerzo de pesca, mantener una talla mínima de captura de 42 cm de longitud total (Ls= 34cm), el uso de redes simples con una abertura de malla no menor a 145 mm, la prohibición de los trasmallos o "tres telas" y el mantenimiento, o eventual ampliación, de las áreas protegidas libres de pesca con ubicación y extensión para funcionar como reservorios.

Como en el caso de otras especies de estrategia periódica, pequeños incrementos en la supervivencia de los estadios juveniles del sábalo pueden producir grandes aumentos en la abundancia de adultos. Además de la protección del stock de reproductores, el mantenimiento de las vías de desplazamiento y la conectividad e integridad del valle aluvial son las acciones más efectivas para favorecer el sostenimiento de la abundancia de la población. En ese sentido es particularmente aconsejable avanzar en la evaluación del estado del valle aluvial y sus vinculaciones con los canales principales con el objeto de diseñar e implementar medidas de compensación o mitigación de las perturbaciones negativas.

6. Bibliografía

- Agostinho A.A., A.E.A. de M. Vazzoler, L.C. Gomes, E.K. Okada. 1993. Estratificación especial y comportamiento de *Prochilodus scrofa* en distintas fases del ciclo de vida, en la planicie de inundación del alto río Paraná y embalse de Itaipú, Paraná, Brasil. Rev. Hydrobiol. Trop.26(1): 79-90.
- Agostinho A.A., L.C. Gomes, M. Zalewski. 2001. The importance of floodplains for the dynamics of fish communities of the upper river Paraná. Ecohydrology & Hydrobiology. (1-2): 209-217.
- Angelescu V., F. Gneri. 1949. Adaptaciones del aparato digestivo al régimen alimenticio en algunos peces del río Uruguay y del río de La Plata; I. Tipo omnívoro e iliófago en representantes de las familias "Loricaridae" y "Anostomatidae". Revista Ciencias Zoológicas. I(6):162-214.
- Araya P.R., S.B. Sverlij. 1999. Edad y crecimiento de *Prochilodus scrofa*. (Characiformes, Prochilodontidae) en el Alto Río Paraná, Argentina, Iheringia, Sér. Zool., Porto Alegre, (86): 45-54.
- Assis, Carlos A. 2005. The utricular otoliths, lapilli, of teleosts: Their morphology and relevance for species identification and systematics studies. Scientia Marina, ISSN 0214-8358, Vol. 69, Nº. 2, 2005, pags. 259-273
-
- Bayley P.B. 1973. Studies on the migratory characin, (*Prochilodus platensis*) Holmberg 1889, (Pisces, Characoidei) in the River Pilcomayo, South America. J. Fish Biol. 3:23-40.
- Bertalanffy L. von. 1938. A quantitative theory of organic growth (Inquiries on growth laws. II). Human Biol. 10:181-213.
- Bonetto A.A. 1963. Investigaciones sobre migraciones de peces en los ríos de la Cuenca del Plata. Ciencia e Invest., 19(1-2):12-26.
- Bonetto A.A. 1986. Fish of the Paraná system. The Ecology of River Systems, edited by B. R. Davies y K. F. Walker. Dr. W. Junk Publishers, Dordrecht, The Netherlands.
- Bonetto A.A., M. Cannon Veron, D. Roldán. 1981. Nuevos aportes al conocimiento de las migraciones de peces en el río Paraná. Ecosur, 8:29-40.
- Bonetto A.A., E. Cordiviola de Yuan, C. Pignalberi, O. Oliveros. 1969. Ciclos hidrológicos del río Paraná y las poblaciones de peces contenidas en las cuencas temporarias de su valle de inundación. Physis, 29(78): 213-223.
- Bonetto A.A., C. Pignalberi. 1964. Nuevos aportes al conocimiento de las migraciones de los peces en los ríos mesopotámicos de la República Argentina. *Comunic. Inst. Nac. Limnol.*; Santo Tomé (Santa Fe), 1: 1-14.
- Bonetto A.A., C. Pignalberi. 1965. Contribución al conocimiento de las poblaciones de peces de las lagunas isleñas en el Paraná medio. An. II Congr. Lat. Amer. Zool., Sao Paulo, 2:131-154.

- Bowen S.H. 1983. Detritivory in neotropical fish communities. En: Env. Biol. Fishes. 9(2):137-144.
- Bromage N.R., J. Jones, C. Randall, M. Thrush, B. Davies, J. Springate, J. Duston. G. Barker. 1992. Brood stock management, fecundity, egg quality and the timing of egg production in the rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). Aquaculture, 100:141-166.
- Brooks S., C.R. Tyler, J.P. Sumpter. 1997. Egg quality in fish: what makes a good egg? Reviews in fish Biology and Fisheries, 7:387-416.
- Carozza C., E. Cordiviola de Yuan. 1991. Estudios ictiológicos en la laguna La Cuarentena (Isla Carabajal), Río Paraná, Argentina: Edad y crecimiento del "Sábalo" *Prochilodus lineatus* (Val.), periodo 1984-1985 (Pisces, Curimatidae). Rev. Hydrobiol. Trop. 24 (2): 119-129.
- Colombo J. C., C. Bilos, M. Remes Lenicov, D. Colautti, P. Landoni. C. Brochu. 2000. Detritivorous fish contamination in the Río de la Plata estuary: a critical accumulation pathway in the cycle of anthropogenic compounds. Can. Fish. Aquat. Sci. 57: 1139-1150.
- Cordiviola de Yuan, E., C. Pignalberi. 1981. Fish Populations in the Paraná River. 2. Santa Fe and Corrientes Areas. Hidrobiología, 77:261-272.
- Cordiviola de Yuan, E. 1971. Crecimiento de peces del Paraná Medio. I "Sábalo" (*Prochilodus Platensis* Holmberg). (Pisces, Tetragonoperidae). Physis Tomo XXX No 81: 483-504.
- Del Barco D. 2004. Proyecto "La producción pesquera en la provincia de Santa Fe". Universidad Nacional del Litoral (inédito).
- Dománico A., Delfino R. 1998. Pesquerías del sábalo (*Prochilodus lineatus*) en la zona de Victoria, Entre Ríos (32° 40'S, 60°10'W), Natura Neotropicalis 29(2): 127-136.
- Espinach Ros A. C.M. Fuentes. 2000. Recursos Pesqueros y Pesquerías de la Cuenca del Plata. En Bezzi, S; Akselman, R. y Boschi, E. (Editores). Síntesis del Estado de las Pesquerías Marítimas Argentinas y de la Cuenca del Plata. p. 353-388. Instituto Nacional de Investigación y Desarrollo Pesquero. Argentina.
- Espinach Ros A., S. Sverlij, F. Amestoy, M. Spinetti. 1998. Migration pattern of the sábalo *Prochilodus lineatus* (Pisces, Prochilodontidae) tagged in the lower Uruguay River. Verh. Internat. Verein. Limnol. 26, 2234-2236.
- Fallows J.A. 1987. Some Biological Features of the Rio Pilcomayo Sábalo, *Prochilodus platensis*. O.D.A. Internal Publication, Trinidad, Bolivia.
- Fortuny, A.; A. Espinach Ros. 1982. Edad y crecimiento del pati, *Luciopimelodus pati* (Valenciennes 1840). Ecología, Argentina 7: 85-94.
-
- Froese R., D. Pauly. 2008. (Editores). FishBase World Wide Web electronic publication. www.fishbase.org

- Fuentes C.M. 1998. "Deriva de larvas de sábalo, *Prochilodus lineatus*, y otras especies de peces de interés comercial en el río Paraná Inferior". Tesis Doctoral. Universidad de Buenos Aires.
- FUEM NUPELIA/ITAIPÚ Binacional. 1987. Ictiofauna e biología pesqueira. Velatorio do Prometo Fundação Universidade Estadual de Maringa, 640 pp.
- Fuentes C.M., A. Espinach Ros. 1998. Variación de la actividad reproductiva del sábalo, *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1847), estimada por el flujo de larvas en el río Paraná inferior. *Natura Neotropicalis*. 29(1): 25-32.
- Godoy M.P. 1954. Locais de desovas de peixes num trecho do rio Mogi-Guassu, Estado de Sao Paulo, Brasil. *Rev. Bras. Biol.*, 14(4):375-396.
- Godoy M.P. 1959. Age, growth, sexual maturity, behaviour, migration, tagging and transplanted of the curimbata, *Prochilodus scrofa*, Steindachner, 1881, of the Mogi Guassu River, Sao Paulo State, Brazil. *Ann. Acad. Bras. Cienc.*, 31:447-477.
- Godoy M.P. 1980. Poluição-Peixes e Pesca. Reconhecimento preliminar com descrição de duas especies novas de peixes Rios Uruguay, Pelotas e Apuae. Aproveitamentos de ita e Machadinho. *Eletrosul, Centrais Eletricas do Sul de Brasil. Eletrobas, Centrais Eletricas Brasileiras*, 45 p.
- Gomes L.C., A.A. Agostinho. 1997. Influence of the flooding regime on the nutritional state and juvenile recruitment of the curimba, *Prochilodus scrofa*, Steindachner, in upper Paraná River, Brazil. *Fisheries Management and Ecology*, 4: 263-274.
- Goodyear C.P. 1993. Spawning stock biomass per recruit in fisheries management: foundation and current use. Pag 67-71. En S. J. Smith, J. J. Hunt, and D. Rivard (Editores). Risk evaluation and biological reference points for fisheries management. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, Special Publication 120.
- Halls A.S., R.L. Welcomme. 2001. Dynamics of River Fish Populations in Response to Hydrological Conditions: A Simulation Study. *River Res. Applic.* 20: 985-1000.
- Hoening J.M. 1983. Empirical use of longevity data to estimate mortality rates. *Fishery Bulletin* 82: 898-903.
- Holt S.J. 1963. A method for determining gear selectivity and its application ICNAF Spec. Publ. 5: 106-110.
- Hunter J.R., B.J. Macewicz, N.C.H. Lo, C.A. Kimbrell. 1992. Fecundity, spawning and maturity of female Dover sole *Microstomus pacificus*, with an evaluation of assumptions and precision. *Fish. Bull.* 90(1): 101-128.
- Intec-Ceride. Pautas de Manejo para la Operación del Sistema de Transferencia para Peces de Yaciretá. Informe a la EBY.
- Jensen, A. L. 1996. Beverton and Holt life history invariants result from optimal trade-off of reproduction and survival. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 53: 820-822.

- Kendall M.K., A. Stuart. 1967. The advanced theory of Statistics. Charles Griffin & Company Limited. London. Vol. 2690 pp.
- Kjesbu O.S., J. Klungsøyr, H. Kryvi, P.R. Witthames, M.G. Walker. 1997. Fecundity atresia and egg size of captive atlantic cod (*Gadus morhua*) in relation to proximate body composition. Can. J. Fish. Aquat. Sci., 48 :2333-2343.
- Loubens G., J. Panfili. 1992. Estimation de l'âge de *Prochilodus nigricans* (Teleostei, Prochilodontidae) dans le Béni (Bolivie): protocole de'étude et application. Aqua Living Resour 5:41-56
- Kawamura G. 1972. Gillnet mesh selectivity curve developed from length-girth relationship. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish., 38: 1119-1127.
- Machi G.J., E.M. Acha, C.A. Lasta. 1996. Desove y fecundidad de la corvina rubia *Micropogonias furnieri* Desmarest, 1823 del estuario del Río de la Plata, Argentina. Boletín del Instituto Español de Oceanografía (Madrid, España), 12(2):99-113.
- Machi G.J., E.M. Acha, C.A. Lasta. 2002. Reproduction of black drum (*Pogonias cromis*) in the Rio de la Plata estuary, Argentina. Fish. Res., 59:83-92
- Mochev A.D., D.S. Pavlov. 1998. The Ecology of Sábalo *Prochilodus lineatus* (Curimatidae, Characoidei) of the Pilcomayo River (South America). Journal of Ichthyology. 38(1): 28-36.
- Oldani N. 1990. Variaciones de la abundancia de peces del valle del río Paraná (Argentina). Rev. Hidrobiol. Trop. 23(1): 67-76.
- Paiva M.P. 1984. Aproveitamento de recursos faunísticos do Pantanal de Matto Grosso: pesquisas necesarias e desenvolvimento de sistemas de produção mais adequados a região. Empresa Brasileira de Pesquisas Agropecuária (EMBRAPA) Documento 7. Brasília, Brasil.
- Panfili J., G. Loubens. 1992. Mise en évidence des structures de croissance pour l'estimation de l'âge individuel des poissons. Exemple de *Prochilodus nigricans* (Prochilodontidae, Characiforme). En : Tissus durs et âge individuel des Vertébrés, Colloque National, Bondy, France, 4-6 mars 1991. Baglinière J. L., Castanet J., Conand F. & Meunier F.J. (Editores), Colloques et Séminaires ORSTOM-INRA, 335-340.
- Pauly D. 1980. On the interrelationships between natural mortality, growth parameters and mean environmental temperature in 175 fish stocks. J. Cons. CIEM, 39 (2): 175-192.
- Payne A.I. 1986. A survey of the río Pilcomayo sábalo fishery in July 1986. Dept.Biol.Sci., Coventry Lanchester Polytechnica, UK, Overseas Development Administration, 56 p.y
- Payne A.I., M.J. Harvey. 1989. An assessment of the *Prochilodus platensis* Holmberg population in the Pilcomayo River fishery, Bolivia using scale-based and computer-assisted methods. Aquaculture and Fisheries Management 20: 233-248.

- Pet J.S., C. Pet-Soede, W.L.T. van Densen. 1995. Comparison of methods for the estimation of gillnet selectivity to tilapia, cyprinids and other fish species in a Sri Lankan reservoir, *Fisheries Research*, 24: 141-164.
- Petrere M. 1989. River Fisheries in Brazil: a review. In: *Regulated Rivers: Research and Management*. Vol. 4: 1-16.
- Pignalberi C. 1965. Evolución de las gónadas en *Prochilodus platensis* y ensayo de clasificación de los estados sexuales (Pisces, Characidae). *Ann. II Congr. Latino Am. Zool. (Sao Paulo)* 2:203-208.
- Prenski L.B., C.R. Baigun. 1984. Resultados de la prospección pesquera en el embalse de Salto Grande (febrero 1980–febrero 1981). B. Aires, Argentina, *Inst. Nac. Invest. Des. Pesq.* 440 p.
- Quirós R. 1990. The Paraná River Basin development and the changes in the lower basin fisheries. *Interciencia* 15: 442-451.
- Quirós R., S. Cuch. 1989. The Fisheries and Limnology of the Lower Plata Basin, En D.P. Dodge (Editores). *Proceedings of the International Large River Symposium*. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 106: 429-443.
- Quirós R. 2004. The La Plata River basin: International basin development and riverine fisheries. En R. L. Welcomme, T. Petr (Editores). *Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries, Volume I*. pp. 253-272. RAP Publication 2004/16, FAO Regional Office for Asia and the Pacific, Bangkok, Thailand.
- Ricker W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish population. *Bull. Fish. Res. Board. Can.* No 191, 383 p.
- Ringuelet R.A., R.H. Arámburu, A. Alonso de Arámburu. 1967. Los peces argentinos de agua dulce. La Plata, 1997, 602 pp.
- Rossi L.M. 1992. Evolución morfológica del aparato digestivo de postlarvas y prejuveniles de *Prochilodus lineatus* (val., 1847) (Pisces, Curimatidae) y su relación con la dieta. *Rev. Hidrobiol. Trop.*, 25(2):159-167.
- Sechin Y.T. 1969. A mathematical model for the selection curve of a gillnet. *Rybn. Khoz.* 45: 56–58. (en ruso).
- Slipke J.W., M.J. Maceina. 2001. *Fishery Analyses and Simulation Tools (Fast 2.0)*, Department of Fisheries and Allied Aquacultures Auburn University, Alabama 36849 USA.
- Sverlij S.B., L. Geracitano, A. Espinach Ros. 1992. Estructura de edades de los efectivos de sábalo, (*Prochilodus lineatus*) del tramo inferior del río Uruguay. *Publicaciones de la Comisión Administradora del Río Uruguay. Serie Técnico-Científica* 1:54-62.
- Sverlij S.B., A. Espinach Ros, G. Orti. 1993. Sinopsis de los Datos Biológicos y Pesqueros del Sábalo *Prochilodus lineatus* (Valenciennes, 1847) FAO Sinopsis Sobre la Pesca, No 154. Roma, Fao.: 64 p.

- Tablado A., N. Oldani. 1984. Consideraciones generales sobre las migraciones de peces en el río Paraná. Boletín de la Asociación de Ciencias Naturales del Litoral, 4 (3): 31-34. Argentina.
- Telichevsky S., A. Fortuny, G. Picotti. 1985. Ciclo sexual del sábalo (*Prochilodus platensis* Holmberg, 1888). INIDEP, Informe 89, cod. 710.
- Vidal J.C. 1967. Contribución al estudio biológico del sábalo en los ríos Paraná y Uruguay. Sec. Est. Agric. y Ganadería. 51 p.
- Welcomme R. L. 1985. River fisheries. FAO Fish. Tech.Pap., (262): 330 p.
- Welcomme R. L., A. Halls. 2003. Dependence of tropical river fisheries on flow. En R.L. Welcomme & T. Petr, (Editores). Proceedings of the Second International Symposium on the Management of Large Rivers for Fisheries Volume 2. Food and Agriculture Organization of the United Nations & Mekong River Commission. FAO Regional Office for Asia and the Pacific, Bangkok. RAP Publication 2004/17. pp. 267-284.
- Winemiller, K.O. 2005. Life history strategies, population regulation, and their implications for fisheries management. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 62:872-885.
- Winemiller, K.O. , K.A. Rose. 1992. Patterns of life-history diversification in North American fishes: implications for population regulation. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences 49:2196-2218
- Winemiller, K.O., D.C. Taphorn. 1989. La evolución de las estrategias de la vida en los peces de los llanos occidentales de Venezuela. Biollania 6:77-122.
-