



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL ALTIPLANO
ESCUELA DE POSGRADO
DOCTORADO EN CIENCIA, TECNOLOGÍA Y MEDIO
AMBIENTE



TESIS

**VARIABILIDAD DE PARÁMETROS DE HISTORIA DE VIDA DEL ISPI
(ORESTIAS ISPI LAUZANNE, 1982) EN EL LAGO TITICACA Y SU
RELACIÓN CON EL NIVEL Y TEMPERATURA DEL LAGO**

PRESENTADA POR:

RENÉ CHURA CRUZ

PARA OPTAR EL GRADO ACADÉMICO DE:

DOCTOR EN CIENCIA, TECNOLOGÍA Y MEDIO AMBIENTE

PUNO, PERÚ

2023

Reporte de similitud

NOMBRE DEL TRABAJO

VARIABILIDAD DE PARÁMETROS DE HISTORIA DE VIDA DEL ISPI (Orestias ispi LAUZANNE, 1982) EN EL LAGO TITICACA

AUTOR

Rene Chura Cruz

RECUENTO DE PALABRAS

24295 Words

RECUENTO DE CARACTERES

121831 Characters

RECUENTO DE PÁGINAS

104 Pages

TAMAÑO DEL ARCHIVO

6.2MB

FECHA DE ENTREGA

Nov 9, 2023 8:01 AM GMT-5

FECHA DEL INFORME

Nov 9, 2023 8:02 AM GMT-5

● **11% de similitud general**

El total combinado de todas las coincidencias, incluidas las fuentes superpuestas, para cada base c

- 11% Base de datos de Internet
- Base de datos de Crossref
- 3% Base de datos de trabajos entregados
- 2% Base de datos de publicaciones
- Base de datos de contenido publicado de Crossr

● **Excluir del Reporte de Similitud**

- Material bibliográfico
- Coincidencia baja (menos de 8 palabras)
- Material citado
- Bloques de texto excluidos manualmente



Rodolfo Jared Luján Cordero
ING. ESTADÍSTICO E INFORMÁTICO
CUI. 110005



DR. MARCELINO J. ARANIBAR

Resumen



UNIVERSIDAD NACIONAL DEL ALTIPLANO
ESCUELA DE POSGRADO
DOCTORADO EN CIENCIA, TECNOLOGÍA Y MEDIO
AMBIENTE

TESIS

**VARIABILIDAD DE PARÁMETROS DE HISTORIA DE VIDA DEL ISPI
(ORESTIAS ISPI LAUZANNE, 1982) EN EL LAGO TITICACA Y SU
RELACIÓN CON EL NIVEL Y TEMPERATURA DEL LAGO**

PRESENTADA POR:

RENÉ CHURA CRUZ

PARA OPTAR EL GRADO ACADÉMICO DE:

DOCTOR EN CIENCIA, TECNOLOGÍA Y MEDIO AMBIENTE

APROBADA POR EL JURADO SIGUIENTE:

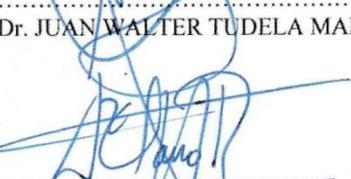
PRESIDENTE


.....
PHD. SABINO ATENCIO LIMACHI

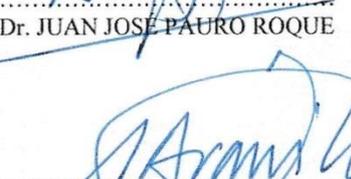
PRIMER MIEMBRO


.....
Dr. JUAN WALTER TUDELA MAMANI

SEGUNDO MIEMBRO


.....
Dr. JUAN JOSÉ PAURO ROQUE

ASESOR DE TESIS


.....
Dr. MARCELINO JORGE ARANÍBAR ARANÍBAR

Puno, 16 de enero de 2023

ÁREA: Ciencias Biomédicas

TEMA: Variabilidad de Parámetros de Historia de Vida del Ispi

LÍNEA: Recursos Naturales y Medio Ambiente



DEDICATORIA

Dedicado a mis padres Benito Felimón y Julia Guillermina.

A mis hermanos Marisol, Carmen Rocio, Yanet, Wilson y Cesar Edison.

A mi esposa Mirian Yolanda y a mis hijas Katherine Erica y Maricel Milagros.

A mis suegros Benito, Angélica y cuñados.

A la memoria de mis cuñados Nery y Ivan Ubaldo.

A la memoria de mis docentes y amigos Dr. Felipe Santiago Amachi Fernández y Dr.

Buenaventura Optaciano Carpio Vázquez.

A mis colegas del Laboratorio Continental de IMARPE Puno.



AGRADECIMIENTOS

- A mi esposa Mirian Yolanda y a mis hijas: Katherine y Maricel quienes me apoyaron y motivaron en la culminación del Doctorado. De la misma manera, quienes me dieron su apoyo y motivación, especialmente a mi Madre Julia Guillermina y hermanos: Marisol, Carmen Rocío, Yanet, Wilson y Cesar Edison.
- El apoyo brindado por la Escuela de Posgrado de la Universidad Nacional del Altiplano Puno y al Instituto del Mar del Perú que durante el desarrollo de mis estudios de posgrado han permitido enriquecer aún más mis conocimientos en el área de evaluación de los recursos pesqueros del lago Titicaca.
- A mis colegas de Laboratorio Continental de Puno que me apoyaron en culminación de la tesis a Cesar Gamarra (Coordinador), Hilda Ninaraqui, Sheila Godoy, Humberto Siguyro, Ernesto Yujra, Glicerio Amaru, Yanet Coila, Carmen Villanueva y demás colegas. De forma especial al Dr. Jorge Larry Tam Malaga por ser mi Asesor Externo del IMARPE - Callao.



ÍNDICE GENERAL

	Pág.
DEDICATORIA	i
AGRADECIMIENTOS	ii
ÍNDICE GENERAL	iii
ÍNDICE DE TABLAS	vi
ÍNDICE DE FIGURAS	vii
ÍNDICE DE ANEXOS	viii
ACRÓNIMOS	x
RESUMEN	xi
ABSTRACT	xii
INTRODUCCIÓN	1

CAPÍTULO I

REVISIÓN DE LITERATURA

1.1. Marco teórico	4
1.1.1. Edad y crecimiento de los peces	4
1.1.2. Aspectos reproductivos de los peces	4
1.1.3. Talla media de madurez sexual de los peces	5
1.1.4. Mortalidad natural y mortalidad por pesca	5
1.1.5. Análisis de curva de captura	6
1.1.6. Fluctuaciones del nivel del lago	6
1.1.7. La temperatura en el ciclo biológico de los peces	6
1.1.8. Ubicación taxonómica del ispi	7
1.1.9. Aspectos poblacionales del ispi	7
1.1.10. Lago Titicaca	9
1.1.11. Pesquería del ispi	12
1.2. Antecedentes	12



CAPÍTULO II

PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

2.1. Identificación del problema	18
2.2. Enunciados del problema	19
2.2.1. Enunciado general	19
2.2.2. Enunciados específicos	19
2.3. Justificación	19
2.4. Objetivos	20
2.4.1. Objetivo general	20
2.4.2. Objetivos específicos	20
2.5. Hipótesis	21
2.5.1. Hipótesis general	21
2.5.2. Hipótesis específicas	21

CAPÍTULO III

MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Lugar de estudio	22
3.2. Población	23
3.3. Muestra	23
3.4. Método de investigación	25
3.5. Descripción detallada de métodos por objetivos específicos	25
3.5.1. Parámetros de crecimiento	25
3.5.2. Mortalidad natural y mortalidad por pesca	27
3.5.3. Periodo reproductivo y talla media de madurez sexual	29
3.5.4. Factores ambientales con los parámetros de historia de vida del ispi	31



CAPÍTULO IV

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1. Parámetros de crecimiento del ispi (2008 – 2018)	33
4.1.1. Longitud asintótica (L_{∞})	33
4.1.2. Coeficiente de crecimiento (K)	34
4.1.3. Periodo de mayor actividad reproductiva (t_a)	37
4.1.4. Amplitud de crecimiento (C) y punto de verano (t_s)	37
4.1.5. Anomalías para la longitud asintótica y coeficiente de crecimiento	37
4.2. Mortalidad natural y mortalidad por pesca (2008 – 2018)	38
4.2.1. Mortalidad natural (M)	38
4.2.2. Mortalidad por pesca	39
4.2.3. Anomalías para mortalidad por pesca y mortalidad natural	40
4.3. Aspectos de biología reproductiva	41
4.3.1. Época reproductiva (2008-2018)	41
4.3.2. Talla media de madurez sexual	48
4.4. Relación entre nivel y temperatura con parámetros de historia de vida del ispi	52
4.4.1. Nivel del lago con parámetros de historia de vida	53
4.4.2. Temperatura del lago con parámetros de historia de vida	54
CONCLUSIONES	57
RECOMENDACIONES	58
BIBLIOGRAFÍA	59
ANEXOS	71



ÍNDICE DE TABLAS

	Pág.
1. Fases de madurez gonadal de Johansen (1924) para hembras y machos.	24
2. Escala de valores de coeficiente de correlación (Pearson y Spearman).	32
3. Parámetros de crecimiento para el ispi para el lago Titicaca (2008-2018).	34
4. Resumen de parámetros de crecimiento del ispi estimados para el lago Titicaca.	36
5. Estimación de mortalidad natural (M) para ispi por años (2008-2018).	39
6. Estimación de tasas de mortalidad para ispi por años (2008-2018).	40
7. Valores de mortalidad (Z, M y F) para ispi estimados para el lago Titicaca.	40
8. Resumen de periodos de actividad reproductiva del ispi para el lago Titicaca.	47
9. Resumen de estimaciones de L_{50} del ispi para el lago Titicaca.	50
10. Análisis de Shapiro Wilks de los parámetros estimados para el ispi.	52
11. Análisis de correlación de nivel del lago con parámetros estimados para ispi.	53
12. Análisis de correlación entre temperatura del lago con parámetros estimados para ispi.	55



ÍNDICE DE FIGURAS

	Pág.
1. Distribución y concentración del ispi en el lago Titicaca.	8
2. Evolución de biomasa del ispi (1985 – 2018).	9
3. Evolución de desembarque anual (t) de ispi en el lago Titicaca (1981 – 2018).	12
4. Localización geográfica del lago Titicaca, Perú – Bolivia.	22
5. Curva de crecimiento del ispi (2008-2018).	33
6. Variación interanual y línea de tendencia de L_{∞} y K para ispi (2008-2018).	35
7. Anomalías estandarizadas de longitud asintótica (2008-2018).	37
8. Anomalías estandarizadas de coeficiente de crecimiento (2008-2018).	38
9. Curva de captura linealizada en base a datos de edad (2008 – 2018).	39
10. Anomalías estandarizadas de mortalidad por pesca (2008-2018).	41
11. Anomalías estandarizadas de mortalidad natural (2008-2018).	41
12. Evolución mensual del IGS para hembras de ispi (2008-2018).	42
13. Evolución mensual del IGS para machos de ispi (2008-2018).	43
14. Promedio multianual del IGS mensual por sexo para ispi (2008-2018).	44
15. Evolución mensual del IAR para hembras de ispi (2008-2018).	45
16. Evolución mensual del IAR para machos de ispi (2008-2018).	46
17. Promedio multianual del IAR mensual por sexo de ispi (2008-2018).	46
18. Valores de L_{50} y su línea de tendencia para ispi (2008-2018).	49
19. Anomalías estandarizadas de L_{50} en hembras de ispi (2008-2018).	51
20. Anomalías estandarizadas de L_{50} en machos de ispi (2008-2018).	52



ÍNDICE DE ANEXOS

	Pág.
1. Número de ejemplares medidos de ispi por clase de longitud (2008-2018).	71
2. Histogramas de frecuencia de talla con las curvas de crecimiento de ispi (2008).	71
3. Histogramas de frecuencia de talla con las curvas de crecimiento de ispi (2009).	72
4. Histogramas de frecuencia de talla con las curvas de crecimiento de ispi (2010).	72
5. Histogramas de frecuencia de talla con las curvas de crecimiento de ispi (2011).	73
6. Histogramas de frecuencia de talla con las curvas de crecimiento de ispi (2012).	73
7. Histogramas de frecuencia de talla con las curvas de crecimiento de ispi (2013).	74
8. Histogramas de frecuencia de talla con las curvas de crecimiento de ispi (2014).	74
9. Histogramas de frecuencia de talla con las curvas de crecimiento de ispi (2015).	75
10. Histogramas de frecuencia de talla con las curvas de crecimiento de ispi (2016).	75
11. Histogramas de frecuencia de talla con las curvas de crecimiento de ispi (2017).	76
12. Histogramas de frecuencia de talla con las curvas de crecimiento de ispi (2018).	76
13. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en hembras (2008) (b).	77
14. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en machos (2008) (b).	77
15. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en hembras (2009) (b).	77
16. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en machos (2009) (b).	78
17. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en hembras (2010) (b).	78
18. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en machos (2010) (b).	78
19. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en hembras (2011) (b).	79
20. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en machos (2011) (b).	79
21. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en hembras (2012) (b).	79
22. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en machos (2012) (b).	80
23. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en hembras (2013) (b).	80
24. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en machos (2013) (b).	80
25. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en hembras (2014) (b).	81
26. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en machos (2014) (b).	81
	viii



27. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en hembras (2015) (b).	81
28. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en machos (2015) (b).	82
29. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en machos (2017) (b).	82
30. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en hembras (2018) (b).	82
31. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en machos (2017) (b).	83
32. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en machos (2017) (b).	83
33. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en machos (2017) (b).	83
34. Relación entre nivel del lago y longitud asintótica del ispi (2008-2018).	84
35. Relación entre nivel del lago y coeficiente de crecimiento del ispi (2008-2018).	84
36. Relación entre nivel del lago y mortalidad natural del ispi (2008-2018).	85
37. Relación entre nivel del lago y mortalidad por pesca del ispi (2008-2018).	85
38. Relación entre nivel del lago y talla media de madurez sexual en hembras (2008-2018).	86
39. Relación entre nivel del lago y talla media de madurez sexual en machos (2008-2018).	86
40. Relación entre temperatura del agua y longitud asintótica del ispi (2008-2018).	87
41. Relación entre temperatura del lago y coeficiente de crecimiento del ispi (2008-2018).	87
42. Relación entre temperatura del lago y mortalidad natural del ispi (2008-2018).	88
43. Relación entre temperatura del lago y mortalidad por pesca del ispi (2008-2018)	88
44. Relación entre temperatura del lago y L_{50} en hembras de ispi (2008-2018).	89
45. Relación entre temperatura del lago y L_{50} en machos de ispi (2008-2018).	89
46. Ejemplar adulto de ispi del lago Titicaca.	90
47. Pesquería del ispi en el lago Titicaca.	90
48. Desmallado de ispi de redes cortina en zona de Llachón (Capachica).	90
49. Constancia de acceso a los datos otorgados por IMARPE.	91

ACRÓNIMOS

LT	Longitud total
L_{∞}	Longitud asintótica del pez
K	Coefficiente de crecimiento
t	Edad de un pez
t_o	Edad teórica del pez
t_a	Mes de mayor actividad reproductiva
t_s	Punto de verano (0,1)
C	Amplitud de oscilación de crecimiento
L_{max}	Longitud máxima
\emptyset	Índice de desempeño
Rn	Valor máxima de la función <i>fitness</i>
ELEFAN	Análisis electrónico de frecuencia de tallas
ELEFAN SA	ELEFAN con paquete anidado simulado
ELEGAN GA	ELEFAN con paquete algoritmo genético
T	Temperatura media del agua
N_t	Número de individuos en clase de talla
M	Mortalidad natural
F	Mortalidad por pesca
Z	Mortalidad total
IGS	Índice gonadosomático
PG	Peso de gónada
PT	Peso total del pez
IAR	Índice de actividad reproductiva
P_L	Probabilidad de un individuo maduro a una talla
β_0	Intercepto
β_1	Pendiente
L_{50}	Talla de primera madurez sexual
r	Coefficiente de correlación (-1 ó 1)
r^2	Coefficiente de determinación
D.E.	Desviación estándar

RESUMEN

La información sobre parámetros de historia de vida del ispi (*Orestias ispi*) y su relación con el ambiente es limitado. El objetivo fue determinar la variabilidad temporal de los parámetros de historia de vida del ispi y relación con el nivel y temperatura del lago. Fue una investigación descriptiva y retrospectiva con uso de datos de muestreos biológicos procedentes de los desembarques comerciales y datos de temperatura del lago del IMARPE y del nivel de lago de SENAMHI (2008–2018). Para la estimación de los parámetros poblacionales y evaluar la variabilidad temporal se utilizó regresión lineal y para las relaciones entre variables la prueba de correlación empleando el software R. Los resultados indican que los parámetros de crecimiento presentaron variación no significativos entre años (longitud asintótica de 8.48 cm LT y coeficiente de crecimiento de 1.01 año^{-1}). La mortalidad natural y por pesca sin cambios interanuales significativos. El principal periodo reproductivo ocurre de julio a octubre y de enero a febrero. La talla media de madurez sexual difiere significativamente entre sexo con tendencia temporal negativa no significativo. El nivel y la temperatura de lago mostraron una relación negativa y positiva no significativa con los parámetros de historia de vida, excepto para el coeficiente de crecimiento que fue significativa con la temperatura del agua. Se concluye, que la mayoría de los parámetros de historia para ispi presentaron variabilidad temporal no significativa y de la misma manera en relación con nivel y temperatura del lago mostraron una correlación negativa/positiva no importante.

Palabras clave: Crecimiento, época reproductiva, lago Titicaca, mortalidad, nivel, *Orestias ispi*, talla madurez y temperatura.

ABSTRACT

The information regarding life history parameters of the ispi (*Orestias ispi*) and its relationship with the environment is limited. The objective was to determine the temporal variability of ispi's life-history parameters and their relationship with lake level and temperature. It was a descriptive and retrospective research using biological sampling data from commercial fishing landings and lake temperature data from IMARPE, as well as lake level data from SENAMHI (2008–2018). Linear regression was used to estimate population parameters and to assess temporal variability, and the correlation test was used for examining relationships between variables using R software. The results indicate that the growth parameters showed non-significant variation between years (asymptotic length of 8.48 cm TL and growth coefficient of 1.01 year^{-1}). Natural and fishing mortality remained unchanged with no significant interannual differences. The main reproductive period occurs from July to October and from January to February. The average size at sexual maturity differs significantly between sexes with a non-significant negative temporal trend. Lake level and temperature showed a non-significant negative/positive relationship with the life-history parameters, except for the growth coefficient which showed significant correlation with water temperature. In conclusion, most ispi life history parameters exhibited non-significant temporal variability, and similarly, their correlation with lake level and temperature showed a non-significant negative/positive correlation.

Keywords: Growth, lake Titicaca, level, mortality, *Orestias ispi*, reproductive season, size at maturity and temperature.

INTRODUCCIÓN

El lago Titicaca alberga una gran diversidad de especies de flora y fauna, con una importante variedad de peces nativos constituida por más de treinta especies del género *Orestias*, así como algunas especies del género *Trichomycterus* (Parenti, 1984; Sarmiento *et al.*, 1987). Además, la presencia de dos especies introducidas (trucha arco iris y pejerrey argentino). Estas especies ocupan nichos diferentes y específicos en la zona litoral, bentónica y pelágica del lago (Lüssen *et al.*, 2003; Maldonado *et al.*, 2009; Vaux *et al.*, 1988).

El ispi *Orestias ispi* (Lauzanne, 1982) es un pez nativo del grupo de las *Orestias*, con un crecimiento rápido lo que permite inferir que el reclutamiento al arte de pesca ocurre entre 7 meses y 1 año de edad, y a tamaños de entre 4 y 6 cm de longitud total (LT), respectivamente (Chura, 2012). Con un cuerpo alargado, protegido por escamas ctenoidea, pedúnculo caudal con puntos negros y redondeados; la tonalidad del cuerpo es dorado negruzco (Paca *et al.*, 2002a; Parenti, 1984). Con distribución en todo el lago entre la columna de agua de 25 y 45 m durante la noche y por debajo de los 50 m durante el día, y se aproxima a la costa por reproducción, alimentación y refugio (IMARPE, 2016a, 2018), y con preferencia alimenticia por zooplancton (Gutiérrez, 2013; IMARPE, 2012; Northcote, 2000; Sarmiento *et al.*, 1987).

El ispi sostiene la pesquería del lago y se encontró entre 30 y 68% de la captura total para el último quinquenio y con niveles de desembarques anuales de 200 a 950 t (IMARPE, 2019a; PRODUCE, 2019). En biomasa (>67%) superan grandemente a otras especies ícticas en el lago Titicaca (Calsina *et al.*, 2001; IMARPE, 2010, 2018).

La actividad pesquera del ispi es de libre acceso y su manejo actual no cuenta con medidas de ordenamiento pesquero actualizadas, lo que no garantiza una explotación racional y sostenible en el tiempo. El aumento en los niveles de desembarque pone en riesgo de sobrexplotación y traería como consecuencia el rompimiento de la cadena alimenticia del ecosistema de lago (Vaux *et al.*, 1988). Además, la explotación pesquera durante épocas prolongados y/o variaciones climáticas pueden conllevar a cambios en el ciclo de vida de los peces, manifestándose en fluctuación de su abundancia y disponibilidad; ambas variables, por separado o combinadas, actúan de forma selectiva

y pueden influir en la variabilidad de los parámetros de historia de vida, como son las tasas de crecimiento, mortalidad, reproducción y la talla de madurez sexual (De León, 2005).

El planteamiento de la presente investigación es cuantitativo, el método deductivo hipotético y analítico utilizando regresión y correlación. El objetivo general fue determinar la variabilidad temporal de los parámetros de historia de vida del ispi (*Orestias ispi*) y su relación con el nivel y temperatura del lago.

La investigación corresponde al área de las Ciencias Biomédicas y con línea de investigación de recursos naturales y medio ambiente relacionada con la conservación y aprovechamiento de recursos hidrobiológicos del lago Titicaca, el ispi. El propósito de la investigación es contar con conocimientos actualizados sobre aspectos poblaciones del ispi en el lago para establecer medidas de ordenamiento y gestión pesquero en el Perú.

El trabajo de investigación, se ha realizado en los siguientes componentes:

- ✓ **Primero:** Parámetros de crecimiento del ispi y su variabilidad temporal (2008 – 2018).
- ✓ **Segundo:** Mortalidad natural, mortalidad por pesca y su variación temporal (2008 – 2018).
- ✓ **Tercero:** Periodo reproductivo y talla media de madurez sexual y su fluctuación temporal (2008 – 2018).
- ✓ **Cuarta:** Relación entre nivel del lago Titicaca y temperatura del lago con los parámetros de historia de vida del ispi.

Con el estudio se actualizó los parámetros de la historia de vida del ispi, tales como: parámetros de crecimiento, variaciones de mortalidad natural y por pesca, la época de reproducción y la talla media de madurez sexual y su variación temporal.

El capítulo I, describe el marco teórico donde se ha sistematizado las referencias de investigaciones realizadas sobre aspectos de historia de los peces; así como la relación del nivel y temperatura de lago sobre los parámetros poblaciones de los peces,



principalmente del ispi en el lago Titicaca. En el capítulo II, se detalla el planteamiento de problema de acuerdo a los objetivos e hipótesis formulados en esta investigación. En el capítulo III, narra el lugar del estudio, se describe la población, la muestra, seguido de la metodología del trabajo para determinar los objetivos, las variables dependientes y/o independientes. El capítulo IV, explica los resultados y discusiones de la investigación a través de gráficos y cuadros estadísticos utilizando el software estadístico R v. 4.0.5. Por último, las conclusiones, recomendaciones, bibliografía consultada y anexos.

CAPÍTULO I

REVISIÓN DE LITERATURA

1.1. Marco teórico

1.1.1. Edad y crecimiento de los peces

El análisis del crecimiento corporal de un recurso pesquero constituye uno de los factores primarios importante en la dinámica de las poblaciones explotadas (Chen *et al.*, 2022; Cubillos, 2005). Estimar la edad permite conocer la estructura demográfica de una población, lo cual es esencial para establecer las transiciones entre edades, que es la base para establecer la dinámica de la población, el conocimiento de la edad es prerequisite para dilucidar los parámetros de la historia de vida como: longevidad, coeficiente de crecimiento, edad de madurez y mortalidad (Ihssen *et al.*, 1980).

El coeficiente de crecimiento se relaciona con procesos biológicos como la maduración sexual, el riesgo a la depredación, la longevidad y es fundamental para la cuantificación de la productividad del stock (Sparre & Venema, 1997). Las tasas de supervivencia y reclutamiento al stock adulto son consideradas una función positiva de las tasas de crecimiento durante las primeras etapas de vida de los peces marinos (Takahashi & Checkley, 2008).

1.1.2. Aspectos reproductivos de los peces

La reproducción es un proceso complejo que involucra tanto aspectos conductuales como fisiológicos que permiten en una primera instancia la atracción sexual de los individuos, el apareamiento y la fecundación de los huevos explotadas (Chen *et al.*, 2022; Cubillos, 2005). Además, la actividad reproductiva en los peces está

íntimamente ligada con el medio en el que se desarrolle; estos cambios encontrados en las zonas se interpretan como estrategia reproductiva (Mori *et al.*, 2011). El periodo reproductivo se presenta a través de ciclos de desove que son cambios temporales en la condición promedio que presentan los individuos de una población de peces en un ciclo anual, condición que permite una fase de reposo, madurez, desove o postdesove considerando espacio – temporal de la actividad reproductiva (Cubillos, 2005).

1.1.3. Talla media de madurez sexual de los peces

Es una de las informaciones más importantes que se necesitan conocer de una población (Roa *et al.*, 1999). Esta información, constituye uno de los parámetros reproductivos básicos en la evaluación y manejo de recursos pesqueros explotados, ya que determina la ojiva de madurez que permite separar la fracción madura de un stock de peces (Cubillos & Alarcon, 2010). Sin embargo, una intensa explotación podría ser la responsable de los cambios en los rasgos de la historia de vida como la disminución en la longitud y edad de madurez (Cerna, 2011).

1.1.4. Mortalidad natural y mortalidad por pesca

En la dinámica de poblaciones explotadas, la tasa de mortalidad natural (M) está relacionada con todas las posibles fuentes de mortalidad, excepto la pesca (Cubillos & Araya, 2007; Pauly, 1980). En efecto, la mortalidad natural (M) es un parámetro clave en la determinación de la dinámica poblacional y esta tiene influencia directa sobre los estimados de producción, ya sea en términos de crecimiento somático o la razón entre la población desovante y la abundancia de reclutas (Wiff *et al.*, 2011). Mientras, la mortalidad por pesca (F) se refiere a la proporción de peces disponibles que está siendo extraída por pesca en una unidad de tiempo corta, pudiéndose ser traducido como tasa de explotación anual (Cochrane, 2005). El coeficiente instantáneo de mortalidad natural (M) puede ser estimado mediante métodos bioanalógicos y análisis de curva de captura (Chong *et al.*, 2007).

1.1.5. Análisis de curva de captura

Para estimar la mortalidad total (Z) se estimó al aplicar la curva de captura a la curvatura que resultante de graficar el logaritmo natural de la captura en número versus la edad, es decir cuando se cuenta con datos de pesca en número por edad y se grafica el logaritmo de la captura en número por edad y se grafica el logaritmo de la pesca en función de la edad se debería esperar un gráfico en el que se observa una fracción ascendente y posteriormente una fracción lineal descendente (Cubillos, 2005).

1.1.6. Fluctuaciones del nivel del lago

Las fluctuaciones del nivel en lagos y ríos, especialmente su extensión, frecuencia y duración son las fuerzas dominantes que controlan el funcionamiento de estos ecosistemas, en particular, juega un papel importante en el zona litoral del lago y en los procesos de interfaz acuático (peces, plantas y plancton) y terrestre, y puede tener lugar en diferentes escalas espaciales y temporales bajo condiciones naturales (Evtimova & Donohue, 2016; Leira & Cantonati, 2008).

Los cambios en los niveles del lago se ven afectados por muchos factores, como la precipitación, la escorrentía directa e indirecta de las cuencas adyacentes, la evaporación de la superficie libre del lago y las interacciones entre el lago y el nivel freático (Mohammadi *et al.*, 2020). Además, los regímenes hidrológicos son motores importantes de la producción pesquera en muchos lagos debido a su influencia en el hábitat de los peces y la disponibilidad de alimentos, el éxito de la reproducción y la capturabilidad (Gownaris *et al.*, 2017).

1.1.7. La temperatura en el ciclo biológico de los peces

La temperatura tiene el potencial de afectar negativamente a los peces y la pesca en los océanos y grandes lagos a través de su influencia en el hábitat con elevadas valores de temperaturas a lo largo de la capa de agua, periodos largos de estratificación, eutrofización, hipoxia, y en relación a las poblaciones de peces podrían experimentar un crecimiento óptimo prolongado; sin embargo, los modelos no pueden predecir el efecto verdadero del cambio climático (Collingsworth *et al.*, 2017).

1.1.8. Ubicación taxonómica del ispi

La especie está situada dentro de la siguiente posición taxonómica descrita por (Atencio, 1998), de la siguiente manera:

Dominio : Eucariontes
Phyllum : Chordata
Sub Phyllum : Vertebrata
Super Clase : Pisces
Clase : Osteichthyes
Sub-clase : Actinopterygii
Super Orden: Teleostei
Orden : Cyprinodontiformes
Familia : Cyprinodontidae
Sub Familia: Orestinae
Género : *Orestias*
Especie : *ispi*
Nombre común : ispi

1.1.9. Aspectos poblacionales del ispi

1.1.9.1. Descripción morfológica

Con un cuerpo alargado, protegido por escamas ctenoidea, pedúnculo caudal con puntos negros y redondeados; la tonalidad del cuerpo es dorado negruzco; con predominancia de marcas de color marrón y negro, hasta la línea lateral, la parte ventral de tono blanco y los flancos plateado con escasas puntuaciones, entre las líneas lateral y ventral; la cabeza de forma triangular de tono marrón oscuro, boca protractil con la mandíbula inferior ligeramente sobresaliente; y posee dos aletas pectorales, una dorsal posterior, una anal y otra caudal; la aleta anal como la dorsal se ubican a la misma altura (*Paca et al.*, 2002a; Parenti, 1984).

1.1.9.2. Ecología

Especie pelágica, tiene como hábitat eventual zonas cercanas a los totorales, donde confluyen por reproducción, alimentación y refugio (IMARPE, 2009),

la fracción más abundante de la población se encuentra en la zona de media agua de lago (Vaux *et al.*, 1988). La distribución vertical de los cardúmenes se localizan principalmente a 50 m de profundidad durante el día y entre 25 y 45 m durante las horas de noche (IMARPE, 2016b, 2018).

Se distribuye en todo lago Titicaca, con concentraciones más importantes en la zona central y norte, destacando: Los Uros, Parina, Luquina, Yapura y Llachón en la bahía de Puno; en la zona central sobresale: Isla Amantani, Vilquechico, Huarisani, Quellahuyo, Jacantaya, Cariquita, Moho, Conima y Villa Tilali y en la zona sur: Villa Socca, Huayllata, Pucara, Kajje, Molino, Pomata y Yunguyo. En el 2018 el área de distribución fue de 1546.62 mn² (Figura 1) (IMARPE, 2018).

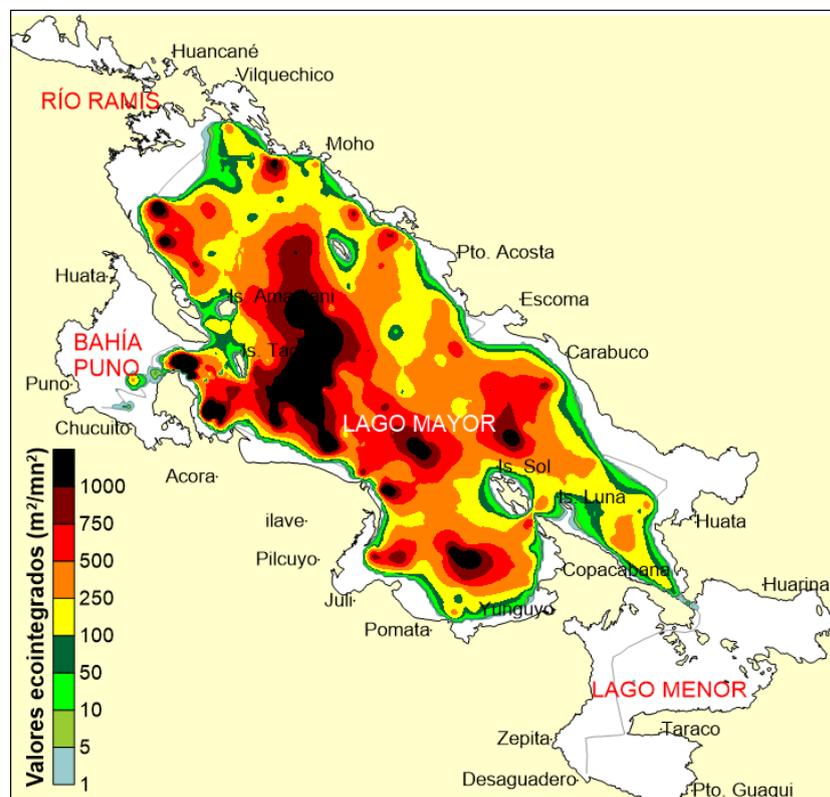


Figura 1. Distribución y concentración del ispi en el lago Titicaca.

Fuente: (IMARPE, 2018)

1.1.9.3. Población

El ispi representa más del 50% de la biomasa total de recursos pesqueros en el lago, estimándose el máximo valor en el 2017 de 76844 t y el mínimo en 1996 de 27240 t; desde 2011 hasta 2017 se determinó un incremento gradual

de 42273 a 76844 t y para el 2018 se estimó una biomasa de 73815 t (IMARPE, 2018) (Figura 2).

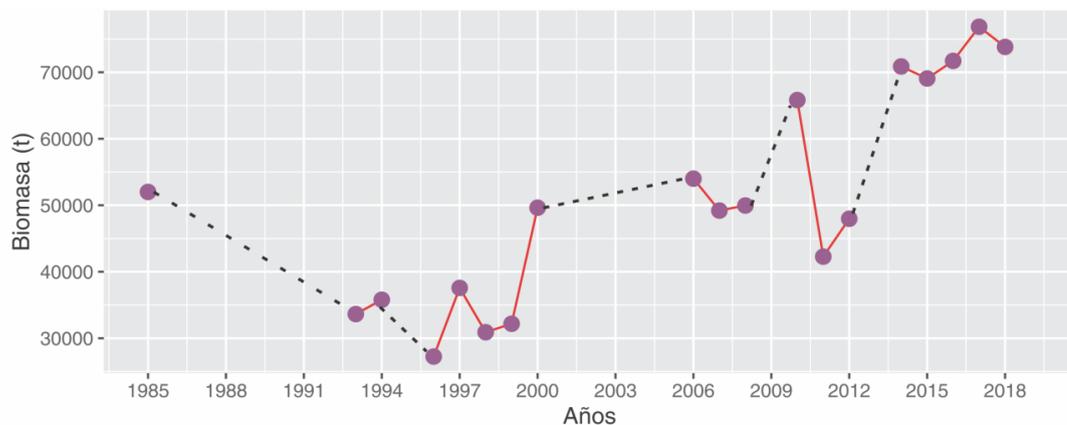


Figura 2. Evolución de biomasa del ispi (1985 – 2018). Línea discontinua = años sin evaluación.

Fuente: (IMARPE, 2018)

1.1.9.4. Alimentación

La dieta de los adultos se compone de proporciones aproximadamente iguales de copépodos y cladóceros, pero las larvas comen sólo copépodos; además de zooplánctófago, su alimentación es fitoplanctófago, bentófago, detritófago y muchos de ellos en los diferentes estadios de su vida, pueden cambiar el tipo de alimentación (Gutiérrez, 2013; IMARPE, 2012; Northcote, 2000; Sarmiento *et al.*, 1987).

1.1.10. Lago Titicaca

1.1.10.1. Aspectos morfológicos

El lago Titicaca ($15^{\circ}13'/16^{\circ}36'$ S, $68^{\circ}34'/70^{\circ}02'$ O) se ubica a una altitud de 3810 m sobre el nivel del mar, tiene una superficie de aproximadamente 8400 km^2 , un volumen de 930 km^3 , y se caracteriza por ser el segundo lago más grande y navegable en Sudamérica (Hahnenberger & Douglas, 2003; Pillco *et al.*, 2019; Wirrmann, 1991). El lago se distribuye en tres zonas: (i) el lago Mayor (6500 km^2), considerado como el área de agua más grande con la máxima profundidad de 284 m y presenta un borde costero angosto ($< 1 \text{ km}$) excepto en la zona norte, donde se localiza la desembocadura del río Ramis donde la área litoral se expande hasta los 3 km; (ii) la bahía de

Puno (500 km^2) donde el 53% de su área está cubierta de totorales y macrófitas sumergidos, y la zona litoral alcanza hasta los 4 km, con fondo promedio de 10 y 30 m y hacia el norte se encuentra el cauce del río Coata. Por último, (iii) el lago Menor (1400 km^2), separado del lago Mayor a través del estrecho de Tiquina, y la profundidad promedio de 9 m (Paredes & Gonfiantini, 1999; Wirrmann, 1991).

1.1.10.2. Fluctuaciones del nivel del agua

Las variaciones anuales en el nivel lago son establecidos por el balance existente entre los aportes y las pérdidas en agua; en abril, se presenta el máximo nivel anual del lago, al final de periodo de lluvias y del aporte de los ríos tributarios, y el mínimo ocurre en diciembre, justo antes de las lluvias del año (Roche *et al.*, 1991). En el periodo 1914-1989, la amplitud interanual de variación del nivel del lago fue de 6.37 m, con una mínima de -372 cm en diciembre de 1943 y un máximo de 265 cm en abril de 1986, con relación al cero de la escala limnimétrica (3809.93 m) (Paredes & Gonfiantini, 1999; Roche *et al.*, 1991). Desde 1914, la variación de ± 3.18 m observada generó una variación de un volumen de $\pm 3\%$ (Roche *et al.*, 1991). En 1982 al analizar estadísticamente los promedios mensuales del nivel del lago, a través del análisis espectral se observa la existencia de 2 ciclos bien definidos, uno de 5 años y otro de 20 años con el empleo de 10, 25, 30 y 35 rezagos (Antunez de Mayolo, 1992; Chura, 2012; Chura *et al.*, 2013).

Las variaciones del nivel de agua a lo largo de los meses, son en general, máximas en febrero, con un valor promedio de 0.26 m, lo cual corresponden al fuerte ascenso de las aguas inducido por el máximo de aportes globales de las lluvias y de los tributarios; las diferencias mensuales mínimas de nivel de agua se presentan generalmente en diciembre y abril, perteneciendo a los escalonamientos de los niveles mínimo y máximo anuales; y el ascenso es más marcado que el descenso debido al aporte concentrado principalmente sobre 5 meses mientras que las pérdidas por

evaporación están más regularmente repartidas a lo largo del año (Roche *et al.*, 1991).

El ascenso y descenso del nivel lago Titicaca ocasiona una disminución de la superficie de agua y el volumen; el descenso de un metro ocasiona una disminución de la superficie del agua de 1000 km² y descenso del volumen de 8 km³ aproximadamente; y para un nivel del lago de 3809 m.s.n.m., la superficie total del lago sería de 8562 km² y un volumen de agua de 903 km³, la superficie de las islas es insignificante (< 1.3% del total) (Wirrmann, 1991).

1.1.10.3. Aspectos térmicos

La temperatura promedio del agua del Titicaca fluctúa entre 11.20 °C y los 14.50 °C, lo que es un rango muy estrecho que permite que la temperatura del lago en la superficie es prácticamente constante a lo largo del año, registrándose la más baja en agosto y la más elevada en marzo (Iltis *et al.*, 1991; IMARPE, 2007, 2014, 2020). La inflexión marcada por la termoclina, que define la división entre el hipo y epilimnion, se ubica alrededor de los 60–80 m de la columna de agua, y empieza a formarse en septiembre, manteniéndose la estratificación hasta el mes de julio, en el cual la mezcla es total; por debajo de los 120 m la temperatura es constante, oscilando de 10 a 12 °C (Iltis *et al.*, 1991; IMARPE, 2020; Sáez & Blázquez, 1999).

1.1.10.4. Aspectos físicos y químicos

La transparencia del lago varía entre 2.6 y 15 m (IMARPE, 2007, 2020). El oxígeno disuelto en la superficie es de 7 mg.l⁻¹, disminuye con la profundidad, y varía según la época de año (IMARPE, 2007, 2020). En superficie el pH llega en promedio de 9.6 y en zonas de alta producción fotosintética hasta 8.7; la conductividad eléctrica oscila de 1300 a 1500 μS.cm⁻¹; y los cloro-sulfatadas sódicas con concentración de cloro (260 mg.l⁻¹), sulfatos (284 mg.l⁻¹), calcio (66 mg.l⁻¹), magnesio (34 mg.l⁻¹) y sodio (179 mg.l⁻¹) (IMARPE, 2007; PELT & CEIDAP, 1994; Sáez & Blázquez, 1999).

El nitrato fluctúa entre 0.06 y 0.24 mg.l⁻¹, el fosforo de 0.007 a 0.023 mg. l⁻¹ en la zona pelágica y de 0.16 a 0.65 mg.l⁻¹ en la zona profunda (IMARPE, 2007; Richerson *et al.*, 1977).

1.1.11. Pesquería del ispi

Sostiene la pesquería pelágica del lago y superan grandemente al pejerrey argentino en nivel de desembarque (Calsina *et al.*, 2001; IMARPE, 2010). Entre 1981 y 2000 con desembarques máximos en 1983 (1446 t), 1987 (1199 t), 1993 (1364 t) y 1997 (1077 t) y mínimos en entre 1989 y 1992, seguido del 1996 y 1999 con capturas de 100 t (Figura 3). Mientras, para la época de 2001 a 2010 con descargas de 15,7 t (2002) a 1310 t (2007). Por último, para el periodo 2011 y 2018 con una desembarque máximo de 1677 t (2011), seguido de un segundo pico de 952 t (2017) (IMARPE, 2019b; PRODUCE, 2019). En la escala estacional se evidenció un pico dentro del año en el mes de setiembre (Chura, 2012).

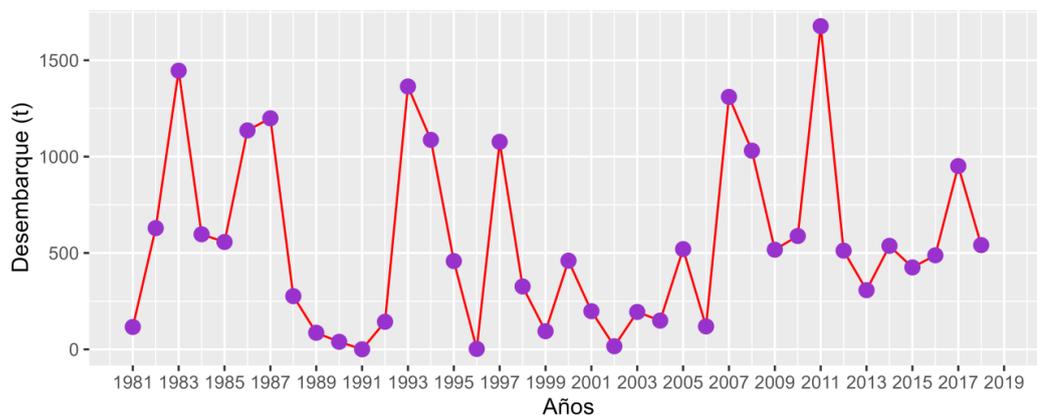


Figura 3. Evolución de desembarque anual (t) de ispi en el lago Titicaca (1981 – 2018).

Fuente: (PRODUCE, 2019)

1.2. Antecedentes

Edad y crecimiento.- Sobre estudios en recursos marinos, la variabilidad temporal y espacial de crecimiento de lenguado arenoso del sur (*Paralichthys lethostigma*) de cuatro zonas geográficas de golfo de México se determinó una variación de crecimiento entre zonas y sexo, mostrando los resultados que las condiciones ambientales consistentes a pequeña probablemente impulsan tasas de crecimiento importante (Midway *et al.*, 2015).

En zonas de altas latitudes del pacifico norte debido al cambio de régimen climático de 1976 a 1977, el crecimiento del halibut del Pacifico (*Hippoglossus stenolepis*) ha mostrado una disminución drástica en los parámetros de crecimiento en Alaska y no así en Columbia Británica (Clark *et al.*, 1999). En caso de la pesquería de la anchoveta (*Engraulis ringens*) de Perú a través de estudios de otolitos durante periodos normales y épocas El Niño en individuos de un año se determinó que en fase de presencia de El Niño el crecimiento fue menor respecto a un año normal (Goicochea & Arrieta, 2008).

De forma similar, en recursos bentónicos, como concha negra (*Anadara tuberculosa*) evaluado en el ecosistema de manglares de la costa sur del Ecuador, en un estudio de tres zonas evaluadas mostró variabilidad en los parámetros de crecimiento (70.87 a 93.45 mm para L_{∞} y 0.22 a 0.80 año⁻¹ para K) reflejando una variación intraespecífica significativa interanual por efecto de altos niveles de extracción (Flores *et al.*, 2014). De la misma, la langosta espinosa del Caribe (*Panulirus argus*) presento una variabilidad decadal de los parámetros de crecimiento, presentando ciclos de 16 a 20 años para K y de 16 años para L_{∞} (De León *et al.*, 2006).

En recursos de aguas continentales, el boquichico (*Prochilodus nigricans*) es uno de los peces más comercializados en la cuenca media y alta del río Putumayo en la zona trinacional entre Colombia, Ecuador y Perú, estudios realizados a través de composición de tamaños se determinó un crecimiento más lento en el Putumayo que en otras cuencas de la Amazonia (Bonilla *et al.*, 2018).

El crecimiento del pejerrey argentino (*Odontesthes bonariensis*) en el lago Titicaca a través de composición por tamaños en cuatro zonas de estudio se determinó que los individuos del lago Menor presentan un mejor crecimiento con respecto a otras zonas de lago (Flores, 2010).

En caso del ispi (*Orestias ispi*) cuyos estudios de edad y crecimiento de la década del 2000 se determinó, uno de primeros datos de parámetros de crecimiento, donde la longitud infinita (L_{∞}) fue de 10.6 cm longitud total (LT) con un coeficiente de crecimiento de 0.38 año⁻¹ (Paca *et al.*, 2002a). Posteriormente, en el 2010 se estimó un segundo parámetro de crecimiento, siendo el L_{∞} de 10 cm LT y una K de 0.84 año⁻¹ (IMARPE, 2010). Lo más reciente, en la determinación de parámetros de crecimiento, se estimó la longitud asintótica (L_{∞}) en 9.5 cm LT y coeficiente de crecimiento de 0.94 año⁻¹ (IMARPE, 2013). El reclutamiento del ispi al arte de pesca podría ocurrir entre 7

meses y 1 año de edad y a tamaños de entre 4 y 6 cm LT, respectivamente (Chura, 2012; Chura *et al.*, 2013).

Aspectos reproductivos.- A través de estudios de anomalías mensuales estandarizadas de series temporales del índice gonadosomático (IGS, de 1986 a 2008), para la anchoveta peruana (*Engraulis ringens*), recurso marino, se determinó una marcada estacionalidad y prolongada actividad reproductiva, lo que indica que la especie es capaz de adaptarse a las cambiantes condiciones del medio pudiendo ampliar, retrasar o prolongar su periodo de desove o producir uno o dos picos de puesta, estrategia que está vinculada, no obstante, a la estructura poblacional (Mori *et al.*, 2011). De la relación entre las variables ambientales y el índice de anchoveta (*Engraulis ringens*) del stock norte y centro de Chile para la media mensual del índice gonadosomático (IGS) para el período 1990-2010, utilizando el índice de corriente de Humboldt y el índice multivariado ENSO mostraron que el hábitat de la anchoveta cambió de frío a cálido, lo que influyó en el desarrollo de las gónadas (Contreras *et al.*, 2016).

El boquichico (*Prochilodus nigricans*) especie de valor comercial de la amazonia a través de estudio de IGS evidenció un periodo reproductivo en época de presencia de la crecida de los ríos (enero – abril) (Bonilla *et al.*, 2018). Asimismo, la llambina (*Potamorhina altamazonica*), especie valor comercial de Ucayali, el desove guarda sincronía con el incremento del nivel del agua del río Ucayali en la época de transición a creciente y en la creciente, que inicia en octubre, con intenso desove entre enero y febrero, y culmina en marzo (Flores, 2015).

La época de reproducción del ispi (*Orestias ispi*) para el lago Titicaca, en la década de los ochenta, se determinó que el pico de mayor actividad reproductiva para la zona central del lago se determinó en febrero, prolongándose hasta abril (Cruz, 1984). A inicios de la década del 2000 se estableció que el periodo reproductivo fue de enero a marzo (Treviño, 2001). En el 2006 a través de la R.M. N° 045-2006-PRODUCE se determinó el periodo de desove entre julio a octubre y de diciembre a marzo. Uno de los últimos reportes de la época de máxima de reproducción se estableció dos fases de reproducción: el más intenso, de septiembre a octubre, y otro época de desove menos intenso, de marzo a abril (IMARPE, 2012). Adicionalmente, el ispi, en cada desove expulsan entre 350 y 360 ovas maduras por hembra (IMARPE, 2010; Paca *et al.*, 2002a) y lo realizan entre las plantas acuáticas. Su vida sexual se caracteriza por una sucesión

ininterrumpida de tandas de desove (reproducción parcial), es decir, no están sincronizados sus diferentes desoves individuales (CIDAB, 2002; IMARPE, 2013).

Talla media de madurez sexual.- Estudios de longitud y edad de madurez de peces marinos, caso del bacalao del Báltico (*Gadus morhua*) se determinó que la edad a la cual el 50% de las hembras eran maduras disminuyó de 3.7 años en 1988 a 2.7 años en 1996, situación que fue relacionado a sobrepesca sobre la biomasa reproductora (Cardinale & Modin, 1999). Similar situación, se registró para la merluza común (*Merluccius gayi gayi*) pesquería explotada de Chile, donde la talla media madurez cayo desde 40 a 32 cm LT para la edad de 3 años (Cerna, 2011).

Estudios de cambios de tallas de madurez sexual en el lago Titicaca, se relaciona al mauri (*Trichomycterus dispar*) especie fuertemente explotado, donde se determinó una variación de L_{50} entre sexo, variación entre zonas y una fluctuación interanual para el periodo 2008 – 2014 (Anahua, 2017).

En caso del ispi (*Orestias ispi*), en la década de ochenta se estimó la talla de primera madurez sexual para machos en 6.44 cm LT y en hembras de 7.4 cm LT para un rango de tallas de 5.7 a 11.2 cm LT (Cruz, 1984). Otra información para este periodo, es reportado por (Sarmiento *et al.*, 1987) donde indica que para ambos sexo corresponde 6.3 cm LT. En los inicios de la década del noventa se reporta de talla media de madurez en ambos sexo de 5.5 cm LT (Lauzanne, 1982). En la última década, según estudios de IMARPE, la talla de primera madurez sexual se estimó en 6.3 cm de LT (IMARPE, 2013).

Mortalidad natural y mortalidad por pesca.- Reportes de mortalidad natural para Sudamérica en ámbito marino se relacionan a las pesquerías chilenas, principalmente peces de vida larga. Para bacalao de profundidad (*Dissostichus eleginoides*) especie de profundidad se determinó que la mortalidad natural vario de 0.10 a 0.14 año⁻¹ (Cubillos & Araya, 2007). Otra especie, como la merluza de tres aletas (*Micromesistius australis*) los valores de mortalidad natural fluctuaron entre 0.29 y 0.38 año⁻¹ para hembras y de 0.28 a 0.42 año⁻¹ para machos (Aguayo *et al.*, 2010) y para la merluza de cola (*Macruronus magellanicus*) los valores de mortalidad natural oscilaron de 0.19 a 0.32 año⁻¹ para machos y de 0.17 a 0.28 año⁻¹ para las hembras (Chong *et al.*, 2007). En caso del congrio dorado (*Genypterus blacodes*) de la zona sur-austral de Chile se calculó

valores de mortalidad natural de 0.27 año^{-1} en la zona norte y 0.23 año^{-1} en la zona sur (Wiff *et al.*, 2011). Asimismo, se reporta mortalidad natural de anchoveta (*Engraulis ringens*) del stock centro norte de Chile donde, especie de vida corta, se estimó en 1.30 año^{-1} (Canales & Leal, 2009).

En caso del ispi (*Orestias ispi*) no hay información suficiente reportada sobre mortalidad natural y por pesca, a excepción lo reportado por IMARPE, 2013 donde indica que mortalidad natural fue 1.61 año^{-1} y mortalidad por pesca de 2.70 año^{-1} .

Efecto del ambiente sobre los parámetros de historia de vida de los peces.- La naturaleza cambiante de ambiente requiere enfoques de gestión que reconocen e incluyan al ecosistema y los efectos ambientales, contándose con varios ejemplos de pesquerías en el hemisferio norte y sur del ámbito marino como: bacalao del norte (*Gadus morhua*), el eglefino (*Melanogrammus aeglefinus*), la ostra del este (*Crassostrea virginica*), y el krill antártico (*Euphausia superba*), que muestran claramente el control ambiental sobre la abundancia y distribuciones de los stock (Hofmann & Powell, 1998).

Otros ejemplos, en Sudamérica de la merluza chilena (*Merluccius gayi gayi*) uno de los recursos demersales más importantes que se pescan, a partir del 2002 se observó una disminución repentina de la abundancia con cambios en la demografía y en la distribución espacial, de estudios se determinó que el tiempo, la profundidad de agregación y la temperatura como las covariables más importantes en las fluctuaciones de abundancia del recurso (San Martín *et al.*, 2013).

Fluctuaciones del nivel del lago.- En lago Tarpon de Estados Unidos de América se determinó una relación positiva entre el nivel y el reclutamiento de la perca americana (*Micropterus salmoides*) y una relación negativa entre el nivel del lago y el recurso robaleta prieta (*Pomoxis nigromaculatus*) (Allen *et al.*, 2003).

En caso del lago Titicaca, de la relación de los niveles de desembarque del pejerrey argentino (*Odontesthes bonariensis*) entre las fluctuaciones del nivel de lago y precipitación se determinó los cambios del nivel del lago tienen efecto directo en la abundancia y disponibilidad (Chura *et al.*, 2013). De similar estudio para el ispi (*Orestias ispi*) se determinó a escala anual una relación negativa de 4 – 6 años de

desfase con el nivel del lago y a una escala estacional (mensual), de forma similar a nivel estacional, se encontró una asociación negativa entre las capturas y el nivel del lago al primer mes y un relación directa a partir del octavo mes, lo que sería explicado que el nivel de lago inciden negativamente sobre la disponibilidad en los primeros meses, la cual se revierte 8-9 meses modulada por la migración reproductiva hacia el litoral (Chura, 2012).

A partir de estos ejemplos, se argumenta que las estrategias de gestión para el futuro de las pesquerías explotadas deben incluir los efectos de la variabilidad ambiental (Hofmann & Powell, 1998).

Efecto de la temperatura en el ciclo biológico de los peces.- Las langosta espinosa del Caribe (*Panulirus argus*) de ámbito marino, se determinó que la temperatura de agua jmodula el crecimiento, lo que explica el 69% de la variabilidad de los parámetros de crecimiento, donde el coeficiente de crecimiento (K) fue máximo a una temperatura media anual de 28.1°C (De León, 2005).

Usamos modelos bioenergéticos para investigar los efectos de la temperatura inducidos por el cambio climático en el crecimiento y el consumo del salmón Chinook (*Oncorhynchus tshawytscha*), la trucha de lago (*Salvelinus namaycush*) y la trucha arco iris (*Oncorhynchus mykiss*) en los lagos de Michigan y Huron de Estados Unidos de América para un período de referencia (1964-1993) y proyectado en el período futuro (2043-2070), los resultados indicaron que la trucha de lago y la trucha arco iris estarían mejor adaptadas al clima cálido que el salmón Chinook (Kao *et al.*, 2015).

CAPÍTULO II

PLANTEAMIENTO DEL PROBLEMA

2.1. Identificación del problema

La explotación pesquera durante periodos prolongados o los cambios climáticos pueden conllevar a modificaciones en el ciclo de vida de las especies ícticas, manifestándose en variaciones de su abundancia y disponibilidad. Ambas variables, por separado o combinadas, actúan de forma selectiva y pueden influir en la variabilidad de los parámetros poblacionales, como el coeficiente de crecimiento, mortalidad, reproducción y la talla media de madurez sexual (De León, 2005).

La actividad pesquera en el lago Titicaca es importante y, como labor, es complementaria con la actividad agropecuaria, donde el recurso ispi (*Orestias ispi*) constituye en el recurso que sostiene la pesquería artesanal en el lago (IMARPE, 2013). La pesca del ispi es de acceso libre y su explotación actual no cuenta con medidas de ordenamiento pesquero actualizado, lo que no garantiza una explotación racional y sostenible en el tiempo. El incremento en los volúmenes de pesca en el tiempo pone en riesgo de sobrexplotación y como consecuencia en rompimiento de la cadena alimenticia del ecosistema del lago. Además, siendo el ispi de mayor volumen de desembarque, el destino final de la especie está siendo utilizado con fines de alimentación para la trucha arco iris en sistema de cultivo de jaulas, lo que contraviene a los dispositivos legales vigentes (D. S. N° 023-2008-PRODUCE).

En la actualidad la información de parámetros de historia de vida del ispi es escasa existiendo vacíos sobre el conocimiento de la biología y la dinámica de su población en el lago Titicaca en escala temporal, lo que no permite establecer los puntos de referencia biológica definitivos para su explotación racional y sostenible en el lago. Adicionalmente, las variables ambientales, representado por el nivel del lago y la

temperatura del agua al parecer estarían modulando los parámetros de historia de vida del ispi en el lago.

2.2. Enunciados del problema

2.2.1. Enunciado general

La investigación buscó determinar los parámetros de historia de vida del recurso ispi (*Orestias ispi*) y su relación con las variables ambientales, principalmente el nivel del lago y temperatura del agua.

Por ello se planteó la siguiente pregunta:

¿Cuál es la variabilidad de los parámetros de historia de vida del ispi (*Orestias ispi*) en lago Titicaca y si existe relación con el nivel y temperatura del lago? .

2.2.2. Enunciados específicos

- ¿Los parámetros de crecimiento del ispi (*Orestias ispi*) presentan variación para el periodo de estudio (2008 – 2018)?.
- ¿La mortalidad natural y mortalidad por pesca del ispi (*Orestias ispi*) muestran variabilidad entre 2008 y 2018?
- ¿La época reproductivo y la talla media de madurez sexual del ispi (*Orestias ispi*) difieren entre años (2008 – 2018)?.
- ¿Hay relación entre los parámetros de historia de vida del ispi (*Orestias ispi*) con el nivel y temperatura del lago?.

2.3. Justificación

El conocimiento de los aspectos reproductivos, como ciclo de desove, talla y edad de primera madurez sexual, fecundidad y potencial de desove, son aspectos de importancia relevante tanto para el conocimiento de la biología básica del recurso, como para el empleo de métodos de evaluación de stocks (Parker, 1985).

La justificación del trabajo a nivel de investigación radicó en proveer información para actualizar sobre los parámetros de historia de vida del ispi, principalmente el parámetro

de crecimiento, mortalidad natural y por pesca, biología reproductiva y talla media de madurez sexual y la posible relación de los parámetros de historia de vida con factores ambientales (nivel y temperatura del lago). Además, los parámetros poblacionales obtenidos actualizarán a la ya existentes en base a los datos de mayor número de observaciones (años).

Los parámetros de historia de vida de ispi determinados con el estudio fueron base para actualizar los puntos referencia biológica, el cual podrá asegurar la sostenibilidad del ispi en el tiempo y en el espacio del lago Titicaca, parte peruana. Los resultados obtenidos serán alcanzados al Instituto del Mar del Perú (IMARPE) y a Dirección Regional de la Producción de Puno (DIREPRO) del Gobierno Regional a través de una recomendación técnica para la implementación de medidas de ordenamiento pesquero, fortalecer el control y vigilancia y motivar a la práctica de la pesca responsable en el lago Titicaca. Además, los objetivos de la investigación se enmarcan en los alcances y mandatos del Reglamento de Ordenamiento Pesquero y Acuícola para la Cuenca del Lago Titicaca (D.S. N° 023- 2008-PRODUCE).

Por último, con los resultados obtenidos del presente trabajo se constituyen como insumo actualizado para la re-categorización del ispi de especies amenazadas de la Lista Roja de la Unión Internacional para la Conservación de la Naturaleza (UICN).

2.4. Objetivos

2.4.1. Objetivo general

Determinar la variabilidad temporal de los parámetros de historia de vida del ispi (*Orestias ispi*) y su relación con el nivel y temperatura del lago.

2.4.2. Objetivos específicos

- Estimar los parámetros de crecimiento (K y L_{∞}) del ispi (*Orestias ispi*) y su variabilidad temporal durante 2008 al 2018.
- Establecer la mortalidad natural (M) y la mortalidad por pesca (F), su variación temporal para el periodo 2008 – 2018 y la relación entre ellas.
- Determinar la época reproductiva y la talla media de primera madurez sexual del ispi (*Orestias ispi*) y su fluctuación temporal entre 2008 y 2018.

- Realizar relaciones entre el nivel y temperatura del lago con los parámetros de historia de vida del ispi (*Orestias ispi*).

2.5. Hipótesis

2.5.1. Hipótesis general

Los parámetros de historia de vida del ispi (*Orestias ispi*) muestran variabilidad interanual y están relacionados con los cambios del nivel y temperatura del lago.

2.5.2. Hipótesis específicas

- Los parámetros de crecimiento del ispi (*Orestias ispi*) presentan variación entre años (2008 – 2018).
- La mortalidad natural (M) y mortalidad por pesca (F) exhiben fluctuación entre años (2008 – 2018) para el ispi (*Orestias ispi*).
- El periodo de reproducción y la talla media de madurez sexual del ispi (*Orestias ispi*) presentan cambios entre sexo y años (2008 – 2018).
- Los parámetros de historia de vida del ispi (*Orestias ispi*) son dependientes del nivel y temperatura del lago.

CAPÍTULO III

MATERIALES Y MÉTODOS

3.1. Lugar de estudio

El estudio se efectuó en el ámbito peruano del lago Titicaca (Figura 4) ubicado a una altitud de 3809 metros sobre el nivel del mar (Wirrmann, 1991) y es el segundo cuerpo de agua más grande en Sudamérica y navegable más alto del mundo.

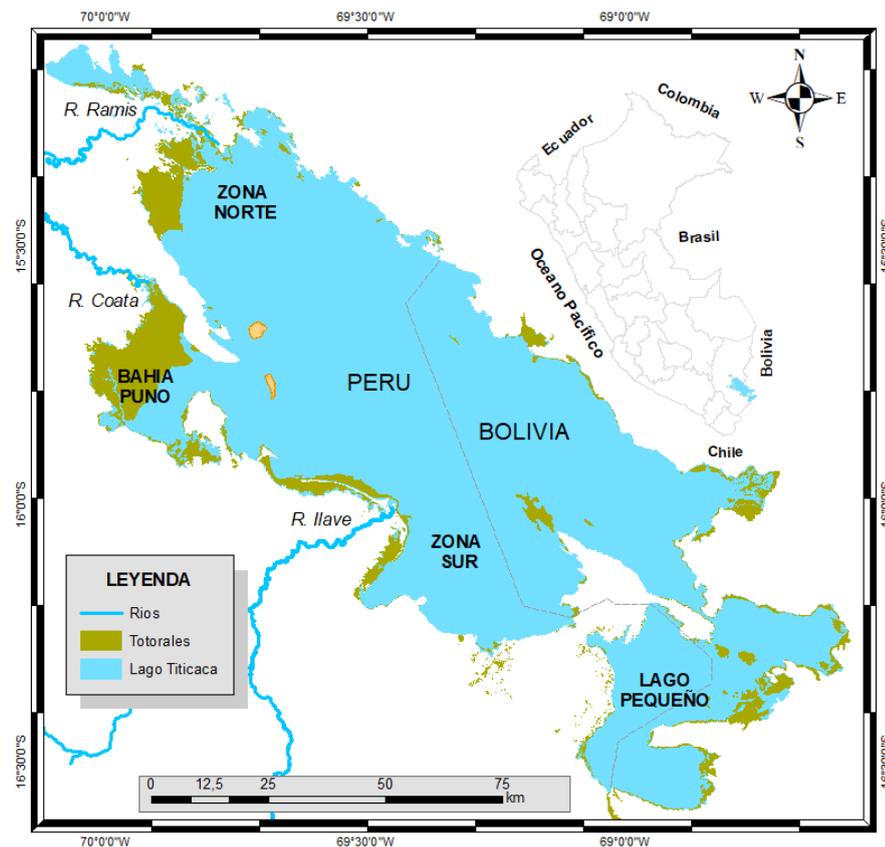


Figura 4. Localización geográfica del lago Titicaca, Perú – Bolivia.

Fuente: (IMARPE, 2018)

Según la figura 4, la zona norte del lago se encuentra el cauce del río Ramis con el caudal más importante y se caracteriza por presentar una plataforma extensa de 50 m de profundidad, destacando con mayores volúmenes de descarga del pejerrey argentino

principalmente en época de lluvia; la bahía de Puno, con profundidades por debajo de los 40 m con predominancia en su alrededor de totorales donde los peces nativos e introducidos realizan procesos de desove, el desarrollo de los primeros estadios de vida y es la segunda zona más importante en los desembarques del ispi principalmente en desembocadura el río Coata (península de Capachica); la zona sur se caracteriza por presentar una zona litoral muy reducida, con predominancia de profundidades mayores a los 80 m y en la parte media desemboca el río Ilave, el recurso ispi el de mayor volumen de desembarque, seguida del pejerrey argentino y trucha arco iris (IMARPE, 2009).

3.2. Población

La población de evaluación fueron los individuos tipo infinita de especie ispi distribuidos en diferentes concentraciones en el lago Titicaca, parte peruana (IMARPE, 2018).

3.3. Muestra

Las muestras fueron colectadas de la pesca comercial y se realizaron en zonas de desembarque del ispi en el lago Titicaca, parte peruana. Estratégicamente, se definieron principales puntos de acopio de ispi, estando estos en la bahía de Puno (Llachón y Yapura), en la zona norte (Ccotos y Ramis) y en la zona sur (Cachipucara y Juli).

Los muestreos biométricos y biológicos del ispi se realizaron en el laboratorio húmedo del Laboratorio Continental de Puno de IMARPE.

Muestreo biométrico.- El tamaño de muestra para composición por tamaños se empleó las disposiciones para el muestreo de recursos biológicos del Ministerio de Producción (R.M. N° 353-2015-PRODUCE), siendo un muestreo aleatorio o azar agrupados de 0.5 cm de longitud total (LT) al límite inferior. El promedio de ejemplares medidos por cada zona (bahía Puno, zona norte y sur) fue de 400 especímenes al mes. Se midieron para el periodo 2008-2018 un total 122001 ejemplares de ispi de múltiples muestreos de ambos sexo para un rango de tallas de 3.5 – 10 cm LT (Anexo 1).

Muestreo biológico.- El muestreo mensual fue de tipo estratificado al azar, con una periodicidad mensual procedentes del desembarque comercial, de las que se tomó sub-

muestras eligiendo 10 individuos en cada clase de talla de 0,5 cm LT al límite inferior en base a todos los rangos de longitudes de la captura; siguiendo el procedimiento de (Joo & Diaz, 2017). Se evaluaron un total de 10779 individuos, de los cuales las hembras representaron el 65.7% de total para el periodo 2008-2018. Cada individuo se le registró la longitud total (LT), el peso total (PT), el peso eviscerado (PE), consignación del sexo, prosiguió con la extracción y se pesó la gónada (PG). La talla de cada ejemplar fue validada mediante un ictiómetro graduado al cm y para establecer los pesos se empleó una balanza digital de precisión al 0.01 g.

La clasificación de las fases de madurez gonadal, se desarrolló acorde con la escala macroscópica descrito por Johansen (1924) en (Bouchon et al., 2001), que establece ocho (8) fases de madurez gonadal, tanto para machos y hembras, que corresponderán a:

Tabla 1

Fases de madurez gonadal de Johansen (1924) para hembras y machos.

Fases	Denominación
I	Pre virginal
II	Virginal
III	Madurante inicial o recuperación
IV	Madurante
V	Madurante avanzado o hidratados
VI	Desovante
VII	Parcialmente desovado/ Expulsante
VIII	Gastado o reversión ovárica / Post-expulsante

La calificación de la madurez sexual de los peces se desarrolló de forma directa en laboratorio húmedo.

Aspectos de parámetros ambientales.- La información ambiental fue facilitada por el IMARPE para la variable temperatura del agua (2009 – 2018); mientras para el nivel del lago Titicaca fue extraído del Boletín Regional Puno del Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología del Perú para el periodo 2008 - 2018.

3.4. Método de investigación

Fue una investigación descriptiva y retrospectiva, sobre la base de información de datos biológicos del ispi procedentes de la pesca comercial monitoreados por el Instituto del Mar del Perú (IMARPE) sede Puno para el periodo 2008 al 2018.

3.5. Descripción detallada de métodos por objetivos específicos

3.5.1. Parámetros de crecimiento

a) Paquete TropFishR

Se utilizó el paquete TropFishR (Mildenberger *et al.*, 2017) del software estadístico R v.4.0.5 (RCoreTeam, 2022) para evaluar la composición por tamaños mensuales del ispi para el periodo 2008-2018, siguiendo los pasos descritos en Sparre & Venema, 1997. El paquete incluye versiones mejoradas de las funciones de FAO-ICLARM Stock Assessment Tools II (FISAT II) (Gayanilo *et al.*, 2005) con algunos métodos más recientes. El paquete cuenta con versiones tradicionales y actualizadas del método de análisis electrónico de frecuencia de tallas (ELEFAN) (Pauly, 1980), utilizado en la estimación de parámetros, con nuevas técnicas de optimización (Taylor & Mildenberger, 2017) y un conjunto completo de métodos para el análisis de datos frecuencia de tamaños del ispi.

El procedimiento de la evaluación de stock basada en la talla descritos por Sparre & Venema, 1997 y para TropFishR por Mildenberger *et al.*, 2017, se implementaron dentro de un marco de arranque (Schwamborn *et al.*, 2019). Esto permitió estimar los intervalos de incertidumbre para todos los parámetros y evitar el efecto semilla (Schwamborn *et al.*, 2019).

b) ELEFAN y estimación de parámetros de crecimiento

ELEFAN es un método para estimar los parámetros de crecimiento de la función de crecimiento de von Bertalanffy a partir de la progresión de los modos de la frecuencia de tallas para un serie de tiempo (Pauly, 1980). Requiere un vector con las longitudes medias de las clases de talla definidas, una matriz con las capturas en números por clase de talla (filas) y por tiempo

de muestreo (columnas), y un vector con las fechas de los tiempos de muestreo. ELEFAN estimó los parámetros de crecimiento siguiendo 3 pasos:

- (i) "Reestructuró" los datos de frecuencia de tallas de ispi de acuerdo con un procedimiento que puntúa los intervalos de longitud en función de las desviaciones de un promedio móvil entre intervalos vecinos,
- (ii) Calcula la puntuación acumulada para un conjunto determinado de parámetros de VBGF en función de las puntuaciones *bin* que se cruzan con las curvas de crecimiento resultantes, y
- (iii) Busca parámetros de crecimiento que den como resultado el valor de puntuación máxima (Mildenberger *et al.*, 2017).

Después de los ajustes de datos de frecuencia de tallas del ispi, se aplicó un ELEFAN de arranque con función de optimización de algoritmo (Arranque de ELEFAN GA y SA) (Schwamborn *et al.*, 2019), lo que permitió evaluar las incertidumbres en torno a las estimaciones de crecimiento. Se usaron medidas de longitud total de ispi agrupadas en intervalos de clase de 0.5 cm de LT para evaluar los parámetros de crecimiento usando una función de crecimiento de von Bertalanffy oscilante estacionalmente (Pauly & Gaschutz, 1979; Somers, 1988):

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

Donde: L_t es la longitud total (cm) a la edad t , L_∞ es la longitud asintótica del pez (cm LT), K es coeficiente de crecimiento (año^{-1}) y t_0 es la edad teórica del pez cuando L_t es igual a cero. $S(t) = (CK/2\pi) \text{ seno } 2\pi(t - t_s)$, C es una constante que indica la amplitud de la oscilación, que normalmente oscila entre 0 y 1 (un valor >1 implica períodos de contracción en longitud, que es raro), y t_s es la fracción de un año (relativa a la edad de reclutamiento, $t = 0$) donde comienza la oscilación de la onda sinusoidal (es decir, se vuelve positiva).

Un valor inicial de L_∞ se estimó de L_{max} , derivado de la media del 1% de los peces más grandes de la muestra y siguiendo la fórmula de Taylor (1958):

$$L_\infty = \frac{L_{max}}{0.95}$$

Los parámetros de crecimiento se evaluaron utilizando un promedio móvil (MA). Dado que se sabe que los parámetros son sensibles a la configuración de MA (Taylor & Mildenerger, 2017), a la función bootstrapped de ELEFAN GA y SA se volvieron a ejecutar para cada evaluación con MA de intervalo de tamaño de 5 y 7.

Los valores estimados de L_{∞} y K se utilizaron para calcular el índice de desempeño del crecimiento (ϕ , \emptyset) definido por (Pauly & Munro, 1984) como:

$$\emptyset = \log K + 2\log L_{\infty}$$

Para determinar la variabilidad interanual de los parámetros de crecimiento (K y L_{∞}) de ispi fueron explorados mediante los siguientes índices:

$$\text{Anomalía estandarizada de crecimiento (A.E.C.)} = (X_i - X_m)/D.E.$$

Donde: X_i : parámetro analizado (K y L_{∞}) en el año i , X_m : valor promedio para el periodo (2008-2018) del parámetro analizado y D.E.: desviación estándar del parámetro (K y L_{∞}) para la época de estudio.

c) Edad teórica del pez (t_0)

Los valores de edad hipotética cuando LT es cero (t_0) se obtuvieron a través de la ecuación de (Pauly, 1979):

$$\log(-t_0) = -0.392 - 0.275 * \log(L_{\infty}) - 1.038 * \log(K)$$

Con los resultados de parámetro de crecimiento de ispi se elaboró una gráfica de serie de tiempo de la variabilidad de los parámetros de crecimiento (L_{∞} y K) y se realizó un análisis de regresión lineal simple para evaluar la significancia de la tendencia.

3.5.2. Mortalidad natural y mortalidad por pesca

La mortalidad natural (M) del ispi para cada año fue obtenida por la ecuación empírica propuesta por Pauly (1980) que relaciona la temperatura media del agua ($^{\circ}\text{C}$) del lago Titicaca para cada año (2008-2018), parámetros de crecimiento (K y L_{∞}) y que tiene la forma:

$$\log(M) = -0.0066 - 0.279 \log(L_{\infty}) + 0.6543 \log(K) + 0.4634 \log(T)$$

Adicionalmente, se estimó M con la ecuación empírica de (Then et al., 2015):

$$M = 4.11K^{0.73}L_{\infty}^{-0.33}$$

Donde: L_{∞} y K son parámetros de crecimiento de von Bertalanffy y T es la temperatura media del agua (14.3 °C) para el periodo 2008-2018. El valor de mortalidad natural (M) se estimó de la media de las dos ecuaciones utilizadas.

La mortalidad por pesca (F) se estimó de la resta entre la mortalidad total (Z) y mortalidad natural (M).

$$F = Z - M$$

La tasa instantánea de mortalidad total (Z) se estimó con el método de curva de captura por longitud convertida por talla linealizada:

$$\log\left(\frac{N_i}{dt_i}\right) = a + bt$$

Donde: N_i es el número de individuos en la clase de talla i , dt_i es el tiempo que necesita el pez para crecer en esa clase i (Pauly, 1990; Pauly et al., 1995), a es el intercepto, b corresponde a $-Z$, y t es la edad relativa (edad $- t_0$). La estimación de Z se utilizó el paquete TropFishR (Mildenberger et al., 2017) del software estadístico R v.4.0.5 (RCoreTeam, 2022)

Para detectar cambios interanuales de mortalidad natural se determinó a través de la ecuación de anomalía estandarizada de M a través de:

$$A.E.M. = (M_i - M_m)/D.E.$$

Donde: M_i : mortalidad natural en el año i , M_m : valor promedio mortalidad natural para el periodo (2008-2018) y D.E.: desviación estándar para la etapa de estudio.

En caso de mortalidad por pesca (F) se realizó el mismo procedimiento que para la mortalidad natural (M).

Con los resultados de mortalidad natural y por pesca de ispi se elaboraron figuras de serie de tiempo y se desarrolló un análisis de regresión lineal simple para evaluar la significancia de la tendencia de ambas variables.

3.5.3. Periodo reproductivo y talla media de madurez sexual

El periodo reproductivo y/o desove del ispi fue determinado mediante los análisis de progresión mensual de: i) el índice gonadosomático (IGS) y ii) el índice de actividad reproductiva (IAR). Se reconoció actividad reproductiva importante cuando estos índices alc9ancen sus más altos valores dentro de un ciclo anual (Buitrón *et al.*, 2011).

Durante el periodo de 2008 a 2018 se muestrearon 10779 ejemplares de ispi, de los cuales 65.7% fueron individuos hembras. Con esta información, se estimaron los siguientes indicadores:

El **índice gonadosomático** (IGS): La variabilidad temporal (a escala mensual) de este índice se logró establecer periodos de reproducción. El cálculo del IGS fue realizado según lo descrito por (Buitrón *et al.*, 2011), cuya expresión es la siguiente:

$$IGS = \frac{\sum_{i=1}^n \frac{PG_i}{PT_i - PG_i} * 100}{n}$$

Donde: PG_i es el peso de la gónada (g) y el PT_i el peso total del pez (g) de cada espécimen, n es el número total de ejemplares analizados mensualmente. Para calcular el promedio de IGS se descartó a individuos en fases I a II (inmaduros). La señal estacional del IGS en el periodo 2008 y 2018, se determinó a través de un promedio mensual de los IGS individuales. Este procedimiento se realizó para ambos sexo.

El **índice de actividad reproductiva** (IAR) modificada por (Buitrón *et al.*, 2011) para hembras de ispi, se consideró la fracción porcentual del número de ejemplares correspondientes a los grupos “madurante” (fases IV y V) y “desovante” (fases VI y VII) entre el número total de hembras adultas (ejemplares en fases del III al VIII).

$$IAR = \frac{(H_M + H_D)}{H_A} * 100$$

Donde: H_M es el número de hembras en el grupo “madurante”, H_D es el número de hembras en el grupo “desovante”, y H_A es el número total de hembras adultas.

La señal mensual del IAR en el periodo 2008 y 2018, se determinó a través de un promedio mensual de los IAR individuales.

Talla media de madurez sexual (L_{50})

La L_{50} corresponde a la talla media del grupo de los individuos que por primera vez en su ciclo vital empiezan a ser sexualmente maduros (Cubillos & Alarcon, 2010). Teóricamente, los ejemplares jóvenes o de tallas menores se encuentran en una etapa virginal durante su ontogenia. Posteriormente, a medida que van creciendo, empiezan a acrecentar en las gónadas características diferenciales propias de la madurez gonadal; estas características se empiezan a evidenciar a partir de fase III según la escala de Johansen (Buitrón *et al.*, 2011).

Para calcular la L_{50} se compararon ejemplares en estado inmaduro, en relación a todos los que se encuentran en actividad madurante para cada rango de tallas, conforme al rango de tamaño que se incrementa, la proporción o porcentaje de individuos maduros que se incrementa; la curva de porcentaje de maduración en la amplitud de longitudes u ojivas de madurez, se grafica como una curva sigmoidea, en la cual el 50% representa la talla de primera madurez (Vazzoler, 1982).

El uso de esta metodología radica en los siguientes pasos:

- a) Establecimiento a partir de una extensa amplitud de tallas, desde ejemplares pequeños hasta grande.
- b) Identificación de la época del año donde empieza la maduración hasta el desove, donde se evaluó la oscilación mensual del índice gonadosomático (IGS).
- c) Categorización de hembras en dos sub-grupos: inmaduras, en individuos que mostraron fases de madurez gonadal I y II; y el grupo de maduras estuvo compuesto por las fases III y IV. No se consideró las otras fases de madurez debido a que el objetivo de este análisis fue establecer la talla de transición de inmaduros a maduros.
- d) Se empleó un modelo logístico de madurez sexual (Flores, 2015).

Para el cálculo de L_{50} del ispi se utilizó el paquete *matSize* (Torrejón, 2020) del software estadístico R v.4.0.5 (RCoreTeam, 2022), construida con ecuaciones de Roa *et al.* (1999). La probabilidad de ser maduro sobre una talla dada fue estimada con una regresión logística frecuentista usando remuestreo (“bootstrap”) y permitiendo el reemplazo, para estimar la probabilidad media y el intervalo de confianza:

$$P_l = \frac{1}{1 + \exp^{-(\beta_0 + \beta_1 * l)}}$$

Donde P_l es la probabilidad de un individuo maduro a una longitud l , β_0 es el intercepto y β_1 es la pendiente.

$$L_{50} \text{ es estimada como: } L_{50} = -\frac{\beta_0}{\beta_1}$$

Donde, L_{50} representa la talla de madurez (cm LT).

La talla media de madurez sexual del ispi se estimó con información biológica proveniente de los meses de mayor actividad reproductiva tal como recomienda (Cerna, 2011; Leal *et al.*, 2011). La variación interanual de la talla media de madurez sexual (L_{50}) del ispi por sexo fueron exploradas a través de las anomalías estandarizadas de L_{50} , según:

$$A.L_{50} = (L_{50_i} - L_{50_m})/D.E.$$

Donde: L_{50_i} : talla media de madurez sexual año i ; L_{50_m} : valor medio de talla media de madurez sexual para la época (2008-2018), y D.E.: desviación estándar para el periodo de estudio.

Se elaboraron gráficas de serie de tiempo de la época de reproducción y de la talla media de madurez sexual. Además, se elaboró un análisis de regresión lineal simple para evaluar si las tendencias fueron significativas para talla media de madurez sexual.

3.5.4. Factores ambientales con los parámetros de historia de vida del ispi

Se elaboraron gráficos de dispersión de los factores ambientales con los parámetros de historia de vida del ispi, y luego se determinó relaciones entre variables de

estudio con dos pruebas estadísticas para la medición de la correlación (Pearson y Spearman) (Tabla 2) previa evaluación de normalidad de Shapiro Wilks.

Tabla 2.

Escala de valores de coeficiente de correlación (Pearson y Spearman).

Valor	Tipo de correlación
-1	Correlación negativa grande y perfecta
-0.80 a -0.99	Correlación negativa muy alta
-0.60 a -0.79	Correlación negativa alta
-0.40 a -0.59	Correlación negativa moderada
-0.20 a -0.39	Correlación negativa baja
-0.01 a -0.19	Correlación negativa muy baja
0	Correlación nula
0.01 a 0.19	Correlación positiva muy baja
0.20 a 0.39	Correlación positiva baja
0.40 a 0.59	Correlación positiva moderado
0.60 a 0.79	Correlación positiva alta
0.80 a 0.99	Correlación positiva muy alta
1	Correlación positiva grande y perfecta

Fuente: Hernández *et al.*, 2014

CAPÍTULO IV

RESULTADOS Y DISCUSIÓN

4.1. Parámetros de crecimiento del ispi (2008 – 2018)

4.1.1. Longitud asintótica (L_{∞})

El valor multianual de la longitud asintótica se estimó en 8.48 cm LT (D.E. = 0.69 cm LT) con un valor mínimo de 8.03 cm LT (2011) y máximo de 9.95 cm LT (2009) (Tabla 3, Figuras 5). La serie presenta un incremento desde 2008 al 2009, seguido de un descenso gradual hasta 2011 (8.03 cm LT), mientras para el periodo entre 2012 y 2018 se mantuvo constante de 8.05 a 8.55 cm LT, excepto del 2014 donde presentó un máximo de 9.31 cm LT (Tabla 3). La tendencia muestra una disminución gradual no significativa ($r^2 = 0.31$; $p = 0.072$) a razón de 0.11 cm LT/año (Figura 6), lo cual no apoyo la hipótesis planteada.

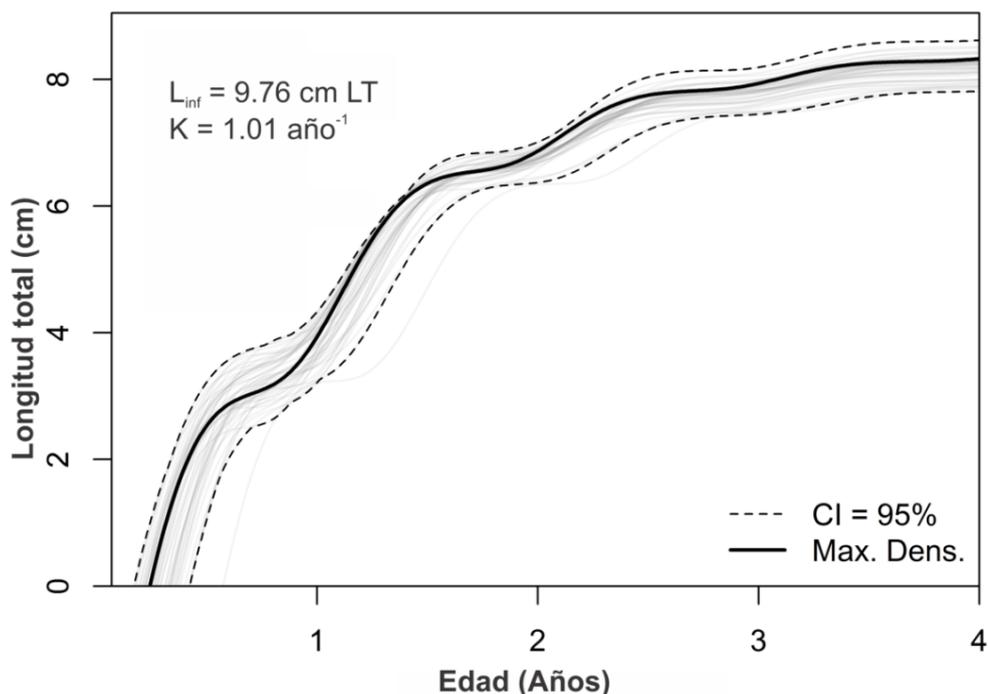


Figura 5. Curva de crecimiento del ispi (2008-2018).

4.1.2. Coeficiente de crecimiento (K)

El coeficiente multianual de crecimiento se calculó en 1.01 año^{-1} (D.E. = 0.04 año^{-1}) con valores que fluctuaron entre 0.98 año^{-1} (2008) y 1.10 año^{-1} (2016) (Tabla 3, Figuras 5). Los valores de los coeficientes de crecimiento muestran un incremento entre 2008 a 2010, continúan con un descenso (2011) y aumento (2012), seguido de una disminución gradual hasta el 2018 (1.01 año^{-1}) excepto de un máximo en el 2016. La tendencia del coeficiente de crecimiento fue constante a lo largo de años ($r^2 = 0.0047$; $p = 0.84$) (Figura 6) y no avalo la hipótesis formulada.

Tabla 3

Parámetros de crecimiento para el ispi para el lago Titicaca (2008-2018).

Años	L_{∞} (cm LT)	K (año^{-1})	t_a	C	t_s	\emptyset	Rn	t_o	n
2008	8.67	0.98	0.38	0.66	0.38	1.867	0.82	-0.19	13659
2009	9.95	1.01	0.57	0.83	0.10	2.000	0.82	-0.17	25786
2010	9.66	1.09	0.75	0.78	0.42	2.007	0.41	-0.15	10792
2011	8.03	1.03	0.94	0.98	0.90	1.822	0.98	-0.18	18148
2012	8.40	1.09	0.49	0.45	0.51	1.886	0.78	-0.16	10900
2013	8.20	1.03	0.23	0.98	0.13	1.840	0.63	-0.18	8826
2014	9.31	1.02	0.46	0.73	0.32	1.946	0.56	-0.18	8418
2015	8.18	1.02	0.48	0.81	0.43	1.834	0.45	-0.19	7154
2016	8.55	1.10	0.48	0.86	0.35	1.905	0.47	-0.16	6951
2017	8.04	1.01	0.95	0.96	0.96	1.815	0.85	-0.19	6832
2018	8.05	1.01	0.99	0.97	0.97	1.816	0.66	-0.19	4535
2008- 2018	8.48	1.01	0.24	0.76	0.23	1.861	0.30	-0.19	122001
D.E.	0.69	0.04	0.26	0.16	0.31	0.07	0.19	0.01	----

El inicio de la curvas de crecimiento para ispi entre 2008 y 2018 oscilo entre años, predominando los meses de julio (2013 y 2018), agosto (2008 y 2017) y octubre

(2011 y 2012) cuyos meses coincidieron con los picos del IGS dentro de un ciclo anual (Anexos 2 al 12).

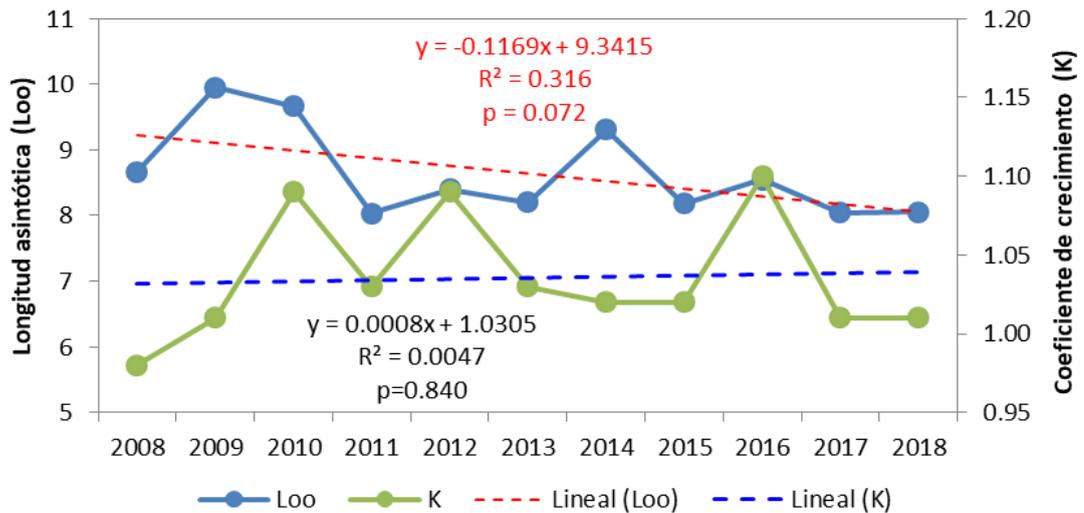


Figura 6. Variación interanual y línea de tendencia de L_{∞} y K para ispi (2008-2018).

De los resultados de parámetros de crecimiento (L_{∞} y K) para el periodo (2008-2018) indicaron que presentó variaciones no significativas en la curva de crecimiento para ispi para diferentes años y estas fluctuaciones se presentaron para longitud asintótica como el coeficiente de crecimiento (Tabla 3). Además, de los resultados de parámetros de crecimiento determinados indican el ispi es una especie de tamaño pequeño con respecto a otras especies de Orestias para el lago y con una velocidad de crecimiento de moderado a rápido (IMARPE, 2013). Por último, los peces pequeños por lo general tienden a presentar una velocidad de crecimiento rápido en relación a los peces grandes (Anderson *et al.*, 2021; Haddon, 2011; Ziegler *et al.*, 2007).

Los parámetros de edad y crecimiento para ispi estimados en el presente estudio presentan variabilidad con respecto a otros trabajos desarrollados (Tabla 4). Se registró una longitud asintótica máxima de 10.6 cm LT en el 2000 (Paca *et al.*, 2002b) a 8.48 cm LT (periodo 2008-2018); variación que podría estar relacionado a los proceso de fluctuación de la temperatura del agua (Clark *et al.*, 1999; Goicochea & Arrieta, 2008; Midway *et al.*, 2015), zonas del lago (bahía Puno) y/o efecto de sobrepesca y predación (pejerrey argentino y trucha arco iris) o una plasticidad de la especie ante diferentes situaciones de explotación pesquera, tamaño de la

población e intensidad de reclutamiento o comportamiento con una estrategia tipo periódica en su ciclo de vida (De León, 2005). La disminución de la longitud asintótica de 10.6 a 8.48 cm LT en 2.12 cm (Tabla 4) podría atribuirse a los cambios en la selectividad (uso de tamaños de mallas más pequeños) en estas dos décadas pasadas que ha conducido a una ausencia de individuos de mayor talla en las capturas del ispi (IMARPE, 2020). Asimismo, los valores de L_{∞} presentaron relación negativa con talla media de madurez sexual y talla media de captura y que esta sería efecto indirecto de la pesca, selectividad y/o efecto del ambiente.

Tabla 4

Resumen de parámetros de crecimiento del ispi estimados para el lago Titicaca.

Periodo de estudio	L_{∞} (cm)	K (año ⁻¹)	t_0 (año)	\emptyset	Rn	n	Autor
2000	10.60	0.38	---	1.63	---	---	Paca <i>et al.</i> (2002a)
2010	10.00	0.84	-0.041	1.92	---	10792	IMARPE (2010)
2007-2013	10.50	0.94	----	2.02	---	104418	IMARPE (2013)
2008-2018	8.48	1.01	-0.190	1.86	0.30	122001	Presente estudio

Para otras especies de aguas continentales, como el pejerrey argentino *Odontesthes bonariensis* de lago Titicaca se determinó variación en el crecimiento entre zonas del lago (lago Menor y lago Mayor) (Flores, 2010); así como para el boquichico *Prochilodus nigricans* en las cuencas hidrográficas del río Putumayo (Bonilla *et al.*, 2018). Sin embargo, los resultados sobre estudios de edad y crecimiento en especies ícticas puede diferir entre stock de la misma especie (Sparre & Venema, 1997) y/o mostrar variación de coeficientes de crecimiento que puede ser producto del uso de diferentes métodos y/o herramientas de estimación (Osei *et al.*, 2021; Schwamborn *et al.*, 2019).

Los índices de desempeño de crecimiento (\emptyset) fluctuaron de 1.816 (2018) a 2.007 (2010) con una media multianual de 1.861 y siendo muy diferente a los estimado para el periodo 2000-2013. Del análisis comparativo del índice de crecimiento (Tabla 3) mostró una variación baja (coeficiente de variabilidad de 3.8%), lo que se interpreta que los parámetros de crecimiento del ispi fueron similares entre años para el lago (Gonzales *et al.*, 2019).

4.1.3. Periodo de mayor actividad reproductiva (t_a)

La media interanual de la época de mayor actividad reproductivo se determinó para el mes de marzo (Tabla 3) y en la escala interanual los meses más predominantes de t_a fueron los meses de junio y noviembre, periodos que corresponde a la época de actividad reproductiva del ispi para el Titicaca (R.M. N° 022-2011-PRODUCE).

4.1.4. Amplitud de crecimiento (C) y punto de verano (t_s)

Los valores de amplitud de crecimiento se estimaron de 0.45 (2012) a 0.98 (2011 y 2013) con valor interanual de 0.76 (D.E. = 0.16) para el periodo 2008-2018 (Tabla 3). A escala interanual se registró el aumento a razón de 0.02 año^{-1} ($r^2=0.18$) y una tendencia positiva no significativa. Mientras, los valores t_s se ubicaron de 0.10 (2009) a 0.97 (2018) y un valor interanual de 0.23 (D.E. = 0.31) para la época de estudio; y con aumento a razón de 0.04 año^{-1} ($r^2=0.24$) (Tabla 3).

4.1.5. Anomalías para la longitud asintótica y coeficiente de crecimiento

Las anomalías estandarizadas de parámetros de crecimiento (L_∞ y K) muestran variabilidad interanual. En caso de longitud asintótica se determinó ciclos de 3 años con valores positivos entre 2008 y 2010, seguido por unos valores negativos (2011-2013); interrumpiéndose en el 2014 (anomalía positiva) y continuar con anomalía negativa de 2015 a 2018 (Figura 7).

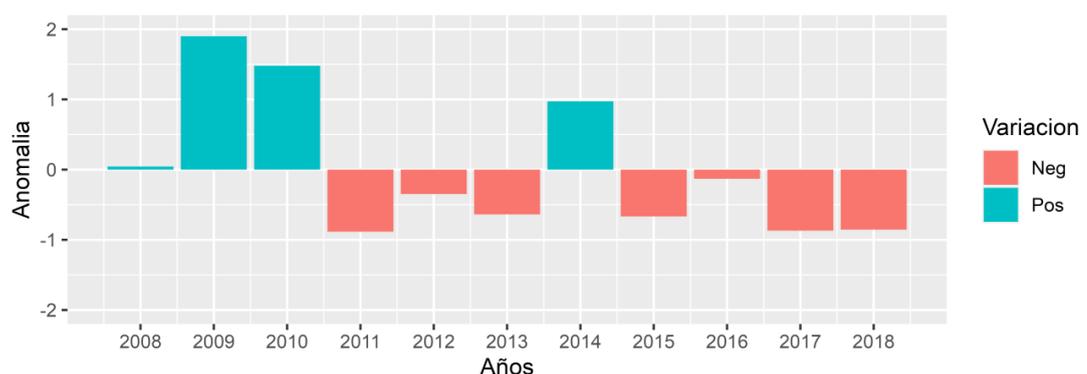


Figura 7. Anomalías estandarizadas de longitud asintótica (2008-2018).

En caso del coeficiente de crecimiento no se determinó ciclos definidos, presentando valores positivos para los años 2010, 2012 y 2016; mientras para el resto de los años con anomalías negativas (Figura 8).



Figura 8. Anomalías estandarizadas de coeficiente de crecimiento (2008-2018).

4.2. Mortalidad natural y mortalidad por pesca (2008 – 2018)

Las tasas de mortalidad son una medida que sirve para medir a qué velocidad desaparecen los peces de una población y son parámetros críticos en la elaboración de regulaciones para una pesca sostenible (Ogle, 2016). La mortalidad natural con mortalidad por pesca mostró una relación indirecta no significativa ($r^2=0.14$; $p = 0.25$) y por consiguiente las variables (M y F) fueron independientes ($t_{1,9} = 0.126$; $p = 0.1259$).

4.2.1. Mortalidad natural (M)

La estimación interanual más alta se obtuvo con la aproximación de Pauly (1980) en 2.09 año^{-1} mientras con el método de Then *et al.* (2015)) se calculó en 1.91 año^{-1} . El valor promedio interanual (2008-2018) entre dos métodos se estimó en 2.00 año^{-1} (D.E.= 0.31 año^{-1}).

Para el periodo 2008-2018, la mortalidad natural fluctuó entre 1.32 año^{-1} (2014) y 2.52 año^{-1} (2008), con valores mínimos en 2009 y 2014 y máximos en 2008, 2010, 2013 y 2016 y (Tabla 5). Sin embargo, la línea de tendencia de mortalidad natural no fue significativa a lo largo del periodo ($r^2 = 0.028$; $p = 0.63$) y no apoyo la hipótesis nula.

La tasa de mortalidad natural interanual estimado para el presente estudio es mayor a lo estimado por IMARPE (2013) que fue de 1.61 año^{-1} . Las variaciones de mortalidad natural posiblemente estén asociadas a la desigualdad en los parámetros de crecimiento estimados para el ispi para cada época evaluado.

Tabla 5

Estimación de mortalidad natural (M) para ispi por años (2008-2018).

Método	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2008-2018
Pauly (1980)	2.67	1.77	2.29	2.09	1.95	2.20	1.35	2.08	2.41	2.07	2.10	2.09
Then <i>et al.</i> (2015)	2.38	1.65	2.08	1.90	1.79	1.99	1.29	1.91	2.18	1.88	1.92	1.91
Valor promedio	2.52	1.71	2.19	1.99	1.87	2.09	1.32	2.00	2.30	1.98	2.01	2.00
T. media anual del lago (°C)	14.0	14.0	14.4	14.3	14.4	14.3	14.5	14.5	14.5	14.2	14.1	14.3

4.2.2. Mortalidad por pesca

La mortalidad total (Z) interanual (2008-2018) obtenidos de la curva de captura linealizada se estimó en 4.48 año^{-1} (con un intervalo de confianza de 4.19 a 4.77 año^{-1}) (Figura 9; Tabla 5). Los valores de mortalidad total oscilaron entre 3.48 año^{-1} (2011) a 5.09 año^{-1} (2014), con valores máximos en el 2009, 2013, 2016 y 2018 y mínimos en 2011, 2015 y 2017 (Tabla 5). Los valores altos de mortalidad total observados pueden ser al efecto impacto de la pesca, cuya consecuencia directa puede causar fluctuaciones en la abundancia, en relación a un ecosistema equilibrado, y así como en la estructura de tallas, con una disminución en las longitudes máximas (Sparre & Venema, 1997). El esfuerzo de pesca puede explicar las diferencias de valores de mortalidad total entre años.

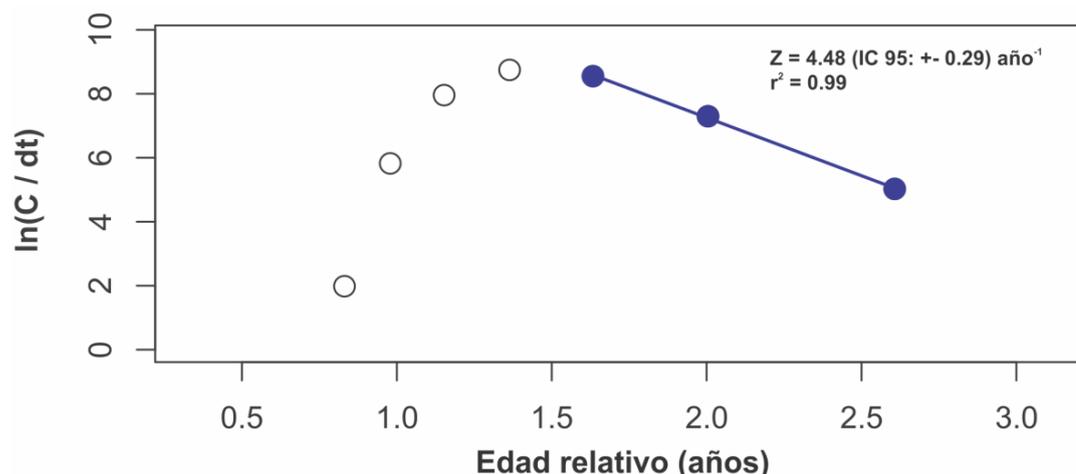


Figura 9. Curva de captura linealizada en base a datos de edad (2008 – 2018).

Siendo, la mortalidad por pesca (F) es la diferencia entre mortalidad total (Z) y mortalidad natural (M) ($F=Z-M$). Se estimó la mortalidad por pesca interanual para el periodo de 2008-2018 en 2.48 año^{-1} (D.E. = 0.51 año^{-1}) con valores mínimos en

2008, 2011, 2015 y máximos en 2009, 2013 y 2018 (Tabla 6). Sin embargo, la línea de tendencia de mortalidad por pesca fue constante a lo largo de los años ($r^2 = 0.005$; $p = 0.82$) y no avalo la hipótesis formulada.

Tabla 6

Estimación de tasas de mortalidad para ispi por años (2008-2018).

Mortalidad	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2008-2018
M. Total (Z)	4.76	4.96	4.54	3.48	4.29	5.09	4.25	3.94	4.78	4.26	4.91	4.48
M. Natural (M)	2.52	1.71	2.19	1.99	1.87	2.09	1.32	2.00	2.30	1.98	2.01	2.00
M. Pesca (F)	2.24	3.25	2.36	1.49	2.42	3.00	2.93	1.95	2.48	2.28	2.90	2.48

Se determinó que los valores de mortalidad de pesca (F) entre 2008 y 2018 presentaron una relación significativa con los volúmenes de desembarque del ispi después del primer año ($r^2 = 0.54$) y de forma similar con la biomasa ($r^2 = 0.12$), lo que se interpreta que un aumento de la mortalidad por pesca produce una disminución principalmente en los niveles de desembarque después del primer año.

No existe estudios sobre tasas de mortalidad para el ispi en el lago Titicaca, excepto el trabajo de IMARPE (2013) donde la tasa de mortalidad total se asemeja a lo estimado el presente estudio; mientras los valores de tasa de mortalidad natural y mortalidad por pesca presentan diferencias (Tabla 7).

Tabla 7

Valores de mortalidad (Z, M y F) para ispi estimados para el lago Titicaca.

Periodo de estudio	Z (año ⁻¹)	M (año ⁻¹)	F (año ⁻¹)	Autor
2007-2013	4.31	1.61	2.70	IMARPE (2013)
2008-2018	4.48	2.00	2.48	Presente estudio

4.2.3. Anomalías para mortalidad por pesca y mortalidad natural

Las anomalías estandarizadas de los valores de mortalidad natural y mortalidad por pesca presentan variabilidad interanual. En caso de la mortalidad por pesca no se determinó ciclos definidos, las anomalías positivas se presentaron en el 2009, 2013, 2013 y 2018 y valores negativos se estableció en el 2011 y 2015 (Figura 10). Los valores positivos de mortalidad por pesca se determinaron cuando los volúmenes de

desembarque fueron negativos, lo que demuestra que la dinámica de la mortalidad por pesca es producto del evolución de la pesca (Cochrane, 2005).

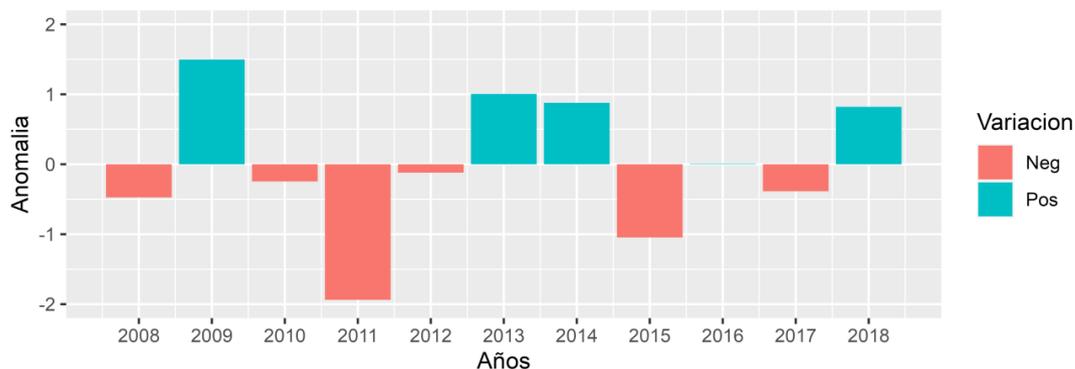


Figura 10. Anomalías estandarizadas de mortalidad por pesca (2008-2018).

Las anomalías positivas de mortalidad por pesca presentaron correspondencia con valores máximas de talla media de captura interpretándose una mayor remoción (pesca) sobre los individuos grandes de ispi.

Mientras, la mortalidad natural (M) no se presentó ciclos definidos, con anomalías positivas en el 2008, 2010, 2013 y 2016 y negativas en el 2009 y 2014 (Figura 11). Los valores negativos máximos de anomalía mostraron correspondencia con bajos volúmenes de descarga de ispi.

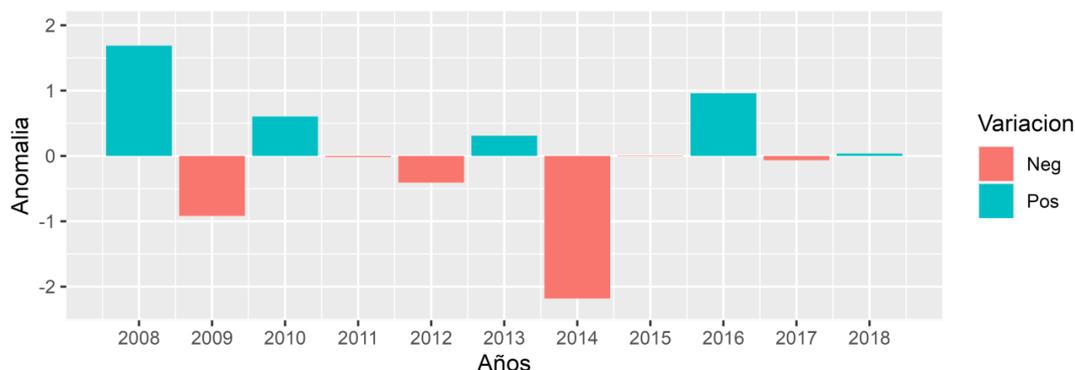


Figura 11. Anomalías estandarizadas de mortalidad natural (2008-2018).

4.3. Aspectos de biología reproductiva

4.3.1. Época reproductiva (2008-2018)

La época reproductiva fue estimada mediante los análisis de progresión mensual de:
i) el índice gonadosomático (IGS) y ii) el índice de actividad reproductiva (IAR).

La actividad reproductiva se determinó cuando estos índices alcanzaron sus más altos valores dentro de un ciclo anual.

4.3.1.1. Evolución del índice gonadosomático (IGS)

En hembras para el periodo 2008-2018 el IGS presentó valores medios por debajo de 6.8% determinándose en los meses de febrero y marzo para los años 2009-2012, 2014 y 2017, seguido del mes de mayo (2013 y 2014) y junio del 2008 y 2018) (Figura 12).

La época de mayor actividad reproductiva, calculada a partir de los meses en el que $IGS \geq 8\%$ fue variable. Los valores máximos de IGS dentro un ciclo anual fue diferente, determinándose principalmente en el mes de julio (2009, 2012 y 2013), seguido del mes de setiembre (2008, 2017 y 2018) y en octubre (2010 y 2015) (Figura 12).

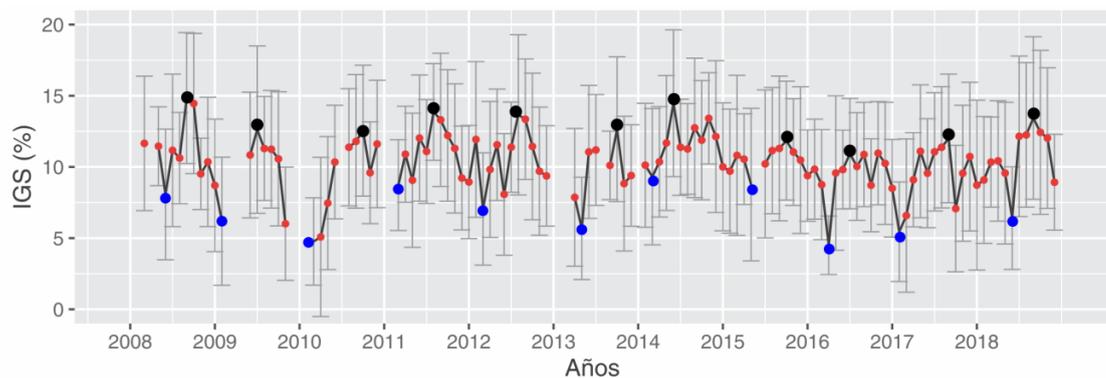


Figura 12. Evolución mensual del IGS para hembras de ispi (2008-2018). Donde: círculo rojo es el promedio mensual de IGS y las extensiones superior e inferior corresponden a su desviación estándar; círculo negro indica valor máximo del IGS y círculo azul es el valor mínimo de IGS dentro de un año.

De la evolución mensual del IGS para hembras (2008-2018) no hay reposo en la actividad reproductiva ($IGS > 0$) por lo que el ispi es un desovante parcial asincrónico (presencia simultánea de ovocitos de todas las fases de desarrollo), ya que estudios de fecundidad se observó presencia de óvulos en tres categorías (maduros, madurantes e inmaduros) una característica del grupo de las Orestias (CIDAB, 2002; Cruz, 1984; IMARPE, 2013; Treviño *et al.*, 1984).

Mientras, en machos para el periodo 2008 – 2018 se determinó valores promedios de IGS por debajo de 2.5% para el mes de febrero (2009, 2010 y 2017) y mes de mayo (2011, 2013, 2014 y 2015) (Figura 13). Mientras, los picos de IGS estimados dentro un ciclo anual fue diferente, siendo en mes de julio (2015 y 2016), agosto (2011,2012, 2017) y diciembre (2009 y 2010) (Figura 13). La amplitud de la época de la actividad reproductiva para machos, calculado en los meses en el que IGS fue $\geq 3\%$ fue diferente.

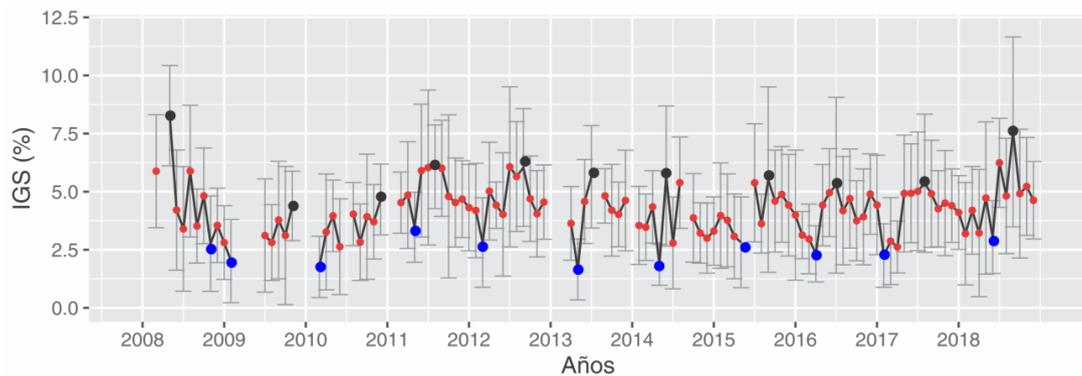


Figura 13. Evolución mensual del IGS para machos de ispi (2008-2018). Donde: círculo rojo es el promedio mensual de IGS y las extensiones superior e inferior corresponden a su desviación estándar; círculo negro indica el valor máximo de IGS y círculo azul es el valor mínimo de IGS dentro de un año.

La variabilidad de los picos IGS de un ciclo anual para ambos sexo del ispi (2008-2018) pueden estar influenciado por las condiciones del ambiente acuático lo que produce una alta variación en las estrategias reproductivas (Bernabé, 1991). Además, un desfase reproductivo está influenciado por regímenes fotoperiódicos y térmicos retardados en uno o varios meses, mientras mayor es el desfase existente en los ciclos foto-térmicos, mayor será el retraso o adelanto que experimentan las puestas de los reproductores y a la inversa, cuanto menor sea este desfase ambiental, el periodo de puesta de los grupos tenderá a coincidir (Muñoz, 2009). Además, la posición altitudinal y ambiente es importante considerar en la reproducción de peces, el boquichico (*Prochilodus nigricans*) desova en época de presencia de la crecida de los ríos (enero – abril) (Bonilla *et al.*, 2018); de la misma manera, la llambina (*Potamorhina altamazonica*) se reproduce con el incremento del nivel del agua del río Ucayali en la época de transición a creciente y en la creciente (Flores, 2015).

Agrupando, los valores de IGS mensual del ispi para el periodo 2008-2018 se determinó el máximo valor predominante en el mes setiembre para las hembras y en julio y setiembre para machos (Figura 14). En hembras el IGS se incrementa progresivamente desde el mes de marzo hasta setiembre y disminuye hasta el mes de diciembre, mientras en machos inicia desde el mes de febrero hasta julio y se mantiene constante hasta setiembre, descendiendo hasta el mes de noviembre (Figura 14).

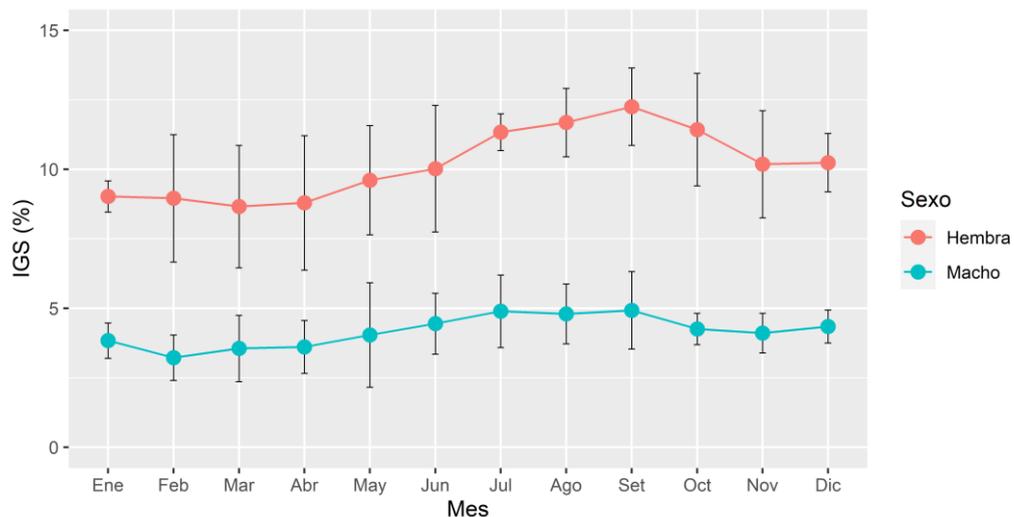


Figura 14. Promedio multianual del IGS mensual por sexo para ispi (2008-2018). Donde: círculos representan al promedio mensual de IGS y las extensiones superior e inferior corresponden a su desviación estándar.

Con fines de determinar el patrón reproductivo del ispi para el periodo 2008-2018 a través del promedio multianual del IGS mensual se estableció que la principal época de actividad reproductiva ocurre de julio a octubre en ambos sexo; seguido de un segundo etapa, menos intenso, de enero a febrero (Figura 14).

Se desarrolló el análisis de regresión lineal para establecer la relación existente entre la temperatura promedio multianual del agua y el IGS multianual de ambos sexo dentro de un ciclo anual. Los coeficientes de determinación (r^2) fueron 0.47 y 0.64 para hembras y machos, respectivamente. Se determinó una relación inversa negativa para hembras ($b=-0.71$) y machos ($b=-0.64$); de donde se interpreta, a medida que la

temperatura disminuye el IGS incrementa dentro de un ciclo anual. Los resultados muestran que la temperatura es un factor ambiental que influye sobre el desove del ispi. Flores (2018) determinó el efecto de la temperatura del agua en la evolución mensual del IGS del pejerrey argentino, donde los picos altos de IGS coincidieron con las temperaturas más bajas para el periodo 2009–2015. Asimismo, el IGS multianual muestra relación negativa con el nivel del lago dentro de un ciclo anual ($r^2 = 0.40$ para hembras y $r^2 = 0.27$ en machos).

4.3.1.2. Evolución del índice de la actividad reproductiva (IAR)

La evolución mensual del IAR en hembras para el periodo 2008-2018 presenta valores $\leq 30\%$ estimándose para los meses de febrero (2009 y 2017), marzo (2010 y 2014) y abril (2011, 2013-2016) (Figura 15). Mientras, los valores máximos de IAR se establecieron en el mes de julio (2009, 2012 y 2013), setiembre (2010 y 2016), octubre (2017 y 2018) y noviembre (2014 y 2015) como los meses de mayor actividad reproductiva (Figura 15).

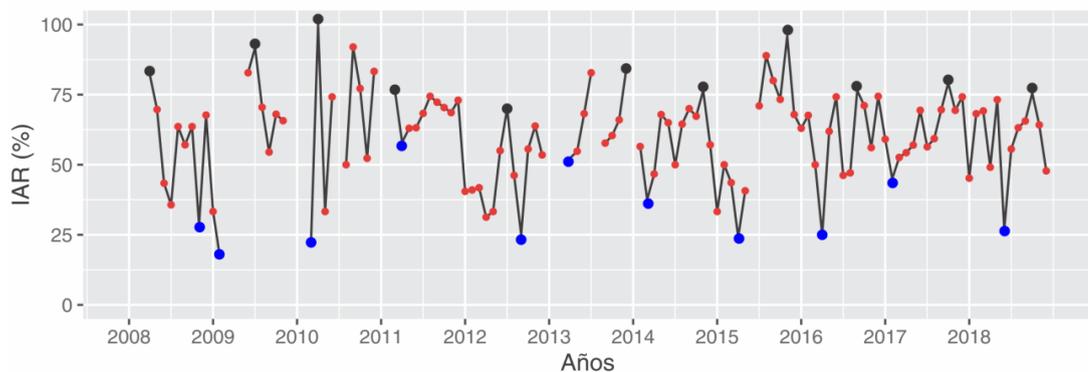


Figura 15. Evolución mensual del IAR para hembras de ispi (2008-2018). Donde: Círculo negro indica valor máximo de IAR y círculo azul es valor mínimo de IAR dentro de un ciclo anual.

Para la serie mensual de IAR en machos (2008 – 2018) se determinó valores promedios $\leq 38\%$ para los meses de enero (2012 y 2018), marzo (2008 y 2010) y abril (2013 y 2014) (Figura 16). Mientras, los máximos índices de IAR se presentó en los meses de julio (2009, 2011 y 2013), setiembre (2008, 2017) y octubre (2014 y 2018) (Figura 16). Los valores multianual de IAR para hembras y machos para un ciclo anual muestran relación inversa

negativa con temperatura del lago ($r^2 = 0.30$ y 0.51) y nivel del lago ($r^2 = 0.46$ para hembras).

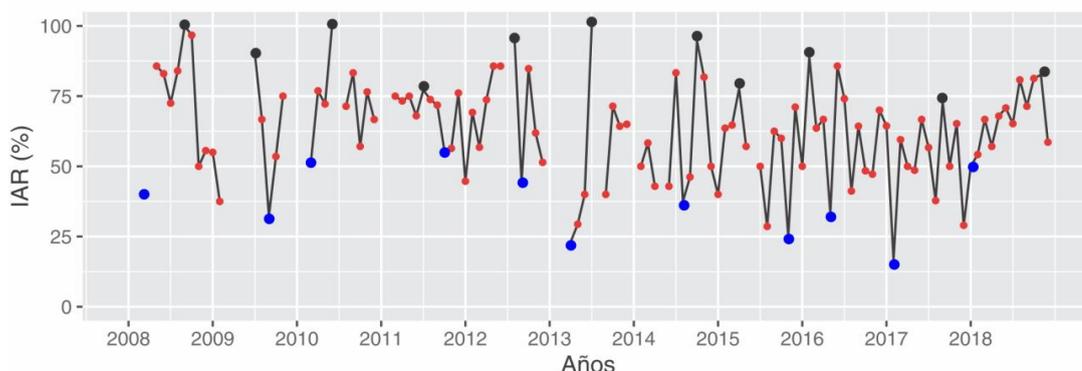


Figura 16. Evolución mensual del IAR para machos de ispi (2008-2018). Donde: Círculo negro indica valor máximo de IAR y círculo azul es valor mínimo de IAR dentro de un ciclo anual.

Agrupando los valores de IAR mensual de hembras de ispi (2008-2018) se determinó el máximo valor en el mes de octubre y en machos en el mes de julio (Figura 17). En ambos sexo, los valores de IAR en machos se incrementaron desde el mes de enero hasta julio y en hembras de enero a octubre. Sin embargo, en el mes de octubre se produjo una coincidencia de los valores máximos de IAR para ambos sexo.

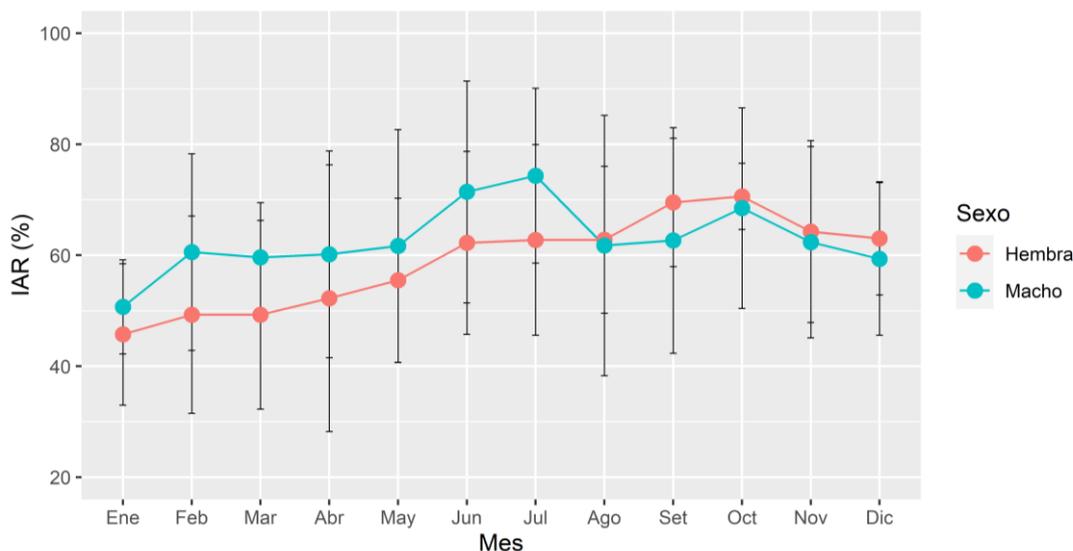


Figura 17. Promedio multianual del IAR mensual por sexo de ispi (2008-2018). Donde: círculos representan al promedio mensual de IAR y las extensiones superior e inferior corresponden a su desviación estándar.

Los valores mínimos y máximos determinados para el IGS y IAR para hembras de ispi dentro de un ciclo anual presentan coincidencia en la serie de tiempo, donde los valores más bajos de ambos indicadores se determinaron entre los meses de marzo a abril y los valores máximos sobresalieron desde julio a octubre como los meses de mayor actividad reproductiva (Figuras 14 y 17).

De la evolución mensual del IGS y IAR para el periodo 2008-2018 se establece que el ispi es un desovante parcial asincrónico y que el proceso de desove se desarrolla todo el año, determinándose como la época de mayor actividad reproductiva de julio a octubre, seguido de un segundo momento, menos intenso, de enero a febrero (Figuras 12 y 17).

Tabla 8

Resumen de periodos de actividad reproductiva del ispi para el lago Titicaca.

Años	Periodo (meses)	Autor /Norma legal
1984	Febrero - Mayo	Cruz (1984)
1996	Enero - Marzo	R.M. N° 026-1996-PE
1998		R.M. N° 025-1998-PE
2001	Enero - Abril	Treviño (2001) R.M. N° 008-2001-PE
2002	Mayo - Octubre / Diciembre - marzo	CIDAB (2002)
2006	Julio - Octubre / Diciembre - Marzo	R.M. N° 045-2006- PRODUCE
2011	Setiembre - Octubre/ Marzo - Abril	R.M. N° 022-2011- PRODUCE
2008 - 2018	Julio - Noviembre /Enero - Febrero	Presente estudio

Los mayores valores del IGS y IAR para ispi (hembra y macho) determinados entre julio y octubre se interpreta como la fase de mayor actividad reproductiva en un ciclo anual, lo que permite interpretar que el desove se desarrolla a mediados de la estación de invierno y parte de la época de

primavera, y respondería a una estrategia de la especie para aumentar la probabilidad de sobrevivencia de las larvas, por las condiciones adecuadas del medio acuático y disponibilidad de alimento principalmente en la zona litoral del lago debido a la oferta de alimento natural vivo y refugio frente a depredadores (pejerrey argentino y trucha arco iris), y así asegurar el éxito del reclutamiento (Aljahdali *et al.*, 2021; Chura *et al.*, 2013). No obstante, para su corroboración es necesario desarrollar estudios complementarios sobre aspectos reproductivos, cambios de abundancia, distribución de larvas y alevinos del ispi en el lago Titicaca.

De los reportes sobre épocas reproductivas para el ispi en el lago Titicaca se determinó desfases entre meses, así como la amplitud temporal (Tabla 8). Para la década de los ochenta se estableció como periodo de desove entre los meses de febrero a mayo (Cruz, 1984; Sarmiento *et al.*, 1987). En el sector boliviano se determinó dos épocas de desove (CIDAB, 2002). En el 2006 a través del Resolución Ministerial N° 045-2006-PRODUCE se definió dos épocas de veda reproductiva para el sector peruano del lago. Asimismo, de los trabajos de IMARPE en el 2011 se instauró dos periodos de actividad reproductiva (Resolución Ministerial N° 022-2011-PRODUCE). Sin embargo, el desfase en la época reproductiva encontrado entre 2008 y 2018 podría estar influenciado por regímenes de fotoperiodo y temperatura desfasados en el tiempo; así, mientras mayor es el desfase existente en los ciclos fototérmicos, mayor será el retraso o adelanto que experimenten las puestas de los reproductores y, a la inversa, cuanto menor sea este desfase ambiental, el ciclo de puesta de los grupos tenderá a coincidir (Muñoz, 2009).

4.3.2. Talla media de madurez sexual

El valor multianual de L_{50} para el periodo 2008-2018 para hembras se estimó en 5.3 cm LT (D.E. = 0.39 cm LT) y en machos de 4.8 cm LT (D.E. = 0.27 cm LT; Tabla 8; Anexo 13-33), cuya variación de L_{50} en ambos sexo es producto del dimorfismo sexual y apoyó la hipótesis formulada. Sin embargo, los valores de L_{50} para hembras y machos a nivel interanual presentan una relación directa significativa ($r^2 = 0.56$ $p = 0.008$) lo que se interpreta que los valores de talla media de madurez sexual coincidieron entre años ($t_{1,9} = 3.4017$; $p = 0.0039$).

La serie de L_{50} en hembras presenta un valor máximo en el 2008 (6.3 cm LT; Anexo 13), seguido de un descenso entre 2009 y 2010, continuar con un aumento en el 2011 (5.8 cm LT; Anexo 19), disminuye para el periodo 2012-2014, luego incrementar en el 2015 y desciende hasta el 2018 (5.1 cm LT; Anexo 32), con una tendencia negativa no significativa a razón de 0.04 cm LT/ año ($r^2 = 0.1387$ $p = 0.259$) (Fig. 18). Mientras, en los machos la serie de L_{50} inicia con un valor de 5.3 cm LT para el 2008 (Anexo 14), disminuye hasta el 2010 (4.6 cm LT; Anexo 18), seguido con un aumento hasta el 2011, desacelera hasta el 2013 (4.7 cm LT; Anexo 24), aumentado en el 2015 y descendiendo al 2018 (4.9 cm LT; Anexo 33) (Fig. 18), la línea de tendencia no fue significativo ($r^2 = 0.0078$; $p = 0.796$). La línea de tendencia no significativa determinado de la talla media de madurez sexual para hembras y machos de ispi para el periodo 2008 – 2018 no avaló la hipótesis planteada.

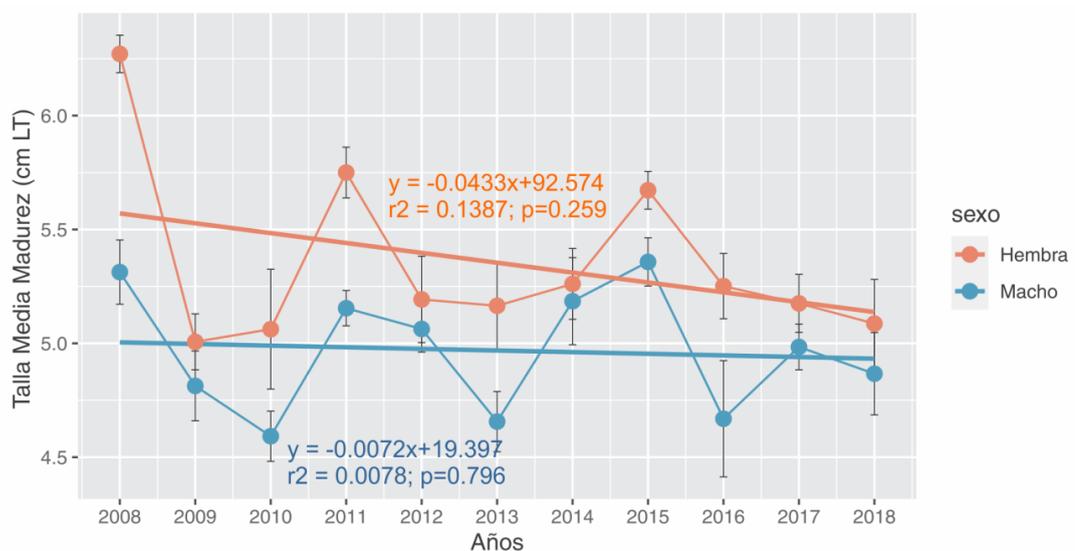


Figura 18. Valores de L_{50} y su línea de tendencia para ispi (2008-2018).

El tamaño de madurez determinado para ambos sexos difiere de los resultados determinados por Cruz (1984); Sarmiento *et al.* (1987) y IMARPE, y se aproxima a los estimados por Bocángel y Larrea (1999); Lauzanne (1982) (Tabla 9). La serie de L_{50} calculados desde 1984 hasta el presente estudio presentan una tendencia negativa en ambos sexos a razón de 0.33 cm/año ($r^2=0.66$) en hembras y 0.20 cm/año ($r^2=0.49$) para machos. La disminución de la L_{50} es corroborada con el descenso de la talla media de captura (2008–2018), siendo en hembras más significativa ($r^2=0.62$; $p=0.003$) en relación a los machos de ($r^2= 0.42$; $p=0.02$). En tal sentido, una posible disminución de la talla media de madurez sexual podría

estar asociada a la sobrepesca por reclutamiento, que pudiera estar induciendo un cambio evolutivo o adaptación en la longitud media de madurez sexual (Cerna, 2011; Hutchings, 2005).

Tabla 9

Resumen de estimaciones de L_{50} del ispi para el lago Titicaca.

Periodo de estudio	Sexo	L_{50} (cm LT)	Método utilizado	Autor
1984	Hembra	7.40	-----	Cruz (1984)
	Macho	6.45	-----	
1987	Ambos	6.30	-----	Sarmiento <i>et al.</i> (1987)
1990	Ambos	5.50	-----	Bocángel y Larrea (1999); Lauzanne (1982)
2010	Hembra	6.10		IMARPE (2010)
2011	Hembra	6.10		IMARPE (2011)
	Macho	5.80		
2013	Hembra	6.30	Regresión logística	IMARPE (2013)
	Macho	5.70		
2015	Hembra	6.40		IMARPE (2015)
	Macho	5.90		
2016	Hembra	6.30		IMARPE (2016a)
	Macho	4.00		
2008-2018	Hembra	5.30	Regresión logística frecuentista (bootstrap)*	Presente estudio
	Macho	4.80		

* Torrejón (2020)

Otra explicación podría estar relacionada con los cambios en el ambiente, en particular con los de la temperatura del lago u otras condiciones que influyen en la disponibilidad de alimento (Trippel *et al.*, 1997). El ispi se captura en la zona litoral del lago con redes de enmalle de diferentes tamaños de malla, las pescas altas suceden en primavera e inicios de época de lluvias, meses que corresponden a la época reproductiva, lo que estaría ocasionando una disminución de la tasa de

renovación de la población por efecto de la captura de individuos maduros, lo que es reflejado en los volúmenes de desembarque anual (IMARPE 2014).

Con respecto a los máximos de L_{50} estimados en el 2008, 2011 y 2015 presentaron correspondencia con valores máximas de talla media de captura interpretándose que estuvieron disponibles a la pesca los individuos grandes de ispi.

4.3.2.1. Anomalías para talla media de madurez sexual

Las anomalías estandarizadas para L_{50} en hembras mostraron variación multianual. No se determinó ciclos definidos, los valores positivos oscilaron de 2 a 3 años con una duración anual (2008, 2012 y 2015) y las negativas variaron de forma anual con una duración de 2 a 3 años (Figura 19).

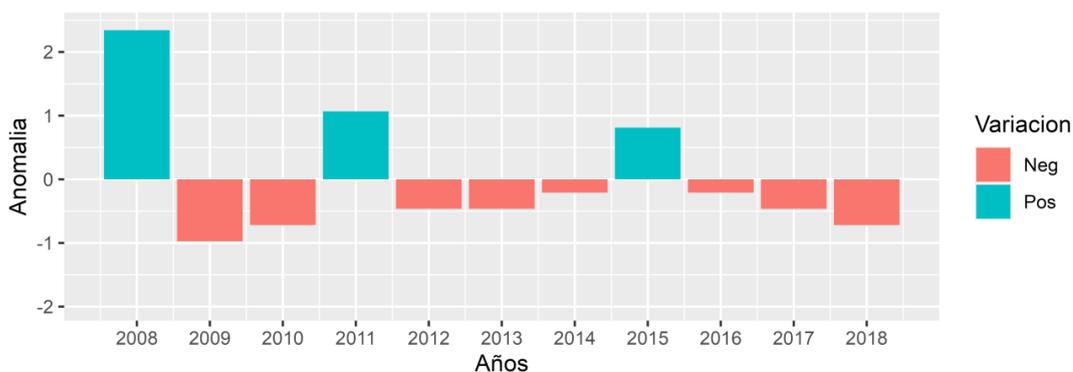


Figura 19. Anomalías estandarizadas de L_{50} en hembras de ispi (2008-2018).

De forma similar a las hembras, las anomalías estandarizadas para L_{50} en machos presentaron fluctuación interanual. No se determinó ciclos definidos, las anomalías positivas se determinaron con valores máximos en el 2008, 2011 y 2015 y negativas sobresalientes en el 2010, 2013, 2016 y 2018 (Figura 20).

Las anomalías positivas de L_{50} para ambos sexo se relacionaron con valores máximas de talla media de captura interpretándose que los individuos grandes de ispi estuvieron disponibles a la pesca.

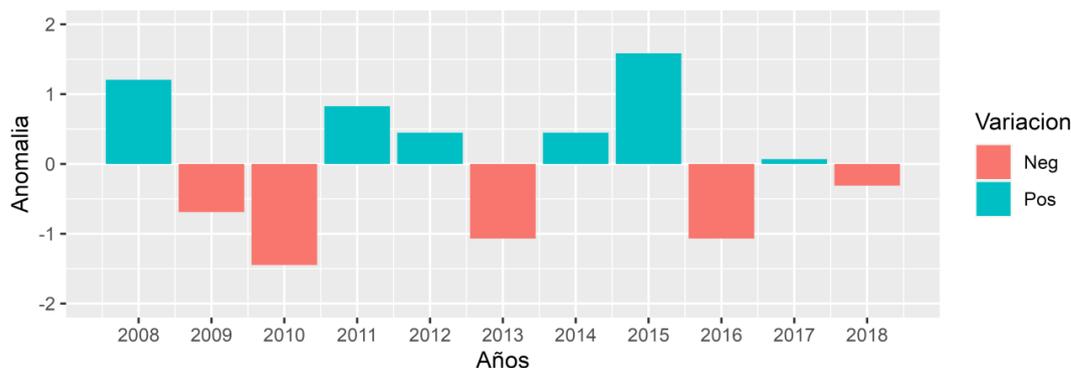


Figura 20. Anomalías estandarizadas de L_{50} en machos de ispi (2008-2018).

4.4. Relación entre nivel y temperatura con parámetros de historia de vida del ispi

Se evaluó la correlación del nivel y temperatura del lago con los parámetros de historia de vida, preliminarmente se realizó la prueba de normalidad de Shapiro Wilks, estableciendo que los parámetros de crecimiento (L_{∞} y K), talla media de madurez sexual en hembras y captura no presentaron una distribución normal; mientras, los indicadores ambientales (nivel y temperatura de lago), mortalidad natural y por pesca, talla media de madurez sexual en machos y biomasa exhibieron una distribución normal; por lo que se utilizó dos pruebas estadísticas para la medición de la correlación (Pearson y Spearman) (Tabla 10).

Tabla 10

Análisis de Shapiro Wilks de los parámetros estimados para el ispi.

Indicadores	Parámetros	Estadístico	Grado libertad	p-valor
Ambiente	Nivel del lago (msnm)	0.8706	11	0.0789
	Temperatura (°C)	0.8858	11	0.1233
	Longitud infinita (L_{∞})	0.8381	11	0.0262
Crecimiento	Coficiente de crecimiento (K)	0.8492	11	0.0416
Mortalidad	Natural (M)	0.9454	11	0.5858
	Por pesca (F)	0.9614	11	0.7892
Talla media de madurez sexual	Hembras (L_{50})	0.8121	11	0.0136
	Machos (L_{50})	0.9582	11	0.7493
Abundancia	Captura (t)	0.6739	11	0.0002
	Biomasa (t)	0.9265	11	0.3765

4.4.1. Nivel del lago con parámetros de historia de vida

El nivel del lago presentó importantes variaciones en el periodo 2008 y 2018, observándose un nivel máximo en 2013 (3809.72 msnm) y otro secundario en 2008 (3808.50 msnm); y registros mínimos, en 2011 (3808.87 msnm) y 2017 (3808.72 msnm). La amplitud máxima de 0.99 m (2013/2017).

Con relación entre la longitud asintótica (L_{∞}) y coeficiente de crecimiento (K) con el nivel de lago se determinó relación negativa moderada y negativa muy baja no significativa (p-valor > 0.05) (Tabla 11; Anexo 34 y 35) interpretándose que el aumento del nivel del lago podría estar induciendo en la disminución de L_{∞} y K . De la misma manera, la relación con mortalidad natural (M) fue negativa muy baja; mientras con mortalidad por pesca (F) mostró una correspondencia positiva baja (p-valor > 0.05) (Tabla 11; Anexo 36 y 37).

Tabla 11

Análisis de correlación de nivel del lago con parámetros estimados para ispi.

Indicadores	Parámetros	Método de correlación	r	p-valor	Tipo correlación
Crecimiento	Longitud infinita (L_{∞})	Spearman	-0.409	0.107	moderada
	Coficiente de crecimiento (K)	Spearman	-0.143	0.3372	Muy baja
Mortalidad	Natural (M)	Pearson	-0.088	0.798	Muy baja
	por Pesca (F)	Pearson	0.166	0.625	Muy baja
Talla media de madurez sexual	Hembras (L_{50})	Spearman	0.330	0.159	Baja
	Machos (L_{50})	Pearson	0.308	0.357	Baja
Abundancia	Captura (t)	Spearman	-0.569	0.966	Moderada
	Biomasa (t)	Pearson	-0.250	0.454	Muy baja

El nivel del lago mostro una relación positiva baja no significativa (p-valor > 0.05) con talla media de madurez sexual en ambos sexo (Tabla 11; Anexo 38 y 39), de donde se deduce que un aumento de nivel anual favorecería el incremento de la talla media de madurez del ispi. El nivel de desembarque anual mostro una

relación negativa moderada no significativa con el nivel del lago ($r=0.569$; $p=0.960$), de la misma forma, los valores de biomasa presentaron una correspondencia negativa muy baja ($r=0.250$; $p=0.454$) (Tabla 11). Los valores de correlación obtenidos de la relación del nivel del lago con parámetros de historia de vida del ispi para el periodo 2008 – 2018 no avalaron la hipótesis formulada.

Sin embargo, en lago Tarpon se determinó una relación positiva entre nivel del lago con el reclutamiento de *Micropterus salmoides* y una relación negativa con el *Pomoxis nigromaculatus* (Allen *et al.*, 2003). Asimismo, la descarga del pejerrey argentino del lago Titicaca se relacionó positivamente con un desfase de 3 años y una relación negativa para un desfase de 4-6 años entre el nivel del lago y desembarque de ispi (Chura *et al.*, 2013). El aumento/disminución del nivel del lago genera la ampliación/reducción de las áreas inundables, principalmente en las zonas de la desembocadura de los ríos Ramis, Coata (bahía de Puno) y río Ilave, debido a que la topografía de la zona litoral es extensa y plana, lo que determina el desarrollo de estadios de vida temprano de peces nativos e introducidos (Chura, 2012; Chura *et al.*, 2013; IMARPE, 2010); por lo que en las estrategias de gestión pesquera deben incluir los efectos del ambiente (Hofmann & Powell, 1998).

4.4.2. Temperatura del lago con parámetros de historia de vida

En los registros de la temperatura del lago para el período 2008 - 2018, se estableció que los años con valores altos fueron 2016 (14.53 °C) y 2010 (14.39 °C) y los años de bajas temperaturas del agua fueron 2008 (13.98 °C) y 2018 (14.15 °C).

En relación a los parámetros de crecimiento, la temperatura del lago mostró una correspondencia negativa muy baja no significativa (p -valor >0.05) con longitud asintótica (L_{∞}) y una relación positiva alta significativa con coeficiente de crecimiento ($r=0.710$; $p=0.007$) (Tabla 12; Anexo 41).

Tabla 12

Análisis de correlación entre temperatura del lago con parámetros estimados para ispi.

Indicadores	Parámetros	Método de correlación	r	Valor p	Tipo correlación
Crecimiento	Longitud infinita (L_{∞})	Pearson	-0.092	0.788	Muy baja
	Coefficiente de crecimiento (K)	Spearman	0.710	0.007*	Alta
Mortalidad	Natural (M)	Pearson	-0.240	0.480	Baja
	Pesca (F)	Pearson	-0.260	0.440	Baja
Talla media de madurez sexual	Hembras (L_{50})	Spearman	-0.260	0.216	Muy baja
	Machos (L_{50})	Pearson	-0.004	0.990	Muy baja
Abundancia	Captura (t)	Spearman	0.051	0.441	Muy baja
	Biomasa (t)	Pearson	0.230	0.496	Muy baja

*Significativo (p-valor < 0.05)

Además, de la relación se interpreta que la temperatura del lago estaría afectando débilmente en la disminución del L_{∞} y que el factor importante sería la remoción a través de la pesca ($r=0.29$; $p=0.375$) u otro variable desconocida (Tabla 12). Los peces son seres poiquilotermos que se caracterizan porque la temperatura de su cuerpo varía con la del ambiente, entonces la relación positiva determinado con el coeficiente de crecimiento, indica que un aumento de la temperatura del agua favoreció en el crecimiento de ispi; lo cual no pueden genera su propio calor corporal y se les denomina como organismo ectotermo (Kao *et al.*, 2020).

La mortalidad natural y pesca mostraron una relación negativa muy baja, lo que se interpreta que un aumento de la temperatura del agua estaría produciendo un aumento de la tasa de mortalidad (Tabla 11; Anexo 42 y 43). El aumento de la temperatura del agua produce la proliferación de enfermedades en peces y una disminución del nivel de oxígeno en la columna de agua (Balbuena *et al.*, 2011; Chura, 2012).

La correlación muy baja de la temperatura del lago sobre L_{50} sería explicado por otros factores como la captura y/o variación de la biomasa de ispi en el lago

Titicaca (Tabla 11; Anexo 44 y 45). Se determinó una relación inversa de L_{50} con captura ($r=-0.49$; $p=0.122$) y biomasa ($r=-0.42$; $p=0.191$). La temperatura del lago mostro una correlación positiva baja con la captura, relación que sería explicado a una mayor disponibilidad del ispi a la pesca para la época de estudio. Los valores de correlación determinados de la relación de la temperatura del lago con parámetros de historia de vida del ispi (2008-2018) no apagaron la hipótesis formulada, excepto para el coeficiente de crecimiento (Tabla 12).

Comprender los efectos ambientales en poblaciones de peces es un desafío. En efecto, la abundancia y capturas de las poblaciones de peces e invertebrados marinos fluctúan en patrones temporales complejos, desde la escala estacional hasta la interdecadal, y de largo plazo (Pyper & Peterman, 1998; Spencer & Collie, 1997). Las fluctuaciones interanuales en las condiciones oceanográficas, limnográficas y atmosféricas son capaces de ocasionar importantes fluctuaciones en el reclutamiento y en consecuencia, en la biomasa de las poblaciones ícticas (Alheit & Bakun, 2010; Cadondon *et al.*, 2020; Hofmann & Powell, 1998; Ng'onga *et al.*, 2019; Quiñones & Montes, 2001). Mientras, en cuerpos de agua continentales, el efecto del ambiente en poblaciones de peces de lagos fue evaluado limitadamente. En general, las fluctuaciones del nivel del agua de lagos y ríos son variables que controlan el funcionamiento de estos ecosistemas, con énfasis en los procesos de interface de la zona litoral de los recursos acuáticos (peces, plantas y plancton) y terrestres (Leira & Cantonati, 2008).

CONCLUSIONES

- Los parámetros de crecimiento (L_{∞} y K) estimados indican que el ispi es una especie de tamaño pequeño y de rápido crecimiento con variación interanual, estimándose la longitud asintótica en 8.48 cm LT (D.E.=0.69), un coeficiente de crecimiento de 1.01 año^{-1} (D.E. = 0.04) y un índice de desempeño de crecimiento de 1.861 (D.E. = 0.07). La longitud asintótica mostró una tendencia interanual negativa no significativa ($r^2=0.32$; $p=0.072$).
- La mortalidad natural presentó un valor de 2.00 año^{-1} (D.E.=0.31) y para mortalidad por pesca en 2.48 año^{-1} (D.E.=0.51), sin cambios interanuales significativos para el periodo de estudio.
- La época reproductiva ocurre a lo largo del año en dos momentos con mayor intensidad entre julio y octubre y menos frecuente de enero a febrero; mientras, la talla media de madurez sexual varió entre sexo, siendo en hembras la media multianual de 5.3 cm LT (D.E. =0.39) y en machos de 4.8 cm LT (D.E.=0.27). En la escala multianual el L_{50} en ambos sexo mostró una tendencia no fue significativa ($p>0.05$).
- La asociación de nivel del lago (2008-2018) con los parámetros de historia no fueron significativos, determinándose para longitud asintótica una correlación negativa moderada y para coeficiente de crecimiento una asociación negativa muy baja; con mortalidad natural (M) exhibió una corrección negativa muy baja, con la mortalidad por pesca (F) evidenció una relación positivo baja, y una asociación positiva baja con talla media de madurez sexual de ambos sexo. Mientras, la temperatura del lago presentó una correlación negativa muy baja con L_{∞} y una asociación positiva alta significativa con el coeficiente de crecimiento ($r^2= 0.65$, $p=0.03$), con la mortalidad natural (M) y mortalidad por pesca (F) presentó una relación negativa baja, y con valores de L_{50} se encontró una asociación negativa muy baja con la temperatura del lago. Las asociaciones de los parámetros no fueron significativas excepto para coeficiente de crecimiento.



RECOMENDACIONES

- Estimación de parámetros de crecimiento del ispi a través estudios de estructuras óseas (otolitos y escamas) y posterior validación con resultados de presente estudio.
- Determinación de la mortalidad natural y de pesca con otros métodos de estimación considerando información de captura y esfuerzo de pesca.
- Recomendar la modificación del periodo de veda vigente para el ispi en el lago Titicaca sector peruano en base a los resultados de presente estudio, y actualizar la talla media de captura (TMC) y validar la talla media de madurez sexual para sector boliviano del lago.
- Ampliar la escala temporal (>10 años) de los parámetros poblaciones del ispi y variables ambientales (nivel de lago, temperatura y precipitación) para determinar relaciones más claras sobre la asociación entre sí.

BIBLIOGRAFÍA

- Aguayo, M., Chong, J., & Payá, I. (2010). Edad, crecimiento y mortalidad natural de merluza de tres aletas, *Micromesistius australis* en el océano pacífico suroriental. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 45, 723-735. <https://doi.org/10.4067/S0718-19572010000400015>
- Alheit, J., & Bakun, A. (2010). Population synchronies within and between ocean basins: Apparent teleconnections and implications as to physical–biological linkage mechanisms. *Journal of Marine Systems*, 79(3), 267-285. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2008.11.029>
- Aljahdali, M. O., Alhassan, A. B., & Zhang, Z. (2021). Environmental Factors Causing Stress in Avicennia marina Mangrove in Rabigh Lagoon Along the Red Sea: Based on a Multi-Approach Study [Article]. *Frontiers in Marine Science*, 8, Article 646993. <https://doi.org/10.3389/fmars.2021.646993>
- Allen, M. S., Tate, W., Tugend, K. I., Rogers, M., & Dockendorf, K. J. (2003). *Effects of water-level fluctuations on the fisheries of Lake Tarpon*. www.laketarpon.org/LakeTarponFinalFisheriesReport.pdf
- Anahua, I. D. (2017). *Evaluación de la talla de primera madurez sexual y ciclo reproductivo del mauri (Trichomycterus dispar, tschudi, 1846) del Lago Titicaca* Universidad Nacional del Altiplano]. Puno, Peru.
- Anderson, L. E., Trueman, B. F., Dunnington, D. W., & Gagnon, G. A. (2021). Relative importance of organic- and iron-based colloids in six Nova Scotian lakes [Article]. *npj Clean Water*, 4(1), Article 26. <https://doi.org/10.1038/s41545-021-00115-4>
- Antunez de Mayolo, S. (1992). Recurrencia de el Fenomeno "El Niño" y el Titicaca. *Paleo ENSO Record Inter. Symp.*, Lima, Peru.
- Atencio, S. (1998). *Aportes a la revisión taxonómica de la ictiofauna nativa del lago Titicaca*.
- Balbuena, E. D., Ríos, V. M., & Flores, A. (2011). *Manual básico de sanidad piscícola*.
- Bernabé, G. (1991). *Acuicultura* (Vol. 2). Omega.
- Bocángel, D., & Larrea, D. (1999). Algunos aspectos sobre la prevalencia del plerocercario de *Ligula intestinalis* en *Orestias ispi* del lago Titicaca. *Ecología en Bolivia*, 32, 23-27.

- Bonilla, C. A., Córdoba, E. A., Gómez, G., & Duponchelle, F. (2018). Population dynamics of *Prochilodus nigricans* (Characiformes: Prochilodontidae) in the Putumayo River. *Neotropical Ichthyology*, 16(2), 1-12. <https://doi.org/10.1590/1982-0224-20170139>
- Bouchon, M., Ñiquen, M., Mori, J., Echevarría, A., & Cahuin, S. M. (2001). Manual de muestreo de la pesquería pelágica. In *Informe progresivo del Instituto del Mar del Perú* (pp. 3-14).
- Buitrón, B., Perea, Á., Mori, J., Sánchez, J., & Roque, C. (2011). Protocolo para estudios sobre el proceso reproductivo de peces pelágicos y demersales. *Informe del Instituto del Mar del Perú*, 38(4), 373-384. <https://doi.org/https://hdl.handle.net/20.500.12958/2172>
- Cadondon, J. G., Napal, J. P. D., Abe, K., De Lara, R., Vallar, E. A., Orbecido, A. H., . . . Galvez, M. C. D. (2020). Characterization of water quality and fluorescence measurements of dissolved organic matter in Cabuyao river and its tributaries using excitation-emission matrix spectroscopy. 2020 10th International Conference on Applied Physics and Mathematics, ICAPM 2020,
- Calsina, C., Salas, R., Limachi, J., & Tambo, E. (2001). *Evaluación del potencial de especies introducidas en el ámbito Boliviano del sistema TDPS*. http://www.alt-perubolivia.org/Web_Bio/PROYECTO/default.html
- Canales, M., & Leal, E. (2009). Parámetros de historia de vida de la anchoveta *Engraulis ringens* Jenyns, 1842, en la zona centro norte de Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 44(1), 173-179. <https://doi.org/10.4067/S0718-19572009000100017>
- Cardinale, M., & Modin, J. (1999). Changes in size-at-maturity of Baltic cod (*Gadus morhua*) during a period of large variations in stock size and environmental conditions. *Fisheries Research*, 41(3), 285-295. [https://doi.org/10.1016/S0165-7836\(99\)00021-1](https://doi.org/10.1016/S0165-7836(99)00021-1)
- Cerna, F. (2011). *Changes in size and age maturity of Chilean hake population (Merluccius gayi gayi) in the Pacific southeast off Chile : An effect compensatory , environmental or evolutionary?* Universidad de Concepción]. Concepción, Chile. <https://www.researchgate.net/publication/271078781>
- Chen, X., Liu, B., & Fang, Z. (2022). Age and Growth of Fish. In X. Chen & B. Liu (Eds.), *Biology of Fishery Resources* (pp. 71-111). Springer Nature Singapore. https://doi.org/10.1007/978-981-16-6948-4_4

- Chong, J. V., Aguayo, M., & Paya, I. (2007). Estimación de edad, crecimiento y mortalidad natural de la merluza de cola. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 42(3), 311-333. <https://doi.org/http://dx.doi.org/10.4067/S0718-19572007000300011>
- Chura, R. (2012). *Fluctuaciones en el nivel de agua del Lago Titicaca y precipitación en relación con dos pesquerías de importancia comercial en el sector peruano del lago (1981- 2010)* [Universidad de Concepción]. Concepción, Chile. <http://repositorio.udec.cl/jspui/handle/11594/755>
- Chura, R., Cubillos, L. A., Tam, J., Segura, M., & Villanueva, C. (2013). Relación entre el nivel del lago y la precipitación sobre los desembarques del pejerrey *Odontesthes bonariensis* (Valenciennes, 1835) en el sector peruano del Lago Titicaca entre 1981 y 2010. *Ecología Aplicada*, 12. <https://doi.org/DOI:https://doi.org/10.21704/rea.v12i1-2.434>
- CIDAB. (2002). *Desarrollo de programas de pesca artesanal en el ámbito Boliviano. Proyecto PER/98/G-32 Conservación de la biodiversidad en la cuenca del lago Titicaca. Subcontrato 24.24.* http://www.alt-perubolivia.org/Web_Bio/PROYECTO/default.html
- Clark, W. G., Hare, S. R., Parma, A. M., Sullivan, P. J., & Trumble, R. J. (1999). Decadal changes in growth and recruitment of Pacific halibut (*Hippoglossus stenolepis*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 56(2), 242-252. <https://doi.org/10.1139/f98-163>
- Cochrane, K. (2005). *Guía del administrador pesquero: medidas de ordenación y su aplicación* (9253047739). (FAO Documento Tecnico de Pesca 424, Issue. <http://www.fao.org/docrep/008/y3427s/y3427s04.htm>
- Collingsworth, P. D., Bunnell, D. B., Murray, M. W., Kao, Y.-C., Feiner, Z. S., Claramunt, R. M., . . . Ludsins, S. A. (2017). Climate change as a long-term stressor for the fisheries of the Laurentian Great Lakes of North America. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 27(2), 363-391. <https://doi.org/10.1007/s11160-017-9480-3>
- Contreras, J. E., Canales, T. M., & Rojas, P. M. (2016). Influence of climate variability on anchovy reproductive timing off northern Chile. *Journal of Marine Systems*, 164(October 2017), 67-75. <https://doi.org/10.1016/j.jmarsys.2016.08.006>
- Cruz, J. M. (1984). *Estudio de la fecundidad de Orestias sp "ispi" en Llachón, Lago Titicaca*. Universidad Nacional del Altiplano]. Puno, Perú.

- Cubillos, L. (2005). *Biología pesquera y evaluación de stock* (Primera ed.).
- Cubillos, L., & Alarcon, C. (2010). Estimación de la talla media de madurez sexual en *Trachurus murphyi* mediante parámetros del consumo relativo de oxígeno. *Latin American Journal of Aquatic Research*, 38(2), 178-187.
<https://doi.org/10.3856/vol38-issue2-fulltext-2>
- Cubillos, L., & Araya, M. (2007). Estimaciones empíricas de mortalidad natural en el bacalao de profundidad (*Dissostichus eleginoides* Smitt, 1898). *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 42(3), 287-297.
<https://doi.org/10.4067/S0718-19572007000300009>
- De León, M. E. (2005). *Variabilidad temporal de los parámetros poblacionales de la langosta espinosa del Caribe Panulirus argus (Latreille, 1804) en aguas de Cuba*. Centro de Investigaciones Biológicas del Noroeste]. La Paz, México.
- De León, M. E., Martínez, J. L., Cota, D. L., Vázquez, S. H., & Puga, R. (2006). Decadal variability in growth of the Caribbean spiny lobster *Panulirus argus* (Decapoda:Paniluridae) in Cuban waters. *Rev.Biol.Trop.*, 53(3-4), 475-486.
- Evtimova, V. V., & Donohue, I. (2016). Water-level fluctuations regulate the structure and functioning of natural lakes. *Freshwater Biology*, 61(2), 251-264.
<https://doi.org/10.1111/fwb.12699>
- Flores, L., Licandeo, R., Cubillos, L., & Mora, E. (2014). Intra-specific variability in life-history traits of *Anadara tuberculosa* (Mollusca : Bivalvia) in the mangrove ecosystem of the Southern coast of Ecuador. *Rev. Biol. Trop. (Int. J. Trop. Biol.*, 62(2), 473-482.
- Flores, S. (2010). *Estimación de edad y crecimiento del pejerrey Odontesthes bonariensis, mediante la fórmula de Von Bertalanffy en cuatro zonas del Lago Titicaca* Universidad Nacional del Altiplano]. Puno, Perú.
- Flores, S. (2015). Parámetros reproductivos de llambina *Potamorhina altamazonica* (Characiformes: Curimatidae) en el río Ucayali. *Revista de Investigaciones Veterinarias del Peru*, 26(2), 223-234.
<https://doi.org/10.15381/rivep.v26i2.11004>
- Flores, S. (2018). Variación interanual de los parámetros biológicos del pejerrey *Odontesthes bonariensis* en el Lago Titicaca. *Bol. Inst. Mar Perú*, 33, 53-64.
- Gayanilo, F. C., Sparre, P., & Pauly, D. (2005). *FAO-ICLARM Stock Assessment Tools II (FiSAT)* (Revised ve ed.).

- Goicochea, C., & Arrieta, S. (2008). Variaciones en el crecimiento de la anchoveta peruana expresadas en los radios de los otolitos. *Inf. Prog. Inst. Mar Peru*, 35(3), 241-244.
- Gonzales, D., Eslava, N., Walter, G. L., & Guevara, F. (2019). Crecimiento y mortalidad del pez *Haemulon plumieri* (Perciformes: Haemulidae) en el archipiélago Los Frailes, Venezuela. *Biología Tropical*, 67(6), 1560-1571.
- Gownaris, N. J., Pikitch, E. K., Aller, J. Y., Kaufman, L. S., Kolding, J., Lwiza, K. M. M., . . . Rountos, K. J. (2017). Fisheries and water level fluctuations in the world's largest desert lake. *Ecohydrology*, 10(1), 1-16. <https://doi.org/10.1002/eco.1769>
- Gutiérrez, R. (2013). *Análisis del Contenido Estomacal de Ispi (Orestias ispi)* Universidad Mayor de San Andrés]. La Paz, Bolivia. <https://repositorio.umsa.bo/handle/123456789/4282>
- Haddon, M. (2011). *Modelling and quantitative methods in fisheries* (Second edition ed., Vol. 13). Chapman and Hall/CRC, an imprint of Taylor and Francis.
- Hahnenberger, M., & Douglas, M. (2003). *Summertime precipitation variability and atmospheric circulation over the south american Altiplano: Effects of lake Titicaca and Salar de Uyuni*.
- Hernández, R., Fernández, C., & Baptista, P. (2014). *Metodología de la investigación* (M. G. H. Education, Ed. 6a edición ed.). <https://doi.org/https://www.uca.ac.cr/wp-content/uploads/2017/10/Investigacion.pdf>
- Hofmann, E. E., & Powell, T. M. (1998). Environmental variability effects on marine fisheries: Four case histories. *Ecological Applications*, 8, 23-32. [https://doi.org/10.1890/1051-0761\(1998\)8\[S23:EVEOMF\]2.0.CO;2](https://doi.org/10.1890/1051-0761(1998)8[S23:EVEOMF]2.0.CO;2)
- Hutchings, J. A. (2005). Life history consequences of overexploitation to population recovery in Northwest Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62(4), 824-832. <https://doi.org/10.1139/f05-081>
- Ihssen, P. E., Booke, H. E., Casselman, J. M., McGlade, J. M., Payne, N. R., & Utter, F. M. (1980). Stock Identification: Materials and Methods. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 38, 1838-1855. <https://doi.org/10.1139/f81-230>
- Iltis, A., Carmouze, J.-P., & Lemoalle, J. (1991). V.1 Características físico -químicas del agua. In C. Dejoux & A. Iltis (Eds.), *El Lago Titicaca, síntesis del conocimiento limnológico actual*. (pp. 107-113).

- IMARPE. (2007). *Anuario Científico Tecnológico*. (1813 - 2103). Callao, Peru Retrieved from <https://repositorio.imarpe.gob.pe/handle/20.500.12958/1964>
- IMARPE. (2009). *Anuario Científico Tecnológico*. Callao, Perú Retrieved from <https://repositorio.imarpe.gob.pe/handle/20.500.12958/1965>
- IMARPE. (2010). *Anuario Científico Tecnológico*. Callao, Perú Retrieved from <https://repositorio.imarpe.gob.pe/handle/20.500.12958/1966>
- IMARPE. (2011). *Anuario Científico Tecnológico*. Callao, Perú Retrieved from <https://hdl.handle.net/20.500.12958/2289>
- IMARPE. (2012). *Anuario científico tecnológico*. Callao, Perú Retrieved from <https://repositorio.imarpe.gob.pe/handle/20.500.12958/2294>
- IMARPE. (2013). *Anuario Científico Tecnológico*. Callao, Perú Retrieved from <https://repositorio.imarpe.gob.pe/handle/20.500.12958/2298>
- IMARPE. (2014). *Variación Estacional de la Biomasa de los Recursos Pesqueros en el Lago Titicaca. Cr.1407-08*.
- IMARPE. (2015). *Anuario Científico Tecnológico*. Callao, Perú Retrieved from <https://hdl.handle.net/20.500.12958/3062>
- IMARPE. (2016a). *Anuario Científico Tecnológico*. Callao, Perú Retrieved from <https://hdl.handle.net/20.500.12958/3180>
- IMARPE. (2016b). *Informe Anual de Seguimiento de Pesquerías del Lago Titicaca - 2015*.
- IMARPE. (2018). *Crucero de Estimación de Biomasa de los Principales Recursos Pesqueros del Lago Titicaca - Cr. 1807-08*. Puno, Perú
- IMARPE. (2019a). *Anuario Científico Tecnológico*. Retrieved from <https://repositorio.imarpe.gob.pe/handle/20.500.12958/3512>
- IMARPE. (2019b). *Sobre grado de explotación de los recursos hidrobiológicos en la cuenca del Lago Titicaca, parte peruano*. Puno, Perú
- IMARPE. (2020). *Crucero de estimación de biomasa de recursos pesqueros del Lago Titicaca - Julio 2019 (CR 1907) - BIC IMARPE VIII – BIC PELT*.
- Joo, R., & Diaz, E. (2017). Tamaño óptimo de muestra para estimar la distribución de tallas y proporción de juveniles de anchoveta por lance a bordo de la flota de cerco peruana. *Revista peruana de biología*, 24(1), 59-66.
- Kao, Y. C., Madenjian, C. P., Bunnell, D. B., Lofgren, B. M., & Perroud, M. (2015). Temperature effects induced by climate change on the growth and consumption

- by salmonines in Lakes Michigan and Huron. *Environmental Biology of Fishes*, 98(4), 1089-1104. <https://doi.org/10.1007/s10641-014-0352-6>
- Kao, Y. C., Rogers, M. W., Bunnell, D. B., Cowx, I. G., Qian, S. S., Anneville, O., . . . Young, J. D. (2020). Effects of climate and land-use changes on fish catches across lakes at a global scale [Article]. *Nature Communications*, 11(1), Article 2526. <https://doi.org/10.1038/s41467-020-14624-2>
- Lauzanne, L. (1982). Description de trois Orestias nouveaux du Lac Titicaca, *O. ispi* N. sp., *O. forgeti* N. sp. et *O. tchernavini* N. sp. (Pisces, Cyprinodontidae). *Cybium*, 5 (3), 71-91. https://doi.org/https://www.pecesdebolivia.com/443/biblioteca/documentos/Tres_nuevas_Orestias_del_Lago_Titicaca.pdf
- Leal, E., Mariella Canales, T., Aranis, A., & Gonzáles, M. (2011). Actividad reproductiva y longitud de madurez de sardina austral *Sprattus fuegensis* en el mar interior de Chiloé, Chile. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*, 46(1), 43-51. <https://doi.org/10.4067/S0718-19572011000100006>
- Leira, M., & Cantonati, M. (2008). Effects of water-level fluctuations on lakes: An annotated bibliography. *Hydrobiologia*, 613(1), 171-184. <https://doi.org/10.1007/s10750-008-9465-2>
- Lüssen, A., Falk, T. M., & Villwock, W. (2003). Phylogenetic patterns in populations of Chilean species of the genus *Orestias* (Teleostei: Cyprinodontidae): Results of mitochondrial DNA analysis [Article]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 29(1), 151-160. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S1055-7903\(03\)00077-0](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/S1055-7903(03)00077-0)
- Maldonado, E., Hubert, N., Sagnes, P., & De Mérona, B. (2009). Morphology-diet relationships in four killifishes (Teleostei, Cyprinodontidae, *Orestias*) from Lake Titicaca [Article]. *Journal of Fish Biology*, 74(3), 502-520. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.2008.02140.x>
- Midway, S. R., Wagner, T., Arnott, S. A., Biondo, P., Martinez-Andrade, F., & Wadsworth, T. F. (2015). Spatial and temporal variability in growth of southern flounder (*Paralichthys lethostigma*). *Fisheries Research*, 167, 323-332. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2015.03.009>
- Mildenberger, T. K., Taylor, M. H., & Wolff, M. (2017). TropFishR: an R package for fisheries analysis with length-frequency data [<https://doi.org/10.1111/2041-210X.12791>]. *Methods in Ecology and Evolution*, 8(11), 1520-1527. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/2041-210X.12791>

- Mohammadi, B., Guan, Y., Aghelpour, P., Emamgholizadeh, S., Pillco Zolá, R., & Zhang, D. (2020). Simulation of Titicaca Lake water level fluctuations using hybrid machine learning technique integrated with grey wolf optimizer algorithm. *Water*, 12(11). <https://doi.org/10.3390/w12113015>
- Mori, J., Buitron, B., Perea, Á., & Espinoza, C. (2011). Interannual variability of the reproductive strategy of the Peruvian anchovy off northern-central Perú. *Ciencias Marinas*, 37(42), 513-525.
- Muñoz, J. A. (2009). Cerebro y reproducción en peces: bases neurales y neuroendocrinas. In M. A. Carrillo (Ed.), *La reproducción de los peces: Aspectos básicos y sus aplicaciones en acuicultura* (pp. 27-96).
- Ng'onga, M., Kalaba, F. K., Mwitwa, J., & Nyimbiri, B. (2019). The interactive effects of rainfall, temperature and water level on fish yield in Lake Bangweulu fishery, Zambia. *Journal of Thermal Biology*, 84, 45-52. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.jtherbio.2019.06.001>
- Northcote, T. G. (2000). Ecological interactions among an Orestiid (Pisces: Cyprinodontidae) species flock in the littoral zone of Lake Titicaca. *Advances in Ecological Research*, 31, 399-420. [https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/S0065-2504\(00\)31021-2](https://doi.org/http://dx.doi.org/10.1016/S0065-2504(00)31021-2)
- Ogle, D. H. (2016). Introductory fisheries analyses with R.
- Osei, I. K., Yankson, K., Obodai, E. A., & Okyere, I. (2021). Implications of overlooked seasonal growth dynamics in tropical fisheries assessment: A test case of an oyster (*Crassostrea tulipa*) fishery in the Densu Delta, Ghana. *Fisheries Research*, 244, 106118. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.fishres.2021.106118>
- Paca, F., Paca, R., Atencio, S., Alfaro, R., Paca, B., & Chura, R. (2002a). *Desarrollo de programas de pesca artesanal en el ámbito Peruano del sistema TDPS*.
- Paca, F., Paca, R., Atencio, S., Alfaro, R., Paca, B., & Chura, R. (2002b). *Desarrollo de programas de pesca artesanal en el ámbito Peruano del sistema TDPS*.
- Paredes, M. A., & Gonfiantini, R. (1999). Lake Titicaca: history and current studies. *A Water & Environment News - International Atomic Energy Agency*, 8-9(8), 6-8.
- Parenti, L. R. (1984). A taxonomic revision of the Andean killifish genus *Orestias* (Cyprinodontiformes, Cyprinodontidae). *Boletín del Museo Americano de*

- Historia Natural* 178: 107-214., 178, 107-214.
<https://doi.org/http://hdl.handle.net/2246/575>
- Parker, K. (1985). Biomass Model for the Egg Production Method. In R. Lasker (Ed.), *An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: application to the northern anchovy, Engraulis mordax* (Vol. 36, pp. 5-6).
- Pauly, D. (1979). *Theory and Management of tropical Multispecies Stocks: A review, with emphasis on the southeast asian demersal fisheries.*
- Pauly, D. (1980). On the interrelationships between natural mortality, growth parameters, and mean environmental temperature in 175 fish stocks. *ICES Journal of Marine Science*, 39(2), 175-192.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/39.2.175>
- Pauly, D. (1990). Length-converted catch curves and the seasonal growth of fishes. *Fishbyte*, 8(3), 33-38.
- Pauly, D., & Gaschutz, G. (1979). A simple method for fitting oscillating length growth data, with a program for pocket calculators *Internacional Concil for the Exploration of the Sea (ICES)*, 6, 24.
- Pauly, D., Moreau, J., & Abad, N. (1995). Comparison of age-structured and length-converted catch curves of brown trout *Salmo trutta* in two French rivers. *Fisheries Research*, 22(3), 197-204. [https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0165-7836\(94\)00323-O](https://doi.org/https://doi.org/10.1016/0165-7836(94)00323-O)
- Pauly, D., & Munro, J. L. (1984). Once More on The Comparison of Growth in Fish and Invertebrates. In *Fishbyte* (Vol. 2, pp. 21-21).
- PELT, & CEIDAP. (1994). *Evaluacion Electroacustica de los Recursos Pesqueros del Lago Titicaca Cr. 9312.*
- Pillco, R., Bengtsson, L., Berndtsson, R., Martí-Cardona, B., Satgé, F., Timouk, F., . . . Pasapera, J. (2019). Modelling Lake Titicaca's daily and monthly evaporation. *Hydrol. Earth Syst. Sci.*, 23(2), 657-668. <https://doi.org/10.5194/hess-23-657-2019>
- PRODUCE. (2019). *Anuario Estadístico Pesquero y Acuicola*. Lima, Perú Retrieved from <https://ogeiee.produce.gob.pe/index.php/en/shortcode/oe-documentos-publicaciones/publicaciones-anauales/item/949-anuario-estadistico-pesquero-y-acuicola-2019>
- Pyper, B. J., & Peterman, R. M. (1998). Comparison of methods to account for autocorrelation in correlation analyses of fish data. *Canadian Journal of*

- Fisheries and Aquatic Sciences*, 55(9), 2127-2140. <https://doi.org/10.1139/f98-104>
- Quiñones, R. A., & Montes, R. M. (2001). Relationship between freshwater input to the coastal zone and the historical landings of the benthic/demersal fish *Eleginops maclovinus* in central-south Chile [<https://doi.org/10.1046/j.1365-2419.2001.00177.x>]. *Fisheries Oceanography*, 10(4), 311-328. <https://doi.org/https://doi.org/10.1046/j.1365-2419.2001.00177.x>
- RCoreTeam. (2022). *R a language and environment for statistical computing*. In R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria <https://www.R-project.org/>
- Richerson, P. J., Widmer, C., & Kittel, T. (1977). The Limnology of Lake Titicaca (Peru-Bolivia), A large, High Altitude Tropical Lake. *Institute of Ecology Publication*, 14, 43-43.
- Roa, R., Ernst, B., & Tapia, F. (1999). Estimation of size at sexual maturity: an evaluation of analytical and resampling procedures. *Fishery Bulletin*, 97(3), 570-580.
- Roche, M. i. A., Bourges, J., Cortes, J., & Mattos, R. (1991). IV.1 Climatología e Hidrología de la Cuenca del Lago Titicaca. In C. Dejoux & A. Iltis (Eds.), *El Lago Titicaca, síntesis del conocimiento limnológico actual*. (pp. 83-104). https://doi.org/10.1007/978-94-011-2406-5_4
- San Martín, M., Wiff, R., Saavedra-Nievas, J. C., Cubillos, L. A., & Lillo, S. (2013). Relationship between Chilean hake (*Merluccius gayi gayi*) abundance and environmental conditions in the central-southern zone of Chile. *Fisheries Research*, 143(January), 89-97. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2013.01.010>
- Sarmiento, J., Azabache, L., Mariño, L., & Hinojosa, Á. (1987). *Sinopsis biológica de las principales especies icticas del Lago Titicaca*.
- Schwamborn, R., Mildenerger, T. K., & Taylor, M. H. (2019). Assessing sources of uncertainty in length-based estimates of body growth in populations of fishes and macroinvertebrates with bootstrapped ELEFAN. *Ecological Modelling*, 393, 37-51. <https://doi.org/https://doi.org/10.1016/j.ecolmodel.2018.12.001>
- Somers, I. F. (1988). On a seasonally oscillating growth function. *Fishbyte*, 6(1), 8-11.
- Sparre, P., & Venema, S. C. (1997). Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales. Parte 1: Manual. In *FAO Documento Técnico Pesca N° 306.1 Rev. 2* (pp. 1-420).

- Spencer, P. D., & Collie, J. S. (1997). Patterns of population variability in marine fish stocks [<https://doi.org/10.1046/j.1365-2419.1997.00039.x>]. *Fisheries Oceanography*, 6(3), 188-204. <https://doi.org/https://doi.org/10.1046/j.1365-2419.1997.00039.x>
- Sáez, J. M. S., & Blázquez, L. d. A. (1999). *Estudio de las actividades y mejora de las condiciones de producción acuícola en el Lago Titicaca (Perú)*.
- Takahashi, M., & Checkley, D. M. (2008). Growth and Survival of Pacific Sardine (*Sardinops sagax*) in the California Current Region. *Journal of Northwest Atlantic Fishery Science*, 41, 129-136. <https://doi.org/10.2960/j.v41.m626>
- Taylor, C. C. (1958). Cod growth and temperature. *ICES Journal of Marine Science*, 23(3), 366-370. <https://doi.org/10.1093/icesjms/23.3.366>
- Taylor, M. H., & Mildenberger, T. K. (2017). Extending electronic length frequency analysis in R [<https://doi.org/10.1111/fme.12232>]. *Fisheries Management and Ecology*, 24(4), 330-338. <https://doi.org/https://doi.org/10.1111/fme.12232>
- Then, A. Y., Hoenig, J. M., Hall, N. G., Hewitt, D. A., & Handling editor: Ernesto, J. (2015). Evaluating the predictive performance of empirical estimators of natural mortality rate using information on over 200 fish species. *ICES Journal of Marine Science*, 72(1), 82-92. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsu136>
- Torrejón, J. (2020). *sizeMat: an R package to estimate size at sexual maturity*. In <https://cran.r-project.org/web/packages/sizeMat/vignettes/sizeMat.html>
- Treviño, H. (2001). *Diagnostico Pesquero del Lago Titicaca y su Cuenca*.
- Treviño, H., Torres, J., Levy, D. A., & Tomas, N. (1984). Pesca experimental en aguas negras y limpias del litoral de la Bahía de Puno, Lago Titicaca, Perú. *Boletín Instituto del Mar del Perú*, 8(6), 34-34.
- Trippel, E. A., Kjesbu, O. S., & Solemdal, P. (1997). Effects of adult age and size structure on reproductive output in marine fishes. In R. C. Chambers & E. A. Trippel (Eds.), *Early Life History and Recruitment in Fish Populations* (pp. 31-62). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-009-1439-1_2
- Vaux, P., Wurtsbaugh, W., Treviño, H., Marino, L., Bustamante, E., Torres, J., & Richerson, P. (1988). Ecology of the pelagic fishes of Lake Titicaca, Perú-Bolivia [Article]. *Biotropica*, 20(3), 220-229. <https://doi.org/https://doi.org/10.2307/2388237>
- Vazzoler, A. M. (1982). *Manual de métodos para estudos biológicos de populações de peixes*.



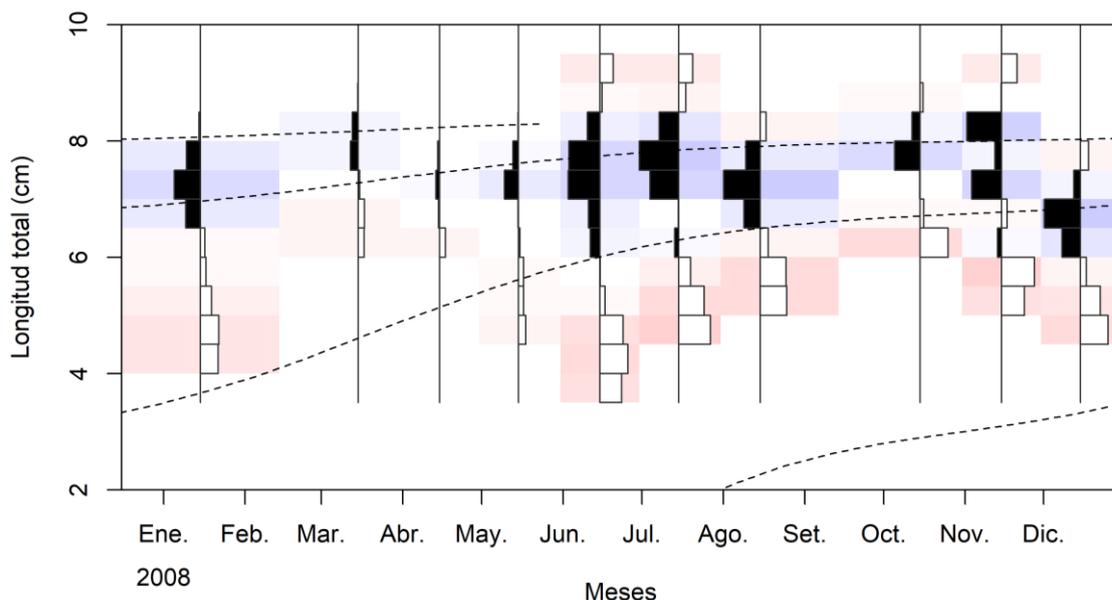
- Wiff, R., Quiroz, J. C., Ojeda, V., & Barrientos, M. A. (2011). Estimación de mortalidad natural e incertidumbre para congrio dorado (*Genypterus blacodes* Schneider , 1801) en la zona sur-austral de Chile. *39*(2), 316-326. <https://doi.org/10.3856/vol39-issue2-fulltext-13>
- Wirmann, D. (1991). II.1 Morfología y Batimetría. In C. Dejoux & A. Itis (Eds.), *El Lago Titicaca, síntesis del conocimiento limnológico actual* (pp. 31-37). https://doi.org/https://horizon.documentation.ird.fr/exl-doc/pleins_textes/divers08-10/36603.pdf
- Ziegler, P. E., Lyle, J. M., Haddon, M., & Ewing, G. P. (2007). Rapid changes in life-history characteristics of a long-lived temperate reef fish. *Marine and Freshwater Research*, *58*(12), 1096-1107.

ANEXOS

Anexo 1. Número de ejemplares medidos de ispi por clase de longitud (2008-2018).

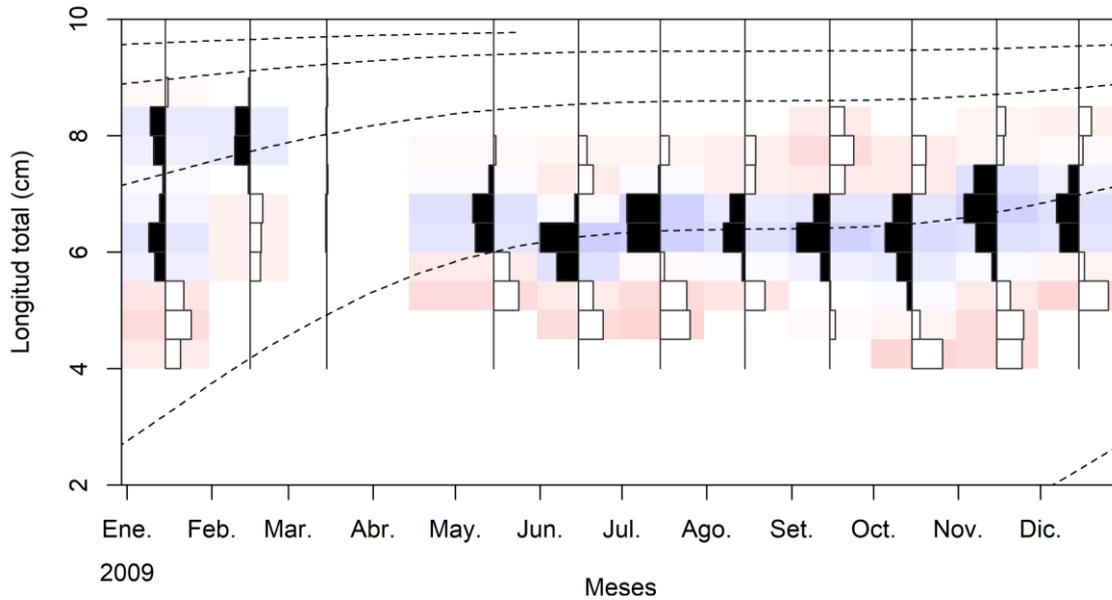
Longitud total (cm)	2008	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	TOTAL
3.0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
3.5	3	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	3
4.0	8	16	8	0	0	5	0	0	5	0	0	42
4.5	33	450	40	1	9	114	3	1	11	7	1	670
5.0	211	1515	464	109	142	661	166	62	122	178	54	3684
5.5	523	4077	1738	1363	805	1993	1258	632	951	1003	545	14888
6.0	1286	7638	2832	3654	2289	3082	2611	2173	2966	2374	1489	32394
6.5	2240	6729	2993	4734	2396	2111	2527	2436	1867	2319	1614	31966
7.0	3420	3143	1718	4591	2103	687	1403	1249	806	826	678	20624
7.5	3298	1234	683	2358	1859	157	380	501	181	119	135	10905
8.0	1917	567	193	937	965	15	65	91	35	6	18	4809
8.5	653	227	83	351	269	1	5	9	7	0	1	1606
9.0	52	86	35	50	62	0	0	0	0	0	0	285
9.5	15	62	5	0	1	0	0	0	0	0	0	83
10.0	0	42	0	0	0	0	0	0	0	0	0	42
Total	13659	25786	10792	18148	10900	8826	8418	7154	6951	6832	4535	122001
T. media	7.1	6.2	6.3	6.7	6.8	6.0	6.3	6.4	6.2	6.2	6.3	6.5

Anexo 2. Histogramas de frecuencia de talla con las curvas de crecimiento de ispi (2008).



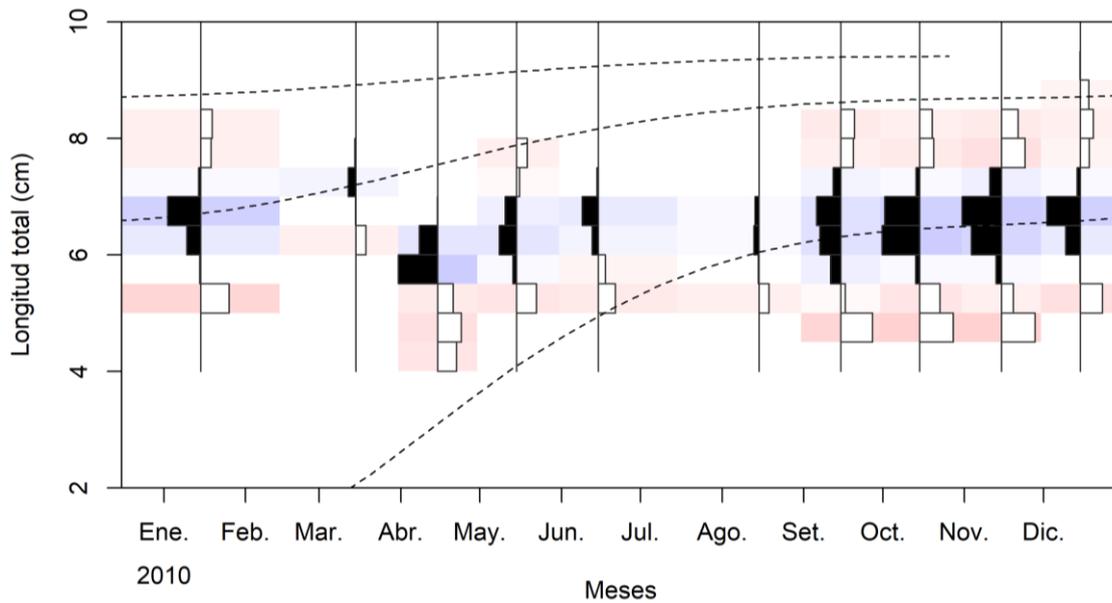
Las barras representan los datos de frecuencia de longitud reestructurados, donde las barras negras indican picos positivos y las barras blancas representan picos negativos.

Anexo 3. Histogramas de frecuencia de talla con las curvas de crecimiento de ispi (2009).



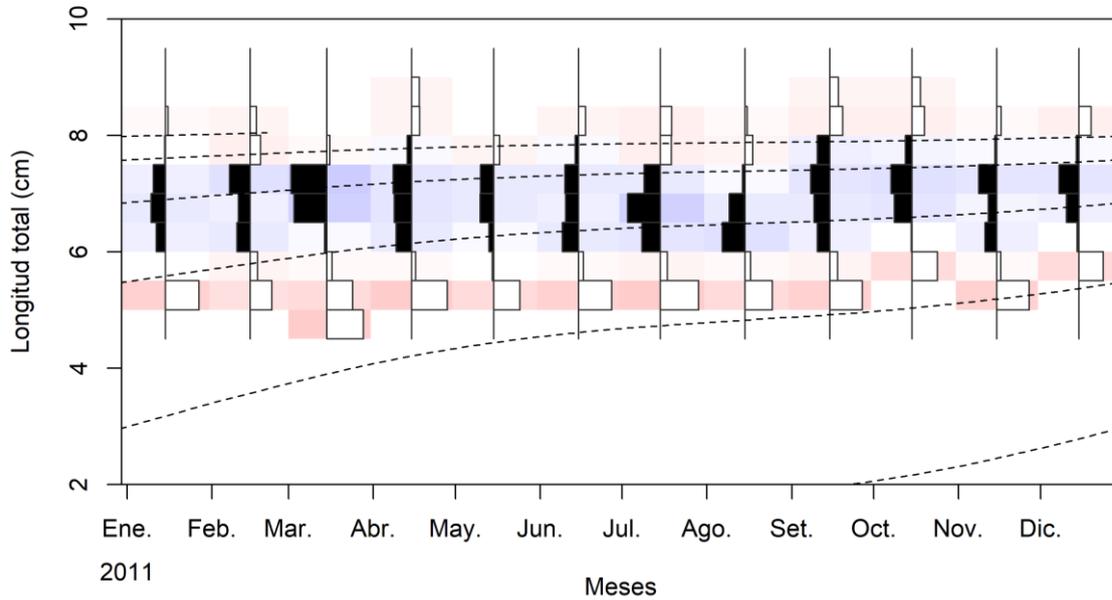
Las barras representan los datos de frecuencia de longitud reestructurados, donde las barras negras indican picos positivos y las barras blancas representan picos negativos.

Anexo 4. Histogramas de frecuencia de talla con las curvas de crecimiento de ispi (2010).



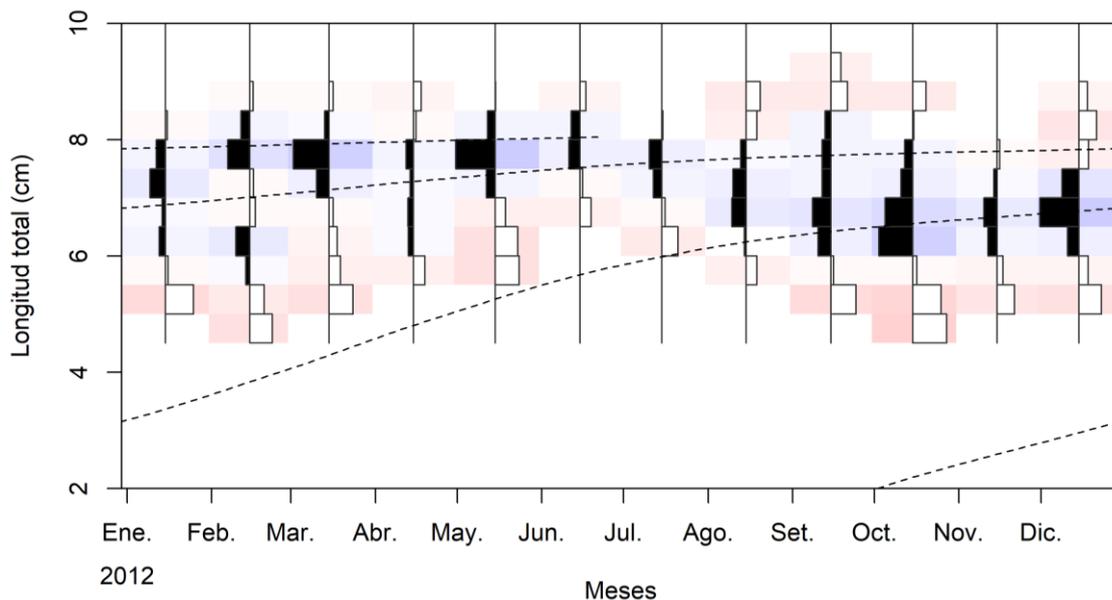
Las barras representan los datos de frecuencia de longitud reestructurados, donde las barras negras indican picos positivos y las barras blancas representan picos negativos.

Anexo 5. Histogramas de frecuencia de talla con las curvas de crecimiento de ispi (2011).



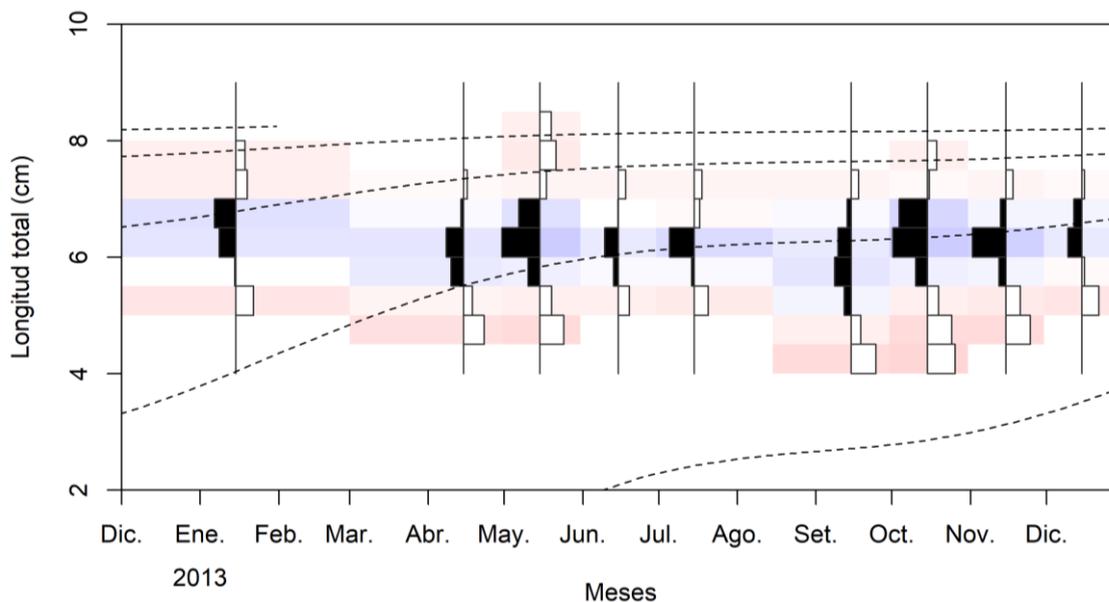
Las barras representan los datos de frecuencia de longitud reestructurados, donde las barras negras indican picos positivos y las barras blancas representan picos negativos.

Anexo 6. Histogramas de frecuencia de talla con las curvas de crecimiento de ispi (2012).



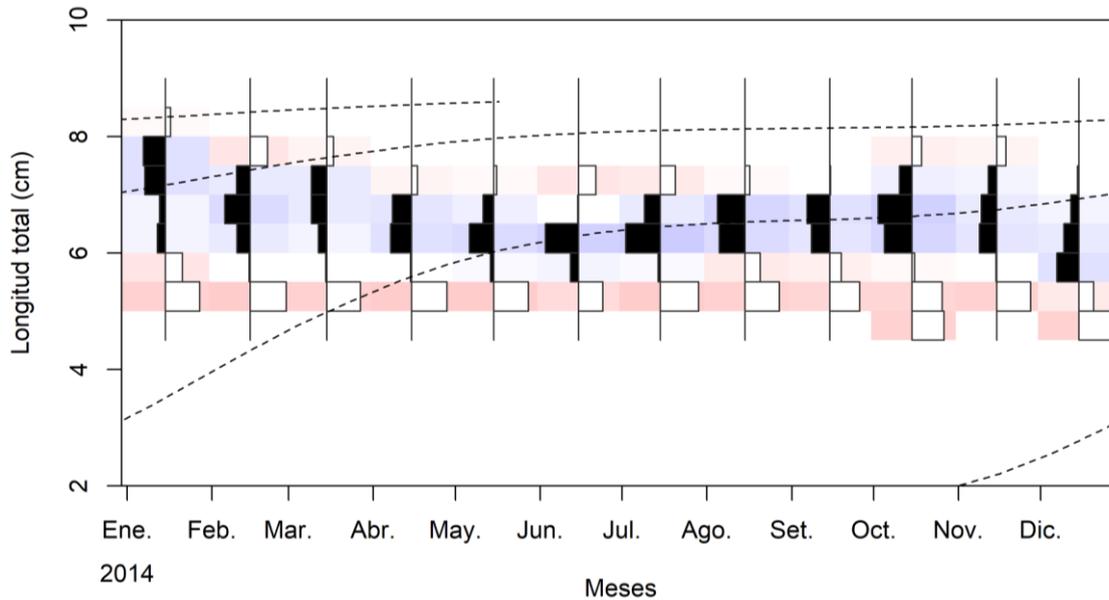
Las barras representan los datos de frecuencia de longitud reestructurados, donde las barras negras indican picos positivos y las barras blancas representan picos negativos.

Anexo 7. Histogramas de frecuencia de talla con las curvas de crecimiento de ispi (2013).



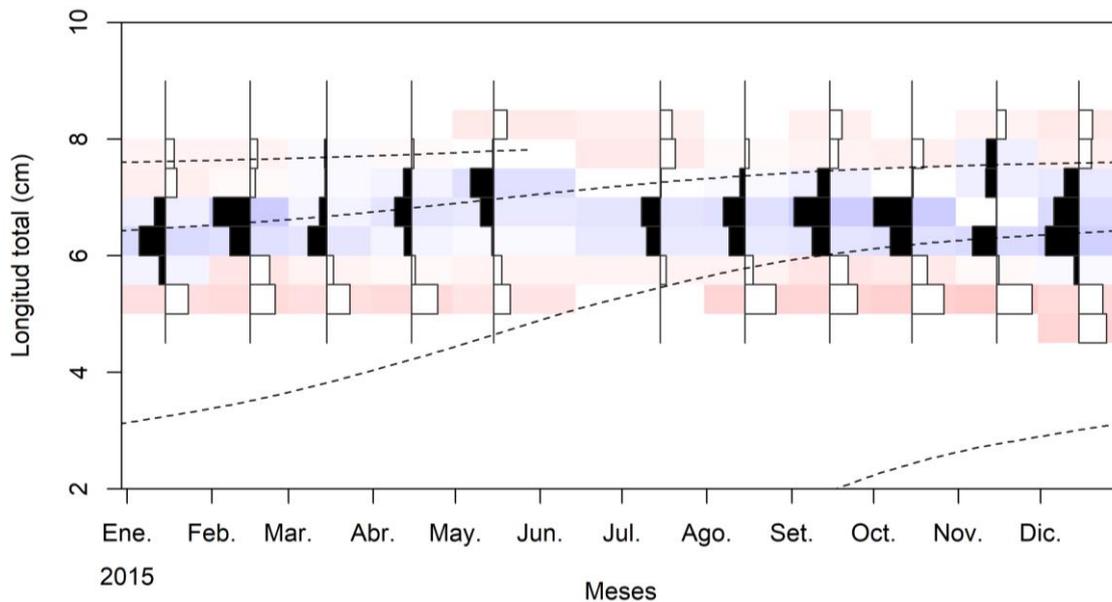
Las barras representan los datos de frecuencia de longitud reestructurados, donde las barras negras indican picos positivos y las barras blancas representan picos negativos.

Anexo 8. Histogramas de frecuencia de talla con las curvas de crecimiento de ispi (2014).



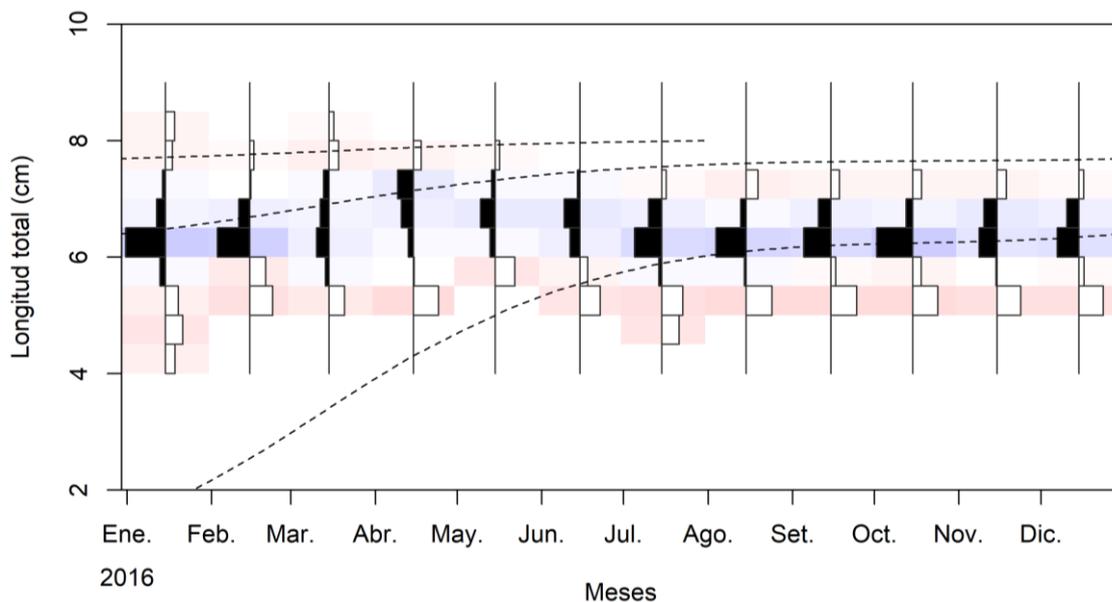
Las barras representan los datos de frecuencia de longitud reestructurados, donde las barras negras indican picos positivos y las barras blancas representan picos negativos.

Anexo 9. Histogramas de frecuencia de talla con las curvas de crecimiento de ispi (2015).



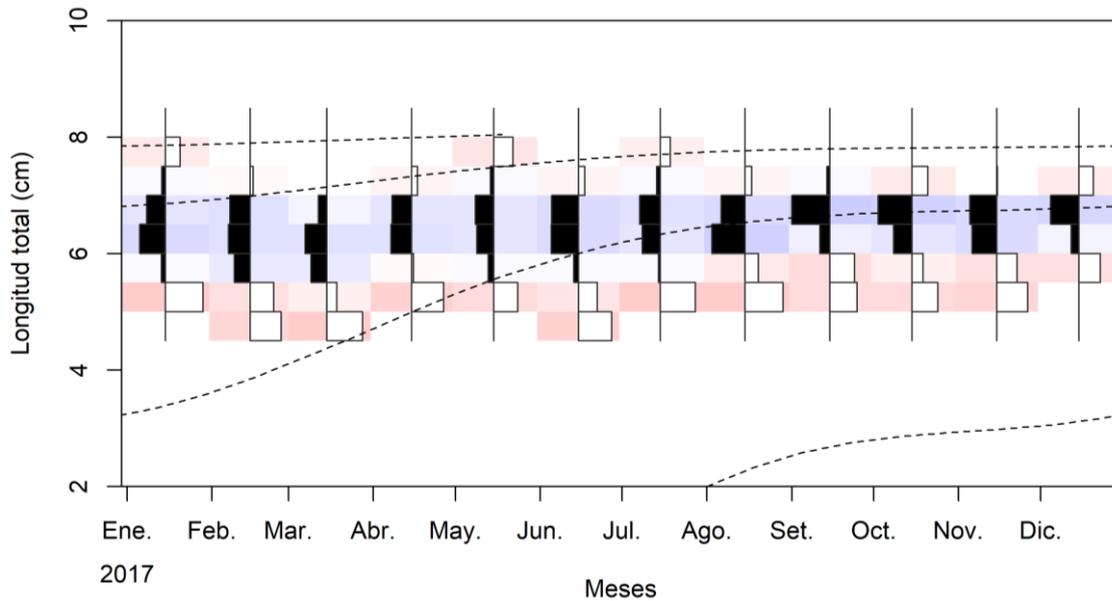
Las barras representan los datos de frecuencia de longitud reestructurados, donde las barras negras indican picos positivos y las barras blancas representan picos negativos.

Anexo 10. Histogramas de frecuencia de talla con las curvas de crecimiento de ispi (2016).



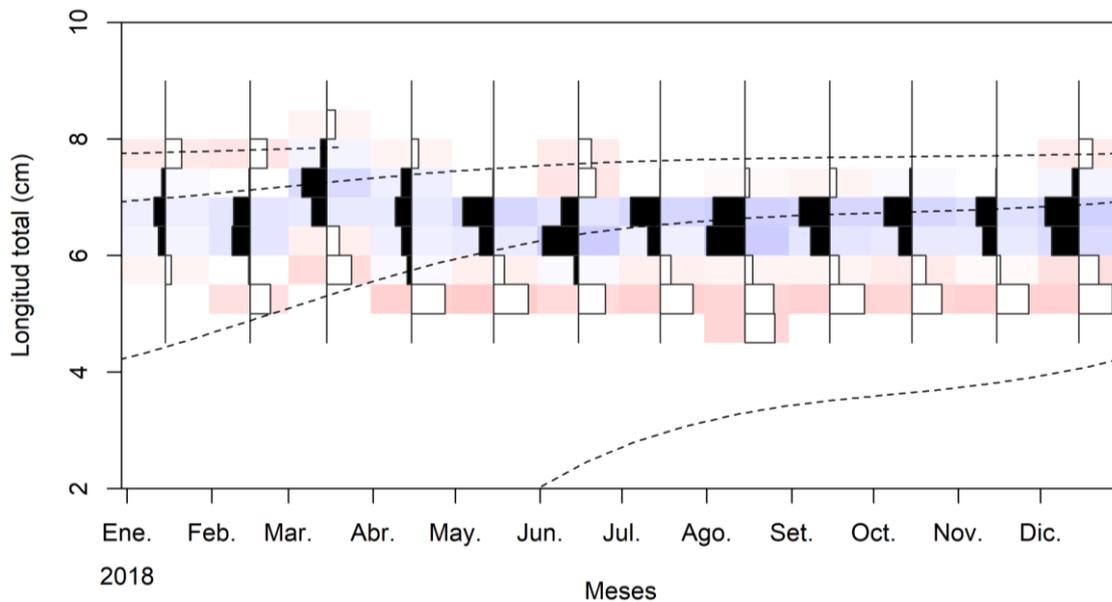
Las barras representan los datos de frecuencia de longitud reestructurados, donde las barras negras indican picos positivos y las barras blancas representan picos negativos.

Anexo 11. Histogramas de frecuencia de talla con las curvas de crecimiento de ispi (2017).



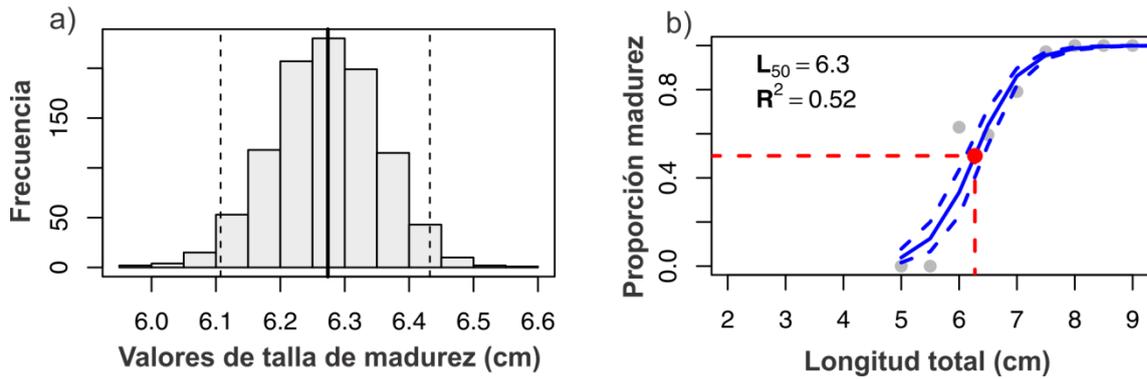
Las barras representan los datos de frecuencia de longitud reestructurados, donde las barras negras indican picos positivos y las barras blancas representan picos negativos.

Anexo 12. Histogramas de frecuencia de talla con las curvas de crecimiento de ispi (2018).

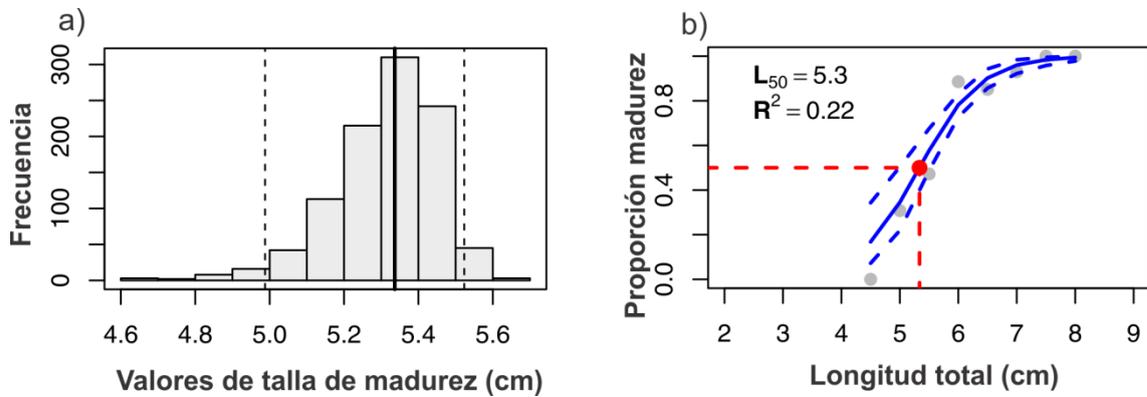


Las barras representan los datos de frecuencia de longitud reestructurados, donde las barras negras indican picos positivos y las barras blancas representan picos negativos.

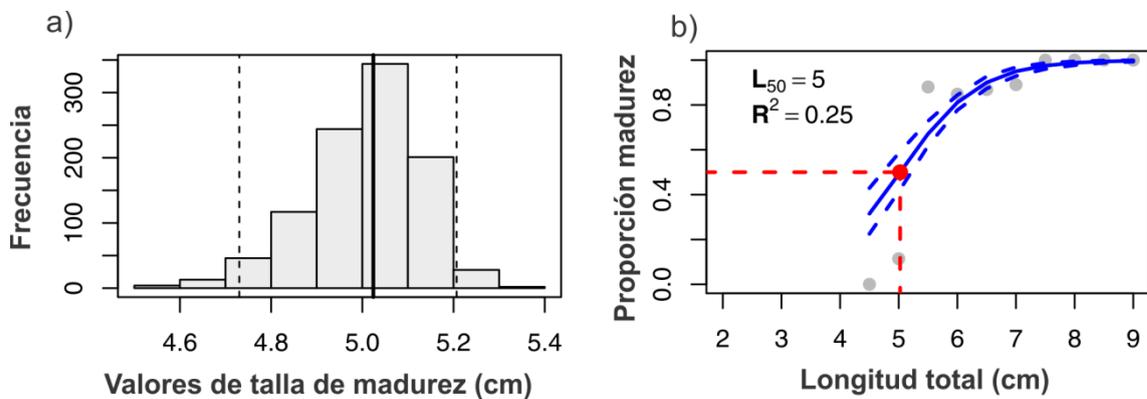
Anexo 13. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en hembras (2008) (b).



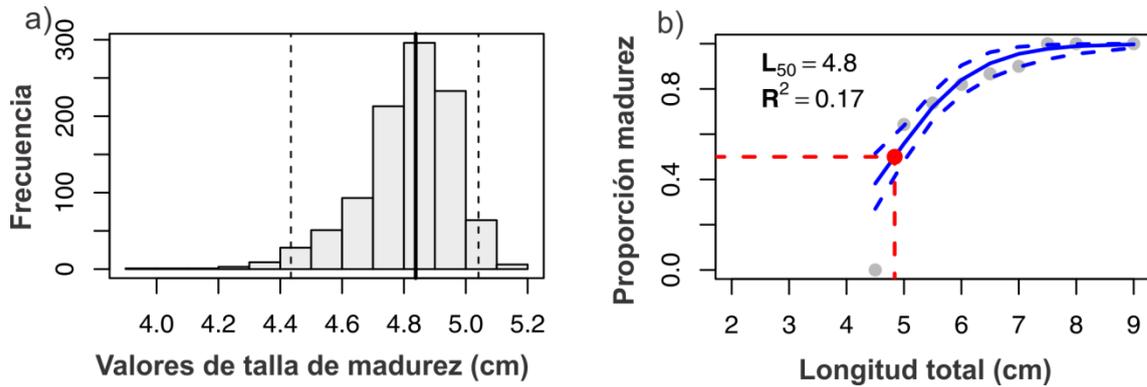
Anexo 14. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en machos (2008) (b).



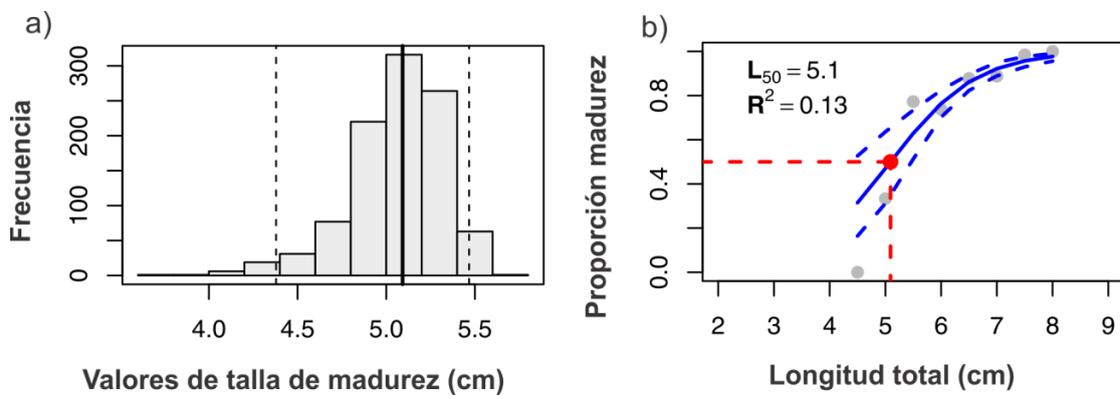
Anexo 15. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en hembras (2009) (b).



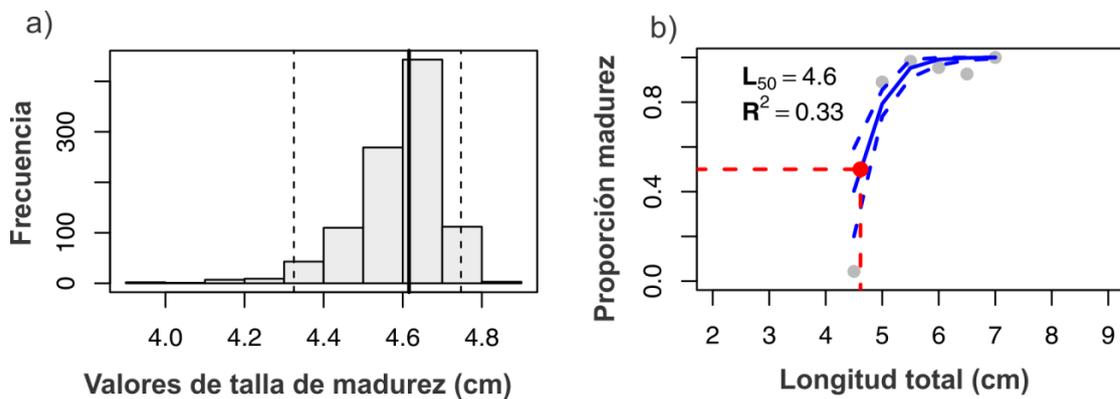
Anexo 16. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en machos (2009) (b).



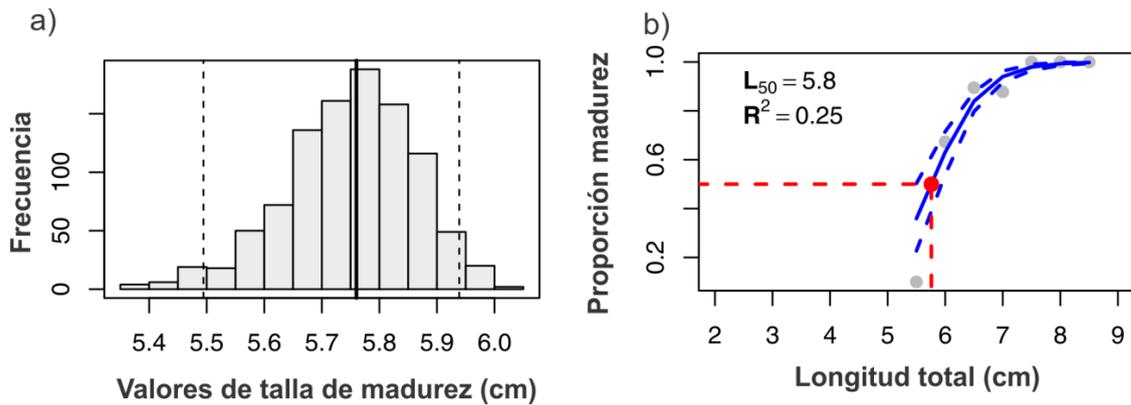
Anexo 17. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en hembras (2010) (b).



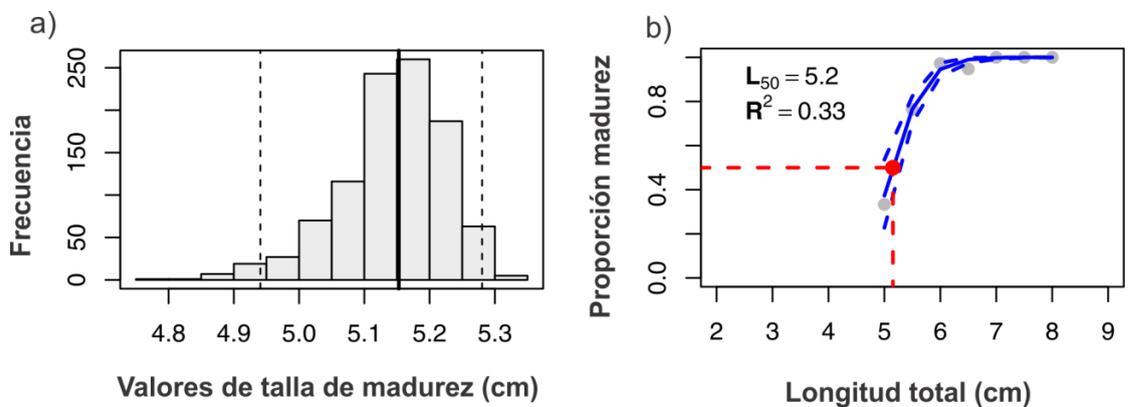
Anexo 18. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en machos (2010) (b).



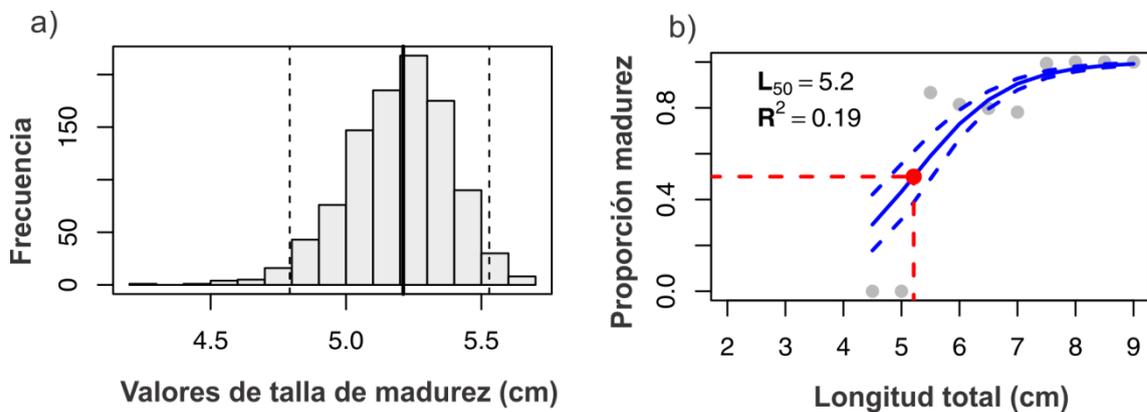
Anexo 19. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en hembras (2011) (b).



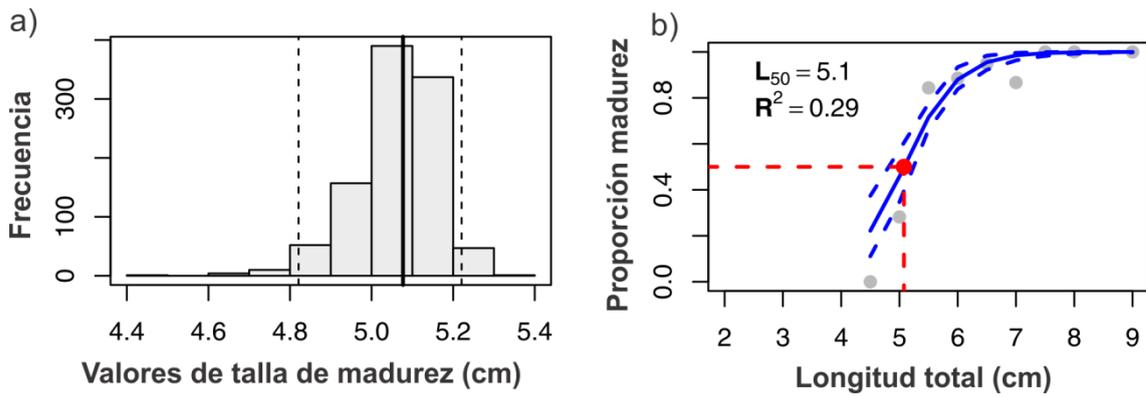
Anexo 20. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en machos (2011) (b).



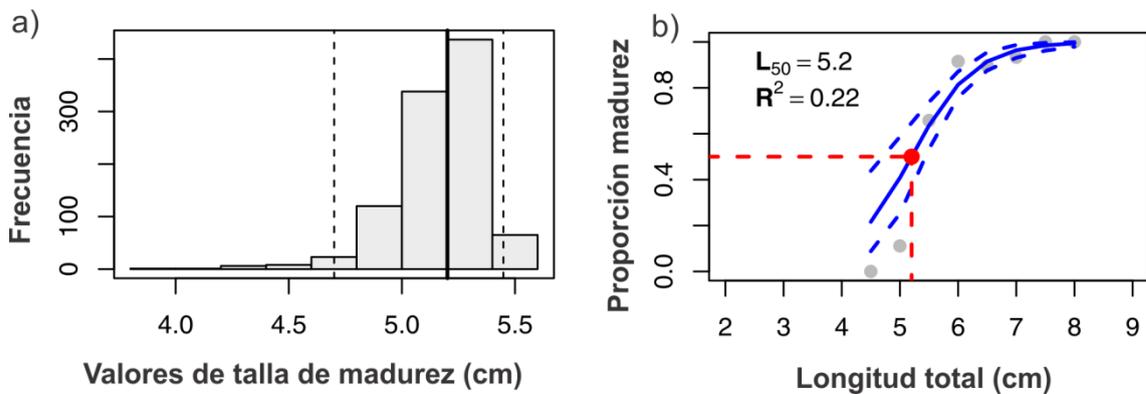
Anexo 21. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en hembras (2012) (b).



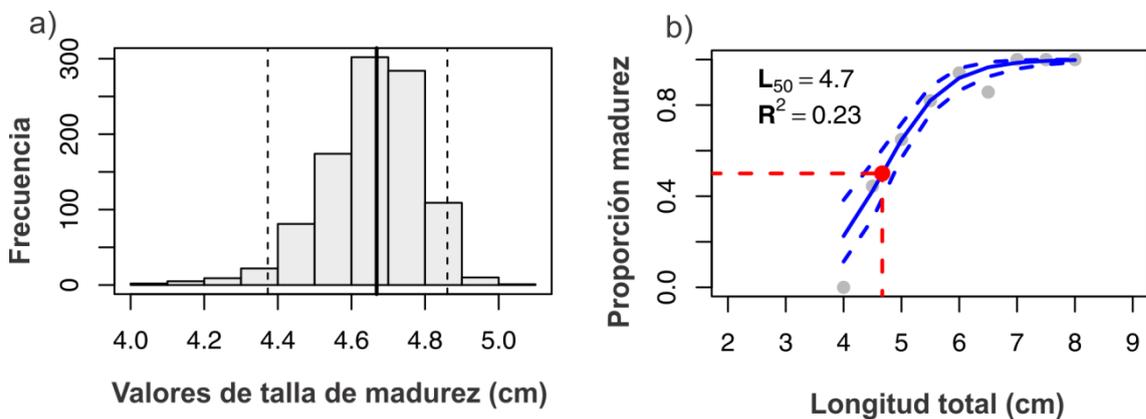
Anexo 22. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en machos (2012) (b).



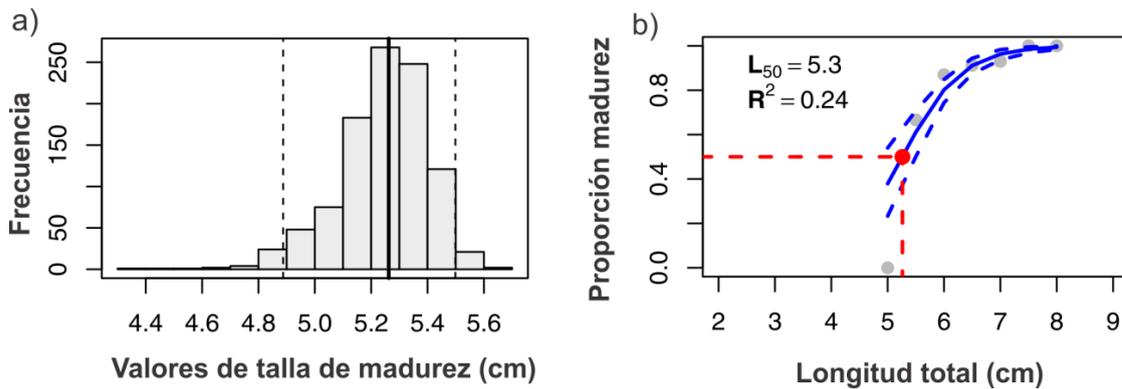
Anexo 23. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en hembras (2013) (b).



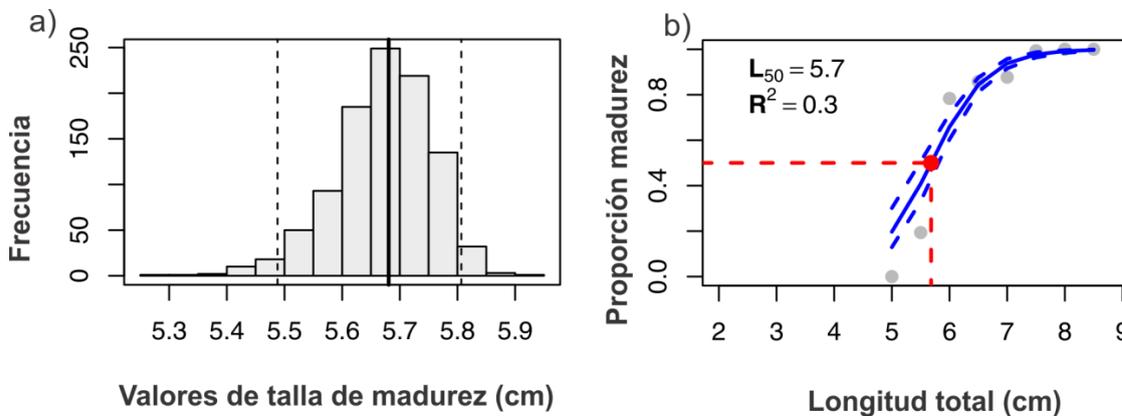
Anexo 24. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en machos (2013) (b).



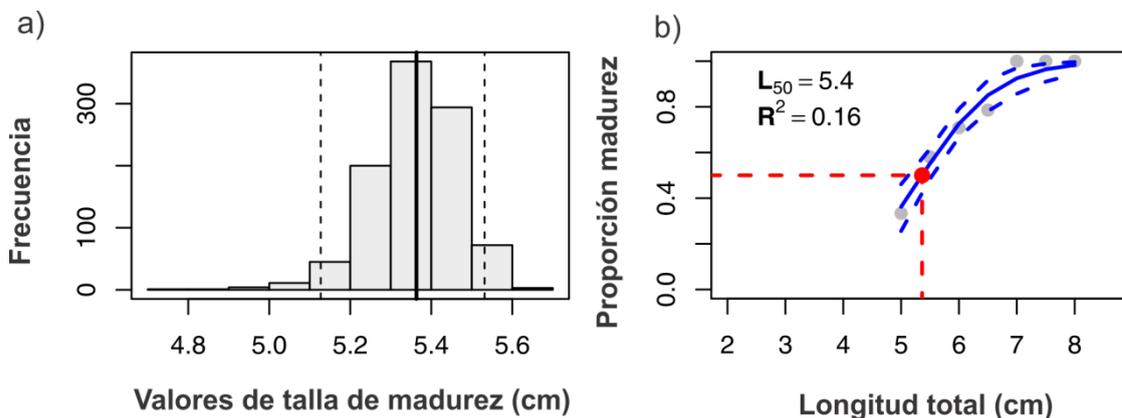
Anexo 25. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en hembras (2014) (b).



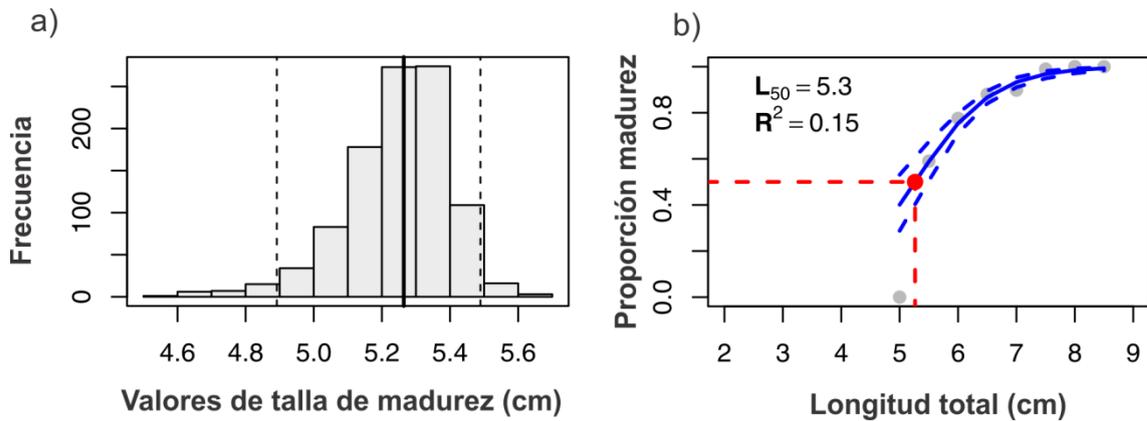
Anexo 26. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en machos (2014) (b).



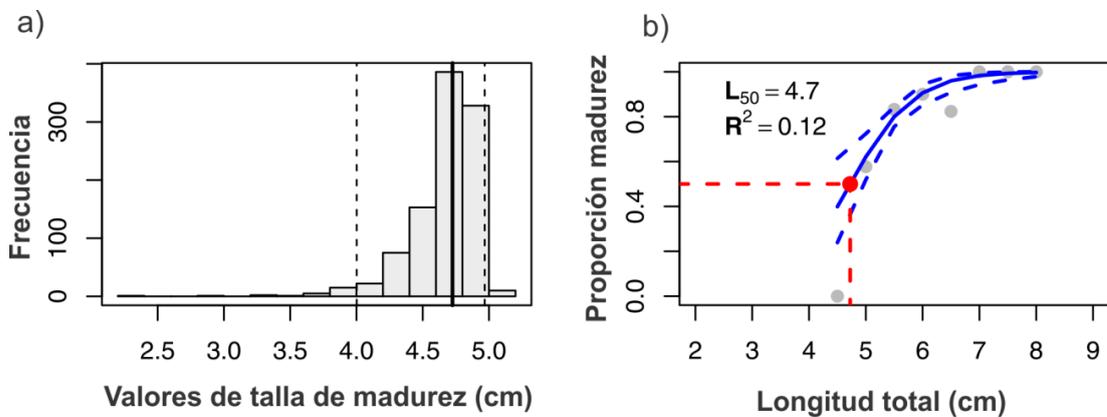
Anexo 27. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en hembras (2015) (b).



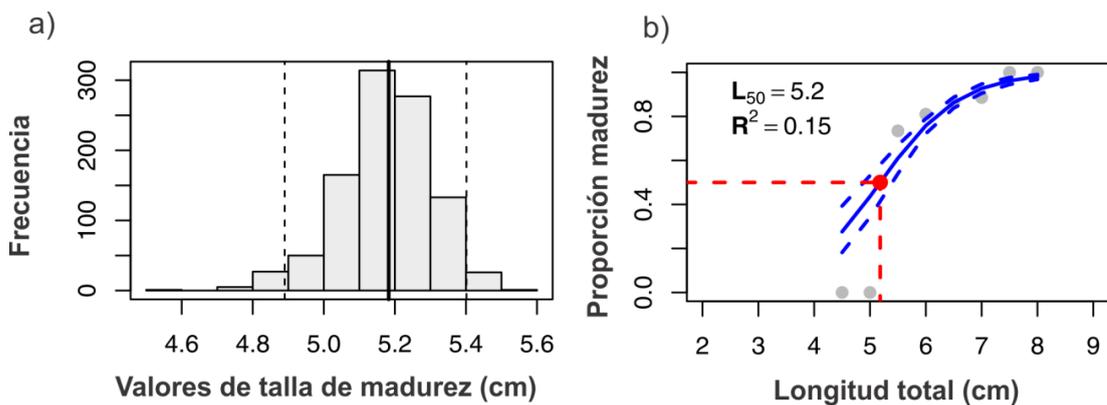
Anexo 28. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en machos (2015) (b).



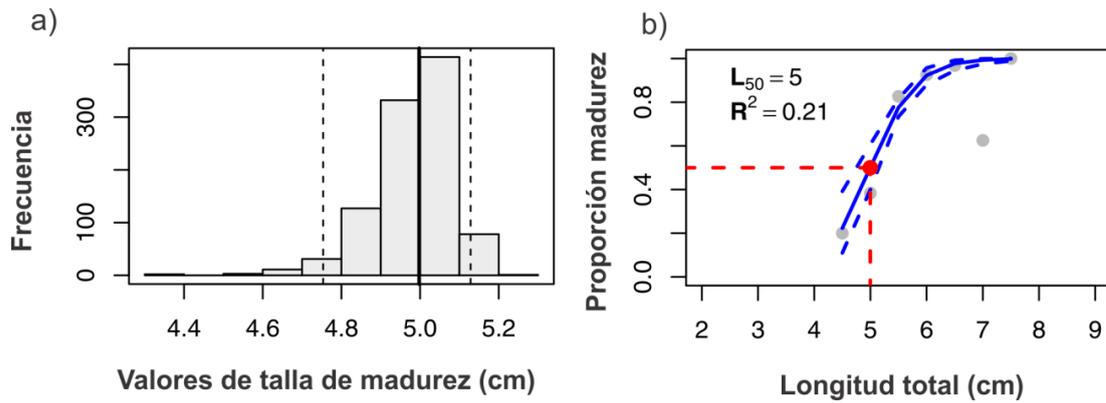
Anexo 29. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en machos (2017) (b).



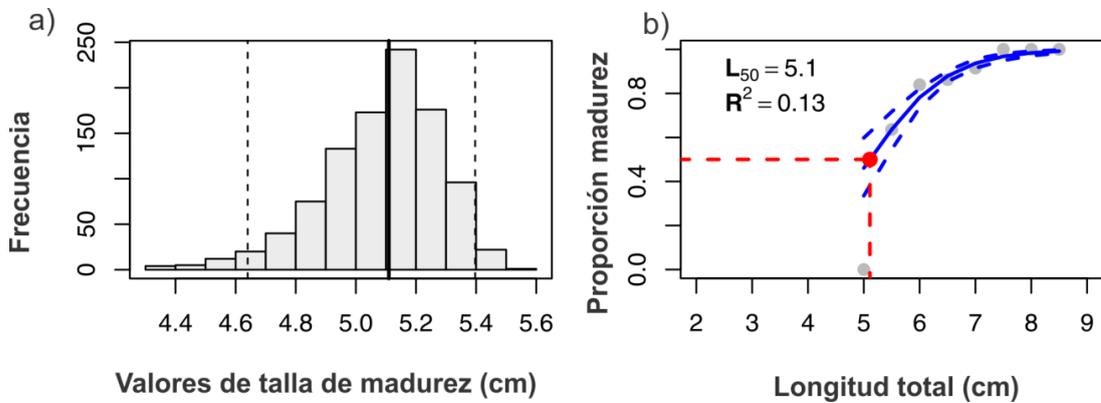
Anexo 30. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en hembras (2018) (b).



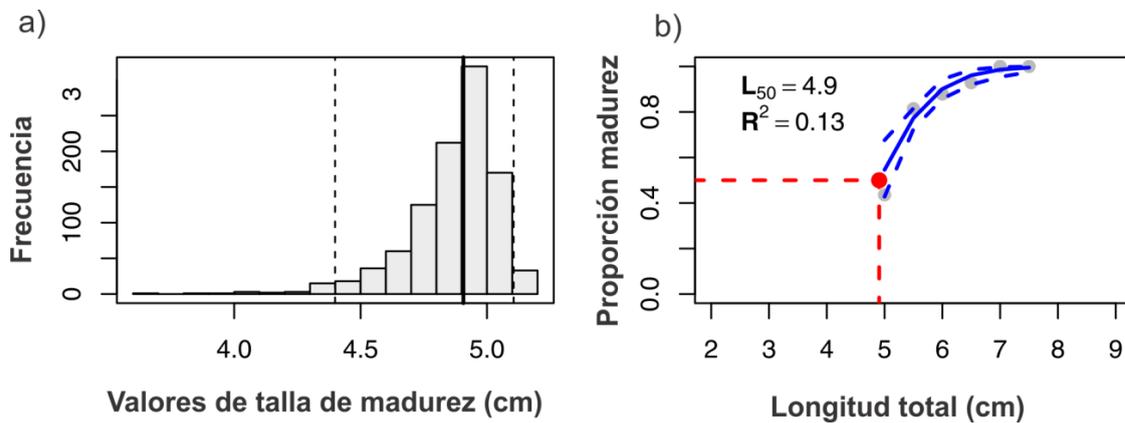
Anexo 31. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en machos (2017) (b).



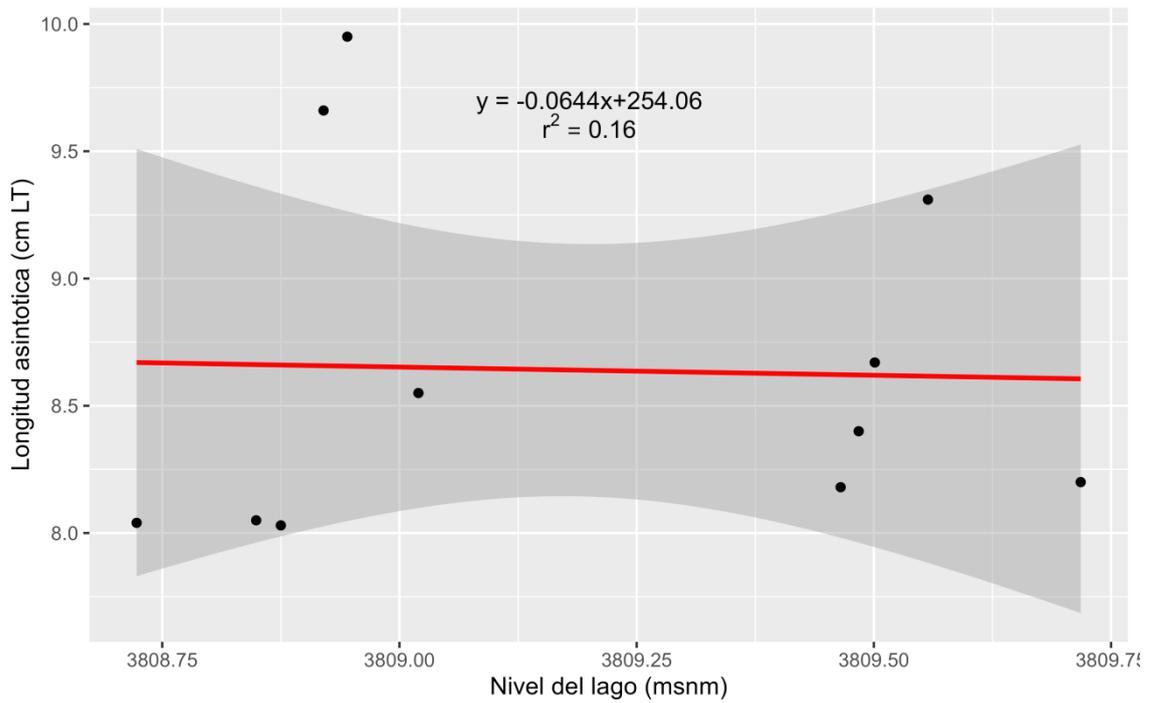
Anexo 32. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en machos (2017) (b).



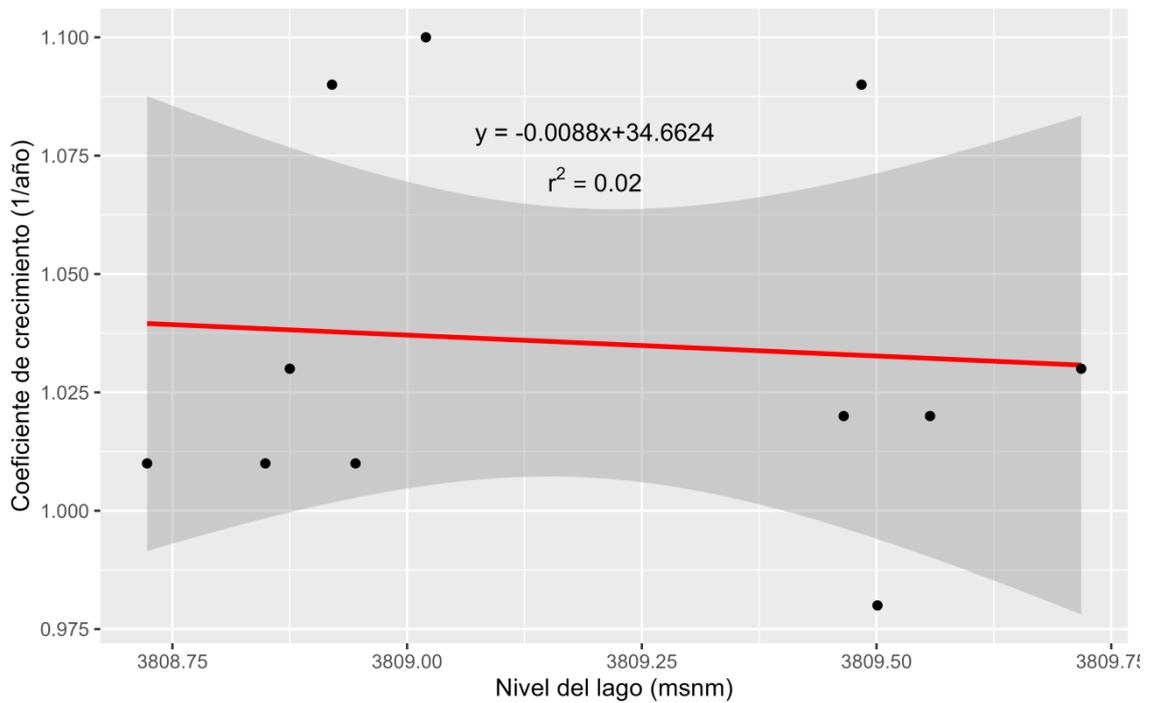
Anexo 33. Límites de confianza de L_{50} (a) y curva de madurez en machos (2017) (b).



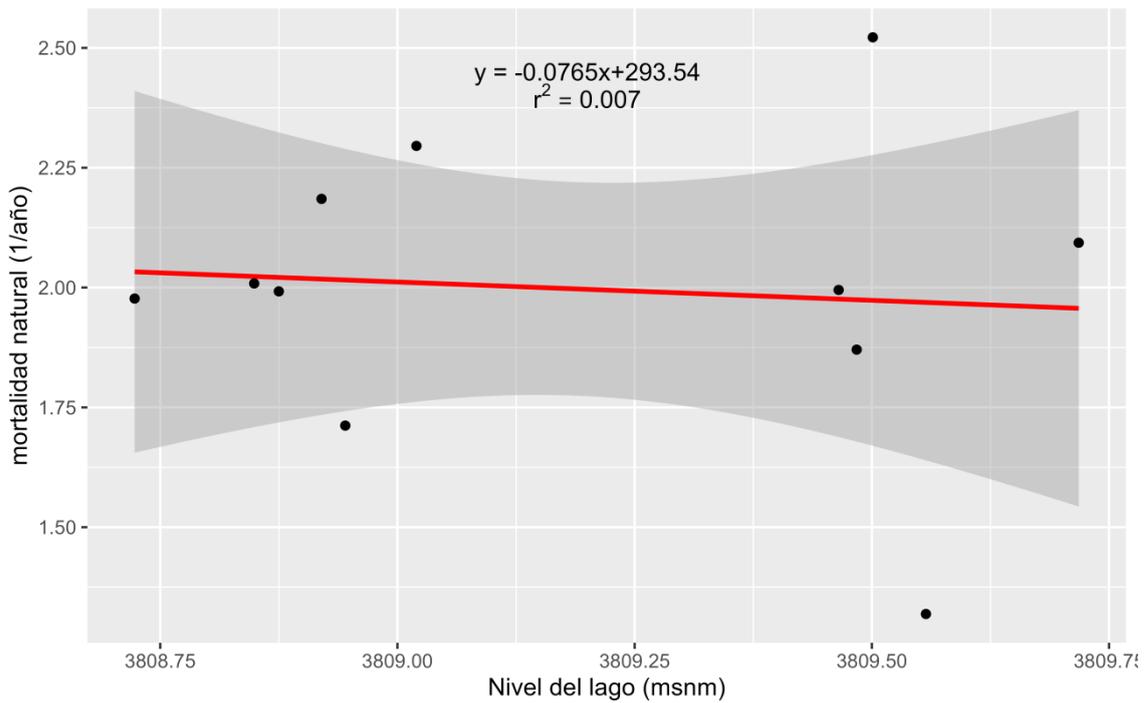
Anexo 34. Relación entre nivel del lago y longitud asintótica del ispi (2008-2018).



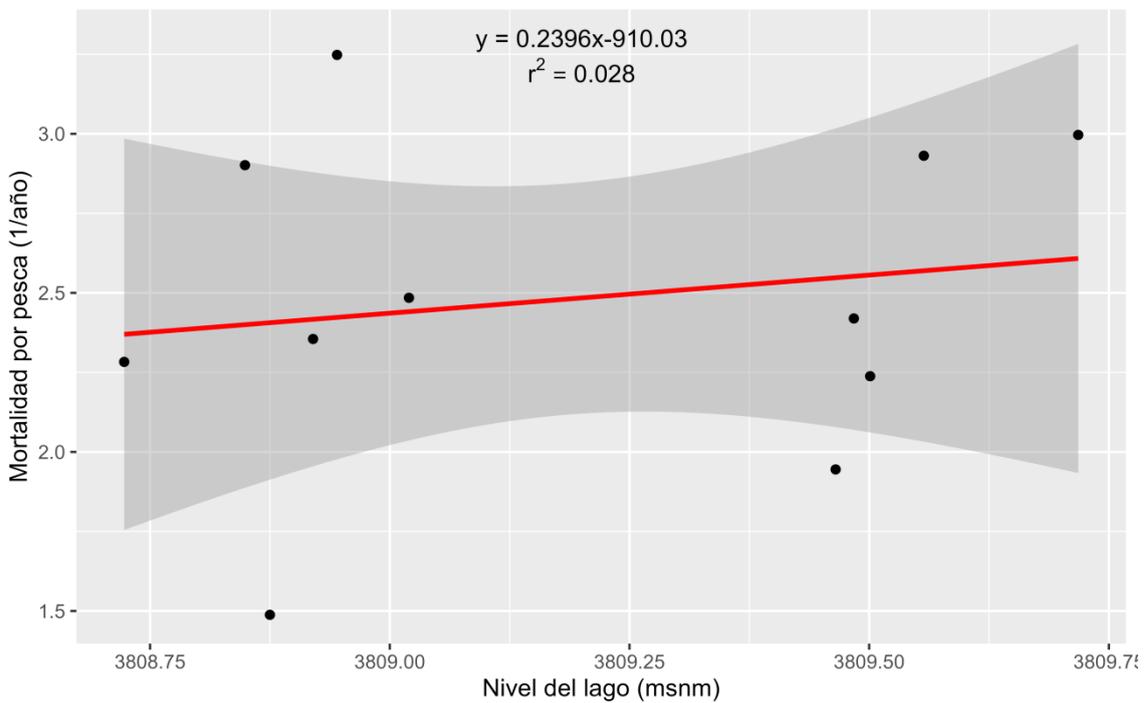
Anexo 35. Relación entre nivel del lago y coeficiente de crecimiento del ispi (2008-2018).



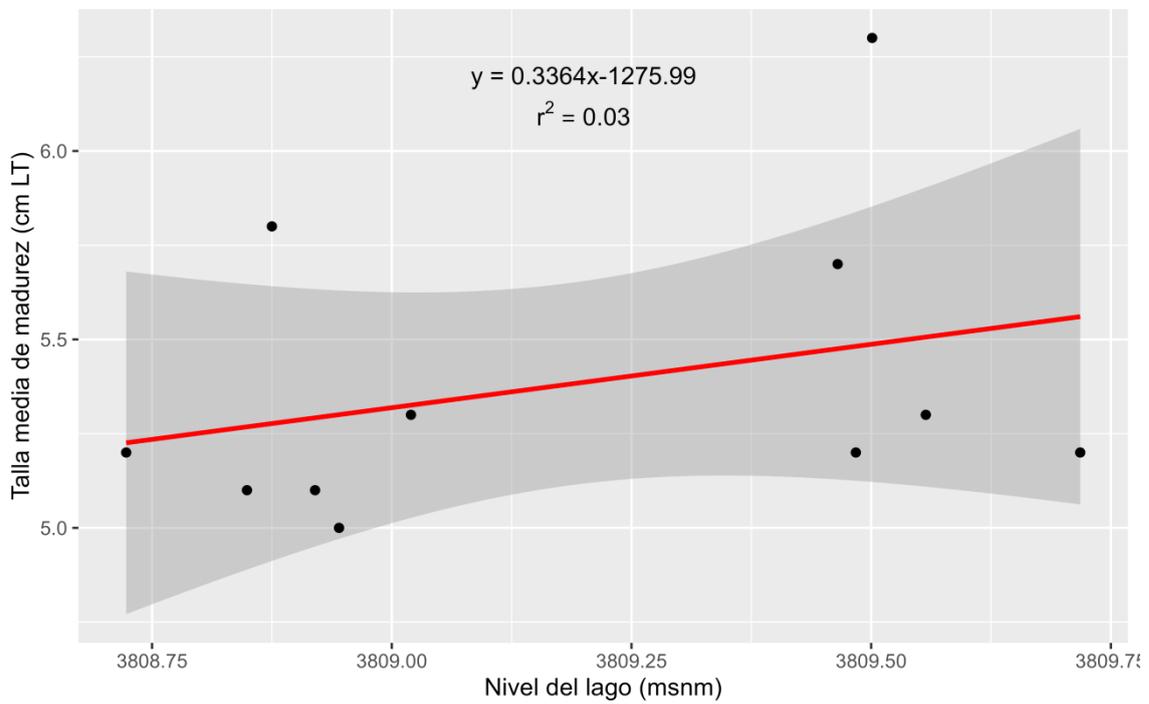
Anexo 36. Relación entre nivel del lago y mortalidad natural del ispi (2008-2018).



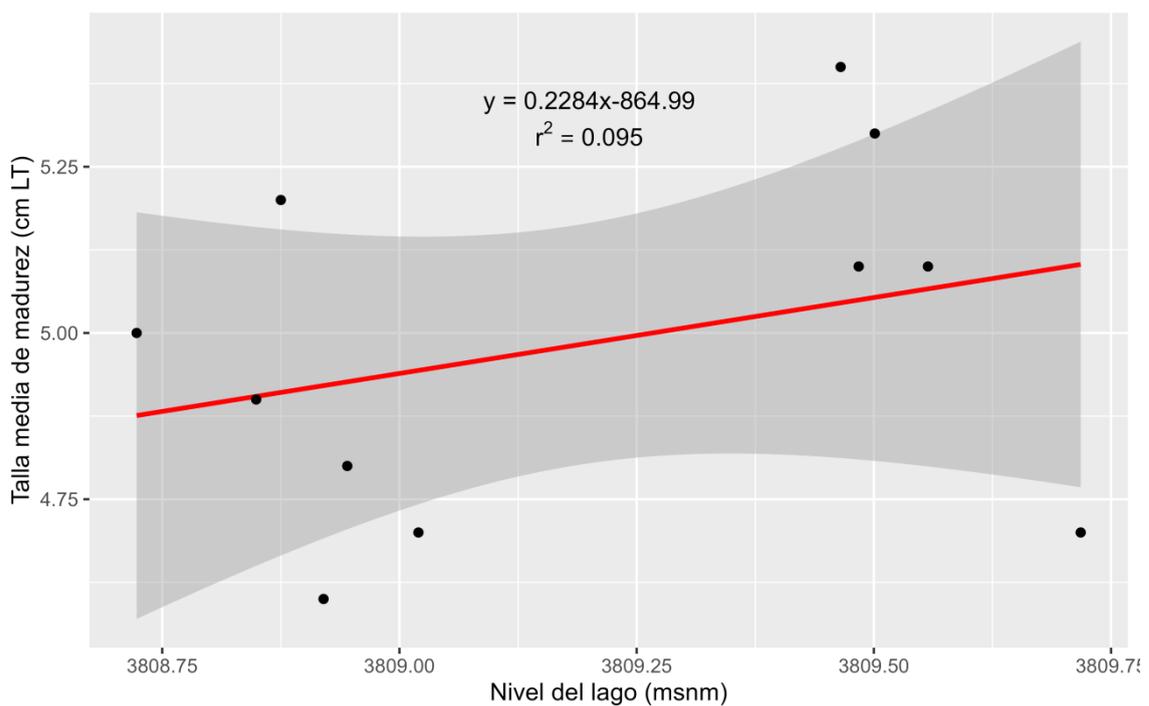
Anexo 37. Relación entre nivel del lago y mortalidad por pesca del ispi (2008-2018).



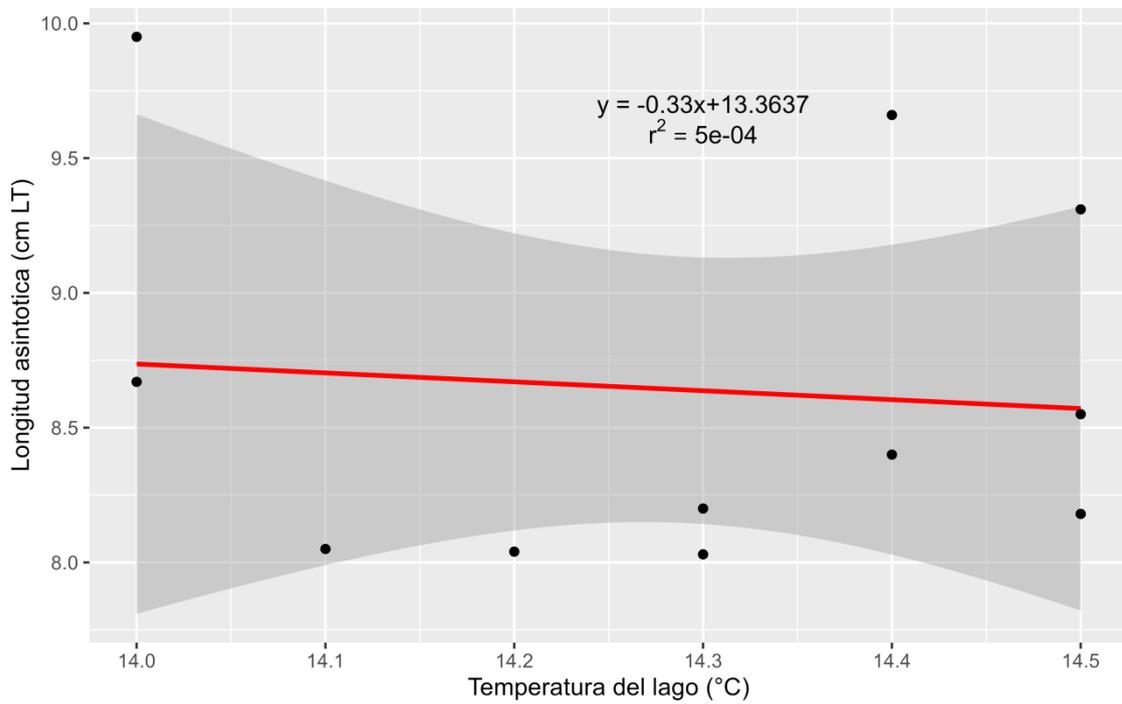
Anexo 38. Relación entre nivel del lago y L_{50} en hembras (2008-2018).



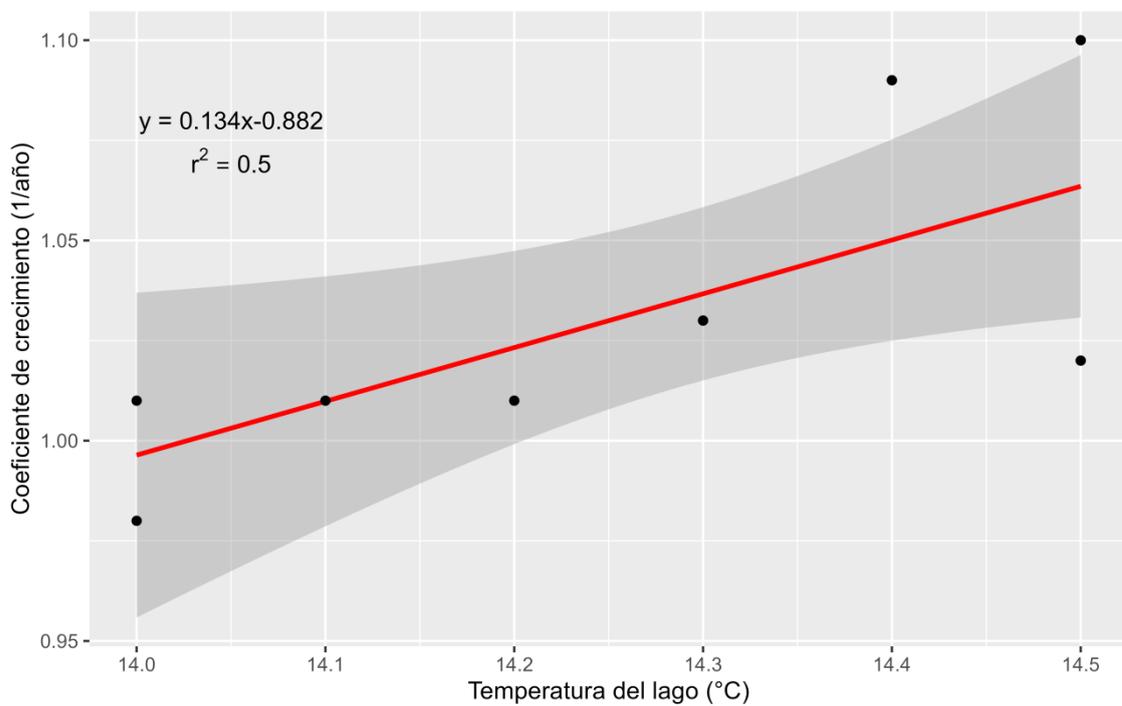
Anexo 39. Relación entre nivel del lago y L_{50} en machos (2008-2018).



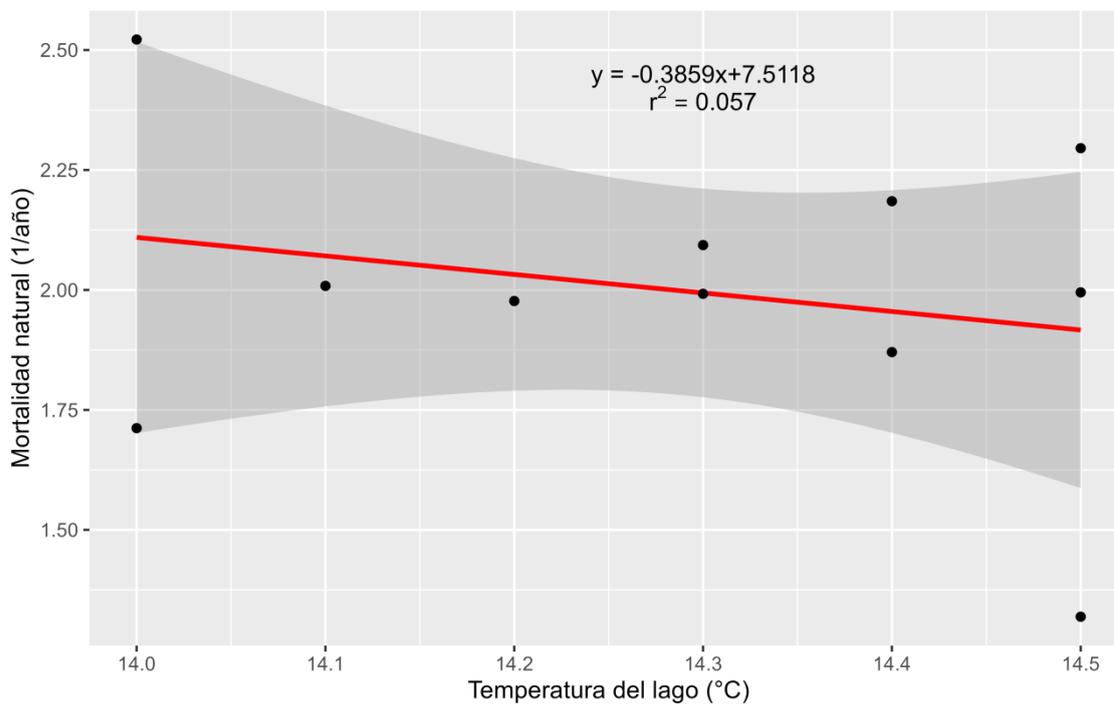
Anexo 40. Relación entre temperatura del agua y longitud asintótica del ispi (2008-2018).



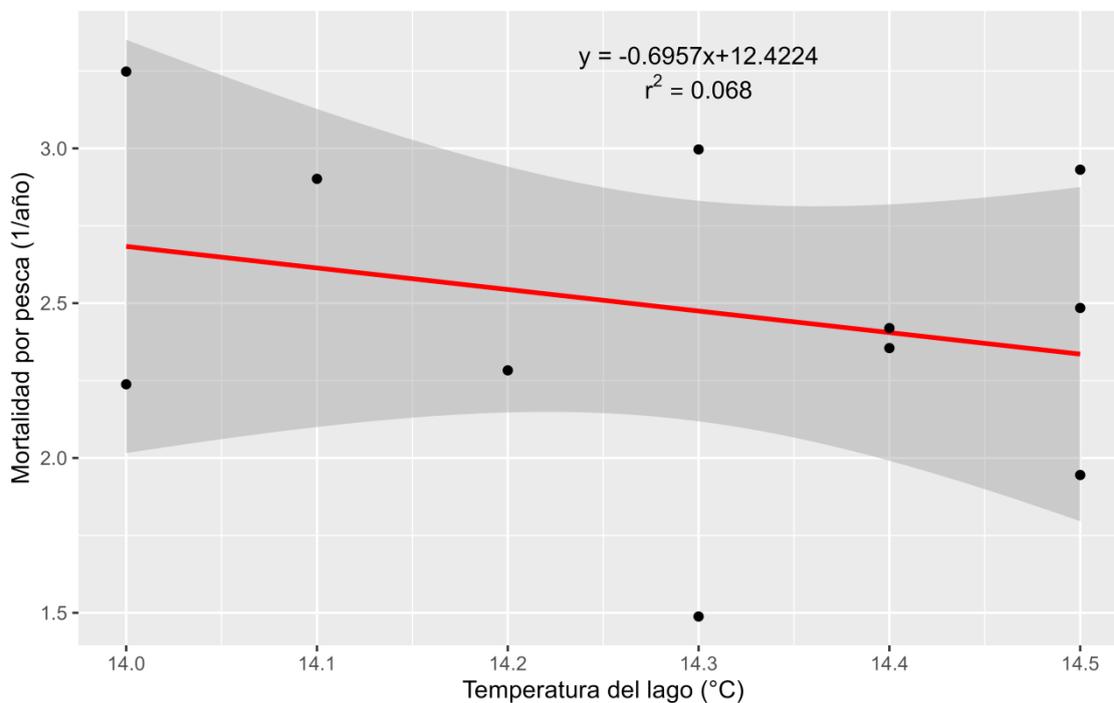
Anexo 41. Relación entre temperatura del lago y coeficiente de crecimiento (2008-2018).



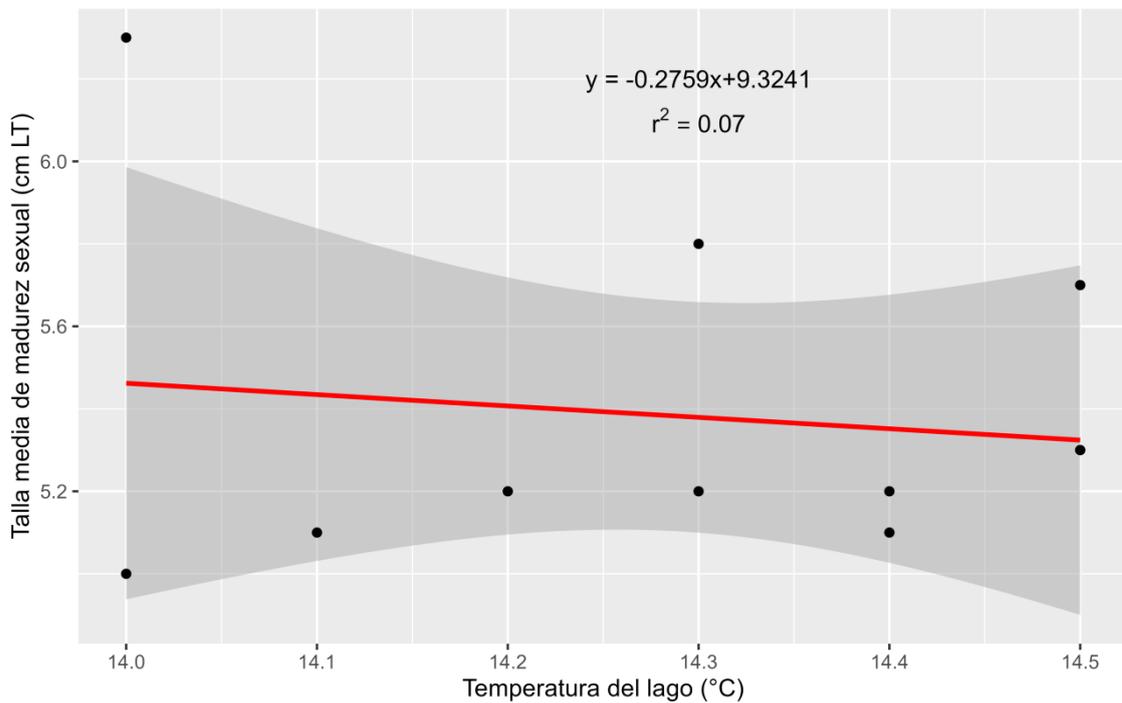
Anexo 42. Relación entre temperatura del lago y mortalidad natural del ispi (2008-2018).



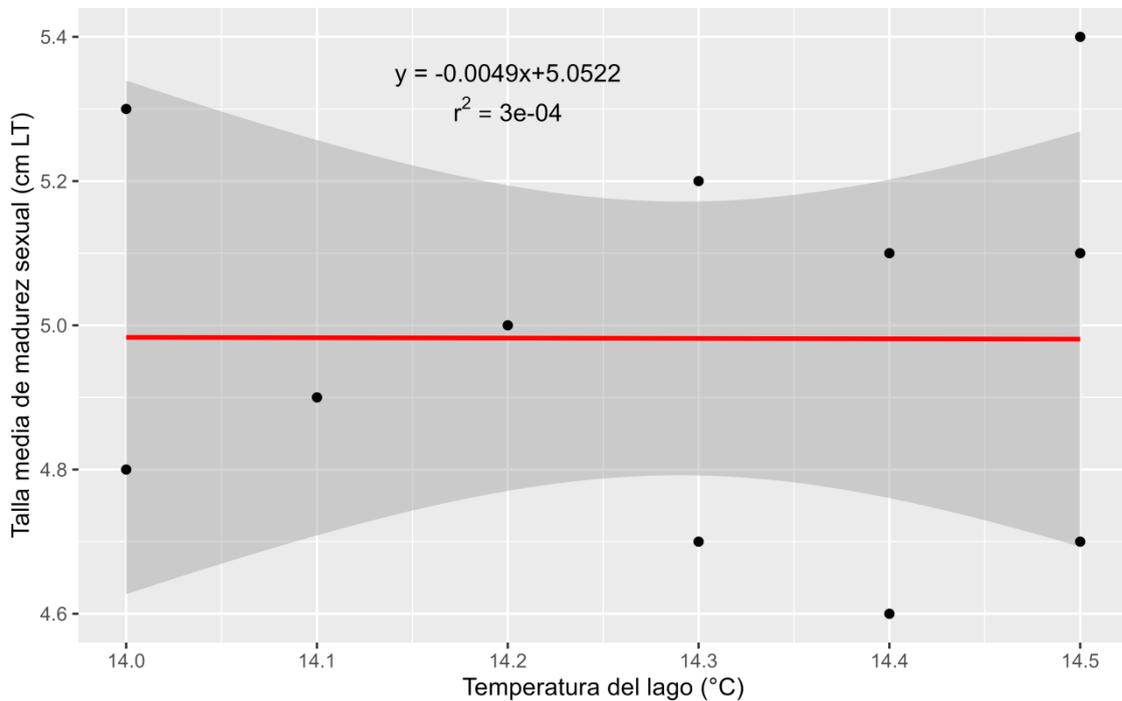
Anexo 43. Relación entre temperatura del lago y mortalidad por pesca del ispi (2008-2018).



Anexo 44. Relación entre temperatura del lago y L_{50} en hembras de ispi (2008-2018).



Anexo 45. Relación entre temperatura del lago y L_{50} en machos de ispi (2008-2018).



Anexo 46. Ejemplar adulto de ispi del lago Titicaca.



Anexo 47. Pesquería del ispi en el lago Titicaca.



Anexo 48. Desmallado de ispi de redes cortina en zona de Llachón (Capachica).



Anexo 49. Constancia de acceso a los datos otorgados por IMARPE.

"Decenio de la Igualdad de oportunidades para mujeres y hombres"
"Año del Fortalecimiento de la Soberanía Nacional"
"Año del Bicentenario del Congreso de la República del Perú"

CONSTANCIA

EL QUE SUSCRIBE COORDINADOR DE LABORATORIO CONTINENTAL DE PUNO – IMARPE

HACE CONSTAR:

Que, el Magister René Chura Cruz egresado del Programa de Doctorado en Ciencia, Tecnología y Medio Ambiente, ha utilizado los datos de muestreo biológico, biométrico del recurso ispi (*Orestias ispi* Lauzanne, 1981) y datos de temperatura superficial del Lago Titicaca para el periodo 2008-2018, para el desarrollo de la tesis doctoral titulado: Variabilidad de parámetros de historia de vida del ispi (*Orestias ispi*, 1981) en el Lago Titicaca y su relación con el nivel y temperatura del lago.

Se expide la presente constancia a solicitud del interesado para los fines que estime conveniente.

Puno, 30 de diciembre del 2022.

 
INSTITUTO DEL MAR DEL PERU
BLGO. CESAR GAMARRA PERALTA
COORDINADOR DEL LABORATORIO
CONTINENTAL DE PUNO
C. GAMARRA


BICENTENARIO
PERÚ 2021

Esquina Gamarra y General Valle s/n, Chucuito, Callao
Central telefónica: (051) 208 8650
www.gob.pe/imarpe



DECLARACIÓN JURADA DE AUTENTICIDAD DE TESIS

Por el presente documento, Yo RENÉ CHURA CRUZ,
identificado con DNI 01322096 en mi condición de egresado de:

Escuela Profesional, Programa de Segunda Especialidad, Programa de Maestría o Doctorado
DOCTORADO EN CIENCIA, TECNOLOGÍA Y MEDIO AMBIENTE

informo que he elaborado el/la Tesis o Trabajo de Investigación denominada:
“VARIABILIDAD DE PARÁMETROS DE HISTORIA DE VIDA DEL ISPI
(ORESTIAS ISPI LAUZDANNE, 1982) EN EL LAGO TITICACA Y SU
RELACIÓN CON EL NIVEL Y TEMPERATURA DEL LAGO”

Es un tema original.

Declaro que el presente trabajo de tesis es elaborado por mi persona y **no existe plagio/copia** de ninguna naturaleza, en especial de otro documento de investigación (tesis, revista, texto, congreso, o similar) presentado por persona natural o jurídica alguna ante instituciones académicas, profesionales, de investigación o similares, en el país o en el extranjero.

Dejo constancia que las citas de otros autores han sido debidamente identificadas en el trabajo de investigación, por lo que no asumiré como tuyas las opiniones vertidas por terceros, ya sea de fuentes encontradas en medios escritos, digitales o Internet.

Asimismo, ratifico que soy plenamente consciente de todo el contenido de la tesis y asumo la responsabilidad de cualquier error u omisión en el documento, así como de las connotaciones éticas y legales involucradas.

En caso de incumplimiento de esta declaración, me someto a las disposiciones legales vigentes y a las sanciones correspondientes de igual forma me someto a las sanciones establecidas en las Directivas y otras normas internas, así como las que me alcancen del Código Civil y Normas Legales conexas por el incumplimiento del presente compromiso

Puno 21 de DICIEMBRE del 2023


FIRMA (obligatoria)



Huella



Universidad Nacional
del Altiplano Puno



Vicerrectorado
de Investigación



Repositorio
Institucional

AUTORIZACIÓN PARA EL DEPÓSITO DE TESIS O TRABAJO DE INVESTIGACIÓN EN EL REPOSITORIO INSTITUCIONAL

Por el presente documento, Yo RENE CHURA CRUZ,
identificado con DNI 01322096 en mi condición de egresado de:

Escuela Profesional, Programa de Segunda Especialidad, Programa de Maestría o Doctorado

DOCTORADO EN CIENCIA, TECNOLOGÍA Y MEDIO AMBIENTE

informo que he elaborado el/la Tesis o Trabajo de Investigación denominada:

“VARIABILIDAD DE PARÁMETROS DE HISTORIA DE VIDA DEL ISPI
(ORESTIAS ISPI LAUZONNE, 1982) EN EL LAGO TITICACA Y SU
RELACIÓN CON EL NIVEL Y TEMPERATURA DEL LAGO”

para la obtención de Grado, Título Profesional o Segunda Especialidad.

Por medio del presente documento, afirmo y garantizo ser el legítimo, único y exclusivo titular de todos los derechos de propiedad intelectual sobre los documentos arriba mencionados, las obras, los contenidos, los productos y/o las creaciones en general (en adelante, los “Contenidos”) que serán incluidos en el repositorio institucional de la Universidad Nacional del Altiplano de Puno.

También, doy seguridad de que los contenidos entregados se encuentran libres de toda contraseña, restricción o medida tecnológica de protección, con la finalidad de permitir que se puedan leer, descargar, reproducir, distribuir, imprimir, buscar y enlazar los textos completos, sin limitación alguna.

Autorizo a la Universidad Nacional del Altiplano de Puno a publicar los Contenidos en el Repositorio Institucional y, en consecuencia, en el Repositorio Nacional Digital de Ciencia, Tecnología e Innovación de Acceso Abierto, sobre la base de lo establecido en la Ley N° 30035, sus normas reglamentarias, modificatorias, sustitutorias y conexas, y de acuerdo con las políticas de acceso abierto que la Universidad aplique en relación con sus Repositorios Institucionales. Autorizo expresamente toda consulta y uso de los Contenidos, por parte de cualquier persona, por el tiempo de duración de los derechos patrimoniales de autor y derechos conexos, a título gratuito y a nivel mundial.

En consecuencia, la Universidad tendrá la posibilidad de divulgar y difundir los Contenidos, de manera total o parcial, sin limitación alguna y sin derecho a pago de contraprestación, remuneración ni regalía alguna a favor mío; en los medios, canales y plataformas que la Universidad y/o el Estado de la República del Perú determinen, a nivel mundial, sin restricción geográfica alguna y de manera indefinida, pudiendo crear y/o extraer los metadatos sobre los Contenidos, e incluir los Contenidos en los índices y buscadores que estimen necesarios para promover su difusión.

Autorizo que los Contenidos sean puestos a disposición del público a través de la siguiente licencia:

Creative Commons Reconocimiento-NoComercial-CompartirIgual 4.0 Internacional. Para ver una copia de esta licencia, visita: <https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/>

En señal de conformidad, suscribo el presente documento.

Puno 01 de DICIEMBRE del 2023

FIRMA (obligatoria)



Huella