Ecología Austral: 3:33-41,1993 Asociación Argentina de Ecología

# Comparación de diferentes metodologías para la estimación del crecimiento del pejerrey patagónico

### Fabián Grosman

Instituto de Hidrología de Llanuras (IHLLA), C. C. 178, 7300 Azul, Argentina

**Resumen.** El presente trabajo estudia el crecimiento del pejerrey patagónico, Patagonina hatcheri, en la laguna Terraplén, Prov. del Chubut, Argentina. El objetivo es la comparación de diferentes metodologías de estudio del crecimiento, a fin de encontrar el método que permita un diagnóstico preciso de otras poblaciones de la especie. A la información recabada de la lectura de escamas se le aplicó el método del retrocálculo, por el cual se asigna edad a los ejemplares acorde a la cantidad de marcas registradas, y unta modificación del mismo (Freyre y Sendra) que considera a la formación de dichas marcas de crecimiento como un hecho probabilistico. El método de Petersen, consistente en el seguimiento de cohortes a través del período de muestreo, fue aplicado en un anterior trabajo. En todos los casos se aplicó la ecuación de von Bertalanffy. Los resultados de los parámetros de crecimiento fueron: retrocálculo: k = 0.573,  $t_0 = -0.059$ , L = 394.53, Freyre-Sendra: k = 0.249,  $t_0 = -0.51$  L = 524.52, Petersen: k = 0.37135,  $t_0 = 0.11339$ ,  $t_0 = 539.09$ . No se hallaron diferencias estadísticas entre los parámetros estimados por los distintos métodos. Se infiere que la época de formación de marcas anuales es en otoño-invierno. Dado que el método del retrocálculo produjo sobreestimación en el crecimiento y el método de Petersen tiene un costo elevado, se propone el uso del método de Freyre-Sendra en evaluaciones futuras de pejerrey patagónico.

**Abstract.** This study deals with the growth of the Patagonic silverside (Patagonina hatcheri) at Terraplen lagoon, (43°S. Lat. and 71.5 °W. Long.), in the Patagonia region. Three methods for estimating growth were applied: 1) the method of back-calculation was used to scale growth mark data; 2) a simpler method based on a modification of 1) (Freyre-Sendra), which considers the probability of the formation of marks, and 3) the Petersen method, which takes into account the follow-up of cohorts throughout the sampling period. The von Bertalanffy growth equation was employed. The parameters obtained were: Back-calculation: k = 0.573,  $t_0 = -0.059$ ,  $t_0 = 394.53$ , Freyre-Sendra:  $t_0 = 0.249$ ,  $t_0 = -0.51$ ,  $t_0 = 524.52$ , Petersen:  $t_0 = 0.37135$ ,  $t_0 = 0.11339$ ,  $t_0 = 539.09$ . Comparisons among all methods showed no significant differences. The time of the year when growth marks appear is inferred to be in fall-winter. Freyre and Sendra's method applied to this fish species yields reasonable and more efficient results. Its use is recommended for the study of this species in other aquatic environments of the Patagonia region.

#### Introducción

El crecimiento de un organismo es el resultado del balance de entradas y salidas de energía, estando influído tanto por factores propios como externos o ambientales. En el caso de los peces, conocer los parámetros que rigen el crecimiento es de importancia para el estudio de la dinámica de las poblaciones y, consecuentemente, para la elaboración de pautas de ordenación del recurso. Su conocimiento resulta de crucial relevancia para la correcta administración de la pesquería.

Debido a ello, se han desarrollado diferentes métodos para el estudio del crecimiento de los peces que contemplan la relación entre una variable de estado, (usualmente peso o longitud) y la edad, infiriéndose el crecimiento en virtud de dicha relación, en función del tiempo. Consecuentemente, puede conocerse la edad, sobre la base de estructuras anatómicas que mantengan la relación con la

longitud o el peso.

Existen métodos que utilizan datos de distribución de frecuencias poblacionales y otros, que utilizan datos individuales. Entre estos últimos, el uso de escamas como estructura ósea que refleja el crecimiento es muy empleado debido a su fácil extracción. Presenta como desventaja la subjetividad en los criterios para determinar anillos o marcas. Los otolitos son también usados, al igual que los radios de las aletas pectorales, vértebras, etc. Estas estructuras ofrecen, respecto a las escamas, mayor dificultad tanto en la extracción como en la preparación para su lectura. Es conveniente la aplicación de más de un método para corroborar la determinación de edad especialmente cuando el método empleado no entrega resultados totalmente satisfactorios (Aguayo y Gili 1984).

El método de Petersen, que consiste en la identificación y seguimiento de cohortes durante el período de muestreo, fue aplicado en pejerrey patagónico *Patagonina hatcheri* Campos, de la Laguna Terraplén, (Grosman 1991), obteniéndose los parámetros de crecimiento de esta población. Es un método costoso, tanto en tiempo como en dinero, ya que requiere de muestreos continuados.

En el presente trabajo se aplican dos metodologías diferentes para la obtención de parámetros de crecimiento de la misma población de peces, a partir de datos obtenidos de la lectura de marcas periódicas presentes en escamas: el método clásico del retrocálculo, el cual relaciona en forma sistemática marca con edad y una modificación del mismo desarrollada por Freyre y Sendra (1987), que considera la marcación de naturaleza probabilística y, por lo tanto, difiere del primero en la asignación de edades a cada marca. El objetivo del presente trabajo es la comparación de los resultados hallados por los diferentes métodos expuestos, a fin de identificar el más apropiado en la evaluación de pesquerías de pejerrey.

## Materiales y Métodos

Los trabajos de campo se realizaron durante 1989 en la laguna Terraplén, (43 ° Lat. S y 71,S ° Long. O.), provincia del Chubut. Esta laguna fue elegida para la realización de un estudio piloto integral de la ictiofauna por ser un ambiente patagónico precordillerano de características típicas.

Los peces fueron capturados en diferentes muestreos durante el año con redes agalleras de diferente distancia entre nudos y una red de arrastre a la costa. Se trabajó con "pejerrey patagónico" por ser esta especie muy abundante en las capturas, lo que permitió la aplicación del método de Petersen.

Para el presente trabajo se submuestrearon escamas de 138 ejemplares de *P. hatcheri*, obtenidas del flanco izquierdo de la región inmediatamente posterior a la aleta pectoral. Las mismas fueron limpiadas con detergente enzimático de uso doméstico. Cuatro escamas por ejemplar fueron montadas en seco entre dos portaobjetos, cuidando que no presentaran signos de regeneración y que fueran bien conformadas, simétricas y de tamaño uniforme.

La lectura de escamas se realizó bajo lupa binocular utilizando 20X; la medición se realizó con un ocular micrométrico de 1OX graduado en décimas de mm. Se consideró como marca de crecimiento la presencia de *circulii* apretados o discontínuos en el campo anterior y entrecortados en los campos laterales. Se midió el radio total de la escama (R), desde el foco a uno de los vértices anteriores; sobre ésta línea, donde se encontraban marcas de crecimiento, se midieron los radios parciales (r), promediándose el valor para cada ejemplar.

Para determinar la época de marcación, se aplicó el índice de incremento marginal α (Cotrina 1977):

$$\alpha = \frac{R - r_n}{r_n - r_{n-1}}$$

donde R= radio total real de la escama X20 en mm, r= distancia del foco a los anillos detectados en mm yn= 1,2,.....5.

El índice a se aplicó primero en forma separada a aquellos ejemplares que poseían igual cantidad de marcas ( $\alpha 2$ ,  $\alpha 3$ ,  $\alpha 4$  y  $\alpha 5$ ), y posteriormente a toda la muestra sin discriminación de las mismas ( $\alpha n$ ).

Se ajustó una relación lineal entre R y la longitud total del pez (Lt) por el método de regresión lineal funcional de Ricker (1973):

$$Lt = a + b R \tag{1}$$

donde Lt= largo total del cuerpo expresado en mm, a y b= constantes de integración.

Para retrocalcular las longitudes a las cuales se produjo la marca, se siguió el método propuesto por Ricker (1968), el cual considera que la ordenada al origen es común a todos los ejemplares (similar R al nacimiento de los peces). Se calculó una nueva pendiente individual acorde al crecimiento diferencial de cada ejemplar:

$$l_r = a + b' r_n$$

donde  $l_r$  = longitud total del cuerpo en mm a la cual se produjo la marca r, a = ordenada al origen de (l), b'= pendiente individual b'=(Lt'-a)/R'(Lt'y R' individual) y rn= radio en la escama del anillo r.

Se obtuvo una distribución de frecuencias de marcas a distintas distancias del foco presentes en las escamas (f vs. r), considerando un valor promedio para cada ejemplar. Esta polimodal fue descompuesta en sus componentes unimodales utilizando el método de Harding (1949) y Cassie (1954). A los parámetros gaussianos así obtenidos se les aplicó dos metodologías diferentes:

Método a) del retrocálculo (Carlander 1950 citado por Knight y Ross 1992, Ricker 1968). Al conocerse la relación largo del pez-radio de la escama (Lt-R), la época de marcación y la longitud retrocalculada a la que se registró la marca (l<sub>r</sub>); el método consiste en asignar en forma sistemática una edad correlativa a cada marca encontrada, conociéndose de esta manera cuanto creció por unidad de tiempo el ejemplar portador de dicha escama. Se obtiene así una distribución de frecuencias de longitudes de marcación (f vs. l<sub>2</sub>). Al descomponer esta polimodal, se obtienen las modas a las que se les adjudica edad tentativa.

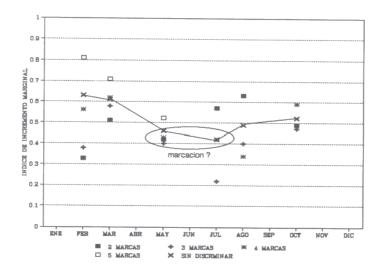
Método b) o de la hipótesis Freyre-Sendra (Freyre y Sendra 1987). Estos autores argumentan que el proceso de marcación es de naturaleza probabilística. La marca anual de crecimiento puede o no registrarse en la escama como también puede que sea inadvertida. Por lo tanto, el método no correlaciona en forma directa la cantidad de marcas con edad, sino que fija límites sobre el radio de la escama dentro de los cuales debería hallarse una marca. De la distribución polimodal de frecuencias de marcas (f vs. r), se obtienen los valores límite, que son aquellos donde se iguala la posibilidad que una marca corresponda a una u otra moda. Esta modas permiten identificar las clases de edad presentes en la población. La edad individual es adjudicada sobre la base de los límites entre los cuales se halla la marca problema, independientemente de si el ejemplar presenta o no marcas en otros intervalos.

Con los datos obtenidos de uno y otro tratamiento, se aplicó el modelo clásico de crecimiento de von Bertalanffy, hallando  $L\infty$  a través del método de Ford-Walford, utilizando mínimos cuadrados:

$$L_{t}\!\!=\!\!L\!\!\sim\![1\!-e^{\text{-}k(t\text{--}to)}]$$

donde Lt= longitud total al tiempo t expresado en mm, L $\infty$  = Longitud asintótica, k= tasa de crecimiento,  $t_0$ = tiempo hipotético al cual Lt= 0.

Para la obtención de los parámetros de crecimiento a través del método de Petersen en la laguna Terraplén, se procedió de la siguiente manera (Grosman 1991). Se estandarizó el esfuerzo de captura por fecha y paño. Se corrigieron las capturas observadas en las siete fechas de muestreo por los modelos de selectividad empleados (probabilidad de retención y probabilidad de encuentro, para redes de enmalle y selectividad nula, q= 1 para la red de arrastre a la costa). Se obtuvieron los componentes unimodales de la distribución de frecuencias hallada, donde cada moda representa una cohorte, a las que se les asignó edad tentativa. Con los parámetros gaussianos de cada cohorte



**Figura 1**. Indice de incremento marginal ( $\alpha$ 2,  $\alpha$ 3,  $\alpha$ 4,  $\alpha$ 5 y  $\alpha$ n) con el período de marcación inferido. **Figure 1**. Marginal increment indices ( $\alpha$ 2,  $\alpha$ 3,  $\alpha$ 4,  $\alpha$ 5 and  $\alpha$ n) and inferred growth mark periods.

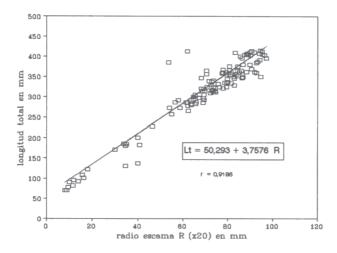
**Tabla 1**. Tallas medias calculadas y número de individuos de cada edad obtenido por método del retrocálculo y F-S. Lt expresado en mm.

**Table 1**. Average size and number of individuals for each age group calculated by the back-calculation and the F-S method (Lt in mm).

Método	Edad	Media	S	n	n/edad
Retrocálculo	0				28
	1	157.3	27.92	113	20
	2	259.98	24.89	92	26
	3	319.84	15.8	65	23
	4	354.85	6.17	41	31
	5	369.66	15.45	10	10
Freyre y Sendra	0				28
	1	115.98	24.67	39	5
	2	205.78	24.19	62	25
	3	280.52	12.39	32	15
	4	327.4	14.14	33	44
	5	376.38	5.08	9	21

identificada en cada fecha de muestreo, se ajustó una curva de crecimiento utilizando el modelo de von Bertalanffy.

Para la comparación de los parámetros de crecimiento obtenidos por las distintas metodologías, se utilizó un método no paramétrico, la prueba de Wilcoxon (Snedecor y Cochran 1982), tomando valores de tiempo t al azar.



**Figura 2**. Relación entre la longitud total (Lt) y el radio de la escama (R), con la recta de ajuste. **Figure 2**. Relationship between total length (Lt) and scale radius (R).

Tabla 2. Edad asignada a cada intervalo de R, con los valores límite de Lt.

Table 2. Age for each R-interval and limit values for Lt.

Intervalos sobre R en (mm x 20)	Valores límites de Lt (mm)	Edad asignada a cada intervalo	
8.0 - 32.2	168.32	1	
32.3 - 55.8	257.95	2	
55.9 - 67	300.5	3	
67.1 - 86	368.85	4	
86.1 - 94	L∞	5	

## Resultados

El escaso número de datos que conforma cada valor determina que, al separar los datos por fechas y cantidad de marcas detectadas, el índice de incremento marginal  $\alpha$  no arroje los resultados esperados.  $\alpha_n$  tiende a identificar el otoño-invierno como la época de formación de marcas, aunque no claramente (Figura 1).

La ecuación obtenida que relaciona el radio de la escama con la longitud total del pez fue (Figura 2): Lt= 50.293 + 3.7576 R ( $r^2=0.92$ ).

La Figura 3 representa la distribución de frecuencias de marcas de escamas, con los intervalos definidos para cada edad por las curvas normales obtenidas, cuyos parámetros gaussianos fueron: 1: media= 18.1, S= 3.32, n= 59; 2: media= 43, S= 7.05, n= 126; 3: media= 61.3, S= 2.4, n= 43; 4: media= 75.8, S= 6.1, n= 107 y 5: media= 89.8, S= 2, n= 17.

Método del retrocálculo: Los parámetros gaussianos de las modas obtenidas, así como la edad adjudicada, se presenta en la Tabla 1. La ecuación de crecimiento obtenida con éstos valores fue:

$$Lt = 394.53 \{1 - e^{-0.573[t-(-0.059)]}\}$$

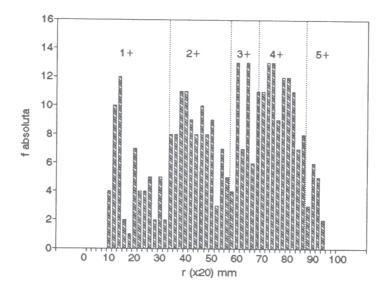
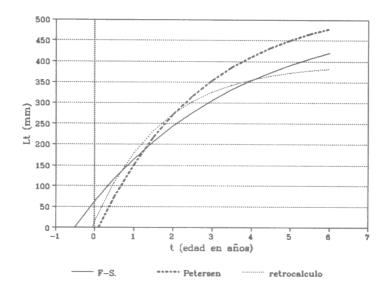


Figura 3. Distribución de frecuencia de marcas en escamas (r). Se marcaron los intervalos de cada edad.

**Figure 3**. Frequency distribution seggregation from polymodal distributions for scale growth marks. The intervals of each age are shown.



**Figure 4**. Curvas de crecimiento calculada por los métodos de retrocálculo, F-S y Petersen. **Figure 4**. Growth curves calculated by the back-calculation, F-S, and Petersen methods.

Método de Freyre-Sendra: En la Tabla 2 se presentan los intervalos hallados sobre el radio de la escama y la edad asignada a cada uno de ellos, también marcados en la Figura 3. El valor límite respectivo se expresa en función de la longitud total del pez. Independientemente de la cantidad de marcas registradas, se les asignó la edad a cada marca de cada ejemplar acorde al intervalo, previamente definido, donde fueron encontradas. La utilización o no de los ejemplares que poseían dos marcas en un mismo intervalo no produjo variación en el resultado final. Estos casos pueden explicarse que cerca de los valores límite la marca puede pertenecer a una u otra moda. La talla media de cada moda-edad y la desviación standard se presentan en la Tabla 1. La ecuación de crecimiento obtenida con estos valores fue:

$$L = 524.52\{1 - e^{-0.249[t-(-0.51)]}\}$$

La Figura 4 es la representación gráfica de las ecuaciones de crecimiento halladas por uno y otro método y por el método de Petersen utilizado por Grosman (1991). Los parámetros de crecimiento obtenidos de la población de *Patagonina hatcheri* de la laguna Terraplén fueron: Freyre-Sendra: k=0.249,  $t_0$ -0,51,  $L\infty=524.52$ , retrocálculo: k=0.573,  $t_0=-0.059$ ,  $L\infty=394.53$ , Petersen: k=0.37135,  $t_0=0.11339$ ,  $L\infty=539.09$ . Los tres métodos comparados brindaron resultados estadísticamente similares.

## Discusión

Las marcas de crecimiento son consecuencia de períodos alternos favorables y desfavorables durante la vida del organismo. Reflejan la variación en la tasa de crecimiento y son provocados por factores externos o internos. Dada la latitud en la que se encuentra la laguna Terraplén, es esperable encontrar marcas periódicas de crecimiento bien acentuadas en escamas, provocadas por un período de bajas temperaturas, acotado en el tiempo, que disminuye la tasa de crecimiento (Sumpter 1992) al disminuir el metabolismo basal (Freyre et al. 1981).

La distribución en el tiempo de las modas obtenidas por el método de Petersen, comprueba dicha afirmación, al hallarse los valores observados por encima y debajo de los esperados, según corresponda a meses de verano o invierno respectivamente (Grosman 1991). Sin embargo, esta diferencia en la tasa de crecimiento no fue reflejada en las escamas ya que el índice de incremento marginal muestra que no existe uniformidad en la época de marcación. Esto constituye un argumento válido en favor de la hipótesis de Freyre-Sendra, que la marcación es de naturaleza probabilística y depende más de la historia previa del individuo que de las condiciones ambientales. Los datos permiten inferir que la época de formación de anillos de crecimiento es en otoño-invierno, el período desfavorable para la especie. En el análisis de la dieta del pejerrey patagónico de la laguna Terraplén, el invierno es la estación en que la eurifagia se acentúa, como reflejo de un cambio en el ecosistema que provoca la búsqueda de alimentos sustitutivos a los habituales (Grosman y Rudzik 1990).

La hipótesis nula de igualdad entre los valores de los parámetros obtenidos, planteada en la prueba de Wilcoxon, es aceptada al 1 % entre Freyre y Sendra (F-S) y retrocálculo y entre Petersen y retrocálculo. Entre F-S y Petersen es aceptada al 5 %. Todos los métodos indican que el mayor incremento absoluto se produce al primer año de vida, y que luego los valores descienden en forma gradual (Figura 4). La mayor tasa de incremento relativo o porcentual se produce entre el primer y segundo año de vida.

De la Figura 4 surge que el método del retrocálculo provoca sobreestimación del crecimiento en los primeros años de vida, por lo que la aparición o no del primer anillo es el causante principal en dicha sobreestimación. A fin de remarcar la diferencia entre los métodos individuales aplicados, en la Tabla 1 se presenta la cantidad de individuos de cada clase de edad considerado por uno y otro. La edad 0+ es la única igual, lo cual se debe a que el método F-S no asigna edad a peces que aún no marcaron. Con el mismo criterio del método, si se considera el radio de la escama de estos individuos para determinar su edad, algunos de ellos pertenecerían a la clase 1+, lo que explicaría su escasa representación. Tanto un método como otro, consideran a la clase 4+ como la más abundante, lo que indicaría que dicha cohorte ha sido más numerosa que el resto.

Esta sobreestimación del método del retrocálculo fue planteada por Freyre y Sendra (1987) y confirmada en el presente trabajo. Cabe objetar que dichos autores ejemplificaron su hipótesis de asignación de edad en escamas con *Basilichthys bonariensis*; posteriormente ha sido aplicado también en "pejerrey" (Freyre y Sendra 1993, Freyre et al. 1993). *Patagonina hatcheri* es otro aterínido. Cabe preguntarse si esta forma "salteada" de registrar marcas periódicas de crecimiento se restringe sólo

a esta familia de peces. Por otro lado, el método del retrocálculo ha sido empleado en gran cantidad de especies de diferentes familias y no se encontró bibliografía que objete acerca de la sobreestimación del mismo.

La sobreestimación provocada por el método de Petersen a partir de los 3 + es debida, seguramente, a que este método permite identificar bien a las clases más numerosas y, consecuentemente, de menor edad. A partir de una talla dada, comienza un solapamiento que imposibilita diferenciar clases de edad. Esta es la razón por la cual se aconseja el uso de este método en especies con ciclo de vida corto, o bien para seguimiento de las cohortes de menor edad.

En el presente caso, y sobre la base de los resultados hallados en la comparación de los parámetros, las curvas de crecimiento obtenidas por los distintos métodos aplicados son estadísticamente similares. El conocimiento de la edad es una herramienta clave en el manejo de la pesquería (Chilton y Beamish 1982), por lo que errores de estimación, pueden provocar cambios en la estrategia de uso del recurso. Es válido recordar el concepto que talla no es sinónimo de edad. De las tres metodologías empleadas, se propone el uso del método de F-S, dada la mayor confiabilidad en la adjudicación de la edad respecto al retrocálculo, y su menor costo comparado con el método de Petersen. F-S, que emplea "poblaciones de radios", puede catalogarse como intermedio entre un método individual de estudio de crecimiento, como lo es el método del retrocálculo, y otro poblacionel como el de Petersen.

Dada la innumerable cantidad de ambientes que posee la Prov. del Chubut, y el conocimiento empírico de la abundancia de pejerrey patagónico en los mismos, la aplicación del método F-S permitirá que la realización de muestreos puntuales en el tiempo, aporten información del crecimiento de dicha población, necesaria para la correcta ordenación del recurso (Weatherley 1972). El conocimiento integral de los ambientes de la región patagónica permitirá la elaboración de pautas de manejo tendientes al aprovechamiento racional del potencial pesquero continental.

**Agradecimientos**. Al Dr. E. Sendra, la Lic. M. Gandini y el Dr. E. Usunoff por la lectura critica del manuscrito y las sugerencias realizadas.

## Bibliografía

- Aguayo, M. y R. Gil<sub>i</sub>. 1984. Edad y crecimiento de merluza de cola (*Macroronus magellanicus*, Lönnberg)(Gadiformes-gadidae). Invest. Pesq 31:47-57.
- Cotrina, C.P. 1977. Interpretación de las escamas del besugo del mar argentino, *Pagrus pagrus* (L), en la determinación de edades. Physis, A 36:31-40.
- Cassie, R.M. 1954. Some uses of probability paper in the analysis of size frequency distributions. Aust. J. Mar.Freshw. Res., 5:513-522.
- Chilton, D.E. y R.J. Beamish. 1982. Age determination methods for fishes studied by the groundfish program at the Pacific Biological Station. Can. Spec. Fish. Aquat. Sci. 60:102 pp.
- Freyre, L.R.; O.H. Padín y M.A. Denegri. 1981. Metabolismo energético de peces dulceacuícolas.11. El pejerrey *Basilichthys bonariensis bonariensis* Cuvier y Valenciennes (Pistes Atherinidae). Limnobios, 2:227-232.
- Freyre, L.R. y E.D. Sendra. 1987. Un método para la interpretación de las marcas de crecimiento en peces. Limnobios, 2:677-684. Freyre, L.R. y E.D. Sendra. 1993. Relevamiento pesquero de la laguna Blanca Grande. Aquatec, 1:1-9.
- Freyre, L.R., M.E. Maroñas, J. Ponte Gómez y E. Sendra. 1993. Relevamiento pesquero del lago Municipal de Colón. Aquatec 2:1-9.
- Grosman, M. F. 1991. Estudio demográfico del "pejerrey patagónico" *Patagonina hatcheri* Eigenmann de la laguna Terraplén, Prov. del Chubut. Biología Acuática 15:198-199.
- Grosman, M.F. y G. Rudzik. 1990. Análisis de la dieta del "pejerrey patagónico" *Patagonina hatcheri* Eigenmann, 1909, de la laguna Terraplén, Chubut, Argentina. Biota, Chile 6:71-88.
- Harding, J.P. 1949. The use of probability paper for the graphical analysis of polymodal frequency distributions. J. Marine Biol. U.K. 28:141-153.
- Knight, J.G. y S.T. Ross. J992. Reproduction, age and growth of the bayou darter *Etheostoma rubrum* (Pistes, Percidae): an endemic of bayou pierre. Am. Midl. Nat. 127:91-105.
- Ricker, W.E. 1968. Methods for the assessment of fish production in freshwaters. I.P.B. Handbook 3. Blackwell scienctific publications, 313 pp.
- Ricker, W.E. 1973. Linear regressions in fishery research. J. Fish. Res. Board Can., 30:409-434.
- Snedecor, G.W. y W.G. Cochran. 1982. Métodos estadísticos. Ed. Continental 703 pp.

Sumpter, J.P. 1992. Control of growth of rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*). Aquaculture 92:299-320. Weatherley, A.H. 1972. Growth and ecology of fish populations. Academic Press, Inc. (Eds.), London 294 pp.

*Recibido: 1/9/92 Aceptado: 20/7/93*