

ASPECTOS REPRODUCTIVOS Y MANEJO PESQUERO DEL CARDENAL (*Paracheirodon axelrodi*, Characidae), RELACIÓN CON REGIMEN HIDROLOGICO EN LA REGIÓN DE INÍRIDA– COLOMBIA

Reproductive aspects and fisheries management of the cardinal (*Paracheirodon axelrodi*, Characidae), relationship with the climatological pattern in the Inírida region of Colombia.

Milton J. PEDRAZA-GARCIA^{1,3}*, Armando ORTEGA-LARA¹, Marco CORREA-RAMIREZ²

1. Grupo de Investigación en Peces Neotropicales de la Fundación - FUNINDES, Calle 55 N°99-250 apto 401 torre 2, Cali, Colombia.

2. Programa de Geociencias Marinas y Costeras, Instituto de investigaciones Marinas y Costeras -INVEMAR, Calle 25 N°2-55, Santa Marta, Magdalena, Colombia.

3. Programa de Doctorado en Ciencias con mención en Manejo de Recursos Naturales Renovables (MaReA), Universidad de Concepción, Calle Víctor Lamas 1290. Casilla 160-C, Concepción, Chile.

* For correspondence pedrazamilton@gmail.com

Received: 4th September 2020. Returned for revision: 25th August 2021. Accepted: 18th October 2021.

Associate Editor: Alan Giraldo

Citation/ citar este artículo como: Pedraza-García, M. J., Ortega-Lara, A., y Correa-Ramírez, M. (2022). Aspectos reproductivos y manejo pesquero del cardenal (*Paracheirodon axelrodi*, Characidae), relación con régimen hidrológico en la región de Inírida– Colombia. *Acta Biológica Colombiana*, 27 (3), 415-425. <https://doi.org/10.15446/abc.v27n3.90362>

RESUMEN

El cardenal es el principal pez ornamental explotado en la región del Inírida. A partir de ejemplares colectados desde la actividad pesquera local, se obtuvo antecedentes de estructura talla y pesos, periodos reproductivos y longitud media de madurez. El patrón climatológico del área de estudio, se obtuvo a partir de registros de precipitación y caudal del río Inírida (periodo 1972 - 2016). Los ejemplares colectados presentaron rango de tallas entre 8,18 y 29,28 mm, con concentración de tallas y pesos pequeños entre febrero-abril y agosto-septiembre, sugiriendo procesos de reclutamiento durante estos periodos del año. El Indicador Gonado-Somático, sugiere aumento de la actividad reproductiva concentrada en ejemplares sobre 20 mm ($Lm_{50\%} = 26,3$ mm) de longitud total; observándose un periodo reproductivo principal entre junio y julio, y un proceso secundario a finales de año (noviembre). El patrón climatológico de la región se caracteriza por un proceso paulatino de “aguas ascendentes” hasta alcanzar un máximo caudal del río (agosto, $5685,1 \pm 966,6$ m³ s⁻¹) y precipitaciones (junio, $518,6 \pm 182,7$ mm), seguido por un proceso de “aguas descendentes” que alcanza un mínimo estacional del caudal ($890,3 \pm 310,5$ m³ s⁻¹) durante marzo posterior al mínimo de precipitaciones (enero, $92,8 \pm 53,2$ mm); este patrón hidrológico parece modular tanto la dinámica de los procesos reproductivos como la explotación pesquera de este recurso. Los resultados sugieren avanzar hacia periodos de veda específico, orientado a resguardar procesos reproductivos del cardenal, e implementar un manejo considerando tallas mínimas en etapas de captura y comercialización del principal pez ornamental explotado en el país.

Palabras Clave: Ciclo hidrológico, época de desove, estructura de talla, periodo de veda, pesca artesanal.

ABSTRACT

The Cardinal (*Paracheirodon axelrodi*) is the ornamental fish species most commercialized in Inírida region of Colombia. Structure of size and weights, reproductive periods and maturity mean length estimations were obtained from specimens collected from the local fishing activity. Records of precipitation and flow rate of the Inírida river (for the period 1972 - 2016), were used to determine the climatological pattern of the study area. A size range between 8.18 and 29.28 mm was detected, with a highest frequency of small sizes and weights registered both during February-April and August-September, suggesting a recruitment processes during these periods of the year. The Gonado-Somatic Indicator suggests increased reproductive activity concentrated in specimens over 20 mm ($Lm_{50\%} = 26.3$ mm) in total length; observing a main reproductive period between the months of June and July, and a secondary process at

the end of the year (November). The climatological pattern of the region is characterized by a gradual process of “ascending waters” until reaching a maximum river flow (August, $5685.1 \pm 966.6 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$) and rainfall (June, $518.6 \pm 182.7 \text{ mm}$), followed by a process of “descending waters” that reaches a seasonal minimum of the flow ($890.3 \pm 310.5 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$) during March after the minimum of rainfall (January, $92.8 \pm 53.2 \text{ mm}$); This hydrological pattern seems to modulate both the dynamics of reproductive processes and the fishing exploitation of this resource. The results suggest moving towards specific closed seasons, aimed at protecting cardinal reproductive processes, and implementing a management considering minimum sizes in the capture and commercialization stages of the main ornamental fish exploited in the country.

Keywords: Hydrological cycle, spawning season, structure of size, closed season, artisanal fishing.

INTRODUCCIÓN

En Colombia la explotación y comercio de peces ornamentales se inició hace más de 60 años (Mancera-Rodríguez y Álvarez-León, 2008; Zúñiga, 2010), consolidándose actualmente como una actividad relevante que genera importantes retornos económicos por flujos de exportación, principalmente hacia destinos dentro de la Unión Europea, Estados Unidos, Japón y el Lejano Oriente (Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural [MADR]-Corporación Colombiana Internacional [CCI], 2008, 2009, 2010, 2011; Ajiaco-Martínez et al., 2012; Ortega-Lara y Puentes, 2015). En el año 2007 la producción de peces ornamentales alcanzó un 5 % de las exportaciones nacionales de productos pesqueros, generándose un valor total de US \$ 7 906 298, mientras que en el año 2011 se registró el máximo histórico de exportaciones alcanzando un valor cercano a los US \$ 8 543 419 correspondientes al comercio de alrededor de 23 millones de ejemplares de distintas especies (MADR-CCI, 2008, 2009, 2010, 2011; Legiscomex, 2013). El comercio de peces ornamentales tiene una tendencia al crecimiento, aunque condicionado a las fluctuaciones de la economía mundial que regulan la demanda y la oferta de especies colombianas reproducidas en otros países (Ortega-Lara y Sánchez, 2015; Ortega-Lara, 2016). Sin embargo, la importancia de la explotación de peces ornamentales no solo reside en las divisas producidas por su comercio internacional, esta actividad también constituye una fuente de ingresos para las comunidades indígenas, rurales y ribereñas, contribuyendo en la generación de empleo e ingresos, configurándose como un medio de vida alrededor de esta actividad (Bartley, 2000; Lasso et al., 2011; Duarte et al., 2016; Ladisa et al., 2017).

Paracheirodon axelrodi (Schultz, 1959) es la especie con el mayor flujo de exportación a nivel nacional, alcanzando durante el periodo 2000 a 2012 entre el 27 % al 38 % del total de ejemplares exportados, registrando un máximo de 8 778 000 durante el año 2002 (MADR-CCI, 2008 a 2011; Santana-Piñeros y Franco-García, 2015; Duarte et al., 2016). *P. axelrodi* junto a *Pterophyllum altum* (escalar) son las principales especies ornamentales explotadas en la región de Inírida, donde su extracción es desarrollada principalmente por comunidades indígenas desde las orillas de los caños y lagunas asociadas a los ríos Atabapo, Inírida, Guaviare, Orinoco y Ventuari (Santana-Piñeros y Franco-García, 2015; Duarte et al., 2016).

El conocimiento de los aspectos biológicos, ecológicos y pesqueros del cardenal son escasos y puntuales, lo cual impide avanzar en un aprovechamiento sostenible de sus poblaciones naturales (Mancera-Rodríguez y Álvarez-León, 2008; Ajiaco Martínez et al., 2012; Ortega-Lara y Puentes, 2015). Los principales estudios que se han realizado para esta especie se han limitado a procesos para la producción y acopio (Urueña et al., 2007), la descripción de la composición de especies comercializadas (Mancera-Rodríguez y Álvarez-León, 2008; Ajiaco Martínez et al., 2012), la dinámica de los procesos de captura/acopio y los aspectos del desarrollo gonadal (Ortega-Lara et al., 2015). En tal sentido, se evidencia la necesidad de orientar esfuerzos que logren aumentar el conocimiento respecto de parámetros de historia de vida de esta especie, tal que este conocimiento sea empleado para implementar estrategias de manejo en la actividad pesquera y conservación del recurso en su hábitat natural.

Considerando lo anterior, el presente trabajo pretende contribuir al conocimiento tanto de aspectos de la biología reproductiva de *P. axelrodi*, como de la relación ambiente recurso a partir de información biológica de ejemplares colectados desde actividades de pesca desarrolladas en la región de Inírida y los registros de precipitación, caudal y nivel del río Inírida. Los resultados de este estudio pueden contribuir a la implementación de estrategias de manejo para la explotación adecuada, tanto para los entes de control como para las comunidades que hacen uso de este recurso.

MATERIALES Y MÉTODOS

Colecta de Ejemplares

Se colectó un total de 3676 ejemplares de *P. axelrodi* durante cuatro periodos: i) septiembre a diciembre del año 2011; ii) enero - abril y septiembre-diciembre del año 2012; iii) febrero a diciembre del año 2013 y iv) junio a septiembre de 2014. La colecta de ejemplares se realizó principalmente desde la actividad pesquera y desde centros de acopio de peces ornamentales en la localidad de Inírida, adicionalmente, también se obtuvieron ejemplares desde bodegas de exportación ubicadas en la ciudad de Bogotá, verificando que los lotes de ejemplares provinieran de la región Inírida. La captura de ejemplares de *P. axelrodi* fue realizada por pescadores locales integrantes de las

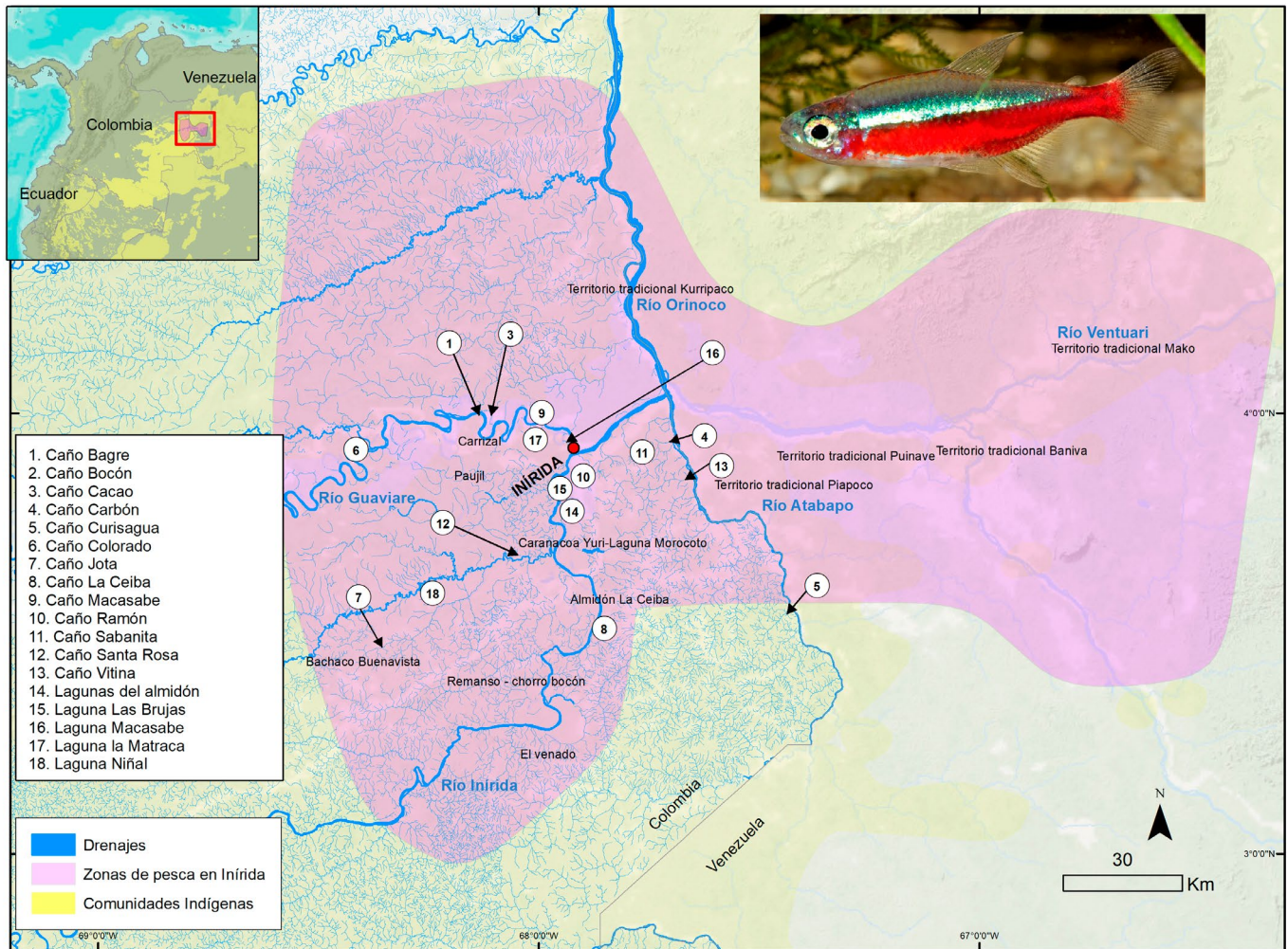


Figura 1. Área de colecta de ejemplares, espacios de uso de la pesca de ornamentales en la región de Inírida.

comunidades indígenas Puinabe y Curripacos de la región de Inírida, en los sectores Almidón, Bachaco, Barranco tigre, Coayaré, el Coco, Caranacoa, la Ceiba, Morroco, Santa Rosa y Yuri (Fig. 1); los cuales desarrollan su actividad pesquera principalmente en cuerpos de agua asociados a los ríos Atabapo e Inírida, tal como los caños Bagre, Bocón, Cacao, Carbón, Curisagua, Colorado, Jota, la Ceiba, Macasabe, Ramón, Sabanita, Santa Rosa y Vitina, y en las lagunas del almidón, Cacao, Las Brujas, Macasabe, la Matraca y Niñal.

Las actividades de muestreos, se realizaron en el marco del proyecto de investigación en pesquerías de peces ornamentales desarrollado y financiado por la Autoridad Nacional Acuícola y Pesquera colombiana (AUNAP), el Instituto Colombiano de Desarrollo Rural (INCODER) y la Fundación para la Investigación y Desarrollo Sostenible (FUNINDES), de acuerdo a los convenios de cooperación 00466 FUNINDES-INCODER; 0003, 0033 y 00187 FUNINDES-AUNAP; 037-2014 FUNINDES-HUMEDALES. Resaltando que algunos de los ejemplares analizados fueron

depositados en la colección zoológica de referencia del Museo Departamental de Ciencias Naturales Federico Carlos Lehmann - IMCN, con los números de catálogo IMCN5864, IMCN5865, IMCN6049, IMCN6460, IMCN6461.

Análisis de Ejemplares

Los ejemplares colectados fueron analizados en los laboratorios del Museo de Ciencias Naturales del INCIVA (IMCN) en la ciudad de Cali, donde se registró información de cada ejemplar correspondiente a su longitud total (LT), peso total (PT), peso eviscerado (PEv), peso de gónadas (POv), sexo, condición de madurez (0 = Inmaduro; 1 = Maduro) y estado macroscópico de maduración gonadal según escala propuesta por Vazzoler (1996) y sugerencias de Núñez y Duponchelle (2009). Información adicional de cada ejemplar hace referencia a la fecha de colecta (día /mes /año); lugar de colecta (acopio, transporte, bodega exportación); localidad de colecta; área de colecta (río /caño /laguna).

Aspectos Reproductivos

Para determinar la existencia de periodos reproductivos, se utilizó información de la ocurrencia de estados macroscópicos de maduración gonadal según Vazzoler (1996) y Núñez y Duponchelle (2009). En esta escala de maduración, el estado I corresponde a los individuos inmaduros o vírgenes, el estado II a ejemplares en maduración, el estado III representa un desove inminente determinado por un proceso de hidratación de ovocitos que típicamente es observado en cardúmenes desovantes, y el estado IV corresponde a hembras desovadas. Aunque el estado II no es un estado de desove potencial o factico, una mayor presencia de individuos en estado II también indica de una alta actividad reproductiva poblacional. En tal sentido, se establece como periodo reproductivo, aquellos meses donde se registra una mayor ocurrencia de ejemplares en proceso de maduración y maduros (estados II y III, respectivamente) con relación al número total de ejemplares muestreados. Por lo tanto, se consideraron como maduros aquellos ejemplares encontrados con un estado de maduración sexual igual o superior a II.

Para medir la actividad reproductiva de los individuos que componen una población, se estimó el índice gonadosomático (IGS, De Vlaming et al., 1982), este fue calculado para cada ejemplar, según la siguiente expresión:

$$IGS = \frac{POv_{ij}}{PT_{ij} - POv_{ij}} * 100 \quad (\text{Ec. 1})$$

donde i representa el mes, l la clase de tamaño, y j cada ejemplar. Según Nikolsky (1963). El IGS relaciona el peso de la gónada (POv) y el peso corporal del pez (PT), lo cual puede ser interpretado según el estado de desarrollo de la gónada, como el grado de maduración que experimenta el ovario o testículo en su ciclo reproductivo (De Vlaming et al., 1982). Valores bajos del IGS indican generalmente reposo reproductivo, en tanto que altos IGS indican periodo reproductivo. Las fluctuaciones temporales del IGS permiten identificar el inicio y la duración de la estación reproductiva.

Debido a que las variaciones en el PT pueden sesgar la estimación de IGS, paralelamente también se determinó el índice gonádico específico (IGE), el cual relaciona el POv y el peso total estimado a partir de la relación longitud-peso total, según la siguiente expresión:

$$IGE_{ij} = \frac{POv_{ij}}{\alpha * LT_{ij}^{\beta}} * 100 \quad (\text{Ec. 2})$$

donde, α y β son los parámetros de la relación longitud-peso, j en la clase de longitud l en el mes i . De esta manera el peso total estimado permanece constante entre meses y clases de longitud, permitiendo evidenciar solamente los cambios debidos al desarrollo gonadal. Los parámetros de

la relación longitud-peso total fueron estimados utilizando mínimos cuadrados no-lineales.

Los indicadores reproductivos se analizaron junto con las fuentes de variación y factores fijos, como el tiempo (mes) y la talla; para esto se utilizaron Modelos Aditivos Generalizados (GAM), considerando una estructura de error normal con enlace de identidad, implementada a través de la librería 'mgcv' de Wood (2000; 2003) para R v. 3.0.2 (Ihaka y Gentleman, 1996; <http://www.r-project.org>), empleando una selección automática de herramientas de suavizamiento (splines) y validación cruzada general (GCV, Wood y Augustin, 2002). Se analizó además la distribución mensual de frecuencia de tallas y pesos para determinar la presencia temporal de ejemplares grandes (adultos) y pequeños (juveniles), lo cual fue relacionado con la existencia de periodos reproductivos mediante GAM con estructura de error binomial y enlace logit (o probit).

Con el registro de la condición de madurez de ejemplares hembras se realizó la estimación de la longitud media de primera madurez sexual (L_m) para esta especie, la cual quedará definida al nivel del 50 % de probabilidad de las hembras estén maduras (i.e. $L_{m50\%}$). Considerando que la probabilidad de observar un individuo maduro es dependiente del tamaño o edad de los individuos (en algún momento del ciclo de vida los juveniles pasan a ser adultos), el modelo utilizado para describir la proporción de hembras maduras en función del tamaño, viene dado por:

$$P_{LT} = [1 + \exp(\alpha - bLT)]^{-1} \quad (\text{Ec.3})$$

donde P_{LT} es la proporción de hembras maduras a la talla LT , a y b son parámetros a ser estimados mediante GAM con enlace logit, considerando que la variable aleatoria sigue una distribución binomial. Para este análisis los ejemplares considerados maduros, fueron seleccionados de aquellos que registraron, según la escala empleada, un estado de maduración II (madurando) y III (maduras); mientras que los ejemplares considerados inmaduros, fueron aquellas hembras que se encontraban vírgenes (Estado I) y desovadas (estado IV).

Datos ambientales

Datos mensuales de precipitación (mms), caudal (m^3 /seg), nivel (cm) y transporte (kton/día) del río Inírida, son registrados por la estación meteorológica No. 31095010 ubicada en el municipio de Inírida ($3^{\circ}52'N$ y $67^{\circ}55'W$), perteneciente al Instituto Colombiano de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales - IDEAM. Esta información fue obtenida para el periodo 1972 a 2016, mediante solicitud (N°20180212161751), siendo analizada para determinar el patrón climatológico de la zona de estudio, como también

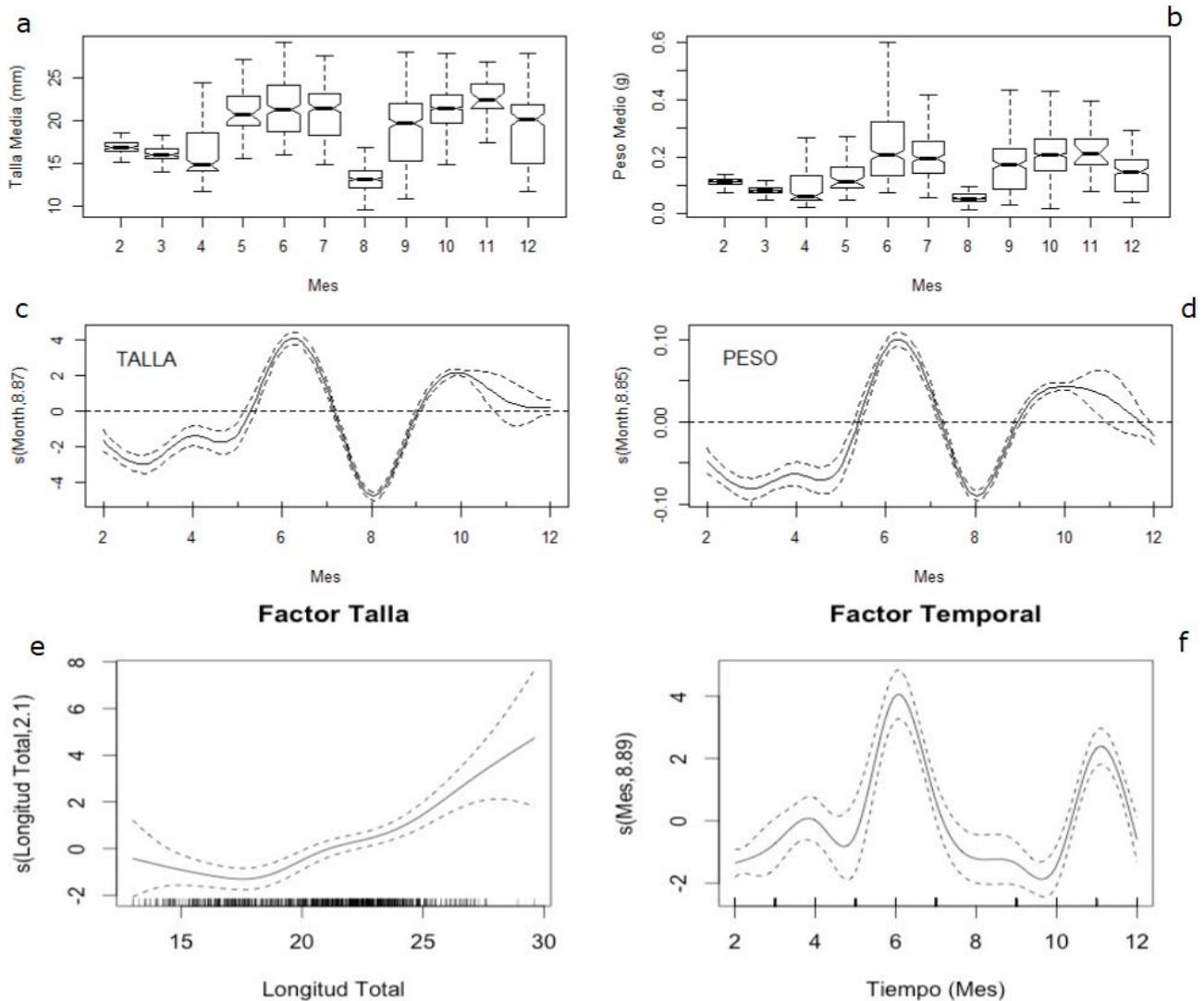


Figura 2. Box Plot de la estructura de tallas y pesos de ejemplares colectados (a y b). Resultados del Modelo Aditivo Generalizado para la tendencia en la talla (c) y peso medio mensual (d). Análisis del indicador de IGS, incluyendo como fuente de variación el factor talla (e) y la variación temporal (mes) (f).

la variabilidad de la precipitación y el caudal del río Inírida durante los años de colecta de ejemplares.

RESULTADOS

Indicadores de talla y peso medio, a partir de los 3676 ejemplares colectados, muestran una fluctuación mensual de la talla media entre los 13,09 y 22,34 mm, con un rango de valores entre los 8,18 y 29,28 mm; verificándose diferencias significativas de las tallas medias entre meses y trimestres; por otro lado, los pesos medios registraron una fluctuación mensual entre los 0,05 y 0,21 g, con un rango de valores entre 0,01 y 0,79 g (Fig. 2a-2b). Los análisis basados en la talla y peso medio de los ejemplares, mediante modelos aditivos generalizados (GAM), indicaron

una mayor concentración de tallas y pesos pequeños durante el primer trimestre del año (febrero - abril), al igual que entre los meses de agosto a septiembre, lo cual sugiere un posible proceso de reclutamiento durante estos periodos del año; de la misma forma, se observó una concentración de ejemplares de mayor talla y peso en los periodos mayo a julio y octubre a diciembre (Fig. 2c-2d). En términos de la relación longitud-peso total el resultado encontrado para la especie fue $y = \alpha x + \beta$ ($\alpha = 1,84e^{-5}$; $\beta = 3,03482$; $r^2 = 0,90$).

El estado macroscópico de maduración gonadal para un total de 2246 ejemplares, fue determinado siguiendo la escala indicada en Vazzoler (1996) y Núñez y Duponchelle (2009), lo cual corresponde al 61 % del total de ejemplares colectados (3676 ejemplares). La condición de inmadurez o virginal (Estado de maduración I) fue observada durante

todos los meses de muestreo, alcanzando un 83,4% del total de ejemplares clasificados, siendo predominantes en los periodos febrero - mayo y septiembre octubre. Ejemplares en condición de madurez (Estado de maduración II y III) fueron observados en los periodos junio-julio y noviembre - diciembre, alcanzando un 8,1 % y 6,3 % del total de ejemplares clasificados en estos periodos, respectivamente. La condición de desovado (Estado de maduración IV), fue observada también en los periodos junio - julio y noviembre - diciembre, alcanzando tan solo un 2,2 % del total de ejemplares clasificados. No fue posible determinar macroscópicamente la condición de maduración gonadal en 481 ejemplares colectados durante el mes de agosto, debido a su pequeña talla (< 13 mm) por consiguiente estos ejemplares fueron considerados como inmaduros. En (Tabla 1) se presenta la frecuencia de ocurrencia de los estados macroscópicos de maduración gonadal a nivel mensual.

Tabla 1. Distribución mensual de los estados macroscópicos de madurez gonadal (%) y total de ejemplares analizadas por mes. Nomenclatura: (I) Inmaduro ó Virgen, (II) Madurando, (III) Maduro, (IV) desovado.

Mes	Estados macroscópicos de madurez gonadal (%)				Total ejemplares
	I	II	III	IV	
Feb	100,0	0,0	0,0	0,0	100
Mar	100,0	0,0	0,0	0,0	103
Abr	84,5	10,0	5,5	0,0	110
May	100,0	0,0	0,0	0,0	50
Jun	24,6	29,4	39,3	6,7	296
Jul	54,0	46,0	0,0	5,4	92
Ago*	100,0	0,0	0,0	0,0	481
Sep	100,0	0,0	0,0	0,0	234
Oct	96,0	2,0	1,0	1,0	987
Nov	55,5	22,3	3,7	18,5	27
Dic	87,4	5,3	4,0	3,3	247

Nota: *indeterminación del estado macroscópico de madurez, ejemplares de talla pequeña

Los índices reproductivos de IGS e IGE se encontraron altamente correlacionados entre sí ($r = 0,96$, $p = < 2,6-6$), corroborando que el IGS es un índice que no es sesgado por las variaciones de peso de los ejemplares. Resultados del análisis del indicador de IGS, a través de modelos aditivos (GAM) considerando factores temporales (meses) y de talla; sugieren un aumento de la actividad reproductiva concentrada en ejemplares sobre los 20 mm de longitud total, mientras que ejemplares bajo esta talla no presentan actividad reproductiva (Fig. 2, e). En términos temporales, valores significativamente altos de IGS se observaron en dos periodos del año, entre los meses de junio a julio y durante el mes de noviembre (Fig. 2, f).

La estimación de la longitud media de primera madurez sexual ($L_{m50\%}$), a través de la ecuación 3, indicó un valor de 26,3 mm de talla promedio en la cual el 50 % los ejemplares hembra se encuentran maduras ($IC95\% = 25,8 - 27,1$ mm de LT). La curva logística de madurez se observa (Fig. 3) con un alto valor de significancia en el ajuste de los parámetros ($Pr(> |z|) < 0,05$).

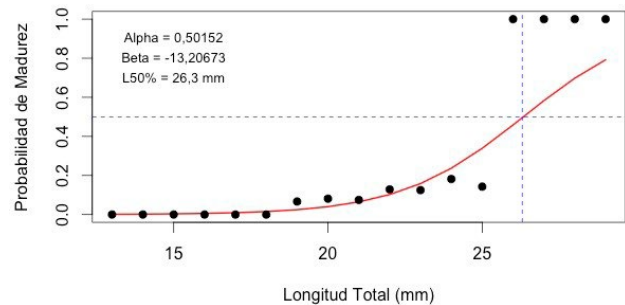


Figura 3. Ajuste logarítmico de la probabilidad de longitud media de madurez (L50%) de *Paracheirodon axelrodi*.

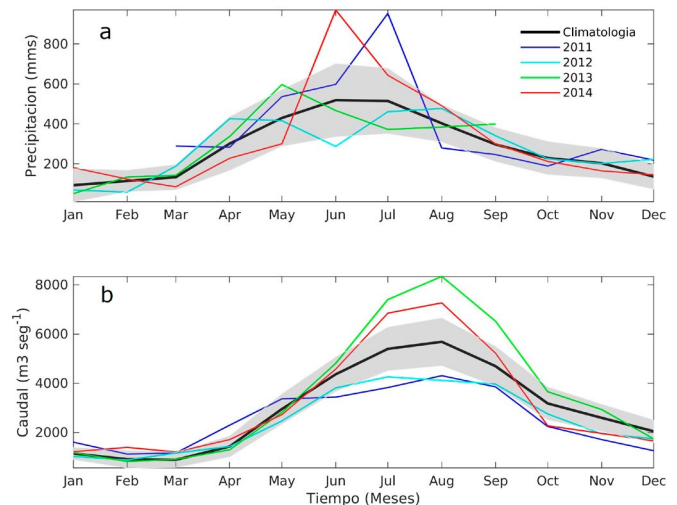


Figura 4. Promedio climatológico (1972 - 2016) de (a) la precipitación y (b) el caudal del río Inírida, registrados en la estación meteorológica del municipio de Inírida (3°52'N y 67°55'W). El área sombreada en gris representa una desviación estándar alrededor del promedio climatológico. Los registros particulares para los años de colecta de individuos en 2011, 2012, 2013 y 2014, son representados con líneas de color azul, verde y rojo, respectivamente.

A partir de los registros de la estación meteorológica de puerto Inírida, se puede observar que la región de estudio presenta una precipitación anual promedio (1972 - 2016) de 3372 mm, con un máximo estacional de lluvias durante el mes de junio con $518,6 \pm 182,7$ mm y un mínimo de precipitaciones de $92,8 \pm 53,2$ durante el mes de enero. El máximo estacional del caudal del río Inírida se presenta

después del máximo estacional de lluvias durante el mes de agosto con $5685,1 \pm 966,6 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$. De manera similar el mínimo estacional del caudal del río ($890,3 \pm 310,5$) se observa en marzo después del mínimo de precipitaciones.

Los registros de precipitación y caudal del río durante los años de colecta de ejemplares, no siguieron el patrón de comportamiento climatológico de la región. Los años 2011 y 2014 fueron años más lluviosos respecto al promedio climatológico, con precipitaciones $> 9000 \text{ mm}$ en la época invernal. En los años 2012 y 2013 el inicio de la época de lluvias se adelantó al mes abril y mayo respectivamente. Aunque en ningún mes del año 2012 se observaron precipitaciones superiores al máximo anual, la duración de la temporada lluviosa se observó más extendida de lo normal finalizando en el mes de agosto (Fig. 4), por lo cual el acumulado anual fue similar al acumulado climatológico.

En los años 2013 y 2014 el máximo caudal del río Inírida fue $> 7000 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ superando en $\sim 23 \%$ el patrón estacional de la temporada de creciente. Contrariamente, el caudal máximo en los años 2011 y 2012 fue $\sim 4000 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$, alrededor de un 30% menor que el máximo observado en el patrón climatológico.

DISCUSIÓN

El presente trabajo entrega información de aspectos reproductivos de *P. axelrodi*, determinados a partir de datos la condición biológica observada en ejemplares colectados entre los años 2011 a 2014, desde actividades vinculadas a la explotación de peces ornamentales en la región de Inírida, Oriente colombiano. Mientras que el análisis de las condiciones ambientales registradas en el área de estudio, nos permite relacionar los patrones climatológicos temporales con los aspectos reproductivos encontrados. Se discuten antecedentes relacionados con épocas de desove y talla media de madurez; así como modulaciones ambientales ligadas al caudal del río Inírida y a los ciclos de lluvia en la región.

Aspectos Reproductivos

El registro y análisis de los estados de maduración gonadal por grupo de talla, confirma la relación entre la talla del Cardenal con su actividad reproductiva, donde ejemplares del grupo de talla A (menores a 15 mm LT) no registran actividad reproductiva (100% en EMS I). El seguimiento temporal de tallas y pesos, así como su análisis mediante modelos aditivos generalizados, indican una mayor presencia/ concentración de ejemplares grandes ($> 20 \text{ mm de LT}$ y $> 2,5 \text{ g de PT}$) en los periodos junio - julio y octubre - noviembre, lo cual coincide con el registró de mayor ocurrencia de ejemplares en estado de maduración y maduros ($56,9 \%$ en junio; $49,4\%$ en julio; $34,3 \%$ en octubre y $71,6 \%$ en noviembre, ver Tabla 1).

Finalmente, el análisis del indicador reproductivo de IGS, confirma una concentración de la actividad reproductiva en ejemplares sobre los 20 mm de longitud total, con resultados que sugieren el desarrollo de dos periodos con actividad reproductiva durante un año (Fig. 2e-2f). Conforme a los resultados obtenidos referidos a la distribución mensual de tallas y pesos, la ocurrencia observada de estados de maduración gonadal y a lo expresado a través del indicador reproductivo de IGS, se sugiere la existencia de dos periodos reproductivos para el cardenal en la región de Inírida; un periodo reproductivo principal entre los meses de junio y julio, y un proceso secundario a finales de año centrado en el mes de noviembre.

La longitud media a la cual ocurre la madurez de las hembras de *P. axelrodi* ($L_{50\%} = 26,33 \text{ mm LT}$), es coincidente con ejemplares de mayor talla y peso; observándose que la proporción de madurez presentan un aumento sucesivo a medida que se incrementa la talla de las hembras; esta característica según Trippel y Harvey (1991) corresponde a una distribución de madurez tipo II; en la cual la población presenta una condición estable, ya que la proporción de individuos maduros indica cómo los individuos pertenecientes a una cohorte ganan en porcentaje de madurez con el paso del tiempo. Referente a la metodología empleada para determinar la longitud media de madurez de esta especie, podemos indicar que la función logística (Ec. 3) ha sido ampliamente utilizada para estudiar dichos procesos tanto en peces como otros organismos acuáticos, describiendo la relación existente entre la talla del cuerpo y la madurez sexual de los individuos (Fogarty y Idoine, 1998; Restrepo y Watson, 1991).

Antecedentes reproductivos para esta especie han sido presentados por Barreto et al. (2015), a partir de análisis de indicador de IGS, estos autores encuentran valores máximos en los meses de marzo, junio y noviembre, sin embargo, hacen referencia a meses en años diferentes. Por otro lado, estos autores sugieren la existencia de un solo proceso de reclutamiento anual, centrado en los meses de mayo - junio, lo cual no es coincidente con nuestros resultados, donde sugerimos que estos meses corresponden a un periodo reproductivo, con alta incidencia de ejemplares de mayor talla y peso; registrándose durante el mes de agosto, un número significativo de ejemplares pequeños (periodo de reclutamiento). En el caso de la talla media de madurez sexual, Urueña et al. (2007), registró para las hembras de esta especie una talla media de madurez sexual de $24,2 \text{ mm}$ de longitud total, mientras que en machos reportó un valor de $22,6 \text{ mm}$; destacando que estos antecedentes son derivados desde la observación directa de ejemplares en su medio natural, sin indicar una metodología particular para su estimación. Barreto et al. (2015), presentan estimación de talla de madurez sexual para *P. axelrodi* registrándose en 16 mm de longitud estándar en base a individuos en maduración

gonadal III, sin brindar información acerca de la escala de maduración empleada para la clasificación de los ejemplares. Nuestras estimaciones de talla de madurez sexual son mayores a las de Barreto et al. (2015) posiblemente debido a que son calculadas empleando la escala de maduración gonadal propuesta por Vazzoler (1996) y Núñez y Duponchelle (2009) que considera la presencia de estados de desarrollo gonadal II y III en la determinación de ejemplares como maduros, por lo cual se obtiene una mayor precisión para la estimación de esta variable.

Aspectos Ambientales

El ciclo de lluvias en la región del Inírida genera dos procesos hidrográficos diferentes que alteran el caudal de los cuerpos de agua (caños, lagunas y ríos) (Esteves y Aranha, 1999). El primer proceso de aguas ascendentes (abril - agosto) donde se presenta un aumento del caudal e inundaciones de zonas bajas, generaría una mayor disponibilidad de alimentos, lugares de desove y refugio a predadores tanto para adultos como al contingente juvenil o progenie (Vazzoler y Menezes, 1992; Ramírez-Gil y Ajiaco-Martínez, 2001; Silva et al., 2007; Borba et al., 2008; García-Alzate et al., 2012). El segundo proceso de aguas descendentes (septiembre - marzo), en el cual se disminuyen las zonas inundadas y el caudal de agua retorna al cauce principal, generando nuevamente procesos de transporte de nutrientes desde lugares ribereños a los cauces principales. La alternancia observada en estos procesos hidrográficos, parece coincidir con lo registrado por Ramírez-Gil y Ajiaco-Martínez (2001), indicando que esta región de la Orinoquia presenta de manera general dos periodos hidrológicos bien definidos, uno de invierno (abril - septiembre /inundación) y otro de verano (octubre - marzo /sequia). Así mismo, la importante variación interanual de la precipitación y caudal del río, observada durante los años de colecta de ejemplares (Fig. 4), también ha sido reconocida en el trabajo de estos autores. Adicionalmente, Ramírez-Gil y Ajiaco-Martínez (2001), indican que la división del ciclo hidrológico en dos periodos es insuficiente para comprender el funcionamiento de los ecosistemas y dinámica y biología pesquera en el área de influencia de la Estrella Fluvial de Inírida (EFI), proponiendo en su trabajo la conformación de cuatro periodos hidrológicos: aguas ascendentes (abril - junio), aguas altas (julio - agosto), aguas descendentes (septiembre - diciembre) y aguas bajas (enero - marzo). En este contexto, el periodo reproductivo principal observado para *P. axelrodi* (meses de junio y julio), coincide cronológicamente con la transición entre aguas ascendentes y aguas altas, lo cual podría ser una estrategia adaptativa de esta especie, contribuyendo a mejorar su éxito reproductivo y/o sobrevivencia de juveniles, dado que en estos periodos se presentaría mejores condiciones limnológicas de caños y lagunas, junto con una mayor disponibilidad de

ambientes para la reproducción y un aumento de la oferta de alimento, lo cual facilitaría la sobrevivencia y desarrollo de larvas y alevinos (Ramírez-Gil y Ajiaco-Martínez, 2001). El periodo reproductivo secundario de finales de año (octubre-noviembre), coincide con el proceso de aguas descendentes, y es posible que durante esta época la especie se beneficie de la combinación de una mayor oferta de recursos y aguas calmas para su actividad reproductora. Sin embargo, dada la dinámica de inundación de los cuerpos de agua que influyen directamente en la temporalidad de las actividades económicas de toda la región, la pesca de especies ornamentales, principalmente el cardenal, incrementa durante este periodo de transición aguas descendentes-aguas bajas (octubre - febrero) (Lasso et al., 2014; Restrepo et al., 2014), lo cual podría estar afectando el éxito reproductivo de este periodo secundario de desove, en función de la adecuada renovación poblacional.

Aspectos de manejo

Mediante Resolución N°0190 del 10 de mayo de 1995, Acuerdo N°0023 del 20 de noviembre de 1996 y Acuerdo N°0008 del 23 de abril de 1997, expedidas por el Instituto Nacional de Pesca y acuicultura - INPA, se estableció un periodo de veda para recursos pesqueros tanto de consumo como ornamental en los departamentos de Arauca, Casanare, Meta, Vichada, Guainía y Vaupés, a partir del 1° de mayo y hasta el 30 de junio de cada año; siendo esta la única medida de manejo que presenta actualmente el recurso peces ornamentales, en la región de Inírida; durante el periodo de veda se prohíbe la comercialización de ejemplares de cardenal del río Inírida desde los cerros de Manicure hasta su influencia en el río Guaviare, incluyendo caños, lagunas y esteros asociados a este sistema fluvial.

El establecimiento de este periodo de veda, parece no realizar una cobertura adecuada de la principal época de desove observada para *P. axelrodi* (meses de junio y julio); por otro lado, no se dispone de ninguna medida de manejo complementaria que resguarde la época secundaria de desove centrada en el mes de noviembre, teniendo en cuenta que en el periodo octubre - febrero, se registran las mayores capturas de este recurso (Lasso et al., 2014; Restrepo et al., 2014).

La explotación pesquera sobre el recurso cardenal, no presenta medidas de conservación que implique tallas mínimas de captura o comercialización; registrándose en la región de Inírida, una actividad pesquera centrada en ejemplares de tallas pequeñas y medianas, dado que los pescadores de la región evitan la captura de ejemplares ovados, debido a que son muy sensibles y no resisten los procesos de acopio y transporte. Los peces de tallas pequeñas y un menor valor monetario son acopiados en estanques donde crecen hasta alcanzar tallas grandes, que luego son comercializados desde Inírida a las bodegas de exportación en Bogotá, a un valor monetario

significativamente mayor. El efecto de esta pesca selectiva de tallas, sobre las poblaciones naturales, es difícil de poder dimensionar, dado que no se cuenta con registros oficiales del número de ejemplares por cada tamaño que está siendo capturado, acopiado y comercializado desde la región de Inírida. En este contexto, y basados en la información biológica obtenida en el presente trabajo, parece ser necesario evaluar el establecimiento de un periodo de veda específico, orientado resguardar los procesos reproductivos del cardenal; Por otro lado, considerando que esta especie es el principal recurso ornamental explotado en el país, es necesario evaluar la implementación de otras medidas manejo, tal vez, relacionadas con tallas mínimas en procesos de captura y/o comercialización.

CONCLUSIONES

Se sugiere la existencia de dos periodos reproductivos del cardenal en la región de Inírida. Un periodo reproductivo principal entre los meses de junio y julio, y un proceso secundario a finales de año centrado en el mes de noviembre. El análisis del indicador reproductivo de IGS, sugiere un aumento de la actividad reproductiva concentrada en ejemplares sobre los 20 mm de longitud total, estimándose para esta especie, una longitud media de primera madurez sexual ($L_{m50\%}$), de 26,3 mm. El patrón climatológico observado en la región de Inírida, alberga dos procesos hidrográficos contrastantes que alteran el caudal de los cuerpos de agua; un proceso de aguas ascendentes (abril - agosto) seguido de un proceso de aguas descendentes (septiembre - marzo), tales procesos parecen modular la dinámica de los procesos reproductivos del cardenal, lo cual podría ser una estrategia adaptativa de esta especie, contribuyendo a mejorar su éxito reproductivo y/o sobrevivencia de juveniles. El escaso conocimiento de los aspectos biológicos básicos de las especies de peces ornamentales en Colombia, impide avanzar en consolidar medidas de administración y manejo; en este contexto, la información generada en el presente trabajo podría ser utilizada para ajustar el periodo de veda actualmente establecido y evaluar medidas alternativas de manejo del recurso cardenal. Finalmente, es importante considerar la información reproductiva aquí presentada, como insumos del conocimiento biológico, para una posible implementación de la reproducción y cría en cautiverio *in situ*, con los respectivos beneficios tanto económicos asociados a la mejor calidad de los peces, como a disminución de la presión por pesca que se ejerce actualmente sobre las poblaciones naturales.

AGRADECIMIENTOS

A la Autoridad Nacional de Acuicultura y Pesca (AUNAP) y la Fundación para la Investigación y Desarrollo Sostenible (FUNINDES), por los convenios de cooperación 00466 FUNINDES-INCODER; 0003, 0033 y 00187

FUNINDES-AUNAP; 037-2014 FUNINDES-HUMEDALES; años 2011 a 2014. Al Instituto Colombiano de Hidrología, Meteorología y Estudios Ambientales – IDEAM; por facilitar la información climatológica del área de estudio para el periodo 1972 a 2016.

CONFLICTO DE INTERESES

Los autores declaran no tener conflicto de intereses

REFERENCIAS

- Ajiaco-Martínez, R. E., Ramírez-Gil, H., Sánchez-Duarte, P., Lasso, C.A., y Trujillo, F., (2012). *Diagnóstico de la pesca ornamental en Colombia*. Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt (pp. 152). <http://hdl.handle.net/20.500.11761/31387>
- Barreto, C. G., Ortega-Lara A., Córdoba-Rojas, D. F., Rangel-Durán, M. R., Amado-Loaiza, A. C., y Puentes-Granada V. (2015). *Biología Pesquera de las Principales Especies de Peces Ornamentales Continentales de Colombia*. A. Ortega-Lara, D. F. Córdoba-Rojas, C. G. Barreto-Reyes, y L. S. Barbosa (Eds.). Serie Recursos Pesqueros de Colombia – AUNAP. Autoridad Nacional de Acuicultura y Pesca – AUNAP ©. Fundación FUNINDES.
- Bartley, D. (2000). Responsible Ornamental Fisheries. *FAO Aquaculture Newsletter*, 24,10-14.
- Borba, C. S., Fugí, R., Agostinho, A. A., y Novakowski, G. C. (2008). Dieta de *Astyanax asuncionensis* (Characiformes, Characidae), em riachos da bacia do rio Cuiabá, Estado de Mato Grosso. *Acta Scientiarum. Biological Sciences*, 30(1), 39-45. <https://doi.org/10.4025/actasciabiolsci.v30i1.1442>
- De-Vlaming, V., Grossman, G., y Chapman, F. (1982). On the use of the gonosomatic index. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 73(1), 31-39. [https://doi.org/10.1016/0300-9629\(82\)90088-3](https://doi.org/10.1016/0300-9629(82)90088-3)
- Duarte, L. O., Roa-Noriega, G., Patarroyo-Baez, J., Chole-Rodríguez, E., y Ortega-Lara, A. (2016). *Estadísticas de la pesca de peces ornamentales continentales de Colombia en los sitios monitoreados por el SEPEC durante el año 2016*. Autoridad Nacional de Acuicultura y Pesca (AUNAP).
- Esteves, K. E., y Aranha, J. M. R. (1999). Ecología trófica de peixes de riachos. In E. P. Caramaschi, R. Mazzoni, y P. R. Peres-Neto, (Eds.). *Ecología de Peixes de Riacho* (pp. 126). Série Oecologia Brasiliensis, Vol VI. PPGE-UFRJ. <https://doi.org/10.4257/oeco.1999.0601.05>
- Fogarty, M. J., and Idoine, J. S. (1998). Application of the yield and egg production model base on size to an offshore American lobster population. *Transactions of the American Fisheries Society*, 117(4), 350-362. [https://doi.org/10.1577/1548-8659\(1988\)117<0350:AOAYAE>2.3.CO;2](https://doi.org/10.1577/1548-8659(1988)117<0350:AOAYAE>2.3.CO;2)
- García-Alzate, C. A., Román-Valencia, C., y Barrero, A. M. (2012). Biología alimentaria y reproductiva de *Farlowella vittata* (Siluriformes: Loricariidae) en la cuenca del río

- Güejar, Orinoquía, Colombia. *Revista de Biología Tropical (ISSN-0034-7744)*, 60(4), 1873-1888. <https://doi.org/10.15517/rbt.v60i4.2187>
- Ihaka, R., and Gentleman, R. (1996). R: A language for data analysis and graphics. *Journal of Computational and Graphical Statistics*, 5(3), 299-314. <https://doi.org/10.2307/1390807> <https://doi.org/10.1080/10618600.1996.10474713>
- Ladisa, C., Bruni, M., y Lovatelli, A. (2017). Overview of Ornamental Species Aquaculture. *FAO Aquaculture Newsletter*, 56, 38-39.
- Lasso, C. A., Agudelo-Córdoba, E., Jiménez-Segura, L. F., Ramírez-Gil, H., Morales-Betancourt, M. A., Ajiaco-Martínez, R. E., Gutiérrez, F. P., Usma, J. S., Muñoz-Torres, S. E., y Sanabria, A. I. (Eds.). (2011). *Catálogo de los recursos pesqueros continentales de Colombia*. Instituto de Investigación de los Recursos Biológicos, Alexander von Humboldt.
- Lasso, C. A., Usma, J. S., Villa-Navarro, F. A., Sierra-Quintero, M. T., Ortega-Lara, A., Mesa, L., Morales-Betancourt, M. A., Lasso-Alcala, O. M., y Patiño, M. (2014). Peces de la Estrella Fluvial Inírida: ríos Guaviare, Inírida, Atabapo y su confluencia en el Orinoco. En F. Trujillo, J. S. Usma, C. Lasso, (Eds.). *Biodiversidad de la Estrella Fluvial Inírida* (pp. 100-127). WWF Colombia/CDA/Fundación Omacha/Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Legiscomex. (10 de abril de 2013). *Inteligencia de mercados/ Estudio de mercado, Peces ornamentales en Colombia* [Archivo pdf]. Legiscomex.com <https://www.legiscomex.com/BancoMedios/Documentos%20PDF/estudio%20peces%20ornamentales%20completo3.pdf>
- MADR - Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural y CCI - Corporación Colombiana Internacional. (2008). *Informe Pesca y Acuicultura Colombia. Informe técnico regional de cuencas del Orinoco y Amazonas* (pp. 78). Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural- Corporación Colombiana Internacional.
- MADR - Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural y CCI - Corporación Colombiana Internacional. (2009). *Informe Pesca y Acuicultura Colombia. Informe técnico regional de cuencas del Orinoco y Amazonas* (pp. 71). Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural- Corporación Colombiana Internacional.
- MADR - Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural y CCI - Corporación Colombiana Internacional. (2010). *Informe Pesca y Acuicultura Colombia. Informe técnico regional de cuencas del Orinoco y Amazonas* (pp. 92-108). Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural- Corporación Colombiana Internacional.
- MADR - Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural y CCI - Corporación Colombiana Internacional. (2011). *Informe Pesca y Acuicultura Colombia. Informe técnico regional de cuencas del Orinoco y Amazonas* (pp. 65-98). Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural- Corporación Colombiana Internacional.
- Mancera-Rodríguez, N. J., y Álvarez-León, R. (2008). Comercio de peces ornamentales en Colombia. *Acta Biológica Colombiana*, 13(1), 23-52. Recuperado a partir de <https://revistas.unal.edu.co/index.php/actabiol/article/view/1327>
- Nikolsky, G. V. 1963. *The ecology of fishes* (pp. 352). Academic Press.
- Núñez, J., and Duponchelle, F. (2009). Towards a universal scale to assess sexual maturation and related life history traits in oviparous teleost fishes. *Fish Physiology and Biochemistry*, 35(1), 167-180. <https://doi.org/10.1007/s10695-008-9241-2> PMID:18668334
- Ortega-Lara, A., Y. Cruz-Quintana, y V. Puentes. (Eds.). 2015. *Dinámica de la Actividad Pesquera de Peces Ornamentales Continentales en Colombia*. Autoridad Nacional de Acuicultura y Pesca – AUNAP ©. Fundación FUNINDES ©. 174 p
- Ortega-Lara, A., y Puentes, V. (2015). Hacia un nuevo ordenamiento de la actividad pesquera ornamental continental en Colombia. En A. Ortega-Lara, Y. Cruz-Quintana, y V. Puentes, (Eds.). *Dinámica de la Actividad Pesquera de Peces Ornamentales Continentales en Colombia* (pp. 124-142). Autoridad Nacional de Acuicultura y Pesca – AUNAP ©. Fundación FUNINDES.
- Ortega-Lara, A., Sánchez, C. L. (2015). Tendencias de la actividad pesquera ornamental continental en Colombia. En A. Ortega-Lara, Y. Cruz-Quintana, V. Puentes, (Eds.). *Dinámica de la Actividad Pesquera de Peces Ornamentales Continentales en Colombia* (p. 115-123). Autoridad Nacional de Acuicultura y Pesca – AUNAP ©. Fundación FUNINDES
- Ortega-Lara, A. (2016). *Guía Visual de los Principales Peces Ornamentales Continentales de Colombia*. Autoridad Nacional de Acuicultura y Pesca – AUNAP ©. Fundación FUNINDES.
- Ramírez-Gil, H., y Ajiaco-Martínez, R. E. (2001). *La pesca en la baja Orinoquía colombiana: una visión integral* (pp. 254). Instituto Nacional de Pesca y Acuicultura, INPA.
- Restrepo, V. R., and Watson, R. A. (1991). An approach to modelling crustacean egg-bearing fraction as a function of size and season. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48(8), 948-959. <https://doi.org/10.1139/f91-170>
- Restrepo-Calle, S., Roldan, A. M., Caro, A., y Usma, J. S. (2014). Aspectos socioeconómicos de la Estrella Fluvial Inírida. En F. Trujillo, J. S. Usma, y C. Lasso, (Eds.). *Biodiversidad de la Estrella Fluvial Inírida* (pp. 46-70). WWF Colombia/CDA/Fundación Omacha/Instituto de Investigación de Recursos Biológicos Alexander von Humboldt.
- Santana-Piñeros, A. M., y Franco-García, S. L. (2015). Dinámica de la captura y acopio de peces ornamentales continentales de Colombia. En A. Ortega-Lara, Y. Cruz-Quintana, V. Puentes, (Eds.). *Dinámica de la Actividad Pesquera de Peces Ornamentales Continentales en Colombia* (pp. 41-58). Autoridad Nacional de Acuicultura y Pesca – AUNAP ©. Fundación FUNINDES.
- Silva, E. L. da, Fugi, R., y Hahn, N. S. (2007). Variações temporais e ontogenética na dieta de um peixe onívoro em

- ambiente impactado (reservatório) e em ambiente natural (baía) da bacia do rio Cuiabá. *Acta Scientiarum - Biological Sciences*, 29(4), 387-394. <https://doi.org/10.4025/actasciobiolsci.v29i4.878>
- Trippel, E. A., y Harvey, H. H. (1991). Comparison of methods used to estimate age and length of fishes at sexual maturity using populations of white sucker (*Catostomus commersoni*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 48(8), 1446-1459. <https://doi.org/10.1139/f91-172>
- Urueña, F. R., Mora, J. C., Landines, M. A., y Sanabria, A. I. (2007). Tetras. En M. A. Landines, A. I. Sanabria, P. V. Daza (Eds.). *Producción de peces ornamentales en Colombia*. (pp. 45-62). Universidad Nacional de Colombia/Instituto Colombiano de Desarrollo Rural (INCODER)-Ministerio de Agricultura y Desarrollo Rural.
- Vazzoler, A. E., y Menezes, N. (1992). Síntese de Conhenimientos sobre o comportamento reproductivo dos characiformes da América do sul (Teleostei, Ostariophysi). *Revista Brasileira de Biologia*, 52(4), 627-640.
- Vazzoler, A. E. (1996). *Biología de la reproducción de peces Teleosteos: Teoría y práctica* (pp. 169). Editorial de la Universidad Estatal de Maringá - EDUEM.
- Wood, S. N. (2000). Modelling and smoothing parameter estimation with multiple quadratic penalties. *Journal of the Royal Statistical Society: Series B*, 62(2), 413-428. <https://doi.org/10.1111/1467-9868.00240>
- Wood, S. N., and Augustin, N. H. (2002). GAMs with intergrated model selection using penalized regression spline applications to environmental modelling. *Ecological Modelling*, 157 (2-3), 157-177. [https://doi.org/10.1016/S0304-3800\(02\)00193-X](https://doi.org/10.1016/S0304-3800(02)00193-X)
- Wood, S. N. (2003). Thin plate regression splines. *Journal of the Royal Statistical Society: Statistical Methodology Series B*, 65(1), 95-114. <https://doi.org/10.1111/1467-9868.00374>
- Zúñiga, P. T. 2010. *Lineamientos de gestión ambiental para el control del tráfico ilícito de peces ornamentales dulceacuícolas de las cuencas Amazonas y Orinoco* (pp. 129) [Tesis de maestría]. Departamento de Biología, Facultad de Ciencias, Pontificia Universidad Javeriana. <http://hdl.handle.net/10554/737>