

UNIVERSIDAD
CIENTÍFICA
DEL SUR

FACULTAD DE CIENCIAS VETERINARIAS Y
BIOLÓGICAS
CARRERA PROFESIONAL DE BIOLOGÍA MARINA

“Aspectos reproductivos de “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss*
(Walbaum, 1792) en la cuenca alta del río Colca (Región Arequipa),
durante el periodo 2014 – 2015”

Tesis para optar el título profesional de:
BIÓLOGA MARINA

Presentado por:

Grecia Albania Chávez Collazos (0000-0003-2748-1417)

Asesores:

Javier Antonio Sánchez Espinoza (0000-0003-3207-9406)

Héctor Alonso Aponte Ubillús (0000-0001-5249-9534)

Lima – Perú
2020

ACTA DE SUSTENTACIÓN DE TRABAJO DE TESIS

Lima, 27 de noviembre 2020.

Los integrantes del Jurado de tesis:

Miembro: Mg. ALFREDO RUBÉN PALOMINO RAMOS

Miembro: Biol. CHRISTIAN BERGER CEBRELLI

Presidente: Biol. BETTY ELENA SHIGA OSHIGE

Se reúnen para evaluar el trabajo de bachiller titulado:

“Aspectos reproductivos de “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum,1792) en la cuenca alta del río Colca (Región Arequipa), durante el periodo 2014 – 2015”

Presentada por el/la estudiante:

- **Grecia Albania Chávez Collazos**

Para optar por el Título profesional de Bióloga Marina.

Asesor externo: Biol. Javier Antonio Sánchez Espinoza

Asesor interno: Dr. Héctor Alonso Aponte Ubillús

Luego de haber evaluado el informe final de tesis y evaluado el desempeño de la estudiante de la carrera de Biología Marina en la sustentación, concluyen de manera unánime (X) por mayoría simple () calificar a:

Estudiante: Grecia Albania Chávez Collazos	Nota :15 (quince)
Aprobado (x)	Aprobado - Muy buena ()
Aprobado - Sobresaliente ()	Desaprobado ()

Los miembros del jurado firman en señal de conformidad.



Mg. ALFREDO RUBÉN PALOMINO RAMOS
Miembro 1



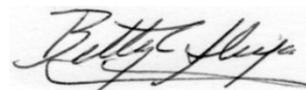
Biol. JAVIER ANTONIO SÁNCHEZ ESPINOZA
Asesor externo



Biol. CHRISTIAN BERGER CEBRELLI
Miembro 2



Dr. HÉCTOR ALONSO APONTE UBILLÚS
Asesor interno



Biol. BETTY ELENA SHIGA OSHIGE
Presidente

Índice general

I. Introducción.....	8
II. Marco Teórico	9
1. Taxonomía	9
2. Origen y procedencia.....	9
3. Características	10
4. Ciclo biológico	11
5. Comportamiento reproductivo	12
6. Cultivo de “trucha arcoíris” <i>O.mykiss</i> en el Perú.....	13
III. Metodología	14
1. Localización.....	14
2. Características del arte de pesca.....	14
3. Muestreo biológico	15
4. Proporción sexual.....	16
5. Desarrollo ovocitario, desarrollo espermatogénico y escala de madurez gonadal	16
5.1 Procesamiento histológico de las gónadas	17
5.2 Ciclo madurez gonadal de hembras.....	18
6. Ciclo reproductivo y periodos de desove y reposo gonadal.....	18
6.1 Índice gonadosomático (IGS).....	19
6.2 Actividad reproductiva (AR)	19
7. Determinación de talla de madurez gonadal.....	19
IV. Resultados	19
1. Proporción sexual.....	19
2. Desarrollo ovocitario.....	20
3. Desarrollo espermatogénico.....	27
4. Escala de madurez gonadal	29
5. Ciclo de madurez gonadal de hembras.....	33
6. Ciclo reproductivo.....	34
6.1 Índice gonadosomático (IGS).....	34
6.2 Actividad reproductiva (AR).....	35
6.3 Talla de madurez gonadal	35

V. Discusión.....	36
VI. Conclusiones.....	41
VII. Recomendaciones	41
VIII. Referencias bibliográficas.....	41

Índice de tablas

Tabla 1. Posición geográfica de las estaciones para captura de ejemplares de “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss* en la cuenca alta del río Colca, Arequipa.

Tabla 2. Características del arte de pesca utilizado para cada sector para captura de ejemplares de “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss* en la cuenca alta del río Colca.

Tabla 3. Escala macroscópica de madurez sexual en salmónidos (para machos y hembras) propuesta por Soto et al. 2002.

Tabla 4. Proporción sexual mensual de hembras de “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss* en la cuenca alta del río Colca, Arequipa.

Tabla 5. Fases de madurez gonadal de hembras y machos de trucha “arcoíris” *Oncorhynchus mykiss* determinadas en el presente estudio.

Índice de gráficas

Figura 1. Descripción gráfica del uso del arte de pesca atarraya, tarraya o tarrafa (Arias Arias, 1984), mediante el cual se colectaron las “truchas arcoíris” *Oncorhynchus mykiss* en la cuenca alta del río Colca.

Figura 2. Corte histológico de ovario de “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss*. Dónde: OI: Ovocito inmaduro, N: núcleo y C: citoplasma. Aumento: 10x

Figura 3. Corte histológico de ovario de “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss*, mostrando ovocitos pre-vitelogenados. Dónde: GC: Gránulos corticales, N: Núcleo de *Oncorhynchus mykiss*. Escala 200 μ m

Figura 4. Corte histológico de ovario de “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss* mostrando el ovocito pre-vitelogenado, Dónde: GC: Gránulos corticales, GV: Gránulos de vitelo de *Oncorhynchus mykiss*. Escala 200 μ m

Figura 5. Corte histológico de ovario de “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss*, mostrando A) ovocito maduro completo, donde: GV: Gránulos de vitelo y OI: Ovocito inmaduro. Aumento: 10x. B) parte del ovocito maduro donde puede observarse T: teca, G: granulosa, ZR: zona radiata. Aumento: 40x.

Figura 6. Corte histológico de ovario de “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss* mostrando el ovocito hidratado. Dónde: GV: Gránulos de vitelo

Figura 7. Corte histológico de ovario de “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss*, mostrando el Folículo post – ovulatorio (FPO). Aumento: 10x. Donde: T: teca, G: granulosa.

Figura 8. Corte histológico de ovario de “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss*, mostrando ovocitos atrésicos (A). Aumento 4x. Dónde: C: citoplasma, F: folículo.

Figura 9. Corte histológico de testículo de “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss* mostrando las células espermatogénicas. Dónde: SP: espermatogonios, SPC: espermatozocito. Aumento 10x.

Figura 10. Corte histológico de testículo de “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss* mostrando las espermátidas (SPD). Aumento: 40x.

Figura 11. Corte histológico de testículo de “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss* mostrando los espermatozoides (SPZ). Aumento 10x.

Figura 12. Fases de madurez gonadal de hembras de “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss*. A: Virginal (Fase 0), B: Reposo (Fase I), C: En maduración (Fase II), D: Maduro (Fase III), E: Desovante (Fase IV), F: Recuperación (Fase V).

Figura 13. Fases de madurez de machos de “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss*. A: Virginal (Fase 0), B: Reposo (Fase I), C: En maduración (Fase II), D: Maduro (Fase III), E: Desovante (Fase IV), F: Post-expulsante (Fase V).

Figura 14. Ciclo de madurez gonadal de hembras de “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss*. Dónde: OI: Ovocito inmaduro, OPV: Ovocito previtelogenado, OV: Ovocito vitelogenado, OM: Ovocito maduro, OH: Ovocito hidratado, OA: Ovocito atrésico, FPO: Folículo post-ovulatorio. Modificado de: Sánchez et al. 2013.

Figura 15. Índice gonadosomático (IGS) de hembras de la “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss* en la cuenca alta del río Colca (Región Arequipa).

Figura 16. Actividad reproductiva (AR) de hembras de “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss* en la cuenca alta del río Colca (Región Arequipa).

Figura 17. Talla de madurez gonadal de hembras de “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss* en la cuenca alta del río Colca (Región Arequipa)

Figura 18. Talla de madurez gonadal de machos de “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss* en la cuenca alta del río Colca (Región Arequipa).

I. Introducción

La especie *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum 1972), conocida como “trucha arcoíris”, pertenece a la familia de los Salmónidos, dentro de la que se encuentra el género *Oncorhynchus*. Antes clasificada como *Salmo gairdneri* (Smith and Starley, 1989).

La especie es originaria de Norteamérica (Bromage 1988); sin embargo, ha sido adaptada a varios países dentro de América del Sur. En Perú, fue introducida en 1925 en un criadero en Junín y debido a sus cualidades de adaptación a las condiciones climáticas y limnológicas en aguas frías se introdujeron a ríos y lagunas. Actualmente se le encuentra en todos los cuerpos de agua por arriba de los 1500 msnm (PRODUCE 2011, FAO 2016). Además, la “trucha arcoíris habita en varios países de América del Sur, como Argentina, Chile, Bolivia y Venezuela, entre otros.

En el Perú, este recurso dulceacuícola tiene alta demanda a nivel nacional, siendo la principal especie comercializada internamente proveniente de la acuicultura. Ha logrado posicionarse como el principal producto hidrobiológico de agua dulce procedente de acuicultura para exportación, seguido por recursos como tilapia, paiche y algas. Los principales continentes a los que se les exportan estos productos son el americano y el europeo. (PRODUCE, 2016).

Debido a la trascendencia de esta especie en la acuicultura mundial, existen numerosos trabajos referidos a la actividad acuícola intensiva o semi-intensiva, los que están generalmente orientados a estudios de nutrición y patologías que la puedan afectar; sin embargo, existe un vacío de información en cuanto a la población que se desarrolla en el ambiente natural. Durante mucho tiempo, para determinar la condición reproductiva de los recursos, se utilizaron escalas de madurez gonadal empíricas, las que están basadas en observaciones acerca de la morfología gonadal externa, turgencia, vascularización y coloración a simple vista. Esto, imposibilita muchas veces la identificación adecuada de todas las hembras en desove (Gluyas-Millán 1994), debido a que no poseen un sustento histológico el cual permita validar dichas observaciones. Pese a esto, dichas escalas continúan utilizándose para esta especie mayormente en las salidas y prospecciones de campo.

Por este motivo, en la actualidad se realiza la elaboración de escalas validadas, las cuales están sustentadas histológicamente (Pérez & Figueiredo 1992), dando la certeza y seguridad en las catalogaciones.

Con la finalidad de conocer el proceso reproductivo de la “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss* en la cuenca alta del Río Colca – Arequipa, para sustentar técnicamente medidas regulatorias que contribuyan a la sostenibilidad de sus poblaciones de vida silvestre, se ha realizado el presente trabajo. Con las observaciones efectuadas, se determinará sus principales aspectos reproductivos, dentro de los cuales tenemos la descripción del desarrollo

ovocitario y desarrollo espermatogénico, la escala de madurez gonadal, conocer el ciclo reproductivo (determinando el periodo de desove y reposo gonadal), la proporción sexual y la talla de madurez gonadal de hembras.

II. Marco Teórico

1. Taxonomía

El género *Salmo* está constituido por seis sub-géneros (*Brachymistax*, *Salmothymus*, *Acantholinqua*, *Hucho*, *Salvelinus* y *Oncorhynchus*). La sub familia Salmonines, comprende solo dos especies, *Salmo trutta* “trucha marrón” y *Salmo salar* “salmón del Atlántico”. La conocida “trucha arcoíris” *Salmo gairdneri* y *Salmo clarkii* fueron reclasificada en el género *Oncorhynchus* (Smith and Stearley 1989). *Oncorhynchus mykiss* comúnmente llamada “trucha arcoíris” es también conocida como “rainbow trout”.

Reino: Animalia

Subreino: Bilateria / Bilateral

Filo: Chordata / Cordata

Clase: Teleostei / Teleosteo

Subclase: Actinopterygii

Orden: Salmoniformes

Familia: Salmonidae

Subfamilia: Salmoninae

Género: *Oncorhynchus*

Especie: *Oncorhynchus mykiss*

Nombre científico: *Oncorhynchus mykiss*

Nombre común: Trucha arcoíris

2. Origen y procedencia

La “trucha arcoíris”, descrita por primera en 1836 por Richardson, es originaria de la costa oeste de Norte América. La distribución natural de esta especie, se da en las áreas costeras de Estados Unidos y Canadá extendiéndose hasta Alaska por el norte y por el sur hasta México (Bromage 1988). Una característica importante que esta especie presenta es la gran capacidad de adaptación, motivo por el cual, a partir de 1874 comenzó a realizarse su cultivo, expandiéndose desde el oeste de Norte América hacia todos los continentes, a excepción de la Antártida (Continente Antártico) (Dollar and Katz 1964; MacCrimmon 1971, 1972; Busack, Halliburton and Gall, 1979). En América del Sur, la trucha arcoíris se encuentra en diversos países, como Argentina, Chile, Bolivia, Perú y Venezuela (Bastardo y Coche 1992).

En el Perú, la “trucha arcoíris” fue introducida hacia 1925 con ovas procedentes de E.E.U.U con ayuda de la empresa Cerro de Pasco Copper Corporation para importar huevos fertilizados de trucha desde Sacramento (California), con la intención de promover la pesca en ríos y lagunas cercanas a la Oroya, Junín; lamentablemente este primer intento fue fallido. No obstante, con el segundo envío se produjeron 50 000 alevines que, al alcanzar los diez centímetros en el estanque del campamento minero, se arrojaron al río Tishgo y al lago Chinchaycocha para su reproducción silvestre (Ramirez-Gastón, 2018). Algunos años después de la introducción, en 1930, se introdujeron 50 ejemplares de trucha al criadero de Ingenio, en Huancayo, Junín. Las truchas obtenidas de estos criaderos se traspasaron a ríos y lagunas de la sierra, principalmente en la región central del país (MacCrimmon 1971). En 1940, *O. mykiss* fue introducida al lago Titicaca (Treviño et. al. 1991) lugar donde se adaptó a la perfección. Actualmente, las poblaciones de “trucha arcoíris” se encuentran distribuidos en cuerpos de agua por sobre los 1500 msnm (FAO 2016). Ortega et al. (2007) describe que su distribución abarca incluso hasta la cuenca del Rio Santa-Ancash, en la zona de mayor altitud y temperaturas más bajas; de la misma manera menciona según observación personal, la introducción únicamente de hembras de nuevas cepas a las lagunas de las alturas del departamento de Arequipa.

En Argentina, la introducción de los salmónidos comenzó en 1904 (Barros, 2004), pero no fue hasta 1960 que se introdujo la “trucha arcoíris” con fines recreativos para la pesca deportiva. Actualmente, es una importante fuente de alimentación para los pobladores (Barros 2004).

En Chile, la primera introducción de salmónidos ocurrió entre 1905 y 1930 con ovas provenientes de Alemania, poblando la mayoría de ríos y lagos. La trucha arcoíris ha sido un recurso de gran importancia en la pesca deportiva, por lo que existen vedas para esta actividad con la finalidad de protegerla. Actualmente, es uno de los recursos de agua dulce fría que más se cultiva (Soto et al., 2002).

En Venezuela, la introducción de la trucha arcoíris ocurrió en 1937 ubicándosela en ríos, quebradas y lagunas, poblando de esta manera cuerpos de agua con alturas superiores a los 1500m. Los primeros huevos embrionados originarios fueron mezclados con otros de Italia, Canadá y Alemania con la finalidad de introducir nuevos genes a la población (Bastardo y Coche 1992).

3. Características

Morfológicamente, presentan el dorso oscuro con reflejos verde-oliváceos con machas oscuras y una franja púrpura longitudinal que va desde el ojo hasta la aleta caudal, esta característica es lo que la diferencia de otros salmónidos (FAO, 2009). Es por esto, que se le atribuye el nombre de trucha arcoíris a partir de

esta coloración particular, la misma que varía en función de factores extrínsecos como el hábitat, talla, sexo, alimentación y madurez sexual (Camacho et al., 2000). Muchas de las especies de salmónidos presentan diversas estrategias de vida (Beknke 1992; Hendry et al. 2004). Algunas de estas estrategias incluyen largas migraciones a lugares donde encontrarán más recursos (como comida y espacio) para así alcanzar mayores tamaños.

La diversidad hidrobiológica en Perú es amplia, ya que se ve alimentada, por una parte, de la cuenca amazónica occidental, la cuenca del lago Titicaca y por otra parte de la vertiente del Pacífico, contribuyendo a la diversidad de hábitats y de especies endémicas (Olson et al. 1998). Es así que, en las aguas continentales de nuestro país, las especies exóticas se han adaptado, como es el caso de *Oncorhynchus mykiss* (Ortega y Chang, 1998).

En la época de reproducción, las aletas y garganta se tornan de color rojizo, las hembras presentan el vientre más abultado y el ano prominente, redondeado y rojizo; el macho es más pequeño alargado y pálido. Ésta especie presenta dimorfismo sexual, el cual es más notorio conforme desarrolla y madura la hembra, presentando coloración más rosada intensa a lo largo del cuerpo bajo la línea lateral; mientras que, en el macho el labio inferior sobresale notoriamente con un engrosamiento total y sus movimientos son más activos en comparación con la hembra (Sarmiento et al 1987).

4. Ciclo biológico

La madurez en esta especie ocurre en diferentes momentos, cuando los machos se encuentran maduros, lo que ocurre a una edad de dos años, a diferencia de las hembras, las cuales alcanzan la madurez a los tres años (Kottelat & Freyhof 2007).

El ritual del apareamiento involucra la excavación de un hoyo por parte de la hembra para depositar los ovocitos, mientras que los machos adultos protegen el nido, evitando así que otros machos se acerquen. Cuando los ovocitos han sido depositados, el macho los fecunda, repitiendo la acción por varios días hasta que la hembra termine el desove. Aproximadamente se fecundan entre 700 – 4000 huevos por desove. El tamaño de estos oscila entre 3 – 6mm., dependiendo principalmente del tamaño de las hembras (Gall, 1992).

En el ciclo biológico de la trucha arcoíris, la época del desove (que solo ocurre una vez al año) puede variar de acuerdo con la zona geográfica en que se encuentre el recurso, ya que, esta especie madura en función de la temperatura y la latitud. En el Perú, en la sierra central las épocas de reproducción se dan en los meses de mayo a setiembre (Barrantes 1993; Gallego et al. 2007; Estrada, 2016).

Las épocas de desove están condicionadas por diferentes factores. Scott y Crossman (1973) describen que la “trucha arcoíris” procedente del hemisferio

boreal presenta el desove en primavera (abril, mayo, junio). En el caso de México, el desove se realiza entre los meses de noviembre y febrero, cuando la temperatura del agua desciende a sus niveles más bajos (Gallego et al., 2007). Mientras que, en Costa Rica, el desove para la “trucha arcoíris” ocurre tanto en temporada de lluvia (agosto a octubre) como en temporada seca (enero a abril) (Phillips 1984, Gunther 1993). A diferencia de los anteriores, en el hemisferio austral, en especial en Chile, el período reproductivo comprende los meses de junio y agosto. Por su lado, las truchas ubicadas en la cuenca del Lago Titicaca desovan en el mes de junio y julio, época en la que esta zona presenta las temperaturas más bajas (Everett 1973).

5. Comportamiento reproductivo

Las características del proceso de apareamiento en salmónidos, como en muchas especies, sufren variaciones de acuerdo a diversas condiciones, en particular ambientales. Estas han sido bien estudiadas en la familia de los salmónidos (dentro de la que se encuentra el género *Oncorhynchus*), donde la edad y la talla de madurez son altamente variables (Fleming and Reynolds 2004). Estas características son influenciadas por el medio en que se desarrollen, ya sean especies migratorias o no lo sean. En el caso de truchas anádromas, estas alcanzan la talla de madurez a mayor edad y tamaño (3-5 años, 45-90cm), que las no migratorias (1-3 años, <7-15cm) (Quinn and Myers 2005). Soto (2002) menciona que la *O. mykiss* desova por primera vez en su tercer o cuarto año. Si la disponibilidad de alimento y los factores ambientales son los adecuados, los individuos maduros presentan un desove al año.

La diferencia de tamaño influye en el comportamiento de apareamiento. Es así que los machos más grandes son más agresivos para tener la oportunidad de aparearse; mientras que, los más pequeños evitan las agresiones aplicando las fertilizaciones furtivas (*sneaking fertilizations*) logrando aparearse de manera muy casual (Gross, 1991). Esta última estrategia reproductiva se da únicamente en machos, entre los adultos grandes y los adultos pequeños. Los machos adultos más grandes, tienen mayor acceso a las hembras debido a que marcan el territorio en época de apareamiento, a diferencia de los machos adultos pequeños que se refugian cerca de los nidos para aparearse en cuanto tengan oportunidad.

Una característica interesante de esta especie es la construcción de nidos, las cuales son depresiones superficiales y se ubican en los lechos de piedra de corrientes rápidas en arroyos y ríos. Las hembras, a través de movimientos activos de su cuerpo (ayudados por la cola y cabeza) dan vueltas sobre sus lados levantando y empujando la grava del fondo hasta formar un nido circular. Posteriormente el macho estimula a la hembra nadando a su alrededor, sobre y debajo de ella, frotándola ligeramente con sus aletas a manera de caricias.

Llegado el momento del desove, los óvulos de la hembra y el espermatozoides del macho son depositados sobre el nido simultáneamente para ser cubiertos posteriormente por grava. Esto es facilitado por la secreción pegajosa que reviste a los óvulos, la cual se endurece al contacto con el agua facilitando la adhesión de grava y piedras del fondo impidiendo ser arrastrados por la corriente (Sarmiento et al. 1987).

En el Perú, en la sierra central, se ha reportado que la época de reproducción es entre los meses de mayo y setiembre. Sin embargo, no se han realizado estudios que validen esta información para zonas específicas, como en el caso del departamento de Arequipa. Además, no se cuenta con los índices reproductivos adecuados para sustentar la veda reproductiva sugerida mediante la R.M. N° 128-2015-PRODUCE. Pese a esto, actualmente, existe una veda reproductiva para la trucha arcoíris la cual prohíbe su extracción, transporte, comercialización y procesamiento en este departamento en el periodo comprendido entre el 01 de abril hasta el 31 de julio de cada año, medida que se tomó mediante la R.M. N°101 – 2016 – PRODUCE (PRODUCE, 2016).

6. Cultivo de “trucha arcoíris” *O. mykiss* en el Perú

En el Perú, el desarrollo de la acuicultura de “trucha arcoíris” se inicia en la sierra central, esta actividad se fue expandiendo con el paso de los años hacia el norte y sur del país, lugares en los que se realiza la crianza en estanques y jaulas, principalmente en el área altoandina del país. *O. mykiss* es la especie más utilizada en aguas de altura. En la década de los sesentas, esta pesquería mostró resultados exitosos al desarrollarse en el Lago Titicaca (Everett, 1973). La “trucha arcoíris” se introdujo en ríos y lagunas de aguas frías de los Andes peruanos, desde el Lago Titicaca (Puno) hasta Cajamarca. En 1955, se sembraron tres millones de alevines en 152 cuerpos de agua de los departamentos del país, tales como Lima, Amazonas, Áncash, Apurímac, Arequipa, Ayacucho, Cajamarca, Cusco, Huancavelica, Junín, La libertad, Pasco y Puno, de manera indistinta. Asimismo, en piscigranjas, públicas como privadas (Ortega et al., 2012; Ramirez-Gastón, 2018) El éxito obtenido en el cultivo de “trucha arcoíris” ocurre principalmente por las condiciones ambientales adecuadas que presentan nuestro territorio andino. Sin embargo, son también sus atributos de rápido crecimiento, resistencia y capacidad de adaptación las que le permiten desarrollarse en diferentes ambientes como lagos, lagunas y ríos. Es por esto, que cada vez se expande más su consumo local y es difundido su cultivo (Bromage 1988; Ramirez-Gastón, 2018).

III. Metodología

1. Localización

Las muestras se colectaron en las prospecciones realizadas por la Dirección General de Investigaciones en Acuicultura del Instituto del Mar del Perú (IMARPE). Dicho muestreo tuvo como locación el departamento de Arequipa, específicamente el distrito de Tisco en la provincia de Caylloma, donde se tomó como cuerpo de agua de estudio el río Colca, el cual presenta una extensión aproximada de 46 km, desde la represa Condoroma (15° 23' 41" S y 71° 17' 16" W) hasta la confluencia con la quebrada Asirumayo (15° 20' 36" S y 71° 28' 52" W). Este cuerpo de agua recorre el trecho de la extensión citada, entre los 4 257 msnm y los 3 820 msnm. La toma de muestras se realizó durante 16 meses, desde febrero del 2014 hasta junio del 2015.

Las zonas de muestreo fueron determinadas en base a las zonas de pesca previamente identificadas por los pescadores artesanales, teniendo en cuenta como factores de importancia para su determinación, la relevancia de la pesca del recurso en cada zona y la accesibilidad a la misma. De esta manera, se establecieron cinco (05) estaciones en el cauce antes descrito, tres (03) de ellas en el sector de Quenco – Cala Cala y dos (02) en el sector de Tisco. Las posiciones geográficas de las estaciones pueden observarse en la tabla 1.

Tabla 1. Posición geográfica de las estaciones para captura de ejemplares de “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss* en la cuenca alta del río Colca, Arequipa.

ESTACIÓN		LOCALIZACIÓN		ALTITUD
Código	Nombre	Latitud	Longitud	(msnm)
E1	Desembocadura quebrada Condoroma	15° 22' 39.1"	71° 17' 31.9"	4137
E2	Puente colgante Ayllusaya	15° 20' 58.3"	71° 19' 14.2"	4093
E3	Pucarapalcca (Quenco – Cala Cala)	15° 19' 08.3"	71° 19' 57.0"	4065
E4	Puente en trocha a Cota Cota	15° 16' 01.3"	71° 25' 34.4"	3938
E5	Puente en trocha a Chucurana	15° 19' 12.1"	71° 28' 24.8"	3897

2. Características del arte de pesca

El arte de pesca utilizado para la colecta de los ejemplares fue la atarraya, conocido también como tarraya o tarrafa. Este aparejo se encuentra compuesto por una red circular en forma de sombrilla, en cuyos bordes está la línea de plomos y en el extremo o cúspide, la red está unida a un cordel. Al ser lanzada al agua, se abre de forma circular hundiéndose por el peso de sus plomos y

encerrando los peces que encuentre. Suele utilizarse en cuerpos de agua poco profundos y calmados, como ciénagas, cochas, lagos, orillas de ríos (Arias Arias 1984).

La colecta de los ejemplares se realizó con una frecuencia mensual, en horario diurno, siendo operado el arte de pesca por pescadores experimentados de la zona. Las características del arte de pesca fueron diferentes de acuerdo a la zona (tabla 2).

Tabla 2. Características del arte de pesca utilizado para cada sector para captura de ejemplares de “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss* en la cuenca alta del río Colca.

Características	Quenco	Tisco	
		1	2
Diámetro de la boca (m)	6,00	3,60	6,00
Área de cobertura por lance (m ²)	25,5	10,2	25,5
Tamaño de malla en el copo (pulg.)	1 ½	1	1 ½

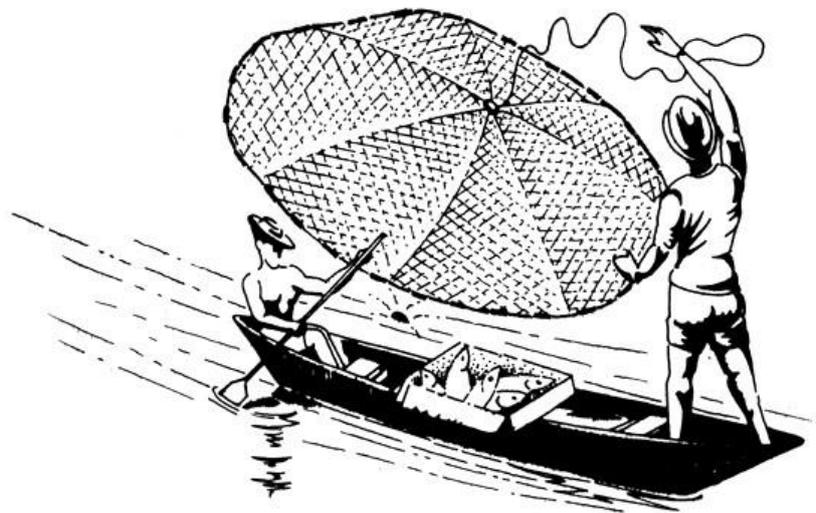


Figura 1. Descripción gráfica del uso del arte de pesca atarraya, tarraya o tarrafa (Arias Arias, 1984), mediante el cual se colectaron las “truchas arcoíris” *Oncorhynchus mykiss* en la cuenca alta del río Colca.

3. Muestreo biológico

Se muestrearon 2 514 ejemplares, de los cuales 1 122 fueron hembras, 1 256 fueron machos y 36 juveniles con sexo indeterminado. Para el muestreo biológico, se consideraron al menos 10 ejemplares por talla, de los cuales se registraron la longitud total (LT), peso total (PT), peso eviscerado (PE), sexo (S),

peso de gónada (PG) y el estadio de madurez gonadal (E). Para medir la longitud total se utilizó un ictiómetro graduado al centímetro, midiéndose la longitud total de cada ejemplar al centímetro inferior y, en el caso de los pesos, se utilizó una balanza digital con 0.1 g. de precisión. Las longitudes totales de los ejemplares analizados se encontraron entre desde 12 hasta 43 cm.

Los individuos capturados se diferenciaron entre población juvenil y adulta. Los juveniles fueron catalogados como indeterminados; mientras que, los adultos fueron sexados y catalogados macroscópicamente mediante observación de las gónadas, tomando como referencia la escala macroscópica de madurez sexual en salmónidos propuesta por Soto *et al.* (2002), la cual considera seis (06) estadios de madurez gonadal, para ambos sexos (tabla 3).

Tabla 3. Escala macroscópica de madurez sexual en salmónidos (para machos y hembras) propuesta por Soto et al. 2002.

Código	Denominación
0	Indeterminado
I	Inmaduro
II	En desarrollo
III	Madurando
IV	Maduro
V	Después de la puesta parcial o total hasta la reabsorción

Las gónadas fueron colectadas en formol bufferado al 10%, para luego ser trasladadas al Laboratorio de Biología Reproductiva de la sede central del IMARPE, para su procesamiento histológico y análisis microscópico.

4. Proporción sexual

Tomando como base los muestreos biológicos realizados, se determinó la proporción de sexo por cada mes; determinando, además, si existen diferencias estadísticamente significativas en alguno de los meses evaluados, usando para ello la prueba del X^2 (Chi-cuadrado).

5. Desarrollo ovocitario, desarrollo espermatogénico y escala de madurez gonadal

Para describir el desarrollo ovocitario, desarrollo espermatogénico y determinar las escalas de madurez gonadal microscópicas de machos y hembras, las muestras colectadas fueron procesadas histológicamente mediante el método de infiltración en parafina.

5.1 Procesamiento histológico de las gónadas

El procesamiento histológico tuvo la finalidad de preparar al tejido gonadal y conferirle las condiciones adecuadas para, mediante observaciones directas del mismo, examinar sus componentes morfológicos, analizando las estructuras de los ovarios y testículos e identificando los tipos de células sexuales. Este procesamiento se realizó mediante la técnica de infiltración con parafina (Humanson 1979), la cual involucra los procesos de deshidratación, aclaramiento e infiltración. Previamente al proceso de deshidratación, parte de los tejidos colectados fueron refijados.

Refijación:

Las gónadas colectadas fueron seccionadas en porciones de 0.5 a 1 cm. de largo y preservadas en formol bufferado al 10%. Se colocó cada porción de tejido en un casete (porta-muestras) conteniendo el rótulo respectivo para su identificación posterior, los cuales fueron colocados en rejillas y llevados a un procesador automático de tejidos (marca AHSECO), el cual realizará los procesos de deshidratación, aclaración e imbibición en parafina.

Deshidratación:

Se realizó en una batería de alcoholes de diferentes concentraciones, ordenadas de manera creciente (70%, 80%, 90%, 90%, 100% y 100%), permaneciendo una hora en cada concentración.

Aclaramiento:

Se utilizó como principal reactivo el xilol ($C_6H_4(CH_3)_2$), derivado del benceno. El tiempo en que se sumergieron las muestras depende principalmente del tamaño y condición gonadal de la muestra seccionada. En general, este tiempo no superó los 2 minutos.

Infiltración:

La infiltración se realizó durante una hora en cada uno de los dos recipientes (estaciones) que contenían parafina líquida a una temperatura de 60°C. Luego, se retiraron las muestras de los porta muestras, para proceder a la imbibición, haciendo uso de la estación de inclusión de parafina (marca SLEE) y moldes de jebe, que permitieron formar cubos de parafina conteniendo el tejido aclarado.

Seccionamiento:

Los cubos de parafina con las secciones de muestra fueron tallados de forma trapezoidal para realizar cortes seriados en el micrótopo de rotación marca LEICA RM 2245. Dichos cortes tuvieron un grosor de 7µm para hembras y 5µm para machos. Previo al corte de las secciones, cada cubo fue previamente enfriado en la plancha de enfriamiento rápido (marca SLEE).

Estiramiento:

Cada serie de cortes se llevó al flotador de tejidos (que contiene agua a 37°C), extendiéndolos con la finalidad de colocarlos sobre las láminas untadas previamente con albúmina. Luego, las láminas conteniendo las secciones de tejido, fueron colocadas sobre una plancha de secado (a 42°C), rotulándolas con un lápiz de punta de diamante para identificar cada muestra procesada.

Coloración:

Las láminas fueron coloreadas usando el coloreador automático (marca LEICA), mediante el método H-E (con hematoxilina y eosina), esta tinción es utilizada para ver morfología tisular y celular principalmente, donde las células basales tomaron un color morado; mientras que, las que presentaron mayor grado de madurez se tornaron de color fucsia.

Montaje:

Con la finalidad de conservar los cortes histológicos se los colocó en el medio de montaje Entellán, resina a base de xilenos, que permitió la lectura de cada corte.

El análisis histológico se realizó con un microscopio binocular compuesto marca LEICA a diferentes aumentos (10x, 40x, 100x), determinando el desarrollo ovocitario y espermatogénico, mediante la descripción de las células sexuales de hembras (tipos de ovocitos) y machos, así como la identificación de los folículos post-ovulatorios, de acuerdo a la clasificación propuesta por Hunter y Golberg (1980). Luego, para determinar la escala de madurez gonadal microscópica, se observaron la presencia y distribución en el tejido gonadal, de los diferentes tipos de células sexuales de hembras y machos, agrupándose las características comunes observadas en cada fase o estadio de madurez gonadal según lo propuesto por Sánchez et al. (2013).

5.2 Ciclo madurez gonadal de hembras

En base al desarrollo ovocitario y las fases de madurez gonadal establecidas, se determinará el ciclo de madurez gonadal de hembras, identificándose los ovocitos que corresponden a cada una de las fases y la dinámica de la maduración y desove de la especie.

6. Ciclo reproductivo y periodos de desove y reposo gonadal

El ciclo reproductivo de la trucha arcoíris *Oncorhynchus mykiss* se determinó a partir del cálculo del promedio mensual de los indicadores reproductivos: índice gonadosomático (IGS) y actividad reproductiva (AR); donde sus valores más elevados indican el periodo principal de reproducción y los valores menores el periodo de reposo gonadal.

6.1 Índice gonadosomático (IGS)

Conocido también como coeficiente de madurez, el que es calculado hallando la relación entre el peso de la gónada y el peso eviscerado del cuerpo. Este índice puede ser utilizado indistintamente para hembras y/o machos. Actualizado por Buitrón et al. (2011), este índice se estima de acuerdo a la siguiente expresión:

$$IGS = \left(\frac{Pg}{Pe} \right) * 100 \quad (\text{Vazzoler 1982})$$

Donde:

Pg = Peso de la gónada

Pe = Peso eviscerado

6.2 Actividad reproductiva (AR)

Es un índice que identifica a los organismos gonadalmente activos de una población, lo que permite conocer los periodos importantes de reproducción con la finalidad de protegerlos. Calculándose mediante la siguiente fórmula:

$$AR = \left(\frac{(H_{III} + H_{IV})}{H_{\alpha}} \right) * 100$$

Donde:

H_{III} = Ovarios con ovocitos maduros

H_{IV} = Ovarios con folículos post – ovulatorios y/u ovocitos hidratados

H_{α} = Hembras adultas

7. Determinación de talla de madurez gonadal

Para determinar la talla de madurez gonadal, se utilizó el método de análisis de L50, el cual la define cuando la ojiva de madurez alcanza el 50% de probabilidad de observar un individuo maduro (Buitrón, 2011).

IV. Resultados

1. Proporción sexual

La proporción sexual mensual de hembras con respecto a los machos de enero a diciembre, fue cercana a uno en la mayoría de los meses; mostrando diferencias significativas con predominancia de machos en los meses de mayo, junio, julio y setiembre (tabla 4).

Tabla 4. Proporción sexual mensual de hembras de “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss* en la cuenca alta del río Colca, Arequipa.

Mes	Hembra	Macho	Total	P.S	χ^2	P-val
Ene	46	41	87	1.1 : 1	0.29	0.592
Feb	120	120	240	1 : 1	0.00	1.000
Mar	46	43	89	1.1 : 1	0.10	0.750
Abr	169	199	368	0.8 : 1	2.45	0.118
May	109	142	251	0.8 : 1	4.34	0.037 *
Jun	175	256	431	0.7 : 1	15.22	0.000 *
Jul	103	142	245	0.7 : 1	6.21	0.013 *
Ago	42	50	92	0.8 : 1	0.70	0.404
Set	116	153	269	0.8 : 1	5.09	0.024 *
Oct	57	54	111	1.1 : 1	0.08	0.776
Nov	117	128	245	0.9 : 1	0.49	0.482
Dic	38	47	85	0.8 : 1	0.95	0.329

* ($p < 0.05$) = valores con diferencias significativas.

2. Desarrollo ovocitario

Mediante el análisis microscópico, se identificaron los diferentes tipos de ovocitos desarrollados durante el proceso de ovogénesis, clasificándolos en seis tipos, dependiendo del grado de desarrollo. Siendo los siguientes:

Ovocito inmaduro (OI)

Estas células presentan formas circulares irregulares, las estructuras características de estas son, el núcleo, citoplasma y nucléolo. La principal característica es el gran núcleo con respecto al total del citoplasma de la célula, que guarda una relación de aproximadamente 1:1, a diferencia de estos el nucléolo es casi imperceptible debido a su tamaño. Además, los ovocitos inmaduros son de fácil identificación por la coloración morada que toman debido a la afinidad cromática fuertemente basófila (altamente afín a la hematoxilina) (Figura 2).

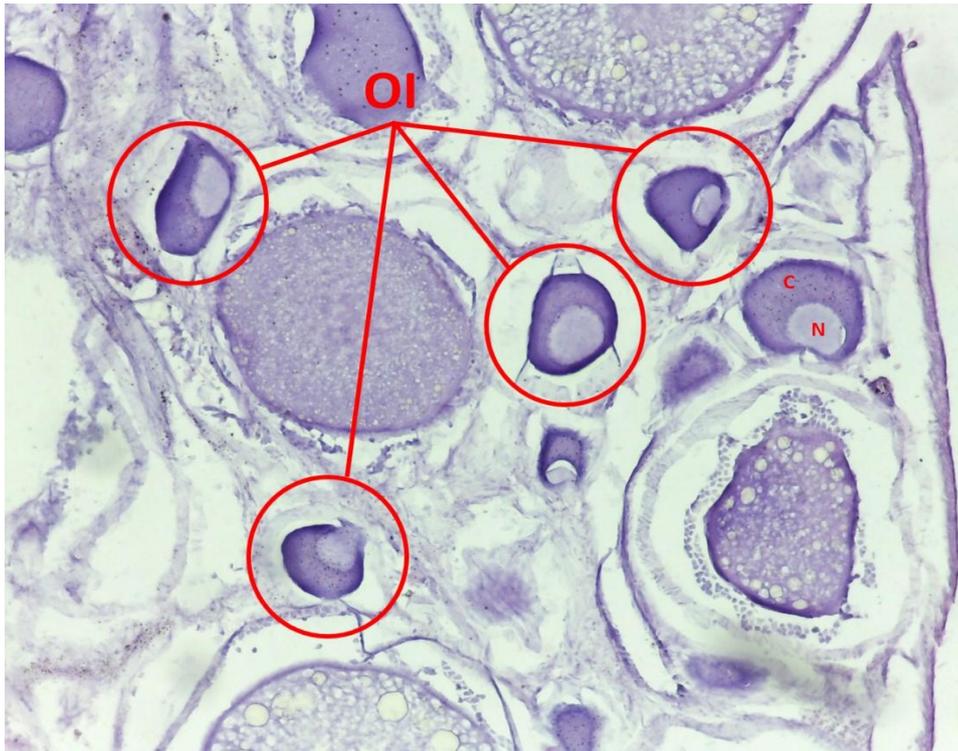


Figura 2. Corte histológico de ovario de “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss*.
Dónde: OI: Ovocito inmaduro, N: núcleo y C: citoplasma. Aumento: 10x

Ovocito pre – vitelogenado (OPV)

Estos ovocitos presentan mayor desarrollo que los ovocitos inmaduros. Así mismo, aún se identifican por la afinidad cromática basófila debido al citoplasma. La característica de estos ovocitos es la aparición de los gránulos o alveolos corticales (también llamadas vacuolas lipídicas), los cuales se observan de manera abundante ocupando todo el citoplasma, aunque inicialmente se ubican en la periferia de la célula y progresivamente van hacia el centro del ovocito rodeando al núcleo (Figura 3).

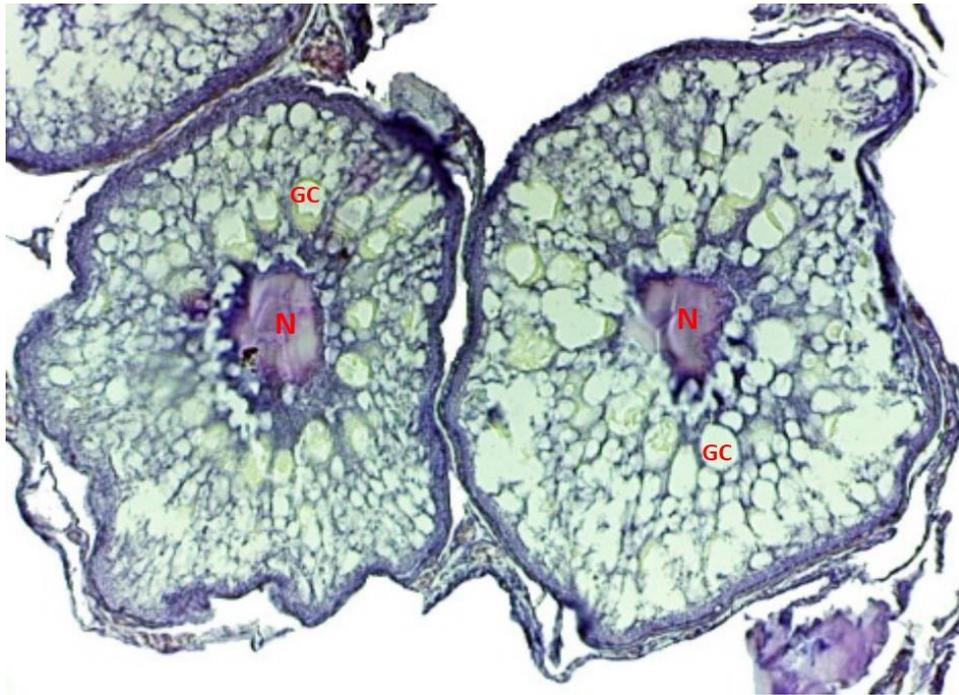


Figura 3. Corte histológico de ovario de “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss*, mostrando ovocitos pre-vitelogenados. Dónde: GC: Gránulos corticales, N: Núcleo de *Oncorhynchus mykiss*. Escala 200 μ m

Ovocito vitelogenado (OV)

Células de mayor desarrollo que el ovocito pre-vitelogenado. La principal característica de este ovocito es el comienzo de la vitelogénesis exógena, la cual es fácil de identificar por la presencia progresiva de gránulos de vitelo que tienen afinidad cromática acidófila. Esta afinidad cromática se observa como resultado del inicio del proceso activo de vitelogénesis mediante la incorporación de los gránulos de vitelo en el citoplasma, los cuales inicialmente se ubican alrededor del núcleo, proliferándose por toda la célula e incrementando el tamaño de la célula (Figura 4).



Figura 4. Corte histológico de ovario de “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss* mostrando el ovocito pre-vitelogenado, Donde: GC: Gránulos corticales, GV: Gránulos de vitelo de *Oncorhynchus mykiss*. Escala 200 μ m

Ovocito maduro (OM)

Este tipo de célula, que presenta un mayor desarrollo con respecto a las anteriores, se encuentra en un proceso activo de vitelogénesis, observándose la proliferación de los gránulos de vitelo que ocupan completamente el citoplasma. La célula se observa de color rosa debido a la afinidad eosinófila del vitelo. En este tipo de ovocito el núcleo se observa reducido, presenta muy escasos alveolos corticales y los gránulos de vitelo están distribuidos de manera homogénea en todo el ovocito. Además, las estructuras que rodean a la célula se evidencian conforme avanza la maduración del ovocito, permitiendo la identificación de la zona radiata, granulosa y teca (Figura 5).

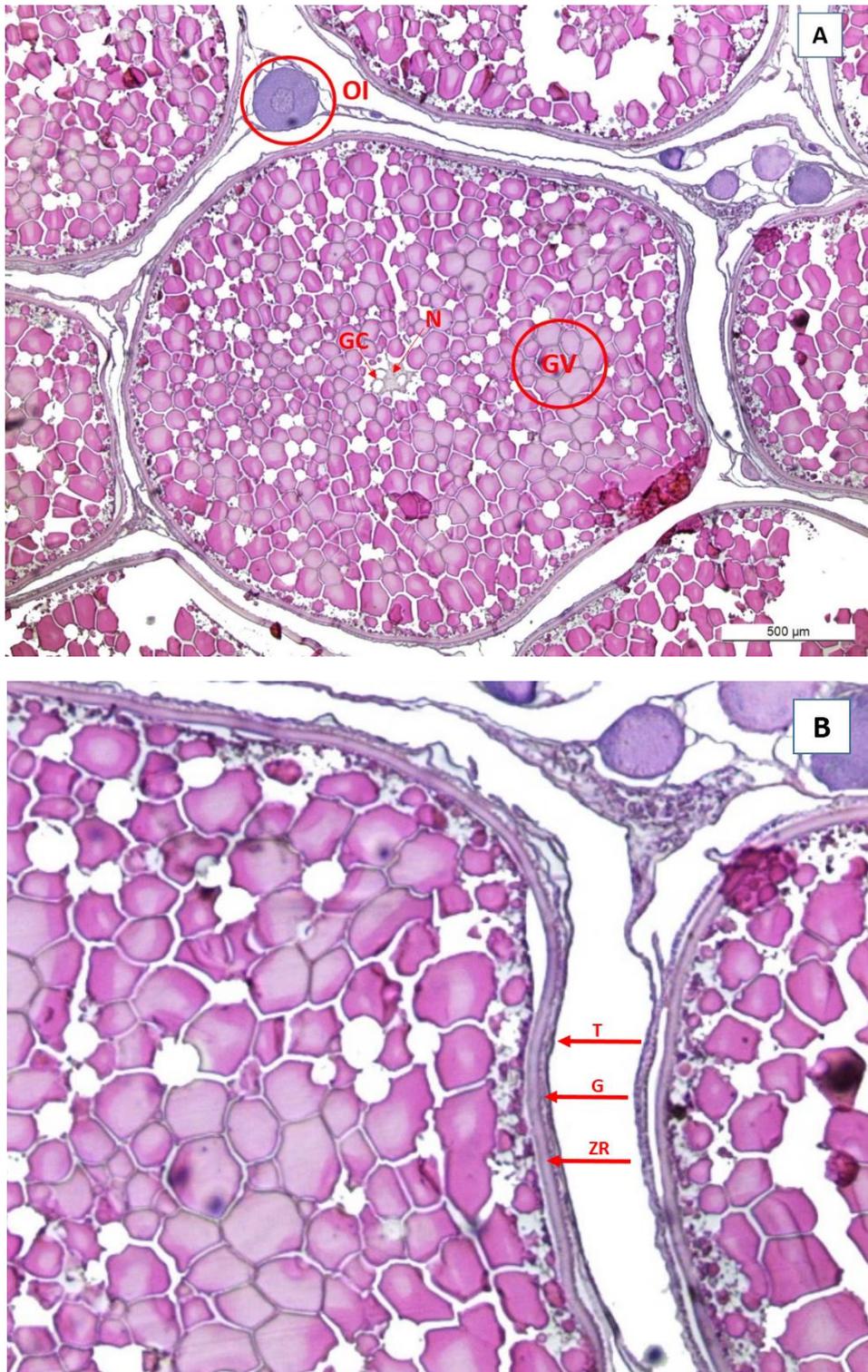


Figura 5. Corte histológico de ovario de “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss*, mostrando A) ovocito maduro completo, donde: GV: Gránulos de vitelo y OI: Ovocito inmaduro. Aumento: 10x. B) parte del ovocito maduro donde puede observarse T: teca, G: granulosa, ZR: zona radiata. Aumento: 40x.

Ovocito hidratado (OH)

Para esta especie, los ovocitos hidratados presentan gran dimensión debido al aumento del tamaño producto del proceso de hidratación. Se observa la fusión de los gránulos de vitelo de manera uniforme en una sola estructura, las cuales son afines a la eosina, dándole una coloración principalmente rosa a toda la célula. No se observa el núcleo (Figura 6).

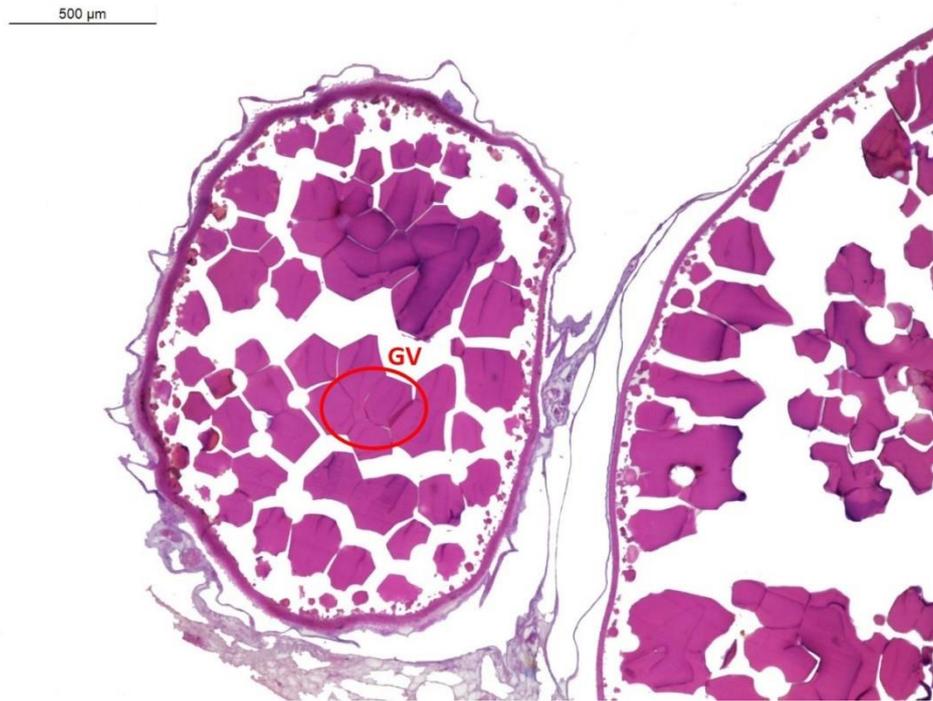


Figura 6. Corte histológico de ovario de “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss* mostrando el ovocito hidratado. Dónde: GV: Gránulos de vitelo.

Folículo post – ovulatorio (FPO)

Esta estructura sinuosa (producto de la liberación del ovocito hidratado), es el revestimiento del ovocito, conformado por las capas foliculares llamadas granulosa y teca, que son altamente afines a la hematoxilina, motivo por el cual se observa de color morado. El folículo post – ovulatorio es tomado como evidencia de desove (Figura 7).

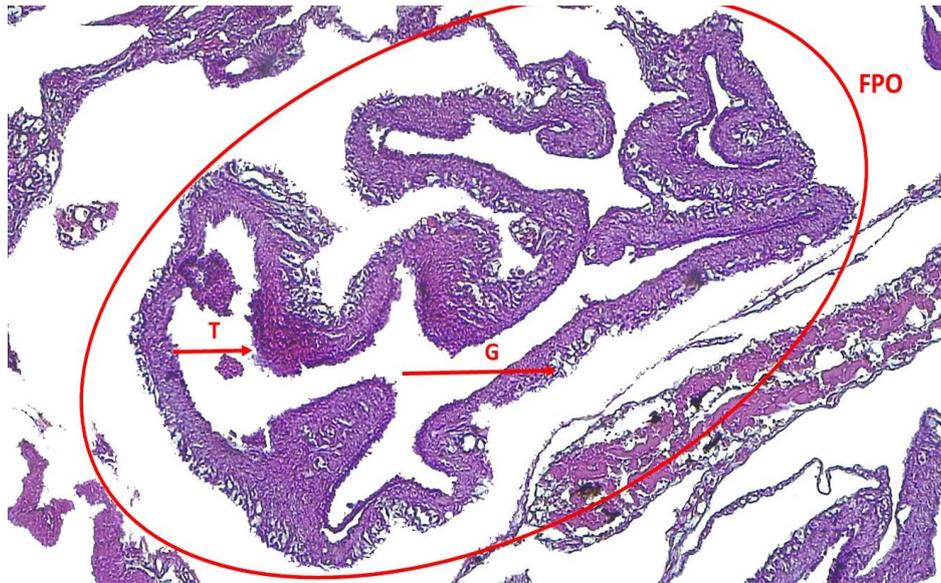


Figura 7. Corte histológico de ovario de “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss*, mostrando el Folículo post – ovulatorio (FPO). Aumento: 10x. Dónde: T: teca, G: granulosa.

Atresia ovocitaria (OA)

Este tipo de células son aquellas que entran en proceso de reabsorción. Se observa fragmentación de la zona radiata e hipertrofia de las células de la granulosa. El citoplasma es digerido por medio de lisosomas y su contenido es menor conforme avanza el proceso (Figura 8).

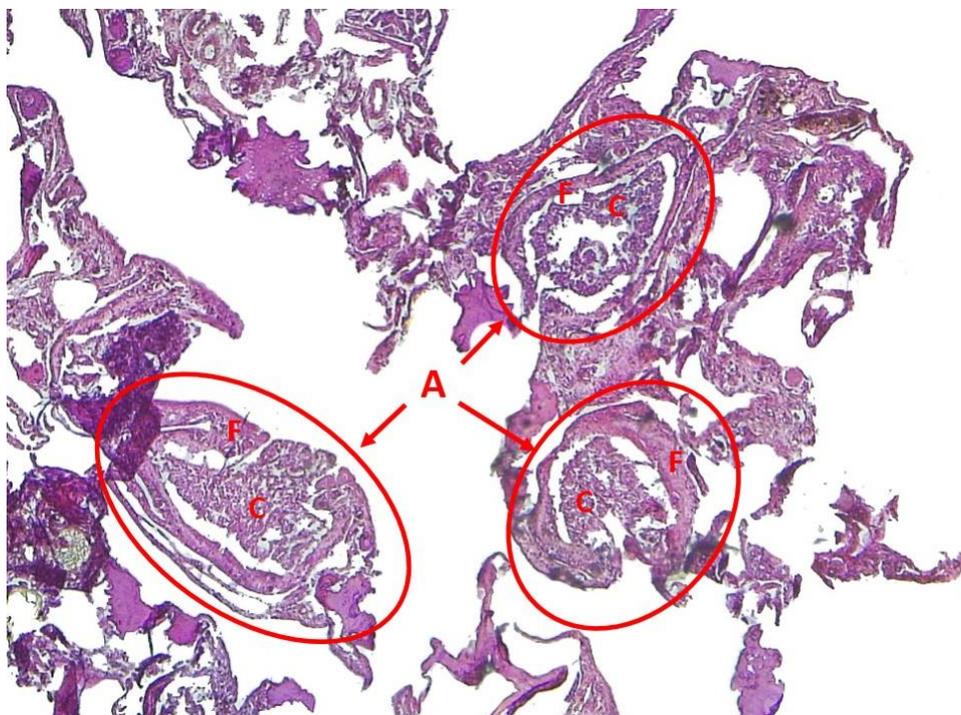


Figura 8. Corte histológico de ovario de “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss*, mostrando ovocitos atrésicos (A). Aumento 4x. Dónde: C: citoplasma, F: folículo.

3. Desarrollo espermatogénico

Espermatogonia (SP)

Son células esféricas, presentan el núcleo en posición central ocupando mayor volumen que el citoplasma, de fácil identificación por su coloración basófila. Se agrupan por medio de cistos (agrupaciones de células del mismo tipo), ubicándose en la periferia de los túbulos seminíferos (Figura 9).

Espermatocito (SPC)

Las características de estas células son similares a las espermatogonias, diferenciándose en el tamaño de las células, las cuales son de menor tamaño que las espermatogonias. Presentan forma esférica y de coloración basófila (Figura 9).

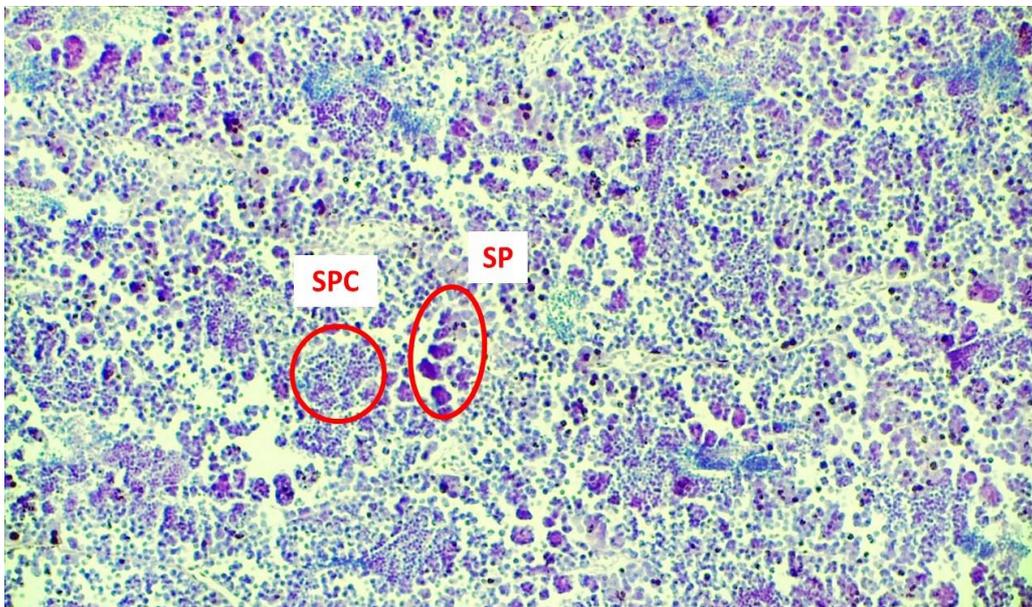


Figura 9. Corte histológico de testículo de “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss* mostrando las células espermatogénicas. Dónde: SP: espermatogonios, SPC: espermatocito. Aumento 100x.

Espermátida (SPD)

Conforme el proceso de espermiogénesis avanza la forma de los espermátides va cambiando, el tamaño de las células se reduce, por lo que las espermátidas son más pequeñas que los espermatocitos. Las características que prevalecen son la forma esférica, citoplasma reducido tonalidad basófila. Se distribuyen en los túbulos seminíferos (Figura 10).

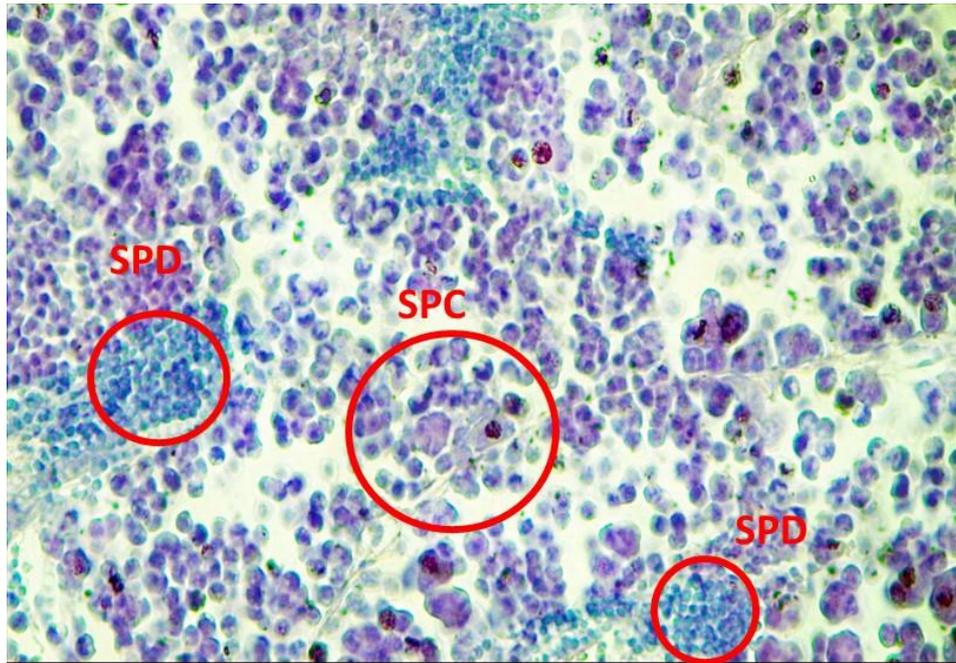


Figura 10. Corte histológico de testículo de “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss* mostrando las espermátidas (SPD) y espermatoocito (SPC): Aumento: 100x.

Espermatozoide (SPZ)

Estas células son las más conocidas, conformados por dos estructuras: cabeza y cola. La primera al igual que las células anteriores presenta una forma esférica además de un núcleo y afinidad basófila; mientras que, la cola es difícil de diferenciar. Los espermatozoides se encuentran en el lumen del túbulo seminífero y túbulo colector (Figura 11).

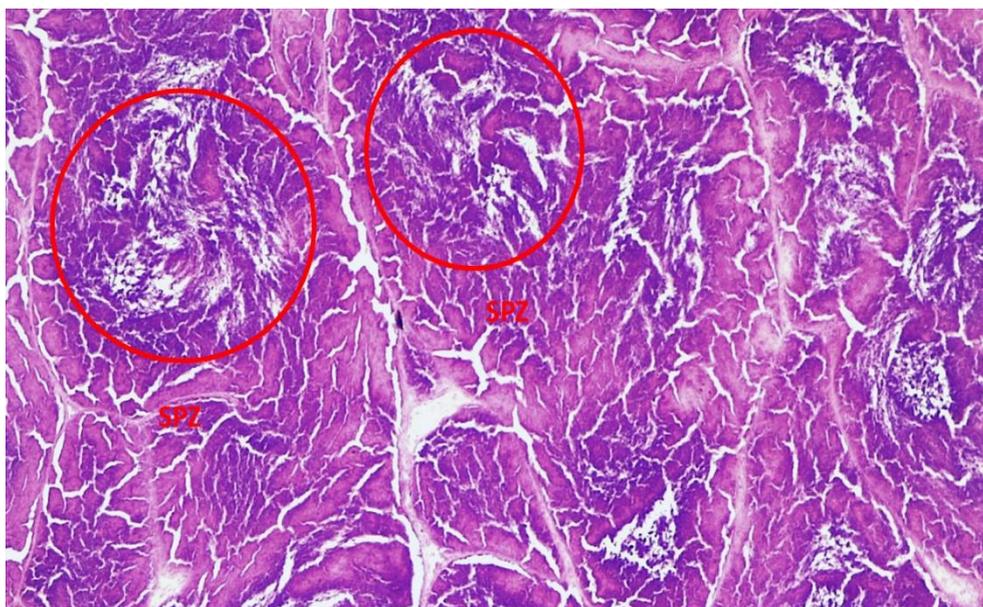


Figura 11. Corte histológico de testículo de “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss* mostrando los espermatozoides (SPZ). Aumento 40x.

4. Escala de madurez gonadal

Sobre la base de observaciones microscópicas, se determinaron seis fases de madurez para hembras y machos (Tabla 5).

Tabla 5. Fases de madurez gonadal de hembras y machos de trucha “arcoíris” *Oncorhynchus mykiss* determinadas en el presente estudio.

Fase	Hembra	Macho
0	Virginal	Virginal
I	Reposo	Reposo
II	En maduración	En maduración
III	Maduro	Maduro
IV	Desovante	Expulsante
V	Recuperación	Post-expulsante

Hembras

Virginal (Fase 0)

Esta fase agrupa a los ejemplares que nunca han tenido alguna maduración gonadal. Los tipos de ovocitos presentes son los inmaduros principalmente, también pueden observarse ovocitos pre-vitelogenados, los mismos que se encuentran de manera ordenada en las lamelas. La pared del ovario es delgada, debido a que no ha tenido desarrollo alguno (Fig. 12).

Reposo (Fase I)

Esta fase a diferencia de la virginal, agrupa a ejemplares que han tenido al menos un ciclo de madurez gonadal y se encuentran en un proceso de inactividad reproductiva; por ello, los tipos de ovocitos presentes son los inmaduros y pre-vitelogenados, los cuales no mantienen una distribución ordenada en las lamelas, debido a que el ovario tuvo un proceso de maduración gonadal previo. Además, la pared del ovario es más gruesa como resultado de haber concluido un proceso reproductivo anterior (Fig. 12).

En maduración (Fase II)

Agrupa ejemplares que inician la maduración por vez primera o luego de un proceso reproductivo anterior. El tipo de ovocito característico de esta fase es el vitelogenado, el cual inicia la incorporación de gránulos de vitelo en el citoplasma. Pueden también observarse ovocitos en menor grado de desarrollo, como los inmaduros y pre-vitelogenados (Fig. 12).

Maduro (Fase III)

En esta fase el tipo de ovocito característico es el maduro, el cual muestra la proliferación de gránulos de vitelo ocupando completamente el citoplasma,

dando como resultado el aumento de tamaño de los ovocitos. Además, puede observarse en mucho menor número ovocitos inmaduros (Fig. 12).

Desovante (Fase IV)

Fase caracterizada por la presencia de ovocitos hidratados y/o folículos post-ovulatorios. Los ovocitos hidratados son de gran tamaño, siendo los más grandes de todos los tipos de ovocitos; mientras que, los folículos post – ovulatorios se utilizan como indicadores directos de desove reciente. De igual manera que en los ovarios maduros, puede observarse en mucho menor número ovocitos en menor grado de desarrollo (Fig. 12).

Recuperación (Fase V)

Fase donde ocurre la reabsorción de los ovocitos, está tipificada por la presencia de ovocitos atrésicos ($\geq 50\%$); así como los remanentes de ovocitos en menor grado de desarrollo (Fig. 12).

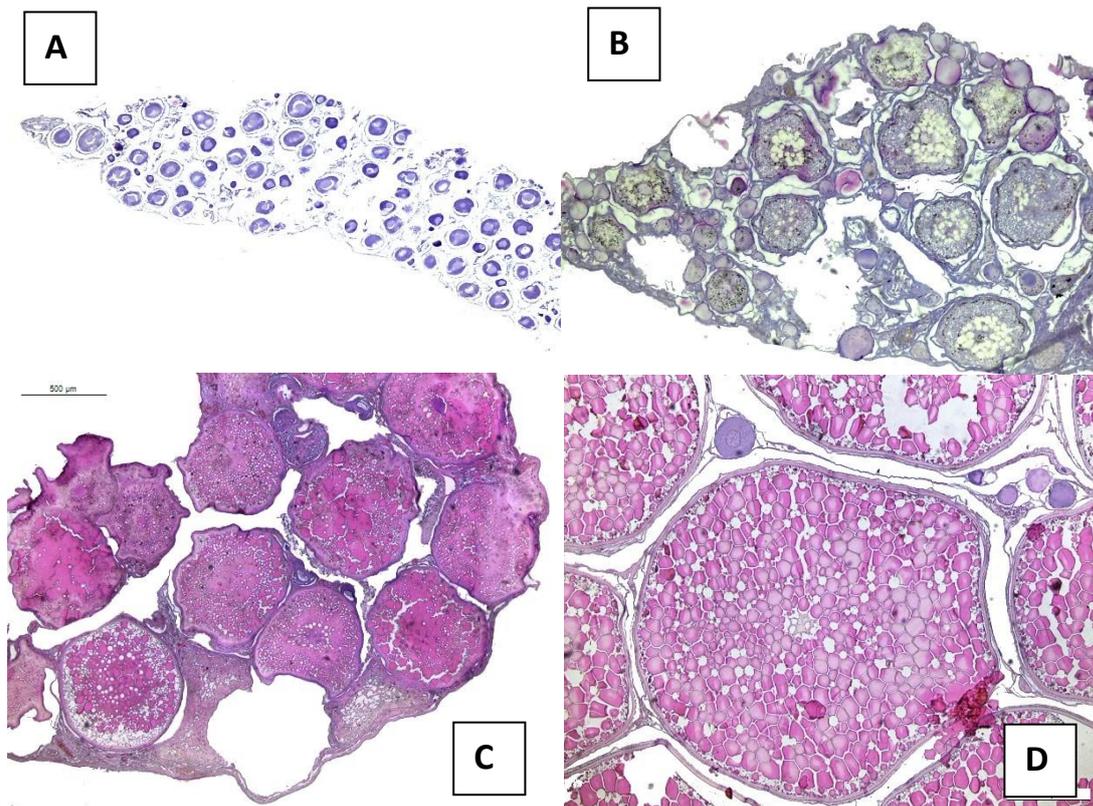




Figura 12. Fases de madurez gonadal de hembras de “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss*. A: Virginal (Fase 0), B: Reposo (Fase I), C: En maduración (Fase II), D: Maduro (Fase III), E: Desovante (Fase IV), F: Recuperación (Fase V).

Machos

Virginal (Fase 0)

Se observan espermatogonios en todo el testículo, ocupando la casi totalidad de las trabéculas, las cuales no muestran desarrollo alguno. Estos testículos no muestran desarrollo alguno, pudiendo observarse el túbulo colector rodeado de tejido conjuntivo (Fig. 13).

Reposo (Fase I)

Se observan, principalmente, espermatogonios en las trabéculas, las cuales muestran espacios vacíos en la parte central producto del desarrollo gonadal previo. También puede observarse espermatocitos remanentes del proceso de maduración anterior y tejido conectivo (Fig. 13).

En maduración (Fase II)

Caracterizado principalmente por la presencia de espermatocitos en las trabéculas, las cuales muestran un desarrollo inicial, aumentando ligeramente en tamaño. Además, puede observarse en algunas trabéculas, la marcada presencia de espermatocitos, siendo escasa la presencia de tejido conectivo (Fig. 13).

Maduro (Fase III)

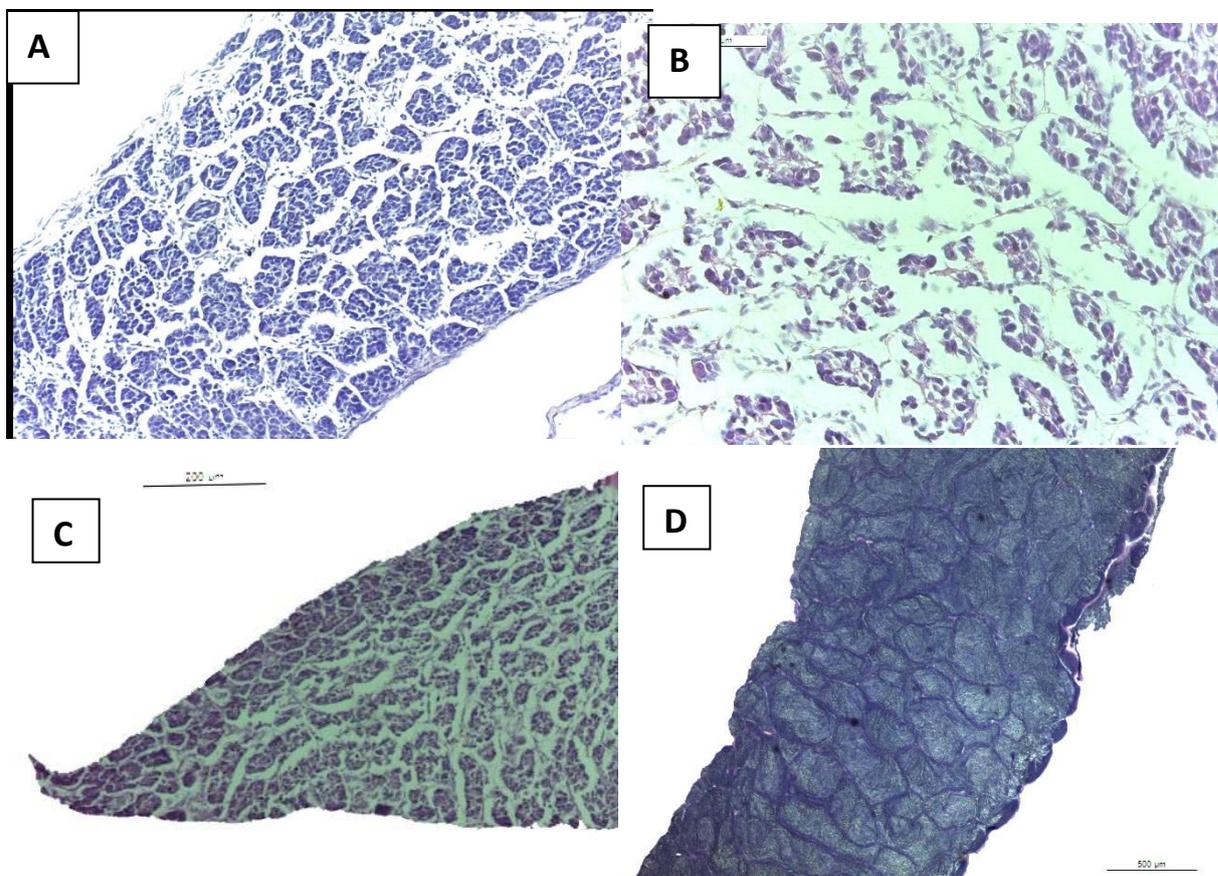
En esta fase las trabéculas están desarrolladas, pudiendo observarse las correderas que se forman dentro de ellas producto de la presencia de gran cantidad de espermátidas. Además, puede haber espermatozoides en el túbulo seminífero y en el tubo colector (Fig. 13).

Expulsante (Fase IV)

Se observan las trabéculas totalmente desarrolladas, con presencia de abundante cantidad de espermatidas que otorgan la apariencia de correderas dentro de ellas. Además, pueden observarse algunas trabéculas en menor grado de desarrollo o con algunos espacios vacíos producto de la expulsión reciente; así como, el túbulo colector con presencia de espermatozoides (Fig. 13).

Post – expulsante (Fase V)

Es esta fase, las trabéculas presentan menor grado de desarrollo, producto de la anterior expulsión, pudiendo observarse algunas de ellas con espacios vacíos y rodeadas de tejido conectivo. Los túbulos seminíferos tienen muy poca o ninguna presencia de espermatozoides (Fig. 13).



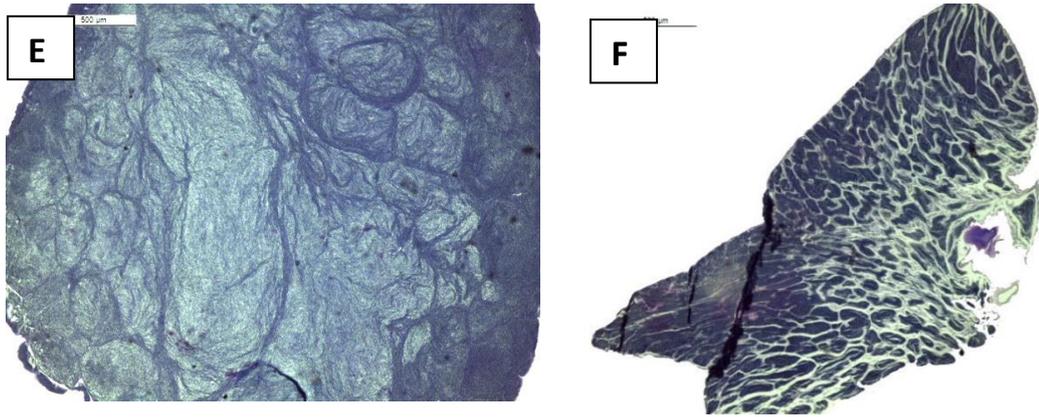


Figura 13. Fases de madurez de machos de “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss*. A: Virginal (Fase 0), B: Reposo (Fase I), C: En maduración (Fase II), D: Maduro (Fase III), E: Desovante (Fase IV), F: Post-expulsante (Fase V).

5. Ciclo de madurez gonadal de hembras

Mediante el cálculo mensual del índice gonadosomático (IGS) y las observaciones de cortes histológicos de hembras para el cálculo de la actividad reproductiva (AR), determinamos que la “trucha arcoíris” presenta su periodo de mayor actividad en los meses de febrero a junio; mientras que, los meses de reposo gonadal se da entre los meses de setiembre hasta diciembre. El mes de enero, resulta siendo el mes de transición entre el reposo gonadal y el inicio del periodo de reproducción, donde se observa un incremento tanto del IGS como del AR. Así mismo, en los meses de julio y agosto, los valores de IGS disminuyen, indicando la finalización del periodo importante de reproducción y previo al periodo de inactividad reproductiva (Fig. 14).

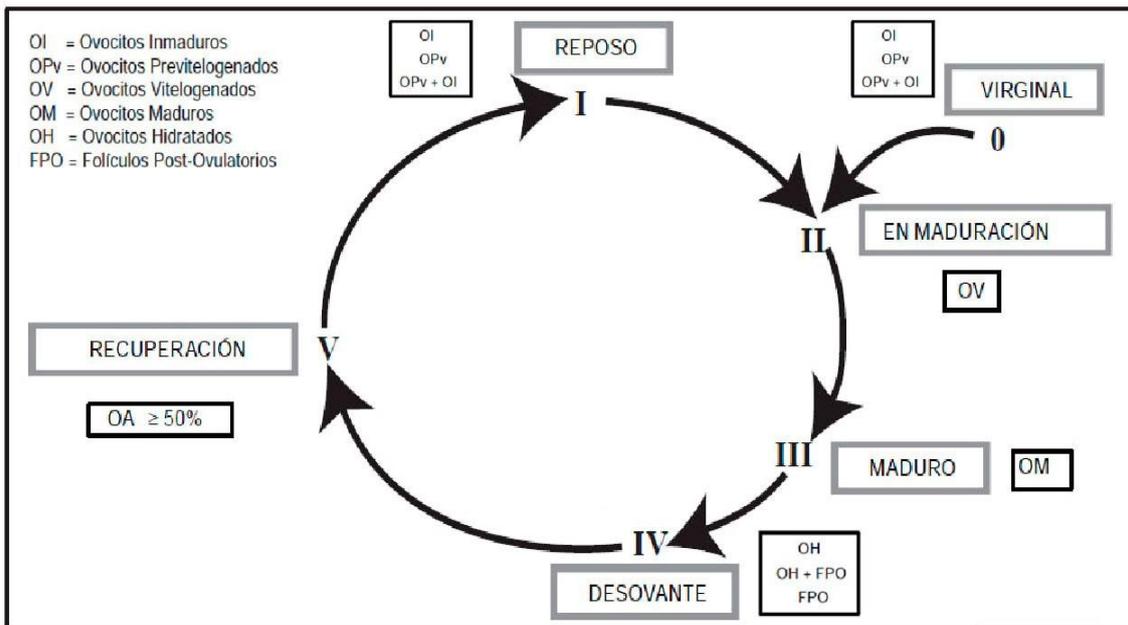


Figura 14. Ciclo de madurez gonadal de hembras de “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss*. Donde: OI: Ovocito inmaduro, OPV: Ovocito previtelogenado, OV: Ovocito vitelogenado, OM: Ovocito maduro, OH: Ovocito hidratado, OA: Ovocito atrésico, FPO: Folículo post-ovulatorio. Modificado de: Sánchez et al. 2013.

6. Ciclo reproductivo

Mediante el cálculo mensual del índice gonadosomático (IGS) y las observaciones de cortes histológicos de hembras para el cálculo de la actividad reproductiva (AR), determinamos que la “trucha arcoíris” presenta su periodo de mayor actividad en los meses de febrero a junio; mientras que, los meses de reposo gonadal se da entre los meses de setiembre hasta diciembre. El mes de enero, resulta siendo el mes de transición entre el reposo gonadal y el inicio del periodo de reproducción, donde se observa un incremento tanto del IGS como del AR. Así mismo, en los meses de julio y agosto, los valores de IGS disminuyen, indicando la finalización del periodo importante de reproducción y previo al periodo de inactividad reproductiva

6.1 Índice gonadosomático (IGS)

El IGS promedio mensual para hembras mostró que el periodo importante de reproducción ocurre en los meses de febrero (2,0%) a junio (2,9%), teniendo su mayor valor en el mes de abril (3,2%). Así mismo, se identificó el periodo de reposo gonadal desde setiembre (0,8%) hasta diciembre (0,52%) (Fig. 15).

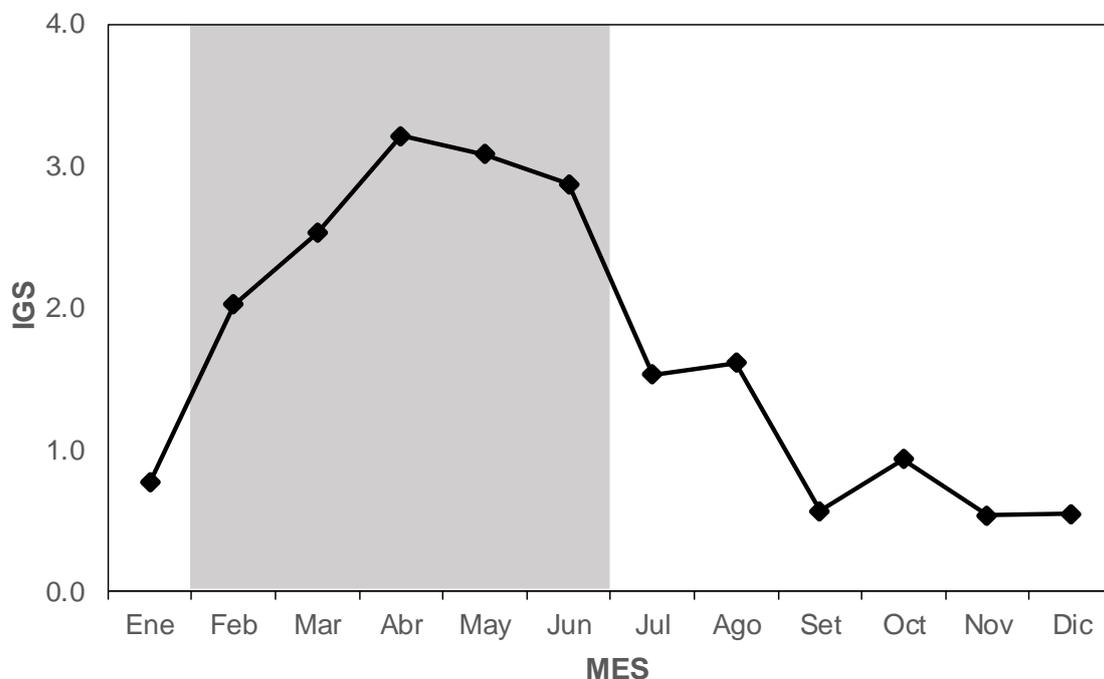


Figura 15. Índice gonadosomático (IGS) de hembras de la “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss* en la cuenca alta del río Colca (Región Arequipa).

6.2 Actividad reproductiva (AR)

La AR promedio mensual determinó, al igual que el IGS, que el periodo importante de reproducción se produce desde febrero (36,9%) hasta junio (33,3%), con la mayor actividad reproductiva en los meses de marzo (46,1%) y abril (46,2%). Mientras que, el periodo de reposo gonadal ocurre en los meses desde setiembre (4,2%) hasta diciembre (0,0%) (Fig. 16).

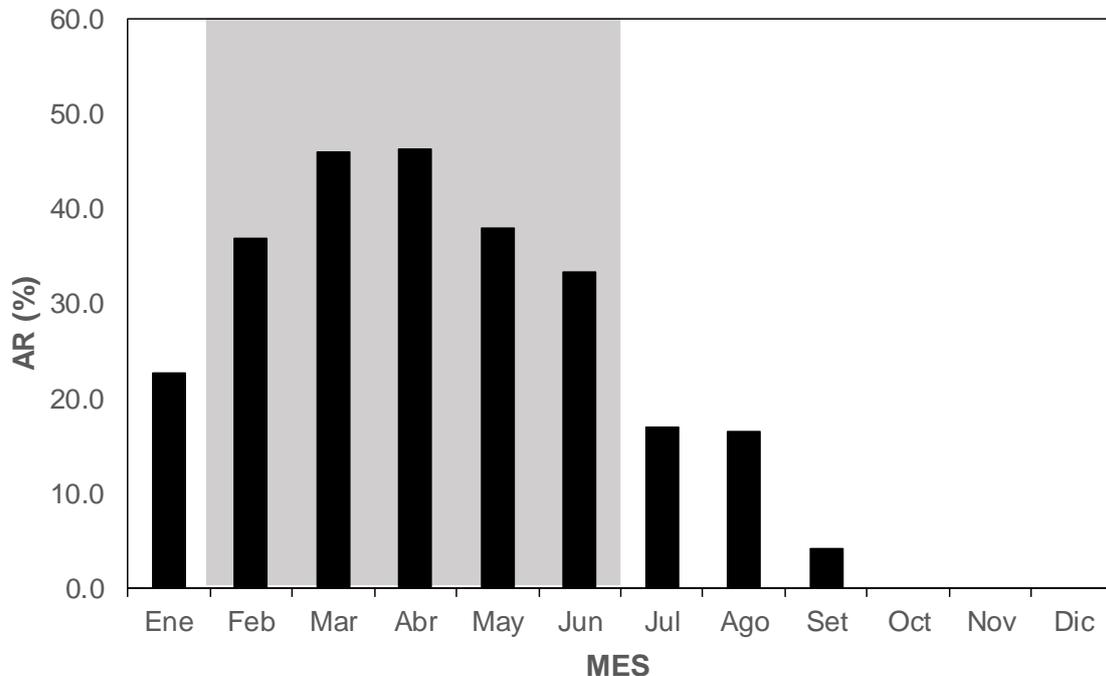


Figura 16. Actividad reproductiva (AR) de hembras de “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss* en la cuenca alta del río Colca (Región Arequipa).

6.3 Talla de madurez gonadal

La talla de madurez gonadal o L50, que se interpreta como la longitud a la cual el 50% de los peces han madurado por primera vez (L50), para las hembras fue calculada en 13.3 cm de longitud total (LT) y para machos en 10 cm LT (Fig. 17).

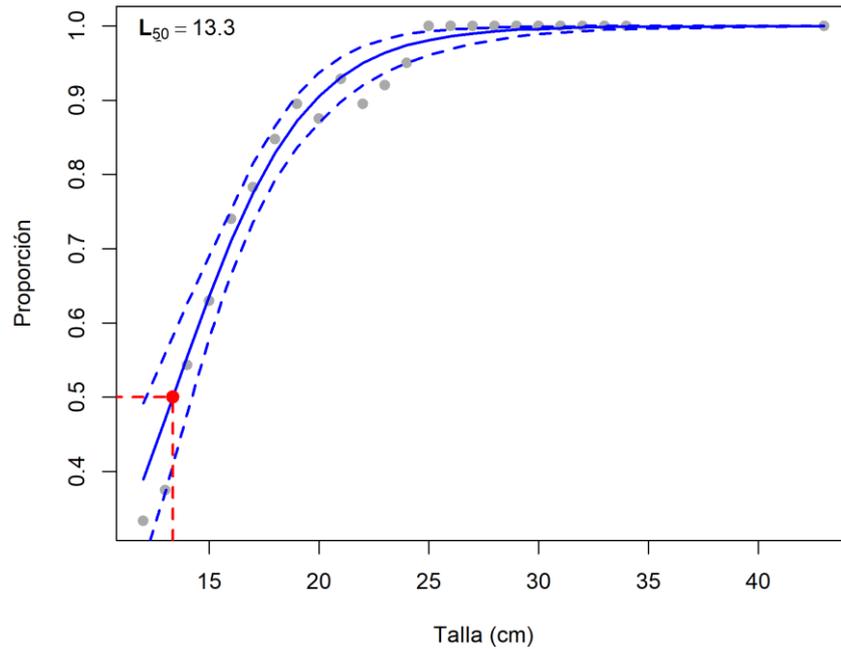


Figura 17. Talla de madurez gonadal de hembras de “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss* en la cuenca alta del río Colca (Región Arequipa).

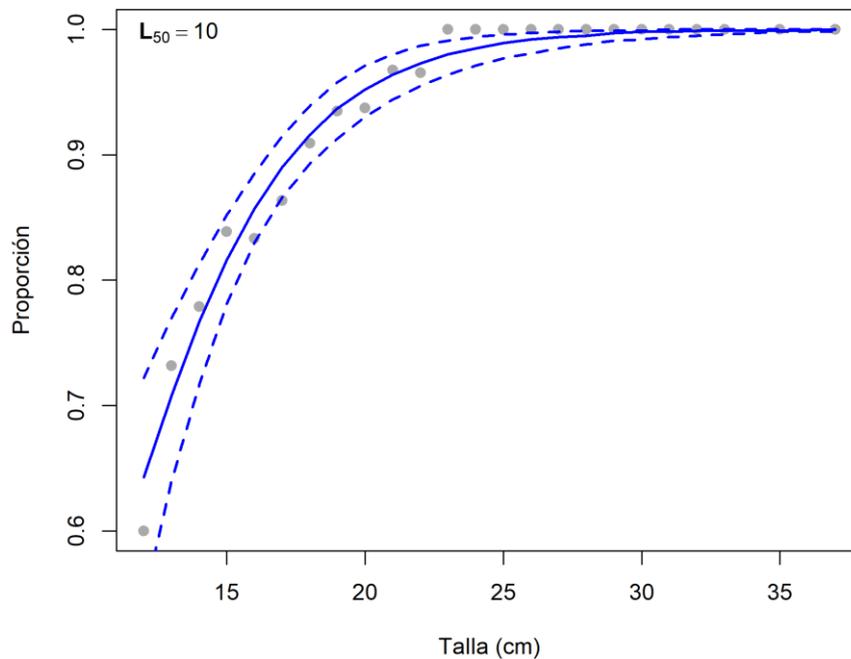


Figura 18. Talla de madurez gonadal de machos de “trucha arcoíris” *Oncorhynchus mykiss* en la cuenca alta del río Colca (Región Arequipa).

V. Discusión

En el presente trabajo no se observó diferencias significativas de la proporción sexual relacionada directamente a la condición reproductiva del recurso. Sin

embargo, se observó en general, una mayor presencia de ejemplares machos en la mayor parte de la evaluación.

Con respecto a ello, se conoce que la proporción sexual es uno de los cálculos en los que se espera que el resultado de la relación entre hembras y machos sea de 1:1 (Castillo, 2012), por lo que los resultados estarían dentro de lo esperado, debido a que en la mayoría de meses (ocho en total) esta proporción no muestra diferencias significativas. De los cuatro meses restantes, dos de ellos se encuentran dentro del periodo importante de reproducción y estas diferencias podrían explicarse debido a que la proporción sexual puede verse afectada o variar entre años dentro de una misma población, experimentando incluso cambios con el periodo reproductivo y con los grupos de tallas según lo mencionado por Franco (1992).

Respecto a ello, la proporción sexual favorable a los machos fue observada en diversos trabajos, como el realizado por IMARPE en los ríos de Cajamarca con una proporción de 1.1:1 a favor de los machos (IMARPE, 2017). De igual manera el trabajo de Barros & Gonzo (2006), realizado en la puna argentina, calcula la proporción sexual en 2.1:1, atribuyendo a que estos valores suelen oscilar durante la época reproductiva, principalmente en las épocas de desoves, situación que ha sido corroborada por otros autores como Soto et al. 2002; mientras que, Calvo et. al 1977, atribuye este comportamiento a una estrategia para aumentar el éxito reproductivo. Finalmente, en la zona alto andina de Venezuela la proporción sexual se estimó en 2.15:1 (Péfaur & Sierra, 1998). Este patrón se observa como constante en las poblaciones de trucha arcoiris, donde la proporción sexual es a favor de los machos. No obstante, existen zonas estudiadas, como la de los ríos de Junín (Perú), donde la proporción sexual ha sido favorable a las hembras, incluso triplicando su número con respecto a los machos (IMARPE, 2018).

El desarrollo ovocitario, mediante el cual identificamos los diferentes tipos de ovocitos presentes en trucha arcoiris, muestra una correspondencia con lo observado en otras especies de teleósteos caracterizándose por la presencia de núcleo, gránulos de vitelo y gránulos corticales; además, se identificaron los tipos de ovocitos y estructuras tomando como base para cada uno de ellos, las características y denominaciones presentes en Buitrón et al (2015), que permiten practicidad en la identificación y en la agrupación posterior para determinar las fases de madurez gonadal. Además, el desarrollo ovocitario observado en este trabajo es similar al descrito por Bromage y Cumaranatunga (1988) quienes identifican un primer y segundo crecimiento antes del proceso de vitelogénesis; así como, el ingreso de vitelo, entre otros; aspectos que también se observaron en el presente estudio. Esta información es corroborada por Ramos (2002) quien describe que las maduraciones finales de los ovocitos de peces se agrupan en dos etapas: una temprana que incluye la migración de la vesícula germinal y

coalescencias de las gotas lipídicas y otra que incluye la desaparición de la vesícula germinal y coalescencia de glóbulos de vitelo.

El desarrollo ovocitario ha sido clasificado y descrito por diversos autores, teniendo en consideración los diferentes criterios de cada uno, por lo que, aunque muchas veces la caracterización de las especies varía, esto se debe principalmente a la metodología usada y no a la diferencia morfofuncional en los procesos de gametogénesis, la cual presenta un desenvolvimiento semejante entre teleósteos (Bazzoli, 2003 en Cota 2012).

Dentro de las estructuras identificadas en este trabajo se encuentran los gránulos corticales, las que se observan antes de la aparición del vitelo en la célula, distinguiéndose de las gotas de aceite debido a la ubicación y coloración que presentan (Cota, 2012). Mientras que los gránulos de vitelo, son caracterizados por la coloración rosada debido a la afinidad cromática eosinófila de su citoplasma. El desarrollo espermatogénico en trucha arcoíris, muestra que, los tipos de células sexuales masculinas han sido observadas anteriormente en peces teleósteos, caracterizándose en cuatro tipos de células espermatogénicas como espermatogonia, espermatocito, espermátide y espermatozoide; células que en su desarrollo mantienen una gradiente decreciente en tamaño, así como su afinidad basófila, que ha sido reportada en trabajos anteriores. Algunos autores realizan clasificaciones detalladas de estos tipos de espermatogonias separándolos en tipo A y B; espermatocitos I y II. Sin embargo, con la coloración H-E (hematoxilina – eosina) no es posible realizar esa discriminación (Cota, 2012; García-López et al. 2005).

La escala de madurez gonadal propuesta para trucha arcoíris consta de seis fases, tanto en hembras como en machos, que involucra una fase virginal (0) y cinco fases para ejemplares adultos (del I al V), siguiendo el modelo propuesto otros autores (Gómez 2004, Sánchez et al 2013, Sánchez et al 2015, Buitrón et al 2015, Perea et al 2015, Castillo et al 2015, Gálvez et al 2015) y formatos similares que han sido utilizados en las escalas propuestas por Nikolsky (1963) y Dickerson et al (1992).

Estas fases permiten reconocer la condición reproductiva en la que se encuentra el recurso en un espacio y tiempo determinados y va de acuerdo a las recomendaciones sugeridas por el “Grupo de trabajo sobre enfoques modernos para evaluar la madurez y fecundidad de los peces y calamares de aguas cálidas y frías” (Kjesbu et al. 2003). Otros autores proponen un mayor número de fases. Así, Bromage y Cumaranatunga (1988) mediante estudios histológicos, determinan siete fases de madurez gonadal, que incluyen sub-divisiones; mientras que, Canazas (2015) y Salamanca (2020) utilizan la agrupación de Naier Buckmann (la cual es una agrupación macroscópica) de ocho etapas, para catalogar a los ejemplares en sus estudios de “evolución gonadal de las hembras de trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*) de la piscigranja Pumahuanca – Urubamba” y “estudio sobre inducción a la maduración sexual y desove de

Oncorhynchus mykiss “trucha arcoiris” por fotoperiodo en el CIPBS – Chucuito, UNA Puno”, respectivamente; la cual difiere con este trabajo en el número de fases.

El número de fases determinado en el presente, estudio permite la práctica agrupación de las características del desarrollo ovocitario y espermatogénico en fases que son claramente diferenciables, con criterios de clasificación puntuales, donde cada uno de estas fases permite conocer la condición reproductiva en la cual se encuentra la especie, permitiendo así, la mayor precisión en la determinación de las fases de madurez gonadal, que son la base para el estudio de variables y aspectos reproductivos como talla de primera madurez, potencial reproductivo, periodos de actividad reproductiva y desove (Buitrón et al 2015).

Tanto el índice gonadosomático (IGS) como la actividad reproductiva (AR) permiten determinar que, dentro del ciclo reproductivo de trucha arcoíris, el periodo importante de reproducción ocurre desde febrero hasta junio, con sus mayores valores en el mes de abril. Esta coincidencia en ambos índices se debe a que, aun siendo calculados a partir de variables diferentes, ambos expresan la maduración y su incremento en el tiempo, por lo que son muy buenos indicadores de momentos reproductivos importantes.

Es conocido que el ciclo reproductivo de los peces es influenciado por las condiciones del medio en el cual se encuentran y las variaciones que se producen en este, pudiendo así, la misma especie presentar ciclos reproductivos diferentes dependiendo de la zona donde se desarrolle. Los peces que se desarrollan en ríos suelen tener una reproducción de tipo estacional, ya que depende principalmente de la temperatura y flujo del agua (Inturias, 2007).

En la trucha arcoíris, el ciclo gonadal es aproximadamente de un año, con algunas variaciones en los periodos de acuerdo a la raza, condiciones climáticas y alimentación (Tyler et al. 1991). Al respecto, Bastardo y Coche (1992) y Philips (1984), mencionan que la trucha prefiere desovar en los meses donde la temperatura del agua es más baja. Así, en el presente trabajo, al determinar el ciclo reproductivo de trucha arcoíris para la zona del Colca (Arequipa), observamos que el periodo importante de reproducción ocurre en los meses de febrero a junio, presentando el mayor valor tanto de IGS como de AR en el mes de abril.

Este resultado es similar al obtenido por Leiva (2019) en el departamento de La Libertad (Perú), quien identifica el periodo de desove entre febrero a julio, siendo abril y junio los meses de mayor actividad. De igual manera, con el trabajo de Sarmiento et al. 1987 realizado en el Lago Titicaca-Puno, quien identifica los periodos de desove entre los meses de mayo, junio y julio (invierno seco) llevándose a cabo en la parte alta de los ríos tributarios, época y lugar con características aptas (causal, tipo de fondo adecuado, temperatura y oxígeno) para el desarrollo de la fase de reproducción y construcción de sus nidos. Sin

embargo, difiere del estudio realizado por Lagos (2015) en Ayacucho (Perú), quien considera la época de reproducción de esta especie entre los meses de abril y octubre, siendo los meses de junio y julio los de mayor actividad reproductiva, probablemente influenciada por las condiciones climáticas.

Con respecto al periodo importante de reproducción determinado en el presente trabajo para la zona del Colca (Arequipa), es diferente a los periodos determinados por el IMARPE en la evaluación de trucha arcoíris de la zona de Cajamarca, donde el periodo importante de reproducción ocurre de enero a marzo (IMARPE, informe interno. RM N°648-2017-PRODUCE); así como, de la zona de Huaraz donde es de enero a abril (IMARPE, informe interno. RM N°493-2019-PEODUCE) y de Junín donde el periodo importante de reproducción ocurre de mayo a agosto (IMARPE, informe interno. RM N°169-2019-PRODUCE), siendo estas diferencias esperadas debido a las características particulares de cada zona geográfica estudiada.

Debido a estas diferencias observadas en el ciclo reproductivo de la trucha arcoíris, resulta de suma importancia realizar estudios particulares en cada zona para determinar con precisión el periodo importante de reproducción y poder sugerir medidas adecuadas de manejo y conservación del recurso.

En relación a la talla de madurez, no existen estudios puntuales para el recurso. Sin embargo, Soto (2002) en un estudio sobre el salmón Chinook, menciona que son las especies semélpas, aquellas que alcanzan la talla de madurez a un mayor tamaño debido a que solo se reproducen una vez y luego mueren. No obstante, a pesar de ser de la misma familia, la trucha arcoíris no presenta este tipo de reproducción, por lo que debería esperarse, de acuerdo a los resultados, que la talla de madurez gonadal sea menor. Además, diferencia dos tallas de madurez de acuerdo al cuerpo de agua en que habite, calculando la talla de madurez en 20 cm de longitud total (LT) para los provenientes de ríos de la región X de Chile; mientras que, para las poblaciones que habitan en lagos de la región X de Chile, la talla de madurez se calcula en 30 cm LT. De manera similar, Cuevas (2013), determinó en su estudio en el río Palena (Chile) que tanto la trucha arcoíris como la trucha café tiene una talla entre 20 cm hasta 50 cm, atribuyéndole la carencia de individuos maduros al arte de pesca utilizado. En Perú, Sarmiento et al. (1987), encontró que los machos maduran a longitudes inferiores a las de las hembras, coincidiendo con lo reportado por Everett (1971) y Bustamante (1975), quienes encontraron en ríos machos maduros de 10 cm LT. y hembras maduras a 21 cm LT. Dicho trabajo estimó una talla de madurez de machos entre 10 a 15 cm LT. y de 25 cm LT. para hembras.

Similar a lo descrito a este último autor, el presente estudio, determina que son los machos quienes maduran más temprano que las hembras, lo cual puede ser una estrategia de la especie para asegurar una oferta adecuada de semen en todo momento, que permita al momento de la reproducción, una fertilización exitosa.

VI. Conclusiones

- La trucha arcoíris *Oncorhynchus mykiss* de la zona del Colca (Arequipa), no presentó diferencias significativas en su proporción sexual relacionada necesariamente a su condición reproductiva. Sin embargo, existe en la mayoría de meses una mayor presencia de ejemplares machos, con respecto a las hembras.
- Se identificaron seis fases de madurez gonadal tanto para hembras como para machos.
- El periodo importante de reproducción ocurre de febrero a junio, presentando la mayor actividad reproductiva en el mes de abril.
- La talla de madurez gonadal de las hembras de trucha arcoíris *Oncorhynchus mykiss* fue calculada en 13,3 cm LT. Mientras que, en machos fue de 10,0 cm LT.

VII. Recomendaciones

La pesquería de trucha arcoíris representa una actividad de importancia económica y social, por lo que es necesario identificar los periodos de mayor actividad reproductiva, así como también, es importante evidenciar los momentos en que se realizan siembras de nuevos individuos, debido a que éstos no tienen la carga de factores externos como los que se encuentran habitando en estas lagunas. El presente trabajo puede tomarse como base, a fin de elaborar estudios reproductivos puntuales en diferentes zonas, para obtener datos confiables e identificar periodos importantes de reproducción, con la finalidad de proponer medidas adecuadas de manejo para proteger estos periodos y asegurar la renovación de la población.

VIII. Referencias bibliográficas

- Arias Arias, P. (comp.), 1988 Artes y métodos de pesca en aguas continentales de América Latina. COPESCAL Doc. Ocas., (4):178 p.
- Barrantes E. (1998). Descripción histológica del desarrollo de los órganos reproductores y medidas biométricas de la trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*).
- Barros S.E., De Gonzo G.M. (2004). Poblaciones naturalizadas de trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*) en la Puna de Argentina: bases ecológicas para su

manejo. MEMORIAS: Manejo de Fauna Silvestre en Amazonia y Latinoamerica. pp: 116-126.

Bastardo H. y Coche Z. (1992). Ciclo reproductivo de la trucha arcoíris *Oncorhynchus mykiss*, en los andes venezolanos. *Ecotropicos*, Vol. 5 (1):26 - 31.

Bazzoli, N. Parámetros reproductivos de peixes de interesse comercial na regio de Pirapora. En Cota, N.(2012) Escala de madurez gonadal del lenguado *Paralichthys adspersus* (Steindachner, 1867).

Behnke R. (1992). *Native Trout of Western North America*. Bethesda, Maryland, USA: American Fisheries Society Monographs 6; 1992.

Brannon, E. (1993). The perpetual oversight of hatchery programs. En: Marchetti M., Nevitt G. (2003) *Environmental Biology of Fishes* (2003) pp. 66:9.

Bromage N. y Cumaranatunga R. (1988). Egg production in the rainbow trout. *J. Recent Advances in Aquaculture*. pp. 63-138. Buitron B., Perea A., Mori J., Sanchez J., Roque C. (2011). Protocolo para estudios sobre procesos reproductivos de peces pelágicos y demersales. *Instituto del Mar Perú* 38(4): 373-384.

Buitrón B, Perea A, Mori J, Sánchez J, Roque C, Castillo J, Gálvez M A. 2015. Madurez gonadal de algunos peces de importancia comercial: Escalas macroscópicas validadas microscópicamente. Validation of macroscopic maturity scales of some fishes according to microscopic analysis. *Bol Inst Mar Perú* 30(1-2): 3-9. Enero-diciembre.

Busack, C.A. and g.a.e. Gall. 1979. Electrophoretic and differentiation in four strains of domesticated rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Canadian Journal of genetics and cytology* 21:81-94.

Camacho B.E; Moreno R.M; Rodríguez G. M; Luna R.C. y Vázquez H.M. 2000. Guía para el cultivo de trucha. *Oncorhynchus mykiss* (Smith y Stearly, 1988). 1a ed. Secretaría del Medio Ambiente, Recursos Naturales y Pesca. México. 137 p.

Castillo J. (2012). Determinación de la proporción sexual y su relación con la hora pico de desove de la "anchoveta" *Engraulis ringens* (Jenyns, 1842) durante el periodo 2000-2009 en la región norte – centro del Perú. Tesis de pre – grado UNMSM.

Cota, N.(2012) Escala de madurez gonadal del lenguado *Paralichthys adspersus* (Steindachner, 1867).

Cuevas, M. (2013). Determinación del estado reproductivo de trucha arcoíris de trucha café en el Río Palena.

Dickerson TL, Macewicz BJ, Hunter RJ. 1992. Spawning frequency and batch spawning of chub mackerel *Scomber japonicus* during 1985. Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep. 33:133-140.

Dollar, A. M., & Katz, M. (1964). *Rainbow Trout Brood Stocks and Strains in American Hatcheries as Factors in the Occurrence of Hepatoma*. *The Progressive Fish-Culturist*, 26(4), 167–174. doi:10.1577/1548-8640(1964)26[167:rtbsas]2.0.co;2

Everett G. (1973). The rainbow trout *Salmo gairdneri* (Rich.) fishery of Lake Titicaca. *Journal of Fish Biology*. 5: 429-440.

FAO-COPESCAL (1985). La Tecnología de Captura Pesquera en Aguas Continentales. Dirección de Industrias Pesqueras-FAO COPESCAL/DE/85/1.

FAO. 2009. *Oncorhynchus mykiss*. In Cultured aquatic species fact sheets.

FAO (2016). Informe nacional sobre el estado de la biodiversidad para la alimentación y la agricultura en Perú. Pag 46.

Fleming I., Reynolds J. (2004). Salmonid breeding systems. En: McMillan J.R., Dunham J.B., Reeves G.H., Mills J.S., Jordan C.E.: Individual condition and stream temperature influence early maturation of rainbow and steelhead trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Environ. Bio. Fish* (2012) 93:343-355.

Franco L. 1992. Maduración sexual y fecundidad del carite (*Scomberomorus maculatus*) de las costas del estado Falcón, Venezuela. *Zootecnia Trop*. 10: 157–169.

Gallego A.I; Carrillo R; García P.D; Sasso L; Guerrero J; García M.D; Díaz D.C; Fall C; Burrola A.C; White O.L; Manjarrez S.J; Zepeda G.C; Aguilar M.X; Legorreta B.G y Sánchez R.A. 2007. Programa Maestro, Sistema producto trucha del Estado de México. UAEM. México. 135 pp.

Gall G., Crandell P. (1992). The rainbow trout. *Aquaculture* 100: 1 – 10.

Garcia-Lopez, A; Martinez-Rodriguez, G. y Sarasquete, C. Male reproductive system in Senegalese sole *Solea senegalensis* (Kaup): Anatomy, histology and histochemistry. *Histology and Histopathology*, 2005, vol. 20, p. 1179 – 1189.

Gluyas-Millán M. (1994). Reproducción, edad y talla de primera madurez de la macarela *Scomber japonicus* (Houttuyn 1872) en Bahía Vizcaíno. *Ciencias Marinas* 20(3): 409 - 419.

Gross M.R. (1991). Salmon breeding behavior and life history evolution in changing environments. *Ecology*, Vol. 72, No. 4:1180-1186.

Gross M.R., Repka J. (1998) Stability with inheritance in the conditional strategy. En: Weigel D.E., Connolly P.J., Powell M.S.: Fluvial rainbow trout contribute to the colonization of steelhead (*Oncorhynchus mykiss*). Environ Biol Fish (2014) 97: 1149.

Gunther J., Muñoz A. (1993) Crecimiento y utilización del alimento de la trucha arcoíris en Costa Rica, en régimen de cultivo intensivo. Uniciencia 10. pp 3-14.

Hendry A., Bohlin T., Jonsson B., Berg O. (2004). To sea or not sea? Anadromy versus non – anadromy in salmonids. En Weigel, D.E., Connolly, P.J. & Powell, M.S. Environ Biol. Fish (2014) 97:1149. Fluvial rainbow trout contribute to the colonization to the colonization of steelhead (*Oncorhynchus mykiss*) in a small stream.

Humanson, G. (1979). Animal tissue techniques. W. Freeman Eds. 4ta ed. Pp 661.

Hunter J., Goldberg S. (1980). Spawning incidence and batch fecundity in northern anchovy, *Engraulis mordax*. Fish. Bull. 77: 641-652.

Kjesbu O., R. Hunter & P. Witthames (Ed.). 2003. Plenary document. In: Report of the working group on modern approaches to assess maturity and fecundity of warm- and cold-water fish and squids. Fisker og havet 2003-12. http://brage.bibsys.no/imr/handle/URN:NBN:nobibsys_brage_3594. [acceso: 18/07/2013].

Kottelat M., Freyhof A. (2007). Handbook of European freshwater fishes. Publications Kottelat, Cornol and Freyhof, Berlin. Pp 646.

IMARPE. 2017. Evaluación del estado reproductivo de la población de trucha *Oncorhynchus mykiss* en los ríos de Cajamarca. Informe interno

IMARPE. 2018. Evaluación del estado reproductivo de la población de trucha *Oncorhynchus mykiss* en los ríos de Junin. Informe interno

Inturias, A. 2007. Edad, crecimiento y reproducción de *Pseudoplatystoma fasciatum* y *Pseudoplatystoma tigrinum* en la Amazonia Boliviana. Universidad mayor de San Andrés. Tesis para obtener el grado de Magister Scientiarum. Pág 13, 14.

Lagos, L. (2015). Estudio de prefactibilidad para la instalación de un centro de producción de ovas y alevinos de trucha (*Oncorhynchus mykiss*) en Ayacucho. Tesis para optar el título de Ingeniero Agroindustrial Universidad Nacional de San Cristobal de Huamanga, Ayacucho-Perú

- Leiva, C. (2019). Manejo reproductivo, crecimiento y sobrevivencia de alevinos de (*Oncorhynchus mykiss*) centro piscícola de Motil, La Libertad-Perú. Tesis para obtener el título de biólogo pesquero. Universidad Nacional de Trujillo
- Loubens G., Osorio F., Sarmiento J. (1984). Observations sur les poissons de la partie bolivienne du lac Titicaca I Milieux et peuplements. *Revue d'Hydrobiologie Tropicale*. 17(2) :153 -161.
- Macarthur, R.H. (1955). Fluctuations of animal populations, and a measure of community stability. *Ecology* 36:533-536.
- Maccrimmon H. (1971). World distribution of rainbow trout (*Salmo gairdneri*) J. *Fish Res. Bd. Canada* 28: 663-704
- McPhee M., Utter F., Stanford J., Kuzishchin K., Savvaitova K., Pavlov D., Allendorf F. (2007). Population structure and partial anadromy in *Oncorhynchus mykiss* from Kamchatka: relevance for conservation strategies around the Pacific Rim. *Ecol. Freshwater Fish* 16: 539 – 547.
- Mora, G. (1992). Estudio bioecológico de la ictiofauna del lago de tota con énfasis en la trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss*) . *Academina Colombia Ciencia*, Pp 409-422.
- Moyle P., Cech J. (2000). *Fishes: an introduction to ichthyology*, 4th ed. Prentice Hall, Upper Saddle River. Pp 612.
- Murua H., Saborido - Rey F. (2003). Female reproductive strategies of marine fish species of the North Atlantic. *J. Northw. Atl. Fish. Sci.*, Vol. 33: 23 – 31.
- Nikolsky G.V. 1963. *The ecology of fishes*. Academic Press. London and New York. 352 pp.
- Olson, D., E. Dinerstein, P. Canevari, I. Davidson, G. Castro, V. Morisset, R. Abell and E. Toledo. 1998. *Freshwater Biodiversity of Latin America and the Caribbean. A Conservation Assessment*. Biodiversity Support Program, Washington, DC. 70 pp
- Ortega, H., y F. Chang. 1998. Peces de aguas continentales del Perú. In: G. Halfter (ed.), *Diversidad Biológica en Iberoamérica III. Volumen Especial*. Acta Zoológica Mexicana, nueva serie. Instituto de Ecología, Asociación Civil, Xalapa, Veracruz, México. Pp. 151-160.
- Ortega, H., H. Guerra R. and R. Ramírez. 2007. The introduction of Non Native Fishes into Freshwater Systems of Peru. Pp. 247-278. In: Bert, T. (Ed.) *Ecological and Genetic Implications of Aquaculture Activities*. Springer. 445 pp.
- Pérez N., Figueiredo, I. (1992). First approach to the study of atresia in the ovary of sardine *Sardine pilchardus* (Walb.). *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* 8(1):191-199.

Péfaur, J. E., & Sierra, N. M. (1998). Distribución y densidad de la trucha *Oncorhynchus mykiss* (Salmoniformes: Salmonidae) en los Andes venezolanos. *Revista de biología tropical*, 46(3), 775-782.

Phillips, C. C., J. W. Moore, M. Buoro, S. A. Hayes, J. C. Garza, and D. E. Pearse (1984). In press. Shifting thresholds: rapid evolution of migratory life histories in steelhead/Rainbow Trout, *Oncorhynchus mykiss*. *Journal of Heredity* 107(1):51-60. xx

PRODUCE (2014). Anuario Estadístico Pesquero y Acuícola. Ministerio de la Producción.

PRODUCE (2015). Anuario Estadístico Pesquero y Acuícola. Ministerio de la Producción.

Quinn T., Myers K. (2005). Anadromy and the marine migrations of Pacific salmon and trout: Rounsefell revisited. *Rev Fish Biol Fisheries* 14: 421–442.

Ramos, E. (2002). Maduración final in vitro e in vivo de los ovocitos de *Oncorhynchus mykiss* "trucha Arco Iris" Walbaum. 1972. Tesis (Br.)-- Universidad Nacional Mayor de San Marcos. Facultad de Ciencias Biológicas. EAP. de Ciencias Biológicas, 2002

Ramirez-Gastón J., Sandoval N., Vicente K., (2018). Sistema nacional de innovación en pesca y acuicultura. PNIPA

Steelhead trout. (2020). Recuperado 11 de junio de 2020, de NOAA Fisheries website: <https://www.fisheries.noaa.gov/species/steelhead-trout#overview>

Rodríguez, H. (1984). Estudio bioecológico de la ictiofauna del Lago de Totta (Boyaca, Colombia), con énfasis en la trucha arcoíris *Oncorhynchus mykiss*. *Rev. Acad. Colomb. Cienc.* 18 (70):409-422, 1992. ISSM 0370-3908.

Sánchez J., Perea A., Buitrón B., Romero L. (2013). Escala de madurez gonadal del jurel *Trachurus murphyi*. *Rev. Peruana biol.* Vol.20 no.1.

Sarmiento J., Azabache L., Mariño L., Hinojosa A. (1987). Sinopsis biológica de las principales especies icticas del lago Titicaca. OLDEPESCA.

Smith G., Stearley R. (1989). The classification and scientific names of Rainbow and Cutthroat Trouts. *Fisheries*, 14, 4–10.

Scott, W.; Crossman, E. (1973). Freshwater fishes of Canada. Freshwater fishes of Canada. Fisheries Research Board of Canada Bulletin 184:184 – 191.

Soto D., Arismendi I., Solar I., Sanzana J., Jara C., Moreno C., Barrera V. (2002). Estudio del ciclo reproductivo de las principales especies objetivo de la pesca

deportiva en la X. Región, Chile. Informe Proyecto FIP 2000-24. Universidad Austral de Chile, 153 pp.

Torrejon – Magallanes J. (2017). sizeMat: Estimate Size at Sexual Maturity. R package version 0.3.0. [[https:// CRAN.R – project.org/package=sizeMat](https://CRAN.R-project.org/package=sizeMat)].

Treviño, H., J. Torres, D.J. Choquehuanca, D.A. Levy, and T.G. Northcote. 1991. Efectos de la eutroficación sobre la fauna piscícola. In: T.G. Northcote, P. Morales, D.A. Levy, and M.S.Greaven (eds.), Contaminación en el Lago Titicaca, Perú: Capacitación, Investigación y Manejo. University of British Columbia, Vancouver, Canada. Pp. 123–137.

Vazzoler E., 1982. Manual y métodos para estudios biológicos de poblaciones de peixes. Reproducción y crecimiento. CNP/PN2, 108 pp.

Yoshiyama R., Gerstung E., Fisher F., Moyle P. (2000). Chinook salmon in the California Central Valley: an assessment. Fisheries 25 (2): 6 – 20.