

CAPÍTULO 3

Edad y crecimiento individual

Alberto Rodrigues Capítulo

*El promedio es importante en las poblaciones,
pero los desvíos han posibilitado la evolución y adaptación*

Introducción

El estudio del crecimiento en tamaño y biomasa de los individuos desde que nacen hasta que mueren resulta ser una información importante para el conocimiento de la ecología de poblaciones. El crecimiento se expresa principalmente como la variación de una dimensión corporal de un individuo (generalmente la longitud o el peso) en función de la edad. Esta función corresponde a una curva de tipo asintótico donde existe un aceleramiento inicial cuando el individuo está desarrollándose plenamente, para luego ir disminuyendo a medida que va alcanzando el tamaño máximo de la especie. Margalef (1974) compara estas curvas con las que ocurren en el crecimiento numérico de una población a medida que alcanzan la capacidad de carga del ambiente y se van ocupando los espacios libres. El peso medio de los individuos, el número de individuos por unidad de espacio (superficie o volumen), y la biomasa (peso x número) son dimensiones capaces de aumentar gradualmente, pero cada vez con menor velocidad, hasta aproximarse a un máximo o asíntota.

Los individuos de una especie no pueden sobrepasar un peso máximo, así como el número de individuos por unidad de superficie no puede ser infinito. Tal como señala Margalef (op. cit.), estas curvas no son independientes dado que el crecimiento depende de la densidad de la población y el aumento total de la biomasa (peso individual multiplicado por el número de individuos) puede ser similar con una combinación diferente de estos factores.

El crecimiento puede calcularse a través de la medición de una dimensión de un individuo, pero es preferible hacerlo a partir de la media de una muestra de la población de la especie considerada. Debe entenderse que la curva de crecimiento no se refiere a la especie, sino a una población de ésta con ciertas particularidades ambientales. Incluso suelen existir discrepancias para los diferentes sexos o polimorfismos que la componen. Es por ello por lo que no existe un único modelo matemático satisfactorio y generalizable que pudiera reflejar las posibles variantes.

Pautas fundamentales para analizar el crecimiento individual (CI)

Medidas de longitud. Variables isométricas y alométricas

El crecimiento proporcionado de un objeto se denomina **Isometría** o semejanza geométrica. Expresado más formalmente, la superficie (S) de un objeto aumenta en proporción (\propto) al cuadrado de sus dimensiones lineales (l): $S \propto l^2$. Pero el volumen (V) aumenta todavía más rápido, en proporción al cubo de sus dimensiones lineales (l): $V \propto l^3$.

Pero en muchas ocasiones esta ley no se cumple en biología ya que las dimensiones del cuerpo biológico cambian proporcionalmente, lo que se conocido como **alometría**.

En biología la **alometría** entonces se refiere a los cambios de dimensión relativa de los partes corporales correlacionados con los cambios en el tamaño total. Más específicamente durante el desarrollo de un organismo, la alometría en el crecimiento, se refiere al crecimiento diferencial de diferentes partes del cuerpo. Un ejemplo de esto es el cangrejo violinista de las marismas de Mar del Tuyú (*Leptuca uruguayensis*), (puede ser también un tanaidáceo) en el cual se da un dimorfismo sexual gracias a la alometría. Lo que ocurre es que, en los machos jóvenes, inicialmente, las dos pinzas son de igual tamaño, siendo cada una de ellas aproximadamente el 10% del peso corporal del crustáceo. A lo largo de su crecimiento, una de las pinzas empieza a crecer más rápidamente que la otra debido a un crecimiento alométrico, y esta tenaza termina constituyendo aproximadamente el 40% del peso corporal del organismo, lo que significa que la masa de la tenaza más grande aumenta aproximadamente seis veces más rápido que la masa del resto del cuerpo.

Si "n" (exponente alométrico) es 1 cuando se relacionan longitudes con longitudes, o superficies con superficies, o bien volúmenes (masas) con volúmenes (masas), los cuerpos poseen similitud geométrica (o se dice que los cuerpos son isométricos). Pero si relacionamos longitudes con volúmenes esperamos un exponente alométrico de 1/3, y si relacionamos una superficie con un volumen esperamos uno de 2/3. Cualquier exponente mayor al esperado según la isometría, se considera alometría positiva, es decir, hay un crecimiento desproporcionadamente alto de la variable. Mientras que, si el exponente alométrico es menor al esperado, decimos que hay una alometría negativa, es decir, hay un crecimiento desproporcionadamente debajo de la variable. En el caso de las alometrías, se observa un cambio de forma, cosa que no sucede en los cuerpos isométricos.

Para el estudio del crecimiento individual en longitud y peso es frecuente utilizar este tipo de medidas.

a) Unidad: longitud y peso

- La longitud puede ser convertidas a peso

$$L_2 = a L_1^n \quad (n: \text{exponencial} = \text{coeficiente de alometría})$$

b) Crecimiento: *isométrico* $L_2/L_1 = a$ (constante)

Si no se cumple el crecimiento es alométrico. Un ejemplo de esto lo podemos observar con el peso corporal (W) fresco o seco libre de cenizas, donde:

$$W = cL^n \quad (n: \text{coeficiente de alometría})$$

Métodos de estimación del crecimiento individual

A) **Marcado, captura-recaptura.** Esta metodología utilizada para los estudios de estimación de la densidad poblacional adicionalmente permite conocer posibles migraciones y también seguir el crecimiento de los individuos. Por ejemplo, se pueden hacer marcas de un árbol recién nacido a determinada altura del suelo y seguirse en el tiempo.

B) **Análisis de distribución de frecuencias de tallas.**

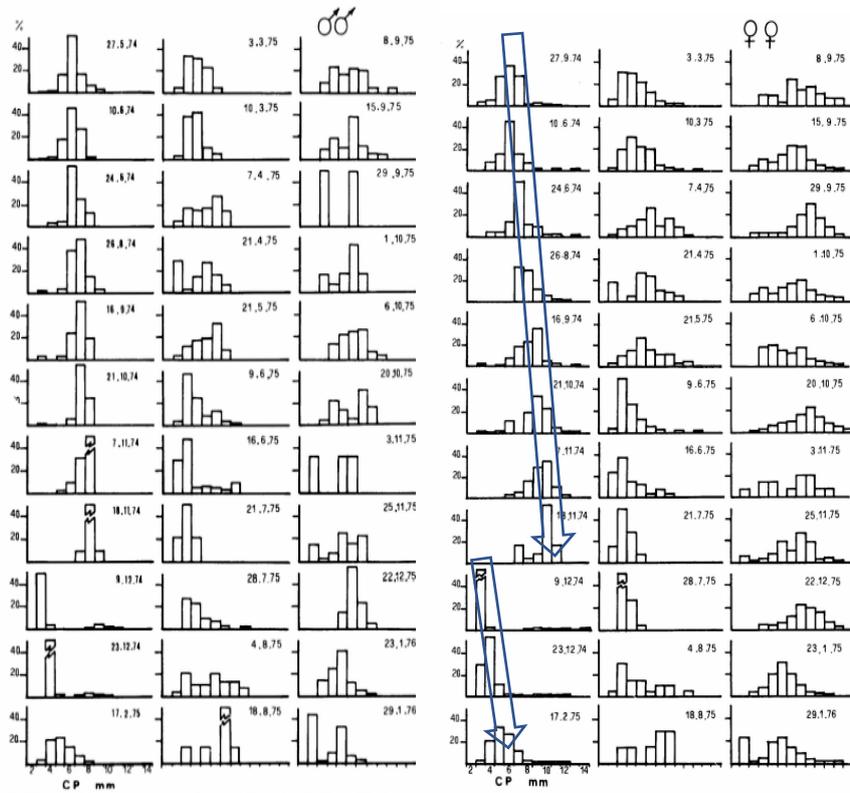
Requisitos para aplicación:

- 1- Corto período de desove (sincronizado).
- 2- Crecimiento individual relativamente uniforme.
- 3- Muestreo periódico.
- 4- Utilizar varios tipos de muestreo para no perder información.

Se ilustran dos ejemplos de distribución de frecuencias de tallas. En un caso el seguimiento de una población de camarones de agua dulce (*Palaemon argentinus*) a partir de muestreos periódicos en la laguna de Chascomús (Prov. de Buenos Aires) donde se analizó en forma separada la longitud del caparazón + rostro de machos y hembras (Figura 3.1. Rodrigues Capítulo y Freyre, 1989). Posteriormente y luego de la descomposición polimodal según el procedimiento descrito en Sokal y Rohlf (1989) (Figura 3.4), puede hacerse un seguimiento de las cohortes poblacionales (Figuras 3.5 y 3.6).

Figura 3.1

Distribución de frecuencias por talla en muestreos poblacionales de camarones de agua dulce (Palaemon argentinus)

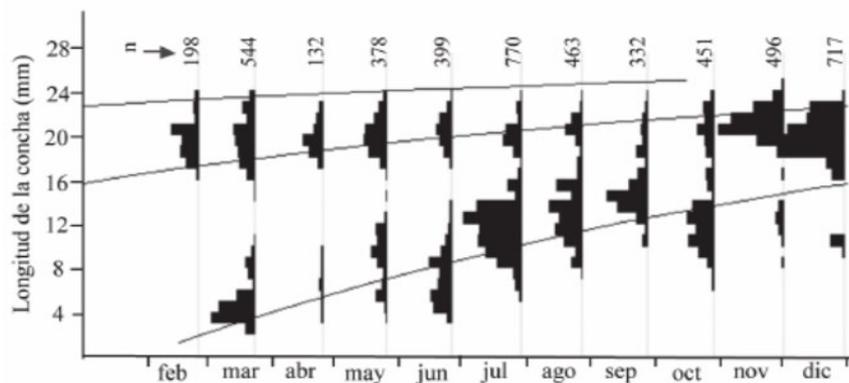


Nota. Las flechas indican el probable seguimiento de los histogramas de una cohorte de hembras. Tomado de Rodrigues Capítulo y Freyre (1989).

Otro ejemplo explicativo es el publicado por Ocaña et al. (2013) donde se siguen las cohortes del bivalvo *Donax denticulatus* en playa Carenero, costa sur oriental de Cuba (Figura 3.2) donde se puede observar el corrimiento modal de las tallas en un período anual.

Figura 3.2

Distribución de frecuencias de tallas del bivalvo Donax denticulatus en una playa de Cuba

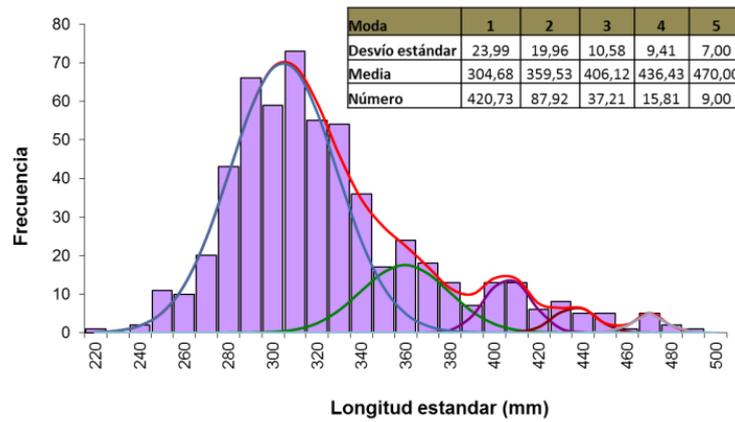


Nota. Tomado de (Ocaña et al, 2013)

De acuerdo con el método de Petersen se asigna una edad a cada moda (talla) y se las sigue en el tiempo (Figura 3.3).

Figura 3.3

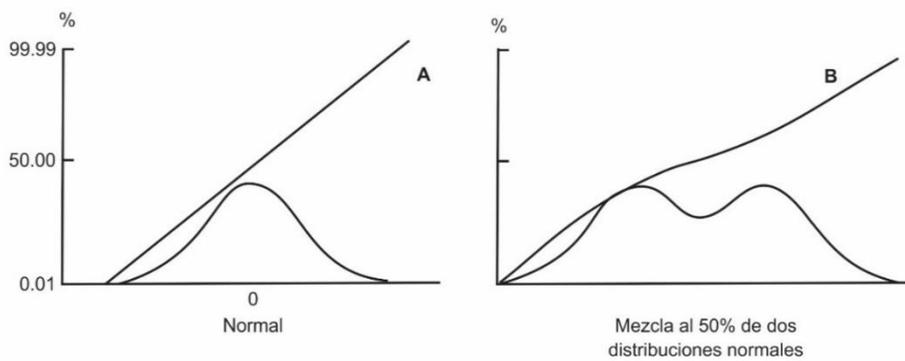
Distribución de frecuencias de tallas y estimación de curvas modales



Para separar las posibles curvas modales en los histogramas puede recurrirse a la descomposición polimodal (Sokal y Rohlf. 1969). (Figura 3.4).

Figura 3.4

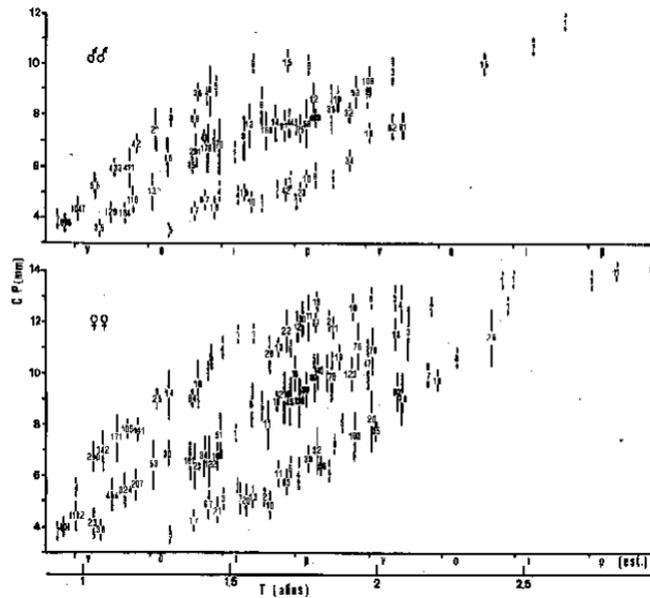
Método de descomposición polimodal para separar distribuciones de frecuencias de tallas mediante distribuciones acumuladas



Nota. A: unimodal; B: bimodal. Adaptado de Sokal y Rohlf (1969)

Figura 3.5

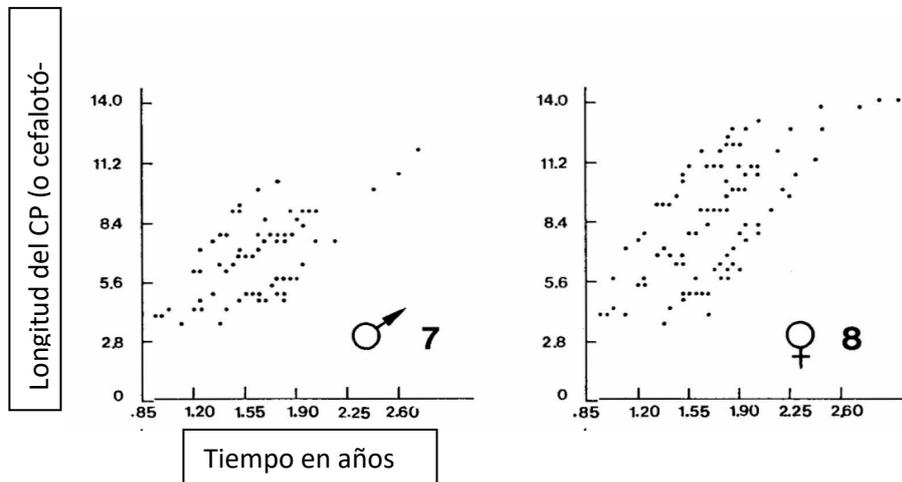
Promedios y desvíos de la longitud del caparazón-rostro de Palaemon argentinus



Nota. Los datos provienen de la descomposición polimodal en machos y hembras y permiten hacer un seguimiento de las cohortes. Tomado de Rodrigues Capítulo y Freyre, 1989)

Figura 3.6

Alineación de las modas para la aplicación de modelos de regresión de Bertalanffy



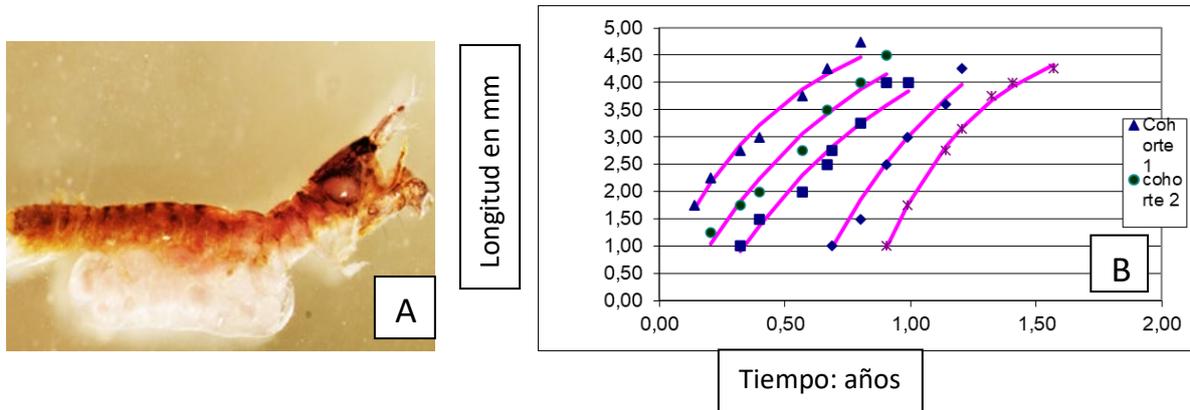
Nota. (Tomado de (Rodrigues Capítulo y Freyre, 1989).

Otros ejemplos de estos estudios fueron realizados en la especie *Sinelobus stanfordi* (crustáceos tanaidáceos) en la costa bonaerense del Río de la Plata (Figura 3.7). Estos artrópodos viven en tubos subsuperficiales arenosos, alimentándose de detritos y materia orgánica del sedimento. En estas poblaciones fue posible detectar la presencia de 5 cohortes anuales.

Viven en tubos subsuperficiales arenosos, alimentándose de detritos y materia orgánica del sedimento. En estas poblaciones fue posible detectar la presencia de 5 cohortes anuales.

Figura 3.7

A: *Sinelobus stanfordi* (Crustacea Tanaidacea). B: Cohortes poblacionales en el Rio de la Plata

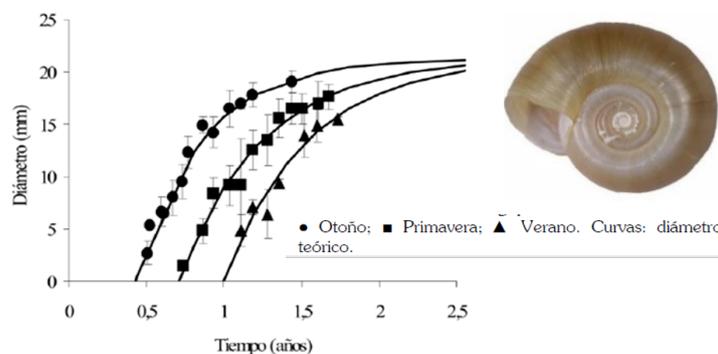


Nota: Tomado de Ferreira, et al., 2015.

El caso de las poblaciones de *Biomphalaria tenagophila* (Planorbidae) en la Cuenca del Plata fue ilustrado por Rumi et al. (2009), (Figura 3.8). Los autores pudieron estimar la presencia de 3 cohortes anuales de este taxón en un sector denominado La Balandra del Rio de la Plata.

Figura 3.8.

Crecimiento en diámetro en poblaciones de *Biomphalaria tenagophila* en el Rio de la Plata, en diferentes épocas del año



Nota: Tomado de Rumi et al. (2009)

Análisis y conteo de marcas de crecimiento en estructuras duras

Relación entre estructura considerada y el crecimiento individual.

Objetivos:

- 1- Periodicidad, naturaleza y momento de formación
- 2- Relación entre talla y estructura dura
- 3- Considerando período + talla se corresponde con la edad del animal

Estructuras duras más frecuentemente usadas (Figura 3.9)

Peces: escamas (zona pectoral: simétricas, mayores y de aparición temprana en el desarrollo).

Se emplean para asegurarse la edad de los ejemplares cuando hay incertidumbre de colocarlos en una u otra cohorte de la especie

Otolitos (par más grande)

Radios de aletas

Huesos operculares

Vertebras

Espinas

Otros organismos: Anillaciones en cornamentas de mamíferos

Dientes en focas

Deposiciones calcáreas en ostras y otros moluscos con valva.

Septos en nautilídeos.

Anillos de cambium en árboles (Dentrológica)

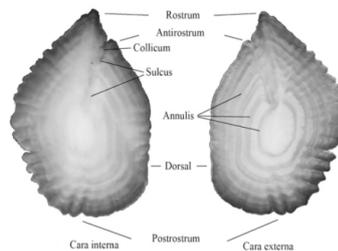
Anfractos en caracoles

Figura 3.9

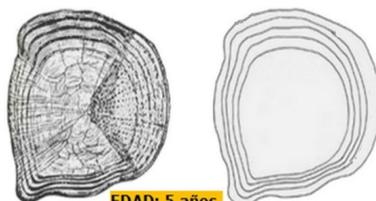
Estructuras duras normalmente utilizadas para confirmar la edad de los individuos de la población



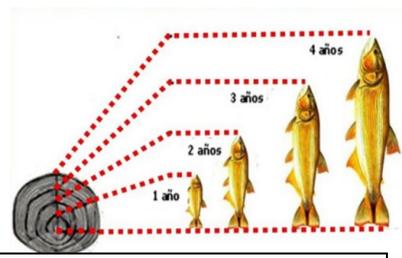
Anfractos de caracoles



Cortes de otolitos en peces



Lectura de anillos en escamas



Relación radio de los anillos en escamas y tamaño del ejemplar



Anillaciones de cambium en troncos de árbol.

Modelos de estimación que se pueden aplicar para representar al crecimiento en longitud y peso

Antes de iniciar este apartado resulta interesante conocer algunos aportes de Ludwing von Bertalanffy (1901-1972), que fue un teórico de sistemas, quien desarrolló modelos ecológicos utilizando un enfoque interdisciplinario. Su objetivo era comprender y representar la complejidad de los ecosistemas de manera holística. Para lograr esto integró principios de la biología, la física y la matemática en sus modelos. Promovió la idea que los sistemas ecológicos son sistemas abiertos, influenciados por factores externos como el clima y la actividad humana. Su comprensión de los sistemas complejos fue fundamental para crear modelos ecológicos más realistas.

El modelo de **von Bertalanffy** ha sido uno de los más frecuentemente utilizados en el estudio del crecimiento de los individuos de las poblaciones de peces y varios invertebrados (moluscos y crustáceos). Está basado en un razonamiento biológico lo que significa una característica ventajosa del modelo. Los organismos absorben por su superficie, que en general es mayor al inicio de su crecimiento dado la mayor superficie en relación con el volumen, con predominio de anabolismo sobre catabolismo. En cambio, a medida que el individuo crece se va equilibrando la relación superficie de absorción en relación con el volumen corporal, y al final se invierte la relación (con predominio de la respiración sobre la asimilación). Esto explicaría la forma asintótica de la curva al ir disminuyendo el crecimiento. Este concepto, que suele verse claramente en organismos unicelulares antes y posterior a su división en dos, también ocurre en otros organismos de mayor complejidad, donde existe una sola entrada para la alimentación, órganos especializados para la respiración y eliminación de excreciones, aparatos circulatorios complicados. Bertalanffy (1938) distingue aquellos organismos como vertebrados, crustáceos y otros donde el consumo de oxígeno es más proporcional a su superficie corporal, que algunos insectos donde la relación tiene más que ver con el peso, existiendo otros como moluscos planórbidos que siguen una relación intermedia.

La ecuación de Bertalanffy (1938) supone una longitud de un animal en un tiempo t (L_t) y una longitud máxima (L_∞) alcanzable por el mismo al hacia el final de su vida:



$$L_t = L_\infty (1 - e^{-k(t-t_0)}) \dots\dots\dots (1)$$

Ludwing von Bertalanffy (1901-1972)

Derivando la ecuación:

$$dL/dt = K (L_\infty - L_t) \dots \text{Lo que le falta al individuo para alcanzar la longitud máxima.}$$

De (1) aplicando logaritmos se llega a: $\ln(L^\infty - Lt) = Kt_0 - K t$

$$L^\infty$$

$$y = a + b x$$

Otros autores como Knight (1969) utilizan expresiones equivalentes, aunque en lugar de una edad máxima prefieren utilizar una edad media (t_i).

$$Lt = A + \frac{B}{K} (1 - e^{-k(t-t_i)})$$

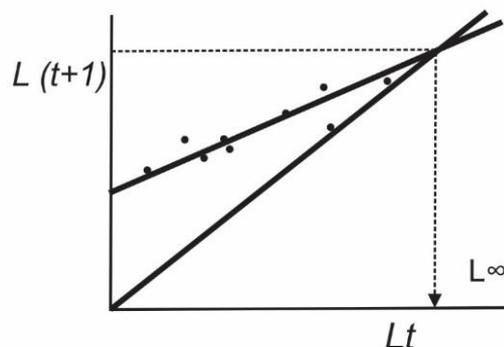
Cálculo de los parámetros que definen el modelo de Bertalanffy

Para utilizar estas fórmulas (o expresiones) es necesario estimar ciertos parámetros como por ejemplo una longitud máxima o infinita L^∞ a la dimensión que se estudia. Para ello se puede recurrir a métodos de regresión (o en forma gráfica) donde se compara por ejemplo la longitud de un pez en una edad (L_t) y la que tendría un año después (L_{t+1}) (Walford, 1946). Cuando en un gráfico se disponen diferentes valores de L_x para una edad determinada en el eje de abscisas (X), y valores de la longitud ($L_x + 1$) (un año después) en el eje de ordenadas (Y), se traza una línea sobre los puntos alineados de una recta imaginaria hasta que corta a la diagonal en un punto determinado (L^∞) (Fig. 3.10).

Longitud infinita L^∞

Figura 3.10

Método de regresión para determinar la longitud infinita según Walford (1946)

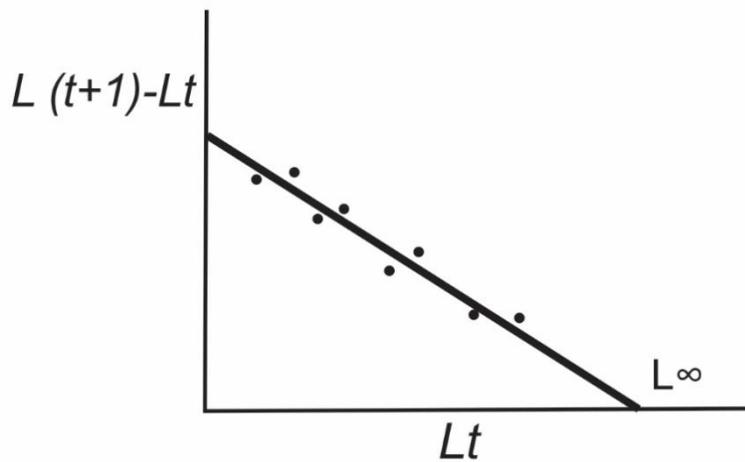


L^∞ puede deducirse también a partir de la expresión de las rectas correspondientes.

Existe otra expresión (Dickie, 1978) para la estimación de la longitud máxima, que prefiere considerar en un gráfico L_t (eje X) contra el incremento que tendría un año después (o tiempo después) en el eje de las Y: $L_{t+1} - L_t$. (Fig. 3.11).

Figura 3.11

Método de regresión para determinar la longitud infinita según Dickie (1978)



L_∞ puede deducirse también a partir de la expresión de las rectas correspondientes.

Deducción matemática de L_∞

Si $L_{t+1} = L_t$: luego L_∞

$$y = a + b x$$

$$L_{t+1} = a + b L_t$$

$$L_t = a + b L_t$$

$$L_t - b L_t = a$$

$$L_t (1-b) = a$$

$$L_t = \frac{a}{1-b} = L_\infty$$

Partiendo de la ecuación

$$L_t = L^\infty (1 - e^{-k(t-t_0)})$$

Deducción de K y to

$$L_t = L^\infty - L^\infty (e^{-k(t-t_0)})$$

$$\frac{L^\infty - L_t}{L^\infty} = e^{-k(t-t_0)}$$

$$\ln \left(\frac{L^\infty - L_t}{L^\infty} \right) = -k(t-t_0)$$

$$" = -kt + kt_0$$

$$y = b x + a$$

Luego **a = k to**, es decir que **to = a/k**

De esta manera, al deducir todos los componentes de la ecuación de Bertalanffy, podemos aplicarlo a las diferentes cohortes de la población en estudio.

Allen (1966): Utiliza una alternativa a partir de una expresión logarítmica de la ecuación de Bertalanffy. Es un método de prueba y error. Al darle diferentes valores a L^∞ se obtienen diferentes valores de r (coeficiente de correlación). Se elige el valor de L^∞ que da el mejor ajuste de linealidad Allen (1966): Utiliza una alternativa a partir de una expresión logarítmica de la ecuación de Bertalanffy. Es un método de prueba y error. Al darle diferentes valores a L^∞ se obtienen diferentes valores de r (coeficiente de correlación). Se elige el valor de L^∞ que da el mejor ajuste de linealidad.

$$\ln \left(\frac{L^\infty - L_t}{L^\infty} \right) = -K T + K t_0$$

$$y = b x + a$$

r = 0,71
 0,90
 0,92 (se elige la curva donde r dio el mejor ajuste).

Curva de crecimiento en peso según la expresión de von Bertalanffy

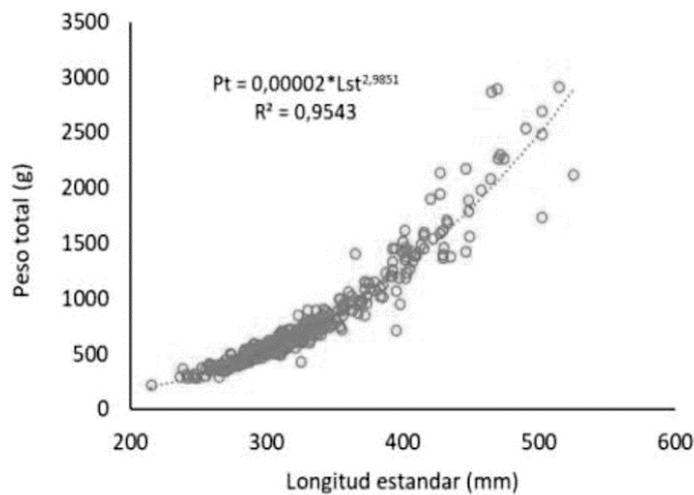
Para obtener una expresión de crecimiento en peso según von Bertalanffy se puede graficar una curva donde se dispone la longitud en el eje de abscisas y el peso en el eje de ordenadas. Por ejemplo, para la tararira (*Hoplias malabaricus*) de una laguna pampeana (Fig. 3.12). Balboni

(2021) trazó una curva considerando el peso fresco (gr) en función de la longitud estándar (mm) de los ejemplares de esta especie.

Para ello es necesario considerar una relación entre la longitud de los individuos y su peso correspondiente. Hay varias expresiones, pero utilizamos una de tipo exponencial que es generalizable a muchos organismos animales.

Figura 3.12

Curva de la relación Pt-Lst de tarariras en lagunas pampeanas



Nota. Modificado de Leandro Balboni. Tesis FCNyMUNLP, (2021)

Para el cálculo de la **relación longitud – peso** suele utilizarse la siguiente expresión:

$$W_t = c L_t^n$$

y para la longitud máxima

$$W_\infty = c L_\infty^n$$

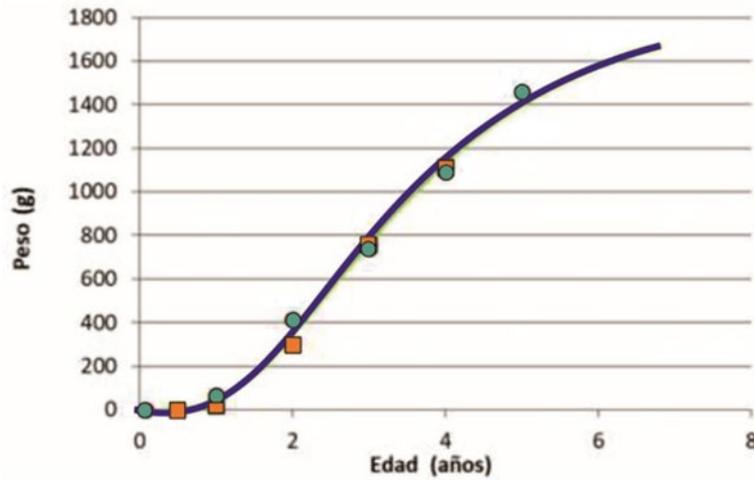
Luego reemplazamos en la expresión de Bertalanffy:

$$W_t = W_\infty (1 - e^{-k(t-t_0)})^n$$

Siguiendo el ejemplo de las tarariras este modelo permite obtener una curva de crecimiento en peso (W_t) ejemplificado en la Figura 3.13.

Figura 3.13

Curva de crecimiento promedio (línea negra) en peso de un pez de agua dulce de ambientes pampeanos



Nota: Se detallan los datos medios anuales de la cohorte 1 (cuadrados naranjas) y cohorte 2 (círculos azules), (modificado de Leandro Balboni-Tesis FCNyM-UNLP, 2021).

Si bien estos modelos generalizados simplifican mucho el entendimiento del proceso de crecimiento en longitud y biomasa de algunas poblaciones de peces y macroinvertebrados, conviene seguirlos con cierta cautela ya que los individuos con frecuencia presentan discontinuidades en su ciclo de vida o épocas del año, cambios de hábitat o dimorfismo sexual. (Rodrigues Capítulo y Freyre 1989; 1997; Gómez Márquez et al., 2020).

Obtención de la Biomasa

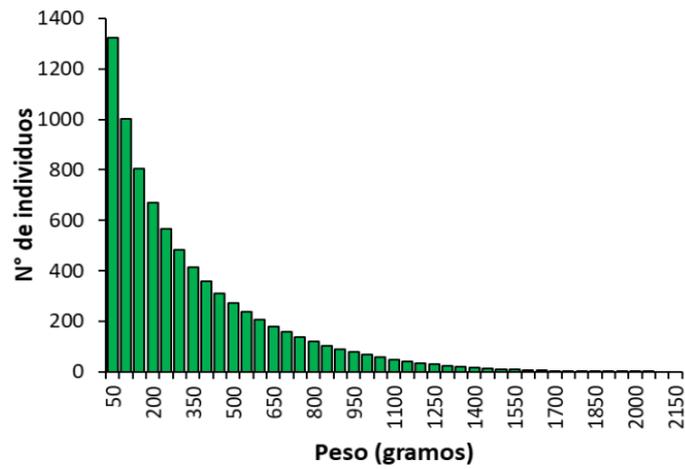
La biomasa (BM), resulta de multiplicar el número de individuos en un momento dado de la cohorte (N_t) (o bien del conjunto de cohortes de la población) por el peso medio de los individuos en ese momento (W). (Figura 3.14; Fig. 3.15).

$$BM = N_t W \quad (W \text{ es el peso medio en cada edad o tamaño})$$

En un primer paso se puede representar en un gráfico el número de individuos en función del peso de estos a lo largo de su vida (Fig. 3.14).

Figura 3.14

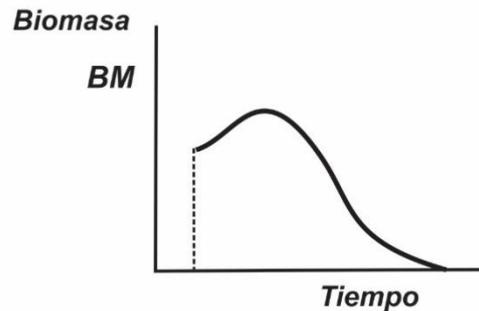
Representación de la supervivencia (Número de individuos) en función del peso medio en cada edad



Posteriormente se puede representar la curva de biomasa corporal (BM) a lo largo del tiempo (Fig. 3.15).

Figura 3.15

Curva de Allen que representa la producción neta de una población hipotética



Estimación de la producción neta

A partir de los parámetros de crecimiento y mortalidad y el número total de ejemplares capturados en los muestreos es posible estimar la **producción neta (Pn)**. Es la integral o superficie total limitada por la curva y representa la suma de los productos de cada aumento de peso por el número de individuos que experimenten dicho cambio:

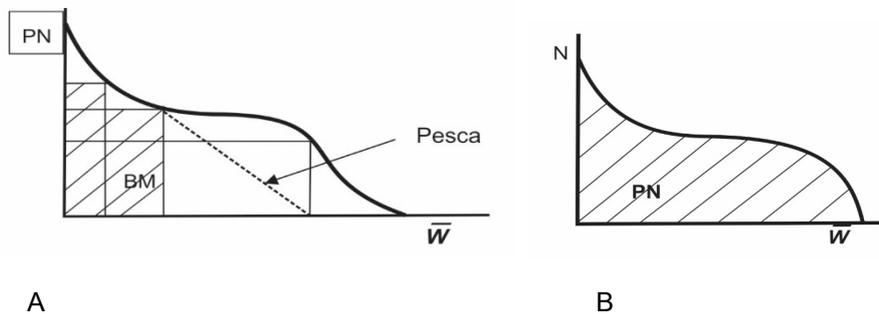
$$\sum \Delta BM \dots\dots\dots (Fig. 3-16).$$

$$\sum \Delta BM = Pn$$

El cociente producción biomasa se obtiene a partir de la curva de Allen (Fig. 3.14).

Figura 3.16

A: Diagrama de Allen para la producción Neta (1966)



Nota. En línea punteada se señala la superficie de la curva provocada por la mortalidad por pesca. B: Esquema de la producción neta bajo la curva integral.

Se muestra la curva que describe la cantidad de biomasa que presenta una población de determinada especie a diferentes edades. La máxima biomasa se obtiene cuando la derivada primera de la ecuación ($N_t \times P_t$) asumió el valor 0. En cualquier momento el peso total de una cohorte equivale al área del rectángulo definido por un punto de la curva (Fig. 3.16 A). La Producción Neta es igual a la integral de la curva (Fig. 3.16 B). En línea punteada de esta figura se señala la superficie de la curva ocasionada por la mortalidad por pesca, siendo la diferencia entre ambas la biomasa capturada.

El fundamento de la curva de Allen considera que la superficie total del área bajo la curva equivale a la producción anual promedio de la población de una especie. (Fig. 15 y 16).

En las pesquerías, una de las conclusiones más interesantes según Margalef (1974) es llegar a predecir teóricamente el rendimiento por individuo en función de la edad de primera captura y de la mortalidad por pesca. A cada intensidad de pesca corresponde un valor óptimo de dimensión mínima de captura. La expresión gráfica de estas relaciones proporciona una curva de pesca, que según Beber-ton y Holt, 1957) da la dimensión óptima de la malla que conviene adoptar para determinada intensidad de pesca.

Regulación del crecimiento individual por la densidad de la población

Según Margalef (1974) la variación de la biomasa total de una cohorte no es solo de interés en el estudio de la pesca, sino también en la vegetación. Cuando un área es ocupada por plántulas de una especie, a medida que estas crecen se produce una mortalidad o aclarado del bosque o cultivo, quedando cada vez menos individuos. Como el crecimiento de las plantas es una función de la densidad, y el interés práctico se basa en una densidad óptima para estos casos que optimice la biomasa total de la cohorte, conviene eliminar cierto número de plantas.

El crecimiento también depende de la cantidad de alimento disponible que deberá repartirse entre un número menor o mayor de individuos de similar especie. Por otra parte, en ciertas especies como por ejemplo de renacuajos, los individuos de mayor tamaño inhiben el desarrollo de los más jóvenes (Margalef, 1974).

En todos estos casos la conveniencia es saber si lo que se pretende es una población natural sostenible, con incremento de su biomasa, o bien con una mayor producción comercial.

Como **conclusión** puede afirmarse que los estudios del crecimiento individual son importantes en la pesquería para tener en cuenta las tallas mínimas de captura, ya que la población puede resentirse si se capturan ejemplares jóvenes que aún no han alcanzado la etapa de maduración sexual. Esto implicará un deterioro de la población íctica y la pesquería y el ecosistema no serán sostenibles en el tiempo.

Se deduce entonces la importancia de respetar las leyes derivadas de los estudios poblacionales para las diferentes especies de peces y de otros organismos que estén sometidos a explotación comercial. Para algunas especies sobreexplotadas comercialmente se decretan épocas de veda, asociadas en general con etapas reproductivas, aunque es una medida que no alcanza a cumplir las expectativas.

Referencias

- Allen, R.K. (1966). A Method of Fitting Growth Curves of the von Bertalanffy Type to Observed Data. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 23: 163-179.
- Balboni, L. (2021). Tesis Doctorado. *Estudios del crecimiento poblacional en las tarariras de las lagunas pampeanas*. FCNyM-UNLP.
- Beverton, R.J.H. y Holt, S.H. (1957). On the Dynamics of Exploited Fish Populations. Gt Britain. *Fisheries Investigations*. 19: 1-533.
- Bertalanffy, L. von (1938). A quantitative theory of organic growth. *Human Biology*; 10: 181- 213.
- Dickie, L. M. (1978). Methods for Assessment of Fish Production in Freshwaters. Mathematical models of growth. En: T.B Bagenal (Ed.) *Blackwell Scientific Publications*, Oxford (pp.130-136).
- Ferreira, A.C., Ambrosio, E.S, y Rodrigues Capítulo, A. (2015). Population ecology of *Sinilobus stanfordi* (Richardson, 1901) in a temperate Southern microtidal estuary. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*. <http://dx.doi.org/10.1080/00288330.2015.1089914>
- Freyre, L. R., 1981. Un método semicomputarizado para el análisis de distribuciones polimodales de frecuencias en estudios de dinámica poblacional de peces. *Limnobiología*. 2: 215-225.
- Gómez Márquez, J.L., Mendoza, B.P., Guzmán Santiago, J.L. et al. (2020). *Determinación de la edad y crecimiento de organismos acuáticos con énfasis en peces*. UNAM, FES Zaragoza, noviembre de 2020: 185 pp.
- Knight, O, (1969). A Formulation of the von Bertalanffy Growth Curve when the Growth Rate is Roughly Constant. *Journal of the Fisheries Board of Canada*. 26: 3069-3072.

- Margalef, R. L., (1974). *Ecología*. Ediciones Omega. Barcelona. 951pp.
- Ocaña, F. A., Apín, Y. C., and Cala, Y. R. (2013). Population dynamic of *Donax denticulatus* (Bivalvia: Donacidae) at Carenero Beach, Southeastern Cuba. *Revista De Biología Tropical*, 61(4), 1637–1646. <https://doi.org/10.15517/rbt.v61i4.12806>
- Rodrigues Capítulo, A. y Freyre, L.R. (1989). Demografía de *Palaemonetes* (P.) *argentinus* Nobili. (Decapoda Natantia). I. Crecimiento. *Limnobiós* 2: 32-44.
- Rodrigues Capítulo, A. y Freyre, L.R. (1997). Demografía de *Palaemonetes* (P.) *argentinus* Nobili (Decapoda Natantia). II. Supervivencia, migraciones, biomasa y fecundidad. *Limnetica*. (España). 11 (1): 39-47.
- Rumi, A., Gutiérrez Gregoric, D. E. y Roche, A., (2009). Tendencias del crecimiento individual en poblaciones naturales de *Biomphalaria* spp. (Gastropoda, Planorbidae) en la cuenca del Plata, Argentina. *Comunicaciones de la Sociedad Malacológica del Uruguay*, 9: 185-193.
- Sokal, R.R. and Rohlf, F.J. (1969). *Biometry. The principles and practices of statistics in biological research*. 2nd Edition, W.H. Freeman, San Francisco.
- Walford, L. A. (1946). A new graphical method of describing the growth of animals. *The Biological Bulletin* 90: 141-147.