

# Biología reproductiva de la sardina del Pacífico *Sardinops sagax* de la costa occidental de Baja California, México

Celia Eva Cotero-Altamirano\*, Héctor Valles-Ríos\* y Berenice-Venegas\*\*

La sardina del Pacífico *Sardinops sagax* es la especie objetivo de los recursos masivos más importantes en el país denominados *pelágicos menores*. Con muestras tomadas de la captura comercial de la flota sardinera que opera en el Puerto de Ensenada, se llevó un seguimiento de su reproducción en la costa occidental de Baja California. En el laboratorio se procesaron muestras de gónadas de ambos sexos con la técnica histológica. Se describen las estructuras celulares durante el proceso de gametogénesis en las gónadas, se determinó el ciclo reproductivo, la época reproductiva, el máximo de reproducción y la longitud de primera madurez. Los datos mensuales de reproducción se relacionaron con la temperatura superficial del mar. La sardina del Pacífico *S. sagax* tiene una estrategia de reproducción parcial, seriada o de grupo y la temperatura y el ambiente tienen un papel importante en su táctica reproductiva.

**Palabras clave:** *Sardinops sagax*, ovogénesis, espermatogénesis.

## Reproductive biology of Pacific sardine *Sardinops sagax* in western coast of Baja California, Mexico

The most important of massive resources in the Mexico are the small pelagic fish with emphasis in the Pacific sardine *Sardinops sagax*. Samples were collected from commercial catches of Ensenada Port to study its reproduction on the western coast of Baja California. In the lab samples both female and males gonads were processed with histological techniques. We describe the cellular structures in the gametogenesis process in gonads, and determine the reproductive cycle, the spawning peak, and the length at mature. Monthly reproductive data were related to the sea surface water temperature. The Pacific sardine *Sardinops sagax* has a serial and batch reproductive strategy; temperature and environment play an important role in their reproductive tactic.

**Key words:** *Sardinops sagax*, ovogénesis, spermatogénesis.

### Introducción

Los recursos pesqueros, aunque renovables, no son infinitos y es necesario explotarlos de manera apropiada para que su contribución al bienestar nutricional, económico y social de los países que los aprovechan, no decaiga.

En los últimos diez años, México se ha ubicado entre los primeros 15 lugares de la producción pesquera mundial. Los países de América del Norte han ocupado el segundo y, el tercero, Perú y Chile en América del Sur. Entre sus principales pesquerías destacan el camarón, los túnidos,

el cazón y los pelágicos menores, que figuran entre los primeros diez lugares (FAO 2010).

En México, los pelágicos menores son recursos masivos muy importantes. Este conjunto de peces menores está compuesto de varias especies, entre las que destacan la sardina del Pacífico *Sardinops sagax* (Jenyns 1842) (= *Sardinops caeruleus*<sup>1</sup>), la anchoveta *Engraulis mordax* Girard 1854 y la macarela del Pacífico *Scomber japonicus* Houttuyn 1782, siendo la primera, la especie objetivo en el noroeste del país (Nevárez-Martínez *et al.* 2006).

Estas especies están asociadas a las zonas de surgencias que se presentan en diferentes costas oceánicas y en la costa occidental de Baja

\* Centro Regional de Investigación Pesquera - Ensenada. Instituto Nacional de Pesca. SAGARPA. Km 97.5 Carretera Tijuana-Ensenada, Apartado Postal Núm. 187, Ensenada, BC. CP 22760, México. [cecotero@yahoo.com](mailto:cecotero@yahoo.com)

\*\* Philadelphia, Pa. EU. [bvcotero@gmail.com](mailto:bvcotero@gmail.com)

1. Sinónimo de *Sardinops sagax* (Jenyns 1842)

California están relacionadas con el sistema de la Corriente de California, lo que da lugar a una variabilidad en el comportamiento de las poblaciones que ésta alberga de acuerdo con los cambios climatológicos propios en el sistema de dicha corriente. Los cambios en alimento y temperatura provocan cambios en el corto y el largo plazos, variación que es necesario conocer para estar en condiciones de hacer recomendaciones (con la mejor información) relacionadas con la reproducción y adecuar la normatividad y el manejo del recurso.

Hace siete décadas había una gran pesquería de sardina del Pacífico, con población desde Canadá hasta México. Sin embargo, la abundancia declinó drásticamente de 1945 hasta 1965, con algunos periodos cortos de reversión. En 1967 se impuso una moratoria para pescar sardinas a lo largo de las costas de California con capturas anuales poco significativas; no obstante, la pesquería colapsó (Radovich 1982). Hasta años recientes se han encontrado regularmente por pescadores de California y Baja California (Barnes *et al.* 1992), convirtiéndose nuevamente en una importante pesquería en la región.

Estos pequeños pelágicos representan una fuente de proteína de alta calidad y gran valor nutricional; parte importante de la captura se dedica al consumo humano directo, otra, a la elaboración de harina para abastecer a la industria avícola, porcina y de producción de aceite de pescado. Actualmente, las sardinas son la principal fuente de alimento en los ranchos atuneros y son carnada para otras pesquerías (Cotero 2000). Asimismo, son una importante fuente de generación y mantenimiento de empleos directos e indirectos en toda la cadena productiva (Nevárez-Martínez *et al.* 2006). La sardina representa también una fuente de divisas al aumentar la proporción de productos enlatados y frescos congelados dedicados a la exportación.

El análisis de las capturas de especies aprovechadas comercialmente permite realizar investigación continua, entre otras cuestiones, de la reproducción, a fin de detectar cambios en sus patrones, ya que en ellos se reflejan las variaciones de la estructura de la población de adultos y del medio ambiente.

Es necesaria la identificación del modo por el que se desarrollan y maduran los gametos has-

ta el momento de la puesta, para estimar de forma apropiada la fecundidad y el potencial reproductivo de una especie, que es una medida de la capacidad de la población para producir huevos y larvas viables (Lambert y Ware 1984, Murua y Saborido-Rey 2003).

Se han identificado varios factores que influyen en el potencial reproductivo de un *stock*, como la biomasa desovante (Bagenal 1978, Myers y Barrowman 1996), la estructura de edad de los adultos (Alheit *et al.* 1983), la proporción de desovadores de primera vez y los que repiten (Evans *et al.* 1996, Trippel 1998), condiciones nutricionales (Hilsop *et al.* 1978, Hunter y Leong 1981, Brooks *et al.* 1997, Fordham y Trippel 1999), la edad y el tamaño para la madurez sexual (Roff 1981, Morgan y Hoening 1997).

De aquí la importancia de los estudios de reproducción que proporcionan elementos para determinar, por un lado, factores y parámetros que tienen que ver con el crecimiento de la población y, por otro, su aplicación en modelos de predicción y evaluación del recurso.

La presente investigación tiene que ver con el manejo de los recursos, para lo cual se utilizaron los mejores elementos que den fundamento y objetividad al conocimiento obtenido. La histología es una excelente herramienta para examinar los tejidos de los órganos reproductores a nivel celular para comprender la estructura y el desarrollo de las gónadas con el objetivo de determinar la dinámica y la estrategia reproductivas de una población y dar confiabilidad a los parámetros de reproducción para aplicarse en modelos de evaluación y predicción.

De esta manera se dispone de mejores elementos para manejar el recurso, *v. g.* establecer vedas espaciales, temporales, y/o a través de longitud mínima legal, cuotas de captura, entre otras. Asimismo, se contribuye al conocimiento acerca del desarrollo estructural de las gónadas de los peces.

El presente estudio tiene como objetivo determinar la estrategia reproductiva de la sardina del Pacífico *S. sagax* de la costa occidental de Baja California, mediante la determinación de su madurez, su ciclo reproductivo y la longitud de su primera madurez durante el ciclo anual de 2005.

## Materiales y métodos

Esta investigación cubre las áreas de pesca donde realiza sus actividades la flota sardinera en la costa occidental de Baja California, desde Islas Coronado (32°32' N) hasta Punta Baja (29°00' N) (Fig. 1).

Se obtuvieron muestras aleatorias de aproximadamente 12 kg de las descargas comerciales de los barcos de la flota sardinera que operó en la costa occidental de Baja California durante 2005, entre tres y cinco recolectas semanales, con las que se realizó un muestreo masivo (con un total de 16 778 individuos en el año). Se midieron todos los individuos a fin de obtener la estructura por clases de longitudes y de la distribución obtenida se tomó un número de individuos proporcional de cada clase para efectuar el muestreo biológico (3 088 individuos), se registraron los datos biométricos individuales: longitud patrón (LP, cm), peso total (PT, g), peso eviscerado (PE, g), el sexo y madurez observados visualmente. Las gónadas de cada individuo fueron removidas, pesadas (PG, g) y preservadas en una solución de formalina a 10%, neutralizada con fosfatos.

En el laboratorio se obtuvo de cada par de gónadas una muestra de la parte central para su proceso histológico. Utilizando un procesador de tejidos ATP1, las muestras se deshidrataron en

cambios graduales de alcohol de 70% a 100%, se transparentaron en tres cambios de xileno, se impregnaron en Paraplast; se incluyeron en parafina con un inclusor Thermoline. Se obtuvieron cortes de cinco a siete micras de espesor con un microtomo rotatorio American Optical. La coloración del tejido se realizó con la técnica de Hematoxilina-Eosina (Humason 1979).

Las laminillas obtenidas con este proceso, se analizaron histológicamente para determinar el estado de madurez sexual, de acuerdo con el desarrollo de la ovogénesis y espermatogénesis en las gónadas observadas en los individuos capturados en cada uno de los muestreos. Para asignar su estadio se siguieron los criterios de Zukerman y Weir (1977), Guraya (1978), Hunter y Golberg (1980), Wallace y Selman (1981), Hunter y Macewicz (1985), Billard (1986), Guraya (1986), Cotero (1987), Selman y Wallace (1989), Cotero (2000), Jalabert (2005), Kopiejewska y Kozłowski (2007), Miura y Miura (2011), Wootton y Smith (2015). Los datos se procesaron mensualmente. Para identificar diferencias de longitud entre las hembras y los machos, se realizaron pruebas de medias, se obtuvo la estadística descriptiva con el programa Statistica. Se obtuvo la distribución de longitudes tanto de muestreos masivos como biológicos. También se analizó, por sexos y por mes, la proporción de individuos inactivos o en reposo –sin actividad gametogénica– y activos

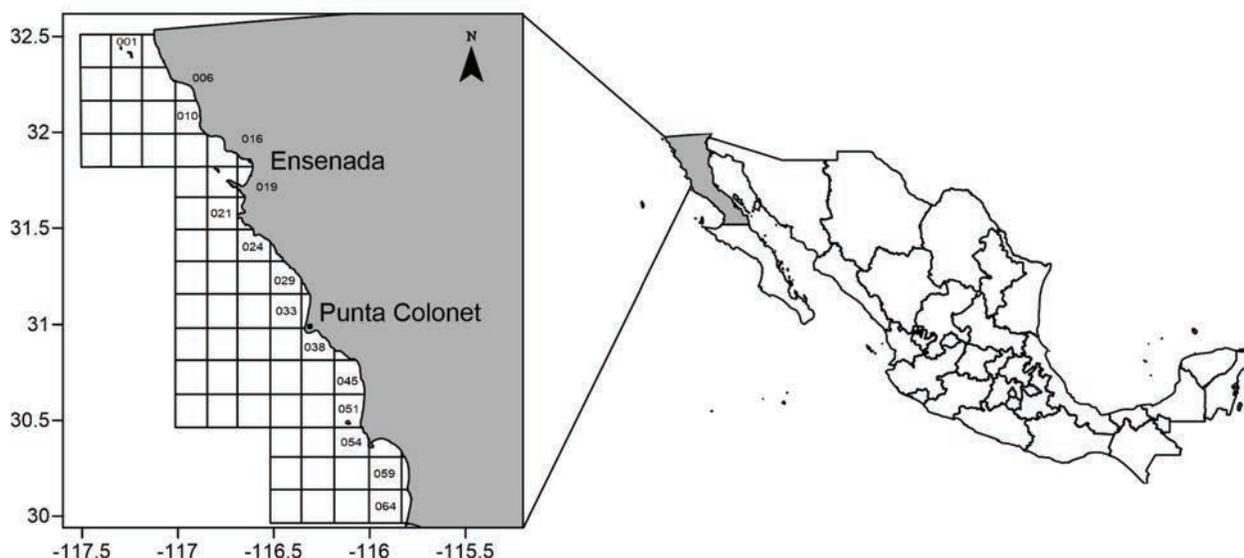


Fig. 1. Ubicación de las áreas de pesca donde tiene influencia la flota sardinera, desde las Islas Coronado hasta Punta Baja, Baja California, México.

–con actividad gametogénica–. A partir de los individuos activos sexualmente se determinó la longitud de primera madurez, aplicando la ecuación logística:

$$P(l) = \frac{e^{(\beta_0 + \beta_1 l)}}{1 + e^{(\beta_0 + \beta_1 l)}} \quad \text{Ec. 1}$$

donde:  $P(l)$  = probabilidad de individuos maduros a la longitud  $l$ ,  $\beta_0$  y  $\beta_1$  = constantes de los parámetros del intercepto y la pendiente, respectivamente.

Se compararon los resultados del análisis del presente estudio con los de otros dos años (2009 y 2012), a fin de comprender la variabilidad reproductiva de este recurso.

## Resultados

La estructura de tamaños general obtenida de los muestreos masivos realizados durante 2005, entre las clases de longitud de 115 mm a 225 mm de LP se indica en la *figura 2*.

La *figura 3* muestra la estructura de longitudes por sexo, del análisis de los datos de los muestreos biológicos ( $n = 3\,088$ ), de manera representativa del muestreo masivo, cuyos organismos fueron analizados en el laboratorio. La prueba de diferencia de medias y la estadística descriptiva, indicaron con 85% de confianza, que hay una diferencia significativa en el tamaño promedio de los individuos: las hembras fueron más grandes ( $174 \text{ mm} \pm 14.65 \text{ mm de LP}$ ) que

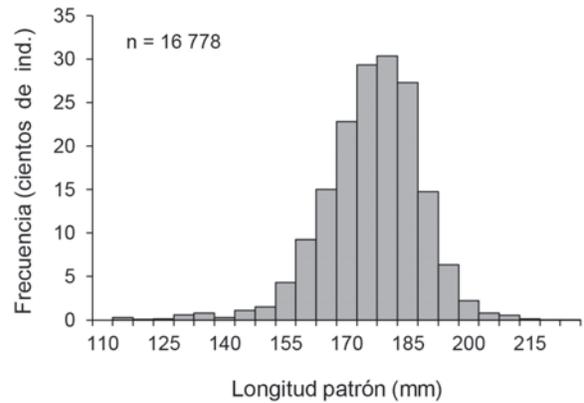


Fig. 2. Estructura de longitudes de la sardina del Pacífico *Sardinops sagax* observada de los muestreos masivos realizados durante la temporada del 2005.

los machos ( $171 \text{ mm} \pm 14.23 \text{ mm de LP}$ ), con una moda en 178 mm y 170 mm de LP para hembras y machos, respectivamente.

Uno de los aspectos importantes en el estudio de la reproducción utilizando la herramienta de la histología, es la determinación del sexo y la madurez. Al analizar los resultados estadísticamente se encontró, con 99 % de confianza, que no existe una diferencia significativa al determinar de manera visual el sexo *versus* la observación histológica; no así en la asignación de la madurez, donde se encontró una diferencia altamente significativa, por tanto, se consideró que la determinación de la madurez debe hacerse con ayuda de la histología, lo que permitirá definir el tipo de reproductor y los parámetros de reproducción con mayor fidelidad.

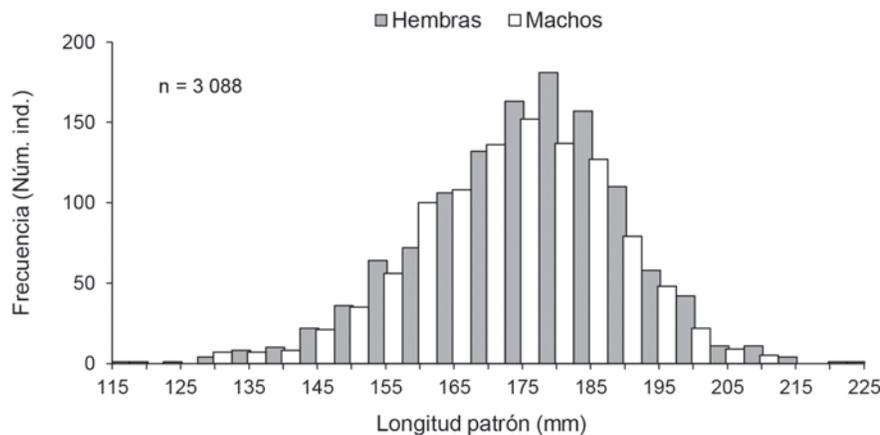


Fig. 3. Distribución de longitudes de hembras y machos de la sardina del Pacífico *Sardinops sagax*, durante la temporada 2005.

**Análisis histológico.** La gametogénesis es el proceso fundamental en la historia de vida de un organismo que se reproduce sexualmente, por medio del cual se perpetúa como especie. Su comprensión es relevante para entender los mecanismos y desarrollo de las fases que componen su biología reproductiva, sobre todo en especies que se aprovechan comercialmente, con la finalidad de elaborar y/o mejorar instrumentos para su manejo. Por ello se hace hincapié en la necesidad de la descripción de la formación y el crecimiento de las gametas en ambos sexos.

Los órganos reproductores de la sardina del Pacífico *S. sagax*, ovarios y testículos, donde se lleva a cabo la gametogénesis, son pareados, alargados de morfología fusiforme (Fig. 4). Están ubicados en la cavidad abdominal, entre la vejiga natatoria y el intestino, unidos a la pared celómica por mesenterio, en el extremo posterior se unen por cortos conductos que dan lugar a un gonoducto en la hembra y a un conducto espermático en los machos.



Fig. 4. Órganos reproductores (gónadas) de la sardina del Pacífico *Sardinops sagax*, a) ovarios y b) testículos.

### Ovarios

Están cubiertos por una túnica albugínea, internamente están formados por un tejido intersticial o estroma y un epitelio germinativo, que forma regiones lamelares donde se desarrollan los ovocitos pasando por diferentes estadios. La morfología de los ovocitos es diferente de acuerdo con el grado de avance de los procesos gametogénicos, de previtelogénesis y de vitelogénesis,

así como el desarrollo de las estructuras que se forman alrededor de los ovocitos en crecimiento, compuestas de teca, capa granulosa, zona radiata o pelúcida. En conjunto dan lugar a los diferentes estados reproductivos.

A continuación se describen las estructuras identificadas durante el proceso de ovogénesis de las hembras en función del desarrollo de los ovocitos y la organización del ovario.

### Clasificación de ovocitos

**Ovocitos no vitelados.** Los ovocitos primarios resultado de la división mitótica de las células primordiales del epitelio germinativo, ovogonias, no contienen vitelo. En esta fase, el crecimiento de los ovocitos se inicia con células diploides; se observaron diferentes fases de la profase meiótica. Los ovocitos se caracterizan por poseer un nucléolo prominente, acidófilo, que ocupa la mayor parte de la célula. El citoplasma es escaso y altamente basófilo. Se detectó también el crecimiento de los ovocitos por medio de dos estadios: 1) ovocitos con nucléolo-cromatina caracterizados por la relación del nucléolo con las fibras de cromatina (Fig. 5A). 2) Ovocitos con nucléolos perinucleares tempranos que se identifican por ser de mayor tamaño, por su relación con la cromatina y el incremento del número de nucléolos que migran a la periferia del nucleoplasma; no se detecta aún la capa granulosa, pero es posible observar células de la teca (Fig. 5B).

**Ovocitos parcialmente vitelados.** En este paso, el proceso meiótico se detiene y la mayor actividad se dedica al crecimiento del ovocito con el inicio de la vitelogénesis. Estos ovocitos se reconocen por el incremento de tamaño y la aparición de gran cantidad de vesículas de vitelo características del estadio “alveolo cortical”, producto del acopio de vitelo. Es posible observar una o varias hileras de vesículas de vitelo en las cercanías de la membrana celular del ovocito; el núcleo es acidófilo, el citoplasma reduce su basofilia por la inclusión de vitelo. En la parte exterior se observa una capa delgada de células y capilares, evidencia más clara de la teca en este estadio. Inmediatamente después, en dirección del núcleo, se observa la membrana basal y el desarrollo de las células foliculares tipo granular,

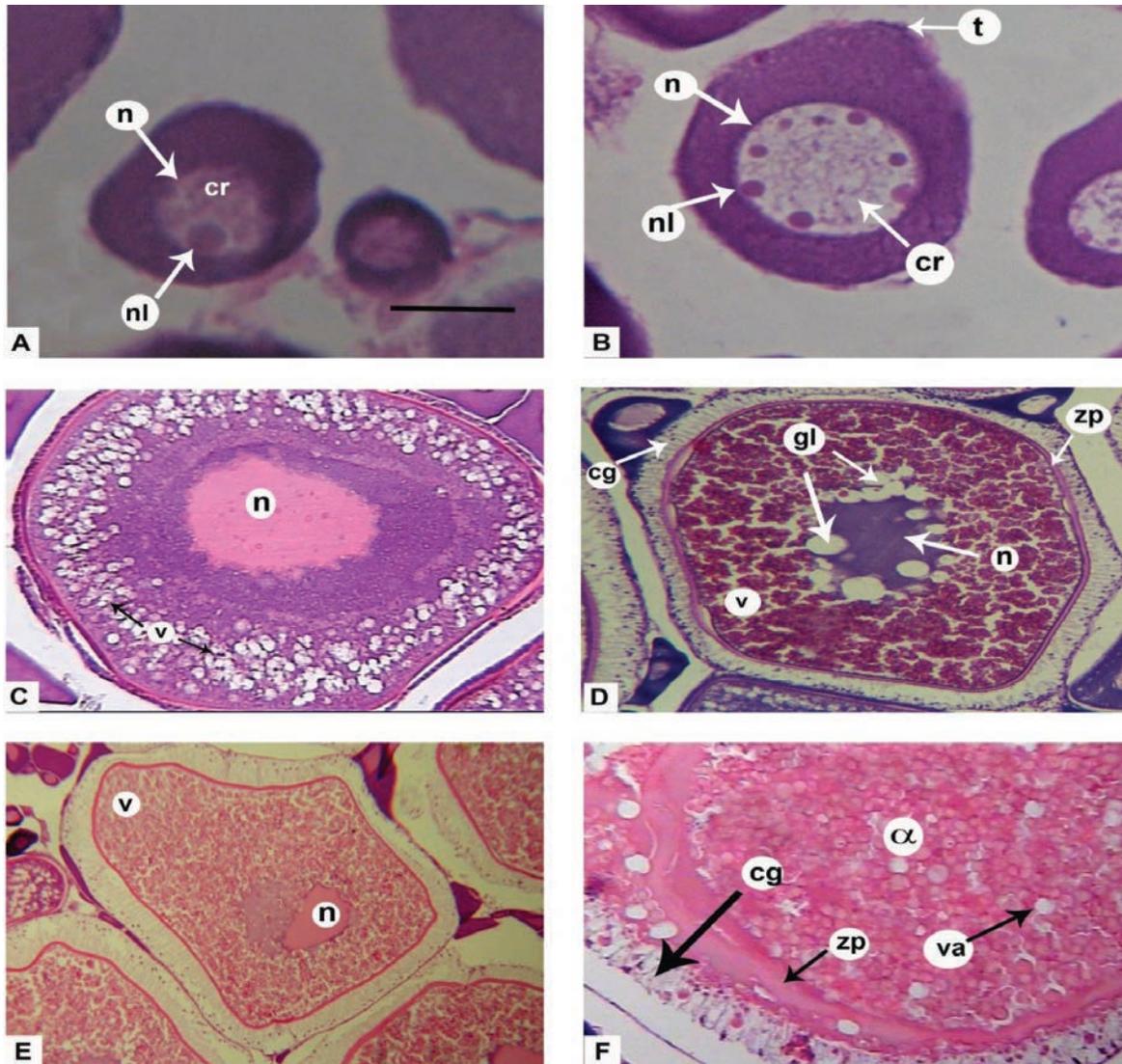


Fig. 5. Tipos celulares observados durante el desarrollo gonadal de las hembras de la sardina del Pacífico *Sardinops sagax* de la costa occidental de Baja California. **A.** Ovocito no vitelado en etapa nucléolo-cromatina, X500. **B.** Ovocito no vitelado en fase de crecimiento con nucléolos perinucleares, ya son detectables las células de la teca (t), X500. **C.** Ovocito parcialmente vitelado, inicio de vitelogénesis. X112. **D.** Ovocito vitelado en fase de formación de la gota lipídica, X112. **E.** Ovocito vitelado en fase de migración nuclear, X112. **F.** Ovocito vitelado, fase atresia ( $\alpha$ ) alfa X500. cr = cromatina, cg = capa granulosa, gl = gota lipídica, n = núcleo, nl = nucléolo, t = teca, zp = zona pelúcida, v = vitelo, va = vacuola.

inicio del folículo del ovocito. Entre esta capa y la membrana de la célula es posible identificar la zona radiata o pelúcida (Fig. 5C).

**Ovocitos vitelados.** Se incrementa considerablemente el volumen del citoplasma que en esta fase es acidófilo, debido a las vesículas de vitelo que se acumulan alrededor del núcleo y la periferia del ovocito. El núcleo es basófilo y está rodeado de vesículas que darán lugar a la gota lipídica; hacia el exterior, la zona radiata es delgada y refringente; la capa granulosa formada de

epitelio cúbico simple es muy evidente; es posible distinguir las células de la teca y el estroma vascularizado (Fig. 5D).

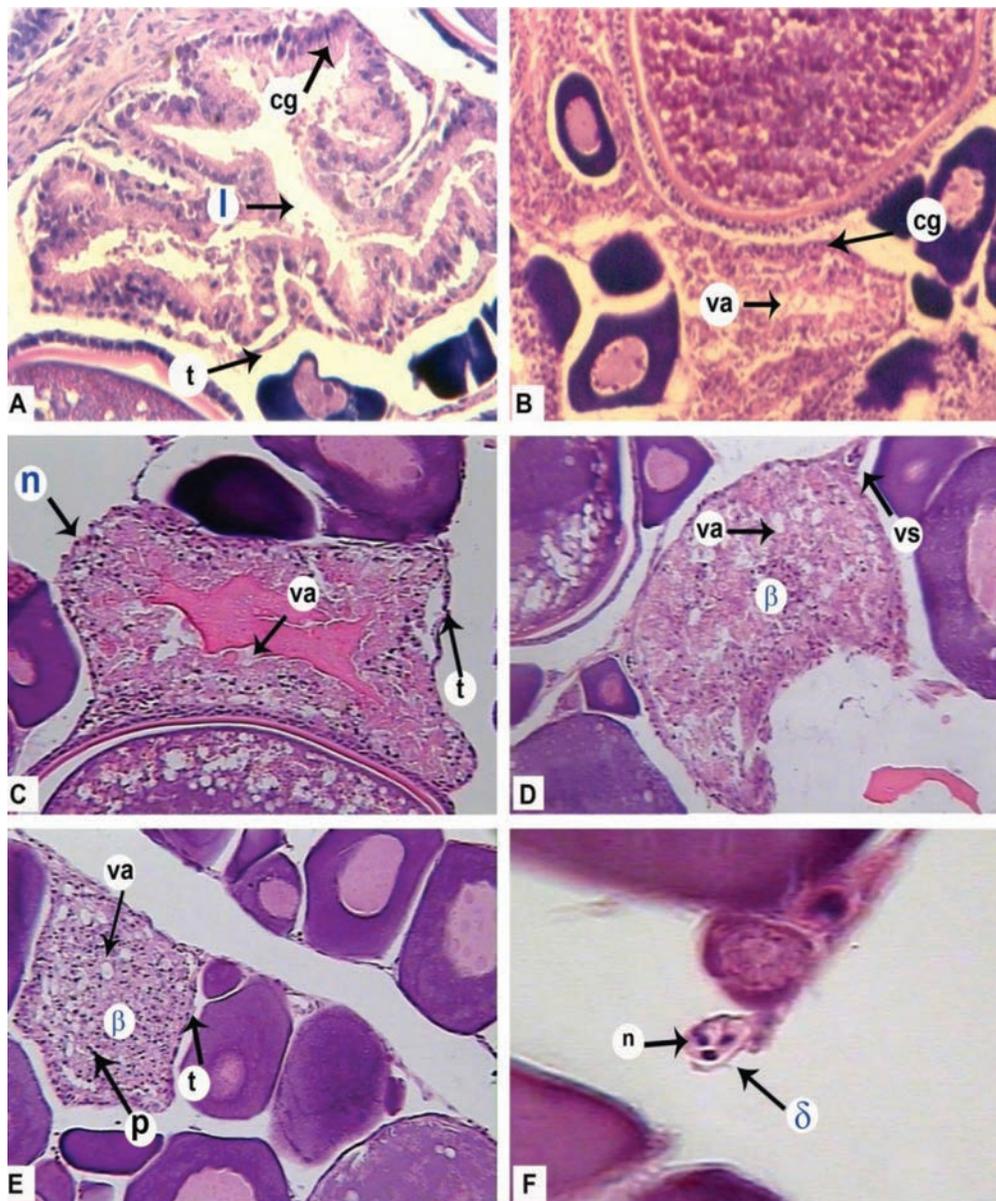
**Migración nuclear.** En fase más avanzada de los ovocitos vitelados se observa la migración del núcleo hacia el polo animal. La zona radiata es delgada y refringente, el epitelio cúbico simple de la zona granulosa es más amplio (Fig. 5E). Esta fase precede a la hidratación, donde el ovocito crece considerablemente en tamaño y las gotas de vitelo se fusionan antes del rompimiento

del folículo para dar lugar a la ovulación. Es la fase final del proceso meiótico, con células haploides, listas para la fecundación.

**Atresia.** Proceso que sucede en el ovario como parte de la regeneración de la gónada después del desove, aunque también puede reflejar condiciones ambientales o patológicas la reabsorción, para reestructurar el ovario se inicia con un proceso de atresia (Fig. 5F). En este evento se

afecta a todo tipo de ovocitos por hipertrofia, la fragmentación y la lisis de las diferentes partes de las células hasta formar conglomerados celulares, de acuerdo con el nivel de reabsorción, hasta desaparecer del ovario.

En este estudio se identificaron los niveles de atresia tanto en los folículos postovulatorios como en los ovocitos. Se describen a continuación y se muestran en la figura 6.



**Fig. 6.** Estructuras observadas en ovarios en condición de posdesove de la sardina del Pacífico *Sardinops sagax* de la costa occidental de Baja California. **A.** Folículo postovulatorio de menos de 12 horas, X112. **B.** Folículo postovulatorio de un día, X112. **C.** Folículo postovulatorio de más de 24 horas, X112. **D.** Beta atresia durante el proceso de reproducción, X112. **E.** Beta atresia en ovario ya reestructurado para iniciar reposo, X112. **F.** Delta atresia, estructuras que tardan en reabsorberse y que indican que ya hubo reproducción, X500. estructura tipo  $\beta$  = beta, cg = capa granulosa,  $\delta$  = delta, l = lumen, n = núcleo, p = picnosis, t = teca, va = vacuola, vs = vaso sanguíneo.

Los folículos postovulatorios y la teca tienen un papel importante en la regulación de la vitelogenénesis, en la recepción y la regulación de los compuestos hormonales de la glándula maestra –pituitaria– durante y después de la maduración del ovario de los peces.

Una vez que se realiza la ovulación, se distinguen estructuras producidas en el proceso: los folículos postovulatorios, formados por la teca y las células de la capa granulosa. Éstas sufren hipertrofia y degeneran hasta ser reabsorbidas por el ovario; en este proceso es posible observar diferentes fases.

*Folículo postovulatorio día\_0.* Esta estructura es la parte que ha permitido la maduración del óvulo, formada por la capa granulosa y la teca, que toman diferentes aspectos morfológicos, de acuerdo con el tiempo en que se realizó el desove. En la *figura 6A* se observa un folículo de menos de 12 h (o día\_0), que se caracteriza por su amplio lumen, la capa granulosa tiene forma muy sinuosa y flácida, las células del epitelio simple aún muestran un orden y los núcleos lucen ordenados y refringentes. Las células de la teca son muy evidentes y en buen estado, así como el grado de vascularización en esta región.

*Folículo postovulatorio día\_1.* Esta estructura indica que la hembra fue capturada cuando tenía un día de haber desovado, se observa una marcada reducción en tamaño del lumen, se observan vacuolas como parte del proceso degenerativo de la estructura; es difícil diferenciar la membrana celular de las células de la capa granulosa y los núcleos con marcada picnósis, al igual que las células de la teca (Fig. 6B y C).

*Atresia alfa.* Cuando se inicia el término de la temporada reproductiva, se observan diferentes fases de reabsorción de los ovocitos, en particular de los vitelados, lo que indica la probabilidad de que el desove continúe o llegue a su fin. La principal característica es que durante la descomposición de la zona radiata, ésta se engruesa, contrae y deforma; las células de la capa granulosa muestran hipertrofia y los núcleos picnósis generalizada, con aparición de gránulos y vacuolas como parte del proceso de reabsorción tanto en esta región, como en el citoplasma (Fig. 5F).

*Atresia beta.* Esta estructura es un estado más avanzado en la reabsorción, que se caracteriza por la teca que va constriñendo toda la estruc-

tura, abundantes vacuolas, ausencia de lumen y de membrana celular y no se identifica la capa granulosa, hay incremento de picnósis nuclear. Se observa en el periodo de máxima reproducción, cuando la reabsorción es más rápida, pues el proceso de maduración es más frecuente y se están produciendo diferentes clases de ovocitos (Fig. 6D). También se observa antes de iniciar el proceso de reposo reproductivo y sólo se detecta conjuntamente con ovocitos inmaduros (Fig. 6E). En esta fase de atresia no es posible saber si es reabsorción de un folículo o un ovocito.

*Atresia delta.* Esta estructura atrésica tiene gran duración: se conforma de pequeños cúmulos celulares remanentes de pigmentación amarillenta, no se percibe ya membrana celular y los núcleos son picnóticos. Se detecta en ovarios inmaduros e indica la diferencia entre una hembra virgen y una hembra que ya se ha reproducido (Fig. 6F).

## Testículos

La espermatogénesis se realiza también en órganos pareados con forma de saco –los testículos–. La capa albugínea que lo cubre, se caracteriza histológicamente por su cubierta de tejido conjuntivo, con presencia de fibroblastos, fibras musculares y vasos sanguíneos. Internamente se observa un túbulo seminífero que ocupa todo el espacio, está recubierto de epitelio germinativo, posee estroma y un conducto espermático a lo largo de cada gónada; se une en un gonoconducto en la parte posterior. Durante el proceso espermatogénico hay estructuras celulares en cada fase diferente de desarrollo, características de las gónadas masculinas:

*Espermatogonias.* En el epitelio germinativo se observan estas células al inicio del desarrollo gametogénico, aisladas primero y agrupadas en cistos al desencadenarse la división celular por mitosis para producir espermátocitos.

*Espermátocitos.* La división meiótica celular de las espermatogonias se produce dentro de los cistos a lo largo de las diferentes fases de la división meiótica; durante el proceso se formarán espermátocitos primario y secundarios.

*Espermátides.* En la segunda división meiótica, los espermátocitos darán lugar a células

denominadas espermatídes, ya como células haploides.

*Espermatozoides.* Al producirse las espermatídes se lleva a cabo el proceso de espermatogénesis; las espermatídes, al madurar, dan lugar a los espermatozoides, que son liberados de los cistos hacia el lumen del túbulo seminífero por el que viajan hacia el conducto espermático donde, están listos para la liberación y para participar en la fecundación de ovocitos durante la época reproductiva.

## Estadios de maduración gonadal

### Ovarios

Se determinó la etapa de desarrollo reproductivo en función de la actividad en cada ovario, para establecer el ciclo a lo largo del tiempo. A continuación se describen las fases de desarrollo de ovarios identificadas en las hembras estudiadas.

*Inmaduro.* El ovario presenta lamelas rodeadas de epitelio germinativo que contiene sólo ovocitos no vitelados, algunas atresias delta que indican que hubo ya reproducción; en el caso de hembras vírgenes, estas estructuras están ausentes (Fig. 7A).

*Madurando.* En esta etapa de ovario, la principal proporción de ovocitos es no vitelada y parcialmente vitelada, son células en fase de alveolo cortical. El ovario no muestra atresia ni estructuras de desove; hay la misma proporción de ovocitos y presencia de algunos ovocitos vitelados (Fig. 7B).

*Maduro sin desove.* El ovario muestra abundancia de ovocitos vitelados, sin folículos postovulatorios ni cuerpos atrésicos, así como baja presencia de ovocitos no vitelados, lo que indica plena actividad reproductiva (Fig. 7C). Se identifican diferentes fases de desarrollo reproductivo en esta etapa; un estadio más avanzado es de ovarios con abundancia de ovocitos vitelados en proceso de formación de la gota lipídica alrededor del núcleo (Fig. 6D). Otra fase antes del desove presenta ovarios con ovocitos vitelados con migración nuclear, u ovocitos hidratados; este último estadio indica que es inminente el desove del grupo de los ovocitos maduros hidratados.

*Maduro con desove.* El ovario contiene ovocitos no vitelados, parcialmente vitelados, en fase alveolo cortical y vitelados, así como folículos postovulatorios preparándose para la maduración de un nuevo grupo de ovocitos que serán liberados en pocos días (Fig. 7E). Se observan estructuras de atresia temprana (beta), lo que indica gran actividad reproductiva, representativa del máximo de reproducción, pero no hay ovocitos en alfa atresia.

*Recuperación o reabsorción.* El ovario presenta estructuras de reabsorción generalizada, ovocitos no vitelados, pocos ovocitos parcialmente vitelados, algunas atresias beta y más de 50% de los ovocitos vitelados está con alfa atresia, lo que indica baja probabilidad de que estos ovocitos vayan a ser liberados en esa temporada. Son un indicador de que el periodo reproductivo ha cesado y se inicia el proceso de recuperación del ovario (Fig. 7F).

### Testículos

Se determinó la etapa de madurez sexual, en función de las estructuras encontradas en cada gónada masculina, para establecer el ciclo reproductivo a lo largo del tiempo. Se identificaron las siguientes fases de desarrollo gametogénico en los testículos de los machos estudiados.

*Inmaduro.* Caracterizados por túbulos rodeados de epitelio germinativo con cistos que presentan sólo espermatogonias. Testículo acidófilo (Fig. 8A).

*Madurando.* Al igual que como sucede con las hembras, en los túbulos se observa gran actividad mitótica, en el epitelio germinativo cistos en diferentes fases gametogénicas, espermatogonias, espermatoцитos, espermatídes y, en la luz, algunos espermatozoides; este tipo de testículo es característico del inicio de la actividad reproductiva (Fig. 8B).

*Maduro sin liberación.* Los túbulos están expandidos por la presión que ejerce la abundancia de espermatozoides del lumen del túbulo hacia la periferia, donde el epitelio germinativo es reducido y sólo se puede observar un número reducido de cistos con espermatoцитos y espermatídes. El conducto espermático está colmado de espermatozoides; testículo totalmente basófilo (Fig. 8C).

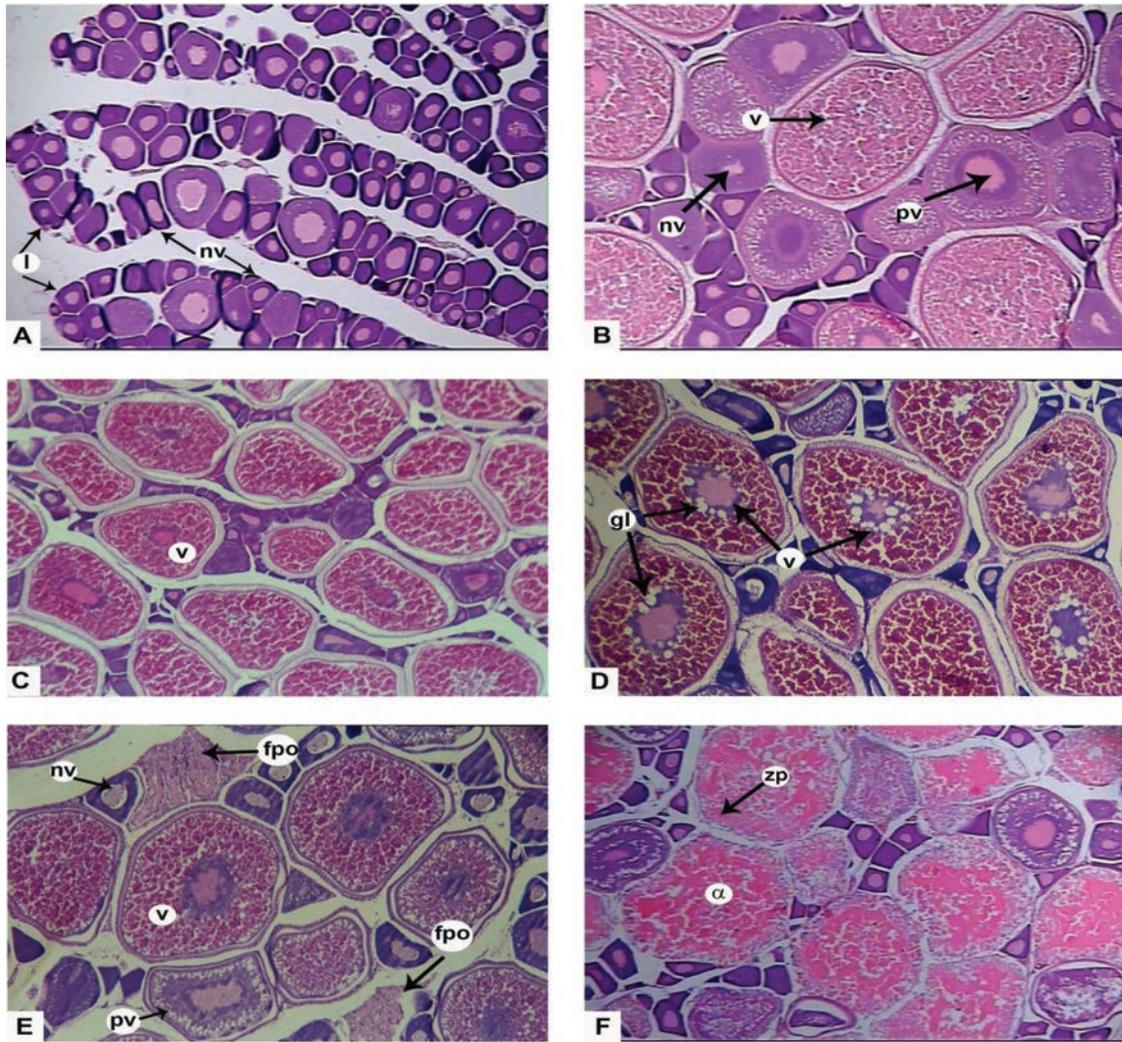
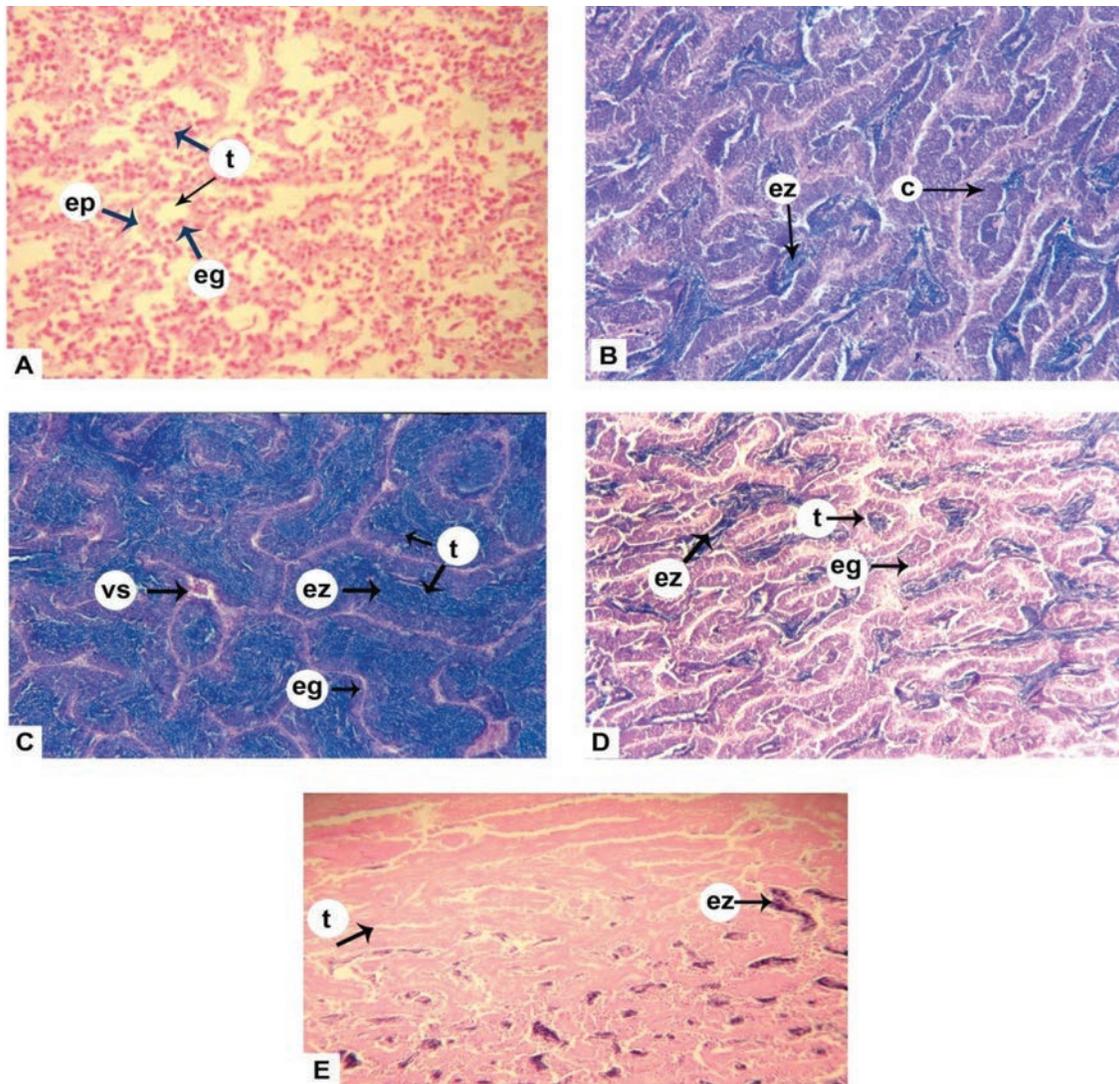


Fig. 7. Clasificación de las fases de desarrollo de ovarios observados durante el ciclo reproductivo de la sardina del Pacífico *Sardinops sagax* de la costa occidental de Baja California. **A.** Inmaduro. Lamelas foliculares con presencia de ovocitos no vitelados, X11.2. **B.** Madurando. Ovocitos vitelados, parcialmente vitelados y no vitelados, es posible observarlos al inicio de la actividad reproductiva, X11.2. **C.** Maduro sin desove. Predominancia de ovocitos vitelados, aunque también estén presentes ovocitos parcialmente vitelados y no vitelados en baja proporción. X11.2. **D.** Maduro sin desove con formación de la gota lipídica, X11.2. **E.** Maduro con desove. Presencia de folículos postovulatorios, se observa el reinicio de un nuevo grupo de maduración de ovocitos, X11.2. **F.** Atrésico. Alta proporción de ovocitos vitelados atrésicos en fase alfa. X11.2.  $\alpha$  = alfa, l = lamela, gl = gota lipídica, nv = no vitelado, pv = parcialmente vitelado, v = vitelado, fpo = folículo postovulatorio, zp = zona pelúcida.

*Maduro con liberación.* El testículo muestra actividad reproductiva, algunos túbulos están vacíos por liberación reciente de gametos, mientras que en otros se observa dinamismo en el epitelio germinativo con cistos con espermatogonias, espermatocitos, espermátides y en el lumen, espermatozoides, indicando el reinicio de maduración (Fig. 8D). El conducto espermático muestra regiones repletas de espermatozoides y otras flácidas, producto de la expulsión.

*Recuperación.* Se observa la mayor parte del testículo vacío en plena reabsorción, los túbulos y el conducto espermático están flácidos con acidofilia generalizada, en la mayor parte únicamente se aprecia epitelio germinativo inactivo; sólo algunos espermatozoides en pocas regiones del túbulo espermático (Fig. 8E).

Una vez hechas la identificación de las estructuras gonádicas y la clasificación del estado



**Fig. 8.** Clasificación de etapas de desarrollo gonadal de macho de sardina del Pacífico *Sardinops sagax*. **A.** Inmaduro, se observa sólo epitelio germinativo en los túbulos espermáticos. **B.** Madurando, se notan cistos con diferentes tipos celulares, espermatogonias, espermatocitos, espermátides y en algunos túbulos, espermatozoides. **C.** Maduro sin liberación. Los túbulos colmados de espermatozoides. **D.** Maduro con liberación, varios túbulos vacíos, otros reiniciando la maduración con cistos y otros con una buena cantidad de espermatozoides. **E.** Liberación. La mayoría de los túbulos y el conducto espermático están flácidos y sólo quedan algunos pocos espermatozoides en algunos lugares de los túbulos, sin signos de reinicia la maduración. C = cisto, eg = espermatogonias, ep = espermátides, ez = espermatozoide, vs = vaso sanguíneo, t = túbulos.

reproductivo de cada individuo muestreado, los resultados se agruparon por sexo y por actividad reproductiva, de manera mensual, para poder establecer el ciclo reproductivo.

La *figura 9* muestra el comportamiento reproductivo durante el periodo de estudio y su relación con la temperatura durante los años 2005, 2009 y 2012.

En la *figura 10* se observa la variación de los valores mensuales del índice de la temperatura superficial del mar en los últimos 20 años y las anomalías producidas en la región crítica que produce la variación global de la temperatura.

El índice de surgencia anual observado en la región de la costa occidental de Baja California durante los últimos 15 años, se muestra en la *figura 11*.

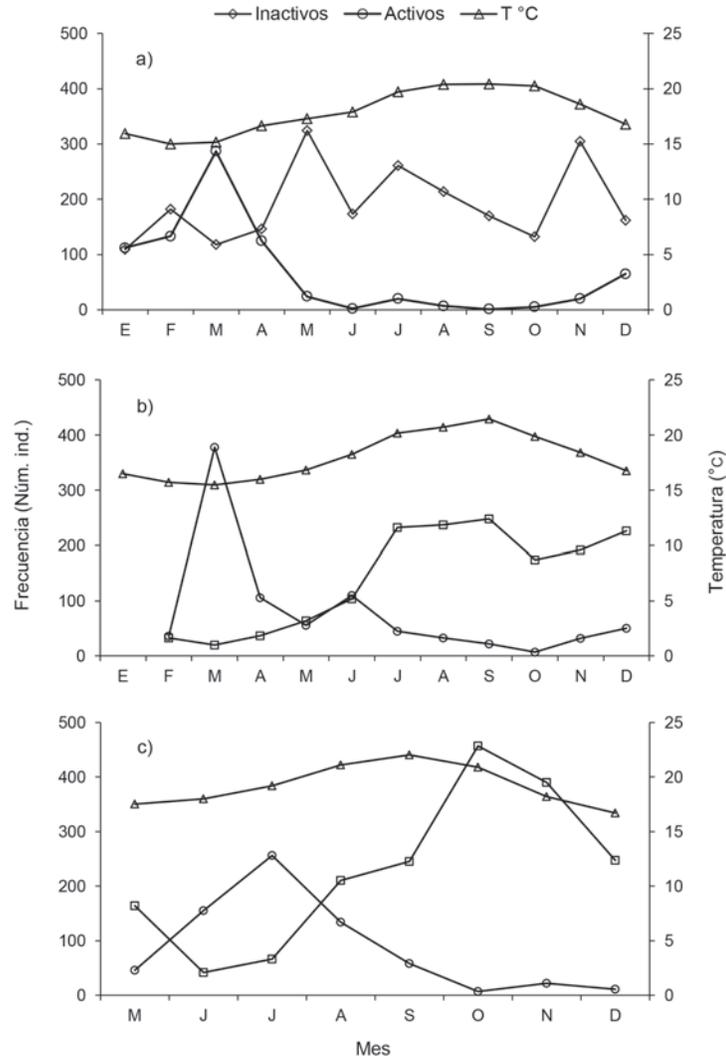


Fig. 9. Ciclo reproductivo de la sardina del Pacífico *Sardinops sagax* de la costa occidental de Baja California y su relación directa con la temperatura superficial del agua del mar. a) 2005, b) 2009 y c) 2012.

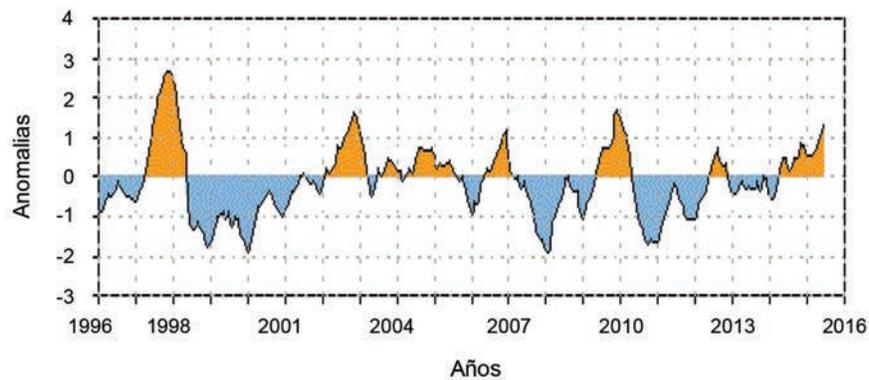


Fig. 10. Anomalías de la temperatura superficial del mar en el Pacífico Central y Ecuador de 1996 a 2015 (Fuente: NOAA).

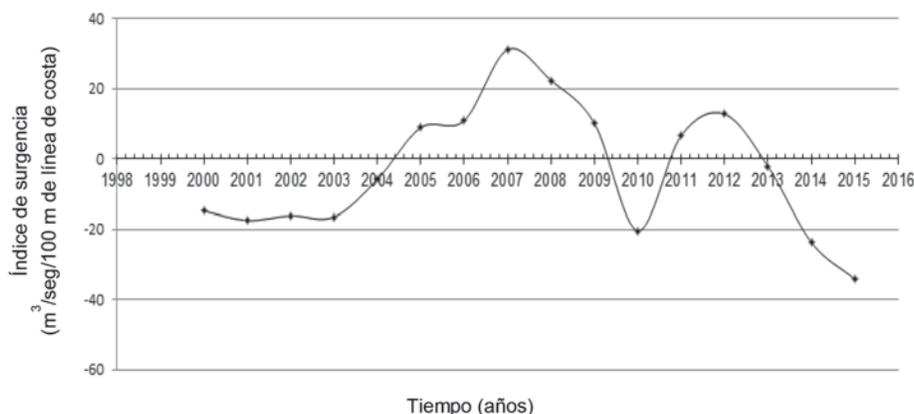


Fig. 11. Índice de surgencias anual en la región de Ensenada, Baja California, estimado para los años 2000 a 2015 (Fuente: NOAA).

Los valores del índice de surgencia estimados mensualmente durante los últimos 15 años para la región de Ensenada, Baja California, se presentan en la figura 12.

La figura 13 muestra la longitud de primera madurez de manera comparativa para los años 2005, 2009 y 2012.

## Discusión

Este trabajo permite ejemplificar la utilidad y la aplicación de herramientas que dan sustento a la información de la investigación obtenida directamente de los actores de la pesca, para coadyuvar al manejo tendiente a la sustentabilidad de los recursos pesqueros.

En los peces, como en los organismos de reproducción sexual, los eventos reproductivos son regulados internamente por un conjunto de hormonas producidas en la glándula maestra – la hipófisis–, que es estimulada principalmente por el medio ambiente, en particular, la temperatura. La producción de hormonas que activan las gónadas, en las hembras, tienen un papel importante en los folículos postovulatorios y en los ovocitos durante la vitelogenénesis. Otra función trascendental es la de los esteroides gonadales, implicados tanto en la diferenciación y la conducta sexual, como en la regulación del ciclo reproductor, la maduración, la vitelogenénesis y el desove, en hembras y espermatogénesis, así como liberación en machos (Pinillos 2003).

El patrón de madurez gonadal observado contribuye a comprender la estrategia reproductiva de esta especie, en donde fue posible distinguir poblaciones de ovocitos en diferentes intensidades y varias veces al año (Fig. 9). El periodo de estudio y la comparación con los otros dos ciclos indican que la sardina del Pacífico *S. sagax* es un organismo iteróparo con comportamiento similar al de la mayoría de los peces.

Se detectó que en los meses de reproducción, durante el desarrollo gonadal había ovarios con diferentes grupos de ovocitos, así como ovocitos vitelados una vez que alcanzaron la hidratación para ser desovados. Se inicia nuevamente la vitelogenénesis del siguiente grupo, mientras los folículos son reabsorbidos, durante el máximo reproductivo mientras las condiciones ambientales son favorables; de la misma manera se detectó que cuando hay variaciones en la temperatura, se dan otros impulsos reproductivos, que desencadenan o inhiben la actividad reproductiva (Fig. 9a).

Aunque normalmente este tipo de estudios se refiere principalmente a las hembras, este análisis comprende igualmente a los machos. Se observó que en los eventos de la maduración gonadal hay un comportamiento similar en hembras y machos, sobre todo en los periodos de reproducción, cuando se detectó liberación parcial en el pico máximo.

En el periodo de estudio se observó el evento reproductivo en las gónadas desde el inicio y el cambio cíclico a lo largo de diferentes fases del desarrollo gametogénico en las hembras y los

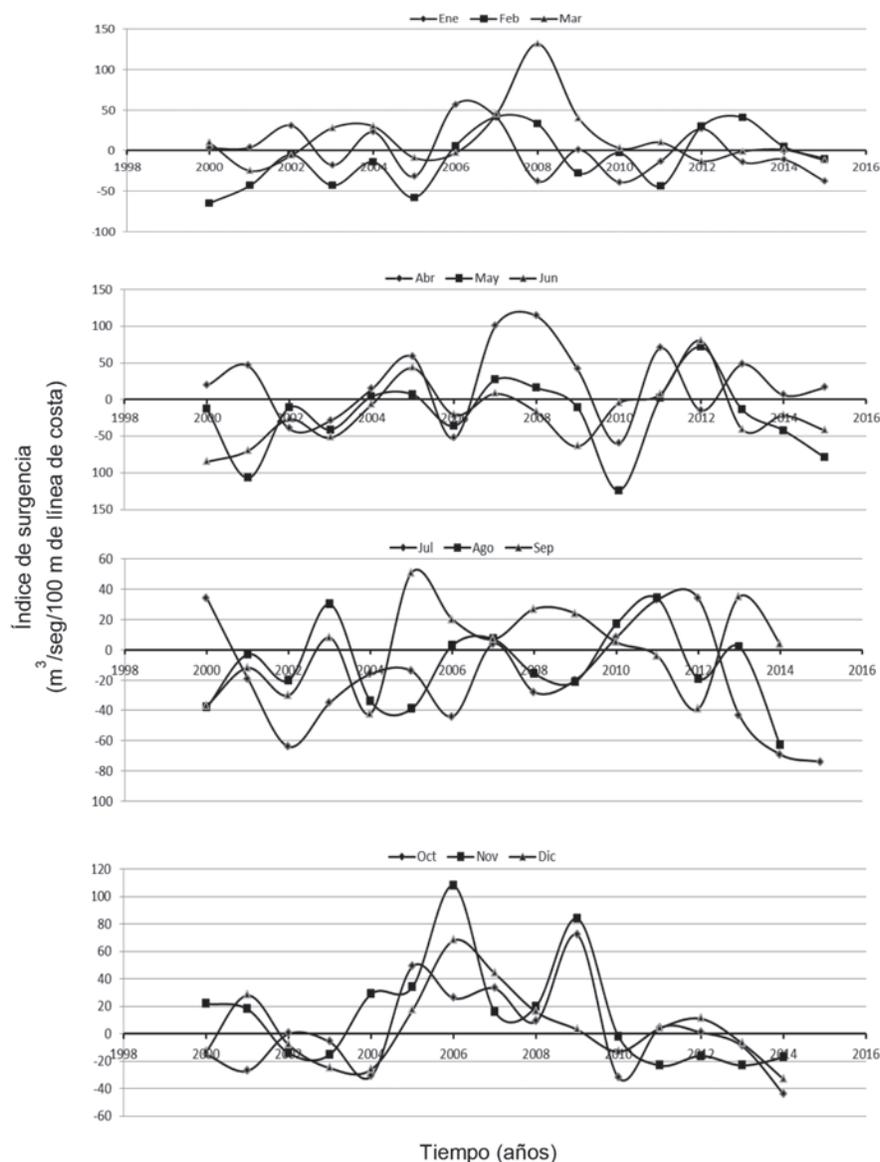


Fig. 12. Serie de tiempo de 1998 a 2014 del índice de surgencia mensual en la región de Ensenada Baja California (Fuente: NOAA 2015).

machos durante el año. Como muestran los resultados de la madurez de los organismos determinada mensualmente, los organismos activos durante el año 2005, durante enero y mayo alcanzaron el máximo reproductivo en marzo, con un ligero repunte en julio e iniciando nuevamente en noviembre. El principal periodo reproductivo estuvo asociado a temperaturas entre 14.9 °C y 16.7 °C (Fig. 9a).

Un aspecto importante es la gran variabilidad que presenta este tipo de reproductores,

reflejo de los cambios ambientales, lo que evidencia la relación directa existente con la temperatura, factor que tiene un papel de acelerador o retardador de la madurez sexual, a lo largo del año. Así, al comparar estos resultados con los registrados durante 2009, se observa que la reproducción se presentó entre febrero y abril con un máximo muy significativo en el mes de marzo y dos pulsos menores en junio y diciembre, con una inactividad manifiesta durante el verano; la temperatura óptima fue entre 14.9 °C y 18.2 °C

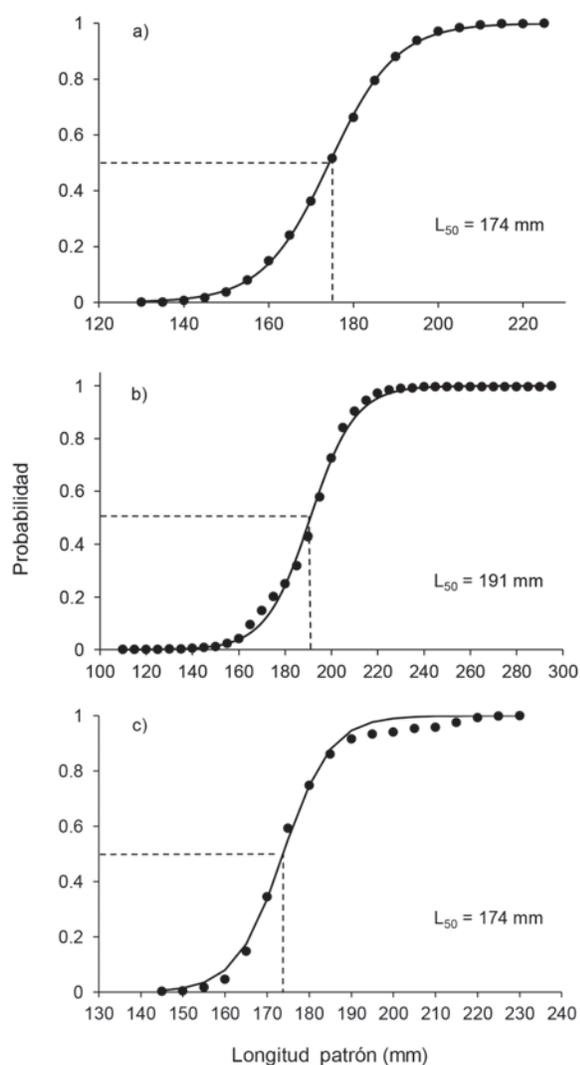


Fig. 13. Longitud de primera madurez estimada durante a) 2005, b) 2009, y c) 2012, para la sardina del Pacífico *Sardinops sagax* de la costa occidental de Baja California.

(Fig. 9b) (Cotero *et al.* 2010<sup>2</sup>). En 2012, el máximo reproductivo se observó de manera sobresaliente entre junio y agosto, a temperaturas que oscilaron entre 18 °C y 21 °C, a diferencia de los años anteriores en los que no se había presentado reproducción significativa en este periodo (Fig. 9c) (Cotero *et al.* 2013<sup>3</sup>).

En los tres años se observa una relación inversamente proporcional de los individuos activos y no activos en el aspecto reproductivo, así, mientras la temperatura varía de forma paulatina; el periodo reproductivo y los impulsos reproductivos menores y su relación con los individuos inactivos se extienden, a la vez que los cambios se dan de manera más suavizada que cuando la variación en la temperatura mensual se produce de manera discontinua (Fig. 9).

Factores externos como la temperatura, la luz y la salinidad, desempeñan un papel preponderante en la maduración, la ovulación y la puesta, debido a su profunda influencia en la sensibilidad folicular, ya que se requieren señales ambientales precisas para su sincronización (Sower *et al.* 1982, Arantes *et al.* 2010); así, la temperatura afecta el desarrollo gonadal en la gametogénesis en varios sentidos, tiene una acción directa a través de la secreción de hormonas producidas en la hipófisis, la tasa de depuración hormonal, la respuesta del hígado a los estrógenos y, finalmente, en la repuesta de las gónadas a la estimulación (Zanuy *et al.* 2009).

Cabe mencionar, que en las temperaturas óptimas observadas en 2005 y 2009 –entre 14.9 °C y 19 °C– cuando se presenta la reproducción, ésta disminuyen en el verano cuando son superiores a los 19 °C, lo que sugiere que puede ser el límite para reproducirse en esta región, ya que el tiempo de puesta está muy relacionado con las condiciones prevalentes en ese momento. Se ha observado que la temperatura también regula las condiciones para el desarrollo de los huevos y larvas (Lasker 1965), y una vez que son liberados al mar, junto con las condiciones ambientales y de alimentación adecuadas para los descendientes (Hempel 1965), marcará la fuerza del éxito reproductivo. Asimismo se ha notado que las variaciones de temperatura a lo largo del año alteran la reproducción; si disminuye se induce la reproducción; mientras que en el intervalo de temperatura óptimo, es exitosa y puede prolongar

2. Cotero CE, H Valles R y BC García H. 2010. Biología de la reproducción de la sardina *Sardinops caeruleus* de la costa occidental de Baja California durante 2009. Informe de investigación (Documento interno). Dirección General del Pacífico Norte. Instituto Nacional de Pesca. 19p.

3. Cotero CE, H Valles R, R Sánchez R, I Ortega S y R Nava O. 2013. Biología de la reproducción de la sardina *Sardinops caeruleus* de la costa occidental de Baja California durante 2012. Informe de investigación (Documento interno). Dirección General Adjunta de Investigación Pesquera en el Pacífico. Instituto Nacional de Pesca. 23p.

la temporada reproductiva (Fig. 9) (Cotero *et al.* 2010<sup>2</sup>, 2013<sup>3</sup>), por lo que la sardina de esta región normalmente es un reproductor de invierno-primavera.

En los últimos 15 años, la variación mensual de los valores de los índices de la temperatura superficial del mar y sus anomalías en la región el Pacífico Central y Ecuador, donde se originan los cambios críticos que influyen globalmente en la temperatura por efecto de eventos tales como El Niño o La Niña (Fig. 10) (Shi 2015), así como las repercusiones del calentamiento global, los vientos, las surgencias, ayudan a comprender mejor el comportamiento reproductivo de la sardina del Pacífico, organismo altamente sensible a los cambios ambientales que no sólo regula su actividad reproductora y su distribución espacial, sino que tiene relevancia en otros aspectos como la producción de alimento y el transporte de los productos de la reproducción (Bakun 1990).

En la *figura 11* se muestran los índices de surgencia, en promedio anual, y se observa que la incidencia de reproducción se ha presentado también cuando el transporte es moderado, como durante los años analizados (2005-2012). Al analizar la variación mensual de las surgencias con el periodo de reproducción más alto de cada año, se observa coincidencia con los valores moderados de transporte (Fig. 12), lo que asegura el éxito reproductivo.

La dinámica y la organización funcional de las gónadas comprueban que la estrategia reproductiva de la sardina del Pacífico *S. sagax* es de una especie con reproducción asincrónica o parcial, o de desove en tandas o grupos (Bagenal 1978, Wallace y Selman 1981, Lambert y Ware 1984, Wootton 1984, Fordham y Trippel 1999, Murua y Saborido-Rey 2003), lo que le permite, posiblemente por su tamaño, que la población produzca óvulos en diferentes momentos. Esto significa que el número de puestas será mayor y, por tanto, habrá mayor sobrevivencia de la descendencia. Lo anterior incrementa la probabilidad de que se eleve el número de organismos que alcancen la adultez y logren reproducirse, con lo que se mantiene la existencia de la especie en el ecosistema marino. Este comportamiento reproductivo hace que su fecundidad sea indeterminada.

El caso excepcional de la actividad reproductora significativa de esta especie en el área de estudio durante 2012 en los meses de verano, a temperaturas entre 18 °C y 21 °C, confirma lo que se ha venido observando en los últimos años: hay variabilidad tanto en el tamaño de los organismos, como en la época de reproducción, en la longitud de primera madurez, así como posibles cambios en su distribución espacial. Desde 2013 no se han registrado capturas en Canadá, a principios del 2015 se impuso una moratoria temporal a la pesquería de sardina en California y la baja abundancia del recurso en la costa occidental de Baja California, sugieren que tal vez haya un corrimiento de los stocks, tanto de norte a sur como de sur a norte, debido posiblemente a la variación ambiental y al esfuerzo aplicado en los últimos años, hacia la reconocida zona núcleo de concentración poblacional y región de refugio de la sardina del Pacífico, en la Bahía Vizcaíno (Lluch-Belda *et al.* 2003), desde donde se podría expandir al recuperarse las condiciones ambientales óptimas, la estructura y densidad poblacional.

En la *figura 13* se muestra, comparativamente, la diferencia de valores obtenidos para la longitud de primera madurez estimada, para el año de estudio 2005 (Fig. 13a), con las estimaciones para 2009 y 2012 (Figs. 13b y c), variabilidad que se ve afectada tanto por el comportamiento de la flota, como por las condiciones medioambientales que imperan cada año. Con base en lo anterior, es necesario llevar un seguimiento continuo de las variables reproductivas en este tipo de reproductores seriados, toda vez que son elementos relevantes para el manejo del recurso.

Al parecer estos organismos utilizan la relación entre la temperatura y el transporte fuera de la costa como táctica para adaptar de forma paulatina su condición de reproductores parciales, a fin de asegurar el éxito reproductivo. Si las condiciones ambientales no son favorables para el éxito reproductivo y coinciden con un fuerte esfuerzo pesquero en la población, ésta podría colapsar y las dificultades para recuperarse serían mayores.

Utilizar herramientas como la histología, en el estudio de este tipo de organismos es relevante para estimar de forma adecuada la madurez,

el ciclo y los parámetros reproductivos, así como la fecundidad. Estos resultados son necesarios en la evaluación de su biomasa y en las normas que permiten regular el aprovechamiento de los recursos de importancia comercial.

### Conclusiones

- La estructura de tamaños varió entre 115 mm y 225 mm de longitud patrón durante el año de estudio.
- Las hembras fueron significativamente más grandes que los machos –174 mm y 171 mm de LP –, con una moda de 178 mm y 170 mm de LP, respectivamente.
- La dinámica y la organización funcional de las gónadas evidencian que la estrategia reproductiva de la sardina del Pacífico *S. sagax* es la de una especie con reproducción asincrónica o parcial, o de desove en tandas o grupos.
- Durante el periodo de estudio, el máximo reproductivo fue en marzo, con un ligero repunte en julio e iniciando nuevamente en noviembre.
- En 2005 se manifestó como reproductor de invierno-primavera, asociado a temperaturas entre 14.9 °C y 16.7 °C.
- Durante 2009 continuó el comportamiento de reproductor de invierno-primavera, con temperaturas óptimas entre 14.9 °C y 18.2 °C.
- Alta variabilidad debida a cambios ambientales, relación directa con la temperatura y la surgencia.
- El comportamiento reproductor de verano de 2012 fue con temperaturas entre 18 °C y 21 °C.
- La variabilidad también se refleja en las estimaciones de la longitud de primera madurez –174 mm, 191 mm y 174 mm de LP – en los años 2005, 2009 y 2012, respectivamente.
- Estos organismos utilizan como táctica reproductiva, las variables ambientales principalmente temperatura y surgencia, para ir adaptando su condición de reproductor parcial, a fin de asegurar el éxito reproductivo.

### Agradecimientos

A los revisores de este trabajo, externos e internos, que permitieron mejorar sustancialmente el artículo. A todos aquellos que de alguna manera contribuyeron a que esta publicación llegara a término. A la memoria del Oceanólogo Alfredo Cota Villavicencio, quien se preocupara por la sustentabilidad de éste y otros recursos pesqueros.

### Literatura citada

- Alheit J, B Alegre, VH Alarcón y BJ Macewicz. 1983. Batch fecundity and spawning frequency of various anchovy (Genus: *Engraulis* population from upwelling areas and their use for spawning biomass estimates. *FAO Fish. Rep.* 291(3): 977-985.
- Arantes FP, HB Santos, E Rizzo, Y Sato y N Bazzoli. 2010. Profiles of sex steroids, fecundity and spawning of the curimata-pacu *Prochilodus argenteus* in The Sao Francisco River, downstream from the Tres Marias Dam, Southeastern Brazil. *Anim. Reprod. Sci.* 118: 830-336.
- Bagenal TB. 1978. Aspects of fish fecundity. *En: DG Shelby (ed.). Ecology of freshwater fish production.* Blackwell Scientific Publication, pp: 75-101.
- Bakun A. 1990. Global climate change and intensification of coastal ocean upwelling. *Science* 247(4939): 198-201.
- Barnes JT, A MacCall, LD Jacobson y P Wolf. 1992. Recent population trends and abundance estimates for the Pacific sardine (*Sardinops sagax*). *CalCOFI Repport* (33): 60-72.
- Billard R. 1986. Spermatogenesis and spermatology of some teleost fish species (1). *Reprod. Nutr. Develo.* 26(4): 877-920.
- Brooks S, CR Tyler y JP Sumpter. 1997. Egg quality in fish: what make a good egg? *Rev. Fish. Biol. Fish.* 7(4): 387-416.
- Cotero ACE. 1987. Ciclo reproductivo, madurez y fecundidad de la anchoveta *Engraulis mordax*: Análisis comparativo en el período 1981-1983. Tesis de Maestría. CICESE. Ensenada, BC. México. 59p.
- Cotero ACE. 2000. Biomasa desovante de anchoveta (*Engraulis mordax*) en el Golfo de California. Tesis de Doctorado. CICESE. Ensenada, BC. México. 121p.
- Evans RP, CC Parrish, JA Brown y PJ Davis. 1996. Biochemical composition of eggs from repeat

- and first-time spawning captive Atlantic halibut (*Hippoglossus hippoglossus*). *Aquaculture* 139: 139-149.
- FAO. 2010. *Estadísticas de pesca y acuicultura*. Food and Agriculture Organization de las Naciones Unidas, Roma. 78p.
- Fordham SE y EA Trippel. 1999. Feeding behaviour of cod (*Gadus morhua*) in relation to spawning. *J. Appl. Ichthyol.* 15: 1-9.
- Guraya SS. 1978. Maturation of the follicular wall of nonmammalian vertebrates. *En: RE Jones (ed.). The vertebrate ovary: Comparative biology and evolution*. Plenum Press. New York and London. 853p.
- Guraya SS. 1986. *The cell and molecular biology of fish oogenesis*. Karger Medical and Scientific Publishers. New York. 223p.
- Hempel G. 1965. On the importance of larval survival for the population dynamics of marine food fish. *CalCOFI Repport* 10: 13-24.
- Hilsop JR, GAP Proby JA Gauld. 1978. Observations on effects of feeding level on growth and reproduction in haddock, *Melanogrammus aeglefinus* (L.), in captivity. *J. Fish. Biol.* 13: 85-98.
- Humason GL. 1979. *Animal tissue techniques*. Second Edition, WH Freeman and Company, San Francisco. 470p.
- Hunter JR y SR Golberg. 1980. Spawning incidence and batch fecundity in northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish Bulletin* 77(3): 641-652.
- Hunter JR y RJH Leong. 1981. The spawning energetics of female northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish Bulletin* 79: 215-230.
- Hunter RJ y BJ Macewicz. 1985. Rates of atresia in the ovary of captive and wild northern anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish Bulletin* 83: 110-136.
- Jalabert B. 2005. Particularities of reproduction and oogenesis in teleost fish compared to mammals. *Reproduction Nutrition Development Journal* 45(3): 261-279.
- Kopiejewska W y J Kozlowski. 2007. Development structure of ovaries in female white bream, *Abramis bjoerkna* from Lake Kortowskie in North-Eastern Poland. *Folia Zool.* 56(1): 90-96.
- Lambert TC y DM Ware. 1984. Reproductive strategies of demersal and pelagic spawning fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquaculture Sciences* 41: 1565-1569.
- Lasker R. 1965. The physiology of Pacific sardine embryos and larvae. *CalCOFI Repport* 10: 96-101.
- Lluch-Belda D, DB Lluch-Cota y SE Lluch-Cota. 2003. Baja California's biological transmission zones: Refuges for the California sardine. *Journal of Oceanography* 59: 503-513.
- Miura Chy T Miura. 2011. Analysis of spermatogenesis using an eel model. *Aqua-BioScience Monograph* 4(4): 105-129.
- Morgan MJ y JM Hoening. 1997. Estimating maturity at age from length stratified sampling. *Journal of the Northwest Atlantic Fishery Science* 21: 51-64.
- Murua Hy F Saborido-Rey. 2003. Female reproductive strategies of marine fish species of the North Atlantic. *Journal of the Northwest Atlantic Fishery Science* 33: 23-21.
- Myers RA y NJ Barrowman. 1996. Is fish recruitment related to spawner abundance? *Fish Bulletin* 94: 707-724.
- Nevárez-Martínez MO, MÁ Martínez-Zavala, CE Cotero-Altamirano, ML Jacob-Cervantes, Y Green-Ruiz, G Gluyas-Millán, A Cota-Villavicencio y JP Santos-Molina. 2006. Peces pelágicos menores. *En: F Arreguín-Sánchez, L Beléndez-Moreno, I Méndez Gómez-Humaran, R Solana-Sansores y C Rangel-Dávalos (eds.). Sustentabilidad y pesca responsable en México. Evaluación y manejo*. SAGARPA, Instituto Nacional de la Pesca. México, pp: 265-301.
- Pinillos BML. 2003. Esteroides sexuales en ciprínidos. Ciclo estacional, dinámica de liberación al agua, afinidad por las proteínas plasmáticas y sensibilidad olfatoria en la tenca (*Tinca tinca* L.). Tesis de Doctorado. Universidad Complutense. Madrid, España. 242p.
- Radovich J. 1982. The collapse of California sardine fishery. *CalCOFI Repport* 23: 56-78.
- Roff DA. 1981. Reproductive uncertainty and the evolution of iteroparity: why don't flatfish put all their eggs in one basket? *Canadian Journal of Fishery and Aquaculture Science* 38: 968-977.
- Selman K y RA Wallace. 1989. Cellular aspects in oocyte growth in Teleost. *Zoological Science* 6: 211-231.
- Shi W. 2015. Monthly atmospheric and sea surface temperatures. Index Values. Climate Prediction Center, Department of Commerce, NOAA.
- Sower SA, B Schereck y EM Donaldson. 1982. Hormone induced ovulation of coho salmon (*Onchorhynchus kisutch*) held in sea water and fresh water. *Canadian Journal of Fishery and Aquaculture Science* 39: 627-632.
- Trippel EA. 1998. Egg size and viability and seasonal offspring production of young Atlantic cod. *Transactions of the American Fisheries Society* 127: 339-359.
- Wallace R y K Selman. 1981. Cellular and dynamic aspects of oocytes growth in teleosts. *American Zoologist* 21: 325-343.

Wootton RJ. 1984. Introduction: tactics and strategies in fish reproduction. *En: GW Potts y RJ Wootton (eds.). Fish reproduction: strategies and tactics.* Academic Press. New York, pp: 1-12.

Wootton RJ y C Smith. 2015. *Reproductive biology of teleost fishes.* J Wile & Sons. EU. 472p.

*Recibido: 13 de marzo de 2014.*

*Aceptado: 17 de septiembre de 2015.*

Zanuy S, M Carrillo, A Rocha y G Molés. 2009. Regulación y control hormonal del proceso reproductor de los teleósteos. *En: M Carrillo y J Espinosa de los Monteros (eds.). La reproducción de los peces: aspectos básicos y sus aplicaciones en acuicultura.* OESA, CSIC, MMAMRN, Madrid, España, pp: 97-172.

Zukerman L y BJ Weir. 1977. *The ovary.* Vol. I. Academic Press. EU. 501p.