

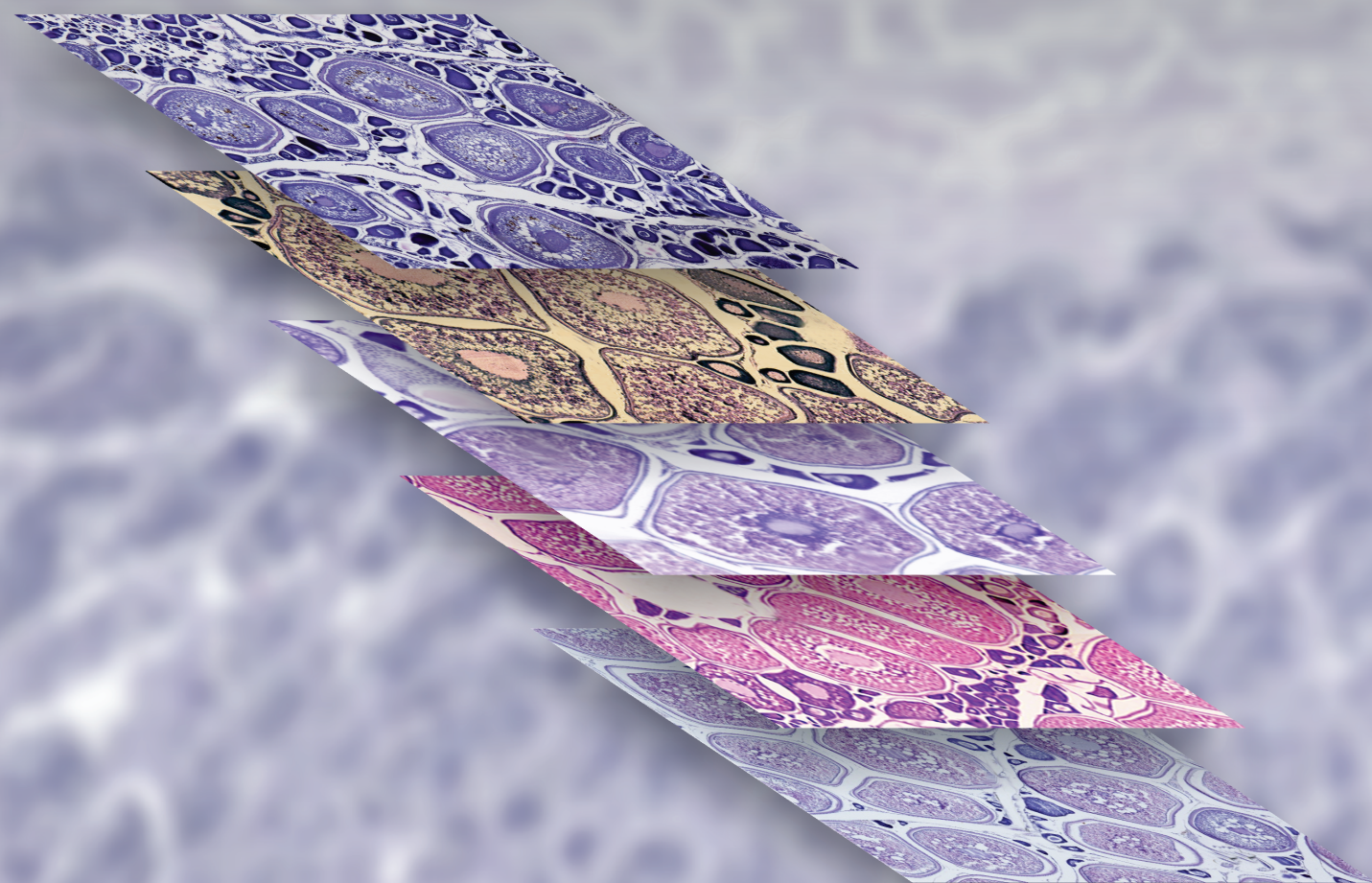


BOLETÍN

INSTITUTO DEL MAR DEL PERÚ

ISSN 0458 – 7766

VOLUMEN 30, Números 1-2



Enero - Diciembre 2015
Callao, Perú

ESCALA DE MADUREZ GONADAL DE BONITO

Sarda chiliensis chiliensis (CUVIER, 1832)

GONADAL MATURITY SCALE OF EASTERN PACIFIC BONITO

Sarda chiliensis chiliensis (CUVIER, 1832)

Marie Anne Gálvez

Javier Castillo

RESUMEN

GÁLVEZ M A, CASTILLO J. 2015. Escala de madurez gonadal de bonito *Sarda chiliensis chiliensis* (Cuvier, 1832). *Bol Inst Mar* 30(1-2): 29-39.- El objetivo fue elaborar la escala de madurez gonadal macroscópica de *Sarda chiliensis chiliensis* con una validación basada en análisis histológicos. Se analizaron 591 muestras de gónadas provenientes del plan de seguimiento de la pesquería pelágica en el año 2014. A cada gónada se asignó un estadio de madurez macroscópico luego de la observación del desarrollo ovocitario y espermatogénico en los cortes histológicos. Se describieron seis estadios de maduración que van desde 0 (virginal) hasta el estadio 5 (recuperación en hembras, post expulsante en machos). Se compara la descripción de esta escala con trabajos anteriormente realizados, se discuten los criterios de catalogación y se dan recomendaciones para el seguimiento de la pesquería.

PALABRAS CLAVE: Estadios de madurez, desarrollo gonadal, histología

ABSTRACT

GÁLVEZ M A, CASTILLO J. 2015. Gonadal maturity scale of Eastern Pacific bonito *Sarda chiliensis chiliensis* (Cuvier, 1832). *Bol Inst Mar* 30(1-2): 29-39.- The aim of this study is the elaboration of a *Sarda chiliensis chiliensis*'s macroscopic gonadal maturity scale, validated with histological analysis. 591 gonad samples taken from the Pelagic Fishery Monitoring System in 2014 were studied. A gonadal maturity stage was assigned for each individual after microscopic observation of oocyte development in histological sections of each gonad. Six stages of maturity ranging from 0 (virgin) to stage 5 (recovery in females, post expulsion in males) were described. The description of this maturity scale is compared with other studies previously performed, cataloging criteria is discussed and recommendations are given for future monitoring of the fishery.

KEYWORDS: Maturity stages, gonadal development, histology

1. INTRODUCCIÓN

El bonito *Sarda chiliensis chiliensis* es uno de los recursos pelágicos con mayores desembarques en el Perú, después de la anchoveta *Engraulis ringens*, jurel *Trachurus murphyi* y caballa *Scomber japonicus* (PRODUCE, 2012), destinando su pesca principalmente al consumo humano directo.

PAULY et al. (1987) mencionan que la sobrepesca es la causa principal de la disminución de las poblaciones de peces pelágicos más importantes. Para la evaluación y manejo de recursos como éste, es necesario proporcionar variables biológicas de importancia como la talla de primera madurez, épocas de desove y potencial reproductivo, las cuales deben obtenerse mediante una correcta determinación de los estadios de madurez gonadal.

Los trabajos que hacen referencia a los aspectos reproductivos de *S. chiliensis* se inician con el trabajo de BARNHART (1927), quien establece que *S. chilensis* desova principalmente en el mes de junio en la zona de California. Posteriormente, WALFORD (1937) encontró

que al norte de California el periodo de reproducción se realiza hasta 80 millas de la costa entre fines de primavera y verano.

Los primeros estudios realizados en el Perú sobre los aspectos reproductivos de *S. chiliensis* comenzaron con SCHWEIGGER (1947) quien menciona como periodo reproductivo de setiembre a marzo. CHIRINOS DE VILDOSO (1960) determinó el periodo de mayor actividad reproductiva utilizando la escala de madurez gonadal macroscópica (de seis estadios), hallando que en los meses de octubre a marzo sucede un intenso desarrollo gonadal, y realizó la caracterización citológica del desarrollo gonadal, ciclo reproductivo y fecundidad. Además, utilizó la escala macroscópica de madurez gonadal de SCHAEFER y ORANGE (1956), originalmente diseñada para hembras del atún de aleta amarilla *Neothunnus macropterus*.

Uno de los trabajos más recientes en el Perú fue el de SAMAMÉ (1993), quien hizo uso de la escala descrita por JOHANSEN (1919) para *Clupea herengus* (arenque), la cual consta de 8 estadios. En Chile, GOLDBERG y MUSSIETT (1984) definieron cuatro diferentes estadios

de madurez gonadal, según las características y tamaño de los ovarios y testículos. Sin embargo, en Perú no existe una escala validada de *S. chiliensis chiliensis* que facilite el trabajo de rutina en la determinación de los estadios, sin necesidad del análisis histológico (GERRITSEN y McGRATH 2006).

En el presente trabajo se desarrolla la escala de madurez gonadal del bonito, se describen las características macro y microscópicas de ovarios y testículos ubicados en seis diferentes estadios, basados en las recomendaciones previamente dadas por KJESBU et al. (2003).

2. MATERIAL Y MÉTODOS

Se analizaron 591 gónadas de bonito colectadas entre marzo y setiembre del 2014 provenientes del programa de seguimiento de la pesquería pelágica del Instituto del Mar del Perú (Tabla 1).

Tabla 1.- Procedencia de muestras de gónadas de hembras y machos de *Sarda chiliensis chiliensis*, para determinación de escala de madurez gonadal

Seguimiento 2014	Hembra		Macho	
	Rango de talla (cm)	N° ejem.	Rango de talla (cm)	N° ejem.
Marzo	53-58	9	52-56	9
Abril	51-62	63	52-61	53
Mayo	55-62	26	54-64	33
Junio	54-68	46	54-63	49
Julio	32-63	102	33-63	102
Agosto	37-62-3	31	37-61	38
Setiembre	53-63	19	58-63	11
Total		296		295

3. RESULTADOS

HEMBRAS

Caracterización de gónadas: Los ovarios de bonito tienen forma cilíndrica y se caracterizan por presentar una membrana entre los dos ovarios (Fig. 1-B). La abundante presencia de vasos sanguíneos es característica en los ovarios de la especie, encontrándose en todos los estadios de madurez (Fig. 1-A). En el caso de ovarios hidratados que han iniciado el desove, se observan a simple vista ovocitos hidratados, en mayor cantidad en la zona posterior de la gónada y cercanos al gonoporo (Fig. 2). Los diámetros de los ovocitos se dan en la figura 5.

ESCALA DE MADUREZ GONADAL

VIRGINAL (ESTADIO 0)

Características macroscópicas: Ovario pequeño y poco turgente. La coloración varía entre rosado pálido y anaranjado translúcido, con secciones rojizas de aspecto homogéneo. Puede observarse una gran cantidad de vasos sanguíneos, lo cual es propio de la especie; sin embargo, existe poco desarrollo de éstos por tratarse de individuos virginales (Fig. 3-A). La asignación de este estadio se realiza por la homogeneidad y translucidez de la gónada y no por el color, que suele variar.

Características microscópicas: Se observan las lamelas claramente definidas, con paredes de poco grosor, donde se encuentran adheridas las ovogonias. Generalmente, en las lamelas se observan ordenados en forma de hilera gran cantidad de ovocitos inmaduros con escasa o nula presencia de ovocitos pre-vitelogenados y espacios vacíos entre las lamelas (Fig. 3-B).

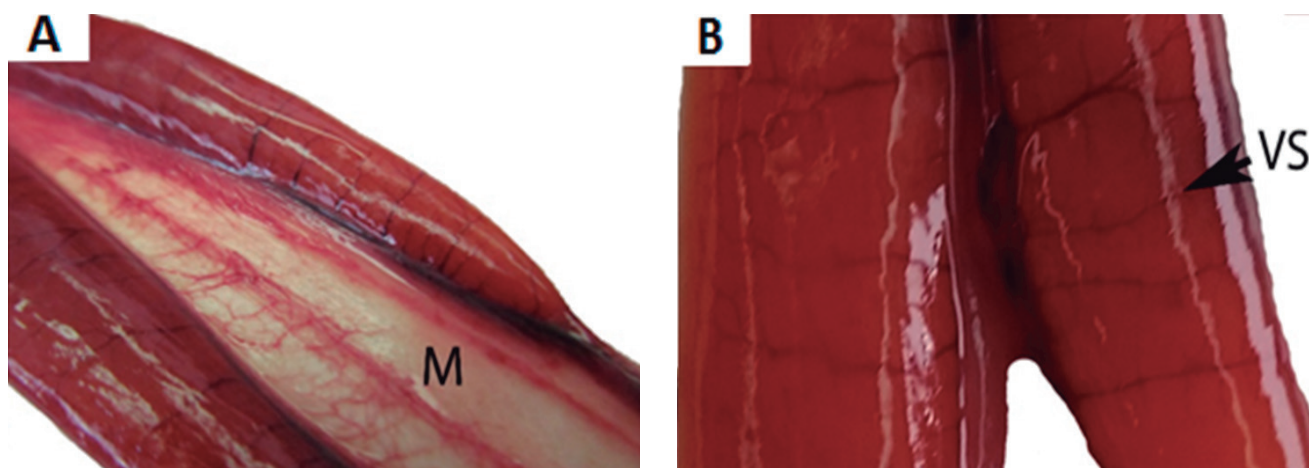


Figura 1.- Vista parcial de ovario de *Sarda chiliensis chiliensis*. A: Gónada virginal (estadio 0) donde se observa la vascularización propia de la especie; B: Gónada en reposo (estadio I) con membrana entre ovarios. VS: Vaso sanguíneo, M: Membrana entre ovarios

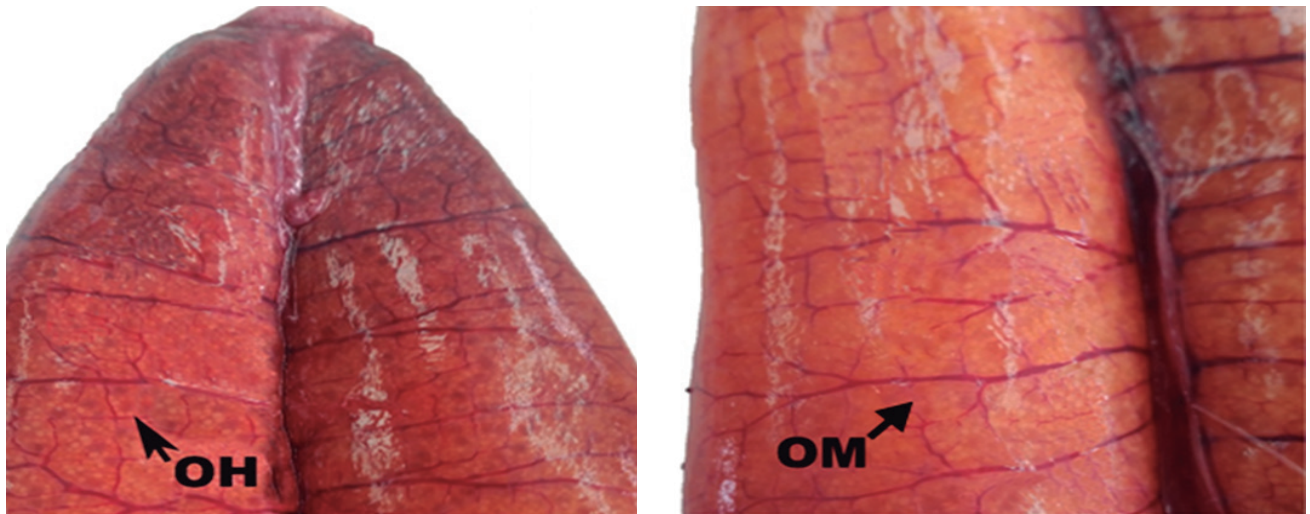


Figura 2.- Vista parcial de ovario de *Sarda chiliensis chiliensis* en estadio IV (desovante) con presencia de ovocitos maduros (OM) y ovocitos hidratados (OH). A: Zona posterior; B: zona media

REPOSO (ESTADIO I)

Características macroscópicas: Ovarios lisos, medianamente turgentes y con leve flacidez al tacto. Presentan alta variabilidad en su coloración. Se han observado gónadas íntegramente color rojo opaco con secciones de tonalidad azul oscuro y vascularización pronunciada. Las gónadas de color rojo vinoso, también pueden ser más claras, llegando a observarse tonalidades de rosado las que suelen presentar secciones más oscuras y sanguinolentas en la parte posterior, debido al esfuerzo realizado durante el último desove. Asimismo, se han observado gónadas anaranjadas con leve vascularización en este estadio (Fig. 3-C).

Características microscópicas: La histoarquitectura que presenta este estadio puede variar según el nivel de desarrollo ovocitario. Se observan gónadas que únicamente presentan ovocitos inmaduros, como en el caso del estadio virginal; sin embargo, la presencia de una pared gruesa del ovario y la presencia de vasos sanguíneos de mayor desarrollo permiten la clara diferenciación entre estos dos estadios (Fig. 3-D). Cuando el desarrollo ovocitario es más avanzado, se pueden observar desde pocos hasta muchos ovocitos pre-vitelogenados de gran tamaño con presencia de gotas oleosas.

EN MADURACIÓN (ESTADIO II)

Características macroscópicas: El elevado grado de vascularización en todos los estadios de bonito genera dificultad para diferenciar las gónadas virginales o en reposo de aquellas que se encuentran “en maduración”, lo que no suele darse en otras especies. Estos ovarios pueden presentar coloración que va desde el anaranjado intenso con presencia de zonas color anaranjado claro, hasta toda la gónada de color anaranjado claro (debido

a la presencia mayoritaria de ovocitos vitelogenados). Para diferenciar entre los ovarios virginales o en reposo y los que se encuentran en maduración, se debe tomar en cuenta que los ovarios en maduración presentan mayor turgencia que esos y se pueden observar claramente ovocitos que se ubican a lo largo del ovario, de manera uniforme o aparentando parches (Fig. 3-E).

Características microscópicas: Lamelas de mayor grosor, debido a la presencia de ovocitos en mayor desarrollo, observándose la presencia de ovocitos inmaduros, pre vitelogenados y vitelogenados, encontrándose estos últimos en menor proporción. La diferenciación entre este estadio y el estadio virginal o reposo es la presencia de ovocitos vitelogenados, fácilmente distinguidos por la coloración eosinófila de los gránulos de vitelo (Fig. 3-F).

MADURO (ESTADIO III)

Características macroscópicas: Ovarios turgentes en los que a simple vista se observan ovocitos maduros. La coloración varía entre tonalidades de anaranjado, con secciones de marcada sanguinolencia debido a la presencia de vasos sanguíneos característicos de la anatomía de la especie y del proceso de maduración (Fig. 4-G).

Características microscópicas: El reconocimiento de este estadio se facilita por la gran cantidad de ovocitos maduros caracterizados por tener un tamaño notoriamente mayor a los ovocitos vitelogenados (Fig. 5), presentar gotas oleosas alrededor del núcleo y tener coloración basófila debido a la presencia abundante de gránulos de vitelo. Además, se pueden observar ovocitos inmaduros, pre vitelogenados, vitelogenados, maduros, maduros con núcleo migratorio y atrésicos en una proporción menor al 50% (Fig. 4-H).

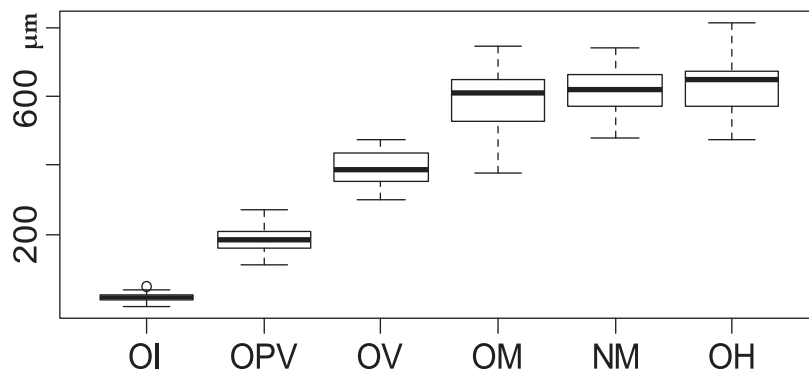


Figura 5.- Diámetro de ovocitos de *Sarda chilensis chilensis*, según tipo. OI: Ovocito inmaduro, OPV: Ovocito pre vitelogenado, OV: Ovocito vitelogenado, OM: Ovocito maduro, ONM: Ovocito con núcleo migratorio, OH: Ovocito hidratado

DESOVANTE (ESTADIO IV)

Características macroscópicas: En este estadio, los ovarios hidratados presentan la máxima turgencia. Se identifica fácilmente por la presencia de ovocitos hidratados. La turgencia y coloración del ovario, depende del grado de madurez de la gónada (Fig. 4-I). La coloración puede presentar tonalidades anaranjadas y rojizas con abundante presencia de ovocitos hidratados y vascularización pronunciada en un ovario que está en pleno desove. En un ovario que ha iniciado el proceso de desove, puede observarse una zona sanguinolenta en la parte posterior, con presencia en dicha zona de ovocitos hidratados en mayor proporción que en la zona central y anterior.

Características microscópicas: Se observan ovocitos hidratados y/o folículos post ovulatorios. Además, puede observarse la presencia de ovocitos inmaduros, pre vitelogenados, vitelogenados, maduros y ovocitos atrésicos en una proporción menor al 50% (Fig. 4-J).

RECUPERACIÓN (ESTADIO V)

Características macroscópicas: A simple vista, las gónadas que se encuentran en recuperación pueden tener una gran similitud con aquellas que se encuentran en reposo. Sin embargo, tienen una mayor flacidez y reducida o inexistente turgencia. Además, la presencia de ovocitos atrésicos, visibles como puntos amarillos, cremas o marrones en la superficie ovárica permite la identificación de este estadio (Fig. 4-K).

Características microscópicas: La histoarquitectura de este estadio es propia de un proceso de reabsorción, caracterizado por la presencia de ovocitos atrésicos en un porcentaje mayor o igual al 50%. Se pueden observar procesos de reabsorción en menor (atresia α) o mayor (atresia β o γ) grado de degeneración tanto en ovocitos vitelogenados como en los no vitelogenados. También pueden estar presentes los ovocitos inmaduros, pre-vitelogenados, vitelogenados y maduros (Fig. 4-L).

MACHOS

ANATOMÍA GONADAL

Los testículos de bonito, se caracterizan por presentar un pliegue en cada testículo, dando la apariencia de una división en dos (Fig. 6-B). Al realizar cortes histológicos transversales, se observó que toda la gónada presentaba la misma condición de madurez; lo que indicaría que este pliegue, que es característico de la anatomía del bonito, no influye en el estado de madurez de la misma. Los testículos son acintados y presentan una membrana intertesticular gruesa, al igual que las hembras (Fig. 6-A).

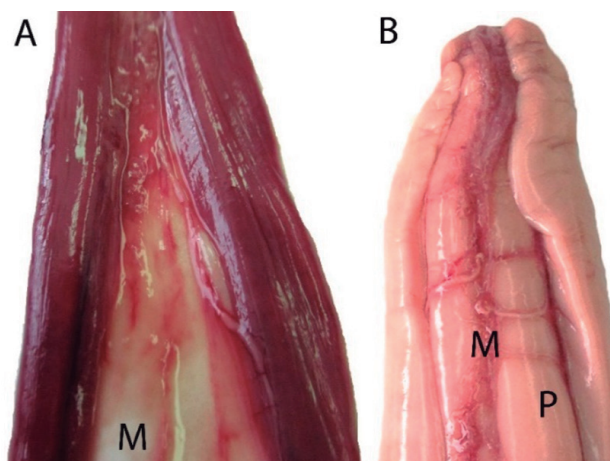


Figura 6.- Vista parcial de testículo de bonito *Sarda chilensis chilensis*. A: Gónada en reposo (estadio I) con membrana interlobular; B: Gónada expulsante (estadio IV) con pliegue. M: Membrana intertesticular, P: Pliegue en lóbulos

ESCALA DE MADUREZ GONADAL

VIRGINAL (ESTADIO 0)

Características macroscópicas: Testículos aplanados y sumamente delgados. Pueden tener diferente grado de transparencia y presentar color rosado muy claro con secciones blancas y rojizas, lo cual se debe a la vascularización propia de la especie, que en este caso no es indicador de expulsión (Fig. 7-A).

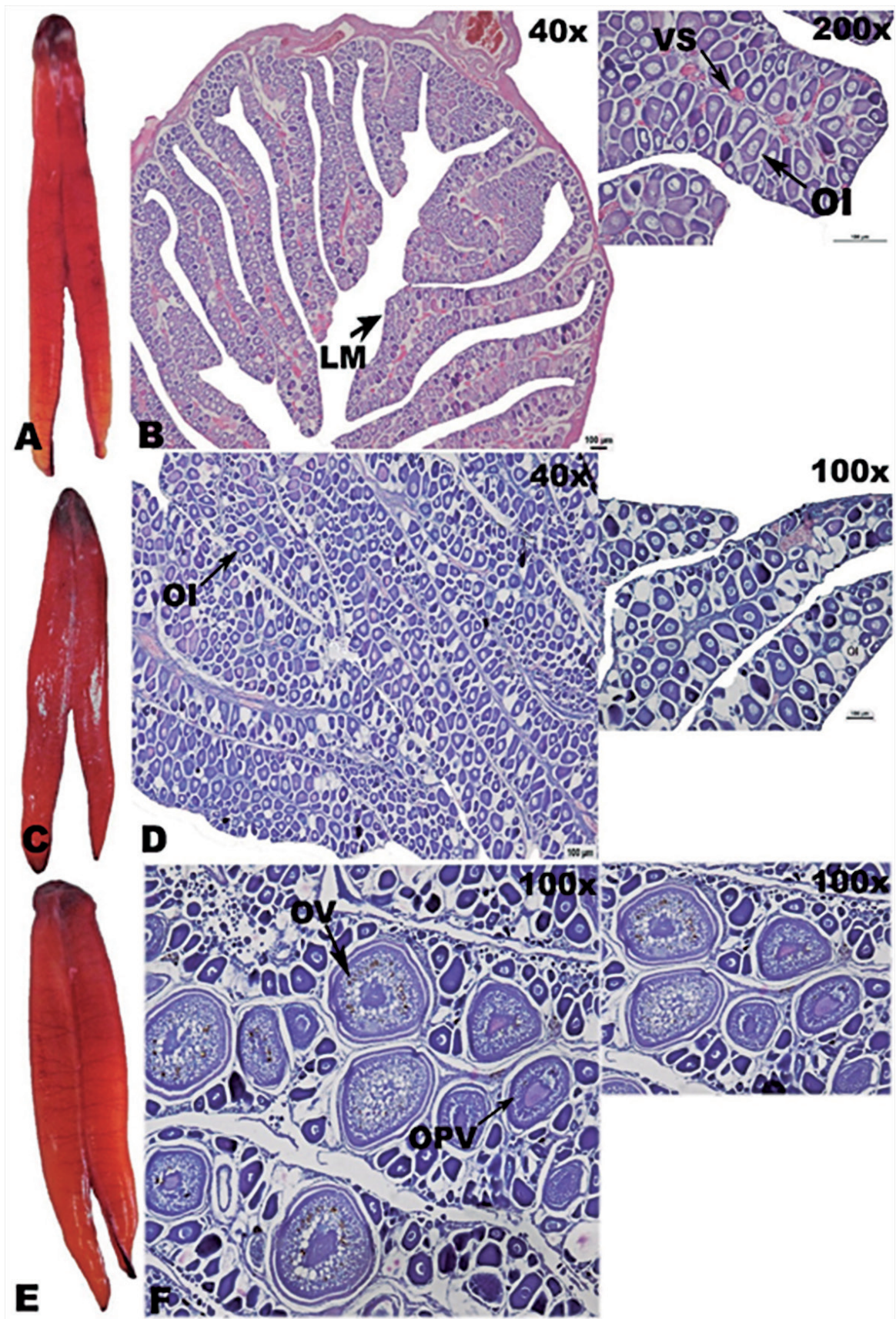


Figura 3.- Fotografía macroscópica y microscópica de estadios de madurez gonadal de *Sarda chiliensis chiliensis*.

A-B: virginal; C-D: reposo; E-F: en maduración.

OI: Ovocito inmaduro, OPV: ovocito pre-vitelogenado, OV: ovocito vitelogenado, LM: Lamela, VS: Vaso sanguíneo

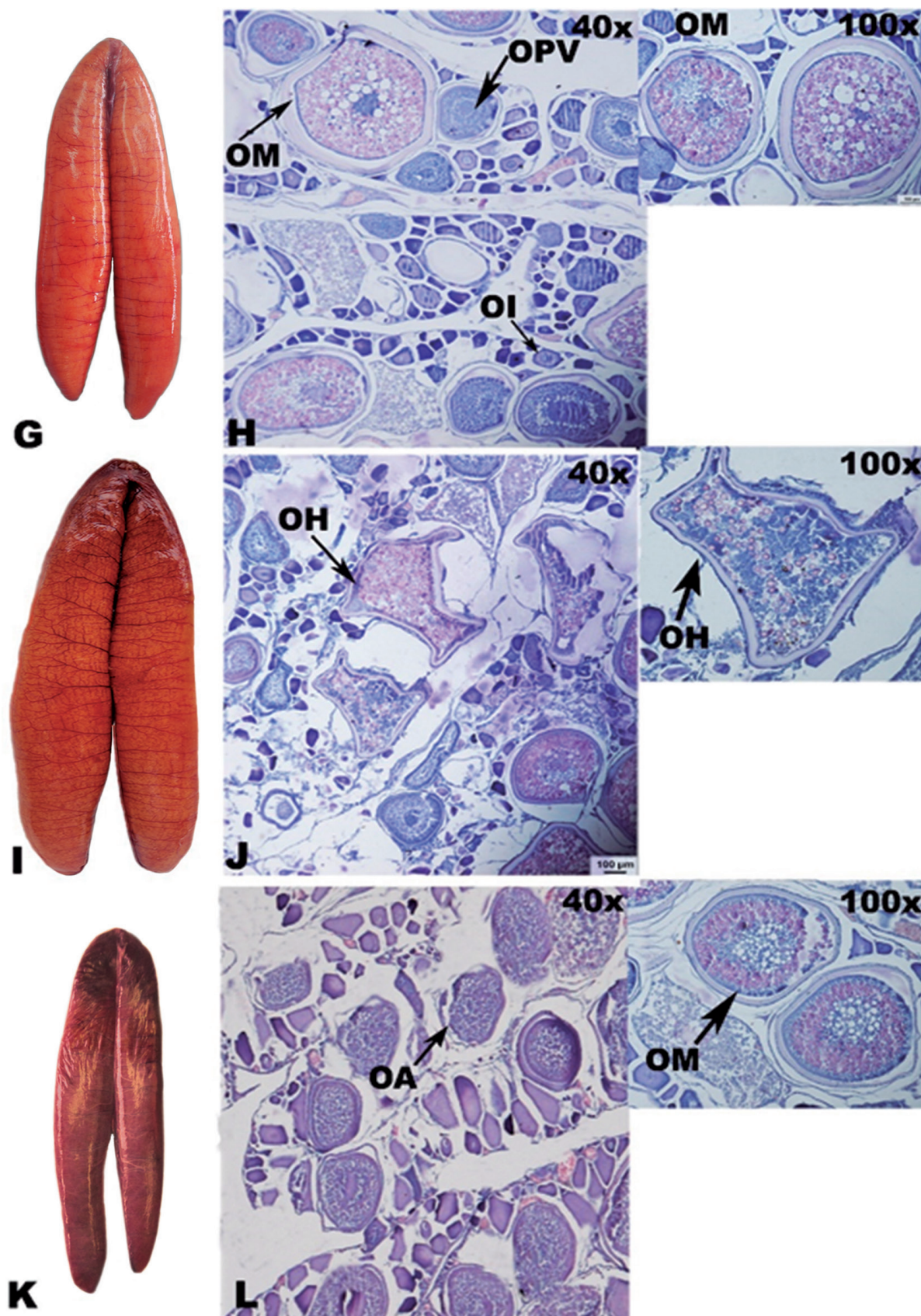


Figura 4.- Fotografía macroscópica y microscópica de estadios de madurez gonadal de *Sardina chiliensis chiliensis*.

G-H: Maduro; I-J: Desovante; K-L: Recuperación.

OI: Ovocito inmaduro, OPV: Ovocito pre- vitelogenado, OM: Ovocito maduro, OH: Ovocito hidratado, OA: Ovocito atrético

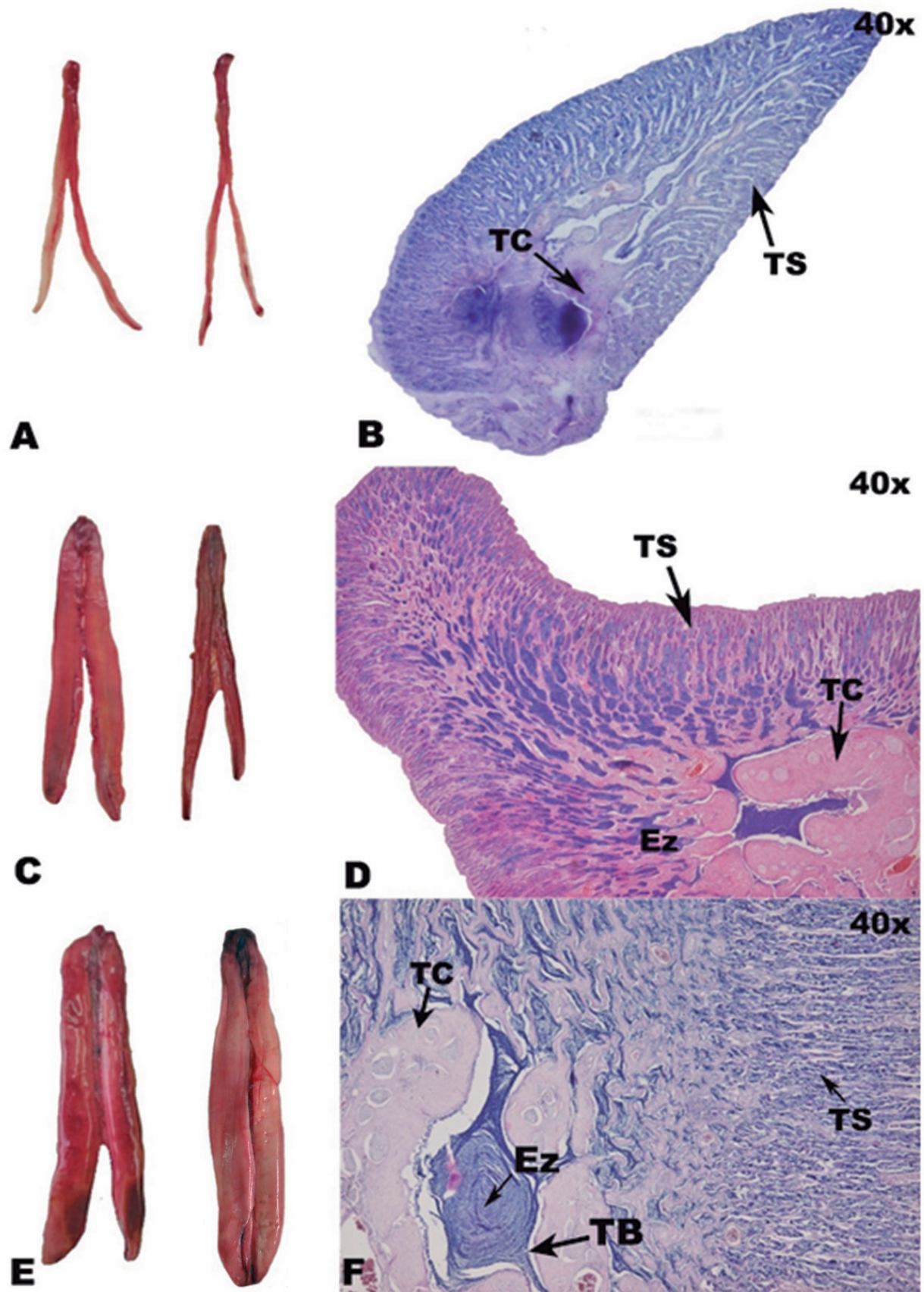


Figura 7.- Fotografía macroscópica y microscópica de estadios de madurez gonadal de *Sarda chiliensis chiliensis*.

A-B: Virginal; C-D: Reposo; E-F: En maduración.

TS: Tubo seminífero, TC: Tejido conectivo Ez: espermatozoides, TB: Tubo colector

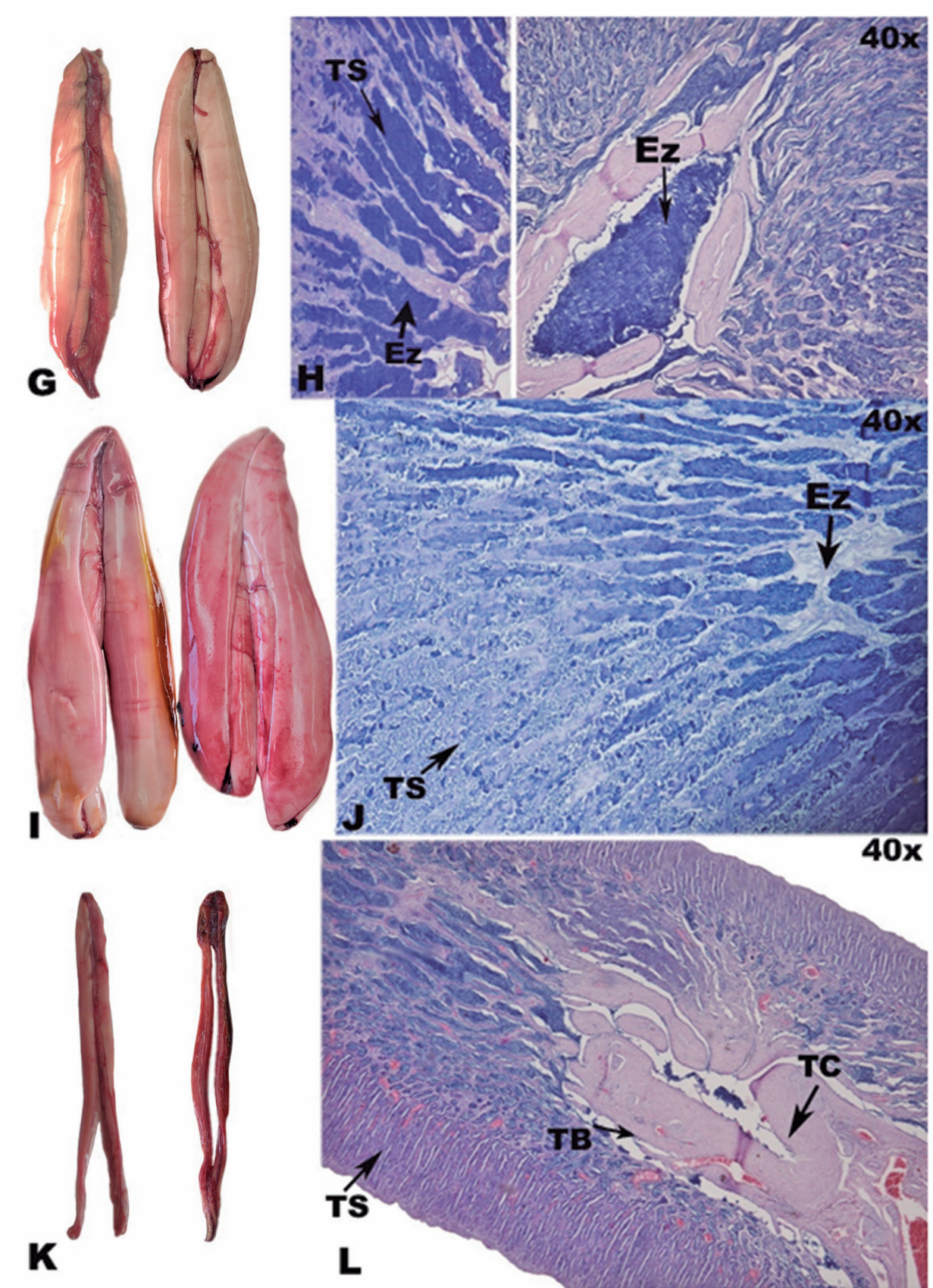


Figura 8.- Fotografía macroscópica y microscópica de estadios de madurez gonadal de bonito *Sarda chiliensis chiliensis*.

G-H: Maduro; I-J: Expulsante; K-L: Post expulsante.

Ez: Espermatocitos, TS: Tubo seminífero, TB: Tubo colector, TC: Tejido conectivo

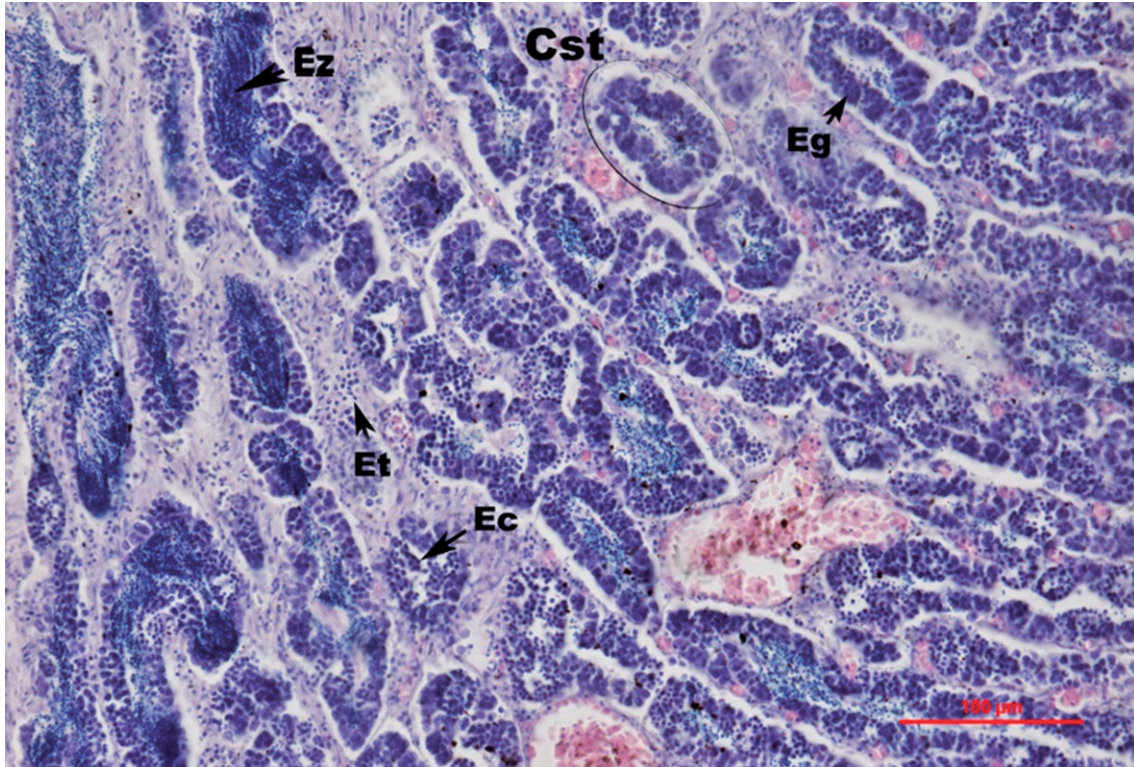


Figura 9.- Micrografía de corte histológico de testículo de *Sarda chiliensis chiliensis*, se observan los principales tipos de células sexuales en machos. Aumento: 200x. Eg: Espermatogonio, Ec: Espermatocito, Et: Espermatide, Ez: Espermatozoide, Cst: Cisto

Características microscópicas: Se observan con claridad los espermatogonios y en algunos casos una reducida cantidad de espermatocitos (Fig. 9). No existe mayor complejidad en la organización histológica, observándose un tubo colector rodeado de tejido conectivo y sin mayor desarrollo (Fig. 7-B).

REPOSO (ESTADIO I)

Características macroscópicas: La coloración del testículo en reposo es totalmente rojiza. En general, las gónadas presentan gran cantidad de vasos sanguíneos, siendo la característica más evidente de este estadio. Presentan reducida turgencia y ligera flacidez (Fig. 7-C).

Características microscópicas: Este estadio se caracteriza por presentar abundante tejido conectivo alrededor del tubo colector, con reducida cantidad de espermatozoides en su interior. En los túbulos seminíferos predominan espermatogonios y espermatocitos, observándose en algunas ocasiones una reducida cantidad de espermatozoides en el tubo colector (Fig. 7-D).

EN MADURACIÓN (ESTADIO II)

Características macroscópicas: La presencia de secciones rojizas puede seguir manteniéndose en el

testículo debido a la dinámica propia del proceso de maduración gonadal; sin embargo, existen gónadas completamente rosadas claras con turgencia media. Se observa la presencia de un pliegue longitudinal en cada testículo (Fig. 7-E).

Características microscópicas: La distinción de este estadio en relación al anterior se basa en la presencia de mayor cantidad de espermatozoides en el tubo colector, el tejido conectivo es menor alrededor del tubo colector y en todo el testículo (Fig. 7-F).

MADURO (ESTADIO III)

Características macroscópicas: Testículos muy turgentes. Coloración blanquecina que puede presentar secciones rosadas debido a la gran cantidad de vasos sanguíneos. La presencia del pliegue longitudinal en cada testículo es clara, dando la apariencia de dos lóbulos adheridos. Al ejercer marcada presión sobre el testículo se libera líquido espermático (Fig. 8-G).

Características microscópicas: Se caracteriza porque tanto el tubo colector como el seminífero se encuentran completamente llenos de espermatozoides, el tejido conectivo a su alrededor es escaso; los cortes histológicos del testículo son basófilos (Fig. 8-H).

EXPULSANTE (ESTADIO IV)

Características macroscópicas: Presenta coloración blanquecina, con zonas rosadas o rojizas. Los pliegues de cada lóbulo se observan de manera más marcada que en el estadio III (maduro). Además, la membrana que une ambos lóbulos se engrosa (Fig. 8 – I). Al ejercer ligera presión sobre el testículo se libera líquido espermático.

Características microscópicas: La presencia de espermatozoides, espermátides y espermatozoides es evidente, siendo muy escasos los espermatozonios (Fig. 8–J). La diferenciación entre el estadio expulsante y el maduro se da por el nivel de llenura del tubo colector, ya que al encontrarse en un proceso de expulsión, la cantidad de espermatozoides es menor, observándose evidentes espacios vacíos.

POST - EXPULSANTE (ESTADIO V)

Características macroscópicas: Los testículos presentan una coloración similar a la del estadio reposo; sin embargo, se diferencian porque los post – expulsantes son muy delgados. La coloración puede dejar de ser rojiza para ser rosada con secciones rojizas, dependiendo de la condición de desarrollo en la que se encuentren. Son flácidos y de poca turgencia (Fig. 8–K).

Características microscópicas: Los túbulos seminíferos sin espermatozoides son indicadores de este estadio. Algunas veces se pueden observar solamente espermatozonias, lo cual es un indicador de lo avanzado del estadio. Pueden existir restos de espermatozoides en el tubo colector, siendo característico el abundante tejido conectivo (Fig. 8–L).

4. DISCUSIÓN

La identificación correcta del estadio gonadal es muy importante para la estimación de todos los índices reproductivos (BUISTRÓN et al. 2011) y parámetros poblacionales como talla de primera madurez de esta especie. KJESBU et al. (2003) recomiendan una escala de madurez gonadal que considere la menor cantidad de estadios posibles, los cuales permitan determinar la condición reproductiva de la especie, en los que exista una diferenciación de los individuos virginales. La escala propuesta, en el presente trabajo, toma en cuenta las recomendaciones sugeridas y se basa en observaciones microscópicas que permiten validar las observaciones macroscópicas para *Sarda chiliensis chiliensis* determinando una escala de 6 estadios.

CHIRINOS DE VILDOSO (1960) se basó en los criterios establecidos por SCHAEFER y ORANGE (1956) para realizar una escala macroscópica para hembras y machos de bonito, considerando 5 y 3 estadios, respectivamente. Esta escala se respaldó en observaciones en fresco de una porción del tejido ovárico. Las descripciones en cuanto a la coloración, textura, grado de visibilidad de ovocitos, en el caso de los ovarios y la irrigación sanguínea así como líquido espermático fluyente, en el caso de los machos, guardan relación con el presente trabajo, evidenciando que las características macroscópicas presentan una gradiente entre el cambio de estadios, permitiendo la determinación de criterios claves para su identificación (Tablas 2, 3).

Tabla 2.- Criterios de catalogación de estadios de madurez gonadal de *Sarda chiliensis chiliensis* hembras. OI: Ovocito inmaduro, OPV: Ovocito pre-vitelogenado, OV: Ovocito vitelogenado, OM: Ovocito maduro, ONM: Ovocito con núcleo migratorio, OH: Ovocito hidratado, FPO: Folículo post-ovulatorio, OA: Ovocito atrésico

Estadios	Criterios microscópicos de catalogación		
	Presencia de células	Atresia	Pared del ovario
Virginal	OI+OPV	-	Simple
Reposo	OI+OPV	-	Desarrollada
En maduración	OI+OPV+OV	<50%	Desarrollada
Maduro	OI+OPV+OV+OM+ONM	<50%	Desarrollada
Desovante	OI+OPV+OV+OM+OH+FPO	<50%	Desarrollada
Recuperación	OI+OPV+OV+OM	≥50%	Desarrollada

Tabla 3.- Criterios de catalogación de los estadios de madurez gonadal de *Sarda chiliensis chiliensis* machos. Eg: Espermatogonio, Ec: Espermatocito, Et: Espermatide, Ez: Espermatozoide

Estadios	Criterios microscópicos de catalogación		
	Presencia de células	Tubo de colección	Tejido conjuntivo
Virginal	Eg+ Ec	Vacío	Abundante
Reposo	Eg + Ec + Ez	Vacío	Abundante
En maduración	Eg+ Ec + Et + Ez	Semivacío	Regular
Maduro	Eg+ Ec + Et + Ez	Lleno	Escaso
Expulsante	Eg+Ec + Et + Ez	Semivacío	Escaso
Post expulsante	Eg+ Ec + Ez	Semivacío	Abundante

En cuanto a los criterios microscópicos, GOLDBERG y MUSSIETT (1984) realizaron una catalogación microscópica de los ovarios de *Sarda chiliensis* considerando cuatro estadios que no incluyen la separación del grupo de virginales; sin embargo, los criterios de diferenciación entre estadios guardan relación con el presente trabajo.

Debido a la alta variabilidad en la coloración de los ovarios del bonito se recomienda tener en cuenta la visualización de ovocitos y grado de turgencia como principales indicadores del estadio de madurez gonadal.

5. REFERENCIAS

- BARNHART PS. 1927. Pelagic fish eggs off La Jolla, California. Scripps Inst. Oceanogr. Tech. Serv. 1(8): 91 – 92.
- BUITRÓN B, PEREA A, MORI M, SÁNCHEZ J, ROQUE C. 2011. Protocolo para estudios sobre el proceso reproductivo de peces pelágicos y demersales. Inf. Inst Mar Peru 38(4): 373-383.
- CHIRINOS DE VILDOSO A. 1960. Estudios sobre la reproducción del bonito *Sarda chilensis* (C. y V.) en aguas adyacentes a la costa peruana. Minist. Agric. (Perú), Serv. Div. Cient. 14 (2d ed.). 75 pp.
- GERRITSEN HD, McGRATH D. 2006. Variability in the assignment of maturity stages of plaice (*Pleuronectes platessa* L.) and whiting (*Merlangius merlangus* L) using macroscopic maturity criteria Fisheries Research. 77: 72 – 77.
- GOLDBERG SR, MUSSIETT D. 1984. Reproductive cycle of the Pacific Bonito, *Sarda chilensis* (Scombridae), from Northern Chile. Pacific Science. 38 228–231.
- JOHANSEN AC. 1919. On the large spring – spawning sea – herring (*Clupea harengus* L.) in the north –west European waters. Medd. Fra. Komm. Havunders, Ser. Fiskeri Bind. 5(8): 1-56.
- KJESBU OS, HUNTER JR, WITTHAMES PR. 2003. Report of the working group on Modern approaches to assess maturity and fecundity of warm- and cold-water fish and squids. Institute of Marine Research. Fiskeri og Havet 12: 7-9.
- PAULY D, CHIRINOS DE VILDOSO AC, MEJÍA J, SAMAMÉ M, PALOMARES ML. 1987. Population dynamics and estimated anchoveta consumption of bonito (*Sarda chiliensis*) off Peru, 1953 to 1982, p. 248-267. In: D. Pauly and I. Tsukayama (eds.). The Peruvian anchoveta and its upwelling ecosystem: three decades of changes. ICLARM Studies and Reviews 15.
- PRODUCE. 2012. Anuario Estadístico Pesquero y Acuícola. Ministerio de la Producción. 180 pp.
- SAMAMÉ M. 1993. Algunos aspectos de la biología y pesquería del bonito *Sarda chiliensis chiliensis* de la costa norte del Perú. Pag. 261 – 272. En: E. Castillo de Marrueda (Ed.) Memoria X CONABIOL, 02 – 07 Agosto 1992. Lima – Perú.
- SCHAEFER MB, ORANGE C. 1956. Estudios mediante el examen de gónadas del desarrollo sexual y desove del atún aleta amarilla (*Neothunnus macropterus*) y del barrilete (*Katsuwonus pelamis*) en tres regiones del Pacífico Oriental. Inter-Amer. Trop. Tuna Comm. Bull. 1(6): 321-349.
- SCHWEIGGER E. 1947. El litoral peruano. Cia. Administradora del guano. Lima. 414 pp.
- WALFORD LA. 1937. Marine game fishes of the Pacific Coast from Alaska to the Equator. Cont. Santa Bárbara Mus. Nat. Hist. Uni. California Press. 205 pp.