

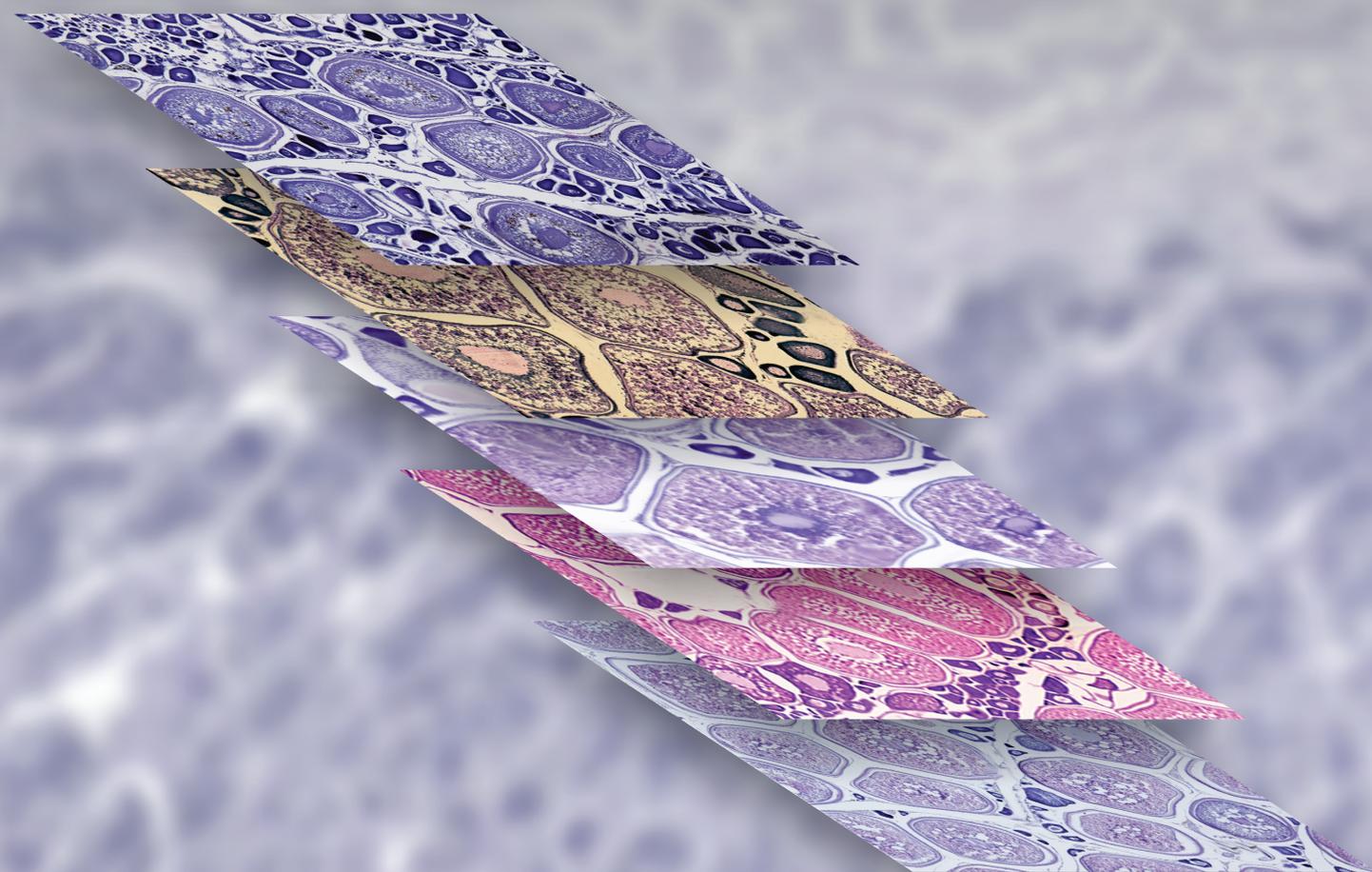


# BOLETÍN

## INSTITUTO DEL MAR DEL PERÚ

ISSN 0458 – 7766

VOLUMEN 30, Números 1-2



Enero - Diciembre 2015  
Callao, Perú

# MADUREZ GONADAL DE ALGUNOS PECES DE IMPORTANCIA COMERCIAL: ESCALAS MACROSCÓPICAS VALIDADAS MICROSCÓPICAMENTE

## VALIDATION OF MACROSCOPIC MATURITY SCALES OF SOME FISHES ACCORDING TO MICROSCOPIC ANALYSIS

Betsy Buitrón

Angel Perea

Julio Mori

Javier Sánchez

Cecilia Roque

Javier Castillo

Marie Anne Gálvez

### RESUMEN

BUITRÓN B, PEREA A, MORI J, SÁNCHEZ J, ROQUE C, CASTILLO J, GÁLVEZ M A. 2015. Madurez gonadal de algunos peces de importancia comercial: Escalas macroscópicas validadas microscópicamente. *Bol Inst Mar Perú* 30(1-2): 3-9.- En este Boletín, se describen las escalas de madurez gonadal macroscópicas, validadas mediante análisis microscópicos, de diez especies de peces: *Engraulis ringens* anchoveta peruana, *Merluccius gayi peruanus* merluza, *Sarda chiliensis chiliensis* bonito, *Scomber japonicus peruanus* caballa, *Anchoa nasus* anchoveta blanca, *Paralabrax humeralis* cabrilla, *Paralichthys adspersus* lenguado, *Cynoscion analis* cachema, *Hippoglossina macrops* lenguado de ojo grande y *Vinciguerria lucetia*. Todas las escalas tienen seis estadios de madurez para hembras y machos: 0 (virginal), I (reposo), II (en maduración), III (maduro), IV (desovante/expulsante), V (recuperación/post expulsante). Se describen características y criterios claros para diferenciación entre estadios de madurez por especie y se discute la importancia de la validación y sus múltiples aplicaciones.

PALABRAS CLAVE: Madurez gonadal, estadios de madurez, escala de madurez, peces peruanos

### ABSTRACT

BUITRÓN B, PEREA A, MORI J, SÁNCHEZ J, ROQUE C, CASTILLO J, GÁLVEZ M A. 2015. Validation of macroscopic maturity scales of some fishes according to microscopic analysis. *Bol Inst Mar Perú* 30(1-2): 3-9.- In this paper we describe macroscopic gonad grading key, validated by microscopic analysis, of ten species: *Engraulis ringens* Peruvian anchovy, *Merluccius gayi peruanus* South Pacific hake, *Sarda chiliensis chiliensis* Eastern Pacific bonito, *Scomber japonicus peruanus* chub mackerel, *Anchoa nasus* long nose anchovy, *Paralabrax humeralis* Peruvian rock seabass, *Paralichthys adspersus* fine flounder, *Cynoscion analis* Peruvian weakfish, *Hippoglossina macrops* big eye flounder and *Vinciguerria lucetia*. All the maturity grading key have six stages of maturity for females and males which are: 0 (virgin), I (resting), II (maturing), III (mature), IV (spawning/running milt), V (recovery/spent). Features and clear criteria for differences between maturity stages of each species are described, discussing the importance of validation and its many applications.

KEYWORDS: Maturity stage, maturity scale, Peruvian fish

## 1. INTRODUCCIÓN

El mar peruano tiene el nivel de productividad primaria más importante del mundo, favoreciendo y sosteniendo grandes volúmenes de recursos pesqueros (BAKUN y WEEKS 2008). Dentro de éstos, los grupos de mayor importancia comercial son los peces pelágicos, demersales y costeros; así como diversos grupos de invertebrados, destacando especies de crustáceos y moluscos (PRODUCE 2012).

La extracción de las principales especies de estos grupos, dirigidas tanto para consumo directo como indirecto, tiene implicancias económicas y sociales para el país, lo que impulsa al desarrollo de modelos de evaluación que sustenten las medidas para el manejo sostenible. Uno de los elementos más importantes en estas evaluaciones es el conocimiento de la condición reproductiva

de los stocks, que se mide con índices reproductivos elaborados a partir de la observación y caracterización del desarrollo gonadal (TRESIERRA et al. 2002).

La determinación de los estadios de madurez gonadal, es la base para el estudio de variables y aspectos reproductivos como talla de primera madurez, potencial reproductivo, periodos de actividad reproductiva y desove. En el Perú, desde el inicio de las grandes pesquerías en la década de los años sesenta, se adaptó la escala empírica de JOHANSEN (1919) (utilizada en el arenque europeo) para todas las especies peruanas, excepto para anchoveta; posteriormente, EINARSSON et al. (1966) elaboraron una escala empírica solo para esta especie. En esta publicación se da a conocer escalas macroscópicas para diez especies peruanas que se han validado con estudios histológicos, que redundarán en la precisión de los estimados de índices

reproductivos orientados al manejo pesquero. Mantener esta información actualizada favorece la efectividad de las medidas de protección como vedas reproductivas y tallas mínimas de captura (TOMKIEWICZ et al. 2003).

El método más utilizado para la determinación de los estadios de madurez gonadal, es el examen visual de las gónadas, en el que se aplican criterios macroscópicos. Debido a que ciertos estados reproductivos al no presentar características visuales claras, no pueden ser identificados de manera confiable por métodos macroscópicos (HUNTER y MACEWICZ 2003), es necesario clasificar la condición gonadal mediante exámenes de cortes histológicos de tejido ovárico en donde se revele a detalle el desarrollo de los ovocitos (STAHL 2008). Es por esto que se sugiere la elaboración de escalas macroscópicas que cuenten con sustento histológico y criterios que permitan la identificación de los estadios de manera simplificada (KJESBU et al. 2003).

Las especies de interés comercial que se han investigado son: anchoveta peruana *Engraulis ringens*, bonito *Sarda chiliensis chiliensis*, caballa *Scomber japonicus peruanus*, anchoveta blanca *Anchoa nasus*, cabrilla *Paralabrax humeralis*, cachema *Cynoscion analis*, lenguado *Paralichthys adspersus*, merluza *Merluccius gayi peruanus*, también se consideraron a dos especies de peces de explotación potencial como son el lenguado de ojo grande *Hippoglossina macrops* y la vinciguerría *Vinciguerria lucetia*.

## 2. MATERIAL Y MÉTODOS

En cada especie estudiada se detalla la localidad de muestreo y tamaño de muestra utilizado para la determinación de la escala de madurez gonadal. La colecta y posterior trabajo de laboratorio para cada especie fue similar.

Para la descripción macroscópica de las gónadas se realizó la observación en fresco, tomándose en cuenta aspectos como coloración, turgencia, vascularización, textura, grosor de la pared gonadal, ovocitos visibles y semen fluyente como las descritas por FERRERI et al. (2009) y SÁNCHEZ et al. (2013). Las gónadas fueron fotografiadas y fijadas en formol al 10% para luego ser procesadas histológicamente en el laboratorio.

El procesamiento histológico se realizó mediante el método de infiltración con parafina (HUMASON 1979) y los cortes fueron hechos a 7  $\mu\text{m}$  de grosor para ovarios y 5  $\mu\text{m}$  para testículos con el uso de un micrótopo de rotación. Las secciones histológicas obtenidas se colorearon con hematoxilina – eosina, haciendo uso de un coloreador automático de tejidos y como medio de montaje se utilizó Entellán. Se tomaron fotos representativas de cada estadio, los aumentos fueron a 40x, 100x y 200x.

Se definieron los tipos de ovocitos, para todas las especies, según su afinidad con la eosina–hematoxilina, tamaño, presencia de granulos corticales, gotas oleosas, granulos de vitelo, ubicación del núcleo y condición del citoplasma (Tabla 1). En el caso de los gametos masculinos, se tomó en cuenta su afinidad con la eosina–hematoxilina, tamaño, forma y ubicación de la célula en el testículo (Tabla 2).

La descripción de la histoarquitectura ovárica y testicular, que sirvió de base para la determinación de los estadios de madurez gonadal se realizó en las hembras mediante la identificación de los tipos de ovocitos, presencia o ausencia de folículos post-ovulatorios y proporción de ovocitos atrésicos, en los machos fue el desarrollo espermatogénico de los túbulos seminíferos, su grado de llenura y el grado de llenura del túbulo colector. Para ello se utilizaron, como base los trabajos realizados en diferentes especies de peces de HUNTER y MACEWICZ (1985) y SÁNCHEZ et al. (2013). Las características macroscópicas fueron asociadas a las observaciones microscópicas, determinándose los estadios de desarrollo gonadal, tanto de hembras como machos (Fig. 1).

## 3. DISCUSIÓN

La investigación sobre la reproducción de peces es un proceso clave en la evolución de la ciencia pesquera, ya que los parámetros que se consideran sirven como insumo en la estimación de modelos de evaluación de poblaciones (KJESBU et al. 2003, WILLIAMS 2007) y forman parte de la base técnica que permite el adecuado manejo pesquero, con miras a mantener la sostenibilidad de los recursos pesqueros. El uso de escalas de madurez gonadal macroscópicas tiene la ventaja de proporcionar lecturas rápidas, a bajo costo generando datos sobre el estado reproductivo de los recursos, por lo cual es la metodología más utilizada (BROMLEY 2003, KJESBU et al. 2003, HUNTER y MACEWICZ 2003). Debido a la imprecisión provocada por el subjetivismo inherente en este tipo de escalas (WEST 1990, STAHL y KRUSE 2008, MACPHERSON et al. 2011), muchas veces la confiabilidad de su uso ha sido cuestionada (MCQUINN 1989, WEST 1990, SABORIDO-REY y JUNQUERA 1998, BROMLEY 2003, HUNTER y MACEWICZ 2003, LA MESA et al. 2003). Las escalas de madurez gonadal que se presentan en este documento, han sido validadas en base a las observaciones histológicas, teniendo en cuenta que esta técnica es la herramienta más precisa en la estimación de la condición reproductiva (RIDEOUT 2005, STAHL y KRUSE 2008) y que agrega confiabilidad al relacionar las características macroscópicas y microscópicas.

Una escala de madurez gonadal debe contener una descripción detallada de cada estadio de madurez, incluir fotografías con alta resolución, que permita la correcta asignación de cada fase del proceso de maduración de un pez y que, en lo posible, minimice el error (BROMLEY 2003, BROMLEY y CASEY 2003). Además, se recomienda que las escalas no tengan demasiados estadios, sino el número adecuado que permita la identificación de las principales fases de maduración de las gónadas, para diferenciar el estadio virginal del reposo, discriminando juveniles de adultos, para reconocer la etapa de hidratación y de desove propiamente dicho en el caso de las hembras y de expulsión en los machos (KJESBU et al. 2003, HUNTER y MACEWICZ 2003, STAHL y KRUSE 2008). En este sentido, la coloración de las gónadas no debe considerarse como una característica macroscópica determinante en la asignación de un estadio gonadal ya que, en la mayoría de especies, el color se presenta en un espectro amplio de tonalidades (sobre todo en el estadio maduro), por lo que es recomendable no basarse exclusivamente en la coloración al realizar la catalogación, sino considerar todas las otras cualidades que presentan las gónadas como tamaño, textura y grado de vascularización, presencia de ovocitos y, en algunos casos, como en la merluza, es necesario hacer cortes a los ovarios para verificar macroscópicamente el estadio desovante o el de recuperación (PEREA com. pers.).

Las escalas de madurez gonadal que se presentan se basan en el ciclo de seis estadios (Fig. 1), que considera un estadio virginal (0) y cinco para adultos (I-V). Formatos semejantes se han observado en las escalas de madurez de NIKOLSKY (1963), DICKERSON et al. (1992), GÓMEZ (2004) y SÁNCHEZ et al. (2013). Otras como la de JOHANSEN (1919) o de KESTEVEN (1960) tienen un mayor número de estadios, caracterizándose por separar el estadio maduro en varias etapas.

Un estadio que es importante distinguir es el estadio hidratado, el cual es el más utilizado para la estimación de la fecundidad de peces con desove parcial (HUNTER y MACEWICZ 1980, WITTHAMES et al. 2009, NUÑEZ y DUPONCHELLE 2009). En este trabajo, todas las escalas incluyen el estadio hidratado dentro del grupo desovante porque se considera la hidratación como un desove inminente. Agruparlo de esta manera hace que sean más prácticos los cálculos que se derivan de las catalogaciones, por lo que en las escalas que se presentan se notará que el estadio desovante tiene dos aspectos: hidratado y desovante propiamente dicho.

Se caracterizaron 6 tipos de ovocitos: Ovogonia, inmaduro, pre-vitelogenado, vitelogenado, maduro e hidratado, de acuerdo a la descripción realizada por

HUNTER y MACEWICZ (1985). Uno de los criterios utilizados para clasificar a los ovarios es la presencia del tipo de ovocito más avanzado (WEST 1990), por lo que, para el desarrollo de las escalas, se tomó en cuenta tanto la presencia como la predominancia de este tipo de ovocito y el contexto de todo el estroma ovárico.

Según la literatura, hay tres tipos de materiales que se acumulan en los ovocitos de acuerdo a su desarrollo en la vitelogénesis primaria y secundaria: vesículas corticales, gotas de aceite o lípidos y gránulos o glóbulos de vitelo (BAZZOLI y RIZZO 1990, WEST 1990 y NAGAHAMA 1983). La característica distintiva en los ovocitos pre vitelogenados, es la visualización de los gránulos o vesículas corticales que se distinguen por su ubicación en la periferia del núcleo o en la periferia interna del ovocito; sin embargo, la diferenciación precisa requiere de otro tipo de coloraciones. En los teleósteos, particularmente en especies marinas, las gotas de aceite comienzan a acumularse en el citoplasma, casi al mismo tiempo que las vesículas corticales. El contenido de estas dos estructuras se disuelve durante la deshidratación con los alcoholes y aparecen vacíos en la coloración con hematoxilina-eosina (WEST 1990). Los gránulos de vitelo se observaron a partir de los ovocitos vitelogenados, caracterizados por la coloración rosada (afinidad cromática eosinófila) de su citoplasma. VAZZOLER (1996) resalta que la formación y acumulación de vitelo es uno de los eventos más importantes en la maduración de los ovocitos. BAZZOLI y RIZZO (1990) mencionan que el vitelo es parcialmente sintetizado en el citoplasma por varias organelas (vitelogénesis endógena) y el resto es sintetizado fuera del ovario (vitelogénesis exógena), transportado luego por la circulación e incluida en el ovocito por micropinocitosis.

En el caso de los machos, existe una limitación para la asignación de los estadios de madurez. La sola identificación de las células sexuales masculinas no es suficiente para determinar el estado de madurez de un individuo. Se requiere observar el estroma testicular y el grado de llenura de los túbulos seminíferos y tubo colector común.

Se caracterizaron 4 tipos de células sexuales en los testículos: Espermatogonia, espermatocito, espermátida y espermatozoide. La terminología y la descripción del desarrollo espermatogénico es similar al descrito en otros teleósteos (WEST 1990). Hay clasificaciones más detalladas donde dividen las espermatogonias en dos tipos A y B, según se observen antes o después de la mitosis y espermatozoides en I y II (GARCÍA-LÓPEZ et al. 2005). La técnica utilizada en esta investigación no permite hacer una discriminación de este tipo.

Tabla 1.- Descripción de principales tipos de células sexuales femeninas.  
Especie: *Scomber japonicus peruanus, caballa*

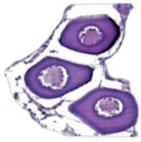
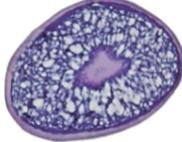
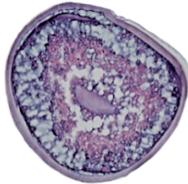
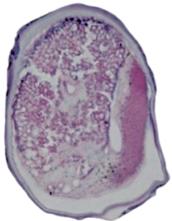
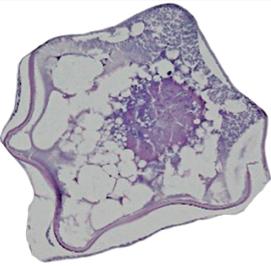
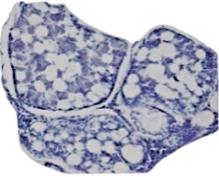
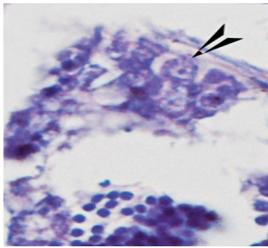
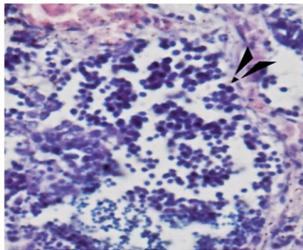
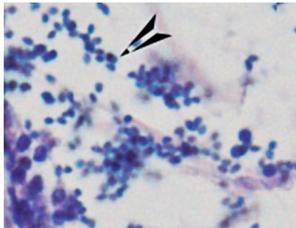
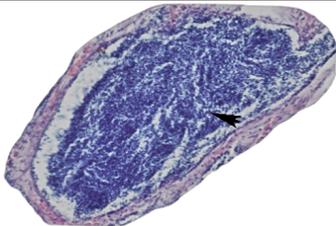
OVOCITOS	DESCRIPCIÓN	FOTO
Inmaduro <b>OI</b>	Células muy pequeñas y polimórficas, con núcleo desarrollado y de mayor tamaño respecto al citoplasma. Son basófilos. Aumento: 200x	
Pre-vitelogenado <b>OPV</b>	Células de forma esférica. Presentan gránulos corticales y, en ocasiones, pequeñas gotas oleosas. Son basófilos. Aumento: 200x	
Vitelogenado <b>OV</b>	Células de forma esférica. Presentan gránulos corticales, gotas oleosas y pocos gránulos de vitelo. Con zonas basófilas y eosinófilas. Aumento: 200x	
Maduro <b>OM</b>	Células de forma esférica. Abundante presencia de gránulos de vitelo. Núcleo ubicado en el centro rodeado de gotas oleosas de gran tamaño. Son eosinófilos. Aumento: 200x	
Con núcleo migratorio <b>ONM</b>	Células de forma esférica. Presentan las características de las células maduras, pero el núcleo ha migrado hacia la periferia del citoplasma. Aumento: 200x	
Hidratado <b>OH</b>	Células de mayor tamaño. De forma ovalada, que debido al procesamiento histológico adquieren forma variable. Citoplasma en forma de placas que puede presentar gotas oleosas. Aumento: 200x	
Atrésico <b>OA</b>	Células en proceso de reabsorción con folículo deteriorado y citoplasma irregular fragmentado con diferentes grados de degradación. Aumento: 200x	

Tabla 2.- Descripción de principales tipos de células sexuales masculinas.  
Especie: *Scomber japonicus peruanus*, caballa

CÉLULAS	DESCRIPCIÓN	FOTO
Espermatogonios Eg	Células inmaduras de gran tamaño que se desarrollan alineadas y adosadas a la pared del túbulo seminífero. Están orientadas a la luz del lumen. Aumento: 200x	
Espermatocitos Ec	Células que nacen a partir de los espermatogonios y que se dirigen al centro del túbulo seminífero. Aumento: 200x	
Espermátides Et	Se encuentran adyacentes a los espermatocitos y se diferencian de éstos por presentar un menor tamaño y una posición central dentro del túbulo seminífero. Aumento: 200x	
Espermatozoides Ez	Se encuentran en el tubo colector y túbulo seminífero, formando franjas y correderas que pueden ser desordenadas. Aumento: 200x	

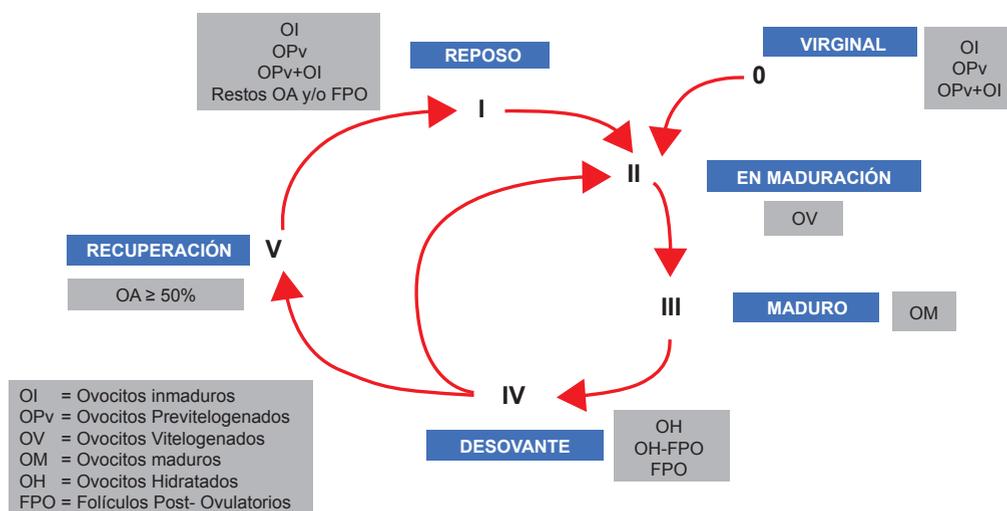


Figura 1.- Ciclo de madurez gonadal en peces hembra con reproducción asincrónica. OI: Ovocito inmaduro, OPV: Ovocito pre-vitelogenado, OV: Ovocito vitelogenado, OM: Ovocito maduro, OH: Ovocito hidratado, OA: Ovocito atrésico, FPO: Folículo post-ovulatorio. Modificado de SÁNCHEZ et al. (2013)

Con el objetivo de realizar una adecuada catalogación de los estadios de madurez gonadal de peces, es necesario que las gónadas se encuentren en las mejores condiciones. En este sentido, coincidimos con FERRERI et al. (2009) en que las gónadas no deberían preservarse ni congelarse antes de la catalogación, ya que ello altera las características visuales (coloración, textura, vascularización) que permiten la adecuada asignación del estadio de madurez gonadal.

El uso de las escalas de madurez gonadal en la estimación de la condición reproductiva de peces, debe complementarse con el uso de índices reproductivos (como el índice gonadosomático) o de condición (contenido graso y factor de condición) (KJESBU et al. 2003, STAHL y CRUSE 2008), así como con las mediciones del diámetro de ovocitos (RAMSAY y WITTHAMES 1996) o los niveles de hormonas en sangre (MERATI 1993).

Los errores de clasificación que más influyen en la estimación del estadio de madurez gonadal radican, sobre todo en los límites entre un estadio y otro (WILLIAMS 2007), un error de este tipo podría ocasionar sesgos si la escala utilizada no permite discriminar con certeza entre el estadio maduro y el desove o el virginal y el inicio de maduración. En cualquier caso, una buena práctica y entrenamiento en el uso de cada una de estas escalas es necesario para asignar los estadios de madurez gonadal correctamente. Por ello, es recomendable que el personal que realiza las catalogaciones, realice intercalibraciones periódicas para mejorar la precisión (ALFONSO-DIAS et al. 2008).

Finalmente, para estimaciones precisas como el índice de atresia y fracción desovante por la presencia de folículos post ovulatorios, es necesario utilizar el análisis histológico de gónadas.

#### 4. AGRADECIMIENTOS

Los autores deseamos expresar nuestro sincero agradecimiento al personal de muestreo de las diversas Sedes regionales y central del IMARPE, así como al personal de los grupos de biología durante los cruces de Evaluación Hidroacústica de Recursos Pelágicos, de Estimación de Biomasa Desovante y de Evaluación de Recursos Demersales, por el apoyo en la obtención de las muestras; a la Dra. Gladys Cárdenas y a la Mag. Marilu Bouchon por la revisión del manuscrito y a la Blga. Violeta Flores por el apoyo en la toma de las microfotografías.

#### 5. REFERENCIAS

ALFONSO-DIAS I, AMORIM P, SILVA A. 2008. Problems with assigning the ovaries of sardine *Sardina pilchardus* to

the appropriate macroscopic maturity stage. JMBA2 Biodiversity Records.1: 1-7.

- BAKUN A, WEEKS S. 2008. The marine ecosystem off Peru: What are the secrets of its fishery productivity and what might its future hold? *Progress in Oceanography* 79:290 – 299.
- BAZZOLI N, RIZZO E. 1990. A comparative cytological and cytochemical study of the oogenesis in ten Brazilian fish species. *European Archives of Biology*. 101: 399-410.
- BROMLEY PJ. 2003. Progress towards a common gonad grading key for estimating the maturity of North Sea plaice. En: Report of the working group on Modern approaches to assess maturity and fecundity of warm- and cold- water fish and squids. 12:19-24.
- BROMLEY PJ, CASEY J. 2003. An attempt to ascertain the spawning fraction of female North Sea whiting based on visual staging of maturity. En: Report of the working group on Modern approaches to assess maturity and fecundity of warm- and cold- water fish and squids. 12:25-28.
- DICKERSON TL, MACEWICZ BJ, HUNTER RJ. 1992. Spawning frequency and batch spawning of chub mackerel *Scomber japonicus* during 1985. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.* 33:133-140.
- EINARSSON H, FLORES F, MIÑANO J. 1966. El ciclo de madurez de la anchoveta peruana (*Engraulis ringens* J.) 128-135. En: I Seminario Latinoamericano sobre el Océano Pacífico Oriental. Univ. Nacional Mayor, San Marcos, Lima, Perú.
- FERRERI R, BASILONE G, D'ELIA M, TRAINA A, SABORIDO F, MAZZOLA S. 2009. Validation of macroscopic maturity stages according to microscopic histological examination for European anchovy. *Marine Ecology* 30: 181-187.
- GARCIA-LOPEZ A, MARTINEZ-RODRIGUEZ G, SARASQUETE C. 2005. Male reproductive system in Senegalese sole *Solea senegalensis* (Kaup): Anatomy, histology and histochemistry. *Histology and Histopathology*. 20: 1179-1189.
- GÓMEZ C. 2004. Aspectos reproductivos de pejerrey (*Odontesthes regia regia*) (Humboldt, 1821) en la zona de Pisco en el periodo 1996-1997 y mayo – julio del 2002. Tesis para optar el título de biólogo. Universidad Nacional Agraria La Molina. 95 pp.
- HUMASON G. 1979. Animal tissue techniques. W. Freeman Eds. 4ta Ed. 661 pp.
- HUNTER JR, MACEWICZ BJ. 1980. Sexual maturity, batch fecundity, spawning frequency and temporal pattern of spawning for the northern anchovy, *Engraulis mordax* during the 1979 spawning season. *Calif. Coop. Oceanic Fish. Invest. Rep.* 21:139-149.
- HUNTER JR, MACEWICZ 1985. Measurement of spawning frequency in multiple spawning fishes. In: An egg production method for estimating spawning biomass of pelagic fish: Application to the northern anchovy, *Engraulis mordax*, R. Lasker, ed. NOAA Tech. Rep. NMFS 36: 79-94.
- HUNTER JR, MACEWICZ BJ. 2003. Improving the accuracy and precision of reproductive information used in fisheries. En: Report of the working group on Modern approaches to assess maturity and fecundity of warm- and cold- water fish and squids. Bergen (4-7-September 2001):57-68.

- 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.
- KESTEVEN GL (Ed). 1960. Manual of field methods in fisheries biology. FAO Manuals in Fisheries Science. N°1. FAO Rome. 152 pp.
- 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.
- LA MESA M, CAPUTO V, RAMPA R, VACCHI M. 2003. Macroscopic and histological analyses of gonads during the spawning season of *Chionodraco hamatus* (Pisces, Channichthyidae) of Terra Nova Bay, Ross Sea Southern Ocean. Polar Biology. 26: 621-628.
- MACPHERSON LR, GANIAS K, MARSHALL T. 2011. Inaccuracies in routinely collected Atlantic herring (*Clupea harengus*) maturity data and correction using a gonadosomatic index model. J. Mar. Biol. Assoc. U.K. 91: 1477-1487.
- MCQUINN IH. 1989. Identification of spring and autumn spawning herring (*Clupea harengus harengus*) using maturity stages assigned from gonadosomatic index model. Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences. 46: 969-980.
- MERATI N. 1993. Spawning dynamics of walleye pollock *Theragra chalcogramma* in the Shelikof Strait, Gulf of Alaska. Master's Thesis. University of Washington Seattle. 134 pp.
- NAGAHAMA Y. 1983. The functional morphology of teleost gonads. En: WS HOAR, DJ Randall, y E M Donaldson (edit.). Fish Physiology. Academic Press. 9(part A): 223-275.
- NIKOLSKY GV. 1963. The ecology of fishes. Academic Press. London and New York. 352 pp.
- NUÑEZ J, DUPONCHELLE F. 2009. Towards a universal scale to assess sexual maturation and related life history traits in oviparous teleost fishes. Fish Physiol Biochem. 35: 167-180.
- PRODUCE. 2012. Anuario Estadístico Pesquero y Acuicola. Ministerio de la Producción. 180 pp.
- RAMSAY K, WITTHAMES P. 1996. Using oocyte size to assess seasonal ovarian development in *Solea solea* (L.). Journal of Sea Research. 36(3-4): 275-283.
- RIDEOUT RM, ROSE GA, BURTON MPM. 2005. Skipped spawning in iteroparous spawning fishes. Fish and fisheries. 6:50-72.
- SABORIDO-REY F, JUNQUERA S. 1998. Histological assessment of variations in sexual maturity of cod (*Gadus morhua*) at the Flemish Cap (North-West Atlantic). ICES Journal of Marine Research. 55: 515-521.
- SÁNCHEZ J, PEREA A, BUITRÓN B, ROMERO L. 2013. Escala de madurez gonadal del jurel *Trachurus murphyi* Nichols 1920. Rev. Perú. Biol. Lima. 20(1): 35-44.
- STAHL M. 2008. Reproductive physiology of shovelnose sturgeon from the middle Mississippi river in relation to seasonal variation in plasma sex steroids, vitellogenin, calcium, and oocyte diameters. Thesis submitted in partial fulfillment of the requirements for the Master of Science degree University Carbondale. Illinois.
- STAHL JP, KRUSE GH. 2008. Classification of ovarian stages of walleye pollock *Theragra chalcogramma*. Resiliency of gadid stocks to fishing and climate change Alaska Sea Grant College Programme. AK-SG-08-01: 1-20.
- TOMKIEWICZ J, TYBJERG L, JESPERSEN A. 2003. Micro and macroscopic characteristics to state gonadal maturation of female Baltic cod. Journal of Fish Biology, 62: 253-275.
- TRESIERRA A, CULQUICHICON Z, VENEROS B. 2002. Biología reproductiva en peces. Nuevo Norte. Trujillo-Perú. 233 pp.
- VAZZOLER AE. 1996. Biología da reproducao de peixes teleósteos teoría e prática. Maringá EDUEM.
- WEST G. 1990. Methods of assessing ovarian development in fishes – a review. Australian Journal of Marine and Freshwater Research. 41(2): 199-222.
- WILLIAMS K. 2007. Evaluation of the macroscopic staging method for determining maturity of female walleye Pollock *Theragra chalcogramma* in Shelikof Strait, Alaska. Alaska Fishery Research Bulletin 12(2): 252-263.
- WITTHAMES PR, THORSEN, A, GREENWOOD LN, SABORIDO-REY F, DOMINGUEN R, MURUA H, KORTA M, KJESBU O. 2009. Advances in methods for determining fecundity: Application of the new methods to some marine fishes. Fish. Bull. 107:148-164.