



Age and growth of middling thread herring *Opisthonema medirastre* (Berry & Barrett, 1963) in the southern Gulf of California

Edad y crecimiento de la sardina crinuda *Opisthonema medirastre* (Berry & Barrett, 1963) en el sur del Golfo de California

Payan-Alejo, J.¹, Rodríguez-Domínguez, G.¹, Jacob-Cervantes, M. L.².

¹Facultad de Ciencias del Mar, Universidad Autónoma de Sinaloa, Paseo Clausen S/N, Mazatlán, Sinaloa, 82000, México.

²Centro Regional de Investigación Acuícola y Pesquera, Instituto Nacional de Acuicultura y Pesca, Calzada Sábalo-Cerritos S/N. Contiguo Estero El Yugo, C.P. 82112, Mazatlán, Sinaloa, México.

Cite this paper/Como citar este artículo: Payan-Alejo, J., Rodríguez-Domínguez, G., Jacob-Cervantes, M. L. (2020). Age and growth of middling thread herring *Opisthonema medirastre* (Berry & Barrett, 1963) in the southern Gulf of California. *Revista Bio Ciencias* 7, e725. doi: <https://doi.org/10.15741/revbio.07.e725>



ABSTRACT

Middling thread herring *O. medirastre* is part of a small pelagic fish catches in the southern Gulf of California, where the fishery is certified as sustainable by the Marine Stewardship Council. The growth of this species is of great interest for the assessment and management of overall fisheries. Age-size data were generated in this research work from 428 otoliths readings obtained from fish sampled in commercial captures in 2005, 2008 and 2015. By means of a multi-model select approach, four cases of Schnute's general growth model and one special case equivalent to Von Bertalanffy's model were assessed to fit age-size data. The opaque zone of the otoliths was formed during the winter-spring period when maximum values of chlorophyll-a were present in fishing areas, while hyaline zone was formed

Article Info/Información del artículo

Received/Recibido: April 4th 2019.

Accepted/Aceptado: March 25th 2020.

Available on line/Publicado: March 28th 2020.

RESUMEN

La sardina crinuda *O. medirastre* forma parte de las capturas de pelágicos menores en el sur del golfo de California, donde la pesquería se encuentra certificada como sustentable por la Marine Stewardship Council. El crecimiento de esta especie es de gran interés para la evaluación y manejo de la pesquería en su conjunto. En este trabajo se generaron datos de edad-talla a partir de la lectura de 428 otolitos obtenidos de peces muestreados de las capturas comerciales de los años 2005, 2008 y 2015. Mediante un procedimiento de selección multi-modelo se evaluaron cuatro casos del modelo de Schnute y un caso especial equivalente al modelo de Von Bertalanffy para ajustar a los datos de edad-talla. La zona opaca de los otolitos se formó durante el periodo de invierno-primavera cuando se presentan los valores máximos de clorofila-a en esta zona, mientras que la zona hialina se formó durante el verano en el periodo de reproducción. Se identificaron 5 grupos de edad (0-4 años). El caso 3 de Schnute fue el mejor modelo de crecimiento seleccionado. Los datos muestran evidencia de un crecimiento compensatorio. El uso

*Corresponding Author:

Jacob-Cervantes, Mercedes Laura. Instituto Nacional de Acuicultura y Pesca, Centro Regional de Investigación Acuícola y Pesquera., Calzada Sábalo-Cerritos S/N. Contiguo Estero El Yugo, C.P. 82112, Mazatlán, Sinaloa, México., Phone: +52 (669)918 2749. E-mail: meche-jacob@yahoo.com, <https://orcid.org/0000-0002-9740-5797>

during summer when reproduction period occurred. Five age groups were identified (0-4 years). Schnute growth model case 3 was the best selected model of growth. Data evidenced compensatory growth. The use of multi-model selection, the integration of size data at the age of three different years, representing different environmental conditions and compensatory growth, are a guarantee that Schnute growth model case 3, selected as the best model, is useful to represent mean growth of *O. medirastre* in the southern Gulf of California.

KEY WORDS

O. medirastre, growth, compensatory effect, multi-model selection.

Introduction

In the northeastern Mexico, small pelagic fish constitute one of fishery resources of most importance for industrial purse seine fleet, the main ports of fish landing are Guaymas and Mazatlán (SAGARPA, 2012).

In the littoral of Sinaloa, Nayarit and Jalisco, fishery of small pelagic fish of greater importance comprises three fish species of the *Opisthonema* genus (*O. libertate*, *O. medirastre* and *O. bulleri*) which are named thread herring ('sardina crinuda') (Jacob-Cervantes, 2010).

O. libertate is the most abundant species in fish catches, therefore most of studies on fisheries biology focused on this species (Gallardo-Cabello *et al.*, 1993; Carmona & Alexandres, 1994; Jacob-Cervantes y Aguirre-Villaseñor, 2014; Ruiz-Domínguez & Quiñonez-Velázquez, 2018), while fisheries biology for *O. medirastre* y *O. bulleri* is unknown.

Growth rate of organisms can be estimated by means of indirect and direct methods. In previous studies on *O. medirastre*, growth was tackled by means of an indirect method based on a length-frequency analysis (Soto-Rojas & Rodríguez-Murillo, 1999; Vega-Corrales, 2010), but it is unknown from age and growth studies of this species by direct methods. The most used bone structure for age determination in fish are otoliths (Campana, 2001).

de selección multi-modelo, la integración de datos de talla a la edad de tres diferentes años que representan diferentes condiciones ambientales y el crecimiento compensatorio, son garantía de que el caso 3 seleccionado como mejor modelo es útil para representar el crecimiento promedio de *O. medirastre* para el sur del golfo de California.

PALABRAS CLAVE

O. medirastre, crecimiento, efecto compensatorio, selección multi-modelo.

Introducción

En el noroeste de México, los pelágicos menores constituyen uno de los recursos pesqueros de gran importancia para la flota industrial cerquera, los principales puertos de desembarques son Guaymas y Mazatlán (SAGARPA, 2012).

En el litoral de Sinaloa, Nayarit y Jalisco, los pelágicos menores de mayor importancia comercial está constituido por tres especies de peces del género *Opisthonema* (*O. libertate*, *O. medirastre* y *O. bulleri*) que se denominan sardina crinuda (Jacob-Cervantes, 2010).

O. libertate es la especie de mayor abundancia en las capturas, por lo que la mayoría de los estudios de biología pesquera están enfocados a esta especie (Gallardo-Cabello *et al.*, 1993; Carmona & Alexandres, 1994; Jacob-Cervantes & Aguirre-Villaseñor, 2014; Ruiz-Domínguez & Quiñonez-Velázquez, 2018), mientras que se desconoce la biología pesquera para *O. medirastre* y *O. bulleri*.

El ritmo de crecimiento de los organismos se puede estimar mediante métodos indirectos y directos. En estudios previos de *O. medirastre* el crecimiento se abordó a través de un método indirecto basado en el análisis de frecuencia de tallas (Soto-Rojas & Rodríguez-Murillo, 1999; Vega-Corrales, 2010), pero se desconoce de estudios de edad y crecimiento de esta especie por métodos directos. En los peces la estructura ósea más utilizada para la determinación de la edad son los otolitos (Campana, 2001).

Por otra parte, el crecimiento de *O. medirastre* fue descrito seleccionando *a priori* el modelo de Von Bertalanffy, el más usado en biología pesquera (Katsanevakis, 2006;

On the other hand, the growth of *O. medirastre* has been described by selecting *a priori* Von Bertalanffy model, the most used in fisheries biology (Katsanevakis, 2006; Katsanevakis & Maravelias, 2008), since its parameters are used in models to estimate biomass (Sparre & Venema, 1997). A relatively new paradigm in biological sciences is the multi-model selection (Burnham & Anderson, 2002; Katsanevakis, 2006; Beninger et al., 2012), consisting in selecting from a set of candidate models, the model which best fits the data, by using the information theory and the parsimony concept, both integrated in Akaike Information Criterion (AIC). The best model is the one with lower AIC. Other models used to describe growth in fish are Gompertz (1825), Logístico de Ricker (1975), Schnute (1981) and Schnute & Richards (1990). Nevertheless, the generalized Schnute growth model is versatile and includes historic models as special cases (Schnute, 1981). At least eight different growth curves can be generated from the four special cases of this model. Therefore, the use of generalized Schnute growth model to describe growth increases the probability that the real model is included.

Currently, fishery of small pelagic fish in the southern Gulf of California is certified as sustainable by the Marine Stewardship Council, but performing evaluations of each species of the thread herring complex ('sardina crinuda') is included among the observations, comprising modeling growth for each species.

This study dealt with growth modeling of *O. medirastre* in the southern Gulf of California by means of reading otoliths and of a multi-model select approach, from cases of Schnute's growth model as candidate models.

Material and Methods

The fishing area of thread herring fleet including Punta Ahome, Sinaloa to Bahía Banderas, Jalisco, is delimited into a polygon included between Latitude 20-27° N, la Longitude 105-110° W and at a maximum of 20 nautical miles offshore (Figure 1).

The analyzed information came from biological samples of commercial landings thread herring catches in the port of Mazatlán, Sinaloa, realized by the personnel of the "Small pelagic fish" (Pelágicos Menores) Program from CRIAP Mazatlán, INAPESCA, SADER.

Katsanevakis & Maravelias, 2008) debido a que, sus parámetros se utilizan en modelos para estimar biomasa (Sparre & Venema, 1997). Un paradigma relativamente nuevo en ciencias biológicas es la selección multimodelo (Burnham & Anderson, 2002; Katsanevakis, 2006; Beninger et al., 2012), que consiste en elegir de un conjunto de modelos candidatos el modelo que mejor se ajuste a los datos, utilizando la teoría de la información y el concepto de parsimonia, integrados ambos en el criterio de información de Akaike (AIC). El mejor modelo es aquel con el menor AIC. Otros modelos utilizados para describir el crecimiento en peces son Gompertz (1825), Logístico de Ricker (1975), Schnute (1981) y Schnute & Richards (1990). El modelo generalizado de Schnute es versátil e incluye como casos especiales, los modelos históricos (Schnute, 1981). De los cuatro casos especiales de este modelo, pueden generarse al menos ocho curvas de crecimiento diferentes. Por lo que el uso del modelo generalizado de Schnute para describir el crecimiento garantiza la probabilidad de que el modelo real esté incluido.

Actualmente, la pesquería de pelágicos menores en el sur del Golfo de California, está certificada como sustentable por la Marine Stewardship Council, pero entre las observaciones está incluida realizar evaluaciones de cada una de las especies del conjunto sardina crinuda, lo que incluye modelar el crecimiento para cada especie.

En este trabajo se aborda la modelación del crecimiento de *O. medirastre* en el sur del Golfo de California a través de la lectura de otolitos y un procedimiento de selección multimodelo a partir de los casos del modelo Schnute como modelos candidatos.

Material y Métodos

El área de pesca de la flota sardinera comprende desde Punta Ahome, Sinaloa hasta Bahía Banderas, Jalisco, está delimitada en el polígono incluido entre la Latitud 20-27° N, la Longitud 105-110° W y a un máximo de 20 millas náuticas mar adentro (Figura 1).

La información analizada procede de los muestreos biológicos de las capturas comerciales de la sardina crinuda desembarcadas en el puerto de Mazatlán, Sinaloa, realizados por el personal del Programa de Pelágicos Menores del CRIAP Mazatlán, INAPESCA, SADER.

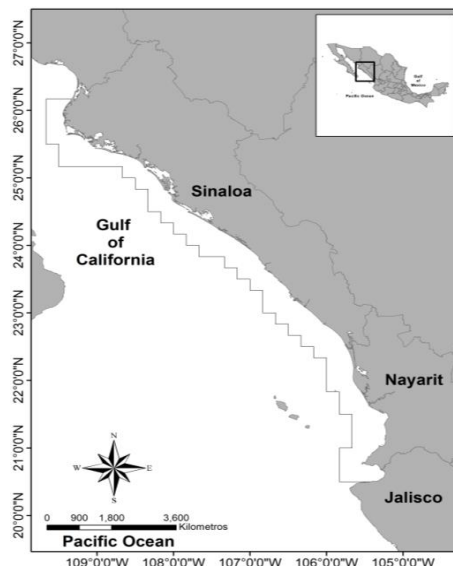


Figure 1. Fishing area of thread herring fleet from Mazatlán.

Figura 1. Área de pesca de la flota sardinera de Mazatlán.

Samples were randomly taken from 12 kg of the total fish catch of a vessel and ten individuals of each 5 mm-length interval were randomly selected, to which standard length (mm), weight (gr), sex were measured, sagittal otoliths were extracted to determine age and the first branchial arch for taxonomic identification according to criteria of Berry y Barrett (1963). Data of 2005 (n=163), 2008 (n=59) and 2015 (n=206) were selected because when gathering them, the annual cycle of continuous information was completed and data represent years with different environmental conditions (2005-Neutral, 2008-La Niña and 2015-El Niño).

Age was determined by counting opaque and hyaline bands of each otolith (Beckman & Howlett, 2013). For this, otoliths were cleaned and immersed in purified water for five minutes for its digitalization by means of a Carl Zeiss stereoscopic microscope (Stemi 508) equipped with an Axiocam ERc 5s camera. The precision of age determinations from otoliths was evaluated with an average percentage error

Se tomaron muestras al azar de 12 kg de la captura total de un barco y se seleccionaron aleatoriamente diez individuos de cada intervalo de talla de 5 mm, a los que se les midió longitud patrón (mm), peso (gr) y sexo. Se les extrajeron los otolitos sagitta para la determinación de la edad y el primer arco branquial para la identificación taxonómica de acuerdo a los criterios de Berry & Barrett (1963). Se eligieron los datos de los años 2005 (n=163), 2008 (n=59) y 2015 (n=206) porque al agruparse se completa el ciclo anual de información continua y representan años con diferentes condiciones ambientales (2005-Neutral, 2008-La Niña y 2015-El Niño).

La edad se determinó por el conteo de bandas opacas e hialinas de cada otolito (Beckman & Howlett, 2013). Para ellos, los otolitos se limpiaron y se sumergieron en agua purificada durante cinco minutos para su digitalización con la ayuda de un microscopio estereoscópico Carl Zeiss (Stemi 508) equipado con una cámara Axiocam ERc 5s. Para estimar la precisión de las lecturas se utilizó el error promedio porcentual (APE) (Beamish & Fournier, 1981). y el coeficiente de variación (CV) (Chang, 1982).

$$APE = 100 * \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \left[\frac{1}{R} \sum_{i=1}^R \frac{(X_{ji} - X_j)}{X_j} \right] \quad CV = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \frac{\sqrt{\frac{1}{R} \sum_{i=1}^R \frac{(X_{ij} - X_j)^2}{R - 1}}}{X_j} * 100$$

(APE) according to Beamish & Fournier (1981) and Coefficients of Variation (CV).

Where: N is sample size, R number of readings per structure, X_{ij} is the i^{th} reading of the j^{th} structure, X_j is the average number of growth marks for the j^{th} structure.

Schnute's growth model and its five cases was applied to describe the growth.

$$\text{Case 1, } a \neq 0 \text{ y } b \neq 0 \quad Y(t) = \left[Y_1^b + (Y_2^b - Y_1^b) \frac{1 - e^{-\alpha(t-\tau_1)}}{1 - e^{-\alpha(\tau_2-\tau_1)}} \right]^{\frac{1}{b}}$$

$$\text{Case 2, } a \neq 0 \text{ y } b = 0 \quad Y(t) = Y_1 \exp \left[\text{Log} \left(\frac{Y_2}{Y_1} \frac{1 - e^{-\alpha(t-\tau_1)}}{1 - e^{-\alpha(\tau_2-\tau_1)}} \right) \right]$$

$$\text{Case 3, } a = 0 \text{ y } b \neq 0 \quad Y(t) = \left[Y_1^b + (Y_2^b - Y_1^b) \frac{t - \tau_1}{\tau_2 - \tau_1} \right]^{\frac{1}{b}}$$

$$\text{Case 4, } a = 0 \text{ y } b = 0 \quad Y(t) = Y_1 \exp \left[\text{Log} \left(\frac{Y_2}{Y_1} \frac{t - \tau_1}{\tau_2 - \tau_1} \right) \right]$$

$$\text{Case 5, } a = y = b = 1 \quad Y(t) = \left[Y_1 + (Y_2 - Y_1) \frac{1 - e^{-\alpha(t-\tau_1)}}{1 - e^{-\alpha(\tau_2-\tau_1)}} \right]$$

Where: $Y(t)$ is standard length at age t , Y_1 and Y_2 are minimum and maximum standard length, α is a growth parameter with units of years, b is related to the inflexion point of a "S" shape growth curve and τ_1 , τ_2 are minimum and maximum ages of the data set.

Parameters of each model were estimated by maximizing the of log-likelihood function (Hilborn & Mangel, 1997) with the Newton algorithm (Neter et al., 1996).

$$LL = \left(-\frac{n}{2} \right) * (\ln(2\pi) + 2 * \ln(\sigma) + 1)$$

Where: LL is the log-likelihood function, n is sample size and σ is standard deviation, which was estimated with the following functions, considering additive error.

Additive error structure:

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (Yt_i - \hat{Y}t_i)^2}{n}}$$

Where: Yt_i is observed standard length, $\hat{Y}t_i$ is estimated standard length.

In order to evaluate candidate models and select the best one, based on parsimony principle, a multi-model selection (MMS) approach was chosen, where various models

Dónde: N es el tamaño de muestra, R número de lecturas por estructura, X_{ij} es la i -ésima lectura de la j -ésima estructura, X_j es el promedio del número de marcas de crecimiento para la j -ésima estructura.

Se aplicó el modelo de Schnute y sus cinco casos para describir el crecimiento.

$$\text{Caso 1, } a \neq 0 \text{ y } b \neq 0 \quad Y(t) = \left[Y_1^b + (Y_2^b - Y_1^b) \frac{1 - e^{-\alpha(t-\tau_1)}}{1 - e^{-\alpha(\tau_2-\tau_1)}} \right]^{\frac{1}{b}}$$

$$\text{Caso 2, } a \neq 0 \text{ y } b = 0 \quad Y(t) = Y_1 \exp \left[\text{Log} \left(\frac{Y_2}{Y_1} \frac{1 - e^{-\alpha(t-\tau_1)}}{1 - e^{-\alpha(\tau_2-\tau_1)}} \right) \right]$$

$$\text{Caso 3, } a = 0 \text{ y } b \neq 0 \quad Y(t) = \left[Y_1^b + (Y_2^b - Y_1^b) \frac{t - \tau_1}{\tau_2 - \tau_1} \right]^{\frac{1}{b}}$$

$$\text{Caso 4, } a = 0 \text{ y } b = 0 \quad Y(t) = Y_1 \exp \left[\text{Log} \left(\frac{Y_2}{Y_1} \frac{t - \tau_1}{\tau_2 - \tau_1} \right) \right]$$

$$\text{Caso 5, } a = y = b = 1 \quad Y(t) = \left[Y_1 + (Y_2 - Y_1) \frac{1 - e^{-\alpha(t-\tau_1)}}{1 - e^{-\alpha(\tau_2-\tau_1)}} \right]$$

Dónde: $Y(t)$ es longitud patrón a la edad t , Y_1 y Y_2 son la mínima y máxima longitud patrón, α es un parámetro de crecimiento con unidades de años, b está relacionado con el punto de inflexión de una curva de crecimiento en forma de "S" y τ_1 , τ_2 , son la edad mínima y máxima del conjunto de datos.

Los parámetros de cada modelo fueron estimados maximizando la función objetivo de logaritmo de verosimilitud (Hilborn & Mangel, 1997) con el algoritmo de búsqueda de Newton (Neter et al., 1996).

$$LL = \left(-\frac{n}{2} \right) * (\ln(2\pi) + 2 * \ln(\sigma) + 1)$$

LL es el logaritmo de verosimilitud, n es el tamaño de muestra y σ es la desviación estándar, la cual se estimó con las siguientes funciones, considerando error aditivo.

Estructura de error aditivo:

$$\sigma = \sqrt{\frac{\sum_{i=1}^n (Yt_i - \hat{Y}t_i)^2}{n}}$$

Dónde: Yt_i es la longitud total observada, $\hat{Y}t_i$ es la longitud calculada.

Con el fin de evaluar los modelos candidatos y seleccionar el mejor, con base al principio de parsimonia, se adoptó la selección multimodelo (MMS), en donde varios modelos compiten y simultáneamente son confrontados con los datos (Johnson & Omland, 2004; Hobbs & Hilborn, 2006).

compete and are simultaneously faced with data (Johnson & Omland, 2004; Hobbs & Hilborn, 2006).

A statistical method based on information theory was applied, commonly used in model selection approach. Akaike information criterion (corrected Akaike Information Criterion, AICc) incorporates information on fitting, complexity and size of the sample (Johnson & Omland, 2004).

AIC is Akaike Information Criterion from model j (Akaike, 1981; Burnham & Anderson, 2002).

$$AIC = AIC + \frac{2K(K+1)}{n-K-1}$$

$$AIC = 2(K - LL)$$

Where: n is the total number of observations, K is the total number of estimated parameters and LL is the maximum log-likelihood.

For each model, plausibility was estimated with Akaike weight (w_i).

$$w_i = \frac{\exp(-0.5\Delta_i)}{\sum_{k=1}^n \exp(-0.5\Delta_k)}$$

Results and Discussion

In Figure 2, the relationship between otolith radius and *O. medirastre* standard length was shown to be linear, with a significant coefficient of correlation ($r = 0.817$, $t = 15.05$ $p < 0.001$) and a coefficient of determination of 0.667. This demonstrated a proportional growth of the otolith with fish size, although the coefficient of determination indicated that 33.3 % of the variation in size was explained by another factor, independent from otolith size. In studies on fish growth, coefficients of determination for the relationship between otolith size and fish size have been observed to vary from 0.4 to 0.9 (Carmona & Alexandres, 1994; Quiñonez-Velázquez *et al.*, 2002; Puentes-Ganada *et al.*, 2004; Morales & González, 2010; Pajuelo & Lorenzo, 2011; Souza-Conceição & Schwingel, 2011; Cerna *et al.*, 2014). The proportionality of otolith size with fish size is very important when a retro-calculation of previous sizes has to be done, and the more precision you have, the better it is, especially because in some cases, a reabsorption of scale rings (Lee's phenomenon) can be

Se aplicó una técnica estadística basada en la teoría de la información comúnmente utilizada en la selección de modelos. El modelo de información de Akaike (AICc, por sus siglas en inglés) incorpora información sobre el ajuste, la complejidad y el tamaño de la muestra (Johnson & Omland, 2004).

AIC es el Criterio de Información de Akaike del modelo j (Akaike, 1981; Burnham & Anderson, 2002).

$$AIC = AIC + \frac{2K(K+1)}{n-K-1}$$

$$AIC = 2(K - LL)$$

Dónde: n es el número total de observaciones, K es el número total de parámetros estimados y LL es la máxima logverosimilitud.

Para cada modelo la plausibilidad fue estimada con el peso de Akaike (w_i).

$$w_i = \frac{\exp(-0.5\Delta_i)}{\sum_{k=1}^n \exp(-0.5\Delta_k)}$$

Resultados y Discusión

En la Figura 2 se muestra que la relación entre el radio del otolito y la longitud patrón de *O. medirastre* es de tipo lineal, con un coeficiente de correlación significativo ($r = 0.817$, $t = 15.05$ $p < 0.001$) y un coeficiente de determinación del 0.667. Lo anterior demuestra el crecimiento proporcional del otolito con el tamaño del pez, aunque el coeficiente de determinación indica que el 33.3 % de la variación en la talla es explicada por otro factor independiente del tamaño del otolito. En estudios de crecimiento en peces se ha observado que los coeficientes de determinación para la relación tamaño del otolito tamaño del pez varían desde 0.4 a 0.9 (Carmona & Alexandres, 1994; Quiñonez-Velázquez *et al.*, 2002; Puentes-Granada *et al.*, 2004; Morales & González, 2010; Pajuelo & Lorenzo, 2011; Souza-Conceição & Schwingel, 2011; Cerna *et al.*, 2014). La proporcionalidad del otolito con la talla del pez es muy importante cuando se requiere hacer un retrocálculo de tallas pretéritas y entre mayor precisión se tenga es mejor, especialmente porque en algunos casos se presenta reabsorción de anillos (Fenómeno de Lee), sin embargo en este estudio no se realizó el retrocálculo, debido a que se tuvieron bien representadas los organismos de las primeras edades. Los otolitos solo fueron examinados

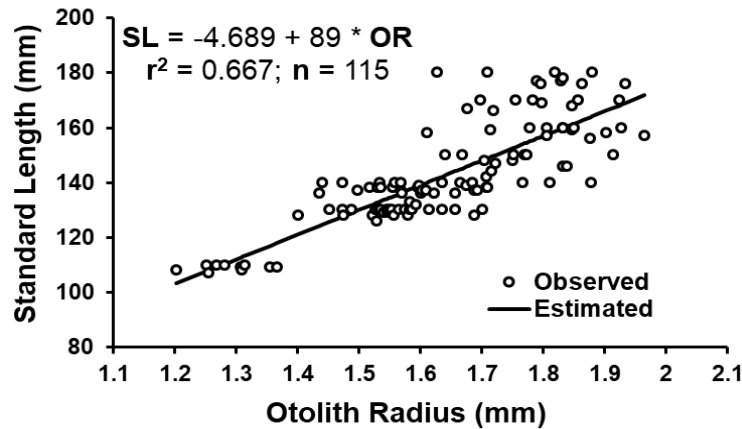


Figure 2. Relationship between otolith radius (OR) and standard length (SL) of *O. medirastre*.
Figura 2. Relación radio del otolito (RO) vs Longitud patrón de la sardina *O. medirastre*.

presented, however, in this study, the retro-calculation was not performed, since organisms of earlier ages were well represented. Otoliths were only examined to observe hyaline and opaque growth bands, which were present independently from the proportionality of otolith size with fish size. Otoliths had previously been used for age determination in *Opisthonema* species (Carmona & Alexandres, 1994; Ruiz-Domínguez & Quiñonez-Velázquez, 2018).

Monthly proportion of otoliths with opaque and hyaline edges showed an annual cycle; most of the proportion of hyaline edges was registered in September (0.75), while most of the proportion of opaque edges was registered in March (0.86) (Figure 3). Most of the proportion of opaque edges coincided with the period of maximum concentration of chlorophyll-*a* present from January to June in the coast located between Sinaloa and Cabo Corrientes, Jalisco (Cepeda-Morales *et al.*, 2017), where the thread herring fleet operates. Phytoplankton or zooplankton availability during these months of high chlorophyll-*a* concentration represents a high food availability for *O. medirastre* and therefore, a fast growth associated with the formation of opaque zones of their otoliths. The reproductive maximum of this species occurs in August-September (Cotero-Altamirano *et al.*, 2014) and coincides with the period of low chlorophyll-*a* concentration (Cepeda-Morales *et al.*, 2017). These two events represent a low food availability and an energy allocation towards gonads maturation, respectively,

para observar las bandas de crecimiento hialinas y opacas, las cuales se pueden presentar independiente de la proporcionalidad del otolito con la talla del pez. Los otolitos ya se han usado para la determinación de edad en especies de *Opisthonema* (Carmona & Alexandres, 1994; Ruiz-Domínguez & Quiñonez-Velázquez, 2018).

La proporción mensual de otolitos con bordes opacos e hialinos describió un ciclo anual; la mayor proporción de bordes hialinos se registró en septiembre (0.75), mientras que la mayor proporción de opacos en marzo (0.86) (Figura 3). La mayor proporción de bordes opacos coincide con el periodo de máxima concentración de clorofila-*a* que se presentan de enero a junio en la costa entre Sinaloa y Cabo Corrientes, Jalisco, donde opera la flota sardinera (Cepeda-Morales *et al.*, 2017). La disponibilidad de fitoplancton o zooplancton en estos meses de alta concentración de clorofila-*a*, representan una alta disponibilidad de alimento para *O. medirastre* y por tanto un rápido crecimiento que está asociado con la formación de las zonas opacas del otolito. En agosto-septiembre se presenta el máximo reproductivo de esta especie (Cotero-Altamirano *et al.*, 2014) y coincide con el periodo de baja concentración de clorofila-*a* (Cepeda-Morales *et al.*, 2017). Estos dos eventos representan una baja disponibilidad de alimento y una derivación de la energía hacia la maduración de la gónada, respectivamente, coincidiendo con la fase de lento crecimiento y la formación de la zona hialina del otolito. La constancia de estos dos periodos puede variar interanualmente, sin embargo la Figura 3 representa

coinciding with the low growth phase and the formation of the hyaline zone of otoliths. The persistence of these two periods can show inter-annual variations, however Figure 3 represented the average of three years with different environmental conditions (El Niño, La Niña and Neutral), therefore it can be stated that in average, an opaque band and a hyaline band were formed annually.

In literature, no previous works on ages of *O. medirastre* have been found up to now to contrast the current results, but in *O. libertate*, an opaque band and a hyaline band have been observed to be formed annually (Ruiz-Domínguez & Quiñonez-Velázquez, 2018).

The count of growth bands allowed to identify five age groups (0-4 years); an age-length key for *O. medirastre* was shown in Table 1. The APE and the coefficient of variation (CV) of readings were 3.1 % and 2.4 % respectively. Although there were no reference points for the precision of age readings in fish, values of both indexes (APE = 3.1 %, CV = 2.4 %) used here were lesser than the median of studies on age of 117 fish (APE = 5.5 %, CV = 7.6 %), which were recommended as maximum limit for short lifespan organisms (Campana, 2001). A higher precision of age readings supports a greater determination of age (Cerna *et al.*, 2014). Thus,

un promedio de tres años con diferentes características ambientales (El Niño, La Niña y Neutral), por lo que se puede afirmar que en promedio una banda opaca y una hialina se forman anualmente.

En la bibliografía no fue posible encontrar trabajos previos de edad de *O. medirastre* para contrastar los resultados obtenidos, pero en *O. libertate* si se ha observado que anualmente se forma una banda opaca y una hialina (Ruiz-Domínguez & Quiñonez-Velázquez, 2018).

El conteo de bandas de crecimiento permitió identificar cinco grupos de edad (0-4 años); en la Tabla 1 se muestra la clave edad-talla para la especie. El APE y el coeficiente de variación de las lecturas fue 3.1 % y 2.4 % respectivamente. Aunque no hay puntos de referencia para la precisión de lecturas de edad en los peces, los valores de ambos índices (APE = 3.1 %, CV = 2.4 %) utilizados aquí fueron menores a la mediana de los estudios de edad de 117 peces (APE = 5.5 %, CV = 7.6 %) y que fueron recomendados como límite máximo para organismos de vida corta (Campana, 2001). Una mayor precisión de las lecturas de edad soportan una mejor determinación de la edad (Cerna *et al.*, 2014). Los bajos valores de APE y CV de este estudio indican entonces una determinación de edad aceptable de *O. medirastre*.

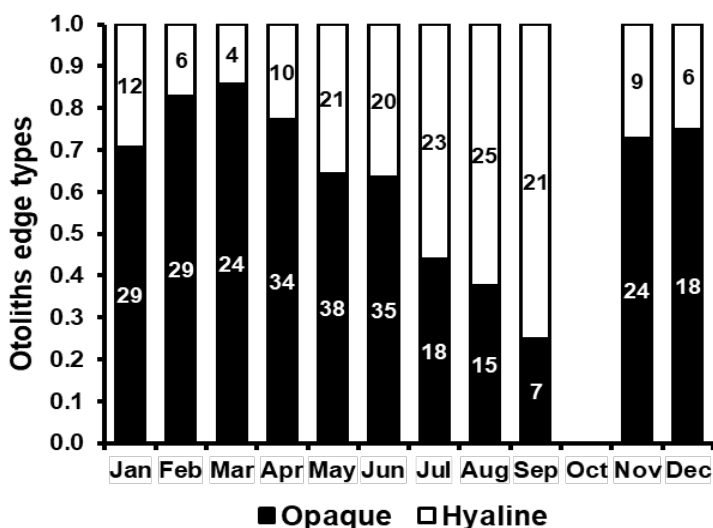


Figure 3. Monthly proportion of otolith edge types of *O. medirastre* in the southern Gulf of California.

Figura 3. Proporción mensual del tipo de borde de otolitos de *O. medirastre* en el sur del golfo de California.

Table 1.
Age-length key of middling thread herring *O. medirastre*.
Tabla 1.
Clave edad talla de la sardina crinuda *O. medirastre*.

Length/Age	0	1+	2+	3+	4+	Total
130-139	0.828	0.172	0	0	0	174
140-149	0.114	0.886	0	0	0	79
150-159	0.000	0.781	0.219	0	0	73
160-169	0	0	0.947	0.053	0	57
170-179	0	0	0.200	0.800	0	35
180-189	0	0	0	0.111	0.889	9
190-199					1	1

the low values of APE and CV in this study indicated an acceptable determination of age in *O. medirastre*.

This is the first study on age and growth in *O. medirastre* using otoliths, previous works used length-frequency analysis to estimate growth (Soto-Rojas & Rodríguez-Murillo, 1999; Vega-Corrales, 2010). When comparing different cases of Schnute's growth model in growth description of *O. medirastre*, Schnute's case 3 was the best, as it obtained the lower AICc (2845) with WAICc = 63.7 %, however, in accordance with Katsanevakis (2006), this case is not a clear winner (WAICc > 90 %). Cases 1, 5 and 2 of Schnute's growth model (23, 9.6 and 3.8 % respectively) had support in data as well to describe *O. medirastre*'s growth (Burnham & Anderson, 2002) (Tabla 2). When the best model is not a clear winner, a better procedure to infer size to age is by means of an average model resulting from the estimation of size to age of each candidate model, weighted by its respective WAICc (Burnham & Anderson, 2002). However, the difference of the estimate value of size between the best model and the average model was less than 1 mm (Figure 4). On the contrary, with case 5 (Von Bertalanffy), the difference was up to 3 mm in the most advanced ages. In this analysis, case 5, which is the equivalent of Von Bertalanffy growth model, was ranked in third place among candidate models and with little support in data, therefore the *a priori* use of this traditional model to describe growth in *O. medirastre* could lose information. Similar results have been reported by Katsanevakis & Maravelias (2008), who found that Von Bertalanffy

Este es el primer trabajo sobre edad y crecimiento de *O. medirastre* a través de otolitos, los trabajos previos utilizaron frecuencia de tallas para estimar el crecimiento (Soto-Rojas & Rodríguez-Murillo, 1999; Vega-Corrales, 2010). Al comparar los diferentes casos del modelo Schnute en la descripción del crecimiento de *O. medirastre* el caso 3 resultó el mejor, dado que obtuvo el menor AICc (2845) con WAICc = 63.7 %, sin embargo, acorde con Katsanevakis (2006) este caso no es un claro ganador (WAICc > 90 %). Los casos 1, 5 y 2 del modelos Schnute (23, 9.6 y 3.8 % respectivamente) también tuvieron soporte en los datos para describir el crecimiento de *O. medirastre* (Burnham & Anderson, 2002) (Tabla 2). Cuando el mejor modelo no es un claro ganador, un mejor procedimiento para inferir la talla a la edad es a través de un modelo promedio que resulta del estimado de talla a la edad de cada modelo candidato, ponderado por su respectivo WAICc (Burnham & Anderson, 2002). Sin embargo la diferencia entre el valor estimado de la talla entre el mejor modelo y el modelo promedio fue menor a 1 mm (Figura 4). En cambio con el caso 5 (Von Bertalanffy) la diferencia fue de hasta 3 mm en las edades más avanzadas. En este análisis, el caso 5, que es el equivalente al modelo de crecimiento de Von Bertalanffy fue colocado en tercer lugar y con poco soporte en los datos, por lo que el uso *a priori* de este modelo tradicional para describir el crecimiento en *O. medirastre* podría perder información. Resultados similares han sido reportados por Katsanevakis & Maravelias (2008) quienes encontraron que el modelo de Von Bertalanffy no fue el mejor modelo en 87 de 133 especies de peces. Ruiz-Domínguez & Quiñónez-Velázquez (2018) modelaron el crecimiento de una especie simpátrica, *O. libertate* y a través de MMS

model was not the best model in 87 of 133 fish species. Ruiz-Domínguez & Quiñónez-Velázquez (2018) modeled growth of a sympatric species, *O. libertate* and by means of MMS, they selected Von Bertalanffy model as the best one, which is contrary to results with *O. medirastre* in the present work. They included fry and juveniles specimens, which represent fast growth stage and Von Bertalanffy model fits very well in these phases, but in ages recruited for fishery (from age 1 and higher) a notable discrepancy can be observed between the model and observed data. In this study, although thread herrings aged less than one year were included, the fry were not included and the best model (case 3) crossed the central part of observed data.

In the graph of the growth curve of the best Schnute's model case 3 (Figure 4), thread herring *O. medirastre* was observed to present an accelerated growth in the first year of life and reached 76.8 % of the value of maximum size (y_2). In addition, a higher variation in size of 0.5 age organisms and a lower variation in size were observed while organisms increase age. This decrease in variance of the size with age is a characteristic of a compensatory-type growth (Dobson & Holmes, 1984; Aragón-Noriega *et al.*, 2017), suggesting that organisms of *O. medirastre* went through a critical period of intraspecific competence; for instance a low food, space or environmental condition availability, affecting first life stages (Lasker *et al.*, 1970; Lasker & Zweifel, 1978) and when conditions improved, the most stressed organisms, which remained in small sizes at their age, grew faster and compensate these differences in size with the other organisms of the cohort. Compensatory growth has been reported for marine fish (Ali *et al.*, 2003) as well as in aquacultured fish and crustacean as rainbow trout and white shrimp (Dobson & Holmes, 1984; Aragón-Noriega *et al.*, 2017).

seleccionaron el modelo de Von Bertalanffy como el mejor, lo cual es contrario a los resultados con *O. medirastre* en este trabajo. Ellos incluyeron ejemplares alevines y juveniles, que representan la etapa de rápido crecimiento y el modelo de Von Bertalanffy se ajusta muy bien en estas fases, pero en las edades que se reclutan a la pesquería (de edad 1 y mayores) se puede observar una discrepancia notable entre el modelo y los datos observados. En este trabajo aunque se incluyen sardinias de edades menores a 1 año, no incluye los alevines y el mejor modelo (caso 3) pasa por la parte central de los datos observados.

En la gráfica de la curva de crecimiento del mejor modelo Schnute caso 3 (Figura 4), se observa que la sardina *O. medirastre* presentan un crecimiento muy acelerado en el primer año de vida y alcanza el 76.8 % del valor de talla máxima (y_2), también se observa una mayor variación en la talla de los organismos de edad 0.5 y una menor variación en la talla a medida que los organismos incrementan la edad. Esta disminución de la varianza en la talla con la edad es característico de un crecimiento del tipo compensatorio (Dobson & Holmes, 1984; Aragón-Noriega *et al.*, 2017), que puede sugerir que los organismos de *O. medirastre* pasaron por un periodo crítico de competencia intraespecífica, por ejemplo baja disponibilidad de alimento, espacio o condición ambiental que afecta la primera etapa de vida (Lasker *et al.*, 1970; Lasker & Zweifel, 1978) y cuando las condiciones mejoran los organismos más estresados y que quedaron en tallas pequeñas a su edad, aceleran su crecimiento y compensan esas diferencias en la talla con los demás organismos de la cohorte. El crecimiento compensatorio ha sido reportado para peces marinos (Ali *et al.*, 2003) así como en cultivos de peces y crustáceos como la trucha arco iris y el camarón blanco (Dobson & Holmes, 1984; Aragón-Noriega *et al.*, 2017).

Table 2.
Growth model parameters, AICc, and WAICc of *O. medirastre*.

Tabla 2.
Parámetros de crecimiento, AICc, y WAICc de *O. medirastre*.

Case	y_1	y_2	a	b	AICc	$\Delta AICc$	WAICc
1	127	185	-0.001	5.49	2847	2.04	23
2	127	182	0.626	0	2851	5.64	3.8
3	127	185	0	5.48	2845*	0	63.7
4	132	204	0	0	3028	183.3	0
5	127	182	0.508	1	2849	3.79	9.6

* best model $\tau_1 = 0.5, \tau_2 = 4.5$

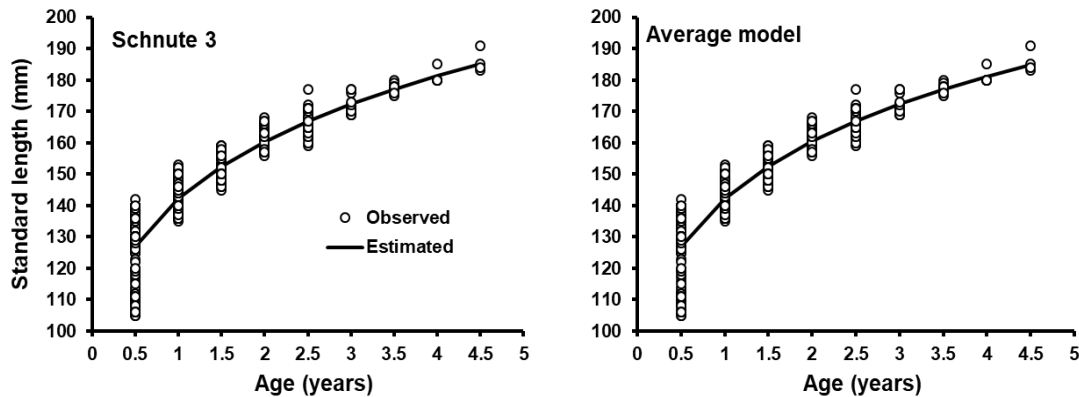


Figure 4. Growth curves of *O. medirastre* from the southern of Gulf of California.

Figura 4.- Modelo de crecimiento edad-talla de la sardina crinuda *O. medirastre* en el sur del golfo de California.

Conclusion

The use of MMS, the integration of length data at the age of three different years representing different environmental conditions and compensatory growth are a guarantee that Schnute's model case 3, selected as the best model, is useful to represent the average growth of *O. medirastre* for the southern Gulf of California.

Acknowledgements

Authors thank personnel of Maz Sardina S.A. de C.V. for the facilities given for the study of this resource, to the "Small pelagic fish" (Pelágicos Menores) Program from the Regional Center of Aquaculture and Fisheries Research in Mazatlán from INAPESCA, SADER, for obtaining the information, to Dr. Felipe Amezcua from the Institute of Marine Sciences and Limnology (ICMyL, UNAM) for the facilities given for images digitization. To the National Council of Sciences and Technology (CONACyT) for the grant given for the realization of postgraduate studies.

References

- Akaike, H. (1981). Likelihood of a model and information criteria. *Journal Economy*, 16: 3-14. [https://doi.org/10.1016/0304-4076\(81\)90071-3](https://doi.org/10.1016/0304-4076(81)90071-3)
- Aragón-Noriega, E. A., Mendivil-Mendoza, J. E., Valenzuela-Quiñónez, W. and Félix-Ortiz, J. A. (2017). Multi-criteria

Conclusión

El uso de MMS, la integración de datos de talla a la edad de tres diferentes años que representan diferentes condiciones ambientales y el crecimiento compensatorio, son garantía de que el caso 3 seleccionado como mejor modelo es útil para representar el crecimiento promedio de *O. medirastre* para el sur del golfo de California.

Agradecimientos

Se agradece al personal de Maz Sardina S.A. de C.V. por las facilidades otorgadas para el estudio de este recurso, al Programa de Pelágicos Menores del Centro Regional de Investigación Acuícola y Pesquera de Mazatlán del INAPESCA, SADER, por la obtención de la información, al Dr. Felipe Amezcua del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología (ICMyL, UNAM) por las facilidades otorgadas para la digitalización de imágenes. Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACyT) por la beca otorgada para la realización de estudios de posgrado.

- approach to estimate the growth curve in the marine shrimp, *Penaeus vannamei* boone, 1931 (decapoda, penaeidae). *Crustaceana*, 90(11-12): 1517-1531. <https://doi.org/10.1163/15685403-00003729>
- Berry, D. H. and Barrett, I. (1963). Gillraker analysis and speciation in the thread herring genus *Opisthonema*. *Bulletin Inter-American Tropical Tuna Commission*, 7(2): 137-190. <http://aquaticcommons.org/id/eprint/2588>
- Beamish, R. J. and Fournier, D. A. (1981). A method for comparing the precision of a set of age determinations. *Canadian Journal Fishery and Aquatic Science*, 38: 982-983. <https://doi.org/10.1139/f81-132>
- Beckman, D. W. and Howlett, D. T. (2013). Otolith Annulus Formation and Growth of Two Redhorse Suckers (*Moxostoma*: *Catastomidae*). *Copeia*, 3:390-395. <http://dx.doi.org/10.1643/CG-10-193>
- Beninger, P. G., Boldina, I. and Katsanevakis, S. (2012). Strengthening statistical usage in marine ecology. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 426-427: 97-108. <http://dx.doi.org/10.1016/j.jembe.2012.05.020>
- Burnham, K. P. & Anderson, D. R. (2002). Basic use of the information-theoretic approach: A Practical Information-theoretic Approach, Second Edition. New York, USA.
- Campana, S. E. (2001). Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *Journal Fish Biology*, 59: 197-242. <http://dx.doi.org/10.1006/jfbi.2001.1668>
- Carmona, R. and Alexandres, F. (1994). Determinación del crecimiento de *Opisthonema libertate* (Clupeiformes: Clupeidae) mediante lecturas de otolitos. *Revista Biología Tropical*, 42(2): 233-238. <https://revistas.ucr.ac.cr/index.php/rbt/article/view/23192/23524>
- Cepeda-Morales, J. F., Hernández-Vázquez, J., Rivera-Caicedo, C., Romero-Bañuelos, E., Inda-Díaz, E. and Hernández-Almeida O. (2017). Seasonal variability of satellite derived chlorophyll and sea surface temperature on the continental shelf of Nayarit, Mexico. *Revista Bio Ciencia*, 4(6): 1-17. <https://dx.doi.org/10.15741/revbio.04.06.07>
- Cerna, F., Leal, E., López, A. and Plaza, G. (2014). Edad, crecimiento y mortalidad natural de la sardina austral *Sprattus fuegensis* (Jenyns, 1842) en el mar interior de Chiloé, Chile. *Latin American Journal and Aquatic Research*, 42(3): 580-587. https://scielo.conicyt.cl/scielo.php?pid=S0718-560X2014000300015&script=sci_arttext&lng=n
- Chang, W. B. (1982). A statistical method for evaluating the reproducibility of age determinations. *Can. J. Fish Aquat. Sci.* 39: 1208-1210. <https://doi.org/10.1139/f82-158>
- Cotero-Altamirano, C. E., Jacob-Cervantes, M. L., Valles-Ríos, H., Hernández-Covarrubias, V., Gutiérrez-Sánchez, J., Vallarta-Zarate, R., Payán-Alejo, J. and Becerra-Arroyo, D. (2014). Biología reproductiva de la sardina *Opisthonema medirastre* del sur del golfo de California durante 2012 – 2013. En: INAPESCA. 21 pp; Ensenada, Baja California.
- Dobson, S. H. and Holmes, R. M. (1984). Compensatory growth in the rainbow trout, *Salmo gairdneri* Richardson. *Journal Fish Biology*, 25: 649-656. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1984.tb04911.x>
- Gallardo-Cabello, M., Laguarda-Figueras, A. and Corrales-Urrea, R. (1993). Análisis de la edad, crecimiento y mortalidad de la sardina crinuda *Opisthonema libertate* (Gunther, 1868) de las aguas del sur del golfo de California. *Ciencia Pesquera*, 9: 137-146. <https://www.inapesca.gob.mx/portal/documentos/publicaciones/cienciapesquera/CP09/CP09-09.pdf>
- Gompertz, B. (1825). On the nature of the function expressive of the law of human mortality, and on a new mode of determining the value of life contingencies. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 115: 513-58. <http://links.jstor.org/sici?sici=0261-0523%281825%29115%3C513%3AOTNOTF%3E2.0.CO%3B2-T>
- Hilborn, R. and Mangel, M. (1997). *The Ecological Detective. Confronting Models with Data*. Princeton, ed. 315 pp. New Jersey, USA. <https://press.princeton.edu/books/paperback/9780691034973/the-ecological-detective>
- Hobbs, N. T. and Hilborn, R. (2006). Alternatives to statistical hypothesis testing in ecology: a guide to self-teaching. *Ecological Applications*, 16(1): 5-19. <https://www.jstor.org/stable/40061776>
- Jacob-Cervantes, M. L. (2010). La pesquería de peces pelágicos menores en el sur del Golfo de California. Análisis de la temporada de pesca 2008. *Ciencia Pesquera*, 18: 47-58.
- Jacob-Cervantes, M. L. and Aguirre-Villaseñor, H. (2014). Inferencia multimodelo y selección de modelos aplicados a la determinación de L50 para la sardina crinuda *Opisthonema libertate* del sur del Golfo de California. *Ciencia Pesquera*, 22(1): 61-68. <https://www.inapesca.gob.mx/portal/documentos/publicaciones/REVISTA/Mayo2014/10-Jacob-y-Aguirre-2014.pdf>
- Johnson, J. B. and Omland, K. S. (2004). Model selection in ecology and evolution. *Trends Ecology and Evolution*, 19(2):

- 101–108. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2003.10.013>
- Katsanevakis, S. (2006). Modelling fish growth: model selection, multi-model inference and model selection uncertainty. *Fisheries Research*, 81: 229-235. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2006.07.002>
- Katsanevakis, S. and Maravelias, C. D. (2008). Modelling fish growth: multi-model inference as a better alternative to a priori using Von Bertalanffy equation. *Fish and Fisheries*, 9: 178-187. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2008.00279.x>
- Lasker, R., Feder, H. M., Theilacker, G. H. and May, R. C. (1970). Feeding, growth and survival of *Engraulis mordax* larval reared in laboratory. *Marine Biology*, 5: 345-353. <https://link.springer.com/article/10.1007/BF00346901>
- Lasker, R. and ZweÜel, J. R. (1978). Growth and survival of first-feeding Northern Anchovy *Engraulis mordax* in patches containing different proportion of large and small prey. In: *Spatial Pattern in Plankton Communities*. J. H. Steele, ed. 329-353 pp. New York, USA. https://link.springer.com/chapter/10.1007/978-1-4899-2195-6_13
- Morales, M. and González, L. W. (2010). Edad y crecimiento del pez *Haemulon steindachneri* (Perciformis: Haemulidae) en el suroeste de la isla de Margarita, Venezuela. *Revista Biología Tropical*, 58 (1): 299-310. <https://doi.org/10.15517/RBT.V58i1.5211>
- Neter, J., Kutner, M. H., Nachtsheim, C. J. and Wasserman, W. (1996). *Applied Linear Statistical Model*. New York, USA.
- Pajuelo, J. G. and Lorenzo, J. M. (2011). Validation of age determination methods and growth studies of the sand sole *Pegusa lascaris* (Soleidae) from the eastern-central Atlantic. *Ciencias Marinas*, 37(3): 323–338. <https://doi.org/10.7773/cm.v37i3.1826>
- Puentes-Granada, V., Masuda, Y. and Matsuoka, T. (2004). Age and growth of the yellowbelly threadfin bream *Nemipterus bathybius* in Kagoshima Bay, southern Japan. *Fisheries Science*, 70: 497–506. <https://doi.org/10.1111/j.1444-2906.2004.00831.x>
- Quiñonez-Velázquez, C., Alvarado-Castillo, R. and Félix-Uraga, R. (2002). Relación entre el crecimiento individual y la abundancia de la población de la sardina del Pacífico *Sardinops caeruleus* (Pisces: Clupeidae) (Girard 1856) en Isla de Cedros, Baja California, México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía* 37(1): 1-8. <http://dx.doi.org/10.4067/S0718-19572002000100002>
- Ricker, W.E. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bulletin of Fisheries Research Board of Canada*, 191:382. <http://www.dfo-mpo.gc.ca/Library/1485.pdf>
- Ruiz-Domínguez, M. and Quiñonez-Velázquez, C. (2018). Edad, crecimiento y mortalidad de *Opisthonema libertate* en las costas del noroeste de México. *Ciencias Marinas*, 44(4): 235–250. <https://doi.org/10.7773/cm.v44i4.2908>
- SAGARPA. (2012). Anuario Estadístico de acuicultura y pesca. 35-36 pp. Mazatlán, Sinaloa, México. <http://www.gbcbiotech.com/genomicaypesca/documentos/industria/SAGARPA%20Anuario%20Estadistico%20de%20Acuicultura%20y%20Pesca%202011.pdf> [Last checked: 12 de April 2019].
- Schnute, J. (1981). A versatile growth model with statistically stable parameters. *Canadian Journal Fisheries and Aquatic Science*, 38: 1128-1140. <https://doi.org/10.1139/f81-153>
- Schnute, J. T. and Richards, L. J. (1990). A unified approach to the analysis of fish growth, maturity, and survivorship data. *Canadian Journal Fisheries and Aquatic Science*, 47: 24–40. <https://doi.org/10.1139/f90-003>
- Soto-Rojas, R. L. and Rodríguez-Murillo, J. A. (1999). Dinámica poblacional de *Opisthonema medirastre* (Pisces: Clupeidae) en la costa pacífica de Costa Rica. *Uniciencia*, 15-16: 61-64.
- Souza-Conceição, J. M. and Schwingel, P. R. (2011). Age and growth of *Cetengraulis edentulus* (Clupeiformes: Engraulidae) in a subtropical bight of Southern Coast Brazil. *Zoologia*, 28(3): 297–304. <https://doi.org/10.1590/S1984-46702011000300003>
- Sparre, P. and Venema, S. C. (1997). Introducción a la evaluación de recursos pesqueros tropicales. Parte 1. Manual. FAO Documento Técnico de Pesca. 420 pp. <http://www.fao.org/3/w5448s/w5448s00.htm>
- Vega-Corrales LA (2010) Evaluación poblacional del stock explotable del complejo *Opisthonema* (Pisces: Clupeidae) en el golfo de Nicoya, Costa Rica. *Revista Ciencias Marinas y Costeras*, 2: 83-94. <https://dialnet.unirioja.es/servlet/articulo?codigo=4893083>
- Von Bertalanffy, L. (1938). A quantitative theory of organic growth. *Human Biology*, 10: 181–213. <https://www.jstor.org/stable/41447359>