

Age, growth, and mortality of *Opisthonema libertate* on the coasts of northwestern Mexico

Edad, crecimiento y mortalidad de *Opisthonema libertate* en las costas del noroeste de México

Marcelino Ruiz-Domínguez, Casimiro Quiñonez-Velázquez*

Centro Interdisciplinario de Ciencias Marinas–Instituto Politécnico Nacional, Playa El Conchalito, s/n, Apdo. Postal 592, CP 23000, La Paz, Baja California Sur, Mexico.

* Corresponding author: cquinone@ipn.mx

ABSTRACT. Using readings of 1,214 Pacific thread herring (*Opisthonema libertate*) otoliths collected at 3 fishing locations off the northwestern coasts of Mexico (Bahía Magdalena, Baja California Sur; Mazatlán, Sinaloa; and Guaymas, Sonora), age was assigned and individual growth parameters, mortality, and exploitation rates were estimated. Up to 5 growth marks were read on otoliths and 6 age groups (0–5) were assigned. Growth marks showed annual periodicity. The age–size data set was supplemented with data of 74 larvae (reared in the laboratory from hatching to 24 d of age) and data of 96 juveniles (collected from the natural environment, between 48 and 210 d of age). A multi-model approach was used to describe the growth of the Pacific thread herring. Five models were evaluated and their appropriateness was ranked according to the Akaike information criterion. The von Bertalanffy model was the most appropriate model for the 3 fishing areas. Parameter estimates (theoretical maximum length [L_{∞}], growth coefficient [k], and age at zero length [t_0]) were $L_{\infty} = 18.68$, $k = 1.13$, and $t_0 = -0.03$ for Bahía Magdalena; $L_{\infty} = 18.63$, $k = 1.41$, and $t_0 = -0.02$ for Mazatlán; and $L_{\infty} = 18.22$, $k = 1.44$, and $t_0 = -0.002$ for Guaymas. The differences between estimators by fishing area were significant (likelihood ratio test). Total mortality (Z), natural mortality (M), and the exploitation rate (E) by fishing area were as follows: $M = 0.6$, $Z = 1.93$, and $E = 0.7$ for Bahía Magdalena; $M = 0.6$, $Z = 1.39$, and $E = 0.6$ for Mazatlán; and $M = 0.6$, $Z = 1.4$, and $E = 0.6$ for Guaymas. Results suggest that the *O. libertate* population off the northwestern coasts of Mexico does not show signs of overexploitation.

Key words: multi-model approach, mortality, periodicity, Pacific thread herring, exploitation rate.

RESUMEN. A partir de la lectura de 1,214 otolitos de sardinas crinudas (*Opisthonema libertate*) procedentes de 3 zonas de pesca en las costas noroccidentales de México (bahía Magdalena, Baja California Sur; Mazatlán, Sinaloa; y Guaymas, Sonora), se asignó la edad y se estimaron los parámetros de crecimiento individual, la mortalidad y la tasa de explotación. Se leyeron hasta 5 marcas de crecimiento en los otolitos y se asignaron 6 grupos de edad (0–5). Las marcas de crecimiento mostraron periodicidad anual. Al conjunto de datos de edad/talla se agregaron datos de 74 larvas (criadas en el laboratorio desde la eclosión hasta los 24 d de edad) y datos de 96 juveniles (recolectados del ambiente natural con edad de entre 48 y 210 d). Para describir el crecimiento de la sardina crinuda, se usó un enfoque multimodelo. Cinco modelos fueron evaluados y su pertinencia se jerarquizó de acuerdo con el criterio de información de Akaike. Para las 3 zonas de pesca, el modelo más adecuado fue el de von Bertalanffy. Las estimaciones de los parámetros (longitud máxima teórica [L_{∞}], coeficiente de crecimiento [k] y la edad a la longitud cero [t_0]) fueron $L_{\infty} = 18.68$, $k = 1.13$ y $t_0 = -0.03$ para bahía Magdalena; $L_{\infty} = 18.63$, $k = 1.41$ y $t_0 = -0.02$ para Mazatlán; y $L_{\infty} = 18.22$, $k = 1.44$ y $t_0 = -0.002$ para Guaymas. Las diferencias entre los estimadores entre zonas de pesca fueron significativas (prueba de tasa de verosimilitud). La mortalidad total (Z), la mortalidad natural (M) y la tasa de explotación (E) por zona de pesca fueron las siguientes: $M = 0.6$, $Z = 1.93$ y $E = 0.7$ para bahía Magdalena; $M = 0.6$, $Z = 1.39$ y $E = 0.6$ para Mazatlán; y $M = 0.6$, $Z = 1.4$ y $E = 0.6$ para Guaymas. Los resultados sugieren que la población de *O. libertate* en la costa noroccidental de México no muestra indicios de sobreexplotación.

Palabras clave: enfoque multi-modelo, mortalidad, periodicidad, sardina crinuda del Pacífico, tasa de explotación.

INTRODUCTION

For fisheries management to be effective, information on the structure and dynamics of the exploited population is needed. Growth parameters and mortality rates are essential to evaluate fish populations and are even more significant for stock-structured populations. These population parameters indicate the response of fish to environmental and fisheries pressure (Gherard et al. 2013).

INTRODUCCIÓN

Para un manejo pesquero efectivo, se requiere información de la estructura y la dinámica de la población explotada. Los parámetros de crecimiento y las tasas de mortalidad son clave en la evaluación de las poblaciones de peces y son de mayor trascendencia para aquellas estructuradas en unidades pesqueras (*stocks*). Estos parámetros poblacionales indican la respuesta de los peces a la presión del ambiente y de la pesca (Gherard et al. 2013).

Historically, the von Bertalanffy model has been used to describe the growth of marine fish (Katsanevakis and Maravelias 2008), despite the existence of alternative models, because its parameters form the basis for other fisheries analyses, such as yield by recruit (Zhu et al. 2009). Moreau (1987) stated that the von Bertalanffy model does not always adjust adequately to data trends, due to changes in the life history of organisms, fishing pressure, and samplings. As a result, more than one model needs to be evaluated to describe growth and mathematical tools are relied upon to choose the best model (Burnham and Anderson 2002). Information theory (Akaike information criterion) has been used as a selection criterion in multi-model approaches (Cruz-Vázquez et al. 2012). This type of approach is based on the parsimony principle: from a set of candidate models, the “best” model is selected considering the relationship between model complexity and model adjustment (Aragón-Noriega 2013). This principle aims to evaluate the biological and statistical plausibility of different models for growth description to maximize the potential of data, as opposed to basing this description on only one model (Cailliet et al. 2006). This approach provides estimates with lower parameter uncertainty to establish scientific and fisheries bases for resource assessment.

The *Opisthonema* genus comprises 3 thread herring species off northwestern Mexico: *Opisthonema libertate*, *Opisthonema medirastre*, and *Opisthonema bulleri*. These species are distributed from central Baja California, including the Gulf of California, to Ecuador (Whitehead and Rodríguez-Sánchez 1995). Thread herring has been exploited in Mexico for over 4 decades, and fisheries yields have shown an increasing trend. Nonetheless, growth and mortality by species have scarcely been studied. The 3 thread herring species are extremely similar, and taxonomic keys are required for their identification (Berry and Barret 1963). *Opisthonema libertate* comprises the maximum proportion (between 50% and 70%) of total thread herring catches (Ruiz and Lyle 1992, Jacob-Cervantes 2010). Pérez-Quñonez et al. (2018) recently identified 3 morphotypes for this species on the Pacific coast of northwestern Mexico and associated each morphotype with one of the 3 fishing areas in the region (Bahía Magdalena, Baja California Sur; Mazatlán, Sinaloa; and Guaymas, Sonora). Therefore, the objective of the present study was to obtain precise information on individual growth parameters using a multi-model approach and mortality estimators for each *O. libertate* morphotype, providing evidence of the biological differences (population parameters) between the *O. libertate* morphotypes from each fishing area off the coasts of northwestern Mexico.

MATERIALS AND METHODS

Sampling

Up to 100 specimens were selected monthly from commercial small pelagic fish landings from 2013 to 2018

Históricamente, no obstante la existencia de modelos alternativos, el modelo de von Bertalanffy ha sido utilizado para describir el crecimiento de peces marinos (Katsanevakis y Maravelias 2008) porque sus parámetros son la base de otros análisis pesqueros, tales como el rendimiento por recluta (Zhu et al. 2009). Moreau (1987) indicó que, debido a los cambios en la historia de vida de los organismos, en la presión pesquera y en el muestreo, el modelo de von Bertalanffy no siempre se ajusta adecuadamente a la tendencia de los datos. Consecuentemente, es necesario evaluar más de un modelo para describir el crecimiento y emplear herramientas matemáticas para escoger el mejor modelo (Burnham y Anderson 2002). Se ha empleado la teoría de la información (criterio de información de Akaike) como criterio de selección en los enfoques multimodelo (Cruz-Vázquez et al. 2012). Este tipo de enfoque se basa en el principio de parsimonia: a partir de un conjunto de modelos candidatos, se selecciona el “mejor” modelo considerando la relación entre la complejidad del modelo y la bondad de ajuste (Aragón-Noriega 2013). Este principio busca evaluar la credibilidad biológica y estadística de diferentes modelos en la descripción del crecimiento para maximizar el potencial de los datos, contrario a basar esta descripción en un sólo modelo (Cailliet et al. 2006). Este enfoque permite obtener estimaciones con menor incertidumbre de los parámetros de crecimiento individual para establecer las bases científico-pesqueras de la evaluación del recurso.

En las costas noroccidentales de México, el género *Opisthonema* integra a 3 especies de sardina crinuda: *Opisthonema libertate*, *Opisthonema medirastre* y *Opisthonema bulleri*. Estas especies se distribuyen desde la parte media de la costa occidental de Baja California, incluso el golfo de California, hasta Ecuador (Whitehead y Rodríguez-Sánchez 1995). En México, la sardina crinuda ha sido explotada desde hace más de 4 décadas, y los rendimientos de la pesquería han mostrado una tendencia ascendente; sin embargo, escasamente se ha abordado el análisis del crecimiento y la mortalidad por especie. Las 3 especies de sardina crinuda son externamente similares, requiriéndose claves taxonómicas para su identificación (Berry y Barret 1963). *Opisthonema libertate* comprende el máximo aporte (entre 50% y 70%) a la captura total de sardinias crinudas (Ruiz y Lyle 1992, Jacob-Cervantes 2010). Pérez-Quñonez et al. (2018), recientemente, identificaron 3 morfotipos para esta especie en el Pacífico frente a las costas noroccidentales de México y asociaron a cada morfotipo a una de las zonas de pesca en la región (bahía Magdalena, Baja California Sur; Mazatlán, Sinaloa; y Guaymas, Sonora). Por lo tanto, el objetivo de este trabajo fue abordar el crecimiento individual de cada morfotipo de *O. libertate* utilizando un enfoque multimodelo y los estimadores de mortalidad, con la finalidad de aportar evidencia sobre la existencia de diferencias biológicas (parámetros poblacionales) entre los morfotipos de

in the port of Mazatlán and from 2014 to 2018 in the Guaymas, Yavaros, Adolfo López Mateos, and San Carlos ports (Fig. 1). The standard length (± 1 mm) of each specimen was recorded. The first gill arch (for taxonomic identification) and sagittal otoliths (for age determination) were extracted.

Taxonomic identification

Taxonomic identification to species level was performed using the key proposed by Berry and Barret (1963) for the *Opisthonema* genus, which mainly considers the number of gill rakers on the ceratobranchial bone of the first gill arch. According to this key, *O. libertate* has 79 to 120 gill rakers, *O. medirastre* has 50 to 69 gill rakers, and *O. bulleri* has 26 to 36 gill rakers. As in Pérez-Quiñonez et al. (2017), in the present study the presence/absence of spicules on the gill rakers and the angle of insertion of the gill rakers into the ceratobranchial bone were also used: in *O. libertate* the base of the gill raker is straight and does not have spicules; in *O. medirastre* the base of the gill raker is straight with a low to moderate number of spicules; and in *O. bulleri* the base of the gill raker is straight with abundant spicules.

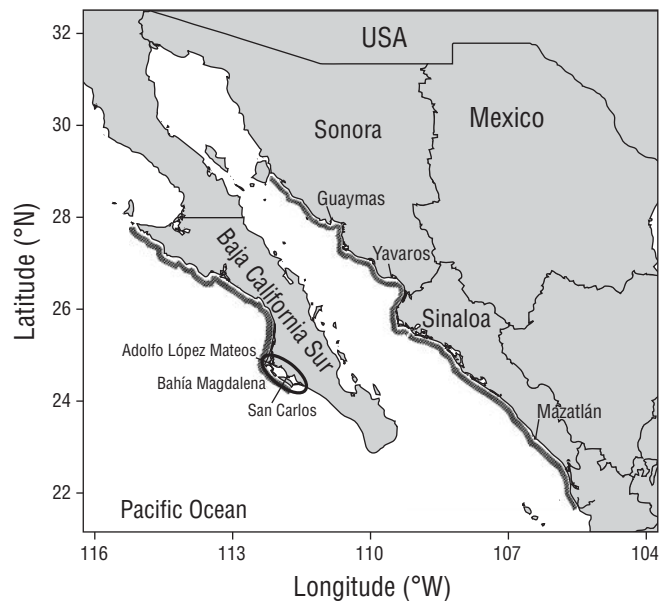


Figure 1. Study area on the northwestern coast of Mexico. Geographic locations of landing ports (names with line) and fishing areas (shaded regions) of the purse-seine fishing fleet targeting small pelagic fish are shown. Oval encompasses the Bahía Magdalena area.

Figura 1. Área de estudio en la costa noroeste de México. Se muestra la ubicación geográfica de los puertos de desembarque (nombres con línea) y las zonas de pesca (áreas sombreadas) de la flota sardinera que pesca con red de cerco. El óvalo circunda la zona de bahía Magdalena.

O. libertate en cada zona de pesca frente a las costas noroccidentales de México.

MATERIALES Y MÉTODOS

Muestreo

Mensualmente, se seleccionaron hasta 100 organismos de las descargas comerciales de la pesquería de pelágicos menores desde 2012 hasta 2014 en el puerto de Mazatlán y desde 2014 hasta 2015 en Guaymas (Guaymas y Yavaros) y bahía Magdalena (Adolfo López Mateos y San Carlos) (Fig. 1). De cada organismo, se registró la longitud estándar (± 1 mm). Además, se extrajeron el primer arco branquial (identificación taxonómica) y los otolitos *sagitta* (determinación de edad).

Identificación taxonómica

La identificación taxonómica de los organismos se realizó mediante las claves de identificación propuestas por Berry y Barret (1963) para las especies del género *Opisthonema*, las cuales se basan en el número de branquiespinas sobre el hueso ceratobranchial del primer arco branquial. De acuerdo con la clave, *O. libertate* presenta entre 79 y 120 branquiespinas, *O. medirastre* entre 50 y 69, y *O. bulleri* entre 26 y 36. Además, como Pérez-Quiñonez et al. (2017), también se utilizaron criterios complementarios basados en la presencia o ausencia de espículas sobre las branquiespinas y el ángulo de inserción de las espículas sobre el hueso ceratobranchial: en *O. libertate* la base de la branquiespina es recta y no presenta espículas; en *O. medirastre* la base de la branquiespina es recta y presenta un número de espículas de bajo a moderado; y en *O. bulleri* la base de la branquiespina es oblicua y presenta abundantes espículas.

Determinación de la edad

Del total de especímenes de *O. libertate* recolectados por zona de pesca, se seleccionó una submuestra estratificada por talla para determinar la edad, lo que garantizó incluir organismos de todo el intervalo de longitud. Previo a la observación de la estructura superficial de los otolitos, estos fueron horneados durante 15 min en un horno de microondas convencional para hacer más evidentes las marcas de crecimiento. Este procedimiento, oscurece la banda hialina y aumenta el contraste con la banda opaca (Pentilla et al. 1988). La edad fue estimada, de manera independiente, por 2 lectores que contaron el número de bandas hialinas de crecimiento. Cada marca de crecimiento se definió por una banda opaca y una banda hialina, las cuales son observadas como bandas oscuras y claras, respectivamente, bajo luz transmitida. Una marca de crecimiento se consideró estar completamente formada cuando el inicio de la siguiente banda opaca fuera observada. Después del conteo de las marcas de crecimiento, la precisión

Age determination

A subsample stratified by size was selected from the total number of *O. libertate* specimens collected in each fishing area for age determination. This subsample guaranteed the inclusion of specimens from the entire length interval. Prior to the observation of the superficial otolith structure, otoliths were baked during 15 min using a conventional microwave oven to make growth marks more evident. This procedure darkens the hyaline band and increases the contrast with the opaque band (Pentilla et al. 1988). Age was estimated by 2 independent readers counting hyaline growth bands. Each growth mark was defined by a hyaline band and an opaque band, which are seen as light and dark bands, respectively, under transmitted light. A growth mark was considered to be completely deposited when the start of the next opaque band was observed. Once each reader had counted all growth marks, precision was evaluated using the average percent error (APE) proposed by Beamish and Fournier (1981):

$$APE_j = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \left[\frac{1}{R} \sum_{i=1}^R \frac{(X_{ij} - X_j)}{X_j} \right] \times 100 \quad (1)$$

where N is the number of organisms for which age was estimated, R is the number of readings per structure, X_{ij} is the i th reading of the j th structure, and X_j is the average number of growth marks for the j th structure. The coefficient of variation (CV) (Chang 1982) was also calculated using the same notation and variables as in equation (1):

$$CV = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \sqrt{\frac{\frac{1}{R} \sum_{i=1}^R \frac{(X_{ij} - X_j)^2}{R-1}}{X_j}} \quad (2)$$

In both cases, values below 10% were considered adequate (Morison et al. 1998). To assign a time unit to growth marks, the monthly percentage of the type of otolith edge (opaque or hyaline) was analyzed using all identified age groups.

Size at age ≤ 1 year

In the best of cases, fisheries catch the largest organisms from the youngest age groups. These organisms therefore over-represent the average size of the zero-age group, negatively affecting the estimate of the growth coefficient. To reduce this bias, we included in our analysis age–size data pertaining to 74 *O. libertate* larvae (0.29–2.27 cm) reared in laboratory from eggs collected in Bahía Almejas, Baja California Sur (Matus-Nivón et al. 1989), and age–size data pertaining to *O. libertate* juveniles (4.10–11.80 cm) sampled during research cruises by personnel from the National Fisheries Institute (INAPESCA, Mexico) in the Gulf of California to obtain early indicators of the reproductive success of small pelagic fish species (June and November 2014, March and November 2015) (unpublished data).

fue evaluada usando el porcentaje promedio de error (APE por sus siglas en inglés) propuesto por Beamish y Fournier (1981):

$$APE_j = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \left[\frac{1}{R} \sum_{i=1}^R \frac{(X_{ij} - X_j)}{X_j} \right] \times 100 \quad (1)$$

donde N es el número de organismos a los que se les determinó la edad, R es el número de lecturas por estructura, X_{ij} es la i -ésima lectura de la j -ésima estructura y X_j es el promedio del número de marcas de crecimiento para la j -ésima estructura. También se calculó el coeficiente de variación (CV) con la misma notación y las mismas variables utilizadas en la ecuación (1) (Chang 1982):

$$CV = \frac{1}{N} \sum_{j=1}^N \sqrt{\frac{\frac{1}{R} \sum_{i=1}^R \frac{(X_{ij} - X_j)^2}{R-1}}{X_j}} \quad (2)$$

En ambos casos, los valores menores que el 10% fueron considerados adecuados (Morison et al. 1998). Para asignar una unidad de tiempo a las marcas de crecimiento, se analizó el porcentaje mensual del tipo de borde (opaco o hialino) de los otolitos utilizando todos los grupos de edad identificados.

Talla a edades ≤ 1 año

En el mejor de los casos, las pesquerías capturan los organismos más grandes de los grupos de edad más jóvenes. Por tanto, estos organismos sobre-representaran la talla promedio del grupo de edad cero, lo cual afecta negativamente la estimación del coeficiente de crecimiento. Para minimizar este sesgo, se incluyeron en el análisis datos de talla y edad de 74 larvas de *O. libertate* (0.29–2.27 cm) criadas en el laboratorio (huevos se recolectados en bahía Almejas, Baja California Sur) (Matus-Nivón et al. 1989) y datos de talla y edad de 96 juveniles de *O. libertate* (4.10–11.80 cm) recolectados por personal del Instituto Nacional de Pesca (INAPESCA) durante cruceros de investigación en el Golfo de California para obtener indicadores incipientes del éxito reproductivo de las especies de pelágicos menores (junio y noviembre de 2014, marzo y noviembre de 2015) (datos no publicados).

Descripción del crecimiento individual (enfoque multimodelo)

En función a la tendencia de los datos de edad y talla, se seleccionaron 5 modelos para describir el crecimiento individual de *O. libertate*: von Bertalanffy, Gompertz, logístico, Richards y Schnute (tipo 1). Estos modelos tienden a un valor asintótico de longitud en función de la edad. Los estimadores de los parámetros de crecimiento se obtuvieron al ajustar los modelos a los datos de edad y talla, incluidos

Description of individual growth (multi-model approach)

To describe the individual growth of *O. libertate*, 5 models were selected depending on the trend of the age–size data set, namely the von Bertalanffy, Gompertz, logistic, Richards, and Schnute (type 1) models. These models tend towards an asymptotic value of length as a function of age. The growth parameter estimators were obtained by adjusting the models to the age–size data, including data for larvae, juveniles, and adults, and by maximizing the likelihood normal function (Haddon 2011) using Newton’s direct search algorithm. The 95% confidence intervals for growth parameters were estimated by using the calculation of the likelihood profile, assuming a χ^2 distribution with m degrees of freedom (Polacheck et al. 1993).

Selection of the best growth model (Akaike information criterion)

The most adequate model was selected using the Akaike information criterion (*AIC*), according to which the model with lowest *AIC* value (AIC_{min}) is the most adequate for the description of growth:

$$AIC_i = 2LL + 2k \quad , \quad (3)$$

where *LL* is the likelihood value resulting from each of the adjusted models and *k* is the number of parameters in the model.

The AIC_i differences ($\Delta i = AIC_i - AIC_{min}$) were estimated to evaluate the statistical robustness of the models. According to Burnham and Anderson (2002), models with $\Delta i > 10$ are not statistically supported and should be omitted from the analysis, models with $\Delta i < 2$ have substantial support (high), and models with $4 < \Delta i < 7$ have much less support (medium). The plausibility of each model was evaluated by calculating the *AIC* weight (w_i) with the equation proposed by Burnham and Anderson (2002):

$$w_i = \frac{\exp\left(-\frac{1}{2}\Delta_i\right)}{\sum_{i=1}^5 \exp\left(-\frac{1}{2}\Delta_i\right)} \quad . \quad (4)$$

According to the multi-model approach the average value of the asymptotic length ($\overline{L_\infty}$) was calculated as an average estimate using the estimates from each model (Katsanevakis 2006):

$$\overline{L_\infty} = \sum_{i=1}^5 w_i \times L_{\infty i} \quad , \quad (5)$$

where $\overline{L_\infty}$ is the average theoretical maximum length and $L_{\infty i}$ is the maximum theoretical length of the model.

los datos para larvas, juveniles y adultos, y al maximizar la función normal de verosimilitud (Haddon 2011) usando el algoritmo de búsqueda directa de Newton. Los intervalos de confianza al 95% de los parámetros de crecimiento se estimaron a partir del cálculo del perfil de verosimilitud suponiendo una distribución χ^2 con m grados de libertad (Polacheck et al. 1993).

Selección del mejor modelo (criterio de información de Akaike)

El modelo más adecuado se seleccionó con base en el criterio de información de Akaike (*AIC*, por sus siglas en inglés). Según este criterio, el modelo con menor valor de *AIC* (AIC_{min}) es el más adecuado para la descripción del crecimiento:

$$AIC_i = 2LL + 2k \quad , \quad (3)$$

donde *LL* es el valor de verosimilitud resultante de cada uno de los modelos ajustados y *k* es el número de parámetros en el modelo.

Para identificar el soporte estadístico de los modelos, se estimaron las diferencias de AIC_i ($\Delta i = AIC_i - AIC_{min}$). De acuerdo con Burnham y Anderson (2002), los modelos con $\Delta i > 10$ no tienen soporte estadístico y deben ser omitidos del análisis, los modelos con $\Delta i < 2$ tienen un soporte sustancial (alto), y los modelos con $4 < \Delta i < 7$ tienen mucho menos soporte (medio). La credibilidad de cada modelo se evaluó calculando el peso de *AIC* (w_i) utilizando la ecuación propuesta por Burnham y Anderson (2002):

$$w_i = \frac{\exp\left(-\frac{1}{2}\Delta_i\right)}{\sum_{i=1}^5 \exp\left(-\frac{1}{2}\Delta_i\right)} \quad . \quad (4)$$

De acuerdo con el enfoque multimodelo, se calculó el valor promedio de la longitud asintótica ($\overline{L_\infty}$) como un estimado ponderado usando las estimaciones de los modelos (Katsanevakis 2006):

$$\overline{L_\infty} = \sum_{i=1}^5 w_i \times L_{\infty i} \quad , \quad (5)$$

donde $\overline{L_\infty}$ es el promedio de la longitud máxima teórica y $L_{\infty i}$ es la longitud máxima teórica del modelo.

Comparación del crecimiento individual

Una vez identificado el mejor modelo para la descripción de la tendencia de los datos de edad y talla por zona de pesca, se evaluaron las diferencias de los parámetros entre los pares de zonas de pesca (bahía Magdalena vs Mazatlán, bahía Magdalena vs Guaymas, y Mazatlán vs Guaymas) utilizando

Comparison of individual growth

Once the model that best described the trend of age–size data by fishing area was identified, differences in parameters between pairs of fishing areas (Bahía Magdalena vs Mazatlán, Bahía Magdalena vs Guaymas, and Mazatlán vs Guaymas) were evaluated using the likelihood ratio test proposed by Kimura (1980):

$$x_k^2 = -N \times \ln\left(\frac{SRC_{\Omega}}{SRC_{\omega}}\right), \quad (6)$$

where k is the degrees of freedom (number of parameters), N is the total number of data from both curves (pair of fishing areas), SRC_{Ω} is the total sum of squared residuals obtained from fitting the model to each data set per area, and SRC_{ω} is the total sum of squared residuals obtained from fitting the model to the data of the 2 areas combined.

Mortality and exploitation rate

Total mortality (Z) was estimated using the catch curve according to Baranov's model (Ricker 1975), which takes into account abundance by age group in the catch as a reflection of population abundance:

$$n = ae^{-bt}, \quad (7)$$

where n is the number of organisms, a is the ordinate at the origin, b is $-Z$, and t is the age in years. The empirical equation proposed by Tanaka (1960) was used to estimate natural mortality (M):

$$M = \frac{3}{Age\ t}, \quad (8)$$

where $Age\ t$ is the maximum observed age of analyzed specimens. Exploitation rate (E) was estimated using the equation described by Cushing (1977):

$$E = \frac{F}{Z}, \quad (9)$$

where F is mortality due to fisheries ($Z - M$). This equation assumes that the optimum exploitation rate ($E_{optimum}$) occurs when F is equal to M , so the general assumption is that $E_{optimum} = 0.5$.

RESULTS

Age determination

A total of 1,214 otoliths were read, of which 722 were collected in Bahía Magdalena (Adolfo López Mateos and San Carlos ports in Baja California Sur), 270 were collected in Guaymas (Guaymas and Yavaros ports in Sonora), and 222 were collected in Mazatlán (port of Mazatlán in Sinaloa)

la prueba de la tasa de verosimilitud propuesta por Kimura (1980):

$$x_k^2 = -N \times \ln\left(\frac{SRC_{\Omega}}{SRC_{\omega}}\right), \quad (6)$$

donde k representa los grados de libertad (número de parámetros), N es el total del número de datos de ambas curvas (par de zonas de pesca), SRC_{Ω} es la suma total de residuos al cuadrado del modelo ajustado a cada conjunto de datos por zona y SRC_{ω} es la suma total de residuos al cuadrado del ajuste del modelo a los datos de las 2 áreas combinadas.

Mortalidad y tasa de explotación

La mortalidad total (Z) fue estimada utilizando la curva de captura de acuerdo con el modelo de Baranov (Ricker 1975), el cual considera la abundancia por grupo de edad en la captura como un reflejo de la abundancia de la población:

$$n = ae^{-bt}, \quad (7)$$

donde n es el número de organismos, a es la ordenada en el origen, b es $-Z$ y t es la edad en años. Se utilizó la ecuación empírica propuesta por Tanaka (1960) para estimar la mortalidad natural (M).

$$M = \frac{3}{Edad\ t}, \quad (8)$$

donde la $Edad\ t$ es la edad máxima observada en los especímenes analizados. La tasa de explotación (E) fue estimada utilizando la ecuación de Cushing (1977):

$$E = \frac{F}{Z}, \quad (9)$$

donde F es la mortalidad por pesca ($Z - M$). Esta relación asume que la tasa de explotación óptima (E_{optima}) ocurre cuando F es igual a M , por lo que, de manera general, se considera que $E_{optima} = 0.5$.

RESULTADOS

Determinación de la edad

Se leyeron un total de 1,214 otolitos, de los cuales 722 correspondieron a bahía Magdalena (muestras recolectadas en los puertos Adolfo López Mateos y San Carlos, Baja California Sur), 270 a Guaymas (muestras recolectadas en los puestos de Guaymas y Yavaros, Sonora) y 222 a Mazatlán (muestras recolectadas en el puerto de Mazatlán, Sinaloa) (Tabla 1). La precisión de las lecturas entre lectores no mostró diferencias significativas ($APE = 2.7$, $CV = 4.6$). En las 3 zonas de pesca se identificaron hasta 6 grupos de edad (0–5). Los grupos de edad más representativos en las capturas desembarcadas fueron el grupo 2 (32%) para bahía Magdalena,

(Table 1). Reading precision did not show significant differences between readers ($APE = 2.7$, $CV = 4.6$). Up to 6 age groups were identified in the 3 fishing areas (0–5). The most representative age groups in landed catches were group 2 (32%) for Bahía Magdalena, group 1 (56%) for Mazatlán, and groups 3 and 4 (45%) for Guaymas (Fig. 2).

Periodicity of growth mark formation

The highest percentage of hyaline edges in otoliths was obtained from June to September in Bahía Magdalena, from May to August in Mazatlán, and from June to September in Guaymas. A high monthly percentage of hyaline edges indicates the end of growth mark formation. Each growth band was formed over approximately 6 months. These results suggest that the periodicity of growth mark formation was annual, and deposition ended, with small variations in the transition, from August to September in all 3 fishing areas (Fig. 3).

Estimation of growth parameters

The von Bertalanffy, Richards, and Schnute models adjusted satisfactorily to the age–size data, contrary to the Gompertz and logistic models (Fig. 4). Due to the different mathematical formulations of each model, the parameters have a different meaning and cannot be compared, except for L_{∞} , which varied between 17.57 and 20.03 cm standard length.

Selection of growth model (Akaike information criterion)

The model with lowest AIC in the 3 fishing areas was the von Bertalanffy model (Table 2). Results indicated that for the 3 fishing areas the Gompertz and logistic models were

el grupo 1 (56%) para Mazatlán y los grupos 3 y 4 (45%) para Guaymas (Fig. 2).

Periodicidad de formación de las marcas de crecimiento

Los mayores porcentajes de otolitos con borde hialino se presentaron de junio a septiembre en bahía Magdalena, de mayo a agosto en Mazatlán y de junio a septiembre en Guaymas. Porcentajes mensuales altos de bordes hialinos indican el final de la formación de una marca de crecimiento. Cada banda de crecimiento se formó en aproximadamente 6 meses. Estos resultados sugieren que la periodicidad de formación de las marcas de crecimiento es anual y que las marcas terminan de depositarse, con pequeñas variaciones en la transición, de agosto a septiembre para las 3 zonas de pesca (Fig. 3).

Estimación de los parámetros de crecimiento

Los modelos von Bertalanffy, Richards y Schnute se ajustaron satisfactoriamente a los datos de edad y talla, a excepción del modelo de Gompertz y el modelo logístico (Fig. 4). Debido a la diferente formulación matemática de cada modelo, los parámetros tienen un significado diferente y no son comparables entre sí, a excepción de L_{∞} , que varío de entre 17.57 y 20.03 cm de longitud estándar.

Selección del modelo de crecimiento (criterio de información de Akaike)

El modelo con el menor valor de AIC para las 3 zonas de pesca fue el de von Bertalanffy (Tabla 2). Los resultados indicaron que, para las 3 zonas de pesca, el modelo de Gompertz y el modelo logístico no fueron adecuados para describir el

Table 1. Sampling information by fishing area for organisms identified as *Opisthonema libertate* from June 2012 to December 2015 in Bahía Magdalena (BM), Mazatlán (MZT), and Guaymas (GYM). The values in parentheses correspond to the number of organisms examined for age determination.

Tabla 1. Información del muestreo por zona de pesca para los organismos identificados como *Opisthonema libertate* desde junio de 2012 hasta diciembre de 2015 en bahía Magdalena (BM), Mazatlán (MZT) y Guaymas (GYM). Los valores entre paréntesis corresponden al número de organismos examinados para determinar la edad.

Year	No. of months sampled			No. of fish examined			Mean standard length (cm)			Average age (years)		
	BM	MZT	GYM	BM	MZT	GYM	BM	MZT	GYM	BM	MZT	GYM
2012		4			151 (61)			15.3			1.5	
2013		10			466 (152)			15.9			1.9	
2014	11	1	10	1,395 (240)	12 (9)	348 (242)	17.4	13.4	16.4	2.5	0.3	2.3
2015	11		3	595 (482)		158 (28)	16.7		17.6	2.4		2.4

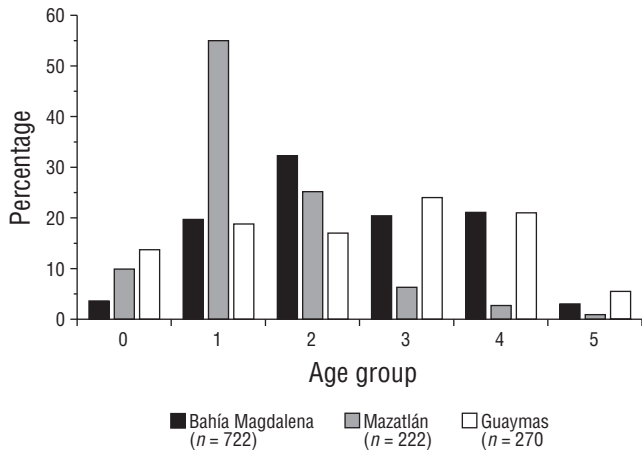


Figure 2. Relative importance of age groups in the catch by fishing area on the northwestern coast of Mexico.

Figura 2. Importancia relativa de los grupos de edad en la captura por zona de pesca en la costa noroeste de México.

not adequate to describe the growth of this species, as Δi (AIC_i differences) values very close to or higher than 10 were obtained. The remaining models (von Bertalanffy, Richards, and Schnute) had high statistical support ($\Delta i < 2$) to describe the growth of the *O. libertate* with the analyzed data. The von Bertalanffy model had the best statistical support.

To generate the average growth model for each fishing area, the average $\overline{L_\infty}$ was estimated, and this average L_∞ value was used to substitute the parameter estimator in the von Bertalanffy model: $\overline{L_\infty} = 18.95$, $k = 1.13$, and $t_0 = -0.03$ for Bahía Magdalena; $\overline{L_\infty} = 18.91$, $k = 1.41$, and $t_0 = -0.02$ for Mazatlán; and $\overline{L_\infty} = 18.60$, $k = 1.44$, and $t_0 = -0.002$ for Guaymas (Fig. 4).

There were significant differences between all pairs of fishing area (Bahía Magdalena vs Mazatlán, $P < 0.05$; Bahía Magdalena vs Guaymas, $P < 0.05$; Mazatlán vs Guaymas, $P < 0.05$) for the growth parameter estimates of the von Bertalanffy model (the most adequate model). The 95% confidence intervals of the parameter estimators of the von Bertalanffy model for each fishing area were $L_\infty = 17.80/19.70$, $k = 0.80/1.60$, and $t_0 = -0.10/0.30$ for Bahía Magdalena; $L_\infty = 17.70/19.70$, $k = 1.00/1.90$, and $t_0 = 0.10/0.03$ for Mazatlán; and $L_\infty = 17.40/19.20$, $k = 1.10/1.96$, and $t_0 = 0.10/0.03$ for Guaymas.

Mortality

The obtained Z estimators were 1.93 y^{-1} for Bahía Magdalena, 1.39 y^{-1} for Mazatlán, and 1.40 y^{-1} for Guaymas. The estimated M was the same for the 3 fishing areas, as the longest-lived Pacific thread herring were the same age (5 y). Mortality by fishing area (F) was 1.33 y^{-1} for Bahía Magdalena, 0.79 y^{-1} for Mazatlán, and 0.8 y^{-1} for

crecimiento de la especie, pues arrojaron valores de Δi (diferencias de AIC_i) muy cercanos o superiores a 10. Los modelos restantes (von Bertalanffy, Richards y Schnute) presentaron un soporte estadístico ($\Delta i < 2$) alto para describir el crecimiento de *O. libertate* con los datos analizados. El modelo de von Bertalanffy presentó el mayor soporte estadístico.

Para generar el modelo de crecimiento promedio por zona de pesca, se estimó el promedio ponderado de $\overline{L_\infty}$ y este valor promedio sustituye al estimador del parámetro L_∞ en el modelo de von Bertalanffy: $\overline{L_\infty} = 18.95$, $k = 1.13$ y $t_0 = -0.03$ para bahía Magdalena; $\overline{L_\infty} = 18.91$, $k = 1.41$ y $t_0 = -0.02$ para Mazatlán y $\overline{L_\infty} = 18.60$, $k = 1.44$ y $t_0 = -0.002$ para Guaymas (Fig. 4).

Se detectaron diferencias significativas entre todas las zonas de pesca (bahía Magdalena vs Mazatlán, $P < 0.05$; bahía Magdalena vs Guaymas, $P < 0.05$; Mazatlán vs Guaymas, $P < 0.05$) en las estimaciones de los parámetros del modelo de von Bertalanffy (el modelo más adecuado). Los intervalos de confianza al 95% de los estimadores de los parámetros del modelo de von Bertalanffy por zona de pesca fueron $L_\infty = 17.80/19.70$, $k = 0.80/1.60$ y $t_0 = -0.10/0.30$ para bahía Magdalena; $L_\infty = 17.70/19.70$, $k = 1.00/1.90$ y $t_0 = 0.10/0.03$ para Mazatlán; y $L_\infty = 17.40/19.20$, $k = 1.10/1.96$, $t_0 = 0.10/0.03$ para Guaymas.

Mortalidad

Las estimaciones de Z obtenidas fueron 1.93 año^{-1} para bahía Magdalena, 1.39 año^{-1} para Mazatlán y 1.40 año^{-1} para Guaymas. La M estimada fue la misma para las 3 zonas de pesca debido a que las sardinias más longevas presentaron la misma edad (5 años). La F fue de 1.33 año^{-1} para bahía Magdalena, 0.79 año^{-1} para Mazatlán y 0.8 año^{-1} para Guaymas. El valor estimado para E fue de 0.7 año^{-1} para bahía Magdalena, 0.6 año^{-1} para Mazatlán y 0.6 año^{-1} para Guaymas.

DISCUSIÓN

Periodicidad de las marcas de crecimiento

Los porcentajes mensuales del tipo de borde de los otolitos sugieren que las marcas de crecimiento se formaron con una periodicidad anual y terminaron de formarse al final del verano. Algunos autores, como Manickchand-Heilman y Kenny (1990) y González y Eslava (1999) reportaron que, en especies de peces tropicales, la formación de las marcas de crecimiento está relacionada con el periodo de actividad reproductiva. En el caso de *O. libertate* se detectó, que la formación de la banda hialina coincide con el periodo de mayor actividad reproductiva (verano) en la parte sur del golfo de California, donde se han detectado sardinias crinudas con gónadas maduras de junio a septiembre.

Los estudios previos sobre la edad y el crecimiento de *O. libertate* no reportan información precisa sobre

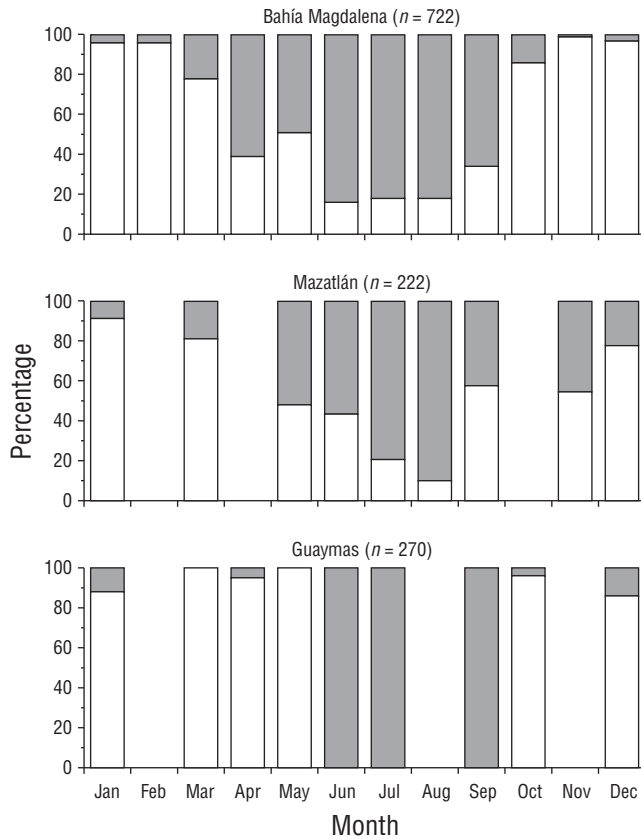


Figure 3. Monthly percentage of *Opisthonema libertate* otoliths with opaque edges (light bars) and hyaline edges (dark bars) by fishing area.

Figura 3. Porcentaje mensual de otolitos con bordes opacos (barras claras) y bordes hialinos (barras oscuras) por zona de pesca de *Opisthonema libertate*.

Guaymas. The estimated value for E was 0.7 y^{-1} for Bahía Magdalena, 0.6 y^{-1} for Mazatlán, and 0.6 y^{-1} for Guaymas.

DISCUSSION

Periodicity of growth marks

Monthly percentages of opaque and hyaline otolith bands for *O. libertate* suggested that growth marks formed with annual periodicity and their formation ended at the end of summer. Some authors, such as Manickchand-Heilman and Kenny (1990) and González and Eslava (1999), reported that in tropical fish species growth mark formation is associated with the period of reproductive activity. In the case of *O. libertate* the formation of the hyaline band coincided with the period of maximum reproductive activity (summer) in the southern Gulf of California, where Pacific thread herring with mature gonads have been detected from June to September.

Previous studies on the age and growth *O. libertate* did not report precise information on the periodicity of growth mark formation. For example, Carmona and Alexandres (1994) and

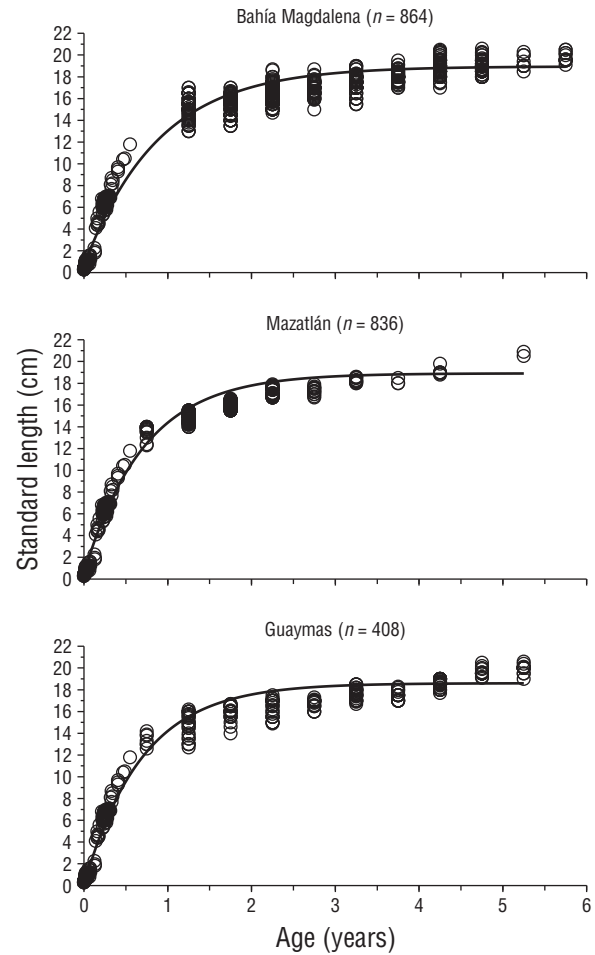


Figure 4. Curves from the average model to describe individual growth in *Opisthonema libertate* by fishing area.

Figura 4. Curvas del modelo promedio para describir el crecimiento individual de *Opisthonema libertate* por zona de pesca.

la periodicidad de la formación de las marcas de crecimiento. Por ejemplo, Carmona y Alexandres (1994) y Gallardo-Cabello et al. (1993) supusieron que la periodicidad de la formación de las marcas de crecimiento era anual sin realizar algún análisis cualitativo o cuantitativo. García-Gómez y Molina (1986) reportaron que la periodicidad de la formación de marcas es semestral, pues observaron en las escamas 2 marcas de crecimiento por año, las cuales relacionaron con 2 periodos reproductivos (uno en la época fría del año y otro en la época cálida); sin embargo, en este estudio la sardina crinuda no se identificó taxonómicamente, y es posible que los autores hayan incluido ejemplares de *O. medirastre*. La sardina crinuda *O. libertate* desova durante el verano, y la sardina crinuda *O. medirastre* desova durante el invierno. Estos tiempos de desove explicarían porqué los autores identificaron la formación de marcas de crecimiento en diferentes épocas del año. Nuestros resultados indican que la sardina crinuda *O. libertate* deposita una marca de crecimiento por año.

Gallardo-Cabello et al. (1993) assumed that the periodicity of growth mark formation was annual, without providing qualitative or quantitative analyses. García-Gómez and Molina (1986) reported that the periodicity of growth band formation was semiannual, as they observed 2 growth bands per year in scales, which they linked to 2 reproductive periods (one in the cold season and one in the warm season). However, Pacific thread herring were not identified taxonomically in that study, and it is possible that *O. medirastre* specimens were included in the sample. The Pacific thread herring, *O. libertate*, spawns during summer, and the middling thread herring, *O. medirastre*, spawns during winter. This spawning period would explain why the authors identified the formation of growth marks during different times of the year. Our results indicate that the Pacific thread herring, *O. libertate*, deposits one growth mark per year.

Para otras especies de pelágicos menores, se han reportado resultados similares a los nuestros. Alvarado-Castillo y Félix-Uraga (1996) realizaron un seguimiento de edades a través del tiempo y definieron que, para la sardina del Pacífico, *Sardinops sagax*, las marcas de crecimiento eran anuales. Para esta especie, se ha analizado la frecuencia mensual de otolitos con bordes opacos e hialinos y se ha identificado que la frecuencia de formación es anual (Quiñonez-Velázquez et al. 2002). Chiappa-Carrara y Gallardo-Cabello (1992) indicaron que la formación de las marcas de crecimiento en la anchoveta norteña, *Engraulis mordax*, también era anual, con la banda opaca formada en verano-otoño y la banda hialina en invierno-primavera. En el caso de la macarela del Pacífico, *Scomber japonicus*, se identificó un grupo modal de bordes hialinos (noviembre-marzo) y un grupo modal de bordes opacos (abril-octubre), lo que indicó que cada marca

Table 2. Individual growth parameter estimates for the Pacific thread herring, *Opisthonema libertate*, for each evaluated model, by fishing area. Abbreviations are t_0 , age at inflection point (Gompertz and logistics models) and age at zero length (von Bertalanffy, Richards, and Schnute models); k , growth coefficient at inflection point; L_∞ , asymptotic length; m , nondimensional parameter; a , relative growth rate; b , inherent constant for relative growth rate; y_1 and y_2 , observed length at minimum observed age (t_1) and maximum observed age (t_2); and *AIC*, Akaike information criterion.

Tabla 2. Valores de los parámetros de crecimiento individual de la sardina crinuda *Opisthonema libertate* para cada modelo evaluado, por zona de pesca. Las abreviaturas son t_0 , edad en el punto de inflexión (modelos Gompertz y logístico) y edad a la longitud cero (modelos von Bertalanffy, Richards y Schnute); k , coeficiente de crecimiento; L_∞ , longitud asintótica; m , parámetro adimensional; a , tasa de crecimiento relativa; b , constante inherente de la tasa de crecimiento; y_1 y y_2 , longitud observada a la edad mínima observada (t_1) y a la edad máxima observada (t_2); y *AIC*, criterio de información de Akaike.

Model	t_0	k	L_∞	m	a	b	y_1	y_2	<i>AIC</i>
Bahía Magdalena									
Von Bertalanffy	-0.03	1.13	18.68						37.40
Gompertz	0.46	1.81	18.34						47.62
Logistic	0.73	2.64	18.18						54.45
Richards	-0.03	1.14	18.68	0.002					39.40
Schnute (type 1)	-0.03		20.01		1.1	0.97	0.7	19.98	39.40
Mazatlán									
Von Bertalanffy	-0.020	1.41	18.63						37.99
Gompertz	0.340	2.63	18.09						47.86
Logistic	0.500	4.24	17.86						55.31
Richards	-0.020	1.41	18.60	0.002					39.99
Schnute (type 1)	-0.020		20.03		1.4	0.95	0.4	20.02	39.99
Guaymas									
Von Bertalanffy	-0.002	1.44	18.22						41.12
Gompertz	0.340	2.72	17.76						50.56
Logistic	0.490	4.30	17.57						57.51
Richards	-0.002	1.44	18.21	0.001					43.12
Schnute (type 1)	-0.002		20.03		1.4	0.95	0.4	20.02	43.12

Similar results to those found in this study have been reported for other small pelagic fish. Alvarado-Castillo and Félix-Uraga (1996) tracked ages through time and reported annual growth marks for the Pacific sardine, *Sardinops sagax*. The monthly frequency of *S. sagax* otoliths with opaque and hyaline edges was analyzed and the formation of annual growth marks was identified (Quiñonez-Velázquez et al. 2000). Chiappa-Carrara and Gallardo-Cabello (1992) indicated that growth mark formation in the northern anchovy, *Engraulis mordax*, was also annual, with formation of an opaque growth mark in summer–fall and of a hyaline mark in winter–spring. For the Pacific chub mackerel, *Scomber japonicus*, a modal group with hyaline edges (November–March) and a modal group with opaque edges (April–October) were identified, which indicated that each growth mark corresponded to one year (Gluyas-Millán and Quiñonez-Velázquez 1996).

Age determination

Growth marks were evident in all *O. libertate* otoliths, and up to 6 age groups were recorded. Group 5 was the least well-represented, as the younger age groups were more abundant. Lagler et al. (1977) reported that a low abundance of older specimens in the age structure is a consequence of greater accumulated mortality compared with younger organisms, with fisheries being one of the main factors that considerably decrease the abundance of larger organisms.

The presence of broken otoliths did not prevent readings, as growth marks were counted at the posterior end of the otolith, and therefore absence of the rostrum and antirostrum in some cases did not cause difficulty. The first age groups were easily identifiable during the otolith reading process, whereas marks close to the otolith edge were more difficult to distinguish due to their proximity to each other, which is a consequence of the decrease in the width of growth marks. This situation was more evident in age groups 4 and 5. Lucena and O'Brien (2001) mentioned that this situation is common in several species, as growth rate declines significantly in adults but growth marks continue to be deposited on the otolith edge, with a continually decreasing distance between them.

Prior to the present study, 3 studies focused on direct age determination of *O. libertate*: Carmona and Alexandres (1994), García-Gómez and Molina (1986), and Gallardo-Cabello et al. (1993). These authors identified up to 4, 6, and 7 age groups, respectively. However, the last 2 did not identify organisms taxonomically, and it is possible that they included more than one of the sympatric species from the *Opisthonema* genus found in northwestern Mexico. Therefore, the results of previous studies should be used with caution with regard to the age structure of the *O. libertate*.

Multi-model approach to individual growth

Individual growth in *O. libertate* showed accelerated growth during the first year of life, with sizes of 13.1–14.4 cm

de crecimiento correspondía a un año (Gluyas-Millán y Quiñonez-Velázquez 1996).

Determinación de la edad

Las marcas de crecimiento fueron evidentes en todos los otolitos de *O. libertate*, y se registraron hasta 6 grupos de edad. El grupo 5 fue el menor representado, y las sardinas más abundantes fueron las de grupos de edad más jóvenes. Lagler et al. (1977) reportaron que la baja abundancia de especímenes de mayor edad en la estructura de edad es consecuencia de una mayor mortalidad acumulada en comparación con la de organismos más jóvenes, pues la pesca es de los principales factores que disminuyen considerablemente la abundancia de organismos de tallas mayores.

La presencia de otolitos rotos no imposibilitó la lectura de estos, ya que el conteo de marcas de crecimiento se realizó sobre la región posterior y, por lo tanto, la ausencia en algunos casos del *rostrum* y *antirostrum* no representó un problema. Durante el proceso de la lectura de los otolitos, los primeros grupos de edad fueron fácilmente identificables, mientras que las marcas próximas al borde del otolito fueron más difíciles de discriminar debido a la proximidad entre ellas, consecuencia de la disminución del ancho de las marcas de crecimiento. Esta situación fue más evidente en los grupos de edad 4 y 5. Lucena y O'Brien (2001) mencionaron que esta situación es común para muchas otras especies, ya que la tasa de crecimiento disminuye de manera significativa en individuos adultos. Sin embargo, las marcas de crecimiento se continúan depositando sobre el borde del otolito con una distancia cada vez menor entre estas.

Previo al presente estudio, 3 trabajos habían abordado la determinación directa de la edad de *O. libertate*: Carmona y Alexandres (1994), García-Gómez y Molina (1986) y Gallardo-Cabello et al. (1993). Estos autores identificaron hasta 4, 6 y 7 grupos de edad, respectivamente. Sin embargo, los 2 últimos estudios no realizaron identificación taxonómica de los organismos, y es posible que hayan incluido más de una de las especies simpátricas del género *Opisthonema* en la costa del noroeste de México. Por tanto, los resultados de estos estudios previos deben ser utilizados con cautela en lo referente a la estructura de edad de *O. libertate*.

Enfoque multimodelo para el crecimiento individual

El crecimiento individual de *O. libertate* mostró un crecimiento acelerado durante el primer año de vida, con tallas de 13.1–14.4 cm longitud estándar, lo cual representa alrededor del 74% de la longitud asintótica. Posteriormente, la tasa de crecimiento disminuyó gradualmente aproximándose a la fase asintótica.

De los 5 modelos evaluados para describir el crecimiento individual de *O. libertate*, el modelo de von Bertalanffy presentó el valor de *AIC* más bajo. Este modelo mostró la mayor credibilidad estadística y fue el más adecuado para

standard length, representing approximately 74% of asymptotic length. Growth rates then gradually decreased, nearing the asymptotic phase.

Of the 5 models evaluated to describe individual growth in *O. libertate*, the lowest *AIC* value was obtained with the von Bertalanffy model. This model showed the greatest statistical plausibility and was the most adequate to describe the age–size data trend of *O. libertate* in the 3 fishing areas. This model assumes that environmental conditions are constant (Araya and Cubillos 2006) and that fish growth is conditioned by the physiological processes of catabolism and anabolism. However, according to the multi-model approach, the Richards and Schnute (type 1) models were also statistically robust ($\Delta i < 2$) enough to describe the growth of *O. libertate*.

The Richards model included a shape parameter that provided greater precision for curve modeling, and the inflexion point could be located at any value between the minimum and the asymptote (Birch 1999). Schnute's model (type 1) showed a versatile theoretical curve that could take the shape of several models depending on parameter values (Schnute 1981) and allowed parameter estimation in the absence of very young or very old individuals (Cerdenares-Ladrón de Guevara et al. 2011). Guzmán-Castellanos et al. (2014) suggests that Schnute's model has the advantage of being a mathematical generalization that can describe asymptotic and non-asymptotic growth models, depending on the resolved parameters and on the initial conditions assumed for its solution; it can also be applied to data not only of fish but also of other taxa such as mollusks, echinoderms, crustaceans, and coelenterates (Troynikov and Gorfine 1998, Shelton et al. 2006, Rogers-Bennett et al. 2007, Flores et al. 2010, Schwarz and Alvarez-Perez 2010). The Richards model can also be applied to other taxa and has been successfully used to describe growth in sharks, bovines, and buffalos (Peroto et al. 1992, Katsanevakis 2006).

Sigmoidal models (Gompertz and logistic) did not have enough statistical support to describe the growth of *O. libertate*. These models described a curve with a relatively slow start, followed by an exponential phase, and finally a decrease in growth rate towards the asymptotic part of the curve. These models could probably be useful to describe *O. libertate* growth patterns during early life stages. Campana and Jones (1992) stated that the Gompertz model has been frequently used to describe growth of fish larvae and juveniles. Quiñonez-Velázquez et al. (2000) used this model for *S. Sagax* juveniles in the Gulf of California; Álvarez and Morales-Nin (1992) used it for *Sardina pilchardus* juveniles in the western Mediterranean Sea; and Watanabe and Kuroki (1997) used it for *Sardinops melanostictus* juveniles in coastal waters of western Japan.

Mortality

There are no previous reports of *M* for species of the *Opisthonema* genus in Mexico. González-Cabellos and

describir la tendencia de los datos de edad y talla de *O. libertate* en las 3 zonas de pesca. Este modelo supone que las condiciones ambientales son constantes (Araya y Cubillos 2006) y que el crecimiento en peces está condicionado a procesos fisiológicos de catabolismo y anabolismo. Sin embargo, de acuerdo con el enfoque multimodelo, los modelos de Richards y Schnute (tipo 1) también fueron estadísticamente robustos ($\Delta i < 2$) para describir el crecimiento de *O. libertate*.

El modelo de Richards incluyó un parámetro de forma que permitió modelar las curvas con mayor precisión, y el punto de inflexión pudo ubicarse en cualquier valor entre el mínimo y la asíntota (Birch 1999). El modelo de Schnute (tipo 1) presentó una curva teórica versátil capaz de tomar la forma de distintos modelos dependiendo del valor de los parámetros (Schnute 1981), y permitió hacer estimaciones de los parámetros en ausencia de individuos muy jóvenes o muy viejos (Cerdenares-Ladrón de Guevara et al. 2011). Guzmán-Castellanos et al. (2014) sugirieron que el modelo de Schnute tiene la cualidad de ser una generalización matemática que puede describir modelos de crecimiento de tipo asíntótico y no asíntótico, dependiendo de los parámetros que se resuelvan y de las condiciones iniciales que se supongan para su solución; además, puede ser aplicado no solo en datos de peces sino también de otros taxones, como moluscos, equinodermos, crustáceos y celenterados (Troynikov y Gorfine 1998, Shelton et al. 2006, Rogers-Bennett et al. 2007, Flores et al. 2010, Schwarz y Alvarez-Perez 2010). El modelo de Richards también ha sido exitoso en la descripción del crecimiento de tiburones, bovinos y bufalinos (Peroto et al. 1992, Katsanevakis 2006).

Los modelos sigmoides (Gompertz y Logístico), no presentaron suficiente soporte estadístico para describir el crecimiento de *O. libertate*. Estos modelos describen una curva con inicio relativamente lento, seguido por una fase exponencial y finalmente una disminución en la tasa de crecimiento, hacia la parte asíntótica de la curva. Estos modelos podrían ser útiles para describir el patrón de crecimiento durante las etapas de vida tempranas de *O. libertate*. Campana y Jones (1992) indicaron que el modelo de Gompertz ha sido utilizado frecuentemente para describir el crecimiento de larvas y juveniles de peces. Quiñonez-Velázquez et al. (2000) utilizaron este modelo para juveniles de *S. sagax* en el golfo de California; Álvarez y Morales-Nin (1992) lo utilizaron para juveniles de *Sardina pilchardus* en el oeste del mar Mediterráneo; y Watanabe y Kuroki (1997) lo utilizaron para juveniles de *Sardinops melanostictus* en aguas costeras del oeste de Japón.

Mortalidad

No existen reportes previos de la *M* para las especies del género *Opisthonema* en México. González-Cabellos y Mengual-Izquierdo (1995) estimaron la *M* en 0.52 año⁻¹ para *Opisthonema oglinum* capturada en isla de Margarita, Venezuela. Este valor que coincide con el valor estimado en el

Mengual-Izquierdo (1995) estimated M at 0.52 y^{-1} for *Opisthonema oglinum* caught in Margarita Island, Venezuela. This value coincides with that estimated in the present study, although it is lower than estimates reported for other clupeids, for which mortalities ($M > 1 \text{ y}^{-1}$) (García-Franco et al. 1995, Canales and Leal 2009) that match the biological characteristics of small pelagic fish (short life cycle and high growth rate) have been reported.

The estimates obtained in this study for E fluctuated between 0.6 and 0.7 y^{-1} . According to Gulland (1971), the optimum exploitation point of a resource occurs when $E_{\text{optimum}} = 0.5$. Moreover, it has been suggested that resources with $E > 0.75$ are considered to be under intense exploitation (Arreguín-Sánchez et al. 2000). Considering this suggestion, *O. libertate* off the northwestern coast of Mexico does not show signs of overexploitation.

Differences identified between individual growth parameters and mortality rates per fishing area coincide with results reported by Pérez-Quiñonez et al. (2018), who identified differences in the phenotypic expression of this species in northwestern Mexico. In general, our results strengthen the evidence of the presence of 3 population units or stocks of *O. libertate* in Pacific waters off northwestern Mexico. This finding will allow management improvement for this fishery resource, as the analysis of the population structure of a species is of great importance for the development of optimal strategies for their efficient exploitation; stock delimitation is a requirement for any evaluation (Cadrin et al. 2005).

Coyle (1998) stated that stock identification must consist of an integral analysis that includes different aspects of the life history. The analyses of phenotypic expression and population parameters complement each other adequately to achieve this objective, as they can show evidence of environmental pressure and fisheries pressure on stocks. Fish from a stock are assumed to respond in a similar manner to perturbations, and these responses can be considered an attribute of the stock (Casselman et al. 1981, Ihssen et al. 1981). Moreover, the estimation and comparison of population parameters derived from age-size data have been widely used over time as tools for stock identification and have also provided basic information for calculations of yield and productivity, which provide the bases for the evaluation and management of stocks (Casselman et al. 1981). The most commonly used parameters are size and age structure (Boyar 1968, Casselman et al. 1981, Hanchet, 1999); maximum age, size, and weight (Begg et al. 1999, Fromentin and Fonteneau 2001); multi-modal analysis and age groups (Hanchet 1999); M rates (Begg et al. 1999, Horn and Hurst 1999, Williams et al. 2003); size-weight relationships (Japp 1990, Lowe et al. 1998); and individual growth parameters (Griffiths 1996, DeVries and Grimes 1997).

Using the information provided thus far on the population dynamics and structure of *O. libertate*, future studies on this

presente trabajo, aunque es inferior a los estimados para otros clupeidos, para los cuales se ha reportado una $M > 1 \text{ año}^{-1}$ (García-Franco et al. 1995, Canales y Leal 2009) que se ajusta a las características biológicas de los pelágicos menores (ciclo de vida corto y elevada tasa de crecimiento).

Las estimaciones de E obtenidas en el presente trabajo fluctuaron entre 0.6 y 0.7 año^{-1} . De acuerdo con Gulland (1971), el punto óptimo de explotación de un recurso ocurre cuando $E_{\text{óptima}} = 0.5$. Además, algunos autores como, Arreguín-Sánchez et al. (2000), sugieren que los recursos con $E > 0.75$ se consideran sometidos a una intensa explotación. Con base en esta sugerencia, el recurso *O. libertate* en la costa noroeste de México no presenta indicios de sobre explotación.

Las diferencias identificadas entre los parámetros de crecimiento y las tasas de mortalidad por zona de pesca coinciden con los resultados reportados por Pérez-Quiñonez et al. (2018), quienes identificaron diferencias en las expresiones fenotípicas de esta especie en la costa noroeste de México. En general, nuestros resultados fortalecen la evidencia de la presencia de 3 unidades poblacionales o *stocks* de *O. libertate* en las aguas del Pacífico frente a las costas noroccidentales de México. Estos resultados permitirán mejorar el manejo de este recurso pesquero, ya que el análisis de la estructura de la población de una especie es de gran importancia para el desarrollo de estrategias óptimas para su explotación eficiente; la delimitación de una unidad pesquera es un requisito para cualquier evaluación (Cadrin et al. 2005).

Coyle (1998) comentó que la identificación de unidades poblacionales debe consistir en un análisis integral que incluya diferentes aspectos de la historia de vida. Los análisis de la expresión fenotípica y los parámetros poblacionales se complementan de manera adecuada para lograr este objetivo, ya que pueden mostrar evidencia de la presión ambiental y la presión pesquera sobre las unidades poblacionales. Se supone que los peces de una unidad pesquera responden de manera similar a las perturbaciones, y estas respuestas pueden considerarse un atributo de la unidad pesquera (Casselman et al. 1981, Ihssen et al. 1981). Además, la estimación y comparación de los parámetros poblacionales derivados de los datos de edad y talla han sido utilizados ampliamente a lo largo del tiempo como herramientas para la identificación de unidades poblacionales y también han proporcionado información básica para los cálculos de rendimiento y productividad, lo que provee las bases para la evaluación y manejo de unidades poblacionales (Casselman et al. 1981). Los parámetros más utilizados son la talla y la estructura por edades (Boyar 1968, Casselman et al. 1981, Hanchet, 1999); la edad máxima, el tamaño y el peso (Begg et al. 1999, Fromentin y Fonteneau 2001); el análisis multimodal y los grupos de edad (Hanchet 1999); las tasas de M (Begg et al. 1999, Horn y Hurst 1999, Williams et al. 2003); las relaciones peso-longitud (Japp 1990, Lowe et al. 1998); y los parámetros de crecimiento individual (Griffiths 1996, DeVries y Grimes 1997).

Con base en la información proporcionada hasta el momento sobre la dinámica de la población y la estructura

species should be directed towards stock assessment, evaluating different exploitation scenarios and designing proposals for management actions based on sustainability.

In summary, a total of 6 age groups (0–5) and an annual periodicity in growth mark formation were identified for *O. libertate*. According to the multi-model approach, the von Bertalanffy growth model was the most adequate to describe *O. libertate* growth on the northwestern coasts of Mexico; however, the Richards and Schnute (type 1) models could also be used. The estimated *E* suggests that the exploitation level of this resource in northwestern Mexico does not show signs of overexploitation and that it is being used appropriately. There is enough evidence to support the existence of 3 population units or stocks of *O. libertate* on the northwestern coast of Mexico.

ACKNOWLEDGMENTS

Financing for the collection of biological material at the different landing points was provided by the Secretaría Académica y de Investigación of the Instituto Politécnico Nacional (IPN). MRD is a recipient of a graduate fellowship and grants from the National Council for Science and Technology (Mexico) and IPN (Programa de Estimulo Institucional de Formación de Investigadores del IPN). The authors thank the ship crews and personnel of companies that capture and process small pelagic fish off the western coasts of Mexico for their help during collection of biological samples. We also thank 2 anonymous reviewers for their comments and suggestions, which helped to substantially improve the manuscript.

REFERENCES

- Alvarado-Castillo R, Félix-Uraga R. 1996. Age and growth of the Pacific sardine *Sardinops caeruleus* (Pisces: Clupeidae) at isla de Cedros, Baja California, Mexico, during 1985 and 1986. *Bol. Invest. Mar. Cost. Instituto de Investigaciones Marinas y Costeras*. 25: 77–86.
<https://doi.org/10.25268/bimc.invemar.1996.25.0.371>
- Álvarez F, Morales-Nin B. 1992. An attempt to determine growth and hatching dates of juvenile sardine, *Sardina pilchardus*, in the Western Mediterranean Sea. *Mar. Biol.* 114(2): 199–203.
<https://doi.org/10.1007/bf00349519>
- Aragón-Noriega EA. 2013. Modelación del crecimiento individual del callo de hacha *Atrina maura* (Bivalvia: Pinnidae) a partir de la inferencia multi modelo. *Rev. Biol. Trop.* 61(3): 1167–1174.
<https://doi.org/10.15517/rbt.v61i3.11911>
- Araya M, Cubillos LA. 2006. Evidence of two-phase growth in elasmobranchs. *Environ. Biol. Fish.* 77(3–4): 293–300.
<https://doi.org/10.1007/s10641-006-9110-8>
- Arreguín-Sánchez F, Solís-Ramírez M, González de la Rosa ME. 2000. Population dynamic and stock assessment for *Octopus maya* (Cephalopoda: Octopodidae) fishery in the Campeche Bank, Gulf of México. *Rev. Biol. Trop.* 48(2–3): 323–331.
- Beamish RJ, Fournier DA. 1981. A method for comparing the precision of a set of age determinations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38(8): 982–983.
<https://doi.org/10.1139/f81-132>
- de *O. libertate*, los estudios futuros sobre esta especie deben dirigirse hacia la evaluación de la unidad poblacional, evaluar diferentes escenarios de explotación y diseñar propuestas de acciones de manejo basadas en la sostenibilidad.
- En conclusión, se identificaron 6 grupos de edad (0–5) y se determinó que la periodicidad de la formación de las marcas de crecimiento de *O. libertate* es anual. De acuerdo con el enfoque multimodelo, el modelo de crecimiento de von Bertalanffy fue el más adecuado para la descripción del crecimiento de *O. libertate* en las costas noroccidentales de México; sin embargo, el modelo de Richards y el de Schnute (tipo 1) también pueden ser utilizados. La *E* estimada sugiere que el nivel de aprovechamiento de este recurso en el noroeste del país no presenta signos de sobreexplotación y está siendo aprovechado de manera adecuada. Existe evidencia suficiente para respaldar la existencia de 3 unidades poblacionales o stocks de *O. libertate* en la costa noroeste de México.

AGRADECIMIENTOS

El financiamiento para la recolección del material biológico en los diferentes puertos de descarga fue proveído por la Secretaría Académica y de Investigación del Instituto Politécnico Nacional (IPN). MRD se benefició de una beca para estudios de posgrado del Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (México) y del Programa de Estimulo Institucional de Formación de Investigadores del IPN. Los autores estamos en deuda con la tripulación de las embarcaciones y el personal de las compañías que capturan y procesan peces pelágicos menores en las costas occidentales de México por las facilidades para la recolecta de las muestras biológicas. También, agradecemos las sugerencias y comentarios de 2 revisores anónimos, que contribuyeron a mejorar sustancialmente el manuscrito.

- Begg GA, Hare JA, Sheehan DD. 1999. The role of life history parameters as indicators of stock structure. *Fish. Res.* 43(1–3): 141–163.
[https://doi.org/10.1016/s0165-7836\(99\)00071-5](https://doi.org/10.1016/s0165-7836(99)00071-5)
- Berry FH, Barrett I. 1963. Gillraker analysis and speciation in the thread herring genus *Opisthonerna*. *Inter-Am. Trop. Tuna Comm. Bull.* 7: 113–190.
- Birch CPD. 1999. A new generalized logistic sigmoid growth equation compared with the Richards growth equation. *Ann. Bot.* 83(6): 713–723.
<https://doi.org/10.1006/anbo.1999.0877>
- Boyar HC. 1968. Age, length, and gonadal stages of herring from Georges Bank and the Gulf of Maine. *Northwest Atl. Fish. Res. Bull.* 5: 49–61.
- Burnham KP, Anderson DR. 2002. Model Selection and Multimodel Inference: A Practical Information-theoretic Approach. Springer Science and Business Media, New York (USA), 488 pp.
- Cadrin SX, Friedland KD, Waldman J. 2005. Stock Identification Methods: Applications in Fishery Science. Elsevier Academic Press, New York, 719 pp.

- Cailliet GM, Smith WD, Mollet HF, Goldman KJ. 2006. Age and growth studies of chondrichthyan fishes: the need for consistency in terminology, verification, validation, and growth function fitting. *Dev. Environ. Biol. Fish.* 77: 211–228. https://doi.org/10.1007/978-1-4020-5570-6_2
- Campana SE, Jones CM. 1992. Analysis of otolith microstructure data. *Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci.* 117: 73–100.
- Canales TM, Leal E. 2009. Parámetros de historia de vida de la anchoveta *Engraulis ringens* Jenyns, 1842, en la zona centro norte de Chile. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 44(1): 173–179. <https://doi.org/10.4067/s0718-19572009000100017>
- Carmona R, Alexandres F. 1994. Determinación del crecimiento de *O. libertate* (Clupeiformes: Clupeidae) mediante lectura de otolitos. *Rev. Biol. Trop.* 42(1–2): 233–233.
- Casselman JM, Collins JJ, Crossman EJ, Ihssen PE, Spangler GR. 1981. Lake whitefish (*Coregonus clupeaformis*) stocks of the Ontario Waters of Lake Huron. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38(12): 1772–1789. <https://doi.org/10.1139/f81-225>
- Cerdenares-Ladrón de Guevara G, Morales Bojórquez E, Rodríguez-Sánchez R. 2011. Age and growth of the sailfish *Istiophorus platypterus* (Istiophoridae) in the Gulf of Tehuantepec, Mexico. *Mar. Biol. Res.* 7: 488–499.
- Chang WYB. 1982. A statistical method for evaluating the reproducibility of age determination. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39(8): 1208–1210. <https://doi.org/10.1139/f82-158>
- Chiappa-Carrara X, Gallardo-Cabello M. 1992. Tallas y otolitos en la determinación de la edad de la anchoveta *Engraulis mordax* (Pisces: Engraulidae). *Rev. Biol. Trop.* 40(1): 1–5.
- Coyle T. 1998. Stock identification and fisheries management: the importance of using several methods in a stock identification study. In: Hancock DA (ed.), *Taking Stock: Defining and Managing Shared Resources*. Australian Society for Fishery Biology, Sydney, pp. 173–182.
- Cruz-Vázquez R, Rodríguez-Domínguez G, Alcántara-Razo E, Aragón-Noriega EA. 2012. Estimation of individual growth parameters of the Cortes Geoduck *Panopea globosa* from the Central Gulf of California using a multi-model approach. *J. Shellfish Res.* 31(3): 725–732. <https://doi.org/10.2983/035.031.0316>
- Cushing DH. 1977. *Fisheries Biology: A Study in Population Dynamics*. The University of Wisconsin Press, Madison (USA), 200 pp.
- DeVries DA, Grimes CB. 1997. Spatial and temporal variation in age and growth of king mackerel, *Scomberomorus cavalla*, 1977–1992. *Fish. Bull.* 95: 694–708.
- Flores L, Ernst B, Parma AM. 2010. Growth pattern of the sea urchin, *Loxechinus albus* (Molina, 1782) in southern Chile: evaluation of growth models. *Mar. Biol.* 157(5): 967–977. <https://doi.org/10.1007/s00227-009-1377-9>
- Fromentin JM, Fonteneau A. 2001. Fishing effects and life history traits: a case study comparing tropical versus temperate tunas. *Fish. Res.* 53(2): 133–150. [https://doi.org/10.1016/s0165-7836\(00\)00299-x](https://doi.org/10.1016/s0165-7836(00)00299-x)
- Gallardo-Cabello M, Laguarda-Figueras A, Corrales-Urrea R. 1993. Análisis de la edad, crecimiento y mortalidad natural de la sardina crinuda *Opisthonema libertate* (Gunther, 1868) de las aguas del sur del Golfo de California. *Cienc. Pesq.* 9: 137–146.
- García-Franco W, Cota-Villavicencio A, Granados-Gallegos ML, Sánchez-Ruiz FJ. 1995. Análisis de la pesquería de sardina y macarela durante la temporada de pesca 1992, en la costa occidental de Baja California, México. *Cienc. Pesq.* 11: 1–8.
- García-Gómez CM, Molina D. 1986. Edad y crecimiento de la sardina crinuda de la zona de Guaymas. *Cienc. Pesq.* 5: 17–31.
- Gherard KE, Erisman BE, Aburto-Oropeza O, Rowell K, Allen LG. 2013. Growth, development, and reproduction in Gulf corvina (*Cynoscion othonopterus*). *Bull. South. Cal. Acad. Sci.* 112(1): 1–18. <https://doi.org/10.3160/0038-3872-112.1.1>
- Gluyas-Millán MG, Quiñonez-Velázquez C. 1996. Evidence of different stocks of mackerel *Scomber japonicus* = Evidencias de distintos grupos poblacionales de macarela *Scomber japonicus*. *Cienc. Mar.* 22(3): 377–395. <https://doi.org/10.7773/cm.v22i3.858>
- González LW, Eslava N. 1999. Edad y crecimiento del pargo colorado *Lutjanus purpureus* Poey, 1867 (Teleostei: Lutjanidae) de la región oriental de Venezuela. *Rev. Biol. Mar. Oceanogr.* 34(1): 99–107.
- González-Cabellos LW, Mengual-Izquierdo A. 1995. Edad y crecimiento del machuelo, *Opisthonema oglinum* (le sueur, 1818) (teleostei: clupeidae), de la Isla de Margarita, Venezuela = Age and growth of the Atlantic thread herring, *Opisthonema oglinum* (Le Sueur, 1818) (Teleostei: Clupeidae), of Margarita island, Venezuela. *Cienc. Mar.* 21(4): 387–399. <https://doi.org/10.7773/cm.v21i4.1004>
- Griffiths MH. 1996. Age and growth of South African silver kob *Argyrosomus inodorus* (Sciaenidae), with evidence for separate stocks. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 17(1): 37–48. <https://doi.org/10.2989/025776196784158419>
- Gulland JA. 1971. *The Fish Resources of the Oceans*. Fishing News (Books) Ltd., Surrey (England), 255 pp.
- Guzmán-Castellanos AB, Morales-Bojórquez E, Balar EF. 2014. Estimación del crecimiento individual en elasmobranchios: la inferencia con modelos múltiples. *Hidrobiológica.* 24(2): 137–150.
- Haddon M. 2011. *Modelling and Quantitative Methods in Fisheries*. 2nd ed. CRC Press, Boca Raton (FL). 449 pp.
- Hanchet S. 1999. Stock structure of southern blue whiting (*Micromesistius australis*) in New Zealand waters. *N. Z. J. Mar. Freshwat. Res.* 33(4): 599–609. <https://doi.org/10.1080/00288330.1999.9516903>
- Horn PL, Hurst RJ. 1999. Age and stock structure of gemfish (*Rexea solandri*) in New Zealand waters. *Mar. Freshwat. Res.* 50(2): 103–115. <https://doi.org/10.1071/mf98084>
- Ihssen PE, Booke HE, Casselman JM, McGlade JM, Payne NR, Utter FM. 1981. Stock identification: materials and methods. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38(12): 1838–1855. <https://doi.org/10.1139/f81-230>
- Jacob-Cervantes ML. 2010. La pesquería de peces pelágicos menores en el sur del Golfo de California. Análisis de la temporada de pesca 2008. *Cienc. Pesq.* 18(2): 47–58.
- Japp DW. 1990. A new study on age and growth of kingklip *Genypterus capensis* off the south and west coasts of South Africa, with comments on its use for stock identification. *S. Afr. J. Mar. Sci.* 9(1): 223–237. <https://doi.org/10.2989/025776190784378754>
- Katsanevakis S. 2006. Modelling fish growth: model selection, multi-model inference and model selection uncertainty. *Fish. Res.* 81(2–3): 229–235. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2006.07.002>
- Katsanevakis S, Maravelias CD. 2008. Modelling fish growth: multi-model inference as a better alternative to a priori using von Bertalanffy equation. *Fish. Res.* 9(2): 178–187. <https://doi.org/10.1111/j.1467-2979.2008.00279.x>
- Kimura M. 1980. A simple method for estimating evolutionary rates of base substitutions through comparative studies of nucleotide sequences. *J. Mol. Evol.* 16(2): 111–120. <https://doi.org/10.1007/bf01731581>

- Lagler KF, Bardach JE, Miller RR, May-Passino DR. 1977. Ichthyology. John Wiley and Sons, New York, 506 pp.
- Lowe SA, Van Doornik DM, Winans GA. 1998. Geographic variation in genetic and growth patterns of Atka mackerel, *Pleurogrammus monopterygius* (Hexagrammidae), in the Aleutian archipelago. *Fish. Bull.* 96: 502–515.
- Lucena FM, O'Brien CM. 2001. Effect of gear selectivity and different calculation methods on estimating growth parameters of bluefish, *Pomatomus saltatrix* (Pisces: Pomatomidae), from southern Brazil. *Fish. Bull.* 99: 432–442.
- Manickchand-Heilman SC, Kenny JS. 1990. Reproduction, age and growth of the whitemouth croaker *Micropogonias furnieri* (Desmarest 1823) in Trinidad waters. *Fish. Bull.* 88(3): 523–529.
- Matus-Nivón E, Ramírez-Sevilla R, Ortíz-Galindo JL, Martínez-Pecero R, González-Acosta B. 1989. El huevo y la larva de la sardine crinuda del Pacífico *Opisthonema libertate* (Günther). *Rev. Biol. Trop.* 37(2): 115–125.
- Moreau J. 1987. Mathematical and biological expression of growth in fishes: recent trends further developments. In: RC Summerdelt, GE Hall (eds.), *The Age and Growth of Fish*. The Iowa State University Press, Iowa (USA). 81–113.
- Morison AK, Robertson SG, Smith DC. 1998. An integrated system for production fish aging: image analysis and quality assurance. *N. Am. J. Fish. Manage.* 18: 587–598.
- Pentilla J, Nichy F, Ropes J, Dery L, Jearld A Jr. 1988. Methods and equipment. In: Penttila L, Dery LM (eds.), *Age Determination Methods for Northwest Atlantic Species*. NOAA Tech. Rep. Nat. Mar. Fish. Ser. 72: 7–16.
- Pérez-Quiñonez CI, Quiñonez-Velázquez C, García-Rodríguez FJ. 2018. Detecting *Opisthonema libertate* (Günther 1867) phenotypic stocks in northwestern coast of Mexico using geometric morphometrics based on body and otolith shape. *Lat. Am. J. Aquat. Res.* 46(4): 779–790. <https://doi.org/10.3856/vol46-issue4-fulltext-15>
- Pérez-Quiñonez CI, Quiñonez-Velázquez C, Ramírez-Pérez JS, Vergara-Solana FJ, García-Rodríguez FJ. 2017. Combining geometric morphometrics and genetic analysis to identify species of *Opisthonema* Gill, 1861 in the eastern Mexican Pacific. *J. Ichthyology.* 33(1): 84–921. <https://doi.org/10.1111/jai.13051>
- Perotto D, Cue RI, Lee AJ. 1992. Comparison of nonlinear functions for describing the growth curve of three genotypes of dairy cattle. *Can. J. Anim. Sci.* 72(4): 773–782. <https://doi.org/10.4141/cjas92-089>
- Polacheck T, Hilborn R, Punt AE. 1993. Fitting surplus production models: comparing methods and measuring uncertainty. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 50(12): 2597–2607. <https://doi.org/10.1139/f93-284>
- Quiñonez-Velázquez C, Nevarez-Martínez MO, Gluyas-Millán MG. 2000. Growth and hatching dates of juvenile Pacific sardine *Sardinops caeruleus* in the Gulf of California. *Fish. Res.* 48(2): 99–106. [https://doi.org/10.1016/s0165-7836\(00\)00179-x](https://doi.org/10.1016/s0165-7836(00)00179-x)
- Ricker WE. 1975. Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Board Can.* 191: 382 p.
- Rogers-Bennett L, Rogers DW, Schultz SA. 2007. Modeling growth and mortality of red abalone (*Haliotis rufescens*) in northern California. *J. Shellfish Res.* 26(3): 719–727. [https://doi.org/10.2983/0730-8000\(2007\)26\[719:mgamor\]2.0.co;2](https://doi.org/10.2983/0730-8000(2007)26[719:mgamor]2.0.co;2)
- Ruiz AL, Lyle LP. 1992. Fluctuaciones periódicas de la captura de Sardina crinuda (*Opisthonema* spp.) en el Golfo de California, 1972–1990. *CalCOFI Rep.* 33: 124–129.
- Schnute J. 1981. A versatile growth model with statistically stable parameters. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38(9): 1128–1140. <https://doi.org/10.1139/f81-153>
- Schwarz R, Alvarez-Perez JA. 2010. Growth model identification of shortfinned squid *Illex argentinus* (Cephalopoda: Ommastrephidae) off southern Brazil using statoliths. *Fish. Res.* 106(2): 177–184. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2010.06.008>
- Shelton A, Woodby DA, Hebert K, Witman JD. 2006. Evaluating age determination and spatial patterns of growth in red sea urchins in Southeast Alaska. *Trans. Am. Fish. Soc.* 135(6): 1670–1680. <https://doi.org/10.1577/t05-175.1>
- Tanaka S. 1960. Studies on the dynamics and the management of fish populations. *Bull. Tokai Regional Fish. Res. Lab.* 28:1–200.
- Troynikov VS, Gorfine HK. 1998. Alternative approach for establishing legal minimum lengths for abalone based on stochastic growth models for length increment data. *J. Shellfish Res.* 17(3): 827–831.
- Watanabe Y, Kuroki T. 1997. Asymptotic growth trajectories of larval sardine (*Sardinops melanostictus*) in the coastal waters off western Japan. *Mar. Biol.* 127(3): 369–378. <https://doi.org/10.1007/s002270050023>
- Williams AJ, Davies CR, Mapstone BD, Russ GR. 2003. Scales of spatial variation in demography of a large coral-reef fish—an exception to the typical model? *Fish. Bull.* 101(3): 673–683.
- Whitehead PJP, Rodríguez-Sánchez YR. 1995. Clupeidae. Sardinas, sardinetas, machuelos, sábalos, piquitingas. pp. 1015–1025. In: Fischer W, Krupp F, Schneider W, Sommer C, Carpenter KE, Niem V (eds.), *Guía FAO para Identificación de Especies para los Fines de la Pesca: Pacífico Centro-Oriental*. Food and Agriculture Organization, Rome, 3: 1201–1813.
- Zhu L, Li L, Liang Z. 2009. Comparison of 6 statistical approaches in the selection of appropriate fish growth models. *Chin. J. Oceanol. Limnol.* 27(3): 457–467. <https://doi.org/10.1007/s00343-009-9236-6>

Received May 2018,
accepted October 2018.