

Edad y crecimiento en larvas de *Sardinella aurita* (Pisces: Clupeidae) del nororiente de Venezuela, mediante el análisis de sus otolitos

Age and growth of larval *Sardinella aurita* (Pisces: Clupeidae) from northeastern Venezuela, determined by otolith microstructure analysis

TC Ramírez-M¹, BJ Marín-E²

¹ Departamento de Biología, Escuela de Ciencias, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela. E-mail: tanyra@cantv.net.

² Departamento de Biología Marina, Instituto Oceanográfico de Venezuela, Universidad de Oriente, Cumaná, Venezuela.

Resumen

Se evaluó la edad y el crecimiento de larvas de *Sardinella aurita* mediante el análisis de los incrementos diarios en sus otolitos sagitta. Las larvas se obtuvieron de muestras de ictioplancton recolectadas en la plataforma externa de la Isla Margarita y Bahía de Mochima, entre marzo de 1999 y enero de 2001. Una vez medidas la longitud total, la longitud estándar (LE) y la altura, a las larvas se les extrajeron los otolitos y se examinaron bajo microscopio de luz. La LE de las larvas estudiadas varió entre 1.35 y 15.90 mm. Las larvas provenientes de Isla Margarita fueron significativamente mayores en longitud que las recolectadas en Mochima ($t = 18.69$; $P < 0.001$). Las relaciones entre los parámetros morfométricos de la larva, y de éstos con el diámetro del otolito y la edad (E), resultaron positivas, altamente significativas ($P < 0.001$) y ajustadas a un modelo de regresión lineal. Así, el crecimiento en longitud en función de la edad no fue diferente entre las localidades estudiadas ($LE = 2.65 + 1.10 \times E$, $r^2 = 0.78$, $P < 0.001$). Las tasas de crecimiento por localidades también se calcularon por retrocálculo de tallas, sin encontrarse diferencias significativas ($F = 2.60$; $P > 0.05$) entre localidades, siendo la tasa media de crecimiento retrocalculada igual a 0.99 mm día^{-1} y no significativamente diferente a la tasa media de crecimiento obtenida del ajuste de los datos edad-longitud ($F = 3.32$; $P > 0.05$). Los cambios morfométricos del otolito se evidenciaron a partir de los anchos medios de sus incrementos diarios, resultando mayor el ancho de los incrementos en las larvas provenientes de Isla Margarita ($H = 42.535$; $P < 0.001$).

Palabras clave: *Sardinella*, crecimiento, edad, otolitos, larvas.

Abstract

Age and growth of *Sardinella aurita* larvae were analyzed based on daily growth increments in sagitta otoliths. Larvae were obtained from ichthyoplankton samples collected from the outer shelf off Margarita Island and from Mochima Bay (northeastern Venezuela), between March 1999 and January 2001. Total length, standard length (SL) and height of larvae were measured and the otoliths were examined under a light microscope. Larval size ranged from 1.35 to 15.90 mm SL, the Margarita Island larvae being significantly larger than those from Mochima ($t = 18.69$; $P < 0.001$). The three morphological parameters were significantly and positively correlated among themselves and with otolith diameter and age, and fitted to a linear regression model; hence, size growth as a function of age was not different between the localities studied ($SL = 2.65 + 1.10 \times \text{age}$; $r^2 = 0.78$, $P < 0.001$). Growth rates per locality were also determined by backcalculating sizes, with no significant differences ($F = 2.60$, $P > 0.05$) between them. The mean backcalculated growth rate was 0.99 mm day^{-1} and it was not significantly different from the mean growth rate obtained from fitted length-age data ($F = 3.32$, $P > 0.05$). Morphological changes in otoliths were evident from the mean daily increment widths, with wider increments in larval otoliths from Margarita Island ($H = 42.54$, $P < 0.001$).

Key words: *Sardinella*, growth, age, otoliths, larvae.

Introducción

El análisis de la microestructura de los otolitos ha sido utilizado en muchos estudios para obtener información sobre el ciclo de vida de los peces; especialmente para determinar las tasas de crecimiento durante el ciclo de vida temprano, para estimar la duración de la vida larvaria pelágica de especies asociadas a los arrecifes coralinos y para examinar los efectos de procesos físicos sobre la supervivencia de las larvas a través del retrocálculo de las fechas de eclosión. Campana y Jones (1992) señalan que una de las aplicaciones más poderosas del

Introduction

Otolith microstructure analysis has been widely used to obtain information on fish life cycles, especially to determine growth rates during early life stages, to estimate the pelagic larval duration of species associated with coral reefs and to analyze the effects of physical processes on larval survival by backcalculating spawning dates. Campana and Jones (1992) indicate that one of the most powerful applications of otolith microstructure analysis is precisely the backcalculation of size to earlier ages, since it is possible to use the width of daily

análisis de la microestructura del otolito es precisamente el retrocálculo de la longitud a edades pretéritas, ya que es posible usar los anchos de los incrementos de crecimiento diario, junto con la relación longitud del pez-longitud del otolito, para determinar tanto la talla como la tasa de crecimiento del pez para cada día de su vida (Campana y Neilson 1985, Szedlmayer 1998), pudiéndose así comparar las tasas en diferentes etapas del desarrollo en larvas de peces (O'Brien *et al.* 2001) y evaluar las diferencias en el crecimiento de cohortes de larvas de peces, entre otros aspectos (Thorrold y Williams 1989, Neuman *et al.* 2001, Chiu y Chen 2001).

El conteo de incrementos diarios de crecimiento en otolitos ha sido ampliamente utilizado en clupeidos (Secor *et al.* 1992); no obstante, para *Sardinella aurita* (Valenciennes 1847) sólo se cuenta con el estudio de Dulcic (1998) en larvas del Mar Adriático, y en Venezuela, el de Balza y Marín (2000) con larvas de esta especie criadas en laboratorio.

Económicamente, la sardina es una especie importante en las pesquerías artesanales venezolanas, principalmente en el nororiente del país (Ramírez 2001). En virtud de esta relevancia económica y de los pocos antecedentes en el estudio del crecimiento larval de *S. aurita*, en esta investigación se abordó la determinación de la edad y el crecimiento de larvas de *S. aurita* recolectadas en la costa nororiental de Venezuela, a partir del análisis de los incrementos de crecimiento diario de sus otolitos sagitta.

Materiales y métodos

Se recolectaron muestras de ictioplancton en cuatro campañas distribuidas en la plataforma externa de Isla Margarita (estado Nueva Esparta) durante marzo de 1999 y en la Bahía de Mochima (estado Sucre) durante julio y agosto de 2000 y enero de 2001 (fig. 1).

Se realizaron arrastres oblicuos con el B/O *Hermano Ginés* y en embarcaciones de poco calado (peñeros), utilizando una red de plancton tipo Bongo con un diámetro de boca de 60 cm, y mallas de 555 y 333 μm de luz. El plancton recolectado fue preservado en etanol al 70% y trasladado al Laboratorio de Zooplancton del Instituto Oceanográfico de Venezuela.

Las larvas de *S. aurita* se identificaron utilizando las descripciones de Ditty *et al.* (1994). Se evaluaron 409 larvas, de las cuales 193 provenían de Isla Margarita y 216 de Mochima.

A las larvas se les midió longitud total (LT), longitud estándar (LE) y altura (A) (fig. 2), usando un micrómetro ocular conectado a un microscopio estereoscópico. Para cada una de estas variables se calculó el intervalo de confianza (IC) según la metodología de Sokal y Rohlf (1995).

Los otolitos sagitta fueron retirados de las cápsulas óticas (fig. 3) utilizando las técnicas de Secor *et al.* (1992); se les midió el diámetro mayor (DO) (fig. 3) y fueron fotografiados con una cámara Wild MPS11 adaptada a un microscopio de fluorescencia Leitz modelo SM-Lux.

En cada otolito sagitta se contaron los incrementos de crecimiento diarios, comenzando a partir de la marca de eclosión

growth increments, together with the relationship between fish length and otolith length to determine both the fish's size and growth rate for each day of its life (Campana and Neilson 1985, Szedlmayer 1998). This allows comparing the rates during different stages of larval development (O'Brien *et al.* 2001) and evaluating the differences in growth of larval fish cohorts, among other aspects (Thorrold and Williams 1989, Neuman *et al.* 2001, Chiu and Chen 2001).

The technique of counting daily growth increments in otoliths has been widely used in clupeids (Secor *et al.* 1992); however, for *Sardinella aurita* (Valenciennes 1847), the only studies available are those of Dulcic (1998), using Adriatic Sea larvae, and Balza and Marín (2000), using laboratory-reared larvae in Venezuela.

Economically, the sardine is an important artisanal fishery resource in Venezuela, particularly in the northeastern part of the country (Ramírez 2001). Thus, considering its commercial importance and the lack of information on larval growth of *S. aurita*, this study aims to determine the age and growth of larvae of this species, from the northeastern coast of Venezuela, by analyzing daily growth increments in the sagitta otoliths.

Material and methods

Ichthyoplankton samples were collected from the outer shelf off Margarita Island (Nueva Esparta) in March 1999 and from Mochima Bay (Sucre) in July and August 2000 and January 2001 (fig. 1).

Oblique trawls were conducted from the R/V *Hermano Ginés* and from low-draft vessels, deploying a 60-cm-diameter

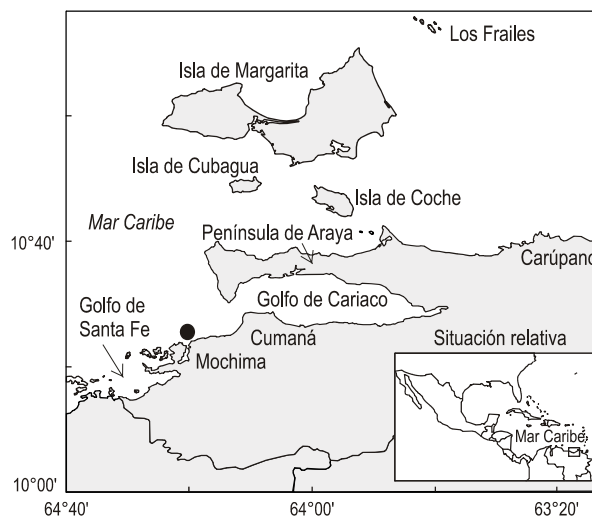


Figura 1. Ubicación geográfica del área de estudio (nororiente de Venezuela). ● Bahía de Mochima.

Figure 1. Geographic location of the study area (northeastern Venezuela). ● Mochima Bay.

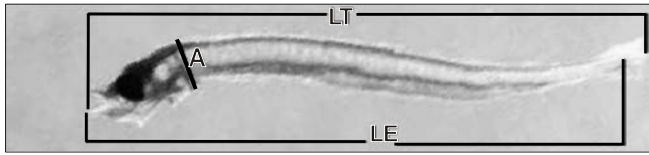


Figura 2. Parámetros medidos en una larva de *Sardinella aurita* (ampliada 4.8×). LT = longitud total. LE = longitud estándar. A = altura.

Figure 2. Parameters measured in one *Sardinella aurita* larva (enlarged 4.8×): LT = total length, LE = standard length and A = height.

descrita para las larvas de *S. aurita* por Balza y Marín (2000). De esta forma se pudo obtener la edad en días para cada individuo, considerando la frecuencia de deposición formación diaria de estos incrementos. Para determinar la edad de las larvas se realizaron dos lecturas independientes de los incrementos siguiendo las consideraciones de Morales-Nin (1987).

Para verificar posibles diferencias geográficas entre poblaciones se midió el ancho de los incrementos diarios del otolito en 30 larvas de Isla Margarita y 10 de Mochima.

Se aplicaron análisis de correlación y regresión entre las diferentes longitudes medias de las larvas (LT, LE y A) y el otolito (DO) para revelar las mejores relaciones morfométricas existentes, y entre las longitudes y la edad (E). Como criterio de ajuste en las regresiones se utilizó el coeficiente de determinación (r^2). A los datos LE-E se les ajustó un modelo de regresión lineal para describir el crecimiento larval (crecimiento reciente). El crecimiento retrocalculado se determinó utilizando las tallas pretéritas (Thorrold y Williams 1989, O'Brien *et al.* 2001), considerando que el tamaño del otolito es proporcional al tamaño de la larva. Para el cálculo de dichas longitudes pretéritas se utilizó el ajuste al relacionar la morfometría del otolito con el tamaño del pez. Así, se utiliza la ecuación resultante para determinar las longitudes pretéritas a cada edad, cuya pendiente representó la tasa pretérita media de crecimiento para cada día de la vida de la larva. Las distintas tasas de crecimiento se compararon a través de un análisis de covarianza (Sokal y Rohlf 1995).

El cambio del ancho de los incrementos diarios se graficó contra el número de anillos contados, y la media del ancho de cada incremento fue trazada como una línea de tendencia. La comparación del promedio del ancho de los incrementos por localidad se utilizó para evaluar la tasa de crecimiento mediante la prueba de Kruskal-Wallis.

Resultados

Aspectos biométricos

La morfometría realizada a las larvas de Isla Margarita arrojó valores medios de LT = 10.12 ± 0.48 mm ($n = 113$), LE = 7.60 ± 0.40 mm ($n = 193$) y A = 0.58 ± 0.04 mm ($n = 193$); mientras que para las larvas de Mochima los promedios fueron LT = 3.89 ± 0.38 mm ($n = 135$), LE = 3.52 ± 0.28 mm ($n = 216$) y A = 0.22 ± 0.01 mm ($n = 216$). Los promedios de LE de las larvas de ambas localidades fueron significativamente

bongo net with mesh sizes of 555 and 333 μ m. The plankton material collected was preserved in 70% ethanol and transported to the Zooplankton Laboratory at the Oceanographic Institute of Venezuela.

Sardinella aurita larvae were identified according to the descriptions given by Ditty *et al.* (1994). A total of 409 larvae were analyzed, of which 193 were from Margarita and 216 from Mochima.

Larvae were measured for total length, standard length and height (fig. 2), using an ocular micrometer attached to a stereoscopic microscope. The confidence interval of each of these variables was calculated according to Sokal and Rohlf (1995).

The sagitta otoliths were removed from the otic capsules using the method proposed by Secor *et al.* (1992) and the diameter was measured across the widest part of the otolith (fig. 3). They were photographed with a Wild MPS11 camera adapted to a Leitz SM-Lux fluorescence microscope.

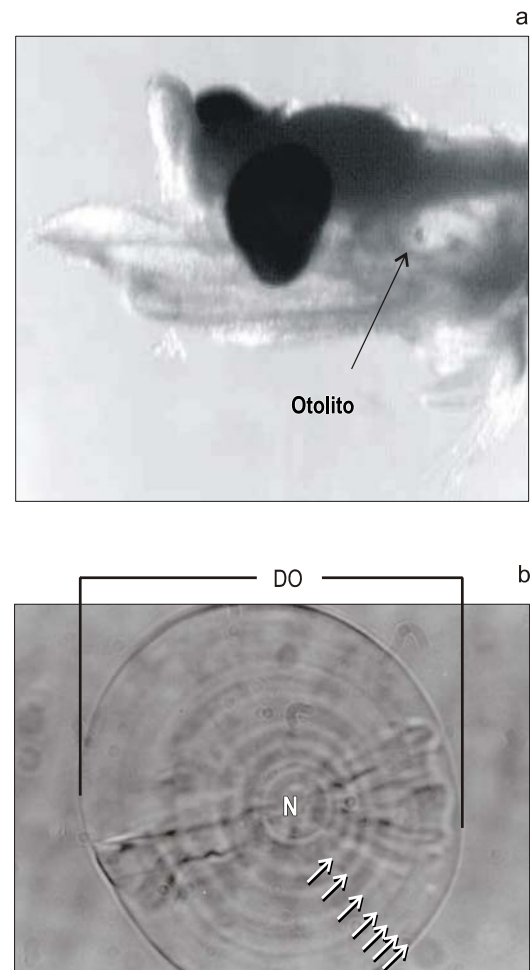


Figura 3. (a) Porción cefálica de una larva de *Sardinella aurita* (aumentada 20×) mostrando el otolito sagitta. (b) Otolito sagitta de 98 μ m de diámetro (DO). Núcleo (N) y las flechas señalan los incrementos diarios.

Figure 3. (a) Cephalic portion of one *Sardinella aurita* larva (enlarged 20×) showing the sagitta otolith. (b) Sagitta otolith of 98 μ m in diameter (DO). Nucleus (N) and arrows indicate the daily increments.

diferentes ($t = 18.69$, $P < 0.001$), revelándose claramente que las larvas capturadas en la plataforma externa de Isla Margarita resultaron de mayor tamaño que las que se obtuvieron en la Bahía de Mochima.

El diámetro medio de los otolitos estudiados fue de $100.43 \pm 7.7 \mu\text{m}$ ($n = 184$) y $44.93 \pm 4.97 \mu\text{m}$ ($n = 88$) para las larvas procedentes de Isla Margarita y Bahía de Mochima, respectivamente, y los conteos de anillos (edad) estuvieron comprendidos entre 0 y 12 días con promedio de 4.12 ± 0.37 días ($n = 171$) para Isla Margarita, y entre 0 y 8 días con promedio de 2.43 ± 0.60 días ($n = 65$) para Mochima. Entre estos diámetros y los parámetros morfométricos de las larvas se encontraron correlaciones altamente significativas ($P < 0.001$). Estas relaciones se ajustaron a un modelo de regresión lineal, resultando positivas y altamente significativas (tabla 1).

Crecimiento

Tasa de crecimiento reciente

De las tres mediciones morfométricas de la larva, la relación más estrecha correspondió a la longitud estándar (LE) con la edad (E), para ambas localidades. Con esta relación se modeló el crecimiento larval.

No se detectaron diferencias significativas en la relación de LE y E entre localidades (ANCOVA, $F = 1.906$, $P > 0.05$), en consecuencia los datos se agruparon para describir el crecimiento larval (fig. 4).

Tasa de crecimiento retrocalculado

Habiendo encontrado proporcionalidad entre DO y el tamaño de la larva (tabla 1), y una buena correlación de DO con E (tabla 2), se modeló el crecimiento retrocalculado por localidades. Las tasas de crecimiento retrocalculado entre localidades no resultaron estadísticamente distintas entre sí (ANCOVA, $F = 2.60$, $P > 0.05$); por lo que se construyó una ecuación común de crecimiento pretérito (fig. 5).

Esta ecuación no resultó significativamente distinta a la de crecimiento reciente (ANCOVA, $F = 3.32$, $P > 0.05$).

Cambios morfométricos del otolito

El ancho de los incrementos diarios en los otolitos de larvas de *S. aurita* tendió a aumentar con la edad. Para las larvas provenientes de Isla Margarita este ancho inicialmente tiende a aumentar gradualmente (entre 6 y $13 \mu\text{m}$, aproximadamente) hasta el día cinco; para el día seis se observa un punto de inflexión que indica un ancho menor para este incremento, luego el ancho aumenta más rápidamente alcanzando un valor cercano a de $19 \mu\text{m}$ para el día ocho (fig. 6).

En contraste, las variaciones en el ancho de los incrementos diarios de los otolitos de las larvas provenientes de Mochima no son tan marcadas (entre 5 y $7 \mu\text{m}$); los promedios del ancho se mantienen casi constantes desde el inicio hasta el día seis,

The daily growth increments in each sagitta otolith were counted, starting from the spawning mark described for *S. aurita* larvae by Balza and Marín (2000). The age in days was thus obtained for each individual, considering the daily formation frequency of these increments. Two independent readings of the increments were made to determine larval age as indicated by Morales-Nin (1987).

To verify the possibility of geographic differences between the populations, the width of the daily otolith increments was measured in 30 larvae from Margarita and 10 from Mochima.

Correlation and regression analyses were applied to the different mean lengths (total length, standard length and height) and otolith diameter to obtain the best morphometric relationships, and to the lengths and age. The determination coefficient (r^2) was used as fit criterion in the regressions. A linear regression model was fitted to the standard length and age data to determine larval growth (recent growth). The backcalculated growth was determined using earlier sizes (Thorrold and Williams 1989, O'Brien *et al.* 2001), considering that the size of the otolith is proportional to the size of the larva. To calculate the earlier lengths, the fit was used to correlate otolith morphometry with fish size. The resulting equation was therefore used to determine the earlier lengths at each age, the slope representing the mean backcalculated growth rate for each day of the larva's life. The different growth rates were compared by analysis of covariance (Sokal and Rohlf 1995).

The daily change in increment width was plotted against the number of rings counted, and the mean of each increment width was plotted as a tendency line. The mean increment widths were compared by locality to determine the growth rate using the Kruskal-Wallis test.

Results

Biometric aspects

The mean morphometric values obtained for the *S. aurita* larvae collected from the outer shelf off Margarita Island were: total length = $10.12 \pm 0.48 \text{ mm}$ ($n = 113$), standard length = $7.60 \pm 0.40 \text{ mm}$ ($n = 193$), and height = $0.58 \pm 0.04 \text{ mm}$ ($n = 193$). The mean values for the larvae caught in Mochima Bay were: total length = $3.89 \pm 0.38 \text{ mm}$ ($n = 135$), standard length = $3.52 \pm 0.28 \text{ mm}$ ($n = 216$), and height = $0.22 \pm 0.01 \text{ mm}$ ($n = 216$). The mean standard lengths of the larvae from both localities were significantly different ($t = 18.69$, $P < 0.001$), clearly showing that those from Margarita were larger than those from Mochima.

The mean diameter of the otoliths analyzed was $100.43 \pm 7.7 \mu\text{m}$ ($n = 184$) and $44.93 \pm 4.97 \mu\text{m}$ ($n = 88$) for the larvae from Margarita Island and Mochima Bay, respectively. The age (ring counts) ranged from 0 to 12 days, with a mean of 4.12 ± 0.37 days ($n = 171$), for Margarita, and from 0 to 8 days, with a mean of 2.43 ± 0.60 days ($n = 65$), for Mochima. Highly significant correlations ($P < 0.001$) were found between the otolith diameters and the morphometric parameters of the

Tabla 1. Relaciones de los parámetros morfométricos (LT = longitud total, LE = longitud estándar, A = altura) con el diámetro del otolito sagitta (DO) de las larvas de *Sardinella aurita* por localidades estudiadas. Todas las relaciones presentaron un $P < 0.001$.

Table 1. Relationships ($P < 0.001$) between the morphometric parameters (LT = total length, LE = standard length, A = height) and sagitta otolith diameter (DO) of *Sardinella aurita* larvae per locality.

Relación	A	b	r^2	n
Isla Margarita				
LT vs DO	2.52	0.06	0.80	105
LE vs DO	2.36	0.05	0.91	184
A vs DO	0.03	0.005	0.90	184
Bahía de Mochima				
LT vs DO	0.38	0.10	0.57	49
LE vs DO	0.30	0.09	0.68	88
A vs DO	0.08	0.004	0.58	88

luego el ancho del último anillo estudiado (día siete) aumenta ligeramente hasta $7 \mu\text{m}$ (fig. 7).

El ancho de los incrementos diarios en los otolitos de las larvas de sardina resultó diferente entre las localidades estudiadas (Kruskal-Wallis, $H = 42.535$; $P < 0.001$; $n = 184$), siendo más grande el ancho de los incrementos diarios de los otolitos de las larvas de Isla Margarita.

Discusión

La variación en talla entre grupos larvales de una misma especie de pez pudiera estar asociada con las características hidrodinámicas y termohalinas del ambiente, las cuales, de hecho, afectan la distribución espaciotemporal de las larvas planctónicas en cada una de las localidades, tal como ha sido encontrado en larvas de clupeidos y postlarvas de otros peces

Tabla 2. Correlaciones entre las variables morfométricas (LT = longitud total, LE = longitud estándar, A = altura) de larvas de *Sardinella aurita* y el diámetro de sus otolitos (DO) con la edad (E) para cada localidad estudiada. Todas las correlaciones presentaron un $P < 0.001$.

Table 2. Correlations ($P < 0.001$) between the morphometric parameters (LT = total length, LE = standard length, A = height) and otolith diameter (DO) with age (E) of *Sardinella aurita* larvae per locality.

Variables correlacionadas	Índice de correlación (r)	n
Isla Margarita		
LT vs E	0.76	95
LE vs E	0.89	171
A vs E	0.87	171
DO vs E	0.89	171
Bahía de Mochima		
LT vs E	0.83	33
LE vs E	0.85	65
A vs E	0.80	65
DO vs E	0.90	65

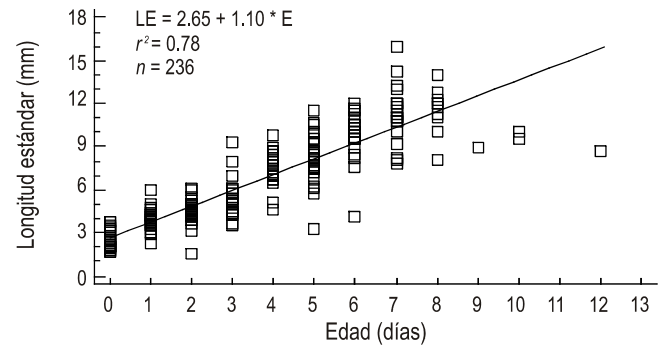


Figura 4. Modelo lineal de crecimiento ajustado a los datos de longitud estándar-edad de larvas de *Sardinella aurita* para la costa nororiental de Venezuela.

Figure 4. Linear growth model fitted to the standard length-age data of *Sardinella aurita* larvae for the northeastern coast of Venezuela.

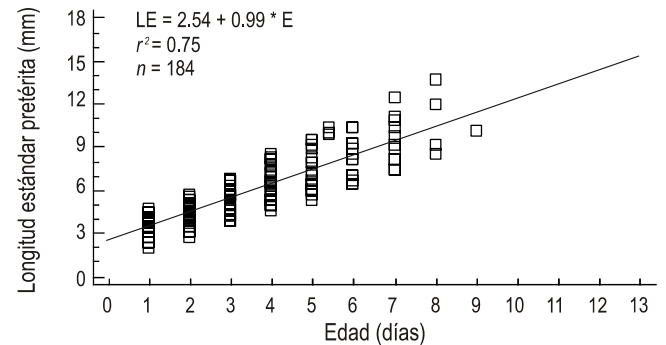


Figura 5. Modelo lineal ajustado a los datos longitud estándar retrocalculados-edad de larvas de *Sardinella aurita* para ambas localidades.

Figure 5. Linear model fitted to the backcalculated standard length-age data of *Sardinella aurita* for both localities.

larvae, and when fitted to a linear regression model, the relations were positive and significant (table 1).

Growth

Recent growth rate

Among the three morphometric measurements, the closest relationship was between standard length and age for both localities, and it was thus used to model larval growth. Since no significant differences in this relationship were observed between localities (ANCOVA, $F = 1.906$, $P > 0.05$), the data were grouped to determine larval growth (fig. 4).

Backcalculated growth rate

In view of the proportionality between otolith diameter and larval size (table 1) and the good correlation between the former and age (table 2), the backcalculated growth was modelled per locality. The backcalculated growth rates for both

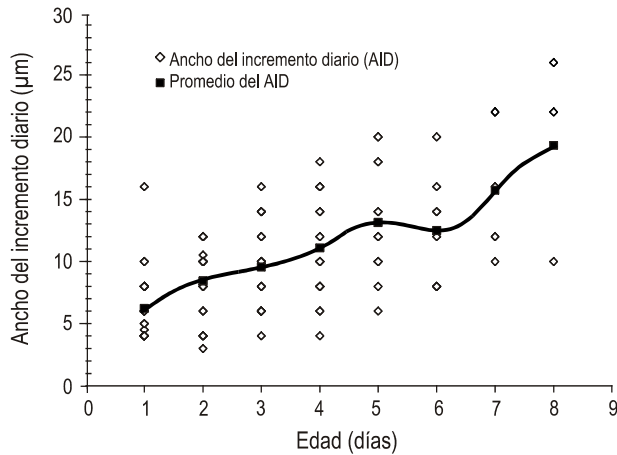


Figura 6. Línea de tendencia del ancho medio de los incrementos diarios del otolito de larvas de *Sardinella aurita* provenientes de Isla Margarita.

Figure 6. Tendency line of the mean daily increment widths in otoliths of *Sardinella aurita* larvae caught off Margarita Island.

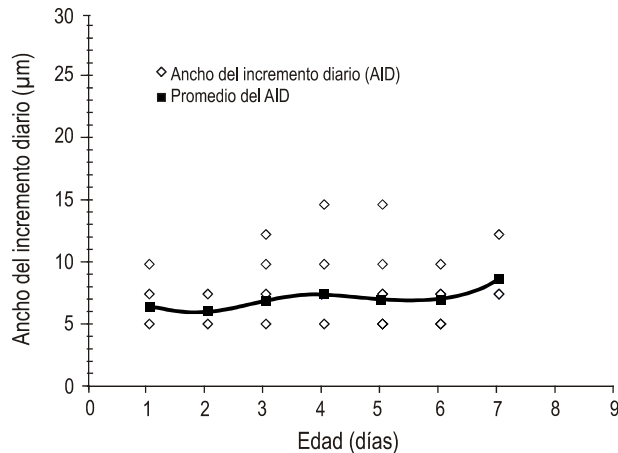


Figura 7. Línea de tendencia del ancho medio de los incrementos diarios del otolito de larvas de *Sardinella aurita* provenientes de la Bahía de Mochima.

Figure 7. Tendency line of the mean daily increment widths in otoliths of *Sardinella aurita* larvae from Mochima Bay.

(Conand y Fagetti 1963, Pepin 1991). Por otra parte, Kinsey *et al.* (1994) señalaron que la variabilidad morfométrica poblacional de *S. aurita* del Atlántico occidental es más evidente en larvas y juveniles, y consideraron que, ante la ausencia de diferencias genéticas en poblaciones separadas geográficamente y la aparente plasticidad ontogenética de la forma de su cuerpo, esta variabilidad puede ser atribuible a diferencias ambientales.

En este sentido, para la sardina venezolana se ha sugerido la existencia de variabilidad morfométrica geográfica (Cervigón 1991). En la actualidad se está llevando a cabo un estudio morfométrico y merístico de la sardina, y pareciera que este comportamiento dispar de la morfometría larval está siendo evidenciando en observaciones preliminares sobre

localities were not statistically different (ANCOVA, $F = 2.60$, $P > 0.05$), so one common earlier growth equation was constructed (fig. 5). This equation was not significantly different from that of recent growth (ANCOVA, $F = 3.32$, $P > 0.05$).

Morphometric changes in the otolith

The width of the daily increments in otoliths of *S. aurita* larvae tended to increase with age. In the Margarita larvae, this width increased gradually from day 1 to day 5 (from 6 to 13 μm , approximately). An inflection point was then observed on day 6, indicating a smaller width for this increment, after which the width increased more rapidly to $\sim 19 \mu\text{m}$ by day 8 (fig. 6).

In contrast, the variations in daily increment widths in otoliths of the Mochima larvae were not so marked (between 5 and 7 μm). The mean values remained almost constant from the beginning to day 6, after which the width of the last ring analyzed (day 7) increased slightly to 7 μm (fig. 7).

The results were therefore different for both localities studied (Kruskal-Wallis, $H = 42.535$; $P < 0.001$; $n = 184$), with wider daily increments in the otoliths of larvae caught off Margarita Island.

Discussion

Variations in size among larval groups of the same fish species could be associated with the environmental hydrodynamic and thermohaline characteristics that affect the spatiotemporal distribution of planktonic larvae at different sites, as has been reported for clupeids and postlarvae of other fish (Conand and Fagetti 1963, Pepin 1991). On the other hand, Kinsey *et al.* (1994) indicated that morphometric variability in *S. aurita* populations from the western Atlantic is more evident in larvae than in juveniles, and they consider that, in view of the absence of genetic differences in geographically-separated populations and the apparent ontogenetic plasticity of the body shape, this variability could be attributed to environmental differences.

The existence of geographic morphometric variability has been suggested for Venezuelan sardine (Cervigón 1991). A morphometric and meristic study of the sardine is currently being conducted and it seems that a differential behaviour is being established in preliminary observations of adult populations from three sites in eastern Venezuela (Margarita Island, Carúpano and Cumaná) (I Ramírez, pers. comm.).

The larval and otolith morphometries were positively correlated, indicating a relative correspondence between otolith size and somatic size as would be expected, since the sizes of any two parts of an organism's body tend to correlate owing to the simple fact that both are growing (Cock 1966 and Shea 1985, cited in Hare and Cowen 1995). Of these relationships, the best fits were obtained for the samples collected off Margarita Island, and standard length was the variable that best correlated with otolith diameter for both localities. This together with the proportionality found between both variables

poblaciones de adultos provenientes de tres localidades del oriente venezolano (Isla Margarita, Carúpano y Cumaná) (I. Ramírez, com. pers.).

Las morfometrías de la larva y el otolito se correlacionaron positivamente, evidenciándose una relativa correspondencia entre la talla del otolito y la talla somática, como normalmente se esperaría, puesto que la talla de dos partes cualesquiera del cuerpo de un organismo tienden a correlacionarse por el simple hecho de que ambas están creciendo (Cock 1966 y Shea 1985, citados por Hare y Cowen 1995). De estas relaciones los mejores ajustes se obtuvieron para las muestras procedentes de Isla Margarita, siendo LE la variable mejor relacionada con DO para ambas localidades. Esto, aunado a la proporcionalidad encontrada entre ambas variables, ha permitido su uso en la expresión del crecimiento larval en peces (Campana 1984, O'Brien *et al.* 2001).

La tasa media de crecimiento reciente de 1.10 mm día^{-1} y la LE inicial teórica (eclosión, cuando $E = 0$), L_0 , de 2.65 mm encontradas en el presente estudio, al ser comparadas con larvas eclosionadas en laboratorio, resultaron similares a los valores registrados por Ditty *et al.* (1994) (tasa media de crecimiento = 1.2 mm día^{-1} y $L_0 = 2.5 \text{ mm}$), pero ligeramente diferentes a los valores encontrados por Balza y Marín (2000) (tasa media de crecimiento = 0.32 mm día^{-1} y $L_0 = 3.7 \text{ mm}$). Estas diferencias en los parámetros de crecimiento larval para la especie pueden deberse a las condiciones controladas de crianza (temperatura, salinidad, alimentación, estrés por manipulación y otros), lo cual se conoce afecta el desarrollo ontogénico, mientras que, al comparar con datos de otras latitudes como los del crecimiento de larvas silvestres descritos por Dulcic (1998) (tasa media de crecimiento = 0.72 mm día^{-1} y $L_0 = 4.66 \text{ mm}$), se observan diferencias que podrían explicarse más bien por factores geográficos y latitudinales que pudieran afectar las condiciones de alimentación y temperatura entre los sitios desde donde provienen las larvas en cuestión (e.g., Castillo *et al.* 1985). Estas condiciones no sólo afectan el crecimiento somático de las larvas de sardinas, sino que tanto condiciones pobres de alimentación, como temperaturas cálidas, se ha comprobado que afectan el diámetro y crecimiento del otolito sagitta (e.g., Bolz y Burns 1996, Fey 2001).

A nivel local, a pesar de que se puede considerar que las zonas estudiadas posiblemente representan masas de aguas diferentes, con base en la composición biótica (Margalef 1967) y en datos hidrológicos (Bonells *et al.* 1990), los parámetros morfométricos estudiados sugieren poco efecto de estas diferencias sobre la tasa de crecimiento. Asimismo, desde el punto de vista de la disponibilidad de alimento, vale la pena señalar que ambas localidades geográficas han sido reconocidas como zonas de alta productividad primaria y secundaria, lo que sería evidenciado a través de las semejanzas encontradas, no solamente entre las tasas medias de crecimiento reciente por localidades, sino también, por las similitudes registradas entre las tasas de crecimiento retrocalculadas.

Las etapas de crecimiento larval estudiadas son comúnmente consideradas las de mayor vulnerabilidad ambiental, los

has allowed their use in the fish larval growth equation (Campana 1984, O'Brien *et al.* 2001).

The mean recent growth rate of 1.10 mm day^{-1} and the initial theoretical standard length (spawning SL, when age = 0), L_0 , of 2.65 mm obtained in this study were similar to the values recorded for laboratory-reared larvae by Ditty *et al.* (1994) (mean growth rate = 1.2 mm day^{-1} , $L_0 = 2.5 \text{ mm}$), but slightly different from those found by Balza and Marín (2000) (mean growth rate = 0.32 mm day^{-1} , $L_0 = 3.7 \text{ mm}$). These differences in the larval growth parameters for *S. aurita* could be due to the controlled rearing conditions (temperature, salinity, food, stress caused by handling, among others) that are known to have an affect on ontogenic development. On the other hand, when compared with data for wild larvae from other latitudes reported by Dulcic (1998) (mean growth rate = 0.72 mm day^{-1} , $L_0 = 4.66 \text{ mm}$), the differences observed could be attributed to geographical and latitudinal factors that influence the temperature and feeding conditions at different locations (e.g., Castillo *et al.* 1985). These conditions not only affect the somatic growth of sardine larvae, but poor feeding conditions and warm temperatures also affect the diameter and growth of sagitta otoliths (e.g., Bolz and Burns 1996, Fey 2001).

Locally, even though the two study areas could represent different water masses according to the biotic composition (Margalef 1967) and hydrologic data (Bonells *et al.* 1990), the morphometric parameters analyzed indicate that these differences had little effect on the growth rate. Moreover, in regard to food availability, it should be noted that both geographic locations are considered areas of high primary and secondary productivity. This would be confirmed by the similarities found, not only between the recent mean growth rates per locality, but also between the backcalculated growth rates.

The larval growth stages analyzed are commonly considered the most environmentally vulnerable. The results obtained suggest that neither temperature nor food availability were responsible for any variability in the growth rates found. This fact is important, since it assures the stock an ample environment for the uniform supply of cohorts, large enough for an appropriate recruitment to occur at both localities to sustain the fishery populations. Other factors that affect survival, such as selective predation, effect of turbulence and dispersion by currents (Freón *et al.* 1997), would have to be studied to determine whether they have a negative effect on the growth of *S. aurita* larvae in these areas.

The increase in the daily increment widths with age is probably related to the ontogenetic development (e.g., Thorrold 1988, Thorrold and Williams 1989, Ditty *et al.* 1994). The clearly wider increments in the Margarita larvae coincide with the larger otolith diameters and standard lengths recorded for these larvae compared with those from Mochima Bay. Despite the above considerations on the effect of temperature and food availability on otolith growth, a non-dependence between increment width and water temperature within the same cohort has been reported for other clupeids like *Herklotsichthys castelnaui* (Thorrold and Williams 1989). Without discarding

resultados descritos sugieren que ni la temperatura ni la disponibilidad de alimento son responsables de alguna variabilidad en las tasas de crecimiento encontradas. Esto último cobra importancia, ya que garantizaría al stock, poder disponer de un entorno amplio para el suministro uniforme de cohortes, tanto como para que en ambas localidades exista un reclutamiento apropiado para sostener las poblaciones pesqueras. Por otro lado, tendría que buscarse un efecto negativo sobre el crecimiento larval de la especie en estas áreas entre otros factores que afecten la sobrevivencia tales como la depredación selectiva, el efecto de la turbulencia y la dispersión por corrientes (Freón *et al.* 1997).

El aumento de los anchos de los incrementos diarios con la edad probablemente está relacionado con el desarrollo ontogenético (e.g., Thorrold 1988, Thorrold y Williams 1989, Ditty *et al.* 1994). El evidente mayor tamaño de estos incrementos en las larvas de Isla Margarita coincide con los resultados biométricos de este estudio acerca del diámetro de los otolitos y de la longitud estándar de estas larvas, las cuales resultaron de mayor tamaño que las de Mochima. A pesar de las consideraciones anteriores sobre los efectos de la temperatura y disponibilidad de alimento en el crecimiento del otolito, se ha encontrado en otros clupeidos como *Herklotsichthys castelnaui* la independencia entre el ancho de los incrementos y la temperatura del agua dentro de una misma cohorte (Thorrold y Williams 1989). Sin discrepar de las hipótesis anteriores que sostienen la constancia del crecimiento somático de las larvas en ambas localidades estudiadas, se debe pensar en la posible presencia de otros factores, bien sean exógenos o endógenos, que puedan afectar el crecimiento del otolito sin que aparentemente se afecte drásticamente el crecimiento somático. Por lo anterior, experimentos de crecimiento larval de *S. aurita* en condiciones controladas pudieran dilucidar el comportamiento de los crecimientos somático y del otolito bajo diferentes condiciones de temperatura y raciones alimentarias. Igualmente, el estudio genético de estas poblaciones de sardina del oriente venezolano, permitirían definitivamente separarlas y caracterizarlas biológicamente para optimizar el manejo del stock de tan importante recurso pesquero.

Agradecimientos

A L Ortega, A Barrios, C Moreno, J Cardie y la tripulación del B/O *Hermano Ginés* por colaborar en la toma de las muestras. El presente trabajo estuvo enmarcado dentro del Estudio Integral de la Sardina (EISAR-INIA-UDO) con financiamiento de FONACIT, Venezuela, bajo el proyecto número S1-2000000823, y parcialmente por el Consejo de Investigación de la Universidad de Oriente (CI-5-1803-0850/99).

Referencias

Balza M, Marín B. 2000. Verificación de la marca de eclosión en los otolitos sagitta de larvas de *Sardinella aurita* (Pisces: Clupeidae). Rev. Biol. Trop. 48(Supl. 1): 183–186.

the previous hypotheses that sustain the constancy of somatic growth in larvae from both localities, it is important to contemplate the possible presence of other factors, either exogenous or endogenous, that could affect otolith growth without drastically affecting somatic growth. Consequently, controlled experiments on the growth of *S. aurita* larvae could explain the behaviour of somatic and otolith growth under different temperature and feeding conditions. Likewise, the genetic study of these sardine populations from eastern Venezuela would enable their biological separation and characterization in order to optimize the management of this important fishery resource.

Acknowledgements

We thank L Ortega, A Barrios, C Moreno, J Cardie and the crew of the R/V *Hermano Ginés* for their help during the collection of samples. This work forms part of the Integral Sardine Study (EISAR-INIA-UDO) funded by FONACIT, Venezuela (project No. S1-2000000823), and partially by the Research Council of Oriente University (CI-5-1803-0850/99).

English translation by Christine Harris.

-
- Bolz G, Burns B. 1996. Age and growth of larval Atlantic herring, *Clupea harengus*: A comparative study. Fish. Bull. 94: 387–397.
- Bonells D, Okuda T, Bonilla J, Gamboa B, Cedeño C. 1990. Algunas características hidrográficas en la región circunvecina a la Isla de Margarita, Venezuela. Bol. Inst. Oceanogr. Univ. Oriente 29(1–2): 21–41.
- Campana S. 1984. Microstructural growth patterns in the otoliths of larval and juvenile starry flounder, *Platichthys stellatus*. Can. J. Zool. 62: 1507–1512.
- Campana S, Neilson J. 1985. Microstructure of fish otoliths. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 42: 1014–1032.
- Campana S, Jones C. 1992. Analysis of otolith microstructure data. In: Stevenson D, Campana S (eds.), Otolith Microstructure Examination and Analysis. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 117: 73–100.
- Castillo G, Aguilera E, Herrera G, Bernal P, Butler J, Chong J, González H, Oyarzún C, Veloso C. 1985. Larval growth rates of the Pacific sardine *Sardinops sagax* off central Chile, determined by daily ring counts in otoliths. Biol. Pesq. 14: 3–10.
- Cervigón F. 1991. Los Peces Marinos de Venezuela. Vol. I. 2da ed. Fundación Científica los Roques, Caracas, Venezuela, 425 pp.
- Chiu T, Chen C. 2001. Growth and temporal variation of two Japanese anchovy cohorts during their recruitment to the East China Sea. Fish. Res. 53: 1–15.
- Conand F, Fagetti E. 1963. Description et distribution saisonnières des larves de sardinelles des côtes du Senegal et de la Gambie en 1968 et 1969. Cah. ORSTOM Sér. Océanogr. 9(3): 293–318.
- Ditty J, Houde E, Shaw R. 1994. Egg and larval development of Spanish sardine, *Sardinella aurita* (Family Clupeidae), with a synopsis of characters to identify clupeid larvae from the northern Gulf of Mexico. Bull. Mar. Sci. 54: 367–380.
- Dulcic J. 1998. Growth parameters of round sardinella *Sardinella aurita* Valenciennes, 1847 larvae in the Adriatic Sea estimated from otolith growth rings. Falco 13–14: 53–56.
- Fey D. 2001. Differences in temperature conditions and somatic growth rate of larval and early juvenile spring-spawned herring

- from the Vistula Lagoon, Baltic Sea, manifested in the otolith to fish size relationship. *J. Fish Biol.* 58: 1257–1273.
- Freón P, El Khattabi M, Mendoza J, Guzmán R. 1997. Unexpected reproductive strategy of *Sardinella aurita* off the coast of Venezuela. *Mar. Biol.* 128: 363–372.
- Hare J, Cowen R. 1995. Effect of age, growth rate, and ontogeny on the otolith size-fish size relationship in bluefish, *Pomatomus saltatrix*, and the implications for back-calculation of size in fish early life history stages. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 52: 1909–1922.
- Kinsey S, Orsoy T, Mahmoudi B. 1994. Population structure of Spanish sardine *Sardinella aurita*: Natural morphological variation in a genetically homogeneous population. *Mar. Biol.* 118: 309–317.
- Margalef R. 1967. El ecosistema. In: *Ecología Marina*. Fundación La Salle de Ciencias Naturales. Monogr. No. 14, pp. 376–453.
- Morales-Nin B. 1987. Métodos de determinación de la edad en los oteictios en base a estructuras de crecimiento. *Inf. Téc. Inv. Pesq.* 143: 3–30.
- Neuman M, Witting D, Able K. 2001. Relationships between otolith microstructure, otolith growth, somatic growth and ontogenetic transitions in two cohorts of windowpane. *J. Fish Biol.* 58: 967–984.
- O'Brien E, Perez P, Brown D, Machinandarena L, Ehrlich M. 2001. Edad y crecimiento de larvas de merluza, *Merluccius hubbsi*, en el litoral norpatagónico argentino. IX Congreso Latinoamericano sobre Ciencias del Mar (IX COLACMAR) 2001, Isla San Andrés, Colombia (Resumen), p. 411.
- Pepin P. 1991. Effects of the temperature and size on development, mortality, and survival rates of the pelagic early life history stages of marine fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 503–518.
- Ramírez I. 2001. Nota sobre el recurso sardinero del nororiente de Venezuela. *Fontus* 8: 87–114.
- Secor D, Dean J, Laban E. 1992. Otolith removal and preparation for microstructural examination. In: Stevenson D, Campana S. (eds.), *Otolith Microstructure Examination and Analysis*. Can. Spec. Publ. Fish. Aquat. Sci. 117: 73–100.
- Sokal R, Rohlf F. 1995. *Biometry*. The principles and practice of statistics in biological research. 3rd ed. WH Freeman, New York, 887 pp.
- Szedlmayer S. 1998. Comparison of growth rate and formation of otoliths increments in age-0 red snapper. *J. Fish Biol.* 53: 58–65.
- Thorrold S. 1988. Estimating some early life history parameters in a tropical clupeid, *Herklotsichthys castelnaui*, from daily growth increments in otoliths. *Fish. Bull.* 87: 73–83.
- Thorrold S, Williams D. 1989. Analysis of otolith microstructure to determine growth histories in larval cohorts of tropical herring (*Herklotsichthys castelnaui*). *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 46: 1615–1624.

*Recibido en noviembre de 2004;
aceptado en junio de 2006.*