

Validation of age determination methods and growth studies of the sand sole *Pegusa lascaris* (Soleidae) from the eastern-central Atlantic

Validación de la determinación de la edad y estudios del crecimiento del lenguado de arena *Pegusa lascaris* (Soleidae) del Atlántico centro-oriental

JG Pajuelo, JM Lorenzo*

Departamento de Biología, Universidad de Las Palmas de Gran Canaria, Campus Universitario de Tafira, 35017 Las Palmas de Gran Canaria, Spain.

* Corresponding author. E-mail: jmlorenzo@dbio.ulpgc.es

ABSTRACT. The age and growth of the sand sole *Pegusa lascaris* from the Canarian Archipelago were studied from 2107 fish collected between January 2005 and December 2007. To find an appropriate method for age determination, sagittal otoliths were observed by surface-reading and frontal section and the results were compared. The two methods did not differ significantly in estimated age but the surface-reading method is superior in terms of cost and time efficiency. The sand sole has a moderate life span, with ages up to 10 years recorded. Individuals grow quickly in their first two years, attaining approximately 48% of their maximum standard length; after the second year, their growth rate drops rapidly as energy is diverted to reproduction. Males and females show dimorphism in growth, with females reaching a slightly greater length and age than males. Von Bertalanffy, seasonalized von Bertalanffy, Gompertz, and Schnute growth models were fitted to length-at-age data. Akaike weights for the seasonalized von Bertalanffy growth model indicated that the probability of choosing the correct model from the group of models used was >0.999 for males and females. The seasonalized von Bertalanffy growth parameters estimated were: $L_{\infty} = 309$ mm standard length, $k = 0.166$ yr⁻¹, $t_0 = -1.88$ yr, $C = 0.347$, and $ts = 0.578$ for males; and $L_{\infty} = 318$ mm standard length, $k = 0.164$ yr⁻¹, $t_0 = -1.653$ yr, $C = 0.820$, and $ts = 0.691$ for females. Fish standard length and otolith radius are closely correlated ($R^2 = 0.902$). The relation between standard length and otolith radius is described by a power function ($a = 85.11$, $v = 0.906$).

Key words: *Pegusa lascaris*, age determination, otoliths, growth models.

RESUMEN. Se estudió la edad y el crecimiento del lenguado de arena *Pegusa lascaris* de las Islas Canarias a partir de 2107 ejemplares capturados entre enero de 2005 y diciembre de 2007. Para determinar el método de estimación de la edad, se hicieron lecturas de los otolitos sagita enteros y de la sección frontal y se compararon los dos métodos. Ambos métodos no variaron significativamente en la estimación de la edad, pero el método de la lectura del otolito entero es superior en términos de costo y tiempo. El lenguado de arena presenta un ciclo de vida moderado; se han registrado edades de 10 años. Los individuos crecen rápidamente durante los primeros dos años, cuando alcanzan aproximadamente el 48% de su longitud; después del segundo año, su crecimiento se ralentiza considerablemente debido a que invierten su energía en la reproducción. Se observó dimorfismo en el crecimiento entre machos y hembras: las hembras presentaron longitudes y edades ligeramente superiores a las de los machos. Para describir el crecimiento, los modelos de von Bertalanffy (simple y estacional), el de Gompertz y el de Schnute se ajustaron a los datos de talla y edad. Los pesos de Akaike para el modelo estacional de von Bertalanffy indicaron que la probabilidad de elegir el modelo correcto fue >0.999 para machos y hembras. Los parámetros estimados de la ecuación de crecimiento estacional de von Bertalanffy fueron los siguientes: $L_{\infty} = 309$ mm longitud estándar, $k = 0.166$ año⁻¹, $t_0 = -1.880$ año, $C = 0.347$ y $ts = 0.578$ para los machos; y $L_{\infty} = 318$ mm longitud estándar, $k = 0.164$ año⁻¹, $t_0 = -1.653$ año, $C = 0.820$ y $ts = 0.691$ para las hembras. Se observó una alta correlación entre la longitud estándar y el radio de los otolitos ($R^2 = 0.902$), que fue descrita mediante una función potencial ($a = 85.11$, $v = 0.906$).

Palabras clave: *Pegusa lascaris*, determinación de la edad, otolitos, modelos de crecimiento.

INTRODUCTION

Flatfishes are among the most valuable fishes used for consumption and support fisheries throughout the world. Many highly-priced species are candidates for stock enhancement or intensive cultivation (Howell and Yamashita 2005).

The genus *Pegusa*, endemic to the eastern Atlantic, includes some flatfish species of great interest to fisheries, which in recent years have gained considerable importance

INTRODUCCIÓN

Los peces planos se encuentran entre los más apreciados para el consumo y son objeto de explotación pesquera en todo el mundo. Muchos peces planos, de alto valor comercial, son utilizados para el mejoramiento de las poblaciones o en cultivos intensivos (Howell y Yamashita 2005).

El género *Pegusa*, endémico en el Atlántico oriental, incluye algunas especies de gran interés pesquero, que

for aquaculture because of their outstanding quality as food and high commercial value (Pajuelo and Lorenzo 2008).

The sand sole *Pegusa lascaris* (Risso 1810) is the species of the genus with the widest geographical distribution, from the central part of the North Sea to South Africa, around the Canary Islands, and in the Mediterranean, Black, and Azov seas (Quéro *et al.* 1986). This species has a growing commercial interest. In Portugal, its landings have quadrupled in the last decade from about 28 t in 1990 to 116 t in 2000 (Teixeira *et al.* 2009), and in the Canarian Archipelago, *P. lascaris* and *Microchirus azevia* (Risso 1810) are the most abundant, making up around 95% of the total landings of flatfishes (Pajuelo and Lorenzo 2008).

Despite the broad distribution of *P. lascaris*, data on its biology are scarce. The only published information relates to growth aspects of the species along the west coast of Brittany (Deniel 1990), the Tagus Estuary (Dinis 1986), and the Portuguese coast (Teixeira *et al.* 2009), and to its reproductive biology on the west coast of Brittany (Deniel *et al.* 1989) and in the Canarian Archipelago (Pajuelo and Lorenzo 2008). Although *P. lascaris* is a species of commercial interest on the Portuguese coast (Teixeira *et al.* 2009, 2010), and it is the most important flatfish species targeted by small-scale fisheries off the Canary Islands (Pajuelo and Lorenzo 2008), little is known about its life history or population dynamics. Around the Canaries, *P. lascaris* is fished together with other commercially important sole species using gill nets, but no records of the total catches, or level of fishing, exist.

The aim of this paper is to estimate the age composition, validate the age estimates comparing the surface-reading method and the sectioning method in order to determine which method is more appropriate, and determine the growth pattern comparing deterministic growth models fitted to length-at-age data of the sand sole from the Canary Islands. These results may contribute to a better understanding of the ecology of this poorly known species of growing commercial interest and may be used for stock-assessment analyses.

MATERIAL AND METHODS

A total of 2107 fish were obtained by a randomly stratified method at weekly intervals from commercial catches taken between January 2005 and December 2007 off Gran Canaria (Canary Islands, Northwest Africa). Fish were caught with gill nets at depths of 5–60 m.

Each fish was measured for standard length to the nearest millimeter. The sex was assessed visually using the five-stage maturity scale described by Deniel *et al.* (1989) and sagittal otoliths were removed for later age determination. The age was determined by interpreting growth rings on the otoliths. All otoliths were aged twice by two readers, without prior information on length, sex or time of capture. In this comparison, readings were done in a random order (Dwyer *et al.* 2003). A subsample of 165 individuals (15 by age class) was studied in order to determine the most adequate reading

también han cobrado importancia en acuicultura por su calidad como alimento y su considerable valor comercial (Pajuelo y Lorenzo 2008).

El lenguado de arena *Pegusa lascaris* (Risso 1810) es la especie de su género con mayor amplitud de distribución geográfica: se encuentra desde la parte central del Mar del Norte hasta Sudáfrica, alrededor de las Islas Canarias y en el Mar Mediterráneo, Mar Negro y Mar de Azov (Quéro *et al.* 1986). Esta especie tiene un creciente interés comercial. En Portugal, sus capturas se han multiplicado por cuatro en la última década, de 28 t en 1990 a 116 t en 2000 (Teixeira *et al.* 2009). En Canarias, *P. lascaris* y *Microchirus azevia* (Risso 1810) son más abundantes y alcanzan en torno al 95% del total de las capturas de peces planos (Pajuelo y Lorenzo 2008).

A pesar de su distribución amplia, el conocimiento que se tiene sobre la biología del lenguado de arena es escaso. La información publicada sobre esta especie se refiere sólo a su crecimiento a lo largo de la costa occidental de Bretaña (Deniel 1990), en el estuario del Tago (Dinis 1986) y en la costa portuguesa (Teixeira *et al.* 2009), y a su reproducción en la costa occidental de Bretaña (Deniel *et al.* 1989) y en el archipiélago canario (Pajuelo y Lorenzo 2008). Aunque *P. lascaris* es una especie de interés comercial creciente en Portugal (Teixeira *et al.* 2009, 2010) y es la especie objetivo más importante en la pesquería artesanal de peces planos de Canarias (Pajuelo y Lorenzo 2008), la biología y la dinámica de sus poblaciones son prácticamente desconocidas. En el archipiélago canario, *P. lascaris* se captura conjuntamente con otras especies de lenguado de interés comercial con redes de enmalle, pero no se dispone de datos relativos a las capturas ni al nivel de explotación.

El objetivo de este trabajo es determinar la composición de edades, validar las estimaciones de edad comparando las lecturas realizadas en los otolitos enteros y en secciones de los mismos para determinar el método más apropiado, y establecer el patrón de crecimiento mediante la comparación de modelos de crecimiento determinísticos ajustados a los datos de talla y edad del lenguado de arena de las Islas Canarias. Los resultados de este trabajo contribuirán a mejorar el pobre conocimiento de la ecología de esta especie de creciente interés comercial y podrán utilizarse para la evaluación de la población.

MATERIALES Y MÉTODOS

Se muestreó un total de 2107 lenguados de arena procedentes de capturas comerciales realizadas con red de enmalle, entre 5 y 60 m de profundidad, en aguas de Gran Canaria (Islas Canarias, noroeste africano), desde enero de 2005 hasta diciembre de 2007. Los muestreos se realizaron semanalmente y los individuos fueron obtenidos de manera aleatoria estratificada.

A cada ejemplar se le midió la longitud estándar (mm). El sexo se identificó macroscópicamente. Se determinó la

method, on whole otoliths or on frontal sections of otoliths of 3 mm. Otoliths were sectioned following the orientation of the frontal plane (Wright *et al.* 2002), and prepared according to McCurdy *et al.* (2002). Whole and sectioned readings were compared using age bias plots and a paired *t*-test (Campana *et al.* 1995, Campana 2001). Different techniques and liquids were used to enhance the growth rings. There were no effects of the preparation technique on the enhancement of the growth ring; hence, water was adopted as the standard protocol.

Annuli were counted from the core to the rostrum on the distal face of the whole otoliths along the antero-posterior axis using reflected light. The bias and precision of annulus counts were compared between readers and left/right otoliths, using paired *t*-tests and age bias plots (Campana *et al.* 1995, Campana 2001). For each paired comparison, a coefficient of variation was also used to measure precision, together with a paired *t*-test to compare statistical differences (Chang 1982, Dwyer *et al.* 2003).

The otolith radius at capture (distance from the core of the otolith to the otolith edge), the radius of the rings (distance from the core to the successive opaque rings), and the marginal increment (distance from the inner margin of the outermost translucent ring to the periphery of each otolith) were measured (to the nearest 0.01 mm) on whole otoliths using an ocular micrometer (fig. 1). Measurements were always made along the longest axis of the otolith.

To determine the periodicity of the growth rings, the proportion of opaque and translucent margins was calculated on

madurez mediante la escala de cinco estadios descrita por Deniel *et al.* (1989) y se extrajeron los otolitos sagita. La edad se determinó mediante la interpretación de los anillos de crecimiento presentes en los otolitos. Los otolitos se leyeron dos veces por dos observadores, sin conocimiento de la talla, el sexo, ni la fecha de captura de los individuos de procedencia. Las lecturas se realizaron en orden aleatorio (Dwyer *et al.* 2003). Se analizó una submuestra de 165 otolitos (15 de cada clase de edad) para determinar el método de lectura más adecuado, mediante la comparación de lecturas efectuadas en las piezas enteras y en secciones de 3 mm. Las secciones se realizaron siguiendo el plano frontal de orientación de la estructura (Wright *et al.* 2002), y se prepararon de acuerdo con la metodología descrita por McCurdy *et al.* (2002). Las lecturas se compararon utilizando gráficos de error de edad y una prueba *t* de Student para datos pareados (Campana *et al.* 1995, Campana 2001). Se aplicaron diferentes técnicas y líquidos para realzar los anillos de crecimiento, sin que mejorara la definición de los anillos de crecimiento; por tanto, se realizaron las lecturas con las piezas en agua.

Los anillos de crecimiento anuales se contaron a partir de la cara distal del otolito, entre el centro y el rostro, a lo largo del eje antero-posterior utilizando luz reflejada. El error y la precisión en los recuentos de anillos se compararon entre los dos observadores y entre los otolitos derecho e izquierdo con una prueba *t* de Student pareada y con diagramas de error de edad (Campana *et al.* 1995, Campana 2001). Para medir la precisión de los pares comparados, se utilizó un coeficiente de variación, y para comparar las diferencias estadísticas entre ellos, se aplicó una prueba *t* de Student para datos pareados (Chang 1982, Dwyer *et al.* 2003).

El radio del otolito (distancia desde el centro hasta el borde), el radio de los anillos (distancia desde el centro a los sucesivos anillos opacos) y el incremento marginal (distancia desde el margen interno del anillo translúcido más externo hasta la periferia del otolito) se midieron (con precisión de 0.01 mm) en las piezas enteras con un micrómetro ocular (fig. 1). Las medidas se tomaron a lo largo del eje más largo del otolito.

Para determinar la periodicidad en la formación de los anillos de crecimiento, se estimó la proporción mensual de los bordes opaco y translúcido (Morales-Nin y Panfili 2002a). El anillo más externo se consideró como opaco o translúcido sólo cuando estaba completamente formado. Para validar la periodicidad en la formación del incremento en cada clase de edad, se realizó el análisis del incremento marginal (Panfili y Morales-Nin 2002). Debido al amplio intervalo de edades observado, los incrementos marginales se estimaron por tres grupos de edad combinados que correspondieron a individuos jóvenes, medianos y viejos (Campana 2001).

La precisión en las lecturas de edad se determinó con el coeficiente de variación (Chang 1982). Para validar la identidad del primer anillo de crecimiento anual, se introdujo la longitud media de los individuos capturados entre junio y

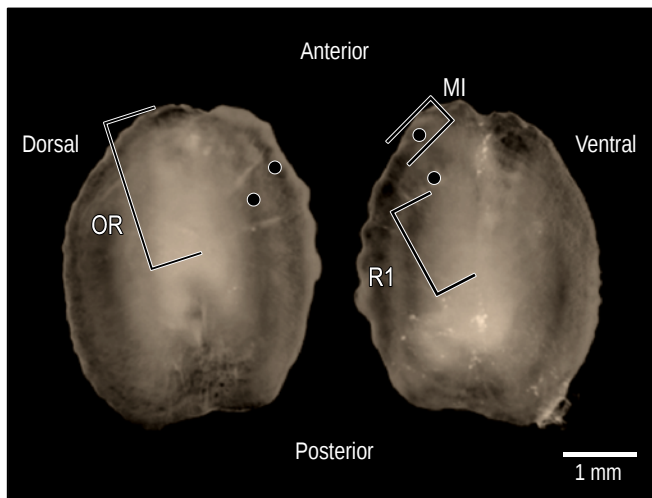


Figure 1. Right and left sagittal otoliths of a two-year-old specimen (156 mm) of *Pegusa lascaris* from the Canary Islands. OR is the otolith radius, R1 is the first annulus radius, and MI is the marginal increment measured. Black dots indicate annuli.

Figura 1. Otolitos sagita derecho e izquierdo de un ejemplar de dos años (156 mm) de *Pegusa lascaris* de las Islas Canarias. OR es el radio del otolito, R1 es el radio del primer anillo anual del otolito y MI es el incremento marginal. Los puntos negros señalan los anillos de crecimiento anuales.

a monthly basis (Morales-Nin and Panfili 2002a). The outer ring was considered to be either opaque or translucent only when the entire edge demonstrated this characteristic. To validate the periodicity in the increment formation at each age class, the marginal increment analysis was performed (Panfili and Morales-Nin 2002). Owing to the wide range of ages encountered, marginal increments were estimated by ages combined into three age groups representing young, moderate, and old individuals (Campana 2001).

Estimates of ageing precision were determined using the coefficient of variation (Chang 1982). To validate the identity of the first annulus, the mean length of the fish captured between June and September ($n = 19$), when the first annulus should be laid down, was inserted into a fish length-otolith radius regression to predict the annulus radius (Campana 2001).

To establish the age class (number of calendar years after the birth date) to which a fish belongs, the number of annual increments was counted, and the date of capture, the nature of the edge, the main period of a seasonal increment formation, and the birth date were taken into account (Morales-Nin and Panfili 2002b). For the purpose of stock assessment, species from the northern hemisphere are given a nominal birth date of 1 January because the true birth date is generally assumed to be unknown when, as in the case of *P. lascaris*, the spawning season extends throughout the year (Morales-Nin and Panfili 2002b). The difference between the date of capture and the birth date helps to estimate the annual fraction elapsed since the last birth date, and the annual fraction is added to the number of complete translucent rings to avoid any potential bias in growth estimates due to the differences in sampling date. The Kolmogorov-Smirnov nonparametric Z-test was used to analyze the differences in the range of male and female sizes.

Length-at-age was described using the von Bertalanffy growth function, the seasonalized von Bertalanffy growth function, the Schnute growth equation, and the Gompertz growth model (Pitcher and Macdonald 1973, Ricker 1973, Schnute 1981). A nonlinear method of Levenberg-Mardquart's algorithm was used to estimate the growth parameters. The selection of the best growth model was based on the Akaike information criterion (A_{IC}) which can be expressed as follows:

$$A_{IC} = \frac{R_{SS}}{n} + \frac{2j(j+1)}{(n-j-1)} \quad (1)$$

where R_{SS} is the residual sum of squares, n is the number of observations, and j is the total number of estimated regression parameters. For model comparisons, the ΔA_{IC} and Akaike weights (A_w) were calculated. The model with the smallest A_{IC} value was selected as the best model (A_b). The ΔA_{IC} is the difference between the best model (A_b) and all other models (i), which is expressed as

septiembre ($n = 19$), periodo de formación del primer anillo anual, en la regresión entre la talla de los individuos y el radio del otolito para predecir el radio del primer anillo anual (Campana 2001).

Para establecer la clase de edad (número de años naturales tras la fecha de nacimiento) de cada individuo, se contó el número de incrementos anuales y se tomó en consideración la fecha de captura, la naturaleza del borde de los otolitos, el periodo principal de la formación del incremento estacional y la fecha de nacimiento (Morales-Nin y Panfili 2002b). En el hemisferio norte, se toma como fecha de nacimiento nominal el 1 de enero porque la verdadera fecha de nacimiento se considera desconocida cuando, como en el caso de *P. lascaris*, la época de puesta comprende todo el año (Morales-Nin y Panfili 2002). La diferencia entre la fecha de captura y la fecha de nacimiento permite estimar el desfase de fracción anual desde la fecha del último cumpleaños, y esta fracción anual se añade al número de anillos translúcidos completos observados en los otolitos para evitar cualquier error potencial en las estimaciones de crecimiento debido a las diferencias en las fechas de muestreo. La prueba no paramétrica Z de Kolmogorov-Smirnov se utilizó para analizar las diferencias en el intervalo de tallas entre machos y hembras.

El crecimiento se describió mediante la función simple de crecimiento de von Bertalanffy, la función de crecimiento estacional de von Bertalanffy, la ecuación de crecimiento de Schnute y el modelo de crecimiento de Gompertz (Pitcher y Macdonald 1973, Ricker 1973, Schnute 1981). Los parámetros de crecimiento se estimaron con el método no lineal de Levenberg-Mardquart. La selección del mejor modelo de crecimiento se basó en el criterio de información de Akaike (A_{IC}), que se expresa como sigue:

$$A_{IC} = \frac{R_{SS}}{n} + \frac{2j(j+1)}{(n-j-1)} \quad (1)$$

donde R_{SS} es la suma residual de los cuadrados, n es el número de observaciones y j es el número total de parámetros de la regresión. Para comparar los modelos, se calcularon los ΔA_{IC} y los pesos de Akaike (A_w). El modelo seleccionado como más adecuado (A_b) fue el que presentó el menor valor de A_{IC} . El ΔA_{IC} es la diferencia entre el modelo seleccionado (A_b) y el resto de los modelos (i), que se expresa como

$$\Delta A_{ICi} = A_{ICi} - A_b \times A_w \quad (2)$$

y representa la probabilidad de elegir el modelo correcto entre los modelos considerados. El A_w se calcula como

$$A_w = \frac{\exp(-\Delta A_{IC}/2)}{\sum \exp(-\Delta A_{ICi}/2)} \quad (3)$$

Una vez que se determinó el mejor modelo, se compararon las curvas de crecimiento por sexo mediante una prueba

$$\Delta A_{ICi} = A_{ICi} - A_b \times A_w \quad (2)$$

and represents the probability of choosing the correct model from the group of models used. Akaike weight is calculated for each model as

$$A_w = \frac{\exp(-\Delta A_{IC}/2)}{\sum \exp(-\Delta A_{ICi}/2)} \quad (3)$$

Once the best model was determined, the growth curves of males and females were compared by a χ^2 test on likelihood ratios (Cerrato 1990).

Temperature data were taken at 5 and 60 m depth once a month. These data were used to evaluate the relation between temperature and the period of otolith ring formation by cross-correlation analysis with lags of 0 to 12 months.

RESULTS

Sagittal otoliths were elliptic to bullet-shaped (fig. 1). Annuli were clearly differentiated under reflected light on a black background with the opaque rings milky in appearance and the translucent rings relatively transparent.

The lowest mean values of the monthly marginal increment were recorded in January and February with an increasing trend throughout the year (fig. 2a). One mode was observed during a 12-month period and, therefore, it was assumed that each translucent ring represented an annulus, with one year's growth represented by an opaque ring and its adjacent translucent one. The opaque ring is deposited mainly between June and September and the translucent one between December and March (fig. 2b). The cross-correlation between the monthly mean temperature at 5 m depth and the opaque edge frequency (Spearman's $\rho = 0.909$, $P = 0.001$) showed that there was no apparent time lag from the start of the increase in temperature and the beginning of formation of the opaque ring (fig. 2b). The cross-correlation between the monthly mean temperature at 60 m depth and the opaque edge frequency (Spearman's $\rho = 0.926$, $P = 0.001$) showed that there was a one month lag from the increase in temperature and the deposition of the opaque ring (fig. 2b). The formation of the translucent rings coincided with the decrease in seawater temperature (fig. 2b).

There was no difference in ages estimated between right and left otolith (readers 1 and 2, coefficient of variation (CV) = 5.9 and CV = 6.2; $P > 0.05$) and between the two age readers for each method (whole and sectioned otolith, CV = 6.1 and CV = 6.7; $P > 0.05$). Counts on whole and sectioned otoliths were compared using a paired t -test for each age category. The values of the matched-pair t -test revealed that there were no significant differences between the ages as determined by whole otoliths or sections across all section-based age groups ($P > 0.05$). Age bias plots of ages estimated

Chi cuadrada (χ^2) sobre relaciones de verosimilitud (Cerrato 1990).

Se tomaron datos de temperatura entre 5 y 60 m de profundidad una vez al mes. Estos datos fueron utilizados para evaluar la relación entre la temperatura y el periodo de formación de los anillos en los otolitos mediante un análisis de correlación cruzada con retrasos de 0 a 12 meses.

RESULTADOS

La forma de los otolitos sagita fue elíptica o en forma de bala (fig. 1). Los anillos de crecimiento anuales se distinguieron con claridad cuando se observaron bajo luz reflejada sobre un fondo negro; los anillos opacos tenían un aspecto blanquecino y los translúcidos eran relativamente transparentes.

Los valores medios más bajos de los incrementos marginales mensuales de los otolitos se registraron en enero y febrero, con una tendencia a aumentar a lo largo del año (fig. 2a). Se observó una única moda durante el periodo anual y, por tanto, se supuso que cada año se forma en los otolitos un anillo de crecimiento anual (representado por el anillo translúcido) integrado por un anillo opaco y el translúcido adyacente. El anillo opaco se deposita principalmente entre junio y septiembre, y el translúcido entre diciembre y marzo (fig. 2b). La correlación cruzada entre la temperatura media mensual a 5 m de profundidad y la frecuencia de bordes opacos (ro de Spearman = 0.909, $P = 0.001$) puso de manifiesto que no hay un desfase entre el comienzo del aumento de la temperatura del agua de mar y el inicio de la formación del anillo opaco (fig. 2b). La correlación cruzada entre la temperatura media mensual a 60 m de profundidad y la frecuencia de bordes opacos (ro de Spearman = 0.926, $P = 0.001$) demostró que existe un mes de desfase entre el aumento de la temperatura y la deposición del anillo opaco (fig. 2b). La formación del anillo translúcido coincidió con el descenso de la temperatura del agua de mar (fig. 2b).

No se observaron diferencias en las estimaciones de edad entre los otolitos derecho e izquierdo (lectores 1 y 2, coeficiente de variación (CV) = 5.9 y CV = 6.2; $P > 0.05$) y entre los dos lectores para cada método (otolitos enteros y otolitos seccionados, CV = 6.1 y CV = 6.7; $P > 0.05$). Las estimaciones realizadas en los otolitos enteros y en las secciones se compararon con una prueba t de Student para datos pareados para cada categoría de edad. Los valores de la prueba t de pares unidos revelaron que no existen diferencias significativas entre las edades determinadas en los otolitos enteros o secciones de los mismos en todos los grupos de edad ($P > 0.05$). Al comparar los gráficos de error de edad de las edades estimadas en los otolitos enteros con los de las edades estimadas en las secciones, no se observaron diferencias entre los dos métodos (fig. 3); por tanto, la edad se estimó con base en las piezas enteras para optimizar el tiempo. El valor del CV fue bajo (6.2%, $P > 0.05$), e indica que el procedimiento de

from whole otoliths compared to ages estimated from sections revealed no discrepancy between the two methods (fig. 3), so age was estimated from whole otoliths as it is more time efficient. The value of the CV was low (6.2%, $P > 0.05$), indicating the goodness of the ageing procedure adopted and a reasonable level of consistency between readings.

Of the 2107 whole otoliths examined, 65 (3.1%) were rejected as unreadable: 42 were broken and 23 had poorly defined growth rings. No age estimates were obtained from these otoliths. Of the remaining 2042 otoliths, 1914 (93.7%)

lectura de edades empleado fue el apropiado y que el nivel de consistencia (o reproducibilidad) entre las lecturas fue razonable.

De los 2107 otolitos examinados, 65 (3.1%) fueron rechazados por ser ilegibles: 42 estaban quebrados y 23 tenían anillos poco visibles. Estos otolitos no permitieron obtener estimaciones de edad. De los 2042 otolitos restantes, las lecturas fueron coincidentes en 1914 (93.7%), mientras que en los otros 128 (6.3%) difirieron y, por tanto, fueron excluidos de los análisis. El valor del CV fue bajo (6.1%, $P > 0.05$) e indica que el método de determinación de edades fue el

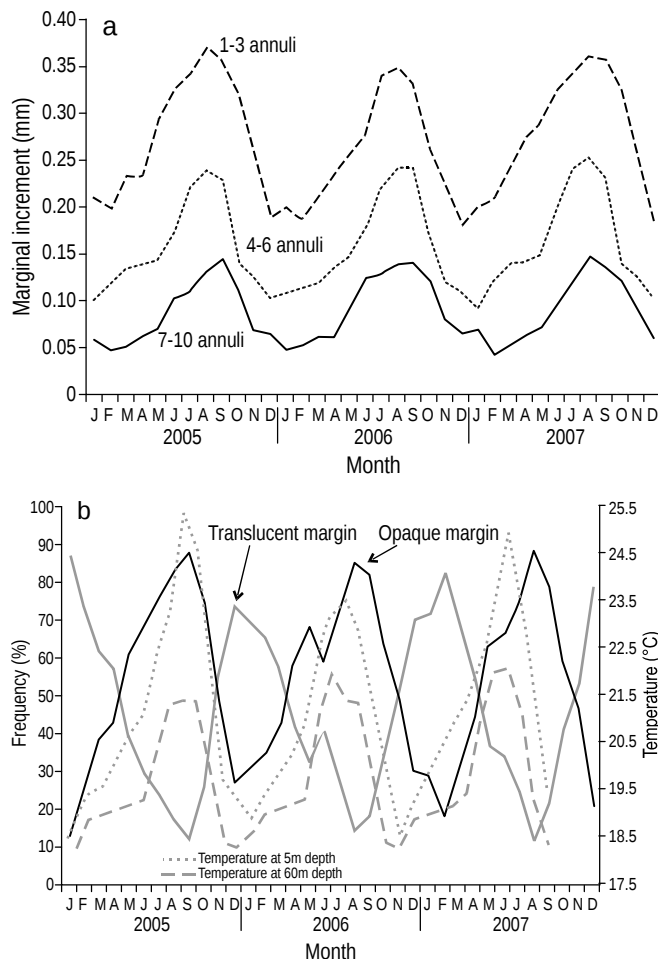


Figure 2. (a) Mean monthly marginal increment in otoliths of *Pegusa lascaris* from the Canary Islands with one to three annuli, four to six annuli, and seven to ten annuli. (b) Mean monthly frequency of opaque (black line) rings in the margin of the otoliths of *P. lascaris* from the Canary Islands. Broken lines represent the sea temperature at 5 and 60 m depth.

Figura 2. (a) Incremento marginal medio mensual en otolitos de *Pegusa lascaris* de las Islas Canarias con uno a tres anillos anuales, cuatro a seis anillos anuales y siete a diez anillos anuales. (b) Frecuencia media mensual de otolitos de *P. lascaris* de las Islas Canarias con anillo opaco (línea continua negra) en el margen. Las líneas discontinuas representan la temperatura del mar a 5 y 60 m de profundidad.

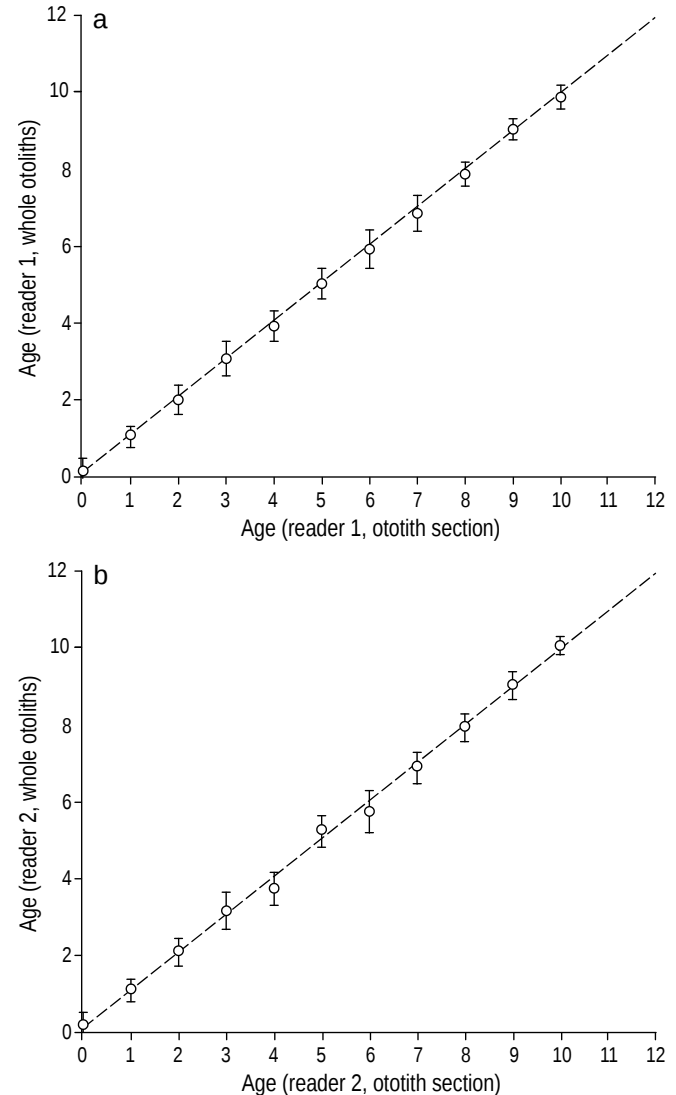


Figure 3. Age bias plot for readers 1 (a) and 2 (b) ageing whole otoliths and sectioned otoliths. Each error bar represents the standard deviation. The 1:1 equivalence (dashed line) is also indicated. The sample size at each age was $n = 15$.

Figura 3. Gráficos de error de edad para los lectores 1 (a) y 2 (b) en la interpretación de otolitos enteros y secciones de los mismos. Cada barra de error representa la desviación estándar. La equivalencia 1:1 está indicada mediante una línea discontinua. El tamaño de muestra para cada edad fue $n = 15$.

of the readings coincided, while 128 (6.3%) yielded conflicting ages as a consequence of the number of rings interpreted and were excluded from the analysis. The overall CV was low (6.1%, $P > 0.05$), indicating the goodness of the ageing procedure adopted and a reasonable level of consistency between readings.

Male and females aged showed different size ranges (Kolmogorov-Smirnov nonparametric test, $Z = 5.20$, $P < 0.0001$). Males ($n = 943$) ranged from 82 to 256 mm and females ($n = 971$) from 79 to 282 mm, with significant differences in the mean standard length between males (180 mm) and females (197 mm) (t -test, $t = 8.61$, $P < 0.0001$).

Up to 10 marks, assumed to be annuli, were visible in the otoliths sampled. Four- and five-year-old fish were the dominant age group and only 36% of fish were three years old or younger (table 1). Over 36% of the growth was achieved by the end of the first year. By the end of the second year, fish had attained 48% of the asymptotic length. Age estimates ranged from 0 to 8 years for males and from 0 to 10 years for females (table 1). No significant differences were found between sexes in mean sizes of the 0–4 age classes (t -test, $P > 0.01$).

The four models used gave good fits to the length-at-age data (table 2). The estimated asymptotic lengths were higher for females. For males, the seasonalized von Bertalanffy model (VBS) was the best of the growth models fitted with an A_w of 0.75 (table 2). The Gompertz model followed distantly ($A_w = 0.16$), revealing a very high degree of certainty regarding the best model for fitting length-at-age data of males. For females, the best fitting model was also the VBS with an A_w of 0.999 (table 2); the other models gave much lower values of A_w , indicating that they do not fit the length-at-age data well. The VBS provided the best fit for males and females; therefore, this function was used to construct the growth curves for both sexes (fig. 4). Likelihood ratio tests indicated significant differences between the growth curves of the two sexes ($P < 0.05$). The computed values of 0.08 and 0.19 for the winter point of the VBS for males and females, respectively, indicated that the lowest growth rate occurred one to two months after the date of birth, indicating that growth is reduced in late winter.

Otolith radii ranged from 0.87 to 3.78 mm. The relationship between otolith radius (OR) and standard length (SL) was a power function (fig. 5) described by the following equation: $SL = 85.11 OR^{0.906}$ ($R^2 = 0.902$). The value of the exponent was different from 1 (t -test, $t = 94.21$, $P < 0.0001$). The average radius of the first annulus for each age group is shown in figure 5. The t -test showed that the difference in length was not significant for the measurements of the radius of the first annulus from larger fish ($P > 0.1$). No significant differences were found between mean lengths-at-age for sexes from age 4 to 15 (t -test, $P > 0.05$). Significant differences in mean otolith radius-at-age were found between sexes in ages above 3 years (t -test, $P < 0.05$).

apropiado y que el nivel de consistencia (o reproducibilidad) de las lecturas fue razonable.

El intervalo de tallas de los machos y hembras fue significativamente diferente (prueba no paramétrica de Kolmogorov-Smirnov, $Z = 5.20$, $P < 0.0001$). Los machos ($n = 943$) presentaron tallas entre 82 y 256 mm y las hembras ($n = 971$) entre 79 y 282 mm. Se observaron diferencias significativas entre la longitud estándar media de los machos (180 mm) y las hembras (197 mm) (prueba t de Student, $t = 8.61$, $P < 0.0001$).

Se identificaron hasta 10 marcas, que se supusieron como anillos anuales, en los otolitos observados. Las clases de edad dominantes fueron las de 4 y 5 años, y solamente el 36% de los peces muestreados tenían 3 años o menos (tabla 1). Los individuos alcanzaron aproximadamente el 36% de su talla máxima en el primer año de vida, y el 48% a finales del segundo. Las edades oscilaron entre 0 y 8 años en los machos y entre 0 y 10 años en las hembras (tabla 1). No se observaron diferencias significativas entre sexos en las tallas medias de las clases de edad de 0–4 años (prueba t de Student, $P > 0.01$).

Los cuatro modelos utilizados se ajustaron bien a los datos de talla y edad (tabla 2). En todos los casos, los valores estimados de longitud asíntótica fueron mayores para las hembras que para los machos. Para los machos, el modelo de crecimiento que mejor se ajustó fue el modelo estacional de von Bertalanffy (VBS), con un A_w de 0.75 (tabla 2). El modelo de crecimiento de Gompertz fue el segundo con mejor ajuste, aunque con un valor de A_w bastante inferior ($A_w = 0.16$), lo que reveló un grado alto de certeza con respecto al modelo que mejor se ajusta a los datos de talla y edad de los machos. Para las hembras, el modelo que mejor se ajustó fue también el VBS, con un A_w de 0.999 (tabla 2); los otros modelos produjeron valores de A_w mucho más bajos, lo que indica que no se ajustaron bien a los datos de talla y edad. El VBS ofreció el mejor ajuste para machos y hembras; por lo tanto, esta función se utilizó para graficar las curvas de crecimiento de ambos sexos (fig. 4). Las pruebas de verosimilitud mostraron diferencias significativas entre las curvas de crecimiento de ambos sexos ($P < 0.05$). Los valores de 0.08 y 0.19 del punto de invierno del modelo VBS obtenidos para machos y hembras, respectivamente, indicaron que la tasa de crecimiento más baja se da entre uno y dos meses después de la fecha de nacimiento, lo que indica que el crecimiento se reduce a finales del invierno.

Los radios de los otolitos oscilaron entre 0.87 y 3.78 mm. La relación entre el radio del otolito (RO) y la longitud estándar (LE) se expresó mediante una función potencial (fig. 5) de la siguiente manera: $LE = 85.11 RO^{0.906}$ ($R^2 = 0.902$). El valor del exponente difirió significativamente de 1 (prueba t de Student, $t = 94.21$, $P < 0.0001$). El radio medio del primer anillo anual del otolito para cada grupo de edad se muestra en la figura 5. La prueba t de Student indicó que la diferencia en longitud no era significativa para las medidas del radio del primer anillo de los otolitos de los peces más grandes

Table 2. Growth parameter estimates ($\pm$ standard error) and model selection criterion for male and female *Pegusa lascaris*: L_{∞} , theoretical asymptotic length; k , growth coefficient; t_0 , theoretical age at zero length; C , amplitude of the fluctuation in seasonal growth; ts , addition of the point of minimum growth $+0.5$; y_1 , estimated mean length of 1-year-old fish; y_2 , estimated mean length of 2-year-old fish; a and b , model parameters; R^2 , coefficient of determination; A_{IC} , Akaike information criterion; ΔA_{IC} , A_{IC} differences between models; A_w , Akaike weights.

Table 2. Estimación de los parámetros de crecimiento ($\pm$ error estándar) y criterio de selección del modelo para machos y hembras de *Pegusa lascaris*: L_{∞} , longitud asintótica teórica; k , coeficiente de crecimiento; t_0 , edad teórica a la longitud cero; C , amplitud de la oscilación del crecimiento estacional; ts , suma del punto de crecimiento mínimo $+0.5$; y_1 , longitud media estimada de los individuos de edad 1; y_2 , longitud media estimada de los individuos de edad 2; a y b , parámetros del modelo; R^2 , coeficiente de determinación; A_{IC} , criterio de información de Akaike; ΔA_{IC} , diferencias entre los modelos; A_w , pesos de Akaike.

Model/ Parameter	Males					Females				
	Estimate ($\pm$ SE)	R^2	A_{IC}	ΔA_{IC}	A_w	Estimate ($\pm$ SE)	R^2	A_{IC}	ΔA_{IC}	A_w
Von Bertalanffy growth model										
L_{∞} (mm)	310.24 (9.385)	0.912	9131.90	6.56	0.03	316.98 (4.898)	0.935	9472.71	49.96	<0.0001
k (yr ⁻¹)	0.053 (0.014)					0.165 (0.007)				
t_0 (yr)	-8.78 (2.520)					-1.665 (0.084)				
Seasonalized von Bertalanffy growth model										
L_{∞} (mm)	309.027 (9.516)	0.912	9125.34	0.00	0.75	318.71 (4.888)	0.936	9422.75	0.00	>0.9999
k (yr ⁻¹)	0.166 (0.012)					0.164 (0.007)				
t_0 (yr)	-1.880 (0.116)					-1.653 (0.082)				
C	0.347 (0.151)					0.820 (0.156)				
ts	0.578 (0.069)					0.691 (0.029)				
Gompertz growth model										
L_{∞} (mm)	274.91 (4.900)	0.912	9128.5	3.20	0.16	289.37 (2.809)	0.936	9462.9	40.11	<0.0001
k (yr ⁻¹)	0.290 (0.049)					0.276 (0.008)				
t_0 (yr)	0.441 (0.012)					0.751 (0.035)				
Schnute growth model										
y_1 (mm)	87.007 (2.827)	0.912	9130.1	4.735	0.07	82.689 (2.809)	0.935	9463.66	40.90	<0.0001
y_2 (mm)	246.57 (2.257)					268.39 (1.542)				
a	0.256 (0.064)					0.247 (0.036)				
b	0.269 (0.497)					0.263 (0.315)				

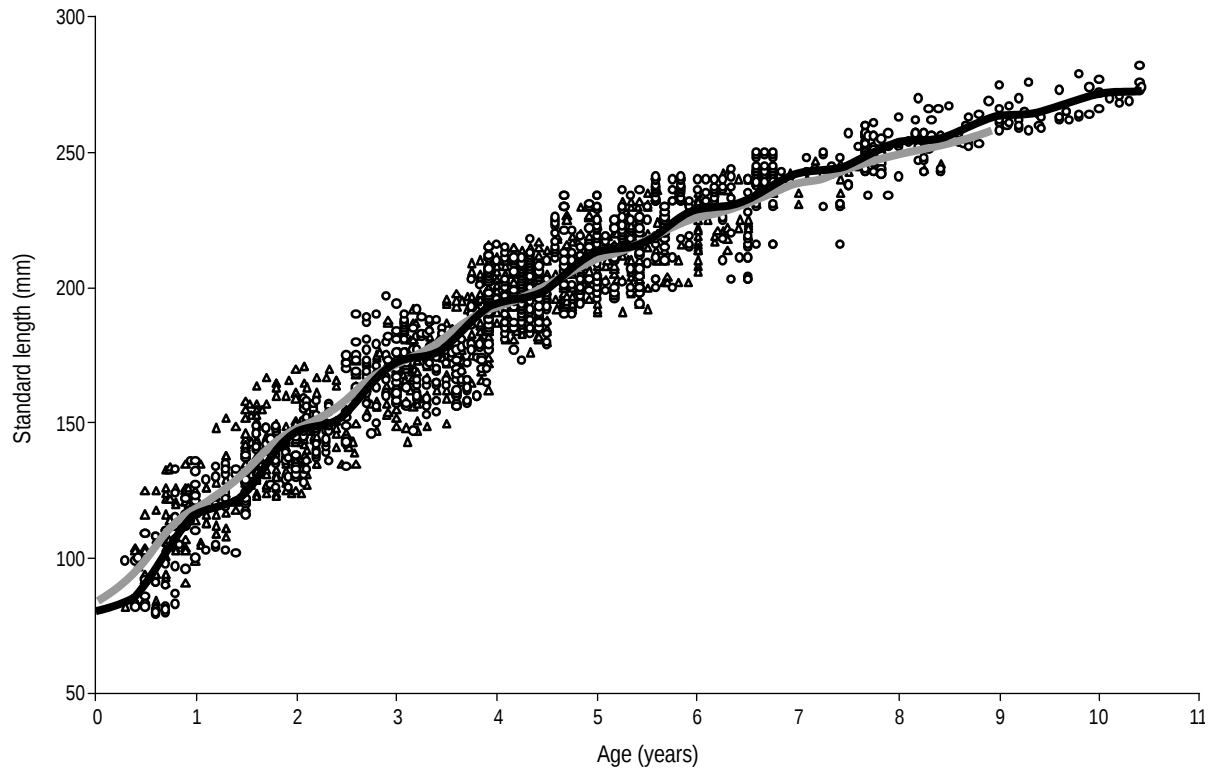


Figure 4. Seasonalized von Bertalanffy growth curve for male (grey line) and female (black line) *Pegusa lascaris* from the Canary Islands. Triangles correspond to males and circles to females.

Figura 4. Curva de crecimiento estacional de von Bertalanffy para machos (línea gris) y hembras (línea negra) de *Pegusa lascaris* de las Islas Canarias. Los triángulos corresponden a los machos y los círculos a las hembras.

DISCUSSION

The estimation of age in flatfishes is often complicated due to the narrow fit between the growth rings towards the edge of the otolith, especially in older specimens (Dwyer *et al.* 2003). In the case of *P. lascaris*, the narrowness of the otoliths allowed us to carry out a correct reading of age without the need for sectioning. The CV suggests that the levels of precision obtained are in line with the reference values as indicated by Campana (2001) and confirms the consistency of the interpretation of age.

The marginal increment analysis in otoliths of *P. lascaris* demonstrates that one annulus, consisting of one opaque ring and one translucent ring, is formed annually. These rings may be related to physiological changes produced by factors such as temperature, reproductive cycle, or food availability (Beckman and Wilson 1995, Amara 2003, Matta *et al.* 2010). Amara (2003) indicates that despite the concentration and high abundance of juvenile sole and plaice during summer, their growth is determined by the prevailing water temperature and not by food availability. Moreover, in the case of the soles, being visual feeders, the interaction of decreasing food availability and day length during winter can reduce access to the food resource (Gibson 2005). In the case of the plaice, the winter growth arrest is not only related to low winter water

($P > 0.1$). No se observaron diferencias significativas entre las longitudes medias por edad para machos y hembras de los grupos de edad de 4 a 15 años (prueba *t* de Student, $P > 0.05$). Sí se observaron diferencias significativas entre sexos en el radio medio del otolito por edad para edades superiores a 3 años (prueba *t* de Student, $P < 0.05$).

DISCUSIÓN

La determinación de la edad en los peces planos a menudo resulta complicada debido a la concentración de los anillos de crecimiento en las zonas marginales de los otolitos, especialmente en los individuos más viejos (Dwyer *et al.* 2003). En el caso de *P. lascaris*, la delgadez de los otolitos permite llevar a cabo la lectura de los otolitos sin necesidad de obtener secciones. El CV sugiere que los niveles de precisión obtenidos coinciden con los valores de referencia indicados por Campana (2001) y confirma la consistencia de la determinación de la edad.

El análisis de los incrementos marginales de los otolitos de *P. lascaris* demuestra que cada año se forma un anillo de crecimiento anual, integrado por un anillo opaco y otro translúcido. Estos anillos pueden estar relacionados con cambios fisiológicos producidos por factores como la temperatura del agua, el ciclo reproductivo o la disponibilidad de alimento

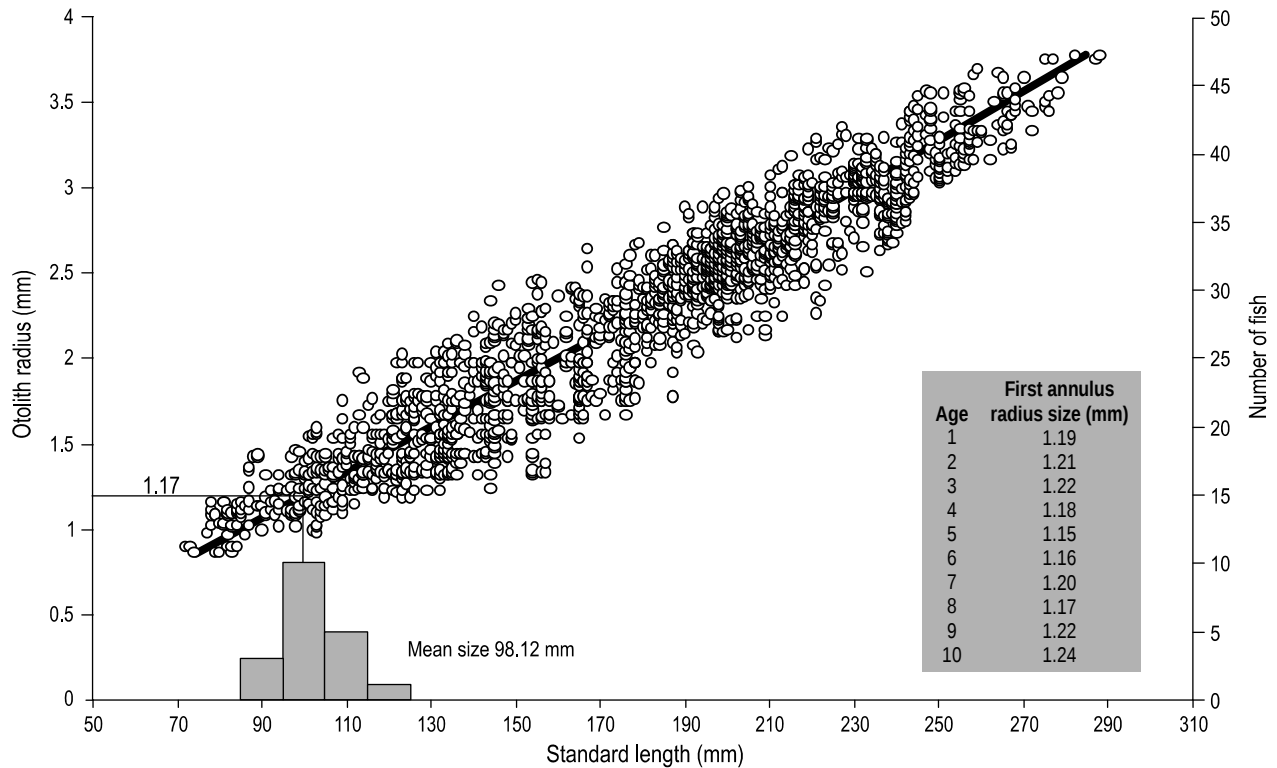


Figure 5. Otolith radius-standard length relationship for all *Pegusa lascaris* individuals from the Canary Islands. Validation of the identity of the first annulus was reached using the estimated mean length of the fish captured between June and August ($n = 19$, grey bars) when the first annulus should be laid down. First annulus radius is predicted on the basis of a fish length-otolith radius regression. This annulus radius closely matches that of the first annulus of otoliths.

Figura 5. Relación radio del otolito-longitud estándar para todos los individuos de *Pegusa lascaris* de las Islas Canarias. La validación de la identidad del primer anillo anual se realizó utilizando la longitud media de los individuos capturados entre junio y agosto ($n = 19$, barras grises), cuando se deposita el primer anillo anual. La predicción del radio del primer anillo anual se realizó utilizando la regresión entre la longitud del pez y el radio del otolito. Este radio del anillo anual se asemeja al del primer anillo de los otolitos.

temperatures, but also to unfavourable environmental factors, such as decreased abundance of prey and the reduction in day length, which affect feeding success (Amara 2003, Link *et al.* 2005, Rijnsdorp and Witthames 2005, Vinagre *et al.* 2006, Félix *et al.* 2011).

The formation of opaque and translucent rings in the sagittal otoliths determined here appears to be closely associated with seawater temperature (Nash and Geffen 2005, Laffargue *et al.* 2007). The water column is well mixed during the winter and a thermocline is observed during the summer. The average seawater temperature recorded with the CTD off Gran Canaria Island at 5 and 60 m depth was, respectively, 19 and 18.5 °C in late winter, rising to 24.5 and 21 °C in summer. This rise in water temperature could introduce changes in the metabolic activity of fish during spring and summer and could be the main factor responsible for opaque ring deposition (Laffargue *et al.* 2007, Matta *et al.* 2010). Félix *et al.* (2011) indicated that temperature is one of the most important factors in growth of the flatfishes since it plays an important role in metabolism regulation. Flatfishes have an optimal temperature for growth, showing in many cases a

(Beckman y Wilson 1995, Amara 2003, Matta *et al.* 2010). Amara (2003) indica que a pesar de la concentración y la elevada abundancia de jóvenes de lenguado y platija durante el verano, su crecimiento está determinado principalmente por la temperatura del agua y no por la disponibilidad de alimento. En el caso del lenguado, que es un depredador visual, la interacción de la disminución de la disponibilidad de alimento y de la duración de las horas de luz solar durante el invierno puede reducir el acceso a los recursos alimenticios (Gibson 2005). En el caso de la platija, la disminución del crecimiento durante el invierno no está relacionada únicamente con las bajas temperaturas del agua, sino también con factores medioambientales desfavorables, como la disminución de la abundancia de presas y la reducción de las horas de luz solar, que afectan al éxito alimenticio (Amara 2003, Link *et al.* 2005, Rijnsdorp y Witthames 2005, Vinagre *et al.* 2006, Félix *et al.* 2011).

La formación de anillos de crecimiento observada en los otolitos sagita examinados en el presente trabajo parece estar íntimamente relacionada con la temperatura del mar (Nash y Geffen 2005, Laffargue *et al.* 2007). Durante el invierno la

high correlation between temperature and growth, with special emphasis on latitudinal gradients (Vinagre *et al.* 2008, Félix *et al.* 2011). However, other abiotic factors can also be of great importance in the regulation of growth in flatfishes, such as salinity, eutrophication, and photoperiod (Landa *et al.* 1996, Félix *et al.* 2011). Many studies on flatfishes have confirmed the utility of seasonally deposited increments in sagittal otoliths for determining age and growth (Dwyer *et al.* 2003, Matta *et al.* 2010). Nash and Geffen (2005) indicated that in most of the flatfish species examined the otoliths displayed clear and unambiguous increments. Also, in a review of otolith studies, including 94 species from 36 families, Beckman and Wilson (1995) found that for the majority of low latitude species, the period of opaque growth coincides with the summer months. They concluded that opaque ring deposition is partially related to local increases in temperature, but Matta *et al.* (2010) point out that the controlling factors are a combination of environmental and endogenous factors.

The predicted annulus radius of 1.17 mm was comparable with the observed measurements. Therefore, the first ring observed on the otolith was considered the first annulus (Campana 2001). The variable size (1.19 ± 0.05 mm) of the first annulus is presumed to be a function of both the protracted sand sole spawning season (Pajuelo and Lorenzo 2008) and the rapid growth rate of juveniles (Nash and Geffen 2005). Individuals that are spawned early in the season will experience proportionally more growth (and presumably more translucent ring accretion adjacent to the otolith core) than those spawned late in the season (Nash and Geffen 2005). Thus, the first annulus will be more distant from the otolith core in the former than in the latter.

The sand sole of the Canary Islands has a moderate life span (10 years). Deniel (1990) and Dinis (1986) found 15- and 11-year-old specimens of *P. lascaris* on the west coast of Brittany and in the Tagus Estuary, respectively. Deniel (1990) also indicated that the congeneric species *P. impar* on the west coast of Brittany has a medium life span (12 years). Teixeira *et al.* (2009), off the Portuguese coast, found lower maximum ages for *P. lascaris* of 6 and 5 years. In the case of Teixeira *et al.* (2009), the differences observed in the maximum age can be related to the low number of individuals sampled in the first age groups (four females less than 2 years of age), with the interpretation of the growth rings as 0.5 years (not validated) and with the verification of the nucleus and the first annulus (data were not verified).

The use of a VBS allows growth to be divided into two periods each year, associated with changes in food abundance, changes in habitat conditions (temperature, light, photoperiod), or energy allocation (energy allocated to growth and reproduction) (Landa *et al.* 1996, Félix *et al.* 2011). The lower value of the Akaike differences for the VBS tested in this study explains and supports the data and can be used for subsequent population dynamics and fisheries models. It should also be mentioned that the Atlantic population

columna de agua se observa homogénea, mientras que en verano se advierte la presencia de una termoclina. Los registros de temperatura media del agua de mar tomados con CTD en Gran Canaria entre 5 y 60 m de profundidad fueron, respectivamente, 19 y 18.5 °C a finales de invierno y 24.5 y 21 °C en verano. Este aumento de la temperatura podría introducir cambios en la actividad metabólica de los peces durante primavera y verano, y causar la formación del anillo opaco (Laffargue *et al.* 2007, Matta *et al.* 2010). Félix *et al.* (2011) indicaron que la temperatura es uno de los factores más importantes en el crecimiento de los peces planos, ya que juega un papel importante en la regulación del metabolismo. Los peces planos tienen una temperatura óptima de crecimiento; en muchos casos se ha observado una alta correlación entre la temperatura y el crecimiento, con especial énfasis en gradientes latitudinales (Vinagre *et al.* 2008, Félix *et al.* 2011). Otros factores abióticos pueden ser, también, de gran importancia en la regulación del crecimiento de los peces planos, tales como la salinidad, la eutrofización y el fotoperiodo (Landa *et al.* 1996, Félix *et al.* 2011). Numerosos estudios relativos a especies de peces planos confirman la utilidad de los incrementos que se depositan estacionalmente en los otolitos sagita para determinar la edad y el crecimiento (Dwyer *et al.* 2003, Matta *et al.* 2010). Nash y Geffen (2005) indicaron que, en la mayoría de las especies de peces planos examinados, los otolitos mostraron incrementos claros. También, en su estudio de revisión de otolitos, que incluyó 94 especies de 36 familias, Beckman y Wilson (1995) encontraron que la formación del anillo opaco sucede durante el verano en la mayoría de especies de latitudes bajas. Estos autores indican que la deposición del anillo opaco está parcialmente asociada a incrementos de temperatura locales, pero Matta *et al.* (2010) señalan que el proceso está controlado por una combinación de factores medioambientales y endógenos.

La predicción de 1.17 mm para el radio del anillo de crecimiento anual fue semejante a las medidas observadas. Por tanto, el primer anillo observado en los otolitos se consideró el primer anillo de crecimiento anual (Campana 2001). El tamaño variable (1.19 ± 0.05 mm) del primer anillo de crecimiento anual puede estar relacionado con el periodo de puesta prolongado de la especie (Pajuelo y Lorenzo 2008) y el crecimiento rápido que experimentan los individuos jóvenes (Nash y Geffen 2005). Los ejemplares que frecen al inicio del periodo reproductor experimentarán un mayor crecimiento (y presumiblemente una mayor deposición del anillo translúcido adyacente al centro del otolito) que los que lo hagan al final del este periodo (Nash y Geffen 2005); por tanto, el primer anillo de crecimiento anual estará más distante del centro del otolito en los primeros que en los segundos.

El lenguado de arena de las Islas Canarias presenta una longevidad moderada (10 años). Deniel (1990) y Dinis (1986) encontraron ejemplares de *P. lascaris* de 15 y 11 años en aguas de la costa occidental de Bretaña y en el estuario del

seems to attain a smaller size relative to the population on the west coast of Brittany (Dinis 1986, Deniel 1990, Teixeira *et al.* 2009, Félix *et al.* 2011). In this regard, larger sizes are generally attained by species occurring at higher latitudes, which may possibly be related to lower temperatures or to the fact that northern areas are more subjected to heavy exploitation, reducing the density-dependent factor (Félix *et al.* 2011).

The coefficients of determination from each curve show that the von Bertalanffy model explains more than 92% of the growth pattern. In all published studies on *P. lascaris* in which some form of the von Bertalanffy model has been applied, the estimations of t_0 tend to be negative and different from zero (Dinis 1986, Deniel 1990, Teixeira *et al.* 2009). These estimations suggest that the von Bertalanffy model does not accurately describe growth in the early stages. Negative values of t_0 are frequent among flatfishes with rapid growth during the first year and slow growth in the following years (Dwyer *et al.* 2003, Amaral and Cabral 2004, Teixeira *et al.* 2010).

In the Canarian Archipelago, *P. lascaris* grows relatively fast during the first years of its life, attaining approximately 48% of its maximum length during the second year. This pattern of growth has also been observed in other sole species (Deniel 1981, Dinis 1986, Cabral *et al.* 2003, Nash and Geffen 2005). Individuals are mature by the third year of life in the area studied (Pajuelo and Lorenzo 2008) and the annual growth rate drops rapidly (Nash and Geffen 2005). Hence, energy seems to be invested in reproduction rather than in somatic growth (Andrade 1998, Nash and Geffen 2005, Rijnsdorp and Witthames 2005).

The difference in growth between sexes, with females reaching a slightly greater length or otolith size at age than males, has been also observed in *P. lascaris* on the west coast of Brittany, in the Tagus Estuary and along the Portuguese coast (Dinis 1986, Deniel 1990, Teixeira *et al.* 2009), and for *P. impar* off the west coast of Brittany (Deniel 1990). This difference is thought to be associated with the size of the gonad and the energy available (Rijnsdorp and Witthames 2005). In males, the testis appears as a small organ that scarcely changes in weight with growth and maturity (Pajuelo and Lorenzo 2008). Mature ovaries, however, reach an average weight seven times higher than testes and the maximum percentage of gonad weight in relation to body weight is 18 times greater (Pajuelo and Lorenzo 2008). So, females seem to invest more energy in reproduction and need a larger size than males; this can be considered a higher amplitude of seasonal growth (Rijnsdorp and Witthames 2005). In this regard, Rijnsdorp and Witthames (2005) hypothesized that sexual dimorphism in growth of flatfishes, with a lower surplus energy acquisition in males, is the combined result of the earlier start of reproduction in males and the reduction in surplus energy acquisition above a certain size related to the reduced feeding. This pattern of gonad size and the difference in growth between sexes is common in

Tajo, respectivamente. Además, Deniel (1990) observó que la especie congénere *P. impar* presenta una longevidad mediana (12 años) en la costa oeste de Bretaña. Teixeira *et al.* (2009) observaron edades máximas de 6 y 5 años para *P. lascaris* en aguas de la costa portuguesa. En el caso de Teixeira *et al.* (2009), las diferencias observadas en las edades máximas pueden deberse al número bajo de ejemplares muestreados en los primeros grupos de edad (cuatro hembras con edades inferiores a 2 años), con la interpretación de anillos correspondiente a 0.5 años (no validada) y con la verificación del núcleo y el primer anillo anual (dato no verificado).

El VBS permite dividir el crecimiento en dos periodos cada año, asociados a cambios en la abundancia del alimento, a cambios en las condiciones de los hábitats (temperatura, luz, fotoperiodo) o a la disponibilidad de energía (energía disponible para el crecimiento y la reproducción) (Landa *et al.* 1996, Félix *et al.* 2011). El valor más bajo de las diferencias de Akaike obtenido para el VBS en este estudio explica los datos y puede ser usado en posteriores modelos de dinámica de poblaciones y pesquerías. Cabe destacar que la población del Atlántico alcanza una talla menor que la de la costa occidental de Bretaña (Dinis 1986, Deniel 1990, Teixeir *et al.* 2009, Félix *et al.* 2011). En este sentido, las especies que se distribuyen en latitudes más altas alcanzan tamaños mayores, y esto posiblemente está relacionado con la temperatura más baja o con el hecho de que las áreas septentrionales están sujetas a mayor presión pesquera, lo que reduce el factor densodependiente (Félix *et al.* 2011).

Los coeficientes de determinación obtenidos para cada curva muestran que el modelo de von Bertalanffy explica más del 92% del patrón de crecimiento. En los trabajos relativos a *P. lascaris* en los cuales se utiliza el modelo de von Bertalanffy, los valores estimados para t_0 son negativos y diferentes de cero (Dinis 1986, Deniel 1990, Teixeira *et al.* 2009). Estas estimaciones sugieren que el modelo de crecimiento de von Bertalanffy no describe correctamente el crecimiento en los primeros estadios de vida. Entre las especies de peces planos que presentan un crecimiento rápido durante el primer año y lento en los siguientes años, t_0 frecuentemente toma valores negativos (Dwyer *et al.* 2003, Amaral y Cabral 2004, Teixeira *et al.* 2010).

En el archipiélago canario, *P. lascaris* crece relativamente rápido durante los primeros años de vida, y alcanza aproximadamente el 48% de su longitud máxima durante el segundo año. Este patrón de crecimiento ha sido observado en otras especies de lenguados (Deniel 1981, Dinis 1986, Cabral *et al.* 2003, Nash y Geffen 2005). Los ejemplares maduran en el tercer año de vida en el área de estudio (Pajuelo y Lorenzo 2008) y la tasa de crecimiento anual disminuye rápidamente (Nash y Geffen 2005). Los individuos parecen invertir su energía en la reproducción y no en el crecimiento somático (Andrade 1998, Nash y Geffen 2005, Rijnsdorp y Witthames 2005).

La diferencia observada entre el crecimiento de machos y hembras, las cuales alcanzan mayor talla y edad que los

flatfishes (Amaral and Cabral 2004, Teixeira *et al.* 2010). The difference in growth between sexes can produce an overestimation of the growth in mixed samples since females predominate in sizes over 22 cm (Pajuelo and Lorenzo 2008).

The maximum age and annual growth increments are very similar for *P. lascaris* from the Canary Islands and the Tagus Estuary (Dinis 1986). The hydrological conditions of the Tagus Estuary are under Atlantic influence and the individuals of *P. lascaris* can move among neighbouring areas but also toward open Atlantic waters of the Portuguese coast (Amaral and Cabral 2004). The differences observed in the studies carried out on the west coast of Brittany by Deniel (1990) for *P. lascaris* can be attributed to the differences in the environmental conditions between the Atlantic Ocean and the west coast of Brittany, where flatfish have found especially suitable hydrological and sedimentary conditions in which to settle (Deniel 1990). The Canary Islands are located near the southern limit of the *P. lascaris* distributional range and, in this case, the species may be near the limit of plasticity where the suboptimal conditions may limit growth (Cabral *et al.* 2002, Félix *et al.* 2011). However, the differences observed with the data published for the Portuguese coast (Teixeira *et al.* 2009) can be explained by the scarcity of data for young individuals (4 females and 11 males less than 2 years old). In all studies developed on *P. lascaris*, the individuals grow relatively fast during the first year of life, attaining approximately 35–40% of their maximum length (genotype characteristic). After this first year, they show differences in growth in relation to the environmental conditions of the habitats and the availability of food (phenotype pattern) (Kjesbu and Witthames 2007), except off the Portuguese coast where they attain approximately 52–60% of their maximum length during the first year.

The results obtained could be used for stock assessment analyses and estimation of mortality rates. From the point of view of the conservation of this species, improved knowledge on this flatfish will help to predict responses to fishing intensity on its population, allowing a better management of the stock (Félix *et al.* 2011).

ACKNOWLEDGEMENTS

This study was funded by the Government of the Canary Islands. The authors are particularly grateful to the anonymous reviewers for their criticism and comments on the manuscript.

REFERENCES

- Amara R. 2003. Seasonal ichthyodiversity and growth patterns of juvenile flatfish on a nursery ground in the Southern Bight of the North Sea (France). *Environ. Biol. Fish.* 67: 191–201.
- Amaral V, Cabral HN. 2004. Ecology of the whiskered sole in the Sado Estuary, Portugal. *J. Fish Biol.* 64: 460–474.
- Andrade JP. 1998. Age and growth of the bastard sole *Microchirus azevia* (Capello 1868) (Pisces, Soleidae) from the south coast of Portugal. *Fish. Res.* 34: 205–208.

machos, también ha sido observada para *P. lascaris* en la costa occidental de Bretaña, en el estuario del Tajo y a lo largo de la costa portuguesa (Dinis 1986, Deniel 1990, Teixeira *et al.* 2009), y para *P. impar* en la costa oeste de Bretaña (Deniel 1990). Esta diferencia puede estar relacionada con el tamaño de la gónada y la energía disponible (Rijnsdorp y Witthames 2005). En los machos, los testículos son órganos pequeños que varían poco en peso con el crecimiento y la madurez (Pajuelo y Lorenzo 2008). Sin embargo, los ovarios maduros alcanzan un peso medio siete veces mayor que los testículos, y el porcentaje máximo de peso gonadal en relación al peso corporal es 18 veces mayor (Pajuelo y Lorenzo 2008). Así pues, las hembras invierten más energía que los machos en el proceso reproductor y necesitan una talla mayor, lo que se traduce en una mayor amplitud del crecimiento estacional (Rijnsdorp y Witthames 2005). En este sentido, Rijnsdorp y Witthames (2005) señalaron que el dimorfismo sexual en el crecimiento de los peces planos, con menor adquisición de energía por parte de los machos, resulta de la combinación del inicio más temprano del proceso reproductor en los machos y de la reducción de la adquisición de energía a partir de una cierta talla relacionada con una reducción en la alimentación. Este patrón que relaciona el tamaño de la gónada con la diferencia entre ambos sexos en el crecimiento es común entre los peces planos (Amaral y Cabral 2004, Teixeira *et al.* 2010). La diferencia en el crecimiento entre sexos puede producir una sobrestimación del crecimiento en muestras mixtas dado que las hembras predominan en las tallas superiores a 22 cm (Pajuelo y Lorenzo 2008).

La edad máxima y los incrementos anuales de crecimiento observados en Canarias para *P. lascaris* son muy similares a los registrados para la misma especie en el estuario del Tajo (Dinis 1986). Las condiciones hidrológicas del estuario del Tajo están influenciadas por el océano Atlántico, de tal forma que los individuos de *P. lascaris* se pueden desplazar entre áreas vecinas pero también hacia aguas abiertas del Atlántico de la costa portuguesa (Amaral y Cabral 2004). Las diferencias observadas en el estudio desarrollado en la costa occidental de Bretaña por Deniel (1990) para *P. lascaris* pueden deberse a las diferentes condiciones ambientales existentes en el océano Atlántico y en la costa oeste de Bretaña, donde los peces planos encuentran las condiciones hidrológicas y sedimentarias especialmente apropiadas para su asentamiento (Deniel 1990). Las Islas Canarias se localizan próximas al límite sur del área de distribución de *P. lascaris* y, en esa situación, la especie podría estar cerca del límite de plasticidad donde las condiciones poco favorables pueden limitar el crecimiento (Cabral *et al.* 2002, Félix *et al.* 2011). Sin embargo, las diferencias observadas con el estudio realizado en la costa portuguesa (Teixeira *et al.* 2009) se pueden explicar por la escasez de datos correspondientes a los individuos jóvenes (sólo 4 hembras y 11 machos menores de dos años). En todos los estudios relativos a *P. lascaris*, los individuos crecen relativamente rápido durante el primer año,

- Beckman DW, Wilson CA. 1995. Seasonal timing of opaque zone formation in fish otoliths. In: Secor DH, Dean JM, Campana SE (eds.), Recent Developments in Fish Otoliths Research. Vol. 19. The Bella W Baruch Library in Marine Science, South Carolina, pp. 27–43.
- Cabral HN, Lopes M, Loeper R. 2002. Trophic niche overlap between flatfishes in a nursery area on the Portuguese coast. *Sci. Mar.* 66: 293–300.
- Cabral H, Catarino AI, Figueiredo J, Garcia J, Henriques M. 2003. Feeding ecology, age, growth and sexual cycle of the Portuguese sole, *Synaptura lusitanica*. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 83: 613–618.
- Campana SE. 2001. Accuracy, precision and quality control in age determination, including a review of the use and abuse of age validation methods. *J. Fish Biol.* 59: 197–242.
- Campana SE, Annand MC, McMillan JI. 1995. Graphical and statistical methods for determining the consistency of age determinations. *Trans. Am. Fish. Soc.* 124: 131–138.
- Cerrato RM. 1990. Interpretable statistical tests for growth comparisons using parameters in the von Bertalanffy equation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47: 1416–1426.
- Chang WB. 1982. A statistical method for evaluating the reproducibility of age determinations. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 39: 1208–1210.
- Deniel C. 1981. Les poissons plats en baie de Douarnenez. Reproduction, croissance et migration des Bothidae, Scophthalmidae, Pleuronectidae et Soleidae. These d'Etat, Université de Brest, 476 pp.
- Deniel C. 1990. Comparative study of growth of flatfishes on the west coast of Brittany. *J. Fish Biol.* 37: 149–166.
- Deniel C, Le Blanc C, Rodriguez A. 1989. Comparative study of sexual cycles, oogenesis and spawning of two Soleidae, *Solea lascaris* and *S. impar*, on the western coast of Brittany. *J. Fish Biol.* 35: 49–58.
- Dinis MT. 1986. Quatre soleidae de l'estuaire du Tage. Reproduction et croissance. Essai d'élevage de *Solea senegalensis* Kaup. Ph.D. thesis, Université de Brest, 347 pp.
- Dwyer KS, Stephen JW, Campana SE. 2003. Age determination, validation and growth of Grand Bank yellowtail flounder (*Limanda ferruginea*). *ICES J. Mar. Sci.* 60: 1123–1138.
- Félix PM, Vinagre C, Cabral HN. 2011. Life-history traits of flatfish in the Northeast Atlantic and Mediterranean Sea. *J. Appl. Ichthyol.* 27: 100–111.
- Gibson RN. 2005. The behaviour of flatfishes. In: Gibson RN (ed.), Flatfishes: Biology and Exploitation. Blackwell Science, Oxford, pp. 213–239.
- Howell BR, Yamashita Y. 2005. Aquaculture and stock enhancement. In: Gibson RN (ed.), Flatfishes: Biology and Exploitation. Blackwell Science, Oxford, pp. 347–371.
- Kjesbu OS, Witthames PR. 2007. Evolutionary pressure on reproductive strategies in flatfish and groundfish: Relevant concepts and methodological advancements. *J. Sea Res.* 58: 23–34.
- Laffargue P, Lagardère F, Rijnsdorp AD, Fillon A, Amara R. 2007. Growth performances of juvenile sole *Solea solea* under environmental constraints of embayed nursery areas. *Aquat. Living Resour.* 20: 213–221.
- Landa J, Piñeiro C, Pérez N. 1996. Megrim (*Lepidorhombus whiffiagonis*) growth patterns in the northeast Atlantic. *Fish. Res.* 26: 279–294.
- Link JS, Fogarty MJ, Langton RW. 2005. The trophic ecology of flatfishes. In: Gibson RN (ed.), Flatfishes: Biology and Exploitation. Blackwell Science, Oxford, pp. 185–212.
- Matta ME, Black BA, Wilderbuer TK. 2010. Climate-driven synchrony in otolith growth-increment chronologies for three Bering Sea flatfish species. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 413: 137–145.
- cuando alcanzan aproximadamente el 35–40% de su longitud máxima (característica genotípica). Después del primer año, se observan diferencias en el crecimiento relacionadas con las condiciones ambientales de los hábitats y la disponibilidad de alimento (patrón fenotípico) (Kjesbu y Witthames 2007), excepto en la costa portuguesa, donde alcanzan el 52–60% de su talla máxima durante el primer año.
- Los resultados obtenidos pueden utilizarse para la evaluación de la población y en la estimación de las tasas de mortalidad. Desde el punto de vista de la conservación de esta especie, mejorar el conocimiento de este pez plano ayudará a predecir las respuestas a la intensidad pesquera que se ejerza sobre la población y, por ende, permitirá una mejor gestión de su población (Félix *et al.* 2011).

AGRADECIMIENTOS

Este estudio fue financiado por el Gobierno de Canarias. Los autores agradecen a los revisores anónimos los comentarios y críticas realizados sobre el manuscrito.

- McCurdy WJ, Panfili J, Meunier FJ, Geffen AJ, de Pontual H. 2002. Preparation of calcified structures. In: Panfili J, de Pontual H, Troadec H, Wright PJ (eds.), Manual of Sclerochronology. Ifremer-IRD edition, Brest, pp. 331–357.
- Morales-Nin B, Panfili J. 2002a. Indirect validation. In: Panfili J, de Pontual H, Troadec H, Wright PJ (eds.), Manual of Sclerochronology. Ifremer-IRD edition, Brest, pp. 135–9137.
- Morales-Nin B, Panfili J. 2002b. Age estimation. In: Panfili J, de Pontual H, Troadec H, Wright PJ (eds.), Manual of Sclerochronology. Ifremer-IRD edition, Brest, pp. 91–98.
- Nash RDM, Geffen AJ. 2005. Age and growth. In: Gibson RN (ed.), Flatfishes: Biology and Exploitation. Blackwell Science, Oxford, pp. 138–163.
- Pajuelo JG, Lorenzo JM. 2008. Reproductive characteristics of the sand sole *Pegusa lascaris* (Soleidae) from the eastern-central Atlantic. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 88: 629–635.
- Panfili J, Morales-Nin B. 2002. Semi-direct validation. In: Panfili J, de Pontual H, Troadec H, Wright PJ (eds.), Manual of Sclerochronology. Ifremer-IRD edition, Brest, pp. 129–134.
- Pitcher TJ, Macdonald PDM. 1973. Two models for seasonal growth in fishes. *J. Appl. Ecol.* 10: 597–606.
- Quéro J-C, Desoutter M, Lagardère F. 1986. Soleidae. In: Whitehead JP, Bauchot M-L, Hureau J-C, Nielsen J, Tortonese E. (eds.), Fishes of the Northeastern Atlantic and Mediterranean. UNESCO, Paris, pp. 1308–1324.
- Ricker WE. 1973. Linear regressions in fishery research. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 30: 409–434.
- Rijnsdorp AD, Witthames PR. 2005. Ecology of reproduction. In: Gibson RN (ed.), Flatfishes: Biology and Exploitation. Blackwell Science, Oxford, pp. 68–93.
- Schnute J. 1981. A versalite growth model with statistically stable parameters. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 38: 1128–1140.
- Teixeira CM, Pinheiro N, Cabral HN. 2009. Feeding ecology, growth and sexual cycle of the sand sole, *Solea lascaris*, along the Portuguese coast. *J. Mar. Biol. Assoc. UK* 89: 621–627.
- Teixeira CM, Batista MI, Cabral HN. 2010. Diet, growth and reproduction of four flatfishes on the Portuguese coast. *Sci. Mar.* 74: 223–233.

- Vinagre C, Fonseca V, Cabral H, Costa MJ. 2006. Habitat suitability index models for the juvenile soles, *Solea solea* and *Solea senegalensis*: defining variables for management. *Fish. Res.* 82: 140–149.
- Vinagre C, Amara R, Maia A, Cabral HN. 2008. Latitudinal variation in spawning season and growth of 0-group sole, *Solea solea* (L.). *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 78: 521–528.
- Wright PJ, Panfili J, Morales-Nin B, Geffen AJ. 2002. Otoliths. In: Panfili J, de Pontual H, Troadec H, Wright PJ (eds.), *Manual of Sclerochronology*. Ifremer-IRD edition, Brest, pp. 31–57.

*Received July 2010;
accepted April 2011.*