

## Variación estacional del crecimiento y la mortalidad de larvas de *Syacium gunteri* (Piscis: Paralichthyidae) en el sur del Golfo de México (ciclos, 1992 y 1993)

### Seasonal variation in growth and mortality of larval *Syacium gunteri* (Piscis: Paralichthyidae) in the southern Gulf of Mexico (1992 and 1993)

A Sánchez-Iturbe, C Flores-Coto\*, F Zavala-García

Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Universidad Nacional Autónoma de México, Av. Universidad 3000, Coyoacán, Apartado postal 70-305, México 04510 DF. \* E-mail: coto@mar.icmyl.unam.mx

#### Resumen

Se analizó la variación estacional del crecimiento y la mortalidad de las larvas de *Syacium gunteri* en el sur del Golfo de México. Se obtuvieron muestras de plancton, así como datos de temperatura y salinidad en ocho cruceros durante 1992 y 1993. El crecimiento de las larvas se estimó a partir de las marcas diarias en los otolitos sagitta, usando el modelo de Laird-Gompertz que dió las mejores estimaciones de la talla de eclosión. El promedio de crecimiento diario (PCD) y la talla de eclosión (TE) mostraron un patrón de variación cíclico. Cada año los valores más altos se registraron en primavera (PCD = 0.19 mm d<sup>-1</sup> y TE = 1.47 mm, en 1992; PCD = 0.23 mm d<sup>-1</sup> y TE = 1.58 mm, en 1993) y los más bajos en invierno (PCD = 0.14 mm d<sup>-1</sup> y TE = 1.08 mm, 1992; PCD = 0.15 mm d<sup>-1</sup> y TE = 1.21 mm, 1993). Los patrones de variación de estos parámetros estuvieron directa y estrechamente relacionados con los de la temperatura. El coeficiente de mortalidad varió de 0.05 a 0.26, también con un patrón cíclico, pero inverso al del crecimiento y la temperatura. La mejor relación entre el crecimiento y la talla de eclosión con respecto a la temperatura está en su variación cíclica. Los patrones cíclicos no están bien documentados en áreas tropicales y subtropicales como en el sur del Golfo de México, donde el desove de los peces ocurre todo el año y la primavera podría ser considerada el principio del ciclo, con cohortes primaverales que crecen más rápido mientras que las de invierno serían las últimas, con menor tasa de crecimiento. El cambio de temperatura mayor que ocurre de invierno a primavera podría ser el factor que dispare estos eventos.

*Palabras clave:* *Syacium gunteri*, crecimiento, mortalidad, larvas.

#### Abstract

The seasonal variation in growth and mortality of *Syacium gunteri* larvae in the southern Gulf of Mexico was analyzed. Plankton samples, as well as temperature and salinity measurements were obtained during eight cruises in 1992 and 1993. Larval growth was estimated based on daily marks on sagitta otoliths, using the Laird-Gompertz model since it yielded the best hatching size (HS) estimates. Mean daily growth (MDG) and HS showed a cyclical variation pattern. In both years the highest values were recorded in spring (1992, MDG = 0.19 mm d<sup>-1</sup> and HS = 1.47 mm; 1993, MDG = 0.23 mm d<sup>-1</sup> and HS = 1.58 mm) and the lowest in winter (1992, MDG = 0.14 mm d<sup>-1</sup> and HS = 1.08 mm; 1993, MDG = 0.15 mm d<sup>-1</sup> and HS = 1.21 mm). The variation pattern of these parameters was directly and closely related to that of temperature. The mortality rate ranged from 0.05 to 0.26, also with a cyclical pattern, but contrary to that of growth and temperature. Cyclical patterns are not well documented for tropical and subtropical areas, such as the southern Gulf of Mexico, where fish spawn throughout the year and spring may be considered the beginning of the cycle, with spring cohorts showing the highest growth rates and those of winter the lowest. The greater change in temperature that occurs from winter to spring may be the factor triggering these events.

*Key words:* *Syacium gunteri*, growth, mortality, larvae.

#### Introducción

*Syacium gunteri* (Ginsburg 1933) es una especie marina que se distribuye en el Atlántico Occidental, desde las costas del Golfo de México hasta Brasil (Cervigón 1966, Topp y Hoff 1972, Walls 1975, Darnell *et al.* 1983). Es una especie demersal que habita en la plataforma media, principalmente en fondos fangosos y arenosos, asociada a bancos de camarón café (*Penaeus aztecus*) y que alcanza tallas de hasta 28 cm (Hoese y Moore 1977, Darnell *et al.* 1983).

En el sur del Golfo de México es una de las especies más abundantes entre los Pleuronectiformes, con sus mayores

#### Introduction

*Syacium gunteri* (Ginsburg 1933) is distributed in the western Atlantic Ocean, from the Gulf of Mexico to Brazil (Cervigón 1966, Topp and Hoff 1972, Walls 1975, Darnell *et al.* 1983). This demersal marine species inhabits the middle shelf, mainly in sandy and muddy bottoms, in association with the brown shrimp (*Penaeus aztecus*), reaching sizes of 28 cm (Hoese and Moore 1977, Darnell *et al.* 1983).

It is one of the most abundant species of Pleuronectiformes in the southern Gulf of Mexico. The highest abundances have been recorded in areas related to the terrigenous province and

abundancias registradas en áreas relacionadas con la provincia terrígena y el aporte de aguas continentales, frente a la Laguna de Términos y la desembocadura del sistema fluvial Grijalva-Usumacinta (Sánchez-Gil *et al.* 1981, Yáñez-Arancibia y Sánchez-Gil 1986, Sánchez-Gil *et al.* 1994). Su principal época de reproducción es de mayo a septiembre, durante la época de lluvias (García-Abad 1985).

A pesar de su abundancia y potencial pesquero, se sabe poco sobre sus primeras fases de desarrollo, aunque existen algunos trabajos que analizan la distribución y abundancia de Pleuronectiformes (Flores-Coto *et al.* 1991); que describen la edad y crecimiento de larvas de diferentes especies del mismo orden, incluso de *S. gunteri* (Flores-Coto *et al.* 1992); y una breve monografía de esta especie por Sánchez-Iturbe (1993). Sin embargo, ninguno de estos estudios tiene la secuencia de muestreo adecuada para analizar la variación estacional del crecimiento de las larvas.

Los estudios sobre el crecimiento de larvas son muy importantes pues constituyen la base para la estimación de las tasas de mortalidad y sobrevivencia de los peces durante sus etapas larvarias (Cushing 1975). A su vez, el éxito o falla en el reclutamiento de las poblaciones adultas está íntimamente ligado a la variación de estos parámetros (Houde 1987).

La variabilidad observada en las tasas de crecimiento, particularmente cuando se combinan con pequeños cambios en la tasa de mortalidad, pueden causar diferencias de un orden de magnitud en la sobrevivencia de las larvas (Comyns *et al.* 2003) y, consecuentemente, impactar en el tamaño de las poblaciones de adultos.

El crecimiento y la mortalidad dependen de factores que fluctúan estacionalmente. Entre éstos, los más importantes son la temperatura, la salinidad, la disponibilidad de alimento y los predadores. Diferencias estacionales en el crecimiento y la mortalidad han sido puestas de manifiesto por diversos autores (Nixon y Jones 1997, Xiao 1999, Wang y Tzeng 1999, Neuman *et al.* 2001). Sin embargo, en el sur del Golfo de México no se han realizado trabajos de esta naturaleza con ninguna especie. El objetivo de esta investigación fue analizar la variabilidad en el crecimiento y mortalidad de la fase larvaria de *S. gunteri* durante las diferentes estaciones de dos ciclos anuales (1992 y 1993).

## Materiales y métodos

El área de estudio comprendió la porción del sur del Golfo de México entre 18–20°N y 91–94°W. Incluyó 22 estaciones distribuidas a lo largo de la plataforma continental en cuatro transectos frente a las bocas de los principales sistemas estuáricos, desde la Laguna Machona en Tabasco hasta la Laguna de Términos en Campeche (fig. 1). El material biológico y los datos abióticos provienen de ocho cruceros oceanográficos realizados del 12 al 20 de febrero (invierno), del 10 al 26 de junio (primavera), del 10 al 21 de septiembre (verano), del 7 al 16 de noviembre (otoño) de 1992, y del 10 al 20 de febrero (invierno), del 7 al 11 mayo (primavera), del 13 al 22 de agosto

fresh-water input, off Términos Lagoon and the mouth of the Grijalva-Usumacinta river system (Sánchez-Gil *et al.* 1981, Yáñez-Arancibia and Sánchez-Gil 1986, Sánchez-Gil *et al.* 1994). Its main breeding season occurs from May to September during the rainy season (García-Abad 1985).

Despite the abundance and fishery potential of *S. gunteri*, little is known about its early stages of development. Flores-Coto *et al.* (1991) analyzed the distribution and abundance of Pleuronectiformes; Flores-Coto *et al.* (1992) described the age and growth of larvae of different species of the same order, including *S. gunteri*; and Sánchez-Iturbe (1993) provided a brief monograph of this species. None of these studies, however, used a suitable sampling scheme to determine the seasonal variation in larval growth.

Studies on larval growth are important since they provide the groundwork for the calculation of survival and mortality rates of fish larvae (Cushing 1975). In turn, recruitment success or failure in adult populations is closely linked to the variation of these parameters (Houde 1987).

The observed variability in growth rates, especially when combined with small changes in mortality rates, can cause differences of one order of magnitude in larval survival (Comyns *et al.* 2003), thus impacting the size of adult populations.

Growth and mortality of fish species depend on seasonally fluctuating factors, the most important being temperature, salinity, food availability and predators. Seasonal differences in growth and mortality have been reported by several authors (Nixon and Jones 1997, Xiao 1999, Wang and Tzeng 1999, Neuman *et al.* 2001), but similar studies have not been conducted on any species in the southern Gulf of Mexico. This work aimed to analyze the seasonal variability in growth and mortality of the larval phase of *S. gunteri* during two annual cycles (1992 and 1993).

## Material and methods

The study area is located in the southern Gulf of Mexico (18–20° N, 91–94° W). Twenty-two sampling stations were established along four transects over the continental shelf, off the mouths of the main estuarine systems from Machona Lagoon in Tabasco to Términos Lagoon in Campeche (fig. 1). The biological material and abiotic data were obtained during eight seasonal cruises conducted in 1992 and 1993: 12–20 February (winter), 10–26 June (spring), 10–21 September (summer) and 7–16 November (autumn) 1992; and 10–20 February (winter), 7–11 May (spring), 13–22 August (summer) and 4–14 November (autumn) 1993. Salinity and temperature of the water column were measured at each station using a CTD, from the surface to the bottom; however, for this study we considered only the mean salinity and temperature data obtained for the first 20 m of the surface layer and only for those stations where *S. gunteri* was caught.

Ichthyoplankton samples were obtained using Bongo nets of 333- and 505- $\mu$ m mesh size, except during the February, August and November 1993 cruises, when nets of 75-cm

(verano) y del 4 al 14 de noviembre (otoño) de 1993. La salinidad y la temperatura de la columna de agua se obtuvieron con CTD en cada estación de muestreo, de la superficie al fondo. Sin embargo, en este estudio sólo se consideraron los promedios de salinidad y temperatura de los 20 m de la capa superficial y sólo de las estaciones donde se capturó *S. gunteri*.

Las muestras de ictioplancton se obtuvieron con redes Bongo de 333 y 505  $\mu\text{m}$  de malla, excepto durante los cruceros de febrero, agosto y noviembre de 1993 en que se emplearon redes de 75 cm de diámetro y 505  $\mu\text{m}$  malla. Cada red estuvo provista con un contador de flujo. Las muestras se fijaron con formaldehído al 4% y después se transfirieron a alcohol al 70%. De las muestras de la red de 505  $\mu\text{m}$  se sacaron todas las larvas de peces y las de *S. gunteri* fueron medidas en su longitud patrón o notocordal. La abundancia se estandarizó como el número de larvas en 100  $\text{m}^3$ .

### Crecimiento

La tasa de crecimiento de la especie se obtuvo a partir de la edad de las larvas, la que a su vez se determinó contando los anillos o marcas diarias en los otolitos. Con tal fin los otolitos sagitta fueron extraídos de las larvas y montados en una resina comercial (Flo-texx). Se realizaron tres lecturas, descartando para el análisis aquellas en las que se tuvieron diferencias mayores a dos marcas.

En este trabajo se supuso la formación diaria de anillos de crecimiento en *S. gunteri* que, aunque no ha sido validada experimentalmente para esta especie, lo ha sido para muchas otras (Pannella 1971, 1974, en Taubert y Coble 1977; Methot y Kramer 1979; Townsend y Graham 1981; Ré 1983, 1984; Campana y Nielson 1985), incluso para *Chloroscombrus chrysurus* (Leffler y Shaw 1992), una especie del norte del Golfo de México también común en la zona de estudio.

Los otolitos se obtuvieron de conjuntos de larvas que abarcaron de la menor hasta la mayor talla registrada en cada crucero.

Al número de marcas diarias contadas en los otolitos se agregaron dos, que corresponden al tiempo transcurrido entre la eclosión y la formación de la primera marca. Este periodo de dos días se ha usado para el análisis de crecimiento de otras especies en el área (Flores-Coto *et al.* 1998, Sánchez-Ramírez y Flores-Coto 1998).

Para determinar la tasa de crecimiento, los datos de edad-talla se ajustaron con los modelos lineal, exponencial, logístico y Laird-Gompertz (Gompertz 1825, Laird *et al.* 1965) y, aunque el coeficiente de correlación siempre fue alto, el último modelo fue seleccionado porque ofreció la mejor estimación de la talla de eclosión (TE).

La variación estacional del crecimiento a lo largo de los dos ciclos anuales fue analizada usando el promedio de crecimiento diario (PCD) de los primeros 50 días de vida para cada grupo de larvas. Es decir, de las tallas estimadas con el modelo se determinó el incremento en milímetros día a día y se obtuvo el promedio de los primeros 50 días, considerando que esta es

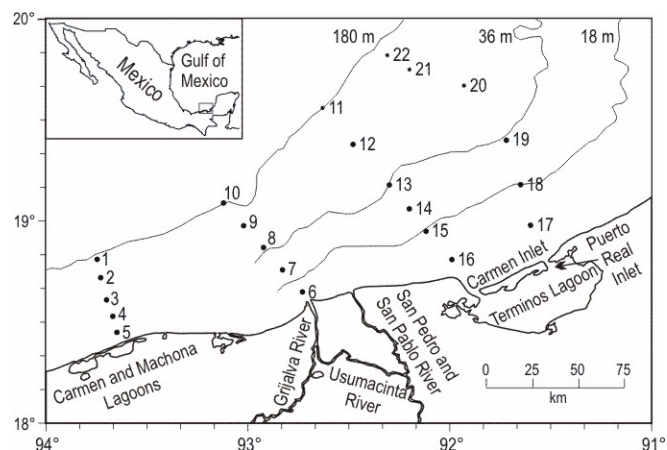


Figura 1. Localización del área de estudio en el sur del Golfo de México.  
Figure 1. Location of the study area in the southern Gulf of Mexico.

diameter and 505- $\mu\text{m}$  mesh were employed. Each net was equipped with a flowmeter. The samples were first fixed with 4% formaldehyde and then transferred to 70% alcohol. All the fish larvae from the 505- $\mu\text{m}$  net were removed and those of *S. gunteri* were measured for standard or notochord length. Abundance was standardized as the number of larvae in 100  $\text{m}^3$ .

### Growth

The growth rate of *S. gunteri* was obtained based on the age of the larvae, which in turn was determined by counting the daily rings or marks in the otoliths. For this, the sagitta otoliths were removed from the larvae and mounted on a commercial resin (Flo-texx). Three readings were made, discarding those that had differences of more than two marks.

In this work we assumed the formation of daily growth rings. Though this has not been validated experimentally for *S. gunteri*, it has been determined for many other species (Pannella 1971, 1974, in Taubert and Coble 1977; Methot and Kramer 1979; Townsend and Graham 1981; Ré 1983, 1984; Campana and Nielson 1985), including *Chloroscombrus chrysurus* (Leffler and Shaw 1992), a species from the northern Gulf of Mexico but common in our study area.

The otoliths were obtained from groups of larvae ranging from the smallest to the largest size recorded in each cruise.

Two marks were added to the number of daily rings counted, corresponding to the time elapsed between hatching and the formation of the first mark. This two-day period has been used to analyze growth in other species of the region (Flores-Coto *et al.* 1998, Sánchez-Ramírez and Flores-Coto 1998).

To determine the growth rate, the age-size data were fitted to linear, exponential, logistic and Laird-Gompertz models. Even though the correlation coefficient was always high, the Laird-Gompertz model (Gompertz 1825, Laird *et al.* 1965) was selected because it offered the best hatching size (HS) estimates.

la duración de la etapa planctónica de *S. gunteri*, como puede deducirse de las larvas más viejas capturadas en las diferentes estaciones del año.

Para el análisis de sobrevivencia y mortalidad se calculó la abundancia de larvas para clases de talla de 1 mm, para cada estación del año, con base en la siguiente expresión:

$$A_{ij} = (N_{ij}/V_i) 100$$

donde  $A_{ij}$  es el número de larvas de clase de talla  $j$  en 100 m<sup>3</sup> en la estación de muestreo  $i$ ,  $N_{ij}$  es el número de larvas de clase de talla  $j$  en la estación de muestreo  $i$ , y  $V_i$  es el volumen filtrado (m<sup>3</sup>) en la estación de muestreo  $i$ .

Para cada crucero se calculó el promedio de abundancia de larvas de cada clase de talla de 1 mm de longitud patrón o notocordal.

$$\bar{A}_j = \left( \sum_{i=1}^n A_{ji} \right) / N_c$$

donde  $\bar{A}_j$  es el promedio de abundancia de larvas de la clase de talla  $j$  y  $N_c$  el número de estaciones de colecta en el crucero  $c$  (sólo se consideraron las estaciones positivas, las que registraron presencia de larvas de *S. gunteri*).

Se determinó la tasa instantánea de mortalidad para cada crucero con base en un modelo exponencial del decremento de la abundancia diaria de larvas, en función de la edad:

$$A_t = a \exp(-Zt)$$

donde  $A_t$  es la abundancia diaria de larvas (la cual resulta de dividir los valores de abundancia por el tiempo de residencia de la clase de talla considerada),  $Z$  es la tasa instantánea de mortalidad,  $a$  una constante y  $t$  la edad en días.

El tiempo de residencia (en días) se calculó de la diferencia entre la edad máxima y la edad mínima, para cada intervalo de talla de 1 mm de longitud patrón. Los valores de edad se obtuvieron a partir del modelo de crecimiento de Laird-Gompertz.

Las larvas menores de 2 mm no fueron consideradas en el análisis de mortalidad dado que su abundancia pudo estar subestimada, ya que muchas de ellas escapan a través de la malla de 505 µm debido a que el tamaño de esas larvas es menor que la máxima dimensión del poro de malla (0.714 mm).

## Resultados

Durante las ocho campañas se capturaron larvas de *S. gunteri* con una densidad media de 1.6 a 15.0 larvas/100 m<sup>3</sup> y con un patrón de variación similar en ambos años en el que las mayores densidades de larvas se registraron en primavera (tabla 1).

El número de organismos empleados para determinar las tasas de crecimiento y mortalidad de *S. gunteri* variaron en cada estación del año según el total de larvas capturadas y la

The seasonal variation of growth during the two annual cycles was analyzed based on the mean daily growth (MDG) of the first 50 days of life for each group of larvae; that is, from the sizes estimated by the model, the day-to-day increment (in millimeters) was determined and the mean of the first 50 days was obtained, considering that this is the duration of the planktonic stage of *S. gunteri*, as inferred from the oldest larvae captured in the different seasons.

To analyze survival and mortality, larval abundance was calculated for 1-mm size classes, for each season, according to the following equation:

$$A_{ij} = (N_{ij}/V_i) 100$$

where  $A_{ij}$  is the number of larvae in 100 m<sup>3</sup> of size class  $j$  at station  $i$ ,  $N_{ij}$  is the number of larvae of size class  $j$  at station  $i$  and  $V_i$  is the filtered volume (m<sup>3</sup>) at station  $i$ .

Mean larval abundance of each 1-mm standard or notochord length size class was calculated for each cruise.

$$\bar{A}_j = \left( \sum_{i=1}^n A_{ji} \right) / N_c$$

where  $\bar{A}_j$  is the mean abundance of larvae of size class  $j$  and  $N_c$  is the number of positive sampling stations on cruise  $c$  (only those stations where *S. gunteri* larvae occurred were considered).

The instantaneous mortality rate was determined for each cruise based on an exponential model of the decrease of daily larval abundance according to age:

$$A_t = a \exp(-Zt)$$

where  $A_t$  is the daily larval abundance (obtained by dividing the mean abundance values by the residence time of the size class considered),  $Z$  is the instantaneous mortality rate,  $a$  is a constant and  $t$  is the age in days.

The residence time (in days) was calculated from the difference between maximum and minimum age, for each 1-mm standard length size class. The age values were obtained from the Laird-Gompertz growth model.

Larvae smaller than 2 mm were not considered in the mortality analysis since their abundance may have been underestimated. As the size of these larvae is smaller than the maximum dimension of the mesh size (0.714 mm), many could have escaped through the 505-µm net.

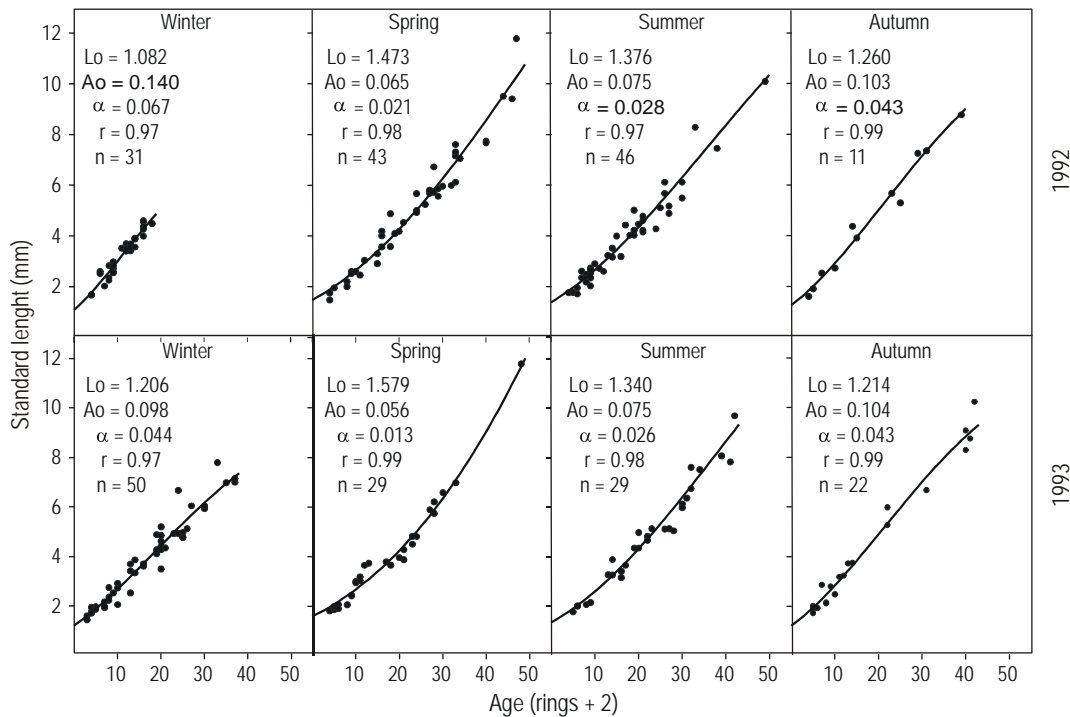
## Results

*Syacium gunteri* larvae were caught during the eight cruises, with mean densities of 1.6 to 15.0 larvae/100 m<sup>3</sup> and a similar variation pattern in both years. Highest larval densities were recorded in spring (table 1).

**Tabla 1.** Variación de la temperatura y la salinidad, y de diferentes parámetros medidos en las larvas de *Syacium gunteri* a lo largo de dos ciclos anuales (1992 y 1993) en el sur del Golfo de México. A = abundancia media de larvas en 100 m<sup>3</sup>, RC = límites de las tallas capturadas, RM = límites de las tallas usadas en el modelo, ADG = promedio de crecimiento diario en los primeros 50 días.

**Table 1.** Variation of temperature and salinity, and of different parameters measured for *Syacium gunteri* larvae during two annual cycles (1992 and 1993) in the southern Gulf of Mexico. A = mean larval abundance in 100 m<sup>3</sup>, RC = range of sizes caught, RM = range of sizes used in the model, MDG = mean daily growth of the first 50 days.

Season	A	RC (mm)	RM (mm)	MDG (mm d <sup>-1</sup> )	Mortality (%)	Survival (%)	Temperature (°C)	Salinity (psu)
1992								
Winter	8.91	1.46–5.78	1.67–4.56	0.142	23	77	24.48	35.9
Spring	15.03	1.50–11.80	1.50–11.80	0.193	7	93	30.88	34.55
Summer	8.61	1.50–10.10	1.70–10.10	0.175	10	90	30.03	34.5
Autumm	1.64	1.50–11.30	1.60–8.80	0.181	5	95	28.8	34.24
1993								
Winter	2.37	1.26–7.79	1.43–7.79	0.152	8	92	24.46	35.7
Spring	13.10	1.60–12.10	1.80–11.80	0.233	7	93	27.65	36.48
Summer	5.12	1.50–12.10	1.80–9.70	0.181	10	90	27.03	36.97
Autumm	2.56	1.27–10.20	1.70–10.20	0.185	9	91	26.81	36.58



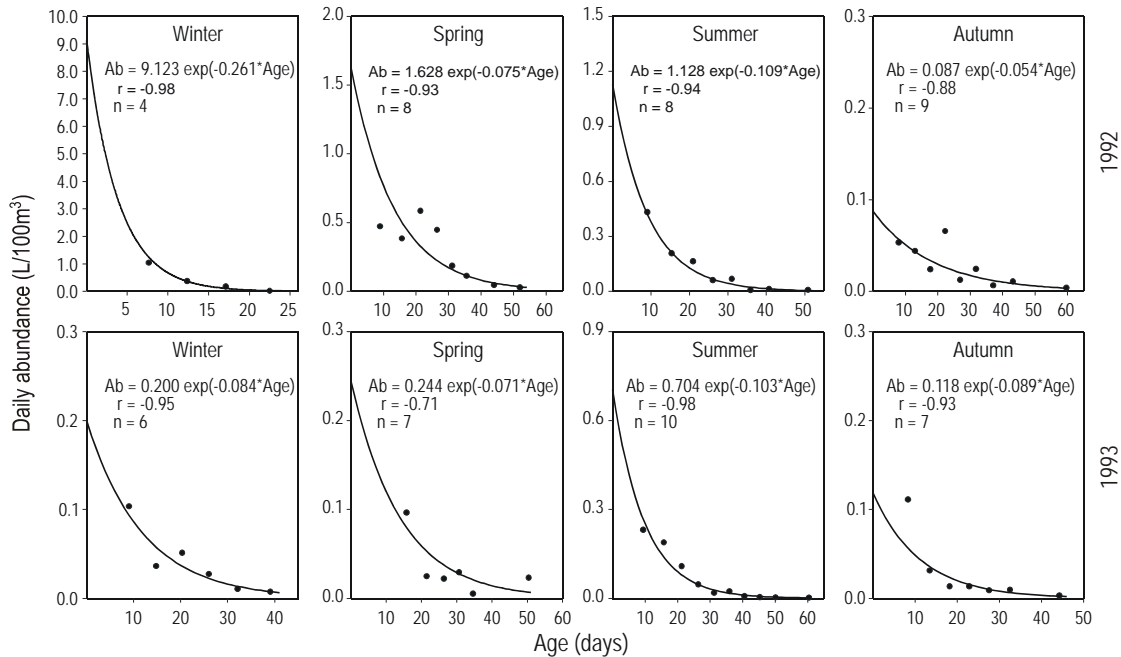
**Figura 2.** Tasas de crecimiento estimadas con el modelo de Laird-Gompertz para larvas de *Syacium gunteri*, durante las cuatro estaciones de 1992 y 1993 en el sur del Golfo de México.

**Figure 2.** Growth rates estimated for *Syacium gunteri* larvae using the Laird-Gompertz model, during the four seasons of 1992 and 1993 in the southern Gulf of Mexico.

disponibilidad de ejemplares para cada clase de talla. Así, por ejemplo, para los dos muestreos de otoño, que el número de larvas fue muy bajo, se usaron sólo 11 en 1992 y 22 en 1993 para estimar el crecimiento (tabla 1, fig. 2).

A pesar de la diferencia en disponibilidad de larvas, los límites de talla fueron similares en la mayoría de las estaciones

The number of organisms used to determine the growth and mortality rates of *S. gunteri* for each season varied depending on how many larvae were captured and on the availability of specimens of each size class. For example, in the two autumn periods, when the number of larvae was very low, only 11 organisms were used in 1992 and 22 in 1993 (table 1, fig. 2).



**Figura 3.** Tasas de mortalidad de las etapas larvarias de *Syacium gunteri* durante las cuatro estaciones de 1992 y 1993 en el sur del Golfo de México, estimados del decremento diario de la abundancia (larvas en 100 m<sup>3</sup>).  
**Figure 3.** Mortality rates of *Syacium gunteri* larvae during the four seasons of 1992 and 1993 in the southern Gulf of Mexico, estimated from the daily decrease in abundance (larvae in 100 m<sup>3</sup>).

del año (1.26 a 12.1 mm), excepto en los inviernos, cuando a pesar de una abundancia relativamente alta de larvas, el tamaño de las más grandes capturadas fue de apenas 5.8 mm en 1992 y 7.8 mm en 1993. Particularmente en invierno de 1992, el corto límite de tallas permitió que sólo se pudieran usar cuatro datos para el cálculo de mortalidad (fig. 3). Aunque hubo una variación relativamente grande en el número de especímenes usados durante las diferentes estaciones del año, los niveles de correlación para el modelo de Laird-Gompertz siempre fueron muy altos ( $r > 0.97$ ) (tabla 1).

*Crecimiento diario*

Con base en el PCD de las larvas de *S. gunteri*, la tendencia de la variación estacional del crecimiento fue muy similar en ambos años, a pesar de que los valores de crecimiento *per se* fueron diferentes de un año al otro (tabla 1). Los valores porcentuales fluctuaron de 4.19% a 4.35%. Dada esta similitud, es evidente que la variación de la tasa de crecimiento tiene un carácter cíclico. Los valores menores por ciclo fueron registrados en invierno (0.14 mm d<sup>-1</sup> en 1992 y 0.15 mm d<sup>-1</sup> en 1993) y los mayores en primavera (0.19 mm d<sup>-1</sup> en 1992 y 0.23 mm d<sup>-1</sup> en 1993); por lo tanto, el cambio más grande ocurrió entre estas dos estaciones. Los valores disminuyeron de primavera hacia verano y aumentaron ligeramente hacia el otoño (fig. 4).

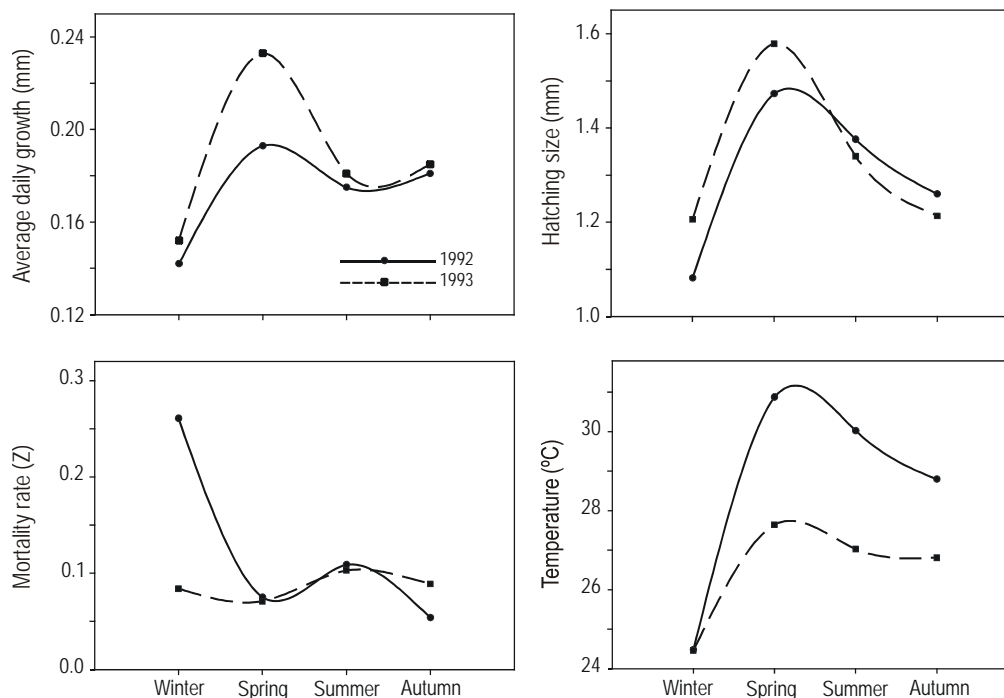
Los resultados de un ANOVA de dos vías para el PCD indicaron diferencias significativas entre estaciones del año ( $P < 0.05$ ). La prueba de Tukey no reveló ninguna diferencia entre los dos inviernos, pero éstos fueron significativamente diferentes del resto. Igualmente, los resultados para la

Despite the differences in larval availability, the size ranges were similar in all the seasons (1.26–12.1 mm) except for winter, when the largest specimens measured only 5.8 mm in 1992 and 7.8 mm in 1993. As a result of the small size recorded for winter 1992, it was only possible to use four data for the mortality calculation (fig. 3). Though the number of specimens used for the different seasons varied considerably, the levels of correlation for the Laird-Gompertz model were always very high ( $r > 0.97$ ) (table 1).

*Daily growth*

According to the MDG of *S. gunteri* larvae, the seasonal variation in growth tended to be similar in both years even though the growth values *per se* were different from one year to the other (table 1), ranging from 4.19% to 4.35%. Given this similarity, it is evident that the variation in growth rate is cyclical. The lowest values in both years were recorded in winter (0.14 mm d<sup>-1</sup> in 1992 and 0.15 mm d<sup>-1</sup> in 1993) and the highest in spring (0.19 mm d<sup>-1</sup> in 1992 and 0.23 mm d<sup>-1</sup> in 1993). The largest change therefore occurred between these two periods, the values decreasing from spring to summer and slightly increasing towards autumn (fig. 4).

The results of a two-way ANOVA for MDG indicated significant differences among seasons ( $P < 0.05$ ). The Tukey test did not reveal differences between the two winter periods, but they were significantly different than the rest. Spring 1993 was different from all the other seasons, but spring 1992 was not significantly different from the summer and autumn periods of both years.



**Figura 4.** Promedio de crecimiento diario, tallas de eclosión y tasa de mortalidad de larvas de *Syacium gunteri*, y temperatura durante las cuatro estaciones de 1992 y 1993 en el sur del Golfo de México. Las tasas de crecimiento y tallas de eclosión se obtuvieron con el modelo de Laird-Gompertz, la mortalidad del decremento diario de la abundancia y la temperatura como el promedio de los primeros 20 m de las estaciones de muestreo donde se capturó a *S. gunteri*.

**Figure 4.** Mean daily growth, hatching size and mortality rate of *Syacium gunteri* larvae, and temperature during the four seasons of 1992 and 1993 in the southern Gulf of Mexico. Growth rate and hatching size were estimated using the Laird-Gompertz model, mortality from the daily decrease in abundance and temperature was the average of the first 20 m at stations where *S. gunteri* was caught.

primavera de 1993 difirieron de los de todas las demás estaciones, pero los de la primavera de 1992 no presentaron diferencias significativas respecto al verano y otoño de ambos ciclos anuales.

#### Talla de eclosión

La TE estimada del modelo de crecimiento para cada estación del año fluctuó entre 1.08 y 1.58 mm. Estos valores son bastante aceptables considerando que las larvas más pequeñas capturadas midieron entre 1.26 y 1.60 mm y ya tenían anillos de crecimiento en los otolitos. La TE al igual que el PCD, siguió un patrón de variación cíclico en el que cada año los valores más bajos se registraron en invierno y los más altos en primavera, decreciendo hacia verano y otoño (fig. 4). Además, como en el caso del PCD, la variación más grande ocurrió entre invierno y primavera.

#### Mortalidad

La tasa de mortalidad ( $Z$ ) estimada para cada estación del año varió en 1992 entre 0.054 (otoño) y 0.261 (invierno), correspondiendo a 5% y 23%; en 1993, los valores fluctuaron de 0.071 (primavera) a 0.103 (verano), equivalentes a tasas de mortalidad de 7% a 10%. En general, los valores del coeficiente de correlación ( $r$ ) fueron altos (fig. 3).

#### Hatching size

The HS estimated from the growth model for each season ranged from 1.08 to 1.58 mm. These values are acceptable considering that the smallest larvae caught measured between 1.26 and 1.60 mm and already had growth rings in the otoliths. Like MDG, HS presented a cyclical variation pattern: in both years the lowest values were recorded in winter and the highest in spring, the values decreasing from summer to autumn (fig. 4) and the largest variation occurring between winter and spring.

#### Mortality

The mortality rates estimated for each season ranged from 0.054 (autumn) to 0.261 (winter) in 1992, corresponding to 5% and 23%, respectively. In 1993 the values ranged from 0.071 (spring) to 0.103 (summer), equivalent to mortality rates of 7% and 10%, respectively. In general, the correlation coefficient values were high (fig. 3).

The mortality rates for both years varied between 0.054 and 0.109, except for winter 1992, when the highest value (0.261) was obtained; however, this value must be taken with caution because only few data were available for the model and, in particular, because the age ranges were very close. No relationship was found between mortality rate and salinity. The variability of mortality during the two years analyzed shows a cyclical

La tasa de mortalidad en los dos años varió entre 0.054 y 0.109, excepto en el invierno de 1992 cuando se registró la más alta (0.261); sin embargo, este valor debe verse con cautela ya que pudiera ser resultado de la escasez de datos para el modelo y principalmente porque los límites de edad fueron muy estrechos. No se encontró relación alguna entre la tasa de mortalidad ( $Z$ ) y la salinidad. Las mortalidad muestra un patrón cíclico de variación durante los dos años analizados, pero inverso a la variación del crecimiento, haciendo pensar en una interdependencia (fig. 4).

### Temperatura y salinidad

Los valores medios de temperatura y salinidad durante los dos ciclos estudiados variaron de 24.46°C a 30.88°C y de 34.2 a 37.0 ups, respectivamente (tabla 1). La variación de estos factores fue disímil pues mientras que la de la temperatura muestra un patrón a través de los dos ciclos, la de la salinidad no, incluso la tendencia entre un año y el otro parece opuesta.

El patrón de variación de temperatura fue cíclico ya que durante los dos años de estudio los valores más bajos se registraron en invierno (24.5°C en ambos años) y los más altos en primavera (30.9°C en 1992 y 27.7°C en 1993), así entre estas dos estaciones del año ocurre el cambio más grande y, más tarde, la temperatura disminuye hacia verano y otoño (fig. 4).

La temperatura parece ser un factor de impacto sobre las variaciones de PCD y TE; su relación siempre fue directa, aunque relativamente débil si se analizan en conjunto los datos de los ocho cruceros (PCD,  $r^2 = 0.27$ ; TE,  $r^2 = 0.45$ ) pero aumenta cuando se analiza cada ciclo de manera independiente (fig. 5).

La relación entre PCD y TE con la temperatura parece estar ligada en un proceso cíclico, dado que sus patrones de variación corresponden en tiempo pero no en magnitud. Esto significa que los menores valores de PCD, TE y temperatura ocurrieron en invierno y los mayores en primavera, disminuyendo hacia otoño e invierno. La variación más notable en todos los parámetros ocurrió entre invierno y primavera. En los dos años analizados, la variación cíclica está relacionada con el fuerte aumento de temperatura de invierno a primavera.

La salinidad no mostró tener una relación con el crecimiento ( $r^2 = 0.02$ ) ni con la talla de eclosión ( $r^2 = 0.0001$ ).

### Discusión

La presencia de larvas de *S. gunteri* durante las cuatro estaciones confirma que el proceso de reproducción de la especie es continuo a lo largo del año, y la mayor cantidad de larvas en primavera permite estimar que ésta es la época de mayor desove. Esto coincide con lo encontrado en los estudios sobre adultos de García-Abad (1985) y Sánchez-Gil *et al.* (1994) quienes refieren que la máxima actividad reproductora de esta especie, en el área de estudio, se presenta de mayo a septiembre.

### Crecimiento, talla de eclosión y mortalidad

Durante los ocho cruceros analizados la tasa de crecimiento diario de las larvas de *S. gunteri* fluctuó de 0.14 a 0.23 mm d<sup>-1</sup>,

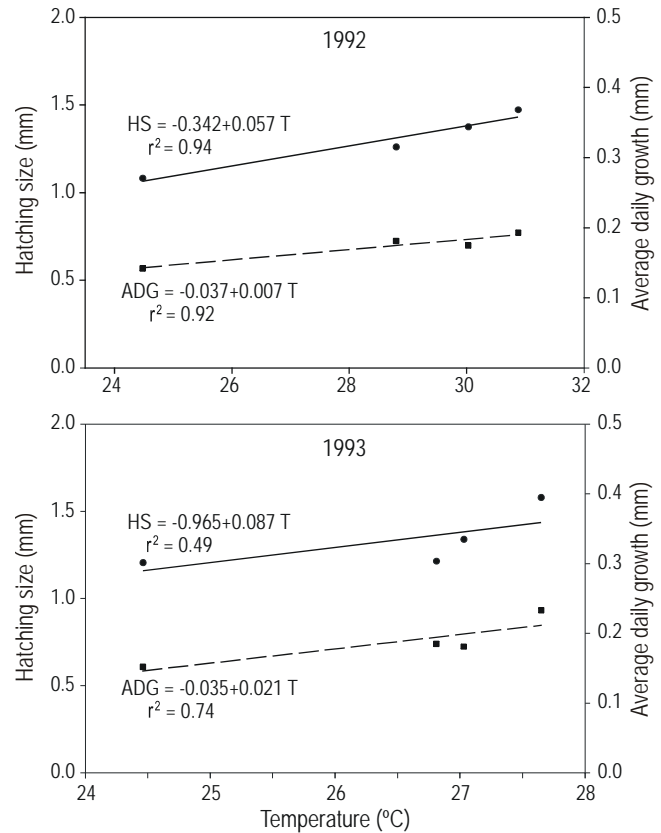


Figura 5. Relación de la temperatura con la talla de eclosión y el promedio de crecimiento diario de larvas de *Syacium gunteri* durante 1992 y 1993.

Figure 5. Relation of temperature with hatching size and mean daily growth of *Syacium gunteri* larvae during 1992 and 1993.

pattern, but contrary to that of growth; this suggests an interdependence (fig. 4).

### Temperature and salinity

Mean temperature and salinity values during 1992 and 1993 ranged from 24.46°C to 30.88°C and from 34.2 to 37.0 psu, respectively (table 1). The variation of these two factors was different. Temperature showed one pattern throughout both annual cycles, but salinity did not, the tendency even differing between one year and the other.

The pattern of temperature variation was cyclical. In both years the lowest values were recorded in winter (24.5°C in 1992 and 1993) and the highest in spring (30.9°C in 1992 and 27.7°C in 1993). The largest change therefore occurs between these two seasons, the temperature then decreasing from summer to autumn (fig. 4).

Temperature seems to have an impact on the variations of MDG and HS. Though the relationship was always direct, it was relatively weak when the data from the eight cruises were pooled ( $r^2 = 0.27$  for MDG and  $r^2 = 0.45$  for HS), but stronger when each cycle was analyzed independently (fig. 5).

The relation of MGT and HS with temperature seems to be linked to a cyclical process, since their variation patterns correspond in time but not in magnitude. The lowest MGT, HS



que corresponden a porcentajes diarios de 4.19% y 4.35%, respectivamente. Estos porcentajes son muy cercanos al ~5% registrado previamente para esta misma especie (Flores-Coto *et al.* 1992, Amooka 2005); sin embargo, ahora resultan ser más precisos ya que se obtuvieron utilizando el modelo de Laird-Gompertz cuya bondad consiste en una mejor interpretación biológica (Kramer y Zweifel 1970, en Warlen 1982).

El crecimiento de los peces durante la fase larvaria parece estar relacionado con la temperatura y principalmente con la disponibilidad de alimento (Houde 1989, Pepin 1991, Hoff y Fuiman 1993, Rutherford y Houde 1995, Rilling y Houde 1999, Limburg *et al.* 1999, Barber y Jenkins 2001). Aunque este aspecto puede generalizarse parcialmente, la mayor o menor influencia de cada uno de estos factores puede variar dependiendo del ambiente y/o la condición de la especie.

Estudios anteriores en el sur del Golfo de México muestran que en primavera y verano ocurren grandes densidades de biomasa zooplanctónica que ocupan las áreas costeras y de plataforma media mostrando una correlación alta con la abundancia del ictioplancton (Flores-Coto *et al.* 1988, Sanvicente-Añorve 1990). En este estudio, las altas tasas de crecimiento observadas en las larvas de *S. gunteri* durante las mismas estaciones (primavera-verano) podrían indicar una relación de dependencia con la alta biomasa zooplanctónica. Rilling y Houde (1999) encontraron que el crecimiento de larvas de *Anchoa mitchilli* en la Bahía de Chesapeake estuvo relacionado positivamente con la temperatura y abundancia del zooplancton. Limburg *et al.* (1999) señalan que *Morone saxatilis* y *M. americana* presentaron las más bajas tasas de crecimiento antes del máximo crecimiento de zooplancton, mientras que las más altas se presentaron después.

Aunque la relación entre altas temperaturas y alta tasas de crecimiento es un hecho generalmente aceptado (Houde 1989, Pepin 1991), hay observaciones contrarias como las realizadas Fey (2001). La dependencia entre crecimiento y temperatura registrada para *S. gunteri* en este estudio sólo es cierta cuando se analizan los datos ciclo por ciclo, pero no en conjunto. Por consiguiente, esta relación no es tan general y debe estudiarse caso por caso, dado que la temperatura puede ser responsable del aumento del crecimiento, pero sólo dentro de ciertos límites óptimos para cada especie (Hoff y Fuiman 1993, Larson y Berlung 1998, Edsall 1999, Steinarsson y Björnsson 1999, Rodríguez-Muñoz *et al.* 2001), y con un elemento de variación cíclica de algún modo independiente de los valores de temperatura *per se*.

Las tasas de crecimiento entre 0.14 y 0.23 mm d<sup>-1</sup> y de mortalidad entre 0.05 y 0.26 registradas para *S. gunteri* son comparables con algunos registros de otros Pleuronectiformes como *Pleuronectes platessa* que ha mostrado una tasa de crecimiento de 0.04 mm d<sup>-1</sup> y una tasa de mortalidad de 0.06 (Harding y Talbot 1973, en Pepin 1991) o *Pseudopleuronectes americanus* con crecimiento de 0.16 mm d<sup>-1</sup> y mortalidad de 0.12 (Pearcy 1962, en Pepin 1991). Por otro lado, especies de otros grupos, como los escómbridos, tienden a crecer rápidamente y tienen una alta tasa de mortalidad (Pepin 1991). Tal es

and temperature values were recorded in winter and the highest in spring, the values decreasing towards autumn and winter. The largest variation in all parameters occurred between winter and spring. The cyclical variation in both years is related to a considerable increase in temperature from winter to spring.

Salinity did not show any relation with either growth ( $r^2 = 0.02$ ) or HS ( $r^2 = 0.0001$ ).

## Discussion

The presence of *S. gunteri* larvae in all four seasons confirms that this species breeds continuously throughout the year. Since larvae were more abundant in spring it is possible to determine that this is the season of greater spawning activity. This coincides with the studies on adults conducted by García-Abad (1985) and Sánchez-Gil *et al.* (1994), who reported that maximum reproductive activity of this species in the study area occurs from May to September.

### *Growth, hatching size and mortality*

The daily growth rate of *S. gunteri* larvae fluctuated during the eight cruises between 0.14 and 0.23 mm d<sup>-1</sup>, corresponding to 4.19% and 4.35%, respectively. These values are slightly lower than the 5% recorded previously for this species (Flores-Coto *et al.* 1992, Amooka 2005), but they are more precise because they were obtained using the Laird-Gompertz model, which offers the best biological interpretation (Kramer and Zweifel 1970, in Warlen 1982).

Fish growth during the larval phase seems to be related to temperature and in particular to food availability (Houde 1989, Pepin 1991, Hoff and Fuiman 1993, Rutherford and Houde 1995, Rilling and Houde 1999, Limburg *et al.* 1999, Barber and Jenkins 2001). Though this aspect can be partially generalized, the greater or lesser influence of each one of these factors may vary depending on the environment and/or the condition of the species.

Previous studies conducted in the southern Gulf of Mexico show that large densities of zooplankton biomass occur during spring and summer in coastal areas and the middle shelf, and that there is a high correlation with the abundance of ichthyoplankton (Flores-Coto *et al.* 1988, Sanvicente-Añorve 1990). In this study, the high growth rates of *S. gunteri* larvae obtained for the same seasons (spring and summer) could be related to the high zooplankton biomass. Rilling and Houde (1999) found that the growth of *Anchoa mitchilli* larvae in Chesapeake Bay was positively related to temperature and zooplankton abundance. Limburg *et al.* (1999) indicated that the growth rates recorded for *Morone saxatilis* and *M. americana* were lowest before zooplankton flourished and highest afterwards.

Though the relationship between high temperatures and high growth rates is generally accepted (Houde 1989, Pepin 1991), observations to the contrary have been reported (Fey

el caso de *Scomber scombrus*, con tasas de crecimiento de 0.57 a 0.69 mm d<sup>-1</sup> y mortalidades de 0.38 a 0.71 (Ware y Lambert 1985, en Pepin 1991) y *Auxis rochei* en el sur del Golfo de México con un crecimiento de 0.41 mm d<sup>-1</sup> y mortalidad de 0.61 (Martínez-Gutiérrez 2001).

La TE de *S. gunteri* para cada estación del año fluctuó entre 1.08 y 1.58 mm y estuvo por debajo de los 1.76 mm registrados por Flores-Coto *et al.* (1992) quienes, a diferencia de este trabajo, usaron un modelo exponencial. Aplicando ese modelo a nuestros datos la TE fluctúa entre 1.82 y 2.0 mm. Estos aspectos justifican la elección del modelo de Laird-Gompertz, ya que éste ofrece la mejor aproximación para la TE. Aunque no hay datos de validación, los valores obtenidos parecen bastante aceptables considerando que las larvas capturadas más pequeñas midieron entre 1.26 y 1.60 mm y ya tenían anillos de crecimiento en los otolitos.

Las tasas de mortalidad fluctuaron entre 0.054 y 0.109. La excepción fue en invierno de 1992 con 0.261, el valor más alto registrado, aunque debe ser considerado con cautela, ya que es resultado de poca información para el modelo y de un grupo de larvas muy pequeñas y límites muy estrechos de edad y tallas entre 2.0 y 5.9 mm. La tasa de mortalidad obtenida para *S. gunteri* en este estudio es muy similar a las estimadas previamente para esta especie por Sánchez-Iturbe (1993) quien encontró valores entre 0.07 y 0.09.

#### Variación estacional

La variación cíclica de crecimiento, TE y mortalidad de las larvas de *S. gunteri*, que es una especie tropical y subtropical, es importante porque probablemente sea un fenómeno relativamente común. No obstante, pocas investigaciones disponen de datos continuos a lo largo de dos o más años de especies en estas áreas.

La variación de crecimiento estacional durante la fase larvaria de los peces puede ser un hecho común en latitudes altas y medias que, sin embargo, no ha sido bien documentado en áreas tropicales o subtropicales. Probablemente existen otros trabajos sobre este tema, pero Xiao (1999) al respecto menciona: "es interesante que *Lates calcarifer* que es una especie de pez tropical y subtropical, todavía exhiba una fuerte estacionalidad en el crecimiento". Ese autor también refiere que esta fuerte estacionalidad del crecimiento parece estar relacionada con cambios, también estacionales, en la disponibilidad de alimento y en la temperatura.

Esa variación cíclica debe relacionarse con varios aspectos, tales como el más rápido crecimiento de las larvas de las primeras cohortes con relación a las siguientes, o que, no obstante que las tasas de crecimiento pueden diferir de un año a otro, la variabilidad entre estaciones del año podría ser similar. Debe haber, por lo tanto, un mecanismo que active el ciclo.

Warlen (1982) encontró que las cohortes al final del periodo de desove de *Micropogonias undulatus* tuvieron tasas de crecimiento más bajas que las del principio. Neuman *et al.* (2001) mostró que las tasas de crecimiento de las cohortes de

2001). The growth-temperature dependence observed in this study for *S. gunteri* is only true when the data are analyzed cycle by cycle, but not altogether. Hence, this relation must be studied case by case, because temperature may be responsible for the increase in growth but only within the optimum ranges for each species (Hoff and Fuiman 1993, Larson and Berlung 1998, Edsall 1999, Steinarsson and Björnsson 1999, Rodríguez-Muñoz *et al.* 2001) and with an element of cyclical variation, in some way independent of the temperature values *per se*.

The growth and mortality rates (0.14–0.23 mm d<sup>-1</sup> and 0.05–0.26, respectively) recorded for *S. gunteri* are comparable to those reported for other Pleuronectiformes. For example, *Pleuronectes platessa* had a growth rate of 0.04 mm d<sup>-1</sup> and a mortality rate of 0.06 (Harding and Talbot 1973, in Pepin 1991), while *Pseudopleuronectes americanus* had a growth rate of 0.16 mm d<sup>-1</sup> and a mortality rate of 0.12 (Pearcy 1962, in Pepin 1991). On the other hand, species from other groups, such as scombrids, tend to grow quickly and have a high rate of mortality (Pepin 1991). Growth and mortality rates of 0.57–0.69 mm d<sup>-1</sup> and 0.38–0.71, respectively, were obtained for *Scomber scombrus* (Ware and Lambert 1985, in Pepin 1991), while 0.41 mm d<sup>-1</sup> and 0.61, respectively, were recorded for *Auxis rochei* in the southern Gulf of Mexico (Martínez-Gutiérrez 2001).

The HS of *S. gunteri* for each season ranged from 1.08 to 1.58 mm and was smaller than the value of 1.76 mm reported by Flores-Coto *et al.* (1992), who used an exponential model. When that model is applied to our data, the HS fluctuates between 1.82 and 2.0 mm. This justifies the reason for choosing the Laird-Gompertz model, which offers the best approximation for HS. Though there are no validation data, the values obtained seem to be acceptable, considering that the smallest larvae caught measured between 1.26 and 1.60 mm and they already had growth rings in the otoliths.

The mortality rate ranged from 0.054 to 0.109, except in winter 1992, when the highest value of 0.261 was recorded. This value must be taken with caution since few data were available for the model and they were obtained from a group of small larvae (2.0–5.9 mm), with small age ranges. Sánchez-Iturbe (1993) estimated a mortality rate between 0.07 and 0.09 for *S. gunteri*; these values are similar to those reported herein.

#### Seasonal variation

The cyclical variation observed for larval growth, HS and mortality of *S. gunteri*, which is a tropical and subtropical species, is important because it is probably a relatively common phenomenon but few studies conducted in these areas report data for two or more consecutive years.

The seasonal variation in growth during the larval phase of fish may commonly occur at high and medium latitudes, but it is not well documented for tropical and subtropical areas. Xiao (1999) mentioned that *Lates calcarifer*, a tropical and

primavera de *Scophthalmus aquosus* eran significativamente más altas que las de otoño. Nixon y Jones (1997) indicaron que las larvas de *M. undulatus* que emigran a los estuarios de Virginia y Carolina del Norte, en EUA, pueden categorizarse como de desove-temprano-crecimiento-rápido, o como desove-tardío-crecimiento-lento. Fey (2001) mostró que el crecimiento de *Clupea harengus* era más rápido en las larvas y juveniles de la primera cohorte y más lento para la segunda cohorte y aún más para la tercera.

Estos resultados son similares a los nuestros suponiendo que en la primavera se da el inicio del periodo de desove para las poblaciones de peces del sur del Golfo de México. Así, las larvas crecen más rápido en primavera que en verano y otoño, y las últimas cohortes, las del invierno, tienen el crecimiento más lento. Con respecto a la variación cíclica del crecimiento, Nixon y Jones (1997) al comparar sus trabajos sobre el crecimiento de larvas de *M. undulatus* en Virginia con los de Warlen (1982) en Carolina del Norte, encontraron patrones consistentes de variabilidad del crecimiento no obstante que las tasas pueden diferir de año a año. Esto coincide con nuestros resultados en los que el patrón de variación fue consistente en los dos años de estudio.

La temperatura podría ser el mecanismo que dispara un proceso de crecimiento más rápido. Esta hipótesis deriva del hecho de que las variaciones cíclicas encontradas tanto en el crecimiento como en la talla de eclosión fueron consistentes durante los dos años de estudio y en estrecha correspondencia con la variación cíclica de la temperatura. De esta correspondencia debe enfatizarse que los cambios más fuertes (PCD y TE) ocurrieron entre invierno y primavera, coincidiendo con el mayor cambio en temperatura ( $>3^{\circ}\text{C}$ ). Los factores que inician el ciclo pueden incluir otros aspectos como el aumento del periodo de luz y probablemente la disponibilidad de alimento.

Las correlaciones obtenidas entre TE y temperatura durante los dos años de estudio (1992,  $r = 0.97$ ; 1993,  $r = 0.70$ ) ofrecen evidencia clara de una dependencia entre ellas. Sin embargo, esta dependencia podría asociarse con un proceso cíclico de la especie, en lugar de con la temperatura *per se*, como puede deducirse de la similitud de la variación en los dos años, independientemente de las diferencias en temperatura. Por otro lado, algunas relaciones TE-temperatura registradas en la literatura son disímiles. Por ejemplo, Powell (1993) encontró una relación negativa para *Brevortia patronus*, en tanto que Powell y Phonlor (1986) indican para la misma especie que no hay efecto de la temperatura sobre la talla de eclosión.

El patrón de variación cíclico de la mortalidad, opuesto al de crecimiento, se ha mencionado para *Sciaenops ocellatus* en el norte del Golfo de México (Rooker *et al.* 1999). Estos patrones opuestos pueden indicar no sólo una interrelación, sino una dependencia clara de la mortalidad con el crecimiento. Esto se ha interpretado en la literatura en el sentido de que los organismos con un crecimiento rápido tienen menos tiempo de exposición en su fase más vulnerable a los cambios medioambientales, lo que aumenta su capacidad y habilidad para escapar de sus depredadores (May 1974, Houde 1989).

subtropical fish, exhibits strong seasonality in growth, apparently related to seasonal changes in food availability and temperature.

The cyclical variation must be related to several aspects, such as that larvae of the first cohort grow more rapidly than those of the following cohorts, or that even though growth rates may differ from year to year, the variability among seasons can be similar. A mechanism must therefore exist that activates the cycle.

Warlen (1982) found that cohorts at the end of the spawning period of *Micropogonias undulatus* had lower growth rates than those at the beginning. Neuman *et al.* (2001) showed that the growth rates of the spring cohorts of *Scophthalmus aquosus* were significantly higher than those of autumn. Nixon and Jones (1997) categorized *M. undulatus* larvae emigrating to the estuaries of Virginia and North Carolina as follows: early spawn/rapid growth or late spawn/slow growth. Fey (2001) showed that growth of *Clupea harengus* was faster for larvae and juveniles of the first cohort and slower for those of the second cohort, and even slower for those of the third.

These results are similar to ours, assuming that the spawning period of fish populations from the southern Gulf of Mexico begins in spring. Thus, larvae grow more rapidly in spring than in summer and autumn, and the last cohorts, i.e. those of winter, have the lowest growth rates. Regarding the cyclical variation of growth, Nixon and Jones (1997) compared the results of their study on *M. undulatus* larvae in Virginia with those obtained by Warlen (1982) for the same species in North Carolina and found consistent patterns of growth variability, even though the rates can differ from year to year. This coincides with our results since the pattern of variation was consistent in the two years of the study.

Temperature may be the mechanism triggering a more rapid growth process. This hypothesis derives from the fact that the cyclical variation for both growth and HS was consistent during both years and closely related to the cyclical variation of temperature. It is important to note that the strongest changes in MDG and HS occurred between winter and spring, coinciding with the greatest change in temperature ( $>3^{\circ}\text{C}$ ). Other possible factors initiating the cycle may be increased daylight hours and food availability.

The correlations obtained between HS and temperature for the two years of study (1992,  $r = 0.97$ ; 1993,  $r = 0.70$ ) show clear evidence of interdependence; however, this may be associated with a cyclical process rather than with the temperature *per se*, as can be inferred from the similarity of the variation in both years, regardless of the differences in temperature. On the other hand, some HS-temperature relationships reported in the literature are different. For example, Powell (1993) found a negative relation for *Brevortia patronus*, whereas for the same species Powell and Phonlor (1986) indicate that temperature does not affect HS.

A cyclical variation pattern of mortality contrary to that of growth has been reported for *Sciaenops ocellatus* in the northern Gulf of Mexico (Rooker *et al.* 1999). These opposite

## Agradecimientos

Los autores agradecen a la Dirección General de Personal Académico por el financiamiento de este estudio a través de los programas IN202292 y IN203893 y al CONACYT por la beca para A. Sánchez-Iturbe. También agradecen a los revisores anónimos por sus acertados comentarios que ayudaron a mejorar este trabajo.

## Referencias

Amooka K. 2005. [Http://www.fishbase.org](http://www.fishbase.org). *Syacium gunteri*.  
 Barber MC, Jenkins GP. 2001. Differential effects of food and temperature lead to decoupling of short-term otolith and somatic growth rates in juvenile King George whiting. *J. Fish Biol.* 58: 1320–1330.  
 Campana SE, Nielson JD. 1985. Microstructure of fish otoliths. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 42: 1014–1032.  
 Cervigón F. 1996. Los peces marinos de Venezuela. Estación de Investigaciones Marinas de Margarita. Fundación La Salle de Ciencias Naturales, Caracas. Monogr. 1 y 2: 1–951, 385 figs.  
 Comyns BH, Shaw RF, Lyczkowsky-Shultz J. 2003. Small-scale spatial and temporal variability in growth and mortality of fish larvae in the subtropical northcentral Gulf of Mexico: Implications for assessing recruitment success. *Fish. Bull.* 101: 10.21.  
 Cushing DH. 1975. *Marine Ecology and Fisheries*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.  
 Darnell RM, Defenbaugh RE, Moore D. 1983. Northwestern Gulf Shelf Bio-atlas. A study of the distribution of demersal fish and penaeid shrimp of soft bottoms of the continental shelf from the Río Grande to the Mississippi River Delta. Open File Report No. 82-04. Metairie, LA: Minerals Management Service, Gulf of Mexico OCS Regional Office, 438 pp.  
 Edsall TA. 1999. The growth-temperature relation of juvenile lake whitefish. *Trans. Am. Fish. Soc.* 128: 962–964.  
 Fey DP. 2001. Differences in temperature conditions and somatic growth rate of larval and early juvenile spring spawned herring from Vistula Lagoon, Baltic Sea, manifested in the otolith to fish size relationship. *J. Fish Biol.* 58: 1257–1273.  
 Flores-Coto C, Sarvicente-Añorve L, Pineda-López R, Rodríguez-Vanlier MA. 1988. Composición, distribución y abundancia ictioplanctónica del sur del Golfo de México. *Univ. Cienc.* 5: 65–84.  
 Flores-Coto C, Abundio-López F, Zavala-García F. 1991. Larval distribution and abundance of Pleuronectiformes from the southern Gulf of Mexico. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 32: 439–450.  
 Flores-Coto C, Sánchez-Iturbe A, Zavala-García F, López-García D. 1992. Edad y crecimiento de larvas de *Achirus lineatus*, *Etropus crossotus*, *Syacium gunteri* y *Symphurus civitatus* en el sur del Golfo de México, determinados a partir del número de anillos de crecimiento diario en los otolitos. *An. Inst. Cienc. Mar Limnol. Univ. Nal. Autón. Méx.* 19: 167–173.  
 Flores-Coto C, Sánchez-Iturbe A, Zavala-García F, Warlen SM. 1998. Age, growth, mortality and food habits of larval *Stellifer lanceolatus*, *Cynoscion arenarius* and *Cynoscion nothus* (Pisces: Sciaenidae), from the southern Gulf of Mexico. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 47: 593–602.  
 García-Abad MC. 1985. Aspectos biológicos y ecológicos de *Syacium gunteri* Ginsburg. Una especie dominante en las comunidades de peces demersales de la Sonda de Campeche, frente a la Laguna de Términos (Pisces: Bothidae). Tesis de licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, 119 pp.

patterns can indicate not only an interrelation, but also a clear dependence of mortality on growth. According to the literature, organisms that undergo rapid growth are exposed to environmental changes for a shorter period of time during their most vulnerable phase and this increases their potential and ability to escape from predators (May 1974, Houde 1989).

## Acknowledgements

This study was supported by the Dirección General de Personal Académico, UNAM, through projects IN202292 and IN203893. The first author received a scholarship from CONACYT. We thank the anonymous reviewers for their valuable comments that helped to improve this work.

English translation by Christine Harris.

Gompertz B. 1825. On the nature of the function expressive of the law of human mortality and on a new mode of determining the value of life contingences. *Philos. Trans. R. Soc. London* 123: 513–585.  
 Hoese HD, Moore RH. 1977. *Fishes of the Gulf of Mexico*. Texas, Louisiana and Adjacent Waters. Texas A. and M. Univ. Press, 327 pp.  
 Hoff GR, Fuiman LA. 1993. Morphometry and composition of red drum otoliths: Changes associated with temperature, somatic growth rate, and age. *Comp. Biochem. Physiol.* 106A: 209–219.  
 Houde ED. 1987. Fish early life dynamics and recruitment variability. *Am. Fish. Soc. Symp.* 2: 17–29.  
 Houde ED. 1989. Comparative growth, mortality, and energetics of marine fish larvae: Temperature and implied latitudinal effects. *Fish. Bull.* 87: 471–495.  
 Laird AK, Tyler SA, Barton AD. 1965. Dynamics of normal growth. *Growth* 29: 233–248.  
 Larson D, Berlung I. 1998. Growth and food consumption of 0+ Arctic char fed collected or natural food at six different temperatures. *J. Fish Biol.* 52: 230–242.  
 Leffler DL, Shaw RF. 1992. Age validation, growth and mortality of larval Atlantic bumper (Carangidae: *Chloroscombrus chrysurus*) in the northern Gulf of Mexico. *Fish. Bull.* US 90: 711–719.  
 Limburg KE, Pace ML, Arend KK. 1999. Growth, mortality, and recruitment of larval *Morone* spp. in relation to food availability and temperature in the Hudson River. *Fish. Bull.* 97: 80–91.  
 Martínez-Gutiérrez R. 2001. Variación de la distribución y abundancia de las larvas de la familia Serranidae, Lutjanidae y Scombridae (Pisces), con aspectos ecológicos de algunas especies. Sur del Golfo de México. Tesis de licenciatura, Universidad Nacional Autónoma de México, 138 pp.  
 May RC. 1974. Larval mortality in marine fishes and critical period concept. In: Blaxter JHS (ed.), *The Early Life History of Fish*. Springer-Verlag, New York, pp. 3–19.  
 Methot RD, Kramer D. 1979. Growth of northern anchovy, *Engraulis mordax*, larvae in the sea. *Fish. Bull.* 77: 413–423.  
 Neuman MJ, Witting DA, Able KW. 2001. Relationship between otolith microstructure, otolith growth, somatic growth and ontogenic transitions in two cohorts of windowpane. *J. Fish Biol.* 58: 967–984.  
 Nixon SW, Jones CM. 1997. Age and growth of larval and juvenile Atlantic croaker *Micropogonias undulatus* from the middle Atlantic Bight and estuarine waters of Virginia. *Fish. Bull.* 95: 773–784.

- Pepin P. 1991. Effect of temperature and size on development, mortality, and survival rates of the pelagic early life histories stages of marine fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 48: 503–518.
- Powell AB. 1993. A comparison of early-life-history traits in Atlantic menhaden *Brevoortia tyrannus* and Gulf menhaden *B. patronus*. *Fish. Bull.* 91: 119–128.
- Powell AB, Phonlor G. 1986. Early life history of Atlantic menhaden *Brevoortia tyrannus* and Gulf menhaden *B. patronus*. *Fish. Bull.* 84: 991–995.
- Ré P. 1983. Daily growth increments in the sagitta of pilchard larvae *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) (Pisces: Clupeidae). *Cybiurn* 7: 9–15.
- Ré P. 1984. Evidence of daily and hourly growth in pilchard larvae based on otolith growth increments, *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1972). *Cybiurn* 8: 33–38.
- Rilling GC, Houde ED. 1999. Regional and temporal variability in growth and mortality of bay anchovy, *Anchoa mitchilli*, larvae in Chesapeake Bay. *Fish. Bull.* 97: 555–569.
- Rodríguez-Muñoz R, Nicieza AG, Braña F. 2001. Effects of temperature on developmental performance, survival and growth of sea lamprey embryos. *J. Fish Biol.* 58: 475–486.
- Rooker JR, Holt SA, Holt GJ, Fuiman LA. 1999. Spatial and temporal variability in growth, mortality, and recruitment potential of post-settlement red drum, *Scianops ocellatus*, in a subtropical estuary. *Fish. Bull.* 97: 581–590.
- Rutherford ES, Houde ED. 1995. The influence of temperature on cohort-specific growth, survival, and recruitment of striped bass, *Morone saxatilis*, larvae in Chesapeake Bay. *Fish. Bull.* 93: 315–332.
- Sánchez-Gil P, Yáñez-Arancibia A, Amescua-Linares F. 1981. Diversidad, distribución y abundancia de las especies y poblaciones de peces demersales de la Sonda de Campeche (verano, 1978). *An. Inst. Cienc. Mar Limnol. Univ. Nal. Autón. Méx.* 8: 209–240.
- Sánchez-Gil P, Arreguín AF, García-Abad MC. 1994. Ecological strategies and recruitment of *Syacium gunteri* (Pisces: Bothidae) in the southern Gulf of Mexico. *Neth. J. Sea Res.* 32: 433–439.
- Sánchez-Iturbe A. 1993. Estudio monográfico de *Syacium gunteri* (Pisces: Bothiudae) del sur del Golfo de México. Tesis de maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, 64 pp.
- Sánchez-Ramírez M, Flores-Coto C. 1998. Growth and mortality of larval Atlantic bumper *Chloroscombrus chrysurus* (Pisces: Carangidae) in the southern Gulf of Mexico. *Bull. Mar. Sci.* 63: 295–303.
- Sanvicente-Añorve L. 1990. Comunidades ictioplanctónicas en el suroeste del Golfo de México. Tesis de maestría, Universidad Nacional Autónoma de México, 75 pp.
- Steinarsson A, Björnsson A. 1999. The effects of temperature and size on growth and mortality of cod larvae. *J. Fish Biol.* 55A: 100–109.
- Taubert BD, Coble DW. 1977. Daily rings in otoliths of three species of *Lepomis* and *Tilapia mossambica*. *J. Fish. Res. Board Can.* 34: 332–340.
- Topp RW, Hoff FH. 1972. Flatfishes (Pleuronectiforms). Fla. Dept. Nat. Res., Mem. Hourglass Cruises 4, 135 pp.
- Townsend DW, Graham JJ. 1981. Growth and age structure of larval Atlantic herring, *Clupea harengus harengus*, in the Sheepshot River estuary, Maine, as determined by daily growth increments in otoliths. *Fish. Bull.* 79: 123–130.
- Wang YT, Tzeng WN. 1999. Differences in growth rates among cohorts of *Engraulis japonicus* and *Engraulis japonicus* larvae in the coastal waters off Tanshui River Estuary, Taiwan, as indicated by otolith microstructure analysis. *J. Fish Biol.* 54: 1002–1016.
- Walls JG. 1975. Fishes of the Northern Gulf of Mexico. TFH Publications Inc., 432 pp.
- Warlen S. 1982. Age and growth of larvae and spawning time of Atlantic croaker in North Carolina. *Proc. Annu. Conf. SEAFWA* 34: 204–214.
- Xiao Y. 1999. General age and time-dependent growth models for animals. *Fish. Bull.* 97: 690–701.
- Yáñez-Arancibia A, Sánchez-Gil, P. (1986). Los peces demersales de la plataforma continental del sur del Golfo de México. 1. Caracterización ambiental, ecológica y evaluación de las especies, poblaciones y comunidades. *An. Inst. Cienc. Mar Limnol. Univ. Nal. Autón. Méx. Publ. Esp.* 9: 1–230.

Recibido en julio de 2004;  
septiembre de 2005