

Universitat de Barcelona

Màster d'Oceanografia i Gestió del Medi Marí

**DETERMINACIÓ DE L'EDAT I EL CREIXEMENT,
DURANT TOT EL CICLE DE VIDA, DEL MICTÒFID
CERATOSCOPELUS MADERENSIS (LOWE, 1939)
DEL MEDITERRANI OCCIDENTAL**

Enric Real Garcia

PROJECTE DE FI DE MÀSTER

Realitzat a l'Institut de Ciències del Mar (ICM-CSIC)

Tutor extern: M^a Pilar Olivar Buera,

Tutor intern: Lluís Cardona Pascual,

V.P.....

V.P.....

Departament de Recursos Marins
Renovables (ICM-CSIC)

Departament de Biologia Animal de
la Facultat de Biologia (UB)

Setembre 2014

Aquest treball s'ha realitzat en el departament de Recursos Marins Renovables de l'Institut de Ciències del Mar dins del marc del projecte IDEADOS (CTM2008-04489-C03-02).

Índex

Resum	4
1. Introducció	4
<i>1.1. Justificació del projecte</i>	4
<i>1.2. Hipòtesis plantejades</i>	6
<i>1.3. Objectius del projecte</i>	7
2. Material i mètodes	7
<i>2.1. Individus analitzats</i>	7
<i>2.2. Extracció dels otòlits</i>	10
<i>2.3. Muntat i polit</i>	10
<i>2.4. Comptatge dels increments</i>	15
<i>2.5. Relació creixement somàtic vers creixement de l'otòlit</i>	16
<i>2.6. Estimació de l'edat</i>	16
<i>2.7. Diferències Mediterrani-Atlàntic</i>	17
3. Resultats	17
<i>3.1. Relació creixement somàtic vers creixement de l'otòlit</i>	17
<i>3.2. Microestructura dels otòlits</i>	18
<i>3.3. Creixement</i>	20
4. Discussió	23
5. Conclusions	26
6. Consideracions finals	27
7. Agraïments	27
8. Referències	27
9. Annex	30
<i>9.1. Glossari</i>	30

Determinació de l'edat i el creixement, durant tot el cicle de vida, del mictòfid *Ceratoscopelus maderensis* (Lowe, 1939), del Mediterrani Occidental

Enric Real García

Resum: L'edat i el creixement de *Ceratoscopelus maderensis* al llarg de tot el seu cicle de vida (larves, *transforming*, juvenils i adults), han sigut descrits a partir de l'anàlisi d'otòlits. S'han comptat els increments dels otòlits (*saggita*) de 59 individus (longitud estàndard = 3.5-64 mm) capturats en el Mediterrani Occidental, durant el mes de desembre de 2009. S'han identificat fins a tres zones característiques dels otòlits d'aquesta espècie, a les quals ens hem referit com a zona larvària, zona metamòrfica i zona juvenil-adulta. Assumint com a diària la periodicitat dels increments, els individus analitzats tindrien entre 7-332 dies. El número d'anells de creixement en funció de la talla, s'han ajustat a un model de creixement de von Bertalanffy, obtenint l'equació: $L = 70.5899 * (1 - \exp^{-0.05005(t+2.6705)})$, on "L" és la longitud estàndard i "t" el temps en dies. El creixement de *C. maderensis* al Mediterrani s'assimila molt als resultats reportats per Linkowski et al., 1993, amb individus de *C. maderensis* de l'Atlàntic. Les taxes de creixement, tot i no mostrar diferències significatives, suggereixen un creixement més ràpid per part dels individus del Mediterrani, que assolirien una mida de 60 mm en 361 dies, mentre que els de l'Atlàntic necessitarien 394 dies. Això podria ser degut a les diferències en el règim de temperatura, més altes al Mediterrani.

Paraules clau: *Ceratoscopelus maderensis*, otòlits, creixement, Mar Mediterrani

1. Introducció

1.1. Justificació del projecte

Ceratoscopelus maderensis (Lowe, 1839), és un petit teleosti de la família dels mictòfids, també coneguts com a peixos llanterna, que generalment es troben en aigües oceàniques. Es tracta d'una espècie mesopelàgica (200-1000 m), típica del nord de l'Oceà Atlàntic,

entre les regions de 50°N i 30°N (Scott & Scott 1988), així com del mar Mediterrani (Jonsson 1992). Com la majoria de mictòfids, en el moment en que assoleix l'estadi juvenil, aquesta espècie té un comportament nictoepipelàgic, realitzant migracions verticals nictimerals entre 1000 m de fondària i la superfície (Hulley 1984; Hulley 1990; Mytilineou et al. 2005, Olivar et al., 2012). *C.*

maderensis és una de les espècies mesopelàgiques més importants en termes de biomassa a l'oceà Atlàntic, i gairebé la més abundant al mar Mediterrani. Això situa aquesta espècie en una posició clau a la xarxa tròfica, ja que esdevé una font d'aliment important per altres espècies (Linkowsky et al. 1993). Un bon coneixement de l'ecologia i la biologia de les espècies més importants a les xarxes tròfiques, és fonamental a l'hora de gestionar els ecosistemes marins i els seus recursos. L'estudi del creixement és un dels aspectes claus a l'hora de conèixer la biologia de les espècies.

L'anàlisi d'otòlits és un mètode àmpliament acceptat a l'hora d'estudiar l'edat i el creixement dels peixos teleostis (Stevenson & Campana, 1992). Els otòlits són tres parells de concrecions (Fig. 1), formades per carbonat càlcic i una matriu orgànica (Degens et al. 1969), que es troben a l'oïda interna dels teleostis (Fig. 1) i que tenen la funció de contribuir al manteniment de l'equilibri (Grasse, 1958; Lowenstein, 1971; Blacker, 1974). En moltes espècies (tant en individus en llibertat com en individus en captivitat), s'ha demostrat empíricament (Campana & Neilson 1985; Jones 1986) que en els otòlits es dipositen anells de creixement diaris i es creu que poden tenir un creixement indefinit (Panfili et al., 1991).

A partir del anys 70 s'han anat desenvolupant metodologies d'anàlisi i

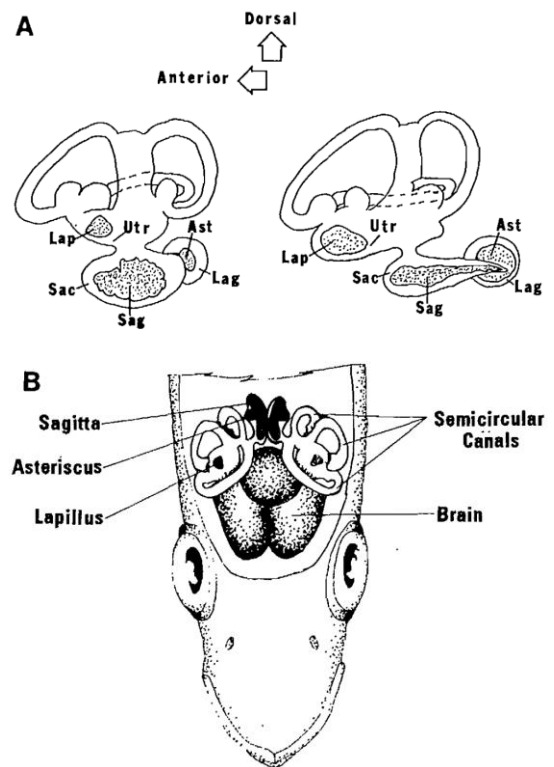


Fig. 1. Anatomia de l'aparell vestibular. (A) Vistes central i lateral dels tres tipus d'otòlits presents dins del sistema de laberints d'un teleosti. Ast.=asteriscus; Lag=vestibul lagenar; Lap=lapillus; Sac=vestibul saccular; Sag=sagitta; sc=canals semicirculars; utr=vestibul utricular. (B) Vista dorsal de com queda assentat l'aparell vestibular en un teleosti típic. Font: Secor et al. 1991.

interpretació dels otòlits (Panella, 1971, 1974; Stevenson & Campana, 1992; Morales, 1992, entre d'altres). Són diversos els estudis que han utilitzat aquestes tècniques per tal de determinar l'edat i el creixement en mictòfids (Brothers et al., 1976; Methot & Kramer, 1981; Gjøsaeter, 1987; Young et al., 1988; Linkowski, 1991; Linkowski et al., 1993 etc.). Malgrat això, degut a que es tracta d'espècies d'hàbitat mesopelàgic que realitzen migracions nictimerals, no s'ha treballat mai amb individus mantinguts en cultius

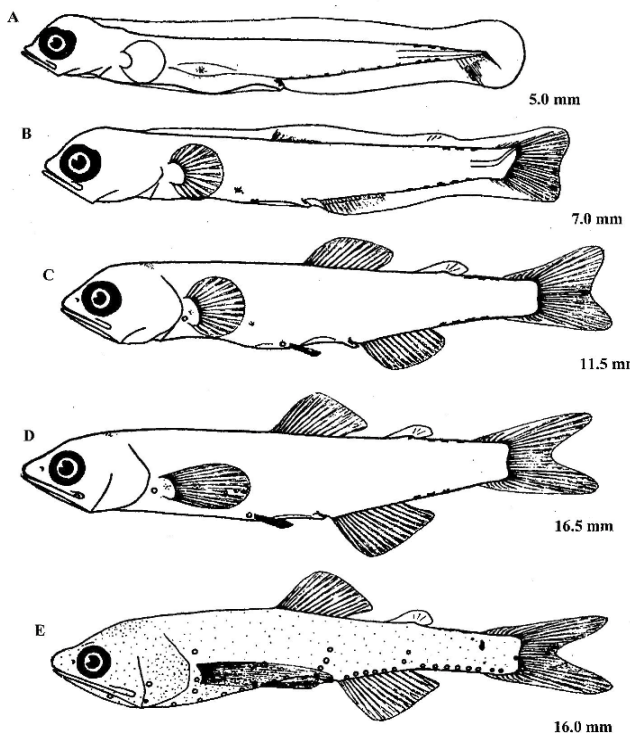


Fig. 2. Diferents fases de desenvolupament de *Ceratoscopelus maderensis*. (A) larva en fase de pre-flexió; (B) larva en fase de flexió; (C) larva en fase de post-flexió; (D i E) Dos diferents nivells de desenvolupament de la fase *transforming*. Font: Richards, W.J., 2005.

experimentals, i per tant no s'ha pogut validar empíricament la periodicitat dels increments dels seus otòlits (Linkowsky et al. 1993).

En el moment en que assoleix l'edat juvenil, *C. maderensis* té un comportament nictoepipelàgic, realitzant migracions verticals entre 51-1082 m de profunditat (Hulley 1984; Hulley 1990; Mytilineou et al. 2005). S'han desenvolupat metodologies que han permès observar patrons de creixement diari tant en individus en llibertat com en individus en captivitat, (Campana & Neilson 1985; Jones

1986 entre d'altres). Diversos estudis han reportat que els increments presents en els otòlits dels mictòfids semblen ser equivalents a increments diaris constatats en altres espècies (Campana & Neilson 1985; Jones 1986) i es considera que aquests increments es poden assumir, amb certa cautela, com a diaris (Linkowsky et al. 1993; Gartner, 1991 (I,II); Greely et al., 1999; Hayashi et al., 2001; Masatoshi, M. et al., 2001 entre d'altres).

L'edat i el creixement dels adults de *C. maderensis* del nord-est de l'oceà Atlàntic han sigut estudiats amb anterioritat, mitjançant l'anàlisi d'otòlits (Linkowsky et al. 1993). Però de moment, ningú ha descrit l'edat i el creixement d'aquesta espècie durant la seva fase larvària (Fig.2), ni tampoc s'ha fet cap estudi amb individus procedents del mar Mediterrani.

1.2. Hipòtesis plantejades

Les condicions ambientals del mar Mediterrani difereixen de les de l'oceà Atlàntic en molts aspectes. Diferències en factors tals com la temperatura de l'aigua així com els nivells de producció primària entre d'altres, podrien fer que el procés de creixement de *C. maderensis* al Mediterrani tingués lloc de manera diferent a l'Atlàntic. D'altra banda, la talla màxima assolida per moltes espècies de peixos mesopelàgics a l'Atlàntic és més gran que al Mediterrani (Hulley, 1984), el que fa pensar en diferents patrons de creixement.

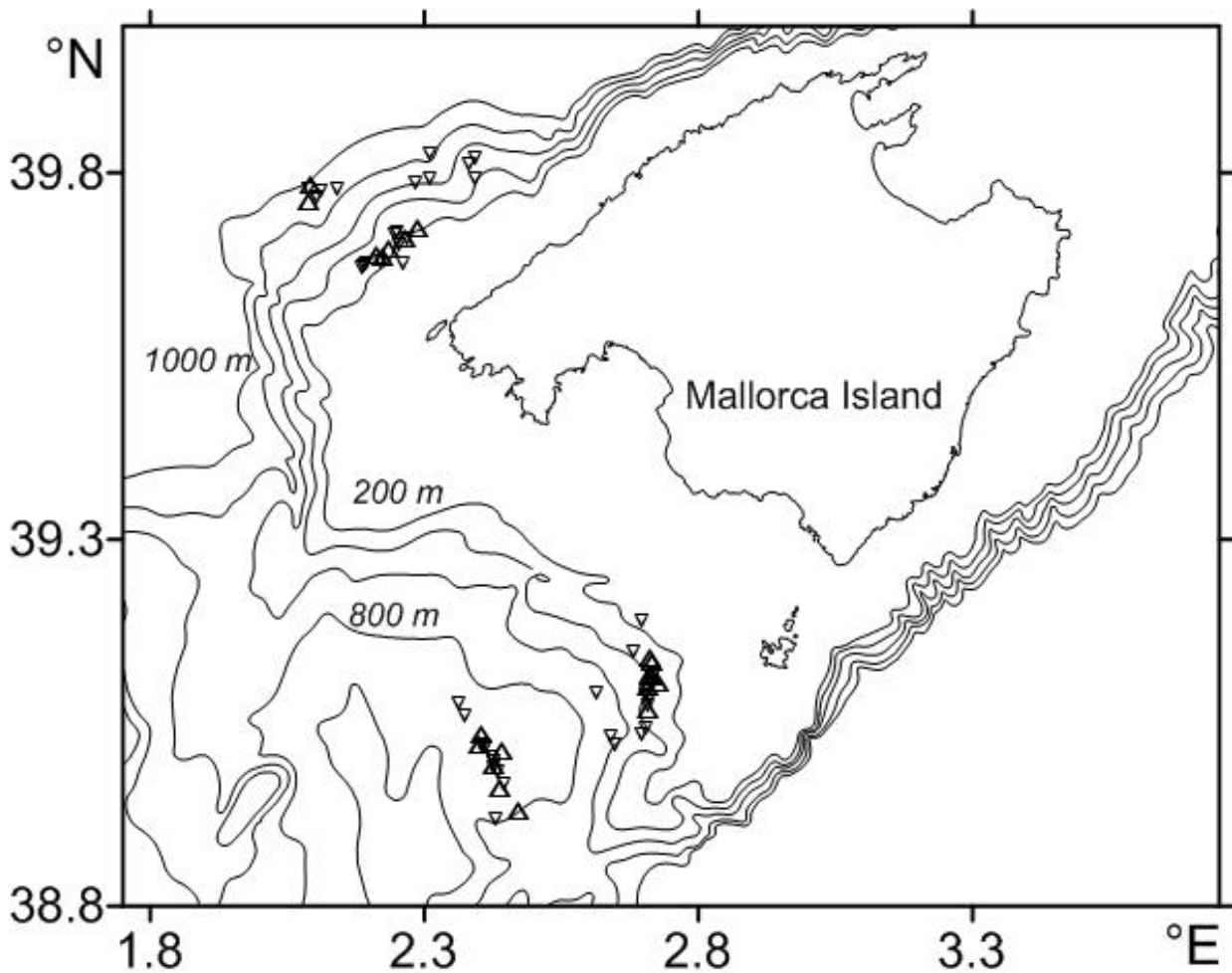


Fig. 3. Àrea d'estudi on es va dur a terme el mostreig de *Ceratoscopelus maderensis* per aquest estudi, al nord-oest i al sud-est de Mallorca. Els triangles representen els diferents punts on es van realitzar els llançis.

1.3. Objectius del projecte

Els objectius del present treball, consisteixen en estudiar mitjançant l'anàlisi d'increments en otòlits, el creixement i l'edat del mictòfid *C. maderensis*, en exemplars procedents del Mediterrani Occidental, al llarg de tot el seu cicle de vida, és a dir, des de la fase larvària fins a la fase adulta. Així mateix, també es vol comprovar si les poblacions procedents del Mediterrani Occidental presenten un creixement diferent a les de l'Oceà Atlàntic.

2. Material i mètodes

2.1. Individus analitzats

El mostreig es va fer a bord del buc de recerca Sarmiento de Gamboa en una campanya duta a terme a finals de la tardor (desembre de 2009), que formava part del projecte de recerca IDEADOS (CTM2008-04489-C03-02). Les àrees sobre les quals es va mostrejar (Fig. 3) es troben situades al nord-oest i sud-est de Mallorca (Illes Balears, Mediterrani

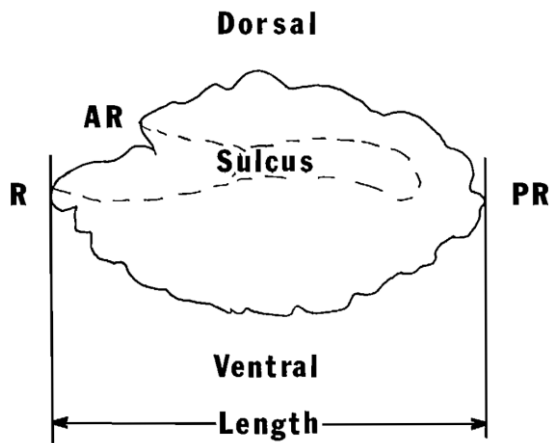


Fig.5. Vista de la cara interna de la *saggita* dreta d'un teleostí típic. La cara del *sulcus* juntament amb el *rostrum* permeten diferenciar entre l'otòlit dret i l'esquerra. AR = *Antirostrum*; PR= *Post-rostrum* ;R=*Rostrum*. Font: Stevenson & Campana, 1992.

Occidental), sobre fons de final de la plataforma continental (estrat batimètric de 200 m) i de talús mig (estrat batimètric de 700-900 m). Per capturar els adults, es va fer servir una xarxa d'arrossegament de mitges aigües de 280 m² (grandària de malla final de 10 mm al cóp) amb portes d'arrossegament pelàgic estàndard. També es va fer servir una xarxa IKMT (Isaak Kidd Midwater Trawl) de 3 m² (grandària de malla de 3 mm). La profunditat de les xarxes es va controlar mitjançant un sistema de sensors SCANMAR. Així mateix, la grandària de la boca de les xarxes d'arrossegament també es va estimar per mitjà d'aquest sistema. Es varen fer arrossegaments a mitges aigües, prop de la superfície (40-80 m) i a 400 m, on l'ecosonda a 18 i a 38 kHz, enregistrava una resposta

acústica més marcada, ja que en aquestes fondàries és on s'han trobat les majors concentracions de mictòfids (Olivar et al. 2012). La velocitat del vaixell durant les sessions de pesca va ser de 4 nusos per la xarxa d'arrossegament i de 3 nusos per la xarxa IKTM. Les xarxes varen operar durant un temps efectiu de 60 i 30 minuts respectivament. Cap xarxa portava mecanisme d'obertura o tancament. Posteriorment a la seva identificació a bord, els espècimens capturats es varen congelar a -20°C.

La captura de larves es va dur a terme amb una multi-xarxa Hydro-Bios de 0.25 m² d'obertura de boca i amb xarxes d'una grandària de malla de 0.3 mm. En aquest cas les pesques eren obliqües en 5 fondàries discretes que anaven des de la superfície fins a 200 m de profunditat. En total es varen realitzar 16 llançis (8 diaris i 8 nocturns). Les larves postflexió (Fig. 1) i els individus en

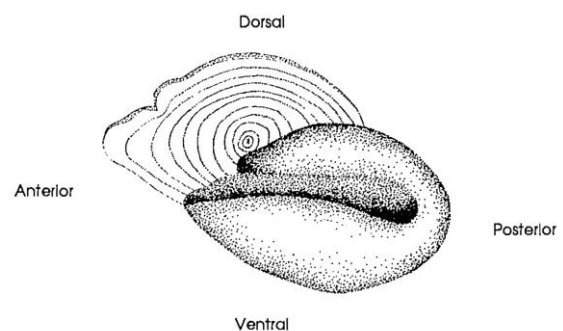


Fig. 4. Secció sagital d'un otòlit. Font: Stevenson & Campana, 1992.

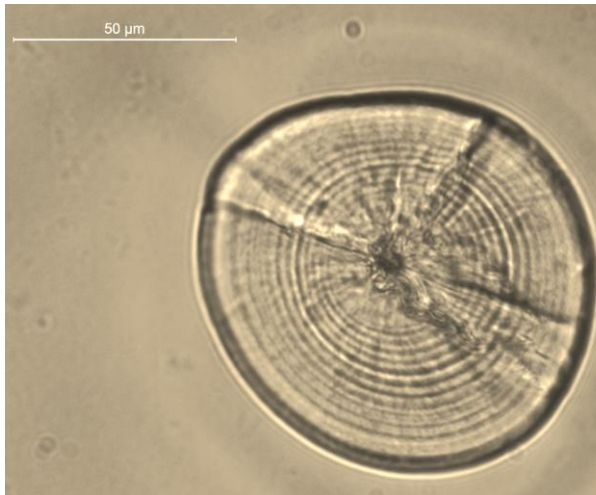


Fig.6. Fotomicrografia (40X) de la secció sagital d'un otòlit corresponent a una larva de *Ceratoscopelus maderensis* (SL = 7.2 mm).

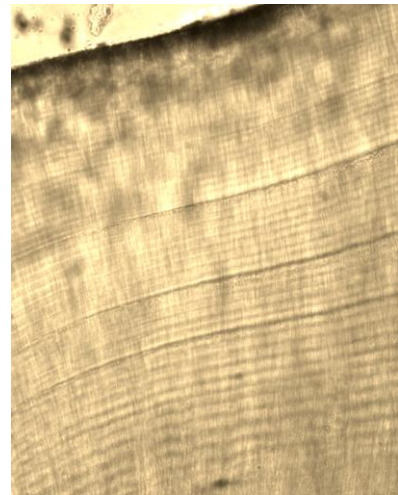


Fig. 8. Detall (400X) dels microincrements del marge de l'otòlit d'un individu de *Ceratoscopelus maderensis* (SL = 49).

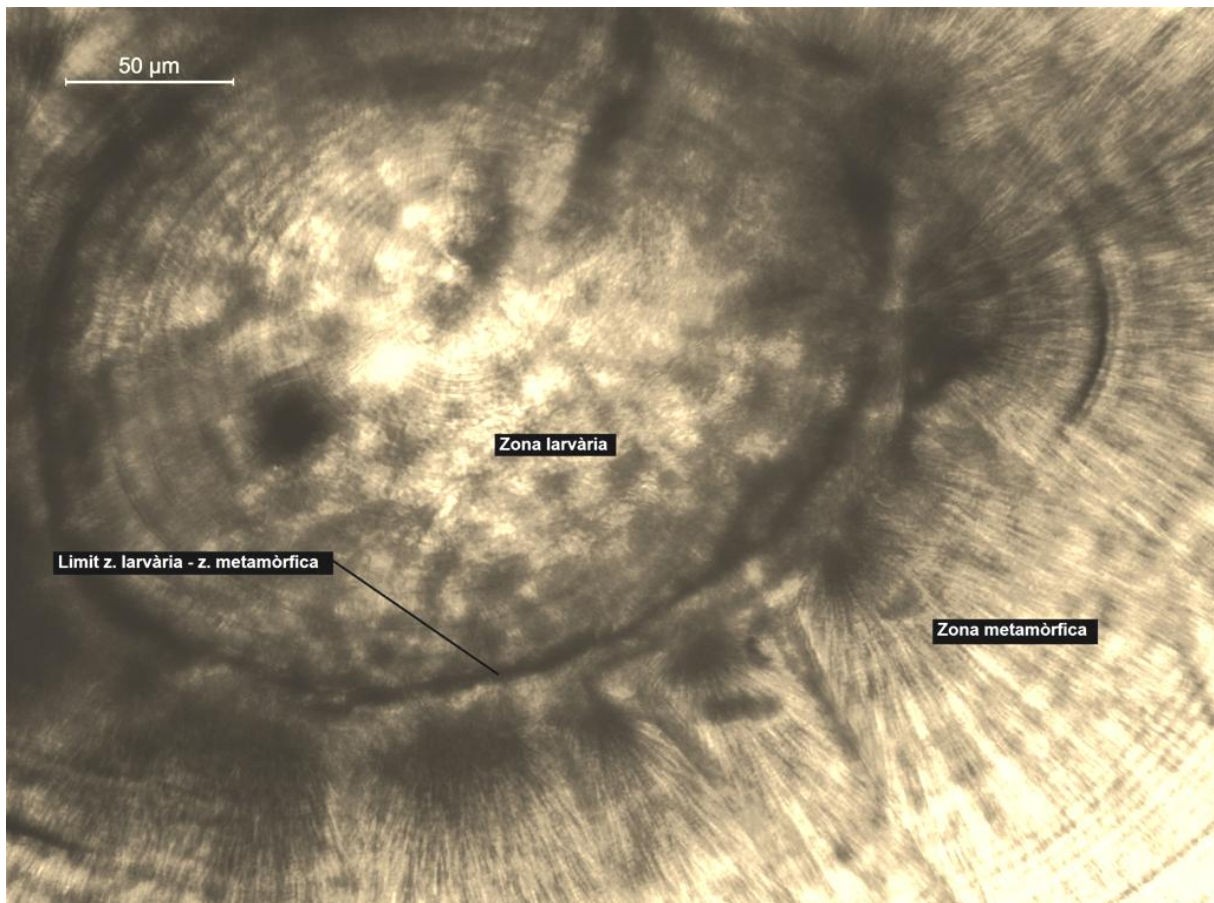


Fig. 7. Fotomicrografia (20X) de la part central de l'otòlit on es distingeixen les zones larvària i metamòrfica.

Taula 1. Càlcul de l'*standard length* a partir de la formació successiva de bandes hialines en els otòlits de *Ceratoscopelus maderensis* procedents del Mediterrani (el nostre estudi) i de l'Atlàntic (Linkowski et al. 1993).

Procedència	Regions translúcides	SL (mm)			n	Incrementos (retrocalc.)
		SL (promig)	DS	Rang		
<i>Mediterrani</i>	I	22,11	3,5	18-29	14	70
<i>Mediterrani</i>	II	39,87	4,05	33-46	14	165
<i>Mediterrani</i>	III	50,3	6,31	42-64	8	247
<i>Atlàntic</i>	I	25,14	6,88	15,8-39,5	41	84
<i>Atlàntic</i>	II	35,27	6,25	23,9-46,1	27	130
<i>Atlàntic</i>	III	41,82	6,86	34,4-59,5	11	169

estadi de transformació “*transforming*” (Fig. 1), també varen ser capturades mitjançant pesques obliqües utilitzant una xarxa RMT (Rectangular Midwater Trawl) amb una àrea d'1m² i una grandària de malla d'1.5 mm, mitjançant 6 llançis diaris i 8 nocturns.

2.2. Extracció d'otòlits

Cada individu va ser etiquetat i es va mesurar el pes i la longitud estàndard (*SL*). Es va extreure la *saggita* (Fig. 1), de 210 individus. L'extracció dels otòlits es va dur a terme sota la lupa, practicant un tall transversal per la part posterior del cap del peix, a l'alçada de la part posterior de l'opercle. Un cop localitzats, els otòlits eren extrets amb l'ajut d'unes pinces. Els otòlits es van netejar amb una solució de KOH (5%) per tal de retirar les restes de teixits orgànics i posteriorment varen ser esbandits amb aigua, després es van emmagatzemar en sec dintre d'un tub *ependorf* prèviament etiquetat. Els peixos

disseccionats es van emmagatzemar en tubs d'assaig amb una solució de formol (5%).

2.3. Muntat i polit

Els otòlits d'aquesta espècie presenten simetria bilateral, essent vàlida la lectura de qualsevol de les dues sagites. El muntatge i el polit es va dur a terme seguint els mètodes descrits per Stevenson & Campana (1992) i Morales, (1992). Un otòlit (*saggita*) de cada peix es va muntar sobre un portaobjectes per tal de polir la seva secció sagital (Fig.4). Cada otòlit es va incloure dins d'una gota de l'adhesiu comercial de muntatge “CRISTALBOND”. Aquest adhesiu és sòlid a temperatura ambient i degut a l'elevat grau de transparència, esdevé de gran utilitat per treballar sota el microscopi òptic. En el muntatge, una petita quantitat d'aquest adhesiu era escalfada dins d'un recipient amb l'ajut d'un plat calefactor elèctric, essent retirat d'aquest immediatament després d'assolir l'estat líquid. Un cop assoleix aquest estat, l'adhesiu ja pot ser manipulat.

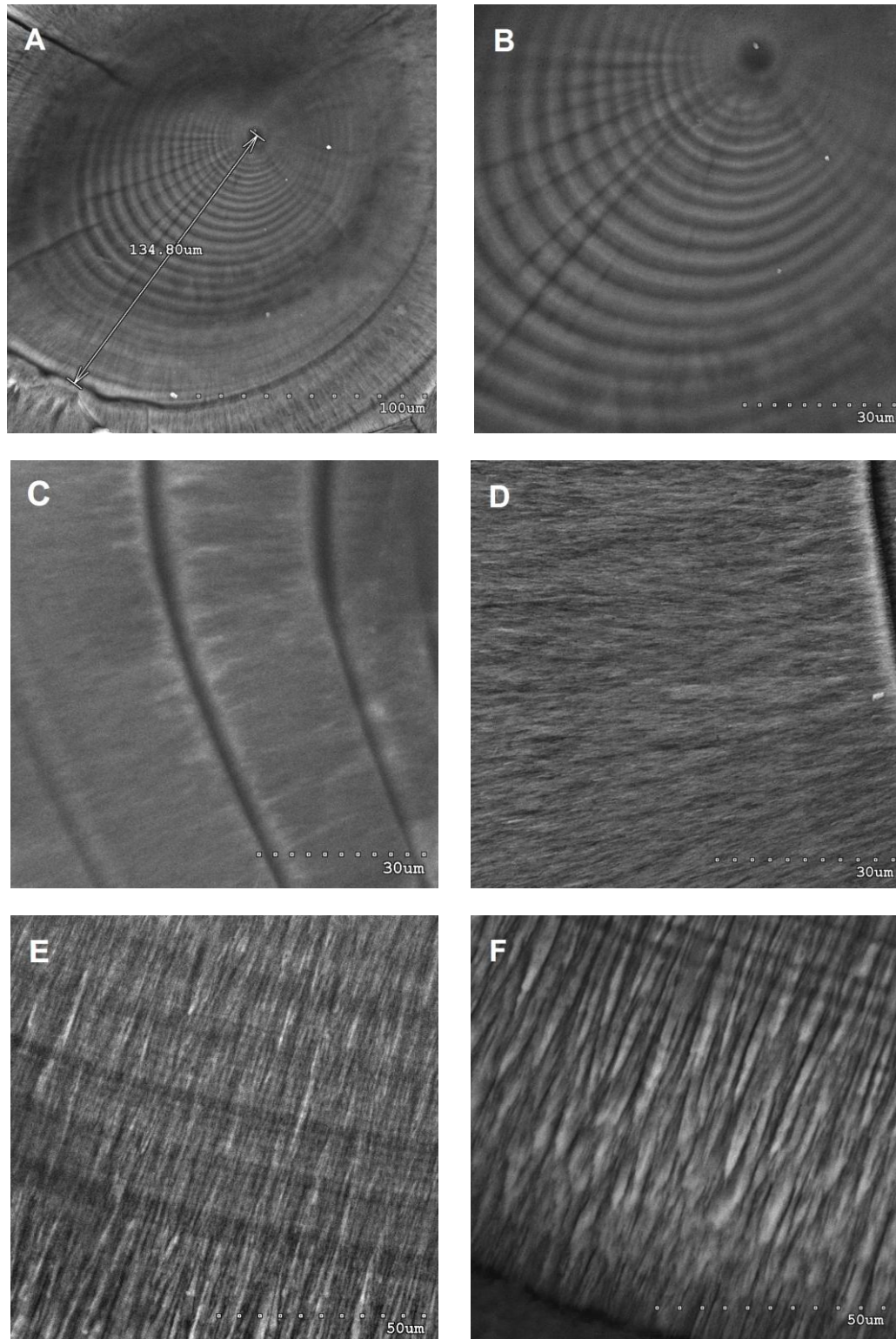


Fig. 9. Micrografies obtingudes amb microscopi electrònic de la secció sagital d'otòlits de *Ceratoscopelus maderensis*. (A) Detall de zona larvària i del límit entre aquesta zona i la zona metamòrfica. (B) Vista més ampliada de la zona larvària de la imatge anterior. (C i D) Detall de l'absència de microincrements visibles a la zona metamòrfica. Detall dels microincrements a la secció sagital (E) i al marge de l'otòlit (F).

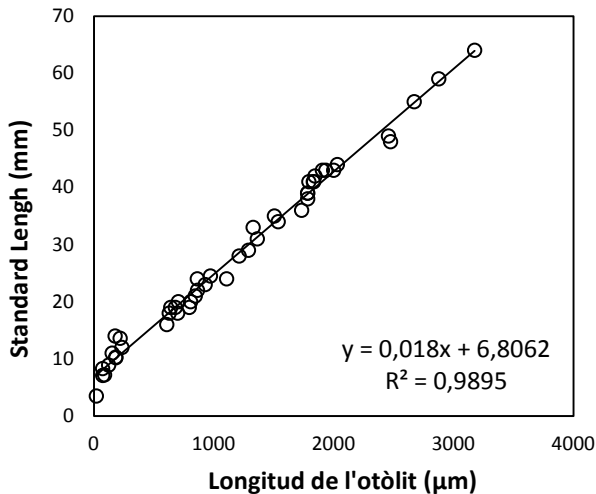


Fig.10. Relació lineal entre la longitud màxima de l'otòlit i la longitud estàndard de *Ceratoscopelus maderensis*.

Per tal d'iniciar el polit per la cara externa de l'otòlit, en primer lloc, aquests es fixaven per la seva cara interna (Fig. 5) sobre el portaobjectes, amb una mínima quantitat d'adhesiu. Un cop muntats, es mesurava el diàmetre màxim de cada otòlit i s'iniciava el polit amb papers abrasius de diferents numeracions (0.1-3 µm). Degut a la reduïda mida i a la fragilitat dels otòlits, el polit es va realitzar de forma manual.

En el cas dels otòlits de les larves més petites (Fig.6), la transparència que ofería el seu reduït gruix, permetia comptar els increments sense necessitat de polit. El dispositiu utilitzat per a dur a terme el polit va consistir en un recipient de plàstic, dins del qual es dipositava horitzontalment un vidre de 6 mm de gruix. Aquest vidre constitueix la superfície plana sobre la qual es diposita el paper abrasiu.

Finalment, s'omplia el recipient amb aigua fins que el conjunt (vidre-paper abrasiu) quedava completament cobert. Per polir els otòlits es col·locava el portaobjectes amb la cara de l'otòlit sobre la superfície abrasiva, i exercint una mínima pressió, s'anaven descrivint cercles, primer en un sentit i després en el sentit contrari durant tandes de temps equivalents. Al llarg del procés, s'anava controlant l'evolució del polit amb l'ajut del microscopi òptic, fent servir diferents augmentos (100-400X).

Per tal d'obtenir la màxima transparència i facilitar l'observació dels increments, la cara interna de l'otòlit es polia fins que la secció sagital quedava reduïda a una fina làmina, però sense arribar a afectar el seu diàmetre màxim. Seguidament, el portaobjectes s'exposava a la font de calor el temps just perquè l'adhesiu tornés a assolir l'estat líquid permetent voltejar l'otòlit i continuar amb el polit per l'altra cara. Un cop que s'havia polit la cara interna de l'otòlit, per tal de disminuir les ratlles i eliminar restes de material abrasiu que queden adherits, els otòlits varen ser sotmesos a un segon tipus d'abrasiu consistent en un disc MICROCHLOTH PSA 10/PK 8" prèviament impregnat amb una mescla d'aigua i una solució abrasiva d'alúmina de 0.05 µm. Aquest procés contribueix a augmentar la transparència de l'otòlit i per tant facilita el comptatge dels increments.

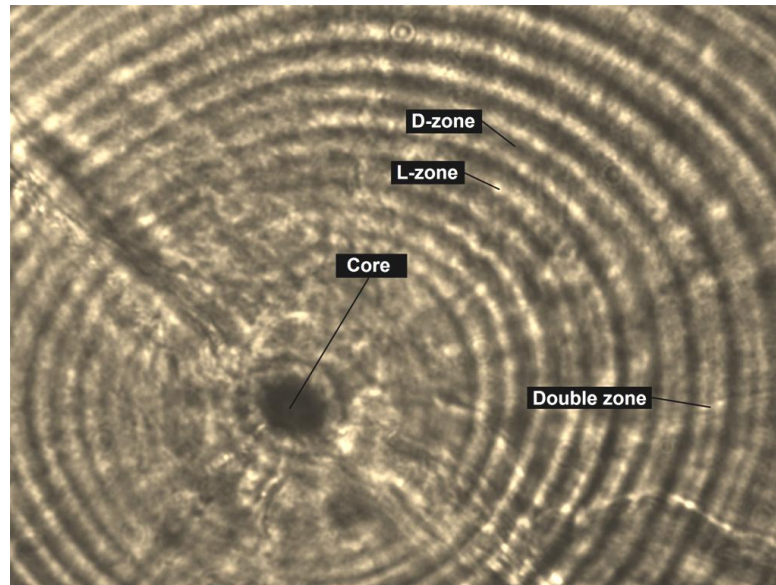


Fig.11. Detall (100x) de la zona larvària d'un otòlit de *Ceratoscopelus maderensis* on s'han destacat el *core*, les zones D i L dels increments i els anells dobles (*doble zone*) que es compten com un sòl increment. Vegeu definicions al glossari annex.

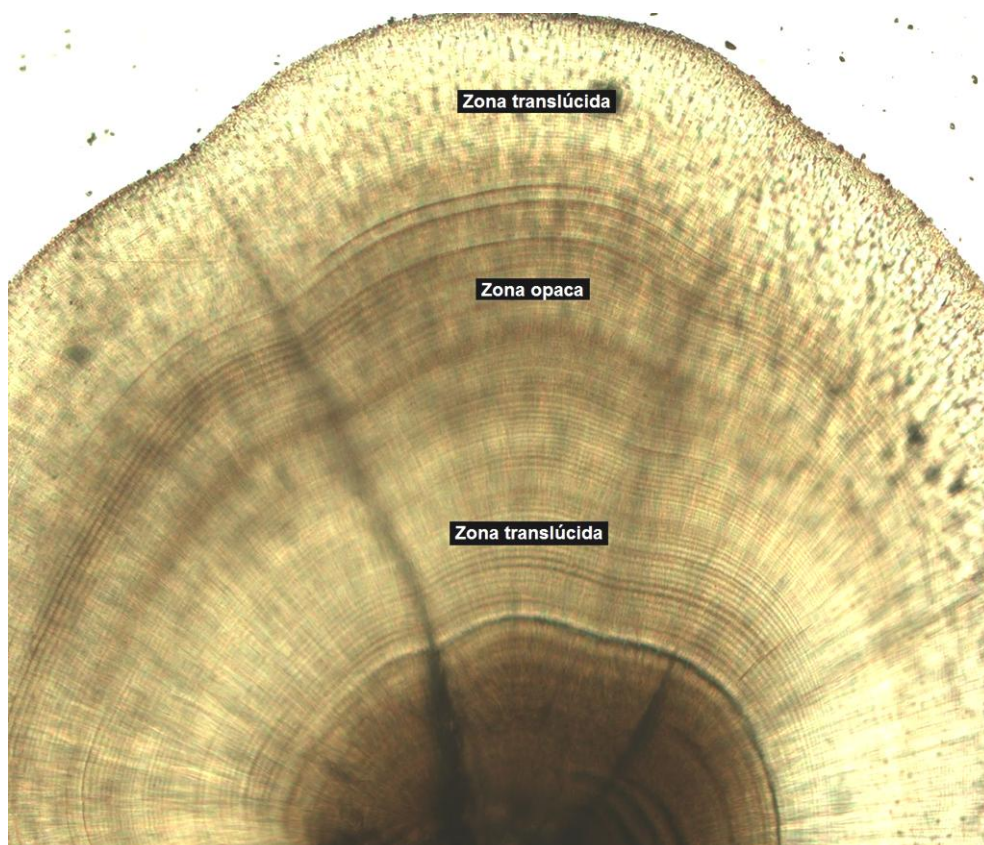


Fig.12. Detall (100x) de la secció sagital del *post-rostrum* d'un otòlit de *Ceratoscopelus maderensis*, en el qual es distingeixen dues zones translúcides i una opaca. Inversament a les zones opaques, les zones translúcides contenen molt més carbonat càlcic que matèria orgànica i generalment s'associen a períodes de creixement lent.

Taula 1. Càlcul de l'*standard length* a partir de la formació successiva de bandes hialines en els otòlits de *Ceratoscopelus maderensis* procedents del Mediterrani (el nostre estudi) i de l'Atlàntic (Linkowski et al. 1993).

Procedència	Regions translúcides	SL (mm)			n	Incrementes (retrocalc.)
		SL (promig)	DS	Rang		
<i>Mediterrani</i>	I	22,11	3,5	18-29	14	70
<i>Mediterrani</i>	II	39,87	4,05	33-46	14	165
<i>Mediterrani</i>	III	50,3	6,31	42-64	8	247
<i>Atlàntic</i>	I	25,14	6,88	15,8-39,5	41	84
<i>Atlàntic</i>	II	35,27	6,25	23,9-46,1	27	130
<i>Atlàntic</i>	III	41,82	6,86	34,4-59,5	11	169

Taula 2. Rangs d'edat i talla estimades per a cadascuna de les 3 diferents regions identificades en els otòlits de *Ceratoscopelus maderensis* del Mediterrani Occidental.

Fase	SL (mm)	Incrementes	n
Larvària	≤ 14	7-43	14
Metamòrfica	16-19	42-69	5
Juvenils i adults	19-64	61-332	42

Taula 3. Rang de talles reals (no descrites pel model) que presentaven els individus adults del Mediterrani i de l'Atlàntic en funció de rangs de 19 increments.

Incrementes	Mediterrani		Atlàntic (Linkowski et al., 1993)	
	SL (mm)	n	SL (mm)	n
70-89	21-28	5	20-26	10
90-109	23-28	2	24-33,9	8
110-129	35	1	33,9-38,9	4
130-149	29-41	6	35,2-42	6
150-169	36-45	8	39,9-43,7	5
170-189	39-48	2	43,7	1
190-209	41-48	4	44,7	1
210-229	52	1	-	0
230-249	48-53	3	46,7	1
250-269	49-53	2	44,9-53,8	2
270-289	52	1	-	0
290-309	50	1	51	1
310-329	55-59	2	51,8-58,1	4
330-349	64	1	64	1

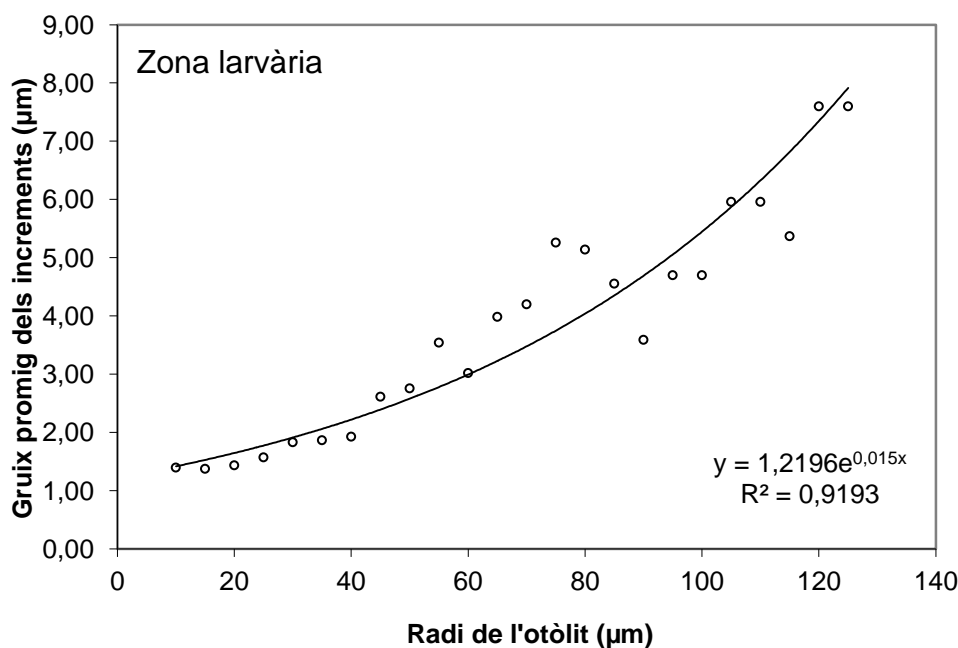


Fig.13. A la zona larvària, el gruix dels increments dels otòlits de *Ceratoscopelus maderensis* augmenta exponencialment tal i com es pot observar a la figura.

En el cas dels otòlits que havien de ser observats a través del microscopi electrònic, es va submergir el muntatge dins d'una solució d'HCL (1%) durant un període de 60-300 s., es van esbandir amb aigua destil·lada i es varen deixar assecar a l'aire durant 24 hores. Finalment, els otòlits eren muntats sobre un taló, es cobrien amb or-pal·ladi i eren observats amb el microscopi electrònic.

2.4. Comptatge dels increments

El comptatge dels increments així com les mesures es van dur a terme a partir d'imatges obtingudes amb una càmera digital PROGRES C-14 incorporada a un microscopi òptic ZEISS AXIOSKOP 2 PLUS i amb l'ajut del software d'anàlisi d'imatges IMAGE PRO PLUS v.5.0. Les imatges analitzades s'havien pres a

diversos augments (100-400X) i 630-1000X amb oli d'immersió. Per solapar les imatges obtingudes es va fer servir el software lliure IMAGE COMPOSITE EDITOR v. 1.4.4. Es van comptar els increments del *postrostrum* (Fig. 5) per la cara interna de l'otòlit. En els otòlits excepcionalment grans, la morfologia convexa de la seva cara interna, feia necessari un major grau de polir per poder arribar a observar els increments de la part central (Fig.7 i 9A,B). Aquest sobrepolir, afectava als increments del marge de l'otòlit (Fig. 8 i 9F) els quals són molt més fins, arribant a impedir el seu comptatge. Com a solució per tal de poder comptar la totalitat dels increments, es van prendre fotomicrografies d'aquests otòlits abans i després de perdre els increments del marge de l'otòlit. Molts dels otòlits de mida

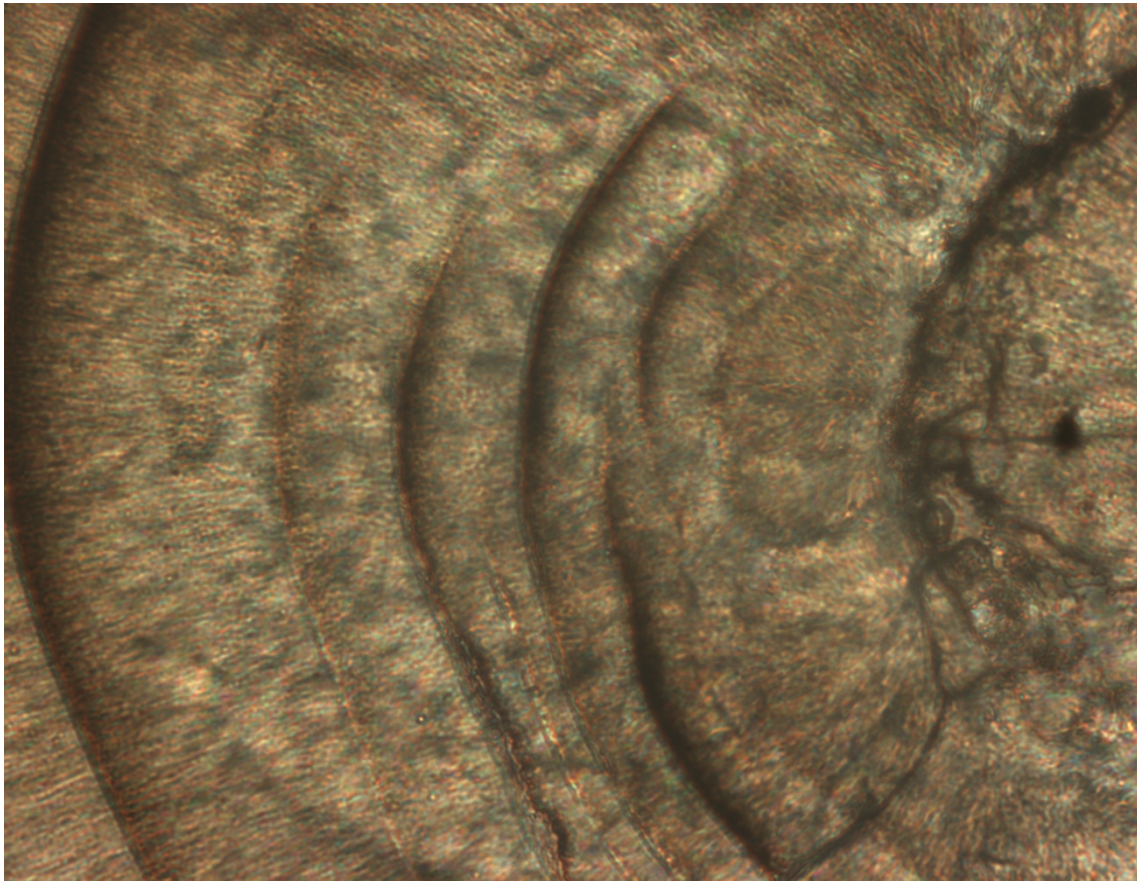


Fig. 14. Detall (400x) de la zona metamòrfica d'un otòlit de *Ceratoscopelus maderensis* on es pot apreciar la manca de definició dels increments.

més gran presentaven diverses esquerdes que tenien el seu origen a la zona larvària. Aquestes esquerdes dificultaven el comptatge dels increments en aquesta regió. Per tal de resoldre aquest problema, es va estimar el número promig de increments presents en la zona larvària, prenent com a referència otòlits d'individus que tenien aquesta fase completament desenvolupada i que permetien visualitzar de forma clara tots els increments. Posteriorment, es va incorporar aquesta estima als comptatges dels otòlits que presentaven aquestes esquerdes.

2.5. Relació creixement somàtic vers creixement de l'otòlit

Per avaluar la relació entre el creixement somàtic del peix i el creixement de l'otòlit, s'ha construït una recta de regressió, on la longitud estàndard del peix (SL) és la variable dependent i la longitud de l'otòlit és l'ordenada a l'origen. El nivell d'ajust d'aquesta recta ve donat pel coeficient de determinació (r^2).

2.6. Estimació de l'edat

L'edat dels individus en dies, es va estimar mitjançant el comptatge d'increments. S'assumeix que cada increment representa un

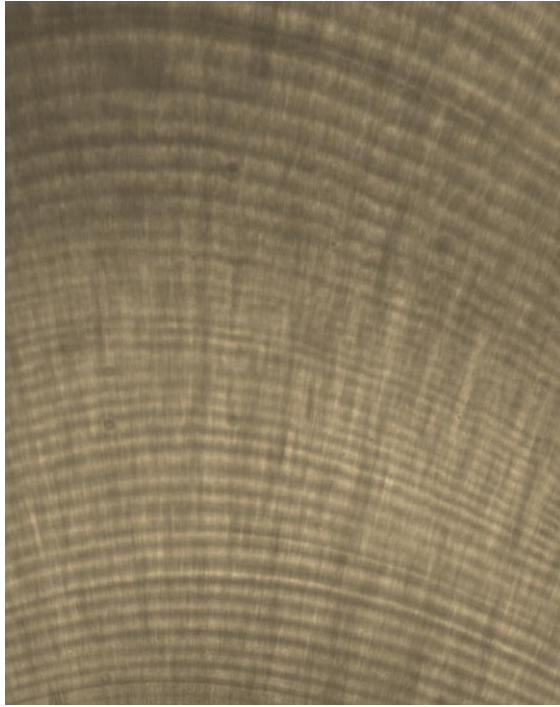


Fig.15. Fotomicrografia (400X) d'un tram de la zona adulta d'un otòlit de *Ceratoscopelus maderensis* on s'observa un canvi de patró en el gruix dels increments, el qual augmenta en lloc de disminuir a mesura que ens apropem al marge de l'otòlit.

dia de creixement. La relació entre el número d'increments dels otòlits en funció de la longitud estàndard dels individus es va ajustar a utilitzar una corba de creixement de von Bertalanffy, en base en l'equació:

$$L_t = L_\infty [1 - e^{-k(t-t_0)}]$$

on L_t = longitud estàndard, L_∞ = mida asimptòtica (mm), k = coeficient de creixement de Brody (que mesura la taxa amb la que la taxa de creixement declina) i t_0 = edat corresponent quan $L = 0$. La taxa de creixement absolut (g_t), ve donada per:

$$g_t = k(L_\infty - L_t)$$

i la taxa de creixement absolut quan $t=0$ (w) és:

$$w = k * L_\infty$$

L'ajust i l'estimació dels paràmetres es va fer amb el software STATISTICA v.11.0.

2.7. Diferències Mediterrani-Atlàntic

Per avaluar si hi ha diferències en el creixement entre els individus del Mediterrani i els de l'Atlàntic, s'han construït dues corbes de creixement de von Bertalanffy (una pel Mediterrani i una altra per l'Atlàntic), prenent només els individus adults dintre d'un rang de talles comú ($SL = 19-64$ mm), ja que a l'estudi del creixement d'aquesta espècie de l'Atlàntic (Linkowski et al., 1993) no incloïa les fases larvàries. La comparació dels intervals de confiança dels paràmetres (k , L_∞), permet determinar si les diferències són significatives.

3. Resultats

3.1. Relació creixement somàtic vers creixement de l'otòlit

Els petits otòlits de les larves són arrodonits i van adoptant una forma més ovalada a mesura que l'individu va creixent. En els individus adults, el *rostrum* i el *sulcus* (Fig.5) estan ben desenvolupats, mentre que l'*antirostrum* (Fig.5) està poc desenvolupat i en alguns casos és pràcticament inapreciable. Al llarg del creixement s'observa una relació significativa entre la longitud màxima de l'otòlit i la talla

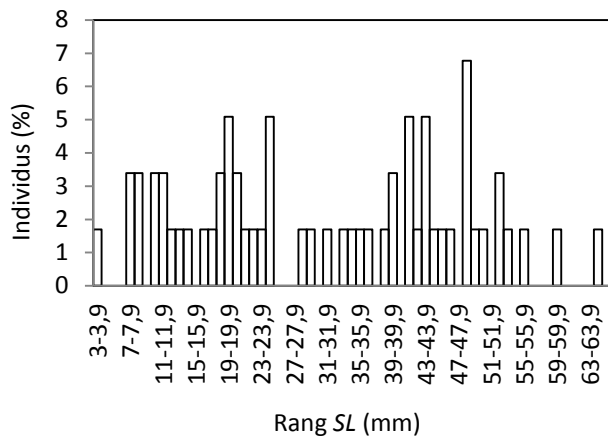


Fig. 16. Distribució de talles (SL) del conjunt d'individus que constitueixen la mostra utilitzada per aquest estudi (n=59).

del peixos. Això indica que el creixement del cos es veu reflectit en el creixement de l'otòlit. La Figura 10 mostra la relació lineal entre la longitud de l'otòlit i la longitud estàndard de *C. maderensis*. Aquesta relació és:

$$LO = 0.018(SL) + 6.806$$

on LO = longitud de l'otòlit (μm) i SL = longitud estàndard en mm, (n = 49, $r^2 = 0.988$).

3.2. Microestructura dels otòlits

Els otòlits de les larves presenten uns increments relativament contrastats que es van desenvolupant al voltant del *core* (Fig.11). S'ha estimat que el radi entre el centre del *core* i la part externa del primer increment és de $2.95 \mu\text{m}$ (n = 3, $\sigma = 0.839$). Al llarg de l'eix radial de l'otòlit s'observen d'1 a 3 regions perimetrals translúcides (Fig.12). En aquestes regions, la composició dels increments es troba molt més enriquida en carbonat càlcic

que en matèria orgànica, en canvi, en les regions opaques, els increments estan més enriquits en matèria orgànica que en carbonat càlcic (Linkowski et al., 1993). La formació d'aquest tipus de regions, s'associa a èpoques de creixement lent (Linkowski et al., 1993). En moltes espècies, la formació de cadascuna d'aquestes regions es correspon amb un període d'un any, tot i que amb les nostres dades aquesta relació no s'observa. La relació entre el número de regions translúcides i la talla dels individus es presenta a la Taula 1.

En els otòlits dels peixos adults s'observen tres zones ben diferenciades que atribuïm a la zona larvària, la zona metamòrfica i a la zona juvenil-adulta (d'acord amb el que va observar Linkowski et al., 1993, en els otòlits de *C. maderensis* de l'Atlàntic).

Zona larvària: aquesta zona constitueix la part central de l'otòlit (Fig. 9A,B). El radi promig d'aquesta zona és de $125.34 \mu\text{m}$ (n = 19, $\sigma = 30.46$), mentre que el número d'increments dintre d'aquesta regió s'ha estimat en 27 (n = 9, $\sigma = 2.977$). Dintre de la zona larvària, el gruix dels increments augmenta progressivament. Aquest augment s'ajusta a la funció exponencial (Fig.13):

$$y = 1.2196e^{0.015x}$$

on y correspon al gruix dels increments en μm , i x és el radi en μm , ($r^2 = 0.91$). S'ha estimat

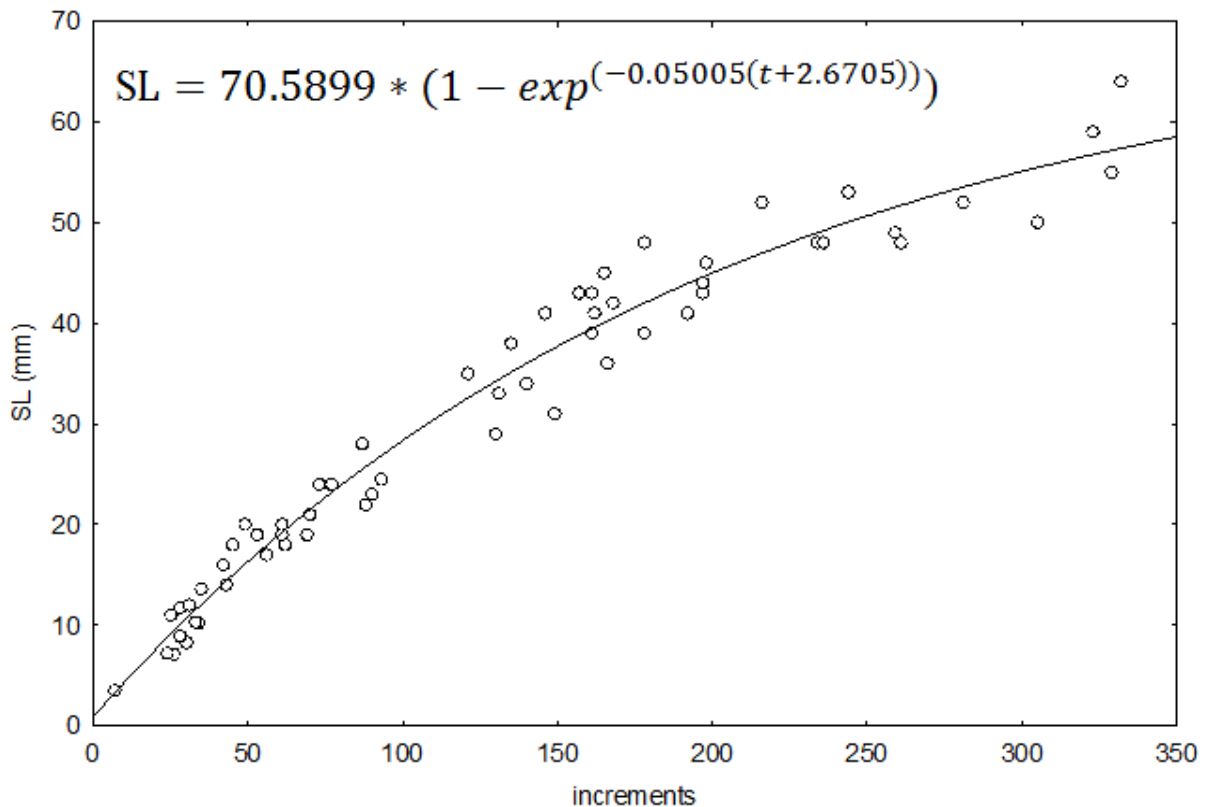


Fig. 17. Relació entre el número d'increments i la talla (SL) de tot el rang de talles estudiat amb individus de *Ceratoscopelus maderensis* procedents del Mediterrani Occidental. Les dades s'han ajustat al model de creixement de von Bertalanffy ($r^2 = 0.9663$, $n = 59$).

que el gruix promig dels increments a la zona larvària és de 1.4-4.2 μm ($n=14$, $\sigma = 0.88$). Els otòlits que es trobaven en la fase larvària corresponien a individus amb una talla (SL) ≤ 14 mm ($n = 14$). El final de la zona larvària està molt ben definit per una banda fosca de transició entre les regions larvària i metamòrfica (Fig.7). Aquesta banda té una amplada de 5-10 μm i s'aprecia molt bé a través del microscopi òptic.

Zona metamòrfica: aquesta zona s'estén des de la banda de transició fins a la zona juvenil-adulta (Fig.14, 9C,D). L'amplada promig

d'aquesta zona és de 142.46 μm ($n=14$, $\sigma = 42.23$). La principal característica d'aquesta

Taula 4. Paràmetres de l'equació de la corba de creixement de von Bertalanffy per *Ceratoscopelus maderensis* prenent el rang de talles complet (larves-adults) dels individus procedents del Mediterrani Occidental.

Paràmetre	Estimat	I.C. (95%)		P
		Lim. Inf	Lim. Sup.	
L_{∞} (mm)	70,59	61,1	80,08	0,0000
K	0,01	0	0,01	0,0000
t_0 (dies)	-2,67	-10,61	5,27	0,5032

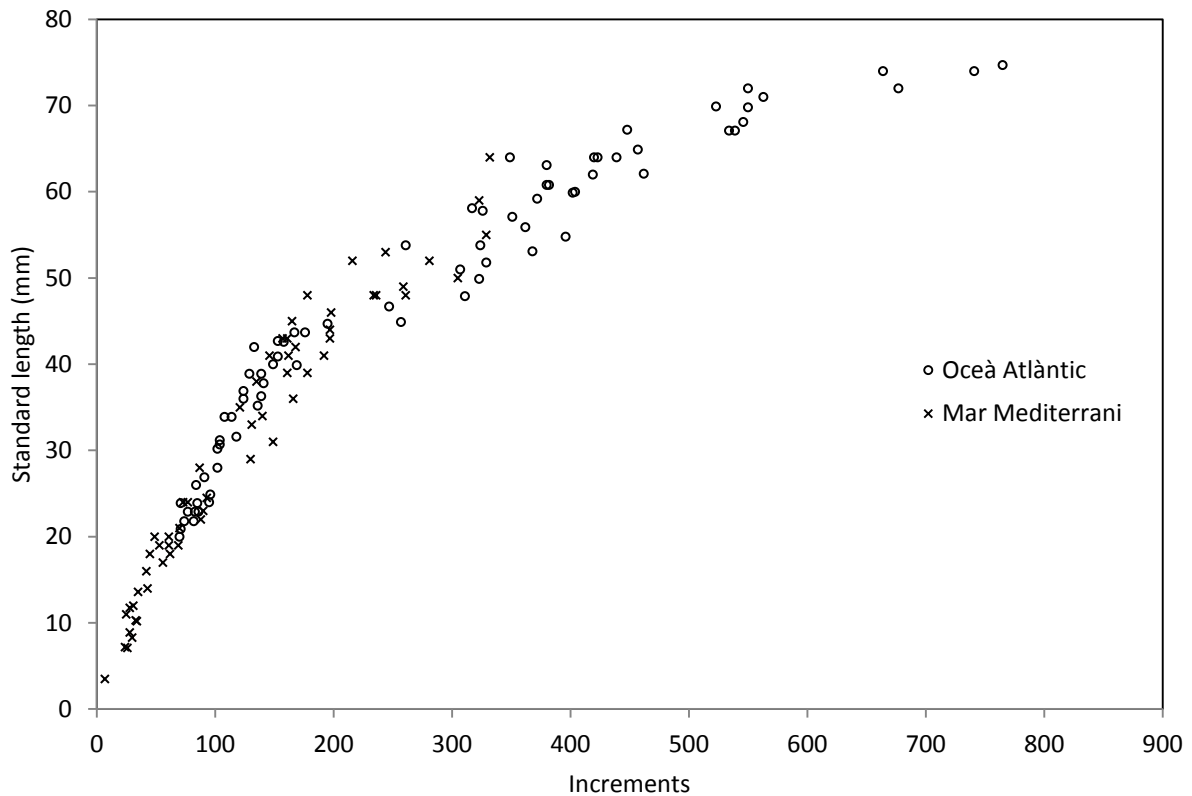


Fig.18. Relació entre el número d'increments i la talla (SL) de *Ceratoscopelus maderensis* procedents del Mediterrani (analitzats en aquest treball) i de l'Atlàntic (analitzats per Linkowski et al., 1993).

regió és que no s'observa un patró clar. Els increments estan poc definits en aquesta regió i en molts casos ni tant sols s'observen. Molts dels increments que són visibles, apareixen incomplets i sovint presenten una morfologia molt irregular. Això dificulta considerablement el comptatge del número d'increments en aquesta zona. Hem trobat de 16-20 increments en aquesta zona, tot i que degut a la baixa definició d'aquests, aquesta dada ha de ser interpretada amb cautela. S'observa que alguns dels increments d'aquesta zona solen tenir un gruix similar als increments més externs de la zona larvària ($\approx 4.2 \mu\text{m}$). Els otòlits que es trobaven en

aquesta fase corresponien a individus amb una $SL = 16\text{-}19 \text{ mm}$ ($n = 5$).

Zona juvenil-adulta: aquesta zona es caracteritza per una successió d'increments molt ben definits (Fig. 8, 9E). S'observen diferències en el gruix dels increments en aquesta regió, que reflecteixen irregularitats en el creixement (Fig. 15). En general el gruix dels increments va disminuint a mesura que ens acostem al marge de l'otòlit, arribant a tindre un gruix $< 1\mu\text{m}$. Tot i així, en algunes trams d'aquesta regió també s'ha observat una tendència contrària (Fig. 15). Els individus que havien assolit aquesta fase tenien una longitud

Taula 5. Taxes de creixement (g_t) en funció de la talla de *Ceratoscopelus maderensis* associades al model de creixement de v. Bertalanffy, pels individus procedents del Mediterrani (aquest treball) i de l'Atlàntic (Linkowski et al., 1993).

SL (mm)	Mediterrani	Atlàntic
	g_t	g_t
5	0,33	
10	0,3	
15	0,28	
20	0,25	0,21
25	0,23	0,19
30	0,2	0,17
35	0,18	0,16
40	0,15	0,14
45	0,13	0,12
50	0,1	0,1
55	0,08	0,08
60	0,05	0,07
65	0,03	0,05
70		0,03
75		0,01
80		-0,01

estàndard = 19-64 mm i en els seus otòlits s'han comptat 42-332 increments respectivament ($n = 42$). Els rangs de número d'increment i talla que corresponen a cadascuna de les fases larvària, metamòrfica i juvenil-adulta, s'han representat a la Taula 2.

3.3. Creixement

En 59 individus ($SL = 3.5-64$ mm), els increments dels otòlits s'han pogut comptar amb èxit sota el microscopi òptic. La mostra estudiada (Fig. 16, Taula 3), esdevé representativa del rang de talles dels individus capturats durant tota la campanya (Olivar et

al., 2012). Si s'assumeix que la periodicitat dels increments és diària, aquets individus tindrien una edat de 7-332 dies respectivament. La relació entre el número d'increments i la talla (SL), prenent el rang complet de talles dels individus mediterranis (Fig. 17), s'ha ajustat a una corba de von Bertalanffy ($n = 59$, $R^2 = 0.98$), els paràmetres de la qual es mostren a la Taula 4. Segons el model resultant, el creixement de *C. maderensis* al Mediterrani ve descrit per l'equació:

$$SL = 70.5899 * (1 - \exp^{-0.05005(t+2.6705)})$$

on SL és la longitud estàndard i t el temps en dies. Els resultats concorden considerablement amb els obtinguts per Linkowski et al. 1993, amb individus de *C. maderensis* de l'Atlàntic (Fig. 18). La Taula 5 mostra l'evolució de la taxa de creixement en funció de la talla, pel rang de talles complet d'individus estudiats al Mediterrani i a l'Atlàntic. Igual que en el cas dels adults, s'ha comprovat que les taxes de creixement de les larves, pràcticament no varien si es calculen de manera independent.

Per tal de comparar el creixement entre l'Atlàntic i el Mediterrani, s'han construït dos models de creixement, prenent només els individus adults ($SL = 19-64$ mm) del Mediterrani i de l'Atlàntic (Fig. 19).

Per una $SL = 0$, els models prediuen una taxa absoluta de creixement a l'origen (w) més gran

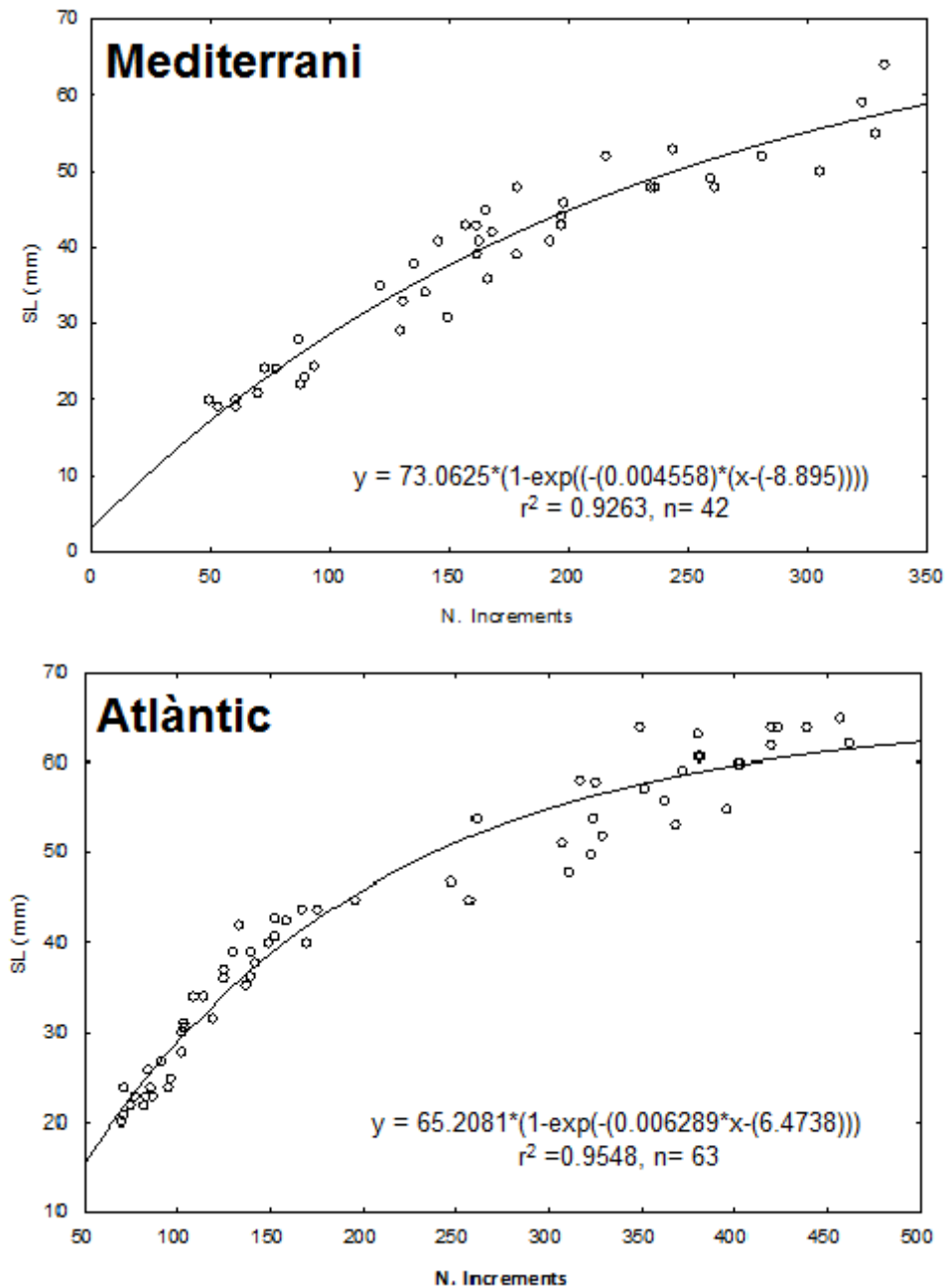


Fig. 19. Relació entre el número d'increments i la talla (SL) de *Ceratoscopelus maderensis*, ajustada al model de creixement de von Bertalanffy, prenent només els individus adults (SL = 19-64 mm) del Mediterrani (part superior) i de l'Atlàntic (part inferior).

a l'Atlàntic ($w = 0.41$) que al Mediterrani ($w = 0.33$). D'altra banda, les taxes de creixement absolut que descriuen les corbes (g) suggereixen un creixement més ràpid per part dels individus del Mediterrani a partir d'una certa talla (Taula 6) o número d'increments

(Taula 8). Aquesta diferència en la velocitat del creixement és petita i no significativa, ja que els intervals de confiança dels paràmetres k i L_{∞} es solapen entre ambdues zones (Taula 7)). Tot i no haver-hi significació, els resultats suggereixen que els individus de l'Atlàntic

Taula.6. Taxes de creixement (g_t) de *Ceratoscopelus maderensis* en funció de la talla associades al model de creixement de v. Bertalanffy, prenent només els individus adults ($SL = 20-55$ mm) del Mediterrani i de l'Atlàntic.

SL (mm)	g_t	
	Mediterrani	Atlàntic
20	0,24	0,28
25	0,22	0,26
30	0,20	0,22
35	0,17	0,19
40	0,15	0,16
45	0,13	0,13
50	0,10	0,09
55	0,08	0,06

necessiten 394 dies per assolir una talla de 60 mm, mentre que els individus del Mediterrani ho farien en 361. Pel que fa a la talla màxima (L_∞), els models de v. Bertalanffy prediuen una talla de 65.21mm pels individus Atlàntics i 73.06 mm pels Mediterranis, però segons els intervals de confiança d'aquest paràmetre (Taula 7), aquesta diferència tampoc és

significativa.

4. Discussió

No hi ha antecedents de la descripció del creixement de *C. maderensis* al Mediterrani, ni tampoc cap estudi que contempli la seva fase larvària. En el present treball, s'ha descrit el creixement que *C. maderensis* presenta en el Mediterrani Occidental, en d'individus amb $SL = 3.5-64$ mm, cobrint des de la seva fase larvària fins a la fase adulta.

En aquest estudi, no es disposava de la informació del sexe dels individus dels quals es van extreure els otòlits. La determinació del sexe en individus de *C. maderensis* en les fases larvària, *transforming* o juvenil, no es pot assolir per observació de les característiques morfològiques. La proporció d'exemplars madurs de la nostra mostra era molt baixa, ja que al Mediterrani, *C. maderensis* no és sexualment madur fins que no assoleix una talla ≥ 40 mm (Hulley,

Taula 7. Paràmetres de l'equació de creixement de von Bertalanffy per *Ceratoscopelus maderensis* prenent només els individus adults ($SL = 20-64$ mm) del Mediterrani Occidental i de l'Atlàntic.

Paràmetre	Mediterrani Occidental				Atlàntic (Linkowski et al., 1993)			
	Estimat	I.C. (95%)		P	Estimat	I.C. (95%)		P
		Lim. Inf	Lim. Sup.			Lim. Inf	Lim. Sup.	
L_∞ (mm)	73,0625	56,3186	89,8064	0,0000	65.2086	61.0734	69.3374	0,0000
K	0,0045	0,0022	0,0069	0,0003	0,00629	0,0047	0,00789	0,0000
t_0 (dies)	-8,8957	33,6889	15,8973	0,4723	6,47164	-11.176	24.1193	0,46608

($\alpha=0.05$)

Taula 8. Taxes de creixement absolut (g_t), calculades per a diferents valors d'incrementos corresponents a individus adults de *Ceratoscopelus maderensis* del Mediterrani i de l'Atlàntic.

Incrementos	g_t	
	Mediterrani	Atlàntic
80	0,22	0,26
100	0,20	0,23
120	0,19	0,20
140	0,17	0,18
160	0,16	0,16
180	0,14	0,14
200	0,13	0,12
220	0,12	0,11
240	0,11	0,10
260	0,10	0,08
280	0,09	0,07
300	0,08	0,06
320	0,07	0,06
340	0,07	0,05

1981,1984). Linkowski et al., 1993, van observar que entre mascles i femelles de *C. maderensis* no hi havia diferències de talla significatives.

La baixa definició dels increments en la fase transforming així com la fragilitat dels microincrements en el marge de l'otòlit entre d'altres factors, fan que el polir i el comptatge en els otòlits d'aquesta espècie sigui un procés complex. De fet, en el seu treball amb individus de *C. maderensis* procedents de l'Atlàntic, Linkowski et al., 1993, van utilitzar el microscopi òptic només per fer els comptatges en otòlits d'individus amb $SL \leq 40$ mm. Pels individus més grans, van utilitzar el

microscopi electrònic o bé van aplicar un model de regressió múltiple proposat per Radke & Dean 1982, que es basa en la morfometria de l'otòlit i que permet fer una predicció del número d'incrementos. Malgrat la validesa d'aquesta metodologia, en el present treball, s'ha mirat d'optimitzar la preparació dels otòlits, per tal de poder fer tots els comptatges de forma directe, a partir d'imatges obtingudes a través del microscopi òptic. Això ens ha permès construir un model de creixement, en el qual, totes les dades s'han obtingut fent servir un únic tipus de metodologia (microscopi òptic).

Les pautes metodològiques que s'han aplicat, han permès cobrir el rang de talles complet de la mostra, arribant a comptar els increments en otòlits d'individus de fins a 64 mm. Aquesta metodologia també presenta una sèrie d'inconvenients. Polir els otòlits fins a convertir-los en fines làmines, fa augmentar la seva transparència, facilitant substancialment el comptatge, però també incrementa el risc de trencament. L'exposició al calor esdevé una de les principals causes de trencament, sobretot en el cas dels otòlits més petits i també, quan les fines làmines són voltejades sobre el portaobjectes. L'aplicació d'aquesta tècnica requereix llavors, disposar de suficient quantitat de mostra.

Tot i que tots els comptatges s'han fet únicament amb el microscopi òptic, alguns otòlits de *C. maderensis* varen ser observats

sota el microscopi electrònic. Aquestes observacions han sigut d'utilitat en diversos aspectes: han ajudat a definir els criteris de comptatge i a confirmar el que s'observava a través del microscopi òptic. Així mateix, també van contribuir en el procés de identificació de cadascuna de les diferents zones i van permetre confirmar l'absència d'increments diaris en determinades regions de l'otòlit (Fig. 9C,D).

Durant el primer mes de vida, *C. maderensis* es manté en fondàries properes a la superfície (0-100 m, Olivari et al., 2014) tant de dia com de nit, però només s'alimenta durant les hores de llum. En canvi els adults presenten un patró de migració vertical regular, mantenint-se durant el dia sense menjar a més de 500 m de fondària i apareixent de nit, per alimentant-se, prop de la superfície. Durant l'estadi de transició entre juvenil i adult (*transforming*) no mostren un patró definit de migració ni d'alimentació, i poden aparèixer tant a prop de la superfície com a més de 500 m tant de dia com de nit.

El creixement dels otòlits durant la fase larvària segueix un patró regular, en el qual el gruix dels increments augmenta exponencialment. El final d'aquesta etapa s'observa molt fàcilment en els otòlits, ja que quan *C. maderensis* entra en fase *transforming*, la regularitat en el patró dels increments es perd radicalment. Aquesta manca de regularitat en la deposició dels

increments podria estar relacionada amb la falta de regularitat en l'alimentació i en la migració durant aquesta fase de desenvolupament. Aquest mateix patró en l'estructura dels otòlits durant la fase *transforming*, també ha sigut assenyalat en molts altres mictòfids (Gartner 1991, Linkowski 1993, Ozawa 1990, Tagaki 2006 entre d'altres).

Les fondàries a les quals migren diàriament els adults (que poden oscil·lar al voltant dels 1000 m), fan que factors com la temperatura de l'aigua, la pressió, la llum, així com l'abundància d'aliment, canviïn de manera dràstica respecte de les capes més superficials. Aquest gran contrast, podria fer que *C. maderensis* requereixi d'un cert temps d'adaptació, durant el qual no es manté proper a la superfície, ni tampoc fa les migracions verticals pròpies dels adults. És possible que durant aquest període, *C. maderensis* vagi prenent contacte progressivament amb els canvis ambientals que haurà d'afrontar d'adult. Aquesta progressió en la pauta de migració, podria explicar les irregularitats en el patró i la poca definició que presenten els increments al llarg de la zona metamòrfica de l'otòlit. Paral·lelament, la regularitat que mostra el patró dels increments en la fase juvenil-adulta, vindria explicada pel final d'aquest període d'adaptació a partir del qual, els individus començarien a fer les migracions diàries característiques dels adults.

Al llarg de la fase juvenil-adulta, els otòlits sovint presenten discontinuïtats en el gruix dels increments (Fig. 15), que semblen estar associades a irregularitats en el creixement (Linkowski et al., 1993). Aquestes discontinuïtats podrien estar relacionades amb períodes de canvi (a curt termini) en l'abundància d'aliment. D'altra banda, també s'observa la formació periòdica d'una sèrie de regions translúcides (Fig. 12) que s'associen a períodes desfavorables pel creixement (Linkowski et al., 1993), i que en moltes espècies solen tenir una periodicitat anual. Tant en el cas del Mediterrani com en el dels individus estudiats per Linkowski et al., 1993 a l'Atlàntic, i a diferència d'altres espècies, la periodicitat de l'aparició d'aquestes regions no segueix un patró anual. Podria ser que el comportament nictoepipelàgic influís de manera important amb la periodicitat d'aparició d'aquestes regions en *C. maderensis*.

Les taxes de creixement, tot i no mostrar diferències significatives, suggereixen un creixement més ràpid per part dels individus del Mediterrani, que assolirien una mida de 60 mm en 361 dies, mentre que els de l'Atlàntic necessitarien 394 dies. El rang de temperatura de l'aigua, tant a la superfície com a grans fondàries, és més alt al Mediterrani que a l'Atlàntic (Salat et al. 2002). Això és particularment interessant per sota de la termoclina, on a la Mediterrània la temperatura no baixa de 13°C. Un règim de

temperatura més elevat accelera els processos metabòlics, contribuint per tant a un augment del creixement dels organismes. Tot i que la diferència no és significativa, això, podria contribuir a explicar per què, a partir d'una certa talla (Taules 5 i 6) o d'un cert nombre d'increments en els otòlits (Taula 8), les taxes de creixement declinen de forma més lenta en els individus de la Mediterrània.

5. Conclusions

El creixement de *C. maderensis* es reflecteix linealment en els seus otòlits. Els otòlits d'aquesta espècie són arrodonits durant la fase larvària i van adquirint una forma més ovalada a mesura que es desenvolupa el *rostrum*. Es distingeixen fins a tres zones característiques en els otòlits de *C. maderensis*: una zona larvària, on el gruix dels increments augmenta exponencialment, una zona metamòrfica, on no s'aprecia un patró regular i els increments estan poc definit i una zona juvenil-adulta, que es caracteritza per una successió d'increments ben definits, el gruix dels quals tendeix a reduir-se progressivament, arribant a ser $< 1\mu\text{m}$.

Canvis en l'alimentació o en les variables ambientals poden veure's reflectits en el gruix i en la proporció carbonat càlcic - matèria orgànica dels increments. El creixement de *C. maderensis* al Mediterrani Occidental, ve definit per la funció:

$$L = 70.5899 * (1 - \exp^{(-0.05005(t+2.6705)})$$

on "L" és la longitud estàndard i "t" el temps en dies. El creixement de *C. maderensis* a la Mediterrània no presenta diferències significatives amb el de l'Atlàntic. Tot i així, per assolir una talla de 60 mm, els individus de l'Atlàntic necessitarien 394 dies, mentre que els individus del Mediterrani ho farien en 361. Les diferències en el règim de temperatura, més altes al Mediterrani, podrien explicar aquesta tendència.

6. Consideracions finals

Hi ha molts aspectes dels mictòfids que a dia d'avui encara no es coneixen prou bé, i que requereixen ser estudiats. Entendre la biologia i l'ecologia de les espècies és fonamental a l'hora de gestionar els ecosistemes, i el creixement n'és un dels aspectes més importants. És primordial que es duguin a terme estudis de creixement que contemplin no tant sols el cicle de vida sencer de les diferents espècies, sinó també el creixement d'aquestes sota diferents condicions ambientals, tant a nivell geogràfic com ecosistèmic. La tècnica de l'anàlisi d'otòlits esdevé una de les eines més potents a l'hora de descriure el creixement dels teleostis. Invertir esforços en optimitzar els processos metodològics d'aquesta tècnica, no tant sols permet millorar el seu rendiment, sinó que també redueix el seu cost.

7. Agraïments

Agraeixo al projecte IDEADOS (CTM2008-04489-C03-02), a Pilar Olivar, a Ainhoa Bernal i a Balbina Molí el seu valuósissim suport, i molt especialment, el fet de confiar-me les mostres per poder dur a terme aquest projecte. Agraeixo a José Manuel Fortuño la seva assistència amb el microscopi electrònic. Agrair també al departament de Recursos Marins Renovables de l'Institut de Ciències del Mar (ICM-CSIC), l'acolliment de les seves instal·lacions.

8. Referències

- Blacker, R.W. (1974). Recent advances in otolith studies. *In Sea fisheries research* (Jones, R.R.H., ed), pp. 67-90. New York, USA: Wiley.
- Brothers, E.B. et al. (1976). Daily growth increments in otoliths from larval and adult fishes. *Fisheries Bulletin. U.S.*, Vol. 74, pp. 1-8.
- Campana, S.E. & Neilsen, J.D. (1985). Microstructure of fish otoliths. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*, Vol 42, pp. 1014-1032.
- Degens, E.T. et al. (1969). Molecular structure and composition of fish otoliths. *Marine Biology*, Vol. 2, pp. 105-113.
- Gartner, J.V. Jr., (1991). Life histories of three species of lanternfishes (Pisces: Myctophidae)

from the eastern Gulf of Mexico. *Marine Biology*, 111, 11-20

Gartner, J. V., Jr. (1991, II). Life histories of three species of lanternfishes (Pisces: Myctophidae) from the eastern Gulf of Mexico.(II). Age and growth patterns. *Marine Biology*, 111:21-27

Greely, T.M. et al. (1999). Age and growth of *Electrona antarctica* (Pisces: Myctophidae), the dominant mesopelagic fish of the Southern Ocean. *Marine Biology*, 133: 145-158

Gjøsaeter, H., (1987). Primary growth increments in otoliths of six tropical myctophid species. *Biological Oceanography*, Vol. 4, pp. 359-382.

Grassé, P.P. (1958). L'oreille et ses annexes. In *Traité de Zoologie, Anatomie, systématique, biologie*. Tome XIII (I). Agnathes et Poissons: anatomie, éthologie, systématique (Grassé, P.P., ed.), pp. 1061-1098. Paris, France: Masson.

Hayashi, A. et al., (2001). Daily growth increment formation and its lunar periodicity in otoliths of the myctophid fish *Myctophum asperum* (Pisces: Myctophidae). *Fisheries Science*, 2001; 67: 811–817.

Hulley, P.A., (1981). Results of the research cruises of FRV "Walther Herwig" to South America. LVIII. Family Myctophidae. *Archiv*

für Fischereiwissenschaft, vol. 31 (Beihetft 1), pp. 1-300.

Hulley, P. A., 1984. Myctophidae, in: Whitehead, P.J.P., Bauchot, M.-L., Hureau, J.-C., Nielsen, J., Tortonese, E. (Eds.), *Fishes of the North-eastern Atlantic and the Mediterranean*. UNESCO. 1, pp. 429-483.

Jonsson, G., (1992). *Islenskir fiskar*. Fiolvi, Reykjavik, 568 pp.

Linkowsky, T. B., (1991). Otolith microstructure and growth patterns during early life history of lanternfishes (family Myctophidae). *Canadian Journal of Zoology*, Vol. 69, pp. 1777-1792.

Linkowsky, T. B. et al. (1993). Otolith microstructure, age and growth of two species of *Ceratoscopelus* (Osteichthyes: Myctophidae) from the eastern North Atlantic. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 167: 237-260.

Lowenstein, O. (1971). The labyrinth. In *Fish physiology* (Hoar, W.S. & Randall, D.J., ed.), pp. 207-240. New York, USA: Academic Press.

Masatoshi, M. et al. (2001). Growth of larval and juvenile *Diaphus theta* (Pisces: Myctophidae) in the transitional waters of the western North Pacific. *Ichthyological Research* (2001) 48: 385–390.

- Methot, R.D., Jr & D. Kramer, (1981). Growth of northern anchovy, *Engraulis mordax*, and northern lampfish, *Stenobrachius leucopsarus*. *Rapports et Procès-Verbaux des Rèunions Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, Vol. 178, pp. 424-431.
- Morales-Nin, B. (1992). Determination of growth in bony fishes from otolith microstructure. *FAO Fisheries Technical Paper*. No. 322. Rome, FAO. 51p.
- Mytilineou, C. et al. (2005). Deep-water fish fauna in the Eastern Ionian Sea. *Belgian Journal Zoology*, 135(2):229-233.
- Olivar M.P. et al.,(2012) Vertical distribution, diversity and assemblages of mesopelagic fishes in the western Mediterranean. *Deep Sea Research*. Part I 62:53–69.
- Olivar M.P. et al. (2014). Diel-depth distributions of fish larvae off the Balearic Islands (western Mediterranean) under two environmental scenarios. *Journal of Marine Systems* 138 (2014) 127–138.
- Ozawa, T. & Peñaflo, C. (1990). Otolith Microstructure and Early Ontogeny of a Myctophid Species *Benthosema pterotum*. *Nippon Suisan Gakkaishi*. 56(12).
- Panfili, J. et al. (2002). Manual of fish sclerochronology. Brest, France: *Ifremer-IRD coedition*, 464 p.
- Ratke, R.L. & Dean, (1982). Increment formation in the otoliths of embryos, larvae and juveniles of the mummichog, *Fundulus heteroclitus*. *Fishery Bulletin*, Vol.80, pp. 201-215.
- Ricker, W.E., (1975). Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bulletin of the Fisheries Research Board of Canada*, 191: 1-383.
- Salat, J., et al. (2002). Seasonal changes of water mass structure and shelf slope exchanges at the Ebro shelf (NW Mediterranean). *Continental Shelf Research* 22, 327–346.
- Scott, W.B. & M.G. Scott, (1988). Atlantic fishes of Canada. *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Science*, 219:731 p.
- Secor, D.H. et al. (1991). Manual for otolith removal and preparation for microstructure examination. Baruch Institute Technical Report 91-1, *University of South Carolina, Columbia, SC*, 85 p.
- Stevenson, D.K. & Campana, S.E., (1992). Otolith Microstructure examination and Analysis. *Canadian Bulletin of Fisheries and Aquatic Science* 117: 1-126.
- Takagi, K. et al. (2006). Age and growth of lanternfishes, *Symblophorus californiensis* and *Ceratoscopelus warmingii* (Myctophidae), in the Kuroshio-Oyashio Transition Zone. *Ichthyological Research* 53: 281-289.

Young, J. W. et al. (1988). Age and growth of the lanternfish *Lampanyctodes hectoris* (Myctophidae) from eastern Tasmania, Australia. *Marine Biology*, Vol. 99. pp. 569-576.

9. Annex

9.1. Glossari amb els principals termes utilitzats en la descripció dels otòlits.

Core: Àrea o àrees que rodegen un o més primordis i que es troba limitada per una primera zona-D prominent.

Double zone: (increments dobles), Dues zones estretament unides en relació a la mida de l'estructura calcificada i la distància entre dos increments i que són considerades en el comptatge com un únic increment.

Increment: Una referència a la regió entre zones similars en una estructura utilitzada per estimar l'edat. El terme es refereix a una estructura, però també pot ser utilitzat per referir-se a porcions d'una part dura formada en un interval de temps. Un increment primari consisteix en una zona-D i una zona-L.

Microincrement: Un increment que és de menys de 50 µm de gruix, usualment utilitzat per descriure increments diaris i subdiaris.

Nucli: Terme utilitzat per indicar el primordi i la regió al voltant del *core* de l'otòlit. Es tracta d'un terme ambigu i poc precís que no sol ser utilitzat en la descripció de microestructures.

Post-rostrum: Projectió més posterior de la *saggita*. Pot referir-se a la totalitat del marge posterior de la *saggita*.

Primordi: Estructura complexa inicial d'un otòlit, consistent en material granular o fibril·lar rodejant un o més nuclis densos de 0,5-1 µm de diàmetre. En els primers estadis, si hi ha diversos primordis, generalment es fonen formant el *core*.

Rostrum: Projectió més anterior de la *saggita*.

Zona hialina: Zona que permet passar molta més quantitat de llum que una zona opaca. És preferible evitar aquest terme substituint-lo per zona translúcida.

Zona de transició: Una regió de canvi en l'estructura de l'otòlit entre dues regions. En alguns casos aquesta regió es reconeix degut a la manca d'estructures o increments o també degut a canvis abruptes en la forma dels increments. Les zones de transició es solen formar durant estadis de metamorfosi o durant canvis d'hàbitat significatius.

Zona-D (D-zone): Porció del increment d'un otòlit que apareix clara quan s'observa sota un microscopi òptic i que apareix com a una regió elevada quan s'observa sota el microscopi electrònic. Aquest component del microincrement conté una menor quantitat de matriu orgànica i una major quantitat de carbonat càlcic.

Zona-L (L-zone): Porció del increment d'un otòlit que apareix fosca quan s'observa en un microscopi òptic i que apareix en forma de depressió quan s'observa sota el microscopi electrònic. Aquest component del microincrement conté una gran quantitat de matriu orgànica i una quantitat menor de carbonat càlcic.
