

ECOLOGIA DE LARVAS DE PECES: I. ECOLOGIA ALIMENTICIA

J. A. Rodríguez*
E. Carrillo**

IMPORTANCIA DEL ESTUDIO DE HUEVOS Y ESTADIOS LARVALES DE PECES MARINOS

El estudio de huevos y estadios larvales de peces marinos tiene sus orígenes en trabajos relativamente aislados, llevados a cabo a partir de la segunda mitad del siglo pasado (Ahlstrom y Moser, 1981). Su estudio sistematizado se inicia hasta la segunda década del siglo XX, con las ideas pioneras de Murray y Hjort (1912) y Hjort (1914). Sin embargo, no es sino hasta la década de los setenta cuando este tipo de estudios adquiere una importancia fuera de lo común.

Lo anterior puede ser evidenciado en los dos simposios sobre los primeros estadios de vida de peces marinos que se han llevado a cabo: el primero en Oban, Escocia, en 1973, con la participación de 160 investigadores de más de 20 países, y el segundo en Woods Hole, Massachusetts, en 1979, con la participación de más de 300 investigadores de 21 naciones. Como resultado de estas reuniones, fueron editados dos libros considerados como trascendentales en este campo, Blaxter (1974) y Lasker y Sherman (1981a). Se cuenta, además con un compendio significativo de publicaciones adicionales, como evidencia de la importancia que se le ha conferido al estudio de huevos y larvas de pe-

ces marinos (Smith y Richardson, 1979a, 1979b); Sharp, 1980 y Lasker, 1981b).

La importancia que se le ha adjudicado a este tipo de estudios tiene sus raíces en el amplio espectro de aplicación de los mismos. Por ejemplo, a través de, 1) estudios básicos sobre taxonomía, crecimiento y supervivencia de huevos y estadios larvales de peces bajo condiciones *in situ* y de laboratorio; 2) estudios programáticos de poblaciones naturales basados en colecciones de huevos y estadios larvales en el mar; 3) estudios aplicados de acuicultura y contaminación, que contrastan el potencial alimenticio y la vulnerabilidad de los primeros estadios de desarrollo de peces marinos en las zonas costeras afectadas por la actividad humana; 4) estudios, todavía reducidos en número, sobre modelos de ecosistemas que incluyen factores de crecimiento, supervivencia y de advección y estabilidad de la columna de agua, enfatizando situaciones de depredador-presa a diferentes niveles tróficos e incluyendo su relación con modelos teóri-

* Escuela de Ciencias Biológicas, Universidad Nacional, Heredia, Costa Rica.

** Centro de Investigación y Educación Superior de Ensenada, México.

cos de "stock"-reclutamiento; y 5) por el potencial de aplicación de la información obtenida en el proceso de toma de decisiones en el manejo y administración de recursos pesqueros (Sherman y Lasker, 1981).

Se resumen, a continuación, algunas de las áreas más importantes relacionadas con el estudio de huevos y estadios larvales de peces marinos. Se enfatizan también algunas de las discutidas en párrafos anteriores.

Sistemática y desarrollo. La importancia del estudio de la sistemática de estadios larvales de peces marinos es amplia. Por un lado, permite la identificación de especies que coexisten en el tiempo y en el espacio, así como la determinación de su importancia ecológica y económica. Por otro lado, permite ganar conocimiento sobre las relaciones sistemáticas existentes y hacer inferencias de carácter filogenético (Ahlstrom y Moser, 1981).

Distribución y abundancia. Su importancia estriba en que la gran mayoría de especies de peces marinos atraviesan durante su desarrollo inicial por una fase planctónica. Por ende, afectan a y son afectados por las relaciones interespecíficas de las comunidades planctónicas, y son así componente esencial para entender la dinámica de estas comunidades. El conocimiento de su distribución y abundancia permite, además hacer inferencia sobre la disponibilidad y cosecha potencial de poblaciones de peces (Saville y Schnack, 1981).

Ecología fisiológica. Su importancia radica en que los estudios en esta área contribuyen a un mejor entendimiento del proceso de reclutamiento, separando la importancia relativa de la influencia de variables ambientales sencillas o múltiples en la supervivencia de peces (Lasker y Sherman, 1981a).

Acuicultura. El éxito o fracaso de una operación acuicultural depende en gran parte de la seguridad de una provisión garantizada y abundante del organismo cultivado (Harvey y Hoar, 1980). Con respecto de peces marinos, las actividades de cultivo se han basado, por décadas, en la colección de huevos y larvas disponibles en el ambiente natural (Jones, 1981). En la última década se han desarrollado técnicas de cultivo para varias especies importantes de peces marinos (May, 1971; Lasker y Sherman, 1981b).

Por otro lado, a través del cultivo de estadios larvales de peces marinos es posible la selección de

características genéticas deseables, el control de maduración a través de técnicas citogenéticas o tratamientos hormonales (Jones, 1981) y la identificación y descripción de especies poco conocidas (Hempel, 1974). Finalmente, su cultivo permite también la producción de "semilla" para la reintroducción o introducción de poblaciones de peces en hábitats naturales y artificiales (Hempel, 1974).

Modelos. La supervivencia de estadios larvales de peces marinos ha sido considerada como el factor determinante en el reclutamiento, y este último como determinante de los límites de la producción pesquera (Laurence, 1981). Por ende, la habilidad para predecir reclutamiento sería una herramienta invaluable en el manejo de pesquerías.

De acuerdo con Laurence (1981), el principio de supervivencia larval-reclutamiento, es viable y accesible a tratamientos a través de modelos y "... su desarrollo e incorporación como modelo de supervivencia larval en la función de reclutamiento en pesquerías multispecíficas de modelos de producción, podría representar el paso más significativo requerido para tomar decisiones adecuadas en el manejo de éstas". Frank (citado en Sherman y Lasker, 1981) indica que "... entender el reclutamiento es una de las necesidades más críticas para el manejo de las existencias de peces. Ante la falta de conocimiento más refinado acerca del reclutamiento, las cuotas de captura respectivas están siendo estipuladas sin una certeza en sus bases o sus efectos. ... (a través de estudios sobre los primeros estadios de desarrollo de peces marinos), la comunidad internacional ha iniciado la construcción de las bases para proveer la información científica necesaria para el manejo racional de los recursos pesqueros".

Ecología alimenticia

La importancia entre la relación alimento-supervivencia larval-éxito de una clase anual en peces marinos, fue inferida desde hace más de sesenta años (Hjort, 1914). Desde entonces la investigación llevada a cabo para entender esta relación ha dado lugar a la producción de un amplio número de publicaciones, así como también a varias hipótesis y conceptos.

No se considera, dentro del contexto de este trabajo, el hacer una revisión bibliográfica exhaustiva sobre los diversos aspectos relacionados con la ecología alimenticia de estadios larvales de peces marinos. Se discuten a continuación únicamente

aquellos trabajos que son considerados como relevantes para este estudio y particularmente aquellos publicados después de 1970. Para una información más completa se sugiere la consulta de varios compendios, entre éstos: Morris (1956), Atz (1964), Shelbourne (1964), May (1970), May (1971b), Blaxter (1974), Lasker (1981b), Lasker y Sherman (1981b).

Período crítico. Este término fue empleado originalmente por Fabre-Domergue y Biatrix (1897), en referencia a la elevada mortalidad, que observaron en el momento aproximado de absorción del saco vitelino en las larvas de peces marinos mantenidos bajo condiciones de cultivo. Hjort (1914, 1926), basado en el planteamiento anterior, introduce la "hipótesis de período crítico" para peces marinos extremadamente fecundos. Circunscribe este período al tiempo en que la larva absorbe su saco vitelino e inicia la búsqueda activa de alimento exógeno, e identifica a este período con una elevada mortalidad por inanición, bajo la cual se fija el éxito o fracaso de una clase anual derivado del proceso de reclutamiento respectivo.

Desde el planteamiento de esta hipótesis, se ha tratado de determinar, tanto en el campo, como en el laboratorio, la presencia de un período de elevada mortalidad posterior a la absorción del saco vitelino (estadio de poslarva, Hubbs, 1943). A nivel de laboratorio, los trabajos experimentales reflejan, en su mayoría, la existencia de un declive en la curva de supervivencia posterior a este evento (Blaxter, 1962; Shelbourne, 1965; O'Connell y Raymond, 1970; Carrillo y Solís, manuscrito; Rodríguez, 1983; entre otros). Por otro lado, los estudios llevados a cabo en el ambiente natural no son determinantes. Por ejemplo, Marr (1956), al igual que May (1974), concluyen que no se puede considerar o negar categóricamente un período crítico en la naturaleza, debido, según May, a que las curvas de supervivencia obtenidas hasta la fecha son escasas, y las que existen, muy difíciles de interpretar. Además, los datos no reflejan la realidad, debido a las limitaciones que presentan los métodos de muestreo utilizados.

En una de las últimas revisiones de la hipótesis, Vladimirov (1975) analiza diversas familias de peces y llega a la conclusión de que existe un período crítico en su desarrollo larval, pero determinado por defectos en los órganos o sistemas encargados de buscar, capturar y asimilar el alimento. Considera además que la cantidad de alimento en el medio es importante e influye en el período crítico, ya que las larvas con defectos de búsqueda o

de captura pueden sobrevivir en concentraciones elevadas de alimento.

La presencia o ausencia de un período crítico en el desarrollo ontogenético de peces marinos no ha sido definido categóricamente. Sin embargo, la evidencia acumulada sugiere que el período de desarrollo larval representa una etapa crítica caracterizada por baja supervivencia (Arthur, 1956) y que la disponibilidad de alimento adecuado, durante este período, es potencialmente un factor importante que gobierna el éxito o fracaso de una clase anual (Houde, 1978).

Alimentación. La gran mayoría de peces marinos tienen, al eclosionar, un saco vitelino del cual obtienen los requerimientos alimenticios en las primeras etapas de su desarrollo. La duración de este período, denominado prolarval (Hubbs, 1943), es variado, tanto a nivel interespecífico (Lasker, 1962; Blaxter y Hempel, 1966; Laurence, 1974, entre otros), como a nivel intraespecífico por efecto de factores ambientales (Aranovich et al., 1975; Vladimirov, 1975).

La poca duración del período prolarva conduce a un desarrollo acelerado de las estructuras de percepción, captura y asimilación. Esto permite en muchas ocasiones iniciar la alimentación exógena antes de haber completado el consumo del vitelo (Shelbourne, 1957; Hunter, 1981).

La mayoría de larvas de peces marinos utilizan la vista como sistema de percepción y localización de alimento (Blaxter, 1969; Houde, 1973; Hunter, 1981). Por ende, en general la alimentación se realiza en los períodos de iluminación (Duka, 1969; Schuman, 1965; Arthur, 1976; Houde, 1978). Sin embargo, existen larvas capaces de alimentarse en la obscuridad (Theilacker y Dorsey, 1980), o de utilizar diversos estímulos de origen químico para encontrar y permanecer en lugares con alimento disponible (Hunter y Thomas, 1974; Dempsey, 1978).

Blaxter y Staines (1971) concluyen para cuatro especies de diferentes familias, que el movimiento, como búsqueda de alimento, se incrementa cuando los ojos están bien formados. Además consideran, al igual que Hunter (1972), que para percibir la presa, ésta debe encontrarse dentro de su campo visual. Por ejemplo, para las larvas de *Clupea harengus* el rango perceptivo varía inversamente con el nivel de actividad motora (Rosenthal y Hempel, 1970).

El estímulo que produce la presa en las larvas de peces, para ser capturadas, no ha sido estudiado profundamente (Hunter, 1981). Autores como Arthur (1976), Scura y Jerde (1977), entre otros, consideran el color en la presa como un factor importante para distinguirlos y poder capturarlos. Nordeng y Bratland (1971) encontraron, en situaciones de laboratorio, que las larvas de *Gadus morhua* pueden comer huevos opacos (no viables), mientras que los viables permanecieron intactos por ser transparentes. El movimiento en la presa es otro factor importante en la localización y captura, aunque análisis de contenidos estomacales, de diversas larvas de peces, demuestran que pueden comer partículas no móviles (Berner, 1959; Ciechowski, 1967; Ciechowski y Weiss, 1974).

Al eclosionar, la mayoría de especies de peces marinos no cuentan con su sistema digestivo, o su boca completamente formada. El arenque del Atlántico constituye un buen ejemplo. La apertura de sus mandíbulas se incrementa en un cincuenta por ciento en el período prolarval (Blaxter, 1965). El desarrollo de ambas estructuras guarda una relación estrecha con la eficiencia de captura de presas y con la capacidad digestiva de larvas de peces marinos. Así Stepien (1976) observa en *Archosargus rhomboidalis* un incremento exponencial en su tasa de alimentación con relación al tiempo. Ciechowski y Weiss (1974), Arthur (1976), y Hunter y Kimbrell (1980) han encontrado que el ancho de la boca varía entre especies. Estas diferencias interespecíficas pueden tener una íntima relación con el tipo y tamaño de las presas consumidas (Blaxter, 1969; Hunter, 1981).

Otra estructura de importancia en la alimentación es el intestino. Este es, en las primeras etapas del desarrollo larval, un tubo simple y largo. El alimento es digerido en la parte posterior, pero la secreción enzimática se genera en toda la extensión (Harder, citado por Blaxter, 1969) y se modifica conforme crece el individuo. Por ejemplo, Bryan y Madraisan (1977), estudiando *Siganus lineatus*, identificaron tres estados de desarrollo: el primero, carnívoro (intestino en forma de espiral), el segundo omnívoro (el intestino es elongado y arrollado), y un tercer estado herbívoro (con el intestino muy elongado y arrollado en una compleja espiral); cada estado tan especializado que la sobrealimentación en cualquier etapa con alimento inapropiado puede ser fatal.

La carencia de alimento en el período poslarval afecta principalmente el sistema digestivo, el páncreas y el hígado (O'Connell, 1976; Theilacker, 1978).

Ehrlich et al. (1976) utilizó el factor de condición (W/L^3) como índice de daño por inanición en *Clupea harengus*, y encontró que la larva empieza a perder grasa y flotabilidad conjuntamente con la deformación del cuerpo. Laurence (1977) observó en larvas de *Micropterus salmoides* una disminución sostenida de la velocidad de nado en larvas en estado de inanición comparadas con larvas alimentadas. Sin embargo, existe un efecto diferencial en el período larval debido a la carencia de alimento. Por ejemplo, Riley (1966), Rosenthal y Hempel (1970) y Hunter (1972), demostraron que la falta de alimento afecta mucho más a las larvas que van a iniciar su alimentación, que a las larvas de edad avanzada. Es evidente que la disponibilidad de alimento, en el rango de tamaño y densidad adecuados, es crítico para evitar la muerte por inanición en larvas jóvenes.

Alimento. Es generalmente aceptado que el proceso de supervivencia exitosa, del período larval, depende de un suministro adecuado de alimento (Cushing y Harris, 1973; Cushing, 1976; Houde, 1978).

May (1970) hace una revisión exhaustiva de los tipos de alimento utilizados en el cultivo de peces marinos. Houde (1973) y Lasker y Zweifel (1978) resumen los aspectos más importantes que afectan la supervivencia de estadios larvales de peces marinos, entre estos: tipo, tamaño y concentración del alimento.

Lasker (1975) considera que el tipo de alimento determina el crecimiento y la supervivencia de larvas de peces. En la naturaleza, el zooplankton es aparentemente el principal recurso alimenticio de éstas, y los copépodos, el grupo zoopláctico más comúnmente utilizado a lo largo de su desarrollo larval (Lebour, 1919; Blaxter, 1975; Detwyler y Houde, 1970; Arthur, 1976; Stepien, 1976; Hunter, 1981).

Existen otras fuentes de alimento que pueden ser utilizadas por larvas de peces (Lasker et al., 1970; May, 1970; Theilacker y McMaster, 1971; entre otros). Se ha observado, por ejemplo, que éstas pueden diversificar el tipo de presas ingeridas, especializándose conforme crecen (Berner, 1959; Ciechowski, 1967; Rojas de Mendiola, 1974; Arthur, 1976). Sin embargo, en general se ha concluido que a pesar de esta adaptación para alimentarse, las larvas de peces no utilizan fitoplancton como fuente de alimento (May, 1970; Scura y Jerde, 1977; Hunter, 1981), aunque Carrillo y Solís

(manuscrito) y Rodríguez (1983) sugieren lo contrario.

Lasker (1975) considera que el tamaño de partículas de alimento ingeridas por larvas de peces constituye un factor crítico al inicio de su alimentación. Aparentemente, el umbral del tamaño mínimo de presa que puede ser consumida está dado por la habilidad de la larva y la energía consumida en la captura de ésta (Hunter, 1977; Lasker y Zweifel, 1978). Más de un setenta por ciento del alimento encontrado en el contenido estomacal de *E. mordax*, se encuentra entre 60-80 μm de diámetro (Lasker, 1975). Lasker (1975), Scura y Jerde (1977), Lasker y Zweifel (1978), Hunter (1981), entre otros, consideran con base en datos de campo y reportes de laboratorio, que el tamaño mínimo utilizado como fuente de alimento por las larvas de peces, se encuentra alrededor de 45 μm de diámetro. Por otro lado, la única restricción del tamaño máximo de presa que puede ser consumida aparentemente está dada por el tamaño de la boca (Hunter, 1977). Aunque en la naturaleza las larvas de peces no parecen consumir el tamaño máximo de presa disponible (Arthur, 1956; Ciechowski, 1967; Hunter y Kimbrell, 1980).

En el océano coexisten partículas alimenticias de tamaño variado. Por lo general las partículas pequeñas (45 μm) son más abundantes que las partículas grandes (más de 90 μm). De esta manera, el bajo contenido energético de las partículas de menor tamaño está balanceado por su mayor abundancia (Lasker y Zweifel, 1978).

La concentración mínima de alimento requerida por larvas de peces, para sobrevivir, constituye un área de contrastes. Por un lado, se han determinado experimentalmente concentraciones mínimas de alimento, en un rango de 1-2 órdenes de magnitud, por arriba de las concentraciones promedio de alimento encontradas en el océano (Kramer y Zweifel, 1970; Lasker et al., 1970; O'Connell y Raymond, 1970; Wyatt, 1972; Laurence, 1974; Hunter, 1977; Werner y Blaxter, 1981). Por otro lado, diversos autores han encontrado crecimiento y supervivencia satisfactorios en larvas de peces mantenidos bajo concentraciones de alimento similares a las encontradas en la naturaleza (Houde, 1978; Houde y Schekter, 1978, 1981; Moffat, 1981; Carrillo y Solís, manuscrito).

Independientemente de los posibles aspectos de controversia al respecto, ciertos hechos sobresalen: 1) el éxito al inicio de la primera alimentación depende, en gran parte, de una densidad de

alimento lo suficientemente elevada para compensar la baja eficiencia de captura de las larvas (Hunter, 1972); 2) mientras más elevada es la concentración de alimento, más frecuentes son los intentos de alimentación de las larvas y, por ende, mayor el éxito en la captura de alimento (Lasker, 1975); Hunter y Thomas (1974) han demostrado que la tasa de alimentación, de *E. mordax*, se incrementa con el aumento en la concentración del alimento; 3) la densidad de alimento requerida por larvas de peces disminuye con la edad de las larvas (Riley, 1966; Rosenthal y Hempel, 1970; Hunter, 1972; Houde, 1975; Lasker, 1975). Este considerando está relacionado con la mayor eficiencia de alimentación de larvas de más edad, así como con el contenido energético de presas de mayor tamaño (Hunter, 1972; Lasker y Zweifel, 1978).

Parches de alimento. Los organismos en el mar no presentan una distribución homogénea. Esto es cierto tanto para presas como para depredadores del plancton, necton y bentos (Parsons y Takahashi, 1973).

La importancia de parches de microplankton es considerada como central en la ecología alimenticia de estadíos larvales de peces marinos. Por ejemplo, Houde (1975) resume el criterio de varios autores, cuando indica que los niveles mínimos de alimento que han tenido éxito en el cultivo de estadíos larvales de peces marinos en el laboratorio se encuentran, por lo general, varios órdenes de magnitud por arriba de los niveles promedio de alimento encontrados en la naturaleza. La implicación de este hecho sugiere que debería existir una elevada mortalidad de peces en estadíos poslarvales.

Sin embargo, el éxito de especies de peces pelágicos en su ambiente natural, su importancia y contribución a las pesquerías mundiales, han propiciado el desarrollo de otros modelos de supervivencia larval. Posiblemente el más discutido de éstos, considera la utilización de parches de alimento por los estadíos larvales de peces marinos.

En efecto, varios autores estiman las concentraciones de alimento en estos parches de 1 a 3 órdenes de magnitud por arriba de la densidad promedio de alimento encontrada en el océano (Houde y Schekter, 1978). Estas concentraciones son encontradas para el ambiente de *E. mordax* (Hunter, 1972; Lasker, 1975; Lasker y Zweifel, 1978), así como para el ambiente de otras especies (Shelbourne, 1957; Parsons y Lebrasseur, 1970).

Varios estudios a nivel de campo y de laboratorio apoyan la importancia de parches de alimento en la alimentación y supervivencia de estadíos larvales de peces marinos. Lasker (1975) ha demostrado la presencia de parches de *Gymnodinium splendens* y la utilización de éstos por estadíos larvales de *E. mordax*. Vlymen (1977) indica en su modelo de búsqueda que, en promedio, las larvas de *E. mordax* no podrían existir en el océano si su alimento se encontrara distribuido al azar. Sugiere que la supervivencia de ellas puede depender, en gran parte, de la presencia de alimento concentrado en parches. Hunter y Thomas (1974) demostraron, en experimentos de laboratorio sobre comportamiento de búsqueda, que las larvas de *E. mordax* poseen la habilidad de mantenerse en parches de alimento una vez que los han encontrado. Owen (1981) apoya el trabajo de simulación de Vlymen (1977) a través de observaciones cuantitativas en el campo sobre la presencia de microagregaciones de alimento utilizado por larvas de *E. mordax*, y presente en microparches, separados unos de otros por unos cuantos centímetros.

A pesar de la presencia de parches, como una situación común en el ambiente marino y de su aparente importancia en la supervivencia de estadíos larvales de peces marinos, es escasa la información que se tiene sobre su distribución espacio-temporal (John Hunter, National Marine Fisheries Service, La Jolla, Cal., comunicación personal). Lasker y Zweifel (1978) encontraron parches con un rango de extensión horizontal de cientos de me-

tros hasta 300 km a lo largo de la costa y del orden de 2 metros de espesor. Vlymen (1977) y Owen (1981) destacan, por el contrario, la existencia e importancia de parches de menor extensión, hasta de unos cuantos centímetros en la Corriente de California. Independientemente de la extensión horizontal de los parches de alimento, deben tener duración suficientemente larga para permitir la utilización del alimento concentrado en éstos. Por ende, la estabilidad temporal del océano es un prerrequisito para el éxito alimenticio de estadíos larvales de peces marinos (Lasker y Zweifel, 1978; Lasker, 1981a).

La significación de parches en el éxito alimenticio y la supervivencia de estadíos larvales de peces marinos parece obvia. Sin embargo, su importancia absoluta no ha sido establecida sin lugar a duda. Por ejemplo, Houde (1978) indica que varias especies de larvas de peces pueden obtener suficiente alimento sin la necesidad de utilizar parches de microzooplancton, o la utilización suplementaria de dinoflagelados como alimento. Por otro lado, los resultados de Houde y Schekter (1981), obtenidos con tres especies subtropicales de larvas de peces, indican que existen otras estrategias adaptativas alternativas y que algunas larvas pueden obtener una ración significativa de alimento en concentraciones ambientales de aguas costeras. Otros autores coinciden con estas ideas (Mikhman, 1969; Saksena y Houde, 1972; Moffat, 1981; Rodríguez, 1983).

LITERATURA CITADA

- Ahlstrom, E. H. y Moser, H. G. 1981. Systematics and development of early life history stages of marine fishes: achievements during the past century, present, status and suggestions for the future. Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer. 178: 541-546.
- Aranovich, T. M.; Doroshev, S. I.; Spector, L. V. y Makhotin, V. M. 1975. Egg incubation and larval rearing of navaga (*Eleginus navaga*), polar cod (*Boreogadus saida*) and arctic flounder (*Liopsetta glacialis*) in the laboratory. Aquaculture. 6:233-242.
- Arthur, D. K. 1956. Particulate food and the food resources of the larvae of three pelagic fishes especially the Pacific Sardine *Sardinops caerulea*. Ph. D. Thesis Univ. of California. San Diego, Cal. 231 pp.
- 1976. Food and feeding of larvae of three fishes occurring in the California Current. *Sardinops sagax*, *Engraulis mordax* and *Trachurus cymmetricus*. Fish. Bull. U. S. 74(3): 517-530.
- Atz, J. W. 1964. A working bibliography on rearing larval marine fishes in the laboratory. U. S. Fish. Wild. Serv. Res. Rep. 63: 95-102.
- Berner, L. 1959. El alimento de las larvas de la anchoveta norteña. S. I. O. Nueva Serie. Inter-American tropical Tuna Commission. 4(1): 1-22.
- Blaxter, J. H. S. 1962. Rearing beyond the yolk-sac stage. Mar. Res., Scotland, 1: 1-18.
- 1965. The feeding of herring larvae and their ecology in relation to feeding. Rep. 10: 79-88.
- 1969. Development: Eggs and larvae, Pp. 177-252. En: Fish Physiology. Vol. III. (W. S. Hoar y D. J. Randall, eds). Academic Press. New York. 485 pp.
- (ed.). 1974. The Early Life History of Fish. Springer-Verlag. Berlín. 765 pp.
- 1975. Reared and wild fish. How do they compare. En: 10th European Simp. on Marine Biology. Ostend. Belgium. Sept. 17-23. Pp. 11-26. Univ. Press. Wetteren. Belgium.
- Blaxter, J. H. S. y Hempel, G. 1966. Utilization of yolk by herring larvae. Mar. Biol. 46: 219-234.
- Blaxter, J. H. S. y Staines, M. E. 1971. Food searching potencial in marine fish larvae. Pp. 467-485. En: 4th. European Mar. Biol. Symp. (D. J. Crisp. ed.). Cambridge Univ. Press. Cambridge. Mass.
- Carrillo Barrios-Gómez, E. y Solís Guevara, J. C. Manuscrito. *Tetraselmis* sp. como fuente de alimento por los estadios larvales de la anchoveta *Engraulis mordax* Girard.
- Ciechomski, J. D. de. 1967. Investigations of food and feeding habitats of larva and juveniles of the Argentine anchovy *Engraulis anchoita*. CalCOFI Repts. 11: 72-81.
- Ciechomski, J. D. de y Weiss, G. 1974. Estudios sobre alimentación de larvas de la merluza, *Merluccius hubbsi* y de la anchoita *Engraulis anchoita* en el mar. Physis. 33(86): 199-208.
- Cushing, D. H. 1976. Biology of fishes in the pelagic community. Pp. 317-340. En: The ecology of the seas. (D. H. Cushing y J. J. Walsh. eds.). W. B. Saunders Co. Philadelphia.
- Cushing, D. H. y Harris, J. G. K. 1973. Stock and recruitment and the problem of density dependence. Rapp. P.-v. Reun. Cons. Perm. int. Explor. Mer. 164: 124-155.
- Deknik, T. V.; Duka, L. A. y Sinykova, V. I. 1970. Food supply and the causes of mortality among the larvae of some common Black Sea Fishes. J. Ichthyol. 10: 304-310.
- Dempsey, C. H. 1978. Chemical stimuli as a factor in feeding and intraspecific behavior of herring larvae. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 58: 739-747.
- Detwyler, R. y Houde, E. D. 1970. Food selection by laboratory reared larvae of the scaled sardine *Harengula pensacolae* (Pisces, Clupeidae) and the bay *Anchoa mitchilli* (Pisces, Engraulidae). Marine Biology. 7: 214-222.
- Duka, L. A. 1969. Feeding of larvae of the anchovy *Engraulis encrasicolus maloticus* in the Azov Sea. Prob. Ichthyol. 9: 223-230.
- Ehrlich, K. F.; Blaxter, J. H. S. y Pemberton, R. 1976. Morphological and histological changes during the growth and starvation of Herring and Plaice larvae. Mar. Biol. 35: 105-188.
- Fabre-Domergue y Bietrix, E. 1897. La periode critique post-larvaire des poissons marins. Bull. Mus. Hist. Nat. Paris. 3: 57-58.
- Harvey, B. J. y Hoar, W. S. 1980. Teoría y práctica de la producción inducida en los peces. Ottawa, Ont., CIID. 48 pp:il.
- Hempel, G. 1974. Summing-up of the Symposium on the Early Life History of Fish. Pp. 763-765. En: The Early Life History of Fish. (J. H. S. Blaxter, ed.). Springer-Verlag. Berlín. 765 pp.
- Hjort, J. 1914. Fluctuations in the great fisheries of Northern Europe viewed in the light of biological research. Rapp. P.-v. Réun. Cons. inter. Expl. Mer. 20: 1-228.
- 1926. Fluctuations in the year classes of important food fishes. J. Cons. int. Explor. Mer. 1: 1-38.
- Houde, E. D. 1973. Some recent advances and unsolved problems in the culture of marine fish larvae. World Mariculture Soc. 3: 83-112.
- 1975. Effects of stocking density and food density on survival growth and yield of laboratory-reared

- larvae of sea bream *Archosargus rhomboidalis* (Sparidae). J. Fish. Biol. 7: 115-127.
- 1978. Critical food concentration for larval of three species of subtropical marine fishes. Bull. Mar. Sc. 28(3): 395-411.
- Houde, E. D. y Schekter, R. C. 1978. Simulated food patches and survival of larval bay anchovy *Anchoa mitchilli* and sea bream *Archosargus rhomboidalis*. Fish. Bull. U. S. 76: 483-486.
- 1981. Growth rates, relations and cohort consumption of marine fish larvae in relation to prey concentrations. Rapp. P. -v. Reun. Cons. int. Explor. Mer. 178: 441-453.
- Hubbs, C. L. 1943. Terminology of early stages of fishes. Copeia 4: 260.
- Hunter, J. R. 1972. Swimming and feeding behavior of larval anchovy *E. mordax*. Fish. Bull. U. S. 70(3): 821-838.
- 1977. Behavior and survival of northern anchovy *Engraulis mordax* larvae. CalCOFI rept. 19: 138-146.
- 1981. Feeding ecology and predation of marine fish larvae. Pp. 33-77. En: Marine Fish Larvae. (R. Lasker, ed.). Washington Sea Grant Program Univ. Wash. Press. Seattle, Wash. 131 pp.
- Hunter, J. R. y Kimbrell, C. A. 1980. Egg cannibalism in the Northern Anchovy *Engraulis mordax*. Fish. Bull. U. S. 78(3): 811-816.
- Hunter, J. R. y Thomas, G. L. 1974. Effect of prey distribution and density on the searching and feeding behavior of larval anchovy *Engraulis mordax* (Girard). Pp. 559-574. En: The Early Life History of Fish. (J. H. S. Blaxter, ed.). Springer-Verlag, Berlín. 765 pp.
- Jones, R. 1981. Simulation studies of the larval stage and conclusions relating to the first year of life with particular reference to the haddock. Rapp. P. -v. Reun. Cons. int. Explor. Mer. 178: 15-16.
- Kramer, D. y Zweifel, J. R. 1970. Growth of anchovy larvae *Engraulis mordax* in the laboratory as influenced by temperature. CalCOFI rept. 14: 84-87.
- Lasker, R. 1962. Efficiency and rate of yolk utilization by developing embryos and larvae of the Pacific Sardine *Sardinops Caerulea*. J. Fish. Res. Bd. Canadá. 19(5): 867-875.
- 1975. Field criteria for survival of anchovy larvae: The relation between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding. Fish. Bull. U. S. 73(3): 453-462.
- 1981a. Factors contributing to variable recruitment of the Northern Anchovy *Engraulis mordax* in the California Current: Contrasting years, 1975 through 1978. Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer. 178: 375-388.
- (ed.). 1981b. Marine fish larvae. University of Washington Press. Seattle. 131 pp.
- Lasker, R.; Feder, H. M.; Theilacker, G. H. y May, R. C. 1970. Feeding growth and survival of *Engraulis mordax* larvae reared in the laboratory. Mar. Biol. 5: 345-353.
- Lasker, R. y Sherman, K. 1981a. Overview-Physiological ecology. Rapp. P. -v. Reun. Cons. int. Explor. Mer. 178: 297-298.
- (eds.). 1981b. The early life history of fish: Recent studies. Eapp. P. -v. Reun. Cons. int. Explor. Mer. 178. Woods Hole. Mass. 607 pp.
- Lasker, R. y Zweifel, J. R. 1978. Growth and survival of first-feeding Northern Anchovy *Engraulis mordax* in patches containing different proportions of large and small prey. Pp. 329-353. En: Spatial Pattern in Plankton Communities. Vol. III. (J. H. Steele, ed.). Plenum Press, New York.
- Laurence, G. C. 1974. Growth and Survival of haddock *Melanogrammus aeglefinus* larvae in relation to planktonic prey concentration. J. Fish. Res. Bd. Can. 31: 1415-1419.
- 1977. A bioenergetic model for the analysis of feeding and survival potential of winter flounder *Pseudopleuronectes americanus* during period from hatching to metamorphosis. Fish. Bull. U. S. 75: 529-546.
- Laurence, K. 1981. Overview-Modelling an stochastic or potentially utilitarian approach to understanding larval fish dynamics. Rapp. P. -v. Reun. Cons. int. Explor. Mer. 178: 3-6.
- Lebour, M. V. 1919. The food of young fish. N^o. 2. J. mar. biol. Ass. U. K. 12: 22-47.
- Marr, J. C. 1956. The critical period in the early life history of marine fishes. J. Cons. int. Explor. Mer. 21: 160-170.
- May, R. C. 1970. Feeding larval marine fishes in the laboratory: A review. CalCOFI Rept. 14: 76-83.
- 1971. An annotated bibliography of attempts to rear the larvae of marine fishes in the laboratory. NOAA, Spec. Sc. Rep. Fish. 632:1-24.
- 1974. Larval mortality in marine fishes and the critical period concept. In the early life history of fishes. Pp. 3-19. (J. H. S. Blaxter, ed.). Springer-Verlag, Berlín. 765 pp.
- Moffatt, N. M. 1981. Survival and growth of Northern anchovy larvae on low zooplankton densities as affected by the presence of *Chlorella* sp. bloom. Rapp. P. -v. Reun. Cons. Perm. int. Explor. Mer. 178: 475-486.
- Morris, R. W. 1956. Some aspects of the problem of rearing marine fishes. Bull. Inst. Oceanogr. Mónaco. 1082: 1-61.

- Murray, J. y Hjort, J. 1912. The depths of the oceans. MacMillan. London. 821 pp.
- Nordeng, H. S. y Bratland, P. 1971. Feeding of plaice *Pleuronectes platessa* and cod *Gadus morhua* larvae. J. Cons. int. Explor. Mer. 34(1): 51-57.
- O'Connell, C. P. 1976. Histological criteria for diagnosing the starving condition in early post yolk-sac larvae of the Northern anchovy *Engraulis mordax*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 25: 285-312.
- O'Connell, C. P. y Raymond, L. P. 1970. The effect of food density on survival and growth of early post yolk-sac larvae of the Northern Anchovy in the laboratory. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 5: 187-197.
- Owen, R. W. 1981. Microscale plankton patchiness in the larval Anchovy environment. Rapp. P.-v. Reun. int. Cons. Explor. Mer. 178: 364-368.
- Parson, T. R. y Lebrasseur, R. J. 1970. The availability of food to different trophic levels in the marine food chain. Pp. 325-343. En: Marine Food Chains. (J. H. Steele, ed.). Oliver y Boyd Edinburg. 552 pp.
- Parson, T. R. y Takahashi, M. 1973. Biological Oceanographic Processes. Pergamon Press. Oxford. 186 pp.
- Riley, J. D. 1966. Marine fish culture in Britain VII. Plaice *Pleuronectes platessa*. Post-larval feeding on *Artemia salina* L. nauplii and the effects of varying feeding levels. J. Cons. Perm. int. Explor. Mer. 30(2): 204-221.
- Rodríguez, J. A. 1983. Efecto de bajas densidades de alimento y concentraciones variables de *Tetraselmis* sp en el crecimiento y supervivencia de estadios larvales de la anchoveta *Engraulis mordax*. Girard. MSc. tesis CICESE.
- Rojas de Mendiola, B. 1974. Food of the larval anchoveta *Engraulis ringes*. Pp. 39-52. En: The Early Life History of Fish (J. H. S. Blaxter ed.). Springer-Verlag. Berlín. 765 pp.
- Rosental, H. y Hempel, G. 1970. Experimental studies in feeding and food requirements of herring larvae (*Clupea harengus*). Pp. 344-364. En: Marine Foods Chains. (J. H. Steele, ed.). Oliver y Boyd. Edinburg. 552 pp.
- Saksena, V. P. y Houde, E. D. 1972. Effect of food on the growth and survival of laboratory-reared larvae of Bay Anchovy *Anchoa mitchilli* and scale sardine *Harengula pensacolae*. J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 8: 249-258.
- Scura, E. D. y Jerde, C. W. 1977. Various species of phytoplankton as food for larval northern anchovy *Engraulis Mordax* and relative nutritional value of the dinoflagellates *Gymnodinium splendens* and *Gonyaulax polyedra*. Fish. Bull. U. S. 75(3): 577-583.
- Schumann, G. O. 1965. Some aspects of behavior in cluded larvae. CalCOFI Repts. 10: 71-78.
- Sheibourne, J. E. 1957. The feeding and condition of plaice larvae in good and bad plankton patches. J. Mar. Biol. Ass. U. K. 36: 539-552.
- 1964. The artificial propagation of marine fish. Adv. Mar. Biol. 2: 1-83.
- 1965. Rearing marine fish for commercial purposes. CalCOFI repts. 10: 53-63.
- Sherman, K. y Lasker, R. 1981. Symposium on the early life history of fish. Introduction and background. Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer. 178. III-VI.
- Smith, P. E. y Richardson, S. L. 1979a. Standard Techniques for pelagic fish egg and larvae surveys. FAO. Fisheries Technical Paper. N^o. 175. Roma. 100 pp.
- 1979b. Selected bibliography on pelagic fish egg and larvae surveys. FAO. Fisheries circular. N^o. 706. Roma. 97 pp.
- Stepien, W. P. 1976. Feeding of laboratory-reared larvae of the sea bream *Archosargus rhomboidalis* (Sparidae). Marine Biology. 38: 1-16.
- Theilacker, G. 1978. Effect of starvation on the histological and morphological characteristic of jack mackerel *Trachurus symmetricus* larvae. Fish. Bull. U. S. 72(2): 403-414.
- Theilacker, G. y Dorsey, K. 1980. Larval fish diversity. A summary of laboratory and field research. Pp. 105-142. En: Workshop on the effects of environmental variation on the survival of larval pelagic fishes. (G. D. Sharp. ed.). IOC Workshop Rept. 28. Roma. 321 pp.
- Theilacker, C. H. y McMaster, M. E. 1971. Mass culture of the rotifer *Brachionus plicatilis*. Mar. Biol. 10: 183-188.
- Vladimirov, V. I. 1975. Critical periods in the development of fishes. P. Ichthyol. 15: 851-868.
- Vlymen, W. J. 1977. A mathematical model of the relationship between larval anchovy *E. mordax* growth prey microdistribution and larval behavior. Env. Biol. Fish. 2(3): 211-233.
- Werner, R. G. y Blaxter, J. H. S. 1981. The effects of prey density on mortality growth and food consumption in larval herring *Clupea harengus*. L. Rapp. P.-v. Reun. Cons. int. Explor. Mer. 178: 4-5-408.
- Wyatt, T. 1972. Some effects of food density on the growth and behavior of plaice larvae. Mar. Biol. 14: 210-216.