

# Alimentación en el cultivo larvario de peces marinos

E. PASCUAL y M. YÚFERA

Instituto de Ciencias Marinas de Andalucía (C.S.I.C.)

## 1. Introducción

La duración de la fase larvaria en los peces, abarca desde la eclosión hasta que el inicio de la escamación determina la metamorfosis. Durante esta etapa, cuya duración en las zonas templadas es generalmente de varias semanas, las larvas muestran un crecimiento en longitud desde escasos mm hasta algunas decenas, y un aumento de peso de hasta 1.000 veces, partiendo de valores iniciales de escasas decenas de  $\mu\text{g}$  (en peso seco). Este incremento en biomasa va acompañado de cambios anatómicos, fisiológicos y etológicos que finalizan con la metamorfosis a alevín, cuyas características son prácticamente iguales a las de los adultos, excepto en lo concerniente a la reproducción. Los requerimientos bioenergéticos para llevar a cabo este desarrollo, se consiguen merced a un alimento que debe adaptarse a las sucesivas transformaciones, y principalmente al incremento de talla.

Las larvas de peces marinos son, generalmente, organismos muy delicados cuya supervivencia depende de una adecuada combinación de numerosos factores, entre los que la alimentación suele ser el más limitante en condiciones naturales. Por ello, el éxito de los cultivos de larvas de peces ha ido ligado a la obtención de presas de tamaño y valor nutritivo adecuados para las diferentes fases del desarrollo larvario.

A pesar del trabajo de un gran número de investigadores en este campo durante los últimos veinte años (ver revisiones en GIRIN y PERSON LE-RUYET, 1977; GIRIN, 1979; NASH, 1979; YÚFERA y PASCUAL, 1984), los logros conseguidos no son suficientes para poder disponer de técnicas de cultivo industrial en la mayoría de las especies de interés económico. De hecho, la mayor parte de las especies adecuadas como presas para las larvas, presentan

hasta la fecha dificultades insalvables para su cultivo de forma masiva, basándose la alimentación en dos especies fundamentales: *Brachionus plicatilis* y *Artemia spp.* Los esfuerzos por sustituir las presas vivas por alimento inerte sólo han tenido un éxito parcial, tanto en lo que se refiere al número de especies a las que se puede aplicar, como a la supervivencia obtenida.

En acuicultura, se puede considerar como alimentación larvaria al período comprendido entre el inicio de la alimentación, basada en presas vivas, y el cambio a alimento inerte, que suele coincidir con la metamorfosis a alevín.

De esta forma, se pueden considerar tres etapas principales en este proceso:

- El inicio de la alimentación, que presenta una serie de características definidas que influyen en la supervivencia.
- La alimentación durante el crecimiento larvario propiamente dicho.
- El cambio a alimento inerte.

## 2. Inicio de la alimentación

Durante el cultivo larvario, muchas especies de peces presentan una etapa crítica en los primeros días de vida, que se traduce en una elevada mortalidad. Entre los factores que influyen en la supervivencia están los fallos anatómicos y fisiológicos de origen genético, la calidad del agua (presencia de compuestos nocivos), la aparición de enfermedades, unas condiciones ambientales inadecuadas y una nutrición deficiente. Entre éstos, y según muchos autores, uno de los determinantes más importantes es la alimentación. Esto se debe a que durante esta etapa, y especialmente al inicio de la alimentación, la mayoría de las especies presentan unos requisitos muy estrictos, que generalmente están relacionados con su ecología planctónica. En poblaciones naturales, se ha descrito este «período crítico» asociado a las masivas mortalidades que se producen en el momento de la total reabsorción del saco vitelino, y cuyas consecuencias afectarán al reclutamiento anual (para revisión ver MAY, 1974). Este fenómeno se ha relacionado principalmente con la disponibilidad del alimento adecuado, consistente en muchos casos en manchas planctónicas de la presa o presas habituales.

Para comprender mejor este problema, es interesante conocer el proceso de desarrollo larvario durante los primeros días de vida, que está muy relacionado con las

características de los huevos de los que proceden. La larva recién eclosionada presenta un saco vitelino bien patente, a partir de cuyas reservas se va a desarrollar en los días siguientes. Durante este corto período de escasos días en que se va reabsorbiendo el saco vitelino, se desarrollan la pigmentación de los ojos y el tubo digestivo. La apertura de la boca y la funcionalidad del tubo digestivo suelen coincidir con la total absorción de las reservas vitelinas. A partir de este momento, la larva depende de la alimentación externa, y si ésta no existe, la larva se mantendrá hasta alcanzar el punto sin retorno (PNR), momento a partir del cual la larva no es capaz de alimentarse aunque disponga del alimento adecuado (ver esquema en la fig. 1). La duración del desarrollo embrionario y de estas etapas postembrionarias, varía según la especie y está muy relacionado con las características de la freza. Existe una variabilidad interespecífica en el diámetro del huevo, y también cierta variabilidad intraespecífica dependiente no sólo del genotipo, sino también de las condiciones ambientales y del estado fisiológico previo a la puesta de la hembra reproductora. Las especies que presentan los huevos de mayor tamaño suelen tardar más en el desarrollo embrionario y postembrionario y dan lugar a larvas de mayor talla. Si bien pueden tardar más en iniciar la alimentación, tienen totalmente desarrollada la boca cuando lo hacen. En ellas se alarga el período hasta el «punto sin retorno» y, en general, son más resistentes y presentan una buena supervivencia en este período. Entre estas especies, cabe citar como ejemplo a *Clupea harengus* (Clupeidae) que alcanza el PNR a los 10-15 días después de la reabsorción del saco vitelino (BLAXTER y HEMPEL, 1963) y *Pleuronectes platessa* (Pleuronectidae), que alcanza el PNR a los 8 días de la reabsorción a 10 °C (WYATT, 1972).

Por otra parte, este período hasta el PNR varía obviamente con las condiciones ambientales. En *Archosargus rhomboidalis* (Sparidae) cultivado a 26 °C, hay una mayor reserva de vitelo en la larva al comenzar la alimentación, que a cualquier otra temperatura (HOUDE, 1974). En *Pleuronectes platessa* (Pleuronectidae) el óptimo de utilización de vitelo está entre 6,5 y 8 °C, produciéndose en estas condiciones larvas un 10 % mayores al comienzo de la alimentación (RYLAND y NICHOLS, 1967). Estas adaptaciones, permiten que, cuando la especie se desarrolla a su temperatura óptima, se produzca una prolongación del tiempo que las larvas pueden permanecer sin alimentarse, lo que representa un aumento de las posibilidades de supervivencia en condiciones de escasez de alimento.

Entre las especies que presentan los huevos de menor diámetro están principalmente los espáridos y los

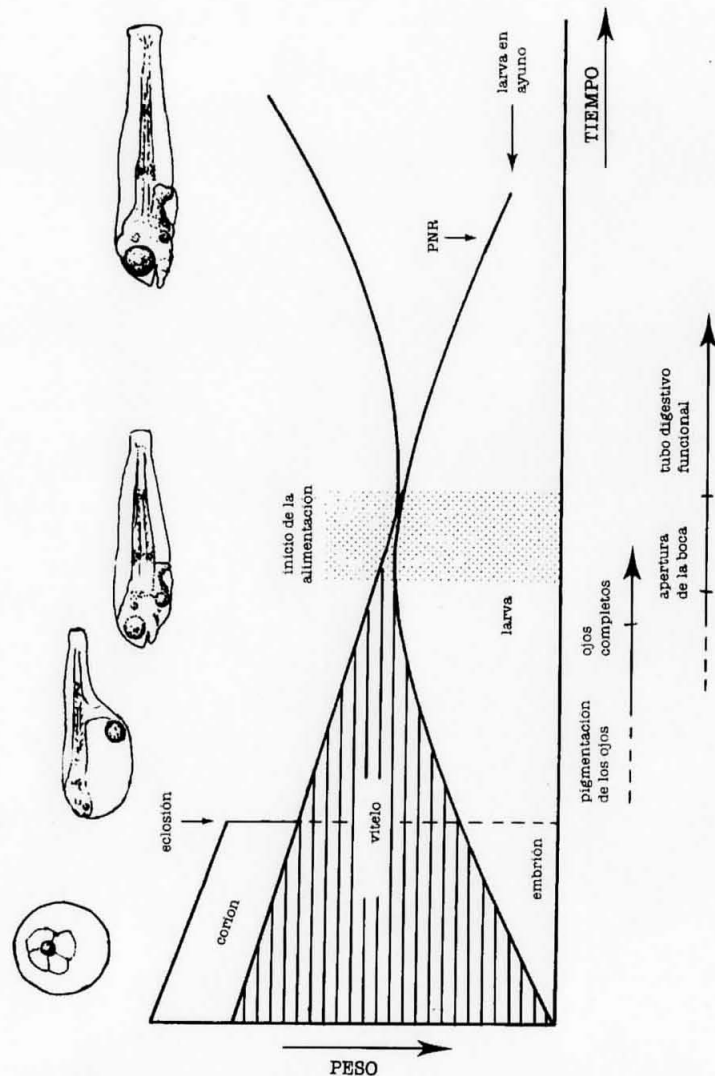


Fig. 1. Evolución del desarrollo larvario durante los primeros días de vida para un espárido.

engráulidos. Estas presentan unas larvas muy pequeñas al nacer, generalmente menores de 3 mm, que agotan las reservas vitelinas en 1 a 3 días, alcanzando el punto sin retorno en 48 horas o menos, después de la apertura de la boca. Además, es usual que, al agotar las reservas estas larvas, aunque tengan el tubo digestivo funcional, no tengan abierta la boca en toda su capacidad, lo que limita aún más las posibilidades de encuentro de una presa adecuada. Estas especies presentan mortalidades masivas en esta etapa.

En la tabla 1 se presenta el diámetro de los huevos y la talla de las larvas de algunas especies.

La talla de presa que puede ingerir una larva cuando inicia su alimentación varía entre 50 y 500  $\mu\text{m}$ , dependiendo del tamaño de la apertura bucal de cada especie. Los peces planos *Pleuronectes platessa* y *Solea vulgaris* pueden iniciar su alimentación con nauplios de *Artemia salina* (SHELBOURNE, 1976; FUCHS, 1982). Los rodaballos *Scophthalmus maximus* (JONES, 1972) y *S. maoticus* (SPECTOROVA y DOROSHEV, 1976) y la lubina *Dicentrarchus labrax* (KENTOURI, 1980), precisan de presas inferiores a 200  $\mu\text{m}$ . Los espáridos *Sparus aurata*, *Diplodus sargus*, *D. vulgaris*, *Lithognathus mormyrus* y *Archosargus rhomboidalis* necesitan presas inferiores a 150-170  $\mu\text{m}$  (ALESSIO, 1975; STEPIEN, 1976; KENTOURI y DIVANACH, 1982; DIVANACH y KENTOURI, 1983a), pero durante las primeras 24 a 48 horas seleccionan presas entre 50 y 100  $\mu\text{m}$ . También *Mugil cephalus* (LIAO, 1975), como *Anchoa mitchilli* y *Engraulis mordax* (DETWYLER y HOUDE, 1970; THEILACKER y MCMASTER, 1971) seleccionan presas entre 50 y 100  $\mu\text{m}$  al iniciar la alimentación.

Las presas de que actualmente se dispone se pueden incluir en tres grupos atendiendo a su tamaño: presas de 50 a 100  $\mu\text{m}$  (trocóforas y veligeras de bivalvos, nauplios de copépodos, ciliados); de 130 a 300  $\mu\text{m}$  (rotíferos, nauplios de copépodos y copepoditos, *Fabrea salina*); y mayores de 300  $\mu\text{m}$  (*Artemia*, copépodos) (ver fig. 2). No obstante, hay que tener en cuenta que sólo *Brachionus plicatilis* y *Artemia* se producen satisfactoriamente en cultivo masivo.

Con objeto de mejorar la supervivencia, algunos autores han realizado esfuerzos por aumentar la gama trófica de las larvas utilizando nuevas presas. Los trabajos en este sentido se han dirigido, sobre todo, a lograr presas más pequeñas para las larvas de especies con mortalidades altas al comienzo de la alimentación. El problema ha sido estudiado principalmente en aquellas especies que precisan presas inferiores a las 150  $\mu\text{m}$  aproximadamente. La función de este tipo de presas, cuya utilización se limita a 24 ó 48 horas, no está totalmente clara, pero su presencia, incluso

Tabla 1

Algunos ejemplos de los diámetros de los huevos y tallas de las larvas en los primeros estados del desarrollo (mm). (d): días desde la eclosión hasta el inicio de la alimentación. (°C): temperatura en grados centígrados.

Especie	Huevo (mm)	Larva al nacer (mm)	Larva al iniciar la alimentación (mm)	Larva al iniciar la alimentación (d)	(°C)	Autores
<i>Anchoa mitchilli</i>	1,4 × 0,7	2,1	2,8-3,4	1 1/2-2	26	(DEWILDER y HOUDE, 1970; HOUDE, 1978 y SCHEKTER, 1981, 1983)
<i>Engraulis mordax</i>	1,4 × 0,7	2,9	3,5-4,0	1 1/2-4	18-22	(HUNTER, 1972; LASKER et al., 1970; SCURA y JERDE, 1977; WARE et al., 1981)
<i>Engraulis rigens</i>	1,2 × 0,6	2,6	4,1	4	18	(WARE et al., 1981)
<i>Lithognathus mormyrus</i>	0,8	1,8	2,9	4	19	(DIVANACH y KENTOURI, 1983a)
<i>Acanthopagrus cuvieri</i>	0,8	1,7-2,0	3,0-3,4	3	25	(HUSSAIN et al., 1981)
<i>Archosargus rhomboidalis</i>	0,9	1,0-2,3	2,0-2,5	1 1/2-3	23-29	(HOUDE, 1975; HOUDE y SCHEKTER, 1983; STEPIEN, 1976)
<i>Sparus aurata</i>	0,9-1,3	2,0-3,1	3,3-4,6	2-6	17-20	(ALESSIO et al., 1975; PERSON LE-RUYET y VERILLAUD, 1980; PASCUAL y ARIAS, 1982)
<i>Diplodus sargus</i>	1,0-1,1	3,0	4,1	4	17	(DIVANACH et al., 1982; KENTOURI et al., 1984)
<i>Pagrus major</i>	0,8-1,2	2,0-3,2	3,2-6,0	4-5	18	(KITAKA, 1977; FUJITA, 1979)
<i>Mugil cephalus</i>	0,9	2,6-3,5	3,1-3,5	3-4	22-24	(MASH y KONINGSBERGER, 1981)
<i>Scophthalmus maximus</i>	0,9-1,3	3,0-3,2	3,0-4,0	2-3	20	(GRIN, 1979b; HOWELL, 1979; JONES et al., 1981)
<i>Scophthalmus maeoticus</i>	1,0-1,3	2,7-3,0	3,5	3-4	18	(SPECTOROVA y DOROSHEV, 1976)
<i>Dicentrarchus labrax</i>	1,0-1,3	3,0-4,0	5,0-5,5	3-7	14-18	(BARNABE, 1976; RUSSELL, 1976; GIRIN, 1979b)
<i>Solea senegalensis</i>	0,9-1,0	2,0-2,1	3,1	2	24	(RODRIGUEZ, no publicado)
<i>Solea solea</i>	1,3-1,5	3,0-3,5	4,0-4,5	3	17	(GRIN, 1979b; FUCHS, 1982a)
<i>Gadus morua</i>	1,2-1,9	3,7-4,0	4,5-5,1	1	5-10	(RUSSELL, 1976; LAURENCE, 1978)
<i>Harengula pensacola</i>	1,7	4,0	4,5	1 1/2-2	26	(HOUDE y PALKO, 1970)
<i>Clupea harengus</i>	1,0-1,5	5,0-8,0	7,0-11,0	3-4	8-10	(BLAXTER y HEMPEL, 1963; RUSSELL, 1976; KJØRBOE et al., 1985)
<i>Pleuronectes platessa</i>	2,2	6,0-7,0	6,0-8,0	9-12	6-10	(RYLAND, 1966; MAY, 1974)

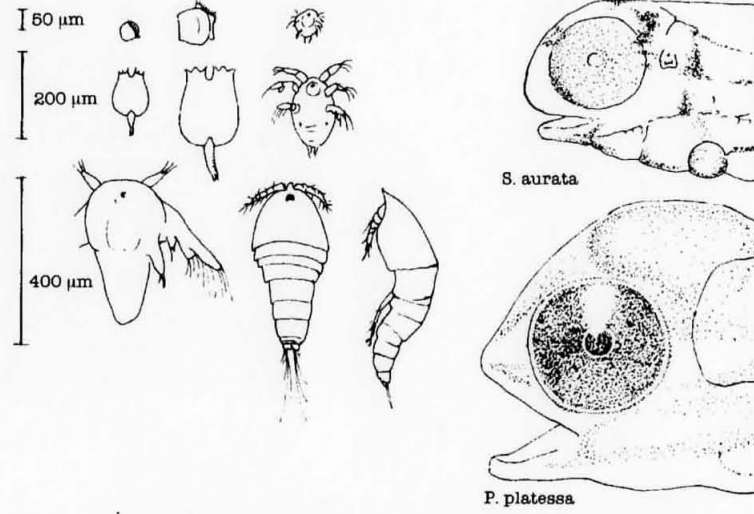


Fig. 2. Esquema de la talla máxima de presa que son capaces de ingerir al iniciar la alimentación algunas especies de interés. 1) Trocófora de bivalvo. 2) Veligeras de bivalvo. 3) Nauplios de copepodos. 4) *Brachionus plicatilis*. 5) Nauplio de *Artemia*. 6) Copepodito de *Tisbe*. 7) Copepodito de *Euterpina*.

en concentraciones moderadas puede influir en mantener a las larvas hasta que sean capaces de ingerir presas mayores sin alcanzar el punto sin retorno. Además contribuyen al aprendizaje de captura, lo que sería más difícil con presas superiores a la capacidad de su boca.

Generalmente, los trabajos referentes al inicio de la alimentación, no ofrecen resultados concluyentes sobre la utilidad de las presas ensayadas y su ventaja con respecto a una alimentación basada en *B. plicatilis*. DIVANACH y KENTOURI (1983a), señalan que entre estos alimentos de pequeño tamaño, utilizados para el cultivo de larvas de espáridos, las veligeras de mejillón son atacadas con éxito pero mal digeridas y los nauplios de copépodos son bien digeridos, pero con una accesibilidad baja, debido a su modo de natación. Como alimentos adecuados encuentran algunos ciliados pelágicos (*Favella*, *Strobilidium*) y el rotífero *Synchaeta triophthalma*. Estas presas, con una talla entre 80 y 150  $\mu\text{m}$ , hasta la fecha no son cultivables de forma controlada, y sólo se logra su obtención mediante la producción de «blooms» zooplanctónicos en grandes volúmenes. Por ello, estos autores proponen un cultivo larvario de tipo extensivo donde la densidad de larvas oscile entre 0,1 y 2 larvas/litro. Este sistema de cultivo no parece fácil de reproducir en todos los lugares, ya que el desarrollo del zooplancton es incontrolable.

De esta forma, el problema de la alimentación inicial en estas especies más delicadas, se reduce, en parte, a la disponibilidad de presas de tamaño adecuado en grandes cantidades. Actualmente existen cepas cultivadas de *B. plicatilis* de pequeña talla, entre las 90 y las 160  $\mu\text{m}$  (YÚFERA, 1982; SNELL y CARRILLO, 1984), aunque no existen aún datos publicados sobre su utilización y posible eficacia. Otro aspecto a tener en cuenta, sería la selección de los huevos más voluminosos, aunque esto, si realmente la talla de presa es limitante, se produce de una forma natural en las plantas de cría, y puede ser uno de los factores determinantes de los aumentos de supervivencias, registrados en muchos casos en las siguientes generaciones mantenidas en cultivo.

Existen otros factores importantes que inciden decisivamente en este período, pero como son comunes a todo el período larvario, los discutiremos en el siguiente apartado.

### 3. Alimentación durante el crecimiento larvario

El éxito de una dieta para la supervivencia y el crecimiento larvario, viene determinado por el balance entre el esfuerzo de captura y el valor energético y nutritivo que adquiere la larva con su ingestión. Esto depende de factores intrínsecos de la especie (tamaño al nacer, tasa de crecimiento, edad, respuesta y tolerancia a factores ambientales, comportamiento alimentario, requerimientos nutritivos, etc.) y de las características de la presa (tamaño y forma, concentración, valor calórico, contenido en nutrientes esenciales, etc.).

#### 3.1. Comportamiento trófico

El comportamiento trófico, es consecuencia de un importante número de factores del medio y de la presa, así como de las capacidades propias de la larva. Para que la alimentación de la larva se lleve a cabo, es preciso que la presa sea percibida, que desencadene la reacción de captura y que ésta tenga lugar con éxito.

Describiremos en este apartado los factores que afectan a la percepción de la presa, el comportamiento de caza y la eficiencia de captura.

##### 3.1.1. Percepción de la presa

La percepción de la presa viene condicionada por la intensidad de la luz, la capacidad de percepción visual de la larva y por el color, contraste sobre el fondo, tamaño y distribución de las presas.

El análisis de los contenidos estomacales, indica que la alimentación se reduce a las horas de luz (ARTHUR, 1976), TANDLER y MASON (1983) y TANDLER y HELPS (1985) encuentran que, la supervivencia, el crecimiento y el factor de condición de las larvas de *Sparus aurata* durante el primer mes de vida, son mejores bajo iluminación continua, que con un fotoperíodo de 12 horas. También encuentran que la supervivencia y el crecimiento en longitud están correlacionados positivamente con la intensidad luminosa (entre 205 y 1.370 lux). Estos mismos autores (TANDLER y MASON, 1984), observan que esta especie sólo caza en presencia de luz. Este efecto de la luz sobre la supervivencia o el crecimiento, ha sido observado por otros autores: HOUE y PALKO (1970) en *Harengula pensacola*, FUCHS (1978) en *Solea solea* y BARAHONA-FERNANDES (1979) en *Dicentrarchus labrax*, entre otros.

La distancia de percepción de la presa, en las etapas iniciales de la alimentación, es variable. En *Anchoa*, esta distancia es de 0,4 veces la longitud de la larva (HUNTER, 1972). En varias especies de espáridos, KENTOURI *et al.* (1984) encuentran que, al 5.º día de la eclosión, las presas son detectadas a una distancia entre 1 y 4 mm, y dentro de un ángulo de 30°, a cada lado del eje longitudinal. En general, la distancia de percepción, crece con el aumento de talla de la larva a lo largo del desarrollo.

El color puede ser importante en algunos casos, aunque es difícil separar este factor del contraste ofrecido por la presa contra el tono de fondo, que es lo que parece facilitar la percepción visual. DENDRINOS *et al.* (1984), encuentran que, teniendo nauplios de *Artemia* con colorantes alimentarios, se consigue aumentar la eficiencia de alimentación en larvas de lenguado. Esta eficiencia, disminuye según la serie de colores negro, rojo, rosa, azul y amarillo, siendo menor en el control, hecho que estos autores atribuyen al diferente contraste ofrecido por los nauplios, como consecuencia de los distintos tratamientos.

La frecuente aparición de huevos de copépodos y quistes de *Artemia*, así como otras partículas inertes, en el interior del intestino de las larvas, parece indicar que, en muchas especies, el movimiento de la presa no es esencial para la captura (HUNTER, 1981).

El factor más importante, en el inicio de la alimentación, es el tamaño de la presa. Las larvas de peces marinos, situadas en un medio donde tengan a su disposición varios tipos de presas, comienzan seleccionándolas por su tamaño, pero rápidamente desarrollan unas pautas de selección, mediante un mecanismo de aprendizaje que se elabora en los primeros días, rechazando las presas que, teniendo un tamaño conveniente, no resultan adecuadas como alimento. Tal es el caso de *Fabrea salina*, que siendo inicialmente atacada por las larvas de espáridos, es regurgitada a continuación y es evitada en lo sucesivo (KENTOURI *et al.*, 1984).

Otro factor que puede ser importante en la alimentación larvaria, en lo que respecta a las presas, es la disponibilidad. Esta viene determinada por la abundancia, velocidad, forma de desplazamiento y reacción frente al ataque. También es importante la distribución de la presa, que puede ser al azar contagiosa. Las manchas zooplanctónicas pueden formarse como respuesta a diferentes estímulos (luminosos, térmicos, etc.), constituyendo un factor que puede ser importante en los primeros días de alimentación, en que la capacidad de movimiento de la larva es muy limitada.

### 3.1.2. Comportamiento de caza

Este comportamiento ha sido estudiado por varios autores, fundamentalmente en clupeidos y espáridos. Haremos aquí una descripción de los rasgos más generales.

El comportamiento de caza está motivado por unos estímulos desencadenantes dependientes de las presas existentes en el medio, unas pautas de captura, un reforzamiento del aprendizaje debido al éxito en la captura, y una mejora progresiva en las aptitudes fisiológicas a través de la morfogénesis de la larva (KENTOURI *et al.*, 1984).

En general, durante los primeros días de vida, la larva tiene un comportamiento pasivo, con ligeros movimientos espasmódicos. Coincidiendo con la aparición de la boca y la formación del tubo digestivo, las larvas adoptan la posición normal de natación e inician el comportamiento trófico.

KENTOURI *et al.* (op. cit.) distinguen inicialmente las fases de prospección, descubrimiento de la presa y observación. A continuación, se produce el posicionamiento y enfilación de la presa y el ataque. En cualquiera de estas últimas fases, la larva puede optar por el abandono de la presa. El resultado del ataque puede ser el fracaso, la ingestión o la regurgitación. A partir del segundo o tercer día de alimentación, en los espáridos, las fases de observación y posicionamiento prácticamente desaparecen, siendo atacadas las presas en cuanto son descubiertas.

El movimiento de ataque, aunque es variable, tiene una mecánica estereotipada. Seguiremos la descripción dada por WEBB (1978). Distingue los llamados tipos «C» y «S». En el tipo «C», el cuerpo de la larva se curva formando una C o L durante el movimiento inicial. En el tipo «S» se produce una doble curvatura en forma de S. En ambos casos se distinguen tres fases. En la primera, las partes anterior y posterior se curvan y el pez comienza a acelerar. En la segunda, el empuje está dominado por el movimiento de la cola, en dirección contraria a la de la primera fase. La tercera es variable, oscilando las pautas de comportamiento entre el deslizamiento pasivo y la aceleración continuada.

Según este autor, la diferencia entre los tipos «C» y «S» consiste en que en el primero, durante esta primera fase, como consecuencia de la curvatura de los extremos del cuerpo en direcciones opuestas, se produce un giro con un ángulo proporcional a la tasa de aceleración, debido a la falta de equilibrio de las fuerzas de retroceso generadas por la cola. En cambio, en el tipo «S», la doble flexión proporciona un equilibrio con las fuerzas de retroceso, que hace que el giro no sea inevitable. Cuando la presa está a

corta distancia del morro, la larva abre la boca, endereza el cuerpo y engulle la presa.

Las larvas de *Pleuronectes* y los espáridos estudiados, utilizan el tipo «S», mientras que las larvas de caballa (*Scomber japonicus*), utilizan el tipo «C» (HUNTER, 1981).

### 3.1.3. Eficiencia de captura

El éxito en la captura de presas suele ser bajo al comienzo de la alimentación. La larva va realizando el aprendizaje en los primeros días y el porcentaje de éxito aumenta progresivamente. Los factores que influyen en este proceso son la abundancia, velocidad y tipo de movimiento de la presa y la capacidad de natación de la larva. Por ello, un cambio de presa tiene como consecuencia un descenso del porcentaje del éxito de captura.

Por lo general, las larvas de distintas especies presentan porcentajes diferentes de captura con éxito al iniciar la alimentación. Así, la larva de *Pleuronectes platessa* captura entre el 32 y 62 % de las presas atacadas y *Clupea harengus* captura del 2 al 6 %, llegando al 90 % a las siete semanas (BLAXTER y STAINES, 1971). No obstante, la densidad de presas es importante, ya que KJØRBOE *et. al.* (1985) encuentran un 40 % de éxito en esta especie, a la mayor de las densidades de nauplios de *Artemia* ensayados (120 naupl./l). HUNTER (1972), encuentra un 10 % en *Engraulis mordax* al comienzo de la alimentación, porcentaje que crece hasta el 90 % a las tres semanas. Este autor, observa también un descenso en el porcentaje de éxito, del 81 al 37 %, en las larvas de 17 días, al cambiar de rotíferos a nauplios de *Artemia*, pero el porcentaje vuelve al mismo nivel al tercer día del cambio. El autor interpreta que la rápida adaptación a la nueva presa es debida a que una importante proporción de la experiencia de alimentación adquirida por la larva sobre un tipo de presa, es transferible a la nueva.

KENTOURI *et al.* (1984), estudiando larvas de espáridos en cultivo, distinguen el éxito de captura en la superficie, media agua, paredes y fondo de los tanques. Al iniciar la alimentación (6 mm), presentan una escasa eficacia de captura. Las presas suelen ser abandonadas después del posicionamiento para la captura y los ataques suelen terminar en fracaso. Entre los 6 y 12 mm, observan un 99 % de éxito cazando en media agua, y un 30 % en los ataques en superficie. Entre los 12 y 15 mm, alcanzan un éxito total, tanto en media agua como en superficie, mientras que los intentos sobre las paredes terminan siempre en fracaso. Esta capacidad, la desarrollan plenamente entre los 16 y 20 mm. Estos autores observan, también, que la abundancia y

adecuación de las presas es importante en el aprendizaje de la larva, puesto que en ausencia de un número de presas suficiente y de calidad adecuada, las larvas aumentan su actividad de prospección y transfieren el comportamiento de caza a otro tipo de materiales, como microburbujas o partículas inertes.

Estas observaciones, son importantes cuando se trata de seleccionar las presas para el cultivo de una especie y también cuando se ensaya la posibilidad de utilización de un alimento inerte.

### 3.2. Concentración de presas

La cantidad de alimento que una larva ingiere, para mantener un crecimiento óptimo, presenta bastante variabilidad. Como en la mayoría de los procesos fisiológicos, depende de diversas variables, como son: factores ambientales bióticos (disponibilidad, concentración y tipo de alimento, competencia) y abióticos (temperatura, salinidad, metabolitos, etc.), así como factores intrínsecos (talla, edad, salud, estado de alimentación, etc.).

Podemos considerar que las posibilidades de alimentación de las larvas, en unas condiciones dadas, dependen, en gran medida, de la oportunidad de encuentro con la presa y de los sistemas de detección y captura explicados anteriormente. Estos van aumentando su eficacia con el crecimiento larvario, hasta desplegar una estrategia totalmente cazadora. El esfuerzo realizado para la captura de alimento, en unas condiciones ambientales y fisiológicas determinadas, viene representado por el volumen de agua rastreado en su búsqueda. Este variará dependiendo de la concentración de presas y del tiempo de búsqueda, determinado generalmente por el período de iluminación.

De todo lo anterior, se deduce que la disponibilidad de presas, depende más de su concentración en el medio que de su cantidad total, ya que incluso aunque no exista competencia, se precisa una concentración mínima para que la larva capture las presas con éxito y el balance con el esfuerzo realizado sea positivo. HOUDE y SCHEKTER (1983), trabajando con especies de tres órdenes distintos (Clupeiformes, Perciformes y Pleuronectiformes) y utilizando un modelo energético basado en la necesidad de un crecimiento mínimo diario del 15 %, estiman que esta concentración mínima oscila entre 400 y 1.000 org./l (0,37-0,34 cal./l). Aunque estas larvas mostraron una supervivencia significativa con concentraciones críticas inferiores, entre 10 y 100 org./l (HOUDE, 1978).

A un nivel práctico, se suele utilizar la ración (cantidad de alimento ingerido por unidad de tiempo, generalmente 24 horas). Este valor se calcula, en experimentos de laboratorio, por diferencia de concentraciones de presas, o con marcadores radiactivos, y puede ser referido a la concentración inicial o bien a la concentración media estimada.

No existe mucha información sobre las tasas de consumo en estas primeras etapas larvarias. Además, los datos de los diversos autores son a veces de difícil comparación, ya que no siempre están dados en unas unidades semejantes. Los resultados, para que sean comparables, tienen que ser presentados en valores de peso seco total de materia, o de los componentes elementales (C, H, N), así como en valores de energía (julios o calorías). También es útil la relación peso ingerido/peso larva. Los valores expresados como número de presas, peso húmedo de presa, o referidos a peso húmedo de larvas o a su longitud, suministran sólo una información relativa, ya que todos estos factores son muy variables, dependiendo de las especies, condiciones experimentales y estado fisiológico de larvas y presas. Por ello, no pueden ser asociados con seguridad a valores de biomasa y energía, aunque sí representan un buen índice de la evolución de la ingestión.

Conociendo estas limitaciones, vamos a exponer algunos valores de tasas de consumo de alimento en especies de interés. De una forma general, en los intervalos ensayados, el consumo aumenta con la concentración de presas. Así, HOUDE y SCHEKTER (1981), encontraron que especies de pequeña talla, como *Anchoa mitchilli* (Engraulidae) y *Achirus lineatus* (Soleidae), al inicio de la alimentación, aumentan su ingestión diaria desde 1,2 organismos ( $\approx 0,18 \mu\text{g}$ ) a concentraciones de 50 org./litro, hasta  $\approx 100$  org. ( $\approx 15 \mu\text{g}$ ) a concentraciones de 1.000 org./litro (a  $26^\circ\text{C}$ ). Estos autores y STEPIEN (1976), mostraron que, en *Archosargus rhomboidalis* (Sparidae), el consumo varía desde 7 organismos diarios ( $\approx 1 \mu\text{g}$ ), a concentraciones de 50 org./litro, hasta 190 org. ( $23 \mu\text{g}$ ) a concentraciones de 1.000 presas/litro. De forma similar, en *Sparus aurata* (Sparidae) alimentado con *B. plicatilis* (peso seco  $0,179 \mu\text{g}/\text{org.}$ ), la ingestión con 10 org./ml es de  $11,6 \text{ org./día}$  ( $2,08 \mu\text{g}$ ) y con 40 org./ml, de  $14,5 \text{ org.}$  ( $2,6 \mu\text{g}$ ) (TANDLER y MASON, 1984). LAURENCE (1977), encontró que en *Pseudopleuronectes americanus* (Pleuronectidae), durante las 2 primeras semanas (larvas de 10-30  $\mu\text{g}$ ) y a  $8^\circ\text{C}$ , el consumo aumenta de  $1,8 \mu\text{g}$  (0,3 nauplius de copépodos), a concentraciones de 0,1 naupl./ml, hasta  $2,6 \mu\text{g}$  (20 naupl.), para una concentración de 7 naupl./ml. Sus datos muestran, además, que el incremento

de la ingestión con el aumento de la concentración de alimento es asintótico.

En general, este tipo de evolución es usual en todas aquellas especies de alimentación planctívora y continua, ajustándose al modelo característico para organismos que presentan una respuesta de saturación con el aumento del alimento disponible (para revisión de este tema ver CONOVER, 1978). Sin embargo, la tasa de digestión del alimento desciende con este aumento, como se ha observado en las larvas de *Pseudopleuronectes americanus* (LAURENCE, 1977) y *Clupea harengus* (BOEHLERT y YOKLAVICH, 1984). No obstante, la asimilación total sigue aumentando progresivamente. Por ello, estos autores defienden la existencia de una estrategia alimentaria basada en hacer máxima la ingestión, para aprovechar las posibles manchas de plancton y lograr un crecimiento más rápido. Por otra parte, IIZAWA (1984) muestra que en *D. labrax* la ingestión no aumenta en la misma medida que la densidad de presas, sino que, a partir de cierta concentración, se estabiliza, debido a que el alimento no se excreta hasta estar totalmente digerido. Esto parece estar en relación con la eficiencia de asimilación. Algunas especies como *Engraulis mordax*, *Anchoa mitchilli* y *Achirus lineatus*, presentan una pobre eficiencia de alimentación, por lo que precisan unos niveles más elevados de alimento para compensar esta deficiencia. En comparación, *Archosargus rhomboidalis* presenta una asimilación algo mayor y, aunque también ingiere elevadas cantidades de plancton, es capaz de aprovechar concentraciones mucho menores (HOUDE y SCHEKTER, 1983). En general, el aparato digestivo no está totalmente desarrollado hasta la metamorfosis, por lo que durante estas etapas, las eficiencias de digestión y asimilación son menores.

De lo expuesto, se puede deducir cierta ventaja en el mantenimiento de la mayor concentración de presas posible. Sin embargo, estos ensayos realizados en períodos limitados, no representan fielmente todo el proceso en cultivo masivo. Así, TANDLER y SHERMAN (1981), encuentran los mejores crecimientos y supervivencias en las larvas de dorada (*S. aurata*) alimentadas con densidades entre 10 y 15 *Brachionus*/ml, aunque la tasa de ingestión en esta especie aumenta hasta al menos 40 rot./ml (TANDLER y MASON, 1984). Esta disminución de la supervivencia a altas densidades de presas, es achacada a la posible influencia de la acumulación de metabolitos. También hay que tener en cuenta, que un aporte de presas al medio, superior a la ración ingerida, puede determinar la acumulación, en los tanques de cría, de presas subalimentadas, de bajo valor nutritivo, y que incluso pueden ir muriendo y contribuir a la



pérdida de la higiene necesaria. Para evitar esta posibilidad, se suelen añadir microalgas en concentraciones moderadas.

### 3.3. Requerimientos de biomasa

Durante el desarrollo larvario, se produce un incremento de los requerimientos de biomasa, que va ligado al aumento de peso. Esto implica un incremento de la ración ingerida según crece la larva, como se ha observado en diversas especies. En *Pleurometes platessa*, este aumento va desde 10 nauplios de *Artemia* diarios al inicio, hasta 240 naupl./día a los 45 días aproximadamente, a temperaturas de 8 a 14 °C (RILEY, 1966). HOWELL (1973), alimentando sólo con *Brachionus*, obtiene un incremento de la ración desde 87 rot./día, en larvas de 8,4 mm, hasta 1.400 rot./día, en larvas de 12,7 mm, justo antes de la metamorfosis. *Pseupleurometes americanus* (LAURENCE, 1977), consume 19 nauplius de copépodos diarios al inicio de la alimentación y 235 en la metamorfosis. En *Archosargus rhomboidalis* (STEPIEN, 1976), la ingestión aumenta exponencialmente desde 8-18 presas (1-2 µg) al iniciar la alimentación, hasta 120-140 presas (50-60 µg) hacia las 2 semanas. En *Pagrus major* (FUJITA, 1979), aumenta desde 22 *Brachionus* (6-7 µg), en larvas de 3 días (3 mm), hasta 82. rot. (246 µg) en larvas de 20 días (8 mm), cuando inician su alimentación con copépodos. BARAHONA-FERNANDES y CONAN (1981), muestran un incremento en *Dicentrarchus labrax* desde 1,2 mg (peso húmedo), en larvas de 10 días ( $\approx$  1,25 mg en P. H.), hasta 8 g diarios en larvas de 30 días (7-8 mg), antes de iniciar la metamorfosis.

Esto viene a representar que, durante las primeras semanas, el consumo diario de alimento oscila entre el 60 y el 300 % del peso seco corporal, aunque evidentemente esto depende mucho de la concentración de presas. En *D. labrax* va del 40 al 60 % (BARAHONA-FERNANDES y CONAN, op. cit.); en *A. rhomboidalis* oscila entre el 100 y el 200 % (STEPIEN, 1976; HOUDE y SCHETKER, 1983); en *A. mitchilli* y *Achirus lineatus* es del orden de 170-250 % (HOUDE y SCHETKER, op. cit.). Para *S. aurata* se han presentado valores tan bajos como el 10-13 %, a la densidad de 10 a 40 rot./ml (TANDLER y MASON, 1984).

La densidad de la presa inicial a la que se obtiene una máxima eficiencia de utilización, depende del balance entre la tasa de ingestión, la tasa de asimilación y la respiración. Según crece la larva, aumenta el número de presas que debe ingerir diariamente, pero paralelamente se incrementa el

gasto metabólico en la captura. Por esto, en determinados momentos, la larva precisa, por razones energéticas, cambiar a una presa de mayor talla, que reporte un mayor valor calórico con la ingestión. Esto se ha comprobado, en experimentos de laboratorio, suministrando mezclas de poblaciones naturales de zooplancton. Así, DETWYLER, y HOUDE (1970), encuentran que las larvas de *Harengula pensacolatae* y *Anchoa mitchilli* seleccionan presas de 50-75 µm de anchura al iniciar la alimentación, aumentando, en los días siguientes, la talla de los nauplios, copepoditos y copépodos en el contenido intestinal. Este tipo de evolución se ha encontrado también en diversos clupeoideos (BLAXTER y HUNTER, 1982) y *Archosargus rhomboidalis* (STEPIEN, 1976), entre otras especies. Igualmente se ha comprobado en los estudios del contenido estomacal de larvas capturadas en el medio natural (KAUFFMAN et al., 1981).

En hábitats naturales, existe una relación entre la talla de una posible presa y su abundancia en el medio. Las densidades alcanzadas por organismos inferiores a 200-250 µm, son superiores a la que presentan copepoditos y copépodos adultos. En los cultivos, podemos encontrar una relación similar: las cantidades que se pueden producir y las densidades mantenidas, son mucho más elevadas en rotíferos que en nauplios de *Artemia* y copépodos. Por esto, el recorrido de búsqueda, y por tanto el esfuerzo realizado, es mucho menor cuando se utilizan rotíferos. Sin embargo, la energía aportada por individuo es muy superior en nauplios de *Artemia* y copépodos (ver tabla 2).

El tamaño máximo de la presa depende de la apertura bucal, variable según las especies, y que se agranda según crece la larva. Normalmente, las larvas son capaces de ingerir presas de hasta el 60 % de su anchura bucal. Entre estos dos límites, uno impuesto por la apertura de la boca, y otro por el gasto realizado para la captura de un número excesivo de partículas alimenticias, queda determinado el tamaño de la presa a ingerir. No obstante, el aumento no es gradual con el crecimiento larvario y, como se ha explicado anteriormente, parece que hay una tendencia a mantener una presa experimentada como buena por la larva, y sólo se cambiará a una presa mayor, previo adiestramiento de captura de la nueva presa, cuando el balance energético deje de ser positivo.

### 3.4. Valor nutritivo de la presa

La utilidad como alimento de la presa ingerida, depende de su composición bioquímica, que determina su valor calórico,

TABLA 2

**Peso seco ( $\mu\text{g}$ ) y valor calórico (cal/mg) de algunas presas larvarias habituales en acuicultura marina.**

Especie	Peso seco ( $\mu\text{g}$ )	Valor calórico (cal/mg)	Autor
<i>Brachionus plicatilis</i>	0,03-0,70	4,8-5,3	(DOOHAN, 1973; THEILACKER y McMASTER, 1971; THEILACKER y KIMBALL, 1984)
<i>Artemia salina</i> nauplios	1,63-3,33	5,37-6,00	(SCHAUER <i>et al.</i> , 1980; VANHAECKE y SORGELOOS, 1983)
adultos	135-880	—	(TOBIAS <i>et al.</i> , 1980)
<i>Trigriopus californicus</i> nauplios	0,04-0,38	5,8	(THEILACKER y KIMBALL, 1984)
copépodos	0,63-1,20	6,0	
adultos	—	5,9	

el contenido en nutrientes esenciales y compuestos nocivos. En la tabla 2, se muestra el valor energético de las principales presas utilizadas en acuicultura marina.

Respecto a los nutrientes esenciales, diversos autores (KITAJIMA *et al.*, 1979; FUJITA, 1979; LE MILINAIRE *et al.*, 1982) han puesto de manifiesto que algunos ácidos grasos poliinsaturados de cadena larga, son de gran importancia para el crecimiento y supervivencia larvaria de peces marinos, principalmente los ácidos 20:5 y 22:6 de la serie 3. Su deficiencia en la dieta produce un retraso considerable en el crecimiento. GATESOUBE *et al.* (1984) observaron un déficit en el crecimiento del 38 % en *D. labrax* a los 58 días y del 35 % en *S. maximus* a los 14 días, alimentando a las larvas con rotíferos deficientes en estos ácidos grasos, detectando igualmente un efecto a posteriori, durante la alimentación con *Artemia*. Esta ausencia es además causa de mortalidades masivas en los tanques de cría larvaria de diversas especies (SCOTT y MIDDLETON, 1979).

La presencia de estos compuestos en el alimento, depende de la especie utilizada (para revisión ver WATANABE *et al.*, 1983). En *Brachionus*, si bien es capaz de sintetizarlos «de novo» (LUBZENS *et al.*, 1985), sus niveles dependen de la cantidad que presente su dieta. El contenido en los ácidos grasos 20:5 y 22:6, varía considerablemente en las distintas especies de microalgas utilizadas. Así, se ha observado que en *Dunaliella tertiolecta* es escaso (SCOTT y MIDDLETON, 1979), lo que explica los limitados crecimientos obtenidos, cuando se utiliza como alimento de rotíferos, en el cultivo de

*S. maximus* (HOWELL, 1979; SCOTT y BAYNES, 1979). La levadura de panificación (de uso generalizado en la producción de rotíferos) carece totalmente de ellos, por lo que, antes de suministrar los rotíferos a las larvas, se procede al «cebado» durante varias horas con algas unicelulares u otras soluciones con aditivos (aceites de pescado, yema de huevo...), hasta la incorporación de estos compuestos en los niveles adecuados (KITAJIMA, *et al.*, 1979).

En los nauplios de *Artemia*, el contenido en estos ácidos grasos poliinsaturados viene determinado, además de por las características genéticas de la cepa, por las condiciones ambientales previas a la formación de los quistes. Por ello, los preparados comerciales presentan una gran variación, según la procedencia de las partidas. Al igual que en los rotíferos, se puede mejorar el contenido en ácidos grasos poliinsaturados, incorporándolos en escasas horas por manipulación dietética.

Los copépodos son otros organismos que están presentes asiduamente en los tanques de cría larvaria, ya sea por adición de cepas cultivadas, o por proliferación de poblaciones no controladas. Contrariamente a *Brachionus* y *Artemia*, el contenido de *Trigriopus* en estos compuestos (20:5 y 22:6), es independiente del alimento recibido, y suficientemente elevado para mantener los requerimientos nutritivos de las fases larvarias (WATANABE *et al.*, 1983). Esta característica, junto con el intervalo de tamaños de presa que puede suministrar, apoya la importancia potencial de este tipo de organismos en la producción de alevines de especies marinas.

Respecto a los requerimientos en aminoácidos de las larvas de especies marinas, no existe aún una información suficiente para evaluar sus implicaciones durante el cultivo larvario.

#### 4. Cambio a alimento inerte

El suministro de alimento vivo en las primeras fases larvarias, plantea la necesidad del cambio a una alimentación inerte en algún momento del desarrollo, ya que no es posible atender la creciente demanda de alimento con presas vivas.

En las especies cultivadas más usualmente, la metamorfosis sucede entre el día 30 al 70 desde la eclosión, variando según las condiciones, excepto en *Solea*, que presenta una metamorfosis temprana entre el día 10 y el 20 (GIRIN, 1979a y b; FUCHS, 1982a). No obstante, tanto en el

lenguado como en las demás especies, la adaptación a alimento inerte se realiza a partir del primer o segundo mes de vida. El alimento utilizado inicialmente, está basado en alimentos naturales tales como carne triturada de peces, moluscos o crustáceos, así como plancton congelado, principalmente *Artemia* y copépodos. Igualmente, y debido a la cantidad necesaria, al pasar a escala industrial, se utilizan piensos compuestos comerciales (normalmente fabricados para salmón, trucha, dorada y lubina) y experimentales, generalmente desarrollados a partir de harinas de pescado o vegetales, aceites de pescado, y complejos vitamínicos. Estos piensos se suministran en forma de gránulos secos o rehidratados.

En el siguiente apartado, se mostrarán las técnicas utilizadas y las supervivencias obtenidas por los diversos autores, pero de una forma general, se puede indicar que *S. aurata* presenta una buena adaptación al alimento inerte, independientemente de tipo de alimento utilizado (PERSON-LE RUYET y VERILLAUD, 1980; PASCUAL y ARIAS, 1982; BEDIER *et al.*, 1984). También *D. labrax* pasa esta fase con supervivencias aceptables, entre el 40 y 80 % (BARAHONA-FERNANDES *et al.*, 1977; S.I.M.E., 1984). En *S. maximus* las supervivencias son algo más limitadas, del orden del 50 % (KUHLMANN *et al.*, 1981; PERSON-LE RUYET *et al.*, 1981), aunque últimamente BROMLEY y HOWELL (1983) han obtenido resultados mucho mejores, con hasta el 95 % de supervivencia.

Por otra parte, se realizan esfuerzos constantes encaminados a utilizar el alimento inerte desde el inicio de la alimentación. Los requisitos que debería cumplir este tipo de alimento son, principalmente, forma, tamaño, valor nutritivo, aceptabilidad, estabilidad en el medio y flotabilidad. Los alimentos más ensayados son los gránulos secos y rehidratados, de composición semejante a los utilizados para el engorde de alevines, y a veces, con atrayentes como polvos de *Artemia*. Este tipo de alimentos artificiales, presenta el problema de que sus componentes se diluyen en el agua en pocas horas, lo que conduce, no sólo a una pérdida del valor nutritivo del alimento, sino también a un empeoramiento de la calidad del agua y a la degradación del cultivo. Por otra parte, están las dietas microencapsuladas, que incluyen alimento seco, húmedo o líquido en una cápsula de polímeros orgánicos, tanto naturales como sintéticos. Estos polímeros conservan las características del alimento hasta su ingestión, y ayudan a mantener la calidad del agua de cultivo.

La elaboración de este tipo de alimentos para larvas de peces, su composición y características, han sido descritas

por GATESOUBE y LUQUET (1977), MEYERS (1980) y VAN LIMBORGH (1980).

Los intentos para la sustitución del alimento vivo por alimento inerte, durante el cultivo larvario, han empezado por el adelantamiento progresivo del momento en que este se suministra, aunque también se han realizado algunos ensayos desde el inicio de la alimentación. En estos experimentos preliminares, se ha utilizado en bastantes casos zooplancton congelado. KENTOURI (1980) consiguió alimentar *D. labrax*, desde la apertura de la boca hasta los 120 días, con este tipo de alimento (rotíferos, copépodos y *Daphnia* congelados). A los 35 días la supervivencia fue del 54 %, similar a la obtenida con presas vivas, si bien el crecimiento fue muy escaso. También observó que, tras cuatro horas de descongelación en los tanques de cría, el zooplancton era rechazado por las larvas, atribuyéndolo a la desnaturalización y a la pérdida de sus características organolépticas. Este mismo autor (KENTOURI, 1981), comparó la adaptación y aceptabilidad que presentan las larvas de 1 a 2 cm, de diversas especies, al plancton congelado. Observó que especies como *Diplodus vulgaris*, *Pleuronectes platessa* y *Mugil cephalus* lo aceptan inmediatamente. Otras como *Sparus aurata*, *Scophthalmus maximus* y *Solea solea*, se adaptan en 2 horas. *Dicentrarchus labrax* silvestre tarda 2 días en adaptarse, y las larvas cultivadas 10 días. Otras especies no llegan a adaptarse y mueren de inanición. A pesar de esto, la supervivencia fue buena en *Sparus*, *Diplodus*, *Dicentrarchus* y *Mugil*, y mala en *Solea*, *Scophthalmus* y *Pleuronectes*.

GRABNER *et al.* (1982) encontraron que el zooplancton congelado, mantiene durante largos periodos su actividad enzimática (proteasa, deshidrogenasa). Sin embargo, a los 10 minutos de la descongelación en agua de mar, pierde la mayor parte de esta actividad, así como la mayoría de los aminoácidos libres y ligados a proteínas, debido principalmente a la pérdida de material por rotura celular.

Otro alimento utilizado es el alimento compuesto seco, BARNABE (1976) cultivó *D. labrax* con gránulos secos de 50-160 µm durante las primeras 3 semanas, gránulos de 106-250 µm las 4 siguientes, y de 250-400 µm hasta los 110 días. Obtuvo una supervivencia del 4 %, y el crecimiento fue menor que con presas vivas. También puso de relieve la importancia que, en este sistema, tiene la renovación de agua y el volumen del cultivo. ADRON *et al.* (1974) cultivaron *Pleuronectes platessa*, desde el inicio de la alimentación hasta la metamorfosis (a 9 °C), con alimento artificial (70 % de proteínas; 9,7 % de lípidos; 5 % de carbohidratos digeribles; 7,9 % de cenizas). La

supervivencia fue del 20 %, mientras que con *Artemia* viva fue del 38 %. GATESOUBE y LUQUET (1982), adelantaron el cambio a dietas inertes en *S. solea* iniciando la adaptación el día 10, antes de la metamorfosis utilizando dietas experimentales semihúmedas y secas micronizadas, con supervivencias del 15 al 28 % desde la eclosión al día, 70 y de hasta el 49 % al día 50 cuando su suplementó con *Artemia* congelada durante los 5 primeros días de adaptación.

Los ensayos con microcápsulas en larvas de peces marinos, son escasos y con resultados poco satisfactorios en cuanto a supervivencia y crecimiento. GATESOUBE *et al.* (1977) obtuvieron unos malos resultados cultivando larvas de *D. labrax* y *S. solea* con dietas micronizadas recubiertas con zeína, aunque la supervivencia fue bastante aceptable (10 % al mes para *Dicentrarchus* y 71 % para *Solea* en la metamorfosis) cuando la dieta artificial se utilizó conjuntamente con una pequeña proporción de alimento vivo. También se ha intentado con *Pagrus major* (KANAZAWA *et al.*, 1982), utilizando dietas microencapsuladas con nylon y agar desde la eclosión, con resultados muy pobres. No obstante, la supervivencia fue algo más elevada cuando, después de alimentar hasta el décimo día con *Brachionus*, se añadieron las microcápsulas conjuntamente con los rotíferos.

Todos estos ensayos muestran que si bien es posible alimentar larvas desde edades muy tempranas con dietas inertes, los resultados distan aún de los óptimos. En general, el avance en este tema, va ligado al estudio y conocimiento del comportamiento y requerimientos nutritivos, tanto en biomasa como en composición bioquímica, de las distintas especies.

## 5. La alimentación en cultivo

### 5.1 Características generales

Aunque son muy numerosos los intentos de cultivo de larvas recogidos en la bibliografía, la mayor parte se refieren a cultivos en pequeño volumen en el laboratorio. Hasta la fecha, sólo unas cuantas especies han pasado al cultivo en escala industrial.

El punto esencial para que una especie pueda empezar a ser considerada para su cultivo comercial, es la posibilidad de producir alevines en cantidades importantes a un precio razonable. A su vez, para que esta producción pueda darse, se requiere disponer de grandes cantidades de alimento para las fases larvarias. De hecho, actualmente, este es el factor

más restrictivo, aunque no el único, en el desarrollo de la piscicultura marina.

Hasta el final de los años 60, los intentos de cultivo de larvas se basaban en proporcionar diversos alimentos recolectados en el medio natural, o bien en la obtención de pequeñas cantidades de larvas de invertebrados (MAY, 1971). Naturalmente, los resultados obtenidos por estos procedimientos, no son aplicables a un cultivo en gran escala y su principal valor está en el conocimiento de los requerimientos larvarios de los peces marinos.

En el caso de algunas especies, con larvas de tamaño relativamente grande (como en algunos pleuronéctidos y soleidos), la alimentación puede iniciarse con nauplios de *Artemia* spp. Dada la facilidad de obtención de grandes cantidades de este alimento, el desarrollo de métodos de cultivo de estas especies no estaba limitado por la alimentación.

La posibilidad del cultivo masivo de larvas, de forma más o menos sistematizada, comenzó a ser viable con la puesta en cultivo del rotífero *Brachionus plicatilis*, iniciada por ITO (1960), en agua de mar. En 1969, aparece en la bibliografía su utilización como alimento para larvas de peces (HIRANO, 1969; MITO *et al.*, 1969; OKAMOTO, 1969; citados en MAY, 1971). Este organismo permitió cultivar con éxito y con métodos repetibles, una serie de especies con larvas de pequeño tamaño.

Actualmente, muchas especies presentan problemas de cultivo. En unos casos, por causas diferentes de la alimentación, principalmente por la dificultad de obtención de las cantidades necesarias de huevos viables. En otros, como los espáridos, parte de la baja supervivencia larvaria es atribuida a la falta de un alimento de menor tamaño al comienzo de la alimentación.

El esquema básico de alimentación larvaria en los cultivos actuales, consiste en el suministro de *B. plicatilis*, hasta que la larva adquiere una talla suficiente para comenzar a consumir nauplios de *Artemia*. Con este alimento se puede obtener una gama amplia de tallas de presa, suministrando cada vez ejemplares de más edad, hasta que las larvas alcanzan la talla adecuada para consumir alimento inerte. Aunque en menor grado, también se utilizan copéodos conjuntamente con *Artemia* o sustituyéndola.

Este esquema básico, no resulta suficiente en muchas especies para lograr buenas supervivencias, aunque no está claro hasta que punto las mortalidades son debidas a la alimentación o a las condiciones de cultivo en cada caso.

## 5.2. Técnicas de cultivo

Las técnicas de cultivo son casi tan numerosas como los autores, pero durante los últimos años, se han ido perfilando una serie de sistemas con más éxito, que han sido mayoritariamente utilizados. Estas técnicas siguen un sistema bastante repetitivo en las diversas especies, basado en la alimentación con rotíferos y *Artemia* (ver esquemas de la fig. 3). Vamos a tratar en esta sección de dar las características de estos sistemas, para aquellas especies

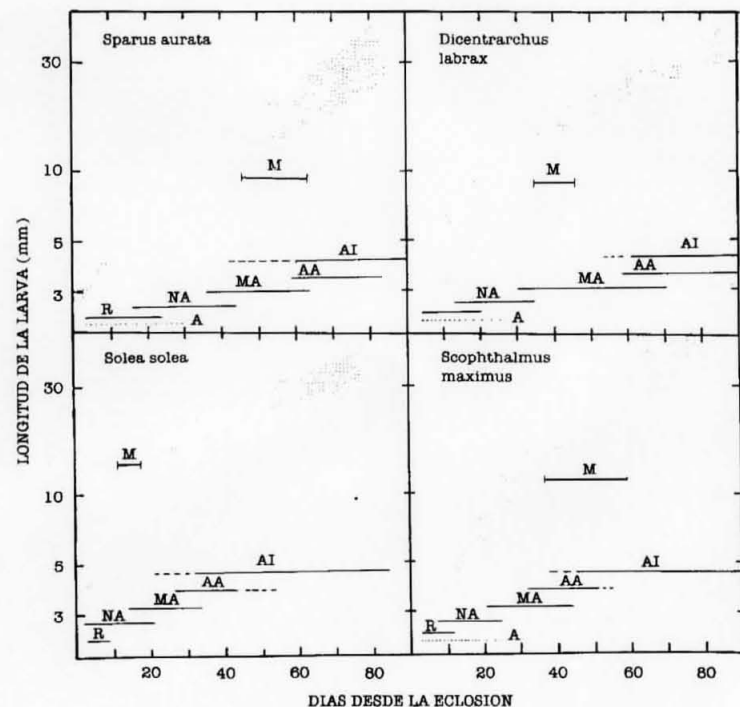


Fig. 3. Esquema de la alimentación larvaria durante el cultivo de algunas especies de interés. A) microalgas. R) *B. plicatilis*. NA) Nauplios de *Artemia*. MA) Metanauplios de *Artemia*. AA) *Artemia* adulta. AI) Alimento inerte. Las zonas sombreadas indican la evolución del crecimiento larvario.

marinas que han sido cultivadas con técnicas que permiten una producción masiva de alevines.

Las especies marinas con sistemas más o menos definidos son:

*Dicentrarchus labrax*  
*Sparus aurata* y otros espáridos mediterráneos.  
*Pagrus major*  
*Scophthalmus maximus*  
*Solea solea*  
*Solea senegalensis*  
*Pleuronectes platessa*  
*Mugil cephalus*

### *Dicentrarchus labrax*

En esta especie se inicia la alimentación al cuarto día de la eclosión, con *Brachionus plicatilis* a concentraciones entre 1 y 20 rot./ml y hasta los 15 días. IZAWA (1984) encuentra que la concentración óptima de rotíferos, en larvas de 14 días, es de 4 a 5 /ml. Una elevada concentración de rotíferos, puede disminuir la supervivencia, por exceso de metabolitos, cuando se trabaja sin circulación de agua. BARAHONA-FERNANDES y GIRIN (1977) recomiendan altos niveles de alimento en los primeros días, es decir, durante la alimentación con rotíferos, y cantidades limitadas a la capacidad de ingestión de las larvas, durante la alimentación con nauplios de *Artemia*.

En esta especie, las supervivencias suelen ser mejores que en los espáridos y las larvas son más resistentes a la manipulación. Algunas larvas son capaces de iniciar la alimentación con nauplius de *Artemia* recién eclosionados.

El esquema utilizado por GIRIN (1979b), consiste en suministrar rotíferos durante la primera semana de alimentación (días 5 al 12 de vida), una mezcla de rotíferos y nauplius de *Artemia* en los cuatro días siguientes, y *Artemia* sola a continuación. El cambio a alimento inerte puede conseguirse con larvas de 10 mg (35 a 45 días de edad a 18 °C), con una supervivencia, desde el comienzo de la adaptación, del 41 % al 55 % utilizando alimento compuesto (composición aproximada 52 % proteínas, 13 % lípidos y 9-10 % de sales), con una cantidad de polvo de *Artemia* como atrayente (30 % al inicio y 10 % al final de la adaptación) (BARAHONA-FERNANDES y GIRIN, 1976). S.I.M.E. (1984) consigue supervivencias del 60 %, con piensos compuestos marinos comerciales más *Artemia* viva y congelada, iniciando la adaptación entre los días 80 y 100.

### *Sparus aurata*

Esta especie, como la anterior, ha sido objeto de muchos esfuerzos de cultivo por su interés en el área mediterránea (LUMARE y VILLANI, 1970, 1973a, b; BARNABÉ y RENÉ, 1973; BARNABÉ, 1976; ALESSIO, 1975; ALESSIO *et al.*, 1976; ARIAS, 1978; RAMOS, 1978; OADI *et al.*, 1978; PASCUAL y ARIAS, 1982). En todos los casos, la mortalidad larvaria inicial es muy alta y existen pruebas de que parte de ella es debida a la falta de un alimento inicial de tamaño inferior a las 100 micras.

Existen varios esquemas de alimentación para esta especie. PASCUAL y ARIAS (1982) han trabajado a nivel de planta piloto con el siguiente esquema: Desde los días 4 al 25 de vida se suministra *Brachionus plicatilis* como alimento. La concentración inicial osciló entre las 50 y 100 larvas/l y 40 rotíferos/ml, manteniendo las larvas en circuito abierto en tanques de 500 l. Durante este período también se suelen añadir microalgas en concentraciones moderadas para mantener la calidad los rotíferos. Entre los 15 y 60 días de edad, se suministraron nauplios de *Artemia* una vez al día, con una concentración inicial de 30 nauplios/ml. Entre los 60 y 90 días, *Artemia* de 2 a 4 mm (cebada con algas) y alimento inerte. La supervivencia media fue del 11,9 % a los 30 días, el 6,2 % a los 60 días y el 5,5 % a los 90 días. La mejor supervivencia fue del 23,8 % a los 30 días. La temperatura del agua fue de 20-22 °C y se utilizó iluminación continua durante los dos primeros meses. Las larvas alcanzaron 9 mm a los 30 días, 24,9 mm a los 60 y 47,8 a los 90 días.

Este sistema mejorado es utilizado actualmente en la zona de Cádiz, donde la producción en 1985 superó los 250.000 alevines de más de 3 cm. Las supervivencias son ahora mejores debido al uso de reproductores seleccionados entre los nacidos en los centros de cultivo.

PERSON LE-ROUYET y VERILLAUD (1980) inician la alimentación con el alga *Prasinocladus marinus*, que forma agregados de un tamaño medio de 50 µm. Desde el día 5 al 16, *Brachionus plicatilis*. Desde el día 12 al 25, nauplios de *Artemia* recién eclosionados (500 µm). Desde el día 23 al 40, metanauplios de 2 días (1 mm), engordados con polvo de *Spirulina*. Desde el 30 al 40 *Artemia* de 1,5 mm (4 días), pasando a continuación al alimento inerte.

Trabajan con una densidad inicial de 10-12 l/l. Estiman un consumo, por larva de 40 días, de 2.700 rotíferos, 4.750 nauplios de 1 día, 12.500 metanauplios de 2 días y 12.000 de 4 días. El balance total de supervivencia de estos autores es del 3,5 %. Las larvas pueden ser acostumbradas al alimento

inerte a partir de los 30 días, con alimento compuesto comercial, con supervivencias del 55 %, aunque ésta es mayor (70 %) si se inicia el cambio a los 40-45 días.

De forma similar, BEDIER *et al.* (1984) realizan el cambio a alimento inerte suministrando copépodos congelados a partir del día 30, y piensos compuestos desde el día 55. La supervivencia obtenida por estos autores, en el período de cambio, fue del 40-56 % utilizando gránulos secos, y de 73-88 % con pastas rehidratadas.

### *Pagrus major*

Esta especie ha sido objeto de especial interés en Japón, existiendo numerosos trabajos sobre su cultivo. FUJITA (1979), expone el siguiente sistema:

Tanques de 50 a 100 Tm, con una densidad larvaria inicial de 40 l/l. Temperatura 16-17 °C. De los 3 a 20 días, alimentación con rotíferos. Del día 20 al 35, rotíferos y copépodos. Estos son recogidos en el medio natural o bien se utilizan *Tigriopus japonicus* cultivados. A partir de esa edad, se pasa a alimento inerte.

Este autor estima un consumo de alimento en el primer mes del 50 % del peso de las larvas por día, considerando que debe mantenerse en los tanques una concentración de presas del 80 % del peso de las larvas. Teniendo en cuenta la densidad larvaria utilizada, la mortalidad media encontrada y las fórmulas dadas por el autor sobre el consumo por larva, deducimos que las densidades de rotíferos deben ser de 1,4 org./ml a los 4 días, 4,4 org./ml a los 10 días, 7,2 org./ml a los 15 días y 20-23 org./ml a los 20 días. El consumo de *Tigriopus* debe ser de 196 org./día, necesitándose entre 3,4 y 4,5 copépodos/ml para poder atender esa demanda. Según OHNO (1983), se precisan 40.000 rotíferos para producir un ejemplar de 10 mm, con una supervivencia del 60-70 % hasta esa talla y del 30-40 % a los 30-40 mm.

El cambio a alimento inerte, se realiza de forma similar a la explicada para *S. aurata*, utilizando carne de peces, crustáceos y moluscos, junto con piensos compuestos.

### *Scophthalmus maximus*

Esta especie ha sido especialmente estudiada en Gran Bretaña y Francia. Presenta especiales dificultades, debido al pequeño tamaño de sus larvas al nacer, JONES *et al.* (1981) ofrecen el esquema de cultivo utilizado en los centros de producción comercial de Gran Bretaña, que es el siguiente:

Densidad larvaria de 5 a 20 l/l. Tanques de 200 a 3.000 l. Temperatura 20 °C. Alimentación: 5-10 *B. plicatilis* /ml con algas durante 10 días. Entre el día 6 y el 10, se comienzan a añadir nauplios de *Artemia* de 1 día y se prosigue con este alimento hasta los 30-40 días. A los 30 días, se comienza a añadir alimento artificial.

La metamorfosis termina a los 70 días (con una talla de 30 mm) y la supervivencia oscila entre el 3 y 6 %. La mayor mortalidad ocurre entre los días 5 y 12. KUHLMANN *et al.* (1981) obtienen la metamorfosis entre los 30 y 36 días (22 mm), para temperaturas comprendidas entre 13,2 y 17,8 °C. Utilizan nauplios de copépodos como primer alimento, además de los rotíferos. GIRIN (1978) obtiene la metamorfosis a 18 °C en 50 días, con una densidad larvaria de 20 larvas/l.

La presencia de algas de las especies *Isochrysis galbana*, *Pavlova lutheri* y *Pseudoisochrysis paradoxa*, durante los primeros días, aumenta la supervivencia larvaria, mientras este efecto no se produce con *Dunaliella tertiolecta*. El efecto parece ser debido a que las algas, a través de los rotíferos, suministran ácidos grasos esenciales (HOWELL, 1973; SCOTT y BAYNES, 1979).

PERSON, LE-RUYET *et al.* (1981) efectúan el cambio a alimento inerte antes de la metamorfosis, a partir del día 30 a 40 (a 18-20 °C), utilizando pastas húmedas, con supervivencias del 40-50 % (aunque con piensos húmedos experimentales, de difícil uso industrial, obtienen supervivencias del 50 al 75 %). Con piensos secos micronizados (400 µm), la supervivencia fue del 40-50 %. Similares supervivencias obtiene KUHLMANN *et al.* (1981), utilizando carne de arenque, piensos de truchas y misidáceos, a partir de los días 36-45 (a 13-18 °C). El cambio a alimentación inerte puede hacerse a edades más tempranas (BROMLEY, 1978), a cambio de reducir sensiblemente la supervivencia. Las mejores supervivencias (entre 45 y 95 %), durante esta etapa, las obtienen BROMLEY y HOWELL (1983) en diversas experiencias con piensos de salmón, o mezclas de carne de peces, aceites de hígado de bacalao y vitaminas, en forma de gránulos secos (0,25-0,50 mm) o rehidratados (1 mm). Trabajan a una temperatura de 16-18 °C.

#### *Solea solea*

Esta especie no presenta dificultades especiales de alimentación, ya que la inicia con una boca que le permite ingerir nauplios recién eclosionados de *Artemia*. La supervivencia suele situarse entre el 70-80 %, en el primer mes de vida y su crecimiento inicial es rápido.

Aunque existen numerosos trabajos sobre esta especie, las técnicas descritas por GIRIN (1979a) y modificadas por FUCHS (1982a) parecen las más logradas. Este último autor encuentra que no existe diferencia en la supervivencia entre los cultivos en que se inicia la alimentación con *B. plicatilis*, y aquellos en los que se suministran directamente nauplios de *Artemia*. Utiliza, en los 15 primeros días de cultivo, una concentración de 50-60 larvas/l y una concentración de nauplios de 1/ml. Realiza esta fase en tanques cilíndricos de 450 litros. La metamorfosis se completa a los 15 días, y las larvas se pasan a tanques de 2.000 litros, de fondo plano y desnudo. Suministran cantidades crecientes de *Artemia* de 1 mm según demanda, estimando un consumo total de 15.000 nauplios por larva al mes de vida. La *Artemia* puede ser viva o congelada, pero la supervivencia es mucho mejor en el primer caso.

El cambio a alimento inerte es conflictivo, ya que esta especie no acepta con facilidad dietas artificiales. Las mejores supervivencias se obtienen con alimentos naturales congelados, principalmente plancton. FUCHS (1982b) obtiene una supervivencia a los 90 días del 70 % (50 % desde la eclosión) con este tipo de alimento (*Artemia*, poliquetos y bivalvos congelados), iniciando la adaptación el día 25. Con piensos secos y comenzando el día 30, la supervivencia fue del 40 % (25 % desde la eclosión), aunque con un peso de alevín de 1,4 g, algo mayor que en el caso anterior. También obtiene buenos resultados con dietas húmedas, basadas en carne de peces y bivalvos.

#### *Solea senegalensis*

Esta especie apenas ha sido utilizada en cultivo, pero hemos realizado varios ensayos en escala piloto. Aunque tanto el huevo (0,9 mm) como la larva (2 mm al nacer y 3 mm al comenzar la alimentación), son menores que los señalados para *S. solea*, su cultivo no ha presentado problemas especiales en cuanto a la alimentación larvaria.

Comienza la alimentación al tercer día, consumiendo exclusivamente rotíferos y a partir de los 7 días nauplios de *Artemia*. La metamorfosis se realiza entre los 7 y 11 días desde la eclosión, a 24 °C (R. B. RODRÍGUEZ, comunicación personal).

Al igual que ocurre con *S. solea*, la principal dificultad estriba en el paso de alimento vivo a alimento inerte.

#### *Pleuronectes platessa*

SHELBOURNE (1976) muestra la técnica de cultivo desarrollada para esta especie a una escala comercial. La alimentación larvaria se reduce el suministro de *Artemia*

progresivamente mayor según crece la larva. La supervivencia normal que se obtiene es del 20-30 % después de la metamorfosis.

#### *Mugil cephalus*

Esta especie ha sido también objeto de numerosos trabajos de cultivo. NASH y KONINGSBERGER (1981) hacen una recopilación de los sistemas utilizados, muy similares a los que se usan con los espáridos. El esquema recomendado sería el siguiente:

Inicio de la alimentación con *B. plicatilis* a 10/ml y  $10^4$ - $10^5$  cel./ml de *Dunaliella* o *Chlorella*. Densidad inicial de 6 larvas/l. A los 14 días (en cultivos a 20-22 °C) se añaden nauplios de *Artemia*. Se prosigue con *Artemia* hasta los 40 días (larvas de 23-27 mm) y a partir de aquí se puede pasar a alimento húmedo inerte. Una particularidad de esta especie, es que la salinidad debe ser rebajada a través del cultivo larvario. Desde el día 4 se va disminuyendo la salinidad hasta llegar a 30 g/l el día 7. A partir de aquí, se descende regularmente hasta llegar a 20 g/l el día 30.

## BIBLIOGRAFIA

---

ADRON, J. W.; BLAIR, A y COWEY, C. B.: 1974. Rearing of plaice (*Pleuronectes platessa*) larvae to metamorphosis using an artificial diet. *Fish. Bull. U.S.A.*, 72: 353-357.

---

ALESSIO, G.: 1975. Riproduzione artificiale di orata, *Sparus aurata* (L.) (Osteichthyes, Sparidae), 5.º, Primi risultati sull'alevamento ed alimentazione delle larve e degli avannotti. *Boll. Pesca Piscic. Idrobiol.*, 30: 71-92.

---

ALESSIO, G.; GANDOLFI, G. y SCHREIBER, B.: 1975. Tecniche e metodiche generali di riproduzione artificiale dell'orata, *Sparus aurata* (L.) (Osteichthyes, Sparidae). *Inv. Pesq.* 39: 417-428.

---

ALESSIO, G.; GANDOLFI, G. y SCHREIBER, B.: 1976. Induction de la ponte, élevage et alimentation des larves et des alevins des poissons euryhalins. *Études et revues, CGPM*, 55: 143-157.

---

ARIAS, A. M.: 1978. Primeras experiencias de reproducción artificial en doradas, *Sparus aurata* L. *Inv. Pesq.*, 41: 275-284.

---

ARTHUR, D. K.: 1976. Food and feeding of larvae of three fishes occurring in the California Current, *Sardinops sagax*, *Engraulis mordax* and *Trachurus symmetricus*, *Fish. Bull. U.S.A.*, 74: 517-530.

---

BARAHONA-FERNANDES, M. H.: 1979. Some effects of light intensity and photoperiod on the sea bass larvae, *Dicentrarchus labrax* (L.) reared at the Centre Oceanologique de Bretagne. *Aquaculture*, 17: 311-322.

---

BARAHONA-FERNANDES, M. H. y CONAN, G.: 1981. Daily food intake of reared larvae of the european sea bass (*Dicentrarchus labrax* L.). Statistical analysis and modelling. *Archivos do Museu Bocage*, ser. A, 1: 29-43.

---



---

BARAHONA-FERNANDES, M. H. y GIRIN, M.: 1976. Preliminary tests on the optimal pellet-adaptation age for sea bass larvae (Pisces, *Dicentrarchus labrax*, L. 1758). *Aquaculture*, 8: 283-290.

---

BARAHONA-FERNANDES, M. H. y GIRIN, M.: 1977. Effect of different food levels on growth and survival of laboratory-reared sea bass larvae [*Dicentrarchus labrax* (L.)]. 3rd. Meeting of ICES Working group on maricult. Brest. Actes de Colloques du CNEOX, 4: 69-84.

---

BARAHONA-FERNANDES, M. H.; GIRIN, M. y METAILLER, M.: 1977. Expériences de conditionnement d'alevins de bar (Pisces, *Dicentrarchus labrax*) à différents aliments composés. *Aquaculture*, 10: 53-63.

---

BARNABÉ, G.: 1976. Élevage larvaire du loup (*Dicentrarchus labrax* L.; Pisces, Serranidae) à l'aide d'aliment sec composé. *Aquaculture*, 9: 237-252.

---

BARNABÉ, G. y RENÉ, F.: 1973. Aquaculture marine: reproduction contrôlée et production d'alevins chez la dorade, *Sparus auratus* L. 1758 (Note). *C. R. Acad. Sc. Paris*, 276 (ser, D): 1621-1624.

---

BENIJTS, F.; VAN VOORDEN, E. y SORGELOOS, P.: 1976. Changes in the biochemical composition of the early larval stages of the brine shrimp, *Artemia salina* L. En: «Proceeding of the 10th European Symposium on Marine Biology, vol 1: Mariculture», Ostend, Belgium. G. Persoone y E. Jaspers. Eds. Universa press, Wetteren, Belgium, pp. 1-9.

---

BEDIER, E.; CHATAIN, B.; COVES, D. y WEPPE, M.: 1984. Contribution à la production intensive de juvéniles de daurade *Sparus auratus*. En: «L'Aquaculture du bar et des sparidés», G. BARNABÉ y R. BILLARD (eds.). INRA Publ., Paris, pp: 223-236.

---

BLAXTER, J. H. S. y HEMPEL, G.: 1963. The influence of the egg size on herring larvae (*Clupea harengus* L.). *J. Cons. int. Explor. Mer*, 28: 211-240.

---

---

BLAXTER, J. H. S. y HUNTER, J. R.: 1982. The biology of clupeoid fishes. En «Advances in marine biology, Vol 20», J. H. S. BLAXTER, F. S. RUSSELL y M. YONGE (eds.), Academic Press, London New York, pp: 3-223.

---

BLAXTER, J. H. S. y STAINES, M. E.: 1971. Food searching potential in marine fish larvae. En: «Fourth European Marine Biology Symposium». D. J. CRISO (ed.), Cambridge Univ. Press, Cambridge, pp: 467-485.

---

BOEHLERT, G. M. y YOKLAVICH, M. M.: 1984. Carbon assimilation as a function of ingestion rate in larval pacific herring, *Clupea harengus pallasii* Valenciennes. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.*, 79: 251-262.

---

BROMLEY, P. J.: 1978. The weaning of hatchery reared turbot larvae (*Scophthalmus maximus*L.) on a dry diet. *Aquaculture*, 13: 339-345.

---

BROMLEY, P. J. y HOWELL, B. R.: 1983. Factors influencing the survival and growth of turbot larvae, *Scophthalmus maximus* L., during the change from live to compound feeds. *Aquaculture*, 31: 31-40.

---

CONOVER, R. J.: 1978. Transformation of organic matter. En: «Marine Ecology. Vol. IV», pp: 221-499. Ed. por O. E. KINNE. Chichester, New York, Brisbane, Toronto: John Wiley y Sons, 1978.

---

DENDRINOS, P.; DEWAN, S. y THORPE, J. P.: 1984. Improvement in the feeding efficiency of larval, post larval and juvenile Dover sole (*Solea solea* L.) by the use of staining to improve the visibility of *Artemia* used as food. *Aquaculture*, 38: 137-144.

---

DETWYLER, E. y HOUDE, E. D.: 1970. Food selection by laboratory reared larvae of the scaled sardine *Harengula pensacolatae* (Pisces, Clupeidae) and the bay anchovy *Anchoa mitchilli* (Pisces, Engraulidae), *Mar, Biol.*, 7: 214-222.

---

---

DIVANACH, P. y KENTOURI, M.: 1983a. Données préliminaires sur la technique de production, la croissance et la survie des larves de marbré *Lithognathus mormyrus*. *Aquaculture*, 31: 245-256.

---

DIVANACH, P. y KENTOURI, M.: 1983b. Influences des conditions trophiques initiales sur la résorption des réserves lipidiques, la croissance et la survie des larves de daurade, *Sparus auratus*, en élevage extensif. *Aquaculture*, 35: 43-55.

---

DIVANACH, P.; KENTOURI, M. y PARIS, J.: 1982. Étapes du développement embryonnaire et larvaire du sar *Diplodus sargus* L., en élevage. *Aquaculture* 27: 339-353.

---

DIVANACH, P.; KENTOURI, M. y PARIS, J.: 1982. Approche du comportement trophique des larves de *D. sargus*, *S. auratus*, *P. puntazzo* et *L. mormyrus*. En: «L'aquaculture du bar et des sparidés», G. BERNABÉ y R. BILLARD (eds.). INRA Publ., Paris, 139-159.

---

DOOHAN, M.: 1973. An energy budget for adult *Brachionus plicatilis* Muller (Rotatoria). *Oecologia*, 13: 351-362.

---

FUCHS, J.: 1978. Influence de la photoperiod sur la croissance et la survie de la larva et du juvénile de sole (*Solea solea*) en élevage. *Aquaculture*, 15: 63-74.

---

FUCHS, J.: 1982a. Production de juvéniles de sole (*Solea solea*) en conditions intensives. I. Le premier mois d'élevage. *Aquaculture*, 26: 321-337.

---

FUCHS, J.: 1982b. Production de juvéniles de sole (*Solea solea*) en conditions intensives. II. Techniques de sevrage entre 1 et 3 mois. *Aquaculture*, 26: 339-358.

---

FUJITA, S.: 1979. Culture of red sea Bream, *Pagrus major*, and its live food. En: «Cultivation of fish fry and its live food.» European Mariculture Society. *Special Publ.* 4: 183-197.

---

---

GATESOUBE, F. J. y LUQUET, P.: 1977. Recherche d'une alimentation adaptée à l'élevage des stades larvaires des poissons. I. Comparaison de quelques techniques destinées à améliorer la stabilité à l'eau des aliments. *Actes Colloq. CNEEXO*, 4: 13-20.

---

GATESOUBE, F. J. y LUQUET, P.: 1982. Weaning of the sole (*Solea solea*) before metamorphosis. *Aquaculture*, 26: 359-368.

---

GATESOUBE, F. J.; GIRIN, M. y LUQUET, P.: 1977. Recherche d'une alimentation artificielle adaptée à l'élevage des stades larvaires des poissons. II. Application à l'élevage larvaire du bar et de la sole. *Actes Colloq. CNEEXO*, 4: 59-66.

---

GATESOUBE, F. J.; ROBIN, J. H.; LE MILINAIRE, C. y LEBEGUE, E.: 1984. Amélioration de la valeur nutritive des filtreurs-proies par leur alimentation composée. En: «L'aquaculture du bar et des sparidés», G. BARNABÉ y R. BILLARD (eds.), INRA Publ., Paris, pp.: 209-222.

---

GIRIN, M.: 1979a. Méthodes de production des juvéniles chez trois poissons marins, le bar, la sole et le turbot. Publication du CNEEXO. Rapport scientifiques et techniques n.º 39, 202 pp.

---

GIRIN, M.: 1979b. Some solutions to the problem of producing juvenile marine finfishes for aquaculture. En: «Cultivation of fish fry and Its live food». European Mariculture Society. *Special. Publ.* 4: 199-209.

---

GIRIN, M. y PERSON-LE RUYET, J.: 1977. L'élevage larvaire des poissons marins: chaînes alimentaires et aliments composés. *Bull. Franc. Piscic.*, 264: 88-101.

---

GRABNER, M.; WIESER, W. y LACKNER, R.: 1982. The suitability of frozen-dried zooplankton as food for fish larvae: a biochemical test program. *Aquaculture*, 26: 85-94.

---

HOUDE, E. D.: 1974. Effects of temperature and delayed feeding on growth and survival of larvae of three species of subtropical marine fishes. *Mar. Biol.* 26: 271-285.

---

---

HOUDE, E. D.: 1975. Effects of stocking density and food density on survival, growth and yield of laboratory reared larvae of sea bream *Archosargus rhomboidalis* (L.) (Sparidae). *J. Fish. Biol.*, 7: 115-127.

---

HOUDE, E. D.: 1978. Critical food concentrations for larvae of three species of subtropical marine fishes. *Bull. Mar. Sci.*, 28: 395-411.

---

HOUDE, E. D. y PALKO, J.: 1970. Laboratory rearing of the clupeid fish *Harengula pensacolae* from fertilized eggs. *Mar. Biol.* 5: 354-358.

---

HOUDE, E. D. y SCHEKTER, R. C.: 1981. Growth rates, rations and cohort consumption of marine fish larvae in relation to prey concentration. *Rapp., P.-V. Réun. Cons. Int. Expl. Mer*, 178: 441-453.

---

HOUDE, E. D. y SCHEKTER, R. C.: 1983. Oxygen uptake and comparative energetics among eggs and larvae of three subtropical marine fishes. *Mar. Biol.*, 72: 283-293.

---

HOWELL, B. R.: 1973. Marine fish culture in Britain. VIII. A marine rotifer, *Brachionus plicatilis* Muller, and the larvae of the mussel, *Mytilus edulis* L., as foods for larval flatfish. *J. Cons. int. Explor. Mer*, 35: 1-6.

---

HOWELL, B. R.: 1979. Experiments on the rearing of larval turbot, *Scophthalmus maximus* L. *Aquaculture*, 18: 215-225.

---

HUNTER, J. R.: 1972. Swimming and feeding behavior of larval anchovy, *Engraulis mordax*. *Fish. Bull. U.S.A.*, 70: 821-838.

---

HUNTER, J. R.: 1981. Feeding ecology and predation of marine fish larvae. En: «Marine fish larvae: morphology, ecology and relation to fishers». R. LASKER Ed. Washington Sea Grant Program. Seattle, pp: 33-77.

---

HUSSAIN, N.; AKATSU, G. y EL-ZAHR, C.: 1981. Spawning, egg and early larval development, and growth of *Acanthopagrus cuvieri* (Sparidae). *Aquaculture*, 22: 125-136.

---

---

IIZAWA, M.: 1984. Corrélations entre la densité de proies et la quantité consommée par les larves du loup, *Dicentrarchus labrax* (L.). En: «L'Aquaculture du bar et des Sparidés». G. BARNABÉ y R. BILLARD Eds. INRA Publ. Paris, pp: 161-173.

---

ITO, T.: 1960. On culture of mixohaline rotifer *Brachionus plicatilis* O. F. Muller in the sea water. *Rep. Fac. Fish., Prefec. Univ. Mie*, 3: 708-740.

---

JONES, A.: 1972. Studies on the egg development and larval rearing of turbot, *Scophthalmus maximus* L., and brill, *Scophthalmus rhombus* L., in the laboratory. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 52: 965-986.

---

JONES, A.; PRICKETT, R. A. y DOUGLAS, M. T.: 1981. Recent developments in techniques for rearing marine flatfish larvae, particularly turbot (*Scophthalmus maximus* L.), on a pilot commercial scale. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 178: 522-526.

---

KANAZAWA, A.; TESHIMA, S.; INAMORI, S.; SUMIDA, S. y IWASHITA, T.: 1982. Rearing of larval red sea bream and ayu with artificial diets. *Mem. Fac. Fish., Kagoshima Univ.*, 31: 185-192.

---

KAUFFMAN, T. A.; LINSAY, J. y LEITHISER, R.: 1981. Vertical distribution and food selection of larval atherinids. *Rapp. P.-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer*, 178: 342-343.

---

KENTOURI, M.: 1980. Elevage des larves de loup (*Dicentrarchus labrax* L.) a l'aide d'organismes du zooplankton congelé: résultats préliminaires. *Aquaculture*, 21: 171-180.

---

KENTOURI, M.: 1981. Données préliminaires sur les facultés d'adaptation à un aliment inerte (zooplancton congelé) des post-larves de 11 espèces de poissons et crustacé marins. *Aquaculture*, 23: 73-82.

---

KENTOURI, M. y DIVANACH, P.: 1982. Différences et similitudes dans la genèse des comportements locomoteur et trophique des stades prélarvaires de *Sparus aurata*,

---

*Diplodus vulgaris* et *Diplodus sargus*. *Aquaculture*, 27: 355-376.

---

KENTOURI, M.; DIVANACH, P. y PARIS, J.: 1984. An approach to the trophic behavior of larvae of sar (*Diplodus sargus*), sea bream (*Sparus auratus*), charax (*Puntazzo puntazzo*) and lampray (*Lithognathus mormyrus*). En: «L'Aquaculture du bar et des Sparidés». G. BARNABÉ y R. BILLARD, Ed., INRA Publ. Paris 1984, pp: 139-159.

---

KIØRBOE, T.; MUNK, P. y STOTTRUP, J.: 1985. First feeding by larval herring *Clupea harengus* L. *Dana*, 5: 95-107.

---

KITAJIMA, C.; FUJITA, S.; OHWA, F.; YONE, Y. y WATANABE, T.: 1979. Improvement of dietary value for red sea bream larvae of rotifer *Brachionus plicatilis* cultured with baker's yeast *Saccharomyces cerevisiae*. *Bull. Jap. Soc. Scient. Fish.*, 45: 469-471.

---

KITAKA, J.: 1977. Red sea bream culture in Japan. *Actes Colloq. CNEOX*, 4: 111-117.

---

KUHLMANN, D.; QUANTZ, G. y WITT, U.: 1981. Rearing of turbot larvae (*Scophthalmus maximus* L.) on cultured food organisms and postmetamorphosis growth on natural and artificial food. *Aquaculture*, 23: 183-196.

---

LAURENCE, G. C.: 1977. A bioenergetical model for the analysis of feeding and survival potential of winter flounder, *Pseudopleuronectes americanus*, larvae during the period from hatching to metamorphosis. *Fish. Bull.*, U.S.A., 75: 529-546.

---

LAURENCE, G. C.: 1978. Comparative growth, respiration and delayed feeding abilities of larval cod (*Gadus morhua*) and haddock (*Melanogrammus aeglefinus*) as influenced by temperature during laboratory studies. *Mar. Biol.* 50: 1-7.

---

LE MILINAIRE, C., GATESOUBE, F. J. y STEPHAN, G.: 1982. Composition en acides gras de rotifère *Brachionus plicatilis* nourri avec différents aliments composés: influence sur la croissance et la teneur en acides gras essentiels de la larve Turbot (*Scophthalmus maximus*). En: «Indices biochimiques et milieux marines». *Actes du Colloques CNEOX*, 14: 275-290.

---

LIAO, I. C.: 1975. Experiment on induced breeding of the grey mullet in Taiwan from 1963 to 1973. *Aquaculture*, 6: 31-58.

---

LIEWES, E. W.: 1984. Culture, feeding and diseases of commercial flatfish species. A. A. Balkema, Rotterdam, Boston, 104 pp.

---

LUBZENS, E.; MARKO, A. y TIETZ, A.: 1984. Lipid synthesis in the rotifer *Brachionus plicatilis*. En «Research on Aquaculture», H. ROSENTHAL y S. SARIG (editores), European Maricult. Soc., *Spec publ.*, 8: 201-210.

---

LUMARE, F. y VILLANI, P.: 1970. Contributo a la conoscenza delle uova e dei primi stadi larvali di *Sparus aurata* (L.), *Pbbl. Staz. Zool. Napoli*, 38: 364-369.

---

LUMARE, F. y VILLANI, P.: 1973a. Artificial fertilization and larval rearing in *Sparus aurata* L. (Teleostea, Sparidae). *Acta Biol. Jugosl. (Ichthol.)*, 5: 87-97.

---

LUMARE, F. y VILLANI, P.: 1973b. Maturita sessuale indotta e fecondazione artificiale in *Sparus aurata* (L.). *Inv. Pesq.*, 37: 57-71.

---

MAY, R. C.: 1971. An annotated bibliography of attempts to rear the larvae of marine fishes in the laboratory. NOAA technical Report NMFS SSRF, 632. 24 pp.

---

MAY, R. C.: 1974. Larval mortality in marine fishes and the critical period concept. En: «Early life history of fish». J. H. S. BLAXTER Ed. Springer-Verlag, Berlin, pp: 3-19.

---

MEYERS, S. P.: 1979. Formulation of water-stable diets for larval fishes. En: «Finfish nutrition and finfeed technology, vol. II», J. E. HALVER y K. TIEWS (eds.), Berlin, pp: 13-20.

---

NASH, C. E.: 1977. The breeding and cultivation of marine fish species for mariculture. *Actes Colloq.*, CNEOX., 4: 1-11.

---

---

NASH, C. E. y KONINGSBERGER, R. M.: 1981. Artificial propagation. En: «Aquaculture of grey mullets, IBP 26». O. H. OREN (ed.), Cambridge University Press, Cambridge, pp: 265-312.

---

OADI, M.; IKEGAMI, T.; ORTEGA, A.; ALCARAZ, A.; ARNAL, J. I.; SANTAELLA, E.; SANDINO, S. y PEÑALVER, L.: 1978. Experiencias sobre cultivos de larvas de *Palaemon serratus*, *Penaeus kerathurus* y *Sparus aurata*, realizadas en el Laboratorio del Mar Menor del Instituto Español de Oceanografía. *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 4 (239): 3-54.

---

OHNO, A.: 1983. Red seabream (*Pagrus major*). En: «Modern methods of aquaculture in Japan». Developments in aquaculture and fisheries science, vol. 11. T. KAFUKU y H. IKENOWE, Kodansha LTD. Tokio y Elsevier Scientific Publishing Co., Amsterdam-Oxford-New York, pp: 107-117.

---

PASCUAL, E. y ARIAS, A. M.: 1982. Diseño, construcción y funcionamiento de una planta piloto para la producción de alevines de dorada. *Inf. Tecn. Inst. Inv. Pesq.*, 91-92, 52 pp.

---

PERSON-LE RUYET, J. y VERILLAUD, P.: 1980. Techniques d'élevage intensive de la daurade dorée (*Sparus aurata* L.) de la naissance a lage de deux mois. *Aquaculture*, 20: 351-370.

---

PERSON-LE RUYET, J.; L'ELCHAT, D. y NEDELEC, G.: 1981. Research on rearing turbot (*Scophthalmus maximus*): results and perspectives, *J. World Maricul. Soc.*, 12 (2): 143-152.

---

RAMOS, J.: 1978. Experiencias de cultivo de dorada (*Sparus aurata* L.) en tanques, *Inv. Pesq.*, 55: 1-20.

---

RILEY, J. D.: 1966. Marine fish culture in Britain. VII. Plaice (*Pleuronectes platessa* L.) post-larval feeding on *Artemia salina* L. nauplii and the effect of varying feeding levels. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 30: 204-221.

---

RUSSELL, F. S.: 1976. The eggs and planktonic stages of British marine fishes. Acad. Press, London-New York-San Francisco, 524 pp.

---

---

RYLAND, J. S.: 1966. Observations on the development of the plaice, *Pleuronectes platessa* L., in aquaria. *J. Cons. perm. int. Explor. Mer*, 30: 177-195.

---

RYLAND, J. S. y NICHOLS, J. H.: 1967. Effect of temperature on the efficiency of growth of plaice prolarvae. *Nature*, 214: 529-530.

---

SCHAUER, P. S.; JOHNS, D. M.; OLNEY, C. E. y SIMPSON, K. L.: 1980. International Study on *Artemia*. IX. Lipid level, energy content and fatty acid composition of the cyst and newly hatched nauplii from five geographical strain of *Artemia*. En: «The brine shrimp *Artemia*. Vol. 3, Ecology, culturing, use in aquaculture», G. PERSOONE, P. SORGELOOS, O. ROELS y E. JASPERS (Eds.), Universa Press, Wetteren, Belgium, pp: 265-373.

---

SCOTT, A. P. y BAYNES, S. M.: 1979. The effect of unicellular algae on survival and growth of turbot larvae (*Scophthalmus maximus* L.). En: «Finfish nutrition and fishfeed technology, vol II», J. E. ALVER y K. TIEWS (eds.), Berlin, pp: 449-455.

---

SCOTT, A. P. y MIDDLETON, C.: 1979. Unicellular algae as a food for turbot (*Scophthalmus maximus* L.) larvae. The importance of dietary long-chain polyunsaturated fatty acid. *Aquaculture*, 18: 227-240.

---

SHELBOURNE, J. E.: 1976. Marine fish cultivation: pioneering studies on the culture of the larvae of the plaice (*Pleuronectes platessa* L.) and the sole (*Solea solea* L.). *Fish. Invest.* London, ser. II, 27, 29 pp.

---

SIME: 1984. Elevage larvaire du loup *Dicentrarchus labrax* réalisé a Isola Longa (Marsala) en 1982. En: «L'aquaculture du bar et des speriés». G. BARNABÉ y R. BILLARD (eds.), INRA Publ., Paris, pp: 297-303.

---

SNELL, T. W. y CARRILLO, K.: 1984. Body size variation among strains of the rotifer *Brachionus plicatilis*. *Aquaculture*, 37: 359-367.

---

SPECTOROVA, L. V. y DOROSHEV, S. I.: 1976. Experiments on the artificial rearing of the black sea turbot (*Scophthalmus maeoticus*). *Aquaculture*, 9: 275-286.

---

---

STEPIEN, W. P. JR.: 1976. Feeding of laboratory-reared larvae of sea bream *Archosargus rhomboidalis* (Sparidae). *Mar. Biol.*, 38: 1-16.

---

TANDLER, A. y HELPS, S.: 1985. The effects of photoperiod and water exchange rate on growth and survival of gilthead sea bream (*Sparus aurata*; Linnaeus; Sparidae) from hatching to metamorphosis in mass rearing systems. *Aquaculture*, 48: 71-82.

---

TANDLER, A. y MASON, C.: 1983. Light and food density effects on growth and survival of larval gilthead seabream (*Sparus aurata*, L., Sparidae). *World Mariculture Society, Spec. Publ., ser. 3*: 237-248.

---

TANDLER, A. y MASON, C.: 1984. The use of <sup>14</sup>C labelled rotifers (*Brachionus plicatilis*) in the larvae of the gilthead seabream (*Sparus aurata*): measurements of the effect of rotifer concentration, the lighting regime and seabream larval age on their rate of rotifer ingestion. En «Research on aquaculture», European Mariculture Society. *Special Publ. 8*: 241-259.

---

TANDLER, A. y SHERMAN, R.: 1981. Food organism concentration, environmental temperature and survival of the gilthead bream (*Sparus aurata*) larvae. European Mariculture Society, *Special Publ.*, 6: 237-248.

---

THEILACKER, G. H. y KIMBALL, A. S.: 1984. Comparative quality of rotifers and copepods as foods for larval fishes. *Calcofi Rep.*, 25: 80-86.

---

THEILACKER, G. H. y MCMASTER, M. F.: 1971. Mass culture of the rotifer *Brachionus plicatilis* and its evaluation as a food for larval anchovies. *Mar. Biol.*, 10: 183-188.

---

VANHAECKE, P. y SORGELOOS, P.: 1983. International study on *Artemia*. XIX. Hatching data for ten commercial sources of brine shrimp cysts and re-evaluation of the «hatching efficiency». concept. *Aquaculture*, 30: 43-52.

---

VAN LIMBORGH, C. L.: 1979. Industrial production of ready use feeds for mass rearing of fish larvae. En: «Finfish

nutrition and fishfeed technology, vol. II» J. E. HALVER y K. TIEWS (eds.), Berlin, pp: 3-11.

---

WARE, D. M.; DE MENDIOLA, B. R. y NEWHOUSE, D. S.: 1981. Behavior of first-feeding peruvian anchoveta larvae, *Engraulis ringens* J. Rapp. P-v. Réun. Cons. int. Explor. Mer. 178: 467-474.

---

WATANABE, T.; KITAJIMA, C. y FUJITA, S.: 1983. Nutritional value of live organisms used in Japan for mass propagation of fish: a review. *Aquaculture*, 34: 115-143.

---

WEBB, P. W.: 1978. Hydrodynamics: nonscombroid fish. En «Fish physiology. Vol VII. Locomotion». W. S. HOAR y D. J. RANDALL (eds.), Academic Press, New York-San Francisco-London, pp: 189-237.

---

YÚFERA, M.: 1982. Morphometric characterization of a small-sized strain of *Brachionus plicatilis* in culture. *Aquaculture*, 27: 55-71.

---

YÚFERA, M. y PASCUAL, E.: 1984. La producción de organismos zooplanctónicos para la alimentación larvaria en acuicultura marina. *Inf. Técn. Inst. Inv. Pesq.*, 119, 27 pp.

---