

Angeles Alvariño

**Resumen**

Las variaciones que se presentan en la abundancia de las diversas fases del ciclo vital de los peces constituyen factores de importancia en las investigaciones pesqueras. Dichas fluctuaciones no dependen en la mayoría de los casos del tamaño de la población adulta reproductora, ni de la magnitud de la puesta. La fase más crítica en la vida de los peces coincide con las primeras etapas de su ciclo vital, huevos, larvas y juveniles. Durante este período de la vida del pez intervienen varios agentes que diezman las poblaciones, y así sólo una cierta porción de la población original procedente de la puesta, llega a integrarse a los cardúmenes de adultos.

Se discuten los procesos bióticos y abióticos que afectan al ictioplancton y su repercusión en la magnitud del reclutamiento. Depredación es uno de los factores más importantes determinantes de las nuevas generaciones de reclutas que se integran a la población pesquera.

Quetognatos, Sifonóforos, Condróforos, Medusas y Ctenóforos, y otros zooplanctones se alimentan de huevos y larvas de peces y de otros animales de interés comercial. Los estudios e investigaciones basados en aquellos animales tienen un doble valor, ya que todas las especies pertenecientes a esos grupos zoológicos son carnívoros y además pueden utilizarse como indicadores planctónicos, que proporcionan información detallada sobre los cambios que se producen en el océano, y que así mismo afectan a las pesquerías.

Se presentan tablas con observaciones sobre el alimento de varias especies correspondientes a los grupos planctónicos mencionados. Se discuten los datos informativos sobre la distribución y abundancia de especies depredado-

ras en el plancton de la región de California, su capacidad alimenticia y correlaciones con el ictioplancton de dicha región.

## Introducción

La información sobre depredación que presento ha sido recopilada para demostrar la importancia que tiene el estudio de los organismos depredadores que integran el reino del plancton, su identificación, distribución y abundancia en relación con la distribución y abundancia de las larvas de diversas especies de peces.

Los peces marinos están dotados de una elevada fecundidad, pero los huevos y larvas resultantes de la puesta están expuestos a una mortalidad en masa, con lo cual las poblaciones logran mantener teóricamente, un cierto equilibrio demográfico en el océano.

El índice de mortalidad es muy elevado en los primeros meses de la vida del pez (Gulland, 1965; Lasker, 1965, 1975; May, 1974) llegando frecuentemente a mucho más que el 99%, y por lo tanto el estudio y determinación de los factores que influyen en la mortalidad de las larvas son de suma importancia para resolver los problemas básicos de la dinámica de las poblaciones pesqueras.

La determinación de la abundancia de los huevos y larvas de peces se iniciaron después de que Hensen (1887) diseñó un método para determinar la población adulta, basándose en el número de huevos colectados en el mar, juntamente con el grado de fecundidad de las hembras. Según Hensen, el número de huevos variaría en proporción al número de individuos en la población adulta reproductora. Ahistrom (1966) basaba estas determinaciones en el número de larvas también colectadas. Pero en ambos casos se observó que la supervivencia de huevos, larvas y jóvenes era diferente en los distintos años, de tal modo que una población muy numerosa podía dar lugar a una escasez de reclutas y viceversa.

Varios agentes físicos, químicos y biológicos (acción mecánica del viento, luz, corrientes, temperatura, salinidad, oxígeno, otras sustancias químicas y contaminantes enfermedades, alimento, depredadores y parásitos) intervienen en los procesos que se producen en el mar dando lugar a la destrucción de huevos y larvas de peces. El embate de las olas destruye un buen número de huevos y larvas de peces (Rollesfsen, 1930, 1932; Devold, 1935; Zeitsev, 1968; Hempel y Weikert, 1972). La luz no es beneficiosa en cierto grado, ya que los rayos ultravioleta afectan de algún modo a los huevos y larvas de los peces (Marinero y Bernard, 1966; Hempel y Weikert, 1972; Pommeranz, 1974). Las corrientes pueden desplazar las larvas a zonas de condiciones no propicias para su desarrollo. Los cambios de temperatura aceleran o retardan los procesos metabólicos que pueden llegar hasta niveles peligrosos para la vida del pez. La salinidad afecta a los procesos osmóticos, y la falta de oxígeno y presencia de contaminantes son factores letales para la vida de las larvas.

La pérdida de larvas por escasez de alimento es relativamente elevada, ya que los requisitos nutritivos varían en calidad y cantidad desde la fase

en que se reabsorbe el saco vitelino. Hay muchos trabajos que tratan de la alimentación de las larvas de peces, y se ha llegado a la conclusión que nunca o sólo en muy raras circunstancias, el alimento puede escasear de tal modo que puede ocasionar la mortalidad en masa de las larvas de peces (Murphy, 1961). Sin embargo, la mortalidad producida por depredación no ha sido todavía determinada, ni analizada, aun cuando los biólogos más notables consideran que los organismos depredadores realizan un elevado consumo de larvas de peces, que está en relación con la abundancia y características de las especies de régimen carnívoro que aparecen en el plancton.

Los trabajos que se ocupan de los factores bióticos y abióticos que afectan a la vida de las larvas y huevos de peces, analizan uno u otros de esos factores independientemente, en relación con la abundancia de la nueva generación. El estudio detenido de estas investigaciones revela que ninguno de los factores, individualmente considerados, controla la población larval, sino que la respuesta definitiva al problema de la mortalidad de las larvas reside en el análisis de la intrincada interacción de todos los factores que influyen en el futuro de la nueva generación piscícola. De todos los factores, falta de alimento y depredación, son indiscutiblemente los que influyen en más alto grado en la supervivencia de la nueva generación. La falta de alimento no puede determinarse, ni se observa palpablemente en los estudios in situ. Sin embargo, depredación es un proceso real que se observa millones de veces, ya que está simplemente a la vista de los planctólogos que analizan sus colecciones de plancton. No obstante, el factor falta de alimento ha sido estudiado, discutido y aceptado, mientras que depredación, un hecho real que observamos continuamente en el plancton (larvas de peces en varias fases de digestión dentro del tubo digestivo de los Quetognatos, gastrozoides de los Sifonoforos, estómago de Medusas, etc.) ha sido olvidado y descartado por los biólogos pesqueros.

Los datos que se obtengan con el estudio de los procesos de depredación en larvas de peces, sus características y magnitud, serán de gran valor para la investigación pesquera, y así comprender mejor y obtener información con suficiente aproximación, del reclutamiento anual en las pesquerías de importancia comercial.

Mi experiencia personal en el estudio del plancton y el análisis crítico de la literatura relacionada con la mortalidad de las larvas de peces, demuestra sin lugar a refutación, que la depredación que ejercen los organismos carnívoros del plancton en las larvas de peces es probablemente el agente más importante en la mortalidad de las mismas. Por lo tanto, he tratado de enfocar mi investigación sobre este derrotero, y al fin he conseguido que fuese aceptado un proyecto de estudios de depredación en el reino del plancton, para que los resultados obtenidos se apliquen directamente a los estudios pesqueros.

Quetognatos, Sifonóforos, Condróforos, Medusas, Ctenóforos y otros zooplanctontes carnívoros consumen grandes cantidades de las delicadas larvas de peces, al mismo tiempo que compiten con ellas y los peces planctófagos en la captura del alimento. Varios autores también consideran definitivamente

que la depredación es el factor que causa una mayor mortalidad de larvas de peces (Lebour, 1922, 1923, 1925; Bigelow, 1926; Murphy, 1961, Hempel, 1965; Fraser, 1969; Deknik et al, 1970, y muchos otros autores).

En la región de California el accidente oceanográfico más importante es la Corriente de California, cuya acción hace variar la temperatura de las aguas y el complejo faunístico de esa región, tanto en la calidad como en la cantidad de especies. Esta región oceánica presentó de 1944 a 1956 temperaturas más bajas que las normales, de 1957 hasta 1960 las temperaturas aparecían más elevadas, desde 1960 hasta 1964 las temperaturas fueron bajas en general, aunque no tanto como en la primera parte de la década de los cincuenta, y de 1965 hasta la fecha las temperaturas pueden considerarse elevadas o normales, pero no tan altas como en la segunda década de los 1950. Murphy (1961) indica que los años cálidos tienden a coincidir con una generación próspera de sardinias, y los años fríos con una generación pobre. Durante los años de temperaturas bajas, los organismos depredadores estaban constituidos por especies grandes, de elevada capacidad depredadora, y sus poblaciones eran muy abundantes, mientras que en los años con temperaturas altas, las especies eran de menor tamaño y sus poblaciones no eran muy abundantes. También hay que indicar aquí, que las temperaturas bajas contribuye a la prolongación de la fase larval y por lo tanto el período crítico de la vida de la larva se alarga, estando así expuesta durante más tiempo a las injurias ambientales y bióticas. De modo que en el caso descrito para la región de California, durante los años fríos, la depredación sería más activa, de mayor magnitud, y más intensa debido respectivamente a las características del plancton y a la extensión del período larval.

Los estudios de Stevenson (1962) sobre la distribución y supervivencia de las larvas de arenque (**Clupea pallasii** Valenciennes) en aguas de la Columbia Británica, Canadá, indica que los Ctenóforos, Medusas y Quetognatos, devoraban grandes cantidades de larvas:

Harding y Talbot (1973) en sus estudios sobre **Pleuronectes platessa** L. (platija) de la zona meridional del Mar del Norte, señalan que aunque la mortalidad causada por los organismos depredadores no ha sido determinada, se considera que es elevada y proporcional a la abundancia que presentaban los mencionados zoplanctones carnívoros.

Alí Khan y Hempel (1974) estudiaron la abundancia de larvas de peces en el Golfo de Adén en relación con el volumen de zoplancton y encontraron que ambos parámetros variaban en razón inversa. Tengo que indicar aquí que un volumen de plancton es simplemente una magnitud sin ningún valor biológico, ya que no indica los organismos que integran ese volumen de plancton.

En resumen, un volumen de plancton es un número sin significado alguno, y hay que dejar de utilizarlo. En el plancton están representados, al menos en alguna fase de su vida, todos los grupos de invertebrados oceánicos, y los vertebrados están representados por los peces en sus formas larvales y huevos. Hay por lo tanto que conocer para cada muestra de plancton, la cantidad correspondiente a cada una de las especies que la integran.

Las investigaciones de Russell (1925) se ocuparon de la distribución de

las larvas de peces en relación con otros organismos del plancton en la zona de las Islas Británicas, y Russell (1933) discute la distribución de los Quetognatos, Sifonóforos, Ctenóforos y Medusas en las colecciones obtenidas en 1930, y en 1935a, se ocupa de la abundancia de las larvas de peces en las mismas colecciones. En estos datos (Russell, 1933, 1935a) se observa, que grandes concentraciones de larvas de peces coincidían con una abundancia de planctontes herbívoros, principalmente Copépodos que servían de alimento a las larvas de los peces, y poblaciones escasas de larvas de peces se presentaban juntamente con una abundancia de Medusas, Sifonóforos y Ctenóforos.

Lucas y Henderson (1937) observaron que cuando abundaban las medusas en la región de Escocia, no se obtenían buenas capturas de arenque. Bigelow (1926) explica que las fluctuaciones en la producción pesquera del Golfo del Maine y zonas adyacentes dependía de la abundancia de los organismos depredadores en el plancton, Quetógnatos, Medusas, Ctenóforos y Antípodos, y así dice Bigelow, "IF PLANKTON STUDIES NEED ANY DEFENSE FOR THE STANDPOINT OF FISHERIES WE NEED LOOK NO FURTHER".

Hardy (1956) considera muy sugestivo el estudio de las variaciones que se presentan en el plancton y añade "NO-ONE CAN DOUBT THAT HERE LIE IMPORTANT KEYS TO A BETTER UNDERSTANDING OF SUCCESS OR FAILURE OF FISHERIES". De forma similar se manifiestan Glover, Cooper, Forsyth (1961). Hardy (1956) continúa explicando que la información sobre variaciones en el plancton proporciona "ALL-IMPORANT BACKGROUND TO THE FISHERIES, AND AT THE SAME TIME INDICATES THE MAJOR CHANGES IN THE MOVEMENT AND CONDITIONS OF THE SEA".

Hay por lo tanto, que analizar y estudiar con detalle las múltiples facetas de la investigación relacionada con las poblaciones pesqueras, esto es, el estudio de los factores bióticos y abióticos arriba mencionados, en relación con las poblaciones de larvas y juveniles, los peces en la fase de reclutamiento en las pesquerías y la población adulta correspondiente. Entonces se conseguirá conocer y tratar de determinar los efectos que tales cambios ambientales producen en la pesquería, y se podrá predecir con gran aproximación la magnitud de la población pesquera.

A continuación inserto algunos datos sobre la abundancia y alimentación de los organismos depredadores, Quetógnatos, Calentéreos (Medusas, Condróforos, Sifonóforos), Ctenóforos y otros carnívoros que integran el reino del plancton.

### **Quetognatos**

Russell (1939) estudió las especies indicadoras en el plancton de la región de las Islas Británicas, en particular los Quetógnatos, en relación con la pesca, y así considero que varias especies del zooplancton servían en determinadas regiones, para identificar las características de las aguas, proporcionando información valiosa que se podía aplicar a los estudios pesqueros. De esta forma las especies indicadoras nos informan sobre los diversos facto-

res bióticos y abióticos que pueden afectar al potencial de supervivencia de los pececillos recién nacidos, así como las variaciones que pueden presentarse en las rutas migratorias seguidas por las poblaciones pesqueras, ya sea locales o de gran alcance en el ámbito oceánico.

Un sencillo ejemplo de esto lo constituyen los estudios de Russell sobre la influencia de las aguas identificadas por **Sagitta setosa** y **S. elegans** en la región de las Islas Británicas, en relación con la riqueza pesquera y las condiciones oceanográficas.

La copiosa información que hay publicada sobre el tema de los indicadores planctónicos muestra con toda evidencia que las múltiples correlaciones que existen entre las condiciones de las pesquerías y las características del ambiente oceánico no pueden explicarse sin tener un conocimiento detallado y básico del plancton. Depredación es otro aspecto interesante relacionado con los Quetognatos, ya que estos animales se alimentan activamente de larvas de peces y de otros animales de importancia comercial, devorando además otros zooplanctontes que sirven de alimento tanto a aquellos organismos como a los peces adultos.

En la literatura publicada aparecen muchos datos sobre la alimentación de los Quetognatos, señalando que estos animales consumen peces y otros zooplanctontes, Copépodos, otros Crustáceos, Medusas, Sifonóforos, Salpas, otros Quetognatos, etc., (Oye 1918, Graham et al 1954; Suárez-Caabro, 1955, Hardy, 1956; Alvariño, 1962, 1965, 1974; Della Croce, 1963; Johnson y Snook, 1963; Nair y Rao, 1973; Jumao-as y Westernhagen, 1975) y otros).

Stone (1969) determinó el alimento en el tubo digestivo de los Quetognatos procedentes de la región de la Corriente de las Agujas, y no aparecían larvas de peces, lo cual es extraño ya que en esa región hay poblaciones abundantes de Clupeidos y Merluccidos.

Thomson (1947) al estudiar la población de Quetognatos del SE de Australia indica que se alimentan de larvas de peces, devorando además Copépodos y otros Quetognatos, y así discute el papel que desempeñan en el ciclo alimenticio de las comunidades pelágicas, en donde actúan como depredadores, competidores en la captura de la presa, y a su vez víctimas, de modo que los Quetognatos asumen estas tres categorías en relación con los peces pelágicos.

Bigelow (1926) considero que los Quetognatos consumían más Copépodos que los peces, y Lebour (1923) indicaba que en una comunidad pelágica los Copépodos comprenden un 60% al 80% del plancton, y son devorados ávidamente por los planctontes carnívoros entre los que se encuentran los Quetognatos. Wickstead (1959) considera que los Quetognatos son el componente carnívoro más importante del plancton, basándose en el gran número de ejemplares que aparecen en las colecciones con el tubo digestivo lleno de larvas de arenque, y así se explica que deben afectar seriamente a esta pesquería.

Al analizar las colecciones de plancton se observa que los Copépodos aparecen con mayor frecuencia llenando el tubo digestivo de los Quetognatos, lo cual puede ocurrir por varias causas. Así los Quetognatos necesitan, por

ejemplo, capturar más Copepodos que larvas de peces, para saciar sus requisitos nutritivos, ya que el exoesqueleto de los Copépodos no es digestible y además permanece más tiempo en el intestino de los Quetognatos antes de ser expulsado al exterior. Además, los Copépodos son generalmente los organismos más abundantes en el plancton y así siempre están a disposición de los depredadores. Lee (1974) explica que como las proteínas no se pueden almacenar y los lípidos neutrales aparecen a niveles bajos en el plancton, los Quetognatos y Ctenóforos, así como también los Sifonóforos, Medusas y Condróforos no pueden almacenar reservas alimenticias y parecen de inanición en unas 48 horas aproximadamente, al menos en lo que respecta a las especies de los dos primeros grupos mencionados. La gran apetencia por proteínas que tienen estos organismos trae como resultado que ostentan una gran actividad depredadora elevada al máximo grado. Así que es obvio que dichos organismos obtendrán la mayor eficiencia alimenticia devorando larvas de peces, de contenido proteínico más alto y con un mínimo de residuo no digerible.

He observado que en el intestino de los Quetognatos aparecen con más frecuencia larvas de peces en una fase de desarrollo avanzada que larvas en la fase del saco vitelino. Esto puede ser debido a que las larvas en la fase de saco vitelino son digeribles con mayor rapidez, o que los Quetognatos detectan con mayor eficacia las vibraciones producidas al nadar por las larvas más desarrolladas que las recién nacidas. Es posible que ambos factores sean válidos, es decir, digestión rápida y mayor eficacia en la captura de larvas más desarrolladas, aunque éstas tengan un potencial natatorio mayor.

Mironov (1960) ha tratado de determinar la ración diaria que precisan los Quetognatos y considera que cuanto más largo es el período de digestión mayor es el número de individuos que aparecen con el intestino lleno de alimento, y recíprocamente, cuando la digestión ocupa un corto período, aparecen más individuos con el tubo digestivo vacío. Sin embargo, además de los factores que intervienen en el proceso alimenticio, captura del alimento, digestión, excreción, abundancia de alimento; el tiempo que dura la digestión varía en función de la temperatura. En mis estudios he observado un porcentaje mucho más reducido de ejemplares con el estómago vacío en las colecciones procedentes de zonas cálidas que de regiones frías, lo cual puede considerarse como una evidencia de la rapidez de la digestión.

Varios investigadores han estudiado la alimentación de los Quetognatos en el laboratorio, Lebour (1922, 1923), Parry (1944), Mironov (1960), Reeve (1964), Kotori (1969), Reeve et al (1970), Newburry (1972), Reeve y Walter (1972), Nagasawa y Marumo (1972), Takana (1971), Alvariño (datos inéditos). En la región de California he encontrado hasta más del 60% de los Quetognatos con el intestino lleno de larvas de peces en proceso de digestión.

Al analizar los datos que presentan varios biólogos, se observa una estrecha relación inversa entre la abundancia de Quetognatos y larvas de peces. Así Corbin (1947) estudios sobre la abundancia en la región de las Islas Británicas de larvas de **Scomber scombrus** (caballa) y **Sardina pilchardus**

(sardina) en relación con las especies de Quetognatos, **Sagitta setosa**, **S. tasmanica**, **S. Iyra** y el Sifonóforo **Muggiaea atlantica**, indican que la presencia de las larvas de estos peces coincidían con escasez de Quetognatos y Sifonóforos, y elevadas concentraciones de éstos con pocas larvas de aquellos peces.

Furnestin (1960) presenta la distribución cuantitativa de los Quetognatos **S. setosa**, **S. enflata**, **S. serratodentata**, **S. bipunctata** en relación con la distribución de larvas de **Engraulis encrasicolus** (anchoa) y señala que elevadas concentraciones de aquellas coincidía con escasez de larvas de anchoa y viceversa. Similarmente se observa en los trabajos de Bal y Pradham (1952) para la región de Bombay, Williamson (1961) para las pesquerías escocesas, Southward (1962) para la región de Eddystone, Rao (1962) para la bahía Corniga en India, Tsurata (1963) para el Mar de Bering, las islas Marshall, Phoenix Gilbert y el Atoll Bikini; Lakkis (1971) para la región Libanesa del Mediterráneo, Bainbridge y Forsythe (1972) para el noroeste del Mar del Norte, Ali Khan y Hempel (1974) para el Golfo de Aden, Boltovskoy y Mostajo (1974) en Argentina, Sameoto (1975) para la Bahía de Santa Margarita en Nueva Escocia (Canadá). Más datos inéditos sobre la abundancia en tiempo y espacio de varias especies de Quetognatos y larvas de peces en la región de California (estudio de muestras mensuales sobre toda la región y durante varios años) indican que una abundancia elevada en las poblaciones de Quetognatos coincide con escasez de larvas de peces y viceversa.

Hay que considerar aquí los cálculos de Sameoto (1972) al estudiar la población de **Sagitta elegans** en la Bahía de Santa Margarita de Nueva Escocia, en donde los Copépodos constituyen el alimento principal. Sin embargo la máxima concentración de biomasa de **S. elegans** ocurre en aquella región en el invierno y comienzos de la primavera, precisamente cuando la producción de Copépodos alcanza el mínimo. Sameoto (1972) calculó la energía respiratoria de esa población de **S. elegans** durante dicho período, y así mismo los Kilo-calorías consumidas, observando que la producción de Copépodos es insuficiente para mantener el metabolismo de la población de **S. elegans**, y por lo tanto este Quetognato debe de alimentarse además de otros organismos del plancton que no se encontraron en el contenido estomacal de los ejemplares de **S. elegans** analizados. Podría tratarse de larvas de peces, que suministrarían un buen aporte de energía, y que por ser digeridas rápidamente no queda mucha oportunidad de que sean observadas en el contenido estomacal de los Quetognatos.

Quiero hacer resaltar aquí, que los cálculos realizados por algunos biólogos pesqueros en cuanto al efecto que podría causar esta depredación en las poblaciones de peces, no están basados en situaciones reales, ya que no coordinan la presencia de Quetognatos con larvas de peces en tiempo y espacio, ni tampoco consideran la capacidad depredadora de varias especies, su abundancia y distribución. En esos cálculos se olvidan que existen además otros depredadores, así como las condiciones físico-químicas del ambiente oceánico que influyen en el índice de la depredación, en la comunidad pelágica.

## Calentereos

Bigelow (1926) consideraba que los Calentereos incluyen los animales más voraces del plancton oceánico. Duvault (1965) indica que se alimentan exclusivamente de animales vivos, pequeños invertebrados y larvas de peces. Todos los Calentereos son carnívoros, y se puede observar su acción depredadora en las poblaciones de peces.

Bal y Pradham (1952) estudiaron el zooplancton de la región de Bombay desde 1944 hasta 1947 y observaron que una gran abundancia de Sifonóforos, Medusas y Ctenóforos coincidía con una cantidad mínima de larvas de peces en aquellas regiones y viceversa.

Los Calentereos (Condróforos, Sifonóforos y Medusas) poseen un sistema especial que produce un veneno que inyectan a sus víctimas, ocasionando en ellas un letargo, parálisis y muerte. La captura del alimento en los Calentereos y en varios Ctenóforos está relacionado íntimamente con esta producción e inoculación de veneno.

El Orden Condrófora incluye animales que habitan la superficie oceánica. Se trata de organismos extremadamente voraces, alimentándose de huevos y larvas de peces y formas larvarias y adultos de otros zooplanctones.

La información publicada sobre el alimento de los Condróforos incluye solamente los géneros **Porpita** y **Velella**.

**Porpita** percibe las vibraciones que producen los animales al desplazarse en el océano (Horridge, 1966; Mackie, 1959), y así tienen una gran habilidad para capturar el alimento, que incluye Copépodos grandes, que también son carnívoros, y que llegan a constituir hasta un 90% de la dieta (Bieri, 1970) junto con larvas de peces, Crustáceos y Moluscos, Medusas, Nematodos etc.

**Vetella** navega a vela surcando los océanos al azar de los vientos, y no puede por lo tanto dirigirse por su propio impulso en cualquier otra dirección, y así se alimenta de los organismos que habitan los estratos más superficiales del océano, a los que captura en las rutas que sigue marcadas por el viento. Huxley (1858), Lebour (1947), Totton (1954), Bieri (1970) encontraron restos de Copépodos y de larvas de peces en el estómago de estos animales. Bieri (1961) analizó el alimento de **Velella lata** en la fase postlarval, procedente de la región de San Diego, California, y encontró que los gastrozoides estaban llenos de huevos de peces, principalmente de **Trachurus symmetricus**, huevos de Eufáusidos y larvas de otros peces, así como varios Copépodos, Eufáusidos y otros invertebrados y sus larvas e incluso también aparecían diatomeas. Los ejemplares de **Velella** que, estudié, procedentes de la Corriente de Perú, contenían grandes cantidades de huevos y larvas de **Engraulis ringens** (anchoa peruana).

La anatomía de los Sifonóforos está perfectamente diseñada para pescar activamente y desplazarse rápida y furtivamente en el agua. Los Sifonóforos son transparentes en su mayor parte, y extienden sus redes de tentáculos que llegan a alcanzar varios metros.

El Sifonóforo **Epibulia ritteriana** flota en la superficie de las aguas, sus tentáculos alcanzan muchos centímetros de longitud, y se alimentan de orga-

nismos del epiplancton, larvas de Clupeidos, Engraulidos y de otros peces (Alvariño, 1972). He observado *E. ritteriana* con los gastrozoides llenos de restos de larvas de *Sardinops*, *caerulea*, *Engraulis mordax*, *Cololabis saira* y órganos luminosos de *Myctophidos*.

*Physalia physalis* (vulgarmente llamada carabela) es una trampa mortífera para los peces, alimentándose de Trachuridae, Exocoetidae y otros) dejando a los peces inmobilizados con el veneno que les inocula y así son capturados fácilmente para ser digeridos en los gastrozoides.

Los Sifonóforos Physonectae varían de profundidad en océano rápidamente mediante la acción del pneumatóforo y las pulsaciones de los nectóforos acoplados en el nectosoma, que en rítmicas contracciones propulsan al animal velozmente al recibir una excitación. De esta forma capturan pececillos y crustáceos.

De las 150 especies de Sifonóforos reconocidos, solamente se ha observado el alimento en nueve especies, de modo que aquí hay todavía un amplio campo de estudio para los biólogos interesados en estas investigaciones.

### **Medusas**

Las Medusas, parientes próximos de los Sifonóforos, adoptan formas variadas y caprichosas con multitud de gamas de colores. El estudio de estos animales es interesante para el conocimiento de la fauna, ecología, indicadores de condiciones oceánicas y depredación, así como en los modernos estudios farmacológicos en relación con las investigaciones médicas.

Todas las medusas son carnívoras devorando larvas de peces y de otros animales de importancia comercial (Crustáceos, Moluscos) y también Anelidos, Quetognatos, Sifonóforos, otras Medusas, Ctenóforos, Apendicularis, Dinoflagelados, etc. Al igual que los demás Calentereos y muchos Ctenóforos, las Medusas producen un veneno con el cual atacan a las víctimas, dejándolas inmóviles y dispuestas para ser devoradas con mayor facilidad. Varios autores indican la importancia que tiene el estudio de la distribución de estos animales que destruyen huevos y larvas de peces, causando así grandes daños a las pesquerías (Mayor, 1917, 1919; Joubin, 1924). Russell (1970) explica que en vista del tamaño y abundancia que alcanzan las Schyphomedusas, estos organismos han de desempeñar un papel importante en la economía del mar, como depredadores y en la competición con los peces en la captura de alimento.

Desde hace muchos años se sabe que las medusas son enemigos peligrosos de los peces a los que atrapan, envenenan y apresan con los tentáculos. Sin embargo las larvas y alevines de varias especies de peces (Gádidos, Trachuridos, Clupeidos etc.) se congregan bajo la umbrela de las grandes medusas, constituyendo así aparentemente una asociación biológica. Se ha considerado que las crías de algunos peces están protegidas bajo el hecho de las medusas de los ataques de otros animales que evitan aproximarse a la medusa. Algunos autores indican que los pececillos son posiblemente inmunes a las toximas de las medusas. Hay muchos trabajos sobre la posible asociación de larvas y peces jóvenes con las medusas. Algunos de los pececillos

que acompañan a las gigantescas Scyphomedusas nadan entre los tentáculos, y aunque algunos perecen bajo la acción de los dardos envenenados descargados por el huésped y son devorados por las medusa, otros prosiguen su vida, a expensas de aquellas víctimas, protegidos de otros depredadores. Se tienen datos de que peces asociados con esas medusas presentan a veces signos de envenenamiento, lo que hace pensar que, inicialmente, los pececillos buscan el cobijo y protección de la sombrilla protectora de la medusa, atraídos además por los suaves movimientos de los tentáculos. Algunos son alcanzados por el veneno del huésped, pierden actividad, quedando a merced de la Medusa y ser devorados finalmente, mientras que muchos otros sobreviven hasta alcanzar mayor tamaño y edad en que pueden evadir a sus agresores sin la ayuda externa. Aquí, el sacrificio de unos pocos constituye una ventaja para muchos. En esta asociación, la medusa, el individuo, encuentra alimento fácil en estas porciones de cardúmenes que la acompañan, y la especie de peces correspondiente, no el individuo, logra que muchos de sus individuos logren sobrevivir el período más delicado de su vida.

Estas asociaciones no constituyen el tema del presente trabajo, pero están relacionadas en cierto modo con depredación, y por eso incluyo este comentario general.

Mayer (1910) incluye unas 737 especies de Medusas en su Tratado General de las Medusas del Mundo, y Kramp (1961) menciona unas 800 especies. Las observaciones que hay publicadas sobre el alimento de las medusas abarca unas 51 especies, y 34 de ellas se han observado alimentándose de larvas de peces y peces jóvenes. Sin embargo se podía considerar que la mayor parte de las medusas han de incluir también peces en su dieta. Lebour (1922, 1923) realizó muchos experimentos en el laboratorio estudiando la alimentación de los organismos marinos, y así ha observado que las larvas de peces y alevines constituyen el alimento preferido de las medusas.

Bigelow (1926) indica que las Medusas y en particular **Aurelia aurita** son extremadamente abundantes en el Golfo del Maine y regiones adyacentes, y que han de causar grandes estragos en las crías de peces que se reproducen en estas regiones.

Candeias (1931) observó en junio de 1926 grandes cantidades de **Liriope tetraphylla** y una ausencia total de **Sardina pulchardus** en una región del Atlántico Ibérico donde normalmente estos peces son muy abundantes.

Russell (1931), Lucas y Henderson (1937) sugieren que la abundancia de **Gadus merlangus** en el Mar del Norte estaba en razón inversa con la abundancia de la medusa **Cyanea**. Lucas y Henderson (1937) observaron que la escasez de **Clupea harengus** en el Mar del Norte coincidía con abundancia de medusas y viceversa, y que en 1931 se presentó una extremada abundancia de medusas y del calamar **Ommatostrephes sagittatus**, coincidiendo con la desaparición de las ricas pesquerías de arenque frente a las costas de Shetland.

Russell (1938) se ocupa de las capturas mensuales de medusas durante 1930 a 1937 y la cantidad total de larvas de peces, exceptuando los Clupeidos. En 1931, 1932, 1934, 1935 aparecían pocas medusas y elevadas cantidades de

larvas de peces. Algo similar se observó en 1936 y 1937, aunque en un orden distinto de magnitud en cuanto a los peces, y en 1930 se encontraron grandes cantidades de medusas y pocas larvas de peces. Sin embargo, la falta de datos sobre Clupeidos dificulta esta comparación, ya que en uno u otro caso, las medusas podían devorar larvas de arenque y otros Clupeidos sin alterar el valor numérico correspondiente a las demás especies de peces.

Fraser intentó calcular en 1969, el efecto que pueden producir las Medusas en el reclutamiento de los peces marinos, y así, considerando un ejemplar de **Cyanea capillata** de unos 50 mm de diámetro, observó que capturaba 80 larvas de peces además de anfipodos, Eufáusidos, Copépodos, larvas de invertebrados, etc. en unas 6 horas y media. Otro ejemplar de **Cyanea capillata** de unos 45 cm de diámetro que pesaba 6 kg. (Fraser, 1969) requeriría 3570 gr de alimento, unos  $166 \times 10^4$  **Calanus**, que equivalen a unas 15.000 larvas de peces. La hidromedusa **Staurophora mertensi**, muy abundante en algunas regiones en donde aparecen ejemplares de 15 mm hasta 164 mm de diámetro, y Fraser (1969) observó que un ejemplar de 15 mm de diámetro capturaba en pocas horas 8 larvas de peces juntamente con otros organismos (Copépodos, Anfipodos etc.) y todo ello lo digería en unos 45 minutos.

Fraser (1969) indica que aunque **Aurelia aurita** no consumiese peces después de alcanzar 50 mm de diámetro, y solamente  $\frac{1}{4}$  del alimento ingerido incluyese larvas de peces, cada individuo de esta especie consumiría de 400 a 500 pececillos.

Neale y Bayly (1974) encontraron una relación inversa entre la abundancia de **Aurelia aurita** y **Australomedusa baylii** y la cantidad de larvas de peces en varios estuarios de Victoria (Australia).

Russell (1970) analiza el efecto de las medusas en las pesquerías de **Homarus vulgaris** y señala que los bogavantes escaseaban justamente cuatro años después de que se habían registrado medusas en grandes cantidades.

### **Ctenóforos**

Los Ctenóforos son también de gran importancia en la economía de las comunidades planctónicas. Lebour (1922, 1923, 1925) estudió el alimento de estos animales, observando que capturan todo lo que encuentran en el plancton, incluyendo larvas de peces, llegando a encontrar varias larvas de peces por estómago de Ctenóforo. Bigelow (1926) explica que son tan voraces que barren prácticamente del plancton la región que habitan dejándola limpia, así ningún zooplanctonte puede coexistir con ellos. Estos animales en sus movimientos peculiares en circunvoluciones rizando el rizo, exploran grandes volúmenes de agua, y así capturan enormes cantidades de organismos.

Hardy (1956) observó los bancos de pesca del arenque en Yorkshire, en donde a veces aparecen grandes acumulaciones de Ctenóforos, y comenta que en esas situaciones los Ctenóforos han de ocasionar grandes destrozos en las crías de arenque, y así las variaciones drásticas que se observan en estas pesquerías de un año para otro en aquellas regiones, deben estar íntimamente relacionadas con la abundancia de los Ctenóforos, ya que en los

años que los Ctenóforos aparecen en grandes concentraciones la generación de arenque resultaba muy reducida y viceversa.

Russell (1931) discute la importancia de los Crustáceos en la economía del mar, y además indica que la abundancia de depredadores planctónicos, en especial los Ctenóforos, deben producir una destrucción en las poblaciones de Copépodos, de manera que no queda suficiente alimento para las poblaciones de peces. Russell (1930 a, b y 1935 a) indicaba que en la primera quincena de mayo de 1930 se había presentado un máximo de larvas de peces (exceptuando los Clupeidos), pero en la segunda quincena la curva descendía dramáticamente, coincidiendo con una enorme concentración de Ctenóforos acompañados por el Sifonóforo **Stephanomia bijuga** y las medusas **Bougainvillia** y **Obelia**. Russel añade que en junio, julio y agosto del mismo año la cantidad de Ctenóforos, Medusas y Sifonóforos se mantuvo elevada y durante esos meses las larvas de peces aparecían a un nivel bajo, lo cual no es normal en aquellas regiones a la entrada del Canal de la Mancha. Russell (1935a) indica que en 1929 las capturas de larvas de peces fueron inferiores a las correspondientes a los años 1930 a 1934, y explica que en 1929 los Ctenóforos (**Beroe cucumis**, **Bolinopsis infundibulum**, **Pleurobrachia pileus**) aparecían extremadamente abundantes durante el periodo de reproducción de los peces, y así devorarían grandes cantidades de larvas de peces y otros organismos del plancton, actuando como depredadores y competidores por alimento.

Kinkaid (1915) considera que **Pleurobrachia** es un enemigo muy peligroso de las ostras de Washington, devorando las larvas de estos moluscos.

**Beroë** es de mayor tamaño que los demás Ctenóforos y Bigelow (1926) lo considera aún más voraz que las demás especies del grupo, aunque es siempre mucho menos abundante, y se alimenta principalmente de otras especies de Ctenóforos (**Pleurobrachia** y **Bolinopsis**) que son siempre muy abundantes. De modo que **Beroë** tiene a su cargo, en cierto modo la limitación de las poblaciones de su grupo (Chun, 1880; Lebour, 1922; Bigelow, 1926; Kamshilov 1960 a.b), y Mantenfel (1941) considera que toda esta regulación afecta así mismo a la supervivencia del arenque del Mar de Bering.

Otros organismos del zooplancton se alimentan también de larvas de peces y de otros invertebrados, resultando así ser también competidores y depredadores. Entre estos se encuentran los Copépodos, Eufáusidos, Anfípodos, otros Crustáceos, Cefalópodos.

Russell (1931) ha revisado los estudios realizados por varios biólogos sobre el alimento de los peces, y demuestra la importancia que tienen los Copépodos pelágicos durante alguna fase de su ciclo vital. Así los Copépodos constituyen el alimento básico de los peces pelágicos, sardinas, anchoas, arenques, jureles, que comprenden las poblaciones pesqueras más numerosas del mundo. Por lo tanto, resulta que los Copépodos son el eslabón principal entre la complicada trama alimenticia que abarca de las diatomeas hasta los animales carnívoros.

Aunque la mayor parte de los Copépodos son fitófagos, hay especies de régimen omnívoros carnívoro y (Esterly, 1916; Lebour, 1922, 1923; Wickstead, 1962).

Garstand (1900) realizó cultivos de **Blennius ocellaris** y se encontró con que las larvas de estos peces eran devoradas por Copépodos Harpacticidos, principalmente **Idya furcata**, que se introdujo accidentalmente en el sistema de los acuarios. Estos Copépodos eran de tal rapacidad que incluso atacaban a **Gobius minutus** de 25 mm de longitud, al igual que devoraban las larvas de **Blennius**, tanto las vivas como las muertas o moribundas.

Lebour (1922) explica que los Copépodos omnívoros **Temora longicornis**, **Centropages typicus**, **Calanus finmarchicus**, **Labidocera wollastoni** adoptan una dieta mixta que incluye diatomeas y otros copépodos, y el Copépodo tan común en todas partes, **Anomalocera patersoni** se alimenta de larvas de peces y de otros Copépodos (Lebour, 1922, 1923). Las hembras de **Cardacia aethiopica** se alimentan de larvas de Myctophidos (Wickstead, 1965).

Los estudios realizados en el laboratorio por Lillelund y Lasker (1971) demuestran que varias especies de Copépodos hieren, capturan o ingieren larvas de peces. Así **Labidocera jollae**, **L. trispinosa**, **Pontellopsis occidentalis**, las especies de Copépodos más comunes en aguas de superficie de la Corriente de California, atacaban a las larvas de peces presentes en el mismo acuario. Sin embargo la eficacia de captura disminuía al aumentar el tamaño de las larvas, y si se añadían larvas de **Artemia** a los cultivos, **L. trispinosa** devoraba menos larvas de peces. Lillelund y Lasker (1971) explican que, aunque estos Copépodos capturan e ingieren larvas de anchoa en el laboratorio, en las colecciones de plancton nunca se encuentran Copépodos devorando larvas de peces, mientras que es muy frecuente observarlas en el tubo digestivo de Quetognatos, Sifonóforos, Medusas, Ctenóforos y Condróforos.

Algunos Eufúsidos del Golfo del Maine (Bigelow, 1926) principalmente **Meganyctiphanes norvegica** devoran larvas de peces, Copépodos y Diatomeas. **Euphasia pacífica** y las larvas de **Engraulis mordax** son las especies de Eufúsidos y Clupeidos respectivamente más abundantes en la región de la Corriente de California. Theilacker y Lasker (1973) mantuvieron en el laboratorio **E. pacífica** junto con larvas de anchoa, y observaron que estos Eufúsidos capturaban las larvas de anchoa recién nacidas, pero que cuando las larvas aumentaban de tamaño y con ello su movilidad y rapidez, las capturas se reducían progresivamente hasta llegar a cero, de forma similar a lo que se explica más arriba para varias especies de Copépodos.

**Parathemisto libellula** y **Beeudalibrotus sp.** devoran larvas de **Gadus callarias** (Lee, 1966). **Calliopis sp.** **Parathemisto pacífica**, **Anomyx sp.** se alimentaban de **Cliona limacina** (Fukushi, Yoshida, Hara, 1971). **Parathemisto gaudichaudi** se alimenta de diversos organismos del plancton, variando su dieta con la estación, de modo que el contenido estomacal de estos Anfípodos informa sobre la composición del plancton en la región que habitan, y así se alimentan de Clupeidos, Ammodytidos, Copépodos, Eufúsidos, otros Anfípodos, Quetognatos e Hidromedusas.

Burukovskiy y Froyerman (1963) han estudiado la alimentación de varias especies de camarones, basándose en el aparato bucal y el contenido estomacal, y así han comprobado que **Penaeus aztecus**, **P. brasiliensis**, **P. duorarum**,

**P. keratus** se nutren de varias clases de peces, otros camarones, Eufáusidos, Anfípodos, cangrejos, Moluscos, Poliquetos y Equinodermos.

Las larvas de Crustáceos Decápodos, incluyendo las larvas de langosta se alimentan de otros Decápodos jóvenes (Weldon y Fowler, 1890) pececillos y pequeños Crustáceos (Steuer, 1910) y peces jóvenes (Bigelow 1926). Las larvas de **Homarus vulgaris** consumen larvas de otros Decápodos y Copépodos (Lebour, 1922), y las larvas Phyllosoma (**Palinurus vulgaris**) devoran ávidamente a larvas de **Lophius piscatorius** (Lebour, 1925) y Copépodos.

Se ha observado que el Poliqueto **Tomopteris helgolandicus** se alimenta de larvas y peces jóvenes, principalmente de **Clupea harengus** y otros organismos del plancton (Lebour, 1923).

El Cefalópodo **Octopus vulgaris** se alimenta de peces (Cort y Pérez-Gandaras 1973), y Burukovskiy y Floyerman (1973) incluyen además a otros Cefalópodos, Eufáusidos y demás Crustáceos en la dieta de estos Moluscos. M. W. Johnson (1942) describe el alimento y forma de capturar la presa que presenta **Paraoctopus apoliyon**, engullendo peces, camarones y otros animales, llegando a realizar 15 redadas copiosas de este tipo en sólo unos 25 minutos.

**Illex conideti**, **I. illecebrosus**, **Todarotes sagittatus** y **Loligo pealei** (Burukovskiy y Froyerman, 1973 se alimentan de peces, Eufáusidos, cangrejos y otros Cefalópodos.

**Octopus vulgaris**, **Loligo vulgaris** y **Sepia officinalis hierredda** aparecieron en gran abundancia en el Banco Sahara en 1966-1967, en un área que abarcaba desde 23°N hasta 25°N en una región con profundidades de unos 50 m frente al Shara Español (Crot y Pérez-Gándaras, 1973). Se observó que los Spáridos **Dentex dentex**, **D. canariensis**, **Pagrus pagrus** habían disminuido drásticamente en esa región desde 1960 debido a que se había venido practicando una pesca excesiva en estas poblaciones. Simultáneamente con esta desaparición de los Spáridos, se observó que las poblaciones de Cefalópodos aparecían en gran abundancia, y devoraban grandes cantidades de larvas de Spáridos. En otras épocas, cuando estos Spáridos eran muy abundantes en el Banco Sahara, las poblaciones de Cefalópodos estaban controladas por la actividad depredadora de los Spáridos. Se observó así mismo que en otras zonas próximas a esta región, donde las poblaciones de peces no han sido sometidas a una pesca excesiva, se mantiene un equilibrio entre las poblaciones de peces y Cefalópodos, de carácter semejante a la que existía antes en el Banco Sahara. De modo que lo que ahora sucede es, que las poblaciones de peces no pueden recuperarse debido al ataque depredador que ejercen los Cefalópodos, al devorar las larvas, y a su vez los peces no son suficientes para consumir Cefalópodos, así que éstos estarán sólo controlados por la escasez de alimento, ya que no existen peces en número suficiente para mantener reducida la producción de Cefalópodos, y por una pesca intensiva que precisamente está iniciándose en aquella región.

Hjort (en Murray y Hjort, 1912) explica que el calamar **Ommatostrephes todarus** persigue a los arenques devorando grandes cantidades de estos peces en el Mar de Noruega, y la abundancia de **O. sagittatus** juntamente con varia

especies de medusas (Lucas y Henderson, 1937) coincidió con la desaparición de las poblaciones de arenque en la región de Shetland en 1931.

Filipova (1974) indica que en la dieta de los Cefalópodos, **Symplectoteuthis oualaniensis**, **S. luminosa**, **Ommatrephes bartani**, **O. pteropces** y **Todarotes angolensis**, procedentes del Atlántico e Indico, los peces ocupan el lugar principal seguidos por Crustáceos y otros Cefalópodos.

Los peces son también depredadores de peces jóvenes y larvas, pero este tema no será discutido aquí. Los peces adultos son animales nectónicos y este estudio trata estrictamente de la depredación en el reino del plancton.

Por todo lo expuesto se puede reconocer la magnitud de la devastación que afecta a las crías de los peces oceánicos, y por lo tanto deseo hacer énfasis sobre este tema para resaltar la necesidad de llevar a cabo más investigaciones relacionadas con depredación. Los valores específicos que se obtengan en estas investigaciones se podrán aplicar entonces a los cálculos correspondientes para determinar la abundancia de las poblaciones pesqueras y en consecuencia orientar con mayor precisión los varios aspectos de la pesca, su estrategia, conservación y la industria pesquera.

#### BIBLIOGRAFIA

- AHISTROM, E. H. 1966. Distribution and abundance of sardine and anchovy larvae in the California Current Region off California and Baja California, 1951-1964. A summary. U.S. Fish and Wildl. Serv. Spec. Sci. Repts. Fish. 534: 1-71.
- ALI-KHAN, J. y G. HEMPEL. 1974. Relation of fish larvae and zooplankton biomass in the Gulf of Aden. Mar. Biol. 28: 311-316.
- ALVARIÑO, A. 1962. Two new Pacific Chaetognaths; their distribution and relationship to allied species. Bull Scripps Inst. Oceanog., Univ. California, 8 (1): 1-50.
1965. Chaetognaths. Ocean. and Marine Biol. Annual Rev. Publ. George Allen & Unwin Ltd. Londn, 3:115-197.
1972. A second record of a rare Siphonophore **Epibulia ritteriana** Haeckel 1888. Fish Bull. 70(2):507-509.
1974. Chaetognatha. 15th Edition Encyclopaedia Britannica, 18-19.
- AINAINBRIDGE, V. y D. C. T. FORSYTH. 1972. An ecological survey of a Scottish Herring Fishery. Part. V. The plankton of the North-Western North Sea in relation to the physical environment and the distribution of the herring. Bull. Mar. Ecol. 8:21-52.
- BAL, D. V. y L. B. PRADHAN. 1952. Records of zooplankton in the Bombay waters during 1944-47. Bombay Univ. Journal, 20 (5):75-79.
- BIERI, R. 1961. Post-larval food of the pelagic Coelenterate, **Valella lata**. Pac. Sci., 15: 553-556.

1970. The food of **Porpita** and niche separation in three neuton Coelenterates. *Publi. Seto Mar. Biol. Lab.*, 17(5):305-307.
- BIGELOW, H. B. 1926. Plankton of the offshore waters of the Gulf of Maine. *Bull. Bur. Fish.* 40(2), Doc. 968: 1-509.
- BOLTOVSKOY D. y E. MOSTAJO. 1974. Quetognatos del Mar Argentino y adyacencias, consideraciones acerca de su utilización en calidad de indicadores Hidrológicos. *Physis, A.* 33(86): 239-255.
- BURUKOVSKIY, R. N. y YU M. Froyerman 1973. An approach to the study of hunting by predatory marine Invertebrates. *Oceanology*, 14 (1): 133-137.
- CANDEIAS, A. 1931. Contribuicao para o conhecimento dos Coelenterados planctonicos das costas portuguesas. *Mem. & Estudos Museo Zool. Coimbra Univ. Ser. 1* (57): 5-11.
- CHUN, C. 1880. Die Ctenophoren des Golfes von Neapel und der augrenzenden Meeresabschnitte. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel, I. Monogr. XVIII*+313 pp.
- CORBIN, P. G. 1947. The spawning of mackerel **Scomber scombrus** L. and pilchard **Clupea pilchadus** Walbaum in the Celtic Sea in 1937-39. *Joun. Mar Biol. Assoc. U.K.*, 27: 65-122.
- CORT, J. L. y G. PEREZ-GASDARAS. 1973. Estudios de pesca de los Cefalópodos (**Octopus vulgaris**, **Sepia officinalis hierredda** y **Loligo vulgaris**) del banco pesquero Sahariano. *Bol. Inst. Español Ocean.* (173):1-63.
- DELLA CROCE, N. 1963. Osservazioni sull'alimentazione di **Sagitta**. *Int. Comm. Sci. Explor. Mediterranee. Rapp. et Proc. Verb. des Reunions*, 17(1): 627-630.
- DEVOLD, F. 1935. The susceptibility of plaice eggs to shock. *K. Norske Vidensk. Selsk. Furh.* 8:71-74.
- DUVAULT, Y. 1965. A propos de la feeding racion chez deux Siphonophores Calycophorides. *Bull Inst. Ocean. Alger. PELAGOS* 2(3):45-54.
- ESTERLY, C. D. 1916. The feeding habits of pelagic Copepods. *Univ. Calif. Publ. in Zoology*, 16(14): 171-184.
- FILIPOVA, YU A. 1974. On the food habits of the oceanic squids of the Family Ommastrephidae. *In: Distribution and Biology of Commercial Invertebrates and Algae*, Moisev, Editor, 5: 123-232.
- FRASERM, J. H. 1962. The role of Ctenophores and Salps in zooplankton production and standing crop. *Rapp. and Proc. Verb. Reun. Cons. Perm. Intern. Explor. Mer.* 153 (19): 121-123
1969. Experimental feeding of some Medusae and Chaetognatha. *Journ. Fish. Res. Bd. Canada.* 26(7): 1743-1762.
1970. The ecology of the Ctenophore **Pleurobrachia pileus** in Scottish waters. *Journ. Cons. Explor. Mer.*33: 1490168.
- FUKUSHI M., Y. YOSHIDA y A. HARA. 1971. An observation on feeding behavior of Macrozooplakton. *Bull. Plank. Soc. Japan*, 18(2): 62-64.
- FURNESTIN, M. L. 1960. Zooplancton du Golfe du Lion et de la cote orientale de Corse. *Rev. Trav. Inst. Peches Maritimes*, 24(2): 153-252.
- GARSTANG, W. R. 1900. Preliminary experiments on the rearing of sea fish larvae. *Journ. Mar. Biol. Assoc. U. K.*, 6:70-93.
- GLOVER, R. S., G. A. COPER y D. C. T. FORSYTH. 1961. An ecological survey of a Scottiish Herring Fishery. Part III. Geographical and ecological groups in the plankton. *Bull. Mar. Ecol.* 5(47):195-205.
- GRAHAM, M. ET AL. 1954. Report on research from ERNEST HOLT into the fishery near Bear Island, 1949 and 1950. *Fish. Invest. London, Ser. 2.* 18(3):1-87.
- GULLAND, J. A. 1965. Survival of the youngest stages of fish, and its relation to year-class strength. *ICNAF Exp. Publ.* 6, B-9:363-371.
- HARDING, D. y J. W. TALBOT, 1973. Recent studies on the eggs and larvae of the plaice (**Pleuronectes platessa** L.) in the southern bight. *Rapp. Proc.-Verb. Reun. Cons. Intern Perm. Explor. Mer.*, 164:261-269.
- HARDY, A. C. 1956. *The Open Sea*. Collins, London, 335 páginas.
- HEMPEL G. y H. WEIKERT. 1972. The neuston of thee Subtropical and boreal northeastern Atlantic Ocean. A review. *Mar. Biol.*, 13-70-88.
- HENSEN, V. 1887. Ueber die Bestimmung des Plankton's oder des im Meere tribenden Materials an Pflanze und Thieren. *Ber. Komm. wiss. Unters. Deutsch. Meere, Kiel*, (5):1-108.

- HORRIGDEN G. A. 1966. Some recent discovered underwater vibration receptors in Invertebrates. In: Some Contemporary Studies in Marine Science. Ed. H. Barnes, : 395-406.
- JOHNSON, M. W. 1942. Some observations on the feeding habits of the **Octopus**. Science, 95 (2471):478-479.
- JOHNSON, M. E. y H. J. SNOOK, 1927. Seashore animals of the Pacific coast. New York: MaMilland & Co.
- JOUBIN, L. 1924. La destruction des petits poissons par les animaux du plancton. Bull. Soc. Ocean. France, 4e. Ann.: 380-382.
- JUMAO M. D. B. y H. von WESEERNAGEN. 1975. Vertical distribution of Epiplanktonic Chaetognatha in the upper 100 m of the Hilutangan Channel, Cebu, The Philippines. Marine Biol. 29:201-210.
- KAMSHILOV, M. M. 1960 a. Feeding of Ctenophore, **Beroë cucumis** (Fabr.). Doki, Akad. Nauk, 130(5): 1138-1140.
- 1960b. Biology of Ctenophores off Murman. ICES, CM. 1960. Doc. N° 157.
- KINCAID, T. B. 1915. Oyster culture in Washington. Trans. 2nd. An Meeting Pac. Fish. San Francisco, pág. 4.
- KOTORI, M. 1969. Vertical distribution of Chaetognaths in the Northern North Pacific and Bering Sea, Bull Plankton Soc. Japan, 16(1):52-57.
- KRAMP, P. L. 1961. Synopsis of the Medusae of the World. Journ. Mar. Biol. Assoc. U. K., 40:1-469.
- LAKKIS, S. 1971. Contribution a l'etude du zoplankton des eaux libanaises. Mar. Biol., 11: 138-148.
- LASKER, R. 1965. The physiology of Pacific sardine embryos and larvae. Calif. Coop. Ocean. Fish. Invest. Rept. 10:96-101.
1975. Field criteria for survival of anchovy larvae; the relation between inshore chlorophyll maximum layers and successful first feeding. Fish Bull., 73(3):453-462.
- LEBOUR, M. V. 1922. The food of plankton organisms. Journ. Mar. Biol. Assoc. U. K., 12: 644-677.
1923. The food plankton organims II Journ. Mar. Biol. Assoc. U. K., 13:70-92.
1925. Young anglers in captivity and some of their enemies. Journ. Mar. Biol. Assoc. U. K., 13:721-734.
1947. An interesting young **Velella** in the Plymouth plankton. Journ. Mar. Biol. Assoc. U. K., 26:548-550.
- LEE, J. Y. 1966. Oeufs et larves planctoniques de poissons. Inst. Sci. Tech. Peches Maritimes, Spec. Publ. (3):59-96.
- LEE, R. F. 1964. Lipids of zooplankton from Bute Inlet, British Columbia. Journ. Fish. Res. Bd. Canada, 31(10):1577-1582.
- LILLELUND, K. y R. LASKER, 1971. Laboratory studies of predation by marine Copepods on fish larvae. Fish Bull., 69(3):655-667.
- LUCAS, C. E. y G. T. D. HENDERSON, 1937. Association of jelly fish and other organisms with catches of herring. Journ. Mar. Biol. Assoc. U. K., 21:293-304.
- MACKIE, G. O. 1959. The evolution of Chondrophora (Siphonophora-Disconauthae): New evidence from behavioural studies. Trans. Royal Soc. Canada, Ser. 3, 53:7-20.
- MACKIE, G. O. y D. A. BOAG. 1963. Fishing, feeding and digestion in Siphonophores. Publ. Staz. Zool. Napoli, 33:178-196.
- MANTENFEL, B. P. 1941. Plankton and herring in the Barents Sea. Trudy Polyar. nachnoissled Instn. Morsk. ryb. Khoz. Okeanogr., 7:125-218.
- MARINARO, J. Y. y M. BERNARD, 1966. Contribution a l'etude des oeufs et larves pelagiques de poissons mediterraneens. Note preliminaire sur l'influence lethale du rayonnement solaire sur les oeufs. Pelagos, 6:49-55.
- MAY, R. C. 1974. Larval mortality in marine Fishes and the critical period concept. In: Early Life History of Fish. Proc. Intern. Symposium, pág. 3-19.
- MAYER, A. G. 1910. Medusae of the World, Vols. I, II, III, pág. 1-735.
1917. Report upon the Scyphomeduse collected by the U.S. Bureau of Fisheries steamer ALBATROSS in the Philippine Islands and Malay Achipelago, Bull. U.S. National Museum, 1(3), Bull. 100:175-233.

- MIRONOV, G. N. 1960. The food of plankton predators. II Food of **Sagitta**. Trudy Sevastopol Biol. Stat., 13:78-80.
- MURPHY, G. I. 1961. Oceanography and Variation in the Pacific Sardine population. Calif. Coop. Ocean. Fish. Invest. Report, 8:55-64.
- MURRAY, J. y J. HJORT, 1912. The Depths of the Ocean. Pág. 1-821.
- NAGASAWA, S. y R. MARUMO, 1972. Feeding of a pelagic Chaetognatha, **Sagitta nagae** Alvarinho in Suraga Bay, Central Japan. Journ. Ocean. Soc. Japan, 28(5):181-186.
- NAIR, V. R. y T. S. S. RAO, 1973. Chaetognatha of the Arabian Sea. Ecological Studies. Analysis and Synthesis. (Ed. B. Zeitzschel), 3:293-544.
- NEALE, I. M. y I.A.E. BAYLY. 1974. Studies on the Ecology of the zooplankton of four Estuaries in Victoria. Australian Journ. Mar. and Freshwater Research, 25:337-350.
- NEWBURY, T. K. 1972. Vibration perception by Chaetognaths. Nature, 236(5348):459-460.
- OYE, P. VAN 1918. Untersuchungen über die Chaetognathen des Javameeres. Contru. a la Fauna des Indes Neerlandaises, 4:1-61.
- PARRY, D. A. 1944. Structure and function of the gut in **Spadella cephaloptera** and **Sagitta setosa**. Journ. Mar. Biol. Assoc. U.K., 26(1):16-36.
- POMMERANZ, T. 1974. Resistance of Plaice eggs to mechanical stress and light. In: Early Life History of Fish. Proc. Symposium, pág. 397-416.
- REEVE, M. R. 1964. Feeding of zooplankton, with special reference to some experiments with **Sagitta**. Nature, London, 201(4915):211-213.
- REEVE, M. R. ET AL 1970. Seasonal biochemical composition and energy sources of **Sagitta hispida**. Mar. Biol., 6(4):357-364.
- REEVE, M. R. y M. R. WALTER. 1972. Conditions of culture, food-size selection and de effects of temperature and salinity on growth rate and generation time in **Sagitta hispida** Conant. Journ. Expt. Mar. Biol. Ecol., 9:191-200.
- ROLLEFSEN, G. 1930. Observations on cod eggs. Rapp. and Proc. Verb. Reun. Cons. Perm. Intern. Explor. Mer, 65:31-34.
1932. The susceptibility of cod eggs to external influences. Journ. Cons. Perm. Intern. Explor. Mer, 7:367-373.
- RUSSELL, F. S. 1925. The vertical distribution of Marine Macroplakton. An observation on diurnal changes. Journl. Mar. Biol. Assoc. U.K., 13:769-809.
- 1930a. The vertical distribution of marine macroplakton. IX The distribution of pelagic young Teleostean fishes in the daytime in the Plymouth area. Journ. Mar. Biol. Assoc. U.K., 16:639-676.
- 1930b. The seasonal abundance and distribution of the pelagic young of Teleostean fishes caught in the Ring-trawl in offshore waters in the Plymouth area. Journ. Mar. Biol. assoc. U.K., 16(3):707-722.
1931. The study of Copepods as a factor in oceanic economy, 5th Pac. Sci. Congress, pág. 2023-2034.
- RUSSELL, F. S. 1933. The seasonal distribution of macro-plankton as shown by catches in the 2 —metre stramin Ring —trawl in the offshore waters off Plymouth. Journ. Mar. Biol. Assoc. U.K., 19:73-81.
1935. The seasonal abundance and distribution of the pelagic young of Teleostean fishes caught in the Ring-trawl in offshore waters in the Plymouth area. Journ. Mar. Biol. Assoc. U.K., 20(2):147-179.
1938. The Plymouth offshore Medusa fauna. Journ. Mar. Biol. Assoc. U.K., 22:411-440.
1939. Hydrographical and biological conditions in the North Sea as indicated by plankton organisms. Journ. du Conseil, Intern. Explor. Mer., 14(2):171-192.
1953. The Medusae of the British Isles. Part I. Cambridge Press, pag. 1-530.
1970. The Medusae of the British Isles. Part II. Cambridge Press. pag. 1-284.
- SAMEOTO D. D. 1972 Yearly respiration rate and estimated energy budget for **Sagitta elegans**, Journ. Fish. Res. Bd. Canada, 29(7): 987-996.
1975. Tidal and diurnal effects on zooplankton sample variability in a nearshore marine environment. Journ. Fish. Res. Bd. Canada, 32(3):347-366.
- SOUTHWARD, A. J. 1962. The distribution of some plankton animals in the English Channel and approaches. II Surveys with the Gulf III High-Speed sampler, 1958-60. Journ. Mar. Biol. Assoc. U.K., 42:275-375.

- STEUER, A. 1910. Planktonkunde. Leipzig & Berlin, pág. 1-723.
- STEVENSON, J. C. 1962. Distribution and survival of herring larvae (**Clupea pallasii Valenciennes**) in British Columbia waters. Journ. Fish. Res. Bd. Canada, 19:735-810.
- STONE, J. H. 1969. The Chaetognatha community of the Agulhas Current: Its structure and related properties. Ecol. Monogr., 39(4): 433-463.
- SUAREZ-CAABRO, J. A. 1955. Quetognatos de los mares Cubanos. Mem. Soc. Cubana Hist. Nat., 22(2):125-180.
- TAKANO, H. 1971. Breeding experiments of a marine littoral Copepod **Tigriopus japonicus** Mori. Bull Tokai Reg. Fish. Lab., 64:71-80.
- THEILACKER, G. H. y R. LASKER. 1973. Laboratory studies of predation by Euphausiid shrimps on fosh larvae. Pro. Int. Symposium Early Life Hist. of Fish, 287-299.
- THOMSON, J. M. 1947. The Chaetognatha of South-eastern Australia. Counc. Sci. and Indust. Res. Div. Fish. Rept. (14):1-43.
- TOTTON, A. K. 1954. Siphonophora of the Indian Ocean, together with Systematic and biological notes on related specimens from other oceans. Discovery Repts. 27:1-162.
- TSURUTA, A. 1963. Distribution of plankton and its characteristics in the oceanic fishing ground, with special referente to their relation to fishery. Journ. Shimonoseki College of Fish. 12(1):13-214.
- WELDON, W. R. F. y G. H. FOWLER, 1890 Notes on recent experiments relating to the growth and rearing of food fish at the laboratory. I. The rearing of lobster larvae. Journ. Mar. Biol. Assoc. U.K., 1(4):367-375.
- WICKSTEAD, S. H. 1959 A predatory Copepod. Journ. Animal Ecology, 28(1):69-72.
1962. Food and feeding in pelagic Copepods. Poc. Zool. Soc. 139(4):545-555.
1965. An introduction to the study of tropical plankton. Hutchinson and Co. Londo, pag. 1-160.
- WILLIAMSON, M. H. 1961. An ecological survey of a Scottish Herring Fishery. Part IV. Changes in the plankton during the period 1949 to 1959. Bull. Mar. Ecol., 5(48):207-229.
- ZAITSEV, YU. P. 1968. La neustonology marine: object, methods, realisations principales et problemes. Pelagos, 8:1-48.