

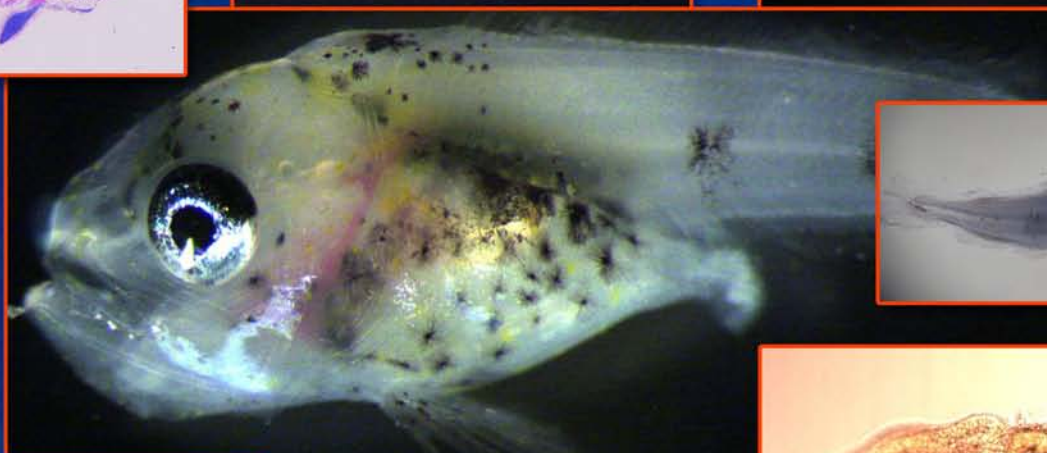
ADVERTIMENT. La consulta d'aquesta tesi queda condicionada a l'acceptació de les següents condicions d'ús: La difusió d'aquesta tesi per mitjà del servei TDX (www.tesisenxarxa.net) ha estat autoritzada pels titulars dels drets de propietat intel·lectual únicament per a usos privats emmarcats en activitats d'investigació i docència. No s'autoritza la seva reproducció amb finalitats de lucre ni la seva difusió i posada a disposició des d'un lloc aliè al servei TDX. No s'autoritza la presentació del seu contingut en una finestra o marc aliè a TDX (framing). Aquesta reserva de drets afecta tant al resum de presentació de la tesi com als seus continguts. En la utilització o cita de parts de la tesi és obligat indicar el nom de la persona autora.

ADVERTENCIA. La consulta de esta tesis queda condicionada a la aceptación de las siguientes condiciones de uso: La difusión de esta tesis por medio del servicio TDR (www.tesisenred.net) ha sido autorizada por los titulares de los derechos de propiedad intelectual únicamente para usos privados enmarcados en actividades de investigación y docencia. No se autoriza su reproducción con finalidades de lucro ni su difusión y puesta a disposición desde un sitio ajeno al servicio TDR. No se autoriza la presentación de su contenido en una ventana o marco ajeno a TDR (framing). Esta reserva de derechos afecta tanto al resumen de presentación de la tesis como a sus contenidos. En la utilización o cita de partes de la tesis es obligado indicar el nombre de la persona autora.

WARNING. On having consulted this thesis you're accepting the following use conditions: Spreading this thesis by the TDX (www.tesisenxarxa.net) service has been authorized by the titular of the intellectual property rights only for private uses placed in investigation and teaching activities. Reproduction with lucrative aims is not authorized neither its spreading and availability from a site foreign to the TDX service. Introducing its content in a window or frame foreign to the TDX service is not authorized (framing). This rights affect to the presentation summary of the thesis as well as to its contents. In the using or citation of parts of the thesis it's obliged to indicate the name of the author

**Trophic ecology of hake, anchovy, sardine,
round sardinella and bullet tuna larvae
of NW Mediterranean**

Influence of trophic environment and ontogeny



Elvira Morote Córdoba

Diciembre 2011

3



DISCUSSION

DISCUSIÓN

En esta Tesis Doctoral se ha analizado la relación de la comunidad ictioplanctónica con su ambiente físico y trófico en dos condiciones hidrográficas contrastadas (estratificación estival y mezcla otoñal) y se ha caracterizado la dieta larvaria de cinco especies de teleósteos presentes en el Noroeste del Mediterráneo: los tres clupeiformes de la región [anchoa (*Engraulis encrasicolus*), sardina (*Sardina pilchardus*) y alacha (*Sardinella aurita*)], un pequeño túnido [la melva (*Auxis rochei*)] y la especie de pez demersal más importante de la región [la merluza (*Merluccius merluccius*)]. Estas especies han sido elegidas porque representan dos morfotipos distintos, 1) morfotipo estilizado representado por los clupeiformes, con boca pequeña, cuerpo alargado y tracto digestivo ligado a la cola, y 2) morfotipo robusto representado por la melva y la merluza, con boca grande, cuerpo robusto y digestivo compacto e independiente de la cola. Además se han estudiado las variaciones de la dieta i) a lo largo del desarrollo, en relación ii) con la disponibilidad de presas y iii) con la morfología de las estructuras implicadas en la alimentación como son el sistema visual, el aparato bucal y el sistema digestivo.

La alimentación es un aspecto de la ecología larvaria de los peces que en último término afecta a la dinámica de sus poblaciones (a través de la supervivencia larvaria y las consiguientes fluctuaciones en el reclutamiento). Los factores que influyen en la preferencia de las larvas de peces por sus presas y las estrategias de alimentación han sido poco o nada estudiados para estas especies presentes en el mar Catalán. Estos factores pueden diferir entre especies y cambiar a lo largo de la ontogenia. Esta tesis doctoral ha tenido como principal finalidad comprender las estrategias tróficas específicas de las larvas de estas cinco especies importantes en las pesquerías mediterráneas.

En este Capítulo de Discusión General se abordará de una forma global e integrada los principales hallazgos recogidos en los Capítulos precedentes, que pueden ser resumidos en los siguientes puntos:

Composición de la dieta y selección de presas. La mayor parte de especies basan su alimentación larvaria en los distintos estadios de copépodos, pero el plancton está formado por una alta variedad de organismos que pueden ser presas potenciales de las larvas de peces. Éstas, desde sus estadios iniciales, pueden mostrar una dieta generalista y usar una parte amplia del ensamblaje de presas del entorno, como en el caso de la melva o la alacha, o bien basar su alimentación en un solo tipo de presa con alta preferencia por ella, y mantenerlo a lo largo de toda la etapa larvaria, como es el caso de la merluza. En este apartado se muestra una clasificación de las larvas estudiadas en grupos tróficos según su tipo de dieta: dieta basada en copépodos, dieta no crustácea, o dietas mixtas.

Relación entre el tamaño de las larvas y el de sus presas. En el plancton los organismos de menor tamaño (microplancton) se encuentran en mayor abundancia que los de mayor tamaño

(meso y macroplankton), pero aportan menos energía individualmente. Especies como la melva optan por un rápido incremento en el tamaño de sus presas a medida que avanza su desarrollo, en cambio, especies como la sardina muestran una respuesta más lenta a la incorporación de presas grandes y basan su alimentación en presas pequeñas, y fáciles de capturar.

Éxito alimentario de las larvas de peces y relación con la abundancia de presas en el entorno.

La incidencia alimentaria es un indicativo de la voracidad, de la tasa de digestión o de la predisposición de una especie a vaciar el contenido digestivo durante su captura o fijación. Los clupeidos se caracterizan por bajas incidencias alimentarias y en cambio la melva y la merluza por altas incidencias. Por otro lado, la intensidad alimentaria de cada especie puede venir marcada por la abundancia de presas o bien por otros factores independientes del entorno.

Nicho trófico y solapamiento de la dieta entre especies y por clases de talla. El objetivo de este apartado fué comprobar qué larvas explotan los mismos recursos y cuales se desmarcan especializándose en recursos menos frecuentes. Especies similares en morfología pueden tener una dieta divergente mientras que otras de morfología contraria pueden compartir un mismo nicho trófico como sucede entre la alacha y la melva. A partir de este tipo de información también se puede agrupar a las larvas como especialistas, oportunistas o generalistas y determinar si durante su periodo larvario una especie pasa por uno o varios cambios de dieta.

Desarrollo de las estructuras relacionadas con la alimentación y estrategias tróficas de las larvas de peces: Diferencias en la morfología de algunas estructuras puede conllevar mayor éxito en la captura e ingestión de las presas entre las especies o entre los distintos estadios de desarrollo larvario. (1) Capacidades sensoriales como la visión, o capacidades motrices como el tipo y velocidad de natación, pueden llevar a una mayor eficiencia en la detección y captura del alimento, (2) un tamaño de boca más grande en las larvas puede conllevar que ingieran presas de tamaños grandes, y (3) la forma y tamaño del digestivo puede marcar la capacidad de almacenaje de presas. A partir de todo esto surgen grandes diferencias entre los clupeiformes y las otras dos especies, pero observado a un nivel mas detallado también se pueden observar diferencias importantes entre los clupeidos.

Las larvas de cada especie han sido separadas en 4 grupos de talla (size class) para estudiar las variaciones a lo largo del desarrollo. En la Tabla 1 se indican las clases de tallas en que se han agrupado las larvas de cada especie a lo largo de la discusión:

Tabla 1. Longitud estándar (mm) en cada una de las 4 clases de talla elegidas para cada especie; Standard length (mm) in every size class for each species.

| Species \ Size Class | 1 | 2 | 3 | 4 |
|------------------------------------|----------|----------|----------|----------|
| Anchovy | <6.6 | 6.6-8.9 | 9-10.9 | ≥11 |
| Sardine | <8 | 8-9.9 | 10-11.9 | ≥12 |
| Sardinella | <7 | 7-8.9 | 9-10.9 | ≥11 |
| Bullet tuna | <3 | 3-3.9 | 4-4.9 | ≥5 |
| Hake | <3 | 3-3.9 | 4-4.9 | ≥5 |

3.1 Composición de la dieta y selección de presas.

El plancton contiene una gran variedad de pequeños organismos (microplancton) que tienen limitada capacidad natatoria y por tanto son más fáciles de capturar por las larvas en los primeros estadios de desarrollo, cuando su capacidad natatoria aún no se ha desarrollado totalmente y su tamaño de boca restringe la elección del tipo de presa (Hunter 1980). Se ha generalizado que muchas especies de teleósteos empiezan su alimentación con una dieta basada en fitoplancton, pese a que éste no sea muy digestible, y que conforme crecen cambian a una dieta basada en zooplancton, más nutritivo y de mejor asimilación. Esto es particularmente importante en aquellas especies de peces que nacen con un escaso grado de desarrollo (Gerking 1994). De las 5 especies estudiadas en esta tesis solo la melva captura fitoplancton al comienzo de la alimentación exógena aunque rápidamente deja de consumirlo. La Tabla 2 muestra la abundancia de cada tipo de presa en los contenidos estomacales de cada especie (*) y la preferencia o selectividad (+) por ellos en los distintos estadios larvarios (1, 2, 3, 4). Los valores de selectividad han sido normalizados por el número de categorías de presa que cada especie mostró en su dieta en los capítulos anteriores para poder compararlos entre sí.

El Mediterráneo se caracteriza por ser un mar oligotrófico con un déficit de fósforo que afecta a la producción primaria (Berland et al. 1980), y por tanto el papel de los protistas mixótrofos y heterótrofos podría adquirir una importancia mayor en la cadena trófica y la transferencia de energía (Calbet y Saiz 2005). Con estas características, se podría pensar que los protozoos son importantes para las larvas presentes en esta zona. Son muy escasos los estudios que han encontrado protozoos ciliados sin lorica como presa frecuente o importante en larvas de varias especies de peces (Fukami et al. 1999; Figueiredo et al. 2005). Para su detección e identificación se requieren técnicas diferentes a las empleadas en nuestro trabajo y, por tanto, estos organismos no han podido ser evaluados en este trabajo. Sin embargo, en este estudio se ha encontrado una alta abundancia de dinoflagelados y ciliados tintínidos (protozoos con lorica) en el medio, y aunque han aparecido en algunos contenidos digestivos, no hemos encontrado ninguna especie que base la alimentación de los primeros estadios en estos grupos, porque en la mayoría de los casos solo han aparecido de forma ocasional complementando a otras presas más nutritivas. Entre las especies aquí estudiadas, solo la sardina incluyó a los tintínidos como parte relevante de su dieta desde el inicio de su alimentación exógena hasta el momento de la flexión del urostilo (Tabla 2), coincidiendo con lo reportado para la sardina del cantábrico (*S. pilchardus*, Munuera-Fernández y González-Quirós 2006) y con la bacaladilla (*M. poutassou*, Hillgruber et al. 1997).

La mayoría de las larvas de peces, por el contrario, han mostrado una dieta basada en los diversos estadios de los copépodos, presas de un amplio espectro de tamaño y también abundantes en el medio (Tabla 2). Este tipo de organismos parece abastecer a las larvas de la mayor parte de los teleósteos tanto en latitudes medias como tropicales (Last 1980; Sampey et al. 2007) y concretamente en nuestra zona de estudio también (Sánchez-Velasco 1998; Sabatés y Saiz 2000). Los nauplios de copépodo tienen un tamaño que lo señala como el más adecuado para la

Chapter 3

primera etapa larvaria y aunque son más consumidos en esa fase, casi todas las especies lo siguen ingiriendo hasta los estadios de postflexión aunque en menor medida (Economou 1991; Kurtz y Matsuura 2001; Voss et al. 2009). En este estudio hemos encontrado nauplios en todas las especies analizadas, salvo en la merluza (que desde los primeros estadios ingiere ya copépodos adultos). La alacha es la especie que muestra mayor preferencia por los nauplios incluso en los estadios más avanzados de su etapa larvaria. Conforme las larvas crecen sustituyen los nauplios por copepoditos y copépodos adultos que le aportan mayor energía para satisfacer su demanda metabólica, lo que se puede observar claramente en los clupeiformes de este estudio.

Entre los copépodos, los calanoides son los que pueden aportar más energía a las larvas que los depredan puesto que estos copépodos se alimentan de ítems con contenidos nutricionales más altos (Kleppel y Burkart 1995). En este estudio hemos podido observar en la merluza una preferencia muy marcada por este grupo de copépodos y en menor grado en la sardina y en los estadios más avanzados de anchoa y alacha. Los copépodos ciclopoideos no han sido un elemento importante en la dieta de ninguna de las larvas estudiadas pese a ser muy abundantes en el área (Tabla 2) y pese a que para otras especies de la zona como el *Callionymus* sp. sí pueden ser la base de la alimentación (Sánchez-Velasco 1998). Estudios de alimentación de diversas especies de peces en el mundo, realizadas con larvas tanto en laboratorio (McKinnon et al. 2003) como capturadas en el mar (Pepin y Penney 1997; Sampey 2007), han mostrado que un alto número de especies prefieren a los calanoides frente a los ciclopoideos, resultados coincidentes con los de esta tesis. En el caso de las larvas de anchoa nuestros resultados son contrarios a lo descrito en el Adriático donde *Oithona* spp. (Conway et al. 1998) y *Oncaea* spp (Borme et al. 2009), ambos ciclopoideos, fueron preferidos frente a calanoides. En cambio, otro grupo de copépodos que si han sido importantes en la dieta de la anchoa de este estudio (NO Mediterráneo) son los harpacticoides. Estos copépodos solo son importantes en la dieta de la anchoa (sobre todo la especie *Microsetella rosea*) y son poco o nada explotados por la alacha y la melva, especies que co-ocurren en la zona (Tabla 2).

El cladóceros *Evadne* spp. sobresale como una de las presas importantes en la dieta larvaria que no son copépodos. Estos organismos, pese a que en líneas generales son menos abundantes que los copépodos, pueden llegar a formar blooms estacionales en las zonas costeras y constituir una fuente de alimento muy importante. *Evadne* es un organismo de coloración intensa, tamaño similar a los copépodos y de lenta natación (Drenner et al. 1978; Viitasalo et al. 2001), lo que lo convierte en una presa idónea cuando está disponible en el entorno, pudiendo ser seleccionado con respecto a los copépodos a pesar de tener un valor calorífico menor (Manatunge y Asaeda 1999). Esto queda patente en este estudio al constituir una de las presas más importantes y preferidas en la dieta de las especies de verano aquí estudiadas: anchoa y sobre todo alacha y melva (Tabla 2). Los cladóceros también son un elemento importante en la dieta de otras especies de verano en esta zona como los escómbridos *Thunnus thynnus* (Catalán et al. 2011) y *T. alalunga* (Catalán et al. 2007).

Las estrategias alimentarias de las especies varían de distinta forma a lo largo del desarrollo, mientras unas generalizan su preferencia hacia varios tipos de presa, otras la reducen a costa de

Tabla 2. Tabla resumen de los tipos de presa más importantes (*) en la dieta larvaria de las 5 especies en cada uno de sus estadios de desarrollo (1-4, de acuerdo a la tabla 1) y preferencia (+) por las principales presas; Summary table with the most important (*) items in the larval diet in every size class (1-4 according to table 1) for the 5 species, and preference (+) for the main preys.

| PREY TAXA | FISH LARVAE | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
|------------------|-------------|----------|--------|----------|---------|--------|----------|----------|------------------|---------|--------|-------|-------------|---|---|---|---------|------|----------|---------|
| | Anchovy | | | | Sardine | | | | Round sardinella | | | | Bullet tuna | | | | Hake | | | |
| | 1 | 2 | 3 | 4 | 1 | 2 | 3 | 4 | 1 | 2 | 3 | 4 | 1 | 2 | 3 | 4 | 1 | 2 | 3 | 4 |
| PROTOZOA | | | | | ***(++) | ***(+) | | | | | | | | | | | | | | |
| Tintinnids | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Others | | | | ** | | | | | | | | | | | | | | | | |
| PHYTO | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Diatom/Dinofl | | | | | | | | | | | | | | | | | * | | | |
| Green R | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| CLADOCERA | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Evadne | | | ** | ***(++) | | | | | **(+) | ***(++) | ***(+) | | | | | | | | | |
| Penilia | (+) | | | | | | | | (+) | (+) | | | | | | | | | | |
| COPEPODA | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Eggs | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Nauplius | ***(+++) | ***(+++) | **(+) | | **(+) | **(+) | ** | | ***(+++) | **(+) | **(+) | **(+) | (+) | | | | ***(+) | * | ***(+) | |
| PostN | | | | ***(+++) | * | *(+) | ***(+++) | ***(+++) | | | | | | | | | | | | |
| Calanoids | | | | * | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Cyclopoids | | | | * | | | | | | | | | | | | | | | | |
| Harpacticoids | *(+) | * | **(++) | | (+) | (+) | *(+) | | | * | | | (+) | | | | | | | |
| PostN UI | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | * |
| OTHER EGGS | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| APPENDICULARIANS | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| L. | | | | | | | | | | | | | | | | | **(+++) | *(+) | ***(+++) | |
| GASTROPODA | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| L. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | **(+++) |
| TELEOST | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| L. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| POLYCHAETA | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |
| L. | | | | | | | | | | | | | | | | | | | | |

(***) the most abundant item; (**) the second most abundant item; (*) the third item in abundance; Positive selected: (+++)>0.4; (++) 0.2-0.39; (+) <0.2

1, 2, 3, 4: Developmental larval stage

Chapter 3

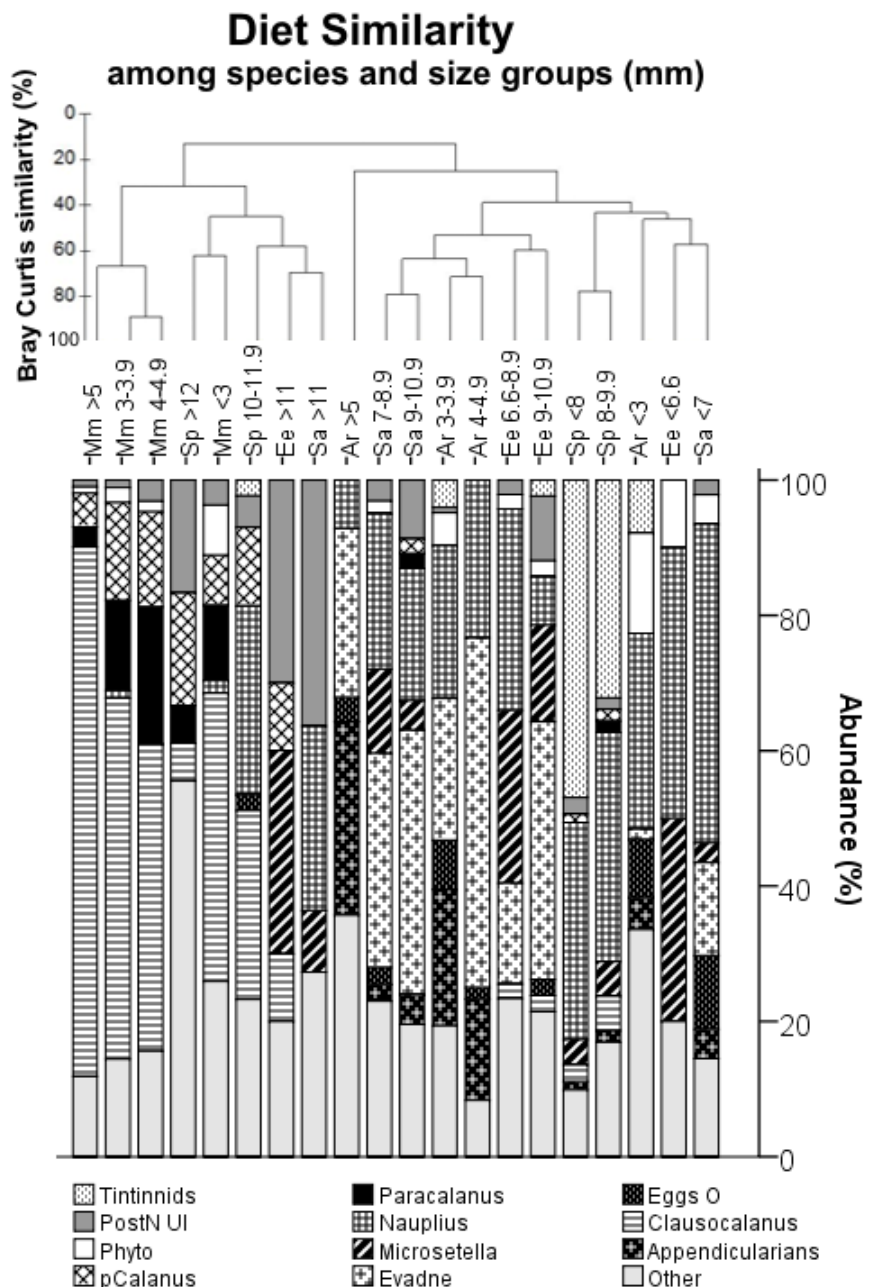
especializarse. La merluza parte de una dieta especializada en el calanoide *Clausocalanus* sp., que mantiene durante todo el periodo larvario sin mostrar variaciones. La melva, en cambio, comienza seleccionando varios tipos de presas y va especializándose durante su desarrollo, reduciendo la variedad de presas y aumentando su preferencia por un menor número de ellas. Entre los clupeiformes encontramos diferencias en el patrón de selección de presas. La sardina empieza seleccionando presas pequeñas para después ir especializándose en copépodos calanoides conforme su desarrollo se lo permite, la alacha al crecer va aumentando su preferencia por varios tipos de presa tendiendo así a una dieta mas generalista, y la anchoa no muestra cambios hacia una mayor generalización o especialización de la dieta sino que tan solo sustituye la preferencia de nauplios hacia copepoditos y copépodos adultos (Tabla 2).

Si hacemos una valoración global de todas las especies, hay que remarcar que la dieta de la melva diverge durante el desarrollo respecto a las otras especies, ya que al crecer no basa su alimentación en los copépodos a pesar de que sigue capturando nauplios junto con otras presas. La melva es un escómbrido con una alimentación centrada en cladóceros (*Evadne* spp.) y apendicularias, tal y como ha sido descrito en esta especie en otros océanos (Uotani et al. 1981) y en larvas de caballa del Atlántico norte (*Scomber* spp., Last 1980). Es bastante frecuente entre los escombriformes encontrar que los cladóceros son una presa importante e incluso preferida, i.e. *Istiophorus platypterus*, *Makaira nigricans* (Llopiz y Cowen 2008) y *Thunnus thynnus* (Catalán et al. 2011). Las apendicularias también han sido descritas como presa importante de otros escómbridos como el *Katsuwonus pelamis* (Uotani et al. 1981, Llopiz et al. 2010) y el *Euthynnus* sp. (Sánchez-Velasco et al. 1999, Llopiz et al. 2010). La mayor parte de estas especies suelen empezar la alimentación con presas del zooplancton y pasar a la piscivoría al llegar a los 4-5 mm SL (Shoji y Tanaka 2001; Catalán et al. 2007; Llopiz y Cowen 2008). A pesar de que para nuestro estudio capturamos un número bajo de larvas de melva de tallas grandes, pudimos observar un cambio de dieta que parecía apuntar al inicio de piscivoría. En resumen, la alimentación de la melva diverge del resto de especies estudiadas por capturar presas distintas a los copépodos. Otro grupo que tiene una alimentación diferente a la que más abunda entre las larvas de teleósteos es el de los peces planos, que basan su alimentación larvaria en apendicularias, veliger de lamelibranquios y larvas de poliquetos (Shelbourne 1962; Last 1978). Escombriformes y peces planos son especies de teleósteos que han desarrollado estrategias diferentes a la que abunda entre el resto de larvas de peces para asegurarse un éxito alimentario y hacer frente a la posible competencia.

Para comparar la dieta de las 5 especies estudiadas en los cuatro estadios de desarrollo considerados, se realizó un análisis Cluster (usando las medias de los grupos basados en la similitud Bray–Curtis) aplicando a los datos la transformación Log (X+1) (Fig. 1). Para una similitud en la dieta del 40%, se pueden diferenciar cinco grandes grupos tróficos según el tipo de presa más abundante:

- 1: Dieta centrada en los nauplios de copépodos. Grupo que incluye los estadios iniciales de anchoa y la sardina hasta los 10 mm SL.
- 2: Dieta basada en el cladócero *Evadne* spp. y nauplios de copépodos, complementada con *Microsetella rosea*. y apendicularias. En este grupo están los estadios iniciales de alacha y melva, e intermedios de anchoa, alacha y melva.
- 3: Dieta basada en *Evadne* spp. y apendicularias. Solo la melva en su estadio más avanzado.
- 4: Dieta centrada en copépodos adultos, sobre todo *Clausocalanus* sp. Grupo comprendido por todo el rango de tallas de la merluza estudiado y por la sardina a partir de los 12 mm SL
- 5: Dieta basada en nauplios de copépodos y en copepoditos y adultos de diversos tipos de copépodos (*Clausocalanus* sp., *Microsetella rosea*, etc). Aquí se incluyen los estadios más avanzados de anchoa y alacha, y la sardina entre 10 y 12 mm SL.

Figura 1. Análisis de similitud de la dieta de las 5 especies en sus 4 estadios de desarrollo (mm SL) y gráfico de barras asociado con los diversos tipos de presas que contribuyen a esa similitud; Similarity index of larval prey type in size classes (mm SL) of the 5 species and bar chart associated with the prey types that contribute to the similarity.



3.2 Relación entre larvas y tamaño de las presas

Las larvas de la mayoría de teleósteos empiezan alimentándose de presas pequeñas debido a limitaciones por el tamaño de boca. La disponibilidad de presas aumenta conforme la larva crece y su habilidad por capturar presas grandes incrementa progresivamente aunque el tamaño de la boca va a ser quien marque el tamaño máximo de las presas que capture (Shirota 1970). Una pequeña variación del tamaño de un organismo depredado implica una variación considerable en la cantidad de energía que aporta a su depredador, por ello es común que conforme las larvas de los peces crecen cambien el espectro de tallas hacia presas más grandes que satisfagan sus mayores requerimientos nutricionales. Sin embargo, estas presas son más escasas y más móviles que las de pequeño tamaño, lo que lleva aparejado un mayor gasto energético para la detección, persecución y captura. Con el incremento del tamaño de presa aumenta su visibilidad, pero disminuye la facilidad de capturarla, por consiguiente, las larvas de peces tienen que barajar estos dos factores para ver cual de ellos es el que le lleva a seleccionar presas grandes frente a presas pequeñas (Gerking 1994).

Las larvas cambian el tamaño de presa preferido más lentamente de lo que lo hace su capacidad bucal para ingerir presas (Pepin y Penney 1997), y en la realidad prefieren las presas con un tamaño intermedio en vez de las más grandes que podrían ingerir para un tamaño de boca dado (Last 1978; Economou 1991) en contra de lo establecido por Shirota (1970). Entre las especies mediterráneas estudiadas tenemos por un lado a la merluza, la anchoa y la sardina, que se caracterizan por aumentar poco el tamaño de presa ingerida a lo largo de su desarrollo larvario, y por otro la alacha y la melva, que conforme crecen aumentan de forma más notoria el tamaño de las presas que ingieren. Salvo en el caso de la alacha, los diferentes patrones de cambio del tamaño de presa se explican por las diferencias en la morfología. Los clupeiformes tienen larvas estilizadas que adoptan una posición en S a la hora de atacar y que no resulta la más eficiente cuando se trata de capturar presas con alta capacidad de escape (Hunter 1980). En cambio, los escómbridos tienen movimientos de ataque más rápidos y persisten en el ataque a sus presas (Hunter 1980), lo que les lleva a un mayor éxito ante presas grandes y móviles. Además, los escómbridos como la melva tienen una alta actividad por lo que deben aprovisionarse rápidamente de presas más nutritivas para hacer frente a su metabolismo (Hillgruber et al. 1997). Este aumento progresivo del tamaño de las presas también ha sido descrito en el Mediterráneo para la albacora, *Thunnus alalunga* (Catalán et al. 2007), que aumenta su espectro de tallas gracias a la incorporación de copépodos calanoides y larvas de peces. Por lo que se refiere a la merluza, ya desde el comienzo de su alimentación externa presenta una alimentación especializada en presas grandes y no necesita aumentar el tamaño de las presas, sino que suple las demandas energéticas a costa de aumentar el número de presas que captura, característica compartida con otras especies de merluza de otras regiones del mundo (Sumida y Moser 1980), y con los cótidos (Laroche 1982). Como se ha mencionado, el caso de la alacha llama la atención puesto que a pesar de pertenecer a los clupeiformes, su comportamiento es más parecido a la melva que a la anchoa y sardina. La alacha parte de tamaños de presa pequeños

similares a los de la anchoa y sardina pero aumenta el rango de tallas conforme se desarrolla de una forma más evidente que las anteriores, llegando a depredar presas de tamaño similar a las que la melva ingiere en sus estadios más avanzados.

Para comparar el espectro de tamaño de las presas en todas las especies y estadios de desarrollo de las larvas se realizó un análisis Cluster (usando las medias de los grupos basados en la similitud Bray–Curtis) sin aplicar ninguna transformación a los datos (Fig. 2). Para una similitud de tamaños en la dieta del 60%, se pueden diferenciar cuatro grandes grupos tróficos según el tamaño de presa más abundante:

-1: Dieta centrada en presas pequeñas ($<100\ \mu\text{m}$). Comprendido por los estadios iniciales de alacha y melva, y larvas de sardina hasta los 10 mm SL.

-2: Dieta basada en presas pequeñas e intermedias (100-300 μm). Este grupo lo integran los estadios iniciales de merluza, los estadios intermedios de alacha y melva, la sardina desde los 10 mm SL y todo el rango de tallas estudiado de la anchoa.

-3: Dieta basada en presas intermedias (200-400 μm). Grupo comprendido por todos los estadios de la merluza salvo el inicial.

-4: Dieta que incorpora presas grandes ($> 400\ \mu\text{m}$). Las larvas que ingieren las presas más grandes de este estudio son los estadios más desarrollados de alacha y melva.

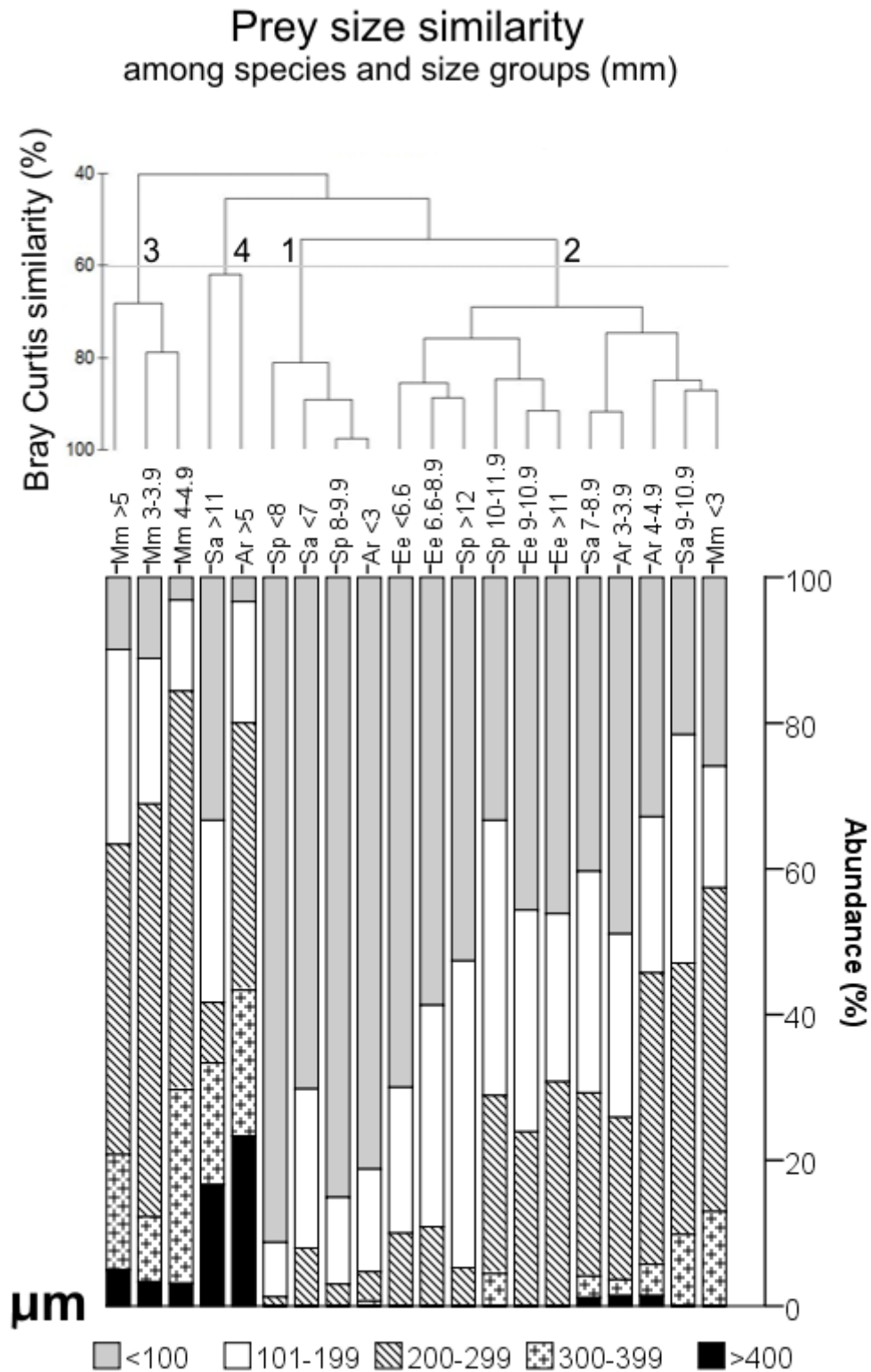


Figura 2. Análisis de similitud del tamaño de presas (μm) en la dieta de las 5 especies en sus 4 estadios de desarrollo (mm SL) y gráfico de barras asociado con las clases de tamaños de presa que contribuyen a esa similitud; Similarity index of prey size in larval size classes (mm SL) of the 5 species and bar chart associated with the prey size that contribute to the similarity.

Observando con más detalle cómo el tamaño máximo de presa se ajusta al tamaño de la boca de las larvas (Fig. 3), tan solo en el caso de las merluzas pequeñas vemos que ambos límites estén próximos, en cambio, para el resto de especies y estadios, las larvas ingieren presas con tamaño menor del que podrían comer según su capacidad bucal. La preferencia por presas que son mas pequeñas que el máximo que teóricamente pueden ingerir probablemente se deba a la dificultad para capturar, ingerir y digerir a las presas grandes (Wanzenböck, 1995).

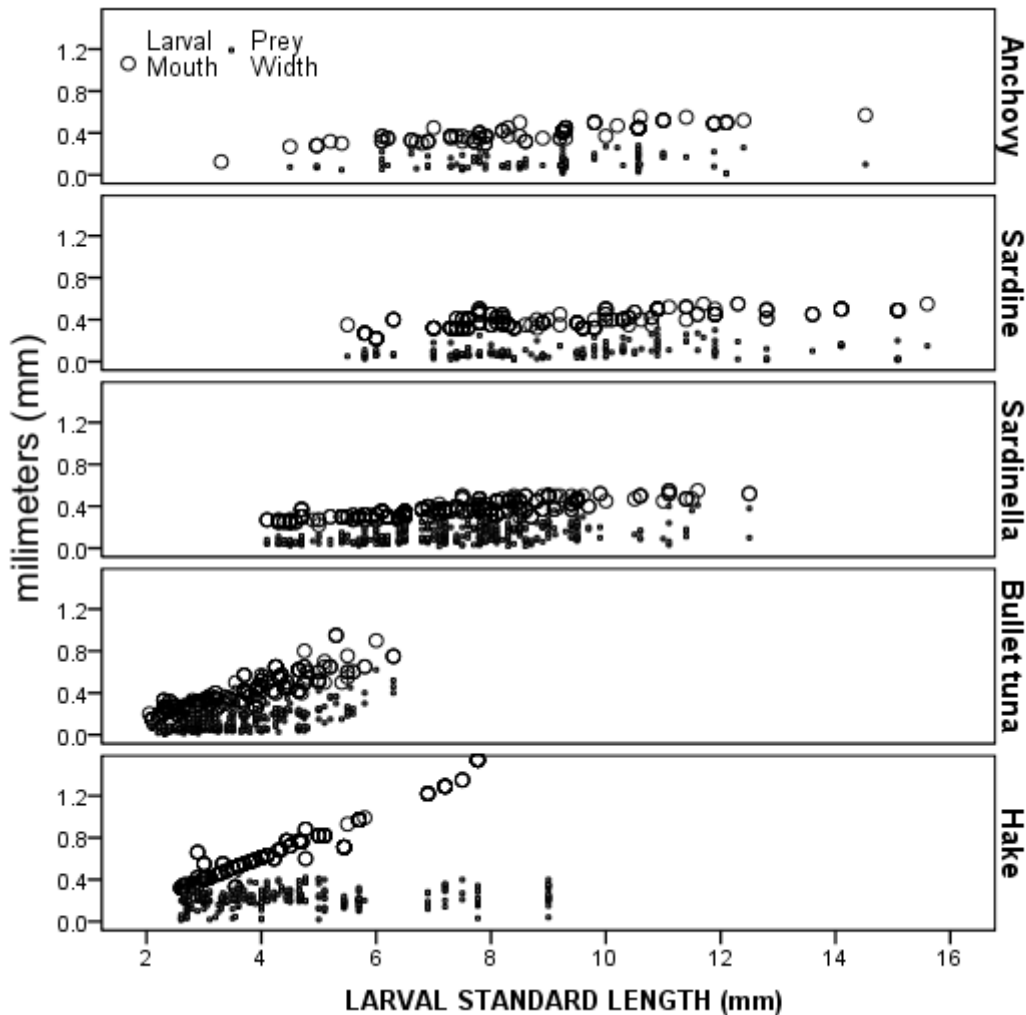


Figura 3. Relación ontogenética entre el tamaño de la boca de la larva (anchura, mm) y la longitud estándar de la larva, círculos blancos; y entre la anchura de las presas (mm) y la longitud estándar de la larva, círculos negros; Ontogenetical relationship between larval mouth size (width, mm) and standard length, white circles; and between prey width (mm) and larval standard length, black circles.

En el capítulo 2 de Resultados, en las figuras 3 (anchoa y sardina, cap. 2.2.1), 4 (alacha, cap. 2.2.2), 4 (melva, cap. 2.3.1) y 1 (merluza, cap. 2.3.2) se observa el número de presas que ingieren las larvas a lo largo del desarrollo, mientras que en las figuras 4 (anchoa y sardina, cap. 2.2.1), 5 (alacha, cap. 2.2.2), 6 (melva, cap. 2.3.1) y 3 (merluza, cap. 2.3.2) se observa el tamaño de las presas ingeridas en función de la longitud estándar de la larva. Si comparamos a los clupeiformes se observan patrones diferentes. La anchoa aumenta levemente el número de presas que ingiere

y aumenta el tamaño de ellas de forma suave. La sardina, en cambio, empieza comiendo un alto número de presas pequeñas y a los 10 mm SL invierte la tendencia y pasa a depredar menos presas pero de mayor tamaño y así satisface mejor las necesidades nutricionales de crecimiento. La alacha aumenta rápidamente el tamaño de las presas que ingiere y en torno a los 8 mm SL pasa de ingerir presas pequeñas a un número ligeramente menor de presas de tamaño más grande, las mayores presas de las 3 especies de clupeiformes estudiadas. El patrón de la anchoa y sardina coincide con lo que se ha observado para estas especies en otras zonas (Arthur 1976; Hunter 1977; Conway et al. 1994). Por otro lado las especies de boca grande también muestran patrones distintos entre ellas. La merluza no varía el tamaño de presa pero va aumentando el número de ellas con el crecimiento, hecho común en otras especies de merluzas (Sumida y Moser 1980). En cambio la melva no varía el número de presas con el desarrollo pero cambia de tipo de presas y obtiene la energía a partir de un aumento importante del tamaño de éstas. Este comportamiento último de la melva es similar al descrito en la alacha pero más acentuado y coincide con lo descrito en otros escómbridos de la zona como la albacora (Catalán et al. 2007).

3.3 Éxito alimentario de las larvas de peces y relación con la abundancia de presas en el entorno.

La incidencia alimentaria (Feeding Incidence –FI-) de un grupo de larvas es el porcentaje de larvas de ese grupo que contiene al menos una presa, es decir, la FI representa la cantidad de larvas (en %) que presentan comida en sus tractos digestivos y por tanto no están vacías. Este valor da una información sobre la voracidad de una especie y su habilidad depredadora, y además puede reflejar otras características intrínsecas (tasa de digestión y excreción) o extrínsecas a las larvas (dispersión de las presas).

En este estudio hemos observado que dependiendo de la especie, estos valores pueden ser bajos (bajo porcentaje de larvas con presas en sus digestivos) o altos (alto porcentaje de larvas con presas en sus tractos digestivos). Por un lado estarían la anchoa y la sardina con incidencias bajas, y por otro lado la melva con valores en torno al triple de los clupeiformes mencionados (Tabla 3). En un nivel intermedio a estos dos extremos están la alacha y la merluza. Es conocido que las larvas de los clupeiformes presentan, en general, unos índices bajos. Ya Lebour en 1921 constató este hecho en sardina (*Sardina pilchardus*), arenque (*Clupea harengus*) y espadín (*Clupea sprattus*). En estudios en los que se capturaron más de 13000 larvas de anchoa (*E. mordax*) tan solo 211 presentaron comida (Berner 1959). Las razones que pudieran explicar este hecho son varias: la red podría haber capturado larvas desnutridas o moribundas, los muestreos podrían haber sido durante las horas de no alimentación, las larvas podrían tener una digestión muy rápida y excretar rápidamente las presas, o estos bajos valores podrían ser una ocurrencia normal en estas especies (Schumann 1963). Sin embargo, estudios posteriores han descartado varias de estas razones quedando como más fundamentada la explicación que se refiere a que los clupeidos tienen un tracto digestivo recto y sin constricciones que lo dividan y esto conlleva una alta probabilidad

de regurgitación o defecación de las presas en el momento de su captura o fijación (de Ciechomsky 1966; Hay 1981). Aunque de nuestro estudio se derivan observaciones que van en esta dirección hay que señalar que existen otros factores además de la morfología del digestivo de los clupeiformes que les llevan a presentar bajos valores de FI. Este estudio prueba que la alacha, pese a ser un clupeiforme con morfología digestiva similar a la anchoa y la sardina, y capturada en las mismas condiciones que la anchoa, presenta valores que doblan el FI de las anteriores (Tabla 3), por lo que existen también factores intrínsecos a la fisiología digestiva o comportamiento depredador de las larvas de clupeiformes que afectan a este índice.

Por otro lado las larvas de melva y merluza presentaron valores altos de incidencia alimentarias. Estas especies presentan, desde los primeros estadios larvarios, un digestivo ancho, curvado sobre si mismo y dividido en compartimentos con pliegues que además de concederles mayor espacio para acumular un número alto de presas, facilita que las larvas no regurgiten ni defequen durante la captura. Entre las especies estudiadas aquí la melva es la que alcanza las mayores incidencias alimentarias, con valores similares a los de otros escombriformes tanto del Mediterráneo (Catalán et al. 2007) como de otras regiones (Shoji et al. 2001; Llopiz y Cowen 2008). Estas especies se caracterizan por un comportamiento voraz y por altas tasas de crecimiento. Las larvas de *Merluccius merluccius* tienen incidencias alimentarias algo más bajas que las de la melva y que coinciden con lo descrito para las merluzas de otras zonas como la merluza del Pacífico (Sumida y Moser 1980) o del Atlántico (Reiss et al. 2005) o incluso otros gadiformes como el bacalao del Báltico (Voss et al. 2003).

La incidencia alimentaria a lo largo del desarrollo para cada especie también presenta diferencias intraespecíficas (Tabla 3). La anchoa y la merluza son las únicas que presentan un aumento significativo del FI al aumentar de tamaño ($P < 0.05$, Tabla 3), comportamiento esperable puesto que al crecer las larvas se hacen más hábiles para detectar y capturar las presas. La melva no varía sus valores altos con el desarrollo. La sardina y la alacha (Tabla 3), en cambio, presentan una disminución (no significativa) de la FI con el desarrollo, probablemente porque cambian de tipo de presa. Esta disminución de la incidencia alimentaria en las larvas mas grandes además de estar relacionada con el cambio de presa, que implica un aprendizaje de la captura de las nuevas presas más móviles y fallos en su captura, también ha sido relacionada con tasas digestivas mayores que implican defecaciones más rápidas, o incluso con una densidad menor de presas grandes en el entorno de las larvas (Hunter 1972).

Como se ha mencionado al principio de esta sección, la incidencia alimentaria también puede estar relacionada con factores extrínsecos a las larvas como la dispersión/densidad del alimento. Los organismos del plancton no están repartidos uniformemente en el mar sino que forman agregaciones (McGurk 1986). En función de la estructura espacial de las presas la alimentación se puede ver favorecida o por el contrario perjudicada. En las larvas de clupeiformes se ha observado una alimentación más eficiente dentro de una agregación de presas (las larvas depredan una presa y rápidamente se mueven en ese entorno para capturar una nueva presa, pese a no haber defecado la primera, de este modo aprovechan el ambiente tróficamente favorable) (Schumann 1963). Son

Tabla 3. Incidencia alimentaria para las 5 especies en sus distintos grados de desarrollo larvario y diferencias intraespecíficas. N with prey, número de larvas con alguna presa; FI (%), Incidencia alimentaria, Pearson r , coeficiente de Pearson; Sig. (2-tailed) P , Grado de significancia de las anovas; Feeding incidence (FI %) and intra-specific differences.

| □Species | Size Class (mm) | Total larvae | N with prey | FI (%) | Pearson r | Sig. (2-tailed) P |
|--------------------|-----------------|--------------|-------------|-------------|-------------|---------------------|
| Anchovy | <6.6 | 50 | 8 | 16 | 0.97* | 0.03 |
| | 6.6-8.9 | 134 | 37 | 27.6 | | |
| | 9-10.9 | 95 | 33 | 34.7 | | |
| | ≥11 | 19 | 11 | 57.9 | | |
| | <i>Total</i> | 298 | 89 | 29.9 | | |
| Sardine | <8 | 48 | 21 | 43.8 | -0.74 | 0.26 |
| | 8-9.9 | 88 | 23 | 26.1 | | |
| | 10-11.9 | 57 | 21 | 36.8 | | |
| | ≥12 | 31 | 6 | 19.4 | | |
| | <i>Total</i> | 224 | 71 | 31.7 | | |
| Sardinella | <7 | 39 | 26 | 66.7 | -0.45 | 0.55 |
| | 7-8.9 | 52 | 40 | 76.9 | | |
| | 9-10.9 | 60 | 41 | 68.3 | | |
| | ≥11 | 16 | 10 | 62.5 | | |
| | <i>Total</i> | 167 | 117 | 70.1 | | |
| Bullet tuna | <3 | 70 | 58 | 82.9 | 0.41 | 0.59 |
| | 3-3.9 | 50 | 47 | 94.0 | | |
| | 4-4.9 | 27 | 23 | 85.2 | | |
| | ≥5 | 23 | 21 | 91.3 | | |
| | <i>Total</i> | 170 | 149 | 87.6 | | |
| Hake | <3 | 36 | 20 | 55.5 | 0.97* | 0.034 |
| | 3-3.9 | 30 | 24 | 80.0 | | |
| | 4-4.9 | 16 | 15 | 93.7 | | |
| | ≥5 | 14 | 13 | 92.8 | | |
| | <i>Total</i> | 96 | 72 | 75.0 | | |

varios los autores que han encontrado correlación positiva entre la incidencia alimentaria de larvas de clupeiformes y la disponibilidad de alimento (Arthur 1976 y referencias citadas allí; Bagarinao y Hunter 1983). Además, existen procesos oceanográficos que pueden influir también en la relación entre las larvas y sus presas, mejorando la interacción o perjudicándola. Frentes, giros ciclónicos, turbulencia... son algunos de los factores que pueden influir en el éxito alimentario larvario.

En esta tesis se ha estudiado también este aspecto para ver si existe relación entre la abundancia de las principales presas en el medio (ind/m³) y la intensidad alimentaria de las larvas, medida a través del número de presas ingeridas y el % de digestivo lleno de las larvas (Gut Fullness), calculado para las estaciones donde aparecieron las larvas. El número de presas dentro de los digestivos y el % de digestivo lleno mostraron similares resultados y una fuerte correlación positiva entre sí, por lo que se decidió presentar los resultados sólo con el número de presas por ser este índice más objetivo (Tabla 4). La intensidad alimentaria de los clupeiformes aparece relacionada con la abundancia de nauplios de copépodos (Tabla 4), que son una presa seleccionada e ingerida en alto número en los primeros estadios larvarios. Cabe señalar que la actividad trófica de la anchoa y la alacha muestra además una mayor relación positiva con la abundancia del cladóceros *Evadne* spp. (Tabla 4), presa estacional que se presenta en nuestra zona de estudio a la vez que las larvas de anchoa y alacha, y es la más consumida y seleccionada por las larvas de tamaño medio de estas

especies. En cambio, la actividad trófica de la sardina responde positivamente a la abundancia de copépodos calanoides y harpacticoides, que también son presas seleccionadas y abundantes en la dieta de las larvas de sardina de tamaño pequeño y mediano (Tabla 2). A diferencia de lo observado en los clupeiformes, en este estudio no se ha visto que la abundancia de ninguna presa se relacione de forma positiva con la intensidad alimentaria de la melva y la merluza (Tabla 4), especies que tienen un éxito alimentario alto (número de presas e incidencia alimentaria).

A raíz de estos resultados podría decirse que la diferencia en la relación entre el éxito alimentario y la abundancia de presas entre los dos grupos de larvas (estilizadas y con tubo digestivo rectilíneo (clupeiformes), frente a larvas de cuerpo grueso y tubo digestivo compacto (melva y merluza)), pueda tener también una explicación en las diferentes estrategias de natación para la captura de presas. Las larvas de clupeiformes tienen velocidades de natación más bajas que los escómbridos y si fallan en el ataque de una presa, no persisten y se dirigen a otras del entorno y por tanto dependen de una alta concentración de presas para asegurarse el éxito en la captura e ingestión, mientras que los escómbridos tienen mayor velocidad y maniobrabilidad en su natación y si fallan en el ataque a una presa repiten hasta capturarla (Hunter 1980), con lo que no serían tan dependientes de una elevada concentración de presas en el entorno como los clupeiformes para tener éxito alimentario. Nuestros resultados de las especies de cuerpo robusto no concuerdan con los de Young y Davis (1990), que encontraron una disminución de la FI en larvas de albacora (*Thunnus albacares*) cuando la densidad de presas era baja.

Tabla 4. Grado de relación entre la abundancia de las presas más importantes en el medio y la intensidad alimentaria en cada una de las especies estudiadas; Relationship between prey abundance in the environment and larval feeding intensity in each species (*: $P < 0.05$, **: $P < 0.01$).

| Pearson Correlation r | | | | | | |
|--|---------------|------------|------------|---------------|-------------------------------------|------------------|
| <i>Abundancia Intensidad alimentaria</i> | Codonellopsis | Nauplius | Calanoids | Harpacticoids | Cladocerans (<i>Evadne</i> spp) | Appendicularians |
| Anchovy | 0 | 0.129* | 0.090 | 0.105 | 0.258** | -7.459E-02 |
| Sardine | 0.078 | 0.157** | 0.181** | 0.257** | -5.755E-02 | 0.052 |
| Sardinella | 0.093 | 0.141* | -1.161E-01 | 0.112 | 0.255** | -0.172* |
| Bullet tuna | -4.356E-03 | -3.929E-02 | -0.171* | -1.192E-01 | 0.003 | -0.240** |
| Hake | 0 | 0.017 | -7.850E-02 | -1.883E-01 | -3.888E-02 | -1.518E-01 |

3.4 Nicho trófico y solapamiento de la dieta

Una vez descrita la composición de la dieta tanto en tipo como en tamaño de presa de las cinco especies a lo largo de su desarrollo pasamos a analizar las estrategias tróficas de las especies estudiadas y sus interacciones para ver si existe posibilidad de competencia por el alimento. Ya se ha discutido en los apartados anteriores la importancia que el tamaño de la presa juega a lo largo del desarrollo de cada especie. El rango de tamaño de presas encontrado en los digestivos se usa a menudo como un descriptivo de la amplitud de la dieta de las especies de teleósteos. En este apartado se discuten las estrategias de especialización o generalización en el tamaño de presa de cada especie durante la ontogenia y posteriormente se analiza el solapamiento de la dieta a partir de la frecuencia de los tipos de presa entre pares de especies. Con estas dos medidas se discutirán las interacciones entre las especies y la posibilidad de competencia por el alimento.

El grado de especialización o generalización en la dieta de las larvas a partir del tamaño de las presas lo hemos determinado mediante la amplitud del nicho trófico descrita por Pearre (1986) (Fig. 4). Un valor alto del nicho trófico por parte de un grupo indica que esas larvas explotan una gran variedad de tamaños de presa disponibles en el medio (dieta generalista), mientras que un nicho trófico bajo hará referencia a que esas larvas explotan una pequeña porción de tamaños de presa que hay en ese ambiente (dieta especializada).

El índice de Pearre mide la desviación estándar del logaritmo del tamaño de la presa (SLH) por lo que se hace independiente del tamaño de muestra, y aquí se ha tomado a la anchura de presa como indicador del tamaño por ser la característica limitante para las larvas a la hora de ingerir el alimento. Los enfoques tradicionales de análisis de dietas suelen hacer uso de la amplitud de dieta en base al rango de tamaño de los organismos encontrados en los contenidos digestivos (Hunter 1981). Pese a que está aceptado de forma general que el tamaño medio de presa incrementa con el desarrollo de la larva, no existe consenso sobre como varía la amplitud de nicho de las larvas (SLH). Mientras que algunos autores afirman que permanece constante conforme la larva crece (Pearre 1986; Sabatés y Sáiz 2000), otros autores han comprobado que este patrón no es universal y en algunas especies sí que varía (Pepin y Penney 1997; González-Quirós y Anadón 2001).

Las especies de nuestro estudio no se comportan de igual forma y mientras unas muestran cambios en su nicho trófico, otras no muestran ningún patrón. Entre los clupeiformes, la anchoa y alacha apenas varían su amplitud de nicho, en cambio, la sardina a pesar de que es la que presenta los valores mas bajos de amplitud de nicho en los primeros estadios, muestra un aumento significativo en las larvas más grandes lo que indica que al avanzar el desarrollo aumentan el espectro de tallas que ingieren, gracias a una generalización de la dieta (Fig. 4). Esto se debe a que las larvas más grandes capturan tanto copépodos calanoides como pequeños ítems inferiores a 20 μm . La tendencia de las larvas de sardina es contraria a la que se observa en las especies de boca grande como la melva y la merluza, que presentan una disminución (aunque no es significativa) de la amplitud de nicho en los estadios larvarios mas avanzados porque dejan de ingerir presas pequeñas poco nutritivas y se especializan en presas grandes y nutritivas. El significado ecológico

que esto tiene es que aquellas especies como la merluza y la melva que disminuyen su amplitud de nicho en los estadios más desarrollados están restringidas a un menor número de recursos y por tanto serán más vulnerables a factores que afecten a la abundancia de presas.

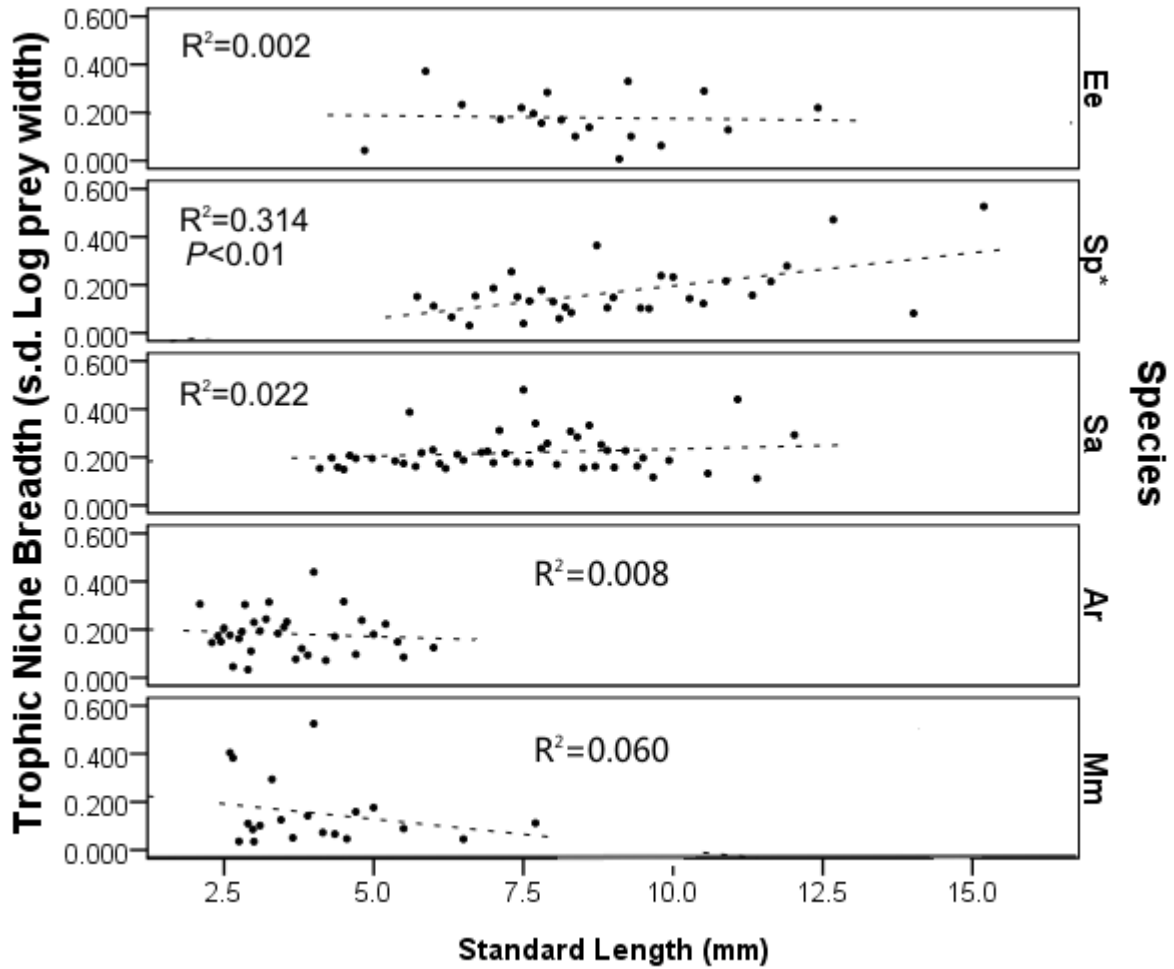


Figura 4. Amplitud del nicho trófico expresado como desviación estándar del logaritmo de la anchura de las presas a lo largo del desarrollo larvario; Trophic niche breadth (Log SD prey width) along larval development.

Por otro lado hemos analizado el solapamiento de la dieta entre pares de especies mediante el índice simplificado de Morisita o índice de Morisita-Horn (Horn 1966) (Tabla 5). Este índice se define como $CH = 2(\sum p_{ij}p_{ik}) / (\sum p_{ij}^2 + \sum p_{ik}^2)$, donde p_{ij} = proporción de la presa “i” del total de comida usada por la especie “j”; p_{ik} = proporción de la presa “i” del total de comida usada por la especie “k”, y Σ = sumatorio de todos los tipos de presa en la dieta de cada especie. Se observó una diferencia clara entre las especies de otoño que no mostraron solapamiento ninguno (sardina y merluza tienen dietas distintas porque explotan distintos tipos de presa) frente a las especies de verano que sí mostraron solapamiento en distinta medida. La alacha converge con la anchoa y la melva en los ítems de los que se alimenta, presentando un alto índice de solapamiento con cada una de las otras especies (Tabla 5). En cambio, aunque las larvas de anchoa y melva también presentan solapamiento de dieta, éste es menor entre ellas que entre las otras especies de verano (Tabla 5) debido a que en las presas de la anchoa se incluye una especie poco explotada por la melva y alacha: el copépodo harpacticóide *Microsetella rosea*. La convergencia de la dieta es más acentuada entre las especies más oportunistas, melva y alacha, que probablemente tienen unos requerimientos energéticos altos, porque son las especies que muestran mayor incremento en el tamaño de presa y que tienen una dieta más variada. También el solapamiento es alto aunque en menor medida entre las especies de morfología similar que aparecen conjuntamente, anchoa y alacha, por tener limitaciones en el tamaño de boca similares durante parte periodo larvario, sobre todo en los primeros estadios. Resumiendo, la alacha presenta el mayor grado de solapamiento de dieta con las especies que coinciden temporalmente con ella y la merluza es la que presenta el menor grado de solapamiento con cualquiera de las otras especies.

Tabla 5. Índice de Morisita-Horn para el estudio del solapamiento en la dieta de las larvas de las 5 especies estudiadas; Morisita-Horn index for diet overlap in the larvae of the 5 species.

| DIET OVERLAP | | | | | |
|---------------------|----------------|----------------|-------------------|--------------------|-------------|
| HORN Index | Anchovy | Sardine | Sardinella | Bullet tuna | Hake |
| Anchovy | * | 0.6096 | 0.8381 | 0.6937 | 0.2309 |
| Sardine | | * | 0.5734 | 0.5383 | 0.3726 |
| Sardinella | | | * | 0.8693 | 0.2689 |
| Bullet tuna | | | | * | 0.1495 |
| Hake | | | | | * |

Grey cells for not co-occurring species. Values >0.6 mean overlap. Black values for strong overlap.

Para determinar si entre las especies que explotan los mismos recursos existe competencia por el alimento hay que tener en cuenta la distribución espacio-temporal de cada una de ellas y la distribución y densidad de las presas. Centrándonos en la situación del área de estudio en junio del 2005, periodo en que coinciden las larvas de las especies que tienen solapamiento alto en la dieta (anchoa, alacha y melva), se observa que todas presentan preferencia por presas como los nauplios de copépodos, ingiriéndolos en mayor proporción que la que hay en su entorno. Según la teoría de la búsqueda de comida óptima (Gerking 1994), si una especie explota un determinado recurso de forma más intensa que otros recursos que existen en el entorno de forma más abundante, es porque *a priori* no hay limitación de dicho alimento (e.g. Laroche 1982), y por tanto no habría competencia por el alimento. En cambio, si el alimento fuera escaso las larvas de peces capturarían lo disponible en el medio y por tanto no seleccionarían a sus presas. A partir de esta teoría y nuestros resultados, podemos decir que pese a que la anchoa y alacha de nuestro estudio mostraron un importante solapamiento espacial en su distribución horizontal y tienen solapamiento en la dieta, la competencia por el alimento sería descartable en las condiciones estudiadas, pero ante un hipotético caso de escasez de presas las larvas de estas especies serían las primeras en competir por el alimento.

Las tres especies estudiadas para el periodo de verano mostraron una amplia distribución horizontal con un importante solapamiento (Capítulo 2.1). En la vertical las tres especies también presentan solapamiento, distribuyéndose en los primeros 30 m de la columna de agua. La melva es la más superficial puesto que no pasa de los primeros 10 m, la anchoa tiene una profundidad media de 20 m y la alacha se concentra más en el nivel intermedio (15 m). Las máximas concentraciones de larvas también coinciden con la zona de máxima biomasa de micro y mesozooplankton y con la distribución horizontal de sus presas (nauplios y postnauplios de copépodos (calanoides) y del cladóceros *Evadne* spp. (Capítulo 2.1)). La coincidencia de anchoa y alacha en la zona de estudio, a diferencia de lo que es habitual en la región (Palomera y Sabatés 1990; Sabatés et al. 2008), se debe a la presencia de aguas continentales en la zona de plataforma al norte del delta del Ebro, que redundan en una mayor abundancia de zooplankton, lo que probablemente contribuya a constituir un ambiente tróficamente adecuado para permitir el solapamiento espacial entre estas especies. De las 3 especies, la anchoa es la más abundante con diferencia mientras que la alacha y melva tienen densidades de uno o dos ordenes de magnitud inferiores. Son precisamente las especies menos abundantes las que presentan una dieta más generalista.

Con respecto a las especies de otoño, la sardina y la merluza mostraron coincidencia en su distribución horizontal, pero en menor medida en la vertical, ya que la merluza se localiza a mayores profundidades (hasta 70 m frente a los 30 m (día) y 50 m (noche) de la sardina (Capítulo 2.1)). Este hecho sumado a que estas dos especies difieren en su dieta indica que no explotan el mismo nicho trófico, mientras que las especies de verano sí que explotan recursos similares, aunque no se ha evidenciado limitación de alimento ni competencia.

3.5 Desarrollo de las estructuras relacionadas con la alimentación y estrategias tróficas de larvas de peces.

Cuando comparamos la dieta de las especies tratadas en esta tesis se observa que hay una diversidad trófica. Ya se han discutido los hábitos alimentarios en relación a la disponibilidad de presas en el ambiente. La pregunta siguiente es ¿está relacionada esta diversidad trófica con las características morfológicas de cada especie? Es bastante obvio que la forma de los peces indica, hasta un cierto grado, las capacidades/habilidades que presentan a la hora de capturar presas. La morfología nos puede indicar por tanto qué estrategias usa cada especie y el nicho trófico que ocupa en el ecosistema (Wainwright y Richard 1995). En este apartado se discute la relación entre la dieta de las especies estudiadas y la morfología y funcionalidad de estructuras que determinan la capacidad depredadora de las larvas. El tamaño de la lente ocular y la agudeza visual, el tamaño y la tasa de crecimiento de la boca, y la morfología del digestivo son los indicadores que se han tomado para examinar las diferencias en los patrones alimentarios entre las especies.

El sistema visual

La mayoría de las larvas son depredadores visuales (Hunter 1981). La mayor parte de las especies marinas eclosionan con una retina apenas desarrollada y es al inicio de la alimentación exógena cuando esta retina comienza a ser funcional pese a que la estructura suele ser muy básica y estar formada por un solo tipo de fotorreceptor, los conos simples. Durante el desarrollo larvario esta capacidad sensorial se verá mejorada al aparecer otras estructuras como los conos dobles, ordenación de los conos en mosaico, bastones en algunas especies, etc. La agudeza visual medida como la densidad angular de los conos ($10'$) va aumentando con el crecimiento larvario, y permite detectar presas pequeñas y, sobre todo, permite detectar a las presas a mayor distancia. Los patrones diarios de alimentación señalan a la gran mayoría de especies con hábitos alimentarios restringidos a las horas de luz. La falta de bastones en la retina no les permite detectar las presas en oscuridad. No suele ser hasta las fases juveniles cuando aparecen estos fotorreceptores que permitirán una mejor visión en condiciones de poca luz. La mejora de la detección de las presas con el desarrollo se traduce en un incremento del éxito alimentario y en una mejor capacidad de detección y escape de posibles depredadores.

En esta tesis se ha estudiado la anatomía del ojo de la anchoa, sardina, alacha, melva y merluza a través de la histología para poder ver cómo se desarrolla la visión durante la ontogenia. Las características elegidas han sido el tamaño de la lente y la densidad angular de conos (agudeza visual) (Fig. 5). Un valor más alto en estas características está relacionado con un estímulo de mayor número de fotorreceptores que llevan a una mejor discriminación de los objetos y a mayor distancia (Hairston et al. 1982).

Los patrones alimentarios (FI nocturno frente al diurno) y la morfología de la retina (presencia de bastones) de las cinco especies estudiadas caracterizan a los tres clupeiformes y a la melva como especies de hábitos diurnos (Capítulo 2.2 y 2.3.1) mientras que la merluza es más bien crepuscular (Capítulo 2.3.2). La agudeza visual no ha sido calculada para la merluza, pero al tener hábitos crepusculares puede dejarse fuera de la comparación que aquí se hace entre el resto de especies (Fig. 5).

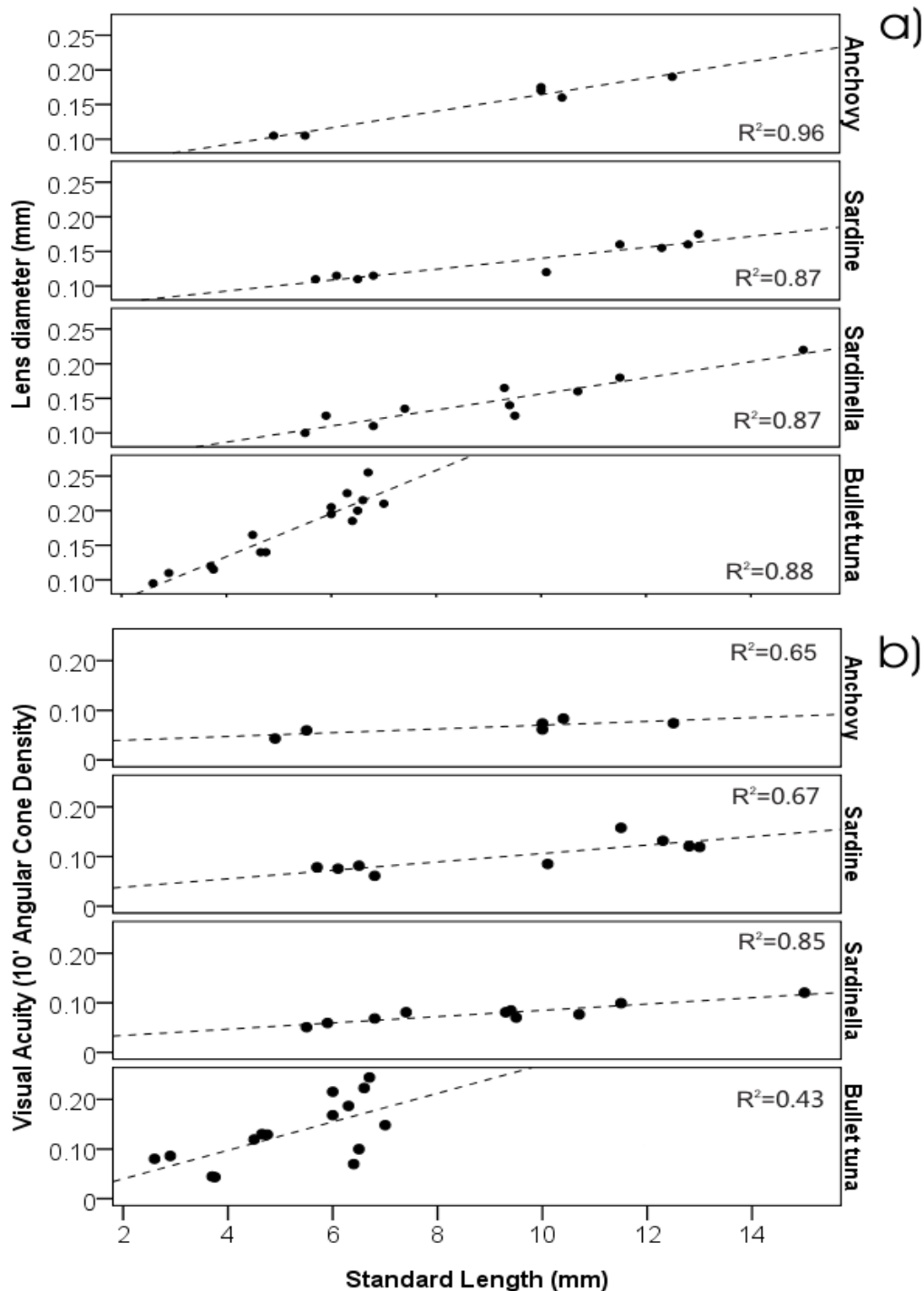


Figura 5. Desarrollo ontogenético de la visión en larvas de anchoa, sardina, alacha y melva. a) Relación del tamaño del cristalino (mm) con la longitud estándar de la larva (mm); b) Aumento de la agudeza visual (expresada como densidad angular de los conos en un arco de 10°) con la longitud de las larvas (mm); Ontogenetical visual development for anchovy, sardine, round sardinella and bullet tuna. a) lens size and standard length relationship; b) visual acuity (10° Angular cone density) increase with larval length (mm).

El tamaño del ojo y de la lente va a determinar la cantidad de fotorreceptores que tiene una especie, una lente más grande implica más conos estimulados y por tanto las larvas tendrán una mejor calidad en la formación de la imagen. La densidad de conos por superficie por su parte se relaciona con la nitidez de la imagen que se obtiene puesto que son más células las que intervienen en el proceso de la visión. Tanto la melva como la merluza son las especies que tienen el tamaño de la lente más grandes (Fig. 5a), señalándolas *a priori* como las especies con una visión mejor que los clupeiformes. Al comparar la agudeza visual entre la melva y los clupeiformes se observa la ventaja que tiene la melva frente a las otras especies con valores más elevados a lo largo de todo el periodo larvario y una tasa de aumento de esta característica mayor (Fig. 5b).

El aparato bucal

Durante la primera etapa larvaria es cuando los peces presentan valores más altos de crecimiento de aquellas estructuras que tienen prioridad para poder alimentarse y evitar la depredación. En la mayor parte de los teleósteos los mayores coeficientes de crecimiento tras la eclosión corresponden a las regiones cefálica y postanal (Osse et al. 1997).

Durante la primera etapa larvaria el crecimiento de la cabeza suele presentar una alometría positiva respecto a la longitud del cuerpo, lo cual está relacionado con un incremento en la capacidad de ingestión de presas. Las larvas en general tienden a seleccionar preferentemente presas grandes, dentro del rango que su boca les permite. Un incremento del tamaño de la boca de la larva les permitirá incrementar el tamaño de presa a ingerir (Bremigan y Stein 1994) y con el consecuente incremento en el contenido calórico. El tamaño de la boca varía no solo entre especies, sino también dentro de una misma especie a lo largo del desarrollo larvario. Las especies estudiadas en esta tesis se pueden clasificar en dos grupos: especies con boca grande (melva y merluza) y especies con boca pequeña (los tres clupeiformes). El crecimiento de la boca con la ontogenia no es paralelo y las especies que nacen con boca grande son las que además tienen un crecimiento más rápido de la boca respecto al cuerpo (alometría positiva de la boca) a lo largo de la etapa larvaria estudiada (Tabla 6). En el caso de los clupeiformes el tamaño de boca es similar entre ellos: la alacha es la que presenta un crecimiento de la boca más rápido y la sardina el más lento, y esto concuerda con que la alacha es la que captura presas más grandes y la sardina las presas más pequeñas de las tres especies (Figs. 4 y 5, Cap. 2.2.1 y 2.2.2 respectivamente; Tabla 3 –Cap. 2.2.1-). En cambio, este paralelismo no se da cuando se comparan las especies de boca grande, y la merluza que es la que se caracteriza por la boca y alometría mayor ingiere presas más pequeñas que la melva.

Para poder capturar con éxito presas grandes y móviles además del tamaño de la boca es necesario que estén desarrollados los anclajes músculo-esqueléticos que aseguran también la correcta funcionalidad del aparato bucal (Turingan et al. 2005). El hecho de que en nuestro estudio hayamos observado que larvas de especies con tamaño de boca similar ingieren presas de distintos tamaños indica que, aunque el tamaño de boca es un indicador del tamaño relativo de presa,

no sirve por si solo para predecir el espectro de tallas de cada especie, si no que otros factores deben influir también a la hora de seleccionar presas. Tal vez las diferencias de dieta entre los clupeiformes podrían encontrar en la funcionalidad del aparato bucal otro motivo que justifique las diferencias en las estrategias de alimentación ya que la sardina hasta los 10 mm SL basa su dieta en presas pequeñas y poco móviles, como los tintínidos, y de esta forma se desmarca respecto a los hábitos alimentarios de los otros dos clupeiformes que empiezan ingiriendo presas grandes y móviles en estadios anteriores.

El tracto digestivo

La ingestión, digestión y asimilación de la comida es otro factor clave para el crecimiento y supervivencia de los peces. Durante las fases iniciales las larvas carecen de un estomago funcional y de la mayoría de las enzimas que tendrán los peces en su estado adulto (Zambonino Infante y Cahu 2001). Con el desarrollo el tracto digestivo sufre cambios rápidos, pasando de ser un tubo indiferenciado a una estructura más compleja que permite una buena asimilación del alimento. La eficiencia digestiva difiere entre los distintos taxones en función del metabolismo de cada especie para optimizar su crecimiento (Houde y Schekter 1980) y esto conlleva diferencias también en la estructura y función del sistema digestivo. La observación del tracto digestivo de los clupeiformes se realizó de forma macroscópica con lupa binocular y tan solo en las larvas de melva se estudió el digestivo de forma microscópica. Podemos diferenciar a grandes rasgos entre especies como los clupeiformes que al eclosionar disponen de un tubo digestivo recto sin estructuras diferenciadoras y localizado en la región caudal (Fig. 6), mientras que en la melva y merluza el aparato digestivo es más compacto, se localiza en la zona anterior del cuerpo y es independiente del sistema locomotor. La morfología del digestivo ha sido señalada como uno de los factores que mas influyen en el proceso de alimentación (Blaxter 1986) y esta distinción entre los dos extremos de morfologías del tracto digestivo ya se ha relacionado con valores opuestos de la incidencia e intensidad alimentaria entre clupeiformes y gadiformes o escombriformes (de Ciechowski y Weiss 1974; Hunter 1980 respectivamente). Además en el caso de los clupeiformes diversos autores señalan que la morfología del digestivo les lleva además a evacuar rápidamente y tener bajas tasas de asimilación (de Ciechowsky 1966, Govoni et al. 1986b y referencias allí citadas).

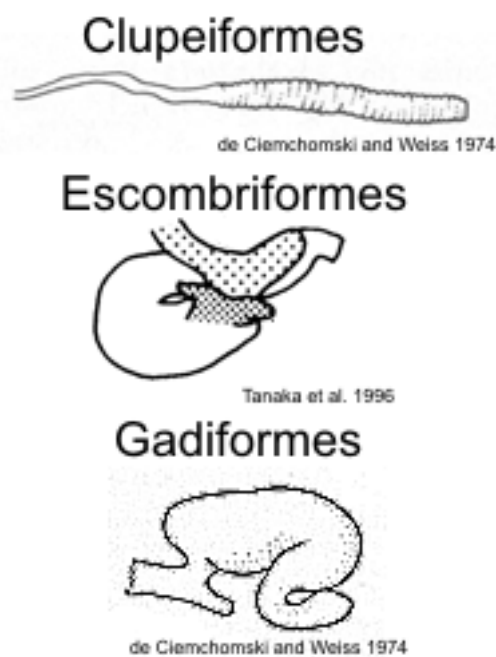


Figura 6. Morfología de los tractos digestivos en larvas de las tres familias de peces estudiadas; Morphotypes of digestive tracts in larvae of the three families studied

Chapter 3

Mientras que los clupeiformes mantienen la morfología de su digestivo igual en la etapa larvaria sin válvulas o constricciones que marquen compartimentos, los tractos digestivos de la melva y la merluza se torsionan en torno a los 3 mm SL, se ensanchan y aparecen varios compartimentos que permiten la acumulación de numerosas presas y evitan el vaciado digestivo durante la captura de las presas. La aparición del estómago, glándulas gástricas y ciegos pilóricos llevan consigo una mejora en la eficiencia de asimilación digestiva (Govoni et al. 1986b). Estas estructuras no aparecen en los clupeiformes hasta los estadios juveniles (O'connell 1976) pero en las larvas de melva si hemos podido observarlas desde los 5 mm SL coincidiendo así con lo observado en otros escómbridos como el carite oriental (*Scomberomorus niphonius*) y el bonito (Shoji y Tanaka 2001; Kaji et al. 2002). Los cambios morfológicos y estructurales del canal alimentario a lo largo del desarrollo de una misma especie pueden reflejarse en cambios de dieta conforme el digestivo se hace más apto para la asimilación de otras presas. En este trabajo tan solo se observó un cambio de dieta claro en las larvas de melva que se especializaron en apendicularias y larvas de peces a partir de la aparición de glándulas gástricas. La piscivoría está asociada a un desarrollo del estómago que los peces no suelen alcanzar hasta la metamorfosis en juveniles, sin embargo, especies de escómbridos como el carite oriental muestran ya una dieta piscívora desde los estadios iniciales que se corresponde con un sistema digestivo desarrollado similar al de los adultos (Shoji y Tanaka 2001), y el desarrollo precoz de estructuras digestivas observadas en la melva no la convierten en una excepción.

Tabla 6. Tabla compilatoria de diversos parámetros morfológicos de las larvas de las 5 especies y de los principales resultados de la ecología trófica obtenidos en esta tesis agrupados en larvas grandes y pequeñas de cada especie; Summary table of larval morphological parameters and main trophic results obtained in

| Developmental stage | Parameter | Anchovy (Ee) | Sardine (Sp) | Round sardinella (Sa) | Bullet tuna (Ar) | Hake (Mm) |
|---------------------------|--|------------------------------|---------------------------------|------------------------------|---|--|
| | N larvae analysed | 353 | 306 | 219 | 207 | 96 |
| | SL range | 2.7-14.5 | 5.5-15.8 | 3.9-14.7 | 1.95-6.7 | 02-Sep |
| | Growth rate | 0.56 ^a | 0.74 ^b | 0.6 ^c | 0.4 ^d | 0.15-0.19 ^e |
| | MW vs SL (b coefficient) | 0.69 | 0.58 | 0.78 | 1.36 | 1.38 |
| Whole SL Range | Body form | Elongate | Elongate | Elongate | Robust | Robust |
| | Attack behaviour | S-Posture | S-Posture | S-Posture | C-Posture | C-Posture |
| | % storage portion of the gut (mid+hindgut) | 42±1.53 | 45±1.20 | 52±1.72 | | |
| | Eyes-Vision | NA | NA | NA | Rod precursors at 4.5 mm SL and double cones at 6 mm SL | Rod precursors at 7 mm SL and no double cones observed |
| 10' Angular Cones density | 0.08±0.028 | 0.10±0.040 | 0.08±0.021 | 0.14±0.072 | | |
| Lens diameter (mm) | 0.15±0.034 | 0.13±0.025 | 0.14±0.035 | 0.17±0.048 | | 0.198 |
| Small larvae | Size Range SL (mm) | 2.75-8.9 | 5.5-9.9 | 3.9-8.9 | 1.95-3.9 | 2-3.9 |
| | Prey Number range | 0-4 | 0-9 | 0-11 | 0-13 | 0-8 |
| | Mean Prey Number | 0.35±0.82 | 1.15±2.25 | 1.9±2.57 | 2.9±2.81 | 2.2±2.11 |
| | Mean Prey Size (µm) | 112±56 | 75±36 | 119±71 | 102±74 | 211±83 |
| | Prey items | Microsetella>Nauplius>Evadne | Tintinnids>Nauplius | Nauplius>Evadne>Microsetella | Nauplius>Appendicularians>Evadne | Clausocalanus, pCalanus |
| Large larvae | Size Range SL (mm) | 9-14.5 | 10-15.8 | 9-14.7 | 4-6.7 | 4-9 |
| | Prey Number range | 0-5 | 0-7 | 0-8 | 0-11 | 0-19 |
| | Mean Prey Number | 0.65±1.12 | 0.5±1.26 | 1.4±2 | 2.8±2.66 | 5.6±5.04 |
| | Mean Prey Size (µm) | 135±75 | 131±74 | 188±89 | 199±122 | 236±82 |
| | Prey items | Microsetella>Evadne>Other CA | Clausocalanus>Nauplius>pCalanus | Evadne>Nauplius>PostN | Evadne>Appendicularians>Nauplius | Clausocalanus, pCalanus |

Note: ; a) Sabatés et al. 2007; b) Catalán et al. 2006 ; c) Balza et al. 2007; d) García et al. -unpublished-; e) Palomera et al. 2005

Chapter 3

A lo largo de este capítulo se ha discutido la dieta y estrategias tróficas de 5 especies de teleósteos durante su ontogenia larvaria para ver qué factores son los que determinan su ecología trófica. A grandes rasgos se puede observar tres tipos de estrategias

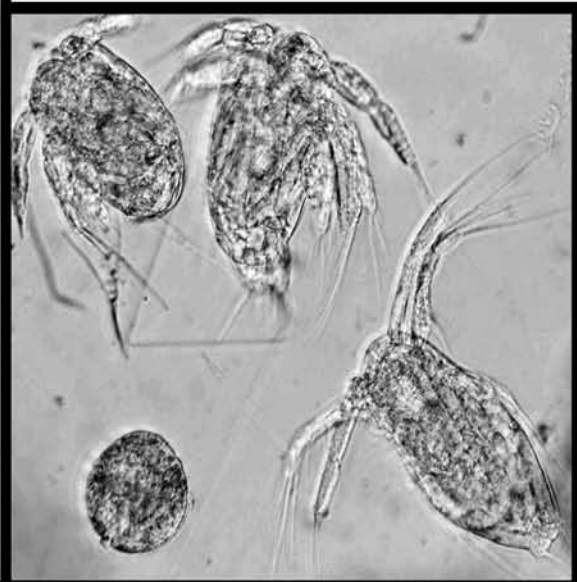
- 1) La que sigue la merluza, que desde el comienzo de la alimentación exógena se especializa en un tipo de presa *Clausocalanus* spp y sólo aumenta el número de copépodos que ingiere para responder al aumento de los requerimientos nutricionales de crecimiento.
- 2) La que siguen la anchoa y sardina, que muestran una baja intensidad alimenticia, y que varían el tamaño y número de presas poco a poco a lo largo del desarrollo sin grandes cambios en la dieta.
- 3) La de la melva y la alacha, que en cambio son oportunistas y en su etapa larvaria ajustan los tipos de presa (y tamaños) conforme mejoran sus habilidades de una forma mucho más marcada que el resto de especies.

Esta clasificación de estrategias tróficas es un poco más compleja que la que Hunter (1980) realizó en base al papel ecológico de larvas de escómbridos y engráulidos al incluir más especies. La morfología opuesta del tipo de digestivo, junto con el tamaño de boca y ojos de las larvas explica las diferencias entre clupeiformes y melva y merluza en lo que se refiere a incidencia alimentaria de la población, tamaños extremos de presas grandes y agudeza visual, pero esto no es suficiente para explicar las estrategias de la alacha que se asemeja mas en sus hábitos alimentarios a la melva que a las especies morfológicamente similares (la anchoa y sardina), así como tampoco sirve para explicar las diferencias de dieta entre merluza y melva pese a que morfológicamente comparten características. Pese a que tanto la melva como la merluza parten de unas características morfológicas mas ventajosas como son el cuerpo robusto, tamaño de boca grande, mayor agudeza visual y digestivos con mayor capacidad de almacenaje, la melva si refleja estas ventajas en unos hábitos predadores intensos y con incorporación de presas más grandes y móviles conforme se desarrolla mientras que la merluza no cambia su dieta pese a que estaría capacitada para detectar y capturar presas mas nutritivas. La merluza parte de un tamaño de boca relativamente grande al eclosionar que le permite ingerir presas grandes desde el comienzo de la alimentación exógena, patrón similar a las especies que nacen con desarrollo directo o con tamaños de larvas grandes como los cótidos (Laroche 1982), a pesar de que al igual que sucede en larvas de bacalao no varían su dieta a lo largo del desarrollo larvario (Voss et al. 2003). Los patrones de la merluza y la alacha del NO Mediterráneo podrían compararse a los de Voss et al. (2003) del mar Báltico, donde también encuentra una dieta más especializada en la especie de boca grande y cuerpo robusto, el bacalao, y una más generalista en el clupeido espadín, afirmando que en caso de cambios ambientales a corto o largo plazo, el espadín puede adaptarse mejor que el bacalao por tener un nicho trófico más amplio. Probablemente la merluza posee otro papel ecológico diferente a los dos establecidos por Hunter (1980) donde las larvas de otros gadiformes (Voss et al. 2003) y de cótidos (Laroche 1982) también podrían incluirse, y la alacha se desmarca de los clupeiformes al presentar características compartidas con la melva.

Seria interesante estudiar el metabolismo de cada especie para ver hasta qué punto la tasa

de crecimiento y los requerimientos nutricionales marcan la dieta e influyen en la similitud de estrategias entre especies. Pese a que el número de presas en los digestivos suele estar relacionado con las tasas de crecimiento larvario en muchas especies, en los clupeiformes sin embargo esta relación no se ha encontrado (Pepin y Penney 2000). Las condiciones de temperatura del entorno puede jugar un papel muy importante en el metabolismo de las especies. Hay que señalar que las especies que se muestran como mas oportunistas (melva y alacha) son justamente las especies con reproducción en verano (Sabatés y Recasens 2001; Ettahiri et al. 2003) y cuyas larvas tienen la distribución vertical más superficial (y por tanto están presentes en la capa de agua de temperatura más elevada), mientras que los gadiformes habitan aguas mas profundas con temperatura más baja y probablemente tengan un metabolismo más bajo que las larvas de especies que habitan las capas más superficiales.

4



CONCLUSSIONS

CONCLUSIONES

1. Existe una alta correlación entre la distribución y abundancia de las larvas de especies costeras y las variables tróficas en los dos periodos del estudio. En el periodo de estratificación (verano), cuando se reproduce un mayor número de especies y se dan las máximas concentraciones de larvas, la biomasa del zooplancton fué más alta que en el periodo de mezcla.
2. La dieta de las larvas de las especies estudiadas no incluye el fitoplancton sino que se centra en el zooplancton. Nauplios, copepoditos y copépodos adultos son la base de la dieta. Éstos elementos junto con el cladóceros *Evadne* spp. son las presas preferidas por las larvas de peces del Mediterráneo noroccidental.
3. La intensidad alimentaria de las larvas de morfología estilizada (clupeiformes) está correlacionada con la abundancia de los organismos que forman parte de su dieta, mientras que en las larvas de morfología robusta (merluza y melva) no se ha observado esta relación. La habilidad natatoria (maniobrabilidad) y el tipo de estrategia de ataque puede estar relacionado con este hecho.
4. Las especies estudiadas se han podido agrupar atendiendo a tres tipos de comportamiento trófico:
 - a. *Merluccius merluccius* desde los primeros estadios se especializa en *Clausocalanus* spp. El único cambio en su dieta es el aumento del número de presas con el desarrollo.
 - b. *Auxis rochei* y *Sardinella aurita* son especies oportunistas que ajustan los tipos y tamaños de presa conforme mejoran sus habilidades.
 - c. *Engraulis encrasicolus* y *Sardina pilchardus* muestran una baja intensidad alimentaria, variando el tamaño, tipo y número de presas, poco a poco, a lo largo del desarrollo.
5. La boca, el sistema visual y el aparato digestivo son estructuras que se relacionan con la alimentación y que hemos podido asociar con el tipo de dieta de cada especie.
6. En los clupeiformes el tamaño de boca restringe el tamaño máximo de presa. En cambio, en las especies de boca grande éste no es un carácter limitante.
7. El desarrollo precoz de la visión y del digestivo de la melva le permite capturar presas poco visibles (como las apendicularias) y digerir presas más nutritivas (como las larvas de peces).
8. Merluza y melva tienen un FI alto comparado con los clupeiformes. La razón es en gran parte debido a la morfología del digestivo, aunque otros factores como la fisiología digestiva o el comportamiento depredador también afectan tal y como lo demuestran los valores altos encontrados en la alacha a pesar de ser un clupeiforme.

Chapter 4

9. Las especies de otoño no mostraron solapamiento en su dieta mientras que las de verano sí; *Sardinella aurita* tiene la dieta muy parecida a *Auxis rochei* y a *Engraulis encrasicolus*, aunque esta última se desmarca ligeramente al ser la única que explota el recurso *Microsetella*. Ante una baja disponibilidad de presas en el ambiente, podrían competir por el alimento.

5



REFERENCES

BIBLIOGRAFÍA

Chapter 5

- Ahlstrom EL and Moser HG. 1976. Eggs and larvae of fishes and their role in systematic investigations and in fisheries. *Rev Trav Inst Pech Marit*, Nantes, 40 (3-4): 379-398.
- Alcaraz M, Calbet A, Estrada M, Marrasé C, Saiz E and Trepát I. 2007. Physical control of zooplankton communities in the Catalan sea. *Prog. Oceanogr.*, 74 (2-3): 294-312.
- Arthur DK. 1976. Food and feeding of larvae of three fishes occurring in the California Current, *Sardinops sagax*, *Engraulis mordax*, and *Trachurus symmetricus*. *Fish. Bull. US*, 74: 517-530.
- Bagarinao T. and Hunter JR. 1983. The visual feeding threshold and action spectrum of northern anchovy (*Engraulis mordax*) larvae. *Calif Coop Ocean Fish Invest Rep*, 14: 245-254.
- Bailey KM and Houde ED. 1989. Predation on eggs and larvae of marine fishes and the recruitment problem. *Adv Mar Biol.*, 25: 1-83.
- Balon EK. 1981. Additions and amendments to the classification of reproductive styles in fishes. *Environ Biol Fish*, 6: 377-389.
- Berland B, Bonin DJ and Maestrini SY. 1980. Azote ou phosphore? Considérations sur le paradoxe nutritionnel de la Méditerranée. *Oceanol Acta*, 3: 135-142.
- Berner L. 1959. The food of the larvae of the northern anchovy *Engraulis mordax*. *Bull. inter-Am, trop. Tuna Commn.*, 4 (1): 3-22.
- Blaxter JHS. 1969. Visual thresholds and spectral sensitivity of flatfish larvae. *J. exp. Biol.*, 51: 321-30.
- Blaxter JHS. 1986. Development of sense organs and behavior of teleost larvae with special reference to feeding and predator avoidance. *Trans Am Fish Soc*, 115: 98-114.
- Borme D, Tirelli V, Brandt SB, Fonda Umani S and Arneri E. 2009. Diet of *Engraulis encrasicolus* in the northern Adriatic Sea (Mediterranean): ontogenetic changes and feeding selectivity. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 392: 193-209.
- Bradford MJ. 1992. Precision of recruitment predictions from early life stages of marine fishes. *Fish. Bull. U.S.*, 90: 439-453.
- Bremigan MT and Stein RA. 1994. Gape-dependent larval foraging and zooplankton size: implications for fish recruitment across systems. *Can J Fish Aquat Sci*, 51: 913-922.
- Buskey EJ, Coulter C and Strom S. 1993. Locomotory patterns of microzooplankton: potential effects on food selectivity of larval fish. *Bull. Mar. Sci.*, 53: 29-43.
- Calbet A, Garrido S, Saiz E, Alcaraz A and Duarte CM. 2001. Annual zooplankton succession in coastal NW Mediterranean waters: the importance of the smaller size fractions. *J. Plankton Res.*, 23: 319-331.
- Calbet A and Saiz E. 2005. The ciliate-copepod link in marine ecosystems. *Aquat Microb Ecol*, 38: 157-167.
- Catalán IA, Alemany F, Morillas A and Morales-Nin B. 2007. Diet of larval albacore *Thunnus alalunga* (Bonnaterre, 1788) off Mallorca Island (NW Mediterranean). *Sci. Mar.*, 71: 347-354.
- Catalán IA, Tejedor A, Alemany F and Reglero P. 2011. Trophic ecology of Atlantic bluefin tuna *Thunnus thynnus* larvae. *J. Fish. Biol.*, 78: 1545-1560.
- Conceição LEC. 1997. Growth in early life stages of fishes: an explanatory model. PhD thesis, Wageningen Agricultural University, The Netherlands

- Conley WG and Hopkins TL. 2004. Feeding ecology of lanternfish (Pisces: Myctophidae) larvae: prey preferences as a reflection of morphology. *Bull. Mar. Sci.*, 75: 361–379.
- Conway DVP, Coombs SH, Fernandez de Puelles ML and Tranter PRG. 1994. Feeding of larval sardine, *Sardina pilchardus* (Walbaum), off the north coast of Spain. *Bol Inst Esp Oceanogr*, 10: 165–175.
- Conway DVP, Coombs SH and Smith C. 1998. Feeding of anchovy *Engraulis encrasicolus* larvae in the northwestern Adriatic Sea in response to changing hydrobiological conditions. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 175: 35–49.
- Cushing DH. 1972. The production cycle and the numbers of marine fish. *Symp. Zool. Soc. London*, 29: 213–232.
- Cushing DH. 1990. Plankton production and year class strength in fish populations: an update of the match/mismatch hypothesis. *Adv Mar Biol*, 26: 249–293.
- de Ciechowski JD and Weiss G. 1974. Estudios sobre la alimentación de larvas de la merluza, *Merluccius merluccius hubbsi* y de la anchoita, *Engraulis anchoita* en el mar. *Physis Rev Asoc Argent Cienc Nat*, 33: 199–208.
- de Ciechowski JD. 1966. Investigations of food and feeding habits of larvae and juveniles of the Argentine anchovy *Engraulis anchoita*. *CalCOFI Reports*, 11: 72–81.
- DeVries DR, Bremigan MT and Stein RA. 1998. Prey selection by larval fishes as influenced by available zooplankton and gape limitation. *Trans Am Fish Soc*, 127: 1040–1050.
- Drenner RW, Strickler JR and O'Brien WJ. 1978. Capture probability: the role of zooplankton escape in the selective feeding of planktivorous fish. *J Fish Res Board Can*, 35: 1370–1313.
- Economou AN. 1991. Food and feeding ecology of five gadoid larvae in the northern North Sea. *ICES J Mar Sci*, 47: 339–351.
- Estrada M. 1996. Primary production in the northwestern Mediterranean. *Sci. Mar.* 60 (2): 55–64.
- Estrada M and Margalef R. 1988. Supply of nutrients to the Mediterranean photic zone along a persistent front. *Oceanol Acta SP*, 9: 133–142.
- Ettahiri O, Berraho A, Vidy G, Ramdani M. and Do chi T. 2003. Observations on the spawning of *Sardina* and *Sardinella* off the south Moroccan Atlantic coast (21–26° N). *Fish Res*, 60: 207–222.
- Fernández de Puelles ML, Pinot JM and Valencia J. 2003. Seasonal and interannual variability of zooplankton community in waters off Mallorca Island: 1994–1999. *Oceanol. Acta.*, 26: 673–686.
- de Figueiredo GM, Nash RDM and Montagnes DJS. 2005. The role of the generally unrecognised microprey source as food for larval fish in the Irish Sea. *Mar. Biol.*, 148: 395–404.
- Font J, Salat J and Tintoré J. 1988. Permanent features of the circulation in the Catalan sea. *Oceanol. Acta.*, 9: 51–57.
- Frank KT and Leggett WC. 1981b. Prediction of egg development and mortality rates in capelin (*Mallotus villosus*) from meteorological, hydrographic, and biological factors. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 38: 1327–1338.
- Fukami K, Watanabe A, Fujita S, Yamaoka K and Nishijima T. 1999. Predation on naked protozoan microzooplankton by fish larvae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 185: 285–291.
- Gerking DS. 1994. *Feeding ecology of fish*. Academic Press, Inc. San Diego, California, 416 pp.
- González-Quirós R and Anadón R. 2001. Diet breadth variability in larval blue whiting as a response to plankton size structure. *J Fish Biol.*, 59: 1111–1125.

Chapter 5

- Govoni JJ, Ortner PB, Al-Yamani F and Hill LC. 1986. Selective feeding of spot, *Leiostomus xanthurus*, and Atlantic croaker, *Micropogonias undulatus*, larvae in the northern Gulf of Mexico. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 28: 175–183.
- Hairston NG Jr, Li KT and Easter SS Jr. 1982. Fish vision and the detection of planktonic prey. *Science*, 218: 1240–1242.
- Hay DE. 1981. Effects of capture and fixation on gut contents and body size of Pacific herring larvae. *Rapports et Proces-Verbaux des Reunions du Conseil International pour l'Exploration de la Mer*, 178: 395–400.
- Hillgruber N, Kloppmann M, Wahl E and Westernhagen H von. 1997. Feeding of larval blue whiting and Atlantic mackerel: a comparison of foraging strategies. *J Fish Biol*, 51 (A): 230–249.
- Hjort J. 1914. Fluctuation in the great fisheries of northern Europe reviewed in the light of biological research. *Rapp. Réun. Cons. perm. int. Explor. Mer.*, 20: 1–228.
- Horn HS. 1966. Measurement of “overlap” in comparative ecological studies. *Am Nat*, 100: 419–424.
- Houde ED. 1987. Fish early life dynamics and recruitment variability, *Am. Fish. Soc. Symp.*, 2 : 17–29.
- Houde ED. 1989. Comparative growth, mortality, and energetics of marine fish larvae: temperature and implied latitudinal effects. *Fish. Bull.*, 87: 471-495.
- Houde ED and Schekter RC. 1980. Feeding by marine fish larvae: developmental and functional responses. *Env. Biol. Fish.*, 5: 315-334.
- Houde ED and Scheckter RC. 1983. Oxygen uptake and comparative energetics among eggs and larvae of their subtropical marine fishes. *Mar Biol*, 72: 283-293.
- Hunter JR. 1972. Culture and growth of northern anchovy, *Engraulis mordax*, larvae. *Fish. Bull. US*, 74: 81–88.
- Hunter JR. 1977. Behavior and survival of northern anchovy, *Engraulis mordax* larvae. *CalCOFI Reports*, 19: 138–146.
- Hunter JR. 1980. The feeding behavior and ecology of marine fish larvae. In *Fish Behavior and its Use in the Capture and Culture of Fishes*, pp. 87–330. Ed. by J. E. Bardach, J. J. Magnuson, R. C. May, and J. M. Reinhart. ICLARM Conference Proceedings, 5: 512 pp.
- Hunter JR. 1981. Feeding, ecology and predation of marine fish larvae. In: Lasker R (ed) *Marine fish larvae: morphology, ecology and relation to fisheries*. Washington Sea Grant Program, University of Washington Press, Seattle, WA, pp. 33–77.
- Johnston IA, Vieira VLA and Temple GK. 2001. Functional consequences and population differences in the developmental plasticity of muscle to temperature in Atlantic herring *Clupea harengus*. *Mar. Ecol., Prog. Ser.*, 213: 285– 300.
- Kaji T, Kodama M, Arai H, Tagawa M and Tanaka M. 2002. Precocious development of the digestive system in relation to early appearance of piscivory in striped bonito *Sarda orientalis* larvae. *Fish. Sci.*, 68: 1212–1218.
- Kendall AW, Ahlstrom EH and Moser HG. 1984. Early life history stages of fishes and their characters. In: Moser HG, Richards WJ, Cohen DM, Fahay MP, Kendall AW and Richardson SI (eds.) *Ontogeny and Systematics of Fishes*. Spec. Publ. Am. Soc. Ichthyol. Herpetol. Pp.11-22.

- Kleppel BS and Burkart A. 1995. Egg production and the nutritional environment of *Acartia tonsa*: The role of food quality in nutrition. *ICES J. Mar. Sci.*, 52: 297-304.
- Kurtz FW and Matsuura Y. 2001. Food and feeding ecology of Brazilian sardine (*Sardinella brasiliensis*) larvae from the southeastern Brazilian Bight. *Rev. bras. oceanogr.*, 49 (1/2): 61-74.
- Laroche JL. 1982. Trophic patterns among larvae of fish species of sculpins (Family: Cottidae) in a Maine estuary. *Fish. Bull.*, 80: 827-840.
- Last JM. 1978. The food of three species of gadoid larvae in the eastern English Channel and southern North Sea. *Mar. Biol.*, 48: 377-386.
- Last JM. 1980. The food of twenty species of fish larvae in the west-central North Sea. *Fish Res*, 60: 1-44.
- Lebour MV. 1921. The food of young clupeoids. *J. Mar. Biol. Ass. U.K.*, 12: 458-467.
- Leggett WC and DeBlois E. 1994. Recruitment in marine fishes: is it regulated by starvation and predation in the egg and larval stages. *Neth J Sea Res*, 32: 119-134.
- Liem KF. 1980. Acquisition of energy by teleosts: adaptive mechanisms and evolutionary patterns. In: Ali MA (ed) *Environmental physiology of fishes*. Plenum, New York, pp 299-334.
- Liem KF. 1990. Aquatic versus terrestrial feeding modes: possible impacts on the trophic ecology of vertebrates. *Am Zool*, 30: 209-221.
- Llopiz JK, Richardson DE, Shiroza A, Smith SL and Cowen RK. 2010. The spatial and trophic niches of larval tunas in the subtropical ocean and the important role of appendicularians. *Limnol. Oceanogr.*, 55: 983-996
- Llopiz JK, and Cowen RK. 2008. Precocious, selective and successful feeding of larval billfishes in the oceanic Straits of Florida. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 358: 231-244.
- Manatunge J and Asaeda T. 1999. Optimal foraging as the criteria of prey selection by two centrarchid fishes. *Hydrobiologia*, 391: 223-240.
- Mark W, Hofer R and Wieser W. 1987. Diet spectra and resource partitioning in the larvae and juveniles of three species and six cohorts of cyprinids from a subalpine lake. *Oecologia*, 71: 388-396.
- May, R. C. 1974. Larval mortality in marine fishes and the critical period concept, J.H.S. Blaxter, Editor, *The early life history of fish*, Springer Verlag, Berlin (1974), pp. 3-19.
- Mazzocchi MG and Ribera d'Alcalà M. 1995. Recurrent patterns in zooplankton structure and succession in a variable coastal environment. *ICES Journal of Marine Science*, 52: 679-691.
- McGurk MD. 1986. Natural mortality of marine pelagic fish eggs and larvae: role of spatial patchiness. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 34: 227-242.
- McKinnon AD, Duggan S, Nichols PD, Rimmer MA, Semmens G and Robino B. 2003. The potential of tropical paracalanid copepods as live feeds in aquaculture. *Aquaculture*, 223 (1-4): 89-106.
- Miller TJ, Crowder LB, Rice JA and Marshall EA. 1988. Larval size and recruitment in fishes: toward a conceptual framework. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 45: 1657-1670.
- Miller, T. J., Crowder, L. B., & Rice, J. A. (1993). Ontogenetic changes in behavioural and histological measures of visual acuity in three species of fish. *Environ Biol Fish*, 37: 1-8.
- Munk P. 1992. Foraging behaviour and prey size spectra of larval herring *Clupea harengus*. *Mar Ecol Prog Ser*, 80: 149-158.

Chapter 5

- Munk, P. 1995. Foraging behaviour of larval cod (*Gadus morhua*) influenced by prey density and hunger. *Mar Biol*, 122: 205–212.
- Munuera-Fernández I and González-Quirós R. 2006. Analysis of feeding of *Sardina pilchardus* (Walbaum, 1792) larval stages in the central Cantabrian Sea. *Sci. Mar.*, 70: 131–139.
- O’Connell CP. 1976. Histological criteria for diagnosing the starving condition in early post yolk sac larvae of the northern anchovy, *Engraulis mordax* Girard. *J. exp. mar. Biol. Ecol.*, 25: 285–312.
- Olivar MP, Emelianov M, Villate F, Uriarte I, Maynou F, Alvarez I and Morote E. 2010. The role of oceanographic conditions and plankton availability in larval fish assemblages off the Catalan coast (NW Mediterranean). *Fish Oceanogr*, 19 (3): 209–229.
- Olivar MP, Sabatés A, Abelló P and García M. 1998. Transitory hydrographic structures and distribution of fish larvae and neustonic crustaceans in the north-western Mediterranean. *Oceanol. Acta.*, 21(1): 95–104.
- Osse JWM, van den Boogaart JGM, van Snik GMJ and van der Sluys L. 1997. Priorities during early growth of fish larvae. *Aquaculture*, 155: 249–258.
- Palomera I and Sabatés A. 1990. Co-occurrence of *Engraulis encrasicolus* and *Sardinella aurita* eggs and larvae in the northwestern Mediterranean. *Sci. Mar.*, 54, 61–67.
- Palomera I and Olivar MP. 1996. Nearshore ichthyoplankton off the Costa Brava (NW Mediterranean). *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.*, 22: 71–75.
- Pankhurst PM. 1994. Age-related changes in the visual acuity of larvae of New Zealand snapper, *Pagrus auratus*. *J Mar Biol Assoc UK*, 74: 337–349.
- Pearre SJ. 1986. Ratio-based trophic niche breadths of fish, the Sheldon spectrum, and the size efficiency hypothesis. *Mar Ecol Prog Ser*, 27: 299–314.
- Pedersen OP, Tande KS, Pedersen T and Slagstad D. 2009. Advection and retention as life trait modulators of capelin larvae – A case study from the Norwegian coast and the Barents Sea. *Fish. Res.*, 97 (3): 234–242.
- Pepin P and Penney RW. 1997. Patterns of prey size and taxonomic composition in larval fish: are there general size-dependent models?. *J Fish Biol*, 51: 84–100.
- Pepin P and Penney RW. 2000. Feeding by a larval fish community: impact on zooplankton. *Mar Ecol Prog Ser*, 204: 199–212.
- Peterson WT and Ausubel SJ. 1984. Diets and selective feeding by larvae of Atlantic mackerel *Scomber scombrus* on zooplankton. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 17: 65–75.
- Pinot JM and Ganachaud A. 1999. The role of winter intermediate waters in the spring-summer circulation of the Balearic Sea - 1. Hydrography and inverse box modeling. *J. Geophys. Res.*, 104 (C12): 29843–29864.
- Purcell J. 1984. Predation on fish larvae by *Physalia physalis*, the Portuguese man of war. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 19: 189–191.
- Pyke GH. 1984. Optimal foraging theory: a critical review. *A. Rev. Ecol. Syst.*, 15: 523–575.
- Reiss C, McLaren I, Avendaño P and Taggart C. 2005. Feeding ecology of silver hake larvae on the Western Bank, Scotian Shelf, and comparison with Atlantic Cod. *J. Fish Biol.*, 66 (30): 703–720.
- Sabatés, A., Salat, J., Palomera, I., Emelianov, M., Fernández de Puellas, M.L. and Olivar, M.P. (2007) Advection of anchovy larvae along the Catalan continental slope (NW Mediterranean).

Fish. Oceanogr., 16(2): 130-141.

Sabatés, A., Zaragoza, N., Grau, C. and Salat, J. 2008. Vertical distribution of early developmental stages in two coexisting clupeoid species, *Sardinella aurita* and *Engraulis encrasicolus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 364: 169-180.

Sabatés, A., Martín, P., Lloret, J. and Raya, V. 2006. Fish warming and fish distribution: the case of the small pelagic fish, *Sardinella aurita*, in the Northwestern Mediterranean. *Global Change Biol.*, 12: 2209--2219.

Sabatés A and Recasens L. 2001. Seasonal distribution and spawning of small tunas (*Auxis rochei* and *Sarda sarda*) in the northwestern Mediterranean. *Sci Mar*, 65: 95–100.

Sabatés A and Saiz E. 2000. Intra-and interspecific variability in prey size and niche breadth of myctophiform fish larvae. *Mar Ecol Prog Ser*, 201: 261–271.

Salat J, García M, Cruzado A, Palanques A, Arín L, Gomis D, Guillén J, de León A, Puigdefábregas J, Sospedra J and Velásquez ZR. 2002. Seasonal changes of water mass structure and shelf slope exchanges at the Ebro shelf (NW Mediterranean). *Cont. Shelf Res.*, 22: 327-346.

Sampey A, McKinnon AD, Meekan MG and McCormick MI. 2007. Glimpse into guts: overview of the feeding of larvae of tropical shorefishes. *Mar Ecol Prog Ser*, 339: 243–257.

Sánchez-Velasco L. 1998. Diet composition and feeding habits of fish larvae of two co-occurring species (Pisces: Callionymidae and Bothidae) in the north-western Mediterranean. *ICES Journal of Marine Science*, 55: 299–308.

Sánchez-Velasco L, Contreras-Arredondo I and Esqueda-Escarcega G. 1999. Diet composition of *Euthynnus lineatus* and *Auxis* sp. larvae (Pisces: Scombridae) in the Gulf of California. *Bull Mar Sci*, 65: 687–698.

Sassa C. 2010. Feeding ecology of *Symbolophorus californiensis* larvae (Teleostei: Myctophidae) in the southern transition region of the western North Pacific. *J. Mar. Biol. Ass. U. K.*, 90:1249-1256.

Scharf FS, Juanes F and Rountree RA. 2000. Predator size-prey size relationships of marine fish predators: interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophic-niche breadth. *Mar Ecol Prog Ser*, 208: 229-248.

Schumann GO. 1963. Some aspects of behavior in clupeid larvae. *Calif. Coop. Ocean. Fish. Invest. Rep.*, X: 71-78.

Shelbourne JE. 1962. A predator-prey size relationship for plaice larvae feeding on *Oikopleura*. *J. mar. biol. Ass. U.K.*, 42: 243-252.

Shirota A. 1970. Studies on the mouth size of fish in the larval and fry stages. *Bull Jpn Soc Sci Fish*, 36: 353-368.

Shoji J, Maehara T, Aoyama M, Fujimoto H, Iwamoto A and Tanaka M. 2001. Daily ration of Japanese Spanish mackerel *Scomberomorus niphonius* larvae. *Fish Sci*, 67: 238–245.

Shoji J, Tanaka H. 2001. Strong piscivory of Japanese Spanish mackerel larvae from their first feeding. *J Fish Biol*, 59: 1682–1685.

Sumida BY and Moser HG. 1980. Food and feeding of Pacific hake larvae, *Merluccius productus*, off southern California and northern Baja California. *Rep. Calif. coop. oceanic Fish. Invest.*, 21: 161-166.

Sundby S and Fossum P. 1990. Feeding conditions of Arcto-norwegian cod larvae compared with

Chapter 5

the Rothschild-Osborn theory on small-scale turbulence and plankton contact rates. *J. Plankton Res.*, 12: 1153-1162.

Turingan RG, Beck JL, Krebs JM and Licamele JD. 2005. Development of feeding mechanisms in marine fish larvae and the swimming behavior of zooplankton prey: implications for rearing marine fishes. *In Copepods in Aquaculture*, pp. 119–132. Ed. by C. S. Lee, P. J. O' Bryen, and N. M. Marcus. Blackwell Publishing Professional, Ames, Iowa, USA.

Uotani I, Matsuzaki K, Makino Y, Noda K, Inamura O and Horikawa M. 1981. Food habits of larvae of tunas and their related species in the area Northwest of Australia. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.*, 47: 1165-1172.

Van Densen WLT and Vijverberg J. 1982. The relations between 0+ fish density, zooplankton size and the vulnerability of pikeperch, *Stizosredion lucioperca*, to angling in the Frisian lakes. *Hydrobiologia*, 95: 321-336.

Viitasalo, M., Flinkman, J., and Viherluoto, M. 2001. Zooplanktivory in the Baltic Sea: a comparison of prey selectivity by *Clupea harengus* and *Mysis mixta*, with reference to prey escape reactions. *Mar Ecol Prog Ser*, 216: 191–200.

Voss, R., Köster, F. W., and Dickmann, M. 2003. Comparing the feeding habits of co-occurring sprat (*Sprattus sprattus*) and cod (*Gadus morhua*) larvae in the Bornholm Basin, Baltic Sea. *Fish Res*, 63: 97–111.

Voss, R., Dickmann, M. & Schmidt, J.O. (2009) Feeding ecology of sprat (*Sprattus sprattus* L.) and sardine (*Sardina pilchardus* W.) larvae in the German Bight, North Sea. *Oceanologia*, 51, 117–138.

Wainwright PC and Richard BA. 1995. Predicting patterns of prey use from morphology of fishes. *Env. Biol. Fish.*, 44: 97–113.

Wanzenböck J. 1995. Changing handling times during feeding and consequences for prey size selection of 0+ zooplanktivorous fish. *Oecologia*, 104: 372–378.

Wittenrich, M. L., Rhody, N. R., Turingan, R. G., and Main, K. L. 2009. Coupling osteological development of the feeding apparatus with feeding performance in common snook, *Centropomus undecimalis*, larvae: identifying morphological constraints to feeding. *Aquaculture*, 294: 221–227.

Young, J. W., and Davis, T. L. O. 1990. Feeding ecology of larvae of southern bluefin, albacore and skipjack tunas (Pisces: Scombridae) in the eastern Indian Ocean. *Mar Ecol Prog Ser*, 61: 17–29.

Zambonino Infante JL and Cahu CL. 2001. Ontogeny of the gastrointestinal tract of marine fish larvae. *Comp Biochem Physiol C*, 130 (4): 477-487.



SUMMARY

RESUMEN

SUMMARY

We have analysed the relationship of the ictioplankton community with its physical and trophic environment in two hydrographical contrasting conditions (summer stratification *versus* autumn mixed column), and we have characterized the larval diet of five teleost species in the NW Mediterranean: the three clupeiform of the region [anchovy (*Engraulis encrasicolus*), sardine (*Sardina pilchardus*) and round sardinella (*Sardinella aurita*)], a small tuna [bullet tuna (*Auxis rochei*)] and the most important demersal species of the region [hake (*Merluccius merluccius*)]. These species have been chosen because they represent two different morphotypes, 1) that of the clupeiforms, which correspond to a stylized larvae with small mouth, long body and digestive tract linked to the tail, and 2) that of bullet tuna and hake, which correspond to a robust larvae with big mouth, robust body and compact digestive tract independent of the tail. Moreover, we have studied the diet variations i) along development, in relation to ii) prey availability and iii) morphology of the feeding-related structures like visual system, mouth and digestive tract.

Feeding is an important aspect of the larval fish ecology that affects the population dynamics (through larval survival and subsequent recruitment fluctuations). The factors that affect the larvae in their prey selection and the feeding strategies have been scarcely studied for these species in the Catalan Sea. These factors can be different depending on the species and can change with ontogeny. The main objective of this Ph.D has been to understand the specific trophic strategies of the larvae of these five important species in Mediterranean fisheries.

We can point out three types of strategies:

- 1) The hake's one, which from the onset specializes feeding in a prey type (*Clausocalanus* spp.) and only increases the number of copepods to respond to the nutritional requirements of growth.
- 2) Anchovy and sardine's type, which show low feeding incidence at the beginning, and they change the size and number of preys step by step along development without showing abrupt changes in the diet.
- 3) Bullet tuna and hake's type, opportunist species which deeply adjust their prey type (and size) in their larval period as they enhance their abilities.

This research has aimed to obtain the basic and necessary information to explain the fish larval distribution and to elucidate the effect of the trophic ecology of several species of fishes in the larval survival. It has been the first time to study these species in the Catalan Sea in relation to the potential prey distribution to evaluate the role of spatial-time match of larvae and preys in the feeding strategies. Moreover, it is the first time that the diet composition of the five species has been studied in relation to the morphology of the feeding-related structures such as the visual

system, the mouth and the digestive tract.

The results of this research highlights that the contrasting morphology of the digestive tract together with the mouth and eyes size can explain the differences in the feeding habits (feeding incidence, size range and visual acuity) among clupeiforms, bullet tuna and hake, but this is not enough to explain the strategies of round sardinella. The feeding habits of this clupeiform is closer to the bullet tuna's than to the morphologically similar species (anchovy and sardine), nor serves to explain the differences between hake and bullet tuna diet despite sharing morphological characteristics. Although both bullet tuna and hake have a more favourable morphological features such as robust body, large mouth size, higher visual acuity and greater storage capacity, bullet tuna does reflect these advantages in an intense predatory habits with the incorporation of larger and more mobile prey as it develops, but hake diet does not change even though it would be able to detect and capture more nutritious prey. Hake has a relatively large mouth size at hatching therefore can eat larger prey since the beginning of exogenous feeding, similar to species that are born with direct development of larvae or large sizes, and does not change its diet during the course of larval development.

RESÚMEN

En esta Tesis Doctoral se ha analizado la relación de la comunidad ictioplanctónica con su ambiente físico y trófico en dos condiciones hidrográficas contrastadas (estratificación estival y mezcla otoñal) y se ha caracterizado la dieta larvaria de cinco especies de teleósteos presentes en el Noroeste del Mediterráneo: los tres clupeiformes de la región [anchoa (*Engraulis encrasicolus*), sardina (*Sardina pilchardus*) y alacha (*Sardinella aurita*)], un pequeño túnido [la melva (*Auxis rochei*)] y la especie de pez demersal más importante de la región [la merluza (*Merluccius merluccius*)]. Estas especies han sido elegidas porque representan dos morfotipos distintos, 1) morfotipo estilizado representado por los clupeiformes, con boca pequeña, cuerpo alargado y tracto digestivo ligado a la cola, y 2) morfotipo robusto representado por la melva y la merluza, con boca grande, cuerpo robusto y digestivo compacto e independiente de la cola. Además se han estudiado las variaciones de la dieta i) a lo largo del desarrollo, en relación ii) con la disponibilidad de presas y iii) con la morfología de las estructuras implicadas en la alimentación como son el sistema visual, el aparato bucal y el sistema digestivo.

La alimentación es un aspecto de la ecología larvaria de los peces que en último término afecta a la dinámica de sus poblaciones (a través de la supervivencia larvaria y las consiguientes fluctuaciones en el reclutamiento). Los factores que influyen en la preferencia de las larvas de peces por sus presas y las estrategias de alimentación han sido poco o nada estudiados para estas especies escogidas en el mar Catalán. Estos factores pueden diferir entre especies y cambiar a lo largo de la ontogenia. Esta tesis doctoral ha tenido como principal finalidad comprender las estrategias tróficas específicas de las larvas de estas cinco especies importantes en las pesquerías mediterráneas.

A grandes rasgos se pueden observar tres tipos de estrategias:

- 1) La que sigue la merluza, que desde el comienzo de la alimentación exógena se especializa en un tipo de presa (*Clausocalanus* spp.) y sólo aumenta el número de copépodos que ingiere para responder al aumento de los requerimientos nutricionales de crecimiento.
- 2) La que siguen la anchoa y sardina, que muestran una baja intensidad alimenticia, y que varían el tamaño y número de presas poco a poco a lo largo del desarrollo sin grandes cambios en la dieta.
- 3) La descrita para la melva y la alacha, que contrariamente a las tres especies anteriores, son oportunistas y en su etapa larvaria ajustan los tipos de presa (y tamaños) conforme mejoran sus habilidades de una forma mucho más marcada que el resto de especies.

El trabajo presentado en esta tesis ha estado dirigido a obtener información básica y necesaria para interpretar los patrones de distribución y dilucidar el efecto del tipo de

ecología trófica de diversas especies de peces en la supervivencia larvaria. Ha sido la primera vez que se estudian las larvas de estas especies en el mar Catalán en relación a la distribución de sus presas potenciales del plancton para evaluar el papel que juega el acoplamiento espacio-temporal de larvas y presas en la estrategia alimentaria. También es la primera vez que se estudia la dieta de estas especies en relación a la morfología de estructuras relacionadas con la alimentación como son el sistema visual, la boca y el tracto digestivo.

Los resultados de este trabajo muestran como la morfología opuesta del tipo de digestivo, junto con el tamaño de boca y ojos de las larvas explica las diferencias entre clupeiformes y melva y merluza en lo que se refiere a incidencia alimentaria de la población, tamaños extremos de presas grandes y agudeza visual, pero esto no es suficiente para explicar las estrategias de la alacha que se asemeja más en sus hábitos alimentarios a la melva que a las especies morfológicamente similares (la anchoa y sardina), así como tampoco sirve para explicar las diferencias de dieta entre merluza y melva pese a que morfológicamente comparten características. Pese a que tanto la melva como la merluza parten de unas características morfológicas más ventajosas como son el cuerpo robusto, tamaño de boca grande, mayor agudeza visual y digestivos con mayor capacidad de almacenaje, la melva sí refleja estas ventajas en unos hábitos depredadores intensos y con incorporación de presas más grandes y móviles conforme se desarrolla mientras que la merluza no cambia su dieta pese a que estaría capacitada para detectar y capturar presas más nutritivas. La merluza parte de un tamaño de boca relativamente grande al eclosionar que le permite ingerir presas grandes desde el comienzo de la alimentación exógena, patrón similar a las especies que nacen con desarrollo directo o con tamaños de larvas grandes, y no varía su dieta a lo largo del desarrollo larvario.



ACKNOWLEDGEMENTS

AGRADECIMIENTOS

Y en este espacio tengo que agradecer a tantas personas que han pasado y permanecido en mi vida a lo largo de los últimos años que creo que podría hacer un capítulo de extensión similar a los que hay dentro de este libro. Son ya bastantes los años que han pasado desde que me acerqué un día del primer año de la facultad (en mi Caí) a un laboratorio a preguntar "qué era eso de la investigación". Pocos meses después me integraba en los albores de la carrera investigadora...iy tanto que es una carrera, pero de resistencia! Han pasado ya más de 10 años desde ese día, y varios laboratorios, y varios países, y muchas personas con las que he compartido penas y alegrías...

Me gustaría empezar la lista de personas por mis directores de tesis, Pilar Olivar y Fernando Villate. Pilar, a pesar de mis idas y venidas tengo que decirte que has sido la directora más perfecta que yo podría haber tenido. La libertad que me has dado ha hecho que haya disfrutado estos años como una aventura intensa, y tu entusiasmo en las campañas y al sentarte al microscopio siempre las he admirado y me han servido de inspiración, iy qué decir de tus lecciones magistrales con el lápiz y el papel a la hora de escribir!. Fernando, tu sonrisa y bienvenida en Bilbao han hecho que me sintiera como en casa (salvo por la lluvia!!) y tu paciencia conmigo en el mundo de los copépodos creo que han dejado huella...parecía imposible identificar esos trocitos de invisible, y sin embargo me enseñaste con firmeza a ver en el ínfimo micromundo. Por todo esto, y sobre todo por vuestro apoyo incluso en mis momentos más dispersos, GRACIAS!!

También tengo que agradecer a aquellos que me enseñaron durante mis estancias en el extranjero, Leo Castro y los lopolientos (Chile), Tish en Australia, Carl en Sudáfrica y Alexandra en Portugal (Joana, Ana, Teja, Renata, wait for me!!), to all of you, many thanks for making me so easy and fantastic my time in your place!; Ibon, Lander, Guille y Edorta, Eskerrik asko!

También quiero agradecer a investigadores del ICM la ayuda prestada en algunos momentos o simplemente el haber compartido departamento estos años, Anna Bozzano, Pere, Siscu, Batis, Toni, Roger, etc. ¡Un placer!

Esta tesis no es producto solo mío, en la elaboración final han participado varias personas aportando su granito de arena. En el ICM han sido muchas las horas de pasillo, de charla, de conversaciones de evasión y de conversaciones de inspiración. También han sido unas cuantas las noches de tapeo y de otros planes de buenas risas. En especial tengo que dar unas Gracias Gigantes a David O, que ha aguantado estoicamente mis peticiones y les ha puesto una cara visible!!, otras personas del pasillo -amig@s- que han vivido la última parte de mi viaje han sido Noe y Ulla (gracias sobre todo por el día de hoy, original en toda su esencia!!); Ida, Cris, Eva, Pati (infiltradas de Biología!), Anabel, Raquel, Sam, Daniela, Amalia, Vanesa...y mención muy especial a mi compi de viajes y cómplice en mil aspectos compartidos, siempre en acción, David