



---

---

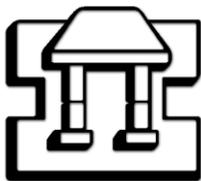
**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTONOMA DE MÉXICO**  
**FES-Iztacala**

**TESIS DE LICENCIATURA**

**Título del proyecto de tesis: Demografía y comportamiento alimentario del copépodo *Elaphoidella grandidieri* (Clase: Crustacea; Subclase: Copepoda; Orden: Harpacticoidea).**

Alumno: **Alma Rosa Núñez Ortiz**

Director de tesis: **Dra. Nandini Sarma**





Universidad Nacional  
Autónoma de México



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

## **Agradecimientos.**

A mis padres: María Guadalupe Ortiz Gutiérrez y Abel Núñez Rodríguez, porque gracias a su apoyo, orientación e impulso he logrado concluir exitosamente varias etapas de mi vida, entre las que se incluye mi profesión y el inicio de mi futuro.

A la Dra. Nandini Sarma que me asesoró en la elaboración de mi tesis, dedicándome valioso tiempo para darme a conocer literatura, técnicas, métodos e ideas del tema y a los Drs. Martha y Eduardo por su participación en la determinación del organismo.

A mis hermanitos: El güero, Noe, Rolas, Susy, Liz, Lore y a mi cuñada Yuriko que me han ayudado a crecer con su experiencia y las vivencias tan gratas que me han regalado.

A mis amigos: Maite, Martin, Rosalva, Aldy, Gerry, Bratz, Karen, Frida, Pau, Carlitos y Gerardo García García, que me han brindado su cariño y compañía durante gran parte de la carrera.

A los compañeros de laboratorio que tuvieron la paciencia de transmitirme sus conocimientos, de zoología acuática, de la carrera y de la vida, gracias.

## Índice

	Página
Resumen.....	1
Introducción.....	2
Antecedentes	
Demografía.....	7
Comportamiento alimentario.....	9
Objetivos	
General.....	10
Particulares.....	11
Metodos	
Cultivo de organismos	
Copépodos.....	11
Algas.....	11
Elaboración de detritus.....	12
Demografía	
Tipo de reproducción.....	12
Tabla de vida.....	12
Calculos.....	13
Análisis estadísticos.....	14
Cuantificación de huevos por saco.....	14
Comportamiento alimentario	
Tasa de filtración.....	15
Constante de Michaelis-Menten.....	15
Tasa de ramoneo.....	16
Resultados	
Demografía	
Tipo de reproducción.....	16
Tabla de vida.....	17
Cuantificación de huevos por saco.....	26
Comportamiento alimentario	
Tasa de filtración.....	26
Constante de Michaelis-Menten.....	26
Tasa de ramoneo.....	28

Discusión	
Demografía	
Tipo de reproducción.....	31
Tabla de vida.....	34
Cuantificación de huevos por saco.....	41
Comportamiento alimentario	
Tasa de filtración.....	43
Constante de Michaelis-Menten.....	46
Tasa de ramoneo.....	48
Uso en acuicultura.....	49
Conclusiones.....	51
Literatura citada.....	53

## Resumen

Los copépodos son considerados uno de los grupos de organismos más representativos del zooplancton, además de los cladóceros y los rotíferos. El estudio de estos organismos se ha enfocado principalmente tres órdenes: los cyclopoides, calanoides y harpacticoides; los cuales tienen utilidad en la acuicultura. *Elaphoidella grandidieri* es un harpacticóide siendo un nuevo registro en sistemas acuícolas de México y es el organismo en el que se enfoca esta investigación sobre la determinación de parámetros de tabla de vida con las dietas *S. acutus* cultivada en medio BOLD, en agua de tratamiento y en una combinación, tanto frescas como con detritus elaborados a partir de estas a una temperatura de  $20\pm 3^\circ$  así como en el estudio de la respuesta funcional a concentraciones 0.05, 0.1, 0.2, 0.3, 0.5, 1 y  $2 \times 10^6$  células  $\text{ml}^{-1}$  de las algas *Chlorella vulgaris* y *Scenedesmus acutus* así como. Se encontró que, respecto a los parámetros de tabla de vida, los promedios de vida (ALS) oscilaron en valores de entre 5 a 26 días, mientras la tasa bruta de reproducción ( $R_0$ ) varió de entre 3 y 62 nauplios hembra<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>. En cuanto al comportamiento alimentario, las hembras tienen un mayor consumo sobre el alga *Scenedesmus acutus* a la concentración de  $2 \times 10^6$ , alcanzando valores de hasta 28 mil células organismo<sup>-1</sup> hora<sup>-1</sup> mientras los nauplios y copepoditos consumen más *Chlorella vulgaris*, en la misma concentración pero alcanzando valores máximos de 10 mil y 12 mil células organismo<sup>-1</sup> hora<sup>-1</sup>, respectivamente.

## Introducción

El zooplancton es un componente clave en la estructura y función de la red trófica. Los organismos que lo componen son los eslabones principales entre productores primarios hacia niveles superiores como los consumidores pelágicos, además de que juegan un papel muy importante en el reciclaje de nutrientes en la columna de agua y en el fondo (Sainz *et al.* 2007). El zooplancton está compuesto en su mayoría por tres grupos de organismos: rotíferos, cladóceros y copépodos (Contreras, 1993).

Uno de los grupos más importantes por su diversidad y abundancia es el de los copépodos ya que pueden representar entre 60 y 80% de la biomasa zooplanctónica (López y Palomares, 2006). Además de ser considerados unos de los productores secundarios más importantes (Hopcroft, 1998). Este taxón, esta formado por los ordenes Gelyoloida, Platycopioda, Monstrilloida, Siphonostomatoida, Poesilostomatoida, Misophrioida, Mormonilloida, Cyclopoida, Calanoida y Harpacticoida. Los últimos tres ordenes son de organismos de vida libre, abundantes y de amplia distribución, de los cuales hay cerca de 2300 especies de calanoides, 2450 especies de cyclopoides y 3000 especies de harpacticoides (Thorp y Covich, 2001), por lo cual el estudio de los copépodos se ha enfocado principalmente en ellos.

Estos crustáceos pueden ser marinos o dulceacuícolas e incluso son capaces de habitar sustratos terrestres húmedos (Hans-Uwe y Yuan, 2004; Thorp y Covich, 2001) y son caracterizados por tener un cuerpo cilíndrico y segmentado, con

apéndices, también segmentados en cabeza y tórax; cuentan con un exoesqueleto, el primer par de antenas conspicuas y un ojo simple anterior (Thorp y Covich, 2001).

En cuanto al ciclo de vida de los copépodos, se pueden diferenciar 6 estadios naupliares seguidos de 5 estadios de copepodito y el último donde finalmente llegan a la adultez. (Hans-Uwe y Yuan, 2004 y Allan, 1976). En la mayoría de los harpacticoides, los huevos, están contenidos en un solo saco ovigero; mientras en los otros taxa, puede observarse que los portan en un par e incluso solo los transportan por un periodo corto de tiempo y posteriormente los liberan al sustrato. (Lang, 1948; Schminke, 1982). Una vez eclosionada la larva nauplio comienza su metamorfosis hacia copepodito y adulto (Hans-Uwe y Yuan, 2004).

Respecto al modo de reproducción, en copépodos, generalmente hay reproducción sexual (Sarvala, 1979 y Allan, 1976); sin embargo, se ha comprobado que *Elaphoidella bidens* y *Epactophanes richardi*, ambas de la familia Canthocamptidae son organismos partenogénéticos y es sospechado que ante la escasez de machos, algunas otras especies del género *Elaphoidella* como *E. leruthi*, *E. elaphoides* y *E. grandidieri* también presentan esta característica (Sarvala, 1979), lo cual es comprobado en el caso de *E. grandidieri* en esta investigación.

Los copépodos cuentan con un mecanismo de alimentación que involucra estructuralmente: 4 pares de apéndices: las segundas antenas posteriores, las mandíbulas, la primera y segunda maxila y primero y segundo maxilípedos

(Monakov, 2003), además de contar con una apertura oral formada por un labium posterior y un labrum anterior. Este último produce una secreción con la que se inicia la digestión de alimentos, aún se desconoce la composición de esta secreción, solo se sabe, a grandes rasgos, que contiene glúcidos, glucoproteínas y polisacáridos (Støttrup y McEvoy, 2002). Un aspecto importante de resaltar en los tres órdenes antes mencionados es su diferenciación por sus hábitos alimenticios, siendo los calanoides, en su mayoría filtradores, los ciclopoideos depredadores y los harpacticoides bentívoros o ramoneadores. (Monakov, 2003). Los copépodos harpacticoides son reconocidos como importantes filtradores; sin embargo la efectividad de filtración y la selectividad alimenticia han sido poco estudiadas (De Troch, 2007).

*Elaphoidella grandidieri* es un copépodo harpacticoides, que en este caso, fue obtenido de la granja de peces de ornato llamada “Cuautlita” en Cuernavaca Morelos (nuevo registro para México, Eduardo Suárez Morales y Nandini Sarma *com. per.*), que ocupa hábitats dulceacuícolas, y ha sido poco estudiado (Sarvala, 1979). El metabolismo, la alimentación y las estrategias reproductivas de los organismos son componentes esenciales para su supervivencia (Hans-Uwe y Yuan, 2004), por lo que estudio de los copépodos se ha basado principalmente en estos aspectos así como en estudios de diversidad y efectos fisiológicos. Según Montagna *et al.* (1995) e Ivlev (1945) varios invertebrados, particularmente los harpacticoides, tienen una relación dependiente con su fuente alimenticia autotrófica; la cual puede regular su comportamiento en varios ámbitos.

Una característica fundamental en el estudio de la ecología de los harpacticoides es encontrar una concentración de alimento que responda a los requerimientos nutricionales de los diferentes organismos (Fechter *et al.* 2004; Montagna *et al.* 1995), para así conocer las condiciones necesarias para su óptimo cultivo, debido a lo cual en este trabajo se investigó acerca de su comportamiento alimentario, a través de su respuesta funcional obtenida con experimentos sobre sus tasas de filtración y tasas de ramoneo, ya que se sabe que varias comunidades de la meiofauna, incluidos estos microcrustáceos, responden ante variaciones en la concentración de los recursos utilizados (Montagna, 1995). La respuesta funcional se define, por Taghon y Greene, 1990, como la forma en que los organismos varían sus tasas alimentarias en respuesta a los cambios de abundancia de su recurso, la cual puede ser dependiente de las condiciones externas como lo es el caso de la temperatura (Lampert y Sommer, 1997; Montagna *et al.* 1995). En tanto, la tasa de ramoneo según Montagna *et al.*, 1995, se define como la proporción de material fluido que dona el alimento, filtrada por el depredador en una hora. Además el análisis de Michaelis-Menten nos permite conocer la tendencia del comportamiento de los organismos con las diferentes concentraciones de alimento.

Respecto al comportamiento demográfico, en copépodos como en otros organismos, los parámetros de la tabla de vida y tasas de procesos como maduración, gametogénesis, producción de huevos son afectados por factores bióticos y abióticos (Hans-Uwe y Yuan, 2004). Uno de esos factores es la dieta, cuyo efecto en el zooplancton, puede estimarse en este tipo de estudios,

comparando los diferentes parámetros, como: expectativa de vida, tiempo generacional, tasa reproductiva bruta y neta, etc., asimismo, la ingesta y digestión de los alimentos depende del tipo de alimento que se proporciona, por lo que también fue relevante en este estudio (Nandini y Sarma, 2007).

Por otro lado, en la actualidad, los países industrializados generan un gran volumen de agua de desecho; proveniente tanto de zonas urbanas como de industriales (Martínez *et al.* 2000) Dicha agua no debe de ser vertida al medio antes de haber recibido un tratamiento para reducir los nutrientes hasta alcanzar un nivel seguro para el ambiente. La biotecnología ocupada de este problema, ha facilitado la eliminación de nutrientes mediante el uso de cianobacterias y microalgas; las cuales brindan grandes ventajas (Goldman *et al.* 1973; Proux *et al.* 1994; Travieso *et al.* 1996; Voltolina *et al.* 2005). Una gran variedad de algas son usadas con este fin; entre las que se encuentran especies de *Chlorella* (Lee y Lee, 2001; Gonzales *et al.* 1997), *Spirulina* (Olguín *et al.* 2003) y *Scenedesmus* (Martínez *et al.* 1999, 2000; Voltolina *et al.* 2004).

En México, actualmente hay varias plantas para el tratamiento de agua de desecho empleadas para el reciclaje de esta (Nandini *et al.* 2004). Uno de las metas que se busca es aprovechar el fitoplancton usado para la remoción de nutrientes el cual puede ser alimento de organismos herbívoros (Goldman *et al.* 1973), como *Elaphoidella grandidieri*; ya que se sabe que la mejoría, respecto a la calidad del agua una vez tratada permite el desarrollo de estos crustáceos y de otros organismos (Nandini, 1999, Sarma *et al.* 2003), por lo que en este trabajo

una de las dietas probadas para conocer las características demográficas de *E. grandidieri* fue *S. acutus* cultivada en medios donde se usa agua tratada.

## **Antecedentes**

### Demografía

Sarvala (1979) estudió el ciclo de vida de *Canthocamptus staphylinus*, un copépodo harpacticoide capaz de reproducirse partenogenéticamente, encontrando una relación de macho-hembra de 1:47, un mínimo de sacos producidos de 3 y un máximo de 8 por individuo a temperaturas entre 1.5 y 15° C.

Nandini y Sarma (2007) investigaron el efecto de diferentes dietas en la tabla de vida de *Eucyclops serrulatus* en donde obtuvieron una tasa reproductiva bruta mayor con *Scenedesmus acutus* y una tasa reproductiva neta muy similar con las cuatro dietas a prueba (*S. acutus*, *Chlorella vulgaris* y cada una de estas algas con el rotífero *Brachionus havanaensis*)

Bergmans (1983) trabajó con el harpacticoide *Tisbe furcata*, observando que tanto organismos silvestres como cultivados en laboratorio, comienzan su vida reproductiva a partir del día 12 y una supervivencia mayor en machos que en hembras.

Hans-Uwe y Yuan (2004) realizaron un trabajo en el que compararon características de tabla de vida de organismos harpacticoides pertenecientes a la meio y macrofauna, observando que en general, los cambios ontogenéticos de nicho se dan especialmente, respecto a hábitat, alimentación y duración de estadios.

Peterson (2001) estudió los patrones de duración y desarrollo de los diferentes estadios en calanoides y cyclopoides, para ampliar el conocimiento sobre la fisiología de estos organismos y sus implicaciones evolutivas.

Nandini (1999) realizó un estudio sobre las variaciones en la estructura de la comunidad planctónica en agua residual donde encontró que conforme el agua era pasada por los diferentes estanques de estabilización la calidad de esta mejoraba soportando altas densidades de zooplancton.

Sarma *et al.* (2003) realizaron un estudio acerca del crecimiento poblacional de rotíferos herbívoros en aguas de desecho; observando que en agua de desecho cruda, el rotífero *Brachionus rubens* alcanzaba densidades mayores a 200 individuos  $\text{ml}^{-1}$ ; mientras en agua parcialmente tratada el crecimiento de tres especies de Braquionidos era menor.

Nandini *et al.* (2004) evaluaron la capacidad de algunos cladóceros para utilizar aguas de desecho residuales, en su investigación encontró que *Moina macrocopa* y *Alona rectangula* pueden alcanzar densidades de hasta 12000 y 55000 individuos  $\text{L}^{-1}$ , respectivamente, en aguas de desecho.

#### Comportamiento alimentario

8

Decho y Fleeger (1988) realizaron un estudio sobre los cambios ontogenéticos y la alimentación del harpacticóide *Nitocra lacustris*, donde encontraron que los

organismos con diferentes tamaños de cuerpo o de diferentes estadios obtienen distintas tasas alimentarias.

Montagna *et al.* (1995) realizaron un estudio donde evaluaron la respuesta funcional a través de las tasas de ramoneo de diferentes grupos del meiobentos, concluyendo que la cantidad de alimento disponible y probablemente el estado fisiológico del microfitobentos afecta el comportamiento alimentario de estos organismos.

Azovsky *et al.* (2005) analizaron la filtración mediante el contenido intestinal de los harpacticoides *Paraleptasta kliei*, *Heterolaophonte minut* y *Hunntemania jadensis*, especies bentónicas de Tampa Bay y la filtración de las diatomeas *Nitzschia palea* var. *debilis* y *Navicula* sp. donde encontraron que *P. kliei* no se alimenta de diatomeas y los dos últimos contenían entre 604 y 222 células por espécimen

Nandini y Sarma (2006), analizaron la tasa de sobrevivencia y reproducción del ciclopoide *Eucyclops serrulatus* usando 4 dietas diferentes *Chlorella vulgaris*, *Scenedesmus acutus*, por separado y combinadas con el rotífero *Brachionus havanaensis* encontrando mayor cantidad de nauplios en los organismos sometidos a la dieta de *Scenedesmus* sola.

De Troch *et al.* (2007) analizaron la eficiencia de filtración del harpacticoides *Paramphiacella fulvofasciata* sobre la diatomea *Seminavis robusta* encontrando

que la eficiencia de filtración es dependiente de la concentración, además de concluir que  $140000\text{cél}/\text{m}^2$  favorecen la producción de huevos.

Colin y Dam ( 2007) compararon la respuesta funcional y numérica de poblaciones del copépodo *Acartia hudsonica* de acuerdo a su resistencia ante el dinoflagelado tóxico *Alexandrium tamarense* y del alga no toxica *Tetraselmis sp.* en un rango de concentración de  $\sim 25\text{-}500\text{ mgCL}^{-1}$ , encontrando que en ambas dietas la tasa de ingestión aumentaba en relación a la concentración.

Stegert *et al.* (2007) probaron el crecimiento y desarrollo de *Pseudocalanus elongatus* bajo condiciones de temperatura y alimentación en cuanto a la duración de los estadios, probando concentraciones de 70, 100 y  $200\mu\text{g Cl}^{-1}$ , encontrando que la saturación media ocurre a los niveles de entre 100 y  $200\mu\text{g Cl}^{-1}$ .

### **Objetivo general.**

Analizar la demografía y comportamiento alimentario del copépodo *Elaphoidella grandidieri* (Clase: Crustacea; Subclase: Copepoda; Orden: Harpacticoidea).

### **Objetivos particulares**

Estimar el comportamiento alimentario de distintos estadios de *Elaphoidella grandidieri* en distintos tipos y niveles alimenticios.

10

Evaluar el impacto de dietas *Scenedesmus acutus* cultivada en medio BOLD, agua residual y su combinación; así como detritus elaborado a partir de estas sobre aspectos demográficos, de tabla de vida, en el potencial biótico ovígero y la tasa de eclosión de *E. grandidieri*

## Métodos.

### Cultivos de organismos

pépodos.

Los copépodos se mantuvieron con medio EPA (96 mg NaHCO<sub>3</sub>, 60 mg CaSO<sub>4</sub>, 60 mg MgSO<sub>4</sub> y 4 mg KCl disueltos en un litro de agua destilada), alimentados con *S. acutus*, cambiando el medio cada tres días.

#### a) Algas

Las algas *C. vulgaris* y *S. acutus* se cultivaron en medio BOLD (Borowitzka y Borowitzka, 1988) con luz y aireación constante a 18° C.

*S. acutus* también fue cultivada en agua tratada y en una combinación de agua tratada y medio BOLD en una proporción 50:50, también con luz y aireación constante a 18° C.

### Elaboración de detritus

Posterior a la cosecha de algas, estas se cuantificaron y se realizó el cálculo para tener  $1 \times 10^6$  células por mililitro. Tal cantidad se colocó en tubos de ensaye en condiciones de oscuridad a 30° C, donde se mantuvieron 7 días antes de ser usados

### Demografía

#### a) Tipo de reproducción.

Se aislaron 10 hembras grávidas. Una vez eclosionados los nauplios, se mantuvieron en vasos individuales con *Scenedesmus acutus* a una concentración de  $1 \times 10^6$  células  $\text{ml}^{-1}$ , cambiando el medio diariamente y observando su desarrollo hasta alcanzar su madurez y esperando la formación de sacos ovigeros.

b) Tabla de vida

Una vez confirmada la capacidad partenogenética de *E. grandidieri* se realizó la tabla de vida a  $20^\circ \text{C}$ , comenzando por aislar 200 hembras grávidas, para colocar 20 nauplios recién eclosionados en contenedores de 50ml con el medio EPA y las seis diferentes dietas (cuadro 1) con cuatro repeticiones, cambiando diariamente su medio y registrando en número de sobrevivientes y de nauplios eclosionados en los diferentes tratamientos, los nauplios se removieron al igual que los organismos muertos y estos últimos no se reemplazaron, la tabla de vida concluyó cuando todos los copépodos de la cohorte original murieron.

Cálculos para la tabla de vida.

Se calculó la supervivencia para cada edad, la expectativa de vida y fecundidad usando la formula siguiente (Krebs 1985):

$$\text{Expectativa de vida } (e_x) = \frac{T_x}{L_x}$$

$$\text{Tasa reproductiva bruta (GRR)} = \sum_0^{\infty} m_x$$

Tasa reproductiva neta ( $R_0$ ) =  $\sum_0^{\infty} m_x l_x$

Tiempo generacional (T) =  $\frac{\sum l_x m_x x}{R_0}$

Tasa de incremento poblacional ecuación de Euler-Lotka (solución iterativa)=

$$\sum_{x=w}^n e^{-rx} l_x m_x = 1$$

Donde:

$T_x$  = Tiempo (en días) de vida de los organismos a la edad  $x$  (en días)

$L_x$  = Promedio de vida de los organismos (en días).

$l_x$  = Proporción de sobrevivientes por día.

$m_x$  = Proporción de nauplios producidos por hembra por día.

$r$  = Tasa de incremento de la población por día.

$w$  = Edad de a la que los organismos alcanzan la adultez.

### Análisis estadísticos

Las diferencias entre los tratamientos se analizaron mediante pruebas de ANOVA y Tukey con el programa STATISTICA Ver 6.0. Las gráficas se realizaron con el programa Sigma Plot, 2002).

Para la facilidad en la redacción se presentan en el cuadro 1 las abreviaturas usadas.

Abreviación	Significado
B	<i>Scenedesmus acutus</i> cultivada en medio BOLD
DB	Detritus de <i>S. acutus</i> cultivada en medio BOLD
B+P	<i>S. acutus</i> cultivada en medio BOLD y agua de planta
DB+P	Detritus de <i>S. acutus</i> cultivada en medio BOLD y agua de planta
P	<i>S. acutus</i> cultivada en agua de planta
DP	Detritus de <i>S. acutus</i> cultivada en agua de planta

Cuadro 1. Abreviaturas de las dietas experimentadas en la Tabla de vida.

### c) Cuantificación de huevos por saco

Se eligieron aleatoriamente 28 organismos grávidos, alimentados con *S. acutus* del cultivo original, se fijaron con formol (4%) y se cuantificó el número de huevos por saco.

### Comportamiento alimentario

Los organismos de cada estadio (nauplios, copepoditos y hembras adultas) fueron puestos en inanición dos horas y posteriormente se ubicaron, en pares, en tubos de ensaye con 10 ml de medio EPA. El alga *C. vulgaris* se ofreció a las concentraciones de 0.05, 0.1, 0.2, 0.25, 0.3 y 0.5X10<sup>6</sup>cél ml<sup>-1</sup> en una incubadora que los mantuvo a 20±3° C, repitiendo esta metodología en el caso del alga *S. acutus*. Cada concentración fue un tratamiento, con 4 repeticiones con los respectivos controles. Una vez transcurridas dos horas de consumo, los tratamientos se fijaron con solución Lugol para su posterior cuantificación con ayuda de una cámara de Neubauer.

Los datos obtenidos se utilizaron para obtener:

a) Tasa de filtración (Lampert y Sommer, 1997)

$$F = V \left( \frac{C_0 - C_t}{tN} \right)$$

Donde:

V= volumen de agua en el contenedor

C<sub>0</sub>= Conteo de células ml<sup>-1</sup> en el contenedor al inicio del experimento

C<sub>t</sub>= Conteo de células ml<sup>-1</sup> en el contenedor al termino del experimento

N= Número de individuos

t= Tiempo de alimentación

b) La constante de Michaelis-Menten (Lampert y Sommer, 1997).

$$V = \frac{V_{\max} * S}{K_M + S}$$

Donde:

V es la tasa de consumo.

V<sub>max</sub> es el valor máximo de forma asintótica.

k<sub>M</sub> es la saturación media constante.

S concentración o disponibilidad del recurso.

15

c) Tasa de ramoneo (G) (Downing y Rigler, 1984)

$$G = V \left( \frac{\ln C_0 - \ln C_t}{tN} \right)$$

Donde:

$V$ = volumen de agua en el contenedor

$C_0$ = Conteo de células  $\text{ml}^{-1}$  en el contenedor al inicio del experimento

$C_t$ = Conteo de células  $\text{ml}^{-1}$  en el contenedor al termino del experimento

$N$ = Número de individuos

$t$ = Tiempo de alimentación

## Resultados

### Demografía

#### a) Tipo de reproducción

*E. grandidieri* es un copépodo partenogenético. La presencia de machos fue muy escasa y durante el experimento no se observaron parejas copulando. Las hembras produjeron varios sacos ovigeros cuya producción de nauplios osciló en la mayor parte del tiempo y solo en los días finales se vio marcadamente reducido. El sexo de los organismos solo se podía determinar cuando estos llegaban a la adultez. Los sacos que se caían eran viables.

#### b) Tabla de vida

En todos los parámetros de tabla de vida se observa una diferencia muy grande<sup>16</sup> entre los diferentes tratamientos (Fig. 1-6).

El promedio de vida vario entre 5 y 26 días, correspondientes a las dietas de DB y B, respectivamente; mientras con las otras 4 dietas no varia tanto como se puede observar en la Fig. 1.

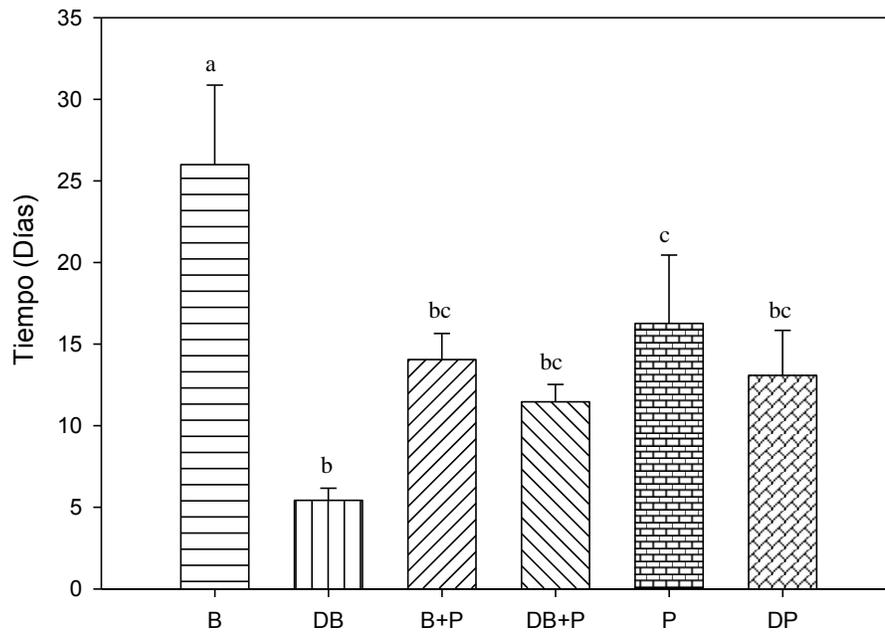


Figura 1. Promedio de vida con las diferentes dietas. Media obtenida de 4 repeticiones  $\pm$ error estándar. Barras con literales diferentes denotan diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).

La esperanza de vida varía muy poco con respecto al promedio de vida e incluso se observan tendencias similares en las diferentes dietas; alcanzando un mínimo con la dieta de DB y un máximo con la dieta de B, como se muestra en la Fig. 2.

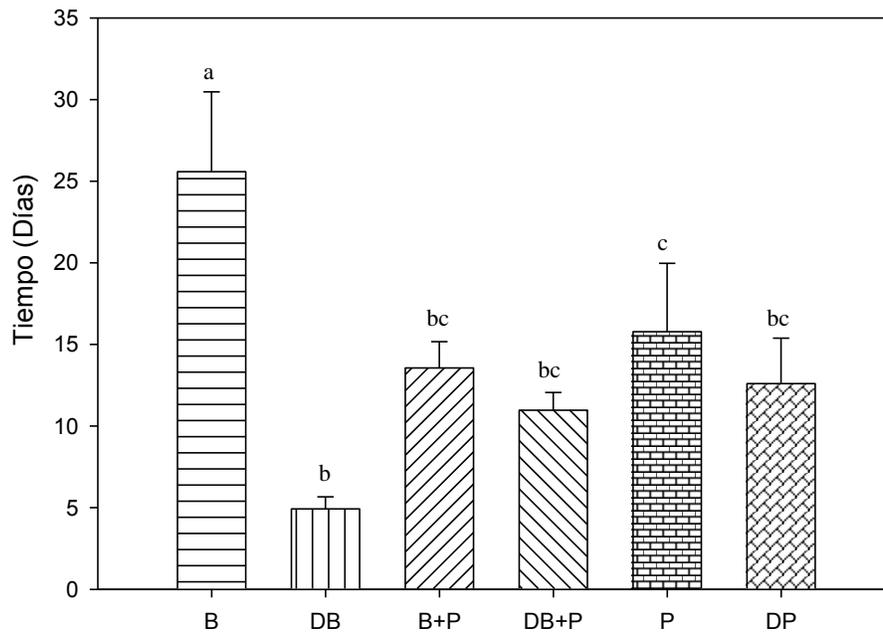


Figura 2. Esperanza de vida. Media obtenida de 4 repeticiones  $\pm$ error estándar. Barras con literales diferentes denotan diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).

En cuanto a la Tasa reproductiva bruta (GRR), se observa que con la dieta B+P, las hembras mostraron una mayor producción de nauplios de  $\sim 320$  nauplios hembra<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>; sin embargo, la barra de variación también es muy grande; por lo que en general en todos los tratamientos oscilo muy poco (236-320 nauplios hembra<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>), a excepción de la dieta DB, donde también se obtuvieron resultados muy bajos (60 nauplios hembra<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>).

Fig. 3.

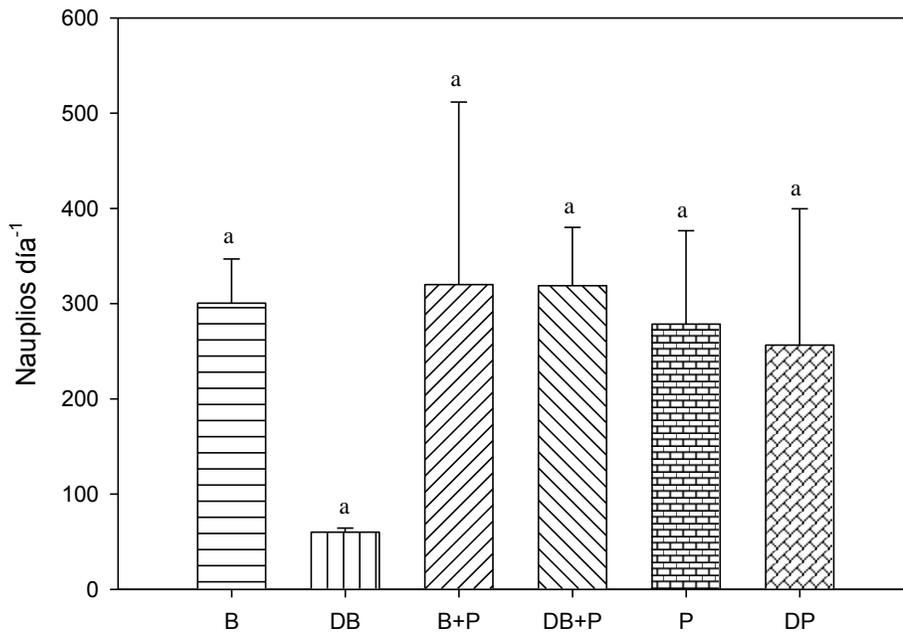


Figura 3. Tasa reproductiva bruta. Media obtenida de 4 repeticiones  $\pm$ error estándar. Barras con literales diferentes denotan diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).

Evidentemente, en la Tasa reproductiva neta ( $R_0$ ) disminuye respecto a la Tasa Reproductiva Bruta GRR, donde el máximo de nauplios por hembra por día fue de 62 en la dieta de B, mientras en las demás dietas disminuye (Figura 4).

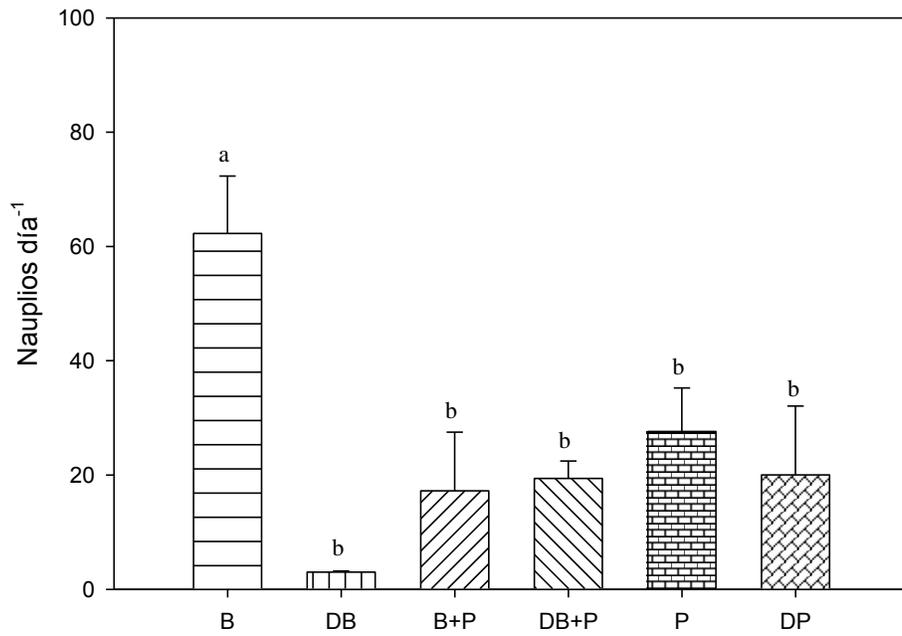


Figura 4. Tasa Reproductiva Neta. Media obtenida de 4 repeticiones  $\pm$ error estándar. Barras con literales diferentes denotan diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).

El tiempo generacional fue muy similar para todas las dietas; siendo de entre 44 a 47 días a excepción de la dieta DB, donde disminuyó significativamente siendo de solo 29 días (Figura 5).

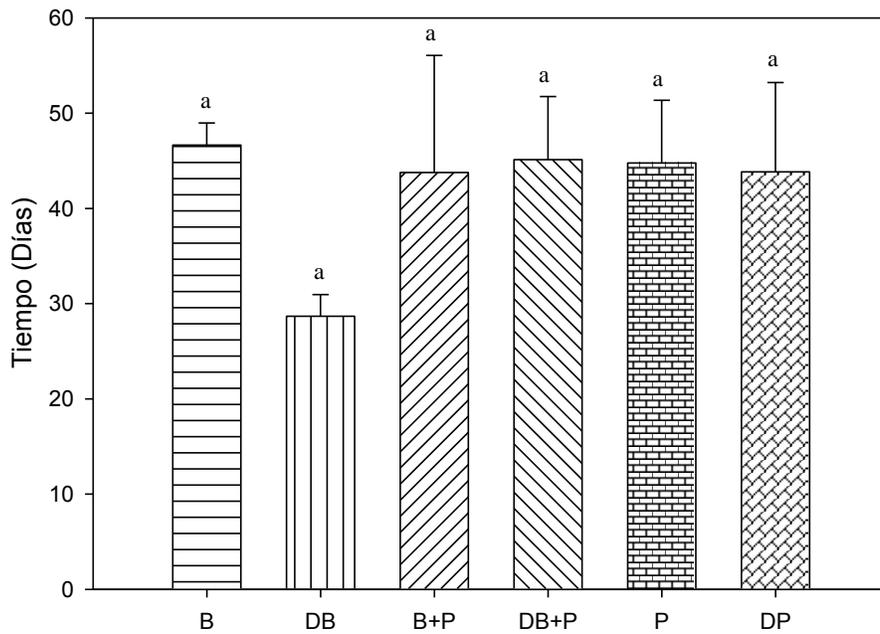


Figura 5. Tiempo generacional. Media obtenida de 4 repeticiones  $\pm$ error estándar. Barras con literales diferentes denotan diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).

Por otro lado, la tasa de crecimiento poblacional ( $r$ ) más elevada se obtuvo con la dieta B; seguida por la P, en tanto en las dietas B+P, DB+P y DP, disminuyó variando muy poco entre ellas y nuevamente, la dieta con el menor valor se fue la de DB (Figura 6).

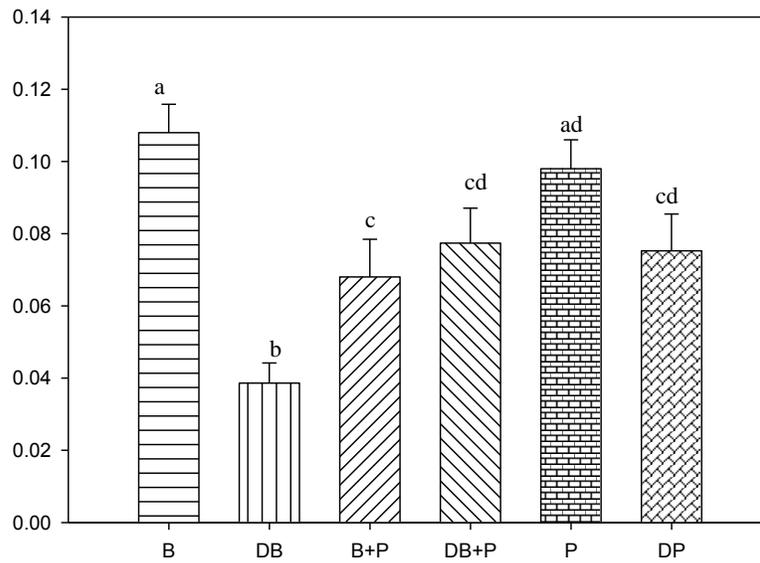


Figura 6. Tasa de crecimiento poblacional. Media obtenida de 4 repeticiones  $\pm$ error estándar. Barras con literales diferentes denotan diferencias significativas ( $p < 0.05$ ).

### Patrones de supervivencia

La supervivencia fue de aproximadamente 128 días en el caso de B, siendo esta dieta en la que se obtuvo el mayor valor. (Fig. 7); mientras la dieta de DB fue donde hubo menor supervivencia, al morir todos los organismos en el día 34; en general, se puede observar que los organismos expuestos a las dietas de alga fresca obtuvieron mayor supervivencia que los alimentados con detritus.

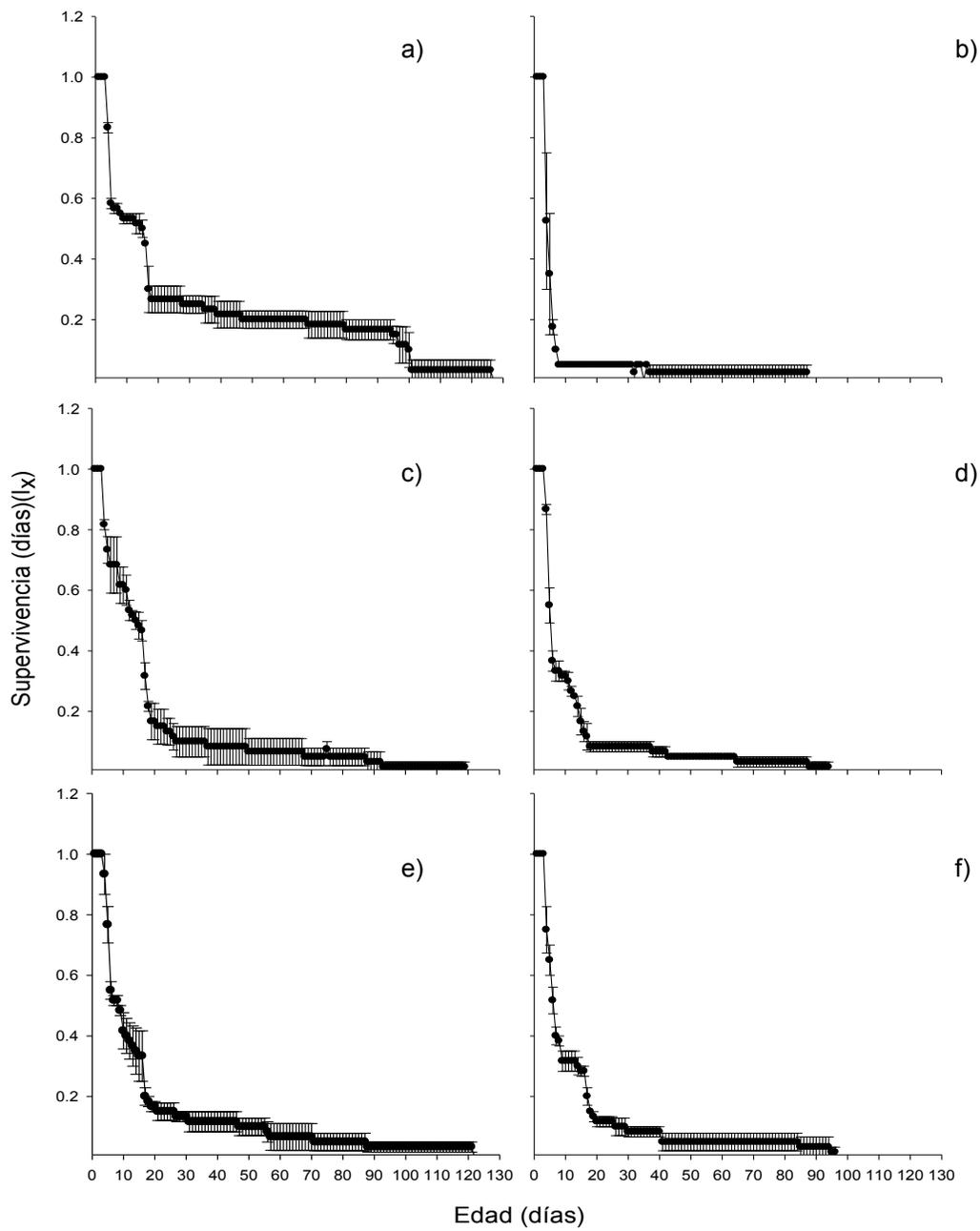


Fig. 7. Se muestra la supervivencia en los diferentes estadios con las diferentes dietas: a) B, b) DB, c) B+P, d) DB+P, e) P, f) DP. Media obtenida de 4 repeticiones  $\pm$ error estándar.

Entre los días 24 y 26 se registraron las primeras eclosiones en todos los tratamientos y el máximo número de nauplios por hembra por día para el tratamiento de *S. acutus* fue de 50 en el día 46 (Fig.8)

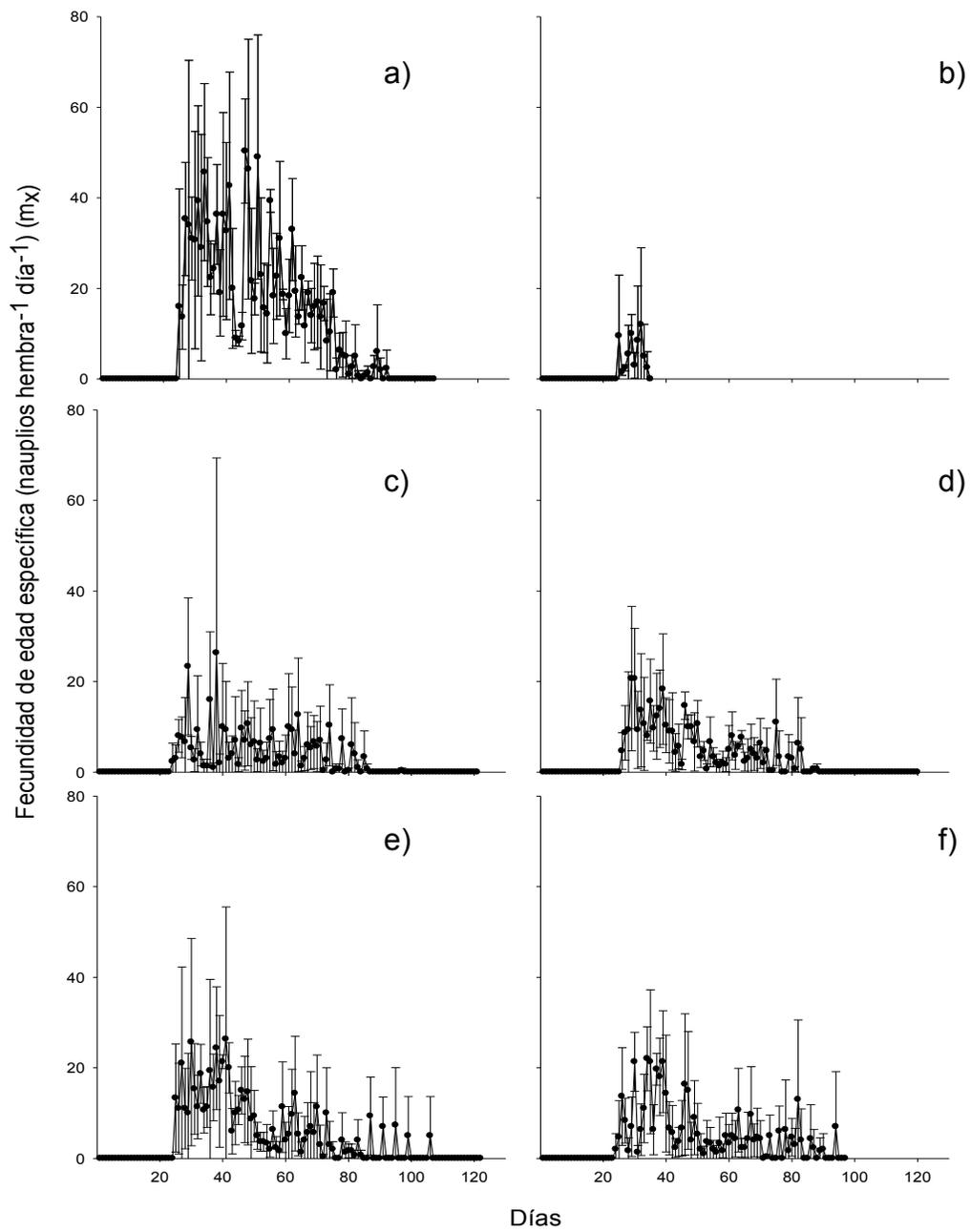


Fig. 8 Fecundidad de edad específica. a) B, b) DB, c) B+P, d) DB+P, e) P, f) DP. Media obtenida de 4 repeticiones  $\pm$ error estándar.

### c) Cuantificación de huevos por saco

El número de huevos por saco se encontró en un rango de entre 7 y 16, como se muestra en la Fig. 9; donde se ve que en poco más de la cuarta parte de los organismos el número de huevos por saco fue de 11.

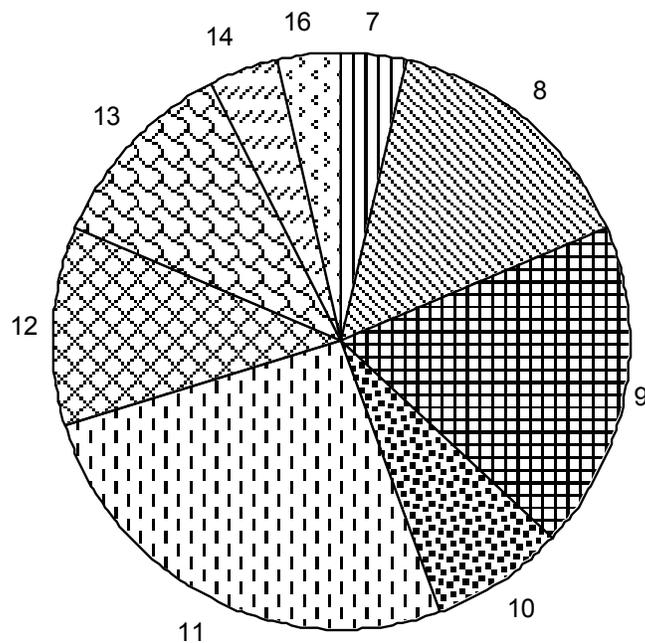


Fig. 9 Número de huevos por saco, a partir de la observación de 28 individuos.

### Comportamiento alimentario

#### Tasas de filtración

El consumo de *Scenedesmus acutus* es muy similar en el caso de los copepoditos y los nauplios con un pico de consumo en las concentraciones de entre 0.3 y  $0.5 \times 10^6$  células  $\text{ml}^{-1}$ , seguido de una disminución; y que en caso de los

copepoditos vuelve a elevarse al aumentar las concentraciones. Sin embargo, es evidente que las hembras consumieron una mayor cantidad de esta alga, ingiriendo poco más de 25000 células por hembra por hora y con un ligero decremento de consumo en la concentración de  $0.2 \times 10^6$  células  $\text{ml}^{-1}$ . Respecto al alga *Chlorella vulgaris*, los organismos que más consumieron fueron los del estadio de copepodito; incluso más que las hembras, variando su rango de consumo desde cerca de 900, hasta 12 750 células por individuo por hora, en la menor y mayor concentración respectivamente. (fig. 10).

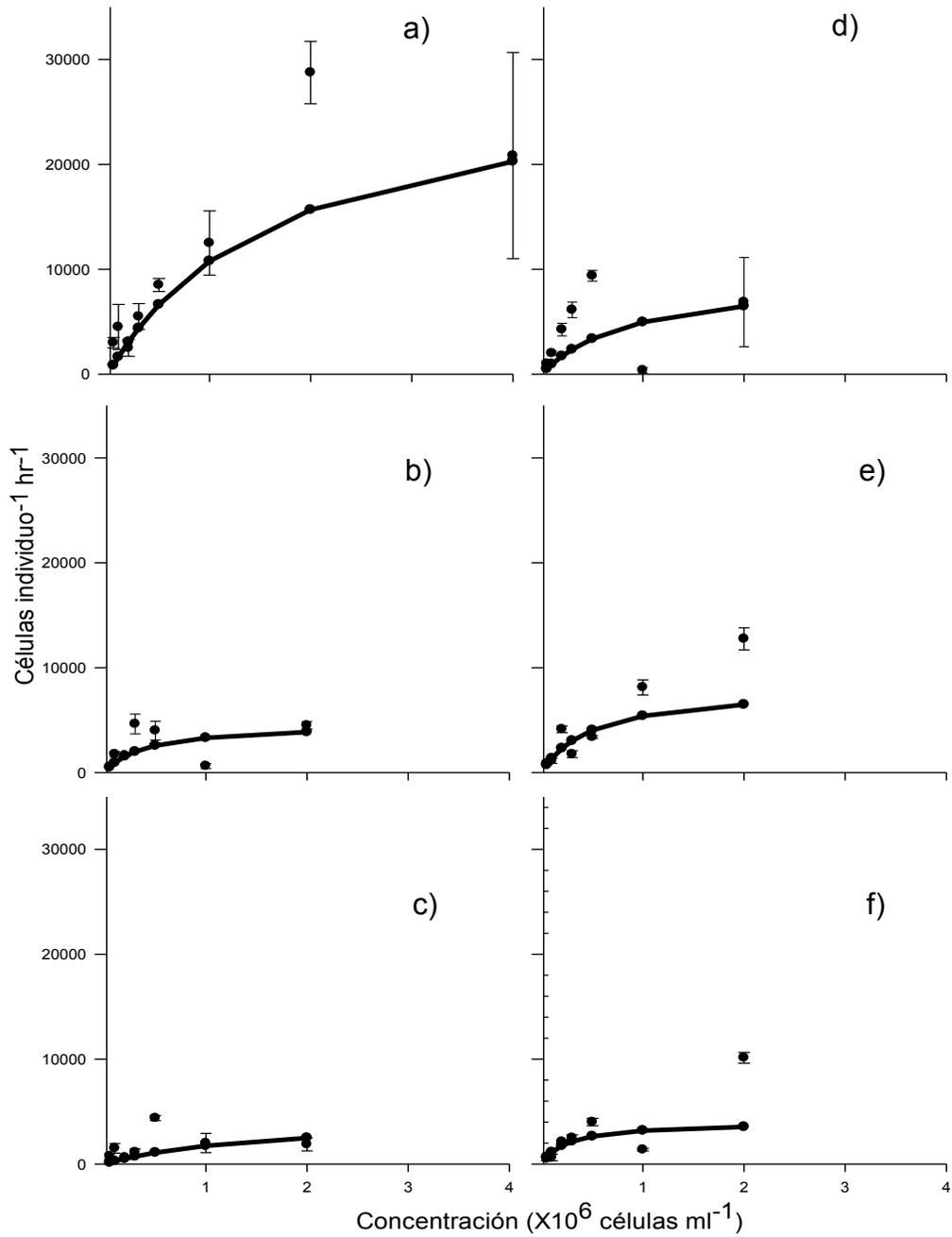


Figura 10. Gráfica del comportamiento de los diferentes estadios de *Elaphoidella grandidieri*; la línea marca la tendencia calculada con la ecuación de Michaelis-Menten. a-c) Organismos alimentados con *Scenedesmus acutus*, hembras, copepoditos y nauplios respectivamente. d-f) Consumo de algas de organismos alimentados con *Chlorella vulgaris* hembras, copepoditos y nauplios respectivamente. Media obtenida de 4 repeticiones  $\pm$  error estándar.

Mediante el análisis de Michaelis-Menten se calculó la  $k_M$  de los diferentes tratamientos, que en este caso equivaldría a la concentración de alimento a la cual los organismos alcanzan la mitad de su consumo máximo; que como se ve en la figura 10 va aumentando conforme aumenta la edad del organismo en el caso de *C. vulgaris*, duplicándose en cada periodo, de nauplio a copepodito y de este a adulto. Además, las hembras, marcadamente alcanzan su tasa de consumo máxima a concentraciones más altas del alga *S. acutus* que de *C. vulgaris*; mientras los nauplios y los copepoditos muestran lo inverso de esta tendencia al consumir más *C. vulgaris*.

#### Tasas de ramoneo

En el caso de *E. grandidieri* se observa, que a pesar de las variaciones en los diferentes estadios, la tasa de ramoneo, tiende a decrecer conforme aumenta la concentración de alga ofrecida a los organismos (Figura 11).

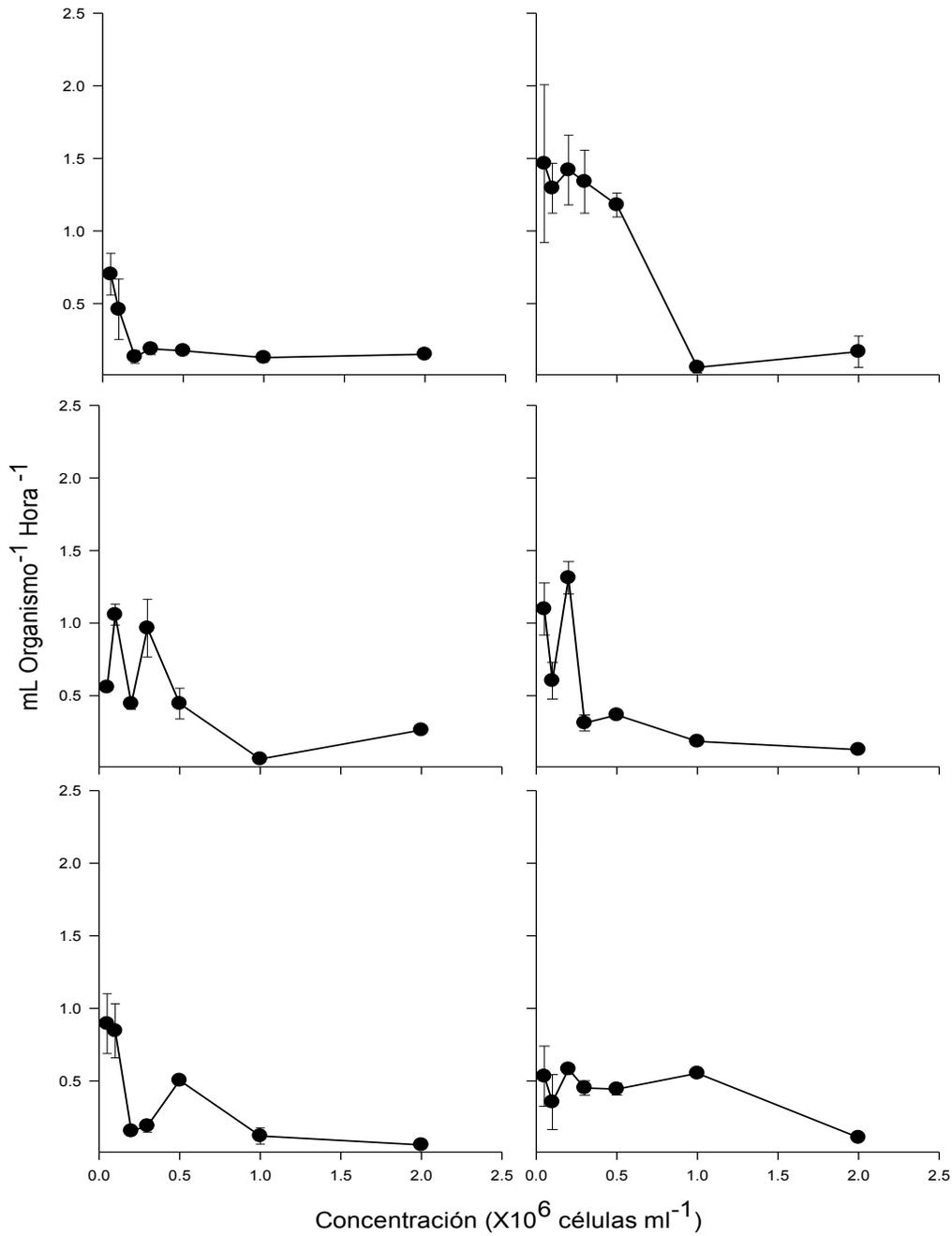


Figura 11. Tasa de ramoneo

a-c) Organismos alimentados con *Scenedesmus acutus*, hembras, copepoditos y nauplios respectivamente.

d-f) Consumo de algas de organismos alimentados con *Chlorella vulgaris* hembras, copepoditos y nauplios respectivamente. Media obtenida de 4 repeticiones  $\pm$ error estándar.

## Discusión

### Demografía

A pesar de que tanto las dietas de alga fresca como las de detritus son reconocidas como recursos alimentarios principales (Foreman *et al.* 1995; Monakov, 2003; Parsons y Strickland, 1962) se presentan varias diferencias significativas entre los distintos tratamientos y dependiendo del parámetro medido.

#### a) Tipo de reproducción

La mayoría de los copépodos se reproducen sexualmente (Thorp y Covich, 2001); sin embargo, se confirmó la capacidad partenogenética de *E. grandidieri*, característica que había sido justificada por Sarvala (1979) refiriendo esto como consecuencia de escasez de machos en la población, así como en el caso de *E. leruthi* y *E. elaphoides*. Para la confirmación de la partenogénesis se aislaron individualmente, 15 nauplios, de los cuales sobrevivieron 8 hembras que produjeron saco ovigero con progenie viable, ambas características requeridas para la determinación del tipo de reproducción partenogenética. (Soumalainer, 1969). En la presente investigación, solo se observaron machos que llegaban a la adultez en dos de las repeticiones del tratamiento con la dieta de *S. acutus* fresca y en una relación de 1 macho por cada 10 hembras. A partir de ser reconocidos como machos; el máximo de días que duraron fue de tres y siempre fueron mantenidos a 20° C. La relación hembra-macho, aun es alta comparando con lo reportado por Sarvala (1979) para el organismo *Canthocamptus staphylinus*, en cuyo caso, de 242 individuos solo hubo 5 machos; es decir 1 macho por cada 47

hembras, sin embargo la temperatura máxima con la que el trabajo fue 15° C. En otras investigaciones realizadas se ha visto que la puesta de huevos en copépodos no requiere copulación ni fertilización; incluso algunas hembras vírgenes, tanto de harpacticoides como de cyclopoides son capaces de producir huevos, pero sin un desarrollo posterior. La determinación sexual es compleja en copépodos (como en muchos crustáceos) y según Battaglia (1959) la proporción hembra:macho varia de acuerdo a condiciones externas; como la temperatura; según Dussart (1969) y Battaglia, (1959), entre más baja sea la temperatura, la proporción de hembras se incrementa. Sin embargo, en el presente estudio, el hecho de que solo se hacían observaciones cuando se cambiaban de medio y se contaban los organismos sobrevivientes abre la posibilidad de que también hubiese copulación y que las hembras pudiesen almacenar el esperma y producir los huevos fértiles, capacidad reconocida en algunos cyclopoides y harpacticoides (Thorp y Covich 2001). Las muestras tomadas de campo generalmente muestran un número superior de hembras que de machos; sin embargo no hay evidencia de que la proporción genética de sexo se aleje de 1:1. Además la proporción sexual puede ser cíclica o acíclica y constante o temporal; esto depende de diversos factores como pueden ser longevidad específica por sexo, depredación, alta densidad poblacional, endogamia y expresión fenotípica del sexo (Hans-Uwe y Yuan, 2004).

En algunos trabajos sobre organismos del género *Tisbe* y otros copépodos, tanto en campo como en laboratorio, la proporción sexual cambia en respuesta a las variaciones en la densidad poblacional (Battaglia, 1964); por ejemplo, en el trabajo

de Bergmans (1983) donde estudio *Tisbe furcata*, un harpacticoide no partenogénico, las expectativas de vida cambian completamente, observando que incluso los machos llegan a vivir hasta más de 100 días; mientras que la supervivencia de las hembras se ve reducida a 80 días.

Sarvala, también menciona que la restringida distribución de las poblaciones partenogénicas así como la baja supervivencia embrionaria, junto con otros factores indica que el tipo de reproducción partenogénica es de reciente origen en esos organismos, esta hipótesis es apoyada por Hans-Uwe y Yuan (2004), en base al razonamiento de que en crustáceos, incluidos los copépodos la reproducción predominante es la sexual, por lo que se considera que esta es la forma ancestral.

*E. grandidieri* tiene una baja supervivencia embrionaria similar a lo que le pasa a su congénere de la especie *E. bidens*. Una alta mortalidad embrionaria también es considerada un mecanismo de regulación en las densidades de copépodos. Otro punto es que la alta mortalidad embrionaria es característica en la partenogénesis diploide; al menos en insectos (Sarvala, 1979).

Se sabe que *Ectophanes richardi* es un copépodo que tiene una reproducción partenogénica cíclica, y se han observado machos en varias especies de *Elaphoidella*; sin embargo aún hay deficiencia en el conocimiento de las bases citológicas de este mecanismo (Sarvala, 1979).

Durante el crecimiento juvenil los organismos almacenan cierta cantidad de energía usada posteriormente para incrementar el esfuerzo reproductivo; si esto es seguido de una baja supervivencia embrionaria, se reduce el potencial de eclosión solo si el alimento limita la tasa de producción de huevos. (Sarvala, 1979).

La partenogénesis brinda ciertas ventajas: en primer término cada individuo es capaz de reproducirse y colonizar ya sea nuevas localidades o por si la tasa de extinción de colonias establecidas es elevada; en segundo término, si el alimento es escaso, la cantidad de energía gastada por hembra producida es reducida. En una población partenogénica tanto la energía requerida para el desarrollo juvenil, como el porcentaje de supervivencia embrionaria corresponden a la mitad de lo de una población con reproducción bisexual, con una razón hembra:macho de 1:1 lo que conduce a asumir que el esfuerzo reproductivo así como la mortalidad son similares en ambas poblaciones.

#### b) Tabla de vida

En cuanto al estudio demográfico, las poblaciones tienen tasas de natalidad, de mortalidad, estructuras por edad, formas de crecimiento, densidades, etc., algunos de dichos parámetros fueron analizados en este estudio, aunque en sentido estricto, según la definición de población de Pianka (1974) los organismos partenogénicos no conforman una verdadera población al no haber interacción genética; por lo cual, toda la progenie es idéntica genéticamente. Los patrones de la tabla de vida han sido estudiados, también para realizar análisis basados en la

premisa de que dichas variaciones representan estrategias adaptativas. (Allan, 1976)

Es necesario mencionar que tanto las interacciones con los diferentes medios a los que son expuestos los organismos, como una arquitectura genética implícita del organismo determinan los parámetros de la tabla de vida (Bergmans, 1983).

Tabla 1.

En general, hay dos tendencias comunes en las tablas de vida: la primera involucra reproducción tardía, largas vidas y bajo esfuerzo reproductivo por unidad de tiempo y la segunda, que fue la seguida por *E. grandidieri*; reproducción temprana, intensa y ocasionalmente letal con una alta mortalidad, conocida según Bergmans (1983) como “Big Bang”.

Promedio de vida

El promedio de vida varía ampliamente, pudiendo ir de uno a varios meses; pero regularmente los copépodos exhiben ciclos de vida más largos que los rotíferos y los cladóceros (Allan, 1976) obteniendo que para *E. grandidieri* alimentada con detritus, el promedio de vida fue menor que en los tratamientos de alga fresca en cuyo caso, la máxima supervivencia duró 5 meses; este valor es considerablemente alto comparado con otros harpacticoides como *Tisbe furcata*, cuyo promedio de vida va de mes y medio a casi dos meses (Bergmans, 1983), además se dice que tanto el tiempo de desarrollo como el promedio de vida se extienden al mantener a los organismos bajo condiciones de temperatura baja y en este caso se observa, al menos con la dieta de alga fresca, que aún usando

temperaturas altas (o al menos no tan bajas) 20° C, los tiempos son considerablemente extensos. Una de las reglas del desarrollo de copépodos propuesta por Peterson, 2001, después de un amplio análisis con más de 80 trabajos es que el desarrollo depende de la temperatura y alimento, en conjunto con la especie.

Organismo	Orden	Dieta	T°	ALS	LEB	GRR	Ro	T	r	H/s	Autor						
<i>Eucyclops serrulatus</i> ♀	Cyclopoide	<i>Chlorella vulgaris</i>	23° C	29,6		33,77	13,97	32,29	0,07		Nandini y Sarma, 2007						
		<i>Scenedesmus acutus</i>		37,2		92,44	38,84	35,94	0,1								
		<i>Chlorella vulgaris</i> + <i>Brachionus havanaensis</i>		50,86		27,6	20,68	38,54	0,08								
		<i>Scenedesmus acutus</i> + <i>Brachionus havanaensis</i>		36,11		53,44	24,88	31,41	0,1								
<i>Bryocamptus zschokkei</i>	Harpacticoide	Detritus y agua de su medio natural y materia fecal	18° C				1,57	74,7	0,02		O' Doherty, 1985						
<i>Tisbe reluctantans</i>	Harpacticoide marino						58-32				Volkman, Rocco y Fava, 1969 (citado por O' Doherty)						
<i>Tisbe persimilis</i>	Harpacticoide marino																
<i>Huntmannia jadensis</i>	Harpacticoide		8° C				15		0,02		Feller, 1980 (citado por O' Doherty)						
<i>Harpacticus uniremis</i> (F)	Harpacticoide			35 (18° C) -1300 (10° C)dias				8 (22° C)-442 (-1° C) dias	0.0032-0.293	2-229	Ito, 1971 (Citado por Hans-Uwe y Yuan)						
<i>Pseudotachidius sp.</i> (F)	Harpacticoide										Dahms (1989)						
<i>Pseudotachidius sp.</i> (F)	Harpacticoide										Dahms (1989)						
<i>Ameiridae</i> (four spp., freshwater)	Harpacticoide										cf. Poulin (1995)						
<i>Harpacticus sp.</i> (L)	Harpacticoide										Walker (1982)						
<i>Huntemannia jadensis</i> (F)	Harpacticoide										Feller (1980)						
<i>Amphiascus sp.</i> (F)	Harpacticoide										Dahms (in preparation)						
<i>Tisbe holothuriae</i> (L)	Harpacticoide										Hoppenheit (1976)						
<i>Parastenocaris vicesima</i> (L)	Harpacticoide										Schminke (1982)						
<i>Tisbe clodiensis</i> (L)	Harpacticoide										Volkman-Rocco and Battaglia (1972)						
<i>Tisbe holothuriae</i> (L)	Harpacticoide										cf. Bergmans (1981)						
<i>Cletodes pusillus</i> (F)	Harpacticoide										Soyer (1980)						
<i>Tisbe furcata</i>	Harpacticoide										54,3			93,9	14,9	0,24	Wild, 1978 (En Bergmans M. 1983)
<i>Tisbe furcata</i>	Harpacticoide										52,9			91,1	16,9	0,2	Wild, 1979 (1) (En Bergmans M. 1983)

<i>Tisbe furcata</i>	Harpacticoide			48,3			172,2	14,5	0,28		Wild, 1979 (2) (En Bergmans M. 1983)
<i>Tisbe furcata</i>	Harpacticoide			58,7			183,7	17,2	0,24		Culture, 1979 (En Bergmans M. 1983)
<i>Pseudocalanus minutus</i> , <i>Acartia tonsa</i> , <i>Eurytemora affinis</i> , <i>Pcoronatus</i> , <i>Calanus helgolandicus</i>	Calanoides marinos		10					28 a 32	0,1-0,4	10-586	Allan J. D. 1976.
			20					13 a 15			
			25					7 a 8			

Tabla 1. Parámetros importantes en el ciclo de vida de algunos copépodos, obtenidos a partir de la literatura.

(T°= temperatura; ALS= Promedio de vida; LEB= Expectativa de vida; GRR= Tasa Reproductiva Bruta; R<sub>0</sub>=Tasa Reproductiva Neta; T= Tiempo Generacional; r=Tasa de Crecimiento; H/s= Huevos por saco).

Aunque como es posible observar en la figura 4 las diferencias significativas se dan entre el tratamiento de los organismos expuestos a las dietas B y P con el resto de los tratamientos.

#### Tasa reproductiva neta (R<sub>0</sub>)

Varios organismos como *Bryocamptus zschokkei* presentan una tasa reproductiva neta menor (1.57) que *E. grandidieri* (en intervalo de entre 3 y 62) en las dos dietas; sin embargo, las diferencias significativas solo se presentan entre el tratamiento B con el resto de las dietas (Fig.4). Con base en el fundamento matemático de este parámetro, es evidente que la población de *E. grandidieri* tendía a aumentar en gran escala; ya que el obtener una R<sub>0</sub> mayor a 1, esta se traduce como que los nacimientos superan la mortalidad dentro de la población.

Según Bergmans (1983), hay dos mecanismos separados que contribuyen a aumentar la R<sub>0</sub>: por un lado el aumento de la frecuencia de producción de sacos ovigeros durante la vida reproductiva y por otro, el retraso de la senescencia a través del incremento de la esperanza de vida.

## Tiempo generacional

El tiempo generacional se da en base a un mecanismo de regulación de la población de los que depende la densidad y puede operar de acuerdo a las fluctuaciones de uso de los recursos (Warwick, 1981). La reproducción lleva consigo un costo fisiológico y en particular la reproducción temprana (Mertz, 1975). Para la mayoría de los copépodos, el tiempo de desarrollo de huevo a adulto, abarca entre 1 y 3 semanas (Støttrup y McEvoy, 2002), en el caso de *E. grandidieri* duró, en promedio un mes y medio con todas las dietas, ya que no hubo diferencias significativas entre los tratamientos (Fig.5). El tiempo generacional fue mayor para *B. zschokkei* (74.7) que para *E. grandidieri* (46.6 alga y 28.6 detritus). (O'Doherty, 1985). Un aspecto importante de resaltar en *B. zschokkei* y *E. grandidieri* es que ambos tienen producción de sacos en la mayor parte de su vida, a diferencia con lo que ocurre con la mayoría de copépodos, algunos con valores de  $r$  muy grandes o incluso especies que viven un año o más que dedican poco tiempo a la reproducción o al crecimiento (Fulton, 1973).

Algunos autores (Mc Edwards, 1995 y Bergmans, 1983) han hecho hipótesis sobre el favoritismo hacia el tipo de reproducción iterópara cuando la mortalidad de la especie en estadios juveniles es variable pero en estadios adultos es baja, tal como en el caso de *E. grandidieri*. Por ejemplo, Mc Edwards, 1995, propone que la producción a gran escala de larvas se debe a que esto compensa la alta mortalidad en las primeras fases. Además, el desarrollo de larvas pelágicas, como en este caso, se caracteriza por un alta mortalidad por factores como depredación, riesgos de ubicarse en sitios inadecuados, metamorfosis e inanición entre otros; lo

que razonablemente, induce a pensar que como este fue un trabajo de laboratorio, con condiciones controladas, los únicos factores que no se descartan son la metamorfosis e inanición, haciendo énfasis en el caso de los organismos alimentados con detritus que presentaron una mayor mortalidad en esos estadios, propiciando que solo unos pocos llegaran a la adultez.

En el caso del copépodo cyclopoide *Eucyclops serrulatus*, alimentado con *Scenedesmus acutus*, de igual manera los machos tienen una supervivencia menor que las hembras. Las tasas reproductivas del cyclopoide son menores que las de *E. grandidieri* ya que los primeros tienen una tasa reproductiva bruta de aproximadamente el 30% y una tasa reproductiva neta de solo el 62.3% de la total obtenida por *E. grandidieri*; sin embargo, el tiempo generacional para el cyclopoide es de casi 10 días menos que el del harpacticoide.

*E. grandidieri*, comenzó la producción de sacos más tarde, en comparación con el harpacticoide *Tisbe furcata* la cual mostró inicio de eclosiones en el día 12, aproximadamente, tanto en poblaciones silvestres como manejadas en el laboratorio (Bergmans, 1983).

A pesar de que no se realizó un seguimiento individual de las eclosiones por hembra, de acuerdo a los registros de los nauplios por día, se observó que el número de eclosiones osciló durante todo el experimento, con picos máximos de 13 o caídas de hasta 3 nauplios por hembra, hasta el día 76, donde hay una marcada disminución y a partir de este decrece la producción de nauplios; por lo que es posible confirmar que esto es independiente de las condiciones del medio, ya que, este diariamente se renovaba; aunque, si hay relación con la edad de las

hembras, ya que hay un tiempo anterior y un tiempo posterior a la etapa reproductiva. Descartando la expectativa de vida de los organismos, la variación fue muy similar tanto en los organismos alimentados con el alga fresca como en los que eran alimentados con detritus. Según Sarvala, el porcentaje de huevos eclosionados varia de acuerdo a la temperatura, el número de sacos ovigeros y posiblemente también al modo de reproducción, además de que en *Canthocamptus staphylinus* se observó que el porcentaje de eclosión fue más alto en el primer saco, a partir del cual decrecía de acuerdo al número sucesivo de saco de la misma hembra, pero pudo darse por las características del cultivo; sin embargo, en otros organismos como *Tisbe gracilis*, independientemente de las condiciones del cultivo, la eclosión disminuye a partir del segundo saco (Battaglia, 1957) y en el caso de *Tigriopus brevicornis* a partir del tercero (Comita y Comita, 1966); además Smyly, (1970) afirma que en *Acanthocyclops viridis* el porcentaje de eclosión disminuye conforme la edad de la hembra aumenta, independientemente de la alimentación. En algunos otros organismos, como en el caso de *Cyclops abyssorum*, el solo hecho de modificar el alimento, hasta encontrar el adecuado, le permitió aumentar la producción de huevos por nidada y las nidadas por hembra (Whitehouse y Lewis, 1973).

Los tiempos de desarrollo y reproducción han sido correlacionados positivamente con la temperatura; ya que varias especies alcanzan sus máximas abundancias en épocas cálidas. (Hans-Uwe y Yuan, 2004).

Una observación que se hizo fuera de los objetivos pero que fue muy evidente es que la mayor parte del tiempo los nauplios se encontraban suspendidos en el medio e incluso en la superficie de este mientras los adultos se encontraban en la parte posterior o en el sustrato, tal como lo mencionan Hans-Uwe y Yuan, quienes vieron, en campo, que las diferentes fases ontogenéticas de los copépodos se asocian con distintos nichos.

Tasa de crecimiento poblacional ( $r$ )

La tasa de crecimiento de *E. grandidieri* (0.039) alimentada con detritus fue muy similar que la de *Bryocamptus zschokkei* (0.02) y *Huntmannia jadensis* (0.018) (Feller, 1980), posiblemente por la calidad alimenticia del detritus comparada con la del alga fresca en cuyo caso fue de 0.108 por día. Además, según Allen (1976), las diferencias en la  $r$  son dadas por la relación costo-beneficio entre el potencial reproductivo, el evitar depredadores y la habilidad competitiva; este autor, menciona valores de  $r$  en el intervalo de 0.1 a 0.4, dentro del cual se encuentra *E. grandidieri*, a pesar de que su investigación fue elaborada en base a datos de calanoides marinos. Cabe mencionar, que respecto a este parámetro es donde se encontraron más diferencias significativas entre las dietas, dependiendo de la procedencia del alga y no de que si era alga fresca o detritus (Fig. 6).

c) Cuantificación de huevos por saco

Un aspecto interesante es que, contrario a lo sucedido con *Elaphoidella grandidieri*, en algunos otros copépodos como *B. zschokkei* los sacos pierden viabilidad al desprenderse de la hembra.

Además, *E. grandidieri*, inverso a lo ocurrido con *Canthocamptus staphylinus*, estuvo produciendo sacos ovigeros durante mucho tiempo; siendo aproximadamente 10, con la dieta de B, aún en una temperatura alta (20° C), comparada con las manejadas para *C. staphylinus*, donde la temperatura más alta que se manejo fue de 15° C y en cuyo trabajo se demostró que para esta especie, conforme aumentaba la temperatura, el número de sacos producidos era menor, aunque también podrían tener influencia las condiciones de luz a las que eran expuestos los organismos, e incluso, los organismos que produjeron más sacos (entre 4 y 8) se encontraban bajo condiciones de luz natural y a temperaturas que oscilaban entre 6 y 7.5 °C; por el contrario, los que produjeron menos (solo 1 ó 2) tenían luz constante y temperaturas de entre 10 y 15° C, concluyendo que *Canthocamptus staphylinus* prolonga su producción de huevos en temperaturas de 10° C o menores. (Sarvala, 1979) y probablemente no sean los únicos factores que influyen en esta respuesta, Støttrup y McEvoy (2002), mencionan que bajo condiciones favorables una hembra adulta puede producir varios sacos cada pocos días, produciendo, entonces, varios cientos de huevos durante toda su vida.

Según Smyly (1970) y Elgmark y Holuorsen (1976) el número de huevos producidos provee información indirecta acerca del estado nutricional de la población e indirectamente el pH y la conductividad son parámetros que podrían dar una idea de la productividad del medio, por lo que entre mayor es el pH hay un número más elevado de huevos por saco. No debe dejarse de lado que el suministro alimenticio igual que la edad de las hembras afecta tanto al número de huevos por saco por hembra como la cantidad de reserva alimenticia en los

huevos. En cuanto al tamaño de huevo, Cooney y Gehrs (1980) proponen que los huevos grandes son producidos como una respuesta fenotípica al estrés alimenticio.

El número de nauplios eclosionados de una serie de sacos ovigeros producidos por cada hembra durante su vida también tiene respuesta sobre la temperatura. Diferentes especies de harpacticoides (27) mostraron un intervalo de 3 hasta 229 huevos por saco (Støttrup y McEvoy, 2002). Para algunos copépodos probablemente es preferible gastar pequeñas cantidades de energía en diferentes tiempos a gastar una gran cantidad en un saco muy grande el cual correría el riesgo de encontrarse en condiciones poco adecuadas bajo las cuales los organismos recién eclosionados o jóvenes serían muy susceptibles y destinados a morir. (O'Doherty, 1985). En el caso de *Tisbe furcata* (Bergmans, 1983) presentó su etapa de reproducción más intensa en clases de edad más grandes.

#### Comportamiento alimentario

##### a) Tasas de filtración.

Las tasas de consumo dependen, tanto de la disponibilidad del alimento como de las habilidades propias de los organismos (Lampert y Sommer, 1997). Respecto a este último punto, la metamorfosis de un estadio a otro implica la adquisición de nuevas formas, tamaños y estructuras. En el caso de la transición de nauplio a copepodito, los organismos generan paragrnatos, una estructura mediana ventral (hipofaringe) y tres apéndices nadadores. Las antenas pasan de una posición paraoral a una preoral lo que propicia la pérdida de las gnatobases y la función

masticadora. Por lo que, al menos, desde el segundo estadio en adelante los copépodos se encuentran equipados con apéndices que les brindan la capacidad de desgarrar y comer (gnatobases y enditos coxales mandibulares); y definitivamente a partir del estadio de copepodito todos los organismos se alimentan pudiendo ser benti, detriti, carni e incluso omnívoros. (Hicks y Coull, 1983). Relativo a este punto; también se realizó una prueba para conocer si *E. grandidieri* es un organismo con hábitos carnívoros, ofreciéndole una dieta a base del rotífero *Brachionus havanaensis*, la cual no tuvo respuesta positiva.

Los copépodos prefieren presas con poco movimiento y en cuanto tamaño puede variar de decenas a miles de micras. Los organismos filtradores, generalmente prefieren partículas de entre 4 y 20 $\mu\text{m}$ ; sin embargo, hay especies que llegan a comer partículas de hasta 200 $\mu\text{m}$ . Las células de las algas usadas en este experimento se encuentran en los rangos antes mencionados ya que las de *Chlorella vulgaris* miden entre 3-5 $\mu\text{m}$ , mientras las de *Scenedesmus acutus* ~9 $\mu\text{m}$ .

La concentración de alimento necesario para que los copépodos realicen sus funciones normales; así como los valores de asimilación y consumo han sido estudiados a temperaturas de entre 15 y 20° C y se han encontrado consumos en rangos de 2 a 3 ml individuo<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup> (Monakov, 2003).

Tanto las hembras sometidas a la dieta de *Scenedesmus acutus* como los copepoditos alimentados con *Chlorella vulgaris* siguieron, el patrón esperado, ya

que mientras aumenta el alimento hubo un mayor consumo, tal como lo sucedido con organismos como *Acartia hudsonica* estudiada por Colin y Dam en el 2007 ya que en las dietas ofrecidas se ve el aumento proporcional entre tasa de ingestión y concentración. Los nauplios mostraron comportamientos muy similares en ambas dietas; con la diferencia de que en la de *S. acutus* ya no hubo un incremento posterior a su consumo máximo obtenido en la concentración de  $1 \times 10^6$  células  $\text{ml}^{-1}$ ; mientras que en la dieta de *C. vulgaris* si se presentó una recuperación de consumo en las concentraciones más altas. Las diferencias respecto a las tasas de filtración en los diferentes estadios son, probablemente, reflejo de la metamorfosis, ocurrida en estos organismos desde el momento de eclosión como nauplios hasta alcanzar la etapa de adultez (Hans-Uwe y Yuan, 2004).

Según lo encontrado por Azovsky *et al.* en el 2005 respecto a *Heterolaophonte minut* y *Hunntemania jadensis*, sobre la filtración de las diatomeas *Nitzschia palea* var. *debilis* y *Navicula* sp, en su análisis encontraron cifras bajas, comparado con *E. grandidieri*, ya que en este caso los rangos máximos de consumo fueron entre 222 y 604 células por espécimen, cabe señalar que Azovsky *et al.* utilizaron otra metodología, que consistió en cuantificar el contenido intestinal.

Entre los trabajos citados por Monakov, 2003, elaborados a temperaturas de entre 15 y 20° C, se encuentran el del calanoide *Eudiatomus gracilis*, que muestra una tasa de filtración de *Chlorella* sp. de 2700 y de 1485 células de *Scenedesmus* sp. por individuo por día; tasas mucho menores, comparadas con las mostradas por *E. grandidieri*. Sin embargo, como ya se ha mencionado con anterioridad, el

consumo alimenticio es afectado por la temperatura, y otro factor involucrado puede ser el mecanismo de alimentación usado por los diferentes organismos.

Un aspecto relevante es que al aumentar la densidad del alimento disponible en el medio, la energía para conseguirlo disminuye, por lo que la mayoría de organismos muestran un aumento en el consumo mientras mayor sea la cantidad de este, con una posibilidad de que la energía ahorrada pueda usarse para la producción de más progenie o para la producción de esta con mayores tallas; un ejemplo es lo encontrado por Nandini y Sarma en el 2006, acerca de *Eucyclops serrulatus* observando una mayor cantidad de nauplios producidos en los organismos sometidos a la dieta de *Scenedesmus* sola, en este caso, justificado, probablemente por el tamaño del alga u otros factores, ya que se conoce que las dietas son, junto con otros factores, aspectos determinantes en los parámetros ecológicos.

#### a) Analisis de constantes de Michaelis-Menten

Respecto a la respuesta funcional, en 1959, Holling describió tres tipos; la curva tipo I se aplica a casos donde el tiempo de captura es muy corto, en particular se aplica a organismos zooplanctónicos en la cual la tasa de depredación incrementa linealmente dependiendo de la densidad de la presa; hasta llegar a un punto en el que, aunque se aumente la concentración, el consumo permanece constante (Elser y Goldman, 1990).; mientras que la curva II describe un depredador con un tiempo de manejo más largo; esta última es la que corresponde a la ecuación de Michaelis-Menten y es utilizada para muchas relaciones presa-depredador como

por ejemplo: *Asplanchna* alimentada con otros rotíferos, *Chaoborus* alimentado con zooplancton (Lampert y Sommer, 1997) y en este caso de *Elaphoidella grandidieri* con ambas dietas (Fig. 10)

A pesar del aumento de alimento y el consecuente aumento en el consumo, debido a la reducción en el tiempo de localizar la presa y capturarla, se llegará a un punto de saturación, ya que dicho incremento en la densidad no reduce el tiempo que requiere cada organismo para devorar su presa y tampoco altera su habilidad de asimilación, por que los microorganismos poseen un número limitado de sistemas de transporte, que restringe la cantidad de alimento disuelto del recurso que puede ser transportado al interior de sus células por unidad de tiempo, el cual es especie-específica (Lampert y Sommer, 1997). En el análisis de Michaelis-Menten, se obtuvieron mayores  $k_M$  para las hembras, con ambas dietas; lo que implica que alcanzan su consumo máximo a mayores concentraciones, posiblemente tanto por el desarrollo de sus apéndices, como por sus requerimientos energéticos para la reproducción. (Fig. 10a)

Es probable que las hembras adultas obtengan tasas de filtración más altas sobre el alga *S. acutus* debido al mayor tamaño celular del alga y los requerimientos de estas, en tanto, los nauplios y los copepoditos tengan un consumo preferente por *C. vulgaris* por que es un alga más pequeña y por los mecanismos disponibles dependiendo de los apéndices que posean. Además, varios estudios han demostrado que algunas especies de la meiofauna, en particular, copépodos

muestran marcadas diferencias respecto a la ingestión de distintos alimentos, a lo que se conoce como selectividad alimenticia (Azovsky *et al.* 2005)

#### b) Tasa de ramoneo

En general, las tasas de ramoneo en meiofauna, decrecen conforme incrementa la biomasa microfitobenctónica, demostrado por Montagna, 1995, al menos para dos grupos de microcrustáceos: los ostracodos y los harpacticoides, tal como ocurre en este caso (Fig. 11),

En el estudio de Montagna *et al.* 1995, obtuvieron una gran variación conforme a los incrementos de consumo de los organismos como respuesta al aumento de biomasa; tal variabilidad es justificada por factores intergenéricos, intragenéricos y diferencias intraespecíficas, ya que en ese estudio se trabajó con meiobentos; es decir, no se abordó una especie específica; como en este estudio, donde *Elaphoidella grandidieri* muestra una tendencia más marcada hacia la disminución de este parámetro, ante el aumento en la abundancia de las algas. Otro estudio realizado por Vanden Berghe y Bergmans en 1981 con tres especies del género *Tisbe* evidencia la variabilidad intragenérica; incluso en la selectividad, ya que al probar dos dietas: el alga *Dunaliella tertiolecta* y una bacteria, dos de las especies obtuvieron tasas de filtración similares y preferencia sobre el alga, lo que también puede deberse a distintas estrategias según Carman y Thistle, 1985. Por otra parte, las diferencias entre estadios es clara, similar a lo que sucede en otros parámetros de comportamiento alimentario, que como ya se ha dicho se ve influenciado por las capacidades y el tamaño de los organismos (Montagna, 1995),

dicho fenómeno ocurre también en otros organismos como nematodos, por ejemplo *Chromadorita tenuis* (Jensen, 1984).

En otro estudio *Acartia tonsa* llegó a cuadruplicar sus tasas de ingestión ante el rápido crecimiento de células de la diatomea *Thalassiosira weissflogii* (Cowles *et al.* 1988). *Diaptomus kenai*, un calanoide de agua dulce y el cladóceros *Daphnia rosea* muestran un aumento en sus tasas de ingestión sobre células de *Selenastrum minutum* no limitadas en cuanto a nitrógeno (Butter *et al.* 1989), lo que habla de la selectividad sobre las condiciones fisiológicas del alimento; sin embargo, Montagna *et al.* 1995, aún pone en duda si realmente existe esa capacidad tanto en ostracodos como en harpacticoides; por lo que se requieren más trabajos para demostrar esta hipótesis o descartarla en el caso de *E. grandidieri*

## Uso en acuicultura

En la acuicultura, es común el uso de alimento vivo, en particular, la utilización de zooplancton (Rao, 2003). Sin embargo; los requerimientos alimenticios de algunos organismos, específicamente, algunos peces varían de acuerdo a los cambios que ocurren a lo largo de su desarrollo y organismos como los rotíferos y cladóceros ofrecen un rango de alimento un tanto limitado, ya que los primeros tienen un crecimiento somático, relativamente corto, además de mantener el número de células con el que nacen (Sarma, 1985), en tanto los cladóceros alcanzan, en la adultez, aproximadamente el doble de su tamaño como neonatos, incrementando, aproximadamente de 500 a 1000  $\mu\text{m}$  (Dodson y Frey, 2001). Por otro lado, los copépodos brindan una mayor variedad de tamaños y formas debido a la metamorfosis que los caracteriza. (Hans-Uwe *et al.* 2004), ya que en el caso de los harpacticoides de vida libre, es una regla general, que atraviesen los seis estadios naupliares y los seis de copepodito en el último de los cuales los copépodos llegan a la adultez la cual los provee de variedad importante de tamaños y formas (Hans-Uwe y Yuan ,2004; Dahms, 1992) que los hacen un constituyente de gran importancia en la dieta de los peces; tanto en sus estadios larvales como juveniles, jugando un papel central en la producción piscícola (Støttrup y McEvoy, 2002).

Las especies usadas más comúnmente en la acuicultura son copépodos de vida libre de los tres ordenes principales antes mencionados: Calanoida, Cyclopoida y Harpacticoida. Los harpacticoides constituyen un elemento principal en la dieta de

peces en estadios larvales y juveniles de lenguados y salmónidos, jugando un papel central en la producción global de pescado, destacando harpacticoides como: *Amphiascoides atopus*, *Euterpina acutifrons*, *Tigriopus japonicus*, así como *Tisbe furcata*, *T. Holothuridae* y otras especies del genero *Tisbe*; aplicados originalmente como suplemento, en combinación con rotíferos o *Artemia* y en algunos casos se utilizan múltiples especies de copépodos, para la alimentación de peces y crustáceos como *Penaeus vannamei*, *Gobionellus boleosoma*, *Mugil cephalus*, *Solea solea*, entre muchas otras. Sin embargo, los organismos más comúnmente utilizados, son varias especies pertenecientes a los géneros *Acartia*, *Eurytemora*, *Gladioferens* y *Temora* entre otras del orden Calanoida, por lo cual se han investigado con más profundidad. Varias especies de *Acartia* producen entre 11 y 50 huevos hembra<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>. Los copépodos pueden producir huevos no viables o infértiles dependiendo de las condiciones alimenticias (Støttrup y McEvoy, 2002). Algunas especies del género *Tisbe* tienen la capacidad de que con una sola vez que el macho transfiera esperma a la hembra se fertilicen hasta 12 nidadas y en el caso de los harpacticoides, hasta 21 (Hicks y Coull, 1983).

Según Walker (1979) y Hoppenheit (1976) en sus trabajos proponen que la fecundidad así como el porcentaje de eclosión decrecen cuando aumenta la densidad poblacional. Estas respuestas han sido relacionadas con la participación de algunos metabolitos secundarios (Hans-Uwe y Yuan, 2004).

Sin embargo, con lo que respecta a *E. grandidieri*, aún falta trabajar con otros aspectos de la ecología de estos organismos para lograr encontrar una serie de

condiciones bajo las cuales alcanzarán un desarrollo potencial para su utilización en los diferentes niveles industriales de producción.

## Conclusiones

El promedio de vida de *Elaphoidella grandidieri* con las dietas probadas, vario entre 5 y 26 días con las diferentes dietas, siendo el valor más alto el obtenido por individuos alimentados con *S. acutus* fresca.

La tasa reproductiva bruta (GRR) mayor se obtuvo con la dieta de *S. acutus* cultivada en el medio combinado, siendo de entre 60 y 320 nauplios día<sup>-1</sup>.

La tasa reproductiva neta ( $R_0$ ) fue mayor con la dieta de *S. acutus* fresca cultivada en medio BOLD, en tanto el menor valor se obtuvo en la dieta de detritus de *S.*<sup>51</sup>  
*acutus* cultivada en medio BOLD, oscilando en valores de entre 3 y 62 nauplios hembra<sup>-1</sup> día<sup>-1</sup>.

El tiempo generacional, vario muy poco abarcando entre 43 y 46 días para la mayoría de las dietas, con una sola excepción en la dieta de *S. acutus* fresca cultivada en el medio combinado.

Los valores de las tasas de crecimiento poblacionales  $r$ , también oscilaron en menor proporción con valores de entre 0.07 y 0.10 en casi todas las dietas y solo en la de *S. acutus* fresca cultivada en el medio combinado disminuyó hasta 0.03.

De las dietas probadas, *S. acutus* fresca resulta ser la mejor opción si se busca una mayor producción de organismos al obtener mayor  $R_0$  y promedio de vida,

mientras la menos recomendada sería detritus de *S. acutus* cultivada en medio BOLD.

Los organismos sometidos a la dieta de *S. acutus* cultivada en agua de planta, reaccionaron positivamente, obteniendo parámetros de tabla de vida más elevados incluso que con la dieta donde el alga se cultiva en un medio combinado.

*S. acutus* es consumida preferentemente por las hembras adultas, alcanzando a consumir 28 mil células organismo<sup>-1</sup> hora<sup>-1</sup> a la concentración de  $2 \times 10^6$ ; en tanto los copepoditos tienen tasas de consumo más altas sobre el alga *C. vulgaris* en la misma concentración, consumiendo hasta poco más de 12 mil células ind<sup>-1</sup> hora<sup>-1</sup><sup>52</sup>; mientras los nauplios mostraron un comportamiento más parecido a los copepoditos obteniendo cifras de 10 mil células ind<sup>-1</sup> hora<sup>-1</sup>.

Es necesario continuar con el estudio de *E. grandidieri* para conocer más sobre su ecología, pudiendo evaluar su reacción con otras dietas o ante otras temperaturas y/o parámetros fisicoquímicos, así como su valor nutricional y su cultivo a gran escala, entre muchas otras investigaciones que pudiesen contribuir al conocimiento de esta especie.

## Literatura citada

- Allan J. D. 1976. Life history patterns in zooplankton. *The american naturalist*. 110:165-180.
- Azovsky A. I., Saburiva M. A. , Chertoprood E. S. y Polikarpov I. G. 2005. Selective feeding of littoral on diatom algae hungry gourmands?, *Marine Biology*. 148: 327-337
- Battaglia B . 1957 . Ricerche sul ciclo biologico di *Tisbe gracilis* (T. Scott), (Copepoda, Harpacticoida), studiato in condizioni di laboratorio. *Arch. Oceanogr. Limnol* . 11 : 29-46 .
- Battaglia A, B., 1964, Advances and problems of ecological genetics in marine animals, in *Proceedings of the Tenth International Congress of Genetics II*, pp. 451–463.
- Bergmans M. 1983. Life history adaptation to demographic regime in laboratory-cultured *Tisbe furcata* (Copepoda: Harpacticoida). *Evolution*. 38:292-299.
- Borowitzka L. J. 1988 *Micro-algal biotechnology*. Cambridge University Press, Cambridge, UK
- Carman K. R. y Thistle D. 1985. Microbial food partitioning by three species of benthic copepods. *Mar. Biol*. 88: 143-148.
- Colin S. P. y Dam, H. G. 2007. Comparison of the functional and numerical responses of resistant versus non-resistant populations of the copepod *Acartia hudsonica* fed the toxic dinoflagellate *Alexandrium tamarense*, *Harmful Algae* (En Prensa).

- Comita G. W. y Comita J. J. 1966. Egg production in *Tigriopus brevicornis*. En: Some contemporary studies in marine (H. Barnes, ed.), pp. 171-185. London: Allen y Unwin.
- Cooney J. D. y Gehrs C. W. 1980. Effects of varying food concentration on reproduction in *Diaptomus clavipes*. Schacht. Amer. Midl. Nature. 104: 63-69.
- Contreras, 1993. Contribución al conocimiento de las especies de copépodos ciclopoideos y algunos aspectos de su biología y ecología de la presa la Goleta, Estado de México. Tesis de licenciatura. UNAM. FES-I.
- Cowles T. J., Olson R. J. y Chisholm S. W. 1988. Food selection by copepods: discrimination on the basis of food quality. Mar. Biol. 100: 41-49.
- Dahms H. U. 1992. Metamorphosis between naupliar and copepodid phase in the Harpacticoida (Copepoda), Philosophical Transactions of the Royal Society of London B. 335: 221–236.
- De Troch M., Grego M., Chepornov V. A. y Vincx M. 2007. Food patch size, food concentration and grazing efficiency of the harpacticoid *Paramphiascella fulvofasciata* (Crustacea, Copepoda). Journal of Experimental Marine Biology and Ecology. 343: 210–216
- Decho A. W. y Fleeger J. W. (1988) Microscale dispersion of meiobenthic copepods in response to food-resource patchiness. J Exp Mar Biol Ecol. 118:229–243
- Dodson S. I., Frey D. G., 2001: Cladocera and other Branchiopoda. En: Thorp J. H. y Covich A. P. (Eds). Ecology and classification of North American freshwater invertebrates. 2nd edn. Academic Press. San Diego. San Francisco. 849–913.

- Elser J. J. y Goldman C. R. 1990. Experimental Separation of the Direct and Indirect Effects of Herbivorous Zooplankton on Phytoplankton in a Subalpine Lake. *Internationale Vereinigung fuer Theoretische und Angewandte Limnologie*. 24: 493-498.
- Fechter A., Thistlez D., Arlt G., Sudermand K. y Vopetza K. 2004. Do Harpacticoids (Copepoda) Use Water-Borne Cues to Aid in Locating Food Parcels? *Marine Ecology*. 25: 217–223
- Feller R. J. 1980. Quantitative cohort analysis of a sand-dwelling harpacticoid copepod. *Estuarine Coastal Mar. Sci.* 11: 459-476.
- Fileman E., Smith. T. y Harris R. 2007. Grazing by *Calanus helgolandicus* and *Parapseudocalanus* spp. on phytoplankton and protozooplankton during the spring bloom in the Celtic sea. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*. 348: 70-84
- Foreman K., Valiela I., Sarda R. 1995. Controls of benthic marine food webs. *Sci. Mar.* 59:119–128
- Fulton N, J. 1973. Some aspects of the life history of *Calanus plumchus*. The Strait<sup>55</sup> of Georgia. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 30: 811-815.
- Goldman J. C., Tenore K. R. y Stanley H. I. 1973. Inorganic Nitrogen Removal Wastewater: Effect on Phytoplankton Growth in Coastal Marine Waters. *Science, New Series*. 180: 955-956.
- Gonzales L. E., Canizares R. O., Baena S. 1997. Efficiency of ammonia and phosphorus removal from a Colombian agroindustrial wastewater by the microalgae *Chlorella vulgaris* and *Scenedesmus dimorphus*. *Bioresource Technol.* 60: 259–262.

- Hans-Uwe D y Yuan, P. Q. 2004. Life histories of the Harpacticoida (Copepoda: Crustacea): a comparison with meiofauna and macrofauna. *Journal of Natural History*. 38:1725-1734.
- Hicks G. R. F. y Coull B. C. 1983. The ecology of marine meiobenthic harpacticoid copepods, *Oceanography and Marine Biology Annual Reviews*. 21: 67–175.
- Hopcroft R. R., Roff J. C. y Lombard D. 1998. Production of tropical copepods in Kingston Harbour, Jamaica: the importance of small species. *Marine Biology*. 130: 593-604.
- Ivlev V. S. 1945. The biological productivity of waters. *Usp. Sovrem. Biol.* 19: 98-120.
- Jensen P. 1984. Food ingestion and growth of the diatom-feeding nematode *Chromadorita tenuis*. *Mar. Biol.* 81: 307-310.
- Krebs C. J. 1985. *Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance*. Harper and Row, New York, pp. 789
- Lang K., 1948, *Monographie der Harpacticiden, Vols I y II* (Lund: Hakan Ohlsson Booksellers), pp. 897–1682.
- Lampert W. y Sommer U. 1997. *Limnoecology: the ecology of lakes and streams*. Oxford University Press, USA.
- Lee K. y Lee C. G. 2001. Effect of light/dark cycles on wastewater treatments by microalgae. *Biotechnol. Bioprocess. Eng.* 6: 194–199.
- López I. G. A. y Palomares G. R. 2006. Estructura de la comunidad de copépodos en Bahía Magdalena, México, durante El Niño 1997-1998. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. 41(1): 63 – 76.

- Martinez M. E., Castillo J. M., Yousfi E. F. 1999. Photoautotrophic consumption of phosphorus by *Scenedesmus obliquus* in a continuous culture. Influence of light intensity. *Process Biochem.* 34: 811–818.
- Martínez M. E., Sánchez S., Jiménez J. M., Yousfi F. E.; Muñoz L. 2000. Nitrogen and phosphorus removal from urban wastewater by the microalga *Scenedesmus obliquus*. *Bioresource Technology.* 73:263-272.
- McEdwards L. D. 1995. *Ecology of Marine Invertebrate Larvae* (Boca Raton, FL: CRC Press).
- Mertz D. B. 1971. Life history phenomena in increasing and decreasing populations, p. 361-399. En Bergmans, M. 1983. Life history adaptation to demographic regime in laboratory-cultured *Tisbe furcata* (Copepoda: Harpacticoida). *Evolution.* 38:292-299.
- Monakov A. 2003. *Feeding of Freshwater Invertebrates.* Kenobi productions. Belgium. pp. 173-197.
- Montagna P. A., Blanchard G. F., Dinet A. 1995. Effect of production and biomass of intertidal microphytobenthos on meiofaunal grazing rates. *J Exp Mar Biol Ecol.* 185:149–165
- Nandini S. 1999. Variations in physical and chemical parameters and plankton community structure in a series of sewage-stabilization ponds. *Rev. Biol. Trop.* 47: 149-156.
- Nandini S., Aguilera L. D., Sarma S. S. S. y Ramírez G. P. 2004. The ability of selected cladoceran species to utilize domestic wastewaters in Mexico City. *Journal of Environmental Management.* 71: 54-65.

- Nandini S. y Sarma S. S. S. 2007. Effect on algal and animal diets on life history of the freshwater copepod *Eucyclops serrulatus* (Fischer, 1851). *Aquat. Ecol.* 41: 75-84
- O' Doherty E. 1985. Stream-Dwelling Copepods: Their life history and Ecological Significance. *Limnology and Oceanography.* 30:554-564
- Olguín E.J., Galicia S., Mercado G., Perez T. 2003. Annual productivity of *Spirulina* (*Arthrospira*) and nutrient removal in a pig wastewater recycle process under tropical conditions. *J. Appl. Phycol.* 15: 249–257.
- Parsons T. R y Strickland, J. D. H. 1962. Oceanic detritus. *Science, New Series,* 136: 313-314
- Peterson, W. T. 2001. Patterns in stage duration and development among marine and freshwater calanoid and cyclopoid copepods: a review of rules, physiological constrains, and evolutionary significance. *Hydrobiologia,* 454: 91-105
- Pianka E. R. 1974. *Evolutionary ecology.* Harper & Rowpublishers. Pp. 66-89. 58
- Proulx D., Lessard P. y De la Noüe J. 1994. Tertiary treatment of secondarily treated urban wastewater by intensive culture of *Phormidium bohneri*. *Environ. Technol.* 15: 449-458.
- Rao T. R., 2003. Ecological and ethological perspectives in larval fish feeding. *J. Appl. Ichthyol.* 13, 145–178.
- Saiz E., Calbet A., Atienza D. y Alcaraz M. 2007. Feeding and production of zooplankton in the Catalan Sea (NW Mediterranean), *Progress in Oceanography.* 74: 313–328.

- Sarma S. S. S. 1985. Effect of body density on the growth of the rotifer *Brachionus patulus*. Mueller. Bull. Botanical Soc. Sagar. 32: 54-59
- Sarma S. S. S.; Trujillo H. H. E. y Nandini S. 2003. Population growth of herbivorous rotifers and their predator (*Asplanchna*) on urban wastewaters. Aquatic Ecology. 37:243-250
- Sarvala J. 1979. A parthenogenetic life cycle in a population of *Canthocamptus staphylinus* (Copepoda, Harpacticoida). Hydrobiologia 62:113-129.
- Schminke H. K. 1982. Die Nauplius-Stadien von *Parastenocaris vicesima* Klie, 1935 (Copepoda, Parastenocarididae), Drosera. 82: 101–108.
- Suomalainen E. 1969 . Evolution in parthenogenetic Curculionidae. En: Sarvala, J. 1979. A parthenogenetic life cycle in a population of *Canthocamptus staphylinus* (Copepoda, Harpacticoida). Hydrobiologia. 62:113-129. Stegert C., Kreuz M., Carlotti F. y Moll A. 2007. Parameterisation of a zooplankton population model for *Pseudocalanus elongatus* using stage durations from laboratory experiments. Ecological modelling. 206: 213-230
- Støttrup J. G. y McEvoy L. A. 2002. Live feed in marine aquaculture. Blackwell Publishing.
- Taghon G. L. y Greene R. R. 1990. Effects of sediment-protein concentration on feeding and growth rates of *Abarenicola pacifica* Healy et Wells (Polychaeta: Arenicolidae). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 136: 197-216.
- Thorp H. J. y Covich A. P. 2001. Ecology and classification of North American Freshwater invertebrates, 2ª Edición. Academic Press. pp. 915

- Travieso L., Benitez F., Weiland P., Sánchez E., Dupeyron R. y Dominguez A.R., 1996. Experiments on immobilization of microalgae for nutrient removal in wastewater treatments. *Biores. Technol.* 55: 181-186.
- Vanden B. W. y Bergmans M. 1981. Differential food preferences in three co-occurring species of *Tisbe* (Copepoda, Harpacticoida). *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 4: 213-219.
- Vijverberg J. y Richter A. F. 1982. Population dynamics and production of *Acanthocyclops robustus* (Sars) and *Mesocyclops leuckarti* (Claus) in Tjeukemeer. *Hydrobiologia.* 95: 261-274
- Voltolina D., Gomez V. H. y Correa G. 2004. Biomass production and nutrient removal in semicontinuous cultures of *Scenedesmus* sp. (Chlorophyceae) in artificial wastewater, under a simulated day-night cycle. *Vie milieu.* 54: 21-25.
- Voltolina D., Gomez V. H. y Correa G. 2005. Nitrogen removal and recycling by *Scenedesmus obliquus* in semicontinuous cultures using artificial wastewater and simulated light and temperature cycle. *Bioresource technology.* 96: 359-362.
- Walker, J., 1979, Mechanisms of density-dependent population regulation in the marine copepod *Amphiascoides* sp. (Harpacticoida), *Marine Ecology Progress Series.* 1: 209–221.
- Warwick R. M., 1981, Survival strategies of meiofauna, en N. V. Jones y W. J. Wolff(eds), *Feeding and Survival Strategies of Estuarine Organisms* (New York: Plenum Press). pp. 39–52.