



**UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO**  
**POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA  
ECOLOGÍA

**Dinámica poblacional de *Penilia avirostris* y *Pseudoevadne tergestina* en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano, durante los años 2011–2013**

# **TESIS**

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:  
**MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS**

PRESENTA:

**TORRES CABRERA DIEGO ALFONSO**

**TUTOR PRINCIPAL DE TESIS: DR. SERGIO CHÁZARO OLVERA**  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES - IZTACALA, UNAM  
**COMITÉ TUTOR: DR. ADOLFO GRACIA GASCA**  
INSTITUTO DE CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGIA, UNAM  
**COMITÉ TUTOR: DRA. NANDINI SARMA**  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES - IZTACALA, UNAM

**Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla, Estado de México, 2020**

Noviembre



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**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.

COORDINACIÓN DEL POSGRADO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS  
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA  
OFICIO CPCB/722/2020  
ASUNTO: Oficio de Jurado

**M. en C. Ivonne Ramírez Wence**  
**Directora General de Administración Escolar, UNAM**  
**Presente**

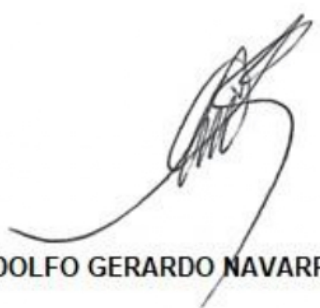
Me permito informar a usted que en la reunión ordinaria del Subcomité de Ecología y Manejo Integral de Ecosistemas Biología Evolutiva y Sistemática, del Posgrado en Ciencias Biológicas, celebrada el día **11 de marzo de 2019** se aprobó el siguiente jurado para el examen de grado de **MAESTRO EN CIENCIAS BIOLÓGICAS** en el campo de conocimiento de **Biología Evolutiva** del estudiante **TORRES CABRERA DIEGO ALFONSO**, con número de cuenta **309229339** con la tesis titulada "**Dinámica poblacional de *Penilia avirostris* y *Pseudoevadne tergestina* en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano, durante los años 2011-2013.**", realizada bajo la dirección del **DR. SERGIO CHÁZARO OLVERA**, quedando integrado de la siguiente manera:

Presidente: DR. JORGE CIROS PÉREZ  
Vocal: DR. CARLOS SALVADOR PEDRAZA LARA  
Secretario: DR. ADOLFO GRACIA GASCA  
Suplente: DRA. GUILLERMINA ALCARAZ ZUBELDIA  
Suplente: DRA. GLORIA VILA CLARA FATJÓ

Sin otro particular, me es grato enviarle un cordial saludo.

**ATENTAMENTE**  
**"POR MI RAZA HABLARÁ EL ESPÍRITU"**  
Cd. Universitaria, Cd. Mx., a 03 de noviembre de 2020

**COORDINADOR DEL PROGRAMA**

  
**DR. ADOLFO GERARDO NAVARRO SIGÜENZA**



## **Agradecimientos institucionales**

Primeramente al Posgrado en Ciencias Biológicas, UNAM por brindarme la oportunidad de realizar este trabajo, así como la preparación profesional que he adquirido.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología, CONACyT por la beca otorgada para la realización de este proyecto (CVU/Becario): 778249/607834.

A la Coordinación de Estudios de Posgrado a través de la Subdirección de Programas Institucionales y en el marco del programa de Movilidad Internacional de Estudiantes por el apoyo económico otorgado para realizar una estancia de investigación.

Al Dr. Sergio Cházaro Olvera por dirigir este trabajo y a los miembros del comité Tutor: Dr. Gracia Gasca Adolfo y a la Dra. Sarma Nandini, por su guía en desarrollo de esta tesis.

## **Agradecimientos**

Primeramente a mi hermano que ha sido la pieza clave en mi crecimiento personal, sé que aunque todo parezca estar en contra siempre puedo contar contigo.

A mis padres que sin duda alguna sé que me apoyaran en cada uno de mis proyectos, todo lo que logrado hasta el momento tiene su esencia marcada, gracias.

A mi tutor que siempre me apoyo a pesar de las dificultades presentadas en la elaboración de este trabajo, es un verdadero ejemplo a seguir.

A mi pareja y amigos que aun en la distancia me motivaron a continuar con este proyecto.

Al Jurado conformado por el Dr. Jorge Ciro Pérez, Dr. Carlos Salvaor Pedraza Lara, Dr. Gracia Gasca Adolfo, la Dra. Guillermina Alcaraz y la Dra. Gloria Vilalara; por sus aportaciones al contenido de esta tesis.

Muchas gracias! En verdad fueron piezas claves en dicho proceso.

## Contenido

Resumen	1
Abstract	2
Introducción	3
Objetivo General	5
Antecedentes	6
Área de estudio	8
Materiales y método	10
Trabajo de campo	10
Trabajo de Laboratorio	12
Resultados	17
Temperatura, salinidad y oxígeno disuelto	17
Abundancia total	23
Densidad y distribución espacial	25
Estructura poblacional	31
Fecundidad: tamaño de puesta	35
Tasa de natalidad	43
Biomasa	44
Discusión	45
Conclusiones	56
Literatura citada	58

## Resumen

El superorden Cladocera cuenta con aproximadamente 620 especies descritas, de las cuales, 10 son marinas, entre estas, las especies *Penilia avirostris* y *Pseudoevadne tergestina* son abundantes en las zonas neríticas de aguas tropicales y subtropicales, con tasas de crecimiento rápida por lo que son parte importante de la biomasa del segundo nivel de la trama trófica. Así, es importante conocer la dinámica poblacional de dichas especies en esos sitios. El objetivo del presente estudio fue evaluar la estructura poblacional, distribución, abundancia, biomasa y fecundidad de *P. avirostris* y *P. tergestina* encontrados en el zooplancton del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV). Las muestras fueron superficiales y se recolectaron con una red de plancton de malla de 300  $\mu\text{m}$  en 26 estaciones del PNSAV. Los cladóceros fueron medidos para determinar la estructura poblacional. Para la fecundidad se contabilizó el número de huevos y embriones y se relacionó con la abundancia relativa dentro de la población. Los parámetros hidrológicos superficiales de temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ), salinidad (ups), oxígeno disuelto ( $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ ), se midieron in situ. Las mayores densidades se presentaron en agosto de 2011 para *P. avirostris* con 2, 200 cladóceros $\cdot 100\text{m}^{-3}$  y en junio de 2013 para *P. tergestina* con 22,335 cladóceros $\cdot 100\text{m}^{-3}$ . La estructura poblacional de ambas especies estuvo representada principalmente por hembras partenogenéticas con el 87–97 %, mientras que la de las hembras gametogenéticas fue de 0–7 %. La fecundidad promedio de *P. avirostris* fue de  $3.42 \pm 1.69$  embriones, mientras que el de *P. tergestina* fue de  $3.52 \pm 2.07$ . El promedio de la tasa de natalidad “b” ( $0.66 \text{ days}^{-1}$ ) obtenida en este estudio para ambas especies es consistente con lo encontrado por otros autores. La biomasa de *P. avirostris* varió de 1.19 a 1.29  $\mu\text{g}/\text{ind.}$ , mientras que la de *P. tergestina* resultó algo menor con valores de 1.08 a 1.13  $\mu\text{g}/\text{ind.}$ , lo anterior sugiere que la reproducción sexual tiene menor ocurrencia durante el ciclo de vida de estos cladóceros en la región del estudio. La mayor proporción de hembras partenogenéticas concuerda con lo reportado por otros autores en zonas tropicales y subtropicales. La densidad de los cladóceros se relaciona con la temperatura, salinidad y oxígeno disuelto. En lluvias se incrementa de la temperatura, pero disminuye la salinidad principalmente por el aporte del río Jamapa, lo que también ocasiona una circulación anticiclónica que permite el afloramiento de nutrientes que son utilizados por el fitoplancton y posteriormente este será consumido por los cladóceros.

## Abstract

The superorder Cladocera has approximately 620 described species, of which, 10 are marine, among them, *Penilia avirostris* and *Pseudoevadne tergestina* are abundant in the neritic zones of tropical and subtropical waters, with rapid growth rates for which they are part important biomass of the second level of the food web. Thus, it is important to know the population dynamics of these species at these sites. The objective of the present study was to evaluate the population structure, distribution, abundance, biomass and fertility of *P. avirostris* and *P. tergestina* found in the zooplankton of the Sistema Arrecifal Veracruzano National Park (PNSAV). The samples were superficial and were collected with a 300  $\mu\text{m}$  mesh plankton net at 26 PNSAV stations. Cladocerans were measured to determine the population structure. For fecundity, the number of eggs and embryos was counted and was related to the relative abundance within the population. The surface hydrological parameters of temperature ( $^{\circ}\text{C}$ ), salinity (psu), dissolved oxygen ( $\text{mg l}^{-1}$ ). The highest densities were presented in August 2011 for *P. avirostris* with 2, 200 cladocerans\* $100\text{m}^{-3}$  and in June 2013 for *P. tergestina* with 22, 335 cladocerans\* $100\text{m}^{-3}$ . The population structure of both species was mainly represented by parthenogenetic females with 87–97%, while that of gametogenetic females was 0–7%. The average fecundity of *P. avirostris* was  $3.42 \pm 1.69$  embryos, while that of *P. tergestina* was  $3.52 \pm 2.07$ . The average of “b” ( $0.66 \text{ days}^{-1}$ ) obtained in this study for both species is consistent with that found by other authors. The biomass of *P. avirostris* ranged from 1.19 to 1.29  $\mu\text{g/ind.}$ , while that of *P. tergestina* was somewhat lower, with values of 1.08 to 1.13  $\mu\text{g/ind.}$  This suggests that sexual reproduction has a lower occurrence during the life cycle of these cladocerans in the study region. The higher proportion of parthenogenetic females agrees with that reported by other authors in tropical and subtropical areas. The density of cladocerans is related to the higher temperature in the rainy season. Likewise, in rains salinity decreases mainly due to the contribution of the Jamapa river, causing an anticyclonic circulation that allows the outcrop of nutrients, their use by phytoplankton and later this will be used by cladocerans.



## Introducción

El grupo taxonómico Subfilo Crustacea Brünnich, 1772, es uno de los más diversos dentro del Filo Arthropoda (Latreille, 1829) con aproximadamente 73,141 especies descritas (Zhang, 2013). Los crustáceos se pueden encontrar a cualquier profundidad del medio marino, en sistemas salobres, o dulceacuícolas, incluso unos pocos en ambientes terrestres, como algunos isópodos (Brusca y Brusca, 2005).

Dentro de este grupo, el Superorden Cladocera juega un papel importante en su diversidad y abundancia con aproximadamente 620 especies descritas (Forró *et al.*, 2008); de las cuales solo 10 son especies marinas (Manrique y Molina, 2003). Estas especies se encuentran agrupadas dentro de dos Órdenes (Ctenopoda y Onychopoda) y cinco géneros: *Penilia*, *Evadne*, *Pleopis*, *Podon* y *Pseudoevadne* (Onbé, 1999).

Generalmente la reproducción de estos individuos presenta dos formas: partenogénesis y gametogénesis. La primera se presenta cuando las hembras son capaces de a luz a nuevas hembras sin la necesidad de recombinación genética con un macho; sin embargo, en ocasiones particulares y bajo condiciones ambientales adversas, estas hembras pueden producir crías de ambos sexos (Egloff *et al.*, 1997; Onbé, 1999); dando paso a la fecundación por singamia de estos individuos; que, a su vez, da como resultado hembras con huevos de resistencia o efipios, (Zoppi de Roa y Palacios-Cáceres, 2005). Los efipios son

estructuras más grandes que los huevos partenogenéticos que se caracterizan por la presencia de un engrosamiento protector de la cámara de incubación, lo cual ayuda a su sobrevivencia a condiciones adversas y a su dispersión (Sala *et al.*, 2015). El incremento explosivo en la densidad de estos organismos es el resultado de un alto potencial en la generación partenogenética (Marazzo y Valentín, 2004a); de manera que la abundancia de estos organismos puede llegar a constituir una gran parte del total en las muestras de zooplancton (Johns *et al.*, 2005; Atienza *et al.*, 2008).

La especie *Penilia avirostris* Dana 1849, es un cladóceros estacionalmente abundante (principalmente primavera y verano) y se encuentra ampliamente distribuido en aguas marinas tropicales y subtropicales (Johns *et al.*, 2005). Esta especie es la única considerada verdaderamente filtradora entre los otros cladóceros marinos, y juega un papel importante en la dinámica de las tramas tróficas del plancton. (Atienza *et al.*, 2006). Por otro lado, *P. tergestina* Claus, 1877 es otro cladóceros que presenta una amplia distribución en los ambientes marinos. Al mismo tiempo, estos organismos son generalmente una parte importante de la dieta de peces planctívoros y depredadores de zooplancton como quetoñatos y tenóforos (Fofonoff, 1994).

Investigaciones previas han registrado la distribución y abundancia de estas especies en varias partes del mundo (Tang *et al.*, 1995; Marazzo y Valentín, 2004<sup>b</sup>; Wong *et al.*, 2008). Estos organismos comprenden una fracción importante de las comunidades zooplanctónicas locales, de forma tal que su densidad llega a

sobrepasar a las agregadas de todos los otros grupos zooplanctónicos (Rosenberg y Palma, 2003; Marazzo y Valentín, 2001).

## **Objetivo**

- Evaluar la distribución, abundancia, biomasa y dinámica poblacional de *Penilia avirostris* y *Pseudoevadne tergestina* encontrados en el zooplancton del Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV) en el lapso 2011 - 2013.

## Antecedentes

Sobre la presencia y distribución de *Pseudoevadne tergestina* y *Penilia avirostris* se ha encontrado que en las costas de Brasil son las especies más abundantes del ensamble del zooplancton en las capas superficiales en temporadas cálidas (Miyashita *et al.*, 2010; Miyashita *et al.*, 2011). En muestras de zooplancton recolectados en la Bahía de Guanabara durante 1985, estas dos especies presentaron las mayores densidades durante el verano (marzo) y no se presentan durante el invierno. Así mismo, se encontró que *P. tergestina* al sudeste de Brasil, presentó la mayor abundancia en marzo (Marazzo y Valentín, 2004a).

En estudios de dinámica poblacional, en costas de Brasil se ha obtenido que la proporción de hembras partenogénicas son dominantes durante todo tiempo de muestreo respecto a la proporción de machos y hembras gametogénicas, lo que sugiere, que en regiones tropicales y subtropicales la gametogénesis de estas dos especies es menos común que en mares templados (Miyashita *et al.*, 2010; Miyashita *et al.*, 2011). Por otro lado, en un estudio sobre la población de *P. avirostris* en una estación costera fija en el noroeste del mar Mediterráneo se encontró que las tasas de natalidad oscilaron entre 0.097 y 0.46 ind./día (Atienza *et al.*, 2008). Para *P. tergestina* se han estimado parámetros poblacionales como la tasa de natalidad con 0.25 a 0.90 ind./día, la tasa de crecimiento de -1.30 a 2.09 ind./día y la tasa de mortalidad (de -1.6 a -1.9 ind./día) (Marazzo y Valentín 2004a).

Se ha descrito que el tiempo total de desarrollo de los embriones en *P. avirostris* es de 2 a 3 días, y que la fase inmadura (etapas I a IV) generalmente es más larga (2 días) que las fases intermedias y maduras (1 día, etapas V a XII) (Valentín y Marazzo, 2004b).

Se han estudiado los ciclos de reproducción y migración vertical de estas dos especies de cladóceros marinos y se ha encontrado que las hembras partenogénicas de *P. tergestina* con embriones bien desarrollados estuvieron ausentes durante el día, lo cual define una estrategia para escapar de los depredadores. *P. avirostris* también realiza migraciones verticales diarias desplazándose a aguas oscuras y profundas durante el día para evitar los depredadores visuales (Wong et al., 2008).

*al.*, 2008).

Por último, *P. avirostris* y *P. tergestina* han sido reportadas como especies muy comunes y abundantes en Bahía Magdalena, México, superando a los copépodos, dicha abundancia se relaciona con la circulación invernal en la zona y se identificó como un factor de concentración de zooplancton, quizá de importancia mayor que la temperatura o la concentración de clorofila *a* (Hernández-Trujillo et al. 2010).

## Área de estudio

### Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano

El Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV) se ubica en la plataforma continental del estado de Veracruz en el sector noroeste de la bahía de Campeche en el polígono delimitado por los 19°00'00'' y 19°16'00'' N y los 95°45'00'' y 96°12'00'' O (Granados *et al.*, 2007). El PNSAV está formado por 23 arrecifes coralinos de diferentes tamaños, forma y profundidad; distribuidos en un grupo norte y un grupo sur, separados por la desembocadura del río Jamapa, por lo que la parte intermedia tiene fondos suaves y arenosos; en conjunto cubren un área aproximada de 52,238 hectáreas (Granados *et al.*, 2007; CONANP, 2007).

El primer grupo de arrecifes se localiza frente al puerto de Veracruz, donde se incluyen los arrecifes: La Gallega, Galleguilla, Anegada de Adentro, La Blanquilla, Isla Verde, Isla de Sacrificios, Pájaros, Hornos, Ingeniero y Punta Gorda (dentro de la isobata de los 37 m). El segundo grupo se ubica frente a punta Antón Lizardo, a unos 20 km al suroeste del Puerto de Veracruz, constituida por los arrecifes: Gote, Polo, Blanca, Punta Coyol, Chopas, En medio, Cabezo, El Rizo, Santiaguillo, Anegada de Afuera, Anegadilla y Topatillo (en la isobata de los 48 m) (CONANP, 2007).

Emery (1963) señala que la base de estos arrecifes es un talud residual cóncavo que casi alcanza un ángulo de ocho grados. Se describen dos tipos de

arrecifes de coral, de acuerdo con la clasificación de Humann (2002): de plataforma y costeros, donde es posible reconocer cuatro zonas estructurales: Posterior, Frontal, Laguna Arrecifal y Cresta Arrecifal, resultado combinado de los efectos del viento, el oleaje, las corrientes y la sedimentación. (CONANP, 2007).

El PNSAV es el área natural protegida más extensa de Golfo de México. La zona arrecifal de coral ofrece diversos servicios ambientales, entre ellos la disminución del oleaje y la velocidad de la corriente; generan zonas de calma y disminuyen la resuspensión de sedimentos. La importancia de este ecosistema tiene relación con la importancia que tiene como área de alimentación, hábitat, refugio, anidación, desarrollo y crecimiento para diferentes especies (Granados *et al.*, 2007). Estudios recientes indican que estos arrecifes tienen una tasa de recuperación mayor que la de otros sistemas arrecifales del Golfo de México (Okolodkov *et al.*, 2011).

## Materiales y métodos

### Trabajo de campo

El material biológico fue recolectado en junio, agosto y octubre de 2011, procurando la representación de las temporadas climáticas (secas, lluvias y frentes fríos). Además, se tomaron muestras en junio de 2012 y mayo de 2013, con fines comparativos interanuales. Para cada fecha de muestreo se realizaron arrastres superficiales en 26 estaciones del PNSAV sobre cuatro transectos perpendiculares a la línea de costa (Zn, zona norte; Zcn, zona centro-norte; Zcs, zona centro sur; Zs, zona sur. Fig. 1). Los arrastres se realizaron con una red cónica estándar de 330  $\mu\text{m}$  de abertura de malla, 1.5 m de longitud y 0.5 m de diámetro de la boca en la cual se adaptó un flujómetro *General Oceanics* © para medir el flujo de agua filtrada por la red. Los arrastres tuvieron una duración de  $5 \pm 1$  min en dirección a la siguiente estación a una velocidad de  $2.5 \pm 0.5$  nudos. Las muestras de zooplancton obtenidas se colocaron en frascos de plástico de 500 ml de capacidad, se les agregó 250 ml de agua de mar del sitio de colecta y 10 ml de una solución de formaldehído comercial neutralizado con borato de sodio para su fijación, obteniendo una concentración final de formol del 4 %. Posteriormente, se realizó un recambio total de agua de las muestras con alcohol al 70 % de acuerdo con la metodología de Smith y Richardson (1977) para su preservación.

Los parámetros hidrológicos superficiales de temperatura ( $^{\circ}\text{C}$ ), salinidad (ups) y oxígeno disuelto ( $\text{mg l}^{-1}$ ), se midieron *in situ* con una sonda



multiparamétrica marca *Hanna* modelo HI 9828.

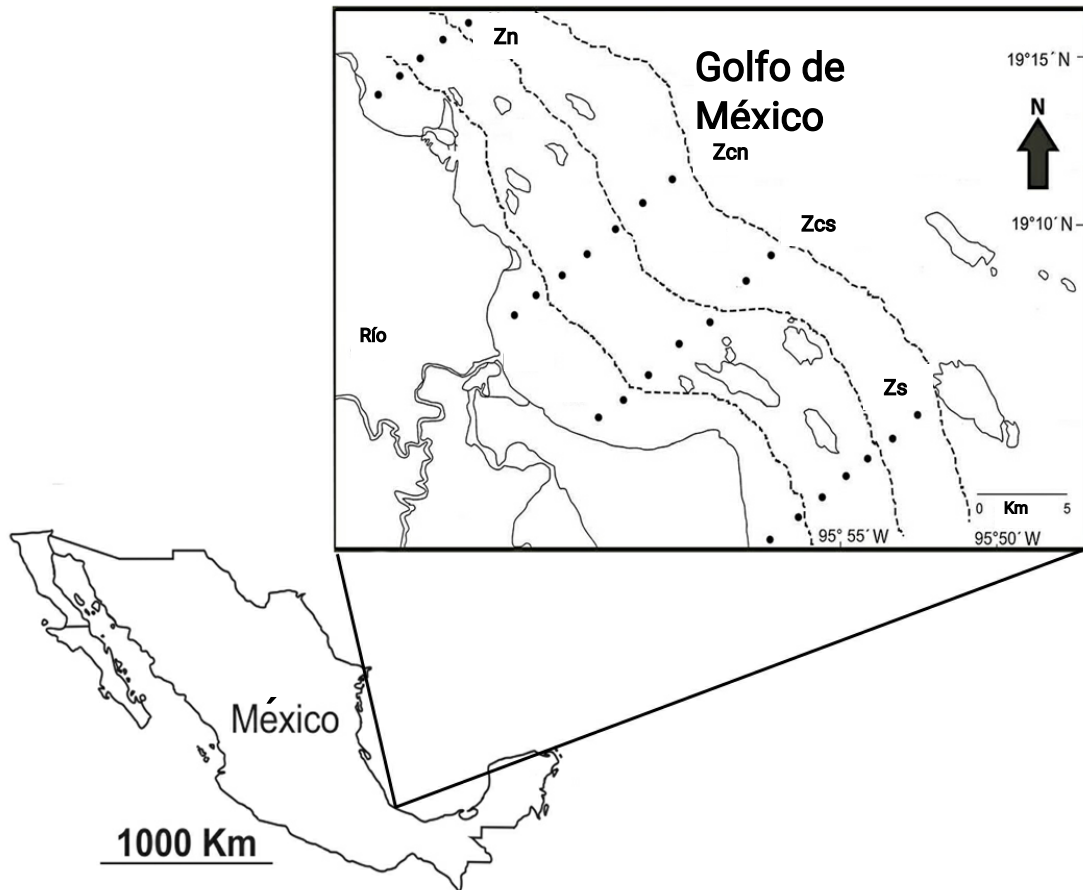


Figura 1. Red de Estaciones en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV), Veracruz, México. Se muestran 26 estaciones distribuidas en 4 transectos: Zn, zona norte; Zcn, Zona centro norte; Zcs, zona centro sur; Zs, Zona sur.

## Trabajo de Laboratorio

Las muestras se revisaron en el Laboratorio de Crustáceos de la Facultad de Estudios Superiores Iztacala, seleccionando los cladóceros con ayuda del microscopio estereoscópico marca Motic modelo SMZ168 y un microscopio óptico modelo Leica DM750.

Con el fin de obtener la riqueza específica de cladóceros en el área de estudio, los organismos recolectados identificaron con base en los criterios de Della Croce (1974) y Conway (2012). Se elaboraron esquemas de las especies de cladóceros, así como de cada una de las etapas en su desarrollo embrionario con ayuda de un microscopio estereoscópico equipado con una cámara digital Omax 14MP USB 3.0 y el programa Corel Draw X6, versión 16.0.0.

La relación entre la densidad en los transectos y en los meses de muestreo se analizó con el modelo lineal generalizado (MLG) utilizando la distribución log-lineal de Poisson para conteos ( $\log(\mu) = \alpha + \beta x$ ) y cada uno de los parámetros ambientales como covariantes, se obtuvo la significancia para cada parámetro analizado ( $p < 0.05$ ) (Zuur *et al.*, 2007). El MLG se realizó con el programa SPSS versión 25.

A los organismos ya identificados se les midió la longitud del cuerpo (LC)

para poder determinar el intervalo de talla a la cual correspondían. La longitud del cuerpo para *P. tergestina* se tomó del margen anterior de la cabeza al borde dorso posterior del caparazón (Fig. 2c). En *P. avirostris* la longitud del cuerpo se consideró como la distancia entre el borde anterior de la cabeza y el margen posterior de la articulación dorsal del caparazón (Fig. 2a).

Se seleccionaron al azar 100 cladóceros de cada mes y se agruparon de acuerdo con las siguientes clases: juveniles (<500  $\mu\text{m}$  para *P. avirostris* y <300  $\mu\text{m}$  para *P. tergestina*), hembras no reproductivas (carentes de huevos), hembras partenogénicas (con embriones), hembras gametogénicas (con huevos de resistencia) y machos. El sexo de los organismos se determinó de acuerdo con las descripciones de Della Croce (1974) para *P. avirostris* y de Onbé (1978) para *P. tergestina*.

Los estadios de los embriones de *P. avirostris* se identificaron utilizando los criterios de Della Croce y Bettanin (1965). La comparación de la longitud de los embriones se realizó dividiendo en cuatro categorías para un mejor análisis; la categoría 1 corresponde a los estadios I – III; del IV- VII la categoría 2 de desarrollo; del VIII al X en la categoría 3 y los estadios XI - XII fueron considerados como la categoría 4, siguiendo la clasificación de Atienza *et al.*, 2008. En *P. tergestina*, los estadios I-II fueron considerados premaduros, mientras que los estadios III–IV fueron embriones maduros, para determinar el estado de los embriones se utilizaron los criterios de Onbé, 1978; (ANEXO 1 - 2). Así mismo se midió la longitud de los embriones para ambas especies (Fig. 2b y 2d).

La fecundidad se analizó con base en el tamaño de puesta (número de embriones por hembra) y se relacionó con la abundancia relativa dentro de la población; así mismo, se relacionó el tamaño de puesta con la longitud del cuerpo y se obtuvo el coeficiente de correlación de Pearson.

La longitud del cuerpo se convirtió en microgramos de carbono de peso húmedo ( $Ph_{\mu g C}$ ) utilizando la relación logarítmica longitud-peso ( $Ph_{\mu g C} = 2.66 \log LC - 7.369$ ; donde  $LC$  es la longitud del cuerpo del cladóceros y 2.66 y -7.369 son constantes), empleada por Atienza *et al.* (2006) quien asume, además, que el contenido de carbón es el 50% del  $Ph$  (Uye, 1982).

La tasa instantánea de natalidad ( $b$ , día<sup>-1</sup>) se estimó a partir de la proporción de embriones (reclutamiento de los embriones partenogenéticos) de la población, usando la ecuación de Paloheimo (1974):

$$b = \ln ((E/N) + 1) / D$$

Donde:

- $E$  es el número de embriones y huevos partenogenéticos registrados
- $N$  es el tamaño total de la población de hembras partenogenéticas
- $D$  es el tiempo de desarrollo de los huevos (en días). Este fue estimado con base en la temperatura de la superficie de la columna de agua ( $T$ ) usando la ecuación de Bottrell (Bottrell, 1975):

$$\text{Log } D = 0.847 (\log T)^2 - 3.609 \log T + 3.796$$

Después de obtener las clases de talla, se calculó la fecundidad promedio de cada una de ellas. Así mismo, la edad de cada clase se determinó con base en los criterios de Pavlova (1959) para *P. avirostris* y Bryan (1979) para *P. tergestina*.

Los mapas de distribución se elaboraron utilizando el programa Surfer (versión 10.1.561, *Surface Mapping System, Golden Software, Inc.*, Candelaria-Silva *et al.*, 1990). La densidad se obtuvo contabilizando los organismos obtenidos y se estandarizó a número de cladóceros por 100 m<sup>3</sup> de agua. Con el propósito de atenuar las diferencias en los valores de la densidad de los organismos capturados, se realizó una representación gráfica en la cual se calculó el logaritmo natural del número de ejemplares presentes en 100 m<sup>3</sup> (Mujica y Medina, 2000).

Después de verificar la normalidad y homocedasticidad de los datos con la prueba de Shapiro-Wilk, se realizó la comparación entre los valores de la temperatura, salinidad y oxígeno disuelto entre los cinco meses de muestreo, utilizando análisis de varianza (ANOVA) y la prueba post hoc de Tukey. Así mismo, se aplicó la prueba de Wilcoxon para determinar las posibles diferencias entre las abundancias de las dos especies de cladóceros considerando cada uno de los meses de muestreo. Así mismo, se realizaron pruebas de Kruskal-Wallis para

evaluar si existen diferencias significativas en la abundancia considerando los transectos, las estaciones y los años de muestreo (Sokal y Rohlf, 2012). Para el análisis de Kruskal-Wallis y de Wilcoxon se utilizó el programa R Studio para Windows versión 3.5 (Systat, 2006).

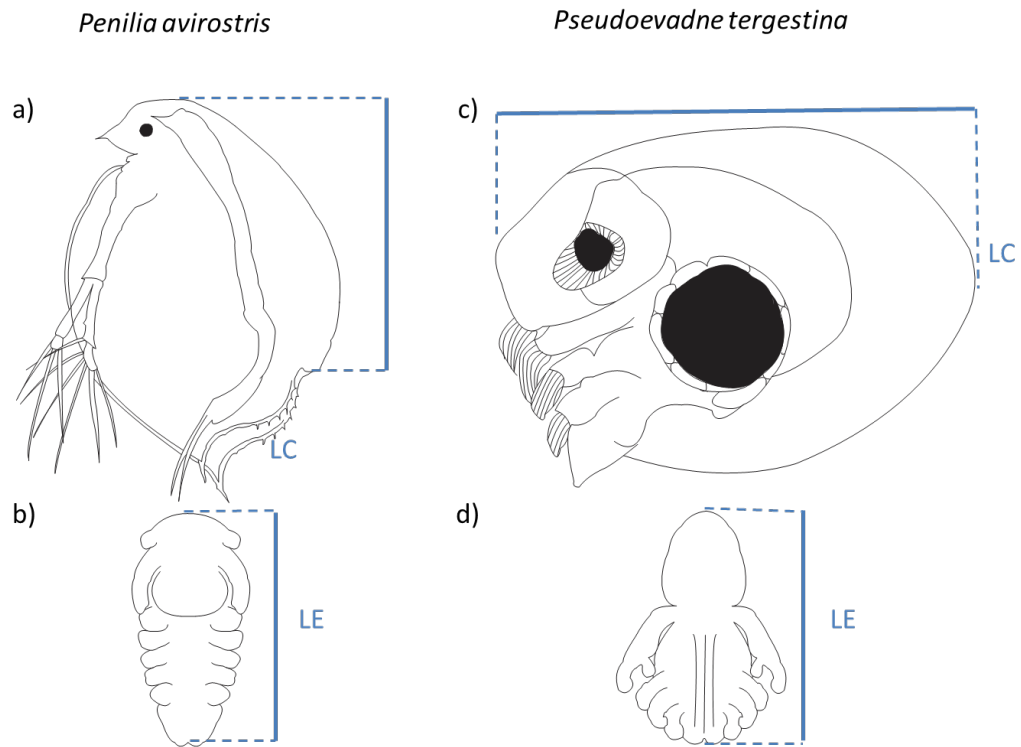


Figura 2 Morfología de *Penilia avirostris*: a) Adulto, b) Embrión y *Pseudoevadne tergestina* c) Adulto, d) Embrión. Se detallan las mediciones realizadas en el estudio. Longitud del cuerpo (LC) y longitud del embrión (LE).

## Resultados

### Temperatura, salinidad y oxígeno disuelto

La temperatura varió entre los meses de muestreo ( $F_{4,15}; 0.05 = 26.4, p < 0.001$ ) mostrando un intervalo promedio entre  $26.53 \pm 0.41$  (mayo 2012) y  $29.29 \pm 0.27$  °C (agosto 2011). La salinidad también varió entre los meses de muestreo ( $F_{4,15}; 0.05 = 42.48, p < 0.001$ ) con promedio entre  $33.43 \pm 0.49$  (agosto 2011) y  $35.91 \pm 0.09$  (mayo 2012). Así mismo, el oxígeno disuelto también varió entre los meses de muestreo ( $F_{4,15}; 0.05 = 4.36, p = 0.016$ ) con promedio entre  $2.92 \pm 0.08$  (junio 2011) y  $6.56 \pm 0.08$  mg l<sup>-1</sup> (agosto 2011) (Tabla 1).

La prueba de Tukey mostró diferencias de temperatura entre los tres meses de 2011 y entre mayo de 2012 y junio de 2013 con agosto de 2011 ( $p < 0.05$ ). Para la salinidad, se encontraron diferencias entre la mayoría de las comparaciones ( $p < 0.05$ ) excepto entre mayo 2012 y junio 2011 ( $p = 0.99$ ). Respecto al oxígeno disuelto, la diferencia sólo se encontró entre junio y agosto de 2011 ( $p < 0.05$ ).

Tabla 1. Temperatura, salinidad y oxígeno disuelto durante junio, agosto, octubre de 2011, mayo de 2012 y junio de 2013 en 4 transectos en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV), Veracruz, México.

Temperatura °C					
Zona	2011			2012	2103
	Junio	Agosto	Octubre	Mayo	Junio
Norte	27.9 ± 0.52	28.68 ± 0.43	28 ± 0.44	26.82 ± 0.48	27.76 ± 0.39
Centro-norte	27.33 ± 0.40	28.87 ± 0.38	27.69 ± 0.50	27.15 ± 0.18	27.33 ± 0.36
Centro-sur	26.75 ± 0.50	29 ± 0.36	27.89 ± 0.39	26.53 ± 0.41	27.47 ± 0.08
Sur	27.53 ± 0.35	29.29 ± 0.27	27.67 ± 0.21	27.16 ± 0.13	27.54 ± 0.10

Salinidad ups					
Zona	2011			2012	2103
	Junio	Agosto	Octubre	Mayo	Junio
Norte	35.84 ± 0.05	33.43 ± 0.49	34.92 ± 0.08	35.66 ± 0.11	35.18 ± 0.13
Centro-norte	35.86 ± 0.05	34.31 ± 0.30	35.3 ± 0.15	35.81 ± 0.13	34.51 ± 0.16
Centro-sur	35.73 ± 0.08	34 ± 0.13	35.46 ± 0.14	35.89 ± 0.09	34.64 ± 0.15
Sur	35.73 ± 0.11	33.99 ± 0.17	35.36 ± 0.13	35.91 ± 0.09	34.79 ± 0.09

Oxígeno mg l <sup>-1</sup>					
Zona	2011			2012	2103
	Junio	Agosto	Octubre	Mayo	Junio
Norte	2.92 ± 0.08	4.84 ± 0.05	3.16 ± 0.09	3.12 ± 0.08	2.96 ± 0.05
Centro-norte	3.19 ± 0.09	5.74 ± 0.10	3.41 ± 0.09	4.19 ± 0.09	4.21 ± 0.12
Centro-sur	3.41 ± 0.12	5.64 ± 0.08	4.59 ± 0.09	4.5 ± 0.40	4.67 ± 0.14
Sur	3.93 ± 0.08	6.56 ± 0.08	5.53 ± 0.17	4.94 ± 0.05	4.99 ± 0.09

Con el MLG se encontró que la relación de la densidad de *P. avirostris* respecto de la temperatura, salinidad y oxígeno disuelto como covariantes fue



significativa ( $p < 0.001$ ), los valores de  $\beta$  fueron negativos para los tres parámetros. Así mismo, se encontró una relación significativa con los transectos norte, centro norte, centro sur y los meses de junio 2011, agosto 2011, mayo 2012 y junio 2013 ( $p < 0.001$ ) (Tabla 2).

Tabla 2. *Penilia avirostris*. Relación de la densidad respecto de la temperatura, salinidad y oxígeno disuelto en los cuatro transectos y cinco ciclos de muestreo.

		Salinidad					
		95% de intervalo de confianza de Wald		Contraste de hipótesis			
Parámetro	B	Desv. Error	Inferior	Superior	Chi-cuadrado de Wald	g	p
Intersección	28.624	1.7913	25.113	32.134	255.340	1	< 0.001
Centro-norte	-0.961	0.0229	-1.006	-0.916	1755.137	1	< 0.001
Centro-sur	-1.974	0.0346	-2.042	-1.906	3250.276	1	< 0.001
Norte	-0.880	0.0243	-0.928	-0.833	1309.854	1	< 0.001
Sur	0 <sup>a</sup>						< 0.001
ago-11	-1.623	0.0736	-1.767	-1.479	485.684	1	< 0.001
jun-11	-0.243	0.0360	-0.313	-0.172	45.554	1	< 0.001
jun-13	-0.943	0.0350	-1.011	-0.874	724.595	1	< 0.001
may-12	-0.616	0.0406	-0.696	-0.537	230.587	1	< 0.001
oct-11	0 <sup>a</sup>						< 0.001
Salinidad	-0.591	0.0507	-0.690	-0.491	135.632	1	< 0.001
		Temperatura					
		95% de intervalo de confianza de Wald		Contraste de hipótesis			
Parámetro	B	Desv. Error	Inferior	Superior	Chi-cuadrado	g	p

	de Wald						
Intersección	26.796	1.2548	24.337	29.255	456.055	1	< 0.001
Centro-norte	-1.040	0.0236	-1.087	-0.994	1936.944	1	< 0.001
Centro-sur	-2.150	0.0371	-2.223	-2.077	3350.877	1	< 0.001
Norte	-0.713	0.0217	-0.755	-0.670	1082.624	1	< 0.001
Sur	0a						< 0.001
ago-11	0.032	0.0619	-0.090	0.153	0.263	1	< 0.001
jun-11	-0.726	0.0269	-0.778	-0.673	730.772	1	< 0.001
jun-13	-0.820	0.0269	-0.873	-0.768	932.727	1	< 0.001
may-12	-1.467	0.0437	-1.552	-1.381	1127.456	1	< 0.001
oct-11	0a						< 0.001
Temperatura	-0.685	0.0452	-0.773	-0.596	230.038	1	< 0.001

### Oxígeno disuelto

Parámetro	B	Desv. Error	95% de intervalo de confianza de Wald		Contraste de hipótesis		
			Inferior	Superior	Chi-cuadrado de Wald	g	p
Intersección	14.099	0.1636	13.778	14.419	7428.543	1	< 0.001
Centro-norte	-2.554	0.0500	-2.652	-2.456	2610.268	1	< 0.001
Centro-sur	-2.795	0.0406	-2.874	-2.715	4747.653	1	< 0.001
Norte	-3.067	0.0638	-3.192	-2.942	2310.576	1	< 0.001
Sur	0a						< 0.001
ago-11	0.978	0.0547	0.871	1.086	319.300	1	< 0.001
jun-11	-1.771	0.0407	-1.851	-1.692	1895.070	1	< 0.001
jun-13	-0.823	0.0259	-0.874	-0.773	1013.006	1	< 0.001
may-12	-1.105	0.0284	-1.161	-1.050	1512.173	1	< 0.001

oct-11	0a						< 0.001
Oxígeno disuelto	-1.224	0.0316	-1.286	-1.162	1496.019	1	< 0.001

Para *P. tergestina*, también se encontró una relación significativa respecto de la temperatura, salinidad y oxígeno disuelto ( $p < 0.001$ ), los valores de  $\beta$  fueron negativos para salinidad y oxígeno y positivo para la temperatura. También, se encontró una relación significativa con los transectos norte, centro norte, centro sur y los meses de junio 2011, agosto 2011, mayo 2012 y junio 2013 ( $p < 0.001$ ) (Tabla 3).

Tabla 3. *Pseudoevadne tergestina*. Relación de la densidad respecto de la temperatura, salinidad y oxígeno disuelto en los cuatro transectos y cinco ciclos de muestreo

Parámetro	B	Desv. Error	Temperatura		Chi-cuadrado de Wald	g	p
			Inferior	Superior			
Intersección	-20.489	1.6255	-23.675	-17.303	158.872	1	< 0.001

Centro-norte	-1.351	0.0383	-1.426	-1.276	1244.207	1	< 0.001
Centro-sur	-0.476	0.0283	-0.531	-0.420	281.749	1	< 0.001
Norte	-0.766	0.0281	-0.821	-0.711	743.226	1	< 0.001
Sur	0a						< 0.001
ago-11	-1.544	0.0833	-1.708	-1.381	343.672	1	< 0.001
jun-11	0.264	0.0385	0.189	0.340	47.073	1	< 0.001
jun-13	0.930	0.0322	0.867	0.993	834.568	1	< 0.001
may-12	-0.325	0.0673	-0.457	-0.193	23.260	1	< 0.001
oct-11	0a						< 0.001
Temperatura	0.978	0.0584	0.863	1.092	280.502	1	< 0.001

### Salinidad

Parámetro	B	Desv. Error	95% de intervalo de confianza de Wald		Contraste de hipótesis		
			Inferior	Superior	Chi-cuadrado de Wald	g	p
Intersección	97.120	2.3296	92.554	101.686	1737.990	1	< 0.001
Centro-norte	-1.841	0.0387	-1.917	-1.765	2260.304	1	< 0.001
Centro-sur	-0.807	0.0271	-0.861	-0.754	886.753	1	< 0.001
Norte	-0.999	0.0331	-1.064	-0.935	910.831	1	< 0.001
Sur	0a						< 0.001
ago-11	-3.948	0.1021	-4.148	-3.748	1495.378	1	< 0.001
jun-11	1.237	0.0477	1.144	1.331	671.682	1	< 0.001
jun-13	-0.548	0.0457	-0.638	-0.459	144.085	1	< 0.001
may-12	0.372	0.0621	0.251	0.494	35.952	1	< 0.001
oct-11	0a						< 0.001
Salinidad	-2.561	0.0660	-2.690	-2.432	1507.038	1	< 0.001

### Oxígeno disuelto

Parámetro	B	Desv. Error	95% de intervalo de confianza de Wald		Contraste de hipótesis		
			Inferior	Superior	Chi-cuadrado de Wald	g	p
Intersección	10.795	0.2231	10.358	11.232	2340.914	1	< 0.001
Centro-norte	-2.389	0.0619	-2.510	-2.267	1488.512	1	< 0.001
Centro-sur	-1.113	0.0366	-1.185	-1.042	925.904	1	< 0.001
Norte	-2.101	0.0856	-2.269	-1.933	602.384	1	< 0.001
Sur	0 <sup>a</sup>						< 0.001
ago-11	0.741	0.0682	0.607	0.874	117.946	1	< 0.001
jun-11	-0.909	0.0564	-1.019	-0.798	259.480	1	< 0.001
jun-13	0.555	0.0289	0.498	0.612	367.953	1	< 0.001
may-12	-1.292	0.0474	-1.385	-1.199	744.137	1	< 0.001
oct-11	0 <sup>a</sup>						< 0.001
Oxígeno disuelto	-0.782	0.0429	-0.866	-0.698	332.809	1	< 0.001

### Abundancia total

La abundancia total de cladóceros recolectados en el PNSAV durante los años 2011–2013 fue de 88,959 individuos. De ellos, 12,404 pertenecieron a *P. avirostris* y 76,555 a *P. tergestina*. Sin embargo, al comparar la abundancia anual de las dos especies con la prueba de Wilcoxon, no se encontraron diferencias significativas en ninguno de los 3 años (Tabla 4).

Tabla 4. Comparación entre las abundancias de *P. avirostris* y *P. tergestina* en el PNSAV; utilizando la prueba de Wilcoxon (W).

NIVEL	W	P – valor
Abundancia Total	8366	0.87
Abundancia 2011	2957	0.72

Abundancia 2012	359	0.63
Abundancia 2013	318	0.69

En 2011 se recolectaron 30,937 cladóceros en junio, agosto y octubre; en 2012 estuvo representado por 2,031 cladóceros en mayo; y 2013, se recolectaron 55,787 en junio (Fig. 3).

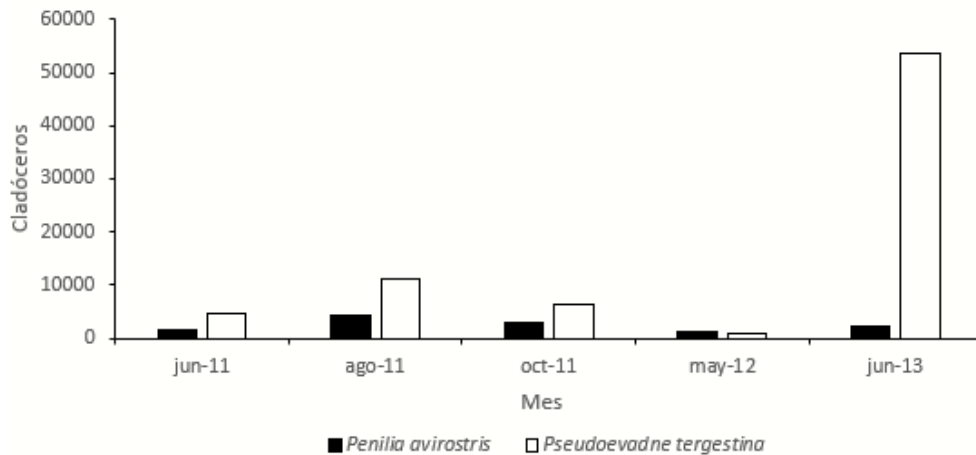


Figura 3: Abundancia total de cladóceros en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV), Veracruz, durante los meses recolectados en los años 2011 – 2013.

En 2011, se recolectaron un total de 30,973 cladóceros, de los cuales 8,925 pertenecieron a *P. avirostris* y 22,048 a *P. tergestina*. Se encontraron diferencias estadísticamente significativas para *P. avirostris* ( $\chi^2 = 6.89$ ,  $p < 0.05$ ) entre junio, agosto y octubre (Tabla 3), siendo junio diferente a octubre (*Prueba de Dunn*,  $p < 0.05$ ), (Fig. 4).

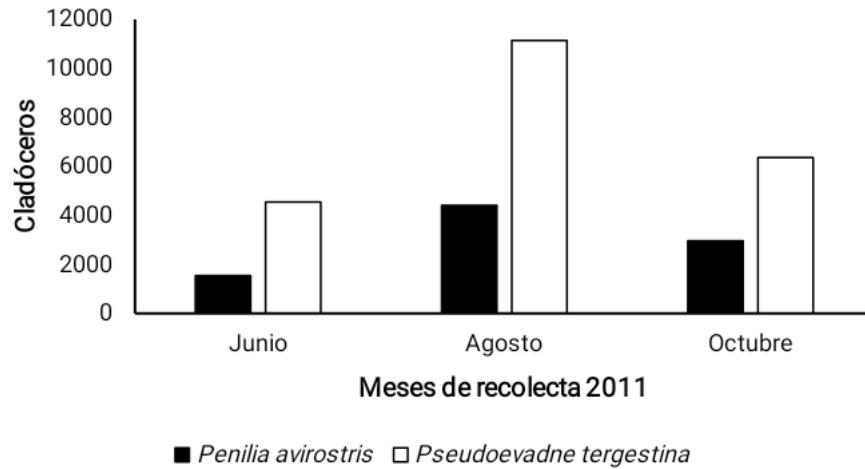


Figura 4. Abundancia de *P. avirostris* y *P. tergestina* durante el 2011 en el PNSAV.

### Densidad y distribución espacial

En 2011, *P. avirostris* presentó los valores más altos de densidad con 1,528, 2,200 y 820 cladóceros/100 m<sup>-3</sup> en junio, agosto y octubre, respectivamente. Estas densidades se presentaron en las estaciones más alejadas de la costa en el transecto Zs. En mayo de 2012 se obtuvieron densidades de 1,016 cladóceros/100 m<sup>-3</sup> en el transecto Zn, mientras que, en junio de 2013, las densidades más altas



fueron de 600 y 571 cladóceros/100 m<sup>3</sup> para los transectos Zn y Zcs, respectivamente; todas en estaciones muy cercanas a las costas (Fig. 5). En el análisis espacial, se encontraron diferencias estadísticamente significativas ( $X^2 = 16.21$ ,  $p < 0.05$ ) entre las densidades de los transectos (Tabla 3); siendo el transecto Zcs diferente a los otros tres (Dunn test,  $p < 0.01$ ). En junio y octubre de 2011 y junio de 2012 y mayo de 2013 no presentaron diferencias en la densidad, tampoco presentaron diferencias entre puntos de muestreo ni transectos (Tabla 5).

Tabla 5. Comparación en la abundancia de *P. avirostris* en el PNSAV durante 2011 – 2013. Donde  $X^2$  es el estadístico para la prueba de Kruskal – Wallis, P es el valor de la significancia y \* diferencias estadísticamente significativas (\*  $p < .05$ , \*\*  $p < .01$  y \*\*\*  $p < .001$ ).

NIVEL	$X^2$	P
<b>2011</b>		
Abundancia por meses	6.88	<b>0.03 *</b>
Abundancia por transectos	6.89	0.08
Abundancia por estaciones	24.67	0.48
Junio – Transectos	6.46	0.09
Junio – Puntos de muestreo	25	0.46

Agosto – Transectos	16.21	<b>0.001**</b>
Agosto – Puntos de muestreo	25	0.46
Octubre – Transectos	3.42	0.33
Octubre – Puntos de muestreo	25	0.46
<b>2012</b>		
Abundancia por transectos	2.14	0.54
Abundancia por Puntos de muestreo	25	0.46
<b>2013</b>		
Abundancia por transectos	4.44	0.22
Abundancia por Puntos de muestreo	25	0.46

Durante 2011, los valores más altos de densidad para *P. tergestina* fueron 2,380, 4,560 y 5,980 cladóceros/100 m<sup>-3</sup> en junio, agosto y octubre respectivamente. En particular, en junio las estaciones más alejadas del transecto Zs presentaron las densidades más altas. En agosto y octubre se encontraron en los transectos Zcs y Zn, respectivamente, en estaciones cercanas a la costa. Para mayo de 2012 se presentaron densidades de 692 cladóceros/100 m<sup>-3</sup> en el transecto Zcn; mientras que en junio de 2013 las densidades más altas fueron de

22,335 y 17,165 cladóceros/100 m<sup>-3</sup> en los transectos Zn y Zs, respectivamente, también en estaciones cercanas a la costa (Fig. 6). En junio de 2011 se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre las densidades de los transectos ( $\chi^2 = 9.5275$ ,  $p < 0.05$ ) (Tabla 4); donde los transectos Zn y Zcs difieren de Zcn y Zs (Dunn test,  $p < 0.5$ ). Durante agosto se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre los transectos ( $\chi^2 = 10.256$ ,  $p < 0.05$ ) (Tabla 6). Sin embargo, la densidad de *P. tergestina* no presentó diferencias estadísticamente significativas en octubre de 2011, junio de 2012 y mayo de 2013 ni entre estaciones ni transectos.

Tabla 6. Comparación en la abundancia de *P. tergestina* en el PNSAV durante 2011 – 2013. Donde  $\chi^2$  es el estadístico para la prueba de Kruskal – Wallis, P es el valor de la significancia y \* diferencias estadísticamente significativas (\*  $p < .05$ , \*\*  $p < .01$  y \*\*\*  $p < .001$ ).

NIVEL	$\chi^2$	P
<b>2011</b>		
Abundancia por meses	1.02	0.60
Abundancia por transectos	6.16	0.10
Abundancia por estaciones	18.63	0.81
Junio – Transectos	9.53	<b>0.023 *</b>

Junio – Puntos de muestreo	25	0.46
Agosto – Transectos	10.25	<b>0.016 *</b>
Agosto – Puntos de muestreo	25	0.46
Octubre – Transectos	0.12	0.99
Octubre – Puntos de muestreo	25	0.46
<hr/> <b>2012</b> <hr/>		
Abundancia por transectos	6.16	0.10
Abundancia por Puntos de muestreo	25	0.46
<hr/> <b>2013</b> <hr/>		
Abundancia por transectos	1.9	0.59
Abundancia por Puntos de muestreo	25	0.46

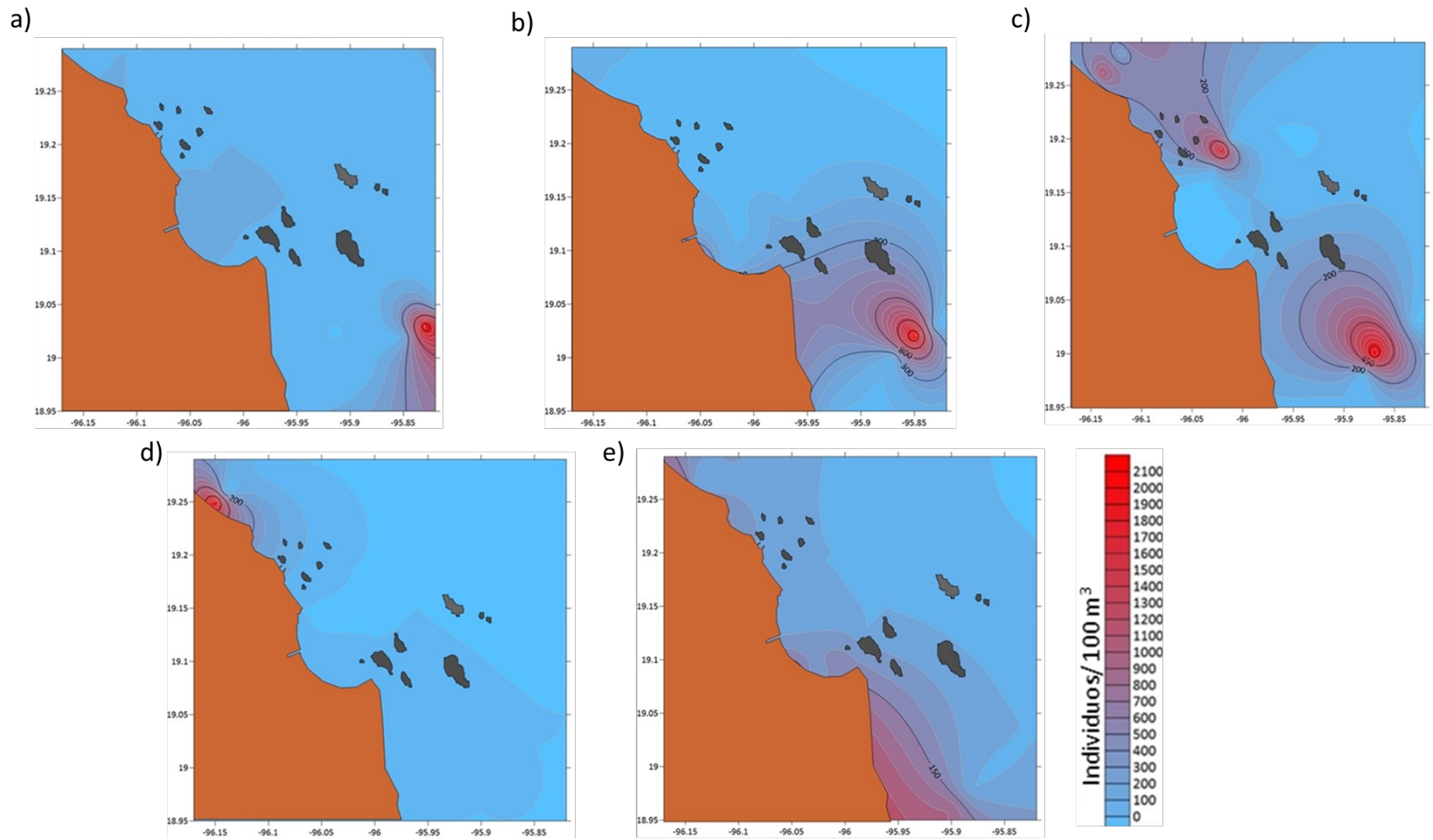


Figura 5. Distribución espacial y densidad de *P. avirostris* en el PNSAV durante 2011 – 2013. Donde a representa junio de 2011, b es agosto de 2011, c es octubre de 2011, d es mayo de 2012 y e es junio de 2013.

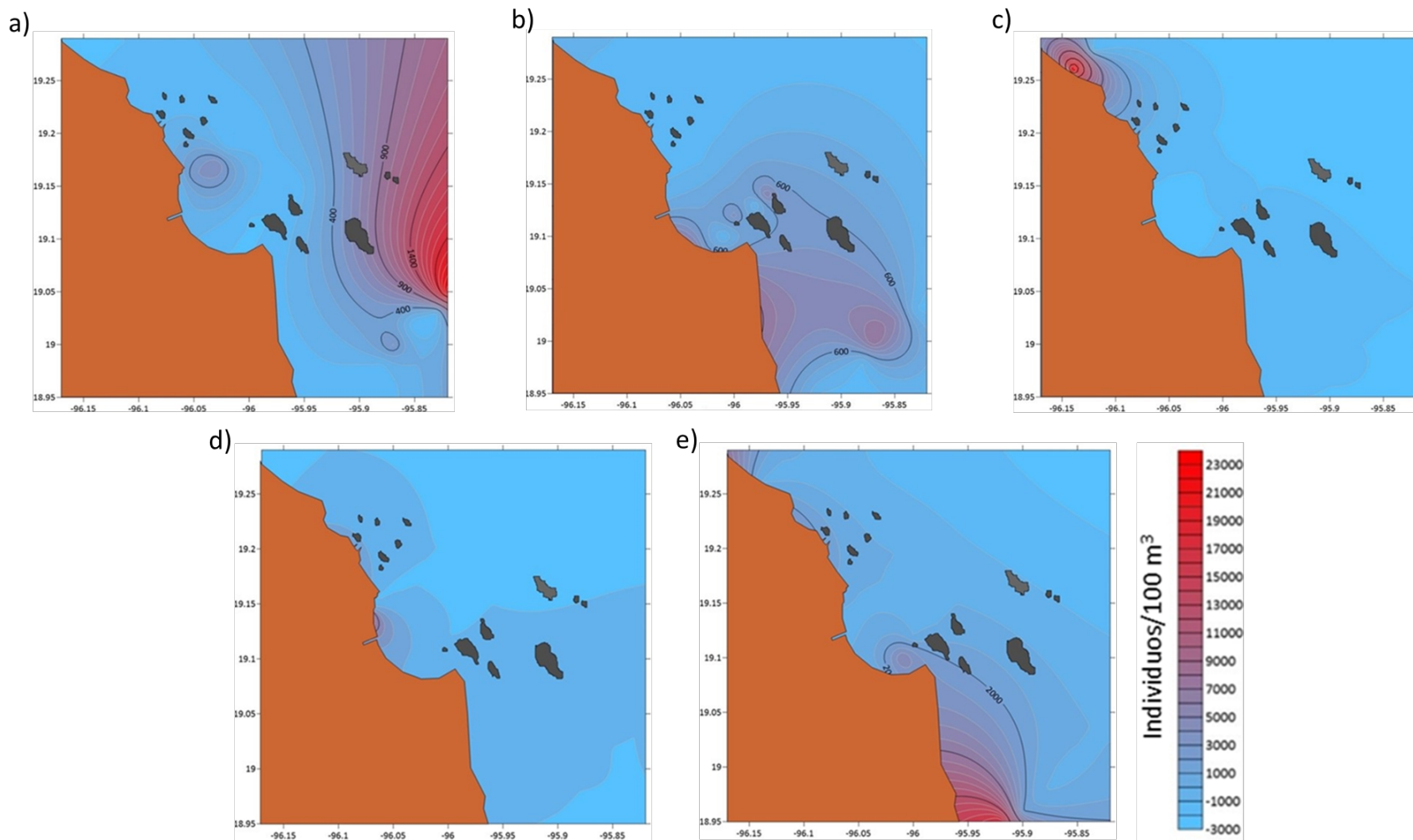


Figura 6. Distribución espacial y densidad de *P. tergestina* en el PNSAV durante 2011 – 2013. Donde a representa junio de 2011, b es agosto de 2011, c es octubre de 2011, d es mayo de 2012 y e es junio de 2013.

## Estructura poblacional

### *Penilia avirostris*

Se encontraron cuatro de los cinco estadios en la historia de vida de *P. avirostris*, sin la presencia de machos. La composición poblacional de *P. avirostris* durante 2011 estuvo representada principalmente por hembras partenogenéticas durante los meses de junio y octubre, mientras que agosto se caracterizó por presentar hembras no reproductivas. Las hembras gametogenéticas solo representaron el 1% de la población en junio y octubre (Fig.7).

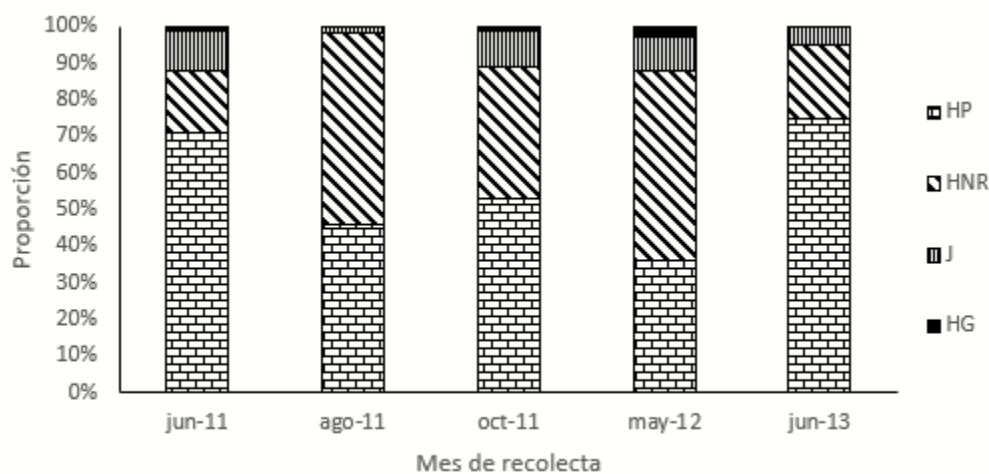


Figura 7. Estructura poblacional (en %) de *P. avirostris* de 2011- 2013; donde HP: Hembra partenogenética; HG: Hembra gametogenética; HNR: Hembra no reproductiva y J: Juvenil.

En mayo de 2012 la estructura poblacional estuvo representada principalmente por hembras no reproductivas; mientras que para junio de 2013 las hembras partenogenéticas fueron las mejor representadas. En mayo de 2012 las hembras gametogenéticas representaron el 3% de la población (Fig. 7).

Respecto al tamaño de los individuos (Tabla 7), se observó que la diferencia

en las tallas era estadísticamente significativa para las hembras partenogenéticas y para las no reproductivas; mientras que las hembras gametogenéticas estuvieron ausentes durante agosto de 2011 y junio de 2013.

Tabla 7. Tamaño comparativo ( $\mu\text{m}$ ) de *P. avirostris* de los diferentes estadios de la historia de vida durante 2011 a 2013 (ANOVA test). Donde Hp es hembra partenogenética, HNR Hembra no reproductiva, J juvenil, Hg Hembra gametogenética, DS es la desviación estándar, n el número de muestra y \* diferencias estadísticamente significativas (\*  $p < .05$ , \*\*  $p < .01$  y \*\*\*  $p < .001$ )

	Junio 2011			Agosto 2011			Octubre 2011			Mayo 2012			Junio 2013			
	Medi a	DS	N	Medi a	DS	n	Medi a	DS	n	Medi a	DS	n	Medi a	DS	n	
HP	794	8.2	7	747	13.	4	791	11.	5	775	12.	3	760	8.8	7	**
		9	1		1	6		5	2		1	6		4	5	
HN	810	19.	1	704	19.	5	743	18.	3	735	14.	5	681	17.	2	**
R		9	7		1	2		5	6		7	2		4	2	
J	462	9.9	1	420	10	2	453	19.	1	442	19.	9	480	10	3	
		1	1					1	1		2					
HG	750	-	1	-	-	-	639	-	1	836	48.	3	-	-	-	
											4					



### *Pseudoevadne tergestina*

Se encontraron cinco estadios como parte de la historia de vida de *P. tergestina*; los machos y los juveniles fueron escasos. La composición poblacional de *P. tergestina* durante 2011 estuvo representada principalmente por hembras partenogenéticas en junio y agosto con más de un 90% de la población. Los machos y los juveniles solo se presentaron en agosto y octubre (Fig. 8).

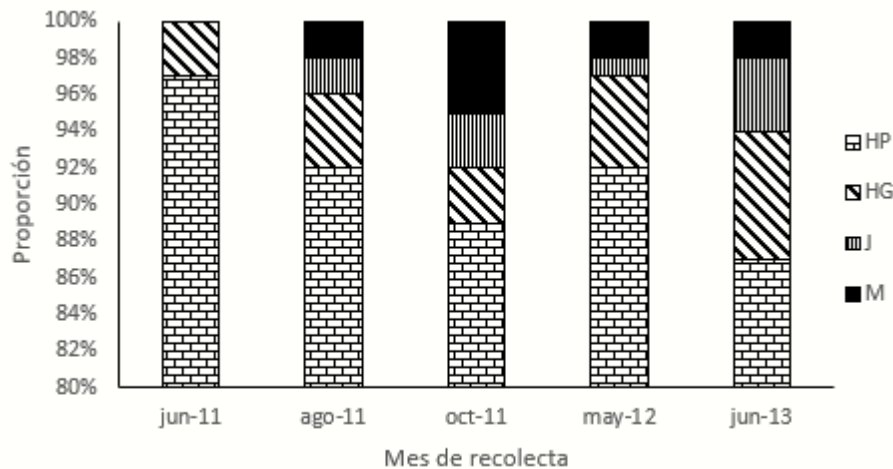


Figura 8. Estructura poblacional (en %) de *P. tergestina* de 2011-2013; donde HP: Hembra partenogenética; HG: Hembra gametogenética; HNR: Hembra no reproductiva; J: Juvenil y M: Macho.

La composición poblacional de *P. tergestina* durante mayo de 2012 y junio de 2013 estuvo representada principalmente por hembras partenogenéticas. Las hembras gametogenéticas, los machos y los juveniles se encontraron mejor representados con el 15% de la población en junio de 2013 (Figura 8).

El tamaño de los individuos fue relativamente constante durante 2011-2013 para cada uno de los estadios de la historia de vida, excepto por las hembras

partenogénicas donde se encontraron diferencias estadísticamente significativas entre los meses. Los machos estuvieron ausentes en junio de 2011 y los juveniles en junio 2011 y mayo 2012 (Tabla 8).

Tabla 8. Tamaño comparativo ( $\mu\text{m}$ ) de *P. tergestina* de los diferentes estadios de la historia de vida durante 2011 a 2013 (ANOVA test). Donde Hp es hembra partenogénica, HNR Hembra no reproductiva, J juvenil, Hg Hembra gametogénica, DS es la desviación estándar, n el número de muestra y \* diferencias estadísticamente significativas (\*  $p < .05$ , \*\*  $p < .01$  y \*\*\*  $p < .001$ )

	Junio 2011			Agosto 2011			Octubre 2011			Mayo 2012			Junio 2013			
	Medi a	DS	n	Medi a	DS	n	Medi a	DS	n	Medi a	DS	n	Medi a	DS	n	
H P	602	9.4	9	634	9.7	9	627	11.	8	722	9.1	9	603	9.6	8	***
			6			2		2	9		9	1			7	
M	-	-	-	605	5	2	600	58	5	643	18.	3	660	60	2	
										5						
J	-	-	-	355	115	2	346	16.	3	-	-	-	355	17.	4	
								6						5		
H G	576	16.	3	587	64.	4	536	23.	3	614	46	5	585	31.	7	
		6			4			3						4		

## Fecundidad: tamaño de puesta

### *Penilia avirostris*

En 2011 los tamaños de puesta fueron  $3.29 \pm 1.29$ ,  $3.76 \pm 1.36$  y  $3.05 \pm 0.16$  embriones por hembra para junio, agosto y octubre, respectivamente. Al mismo tiempo se observó que los tres meses presentan similitud en las frecuencias relativas de tamaño de puesta. Por otro lado, para mayo de 2012 y junio 2013 los tamaños de puesta fueron  $3.8 \pm 0.16$  y  $3.2 \pm 0.22$  embriones por hembra respectivamente. Se presentó un leve incremento en el número de embriones por hembra partenogenética en junio de 2013 en comparación con mayo de 2012 (Fig. 9).

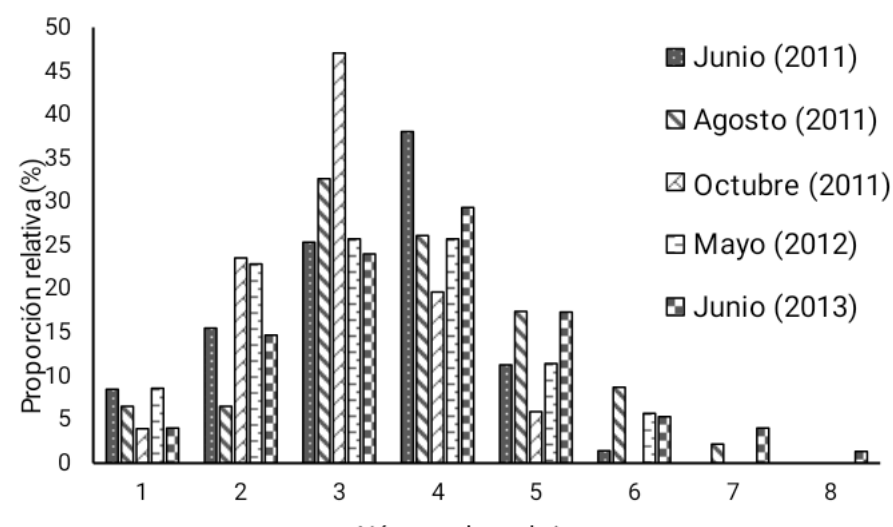


Figura 9. Tamaño de puesta de *P. avirostris* durante junio, agosto y octubre de 2011, mayo de 2012 y junio de 2013.

Se relacionó el tamaño de la puesta con la longitud del cuerpo (LC) para cada mes. La correlación más alta se obtuvo en junio de 2013 ( $R^2 = 0.214$ ). Sin embargo, en general los valores del coeficiente de correlación fueron bajos. (Fig. 10).

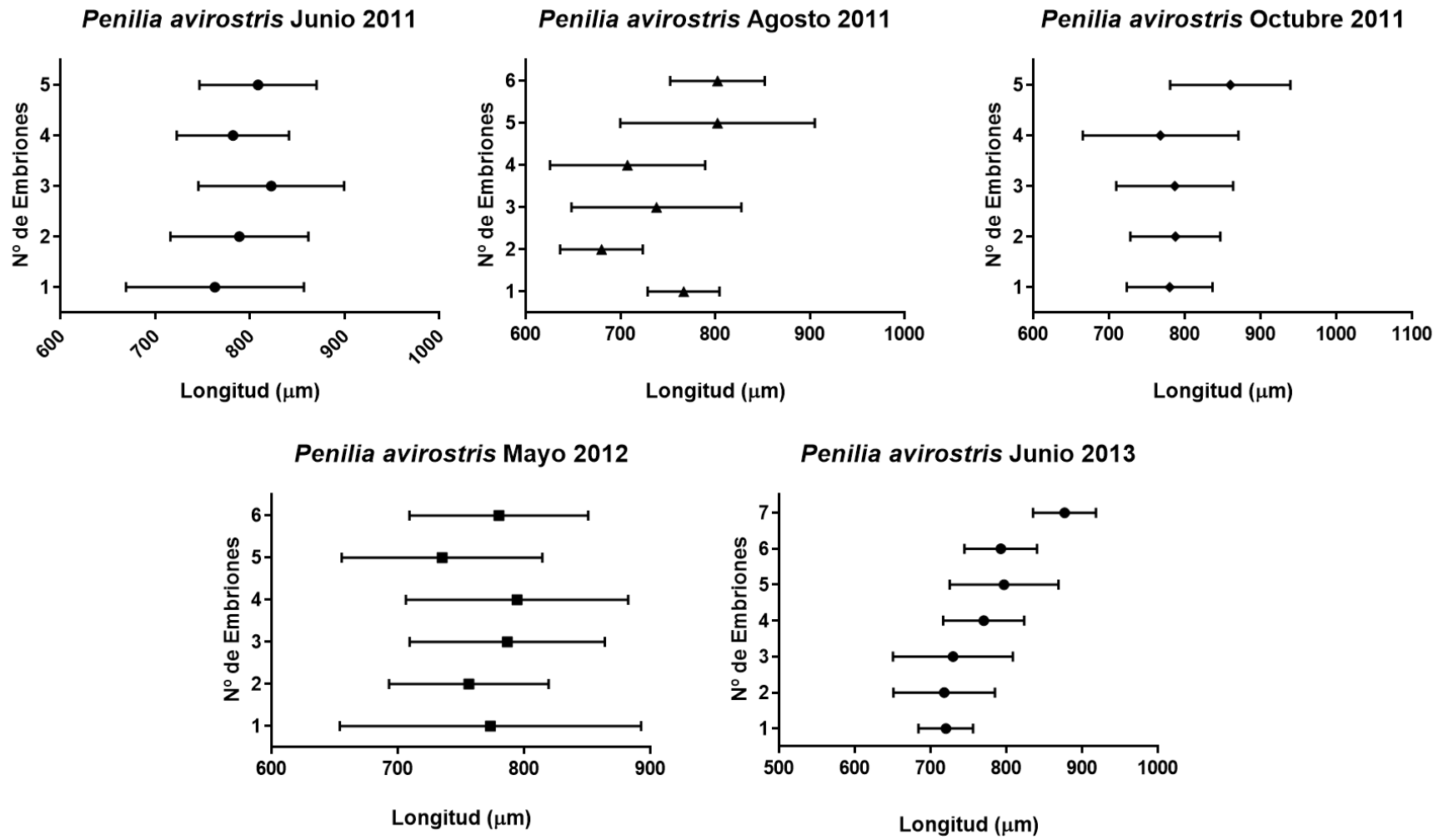


Figura 10. Dispersión de la longitud del cuerpo y el número de embriones en *Penilia avirostris* durante los años 2011 – 2013

Se identificaron los 12 estadios del desarrollo embrionario de *P. avirostris* y el efipio (Fig. 11). Al comparar la longitud de los embriones entre cada uno de los meses se encontraron diferencias significativas entre las cuatro categorías de tallas y los meses muestreados; el tamaño del efipio solo fue diferente durante 2011 (Tabla 9).

Se identificaron los 12 estadios del desarrollo embrionario de *P. avirostris* y el efipio (Fig. 11). Al comparar la longitud de los embriones entre cada uno de los meses se encontraron diferencias significativas entre las cuatro categorías de tallas y los meses muestreados; el tamaño del efipio solo fue diferente durante 2011 (Tabla 9).

Tabla 9. Longitud ( $\mu\text{m}$ ) de los diferentes estadios de *P. avirostris* durante 2011 a 2013, (ANOVA test). Donde DS es la desviación estándar, n el número de muestra y \* diferencias estadísticamente significativas (\*  $p < .05$ , \*\*  $p < .01$  y \*\*\*  $p < .001$ )

Estadio	Junio 2011			Agosto 2011			Octubre 2011			Mayo 2012			Junio 2013			
	Mediana	DS	n	Mediana	DS	n	Mediana	DS	n	Mediana	DS	n	Mediana	DS	n	
I	76	87.0	39	64	15.5	43	64.3	15.3	37	57	8.7	19	36	10.0	73	**
II	110	12.4	25	116	9.2	11	124	13.4	27	88	23.4	12	94	24.0	65	***
III	135	14.6	57	158	15.5	40	144	9.2	53	138	15.8	47	138	15.9	77	***
IV	178	23.8	67	218	33.9	30	208	58.2	27	202	20.0	14	201	25.2	35	***
Efipio	210	-	1	290	-	1	236	25.1	3	-	-	-	-	-	-	

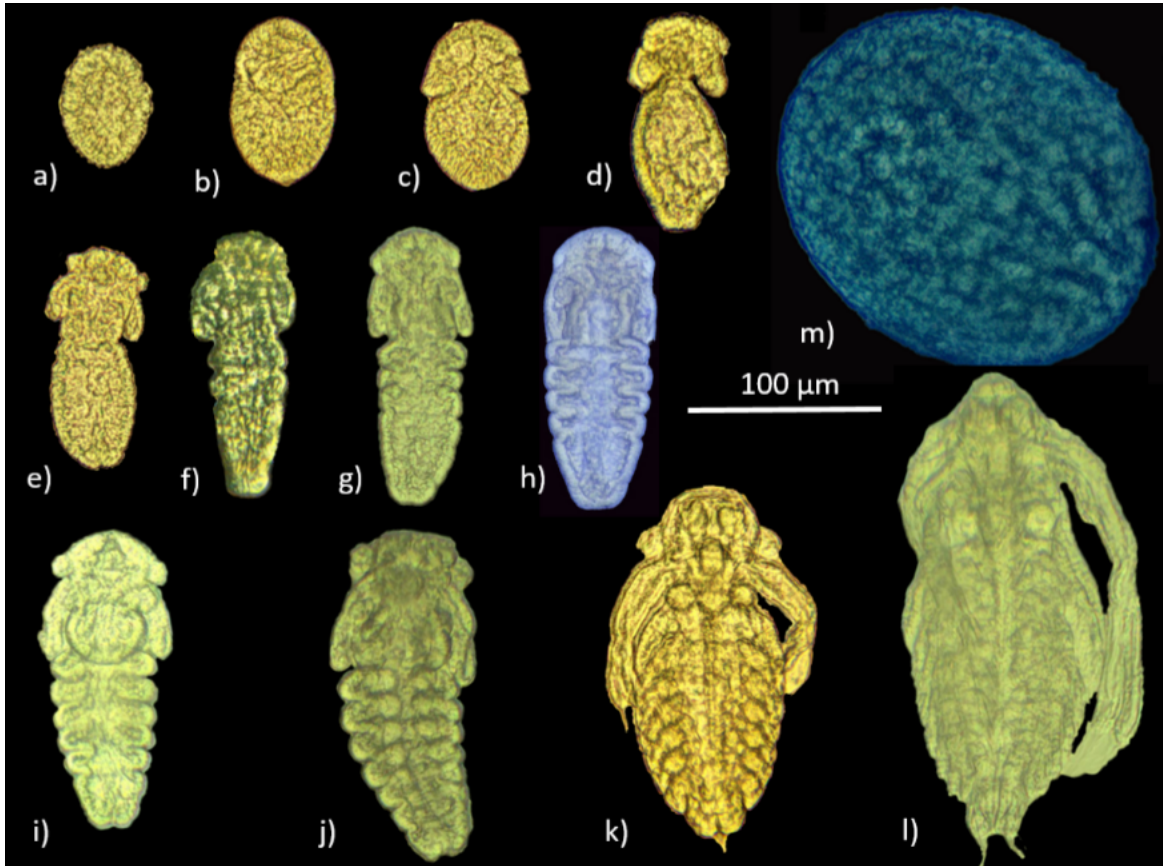


Figura 11. Estadios embrionarios de *Penilia avirostris*; a) I, b) II, c) III, d) IV, e) V, f) VI, g) VII, h) VIII, i) IX, j) X, k) XI, l) XII, m) efipio.

### *Pseudoevadne tergestina*

En 2011, los tamaños de puesta de *P. tergestina* fueron  $3.74 \pm 1.03$ ,  $3.07 \pm 0.91$  y  $2.89 \pm 0.95$  embriones por hembra para junio, agosto y octubre, respectivamente. Así mismo, se encontró que los tres meses coinciden en las frecuencias relativas de tamaño de puesta. Para mayo de 2012 y junio 2013 los tamaños de puesta fueron  $4.5 \pm 1.42$  y  $3.4 \pm 1.14$  embriones por hembra, respectivamente. En junio de 2013, se encontró un alto porcentaje de hembras partenogénicas (36%) que tenían un tamaño de puesta de 3 embriones, mientras que en mayo de 2012 la mayor frecuencia fue de 5 embriones por hembra (27%) (Fig. 12).

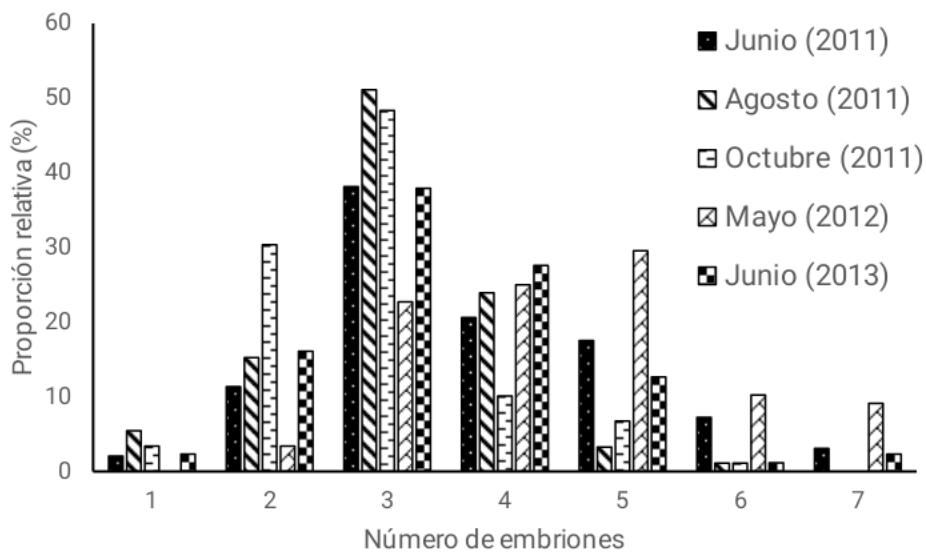


Figura 12. Tamaño de puesta de *Pseudoevadne tergestina* durante 2011 a 2013.

La relación entre el tamaño de la puesta con la longitud del cuerpo (LC) mostró valores bajos; en mayo de 2012 se obtuvo la  $R^2$  más alta con 0.20 (Fig. 13).



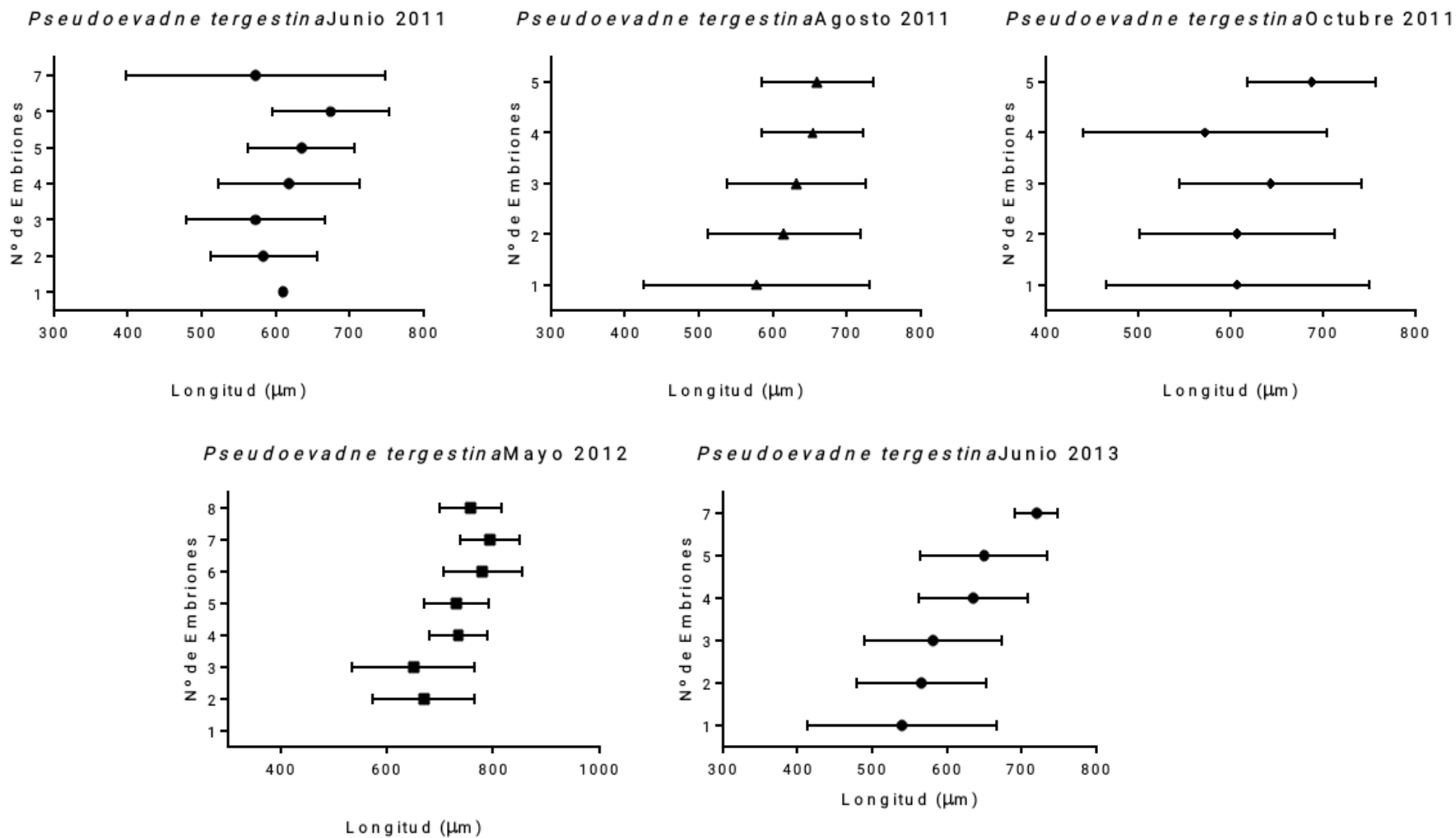


Figura 13. Gráfica de dispersión de la longitud del cuerpo y el número de embriones en *Pseudoevadne tergestina* durante los años 2011 – 2013.

Se identificaron tres de los cuatro estadios de *P. tergestina* y los tres estadios del efipio; (Fig. 14). Respecto a la longitud de los embriones entre los diferentes meses muestreados, se encontraron diferencias significativas para el estadio I y III, mientras que la longitud del estadio II y el efipio presentaron variaciones pero no se encontraron diferencias estadísticamente significativas (Tabla 10).

Tabla 10. Longitud ( $\mu\text{m}$ ) de los diferentes estadios de *P. tergestina* durante 2011 a 2013, (ANOVA test). Donde DS es la desviación estándar, n el número de muestra y \* diferencias estadísticamente significativas (\*  $p < .05$ , \*\*  $p < .01$  y \*\*\*  $p < .001$ )

Estadio	Junio 2011			Agosto 2011			Octubre 2011			Mayo 2012			Junio 2013			
	Mediana	DS	n	Mediana	DS	n	Mediana	DS	n	Mediana	DS	n	Mediana	DS	n	
I	32	4.0	6	30	12.1	16	35	19.1	8	28.3	4	6	25	5	4	***
II	-	-	-	60	-	1	33.3	5.7	3	50.8	11.6	1	50	-	1	
III	127	18.3	14	131	9.4	13	124	18.6	7	125	16.1	7	133	13.1	8	**
Efipio	180	-	1	122	25	4	90	20	3	146	32.8	5	138	32.3	7	

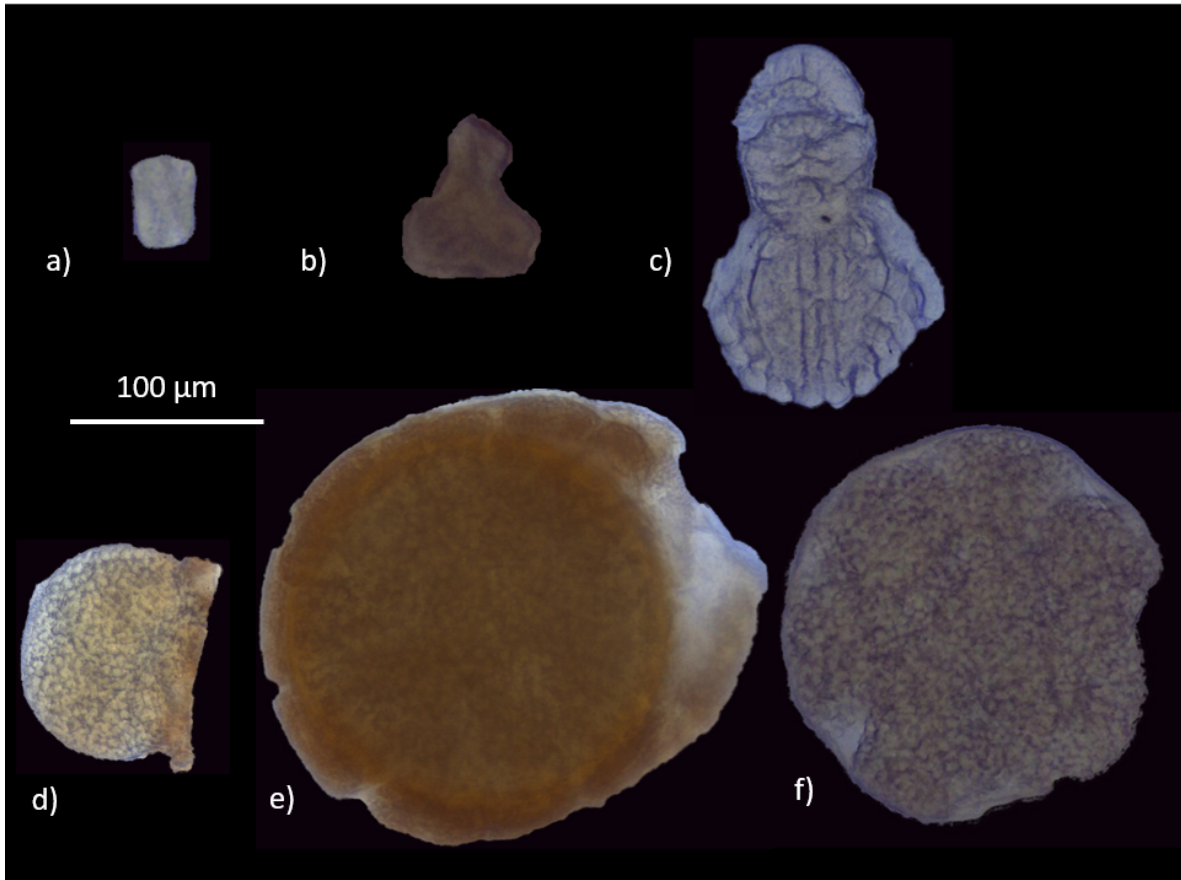


Figura 14. Estadios embrionarios de *Pseudoevadne tergestina*; a) I, b) II, c) III, d) efitio etapa 1, e) efitio etapa 2, f) efitio etapa 3.

## Tasa de natalidad

La tasa instantánea de natalidad de *P. avirostris* más alta se presentó en agosto de 2011 con  $0.729 \text{ día}^{-1}$ , mientras que la más baja se presentó en octubre de 2011 con  $0.624 \text{ día}^{-1}$  (Tabla 11). La tasa instantánea de natalidad de *P. tergestina* más alta se presentó en mayo de 2012 con  $0.732 \text{ día}^{-1}$ , mientras que la más baja se presentó en junio de 2013 con  $0.653 \text{ día}^{-1}$ .

Tabla 11. Tasa instantánea de natalidad (b, día<sup>-1</sup>) durante junio, agosto, octubre de 2011, mayo de 2012 y junio de 2013 en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano (PNSAV), Veracruz, México.

	<i>P. avirostris</i>	<i>P. tergestina</i>
Junio 2011	0.638	0.682
Agosto 2011	0.729	0.656
Octubre 2011	0.624	0.606
Mayo 2012	0.674	0.732
Junio 2013	0.633	0.653

## Biomasa

Se determinó el peso húmedo de las dos especies de cladóceros en cada mes durante 2011 a 2013 (Tabla 12), siendo  $1.29 \pm 0.24 \mu\text{g}$  por cladóceros el valor más alto para *P. avirostris* durante el mes de junio de 2011 y  $1.13 \pm 0.21 \mu\text{g}$  por cladóceros para *P. tergestina* en mayo de 2012; se encontraron diferencias estadísticamente significativas en cuanto a la variación del peso húmedo entre los meses.

Tabla 12. Peso húmedo ( $\mu\text{g}$ ) *P. avirostris* y *P. tergestina* durante 2011 a 2013, (ANOVA test). Donde DS es la desviación estándar, n el número de muestra y \* diferencias estadísticamente significativas (\*  $p < .05$ , \*\*  $p < .01$  y \*\*\*  $p < .001$ )

	junio 2011		octubre 2011		mayo 2012		junio 2013		
	Media	DS	Media	DS	Media	DS	Media	DS	
<i>P. avirostris</i>	1.29	0.24	1.27	0.25	1.23	0.21	1.19	0.21	***
<i>P. tergestina</i>	1.08	0.2	1	0.22	1.13	0.21	1.01	0.19	***

## Discusión

### Abundancia

*P. avirostris* y *P. tergestina* estuvieron presentes en los mismos sitios de colecta en el PNSAV, y sus respectivas abundancias no presentaron diferencias significativas durante los años de muestreo, esta presencia común ha sido mencionada en otros trabajos (Della Croce y Angelino, 1978; Onbé, 1985; Sterza y Fernández, 2006; Guerrero et al., 2016). En México se ha registrado la presencia de ambas especies en Bahía Magdalena y Bahía Concepción en B. C. S. (Hernández-Trujillo et al., 2010; Palomares-García et al., 2002), así como en zonas el Golfo de México (Della Croce y Angelino, 1978; Lester et al., 2008).

Se ha encontrado que la coexistencia de *P. avirostris* y *P. tergestina* puede estar relacionada con la diferencia en la estrategia de alimentación (Marazzo y Valentín, 2001). *P. avirostris* pertenece al orden Ctenopoda, el cual se caracteriza por contar con un caparazón que encierra sus seis pares de apéndices torácicos, cabe señalar que las gnatobases y los enditos de los primeros cinco pares de toracópodos presentan una gran densidad de sedas aparentemente adaptadas para la alimentación por filtración (Sala et al. 2015a, Katechakis y Stibor, 2004). Por otro lado *P. tergestina* pertenece al orden Onychopoda, y más específicamente

a la familia Podonidae. En contraste con el orden Ctenopoda, el caparazón de la familia Podonidae se encuentra muy reducido formando la cámara incubadora por lo cual quedan expuestos cuatro pares de toracópodos, los tres primeros son birrámios y largos, mientras que el cuarto suele ser muy reducido, estos apéndices hacen posible la alimentación raptorial (Sala et al. 2015b).

De acuerdo con la densidad de *P. avirostris*, algunos trabajos han reportado para México abundancias entre 10,000 - 11,000 cladóceros/100 m<sup>-3</sup> (Hernández-Trujillo *et al.*, 2010 para B. C. S y Lester *et al.*, 2008 para el Golfo de México), otros como los realizados por Marazzo y Valentín (2003a) en Brasil han encontrado densidades de 1,500 a 1,800 cladóceros/100 m<sup>-3</sup>, estos últimos son consistentes a lo obtenido en el presente estudio.

Por otro lado, *P. tergestina* presentó densidades menores a lo encontrado en otros estudios como los de Miyashita et al. (2011), Marazzo y Valentín (2004) con 35,000, 60,000 y 440,000 cladóceros/100 m<sup>-3</sup> respectivamente. Un factor importante para considerar es que dichos estudios fueron realizados a profundidades de 25 a 40 m de profundidad, a diferencia del presente estudio, que se realizó en la superficie de la columna de agua.

Literatura previa señala que la densidad de los cladóceros está relacionada principalmente con los cambios en la salinidad y la temperatura del agua; de acuerdo con los resultados obtenidos en este estudio, se encontró que la variación

de la densidad de ambas especies de cladóceros se relaciona con estos factores. Al respecto se menciona que *P. avirostris* es una especie típica de aguas cálidas, y que se encuentra en condiciones óptimas cuando la temperatura del agua es de alrededor de 25°C (Onbé, 1983) en ambientes costeros eurihalinos (Marazzo y Valentin, 2000). *P. tergestina* se encuentra en la superficie de mares costeros (Marazzo y Valentin, 2004) y se considera indicadora de masas costeras de aguas cálidas (Onbé *et al.*, 1983) a temperatura óptima de 22 a 24°C (Marazzo y Valentin, 2001). En el presente estudio los valores registrados de temperatura y salinidad son consistentes con lo mencionado por otros autores (Ramírez y Pérez-Seijas, 1985; Onbé y Ikeda, 1995; Egloff *et al.*, 1997; Marazzo y Valentín, 2003; Wong *et al.*, 2004, 2008; Sterza y Fernandes, 2006; Miyashita, 2009; Atienza *et al.*, 2008). Por otro lado, respecto al oxígeno disuelto, Álvarez-Tello *et al.* (2015) recolectaron a ambas especies en concentraciones que van de 2.9 mg l<sup>-1</sup> durante la época cálida del año a 12.4 mg l<sup>-1</sup> durante la época más fría, los valores de oxígeno disuelto registrados en el presente trabajo son consistentes con el intervalo mencionado.

Por otro lado, ambas especies están mejor representadas en la zonas norte y sur del PNSAV; en contraste con los transectos de la zona centro; esto puede deberse a las constantes descargas del Río Jamapa, principalmente en las épocas de lluvias, lo que modifica los valores de las variables fisicoquímicas, principalmente la salinidad (Rodríguez - Gómez *et al.*, 2013). Al respecto, se ha observado que *P. avirostris* ocurre en lugares donde la salinidad es alta y se encuentra ausente cuando esta baja (Sterza y Fernandes, 2006). Dentro del PNSAV se presenta un fenómeno de gran importancia que modifica la dirección de las



corrientes, la temperatura y, en consecuencia, la distribución del plancton: se trata de un giro ciclónico que se forma justo frente a la desembocadura del Río Jamapa en los transectos de la zona centro, lo que genera menor temperatura debido al bombeo hacía la superficie de aguas más profundas, con temperaturas bajas y ricas en nutrientes (Salas-Monreal *et al.* 2009). Este fenómeno podría explicar la ausencia de estos cladóceros en dichos transectos debido a que los descensos en la abundancia de *P. tergestina* en regiones templadas parecen estar asociados a cambios en la temperatura de la superficie del agua (Ramírez-Perez y Seijas, 1985), mientras que en regiones tropicales y subtropicales se asocia al cambio en la salinidad (Marazzo y Valentín, 2001).

### **Estructura poblacional**

La estructura poblacional de *P. avirostris* estuvo representada principalmente por hembras partenogenéticas y hembras no reproductivas (88–95%), lo cual concuerda con lo encontrado por Miyashita *et al.* (2010) descrito para aguas subtropicales de Brasil, y Atienza *et al.* (2008) para mares templados (Mar Mediterráneo noroccidental); mientras que las hembras reproductivas solo representaron del 0–3% de la estructura poblacional; estos valores son muy similares a los descritos por Miyashita *et al.* (2010) con 1% y menores a los hallados por Atienza *et al.* (2008) (1-20%). Por otro lado, la estructura poblacional de *P. tergestina* estuvo representada principalmente por hembras partenogenéticas (87–97%), valores que concuerdan con los obtenidos por Marazzo y Valentín (2004b) en el Sur de Brasil, y Miyashita *et al.* (2011), mientras que las hembras gametogenéticas representaron del 3-7%; resultados similares

han sido obtenidos para esta especie (5-10%, Onbé e Ikeda, 1995; 0%, Miyashita *et al.*, 2011). Sin embargo, Onbé (1978) describe proporciones de hembras gametogénicas alrededor del 20-23% y, Marazzo y Valentín (2003b) indican que esta proporción no sobrepasa el 7%, excepto cuando la población decaía (Junio y Julio) llegando a representar entonces un 70% de la población.

Los individuos gametogénicos comprenden un porcentaje de la estructura poblacional menor en las costas marinas, donde las condiciones ambientales suelen ser más estables (Hairston y Cáceres, 1996). Algunos autores argumentan que la aparición de individuos con reproducción sexual no es afectada por variaciones ambientales, si no que por el contrario estos individuos se encuentran presentes de manera constante en las poblaciones, pero en proporciones muy bajas dentro de la población; por tal motivo, las hembras gametogénicas aumentan cuando las poblaciones son mayores y lo que favorece una mayor probabilidad de reproducción sexual (Marazzo y Valentín, 2003).

Las proporciones bajas de individuos gametogénicos de *P. avirostris* y *P. tergestina* obtenidas sugieren que en regiones tropicales y subtropicales la gametogénesis no es crucial para el ciclo de vida de estos organismos (Miyashita *et al.*, 2010).

### **Fecundidad: tamaño de puesta**

El tamaño de puesta promedio observado para *P. avirostris* en el PNSAV (3.42) fue

consistente a las obtenidas en otras latitudes que oscilaron entre 3.25 a 4.35 embriones (Della Croce y Angelino, 1987; Mullin y Onbé, 1992; Tang *et al.*, 1995; Marazzo y Valentin, 2004b; Miyashita *et al.*, 2010; Atienza *et al.*, 2008). Por otro lado, el intervalo del tamaño de puesta corresponde a lo encontrado por Della Croce (1966), Della Croce y Angelino (1987), Mullin y Onbé (1992), Tang *et al.* (1995) Marazzo y Valentín (2003a), Atienza *et al.* (2008), y (Marazzo y Valentin, 2004b).

Así mismo, el tamaño de puesta promedio para *P. tergestina* (3.52) es consistente con valores que van de 3.3 a 4.4 obtenidos por Mullin y Onbé (1992) y Marazzo y Valentín (2001). Pero resultó ser más baja a las observadas de 5 a 8 obtenidas por Della Croce y Angelino (1987), (Bryan, 1974), Marazzo y Valentín, (2004a) y Marazzo y Valentín (2004b). Para el intervalo del tamaño de la puesta (1-7 embriones) se encontró también una gran variación por otros autores desde 1 hasta 14 embriones (Bryan, 1974; Della Croce y Angelino, 1987; Mullin y Onbé, 1992; Marazzo y Valentín, 2001; Marazzo y Valentín, 2004a; Marazzo y Valentín, 2004b).

Marazzo y Valentín (2003b) establecen que la temperatura parece afectar el tamaño de puesta de *P. avirostris*, aunque aún no existen trabajos experimentales que hayan demostrado su influencia de forma directa. Con frecuencia el tamaño de puesta de los cladóceros marinos es mucho mayor durante la fase inicial del crecimiento de la población y esta decae rápidamente cuando aumenta la población (Pavlova, 1959, Bainbridge, 1958, Della Croce y Venugopal, 1973; Onbé, 1974; Claus, 1876, Platt y Yamamura, 1986; Mullin y Onbé, 1992; Fofonoff, 1994).

Es importante señalar que en este estudio no se pudo relacionar el crecimiento de la población y el tamaño de puesta debido al sesgo en el muestreo, sin embargo, Miyashita et al. (2010) sugiere que en aguas tropicales y subtropicales el tamaño de puesta por hembra partenogenética se mantiene constante a través del tiempo, como se observa en los meses del presente estudio.

### **Fecundidad: Relación Longitud del cuerpo y tamaño de puesta**

Durante el estudio no se encontró una relación entre la longitud del cuerpo y el tamaño de puesta para ninguna de las dos especies. Esto ya había sido encontrado por Tang *et al.* (1995) y Marazzo y Valentin (2004<sub>a</sub>) para *P. avirostris*; sin embargo, otros autores encuentran una correlación directa entre estas dos variables (Della Croce, 1966; Della Croce y Venugopal 1973; Atienza *et al.*, 2008; Miyashita *et al.*, 2009).

Respecto a *P. tergestina*, Miyashita *et al.* (2011) sí encuentran una fuerte correlación entre el la longitud y el número de puesta, no solo en esta especie sino en otros podonidos; del mismo modo, Marazzo and Valentin (2004<sub>b</sub>) describen un patrón similar en la Bahía Guanabara. Pero, por otro lado, en el Sur del Mar de China no se encontró una relación entre estas dos variables en *P. tergestina* and *P. schmackeri* (Tang *et al.*, 1995).

Se sabe que el cambio en el modo reproductivo de los cladóceros refleja condiciones externas desfavorables y que los factores más determinantes son la temperatura, densidad de población, disponibilidad de alimento y agentes

químicos (Berg, 1931; Egloff *et al.*, 1997). De acuerdo con esta premisa la variación en estos factores puede generar presiones fisiológicas en las hembras partenogénicas, resultando en una reducción del tamaño promedio del cuerpo y del número de embriones (Marazzo y Valentín 2004a). Por lo tanto, los cambios en las condiciones externas podrían explicar el que no encontremos una relación entre estas dos variables.

### **Fecundidad: embriones**

Como muchos de los componentes del zooplancton, los cladóceros realizan desplazamientos verticales, principalmente bajo influjo del estímulo luminoso para reducir el riesgo de ser depredados, estos desplazamientos son llamados migraciones verticales diferenciales (Ramírez y Pérez-Seijas, 1985). En estos casos, las hembras partenogénicas con embriones más desarrollados se presentan en capas más superficiales de la columna de agua (0-50 m) durante el día y conforme pasa el tiempo tienden a migrar a aguas más profundas (Egloff *et al.*, 1997). Todos los estadios embrionarios de *P. avirostris* se encontraron bien representados en el PNSAV, esta es una característica de las especies que pertenecen al orden Ctenopoda que depositan los huevos en la cámara incubadora, donde se desarrollan los embriones para posteriormente ser liberados al medio hasta que ocurre la muda (Korovchinsky y Boikova, 1996). Este patrón reproductivo también ha sido descrito en otras poblaciones de *P. avirostris* del Mar Interior de Japón y en la costa de Texas (Mullin y Onbé, 1992).

La sincronización entre las migraciones verticales y los ciclos día/noche es uno de los comportamientos más característicos del zooplancton marino. Bajo este contexto la migración nocturna se caracteriza por un movimiento en el que los animales ascienden a la capa superficial durante la noche y alcanzan su profundidad máxima durante el día (Oishi y Saigusa, 1999).

*P. tergestina* solo presentó los tres primeros estadios embrionarios, quedando el estadio más maduro ausente de todas las muestras. Mullin y Onbé, 1992 reportaron la maduración de las crías de *P. tergestina* (estadio IV) en la última parte de la noche y la liberación de las crías recién nacidas cerca del amanecer; en estratos profundos de la columna de agua.

El ojo compuesto de los cladóceros podónidos se vuelve extremadamente pigmentado durante el estadio final del desarrollo embrionario (Platt y Yamamura, 1986). El ojo es la parte más visible de muchos animales planctónicos y se ha demostrado que el tamaño de esta estructura en cladóceros aumenta significativamente la posibilidad de ser depredado por otros organismos planctívoros (Zaret, 1972; Wong et al., 2004). Con base en lo anterior se explica la ausencia del estadio IV en *P. tergestina* en los muestreos realizados, debido a que dichas colectas se realizaron durante el día. Encontrándose estos organismos en zonas de completa oscuridad para evitar la depredación selectiva por depredadores visuales (Onbe 2002).

El tamaño de los embriones de *P. avirostris* fue parecido a lo registrado por Miyashita *et al.* (2010) y Atienza *et al.*, (2008) para los años 2003 y 2004; en este último no se observaron diferencias entre ambos periodos. Por otro lado, en este estudio si se obtuvieron diferencias en la longitud de los embriones entre los diferentes meses muestreados. Así mismo, este es el primer trabajo donde se detalla el tamaño de los embriones de *P. tergestina* durante diferentes meses. Se sabe por la literatura relacionada (Atienza *et al.*, 2008) que la temperatura es el factor más importante que determina el tiempo de desarrollo y el tamaño del embrión en la cámara embrionaria de las hembras partenogénicas de los cladóceros marinos (Valentín y Marazzo, 2004b), lo cual podría explicar las diferencias encontradas entre los diferentes meses.

### **Tasa de natalidad**

Marazo y Valentin (2004<sub>a</sub>) estimaron que la tasa instantánea de natalidad promedio (b) fue de  $0.65 \pm 0.14$  cladóceros día<sup>-1</sup>, lo cual es consistente con lo encontrado en este estudio para ambas especies ya que el valor promedio fue de  $0.660 \pm 0.043$  día<sup>-1</sup> para *P. avirostris* y  $0.666 \pm 0.046$  día<sup>-1</sup> para *P. tergestina*. El valor es muy constante dada la estabilidad del ambiente y la contribución constante de nutrimentos por parte del río Jamapa (Cházaro-Olvera *et al.*, 2019).

### **Biomasa**

Los estudios de carácter ecológico deben considerar otras variables para poder entender la dinámica de las poblaciones más allá de abundancia y la distribución (Rose *et al.*, 2004); bajo este contexto, contar con los datos de la biomasa de los

organismos resulta importante. Sin embargo, para los cladóceros y debido a sus características, existe una controversia entre diversos autores sobre la manera más eficiente de medir esta variable. Algunos autores miden la biomasa con base en la longitud de los organismos, asumiendo un porcentaje de carbono constante (Atienza *et al.*, 2006; Atienza *et al.*, 2008). Por otro lado, otros señalan que la longitud podría no ser una dimensión adecuada para determinar la biomasa debido a la cantidad variable de embriones y huevos en la cámara embrionaria, que a menudo constituyen una gran proporción del peso (Uye, 1982; Rose *et al.*, 2004).

La biomasa de *P. avirostris* varió de 1.19 a 1.29  $\mu\text{g}$  por cladóceros durante el periodo evaluado, valores similares a los obtenidos por Atienza *et al.* (2006) que fueron de 1.14 a 1.68  $\mu\text{g}$  por cladóceros, pero relativamente más bajas que las descritas por Rose *et al.* (2004) (1.29 a 1.84  $\mu\text{g}$  por cladóceros) y Atienza *et al.* (2007) (1.54 a 2.01  $\mu\text{g}$  por cladóceros). Este es el primer trabajo en donde se describe la biomasa de *P. tergestina* (1.08 a 1.13  $\mu\text{g}$  por cladóceros), la cual resultó ser menor a la de *P. avirostris*.



## Conclusiones

Las especies de cladóceros marinos encontrados en PNSAV durante los años 2011 y 2013 fueron *P. avirostris* y *P. tergestina*. Las abundancias más altas fueron de 2,200 cladóceros/100 m<sup>-3</sup> en agosto de 2011 para *P. avirostris* y 22,335 cladóceros/100 m<sup>-3</sup> en junio de 2013 para *P. tergestina*. Los transectos con mayores abundancias fueron zona norte y zona sur; mientras que los que obtuvieron abundancias más bajas fueron la zona centro sur y zona centro norte, lo que se atribuye a la influencia del giro ciclónico en la desembocadura del Río Jamapa. La densidad de los cladóceros se relacionó con la temperatura, salinidad y oxígeno disuelto. La estructura poblacional de *P. avirostris* y *P. tergestina* estuvo representada principalmente por hembras partenogenéticas con un 88 – 95% y 87 – 97%, respectivamente. La proporción de hembras gametogenéticas de *P. avirostris* y *P. tergestina* fue de 0 – 3% y 3 – 7%, respectivamente. Las bajas proporciones de hembras gametogenéticas sugieren que la gametogénesis podría no ser tan frecuente en el ciclo de vida de los cladóceros marinos en esta región. El tamaño de puesta de *P. avirostris* en el PNSAV fue de 3.42 embriones, con un intervalo de 1 – 8 embriones por hembra partenogenética. El tamaño de puesta de *P. tergestina* en el PNSAV fue de 3.52 embriones, con un intervalo de 1 – 7 embriones por hembra partenogenética. No se encontró relación entre la longitud del cuerpo y el número de puesta para ninguna de las dos especies; lo cual sugiere que en esta región de aguas tropicales el tamaño de puesta por hembra

partenogenética permanece constante a través del tiempo. Se logró identificar los 12 estadios embrionarios de *P. avirostris*; mientras que para *P. tergestina* no se encontraron embriones maduros debido a la migración vertical diaria que presentan estos organismos. La tasa de instantánea de natalidad fue muy constante con promedio para *P. avirostris* de  $0.660 \pm 0.043$  día<sup>-1</sup> y para *P. tergestina* de  $0.666 \pm 0.046$  día<sup>-1</sup>. La biomasa de *P. avirostris* varió de 1.19 a 1.29 µg por cladóceros, mientras que la de *P. tergestina* resultó ser menor con valores de 1.08 a 1.13 µg por cladóceros.

## Literatura citada:

- Álvarez-Tello, F. J., J. López-Martínez, R. Funes-Rodríguez, D. B. Lluch-Cota, J. Rodríguez-Romero y C. Flores-Coto. 2015. Composición, estructura y diversidad del mesozooplancton en Las Guásimas, Sonora, un sitio Ramsar en el Golfo de California, durante 2010. *Hidrobiológica*, 25 (3): 401-410.
- Atienza, D.; Saiz, E. y Calbet, A. 2006. Feeding ecology of the marine cladoceran *Penilia avirostris*. Natural diets, daily ration and prey selectivity. *Marine Ecology Progress Series*. 315: 211–220.
- Atienza, D.; Calbet, A.; Saiz, E. y Lopes, R. M. 2007. Ecological success of the cladoceran *Penilia avirostris* in the marine environment: feeding performance, gross growth efficiencies and life history. *Marine Biology*. 151:1385–1396.
- Atienza, D.; Saiz, E.; Skovgaard, A.; Trepát, I. y Calbet, A. 2008. Life history and population dynamics of the marine cladoceran *Penilia avirostris* (Branchiopoda: Cladocera) in the Catalan Sea (NW Mediterranean). *Journal*.
- Bainbridge, V. 1958. Some observations on *Evadne nordmanni* Loven. *Journal of marine biology Ass. U.K.* 37: 349–370.
- Berg, K. 1931. Studies on the genus *Daphnia* O.F. Müller with special reference to the mode of reproduction. *Vidensk Medd naturhist Foren København, Videnskabelige Meddelelser Naturhistorisk Forening København*.

92: 1-222.

- Bottrell, H. H. 1975. The relationship between temperature and duration of egg development in some epiphytic Cladoceran and Copepoda from the river Thames, Reading, with a discussion of temperature functions. *Oecologia*. 18: 63–84.
- Brusca, R. C. y Brusca, G. J. 2005. Crustáceos. En: Brusca, R. C. y Brusca G. J. 2005. *Invertebrados*. 2a Ed. McGraw Hill / Interamericana de España, S. A. 1005 pp.
- Bryan, B. B. 1974. The diurnal reproductive cycle of *Evadne tergestina* Claus (Cladocera, Podonidae) in Chesapeake bay, U.S.A. *Crustaceana*. 36 (3): 229-236.
- Cházaro-Olvera, S.; Ortiz, M.; Winfield, I.; Pérez-Ramos, J. A. y Meiners-Mandujano, C. 2017. Distribución, densidad, proporción sexual y fecundidad de *Belzebub faxoni* (Decapoda, Luciferidae) en el Sistema Arrecifal Veracruzano, SO del Golfo de México. *Revista de Biología Marina y Oceanografía*. 52 (3): 467-478.
- Cházaro-Olvera, S., J. Montoya-Mendoza, S. Rosales-Saldivar, H. Vázquez-López y C. Meiners-Mandujano. 2019. Planktonic copepod community of a reef zone in the southern Gulf of Mexico. *Journal of Natural History*. 53(19-20): 1187-1208.
- Claus, C. 1876. Zur Kenntniss der Organisation und des feiner Baues der Daphniiden und verwandten Cladoceren. *Zeitschr. wiss. Zoology*. 27: 362-402.

- Comisión Nacional de Áreas Naturales Protegidas (CONANP). 2007. Estudio Previo Justificativo para la modificación de la declaratoria del área natural protegida Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano, en el Estado de Veracruz, México.
- Conway, D. V. P. 2012. Marine zooplankton of southern Britain: Arachnida, Pycnogonida, Cladocera, Facetotecta, Cirripedia and Copepoda (ed. A.W.G. John). Occasional Publications. Marine Biological Association of the United Kingdom. 26:163.
- De Silva-Dávila, R., R. Palomares-García, A. Zavala-Norzagaray y D.C. Escobedo-Urías. 2006. Ciclo anual de los grupos dominantes del zooplancton en Navachiste, Sinaloa, 4(1): 26-39. In: Hendrickx, M.E. (Ed). Contributions to the study of East Pacific crustaceans. Instituto de Ciencias del Mar y Limnología. Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 26-39.
- Della Croce, N. 1966. Observations on the marine cladoceran *Penilia avirostris* in northwestern Atlantic waters. Bureau of Sport Fisheries and Wildlife Pesticide. 3:1–13.
- Della Croce, N. 1974, Cladocera. Fiches d'Identification du Zooplancton. Conseil International pour L'Exploration de la Mer – Zooplankton. 143 p.
- Della Croce, N. y Angelino, M. 1987. Marine Cladocera in the Gulf of Mexico and the Caribbean Sea. Cahiers de Biologie Marine. 28: 263-268.
- Della Croce, N. y Bettanin, S. (1965) Sviluppo embrionale de Ila forma partenogenetica di *Penilia avirostris* Dana. Cahechers Biology Marine, 6, 269–275.

- Della Croce, N. y Venugopal, P. 1973. Distribution of marine cladocerans in the Indian Ocean. *Marine Biology* 15, 132–138.
- Egloff, D. A.; Fofonoff, P. W. y Onbé, T. 1997. Reproductive biology of marine cladocerans. In: Blaxter, J. H. S. and Southward, A. J. (Eds.). *Advances in Marine Biology*. Academic Press. pp. 79-167.
- Emery, K.O. 1963. Estudios regionales de arrecifes coralinos en Veracruz, México. *Geofísica Internacional de México*. 3(1): 11-17.
- Fofonoff, P. W. 1994. Marine cladocerans in Narragasset Bay. PhD Dissertation. University of Rhode Island, Kingston. Pp. 170.
- Forró, L.; Korovchinsky N. y Kotov, A. A. 2008. Global diversity of cladocerans (Cladocera; Crustacea) in freshwater. *Hydrobiologia*. 595: 177–184.
- Granados B. A.; Abarca A. L. G.; y Vargas H. J. M. 2007. Investigaciones Científicas en el Sistema Arrecifal Veracruzano. Universidad Autónoma de Campeche. 304 pp.
- Guerrero, R.; Hernández, N.; Morales, F.; López, C. y Montiel M. 2016. Primer reporte de los Cladóceros *Penilia avirostris* y *Pseudoevadne tergestina* en la boca San Carlos - Zapara del Sistema de Maracaibo, estado Zulia. *CIENCIA*. 24(1), 5-14.
- Gutiérrez-Ruiz, C.V.; Román-Vives, M.A.M; Vergara, C.H. y Badano, E.I. 2011. Impact of anthropogenic disturbances on the diversity of shallow stony corals in the Veracruz Reef System National Park. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 82:249-260.

- Hairston, N. G. y Cáceres, C. A. 1996. Distribution of crustacean diapauses: micro and macroevolutionary pattern and process. *Hydrobiologia*. 320:27–44.
- Hernández-Trujillo, S.; Esqueda-Escárcega, G.; Hernández-Alfonso, J. R. y Pacheco Chávez, R. 2010. Variación diaria de la abundancia del zooplancton en Bahía Magdalena, B.C.S. México. *Revista Mexicana de Biodiversidad*. 81, 913–920.
- Humann, P. 2002. Reef fish identification. Florida, Caribbean, Bahamas, 3ra ed. New World, Jacksonville, Florida. 481 p.
- Johns, D. G.; Edwards, M. y Greve, W. 2005. Increasing prevalence of the marine cladoceran *Penilia avirostris* (Dana, 1852) in the North Sea. *Helgoland Marine Research*. 59, 214–218.
- Katechakis, A. y Stibor, H. 2004. Feeding Selectivities of the Marine Cladocerans *Penilia avirostris*, *Podon intermedius* and *Evadne nordmanni*. *Marine Biology* 145(3): 529–39.
- Korovchinsky, N. M. y Boikova O. S. 1996. The resting eggs of the Ctenopoda (Crustacea: Branchiopoda): a review. *Hydrobiologia*, 320: 131-140.
- Lester, Kristen M.; Heilb Merry, C. A.; Neely, B.; Spencec, E D. N.; Thomas, S. M.; Tracey, L. H.; Scott T, S.; Richard E. B.; Andrew N. B.HG Gabriel W. R., John A. V. y Walshc, J. 2008. Zooplankton and *Karenia Brevis* in the Gulf of Mexico. *Continental Shelf Research*. 28(1): 99–111.
- Manrique, F. A. y Molina, R. E. 2003. Serie de tiempo planctónica en la bahía

de Bacochibampo: Los cladóceros. Biología Marina. Transferencia. Tecnológico de Monterrey. México.

- Marazzo, A. y Valentín, J. L. 2001. Spatial and Temporal Variations of *Penilia avirostris* and *Evadne tergestina* (Crustacea, Branchiopoda) in a Tropical Bay, Brazil. *Hydrobiologia*. 445: 133–39.
- Marazzo, A. y Valentín, J. L. 2003<sup>a</sup>. *Penilia avirostris* (Crustacea, Ctenopoda) in a tropical bay: variations in density and aspects of reproduction. *Acta Oecologica*. 24: S251–S257.
- Marazzo, A. y Valentín, J. L. 2003b. Population dynamics of *Penilia avirostris* (Dana, 1852) (Cladocera) in a tropical bay. *Crustaceana*. 76:803–817
- Marazzo, A. y Valentin, J. L. 2004a. Reproductive aspects of Marine Cladocerans *Penilia avirostris* and *Pseudoevadne tergestina* (Crustacea, Branchiopoda) in the Outer Part of Guanabara Bay, Brazil. *Brazilian journal of biology*. 64(3A): 543–49.
- Marazzo, A. y Valentin, J. L. 2004b. Population Dynamics of *Pseudoevadne* (Branchiopoda: Onychopoda) in Guanabara Bay, Brazil. *Brazilian Archives of Biology and Technology*. 47: 713–23.
- Márquez-Rojas, B., L. Troccoli, L. M. Marcano, J. Morales, T. Allen, B. Marín y R. Díaz-Ramos. 2011. Estructura comunitaria del zooplancton en dos localidades del Golfo de Cariaco, Venezuela. *Boletín del Instituto de Oceanografía* 50 (2): 103-119.
- Miyashita, L. K.; Melo, M. y Lopes, R. M. 2009. Estuarine and oceanic influences on copepod abundance and production of a subtropical coastal



area. *Journal of Plankton Research*. 31, 815–826.

- Miyashita, L. K.; Mayza, P.; Salvador, A. G.; y Rubens, M. L. 2010. Seasonal Contrasts in Abundance and Reproductive Parameters of *Penilia avirostris* (Cladocera, Ctenopoda) in a Coastal Subtropical Area. *Marine Biology*. 157(11): 2511–19.
- Miyashita, L. K.; Salvador, A. G. y Rubens, M. L. 2011. Life Cycle and Reproductive Traits of Marine Podonids (Cladocera, Onychopoda) in a Coastal Subtropical Area. *Journal of Plankton Research*. 33(5): 779–92.
- Mujica, A. y Medina, M. 2000. Distribución y abundancia de larvas de crustáceos decápodos en el zooplancton de los canales australes. Proyecto CIMAR-FIORDO 2. *Ciencia y Tecnología Marina*. 23: 49-68.
- Mullin, M. M. y Onbé, T. 1992. Diel reproduction and vertical distributions of the marine cladocerans, *Evadne tergestina* and *Penilia avirostris*, in contrasting coastal environments. *Journal of Plankton Research*. 14, 41-59.
- Oishi K. y Saigusa M. 1999. Rhythmic patterns of abundance in small sublittoral crustaceans: variety in the synchrony with day/night and tidal cycles. *Marine Biology*. 133: 237±247
- Okolodkov, Y. B.; Aké-Castillo, J. A.; Gutiérrez-Quevedo, M. G.; Pérez-España, H. y Salas-Monreal, D. 2011. Annual cycle of the plankton biomass in the National Park Sistema Arrecifal Veracruzano, southwestern Gulf of Mexico. In: Kattel, G. (ed.). *Zooplankton and phytoplankton: Types, characteristics and ecology*. Nova Science Publishers, Inc. New York, USA. 63-88 p.
- Onbé, T. e Ikeda, T. 1995. Marine cladocerans in Toyama Bay, southern

- Japan Sea: seasonal occurrence and day-night vertical distributions. *Journal Plankton Research*. 17: 595–609.
- Onbé, T. 1974. Studies on the ecology of marine cladocerans. *Journal Facultad Fishery. Animal. Hiroshima Univ.* 13:83–179.
  - Onbé, T. 1978. The life cycle of marine cladocerans. *Bulletin Plankton Society Japan*. 25, 41–54.
  - Onbé, T. 1983. Preliminary observations on the biology of a marine cladocerans *Pleopsis ("Podon") schmackeri* (Poppe), *Journal of the Faculty of Applied Biological Sciences Hiroshima University* 22:55-64.
  - Onbé, T. 1985. Seasonal fluctuations in the abundance of populations of marine cladocerans and their resting eggs in the Inland Sea of Japan. *Marine Biology*. 87: 83–88.
  - Onbe', T. 1999. Ctenopoda and Onychopoda (Cladocera). En: Boltovskoy, D. (ed.), *South Atlantic Zooplankton*. Backhuys Publishers, Leiden. 1:797–813 pp.
  - Onbé, T. 2002. Nocturnal release of parthenogenetic neonates of the marine cladocerans, *Pseudevadne tergestina* and *Evadne nordmanni* (Branchiopoda: Onychopoda), in the Inland Sea of Japan with observations by infrared-light video microscopy. *Plankton Biology and Ecology*. 49 (2): 49-57.
  - Paloheimo, J. E. 1974. Calculation of instantaneous birth rates. *Limnology Oceanography*. 19, 692–694.
  - Palomares-García, R.; Martínez-López, A.; y Gárate-Lizárraga, I. 2002. Plankton community changes in bahia concepcion, mexico. *Oceánides*.

17(2): 113-128.

- Pavlova, E. V. 1959. On grazing by *Penilia avirostris* Dana. Tr. Scvastopol Biology Station. 11: 63-71.
- Platt, T. y Yamamura, N. 1986. Prenatal mortality in a marine cladoceran, *Evadne nordmanni*. Marine Ecology Progress Series. 29: 127–139.
- Ramirez-Perez, F. C. y, Seijas, G. M. 1985. New data on the ecological distribution of cladocerans and first local observations on reproduction of *Evadne nordmanni* and *Podon intermedius* (Crustacea, Cladocera) in Argentine Sea waters. Physis. A 43: 131–143.
- Rodríguez-Gómez, C., F.; Aké-Castillo, J. A. y Campos-Bautista, G. 2013. Productividad primaria bruta y respiración planctónica en el Parque Nacional Sistema Arrecifal Veracruzano, Hidrobiológica. 23 (2): 143-153.
- Rose, K.; Roff, J. C. y Hopcroft, R. R. 2004. Production of *Penilia avirostris* in Kingston Harbour, Jamaica. Journal of plankton Research. 26 (6): 605–615.
- Rosenberg P. y Palma, S. 2003. Cladóceros de los fiordos y canales patagónicos localizados entre el golfo de Penas y el estrecho de Magallanes. Investigaciones Marinas. Pontificia Universidad Católica de Valparaíso. Chile. 31(1):15-24.
- Sala J., García-de-Lomas J. y Alonso M. 2015a. Orden Ctenopoda. Ibero Diversidad Entomológica. 69: 1-6.
- Sala J., García-de-Lomas J. y Alonso M. 2015b. Orden Onychopoda. Ibero Diversidad Entomológica. 70: 1-7.
- Salas-Monreal, D.; Salas-de-León, D.A.; Monreal-Gómez MA y Riverón-

- Enzástigo, M.L. 2009. Current rectification in a tropical coral reef system. *Coral Reefs* 28:871.
- Silva, M. A. D. 1990. República em migalhas. História regional e local. Rio de Janeiro: Marco Zero. (5): 12 – 17.
  - Smith, S. V. y Richardson J. T. 1977. Coastal metabolism and the oceanic organic carbon balance. *Reviews of Geophysics*. 31: 75-89.
  - Sokal, R. R. y Rohlf, F. J. 2012. Biometry: the principles and practice of statistics in biological research. W. H. Freeman, New York. 937p.
  - Sterza, J. M. y Fernandes, L. L. 2006. Distribution and abundance of cladocera (branchiopoda) in the paraíba do sul river estuary, rio de janeiro, brazil. *Brazilian Journal of Oceanography*. 54(4):193-204.
  - Systat Software. 2006. SigmaPlot 10 user's manual.
  - Tang, K. W.; Chen, Q. C. y Wong, C. K., 1995. Distribution and biology of marine cladocerans in the coastal waters of southern China. *Hydrobiologia*. 307: 99–107.
  - Uye, S. 1982. Length-weight relationships of important zooplankton from the Inland Sea of Japan. *Journal Oceanographic Society Japan*. 38, 149–158.
  - Valentin, J. L. y Marazzo A. 2004. Embryonic Development Time of *Penilia Avirostris* Dana, 1852 in a Tropical Bay in Brazil. *Brazilian journal of biology-Revista brasleira de biologia*. 64(4): 891–94.
  - Wong, C. K.; Ji, C. y Nip, H. M. T. 2004 Diel cycle in the percentage abundance of parthenogenetic females with embryos of different developmental stages in four species of marine cladocerans. *Journal*

Plankton Research. 26:1095–1103.

- Wong, C.; Vivian C. Y. y Chan A. 2008. Diel Cycles of Reproduction and Vertical Migration in the Marine Cladocerans *Pseudoevadne Tergestina* and *Penilia Avirostris*. Journal of Plankton Research 30(1): 65–73.
- Zaret, T. M. 1972. Predators, invisible prey, and the nature of polymorphism in the Cladocera (Class Crustacea). Limnology Oceanography.17: 171-184.
- Zavala-Hidalgo, J.; Gallegos-García, A.; Martínez-López, B.; Morey, S. L., y O'Brien, J. J. 2006. Seasonal upwelling on the western and southern shelves of the Gulf of Mexico. Ocean dynamics. 56(3-4), 333-338.
- Zavala-Hidalgo, J., Romero-Centeno, R., Mateos-Jasso, A., Morey, S. L., y Martínez-López, B. 2014. The response of the Gulf of Mexico to wind and heat flux forcing: What has been learned in recent years? *Atmósfera*. 27:3, 317-334.
- Zhang, Z. Q., 2013. Phylum Arthropoda. In: Zhang, Z.-Q. (Ed.) Animal Biodiversity: An Outline of Higher-level Classification and Survey of Taxonomic. Zootaxa. 3703 (1): 017–026  
[doi.org/10.11646/zootaxa.3703.1.6](https://doi.org/10.11646/zootaxa.3703.1.6)
- Zoppi De Roa, E., y Palacios-Cáceres, M. 2005. Evaluación preliminar de la comunidad zooplanctónica del Frente Atlántico de Venezuela. Frente Atlántico venezolano. Investigaciones Geoambientales: Ciencias Ambientales. 1, 127-140.
- Zuur A. F., E. Ieno y G. M. Smith. 2007. Analysing Ecological Data Springer Science & Business Media, LLC, 667 p.



# ANEXOS

**ANEXO 1.** Estadios embrionarios de *Penilia avirostris*. Se anexa una breve descripción para ayudar con la identificación.

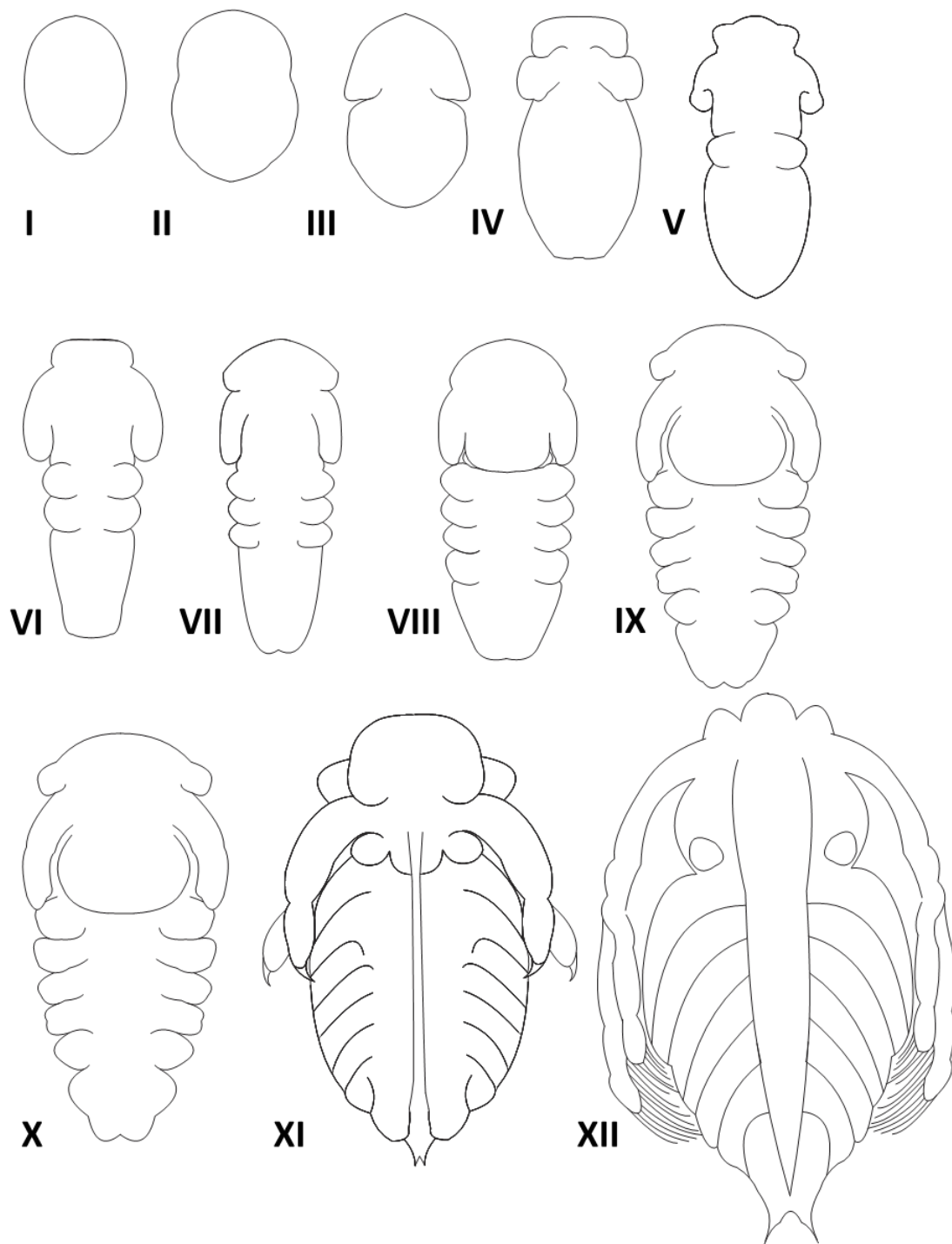


Figura 28. Esquemas de los 12 estadios embrionarios de *P. avirostris*. (Esquemas elaborados en el presente trabajo).

Estadio I - Huevo en proceso de gástrula, apariencia ovoide.



Estadio II – El embrión comienza el proceso de diferenciación de la parte anterior que dará origen a la región cefálica.

Estadio III – Aparece una clara distinción de la región cefálica

Estadio IV – La región posterior se alarga y las antenas aparecen como yemas.

Estadio V – Se presenta un mayor desarrollo de la antena que en el estadio anterior. Aparece el primer segmento que dará origen al primer par de apéndices torácicos.

Estadio VI – Se presenta un mayor desarrollo de la antena que en el estadio anterior y comienza su bifurcación. Aparece el segundo segmento que dará origen a los apéndices torácicos.

Estadio VII – Aparece el tercer segmento que dará origen a los apéndices torácicos.

Estadio VIII – Aparece el cuarto segmento que dará origen a los apéndices torácicos.

Estadio IX – Aparece el quinto segmento que dará origen a los apéndices torácicos.

Estadio X – Aparece el sexto y último segmento que dará origen a los apéndices torácicos. La bifurcación de la antena es más evidente y pronunciada-

Estadio XI – Las antenas se elongan y alcanzan el primer par de apéndices torácicos; además se empieza a observar el caparazón.

Estadio XII – El embrión alcanza su madurez y tiene la forma casi de un adulto, las antenas son más largas que el resto de cuerpo con frecuencia y el caparazón ya delimita todos los segmentos torácicos.

**ANEXO 2.** Estadios embrionarios de *Pseudoevadne tergestina*. Se anexa una breve

descripción para ayudar con la identificación.

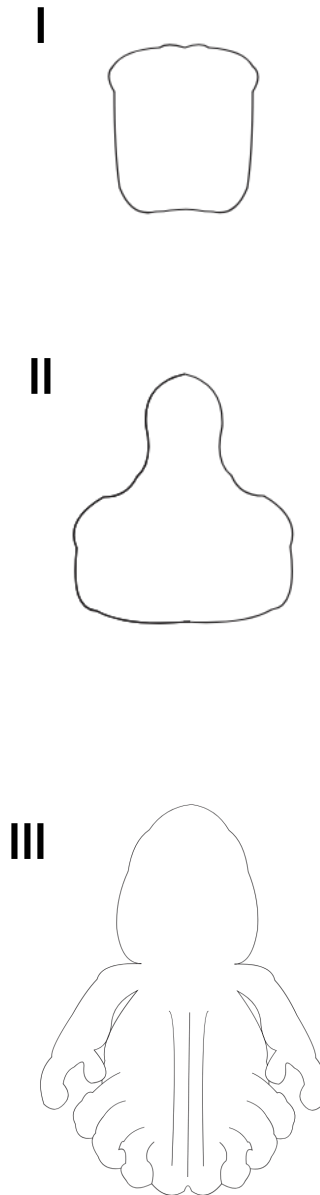


Figura 29. Esquemas de los 12 estadios embrionarios de *P. avirostris*. (Esquemas elaborados en el presente estudio).

Estadio I - Huevo en proceso de gástrula, apariencia de cuadrada a circular.

Estadio II – En el embrión se diferencia la parte anterior que dará origen a la región cefálica.

Estadio III – Aparece una clara distinción de la región cefálica, así como los apéndices torácicos y las antenas, las cuales presentan una clara bifurcación.