



*Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología*

Universidad Nacional Autónoma de México



“ECOLOGÍA ALIMENTARIA DE CRÍAS DE *Ameba splendens*  
MILLER Y FITZSIMONS, 1971 (PISCES: GOODEIDAE) BAJO  
CONDICIONES DE LABORATORIO”

T E S I S  
QUE PARA OBTENER EL GRADO ACADÉMICO DE  
D O C T O R E N C I E N C I A S  
(L I M N O L O G Í A)

PRESENTA:

M. en C. Fabiola Peña Aguado

DIRECTORA DE TESIS:

Dra. Nandini Sarma

COMITÉ TUTORAL:

Dr. Xavier Chiappa Carrara

Dr. Singaraju Sri S. Sarma

Dr. Luis Zambrano González

Dr. Felipe Amezcua Martínez

MÉXICO, 2009.



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.

# DEDICATORIA

A MIS PAPÁS, A QUIENES DEBO TODO

Juanita Aguado Villicaña y Javier Peña Guerra.

A MI FAMILIA

Abuelitos, hermanos, sobrinos, tíos, primos y agregados culturales.

A LOS AMIGOS Y COMPAÑEROS

Doctores Sarma e hijos, Jesús, Diego, Cecilia, Iris, Alejandro, Jorge, Marissa, Carmen, Jonathan, Rocío, Gerardo, Juan, Luci, Martha, Renata, Edith, Elizabeth y los que me faltaron pues son muchos.

A MIS PROFESORES

Antiguos y recientes.

Si compartes tu experiencia, esparces tus conocimientos;  
si repartes tu alegría por la vida, tu espíritu  
perdurará por toda la eternidad.

**Roger Patrón Luján**

# AGRADECIMIENTOS

Antes que todo es preciso agradecer a Dios por permitirme ser y estar. Gracias por la vida (dure lo que dure), por la familia, la salud, los amigos y todas las cosas y situaciones bellas y las no tanto que hacen que este no sea un mundo monótono y por el contrario tenga sus claroscuros, sus altas y bajas, entradas y salidas que hacen que la vida valga la pena.

A la Dra. Nandini por su guía y sabios consejos tanto académicos como personales.

Al Dr. Sarma por compartir sus conocimientos y contribuir a mi formación profesional.

Deseo expresar mi agradecimiento a las personas e instituciones mediante las cuales he llegado hasta este punto de desarrollo profesional, ellas son:

La **UNAM** con sus sedes: Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, FES Iztacala, Facultad de Química. A los Doctores Xavier Chiappa Carrara, Luis Zambrano González, Felipe Amezcua Martínez, Ángela Sotelo López<sup>†</sup> y Quim. Argelia Sánchez. Gracias por su tiempo y conocimientos.

También a la Dra. Gloria Vilaclara, al Dr. Pedro Ramírez, a Lupita Godoy, Chantal, Diana, Gaby y las demás personas que aportaron un grano de arena para la conclusión de este proyecto de vida.

El **CONACYT**, ya que con el apoyo otorgado (número de becario 116468) logré sobrevivir estos últimos años y sobre todo avanzar en la investigación del tema de tesis.

A la Universidad Michoacana de San Nicolás, a Omar Domínguez y su equipo por la donación y colecta de los peces.

ÍNDICE	Pág.
RESUMEN	5
ABSTRACT	6
INTRODUCCIÓN GENERAL	7
ZOOPLANCTON COMO ALIMENTO	10
SITUACIÓN DE <i>Ameca splendens</i>	12
HIPÓTESIS GENERAL	14
OBJETIVO GENERAL	14
CAPITULO I: COMPORTAMIENTO ALIMENTARIO Y ESTRATEGIA DE FORRAJEО DE LAS CRÍAS DE <i>Ameca splendens</i>	
INTRODUCCIÓN	15
MATERIALES Y MÉTODOS GENERALES	
CULTIVO DE ESPECIES ZOOPLANCTÓNICAS EN LABORATORIO	20
CULTIVO DE MICROALGAS	20
CULTIVO DE LOS PECES <i>Ameca splendens</i>	21
DETERMINACIÓN DEL COMPORTAMIENTO ALIMENTARIO	21
DETERMINACIÓN DE LA ESTRATEGIA DE FORRAJEО DE LAS CRÍAS	23
RESULTADOS	25
DISCUSIÓN	37
CONCLUSIONES	40
CAPITULO II: RESPUESTA FUNCIONAL DE LAS CRÍAS DE <i>Ameca splendens</i>	
INTRODUCCIÓN	41
DETERMINACIÓN DE LAS RESPUESTAS FUNCIONALES	45
RESULTADOS	46
DISCUSIÓN	57
CONCLUSIONES	59
CAPITULO III: EFECTO DE LA DIVERSIDAD DE ESPECIES ZOOPLANCTÓNICAS Y SU CONTENIDO DE PROTEÍNA Y ENERGÍA SOBRE LA PREFERENCIA DE PRESAS DE LAS CRÍAS DE <i>Ameca splendens</i>	
INTRODUCCIÓN	61
DETERMINACIÓN DE LAS PREFERENCIAS DE PRESAS	65
ANÁLISIS DE PROTEÍNA Y CONTENIDO CALÓRICO	66
RESULTADOS	69
DISCUSIÓN	71
CONCLUSIONES	74
CAPITULO IV: CRECIMIENTO	
INTRODUCCIÓN	75
DETERMINACIÓN DE CRECIMIENTO SOMÁTICO	78
RESULTADOS	80
DISCUSIÓN	84
CONCLUSIONES	86
DISCUSION GENERAL	87
CONCLUSIONES FINALES Y RECOMENDACIONES	91
LITERATURA CITADA	94
ANEXO I	105
ANEXO II	106
ANEXO III	124
ANEXO IV	128
ANEXO V	130
ANEXO VI	131

ÍNDICE DE FIGURAS Y TABLAS		Pág.
Fig. 1	<i>Ameba splendens</i> ♂ y ♀	14
Fig. 2	Especies empleadas en los experimentos	19
Fig. 3	Número de encuentros	26
Fig. 4	Número de ataques	27
Fig. 5	Número de capturas	28
Fig. 6	Número de ingestiones	29
Fig. 7	Relación entre el éxito de captura (C/A) de <i>A. splendens</i> y la longitud de las presas	31
Fig. 8	Relación entre la probabilidad de captura (I/E) de <i>A. splendens</i> y la longitud de las presas	32
Fig. 9	Relación entre la longitud estándar de los peces <i>A. splendens</i> y el tamaño de la boca	33
Fig. 10	Tiempo de búsqueda y distancia reactiva de las crías <i>A. splendens</i>	36
Fig. 11	Respuesta funcional tipo II	43
Fig. 12	Respuesta funcional tipo I	43
Fig. 13	Respuesta funcional tipo III	44
Fig. 14	Proporción promedio de presas consumidas ( $d$ ) por las crías <i>A. splendens</i>	48
Fig. 15	Respuesta funcional de los peces <i>A. splendens</i> con la presa <i>A. glabra</i>	49
Fig. 16	Respuesta funcional de los peces <i>A. splendens</i> con la presa <i>S. vetulus</i> neonatos	50
Fig. 17	Respuesta funcional de los peces <i>A. splendens</i> con la presa <i>C. dubia</i>	51
Fig. 18	Respuesta funcional de los peces <i>A. splendens</i> con la presa <i>D. pulex</i> juveniles	52
Fig. 19	Respuesta funcional de los peces <i>A. splendens</i> con la presa <i>M. macrocopa</i>	53
Fig. 20	Relación entre la longitud de las presas y el consumo máximo de una cría de <i>A. splendens</i>	54
Fig. 21	Consumo máximo promedio ( $F_{max}$ ) de presas con respecto a la edad de <i>A. splendens</i>	55
Fig. 22	Relación entre el número de presas consumidas y la edad de los peces, con respecto a la densidad de la asíntota	56
Fig. 23	Índice de selectividad de presas ( $\alpha$ de Manly) de las crías de <i>A. splendens</i>	70
Fig. 24	Relación Longitud-Peso de las crías <i>A. splendens</i>	73
Fig. 25	Relación entre la longitud estándar y el tamaño de la boca de las crías <i>A. splendens</i>	81
Fig. 26	Modelo de Von Bertalanffy	82
Fig. 27	Relación encontrada entre la talla de las especies presas y su contenido proteínico y calórico	83
Fig. 28	Diagrama esquemático de la bomba balística	128
Fig. 29	Esquema donde se muestra el método para compactar la muestra	129
Fig. 30	Colocación de la muestra en la bomba para su ignición	129
Tabla 1	Tasa de Encuentros por minuto ( $\lambda$ )	35
Tabla 2	Tiempo de manejo por segundo ( $T_h$ )	35
Tabla 3	Relación E / h (Kcal g de muestra <sup>-1</sup> seg. <sup>-1</sup> )	35
Tabla 4	Contenido proteínico de las especies de cladóceros	70
Tabla 5	Contenido calórico de las especies de cladóceros	71
Tabla 6	Composición del alimento comercial marca Tetra Min	78
Tabla 7	Tasa específica de crecimiento (TEC) en longitud (L) y en peso (P)	84

## **RESUMEN**

La teoría de forrajeo predice que los organismos en el momento de alimentarse buscarán presas que aporten el mayor beneficio con el mínimo esfuerzo. En la naturaleza se ha observado que cuando la diversidad y cantidad de posibles presas son suficientes los organismos se especializan en consumir sólo algunos tipos particulares y por el contrario, si las presas son pocas los peces comen de manera no selectiva. En el presente estudio se analizó la ecología alimentaria, bajo condiciones de laboratorio, de crías de *Ameca splendens* (Goodeidae), especie en peligro de extinción. Se usaron como presas, ocho especies zooplanctónicas con diferentes características de tamaño, forma, color, patrones de movimiento, forma de vida y composición bioquímica: Los rotíferos utilizados fueron *Brachionus calyciflorus* (160  $\mu\text{m}$ ) y *Brachionus patulus* (120  $\mu\text{m}$ ), Los cladóceros *Alona glabra* adultos (450  $\mu\text{m}$ ), *Ceriodaphnia dubia* adultos (770  $\mu\text{m}$ ), *Daphnia pulex* juveniles (880  $\mu\text{m}$ ), *Moina macrocopa* adultos (1000  $\mu\text{m}$ ), *Simocephalus vetulus* neonatos y adultos (690 y 1670  $\mu\text{m}$ ) y el ostrácodo *Heterocypris incongruens* adultos (1270  $\mu\text{m}$ ). Para conocer las respuestas alimentarias, el estudio se dividió en los siguientes experimentos: 1) Comportamiento alimentario y estrategia de forrajeo, para entender el comportamiento depredador de los peces frente a presas con diversas características. 2) Respuesta funcional, que permitirá saber como el valor del alimento, para el depredador, depende de su abundancia y de la facilidad con la que sea capturado 3) Contenido de proteína y energía de diversas especies zooplanctónicas sobre la preferencia de presas, lo cual ayudará a comprender porque los peces buscan o eligen más a unas u otras especies presas 4) Crecimiento de los peces con respecto a dos tipos de alimentos. Todos estos experimentos se realizaron desde el nacimiento hasta las 8 o 10 semanas de vida de los peces. Los resultados indican que las crías de *A. splendens* a diferencia de otros goodeidos, no comen rotíferos. Por otra parte, si encontraron y atacaron todas las especies de cladóceros y ostrácodos. Durante las primeras semanas el comportamiento de las crías es mayormente pelágico por lo que las presas bentónicas fueron ignoradas. También hubo un efecto directo en el tamaño de las presas hasta la quinta semana de vida, así como el contenido de proteína y energía tuvieron efecto en las preferencias de presas. Las respuestas funcionales encontradas son de tipo II y las densidades asintóticas de presas indican que para una alimentación óptima de las crías durante las primeras semanas de vida se requieren de 8 ind.  $\text{ml}^{-1}$  de *Alona* y 2 ind.  $\text{ml}^{-1}$  de *Simocephalus* neonatos, *Ceriodaphnia*, *Daphnia* y *Moina*. El crecimiento somático no fue significativamente diferente con el alimento vivo y con el prefabricado. Finalmente, de acuerdo a la teoría de forrajeo, las crías de *A. splendens* durante las primeras semanas actuaron como depredadores generalistas. Posteriormente, fueron eligiendo presas de mayor talla con mayor contenido de proteína y energía tornándose entonces en especialistas. La especie más consumida fue *M. macrocopa*.

Palabras clave: *Ameca splendens*, cladóceros, ostrácodos, ecología alimentaria, comportamiento alimentario, respuesta funcional, preferencia de presas, contenido de proteína y energía, crecimiento, teoría de forrajeo.

## **ABSTRACT**

The foraging theory predicts that a predator selects prey with high benefit return. Wild organisms forage as specialists when prey density and diversity is not a limiting. In the present study the feeding ecology of an endangered fish *Ameca splendens* (Goodeidae), offered different taxa of zooplankton, was analyzed. The rotifer prey included *Brachionus calyciflorus* and *Brachionus patulus*, while the micro-crustacean used were *Alona glabra* adults, *Ceriodaphnia dubia* adults, *Daphnia pulex* juveniles, *Moina macrocopa* adults, *Simocephalus vetulus* neonates and adults and the ostracod *Heterocypris incongruens* adults. In order to analyze the larval feeding ecology the study was divided into 1) Feeding behaviour and foraging strategy, 2) Functional response, 3) Effect of different prey taxa and its protein and caloric content on prey preference, 4) Growth of fish larvae offered two different diets. The results showed that since *A. splendens* larvae never ate rotifers, they were not used for future tests. All other species were well accepted by the fish. In the first experiment, the larvae couldn't find benthonic prey and had trouble in consuming the largest sized prey (1270 and 1670  $\mu\text{m}$  in length) during the first five weeks. The functional responses in almost all cases were Type II. The asymptote density was 2 ind.  $\text{ml}^{-1}$  with all prey species except with *Alona*, where the asymptote density was 8 ind.  $\text{ml}^{-1}$ . The prey preference of the larvae changed with the age fish. In the beginning the fish larvae selected small prey (450-700  $\mu\text{m}$  in length), shifting to medium sized prey (770-1000  $\mu\text{m}$ ) and finally the largest prey (1000  $\mu\text{m}$ ). Although the somatic growth was slightly higher with live (*Moina macrocopa*) food than with the artificial diet (Tetra Min), there was no significant impact of live Vs commercial food on the growth of the larvae. According to the optimal foraging theory *A. splendens* larvae, in order to obtain the maximum feeding benefit, during the early weeks are generalists but develop a more specialized and selective feeding behavior with time.

Key words: *Ameca splendens*, cladocerans, ostracods, feeding ecology, feeding behaviour, functional response, prey preference, protein and caloric content, larval growth, foraging theory.



## **INTRODUCCIÓN GENERAL**

En el medio natural, la supervivencia de las larvas de peces presenta grandes fluctuaciones debido a múltiples factores que pueden dividirse en externos e internos. A su vez, los factores externos, se pueden subdividir en dos grupos: a) físicos, por ejemplo temperatura, iluminación, velocidad de las corrientes, y b) químicos, como oxígeno disuelto, amonio, salinidad, pH. Los factores internos, pueden subdividirse en cuatro tipos: a) genéticos, conferidos por los padres a través de la herencia, b) etológicos, que se relacionan directamente con el comportamiento alimentario y el proceso de escape de los depredadores, c) biológicos, donde competencia y depredación rigen su supervivencia, y d) nutricionales, los cuales darán a las larvas la energía y sustancias necesarias para mantener su metabolismo. De los factores antes mencionados, los relacionados con la alimentación y nutrición de las larvas de peces son los que mayormente afectan su supervivencia y crecimiento (Civera-Cerecedo *et al.*, 2004).

Para entender estos factores, podemos definir la alimentación como el proceso de adquisición de energía y nutrientes necesarios para el crecimiento, la reproducción y todas las funciones metabólicas de cada individuo (Wetzel, 2001). La ecología alimentaria es el estudio de las relaciones depredador-presa y responde a preguntas básicas como ¿qué?, ¿cuánto? y ¿cómo come el depredador? (en este caso el pez) (Wootton, 1991; Gerking, 1994), con lo que es posible determinar los requerimientos y necesidades alimentarias particulares de las larvas y con esta información, evitar las elevadas mortalidades, atribuidas principalmente a la falta de alimento apropiado (generalmente presas vivas como primer y exclusivo alimento) al inicio de la alimentación exógena de las larvas en cautiverio (Opuszynski *et al.*, 1984; Ludwig, 1993; Domínguez-Domínguez, 2002; Peña, 2003).

Los peces adultos tienen una considerable capacidad para resistir el hambre, no así las larvas ya que tienen menos reservas energéticas por lo que rápidamente alcanzan el del punto de no retorno donde la falta de alimento conduce directamente a la muerte (Wootton, 1991; Gerking, 1994). Por otra parte, las larvas de la mayoría de las especies de peces tienen al nacer suficientes reservas vitelinas para mantener sus requerimientos energéticos hasta que son capaces de consumir alimento vivo presente en su propio hábitat (Nikolski, 1976; Rao, 2003). Sin embargo, si su ambiente

natural está gravemente deteriorado este periodo de transición, aunque corto, de alimentación endógena a exógena, constituirá la fase más peligrosa en su vida, ya que serán incapaces de alimentarse debido a la carencia de alimento.

Gran parte de los estudios realizados sobre la ecología alimentaria de los peces ha sido analizada únicamente con adultos (Hoar, 1969; Bone y Marshall, 1982; Gerking, 1994; Rao, 2003) o con juveniles que al tener un tamaño de boca mayor que las larvas y estar físicamente más desarrollados, sus requerimientos y preferencias de presas son totalmente diferentes (Keast, 1980; Schael *et al.*, 1991; Fisher y Willis, 1997). Asimismo, la alimentación de larvas de peces, ha sido mayormente estudiada con organismos ovíparos que al nacer cuentan con un saco vitelino y son de tallas muy pequeñas (mm), por lo que el inicio de la alimentación exógena se torna en extremo difícil dado que requieren de alimento vivo con el tamaño adecuado en función de las dimensiones de su boca y en la cantidad necesaria (la densidad de presas en la cual la alimentación del depredador es adecuada en términos de la energía ganada con respecto a la invertida, es llamada "densidad crítica de presas" (Hunter, 1972)). Por otra parte, en el caso de los peces vivíparos, todo el periodo larval ocurre dentro del cuerpo de la hembra, por lo que el número de individuos que nacen es menor, su tamaño es mucho mayor (cm) al de los ovíparos y carecen de vitelo, razones por las cuales desde el momento en que nacen inician la alimentación exógena, consecuentemente las presas potenciales tienen que ser también de mayor tamaño que las presas que consumen los ovíparos (Gerking, 1994). El estado de desarrollo de la larva determina su capacidad para detectar, aproximarse y atacar a las presas, mientras que limitantes como el tamaño de la boca determinan el tamaño máximo de presas que puede ingerir. Por tanto, el comportamiento alimentario probablemente cambie durante la ontogenia larval dependiendo de los cambios morfológicos que se presenten (Sabatés y Saiz, 2000; Østergaard *et al.*, 2005). Sin embargo, la alimentación y por tanto la selectividad también dependen del tamaño de la presa y de su morfología. (Scharf *et al.*, 2000; Østergaard *et al.*, 2005).

Algunos aspectos ecológicos y etológicos de la alimentación de larvas de peces han sido recientemente estudiados. Por ejemplo, se menciona que en general la mayoría de las carpas y bagres tienen una fase clara de absorción del saco vitelino después del nacimiento. Después de esta etapa las larvas se alimentan, generalmente, de rotíferos durante un par de semanas para

posteriormente cambiar a cladóceros y copépodos (Rao, 2003). Sin embargo, ciertos peces vivíparos como por ejemplo *Poecilia sphenops*, producen descendencias numerosas carentes de saco vitelino que se alimentan casi desde el nacimiento de rotíferos; en cambio, el pez *Pterophyllum scalare* tiene una gran preferencia por *Moina macrocopa* desde que inicia la alimentación exógena (el día 15 después de nacer) (Nandini y Sarma, 2000). No obstante, algunas generalizaciones sobre la alimentación de las larvas, como es el cambio ontogénico de consumir primero rotíferos y pasar luego a cladóceros (Khadka y Rao, 1986; Mookerji y Rao, 1994), pueden no ser válidas para otros peces que nacen con un saco vitelino pequeño o incluso sin saco, como ocurre con larvas de *Stizostedion vitreum*, las cuales al iniciar la alimentación exógena, evitan consumir rotíferos y prefieren más cladóceros que copépodos (Mayer y Wahl, 1997).

La teoría de forrajeo óptimo sugiere y asume que las “decisiones” tomadas por los organismos respecto a que comer y que no, están basadas en la maximización de la entrada de energía en relación con el costo de buscar, perseguir, capturar y manejar a las presas antes de ser ingeridas. El beneficio obtenido de una presa incrementa rápidamente con el incremento en su tamaño, generalmente con muy poco o ningún incremento en el costo involucrado; por tanto la presa más grande es generalmente la más redituable (Bence y Murdoch, 1986). Pero no sólo la energía es importante ya que los contenidos nutrimentales de las presas, aparentemente, actúan como limitantes a la hora de seleccionar a las presas (Reichman, 1977). Alternativamente, la selectividad de las mismas puede ser el resultado de la “decisión” de las larvas de ignorar a las presas pequeñas y perseguir a las grandes (Gardner, 1981).

Para conocer la ecología alimentaria de larvas de peces es necesario hacer estudios de los aspectos involucrados en su alimentación (Snyder *et al.*, 1996; Kelley *et al.*, 2005). En el caso de los godeidos, existen pocos trabajos acerca de la ecología alimentaria de las diferentes especies en su medio natural (Zubieta, 1985; Moncayo, 1996). Sin embargo, los trabajos realizados bajo condiciones de laboratorio, indican que existen diferencias importantes en la alimentación, incluso dentro de la misma familia (Escalera, 2006). Como ocurre con *Zoogonecticus quitzeoensis* que es considerada una especie carnívora consumidora de insectos y organismos bentónicos (Zubieta, 1985; Moncayo, 1996). En cambio, otra especie perteneciente a la familia, *Goodea atripinnis* encontrada en el lago de Pátzcuaro, Michoacán, es reportada como detritívora (Nepita, 1993). Otros reportes de trabajos

realizados con crías de godeidos señalan una alimentación planctívora pero con diferentes preferencias donde unas especies consumen rotíferos y otras los evitan prefiriendo en su lugar cladóceros de diferentes especies, como aparece en los trabajos de Domínguez-Domínguez *et al* (2002), con *Allotoca dugesi*, Peredo (2002) con *Allotoca meeki*, Arias (2004) con *Zoogonecticus tequila* y Escalera-Vázquez (2004) con *Skiffia multipunctata*. También se menciona en dichos trabajos que el éxito de captura de las crías se incrementa acorde al desarrollo de los individuos y que al “aprender” a capturar a sus presas, los peces gastan menos energía y por lo tanto requieren de un menor número de presas para cumplir con sus necesidades. Finalmente, también se reporta una relación positiva entre el tamaño de la boca, la talla de las crías y el tamaño de las presas.

Determinar la ecología alimentaria a partir del inicio de la vida de los peces es un aspecto importante desde la perspectiva del cultivo de los organismos; es de gran interés identificar las necesidades alimentarias con el fin de elevar las tasas de crecimiento y supervivencia, dado que es bien sabido que durante la etapa larval se presentan las más altas mortalidades (Graeb *et al.*, 2004). Generalmente las larvas de peces son muy flexibles y adaptables en su comportamiento de forrajeo (Munk, 1992,1995), por lo que estudios sobre la alimentación larval pueden ayudarnos a entender que la entrada de presas es el resultado de un proceso influenciado por un número de factores (morfológicos, de comportamiento, fisiológicos, ambientales) que interactúan (Robichaud-LeBlanc *et al.*, 1997; Østergaard *et al.*, 2005). Aunque numerosas causas de mortalidad ocurren durante esta etapa, la depredación y el hambre son vistas generalmente como las más importantes. Tanto la depredación como el hambre son tamaño-dependientes e interactúan en gran medida con la tasa de crecimiento, tal que, una mayor tasa de crecimiento puede reducir la depredación y el hambre, mientras que una baja tasa de crecimiento incrementa la mortalidad debido a las mismas causas (Graeb *et al.*, 2004). La disponibilidad de presas (en cantidad y especie) y el éxito de captura de las larvas son de gran importancia durante la vida temprana de los peces. Para mantener una elevada tasa de crecimiento y de supervivencia, la larva debe optimizar su entrada de alimento siendo un buscador eficiente de alimento y un buen depredador (Østergaard *et al.*, 2005).

## ZOOPLANCTON COMO ALIMENTO

En las aguas dulces la fuente primordial de alimento larval son los rotíferos y cladóceros que son los grupos dominantes del zooplancton en estos ambientes en términos de diversidad de

especies y en cantidad (Bone y Marshall, 1982). Adicionalmente, es conocido que la mayoría de las larvas tienen una tendencia predeterminada de alimentación de presas móviles, por lo que presentan problemas para encontrar y aceptar dietas secas e inertes, motivo por el cual, el zooplancton sigue siendo la fuente más importante de alimento vivo (Treece y Allen, 2000; Sarma *et al.*, 1998; 2001a; 2001b; Dhert *et al.*, 2001). Las larvas se alimentan progresivamente de presas de mayor tamaño conforme van creciendo en longitud y peso, habitualmente cambian de rotíferos a cladóceros y a otros organismos de mayor tamaño. Según algunos investigadores esto se debe al incremento en el tamaño de su boca (Nikolski, 1976; Gerking, 1994) y para otros al desarrollo de estructuras físicas y sistemas enzimáticos (Contreras, 1990; Arredondo y Juárez, 1996; Pillay, 1997; López, 1998). Debido a su ontogénesis, las necesidades energéticas son muy altas razón por la cual las larvas deben alimentarse activamente (Guillaume *et al.*, 2004).

Los organismos zooplanctónicos, comúnmente empleados como alimentos iniciadores de la alimentación se caracterizan por ser filtradores, de reproducción partenogénica, con pocas estructuras de defensa, fáciles de mantener en condiciones de laboratorio, con elevadas tasas de crecimiento poblacional, es posible modificar su calidad y tamaño dependiendo del alimento con que se cultiven y finalmente, porque pueden ser enriquecidos con vitaminas, ácidos grasos ó medicamentos antes de utilizarse como alimento (Treece y Allen, 2000; Dodson y Frey, 2001; Wallace y Snell, 2001).

Los rotíferos, son organismos acuáticos de menos de 2 mm de longitud, su extremo anterior está constituido por un aparato ciliado, cuyo movimiento origina corrientes de agua que atraen su alimento. Entre los rotíferos de agua dulce más cultivados se encuentran los del género *Brachionus*, estos son preferidos como primer alimento para larvas de peces debido a su pequeño tamaño apropiado para la boca del pez, a su comportamiento no evasivo evitando de esta manera gastos de energía del depredador y a su baja velocidad de nado por lo cual son presas fáciles de capturar y manipular (perseguir, someter y consumir) (Sarma, 1991; Nogrady *et al.*, 1993).

Los cladóceros, tienen de cuatro a seis pares de apéndices cefalotorácicos y setas adaptadas para la filtración que suelen estar dispuestas sobre el apéndice donde forman un peine bien definido (Barnes, 1987). Su talla en los adultos oscila entre 0.2 y 3.5 mm de longitud. Presentan la ventaja de

tener amplia tolerancia ambiental y la capacidad de alimentarse de fitoplancton y residuos orgánicos (Pillay, 1997). Otros organismos incluidos como presas en algunas dietas de peces son los ostrácodos, estos son crustáceos cubiertos por un caparazón bivalvo, la cabeza comprende casi la mitad del cuerpo y poseen un tronco muy reducido sin segmentación externa por lo que presentan únicamente uno o dos pares de apéndices. Su talla va de 0.5 a 5 mm. Aún cuando las algas constituyen su alimento más común, también son carnívoros y detritívoros (Barnes, 1987).

El crecimiento somático de los rotíferos es mínimo dado que la división celular se detiene poco tiempo después del nacimiento (Sarma, 1985). En contraste, los cladóceros continúan creciendo incluso después de la edad de la primera reproducción, por lo que las diferencias entre neonatos y adultos son relativamente grandes (Nandini y Rao, 1998). La mayoría de los cladóceros muestran un incremento de entre 500 a 1000  $\mu\text{m}$  desde que son neonatos hasta que alcanzan el estado adulto (Dodson y Frey, 2001). Este hecho es de gran utilidad para emplear como alimento la misma especie de cladóceros pero de diferentes tamaños como si fueran especies diferentes. Los copépodos, aunque son usados como alimento para peces, son difíciles de atrapar por las larvas ya que sus movimientos son muy rápidos hasta 800  $\text{mm s}^{-1}$  (Buskey y Hartline, 2003), sus tasas de crecimiento no son tan altas como los cladóceros y resulta complicado mantenerlos en el laboratorio (Treece y Allen, 2000).

## SITUACIÓN DE *Ameca splendens*

La fauna íctica de los ríos Ameca y Teuchitlán (Jalisco, México) ha cambiado drásticamente como resultado de trastornos ambientales ocurridos en la década pasada. Este deterioro ambiental se atribuye a factores como la construcción de una presa (La Vega) en la parte superior de la cuenca, al aporte de agroquímicos y aguas de desecho, tanto municipales como industriales (industria azucarera, minera y destilerías de tequila) sumado a la extracción de agua de los manantiales de la localidad (Guzmán y Lyons, 1997; De la Vega-Salazar *et al.*, 2003; IUCN, 2004; Ortiz-Ordóñez *et al.*, 2007). La familia *Goodeidae*, es endémica de esta zona, esta formada por aproximadamente 36 especies de peces vivíparos, la mayoría presentan dimorfismo sexual marcado, son presumiblemente omnívoros, exclusivamente dulceacuícolas, habitan charcas someras, estanques, lagos y ríos (Meek, 1904; De la Vega-Salazar *et al.*, 2003). El deterioro de su hábitat ha favorecido la desaparición del 70% de los peces endémicos del área, entre ellos están las

especies, *Zoogonecticus tequila*, *Skiffia francesae*, *Allotoca maculata* (Goodeidae) y *Notropis amecae* (Cyprinidae) (Kingston, 1978; Guzmán y Lyons, 1997; Webb y Miller, 1998).

Organismos colectados en el Río Teuchitlán, cuenca Ameca, Jalisco, fueron descritos como especie por Miller y Fitzsimons en 1971, describiendo también al nuevo género. En 1989, Williams y colaboradores hicieron una revisión de los peces de Norte América en peligro, amenazados o con tratamiento especial y registraron a la especie *Ameca splendens* en peligro de extinción y con mención a la modificación o restricción de su hábitat. En otro estudio Williams y Miller (1990), hicieron otra revisión de los peces dulceacuícolas de Norte América y nuevamente mencionan a *A. splendens* y señalan que no hay programas de recuperación basados en la biología de los organismos que den como resultado la recuperación de la especie o por lo menos la disminución del riesgo de extinción.

*Ameca splendens* es una especie citada en la lista de especies en peligro de extinción bajo la categoría de extinta en la naturaleza y a pesar de estar en dicha lista, ha sido pobremente estudiada (SEMARNAP, 2001; De la Vega-Salazar *et al.*, 2003; IUCN, 2004; Ortiz-Ordóñez *et al.*, 2007). En una revisión bibliográfica se encontró que en los últimos 34 años han sido publicados alrededor de 100 artículos científicos donde se menciona a esta especie y de esos artículos sólo el 1.7% han sido dedicados a estudiar su ecología general y sin hacer mención, en ninguno de ellos, a la ecología alimentaria de las crías de estos peces. Estos organismos, conocidos comúnmente como pez mariposa, pertenecen a la familia *Goodeidae* (*Cyprinodontoidei*), subfamilia *Goodeinae*, tienen una distribución restringida a los ríos Ameca y Teuchitlán (Jalisco, México), su longitud estándar promedio es de 90 mm. El macho presenta una banda ancha vertical de color amarillo en la aleta caudal y presenta un pseudogonopodio con el cual fertiliza a la hembra, pero carece de espermatóforos, tiene también mayor coloración y tamaño de las aletas que la hembra (Fig. 1); los embriones presentan un órgano llamado trofotenia el cual funciona para la nutrición. Cada 45 a 55 días una hembra es capaz de producir una camada de entre 1 y 17 crías de aproximadamente 18 mm de longitud estándar (Miller y Fitzsimons, 1971; Williams *et al.*, 1989; Williams y Miller, 1990).

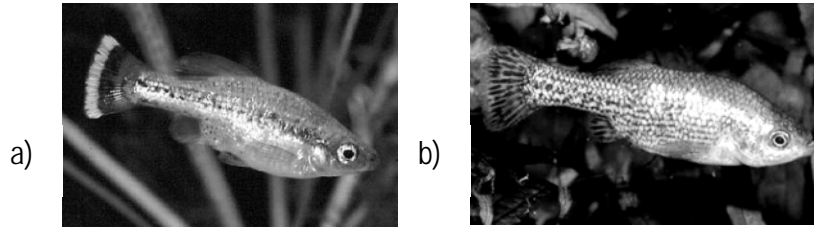


Fig. 1. *Ameca splendens* a) ♂ y b) ♀

## HIPÓTESIS GENERAL

La ecología alimentaria de las crías de *A. splendens* va a ir cambiando con relación a la edad y tamaño de los peces. La alimentación dependerá de las características propias de las presas administradas, como son el tamaño, color, comportamiento y otras. De acuerdo a la teoría de forrajeo óptimo, las crías consumirán presas que aporten el mayor beneficio alimentario. Por lo que, desde el inicio de la alimentación exógena, las crías consumirán las presas más grandes y/o con el mayor contenido de proteína y energía.

## OBJETIVO GENERAL

Conocer la estrategia alimentaria de las crías de *A. splendens* bajo condiciones de laboratorio, desde su nacimiento hasta las 8 o 10 semanas de edad, empleando para ello las especies zooplanctónicas *B. calyciflorus*, *B. patulus*, *A. glabra*, *S. vetulus* adultos y neonatos; *C. dubia*, *D. pulex* juveniles; *M. macrocopa* y *H. incongruens* como presas.



## ***CAPITULO I***

# ***COMPORTAMIENTO ALIMENTARIO Y ESTRATEGIA DE FORRAJEО DE LAS CRÍAS DE Ameca splendens***

### INTRODUCCIÓN

Para alimentarse, las larvas de peces primero deben encontrar una presa potencial. Segundo, deben ser capaces de detectar dicha presa usando sus habilidades visuales, auditivas o cualquier otra. Deben reconocer a la presa como algo bueno para comer, lo cual dependerá del conocimiento ó aprendizaje adquirido. A continuación deberá “decidir” si atacar o no a la presa, decisión que debe estar basada en la consideración del posible valor energético de la presa y en el costo de su manejo. La decisión de atacar puede estar también mediada por factores externos a la presa tal como el riesgo de que el depredador sea depredado. Finalmente, la larva debe poseer la habilidad de capturar exitosamente a la presa (Ferry-Graham *et al.*, 2002).

Al nacer las larvas son típicamente poco desarrolladas, debido a ello son muy vulnerables a la depredación y a padecer hambre. La mortalidad durante esta etapa es tamaño-específica por lo que disminuye con el crecimiento y el desarrollo, esto se relaciona directamente con el surgimiento del comportamiento alimentario y en muchos casos con cambios morfológicos como el desarrollo de aletas, músculos locomotores y el refinamiento de los sistemas sensoriales que tienen una influencia directa en el desarrollo del nado y en la capacidad de forrajeo, características que a su vez son tamaño-dependientes (Blaxter, 1986; Noakes y Godin 1988; Puvanendran *et al.*, 2002). Parece razonable que la habilidad de una larva para localizar y capturar su alimento debe mejorar con el crecimiento, el desarrollo y la experiencia (Puvanendran *et al.*, 2002). Conforme los peces crecen muestran cambios en su dieta. Estos cambios ontogénicos son de suma importancia para entender la ecología alimentaria de los peces (Wahl, *et al.*, 1993). Durante la primera etapa de vida los peces presentan una alta tasa de crecimiento y paralelamente pueden ir manejando presas más grandes (Blaxter, 1986; Drost, 1987). Es por ello que en este periodo se presentan cambios rápidos en la dieta (cambios que pueden ser graduales o abruptos) (Wootton, 1991).

Con el objetivo de estudiar el proceso de depredación, Holling (1966) desarrolló un modelo que sirve para entender la interacción específica que existe entre un depredador y su presa, denominándolo el ciclo de depredación ó comportamiento alimentario, que consta de una serie de eventos consecutivos que un depredador debe seguir para buscar, encontrar (E), atacar (A), capturar (C) e ingerir (I) a las presas. Algunos autores describen el comportamiento alimentario de las larvas de peces, como la sucesión de eventos en términos del tiempo gastado para realizar cada uno (Greene, 1983; Gerking, 1994). En algunos casos las presas pueden escapar después de ser capturadas o ser rechazadas por el depredador (Drenner, *et al.*, 1978). El rechazo puede deberse a varias razones como la saciedad del depredador (Khadka y Rao, 1986), la forma de la presa (Sarma, 1993) o el sabor (Felix *et al.*, 1995). La proporción de presas encontradas depende principalmente de su densidad en el ambiente y de su movimiento (Sarma, 1993; Iyer y Rao, 1996).

Dado que el depredador y sus presas comparten el mismo hábitat, las probabilidades de encuentros dependen de sus densidades respectivas así como de su comportamiento y características sensoriales de cada especie. Las tasas de encuentros están en función, principalmente, de la velocidad de nado del depredador, de la distancia reactiva y de la visibilidad de las presas (Zaret, 1980; Greene, 1983). Una vez que el depredador ha atacado a su presa, la probabilidad de que ésta sea capturada e ingerida depende de su susceptibilidad a ser depredada. El éxito de captura (C/A), ó la relación entre del número de capturas exitosas con respecto a la cantidad total de ataques depende de la susceptibilidad de la presa y del nivel de saciedad del depredador en relación con el tamaño de la presa (Greene, 1983; Kramer, 2001).

La teoría de forrajeo óptimo ha sido desarrollada para predecir el comportamiento de forrajeo de los organismos y predice que, al momento de buscar alimento, los individuos actuarán de manera que obtengan el máximo beneficio energético con el costo mínimo (Pike, 1984; Mittelbach y Osenberg, 1994). Esta teoría es aplicable al proceso de alimentación tamaño dependiente y establece la hipótesis que dice que es una ventaja para el depredador seleccionar presas de tallas grandes de un grupo de presas potenciales con un rango amplio de tallas (Stephens y Krebs, 1992; Helfman, 1994). De esta manera, el depredador obtendrá mayor cantidad de energía mediante este proceso a diferencia de que coma cada presa que vaya encontrando, de tal forma que una mayor entrada de

energía resulte en un mayor crecimiento (incremento en talla y peso), expectativa de vida y éxito reproductivo (Dill, 1983; Gerking, 1994; Persson y Brönmark, 2002).

El modelo clásico de forrajeo de Charnov (1976), es el siguiente: Considerando un depredador que caza dos tipos de presas que son encontradas a tasas de  $\lambda_1$  y  $\lambda_2$  presas por segundo durante  $T_s$  segundos de búsqueda. Los dos tipos de presas producen  $E_1$  y  $E_2$  unidades de ganancia neta (por ejemplo calorías) y toman  $h_1$  y  $h_2$  segundos para ser manipuladas: el beneficio que producen se define como  $E_1 / h_1$  y  $E_2 / h_2$  (Krebs y Davies, 1989). La tasa total de aprovisionamiento del depredador (E/T) es por lo tanto:

$$E / T = \lambda_1 E_1 + \lambda_2 E_2 / 1 + \lambda_1 h_1 + \lambda_2 h_2$$

Los componentes del modelo de forrajeo restringen los tipos de presas que pueden ser comidos por el depredador, las presas deben ser conspicuas (en función de su talla, forma, pigmentación, contraste y comportamiento), y a su vez el pez depende de su agudeza visual (campo de visión y percepción de contrastes), como de las características ópticas del agua (claridad e intensidad luminosa) (Lazzaro, 1987) aspectos que contribuyen a una mayor o menor localización (Hairston *et al.*, 1982; O'Brien, 1987; Wootton, 1991). El tiempo de búsqueda también depende de la agudeza visual del depredador, dado que él puede ver claramente solo a una distancia corta. El estímulo visual es el mayor determinante de la vulnerabilidad del zooplancton expuesto a este tipo de depredador. Organismos grandes pueden ser localizados a mayores distancias (distancia reactiva) que los pequeños (Werner y Hall, 1974, Wright y O'Brien, 1984). Por lo que en presencia de una intensa depredación por peces planctívoros visuales, sólo las presas de talla pequeña podrán permanecer en el ambiente (Brooks y Dodson, 1965).

De acuerdo con Zaret (1972, 1980), un medio para evaluar la función de la visión en un depredador tamaño-dependiente es midiendo la distancia máxima (o distancia reactiva) a la cual una presa puede ser reconocida por el pez. La distancia reactiva es afectada por todos los aspectos de la morfología de la presa, incluyendo la pigmentación de los ojos, del estómago y del cuerpo, así como por su movimiento y contraste con el medio. Por otra parte, la presencia de huevos y su pigmentación en la cavidad ovígera de los cladóceros puede ser también importante en la determinación de la distancia reactiva y del tiempo de búsqueda (Lazzaro, 1987). Un factor

indiscutible que afecta la distancia reactiva es el tamaño de la presa, ya que un objeto grande puede ser visto a mayor distancia que uno pequeño (Ware, 1972).

El movimiento de la presa puede también incrementar su notoriedad, haciendo que de esta manera aumenten las probabilidades de ser visto por el depredador, debido a que el área o volumen dentro del cual las presas pueden ser vistas aumenta (Kerfoot, 1980; Wootton, 1991). A su vez, esta notoriedad puede ayudar al pez a formarse lo que Tinbergen (1960) denominó la "imagen de búsqueda", es decir, que los depredadores mejoran su éxito de captura aprendiendo a reconocer a sus presas de acuerdo a su forma y movimiento (Tinbergen, 1960; Rosenthal y Hempel 1970; Zaret, 1980). Vinyard (1980) y Kerfoot y colaboradores (1980), demostraron que los peces pueden usar la información concerniente al tamaño de la presa y a su habilidad para escapar, mostrando un comportamiento de captura diferencial acorde al tipo de presa detectado y atribuye este cambio a un proceso de aprendizaje basado en la formación de la imagen de búsqueda de cada presa. Por lo tanto, en comedores particulados la experiencia previa del pez con diferentes tipos de presas puede favorecer el éxito de captura (Lazzaro, 1987).

Las especies zooplanctónicas empleadas en este trabajo tienen diferente tamaño, coloración, comportamiento y tasa de crecimiento poblacional ( $r$ ) (Fig. 2): *Brachionus calyciflorus* y *B. patulus* son presas pequeñas, planctónicas, de cuerpo translúcido con espinas pequeñas y una tasa de crecimiento poblacional de  $r= 0.62$  y  $0.34$  respectivamente (Sarma *et al.*, 1999); *Alona glabra* tiene una coloración café intensa, es de hábitos bentónicos y de movimientos vigorosos,  $r= 0.3$  (Nandini *et al.*, 2005); *Simocephalus vetulus* es de color anaranjado pálido, bentónico principalmente y normalmente se encuentra nadando en el fondo del medio pero presenta movimientos súbitos muy rápidos hacia la superficie y luego regresa al fondo,  $r= 0.3$  (Sarma *et al.*, 2005); *Ceriodaphnia dubia* y *Daphnia pulex* tienen el caparazón transparente por lo que es posible ver su interior como son los órganos y los embriones en desarrollo, son planctónicos y de nados rápidos  $r= 0.7$  y  $0.5$  respectivamente (Nandini *et al.*, 2005; Sarma *et al.*, 2005), *Ceriodaphnia* no presenta estructuras de defensa y *Daphnia* presenta una espina caudal; *Moina macrocopa* tiene una coloración café-rojiza, de hábitos planctónicos y sus movimientos son los más dinámicos de todas las especies mencionadas, especialmente cuando hay depredadores en el medio  $r= 1.4$  (Nandini *et al.*, 2005). Por último *H. incongruens* (ostrácodo) su caparazón es casi negro desde que son pequeños, son

totalmente bentónicos aunque ocasionalmente nadan a media columna y sus movimientos son muy activos,  $r= 0.07$  (Juárez-Franco *et al.*, 2009).

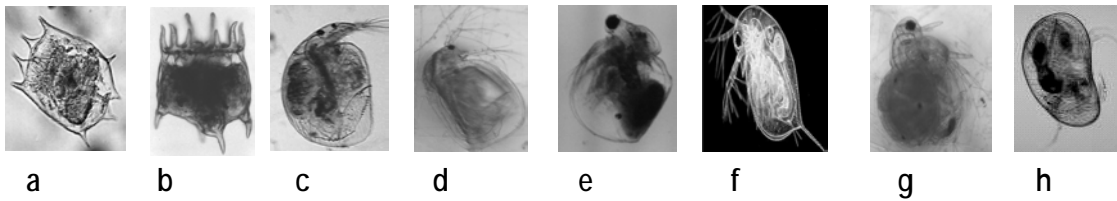


Fig. 2: Especies empleadas en los experimentos, a: *Brachionus calyciflorus* b: *Brachionus patulus* c: *Alona glabra*, d: *Simocephalus vetulus*, e: *Ceriodaphnia dubia*, f: *Daphnia pulex* juveniles, g: *Moina macrocopa*, h: *Heterocypris incongruens*. NOTA: Las fotos no están a escala.

### Hipótesis particulares:

Si el éxito de captura y la probabilidad de ingestión de las presas dependen tanto del tamaño relativo de la boca del depredador como de la talla de la presa, entonces se esperaría que las crías de menor edad tuvieran mayor éxito de captura con las presas pequeñas; mientras que la probabilidad de ingestión de las presas aumentaría con respecto a la edad de los peces independientemente de la talla de las presas.

Si las crías de *A. splendens* tienen tiempos de manipulación breves en comparación con los tiempos de búsqueda de las presas entonces, deberían ser generalistas. En cambio, si sus tiempos de manipulación son largos en relación con sus tiempos de búsqueda entonces, deberían ser especialistas, lo que se consigue incluyendo sólo las presas más provechosas en la dieta.

### Objetivos particulares:

Determinar el comportamiento alimentario de las crías *A. splendens* desde el nacimiento hasta las 10 semanas de vida, utilizando las especies zooplanctónicas: *A. glabra*, *S. vetulus* adultos y neonatos; *C. dubia*, *D. pulex* juveniles; *M. macrocopa* y *H. incongruens* como presas.

Determinar la estrategia de alimentación empleada por las crías de *A. splendens* con respecto a las presas: *A. glabra*, *S. vetulus* neonatos; *C. dubia*, *D. pulex* juveniles y *M. macrocopa*

## MATERIALES Y MÉTODOS GENERALES

### CULTIVO DE ESPECIES ZOOPLANCTÓNICAS EN LABORATORIO

Se emplearon cepas de rotíferos *Brachionus calyciflorus* Pallas, 1766 (longitud del cuerpo  $\pm$  error estándar =  $160 \pm 12 \mu\text{m}$ ) y *Brachionus patulus* (Müller, 1786) ( $120 \pm 10 \mu\text{m}$ ) y de los cladóceros *Alona glabra* Sars, 1862 adultos ( $450 \pm 21 \mu\text{m}$ ), *Ceriodaphnia dubia* Richard, 1894 adultos ( $770 \pm 22 \mu\text{m}$ ), *Daphnia pulex* Leydig, 1860 juveniles ( $880 \pm 31 \mu\text{m}$ ), *Moina macrocopa* Goulden, 1968 adultos ( $1000 \pm 24 \mu\text{m}$ ), *Simocephalus vetulus* Müller, 1766 adultos ( $1670 \pm 64 \mu\text{m}$ ) y neonatos ( $690 \pm 17 \mu\text{m}$ ) y ostrácodos *Heterocypris incongruens* Ramdohr, 1808 ( $1270 \pm 7 \mu\text{m}$ ) aislados de cuerpos de agua locales, los cuales forman parte de la colección de organismos vivos que se ha mantenido por más de cinco años en el Laboratorio de Zoología Acuática de la FES Iztacala-UNAM.

En muestreos realizados en la localidad de donde originalmente proceden los peces *A. splendens* para determinar las especies zooplanctónicas a utilizar como presas potenciales, probablemente debido a las condiciones ambientales deterioradas, no se encontraron organismos que se pudieran emplear en los experimentos razón por la cual se decidió ocupar los que se cultivan en el laboratorio.

Para su uso en los experimentos, se procedió a cultivar los organismos por separado en frascos de un litro con agua reposada (agua tomada de la red municipal, mantenida en cubetas de plástico durante 24 horas para permitir la eliminación del cloro por evaporación) y las microalgas *Chlorella vulgaris* y *Scenedesmus acutus* a una concentración de  $1 \times 10^6$  y  $0.57 \times 10^6$  células  $\text{ml}^{-1}$  respectivamente (Peña, 2003). Los cultivos se mantuvieron a una temperatura de  $23 \pm 2^\circ\text{C}$ , con un pH entre 7.5 y 8, luz difusa y fotoperiodo de 14:10 luz:oscuridad. Se hicieron recambios del medio cada tercer día, retirando el sedimento, desechos y posibles microorganismos que podrían ser fuente de contaminación y para evitar que se agotara el alimento.

### CULTIVO DE MICROALGAS

La cepa de *Chlorella vulgaris* fue donada por el CICESE, Ensenada, Baja California y tiene el registro CL-V-3. La cepa de *Scenedesmus acutus* fue obtenida de la Universidad de Texas, con número de registro 72. Para su cultivo se empleó el medio Bold basal enriquecido con bicarbonato de sodio (ANEXO I; Borowitzka y Borowitzka, 1988). El cultivo se hizo en botellas de plástico con capacidad de dos litros y se mantuvieron a una temperatura de  $23^\circ\text{C}$  con aireación constante y luz

difusa continua. Las botellas se inocularon con las microalgas a concentraciones entre  $0.5$  y  $1 \times 10^6$  células  $\text{ml}^{-1}$  con la finalidad de garantizar la obtención final de una gran cantidad de células de calidad óptima (Larios-Jurado, 1999). Los cultivos se cosecharon en la fase exponencial de crecimiento (aproximadamente  $25 \times 10^6$  células  $\text{ml}^{-1}$ ) que se alcanzó entre los días 7 y 10. Una vez que los cultivos llegaron a esta fase se retiraron las botellas de la fuente de luz y la aireación, se refrigeraron por cuatro días hasta lograr la sedimentación total de las células. Una vez sedimentadas las células, se decantó casi la totalidad del líquido con la finalidad de eliminar sustancias de desecho y posibles microorganismos ajenos al cultivo y obtener de esta manera una solución concentrada a partir de la cual se prepararon las dietas.

#### CULTIVO DE LOS PECES *Ameca splendens*

Se mantuvieron peces adultos de la especie *Ameca splendens* (donados por la Universidad Michoacana de San Nicolás), en acuarios de 40 L que se llenaron hasta un nivel de 30 L con agua reposada, aireación constante y a una temperatura de  $23 \pm 2^\circ\text{C}$  e iluminados con lámparas de luz difusa fluorescente de 1.3 m de largo, a una altura de 1.8 m, con una intensidad luminosa de  $4 \mu\text{mol m}^{-2} \text{s}^{-1}$  y un fotoperiodo de 14:10, se alimentaron con una mezcla de zooplancton (principalmente cladóceros) cultivados en el laboratorio. Al obtenerse las crías se pasaron a acuarios de 5 L y se alimentaron dos veces al día con una mezcla de cladóceros. Los peces fueron medidos (longitud estándar y ancho de boca) cada semana con un Vernier digital (0.01 mm). Posteriores nacimientos fueron tratados de igual manera.

#### DETERMINACIÓN DEL COMPORTAMIENTO ALIMENTARIO

En el presente estudio se ofrecieron como presas rotíferos, cladóceros y ostrácodos a crías de *A. splendens*, desde el nacimiento y hasta las 10 semanas de vida. Sin embargo, los rotíferos *B. calyciflorus* y *B. patulus* nunca fueron consumidos, por lo que después de 4 semanas de observación se decidió no continuar el trabajo con ambas especies, razón por la que los datos de esas observaciones no se presentan. En cambio, los cladóceros y ostrácodos fueron bien aceptados.

Diariamente se procedió a filtrar 2 litros de agua de los acuarios donde se mantenían a las crías con una malla de  $50 \mu\text{m}$ . Posteriormente, con una red de tela se sacaron aleatoriamente 15 peces que se colocaron en un vaso de precipitado con 750 ml del agua previamente filtrada y se dejaron en

ayuno por un periodo de 2 horas. Mientras tanto, en vasos de plástico opaco de 50 ml se agregaron 20 ml del agua filtrada y las presas de la especie a emplear en el experimento a una densidad de 1 ind. ml<sup>-1</sup>, las cuales fueron contadas con ayuda de una pipeta Pasteur y bajo el microscopio estereoscópico (NIKON, Mod. SMZ645). Después de la cuarta semana, el volumen de agua se incrementó a 30 ml pero la densidad de presas se mantuvo constante. Finalmente se agregó, una cría en cada vaso y se procedió a hacer las observaciones del comportamiento alimentario durante 10 minutos por cada pez.

Las observaciones de encuentros (E), ataques (A), capturas (C), ingestiones (I) y rechazos (R) se realizaron bajo un microscopio estereoscópico NIKON (Mod. SMZ645) durante las primeras cuatro semanas y posteriormente bajo una lente de aumento (Draulans 1987; Rabe y Brown, 2000; Domínguez- Domínguez *et al.*, 2002; Sarma *et al.*, 2003; Puvanendran *et al.*, 2004; Graeb *et al.*, 2004; Yilmaz *et al.*, 2004; Kelley *et al.*, 2005). Cada día de la semana se utilizó una especie presa diferente: *A. glabra*, *S. vetulus* neonatos, *C. dubia*, *D. pulex* juveniles, *M. macrocopa*, *H. incongruens* (ostrácodos) y *S. vetulus* adultos. Lo anterior se hizo durante las primeras 10 semanas de vida de los peces (9 especies x 15 repeticiones).

De acuerdo con Stephens y Krebs (1992) consideramos cada evento de la siguiente manera: Encuentro (E) cuando el depredador tiene contacto visual con la presa y cambia súbitamente su comportamiento de nado (Confer y Blades, 1975; Kerfoot, 1982; Gerking, 1994; Barnabé, 1996;). Ataque (A) cuando el depredador nada rápidamente hacia la presa con la intención de capturarla. Captura (C) cuando el depredador tiene una presa atrapada en la boca. Ingestión (I) cuando la presa es tragada por el depredador y rechazo (R) cuando una presa que ya esta en la boca del depredador en lugar de ser tragada es expelida (Greene, 1983). Con los resultados obtenidos, se determinaron las proporciones de éxito de captura y probabilidad de ingestión. Éxito de captura es la proporción del número de presas capturadas con respecto a las presas atacadas (C/A) y la probabilidad de ingestión es la proporción del número de presas ingeridas con respecto a las presas encontradas (I/E) (Confer y Blades, 1975; Gilbert, 1980).

Es necesario señalar, que después de la quinta semana las crías consumían todas las presas disponibles de *M. macrocopa*, por lo cual se les redujo el tiempo de observación a la mitad. Para la



séptima semana nuevamente los peces agotaban las presas razón por la cual se incrementó la densidad a 2.7 y luego a 3.3 ind. ml<sup>-1</sup>. En la octava semana el experimento, se discontinuó el trabajo con ésta presa dado que la densidad de presas era tan alta que los peces se confundían y el número de eventos disminuyó considerablemente. Valiela (1995) sugiere que este es un mecanismo común que aún no ha sido suficientemente estudiado. Con las demás presas, las densidades se mantuvieron constantes durante todo el experimento.

Para determinar si las diferencias entre los tratamientos eran significativas ( $\alpha = 0.05$ ), se utilizó el análisis de varianza (Sokal y Rohlf, 1995). Las diferencias resultantes (Diferencias Verdaderamente Significativas ó DVS) se analizaron con la prueba de comparaciones múltiples de Tukey (Sokal y Rohlf, 1995, Daniel, 1996). Se emplearon los programas de cómputo Statistica (Ver. 5.0, Tulsa, OK, USA) y Sigma Plot (Jandel, Ver. 5.0, 1999) para la preparación de gráficas. Con los resultados de cada uno de los eventos del comportamiento alimentario se procedió a determinar las relaciones C/A y I/E y se graficaron con respecto a la longitud de las presas. Lo mismo se hizo con la relación longitud estándar-tamaño de boca de los peces y en todas las gráficas se hizo una regresión lineal.

## DETERMINACIÓN DE LA ESTRATEGIA DE FORRAJEO DE LAS CRÍAS

A partir de los resultados obtenidos en la parte de comportamiento alimentario, se decidió emplear únicamente 5 especies para determinar los parámetros del modelo de forrajeo: *A. glabra*, *S. vetulus* neonatos, *C. dubia*, *D. pulex* juveniles y *M. macrocopa*, y hacer los experimentos únicamente durante las primeras 8 semanas de vida de las crías. Se hicieron 15 repeticiones para cada especie presa por cada experimento. Los peces que no presentaban actividad durante los primeros cinco minutos de observación, eran reemplazados por otros (Kerfoot, 1982). Los peces se prepararon con 2 horas de ayuno y posteriormente se procedió a determinar los parámetros de la siguiente forma:

1- Tasa de encuentros =  $\lambda$

Se colocó en un vaso de plástico de 50 ml, 20 ml de medio (agua filtrada del mismo acuario donde se mantuvieron los peces) se agregaron las presas a una densidad de 1 ind. ml<sup>-1</sup> (una especie presa por día) y una cría de *A. splendens* en ayuno. Después de la cuarta semana el volumen de agua se incrementó a 30 ml pero la densidad de presas se mantuvo constante. Se usaron las mismas densidades para todas las presas con la finalidad de que las oportunidades de encuentros entre los

depredadores y sus presas fueran iguales (Gliwicz y Umana, 1994). Se observó bajo microscopio estereoscópico (las primeras 2 semanas) y posteriormente con la ayuda de un lente de aumento (las siguientes 6 semanas). Durante 10 minutos se registró el número de encuentros del pez hacia las presas. Con los datos obtenidos se determinó la relación número de encuentros / 10 minutos (Sarma *et al.*, 1998; Elliot, 2003; Graeb *et al.*, 2004).

Las siguientes determinaciones se hicieron con un dispositivo tipo "canal" hecho de acrílico transparente de 100 x 5 x 2 cm, se llenó hasta 1.5 cm de altura con agua proveniente del mismo acuario donde se tomaron los peces, previamente filtrada con una malla de 50  $\mu\text{m}$ , y la cual tenía las mismas características de temperatura y pH (Confer y Blades, 1975):

#### 2- Tiempo de búsqueda = $T_s$

Se agregaron las presas a una densidad de 1 ind.  $\text{ml}^{-1}$  por un extremo del dispositivo y por el otro una sola cría (previo ayuno de 2h), permitiéndoles nadar libremente. Se tomó el tiempo de búsqueda con un cronómetro, se consideró el periodo transcurrido entre el primer encuentro con una presa y el siguiente. Con los resultados promediados se determinó el tiempo de búsqueda (Elliot, 2003; Graeb *et al.*, 2004).

#### 3- Tiempo de manejo = $T_h$

En un experimento similar al anterior, se procedió de igual forma pero en éste caso con la ayuda del cronómetro se midió el tiempo transcurrido desde que el pez captura a su presa hasta que la ingiere y cesan los movimientos bucales, la observación se hizo durante 5 minutos para conservar el mismo nivel de hambre. Con los resultados promediados se determinó el tiempo de manejo (Lamb, 2001; Elliot, 2003; Graeb *et al.*, 2004).

#### 4- Distancia reactiva = DR

Nuevamente empleando el dispositivo y el método descrito, se procedió a determinar la distancia a la cual el pez detecta a la presa y se lanza rápidamente a su captura. Para ello se colocó por la parte inferior del aparato una escala y así medir la distancia que había entre el depredador y la presa justo antes de que se iniciara el ataque. La densidad de presas usadas en éste experimento fue de 0.5 ind  $\text{ml}^{-1}$  (Confer y Blades, 1975).

5- Ganancia neta (Energía) = (E)

Para la determinación de energía se empleó una bomba calorimétrica balística (Miller y Payne, 1959). (Ver Capítulo 3).

## RESULTADOS

El mayor número de encuentros (Fig. 3) de los peces con *A. glabra* se presentó en la octava semana con 64 eventos y el menor número se observó durante la primera semana con 10. Con *S. vetulus* neonatos, la cantidad de encuentros fluctuó entre 3 y 152. Con *C. dubia*, las primeras cinco semanas, se observaron alrededor de 30 encuentros y las siguientes semanas el valor aumentó a un poco más del doble. Para *D. pulex*, se observó algo similar a lo ocurrido con *C. dubia* pero el primer periodo con un promedio de 30 encuentros duró seis semanas y el segundo con el doble de encuentros las semanas restantes. Con *M. macrocopa* el número de eventos fue en aumento desde el inicio hasta la octava semana en donde se observaron 192 encuentros. La menor cantidad de observaciones se registró con los ostrácodos *H. incongruens* con 5 en la tercera semana y con *S. vetulus* adultos con 4 observaciones al inicio del experimento.

El número de encuentros de los peces con las presas se fue incrementando significativamente después de la quinta semana, excepto con los ostrácodos (ANEXO II, ANDEVA  $p < 0.05$ , Tabla I; Prueba de Tukey, Tabla II). El mayor número de encuentros por minuto se observó al final del periodo de estudio, con las presas *M. macrocopa* ( $19 \pm 0.6$ ) y *S. vetulus* neonatos ( $15 \pm 0.4$ ) y por el contrario, la menor cantidad de encuentros ocurrió con los ostrácodos en la tercer semana de estudio ( $0.53 \pm 0.06$ ).

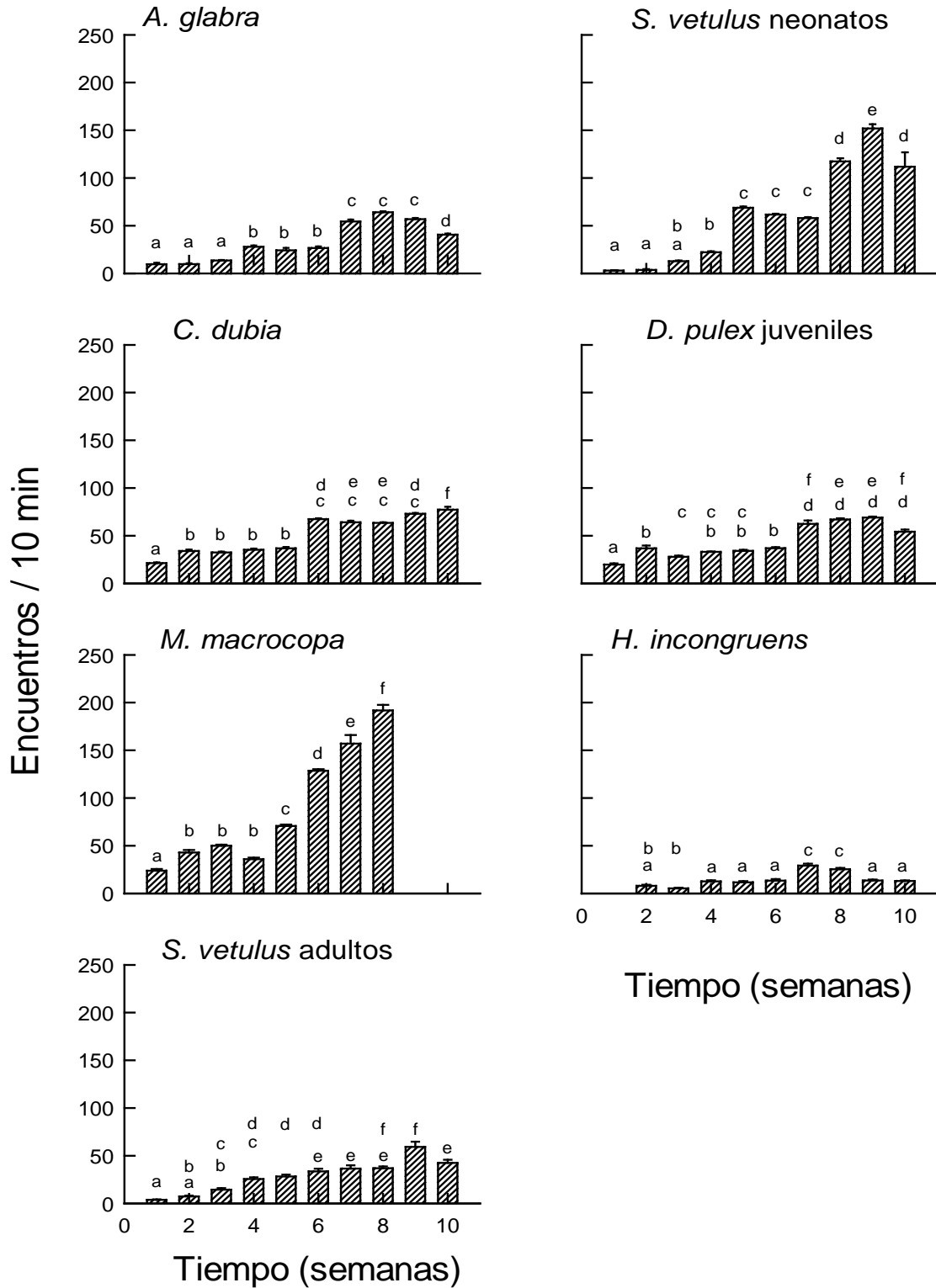


Fig. 3. Número de encuentros observados durante 10 minutos entre el depredador *A. splendens* y sus especies presa durante un periodo de 10 semanas. Promedio±error estándar basados en 15 observaciones. Las barras con la misma letra indican que no son significativamente diferentes de acuerdo a la prueba de Tukey.

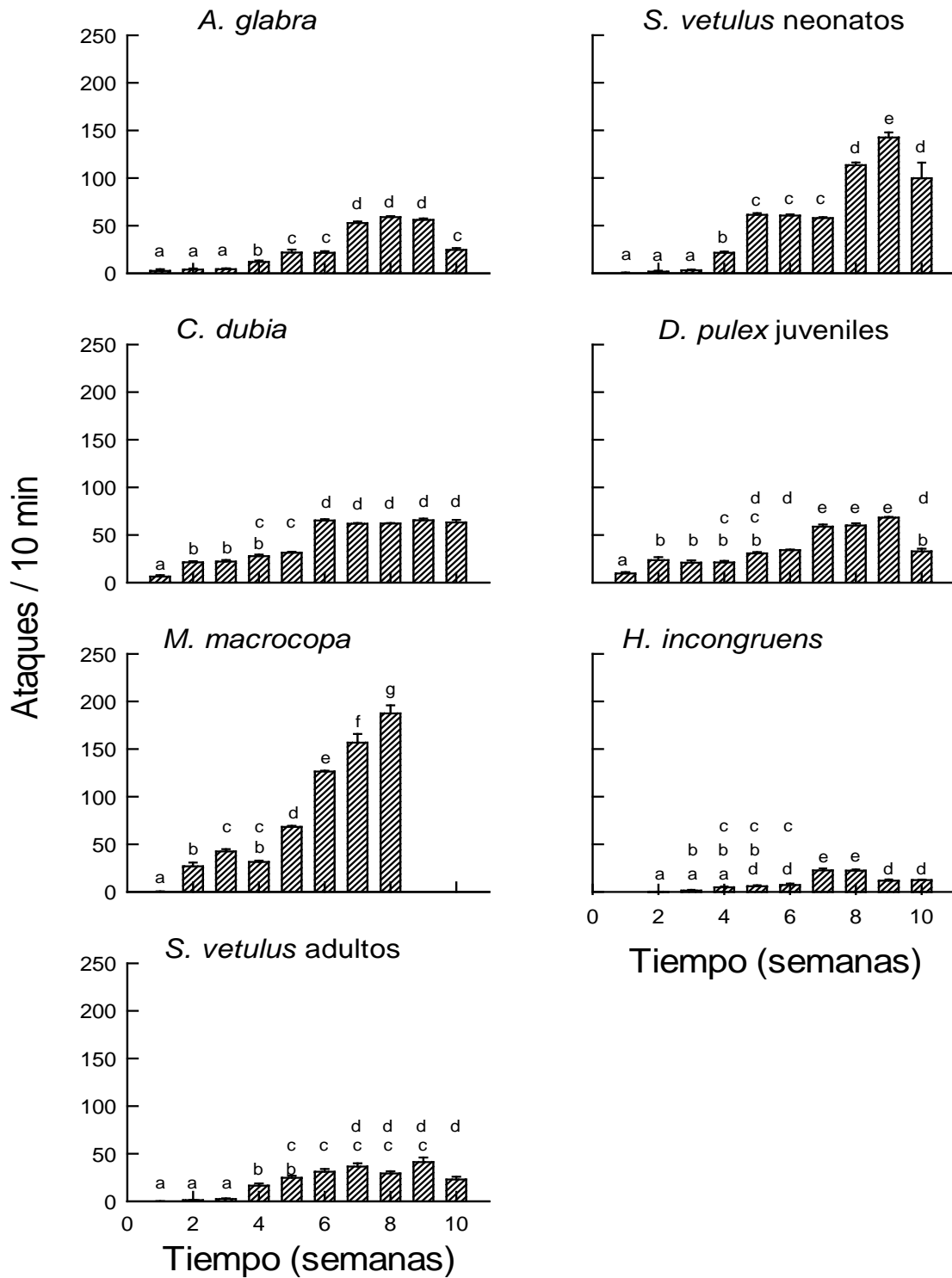


Fig. 4. Número de ataques observados durante 10 minutos entre el depredador *A. splendens* y sus especies presa durante un periodo de 10 semanas. Promedio±error estándar basados en 15 observaciones. Las barras con la misma letra indican que no son significativamente diferentes de acuerdo a la prueba de Tukey.

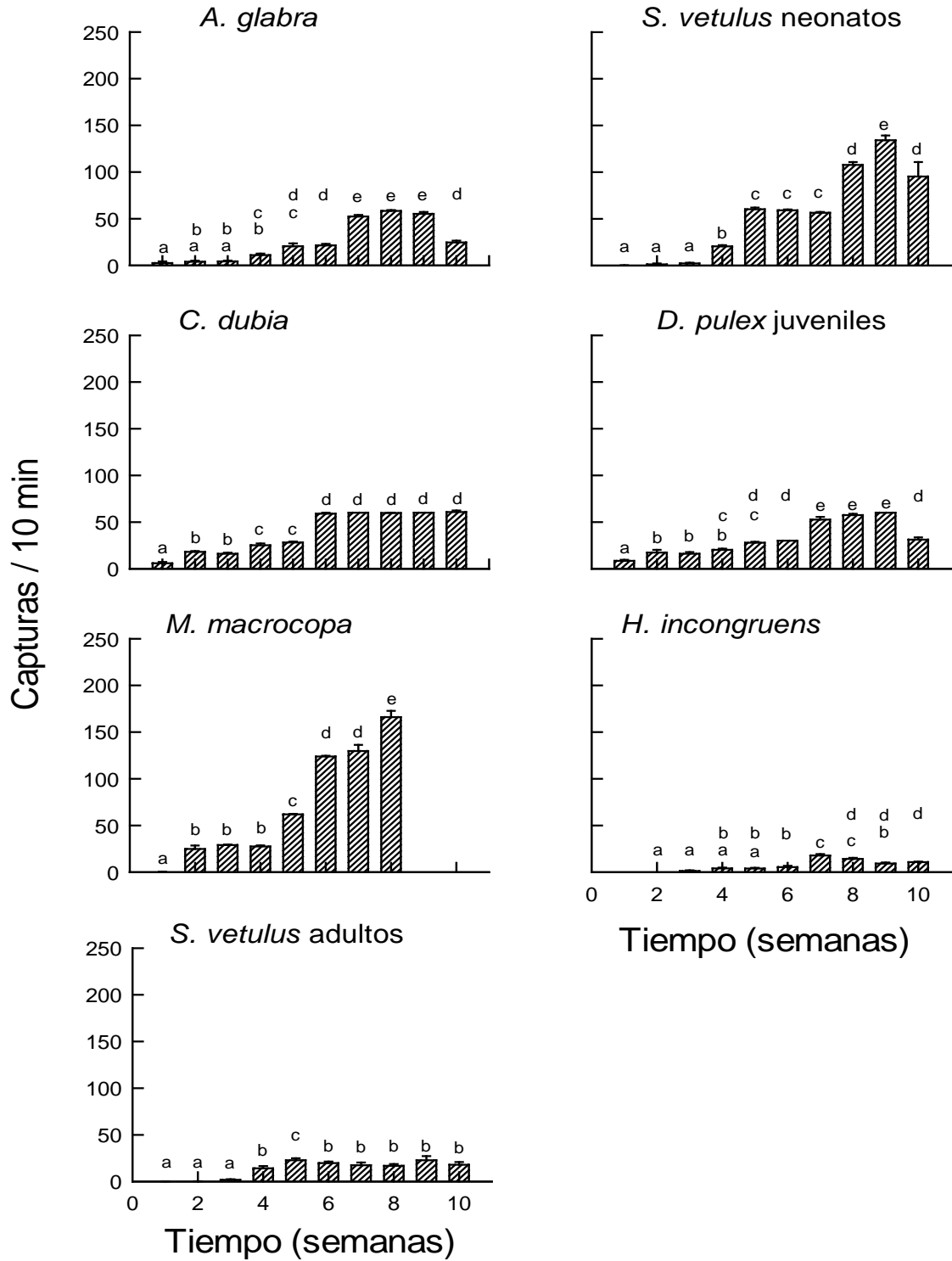


Fig. 5. Número de capturas observadas durante 10 minutos entre el depredador *A. splendens* y sus especies presa durante un periodo de 10 semanas. Promedio±error estándar basados en 15 observaciones. Las barras con la misma letra indican que no son significativamente diferentes de acuerdo a la prueba de Tukey.

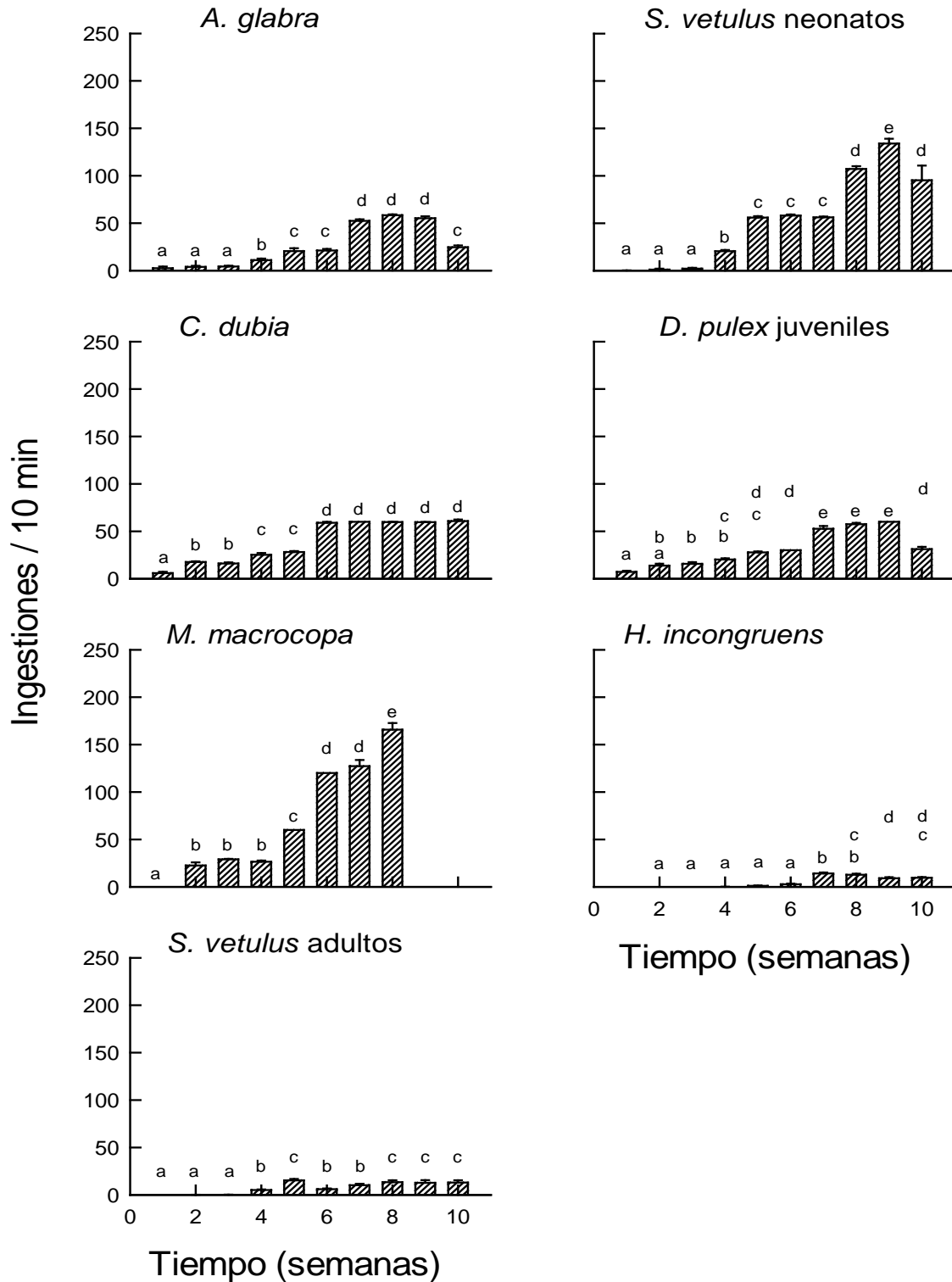


Fig. 6. Número de ingestiones observadas durante 10 minutos entre el depredador *A. splendens* y sus especies presa durante un periodo de 10 semanas. Promedio±error estándar basados en 15 observaciones. Las barras con la misma letra indican que no son significativamente diferentes de acuerdo a la prueba de Tukey.

La cantidad de ataques de los peces hacia las presas (Fig. 4) se incrementaron significativamente respecto a la edad de los peces (ANEXO II, ANDEVA  $p < 0.05$ , Tabla III; Prueba de Tukey Tabla IV). El mayor número de ataques se presentó contra *M. macrocopa* (187) y neonatos de *S. vetulus* (143) y el más bajo con los ostrácodos (22). De hecho, los ataques dirigidos a los ostrácodos iniciaron después de la tercera semana. Mientras que para *A. glabra*, *C. dubia* y *D. pulex* el número de eventos fluctuó entre 60 y 70 y para adultos de *S. vetulus* el número de ataques solo llegó a 41 en la novena semana.

Del mismo modo, las presas más capturadas por las crías de *A. splendens* (Fig. 5), nuevamente fueron *M. macrocopa* y *S. vetulus* neonatos (entre 150 y 200 individuos), mientras que las presas menos capturadas fueron *A. glabra*, *S. vetulus* adultos y los ostrácodos ( $< 50$  individuos). Con las presas más capturadas se apreció un incremento significativo de eventos, desde la quinta semana hasta el final del periodo (ANEXO II, ANDEVA  $p < 0.05$ , Tabla V; Prueba de Tukey Tabla VI). De las presas capturadas, menos del 1% fueron capaces de escapar de la boca de los peces o fueron rechazadas por el depredador (Fig. 6). Por ejemplo, de las 166 presas capturadas de *M. macrocopa* en la octava semana, 166 fueron ingeridas y de las 134 presas capturadas de *S. vetulus* neonatos en la novena semana, igual cantidad de ellas fueron ingeridas. La tendencia observada se repite con las presas mayormente capturadas, que son también las más ingeridas (ANEXO II, ANDEVA  $p < 0.05$ , Tabla VII; Prueba de Tukey Tabla VIII).

En la figura 7, se puede observar en la mayoría de las semanas de estudio, una relación inversa entre el tamaño de las presas y el éxito de captura (C/A) de *A. splendens*, dicha relación no fue significativa las primeras cinco semanas. Sin embargo, de la sexta hasta la última semana la relación se tornó en significativa. El éxito de captura, siempre fue más alto con las presas pequeñas que con las de mayor talla, sin importar el paso del tiempo. No obstante, el éxito de captura fue incrementándose en mayor medida con las presas grandes que con las chicas. Por ejemplo, el éxito de captura para los ostrácodos, se incrementó prácticamente de un cero por ciento las primeras semanas a un 90% en las últimas y en el caso de *A. glabra* su probabilidad de captura, a excepción de la primera semana, siempre mantuvo una fluctuación entre el 90 y el 100%.



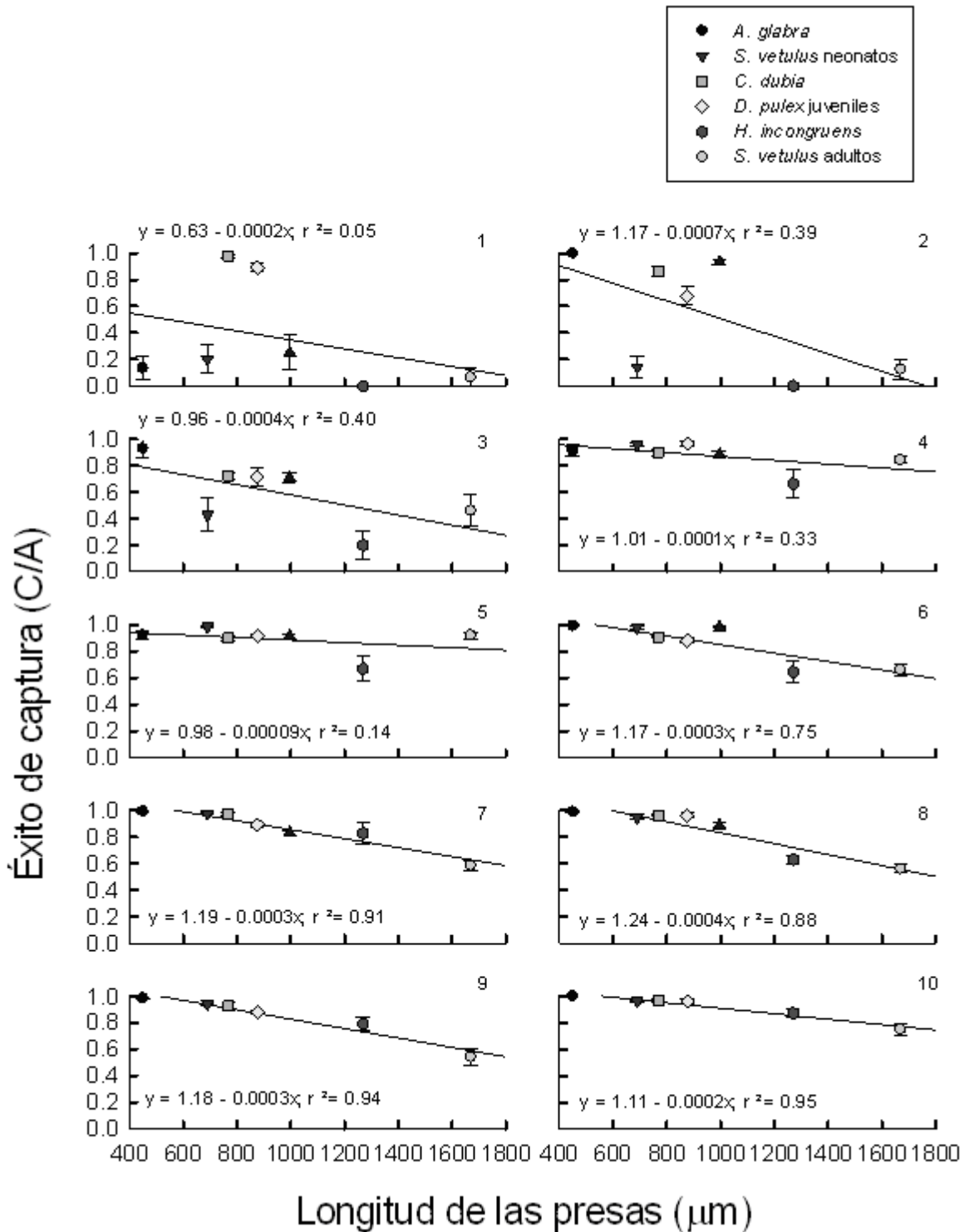


Fig. 7. Relación entre el éxito de captura (C/A) de *A. splendens* y la longitud de las presas durante las primeras 10 semanas de vida de los peces. Cada punto indica un promedio  $\pm$  error estándar de 15 observaciones para cada especie presa. Los números (1-10) indican la edad de los peces en semanas.

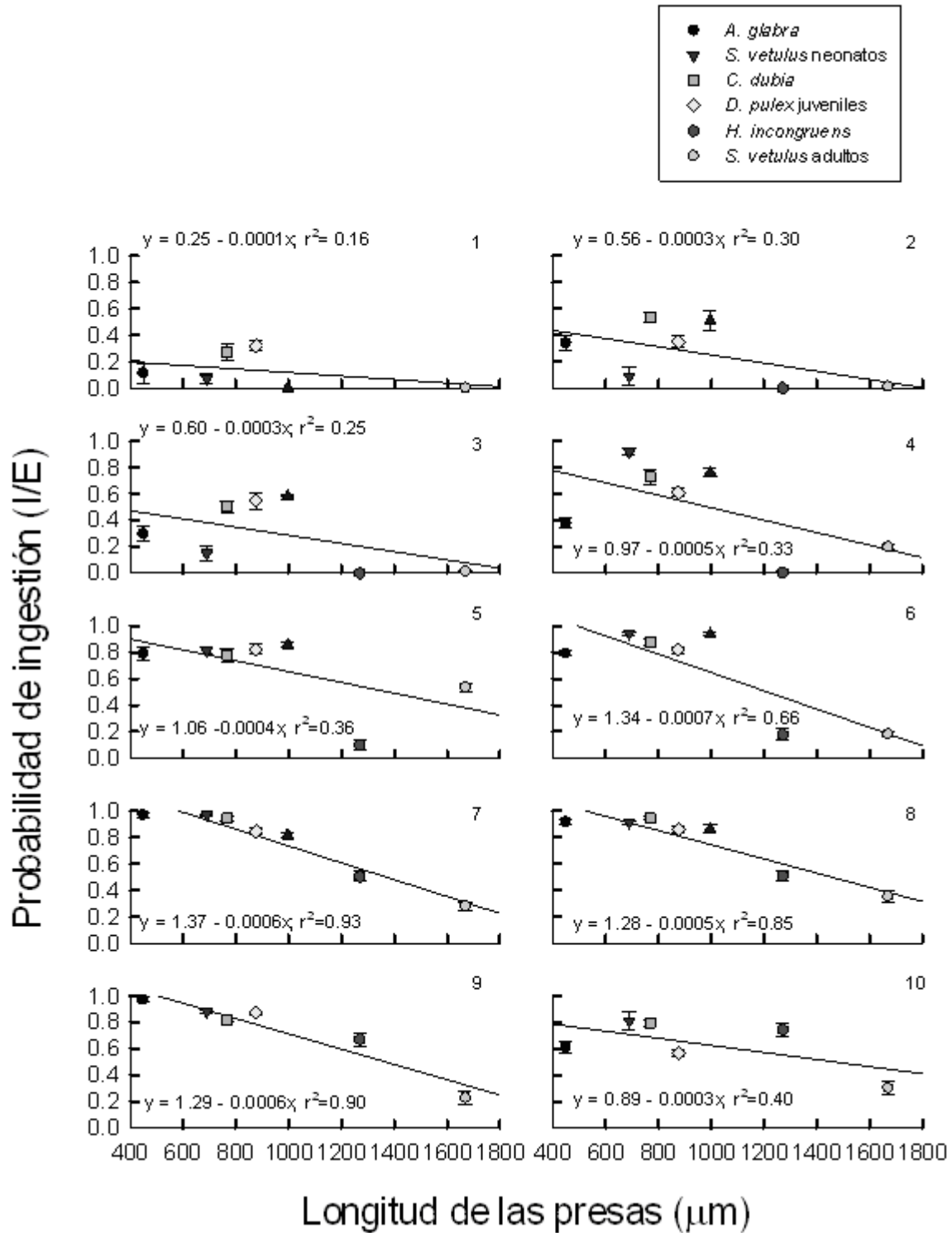


Fig. 8. Relación entre la probabilidad de captura (I/E) de las presas encontradas por *A. splendens* con respecto a la longitud de las presas durante las primeras 10 semanas de vida de los peces. Cada punto indica un promedio ± error estándar de 15 observaciones para cada especie presa. Los números (1-10) indican la edad de los peces en semanas.

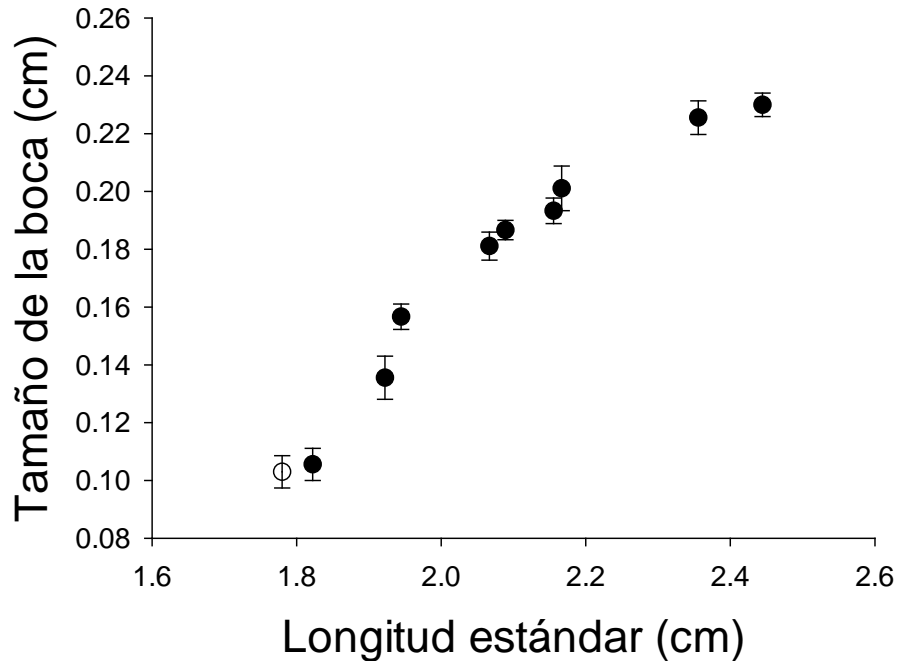


Fig. 9. Relación entre la longitud estándar de los peces *A. splendens* y el tamaño de la boca durante el periodo de estudio. Cada punto indica un promedio  $\pm$  error estándar de 10 observaciones.

Con la probabilidad de ingestión (I/E) (Fig. 8) se observan tendencias similares a las del éxito de captura. Las relaciones se hacen significativas después de la sexta semana. Es posible notar que dicha probabilidad, siempre es mayor para las presas de tallas pequeñas que para las grandes.

El crecimiento de estos peces en el presente trabajo presentó una relación positiva entre el tamaño de la boca de las crías y su longitud estándar (Fig. 9). El tamaño de la boca de los peces al nacer, fue de alrededor de 0.1 cm, y se incrementó a 0.23 cm al final del estudio, mientras que su longitud estándar varió de 1.8 a 2.4 cm.

Las respuestas alimentarias de las crías de *A. splendens* con respecto al modelo de forrajeo no fueron posibles de determinar durante las primeras dos semanas de estudio dado que los peces se estresaron mucho con el manejo y aún cuando eran substituidos por otros con el fin de obtener respuestas, esto no fue posible y por tanto esos resultados no se presentan.

La tasa de encuentros (Tabla 1) de los peces con las presas en todos los casos presentó diferencias significativas (ANEXO II, ANDEVA  $p < 0.05$ , Tabla IX; Prueba de Tukey Tabla X) que se observaron

de la siguiente manera: Con *A. glabra* como presa, las crías presentaron una tasa que varió de 1.36 a casi 6 encuentros por minuto durante las semanas de estudio. Con *S. vetulus* neonatos la variación en la tasa fue mucho mayor encontrándose entre 1.3 y 11.7 encuentros por minuto. Para *C. dubia* y *D. pulex* juveniles la tasa tuvo una variación similar de 3.2 a 6.3 y 2.7 a 6.7 encuentros por minuto respectivamente. Por último con *M. macrocopa* como presa la tasa de encuentros observada fue la más alta con todas las especies usadas como alimento con una variación de casi 5 a 19 encuentros por minuto.

El tiempo de manejo observado con todas las presas fue menor a un segundo (Tabla 2). Sin embargo, es posible apreciar que los menores tiempos promedio de manejo fueron para *A. glabra* (0.19 s), seguidos por *S. vetulus* neonatos y *C. dubia* (0.26 s) y los mayores tiempos encontrados fueron para *D. pulex* juveniles y *M. macrocopa* (0.57 s). En todos los casos las diferencias fueron estadísticamente significativas (ANEXO II, ANDEVA  $p < 0.05$ , Tabla XI; Prueba de Tukey Tabla XII). Para conocer el beneficio energético obtenido por las crías (Tabla 3), se calculó la relación  $E / h$  (ó también  $E / Th$ ) para cada semana. Se encontró que *A. glabra* aporta la mayor cantidad de energía con respecto a todas las especies usadas como presas, seguida por *C. dubia* y *S. vetulus* neonatos, y por el contrario *M. macrocopa* está entre las especies menos beneficiosas junto con *D. pulex* juveniles.

En cuanto a los tiempos de búsqueda (Fig. 10), se encontró que en las semanas 3 y 4 eran similares para todas las especies usadas como presas (entre 1 y 3 segundos) y a partir de la semana 5 se observa una relación directa entre el tamaño de la presa y el tiempo de búsqueda con una variación menor de entre 1 y 2 segundos (ANEXO II, ANDEVA  $p < 0.05$ , Tabla XIII; Prueba de Tukey Tabla XIV). En lo que corresponde a las distancias reactivas encontramos siempre una relación directa (a excepción de la semana 3) entre la distancia reactiva de las crías y el tamaño de las presas, siendo en todos los casos menor la distancia para las presas pequeñas y mayor para las grandes. En este caso, las diferencias sólo fueron significativamente diferentes para la especie *A. glabra* (ANEXO II, ANDEVA  $p < 0.05$ , Tabla XV; Prueba de Tukey Tabla XVI). Finalmente, la interacción de cada parámetro del modelo de forrajeo con respecto a las especies presas empleadas y a la edad de los peces en todos los casos fue significativa (ANEXO II, ANDEVA  $p < 0.05$ , Tabla XVII).

Tabla 1. Tasa de Encuentros por minuto ( $\lambda$ ) de *A. splendens* con las 5 especies presa empleadas durante las primeras semanas de vida. Cada valor representa el promedio y error estándar de 15 observaciones (*A. glabra* = Ag, *S. vetulus* neonatos = Sv n, *C. dubia* = Cd, *D. pulex* juveniles = Dp j y *M. macrocopa* Mm).

Semana	Ag	Sv n	Cd	Dp j	Mm
3	1.357 ± 0.045	1.280 ± 0.077	3.241 ± 0.096	2.783 ± 0.128	4.991 ± 0.125
4	2.886 ± 0.129	2.213 ± 0.103	3.520 ± 0.136	3.310 ± 0.041	3.588 ± 0.161
5	3.253 ± 0.492	6.880 ± 0.135	3.677 ± 0.141	3.411 ± 0.114	7.072 ± 0.140
6	4.814 ± 1.155	6.160 ± 0.096	6.740 ± 0.085	3.690 ± 0.108	12.853 ± 0.166
7	5.436 ± 0.206	5.793 ± 0.098	6.400 ± 0.166	5.620 ± 0.699	15.700 ± 0.903
8	5.818 ± 0.590	11.733 ± 0.340	6.340 ± 0.067	6.700 ± 0.130	19.175 ± 0.587

Tabla 2. Tiempo de manejo por segundo (Th) de las presas capturadas por *A. splendens*. Cada valor representa el promedio y error estándar de 15 observaciones (*A. glabra* = Ag, *S. vetulus* neonatos = Sv n, *C. dubia* = Cd, *D. pulex* juveniles = Dp j y *M. macrocopa* Mm).

Semana	Ag	Sv n	Cd	Dp j	Mm
3	0.2140±0.018	0.3246±0.0307	0.3353±0.018	0.3186±0.035	0.5873±0.049
4	0.2080±0.008	0.3160± 0.030	0.2506± 0.013	0.7806± 0.071	0.6086± 0.076
5	0.1706±0.006	0.2713± 0.025	0.2020±0.007	0.6593± 0.071	0.8840± 0.101
6	0.1713±0.005	0.2180± 0.016	0.2258± 0.011	0.6700± 0.075	0.5290± 0.048
7	0.1870±0.008	0.2600± 0.024	0.3058± 0.019	0.4966± 0.051	0.4330± 0.019
8	0.1880±0.007	0.3370± 0.020	0.2350± 0.013	0.4670± 0.028	0.3870± 0.053

Tabla 3. Relación E / h ó el beneficio obtenido por los peces (Kcal. g de muestra<sup>-1</sup> seg.<sup>-1</sup>), considerando el aporte energético de la presa y el tiempo requerido para manipularla. (*A. glabra* = Ag, *S. vetulus* neonatos = Sv n, *C. dubia* = Cd, *D. pulex* juveniles = Dp j y *M. macrocopa* Mm).

Semana	Ag	Sv n	Cd	Dp j	Mm
3	29.626	19.531	18.908	19.899	10.795
4	30.480	20.063	25.299	8.1219	10.417
5	37.162	23.368	31.386	9.6162	7.171
6	37.011	29.082	28.077	9.4626	11.984
7	33.903	24.384	20.732	12.766	14.642
8	33.723	18.813	26.978	13.576	16.382

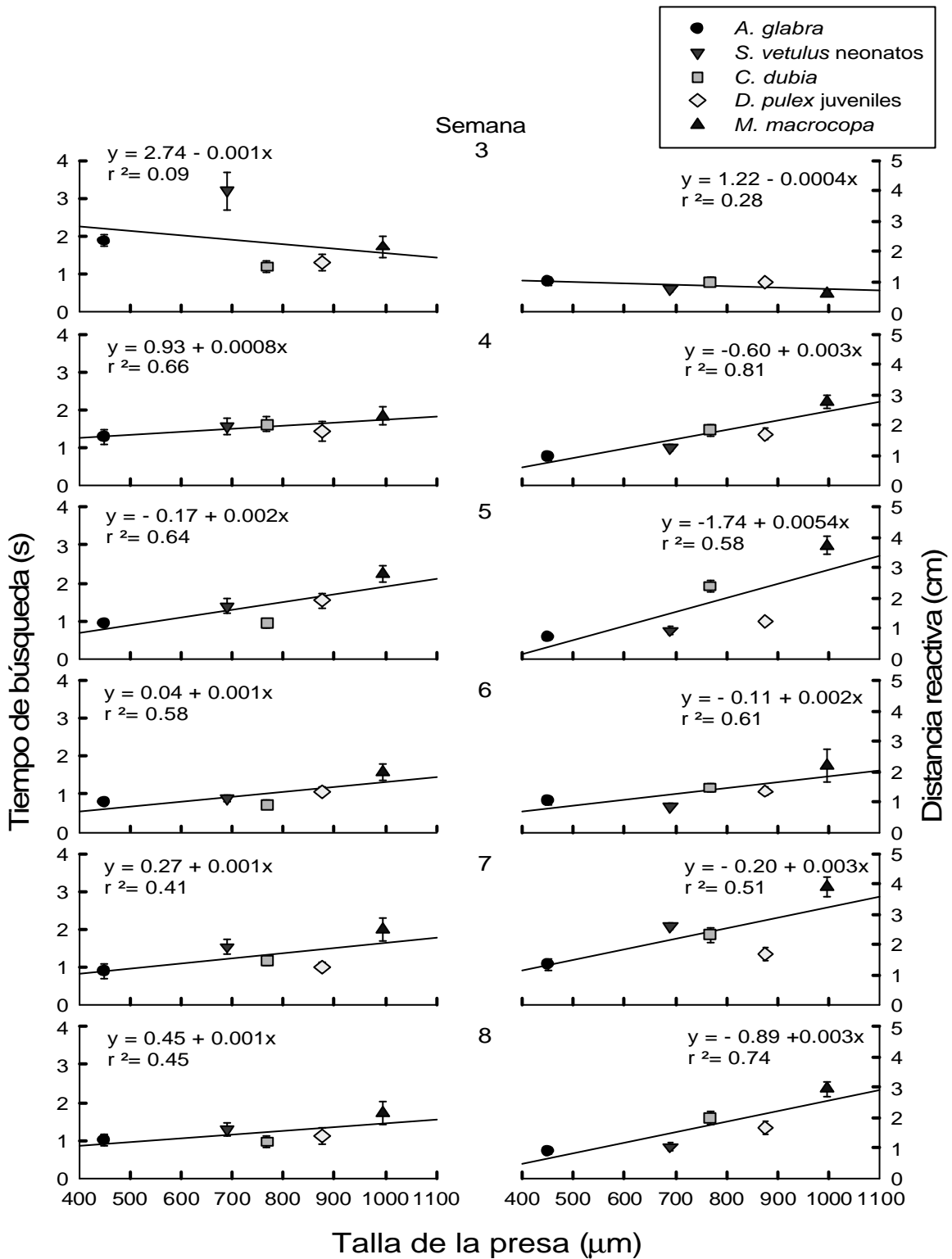


Fig. 10. Relación observada entre el tiempo de búsqueda y la distancia reactiva de las crías de *A. splendens* y la talla de las presas durante las primeras 8 semanas de vida de los peces. Cada punto indica promedio  $\pm$  error estándar de 15 observaciones.

## DISCUSIÓN

En el presente estudio las crías de *A. splendens* fueron expuestas a una diversidad de presas con distintas características como son el tamaño, la coloración, el movimiento y su forma de vida. Se encontró que la cantidad de eventos (E, A, C, I) registrados en el presente estudio son considerablemente mayores que los reportados por Domínguez-Domínguez *et al.* (2002), Arias (2004) y Escalera-Vázquez *et al.* (2004) quienes trabajaron con otras especies de godeidos. Esto puede deberse al hecho de que las crías de *A. splendens* son de mayor talla (18.0 mm\*) que *A. dugesi* (9.0 mm\*), *Z. tequila* (10 mm\*\*) y *S. multipunctata* (12 mm\*) respectivamente y por lo tanto, las crías de *A. splendens* están más desarrolladas que las de las otras especies (Talla al nacer, \*Longitud estándar, \*\*Longitud total). En contraste, dichas especies tienen la capacidad de consumir rotíferos durante algunas semanas (Domínguez-Domínguez *et al.*, 2002; Arias, 2004; Escalera-Vázquez *et al.*, 2004), mientras que en el presente estudio esto nunca se observó.

Por otra parte, es interesante señalar que durante el estudio el número de eventos se fue incrementando con el paso de las semanas y el crecimiento de las crías. De acuerdo con Wootton (1991) y Puvanendran y colaboradores (2002) esto resulta obvio, la habilidad de las larvas para localizar y capturar el alimento debe mejorar con el crecimiento, el desarrollo y la experiencia. En un estudio realizado por Domínguez-Domínguez *et al.* (2002) con *A. dugesi*, el comportamiento alimentario encontrado, con *M. macrocopa* y con adultos de *D. pulex*, no es coincidente al encontrado en el presente trabajo. Por ejemplo, mientras que en el presente estudio el número de eventos de E, A, C, I de *A. splendens* con *M. macrocopa* y *D. pulex* juveniles se incrementan con el tiempo y después se mantienen altos; *A. dugesi* muestra, al inicio de su alimentación una gran cantidad de eventos, posteriormente, con el paso de las semanas estos van disminuyendo. Mientras tanto, las tendencias del éxito de captura de las mismas presas muestran comportamientos similares tanto para los peces *A. splendens* como con *A. dugesi*.

El consumo de ostrácodos se inició a partir de la quinta semana de edad aunque, de acuerdo a nuestros datos, las crías tenían el tamaño de boca para poder consumirlos casi desde el inicio de la alimentación exógena. Escalera-Vázquez (2004) menciona que el tamaño de la boca es una limitante para la ingestión de presas grandes, aún cuando su valor exacto puede ser medido, puede también no reflejar el tamaño de las presas que pueden ser comidas y en este caso la explicación

del porque las crías no consumieron ostrácodos puede encontrarse en el comportamiento bentónico de estos organismos-presa y en la dificultad para ser digeridos debido a la presencia de un caparazón mas duro que el de los cladóceros (Treece y Allen, 2000; Dodson y Frey 2001). En cambio los adultos de *S. vetulus* aunque son de comportamiento bentónico, su talla es el verdadero limitante para su consumo por los peces (Bec *et al.*, 2003).

En general el éxito de captura fue incrementándose con relación a la edad y tamaño de los peces. Sin embargo, también tuvo un fuerte efecto el tamaño y comportamiento de las presas (Dunn, 2004). Por ejemplo, debido a la pequeña talla de *A. glabra* el éxito de las crías para capturar e ingerir a esta presa siempre fue alto. En contraste, presas tan grandes como *S. vetulus* adultos y los ostrácodos fueron consumidos con éxito sólo cuando los peces estaban más desarrollados. Li y colaboradores (1985), mencionan que a medida que las larvas crecen su resolución visual aumenta y consecuentemente su éxito de captura se hace mayor y su tiempo de búsqueda menor. Trabajos como los de Nandini y Sarma (2000) y Sarma *et al.* (2003), confirman la relación tamaño-dependiente del comportamiento alimentario.

Con respecto a los parámetros del modelo de forrajeo todos presentaron, también, una relación estrecha con respecto a las tallas de las presas y a su comportamiento, aspectos que hacen más vulnerables a la depredación a las presas de mayor tamaño y movimiento (Gliwicz y Umana, 1994). Por otra parte, las relaciones entre los parámetros del modelo de forrajeo y la talla de las presas se hicieron aun más evidentes con el paso de las semanas, ya que con el aumento de la edad de los peces estos se hicieron más hábiles para capturarlas, como lo demostraron Mittelbach (1981) Kerfoot, 1982 y Orians, 2000. Por su parte, Mittelbach (1981), encontró que peces pequeños fueron menos selectivos y comieron presas más pequeñas en promedio que lo predicho por los modelos de forrajeo óptimo.

El tiempo de manejo observado con todas las presas empleadas fue menor a un segundo, razón por la cual se considera en todos los casos igual a una unidad de tiempo y en consecuencia no tiene fuertes efectos en el modelo de forrajeo (Sih, 1979, 1987; Lazzaro, 1987). Kiflawi y Genin (1997), mencionan que el número total de presas consumidas es función, aparte de su densidad, de la eficiencia de búsqueda por parte de los peces y del tiempo de manejo por presa. Por lo que, los



parámetros del modelo más importantes fueron la tasa de ataques, el tiempo de búsqueda y la distancia reactiva que junto con el desarrollo de los peces marcaron el comportamiento alimentario de las crías de *A. splendens*.

Cuando se calculó la relación  $E/h$ , se encontró que las presas con el menor tiempo de manejo (*A. glabra*) resultaron ser más beneficiosas a los peces que aquellas con un alto contenido energético pero con un mayor tiempo para manipularlas (*M. macrocopa*). Li y sus colaboradores (1985) afirman que, conforme la tasa de encuentros se incrementa, puede esperarse que el depredador se especialice en aquellas presas que le aporten el mayor contenido energético. No obstante, aunque la proporción  $E/h$  es alta para *Ar* su distancia reactiva solo permite que sea vista muy de cerca lo que es una ventaja para la presa al no ser detectada a gran distancia. En cambio, es posible apreciar claramente como los peces van atacando y consumiendo una altísima cantidad de *M. macrocopa* conforme van creciendo, lo que nos habla de que los peces se alimentan de manera óptima al consumir la presa que, dentro de sus posibilidades físicas, tiene la mayor talla y por consiguiente el mayor aporte energético.

En lo que respecta al crecimiento de los peces, se observó una relación curvilínea, entre la longitud del pez y el tamaño de la boca. Este hecho es reportado normalmente, especialmente durante la etapa larval (Gerking, 1994). Al comparar con las tallas de las presas y el de la boca de los peces, es claro porque empiezan a comer las presas grandes después de la segunda mitad del periodo de estudio. Con ello es posible apreciar que los peces desde que nacen tienen la capacidad física, por el tamaño de su boca, de consumir la mayoría de las especies presa que se les ofrecieron. Sin embargo, esto no ocurre hasta después de la quinta semana de edad. El tamaño y morfología del depredador es un factor importante más a considerar en los estudios sobre la alimentación (Unger y Lewis, 1983). Es por ello que el comportamiento de forrajeo cambia durante la ontogenia larval y depende estrechamente de los cambios morfológicos que tengan lugar en el depredador (Østergaard *et al.*, 2005).

## CONCLUSIONES

Con el crecimiento y desarrollo de los peces y su consecuente aumento en el tamaño de la boca, las crías muestran un cambio ontogénico en su dieta, consumiendo cladóceros de tallas mayores que al principio no podían consumir. También mejora la habilidad de las crías para capturar a sus presas ya que se presenta un incremento en las distancias reactivas y un aumento en el número de eventos del comportamiento alimentario (E, A, C, I). De igual manera ocurre con el éxito de captura y la probabilidad de ingestión, los cuales variaron dependiendo de las características propias de cada especie presa. De acuerdo a lo anterior, es posible afirmar que las crías de *A. splendens* al inicio de la alimentación exógena tienen la capacidad de capturar presas que son de talla pequeña y mediana (450-700  $\mu\text{m}$ ) y de movimientos no muy rápidos. Posteriormente, desarrollan la habilidad para buscar presas que nadan tanto a media agua como en el fondo, de mayor tamaño (700-1000  $\mu\text{m}$ ) y con movimientos más rápidos.

Por otra parte, es posible afirmar que los datos de forrajeo observados con las crías de *A. splendens* se encuentran dentro de lo esperado. La tasa de encuentros va aumentando en proporción a la edad de los peces y esto tiene relación directa con el desarrollo físico y de habilidades. Así mismo, el tiempo de manejo de las presas es importante para las crías de *A. splendens* ya que puede determinar la dieta de los peces. Las larvas pueden ser generalistas debido a que sus tiempos de manejo con todas las especies presa fueron mínimos ( $< 1\text{s}$ ) en comparación con los tiempos de búsqueda ( $\geq 1\text{s}$ ) y a que, por su tamaño, al principio no pueden comer presas que les podrían aportar más energía, además de que presas más grandes son más hábiles para escapar y por tanto el costo para atraparlas y manipularlas es mayor. Una vez que los peces han crecido, es posible que se vuelvan especialistas ya que capturan presas de mayor talla, los tiempos de manejo siguen siendo muy bajos, los de búsqueda se reducen y la distancia reactiva aumenta. Por tanto, las crías presentaron un comportamiento alimentario óptimo acorde a su edad.

## ***CAPITULO II***

# ***RESPUESTA FUNCIONAL DE LAS CRÍAS DE Ameca splendens***

### INTRODUCCIÓN

El cultivo masivo de cualquier especie de pez se enfrenta al gran problema del costo de los alimentos, ya sean vivos o procesados. En muchos casos, las larvas de peces prefieren consumir alimentos vivos como rotíferos, cladóceros, copépodos, ostrácodos y en algunos casos *Artemia spp.* (Gerking, 1994; Dhert, Rombaut, Sauntika y Sorgeloos, 2001). Aún cuando mantener organismos zooplanctónicos en cultivo es una labor intensiva y costosa, es de suma importancia, particularmente durante el inicio de la alimentación exógena de las larvas. Muchas larvas de peces ovíparos muestran un cambio ontogénico en su alimentación, al principio consumen rotíferos y posteriormente cambian a cladóceros (Rao, 2003). Sin embargo, esta generalización puede no aplicarse a especies de peces que nacen con un saco vitelino pequeño o incluso sin uno. Por otra parte, larvas de peces vivíparos, desde el nacimiento, tienen una boca de tamaño considerablemente mayor al de las larvas de los peces ovíparos y por consiguiente es de esperarse que existan grandes diferencias en sus dietas (Hunter, 1972; Dominguez-Dominguez, Nandini y Sarma, 2002). Adicionalmente, el diseño de dietas para peces se ha basado principalmente en la composición del saco vitelino de las larvas de la especie de interés, del zooplancton del cual se alimentan, o de las presas vivas que han resultado efectivas bajo condiciones de cultivo (Lazo, 2000). Si bien esto ha sido realizado con gran cantidad de especies de peces ovíparos, no existe información para organismos vivíparos (Gerking 1994). Bajo condiciones naturales, los adultos de *Ameca splendens* se alimentan de cladóceros y larvas de insectos de manera similar a otros godeidos (Loera, 2005). Sin embargo, muy poca información existe sobre la alimentación de ésta especie en peligro de extinción y mucho menos de sus larvas.

Una parte importante de la ecología alimentaria de los organismos es la respuesta funcional, o lo que es lo mismo la influencia de la densidad de presas sobre la tasa de consumo del depredador. La respuesta funcional es afectada por características de las presas, cuya incorporación a los modelos de respuesta funcional han sido realizadas mediante experimentos con presas de distintas especies las cuales difieren en forma, tamaño, color o comportamiento (Colton, 1987). Como se mencionaba,

la densidad de presas es muy importante para un depredador ya que por regla general, cuanto mayor es la densidad de alimento, tanto más come el depredador (Begon *et al.*, 1999). Holling (1959, 1966) fue el primero en enfatizar que los cambios en el número de presas consumidas por un depredador individual en respuesta a cambios en la densidad de presas (Respuesta Funcional) son afectados por el tiempo de manejo. En particular, a altas densidades de presas la tasa de ataques del depredador es limitado por el tiempo requerido para manejar cada presa capturada (Krebs y Davies, 1989). El depredador a su vez, responde a un incremento en la población de presas de dos formas: el número de presas consumidas se incrementa con la disponibilidad de presas hasta que el depredador es saciado y éste incremento en el consumo de presas es finalmente reflejado, después de un tiempo, en un incremento en la reproducción (Respuesta Numérica) (Pianka, 1983). Por ejemplo, cuando el copépodo *Calanus* es alimentado con una alta densidad de células de *Skeletonema*, el resultado es un incremento casi lineal en su fecundidad. Lo anterior ha sido demostrado también para otros organismos tanto acuáticos como terrestres (Beddington, *et al.*, 1978; Valiela, 1995).

La respuesta funcional observada más frecuentemente en casi cualquier tipo de organismos es la de tipo II (Fig. 11), en la que la tasa de consumo aumenta con la densidad de la presa, pero disminuye la velocidad de incremento hasta alcanzar una meseta en la que la tasa de consumo permanece constante, independientemente de la densidad de la presa. Dicha respuesta está dada porque un consumidor dedica cierto tiempo de manipulación a cada presa que consume, a medida que aumenta la densidad de las presas, cada vez resulta más fácil encontrar una. Sin embargo, la manipulación de las presas continúa requiriendo el mismo tiempo, y por lo tanto la manipulación total ocupa una proporción creciente del tiempo del consumidor, hasta llegar a una densidad tal de las presas que el consumidor pasa realmente todo su tiempo manipulándolas (Begon *et al.*, 1999). Peredo (2002), encontró que la respuesta funcional del godeido *Allotoca meeki* fue del tipo II, incluso desde la primer semana de vida cuando los peces iniciaron la alimentación exógena.

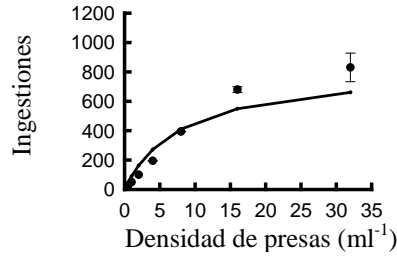


Fig. 11. Respuesta funcional tipo II.

Por su parte, la respuesta de tipo I es aquella en la que la tasa de consumo aumenta linealmente hasta un máximo a medida que se incrementa la densidad y luego, permanece en el máximo sin responder a posteriores aumentos de densidad de presas. En estos casos, aparentemente no existe evidencia de la desaceleración que caracteriza a la respuesta tipo II (Fig. 12). Ejemplos de este tipo de respuesta es observada en organismos acuáticos filtradores (Real, 1977; Molles, 2002) y en herbívoros (Begon *et al.*, 1999).

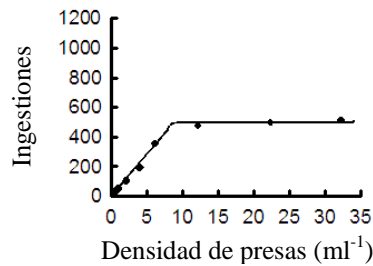


Fig. 11. Respuesta funcional tipo I.

Existe también la respuesta de tipo III cuando la densidad de alimento es elevada, esta respuesta es similar a la de tipo II, y tiene la misma explicación. Sin embargo, cuando la densidad de presas es baja, la respuesta de tipo III tiene una fase de aceleración durante la cual un incremento de la densidad conduce a un aumento más que lineal de la tasa de consumo. Por lo tanto, en conjunto, este tipo de respuesta tiene una forma sigmoideal y ha sido observada tanto con vertebrados como con invertebrados (Begon *et al.*, 1999) (Fig. 13).

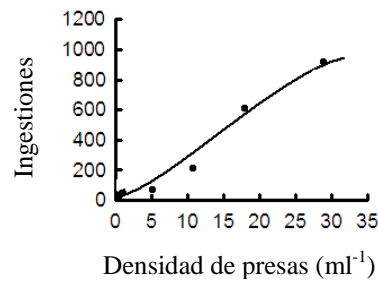


Fig. 13. Respuesta funcional tipo III.

La respuesta funcional mostrada por un organismo no es una característica fija. Debido a un ambiente cambiante, los depredadores son capaces de ajustar sus requerimientos alimentarios lo cual en su momento originará cambios en la respuesta funcional (Abrams, 1982).

El conocimiento de la respuesta funcional de los peces es útil para determinar las densidades y las especies presas óptimas para alimentarlos con la finalidad de un mejor manejo de cultivo. El tipo de respuesta funcional nos dice con que velocidad son consumidas las presas en relación con la edad y el desarrollo de los peces, lo cual sirve para planear las dietas de las crías y así lograr elevar la supervivencia.

#### Hipótesis particular:

Si las crías de *A. splendens* invierten un tiempo determinado para manejar a cada presa, entonces cuando aumente la densidad de las mismas, el tiempo de manejo será cada vez mayor lo que significa que su respuesta funcional siempre será de tipo II. Adicionalmente, el número de presas consumidas al nivel de saciedad será menor cuando se trate de presas grandes, independientemente de la edad de los peces.

#### Objetivo particular:

Conocer los cambios en la respuesta funcional de las crías de *A. splendens* cada semana desde el nacimiento hasta la octava, continuando con las especies de cladóceros usadas como presas: *A. glabra*, *S. vetulus* neonatos, *C. dubia*, *D. pulex* juveniles y *M. macrocopa*.

## DETERMINACIÓN DE LAS RESPUESTAS FUNCIONALES

Cada mañana se procedió a filtrar 2.5 litros de agua de los acuarios donde se mantenían a las crías con una malla de 50  $\mu\text{m}$ . Posteriormente, con una red de tela se sacaron los peces que se colocaron en un vaso de precipitado con 750 ml del agua previamente filtrada y se dejaron en ayuno por un periodo de 2 horas. Mientras tanto, en vasos de 100 ml con 50 ml de agua reposada y filtrada, se colocaron las presas de la especie a emplear en el experimento con una pipeta Pasteur previamente contadas bajo el microscopio estereoscópico (NIKON, Mod. SMZ645) a una densidad de 0.25, 0.5, 1.0, 2.0, 4.0, 8.0, 16.0 y 32.0 ind.  $\text{ml}^{-1}$  para *A. glabra* y de 0.25, 0.5, 1.0, 2.0, 4.0, 6.0 ind.  $\text{ml}^{-1}$  para las demás especies. Se agregaron los peces y se les permitió consumir las presas por 30 minutos. Pasado este tiempo se retiraron cuidadosamente y el zooplancton restante se fijó con formalina al 4% para su posterior conteo (Spitze, 1985; Colton, 1987; Draulans, 1987; Barros y Valenti, 2003). Cada día de la semana se utilizó una especie presa diferente: *A. glabra*, *S. vetulus* neonatos, *C. dubia*, *D. pulex* juveniles y *M. macrocopa*. Lo anterior se hizo durante las primeras 8 semanas de vida de los peces, con 4 repeticiones por densidad.

Las diferencias entre el número de presas antes y después del consumo se consideraron como la cantidad de presas consumidas. Las curvas de respuesta funcional se analizaron mediante el modelo de Holling (1966) el cual fue planteado desde su origen para estudiar las relaciones depredador-presa y sus parámetros describen naturalmente tales relaciones y tienen mayor sentido biológico:

$$F = F_{\text{máx}} * C / (C + K) \quad \text{donde:}$$

$F$  = tasa de consumo (individuos consumidos por unidad de tiempo)

$C$  = densidad de presas

$F_{\text{máx}}$  = consumo máximo

$K$  = densidad de presas donde  $F_{\text{máx}} / 2$ .

Con el fin de distinguir el tipo de respuesta funcional (I, II y III), empleamos el procedimiento estadístico descrito por Trexler *et al.*, (1988). Ellos demostraron que la forma más efectiva para distinguir entre los diferentes tipos de curvas eran necesaria una regresión logística de la proporción de presas consumidas contra el número de presas presentes al inicio del experimento. Si el parámetro de linealidad estimado es significativamente negativo, esto indica claramente una curva

tipo II. Si el parámetro es significativamente positivo entonces es indicativo de un tipo III, y si el parámetro estimado no tiene una pendiente significativa, es indicativo de una curva tipo I.

Para realizar dicho procedimiento, se necesita primero calcular la tasa de depredación (PR, número de individuos removidos de la muestra por un depredador) (Juliano, 1993; Pichlová y Vijverberg, 2001), con la ecuación:

$$PR = (N_0 - N_t / P_N * \text{tiempo}) * 24 \quad \text{donde:}$$

$N_0$  = número de presas al inicio

$N_t$  = número de presas vivas después del experimento

$P_N$  = número de depredadores presentes

"tiempo" = duración exacta del experimento expresado en horas.

La proporción de presas consumidas ( $d$ ) relativas a la densidad de presas disponibles esta dada por:

$$d = PR / N_0$$

Se realizaron gráficos para comparar el consumo máximo y el consumo asintótico de las presas (Moss y Beauchamp, 2007). Se analizaron mediante una regresión sigmoideal:

$$y = y_0 + a / 1 + e^{-(x - x_0 / b)}$$

De igual manera que en el capítulo precedente, se emplearon análisis de varianza para determinar las diferencias significativas ( $\alpha = 0.05$ ), y pruebas *post-hoc* (DVS) (Sokal y Rohlf, 1995, Daniel, 1996). Se emplearon los programas de cómputo Statística (Ver. 5.0) y Sigma Plot (Jandel, Ver. 11.0, 1999) para la preparación de gráficas.

## RESULTADOS

Las crías *A. splendens* consumieron todos los tipos de presas administradas en el presente experimento a cualquier edad. Las respuestas funcionales observadas y con base en el análisis de la proporción de presas consumidas, encontramos que la gran mayoría de las curvas fueron de tipo II (Fig. 14). Esto es, que la mayoría presentaron una relación negativa entre la proporción de presas consumidas con respecto al número de presas al inicio del experimento y por tanto corresponden a



una curva tipo II y únicamente un caso corresponde a una curva tipo I con *S. vetulus* neonatos en la segunda semana.

Es posible apreciar, que el consumo de *A. glabra* fue relativamente bajo las primeras cuatro semanas (Fig. 15) para posteriormente ser 10 veces mayor para el final del periodo de estudio. En el caso de *S. vetulus* neonatos (Fig. 16), su consumo fue similar las primeras 5 semanas (entre 125 y 150 individuos consumidos en 30 minutos), mientras que durante las siguientes semanas la cantidad de individuos comidos se incrementó en alrededor de 200. Con las presas *C. dubia* y *D. pulex* juveniles (Figs. 17 y 18), los consumos fueron incrementándose con el paso del tiempo, en mucho menor medida que con *A. glabra*. El consumo de *M. macrocopa* (Fig. 19) fue alto desde el inicio de la alimentación exógena de los peces y continuó aumentando hasta el final del experimento, solo disminuyendo en la séptima semana.

Cabe hacer notar que aun cuando los peces desde el momento en que nacen tienen el tamaño de boca con la capacidad para consumir todas las presas ofrecidas (Fig. 9), su respuesta funcional no sigue un patrón acorde a los tamaños de las presas, es decir, con presas como *A. glabra* y *C. dubia* (450 y 770  $\mu\text{m}$  respectivamente) la respuesta funcional es baja durante las primeras semanas. En cambio, con las demás especies la respuesta es mayor incluso desde la primera semana de estudio.

Con respecto al tamaño de las presas se encontró que las cantidades consumidas variaron en relación directa con su tamaño. Por ejemplo (Fig. 20), con las presas más pequeñas *A. glabra*, el consumo máximo de un solo pez fue de alrededor de 1200 individuos consumidos en 30 minutos (40 individuos por minuto), en cambio con las demás presas el consumo máximo se encontró alrededor de los 250 individuos (8 individuos por minuto). Cuando es comparado el consumo máximo promedio ( $F_{\text{máx}}$ ) de las presas (Fig. 21), se observa que existen diferencias significativas con respecto a la edad de *A. splendens* (ANEXO III, ANDEVA  $p < 0.05$ , Tabla XVIII; Prueba de Tukey Tabla XIX). Se aprecia que aunque los consumos se van incrementando en las primeras semanas, este incremento no se mantiene constante, comienza a fluctuar en las tres últimas semanas del estudio.

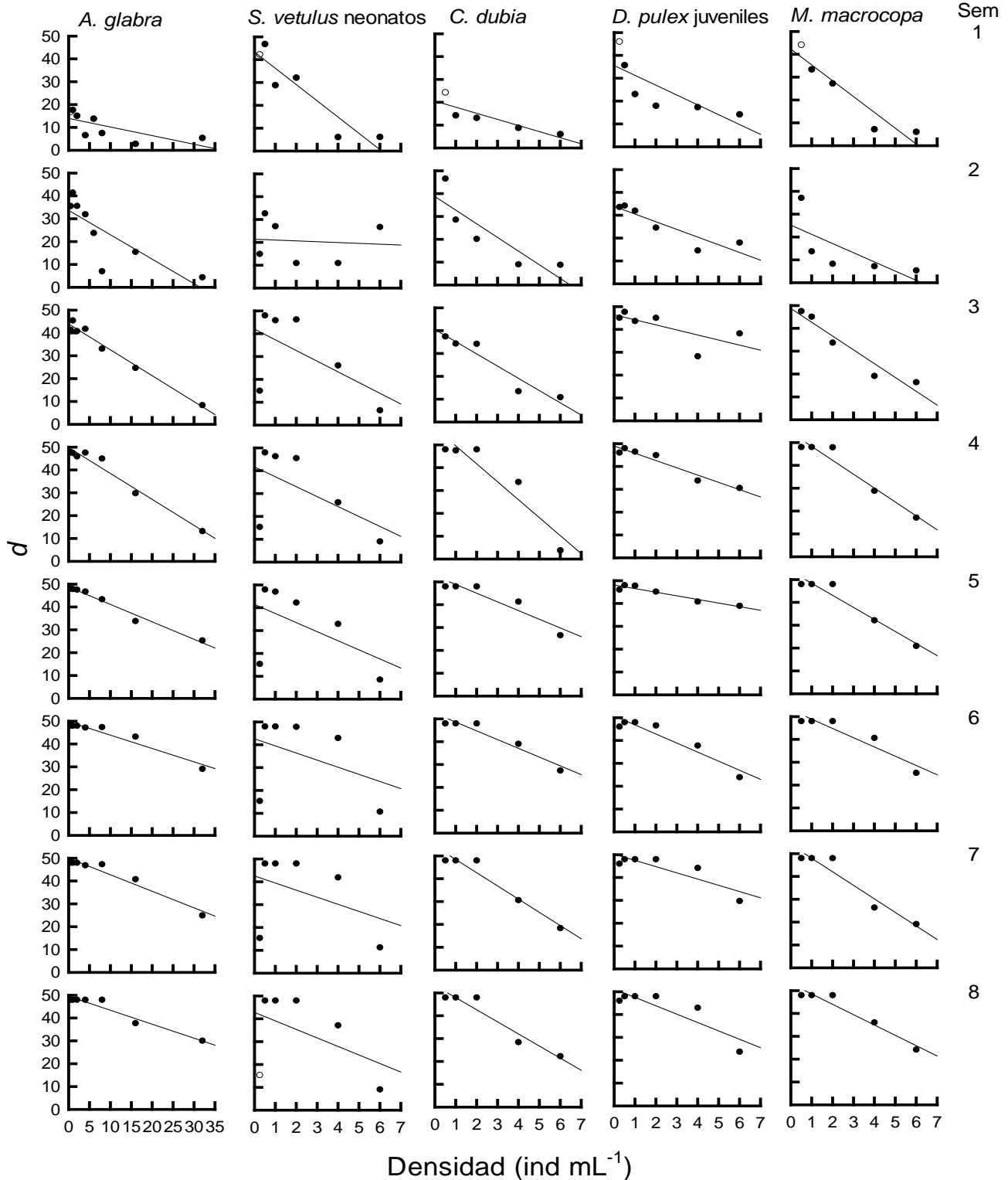


Fig. 14. Proporción promedio de presas consumidas ( $d$ ) por las crías *A. splendens* durante las primeras 8 semanas de vida con respecto a la densidad de presas al inicio del experimento. Las relaciones de tipo negativo indican una curva de respuesta funcional tipo II, la relación que no tiene una pendiente significativa corresponde a una curva de tipo I. Cada columna representa una especie presa con diferentes densidades.

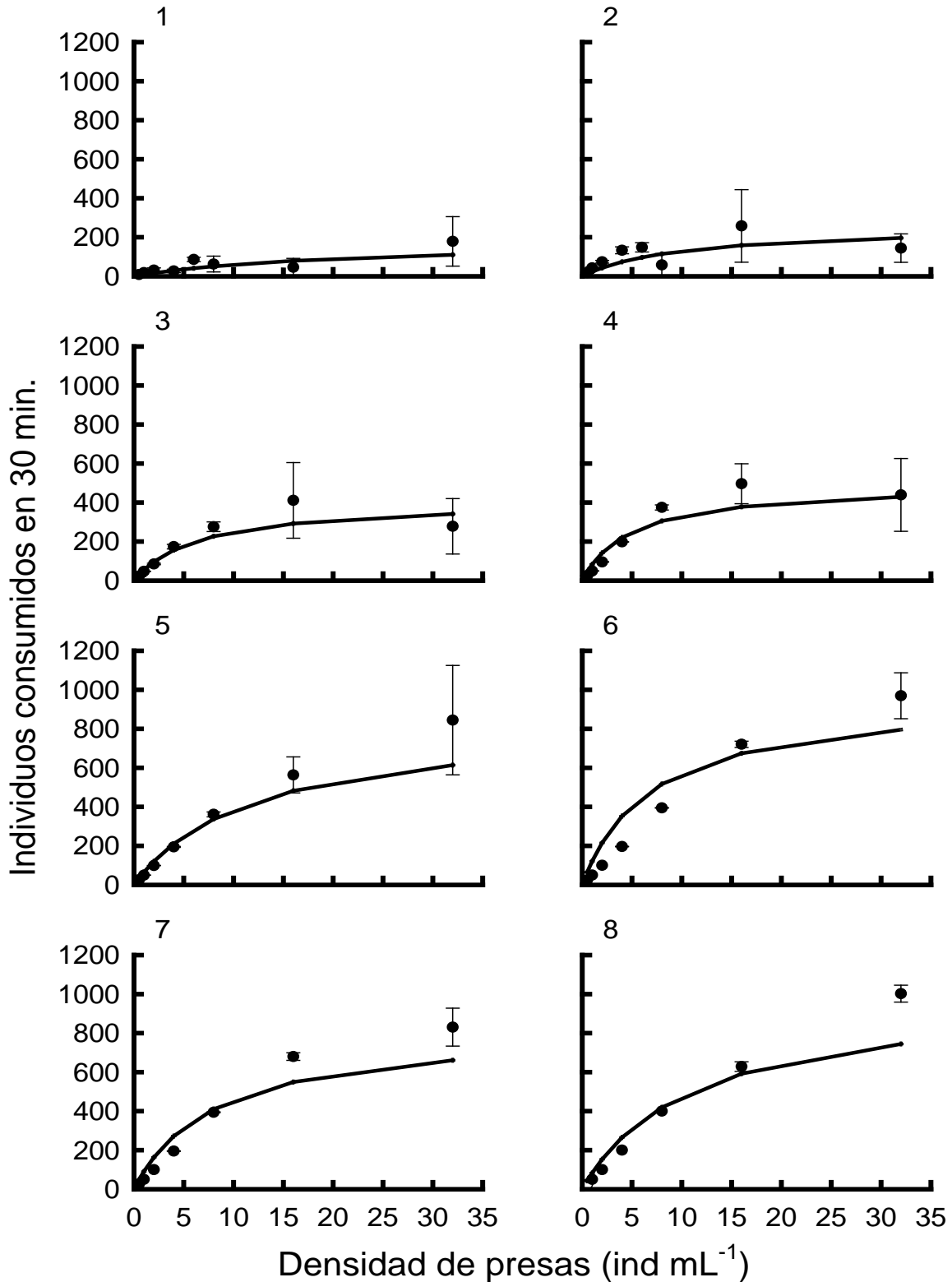


Fig. 15. Respuesta funcional de los peces *A. splendens* con la presa *A. glabra*. Cada punto señala el promedio  $\pm$  error estándar de 4 repeticiones. El número a la izquierda del gráfico señala la edad de los peces en semanas. Las curvas se determinaron mediante la ecuación de Holling (1966).

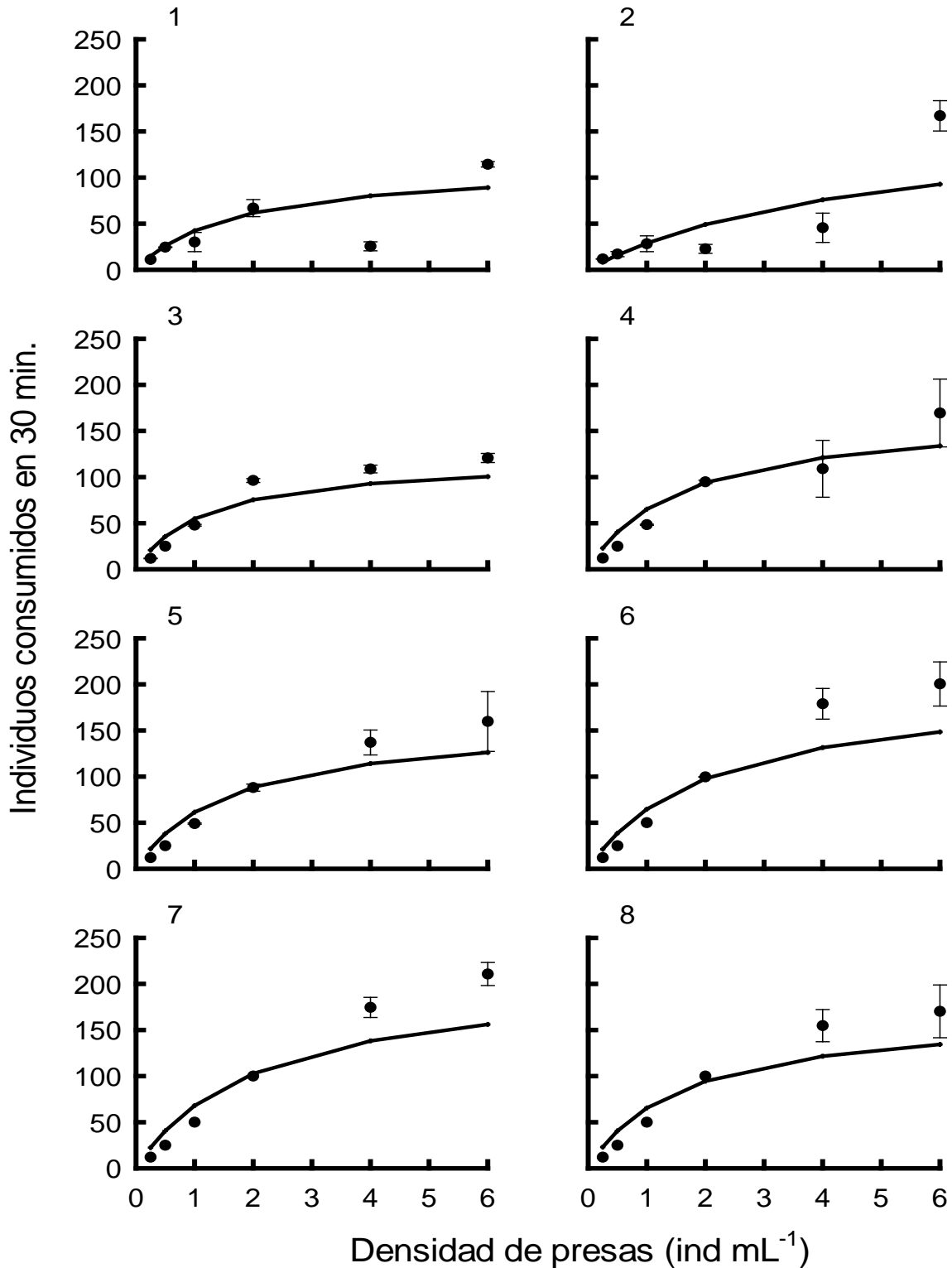


Fig. 16. Respuesta funcional de los peces *A. splendens* con la presa *S. vetulus* neonatos. Cada punto señala el promedio  $\pm$  error estándar de 4 repeticiones. El número a la izquierda del gráfico señala la edad de los peces en semanas. Las curvas se determinaron mediante la ecuación de Holling (1966).

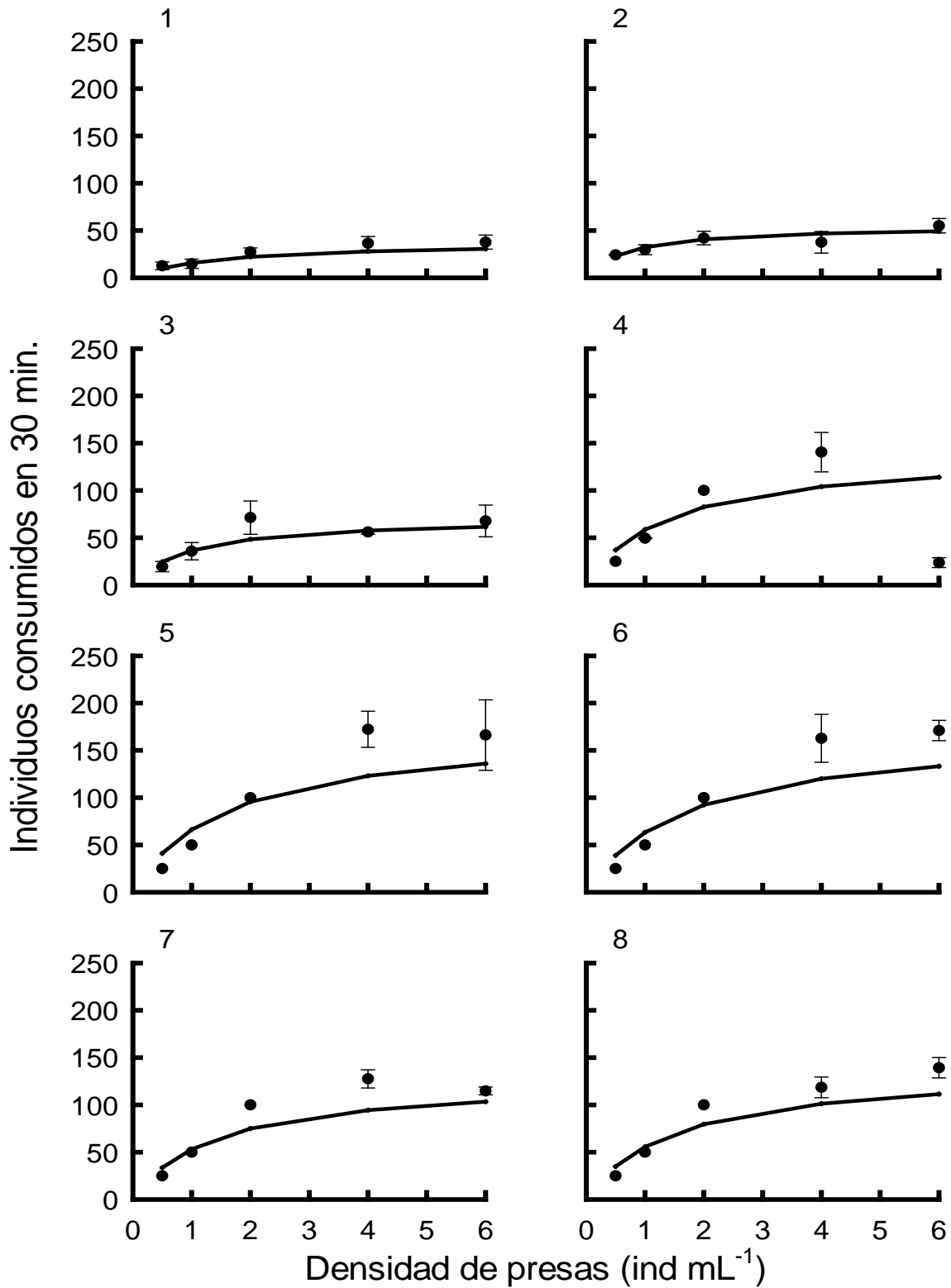


Fig. 17. Respuesta funcional de los peces *A. splendens* con la presa *C. dubia*. Cada punto señala el promedio  $\pm$  error estándar de 4 repeticiones. El número a la izquierda del gráfico señala la edad de los peces en semanas. Las curvas se determinaron mediante la ecuación de Holling (1966).

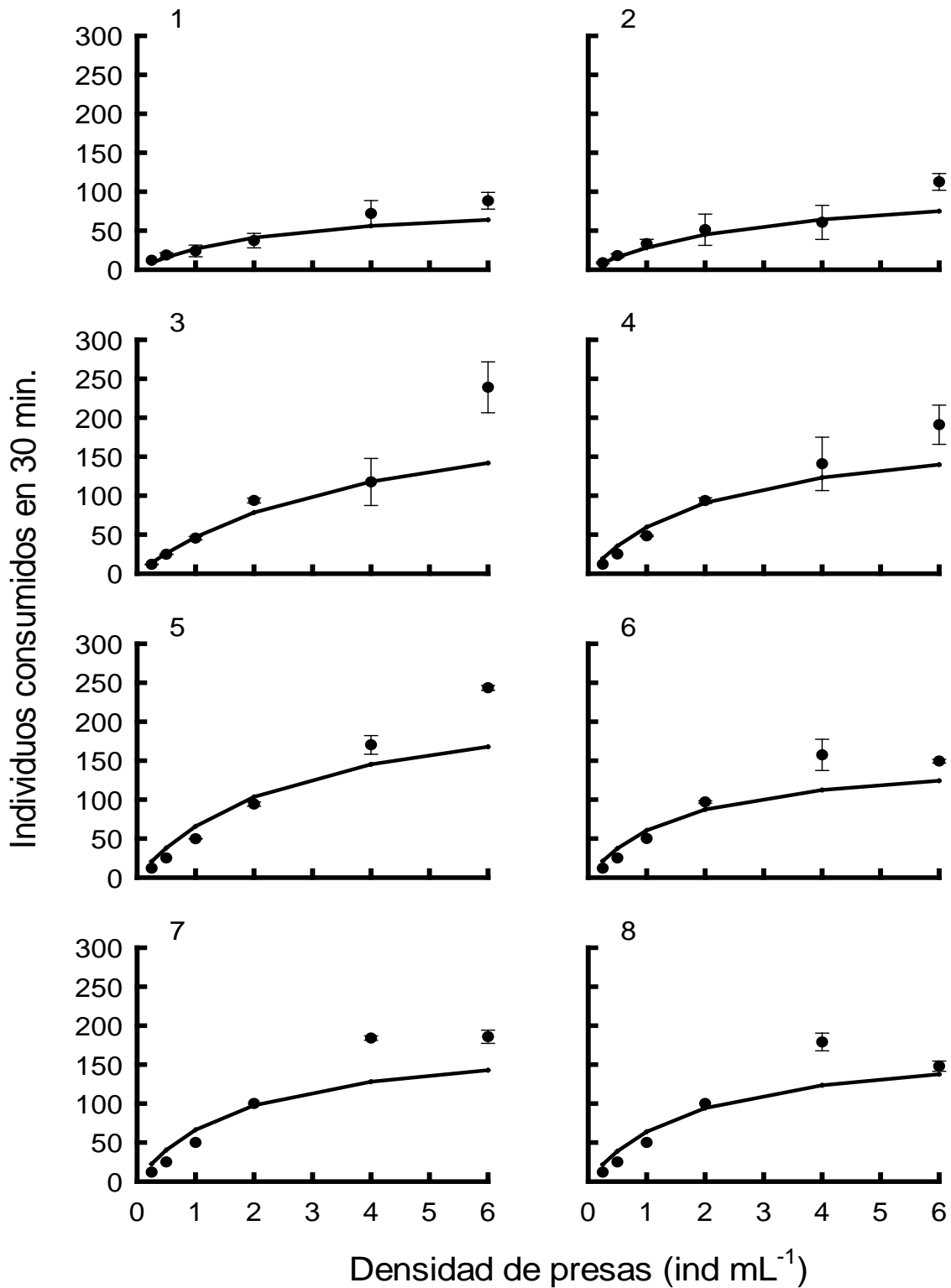


Fig. 18. Respuesta funcional de los peces *A. splendens* con la presa *D. pulex* juveniles. Cada punto señala el promedio  $\pm$  error estándar de 4 repeticiones. El número a la izquierda del gráfico señala la edad de los peces en semanas. Las curvas se determinaron mediante la ecuación de Holling (1966).

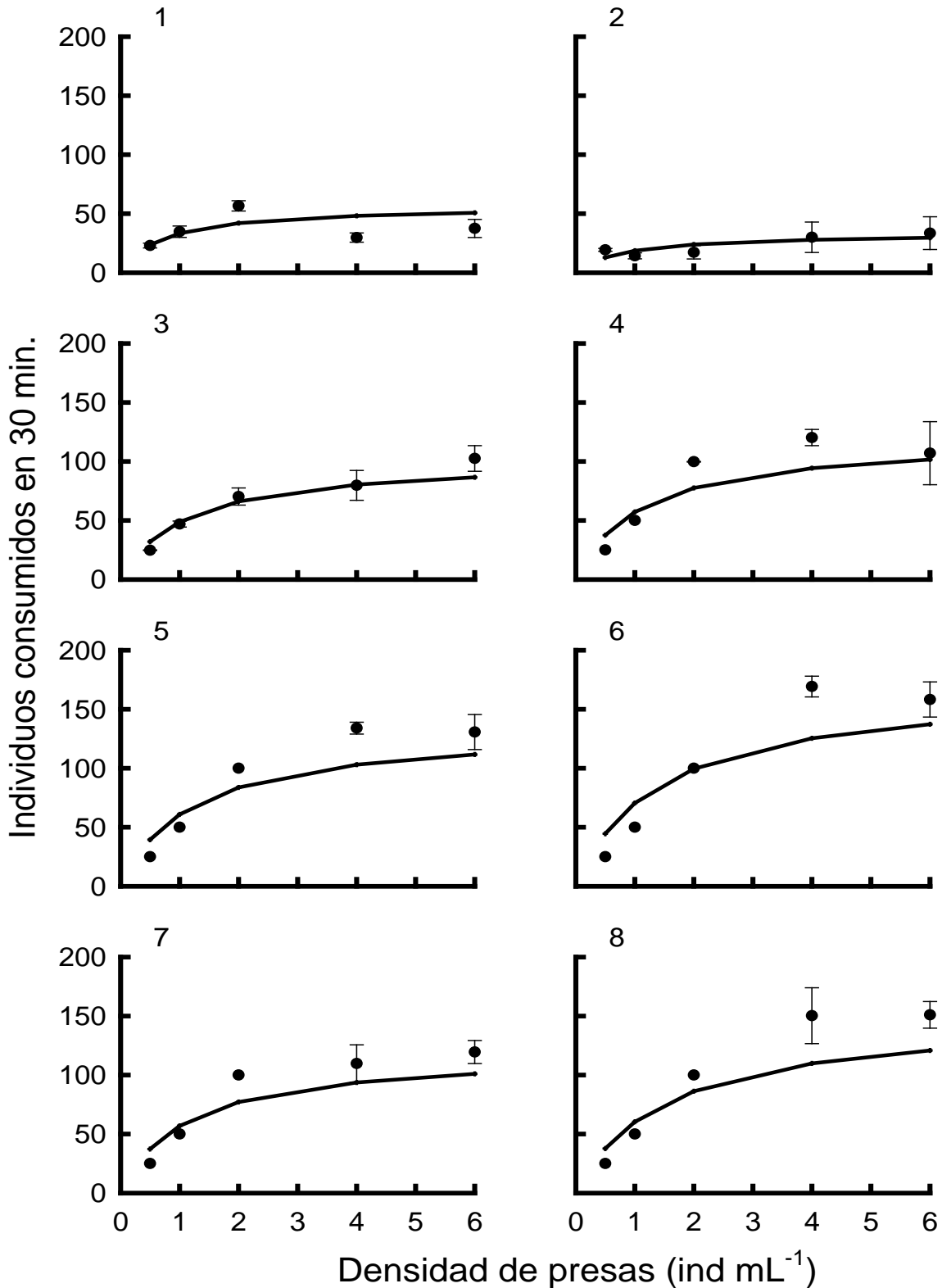


Fig. 19. Respuesta funcional de los peces *A. splendens* con la presa *M. macrocopa*. Cada punto señala el promedio  $\pm$  error estándar de 4 repeticiones. El número a la izquierda del gráfico señala la edad de los peces en semanas. Las curvas se determinaron mediante la ecuación de Holling (1966).

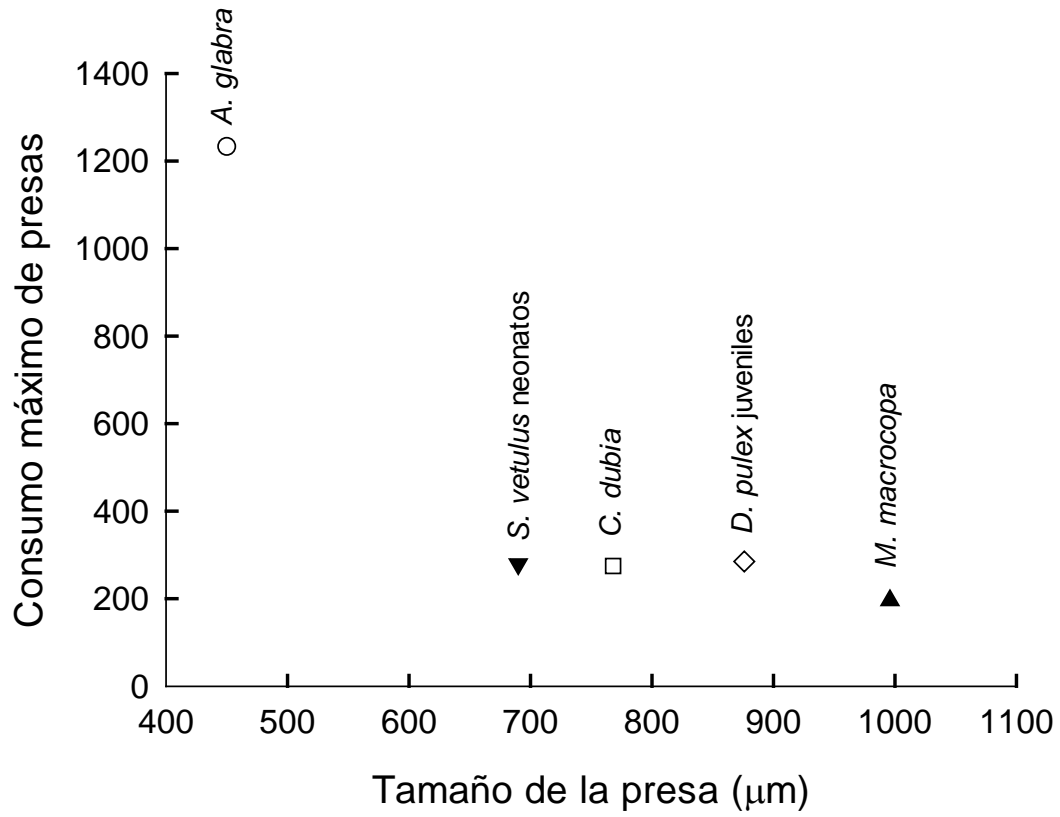


Fig. 20. Relación entre la longitud de las presas y el consumo máximo de una cría de *A. splendens* en 30 minutos. Cada punto indica el consumo máximo de un solo pez por cada especie presa.



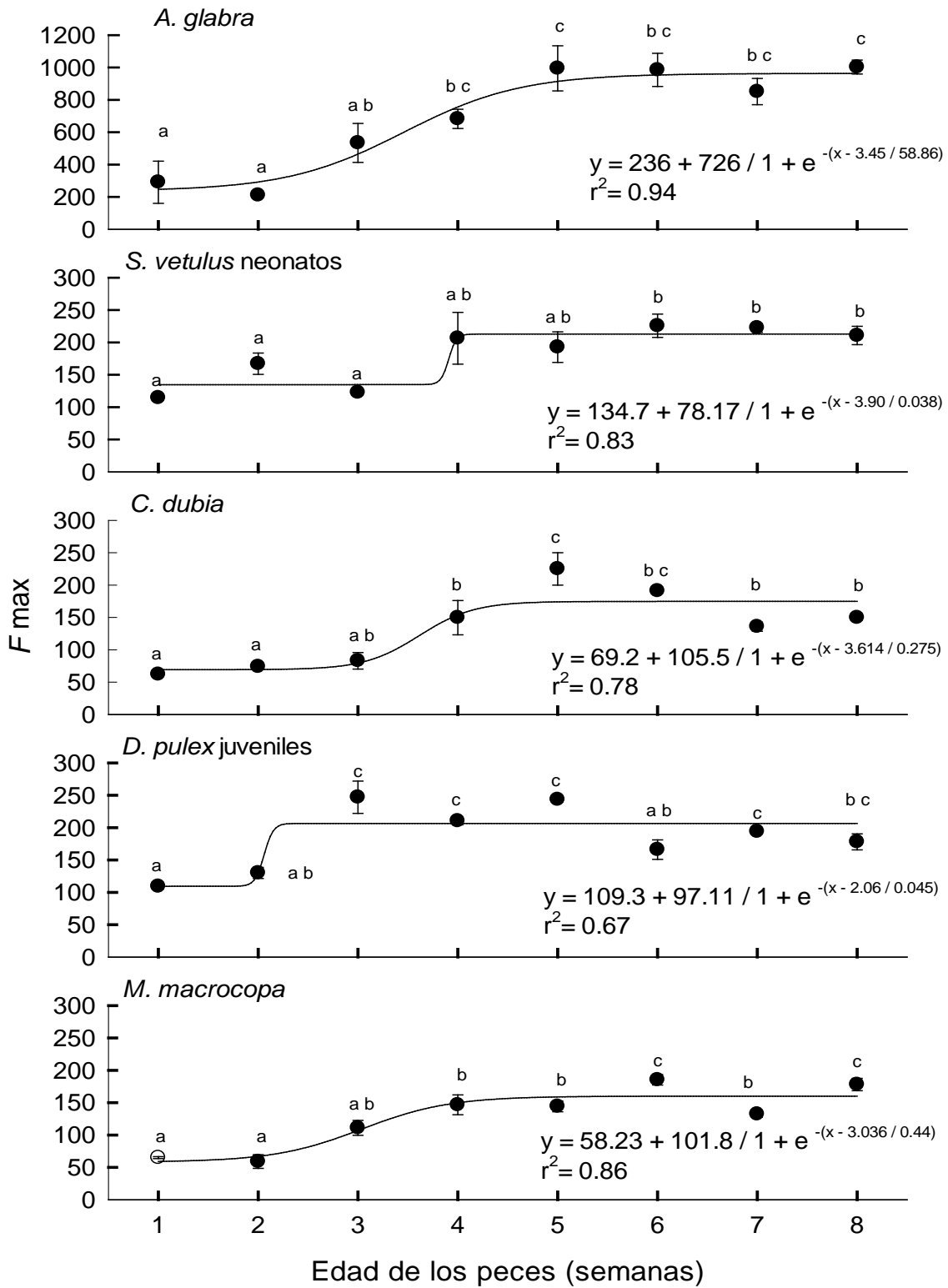


Fig. 21. Consumo máximo promedio ( $F_{m\acute{a}x}$ ) de presas con respecto a la edad de *A. splendens*. Cada punto representa el valor promedio  $\pm$  error estándar de 4 repeticiones. Las letras iguales significan que no hay diferencia significativa entre ellas (Prueba de Tukey). Las líneas de regresión indican las tendencias.

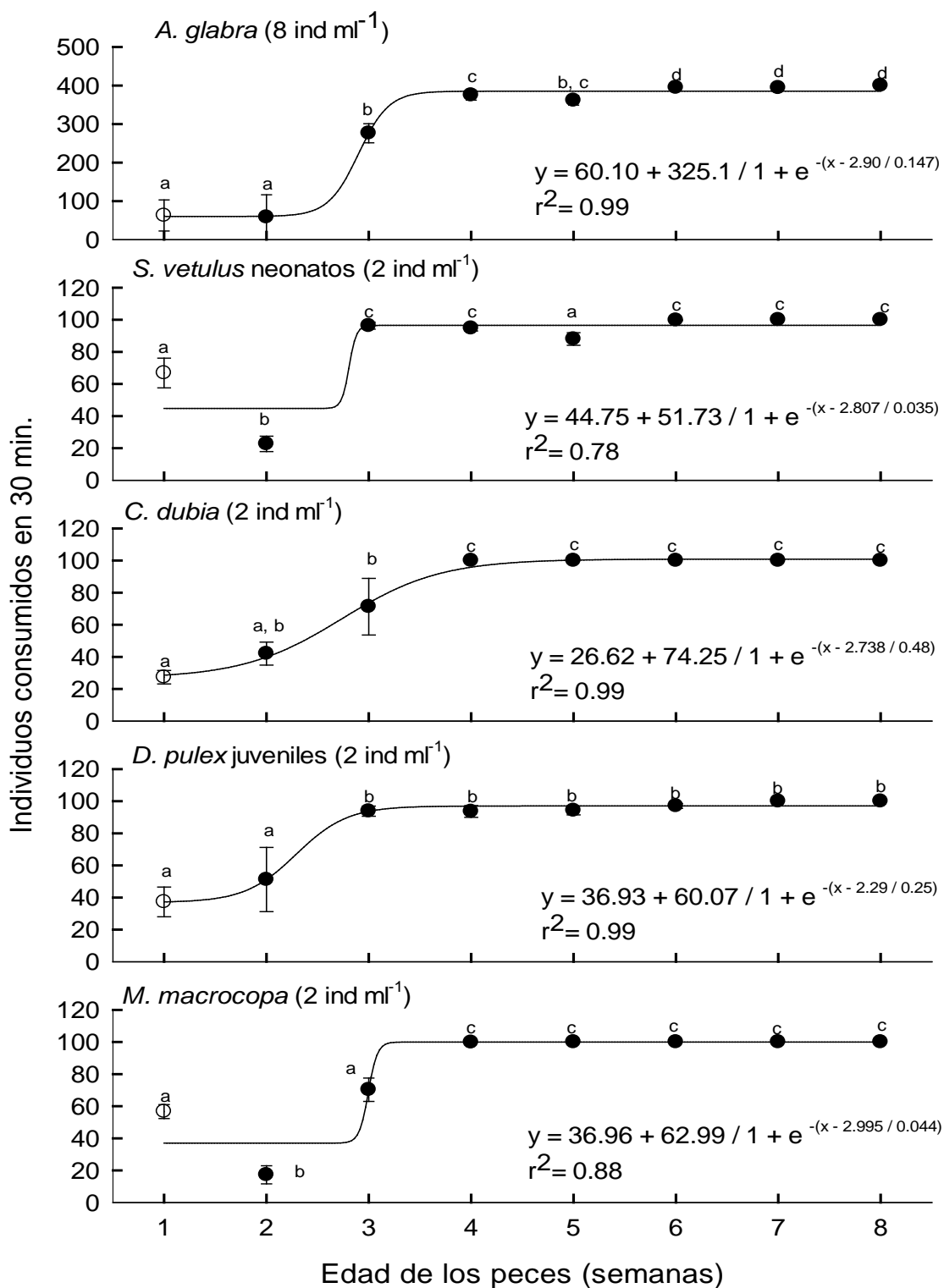


Fig. 22. Relación entre el número de presas consumidas y la edad de los peces, con respecto a la densidad de la asintota. Cada barra representa el valor promedio  $\pm$  error estándar de 4 repeticiones. Las letras iguales significan que no hay diferencia significativa entre ellas (Prueba de Tukey). Las líneas de regresión indican las tendencias.

Para comparar el punto donde las gráficas de respuesta funcional comienzan a flexionarse, se eligió la densidad donde la asíntota es alcanzada (Fig. 22). Se encontró que entre la tercera y cuarta semana de estudio, el consumo acelerado de las presas comenzó a disminuir por lo que después de este tiempo ya no existen diferencias significativas (ANEXO III, ANDEVA  $p < 0.05$ , Tabla XX; Prueba de Tukey Tabla XXI) y el alimento extra que se proporcione no será aprovechado, por lo que se estarán gastando recursos inútilmente.

## DISCUSIÓN

Las crías de *A. splendens* al nacer son de una talla considerable (cerca de 2 cm) y carecen de saco vitelino, por lo que su alimentación desde el inicio es muy activa y son capaces de consumir presas que con otras especies de peces sería imposible pensar que las comieran incluso meses después de su nacimiento. Por ejemplo, las larvas de algunas especies de *Chirostoma* consumen *M. macrocopa* después de la segunda semana de nacidas debido a la limitación en el tamaño de su boca (Rao, 2003, Morales-Ventura *et al.*, 2004).

Como se puede apreciar en las figuras anteriores, la respuesta funcional mayormente encontrada es de tipo II (sólo se encontró una excepción), lo cual nos indica que los peces invierten casi todo su tiempo manejando a las presas y muy poco en buscarlas. Durante las primeras semanas de vida de los peces, la respuesta funcional fue muy baja ya que sólo comieron una baja cantidad de presas debido a su tamaño, a su inexperiencia y, suponemos, que a su baja agudeza visual, pero esta situación va cambiando, la respuesta funcional de tipo II se va haciendo más evidente con el avance de las semanas y el desarrollo de los peces (Mills, *et al.*, 1984; Winkler y Orellana, 1990; Cavicchioli *et al.*, 2005). Rao (2003) ha señalado que la cantidad de presas consumidas por un depredador en un periodo de tiempo está en función del tamaño del pez así como del tamaño y densidad de las presas disponibles en el medio.

Tendencias similares fueron observadas con otras especies de godeidos. Sin embargo y a diferencia de lo observado en el presente estudio, ciertas especies como *Z. tequila* y *S. multipunctata* debido a su tamaño (>1.0 mm) tienen la capacidad de consumir rotíferos y no así las crías *A. splendens* (Domínguez-Domínguez *et al.*, 2002; Peredo-Álvarez, 2004; Arias, 2004; Escalera-Vázquez *et al.*, 2004). Lo anterior tiene relación directa con el tamaño tanto del depredador como de la presa, dado

que si el depredador es pequeño su boca también lo es, consecuentemente las presas que pueda consumir deberán tener el tamaño apropiado y por el contrario si el depredador es de mayor tamaño entonces tiene la capacidad de consumir presas más grandes (Zaret, 1980; Gerking 1994; Cunha y Planas, 1999; Sarma *et al.*, 2003; Figueroa-Lucero *et al.*, 2004; Østergaard *et al.*, 2005). Asimismo, un incremento en la capacidad fisiológica de los peces respecto a su edad permite un mayor consumo en cantidad y tamaño de presas, lo cual en el caso de *A. splendens* es claramente marcado durante las primeras cuatro semanas de edad.

El consumo de *A. glabra* fue relativamente bajo las primeras cuatro semanas para posteriormente ser 10 veces mayor al final del periodo de estudio. Estos hallazgos confirman que los patrones de respuesta funcional en las crías de *A. splendens* tienen una mayor relación con el tamaño de la presa que con otras características. Por otra parte, la saciedad es alcanzada debido a limitantes fisiológicas del depredador cuando el volumen máximo de presas que el depredador puede ingerir es alcanzado y no debido el número de presas (Puvanendran, *et al.*, 2004).

Debido a su notoriedad (organismos de color rojo pálido y de movimiento vigoroso) y pequeño tamaño, los neonatos de *S. vetulus*, podrían considerarse como una especie-presa idónea para las crías de *A. splendens*. Sin embargo, tienen algunas desventajas que si se manejan adecuadamente la presa podría considerarse en la dieta de los peces. Por ejemplo, esta especie son organismos bentónicos que al principio los peces tardan en localizar, para posteriormente lograr un alto éxito de captura. Por otra parte, su crecimiento poblacional es muy lento (alrededor de 25 días) (Sarma *et al.*, 2005), por tanto, no es posible tener grandes cantidades de esta presa en poco tiempo de cultivo, sin embargo si se planea su producción se pueden tener las presas en el tiempo requerido.

Con las presas *C. dubia* y *D. pulex* juveniles, los consumos fueron incrementándose con el paso del tiempo. Debido probablemente, a su tamaño; el consumo de ambas presas fue relativamente similar aún cuando los juveniles de *D. pulex* presentan una espina caudal que funciona como estructura de defensa contra la depredación. Domínguez- Domínguez *et al.*, (2002) y Arias (2004) reportan que *A. dugesi* y *Z. tequila* respectivamente consumen adultos de *D. pulex* (de talla mayor que la de los juveniles empleados en este experimento) si bien en bajas cantidades lo cual se debe a la mayor

talla del cladóceros y la presencia de la espina, que conlleva un mayor tiempo de manejo por parte del depredador.

De igual forma que *S. vetulus*, *M. macrocopa* es una excelente especie-presa debido a su notoriedad, comportamiento y alta tasa de crecimiento poblacional (Sarma *et al.*, 2005), por lo que en poco tiempo (14 días) podemos tener gran cantidad de organismos para utilizarlos como alimento para nuestras larvas, además de que ésta especie crece bien con diferentes dietas (Peña-Aguado *et al.*, 2005), y porque carece de estructuras de defensa (Zaret, 1980). Además, los peces las consumen desde el inicio de la alimentación exógena.

Es interesante resaltar que el consumo asintótico de las diferentes presas empleadas es 4 veces mayor para *A. glabra* en comparación con todas las demás presas. Por tanto en un cultivo de *A. splendens* donde únicamente se tuviera como alimento a esta especie presa se tendría que garantizar una densidad de al menos 8 ind. ml<sup>-1</sup> a partir de la cuarta semana de vida (para consumir en 30 min. por lo que el cálculo se debería ajustar a las horas de alimentación durante el día). En el caso de las demás presas, con una densidad de 2 ind. ml<sup>-1</sup> sería suficiente para alimentar a los peces durante las primeras semanas de vida (ajustando nuevamente el cálculo). Con lo que se tendría mayor confianza en los valores de la densidad de asíntota para tener el alimento necesario para, a su vez, mantener a los peces sin desperdiciar recursos como ocurriría con las cantidades de  $F_{m\acute{a}x}$ . Si comparamos el peso seco de las presas, encontramos una gran diferencia en el consumo. Es decir, el consumo máximo de las presas *A. glabra* (20 µg), *S. vetulus* neonatos (29 µg), *C. dubia* (25 µg), *D. pulex* juveniles (40 µg) y *M. macrocopa* (59 µg) es equivalente a 24, 6, 5, 8 y 12 mg de peso seco respectivamente.

## 2.5. CONCLUSIONES

Las crías de *A. splendens* presentaron, mayormente, una respuesta funcional de tipo II cuando se alimentaron con los cladóceros empleados en el presente estudio, desde el inicio de la alimentación exógena hasta la octava semana de vida. El consumo de las diferentes presas se fue incrementando conforme aumentó la edad y la disponibilidad de presas.

El consumo de *A. glabra* siempre fue incrementando hasta sobrepasar las cantidades ingeridas de las demás especies y ello se debió a su pequeño tamaño que hace que el tiempo de manejo invertido para ingerirla sea despreciable por lo que los peces la siguen consumiendo, probablemente sin llegar a un volumen máximo de llenado del estómago. En el caso de las demás especies presa, la respuesta funcional casi siempre fue de tipo II y ello pudo deberse a su tamaño, comportamiento, coloración y presencia de espina en el caso de *D. pulex*.

El consumo máximo de las presas tuvo variaciones dependiendo del tamaño tanto de los cladóceros como de los peces. Como ya se mencionaba, el consumo de *A. glabra* (poco más de 1200 individuos) no tuvo comparación alguna con el consumo de las demás especies, en cambio las otras cuatro especies empleadas como presas, fueron consumidas en cantidades similares (alrededor de 200 individuos). Los consumos asintóticos de cada especie presa funcionan como una guía para elaborar planes de alimentación con esta especie de góndido en peligro de extinción.

Los resultados anteriores nos llevan a pensar que es necesario desarrollar un plan de alimentación acorde a las necesidades de los peces de interés, es decir que es necesario tener en el tiempo indicado las presas necesarias y en las cantidades suficientes para evitar el hambre e incluso llegar al punto de no retorno donde la muerte es inevitable.

### **CAPITULO III**

## ***EFECTO DE LA VARIEDAD DE ESPECIES ZOOPLANCTÓNICAS Y SU CONTENIDO DE PROTEÍNA Y ENERGÍA SOBRE LA PREFERENCIA DE PRESAS DE LAS CRÍAS DE Ameca splendens***

### INTRODUCCIÓN

Un primer paso para conocer las necesidades alimentarias de las larvas, es conocer las presas que conforman su dieta, su disponibilidad y el éxito de captura, factores de suma importancia en la vida temprana de los peces (Lazo, 2000). Watanabe y colaboradores (1983), mencionan que se han hecho muy pocos estudios para conocer el valor nutrimental de las presas vivas empleadas como alimento para larvas de peces.

Para mantener una alta tasa de crecimiento y de supervivencia, las larvas deben optimizar su entrada de alimento siendo eficientes buscadores y depredadores de presas (Lampert y Sommer, 1997; Robichaud-LeBlanc *et al.*, 1997). Algunas larvas pueden ser comedoras oportunistas, ingiriendo las presas en proporción directa a su abundancia en el ambiente, mientras otras muestran preferencia por presas de ciertos tamaños (Scharf *et al.* 2000). Generalmente, es aceptado que la alimentación selectiva es una tendencia utilizada para maximizar la entrada de energía y poder mejorar el crecimiento y la supervivencia de los juveniles mediante el aporte de una combinación particular de presas (Mischke y Wise, 2003). El tamaño de las presas preferidas se va incrementando conforme el tamaño del pez (Mayer y Wahl, 1997). Werner y Hall (1974) demostraron que la preferencia planctívora es proporcional al tamaño de la presa. Peces planctívoros se alimentan selectivamente, muchas veces eligiendo presas grandes. Sin embargo, los peces jóvenes son menos propensos a escoger las presas más grandes disponibles debido al tamaño de su boca.

Un gran número de especies de peces de muchas familias se alimentan seleccionando visualmente presas zooplanctónicas grandes ignorando a las pequeñas dentro de la misma población. Sin embargo, las larvas debido a sus limitaciones morfológicas (tamaño de boca, baja agudeza visual)

inician su alimentación seleccionando positivamente presas acordes al tamaño de su boca y de comportamiento poco evasivo. Este proceso se denomina alimentación tamaño dependiente (Rosenthal y Hempel, 1970; Gerking, 1994). De igual manera, los peces planctívoros y en especial las larvas son conocidos como depredadores "boca limitados" (Bremigan y Stein, 1994). Debido a ello, las larvas inician su alimentación seleccionando positivamente presas zooplanctónicas acordes al tamaño de su boca y de comportamiento menos evasivo. Durante su crecimiento, se van alimentando progresivamente seleccionando presas más grandes y más activas (Rosenthal y Hempel, 1970; Zaret, 1980).

Para cuantificar tal selectividad, se emplean diversas mediciones de la preferencia basadas en la comparación entre la frecuencia de ocurrencia relativa de los tipos de presas tanto en la dieta del depredador como en su ambiente. Para ello, existen diversos métodos: uno es disectando la larva y registrando las presas presentes, si el contenido estomacal del depredador es comparado con la composición de posibles presas en el ambiente, y se encuentra que existen grandes diferencias, entonces el depredador es selectivo (Scharf *et al.*, 2000). Otro método es contando el número de presas no consumidas que quedaron en un medio controlado y conocido previamente. Sin embargo, si el número de crías es limitado o se requiere continuar con el estudio del mismo grupo, entonces el segundo método es el indicado y particularmente en el caso de especies en peligro de extinción, como ocurre con *Ameba splendens*, este método es de gran utilidad (Khadka y Rao, 1986; Juanes, 1994; Lampert y Sommer, 1997).

La preferencia del depredador por una especie o especies particulares de presas puede ser caracterizada mediante diferentes índices. Estos índices están basados en la frecuencia relativa de una especie presa en un medio conocido y en la dieta del depredador (selectividad), donde la preferencia es una medida de la selectividad de presas cuando diferentes tipos de alimento están igualmente disponibles (preferencia o selección activa) (Lazzaro, 1987; Lampert y Sommer, 1997). Una medición sencilla de preferencia puede obtenerse a partir de la teoría de probabilidades empleando la probabilidad de encuentro entre el depredador y su presa y la probabilidad de que ocurra una captura después de un encuentro. De acuerdo con Chesson (1983), la preferencia refleja cualquier desviación del muestreo azaroso de las presas consumidas y por tanto incluye todos los factores biológicos que afectan a la tasa de encuentros y al éxito de captura.



Por otra parte, para conocer las necesidades nutrimentales de las larvas, primero se requiere determinar la variedad de presas que conforman la dieta de los peces y segundo, establecer su composición química básica. El zooplancton es una fuente valiosa de proteínas, aminoácidos, lípidos, ácidos grasos, energía y enzimas (Ogino, 1963; Millamena *et al.* 1990; Munilla-Moran *et al.* 1990; Pillay, 1997). Los estudios sobre la composición de nutrimentos del zooplancton es significativo dado que pueden ayudar a determinar lo provechoso de los organismos como alimentos para cultivos de peces (Yurkowski y Tabachek, 1979), además de ser un aspecto crucial cuando una especie candidata a ser cultivada es evaluada. La calidad nutrimental de los organismos vivientes puede ser evaluada determinando su composición proximal y su utilización neta por los organismos (Watanabe *et al.* 1978; Watanabe y Kiron, 1994).

El análisis proximal es la estimación porcentual de los componentes de un alimento. Este análisis incluye determinaciones de proteína y fibra cruda, aminoácidos, ácidos grasos, cenizas, humedad y energía (Williams, AOAC, 1989). En lo que respecta a las características nutrimentales, Watanabe y colaboradores (1983), efectuaron un estudio bromatológico de organismos zooplanctónicos empleados como presa (*Brachionus*, *Artemia*, *Tigriopus*, *Acartia*, *Moina* y *Daphnia*) y establecieron que los requerimientos difieren considerablemente entre las especies de peces e incluso que los requerimientos de los jóvenes son diferentes de los adultos (Gerking, 1994).

La mayor parte de la información disponible sobre los requerimientos nutricionales de las especies de peces se basa en investigaciones realizadas con un pequeño número de ellas. En la mayoría de los casos, los requerimientos energéticos se han deducido, principalmente, a partir de la experimentación, misma que ha consistido en proporcionar a los peces raciones alimentarias de valor calórico variable. Se supone que la ración que produce el mayor crecimiento tiene el valor calórico más satisfactorio para la especie de que se trate (Pillay, 1997).

En la naturaleza, los peces carnívoros jóvenes consumen alimentos que consisten aproximadamente entre 40 y 60% de proteína para un crecimiento máximo. Los requerimientos de proteína de las larvas son máximos en las primeras fases de alimentación y van disminuyendo a medida que va aumentando su talla (Pillay, 1997). Las proteínas desempeñan funciones biológicas en los organismos vivos entre las que se cuentan principalmente la regeneración y formación de tejidos, la

síntesis de enzimas, anticuerpos y hormonas, forman parte del tejido conectivo y muscular y de otros sistemas rígidos estructurales. Existen varios métodos para la cuantificación de las proteínas, todos ellos basados en algunas de sus propiedades. Para alimentos, el método más utilizado es el de Kjeldahl (Swaisgood y Catignani, 1991; Badui, 2006).

Una forma práctica de obtener el contenido energético o densidad calórica de un alimento es utilizando el método directo con una bomba calorimétrica, la energía determinada en la bomba calorimétrica, da el máximo potencial energético de un alimento. Actualmente existen dos tipos de bombas calorimétricas, la bomba calorimétrica adiabática y la balística; cada una de ellas tiene sus ventajas y desventajas. Miller y Payne (1959) diseñaron la bomba calorimétrica balística (ANEXO IV, Fig. 28), es un dispositivo que hace uso del calor producido por la combustión de la muestra en una atmósfera de oxígeno que detecta con mayor sensibilidad el cambio de la temperatura.

#### Hipótesis particulares:

Si el tamaño de la boca de *A splendens* limita el tipo de presas que pueden ser consumidas; entonces se espera que la preferencia por el alimento se modifique con la edad del depredador. Es decir, los organismos al inicio de la alimentación exógena preferirán presas de tallas pequeñas y cambiarán durante su desarrollo a presas de mayor tamaño ó pasarán de ser selectivos (en cuanto al tamaño de la presa) a no selectivos consumiendo presas de diferentes tallas, tanto pequeñas como grandes.

Adicionalmente, si las larvas de *A splendens* consumen preferentemente presas de talla grande que presumiblemente tienen altos contenidos de proteína y energía, entonces con la ayuda del análisis de tales elementos se podrá saber si los peces eligen a sus presas por su contenido energético y proteico o sólo por su tamaño.

#### Objetivos particulares:

Establecer las preferencias de presas cada dos semanas durante las primeras ocho semanas de vida de *A. splendens* con las especies *A. glabra*, *S. vetulus* neonatos, *C. dubia*, *D. pulex* juveniles y *M. macrocopa* como presas.

Determinar el contenido de proteína cruda y energía de las especies de cladóceros empleadas en los experimentos de preferencia de presas de las crías de *A. splendens*.

## DETERMINACIÓN DE LAS PREFERENCIAS DE PRESAS

Cada día se procedió a filtrar 2 litros de agua de los acuarios donde se mantenían las crías con una malla de 50  $\mu\text{m}$ . Posteriormente, con una red de tela se sacaron aleatoriamente los peces y se colocaron en un vaso de precipitado con 750 ml del agua filtrada, se dejaron en ayuno por un periodo de 2 horas. Aparte, en vasos de plástico de 100 ml se agregaron en cada uno 50 ml del agua filtrada, se colocó una mezcla de las presas a emplear en el experimento (*A. glabra*, *S. vetulus* neonatos, *C. dubia*, *D. pulex* juveniles y *M. macrocopa*) previamente contadas bajo el microscopio estereoscópico (NIKON, Mod. SMZ645) con una pipeta Pasteur en una proporción igual de individuos de cada especie, por número, a una densidad de 1 ind.  $\text{ml}^{-1}$  (es decir 50 ind. de cada especie, 5 especies por vaso = 250 ind.). Posteriormente se colocó una cría en ayunas en cada vaso y se les permitió comer por 30 minutos, sin ninguna alteración posible. Después se retiraron cuidadosamente. Las presas que no fueron consumidas se fijaron con formalina al 4% para su posterior conteo (5 repeticiones). Lo anterior se hizo cada dos semanas hasta la semana 8 de vida de las crías.

La diferencia entre el número inicial y final de presas se consideró como el número de presas consumidas (Domínguez-Domínguez *et al.*, 2002). Dado que el tiempo que dura el experimento es relativamente breve, la cantidad de organismos que pueden morir se considera despreciable (Begon *et al.*, 1999). Las preferencias de presas, se determinaron utilizando el índice  $\alpha$  de Manly modificado por Chesson (1983) para la situación en la cual el depredador consume una porción substancial de las presas disponibles y por lo tanto el número de presas disminuye con el tiempo (Kumar y Rao, 2003).

$$\alpha_i = \left[ \ln(n_{i0} - r_i) / n_{i0} \right] / \sum_{j=1}^m \ln((n_{j0} - r_j) / n_{j0}) \quad i = 1, 2, 3, \dots, m \quad \text{donde:}$$

$\alpha_i$  =  $\alpha$  de Manly para la presa i

$n_{i0}$  = número de presas del tipo i presentes al inicio del experimento

$r_i$  = número de presas del tipo i en la dieta

$m$  = número de tipos de presas

**Si**

$\alpha_i = 1 / m$  la alimentación no es selectiva

$\alpha_i > 1 / m$ , la presa es preferida en la dieta

$\alpha_i < 1 / m$  la especie presa  $i$  es evitada en la dieta.

**ANÁLISIS DE PROTEÍNA Y CONTENIDO CALÓRICO**

El análisis proximal de presas zooplanctónicas requiere de una considerable cantidad de organismos, dado que para las determinaciones se requiere de gramos o miligramos de muestra (según sea la prueba a realizar) y considerando que los cladóceros pesan solo unos microgramos entonces reunir dicha muestra se convierte en una actividad muy demandante tanto de trabajo como de materiales y equipo. Razones por las cuales en el presente estudio se determinó únicamente proteína cruda y contenido energético. Estos análisis fueron realizados por personal de la facultad de química de la UNAM laboratorio 111. Dirigido por la M. en C. Ángela Sotelo López†.

Para ello se llevaron a cabo por separado, cultivos masivos de cada especie de cladóceros. Como se menciona en los materiales y métodos generales en el capítulo I, se cultivó a cada especie en frascos de un litro, una vez que la densidad de organismos era alta (aproximadamente 30 ind. ml<sup>-1</sup>) se cambiaban a acuarios de 5 litros en donde se continuaba su crecimiento (2 acuarios por especie). Cuando la densidad nuevamente era alta se cosechaba todo el acuario (uno cada semana o cada quince días según la especie), se procedía a separar neonatos, jóvenes ó adultos según se requiriera, filtrando con mallas acordes a la talla del organismo en cuestión. Luego se concentró cada muestra y se procedió a congelarla (Ultra congelador marca REVCO). Una vez congeladas las muestras se colocaron en una liofilizadora (LABCONCO 4.5) durante aproximadamente 8 horas para quitar por completo la humedad y proceder con los análisis. Lo anterior se realizó en varias ocasiones con la finalidad de reunir el peso seco mínimo necesario para poder realizar las determinaciones por triplicado.

Para la determinación de proteína se empleó el siguiente método:

Digestión de la muestra:

Se pesaron en papel cebolla 70 mg de la muestra molida y se depositaron en el tubo de digestión la muestra con todo y papel para que no se adhiriera el polvo a las paredes, se agregó 0.5 g de sulfato de potasio y 8 ml de mezcla digestiva (mezcla de sulfato de cobre, ácido fosfórico y ácido sulfúrico). Se colocó el tubo en el digestor (marca Tecator, modelo ab-20-40) a una temperatura menor a 340°C durante 15 minutos. Posteriormente se sacó el tubo y se dejó enfriar; una vez frío, se agregaron 3 ml de H<sub>2</sub>O<sub>2</sub> al 30%. Se colocó nuevamente el tubo en el digestor a 370°C hasta que se terminó la digestión (el líquido queda translúcido, incoloro o verde azulado), nuevamente se dejó enfriar el tubo antes de destilar. Aparte se hizo una corrección con un blanco de reactivos y del papel usado para pesar la muestra, en el cual se utilizó sacarosa y se trabajó de la misma manera que la muestra.

Destilación:

La muestra digerida se diluyó con 10 ml de agua destilada, se colocó en el destilador (marca KJELTEC autoanalyzer TECATOR, modelo 1030) y en la salida del dispositivo de microdestilación se puso un matraz Erlenmeyer con 50 ml de solución de ácido bórico; a continuación se descargó la solución de hidróxido de sodio al 36% hasta que se observó el vire a un color oscuro, inmediatamente se inició la corriente de vapor para destilar el amoníaco generado, que queda atrapado en la solución de ácido bórico. Se continuó la destilación hasta tener aproximadamente un volumen de 100 ml.

Titulación:

El amoníaco atrapado en la solución de ácido bórico se tituló con la solución valorada de HCL 0.01N hasta el vire de verde a un color rojo fresa.

CÁLCULOS:

$$\%N = [(V_m - V_b) \times \text{meq.} \times N_{\text{HCL}} \times 100] / m$$

$$\%P = \%N \times F$$

donde:

%N = Porcentaje de nitrógeno (nitrógeno g/100g de muestra)

V<sub>m</sub> = Volumen gastado en la muestra

$V_b$  = Volumen gastado en el blanco

meq = Miliequivalente del nitrógeno ( $PM/1000=0.014$ )

$N_{HCL}$  = Normalidad de la solución de HCL (exactamente valorada)

m = Gramos de muestra

%P = Porcentaje de proteína

F = Factor de conversión (6.25)

Para la determinación de contenido calórico se empleó el siguiente método:

La muestra se molió finamente hasta obtener una harina, misma que se colocó en un crisol metálico especial previamente tarado junto con una mecha de algodón, de tal manera que un extremo del hilo quedara introducido dentro de la muestra, y se procedió a pesar en una balanza analítica lo que corresponde al peso preliminar ( $P_p$ ). Se compactó la muestra con el mango metálico con la finalidad de que quedara lo más uniforme posible (ANEXO IV, Fig. 29), el extremo libre de mecha sirve para insertarla en el alambre de ignición de la bomba y el crisol con la muestra compactada se pesó nuevamente para tener el peso final ( $P_f$ ).

Combustión de la muestra:

Posteriormente, se colocó el crisol en la base superior del pilar central de la bomba y con mucho cuidado se introdujo la punta suelta de la mecha de algodón en el alambre de ignición (ANEXO IV, Fig. 30). A continuación se procedió a cerrar el cilindro y colocar el sensor del termopar, luego se dejó pasar el oxígeno a una presión de 50 bars y se procedió a la ignición de la muestra. La lectura máxima obtenida en el galvanómetro, es directamente proporcional al calor liberado en la combustión.

Para calcular la densidad calórica de la muestra, es necesario contar con una curva de calibración, para lo cual se realizó la combustión de diferentes pesos de ácido benzoico y se anotó la respectiva lectura obtenida de la escala del galvanómetro. Además, es necesario llevar a cabo la combustión exclusiva de la mecha de algodón, y el valor obtenido se resta del resultado anterior (Southgate,

1981). Una vez obtenidas las lecturas, se convirtieron los gramos de ácido benzoico en KJ, para lo cual se utilizaron las siguientes conversiones:

$$1 \text{ g de ácido benzoico} = 26,454.3 \text{ Joules} = 26.45\text{KJ} \quad \text{y}$$

$$4.1868 \text{ KJoules} = 1 \text{ Kcal}$$

La densidad calórica de la muestra se calculó con la fórmula siguiente:

$$\text{KJ} / 100\text{g de muestra} = \text{Lectura (KJ)} \times 100 / \text{Peso de la muestra (g)}$$

## RESULTADOS

Los resultados conseguidos para conocer las preferencias de presas ofrecidas a las crías de *A. splendens* (Fig. 23), muestran que durante la segunda semana de edad, los organismos seleccionaron positivamente presas como *A. glabra*, *S. vetulus* neonatos y *M. macrocopa* sin evitar a las demás. En el caso de las presas *S. vetulus* neonatos, resultaron ser presas preferidas en la dieta, al igual que *A. glabra*, únicamente durante las primeras 2 semanas de vida de los peces y posteriormente fueron evitadas siempre en la alimentación. Esta situación cambió en la semana 4 donde se observa que los peces cambiaron drásticamente sus preferencias. Las crías prefirieron en gran medida a *M. macrocopa* seguida por *C. dubia* y evitaron a las demás especies presas. Los cladóceros de la especie *C. dubia* son presas de talla intermedia, fueron seleccionadas positivamente durante las primeras 4 semanas y evitadas en las siguientes, indicando un aumento en la preferencia de los peces hacia esta especie y un posterior rechazo.

Durante la sexta semana la preferencia se inclina totalmente a *M. macrocopa* y todas las demás presas son evitadas. *D. pulex* resultó ser una especie, en general, poco preferida en la dieta ya que solo fue seleccionada positivamente al inicio del experimento y posteriormente siempre resultó con selección negativa. *M. macrocopa* resultó ser una especie preferida desde el principio del estudio y dicha preferencia fue aumentando evidentemente con respecto al tiempo transcurrido. Finalmente, durante la octava semana de estudio, las preferencias presentadas no reflejaron un comportamiento natural de los organismos ya que se mostraron muy estresados por lo que no comieron o comieron muy pocas presas, aun cuando se repitieron en varias ocasiones los experimentos con diferentes peces no fue posible obtener resultados confiables y por lo tanto esos datos no son mostrados.

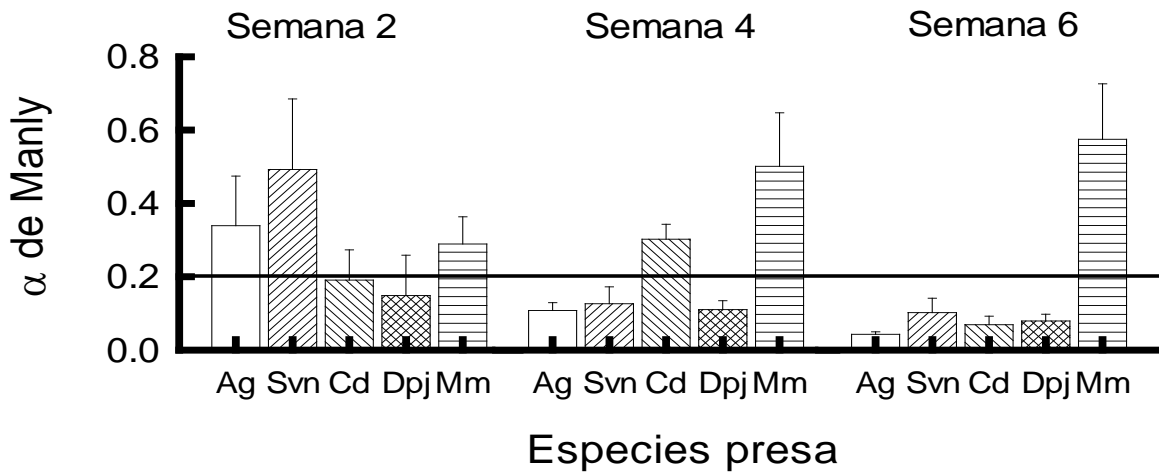


Fig. 23. Índice de selectividad de presas ( $\alpha$  de Manly) de las crías de *A. splendens* para las primeras semanas de vida de los peces. La línea de referencia indica la no selección, por arriba de ella indica preferencia y por abajo evasión.

Los resultados del análisis de proteína (Tabla 4), muestran una gran variabilidad en los resultados obtenidos con las diferentes especies, que van desde el 11 al 53% de proteína. Las especies presa con mayor contenido proteínico fueron *M. macrocopa*, seguida por *C. dubia* y *D. pulex* juveniles, posteriormente se encuentran *S. vetulus* neonatos, *S. vetulus* adultos y *H. incongruens*. Finalmente con el menor contenido *A. glabra*.

Tabla 4. Contenido proteínico de las especies de cladóceros empleados como presas. El número de asteriscos indica el orden de relevancia en cuanto al contenido de proteína de las especies de cladóceros analizadas.

Especie	% Proteína
<i>A. glabra</i>	11.11
<i>S. vetulus</i> n.	30.75
<i>C. dubia</i> **	41.26
<i>D. pulex</i> j. ***	33.79
<i>M. macrocopa</i> *	52.59
<i>H. incongruens</i>	19.36
<i>S. vetulus</i>	30.18



En cuanto al contenido calórico de las presas (Tabla 5), se encontraron también variaciones que van de 5.68 a 10.23 Kcal / g de muestra. En este caso *S. vetulus* adultos presentaron el mayor contenido calórico (lo que concuerda con el tamaño de los organismos), seguido por *M. macrocopa* y *C. dubia*. Posteriormente, encontramos a *D. pulex* juveniles y *A. glabra* con contenidos muy similares y por último con los mínimos valores a *H. incongruens* y *S. vetulus* neonatos (a diferencia de *S. vetulus* adultos que son organismos grandes y en el caso de los ostrácodos, aunque también son de talla considerable su contenido energético fue muy bajo).

Tabla 5. Contenido calórico de las especies de cladóceros empleados como presas. El número de asteriscos indica el orden de relevancia en cuanto al contenido de proteína de las especies de cladóceros analizadas.

Especie	Kcal / g de muestra
<i>A. glabra</i>	6.34
<i>S. vetulus</i> n.	5.68
<i>C. dubia</i> ***	7.22
<i>D. pulex</i> j.	6.42
<i>M. macrocopa</i> **	7.24
<i>H. incongruens</i>	5.78
<i>S. vetulus</i> *	10.23

La relación de los contenidos proteínicos y calóricos de las presas con sus tallas (Fig. 24) muestra una tendencia positiva. La relación del porcentaje de proteína de las primeras 5 especies con respecto a su tamaño muestra una relación positiva intensa. Sin embargo, cuando se agregan a la relación las especies de mayor talla (*H. incongruens* y *S. vetulus* adultos), dicha relación disminuye. En cambio, en la relación entre el contenido calórico y la talla de las presas las relaciones observadas son positivas aunque sean agregadas las especies más grandes.

## DISCUSION

El cladóceros más pequeño, *A. glabra*, fue una presa preferida en la dieta de las crías de *A. splendens* únicamente al principio del estudio lo que probablemente se debió a que es una especie poco conspicua, de pequeña talla y de comportamiento bentónico que la hace poco atractiva a los peces. Sih y Moore (1990) han sugerido que en muchos casos el comportamiento de la presa puede ser importante para que el depredador decida comerla o no. Adicionalmente, durante las primeras semanas el tamaño de la boca de los peces y su poca habilidad para perseguir presas rápidas

hicieron que esta especie junto con *S. vetulus* fuera preferida en la dieta y posteriormente disminuyera su consumo. Esto es, presas de pequeño tamaño, de poca o baja movilidad resulta en relativamente altos éxitos de captura por el depredador (Confer y Blades, 1975).

La preferencia de *M. macrocopa* y *C. dubia* durante la cuarta semana de experimento, ya nos indica que los peces empiezan a ser selectivos evitando a las presas pequeñas ó con espinas y prefiriendo a las presas de tamaño mediano que además son las que tienen los mayores contenidos de proteína y energía. Por su parte, dado que *D. pulex* únicamente fue consumida al inicio del experimento puede deberse a que estos cladóceros, aún siendo juveniles, ya cuentan con una espina caudal lo que seguramente llevó a los peces a reconocer a esta especie y por lo tanto a evitarla en su alimentación, aún cuando su contenido de proteína es elevado (DeVries, *et al.*, 1998; Escalera-Vázquez *et al.*, 2004).

El hecho que *M. macrocopa* sea una especie preferida por las crías desde el inicio de la alimentación exógena y se convierta en la presa ideal por excelencia es una situación que concuerda perfectamente con lo hallado por otros autores y nos habla de que esta especie, que además es de rápido crecimiento poblacional y que puede ser cultivada con diversos alimentos, es útil para el cultivo de diversas especies de larvas de peces y además puede emplearse desde que la larva inicia su alimentación exógena (Zaret, 1980; Domínguez-Domínguez, 2002; Peredo, 2002, Escalera, 2004; Peña-Aguado, 2005).

Para un crecimiento máximo, los peces jóvenes requieren alrededor de 50% de proteína en su alimentación (Pillay, 1997). Razón por la cual el cladóceros *M. macrocopa* en todos o en la mayoría de los estudios donde se incluye (Nandini y Sarma, 2000; Domínguez-Domínguez *et al.*, 2002; Sarma *et al.*, 2003; Escalera-Vázquez *et al.*, 2004; Morales-Ventura *et al.*, 2004; Peredo-Álvarez *et al.*, 2004), siempre es una especie ampliamente consumida por los peces ya que tiene un valor muy alto de proteína incluso mayor que el alimento seco prefabricado empleado en los experimentos del capítulo anterior.

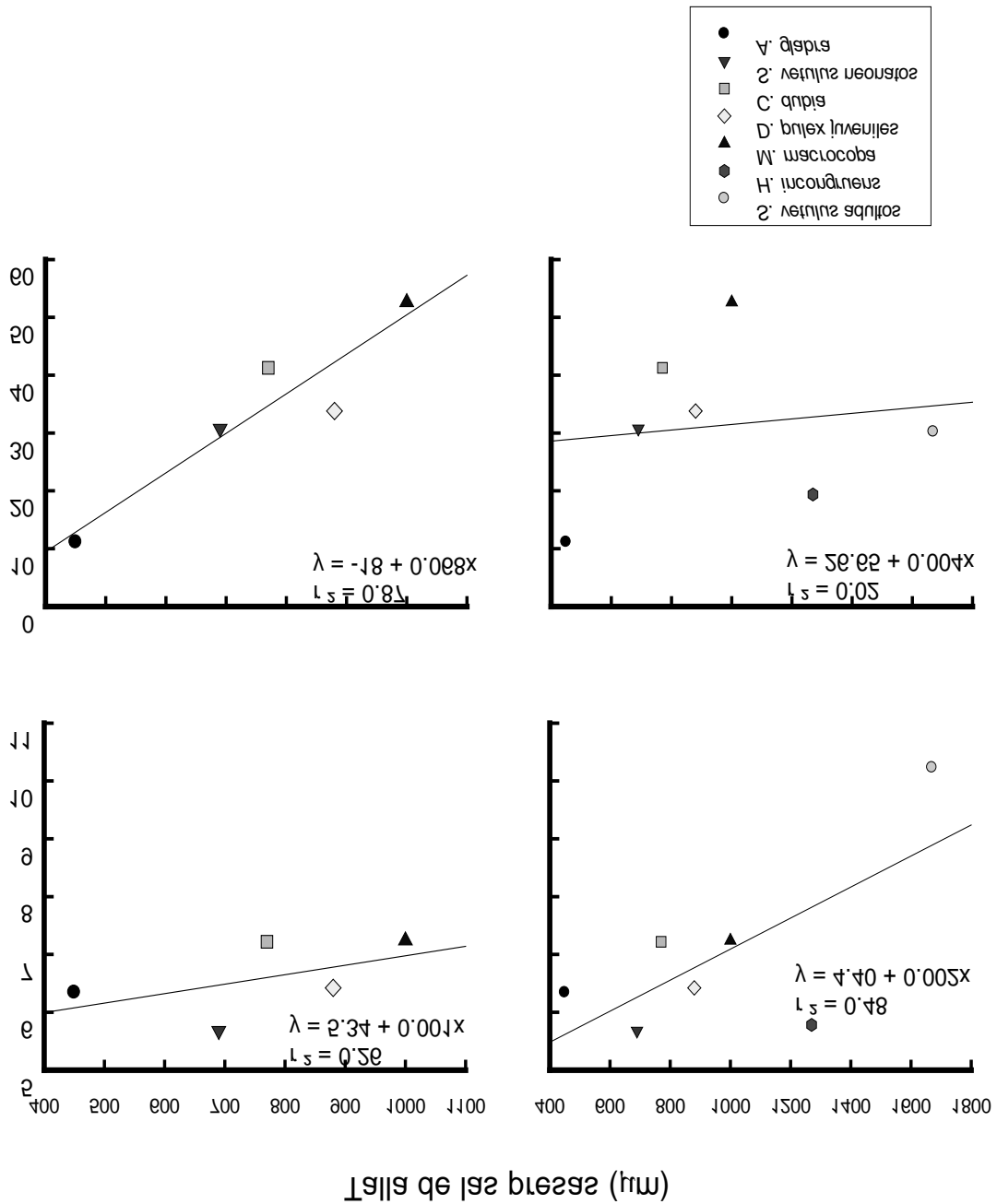


Fig. 24. Relación encontrada entre la talla de las especies presas y su contenido proteínico (arriba) y calórico (abajo). Las gráficas de la izquierda muestran la relación con las primeras 5 especies (que fueron las mayormente usadas en los experimentos del presente trabajo), y las de la derecha incluyen a todas las especies (incluyendo las mas grandes que no fueron usadas en algunos experimentos).

Otro aspecto de gran importancia considerado como primordial en la alimentación es el posible aporte energético de las presas (Holling, 1966; Charnov, 1976; Gerking, 1994; Zaret, 1980; Greene, 1983; Stephens y Krebs, 1992; Helfman, 1994). De hecho es el principal aspecto a considerar en los modelos de la dieta óptima, donde se menciona que los organismos en el momento de buscar su alimento preferirán presas que aporten la mayor cantidad de energía con el mínimo esfuerzo para conseguirlas y en éste sentido las presas con el mayor aporte resultaron *S. vetulus* adultos y *M. macrocopa*, pero como *S. vetulus* tiene un gran tamaño la especie ideal para las crías nuevamente resulta ser *M. macrocopa*.

## CONCLUSIONES

Las preferencias de presas de las crías de *A. splendens* durante las primeras semanas de vida, están directamente relacionadas con el tamaño de los peces y con el tamaño de su boca. Se confirmó que la preferencia planctívora es proporcional al tamaño de la presa. Sin embargo, también se observó que si las presas tienen el tamaño óptimo para ser consumidas pero presentan estructuras de defensa o un comportamiento muy evasivo, el depredador va a optar por evitarlas ya que requieren de un mayor esfuerzo para capturarlas. Es por ello que *M. macrocopa* resultó la especie preferida por definición y las demás son evitadas o consumidas en menor cantidad. *M. macrocopa* es una especie excelente para alimentar a larvas de peces incluso como alimento iniciador de la alimentación exógena, no solo por su gran aceptación por las larvas sino también por su elevada tasa de crecimiento poblacional y ciclo de vida corto, por sus movimientos muy activos y coloración que resultan atractivos a los peces y por su tamaño.

De acuerdo a los resultados encontrados, las especies zooplanctónicas de mayor calidad como alimento para las crías de *A. splendens* en cuanto a los contenidos de proteína y energía y a sus tallas, resultaron ser *M. macrocopa* y *C. dubia*. Sin considerar el tamaño de los organismos, las presas de mayor calidad son *S. vetulus* adultos, *M. macrocopa* y *C. dubia* resultados que concuerdan con lo hallado en capítulos precedentes. Es posible afirmar que durante las primeras semanas de vida, las crías se comportaron como depredadores generalistas dado que comieron las presas que pudieron capturar y al final del periodo, cambiaron para especializarse en las presas preferidas.

## **CAPITULO IV**

# ***CRECIMIENTO DE LAS CRÍAS DE Ameca splendens CON BASE EN DOS TIPOS DE DIETAS***

### INTRODUCCIÓN

El crecimiento es un componente principal en la ecología de los peces, especialmente durante la etapa temprana de vida (Sogard, 1994; Claramunt y Wahl, 2000), debido a que los individuos más pequeños son más susceptibles a los depredadores (Post y Evans, 1989) y tienen menos opciones a la hora de elegir sus presas dadas sus limitaciones morfológicas (Zaret, 1980). El crecimiento es uno de los procesos más complejos de los organismos. Representa el resultado neto de una serie de eventos fisiológicos y de comportamiento que se inician cuando el alimento es ingerido (Wootton, 1991). El crecimiento y la supervivencia de las larvas de peces están fuertemente influenciados por la disponibilidad del tipo apropiado de alimento, generalmente presas vivas (tamaño, forma, color, comportamiento, movilidad) de buena calidad y en cantidad apropiada (Rosenthal y Fonds, 1973; Sarma, 1991; Welker *et al.*, 1994; Nandini y Sarma, 2000). Se han hecho numerosos estudios sobre la edad y el crecimiento de los peces. Estos estudios han identificado un número de factores que tienen una función importante para determinar el crecimiento (Shoup *et al.*, 2007), entre ellos están los factores endógenos (componente genético) y los exógenos (ambientales). De los factores exógenos más importantes que controlan el crecimiento están tanto la calidad, la cantidad y el tamaño del alimento (Brett, 1979).

Específicamente, durante la primera alimentación, las larvas dependen generalmente de alimento vivo ya que se ha demostrado que cuando son mantenidas con alimentos secos muestran una reducción en su crecimiento y supervivencia debido generalmente a carencias nutrimentales (Dabrowski 1984; Dave 1989; Nandini y Sarma, 2000; Guillaume *et al.*, 2004; Wang *et al.*, 2005). Sin embargo, si tales requerimientos no son todavía conocidos, entonces es muy probable que el alimento no sea exactamente el indicado para la crianza de las larvas. Por otra parte, la presencia de presas inadecuadas en el medio donde habitan las larvas resultan consecuentemente en bajas tasas de forrajeo, crecimiento lento, pobre condición física e invariablemente altas mortalidades

(Puvanendran y Brown, 1999; Rabe y Brown, 2000). El riesgo de contaminación del medio es mucho mayor con alimentos secos que con las presas vivas. Este riesgo es mayor cuando las partículas se disgregan y se disuelven en el agua, comienza la proliferación de organismos dañinos y la degradación de la calidad del agua. La localización del alimento en depredadores visuales es principalmente con base en el movimiento de la partícula, característica que falta a los alimentos prefabricados. (Guillaume *et al.*, 2004).

Si la tasa de consumo de alimento es suficientemente alta, el pez podrá reunir la energía necesaria para su mantenimiento mediante la síntesis de tejidos nuevos. Estos tejidos pueden ser dirigidos hacia el crecimiento o enviados a la producción de gametos. El crecimiento y la reproducción son procesos complementarios, pero ambos dependen de la energía disponible y los nutrimentos adquiridos, mediante el comportamiento de aprovisionamiento de los peces. Dicha energía y nutrimentos son en la etapa larval, evidentemente, dirigidos hacia el principal destino que es el crecimiento (Wootton, 1991). Debido a su ontogénesis, las necesidades energéticas de las larvas son muy altas, razón por la cual deben alimentarse activamente (Guillaume *et al.*, 2004) e incrementar su capacidad de forrajeo de acuerdo a la talla alcanzada (Persson y Brönmark, 2002). El crecimiento de los peces, como ya se mencionaba, es el resultado del consumo de alimento, su asimilación y la construcción de su propio cuerpo, este proceso es específico para cada especie de pez. Los cambios en calidad y cantidad del alimento consumido por el pez afectan rápidamente su tasa de crecimiento (Nikolski, 1976; Brett, 1979).

El alimento es un factor determinante en el cultivo de peces particularmente durante las primeras semanas de desarrollo (Stouder *et al.*, 1994). Durante estas etapas, las más altas mortalidades son observadas y muy probablemente son debidas a limitantes en su morfología y fisiología, el incipiente desarrollo de glándulas digestivas no permite una adecuada digestión y asimilación de dietas artificiales (Watanabe y Kiron, 1994). Estos aspectos han promovido el uso de alimentos vivos en la acuicultura, siendo los rotíferos los más usados debido a su tamaño y propiedades nutrimentales. Sin embargo, en peces que nacen con una talla considerable, el uso de éstos organismo queda restringido a unas pocas semanas de vida de los peces o incluso no los consumen e inician directamente con cladóceros (Figueroa-Lucero *et al.*, 2004).

El crecimiento de los peces jóvenes ha sido estudiado a temperatura constante y bajo condiciones de laboratorio por diversos autores expresado, generalmente, en términos de ganancia en peso (Wooton, 1991). Por cortos periodos de tiempo, el crecimiento puede describirse mediante una curva exponencial. La curva exponencial puede usarse también para describir cualquier secuencia de crecimiento, dividiendo el mismo en segmentos cortos de tiempo (Ricker, 1979). La forma más conveniente para conocer el crecimiento de un pez, es registrando la tasa específica de crecimiento mediante sucesivos intervalos de tiempo. Las relaciones entre la longitud y el peso de los peces en una población determinada pueden ser analizadas midiendo, tanto la longitud como el peso del mismo pez repetidamente a través de su ciclo de vida, o midiendo los mismos parámetros pero de una muestra tomada de la población en un tiempo en particular. Las relaciones entre el peso (P) y la longitud (L) típicamente se representan por una ecuación de tipo potencial:  $P = aL^b$  donde a y b son constantes, generalmente estimadas con un análisis de regresión, P = peso del individuo y L = longitud del organismo (Wooton, 1991). Si el pez mantiene la misma forma, su crecimiento es isométrico y el exponente b toma un valor de 3. Un valor significativamente mayor o menor de 3 indica crecimiento alométrico. Un valor menor a 3 muestra que el pez es ligero para su longitud con forme va creciendo, un exponente mayor a 3 indica que el pez se esta haciendo pesado para su longitud con forme éste crece (Granado, 1996).

El peso corporal y la ganancia en peso son dos factores importantes que influyen en la entrada de alimento a los peces. Por lo cual, un paso importante para estimar los requerimientos alimentarios es predecir la ganancia en peso en un periodo de tiempo dado y bajo ciertas condiciones controladas. La expresión más comúnmente empleada es la tasa instantánea de crecimiento, también conocida como tasa específica de crecimiento (TEC) (Ricker, 1979; Houlihan *et al.*, 2001).

#### Hipótesis particular:

Si las crías de *A. splendens* reciben alimento vivo, de buena calidad y en cantidad suficiente durante las primeras semanas de vida, entonces se esperaría que tuvieran un mayor crecimiento somático y mayor supervivencia que crías alimentadas con un alimento seco prefabricado que probablemente no cuente con todos los requerimientos nutrimentales de los peces.

### Objetivo particular:

Determinar si el tipo de alimento: vivo (*M. macrocopa*) ó prefabricado influye en el crecimiento y supervivencia de las crías de *A. splendens* administrado desde el nacimiento hasta las 8 semanas de vida.

## DETERMINACIÓN DE CRECIMIENTO SOMÁTICO

Para conocer el crecimiento somático y la supervivencia de las crías de *A. splendens*, se probaron dos diferentes dietas i) dieta monoespecífica del cladóceros *M. macrocopa* adultos (MOI) y ii) dieta con alimento prefabricado (FAB) (Tetra min, large tropical flakes, Tabla 6).

Como se mencionó en la parte de materiales y métodos generales del capítulo I, no se encontraron organismos en el lugar de donde originalmente proceden los peces que se pudieran emplear en los experimentos, razón por la cual se decidió ocupar los que se cultivan en el laboratorio. Adicionalmente, con base en los resultados encontrados en los capítulos precedentes se decidió emplear a la especie *Moina macrocopa* como alimento vivo en el presente capítulo.

Tabla 6: Composición del alimento comercial marca Tetra Min, (Large tropical flakes).

Proteína cruda	48	% mínimo
Grasa cruda	8	% mínimo
Fibra cruda	2	% máximo
Humedad	6	% mínimo
P	1	% mínimo
Vit. A	1500	UI / Kg mínimo
Vit. D3	1400	UI / Kg mínimo
Vit. E	140	UI / Kg mínimo
Niacina	700	mg / Kg mínimo
Vit. B12	110	µg / Kg mínimo
Colina	2100	mg / Kg mínimo
Vit. C	387	mg / Kg mínimo
Ácidos grasos Ω3	8000	mg / Kg mínimo



Se midieron 45 crías recién nacidas para determinar su longitud patrón inicial, el tamaño de la boca y el peso, posteriormente se depositaron aleatoriamente 5 crías en peceras de 1 litro y la dieta correspondiente (2 tratamientos X 3 repeticiones).

Los experimentos se condujeron a una temperatura de  $23 \pm 2^\circ\text{C}$ , aireación constante y alumbrados con luz difusa fluorescente (14:10 L:O). Alrededor del 25% del agua se cambió diariamente y alimento fresco se agregó *ad libitum*, después de remover organismos muertos y materia fecal. Los peces se midieron cada semana hasta el final del periodo (8 semanas). Se determinó la supervivencia de las crías a partir de los datos registrados cada semana (Mookerji y Rao, 1994).

La longitud estándar y el ancho de la boca de las crías se midieron cada semana empleando un Vernier digital y el peso se determinó con una balanza analítica (Irwin *et al.*, 2002; Domínguez-Domínguez *et al.*, 2002; Sarma *et al.*, 2003; Escalera-Vázquez *et al.*, 2004). Se graficaron los resultados para conocer el comportamiento del crecimiento durante todo el periodo experimental. La relación entre la longitud y el peso se estimó de acuerdo al modelo descrito:  $P = aL^b$ . Por otra parte, debido a que el crecimiento es registrado con base en un periodo definido de tiempo y para medirlo apropiadamente se usó la tasa específica de crecimiento (TEC):

$$\text{TEC} = (\ln P_2 - \ln P_1) / t \times 100 \quad \text{donde :}$$

$P_1$  = Peso inicial

$P_2$  = Peso final

t = tiempo

De igual manera se calculó para la longitud.

Finalmente, mediante el modelo de crecimiento de Von Bertalanffy se determinó la velocidad de crecimiento en longitud de los peces de cada dieta (Ricker, 1979; Phelps, 1989; Wootton, 1991). Se empleó la siguiente ecuación:

$$L(t) = L_\omega (1 - e^{-K(t-t_0)}) \quad \rightarrow \quad L(t) = L_\omega [-\ln(1 - L(t) / L_\omega)] \quad \text{donde:}$$

$L_\omega$  = Talla media de un pez muy viejo ó Longitud asintótica = 90 mm (Miller y Fitzsimons, 1971; Williams *et al.*, 1989; Williams y Miller, 1990).

$K$  = Parámetro de curvatura ó la rapidez con que el pez alcanza  $L_{\infty} = b$  Obtenida por regresión lineal de los gráficos de longitud-peso.

$t_0$  = Parámetro de condición inicial ó talla cero =  $-a/b$

Los resultados se analizaron mediante el análisis de varianza para determinar las diferencias significativas ( $\alpha= 0.05$ ), prueba "t student" para datos independientes y pruebas *post-hoc* (DVS) en casos significativamente diferentes (Sokal y Rohlf, 1995, Daniel, 1996; Zar, 1999), También se realizó un análisis de curvas coincidentes (Haddon, 2001) para comparar el crecimiento obtenido. Se emplearon los programas de cómputo Statistica (Ver. 5.0) y Sigma Plot (Jandel, Ver. 5.0, 1999) para la preparación de gráficas.

## RESULTADOS

En el presente estudio, encontramos que cuando se observan los gráficos de crecimiento (Figs. 25 y 26), se puede apreciar claramente que las crías que se alimentaron con MOI (*M. macrocopa*) presentaron un intervalo de crecimiento mayor tanto en longitud como en peso (14 - 26 mm y 0.05 - 0.26 g) que los del FAB (alimento seco prefabricado) (16 - 23 mm y 0.05 - 0.21 g). Cabe resaltar que las curvas de crecimiento son de tipo potencial y no sigmoideo debido a que el periodo considerado es únicamente el larval donde el crecimiento es acelerado y no considera a los adultos donde el crecimiento es más lento. El crecimiento de las larvas de *A. splendens*, denotado como el aumento en peso y talla de los organismos presentó una relación directa, así como también entre la longitud y el tamaño de la boca. Al hacer las regresiones, encontramos que el valor del coeficiente  $b$ , tanto para los organismos que se alimentaron con MOI (2.95) como para los que consumieron FAB (2.89) no resultó ser significativamente diferente (ANEXO V, PRUEBA "t de student", Tabla XXII, Análisis de curvas coincidentes, Tabla XXIII).

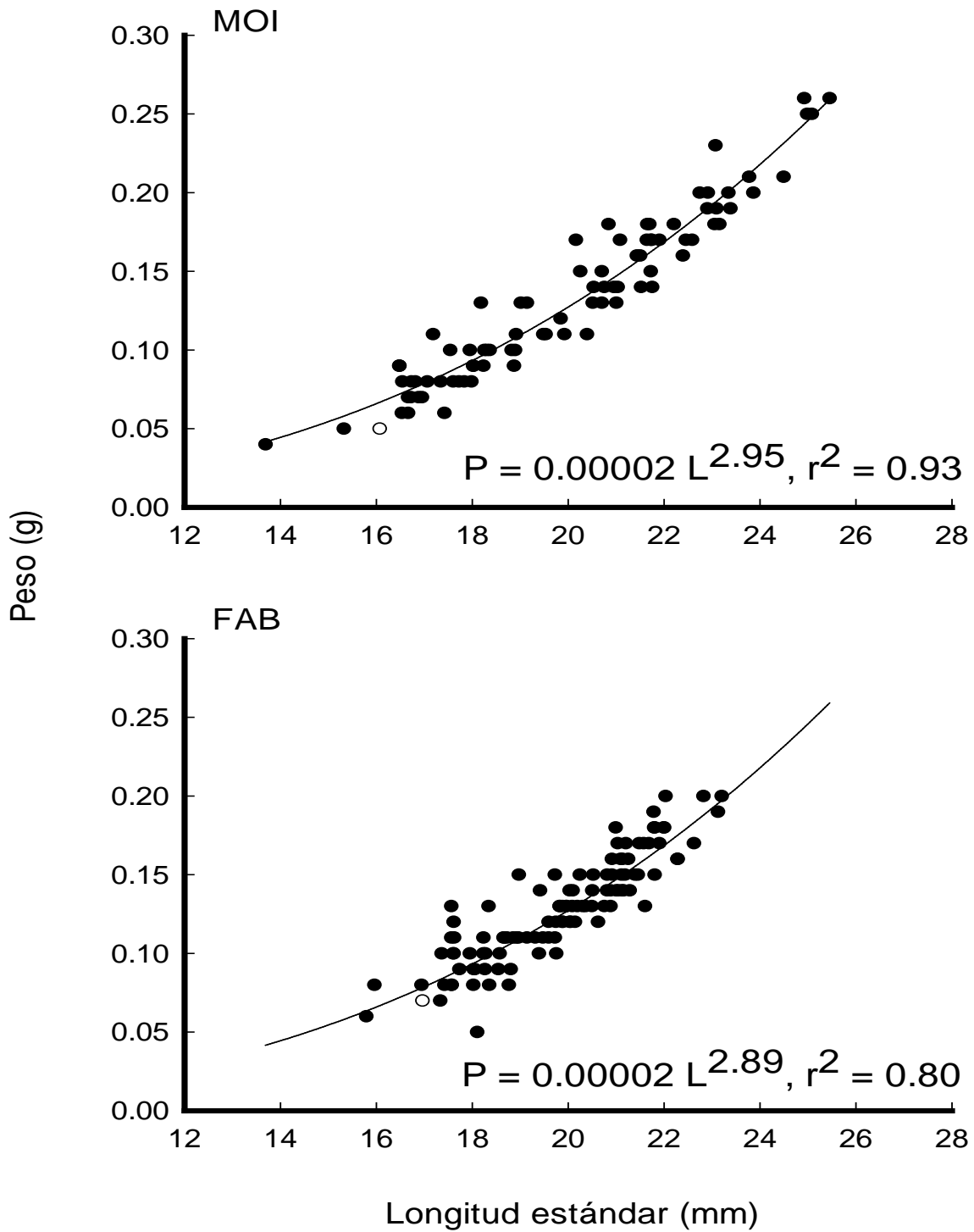


Fig. 25. Relación Longitud-Peso de las crías *A. splendens* observada con dos dietas diferentes: MOI = *M. macrocopa* adultos y FAB = Alimento prefabricado.

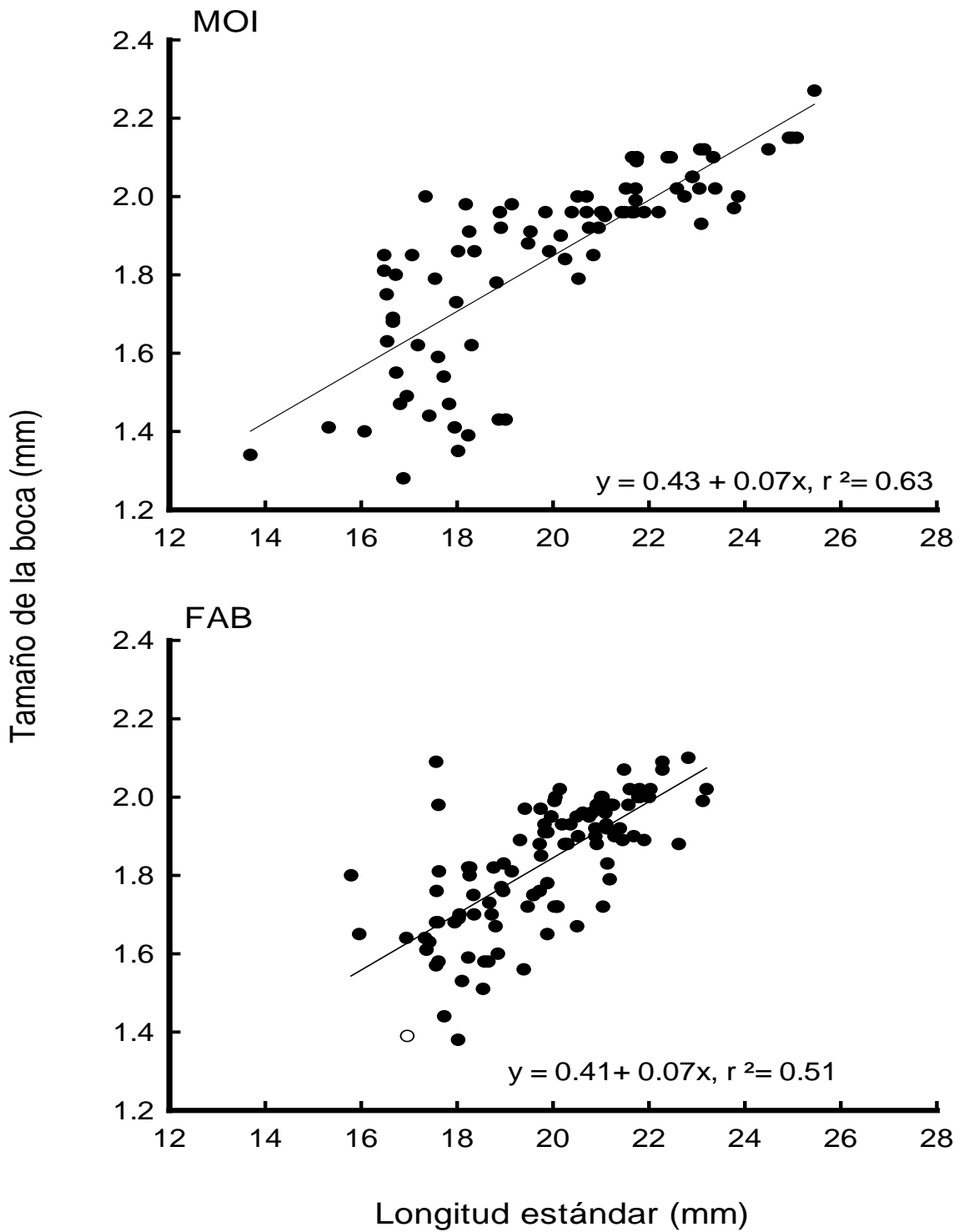


Fig. 26. Relación entre la longitud estándar y el tamaño de la boca de las crías *A. splendens* observada con dos dietas diferentes: MOI = *M. macrocopa* adultos y FAB = Alimento prefabricado.

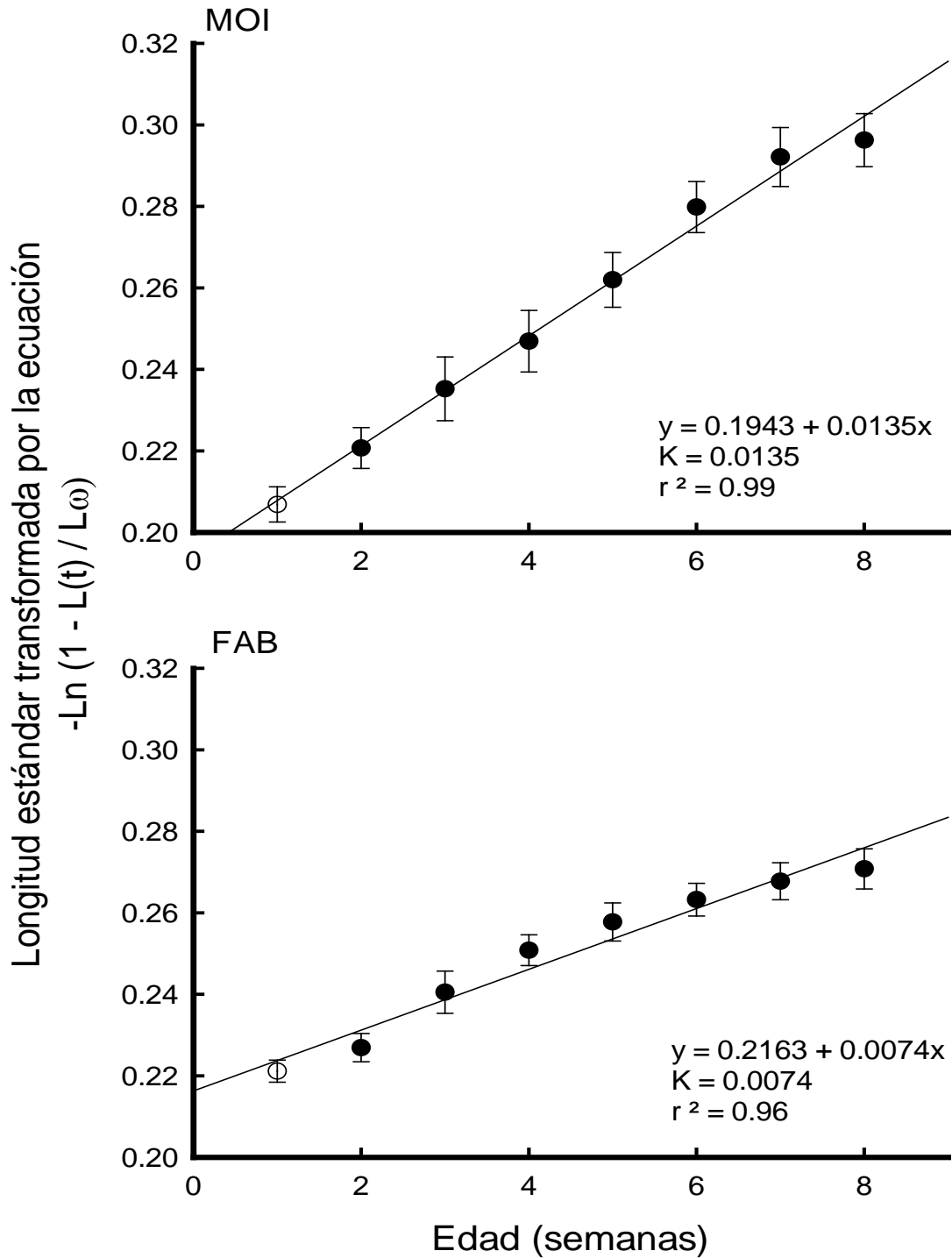


Fig. 27. Modelo de Von Bertalanffy con los datos de crecimiento de las crías *A. splendens* alimentadas con dos dietas: MOI = *M. macrocopa* adultos y FAB = Alimento prefabricado. Cada punto representa el promedio de al menos 10 mediciones. K = Velocidad de crecimiento.

Tabla 7: Tasa específica de crecimiento (TEC) en longitud (L) y en peso (P) semanal y total de las crías *A. splendens* alimentadas con dos dietas diferentes.

EDAD (SEMANAS)	ALIMENTO VIVO		ALIMENTO SECO	
	TEC L (%)	TEC P (%)	TEC L (%)	TEC P (%)
1				
2	6.13	47.84	2.29	33.28
3	5.78	0	5.25	1.27
4	3.98	10.56	3.76	8.48
5	5.08	8.72	2.35	3.80
6	5.95	26.60	1.81	7.19
7	3.73	14.56	1.48	3.30
8	1.25	-1.81	1.03	8.26
<b>TOTAL</b>	<b>3.99</b>	<b>13.31</b>	<b>2.25</b>	<b>8.20</b>

En lo que corresponde a la tasa específica de crecimiento semanal (TEC) (Tabla 7) encontramos que no se presentaron diferencias significativas entre los tipos de dietas (ANEXO V, ANDEVA  $p < 0.05$ , Tabla XXIV). Por otra parte, se apreció que las TEC L semanales tienen una tendencia a ir disminuyendo conforme aumentó la edad de los peces; a diferencia de las TEC P. Por otra parte, las tasas totales de crecimiento (TEC L y P) fueron en general mayores para los peces que recibieron la dieta de alimento vivo. Por ejemplo, la TEC P lograda con la dieta de *M. macrocopa* fue 60% más alta que la alcanzada con el alimento seco.

Con respecto al modelo de Von Bertalanffy (Fig. 27), se determinó que los peces que recibieron la dieta MOI crecieron con mayor rapidez ( $K = 0.0135$ ) que los de la dieta FAB ( $K = 0.0074$ ). La supervivencia observada al final del estudio fue de 87% con las crías que recibieron el alimento seco y del 67% para las del alimento vivo.

## DISCUSIÓN

En el presente estudio, hallamos que aunque el crecimiento de las crías con el alimento vivo (MOI) fue ligeramente mayor que con el alimento seco (FAB), no hubo diferencias estadísticamente significativas. Sin embargo, diversos autores (Dabrowski 1984; Dave 1989; Nandini y Sarma, 2000)

han demostrado lo contrario. Existe la posibilidad de que al hacer la comparación de curvas coincidentes exista una falla pues el Solver del programa Excell considera como  $L_{\infty}$  la talla máxima de las crías y no la talla de un pez viejo como está citado en la literatura (Ricker, 1979; Phelps, 1989; Wootton, 1991). Aspecto que requerirá mayor atención en estudios posteriores donde se trabaje con larvas de peces.

Se ha observado con diversas especies de peces vivíparos como *A. splendens*, que la el tamaño de la boca y la talla del organismo al nacer son grandes en comparación con peces ovíparos lo que les permite tener una mayor variedad de presas en su dieta y donde cladóceros como *M. macrocopa* que son de un tamaño considerable son bien aceptados y consumidos desde el nacimiento (Domínguez-Domínguez *et al.*, 2002; Peredo, 2002; Arias, 2004; Escalera-Vázquez *et al.*, 2004).

También, se observó que el tamaño de la boca va aumentando a la par de la talla del pez permitiéndole consumir presas más grandes, más activas y con mayor dificultad para ser capturadas (Rosenthal y Hempel 1970; Zaret, 1980). Lo anterior se ve confirmado con el valor del parámetro  $b$  para ambas dietas ya que presentó valores muy cercanos a 3, por lo que puede decirse que las crías crecieron de manera isométrica (Granado, 1996).

Resulta interesante señalar la distribución de los puntos en la figura 26, tanto para los organismos alimentados con *M. macrocopa* como los que recibieron el alimento seco, donde se observa una alineación de puntos de forma vertical al eje de las X que muestran que el tamaño de boca de las crías es muy variable al principio del estudio y para el final del mismo se vuelve relativamente uniforme. Este comportamiento es una estrategia poblacional donde las crías al nacer y tener gran variabilidad en el tamaño de sus bocas tienen mayor posibilidad de alimentarse de presas de diferentes tamaños con lo que aumentan sus oportunidades de supervivencia y disminuyen la competencia intraespecífica. Al crecer los organismos, se vuelven más hábiles y su tamaño de boca ya no es una limitante para seleccionar presas por lo que la variabilidad en los tamaños de la boca se reduce significativamente. Lo anterior es posible observarlo en los trabajos de Domínguez-Domínguez *et al.*, (2002), Escalera-Vázquez (2004) y Chaparro (2007).

La tasa específica de crecimiento semanal, nuevamente, no presentó diferencias significativas entre ambas dietas tanto para la longitud como para el peso. Sin embargo, para las TEC L en ambos casos muestran la tendencia a ir disminuyendo, en cambio las TEC P muestran un comportamiento errático. Lo anterior nos lleva al hecho de que los peces crecen rápidamente después de su nacimiento y posteriormente este crecimiento se vuelve más lento (Ricker, 1979; Phelps, 1989; Wootton, 1991). En el caso del peso, y a diferencia de la longitud, los peces según su entrada de alimento pueden engordar o adelgazar a cualquier edad lo que explicaría las tendencias observadas (Egea *et al.*, 2002). Los estudios han demostrado que los cambios en las tasas de crecimiento a menudo ocurren por cambios en la dieta debidos a la ontogenia (Larkin *et al.*, 1957; Mittelbach, 1981; Osenberg *et al.*, 1988). Por otra parte, es probable que deficiencias en algunos nutrimentos necesarios para el desarrollo de las crías en el alimento FAB hayan sido la razón de las bajas tasas de crecimiento (Wang *et al.*, 2005). Las tasas totales tanto para longitud como para el peso indican, absolutamente, mayor crecimiento con alimento vivo que con el seco, aún cuando no son significativamente diferentes (García, 2000) y ello se confirma con el valor de K, que es la velocidad con que crecen los peces, que evidentemente fue mayor para los organismos que recibieron el alimento vivo.

La supervivencia registrada de las crías de *A. splendens* en el presente experimento fue mayor para los organismos mantenidos con el alimento seco, pero estos resultados no son debidos propiamente al alimento, ya que los organismos saltaban de los acuarios y ya no eran repuestos por otros. Por otra parte, cabe resaltar los efectos que produjo el alimento seco en los acuarios, dado que no todo el alimento era consumido una parte se sedimentaba y se descomponía dándole mal olor al agua y un aspecto turbio, lo que no ocurrió con el agua de los acuarios donde el alimento fueron los cladóceros que rápidamente eran consumidos (Jha *et al.*, 2007).

## CONCLUSIONES

La alimentación de los peces vivíparos, generalmente, es considerada muy fácil ya que los peces al nacer no son muy pequeños como los ovíparos y pueden mantenerse, en muchos casos, con alimentos procesados. Sin embargo, esto no es así ya que cada especie tiene sus propios requerimientos y limitaciones. En el caso de las crías de *A. splendens* los peces crecieron de forma similar con el alimento vivo y con el prefabricado.



Aún cuando los peces crecieron de forma similar con las dos dietas, es necesario determinar si a futuro el desarrollo físico de los organismos continuará siendo parecido y si la reproducción en ambos casos será exitosa y de igual magnitud.

Por otra parte, el uso de organismos zooplanctónicos como alimentos iniciadores, aunque requieren de la inversión de tiempo, trabajo, infraestructura y otros requerimientos para cultivarlos, conlleva mayores beneficios que el uso de alimentos secos procesados. Además de que los alimentos procesados son caros, no son consumidos totalmente por lo que enturbian el agua y son medios propicios para el crecimiento de hongos y bacterias que más adelante serán causa de enfermedades y finalmente de elevadas mortalidades.

## ***DISCUSION GENERAL***

La ecología alimentaria de las larvas de peces vivíparos es un área, que a pesar de estar poco estudiada, reviste gran interés si la especie de pez es una especie nueva o poco conocida, si es de importancia comercial o si esta en peligro de extinción, ya que la etapa larval es la más difícil de superar debido a que presenta las más altas mortalidades debido al desconocimiento de los requerimientos nutrimentales mínimos e incluso de las especies que sirven como alimento en el medio natural o bajo condiciones controladas.

Un hecho muy conocido en estudios realizados sobre el cultivo de larvas de peces es la limitación que existe para tener disponible el alimento apropiado, en las cantidades necesarias y en el tiempo oportuno (Opuszynski *et al.*, 1984; Ludwig, 1993; Domínguez-Domínguez, 2002; Milstein *et al.*, 2006). El alimento vivo es considerado, generalmente, como el más apropiado debido a que es un alimento completo que genera respuestas de comportamiento por parte de las larvas como son el nado activo, el desarrollo de habilidades para capturar a las presas (características esenciales para un futuro crecimiento, supervivencia y reproducción), también se considera nutritivamente adecuado ya que contiene las proteínas y ácidos grasos necesarios para un buen desarrollo y, a diferencia de los alimentos procesados, no contamina y no enturbia el agua donde se encuentran los peces. Al ser el alimento encontrado normalmente en los cuerpos de agua tiene una alta digestibilidad y altas

Aún cuando los peces crecieron de forma similar con las dos dietas, es necesario determinar si a futuro el desarrollo físico de los organismos continuará siendo parecido y si la reproducción en ambos casos será exitosa y de igual magnitud.

Por otra parte, el uso de organismos zooplanctónicos como alimentos iniciadores, aunque requieren de la inversión de tiempo, trabajo, infraestructura y otros requerimientos para cultivarlos, conlleva mayores beneficios que el uso de alimentos secos procesados. Además de que los alimentos procesados son caros, no son consumidos totalmente por lo que enturbian el agua y son medios propicios para el crecimiento de hongos y bacterias que más adelante serán causa de enfermedades y finalmente de elevadas mortalidades.

## ***DISCUSION GENERAL***

La ecología alimentaria de las larvas de peces vivíparos es un área, que a pesar de estar poco estudiada, reviste gran interés si la especie de pez es una especie nueva o poco conocida, si es de importancia comercial o si esta en peligro de extinción, ya que la etapa larval es la más difícil de superar debido a que presenta las más altas mortalidades debido al desconocimiento de los requerimientos nutrimentales mínimos e incluso de las especies que sirven como alimento en el medio natural o bajo condiciones controladas.

Un hecho muy conocido en estudios realizados sobre el cultivo de larvas de peces es la limitación que existe para tener disponible el alimento apropiado, en las cantidades necesarias y en el tiempo oportuno (Opuszynski *et al.*, 1984; Ludwig, 1993; Domínguez-Domínguez, 2002; Milstein *et al.*, 2006). El alimento vivo es considerado, generalmente, como el más apropiado debido a que es un alimento completo que genera respuestas de comportamiento por parte de las larvas como son el nado activo, el desarrollo de habilidades para capturar a las presas (características esenciales para un futuro crecimiento, supervivencia y reproducción), también se considera nutritivamente adecuado ya que contiene las proteínas y ácidos grasos necesarios para un buen desarrollo y, a diferencia de los alimentos procesados, no contamina y no enturbia el agua donde se encuentran los peces. Al ser el alimento encontrado normalmente en los cuerpos de agua tiene una alta digestibilidad y altas

tasas de captura debido al movimiento natural de los microorganismos (Lubzens *et al.*, 1984; Sarma, 1991; Rao, 2003).

El estudio de la ecología alimentaria involucra varios aspectos relacionados directamente con la morfología y el desarrollo de las larvas, como también y en gran medida con el tipo de presas que se van a usar como alimento. La morfología de las larvas es de suma importancia, ya que ésta va a determinar fuertemente que tipo de alimentos puede el organismo consumir así como los hábitos alimentarios que tiene que ir adquiriendo el pez de acuerdo a su propio desarrollo. Es decir, si la larva en cuestión tiene cierto tipo y tamaño de boca va a consumir diferentes presas que otra larva con diferentes características, como por ejemplo una boca en posición dorsal o ventral; de igual forma son importantes todas las características físicas de cada organismo y de los cambios que se van presentando con el desarrollo. Diferencias importantes son observadas cuando se trata de peces vivíparos y ovíparos, ejemplos de ello son la talla al nacer donde los primeros son, generalmente, de mayor talla (< 1 mm) que los segundos y por consiguiente el tamaño de boca es también diferente, factor que limita claramente el tamaño de las presas que pueden ser consumidas (Bone y Marshal, 1982; Rao, 2003; Botero, 2004; Morales-Ventura *et al.*, 2004). Otra diferencia importante es la presencia o ausencia de saco vitelino, generalmente los peces ovíparos al nacer no han terminado su desarrollo físico (apertura de boca y ano) por lo que no pueden consumir alimento exógeno, en cambio los vivíparos inmediatamente después de nacer deben iniciar la búsqueda intensiva de alimento para con ello elevar su supervivencia e iniciar su crecimiento (Zaret, 1980; Lazzaro, 1987).

Por otra parte, el tipo de presas tiene también su importancia en la ecología alimentaria. Las características de las posibles presas son su talla, coloración, estructuras de defensa, comportamiento y forma de vida, además de los parámetros como son tasa de crecimiento, densidad máxima, día de densidad máxima, así como también la facilidad o dificultad para poder cultivarlos en grandes cantidades a nivel de laboratorio o planta de producción. Todas estas características son importantes ya que los peces van a requerir del tipo y cantidad de presas apropiadas en el momento en que tengan la capacidad y las habilidades para poder consumirlas, si el alimento no está disponible entonces se corre el riesgo de que padezcan hambre, lleguen al punto de no retorno y finalmente mueran (Lazzaro, 1987; Peña, 2003; Botero, 2004; Milstein *et al.*, 2006).

Durante el presente trabajo, se revisó el comportamiento alimentario y el crecimiento de las crías de *A. splendens* en relación al tipo de presas empleadas como alimento. Se determinó que estos organismos tienen la capacidad de alimentarse de cualquiera de las especies usadas excepto de rotíferos. Las crías iniciaron su alimentación con presas de talla que oscila entre los 450 y los 1000  $\mu\text{m}$  ya que el tamaño de su boca es de alrededor de 1 mm. Las presas de talla mayor a 1000  $\mu\text{m}$  fueron consumidas después de la tercera o cuarta semana de edad. También el número de eventos ocurridos entre los peces y sus presas se fueron incrementando con el paso de las semanas y el desarrollo de los peces. En cuanto al éxito de captura y la probabilidad de ingestión, nuevamente se apreció que con las presas de tallas menores a 1000  $\mu\text{m}$  se presentaron los valores más altos. Situación que va modificándose directamente en relación con la talla de los peces y el tamaño de la boca (Gerking, 1994). Es interesante señalar, que los peces aun cuando empezaron a alimentarse de presas grandes, después de algunas semanas de nacidos el consumo de presas tan pequeñas como *A. glabra* continuó incluso después de la novena semana, situación que ocurre con otros godeidos que continúan comiendo rotíferos varias semanas después de nacidos cuando el tamaño de la boca les permite comer alimentos mas grandes (Domínguez-Domínguez *et al.*, 2002).

Otro hecho interesante que se observó fue la gran variabilidad en el tamaño de la boca de las crías recién nacidas y que conforme crecieron el tamaño de la boca fue haciéndose más uniforme entre ellas. Este hecho se relaciona con la presencia en el medio natural de presas con diferentes características (tamaño, forma, color, estructuras de defensa y otras) y densidades. Si hay una variabilidad en el tamaño de la boca, los peces podrán alimentarse de presas de diversos tamaños y tendrán mayor oportunidad de sobrevivir sin competir entre ellos. Posteriormente al crecer, esta característica ya no es una limitante, se va haciendo semejante entre los organismos de la población.

En lo correspondiente a la densidad de presas necesarias para el mantenimiento óptimo de las crías, encontramos que la respuesta funcional es un indicador confiable de las cantidades requeridas de cada especie presa por las crías con respecto al avance en el tiempo, ello es debido a que la cantidad de presas consumidas está en función de diversos factores, entre ellos están la edad y el nivel de hambre del pez, así como el tamaño y la densidad de las presas (DeMott, 1993). La respuesta funcional tipo II es la habitualmente encontrada en casi cualquier tipo de organismos. Es

muy útil el conocer el tipo de respuesta funcional ya que con ella es posible determinar, las densidades óptimas y las máximas para alimentar a los peces cada semana durante las primeras después del nacimiento. Para *A. splendens*, estas densidades fueron de 8 ind. ml<sup>-1</sup> para *A. glabra* y de 2 ind. ml<sup>-1</sup> para las demás especies utilizadas, cantidades que deben ajustarse al periodo de tiempo dedicado por los peces a comer durante el día.

Debido a que las diferentes especies de cladóceros utilizadas son susceptibles de ser cultivadas en grandes cantidades, es posible emplearlas para criar a esta especie de godeido bajo condiciones controladas. La primera opción para alimentar a las crías es *M. macrocopa*, ya que fue bien aceptada desde el inicio de la alimentación, es muy vistosa, no tiene estructuras de defensa y es de crecimiento poblacional rápido, además de que puede ser mantenida con diferentes alimentos. Las siguientes opciones serán *S. vetulus* neonatos y *C. dubia*. Posteriores estudios sobre la supervivencia de las crías bajo condiciones naturales podrían ayudar en los esfuerzos de conservación de esta especie en peligro de extinción.

El estudio de las preferencias de presas por los peces marcó la interacción entre el depredador y su conjunto de presas donde el primero tiene para escoger una gama de tipos y tamaños de presas que van acordes también a su propio tamaño y desarrollo (Blaxter, 1986; Drost, 1987; Østergaard *et al.*, 2005). En este caso, durante las primeras 2 semanas de vida los peces consumieron todas las presas ofrecidas, lo que habla de que tuvieron la capacidad física y las habilidades necesarias para consumirlas y para reconocerlas, lo que les permitió posteriormente poder elegir a aquellas con las que tuvieron mayores tasas de encuentros, por sus movimientos, tamaño y coloración así como evitar a aquellas difíciles de capturar por su mayor actividad, sus hábitos bentónicos o a la presencia de estructuras de defensa y camuflaje (por ejemplo: caparazón translúcido o espina). También desarrollaron la habilidad para reconocer a aquellas presas que al capturarlas obtenían el mayor beneficio, esto es seleccionar presas como *M. macrocopa* y *C. dubia* que tienen los más altos contenidos de proteína y energía, no tienen estructuras de defensa y su comportamiento de movimientos vigorosos las hace muy atractivas a los peces (Wootton, 1991).

Lo anterior, también se confirmó con el estudio de crecimiento de las crías usando para ello dos dietas, una compuesta únicamente por adultos de *M. macrocopa* (MOI) y la otra por un alimento

seco (FAB) de marca comercial donde, aunque no se observaron diferencias estadísticamente significativas, los peces crecieron ligeramente más y más rápido con el alimento vivo que con el procesado (52.6% y 48% de proteína respectivamente). En ambos casos los peces crecieron de manera isométrica.

Gran parte de los resultados encontrados es posible explicarlos con la teoría de forrajeo esto es, los peces no pueden elegir cuando se les presentan presas de una sola especie y comen lo que tienen enfrente según como lo van encontrando hasta reunir la cantidad de alimento que los sacie. En cambio, cuando tienen varias presas donde pueden elegir una ó varias, al principio cuando no las conocen comen de todo (generalistas) y después seleccionan a las que les van a dar el mayor beneficio tanto en contenido de proteína como de energía, aún cuando esto les requiera un mayor costo para capturar tales presas (especialistas). Esta puede ser la explicación de porqué en el capítulo de respuesta funcional, el consumo de *A. glabra* fue el más alto de todas las especies empleadas, dado que era el único alimento disponible en ese momento. En cambio, Juanes (1994) menciona que es energéticamente beneficioso capturar unas cuantas presas grandes que muchas pequeñas cuando el tamaño de boca no es una limitante y esto fue lo que ocurrió en el experimento de preferencia.

Cotidianamente, se incrementa el cultivo de especies que se usan como alimento vivo para larvas debido al incremento en la actividad acuícola, el estudio de nuevas especies, a que se conoce cada vez más sobre las características biológicas y requerimientos de los organismos y sus variaciones acorde a cada etapa de desarrollo, principalmente larvario; así como a la declaración de nuevas especies como amenazadas o en peligro de extinción. Precisamente, definir las necesidades alimentarias de las larvas ayudará a la planeación de dietas bien aceptadas por los organismos y que garanticen que cumplen con los requerimientos.

## ***CONCLUSIONES FINALES Y RECOMENDACIONES***

La ecología alimentaria de las crías de *A. splendens* desde su nacimiento hasta las 8 o 10 semanas de vida va cambiando conforme van creciendo y depende del tipo de presas que se les presenten. De acuerdo a la teoría de forrajeo y a los resultados encontrados, las crías de *A. splendens* al inicio de la alimentación exógena son depredadores generalistas, comen cada presa

conforme las van encontrando. Después esta situación va cambiando, al crecer los peces se vuelven, aparentemente, especialistas si la densidad y tipo de presas lo permite.

La respuesta funcional de las crías de *A. splendens* en presencia de las presas *A. glabra*, *S. vetulus* neonatos, *C. dubia*, *D. pulex* juveniles y *M. macrocopa* es predominantemente de tipo II.

Las densidades óptimas de presas a utilizar para mantener a las crías de *A. splendens* durante las primeras 8 semanas de vida son para *A. glabra*: 8 ind. ml<sup>-1</sup> y para las demás especies presa: 2 ind. ml<sup>-1</sup>. Esto se debe ajustar a las horas del día dedicadas por los peces a comer.

La ecología alimentaria de las crías de *A. splendens* con cada una de las especies zooplanctónicas utilizadas, se encontró de la siguiente manera:

Las crías de *A. splendens*, no consumen rotíferos.

*A. glabra* al ser la presa empleada con la menor talla y de comportamiento bentónico, presentó una baja tasa de encuentros con los peces al inicio del estudio. Posteriormente, los peces empezaron a capturarla con mayor intensidad y en mayor cantidad. Debido a su baja tasa de crecimiento poblacional, esta especie tarda en incrementar su densidad por lo que es difícil su cultivo masivo y no serviría para mantener a las crías por mucho tiempo.

*S. vetulus*, es una especie que presenta una gran diferencia en su tamaño entre los organismos muy jóvenes y los adultos. Hecho que se aprovechó para usarlo como el equivalente a dos especies diferentes. Se encontró que los neonatos fueron bien aceptados por las crías desde el nacimiento e incluso fueron preferidos durante algunas semanas. En cambio, los adultos sólo fueron consumidos por las crías, semanas después de haber nacido; esto se debió a la capacidad limitada por el tamaño de la boca. Seguramente, son un buen alimento para los peces juveniles ya que su contenido energético encontrado fue el más alto de todas las especies utilizadas. Sin embargo, tiene una baja tasa de crecimiento poblacional, razón por la que si se quiere usar esta especie como alimento se debe cultivar masivamente con anticipación.

*C. dubia* y *D. pulex*, se encontraron en un rango intermedio en cuanto a la tasa de encuentros y al éxito de captura por los peces, así como a sus contenidos de proteína y energía. Razones por las cuales son especies que, en un caso de emergencia, pueden ocuparse como alimento de éstas crías pero no ser la fuente principal del mismo.

En el caso de los ostrácodos *H. incongruens*, se determinó que son organismos muy grandes, de comportamiento bentónico, de nado rápido y con bajos niveles de proteína y energía lo que los hace ser un alimento a usar en casos excepcionales y sólo para peces de más de 5 o 6 semanas de edad.

Por último, *M. macrocopa* es la especie presa por excelencia para el cultivo de las crías de *A. splendens* y otros gódeidos. Esta especie de cladóceros es de talla relativamente grande, de coloración vistosa, no posee estructuras de defensa, posee una tasa de crecimiento poblacional elevada y además cuenta con los mayores contenidos de proteína y energía de todas las especies usadas como presas al inicio de los experimentos. Todas estas características hicieron que las crías de *A. splendens* prefirieran a ésta especie como alimento. Al usarlo como dieta exclusiva frente a un alimento comercial, no se encontraron grandes diferencias en el crecimiento somático de los peces, pero sí algunas ventajas como es que no enturbian el agua de los acuarios, no quedan residuos de los organismos que promuevan la proliferación de bacterias u hongos.

El conocimiento del comportamiento alimentario de las crías de peces nos permite desarrollar planes de alimentación acordes con la edad y talla de los organismos, pero no solo eso, también nos permite saber que estrategia alimentaria van a seguir los peces y que tipos de presas van a ser consumidas con mayor seguridad lo que garantizaría un mayor consumo y por lo tanto mayor supervivencia.

Se recomienda hacer más estudios de crecimiento con alimento vivo y fabricado, durante un periodo de tiempo más largo y mayor número de organismos para identificar si realmente hay diferencias significativas en el crecimiento o no y además investigar si hay efectos posteriores sobre la reproducción.



Zaret, T. M., 1980. Predation and freshwater communities. Yale University Press, New Haven, CT, 187 pp.

Zubieta, R.T. 1985. Estudio sobre los hábitos alimenticios de seis especies de peces del Lago de Cuitzeo. Tesis de Licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Escuela de biología.

## ***ANEXO I***

### ***MEDIO DE CULTIVO PARA MICROALGAS BOLD BASAL***

Borowitzka y Borowitzka, 1988)

1.- Nitrato de sodio ( $\text{NaNO}_3$ )	250 g/l
2.- Sulfato de magnesio ( $\text{MgSO}_4 \bullet 7\text{H}_2\text{O}$ )	75 g/l
3.- Fosfato de potasio dibásico ( $\text{K}_2 \text{HPO}_4$ )	75 g/l
4.- Fosfato de potasio monobásico ( $\text{KHPO}_4$ )	75 g/l
5.- Cloruro de sodio ( $\text{NaCl}$ )	25 g/l
6.- EDTA	50 g + 31 g KOH /l
7.- Sulfato de fierro ( $\text{FeSO}_4 \bullet 7\text{H}_2\text{O}$ )	4.98 g +1 ml $\text{H}_2\text{SO}_4$
8.- Ácido bórico ( $\text{H}_3\text{BO}_3$ )	11.42 g/l
9.- Elementos traza:	
* Cloruro de magnesio ( $\text{MgCl}_2 \bullet 7\text{H}_2\text{O}$ )	1.44 g/l
* Trióxido de molibdeno ( $\text{MoO}_3$ )	0.71 g/l
* Sulfato de cobre ( $\text{CuSO}_4$ )	1.75 g/l
* Nitrato de cobalto ( $\text{Co}(\text{NO}_3)_2$ )	0.49 g/l
* Sulfato de zinc ( $\text{ZnSO}_4$ )	8.82 g/l

Para cada litro de agua destilada, se agregan dos mililitros de cada solución.

**ANEXO II**Tabla I: Análisis de varianza (ANDEVA 95% de confianza) para el comportamiento alimentario (Encuentros) de las crías *A. splendens* con 6 diferentes especies presas.

EVENTO	gl	SC	CM	F	p
<b>ENCUENTROS</b>					
<i>A. glabra</i>					
Edad	9	42807.25	4756.47	175.00	<b>0.0000</b>
Error	109	2962.62	27.18		
<i>S. vetulus</i> neonatos					
Edad	9	341008.29	37889.81	244.30	<b>0.0000</b>
Error	132	20472.14	155.09		
<i>C. dubia</i>					
Edad	9	40160.92	4462.32	198.36	<b>0.0000</b>
Error	96	2159.64	22.49		
<i>D. pulex</i> juveniles					
Edad	9	29530.19	3281.13	90.16	<b>0.00000</b>
Error	95	3457.19	36.39		
<i>M. macrocopa</i>					
Edad	7	295923.39	42274.77	403.67	<b>0.0000</b>
Error	109	11415.16	104.72		
<i>H. incongruens</i>					
Edad	8	7108.04	888.50	33.45	<b>0.0000</b>
Error	112	2975.20	26.564		
<i>S. vetulus</i> adul					
Edad	9	30881.26	3431.25	47.34	<b>0.0000</b>
Error	124	8987.19	72.47		

Tabla II: Prueba Tukey para encontrar las diferencias verdaderamente significativas (en negritas) entre las semanas de experimento por evento de comportamiento alimentario (Encuentros) de las crías *A. splendens*.*A. glabra*

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
1										
2	1.00000									
3	0.54250	0.63023								
4	<b>0.00015</b>	<b>0.00015</b>	<b>0.00015</b>							
5	<b>0.00015</b>	<b>0.00015</b>	<b>0.00019</b>	0.78024						
6	<b>0.00015</b>	<b>0.00015</b>	<b>0.00015</b>	0.99987	0.98450					
7	<b>0.00015</b>	<b>0.00015</b>	<b>0.00015</b>	<b>0.00015</b>	<b>0.00015</b>	<b>0.00015</b>				
8	<b>0.00015</b>	<b>0.00015</b>	<b>0.00015</b>	<b>0.00015</b>	<b>0.00015</b>	<b>0.00015</b>	<b>0.00203</b>			
9	<b>0.00015</b>	<b>0.00015</b>	<b>0.00015</b>	<b>0.00015</b>	<b>0.00015</b>	<b>0.00015</b>	0.98667	0.07359		
10	<b>0.00015</b>	<b>0.00015</b>	<b>0.00015</b>	<b>0.00016</b>	<b>0.00015</b>	<b>0.00015</b>	<b>0.00015</b>	<b>0.00015</b>	<b>0.00015</b>	<b>0.00015</b>

*S. vetulus* neonatos

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
1										
2	1.00000									
3	0.47785	0.58250								
4	0.00102	0.00188	0.56150							
5	0.00001	0.00001	0.00001	0.00001						
6	0.00001	0.00001	0.00001	0.00001	0.85659					
7	0.00001	0.00001	0.00001	0.00001	0.33188	0.99851				
8	0.00001	0.00001	0.00001	0.00001	0.00001	0.00001	0.00001			
9	0.00001	0.00001	0.00001	0.00001	0.00001	0.00001	0.00001	0.00001		
10	0.00001	0.00001	0.00001	0.00001	0.00001	0.00001	0.00001	0.99088	0.00001	

*C. dubia*

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
1										
2	0.00015									
3	0.00016	0.99858								
4	0.00015	0.99975	0.93321							
5	0.00015	0.92809	0.54239	0.99934						
6	0.00015	0.00015	0.00015	0.00015	0.00015					
7	0.00015	0.00015	0.00015	0.00015	0.00015	0.84358				
8	0.00015	0.00015	0.00015	0.00015	0.00015	0.67850	1.00000			
9	0.00015	0.00015	0.00015	0.00015	0.00015	0.21404	0.00209	0.00081		
10	0.00015	0.00015	0.00015	0.00015	0.00015	0.00061	0.00015	0.00015	0.61489	

*D. pulex* juveniles

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
1										
2	0.00015									
3	0.03462	0.01639								
4	0.00018	0.92025	0.57434							
5	0.00016	0.99212	0.36170	0.99999						
6	0.00015	1.00000	0.02300	0.92171	0.99127					
7	0.00015	0.00015	0.00015	0.00015	0.00015	0.00015				
8	0.00015	0.00015	0.00015	0.00015	0.00015	0.00015	0.82318			
9	0.00015	0.00015	0.00015	0.00015	0.00015	0.00015	0.35852	0.99917		
10	0.00015	0.00015	0.00015	0.00015	0.00015	0.00015	0.10032	0.00043	0.00017	

*M. macrocopa*

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}
1								
2	0.00047							
3	0.00012	0.69019						
4	0.02374	0.53049	0.00402					
5	0.00012	0.00012	0.00012	0.00012				
6	0.00012	0.00012	0.00012	0.00012	0.00012			
7	0.00012	0.00012	0.00012	0.00012	0.00012	0.00012		
8	0.00012	0.00012	0.00012	0.00012	0.00012	0.00012	0.00012	

*H. incongruens*

	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
2									
3	0.88911								
4	0.25329	0.00513							
5	0.55790	0.02526	0.99990						
6	0.10767	0.00134	0.99998	0.99337					
7	0.00012	0.00012	0.00012	0.00012	0.00012				
8	0.00012	0.00012	0.00012	0.00012	0.00012	0.53361			
9	0.25955	0.01166	0.99998	0.99634	1.00000	0.00012	0.00015		
10	0.38438	0.02332	1.00000	0.99965	1.00000	0.00012	0.00013	1.00000	

*S. vetulus adultos*

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
1										
2	0.97839									
3	0.01978	0.39232								
4	0.00001	0.00001	0.01263							
5	0.00001	0.00001	0.00041	0.99758						
6	0.00001	0.00001	0.00001	0.24091	0.79915					
7	0.00001	0.00001	0.00001	0.09877	0.45038	0.99865				
8	0.00001	0.00001	0.00001	0.01765	0.19040	0.99070	1.00000			
9	0.00001	0.00001	0.00001	0.00001	0.00001	0.00001	0.00001	0.00001		
10	0.00001	0.00001	0.00001	0.00001	0.00019	0.10677	0.83936	0.75867	0.00031	

Tabla III: Análisis de varianza (ANDEVA 95% de confianza) para el comportamiento alimentario (Ataques) de las crías *A. splendens* con 6 diferentes especies presas.

EVENTO	gl	SC	CM	F	P
<b>ATAQUES</b>					
<i>A. glabra</i>					
Edad	9	51442.68	5715.85	163.94	0.0000
Error	109	3800.24	34.86		
<i>S. vetulus neo</i>					
Edad	9	320329.62	35592.18	198.41	0.0000
Error	132	23679.06	179.38		
<i>C. dubia</i>					
Edad	9	51883.80	5764.86	241.17	0.0000
Error	96	2294.73	23.90		
<i>D. pulex juveniles</i>					
Edad	9	36790.23	4087.80	86.22	0.0000
Error	95	4503.99	47.41		
<i>M. macrocopa</i>					
Edad	7	344962.17	49280.31	392.34	0.0000
Error	109	13691.06	125.60		
<i>H. incongruens</i>					
Edad	8	8071.02	1008.88	50.74	0.0000
Error	112	2226.97	19.88		
<i>S. vetulus adultos</i>					
Edad	9	32733.19	3637.02	50.98	0.0000
Error	124	8846.67	71.34		

Tabla IV: Prueba Tukey para encontrar las diferencias verdaderamente significativas (en negritas) entre las semanas de experimento por evento de comportamiento alimentario (Ataques) de las crías *A. splendens*.

*A. glabra*

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
1										
2	0.99977									
3	0.99894	1.00000								
4	<b>0.00356</b>	<b>0.03049</b>	<b>0.04354</b>							
5	0.00015	0.00015	0.00015	<b>0.00303</b>						
6	0.00015	0.00015	0.00015	0.00548	1.00000					
7	0.00015	0.00015	0.00015	0.00015	0.00015	0.00015				
8	0.00015	0.00015	0.00015	0.00015	0.00015	0.00015	0.31812			
9	0.00015	0.00015	0.00015	0.00015	0.00015	0.00015	0.95852	0.97982		
10	0.00015	0.00015	0.00015	0.00022	0.98085	0.97341	0.00015	0.00015	0.00015	

*S. vetulus* neonatos

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
1										
2	1.00000									
3	.999976	1.00000								
4	.000852	.002108	.006176							
5	.000012	.000012	.000012	.000012						
6	.000012	.000012	.000012	.000012	1.00000					
7	.000012	.000012	.000012	.000012	.999547	.999926				
8	.000012	.000012	.000012	.000012	.000012	.000012	.000012			
9	.000012	.000012	.000012	.000012	.000012	.000012	.000012	.000012		
10	.000012	.000012	.000012	.000012	.000012	.000012	.000012	.363358	.000012	

*C. dubia*

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
1										
2	.000158									
3	.000158	.999996								
4	.000158	.062614	.176564							
5	.000158	.000451	.001789	.857774						
6	.000158	.000158	.000158	.000158	.000158					
7	.000158	.000158	.000158	.000158	.000158	.865860				
8	.000158	.000158	.000158	.000158	.000158	.902945	1.00000			
9	.000158	.000158	.000158	.000158	.000158	1.00000	.821700	.865860		
10	.000158	.000158	.000158	.000158	.000158	.995690	.999757	.999932	.991282	

*D. pulex*

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
1										
2	.000240									
3	.003429	.995532								
4	.005382	.998265	1.00000							
5	.000159	.361455	.054205	.088685						
6	.000159	.017734	.000980	.002276	.985104					
7	.000159	.000159	.000159	.000159	.000159	.000159				
8	.000159	.000159	.000159	.000159	.000159	.000159	.999993			
9	.000159	.000159	.000159	.000159	.000159	.000159	.091066	.204291		
10	.000159	.063164	.004327	.009294	.999628	.999993	.000159	.000159	.000159	

*M. macrocopa*

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}
1								
2	.000121							
3	.000120	.020203						
4	.000120	.938633	.108647					
5	.000120	.000120	.000120	.000120				
6	.000120	.000120	.000120	.000120	.000120			
7	.000120	.000120	.000120	.000120	.000120	.000120		
8	.000120	.000120	.000120	.000120	.000120	.000120	.000125	

*H. incongruens*

	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
2									
3	.997304								
4	.108523	.486677							
5	.013516	.119762	.998163						
6	.000971	.013516	.846352	.997304					
7	.000129	.000129	.000129	.000129	.000129				
8	.000129	.000129	.000129	.000129	.000129	1.00000			
9	.000130	.000143	.013898	.081746	.333149	.000135	.000138		
10	.000129	.000132	.004829	.034025	.178097	.000154	.000169	.999999	

*S. vetulus adultos*

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
1										
2	.999997									
3	.999290	.999999								
4	.000017	.000051	.000226							
5	.000012	.000012	.000012	.172663						
6	.000012	.000012	.000012	.000095	.560786					
7	.000012	.000012	.000012	.000014	.047304	.904352				
8	.000012	.000012	.000012	.002247	.918357	.999936	.672629			
9	.000012	.000012	.000012	.000012	.000345	.152587	.982310	.052662		
10	.000012	.000012	.000012	.000012	.000013	.007685	.832875	.001495	.999999	

Tabla V: Análisis de varianza (ANDEVA 95% de confianza) para el comportamiento alimentario (Capturas) de las crías *A. splendens* con 6 diferentes especies presas.

EVENTO	gl	SC	CM	F	p
<b>CAPTURAS</b>					
<i>A. glabra</i>					
Edad	9	50556.84	5617.43	158.48	<b>0.0000</b>
Error	109	3863.51	35.44		
<i>S. vetulus neo</i>					
Edad	9	289039.59	32115.51	194.81	<b>0.0000</b>
Error	132	21760.54	164.85		
<i>C. dubia</i>					
Edad	9	49871.54	5541.28	421.68	<b>0.0000</b>
Error	96	1261.53	13.15		
<i>D. pulex juveniles</i>					
Edad	9	32419.10	3602.12	105.90	<b>0.0000</b>
Error	95	3231.15	34.01		
<i>M. macrocopa</i>					
Edad	7	285545.12	40792.16	560.76	<b>0.0000</b>
Error	109	7929.16	72.74		
<i>H. incongruens</i>					
Edad	8	4239.64	529.95	36.65	<b>0.0000</b>
Error	112	1619.53	14.46		
<i>S. vetulus adultos</i>					
Edad	9	6665.27	1161.56	21.61	<b>0.0000</b>
Error	124	8846.66	53.75		

Tabla VI: Prueba Tukey para encontrar las diferencias verdaderamente significativas (en negritas) entre las semanas de experimento por evento de comportamiento alimentario (Capturas) de las crías *A. splendens*.

*A. glabra*

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
1										
2	.999789									
3	.999015	1.00000								
4	<b>.013305</b>	.088015	.119098							
5	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	.006101						
6	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.002502</b>	.999999					
7	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>				
8	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	.384684		
9	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.984765</b>	<b>.970653</b>	
10	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000175</b>	.841348	.963330	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	

*S. vetulus* neo

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
1										
2	1.00000									
3	.999993	1.00000								
4	.000673	.001641	.003881							
5	.000012	.000012	.000012	.000012						
6	.000012	.000012	.000012	.000012	1.00000					
7	.000012	.000012	.000012	.000012	.998223	.999914				
8	.000012	.000012	.000012	.000012	.000012	.000012	.000012			
9	.000012	.000012	.000012	.000012	.000012	.000012	.000012	.000014		
10	.000012	.000012	.000012	.000012	.000012	.000012	.000012	.442241	.000012	

*C. dubia*

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
1										
2	.000158									
3	.000158	.914318								
4	.000158	.000528	.000160							
5	.000158	.000159	.000158	.765297						
6	.000158	.000158	.000158	.000158	.000158					
7	.000158	.000158	.000158	.000158	.000158	.999821				
8	.000158	.000158	.000158	.000158	.000158	.999973	1.00000			
9	.000158	.000158	.000158	.000158	.000158	.999821	1.00000	1.00000		
10	.000158	.000158	.000158	.000158	.000158	.982587	.999973	.999821	.999973	

*D. pulex*

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
1										
2	.008334									
3	.042687	.999953								
4	.000366	.978146	.820576							
5	.000159	.003376	.000675	.129170						
6	.000159	.000229	.000166	.010641	.998656					
7	.000159	.000159	.000159	.000159	.000159	.000159				
8	.000159	.000159	.000159	.000159	.000159	.000159	.754147			
9	.000159	.000159	.000159	.000159	.000159	.000159	.174461	.991843		
10	.000159	.000167	.000160	.002308	.964616	.999985	.000159	.000159	.000159	

*M. macrocopa*

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}
1								
2	.000120							
3	.000120	.931339						
4	.000120	.987027	.999639					
5	.000120	.000120	.000120	.000120				
6	.000120	.000120	.000120	.000120	.000120			
7	.000120	.000120	.000120	.000120	.000120	.763732		
8	.000120	.000120	.000120	.000120	.000120	.000120	.000120	



*H. incongruens*

	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
2									
3	.994389								
4	.104702	.535403							
5	.131749	.601249	1.00000						
6	.005263	.072719	.984447	.972540					
7	.000129	.000129	.000129	.000129	.000129				
8	.000129	.000129	.000129	.000129	.000129	.201654			
9	.000134	.000258	.051427	.041118	.343712	.000163	.083054		
10	.000129	.000131	.002989	.002269	.043510	.001602	.497360	.997027	

*S. vetulus* adultos

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
1										
2	1.00000									
3	.999748	.999870								
4	.000018	.000019	.000164							
5	.000012	.000012	.000012	.043101						
6	.000012	.000012	.000012	.551140	.979938					
7	.000015	.000015	.000054	.990624	.822643	.999544				
8	.000012	.000012	.000015	.995714	.477126	.987775	1.00000			
9	.000012	.000012	.000012	.188568	1.00000	.995160	.917370	.725633		
10	.000012	.000012	.000012	.921543	.739953	.999748	1.00000	.999990	.900427	

Tabla VII: Análisis de varianza (ANDEVA 95% de confianza) para el comportamiento alimentario (Ingestiones) de las crías *A. splendens* con 6 diferentes especies presas.

EVENTO	gl	SC	CM	F	p
<b>INGESTIONES</b>					
<i>A. glabra</i>					
Edad	9	50563.25	5618.14	158.21	0.0000
Error	109	3870.60	35.51		
<i>S. vetulus</i> neo					
Edad	9	286763.40	31862.60	193.60	0.0000
Error	132	21724.70	164.58		
<i>C. dubia</i>					
Edad	9	49972.67	5552.52	428.41	0.0000
Error	96	1244.24	12.97		
<i>D. pulex</i> juveniles					
Edad	9	34569.63	3841.07	137.61	0.0000
Error	95	2651.76	27.91		
<i>M. macrocopa</i>					
Edad	7	279124.30	39874.90	590.85	0.0000
Error	109	7356.16	67.49		
<i>H. incongruens</i>					
Edad	8	3913.12	489.14	78.90	0.0000
Error	112	694.35	6.20		
<i>S. vetulus</i> adultos					
Edad	9	4668.90	518.77	20.45	0.0000
Error	124	3145.94	25.37		

Tabla VIII: Prueba Tukey para encontrar las diferencias verdaderamente significativas (en negritas) entre las semanas de experimento por evento de comportamiento alimentario (Ingestiones) de las crías *A. splendens*.

*A. glabra*

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
1										
2	.999791									
3	.999022	1.00000								
4	<b>.013448</b>	.088638	.119861							
5	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.006175</b>						
6	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.003256</b>	1.00000					
7	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>				
8	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	.386019		
9	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	.984861	.970828	
10	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000176</b>	.842068	.948693	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	

*S. vetulus* neonatos

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
1										
2	1.00000									
3	.999995	1.00000								
4	<b>.000663</b>	<b>.001526</b>	<b>.003623</b>							
5	<b>.000012</b>	<b>.000012</b>	<b>.000012</b>	<b>.000012</b>						
6	<b>.000012</b>	<b>.000012</b>	<b>.000012</b>	<b>.000012</b>	.999978					
7	<b>.000012</b>	<b>.000012</b>	<b>.000012</b>	<b>.000012</b>	1.00000	.999993				
8	<b>.000012</b>	<b>.000012</b>	<b>.000012</b>	<b>.000012</b>	<b>.000012</b>	<b>.000012</b>	<b>.000012</b>			
9	<b>.000012</b>	<b>.000012</b>	<b>.000012</b>	<b>.000012</b>	<b>.000012</b>	<b>.000012</b>	<b>.000012</b>	<b>.000013</b>		
10	<b>.000012</b>	<b>.000012</b>	<b>.000012</b>	<b>.000012</b>	<b>.000012</b>	<b>.000012</b>	<b>.000012</b>	.507657	<b>.000012</b>	

*C. dubia*

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
1										
2	<b>.000158</b>									
3	<b>.000158</b>	.986726								
4	<b>.000158</b>	<b>.000231</b>	<b>.000160</b>							
5	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	.758091						
6	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>					
7	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	.999810				
8	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	.999971	1.00000			
9	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	.999998	1.00000	1.00000		
10	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	<b>.000158</b>	.981749	.999971	.999810	.999141	

*D. pulex*

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
1										
2	.069430									
3	.004412	.996542								
4	.000161	.134763	.598496							
5	.000159	.000160	.000199	.068903						
6	.000159	.000159	.000159	.002920	.995660					
7	.000159	.000159	.000159	.000159	.000159	.000159				
8	.000159	.000159	.000159	.000159	.000159	.000159	.635522			
9	.000159	.000159	.000159	.000159	.000159	.000159	.089353	.983610		
10	.000159	.000159	.000159	.000557	.921320	.999965	.000159	.000159	.000159	

*M. macrocopa*

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}
1								
2	.000120							
3	.000120	.545017						
4	.000120	.871177	.988974					
5	.000120	.000120	.000120	.000120				
6	.000120	.000120	.000120	.000120	.000120			
7	.000120	.000120	.000120	.000120	.000120	.476268		
8	.000120	.000120	.000120	.000120	.000120	.000120	.000120	

*H. incongruens*

	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
2									
3	1.00000								
4	1.00000	1.00000							
5	.960539	.960539	.973198						
6	.076288	.076288	.091972	.660254					
7	.000129	.000129	.000129	.000129	.000129				
8	.000129	.000129	.000129	.000129	.000129	.834213			
9	.000129	.000129	.000129	.000129	.000130	.000405	.027570		
10	.000129	.000129	.000129	.000129	.000129	.001831	.096775	.999981	

*S. vetulus* adultos

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}	{9}	{10}
1										
2	1.00000									
3	1.00000	1.00000								
4	.139306	.152235	.180715							
5	.000012	.000012	.000012	.000014						
6	.032895	.036903	.046200	.999968	.000036					
7	.000153	.000175	.000230	.375542	.405414	.671169				
8	.000012	.000012	.000012	.000672	.993086	.004943	.932145			
9	.000013	.000013	.000013	.019695	.980441	.073732	.992738	1.00000		
10	.000012	.000012	.000012	.000700	.973137	.005508	.958802	1.00000	1.00000	

Tabla IX: Análisis de varianza (ANDEVA 95% de confianza) para la tasa de encuentros ( $\lambda$ ) de cada especie de cladóceros utilizada como presa.

EVENTO	gl	SC	CM	F	p
<b>Tasa de encuentros</b>					
<i>A. glabra</i>					
Edad	5	216.1345	43.2269	134.295	<b>0.000000</b>
Error	64	20.6003	0.3219		
<i>S. vetulus</i> neonatos					
Edad	5	1045.557	209.111	492.523	<b>0.000000</b>
Error	84	35.664	0.425		
<i>C. dubia</i>					
Edad	5	142.424	28.485	199.10	<b>0.000000</b>
Error	55	7.869	0.143		
<i>D. pulex</i> juveniles					
Edad	5	122.851	24.570	27.147	<b>0.000000</b>
Error	55	49.780	0.905		
<i>M. macrocopa</i>					
Edad	5	2411.874	482.375	418.335	<b>0.000000</b>
Error	87	100.318	1.153		

Tabla X: Prueba de Tukey para encontrar las DVS (en negritas) entre las semanas de experimento para la tasa de encuentros ( $\lambda$ ) de cada especie de cladóceros utilizada como presa.

*A. glabra*

Edad	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}
3						
4	<b>0.000131</b>					
5	<b>0.000285</b>	0.612566				
6	<b>0.000134</b>	0.994144	0.914846			
7	<b>0.000131</b>	<b>0.000131</b>	<b>0.000131</b>	<b>0.000131</b>		
8	<b>0.000131</b>	<b>0.000131</b>	<b>0.000131</b>	<b>0.000131</b>	<b>0.003291</b>	

*S. vetulus* neonatos

Edad	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}
3						
4	<b>0.002488</b>					
5	<b>0.000124</b>	<b>0.000124</b>				
6	<b>0.000124</b>	<b>0.000124</b>	<b>0.037447</b>			
7	<b>0.000124</b>	<b>0.000124</b>	<b>0.000358</b>	0.639051		
8	<b>0.000124</b>	<b>0.000124</b>	<b>0.000124</b>	<b>0.000124</b>	<b>0.000124</b>	

*C. dubia*

Edad	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}
3						
4	0.525830					
5	0.110955	0.942922				
6	0.000137	0.000137	0.000137			
7	0.000137	0.000137	0.000137	0.350197		
8	0.000137	0.000137	0.000137	0.186949	0.999276	

*D. pulex* juveniles

Edad	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}
3						
4	0.787639					
5	0.667973	0.999913				
6	0.242974	0.946616	0.987646			
7	0.000137	0.000152	0.000200	0.000558		
8	0.000137	0.000137	0.000137	0.000137	0.130936	

*M. macrocopa*

Edad	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}
3						
4	0.004677					
5	0.000127	0.000123				
6	0.000123	0.000123	0.000123			
7	0.000123	0.000123	0.000123	0.000124		
8	0.000123	0.000123	0.000123	0.000123	0.000123	

Tabla XI: Análisis de varianza (ANDEVA 95% de confianza) para el tiempo de manejo (Th) de cada especie de cladóceros utilizada como presa.

EVENTO	gl	SC	CM	F	p
<b>Tiempo de manejo</b>					
<i>A. glabra</i>					
Edad	5	0.024462	0.004892	3.266	<b>0.010153</b>
Error	74	0.110837	0.001498		
<i>S. vetulus</i> neonatos					
Edad	5	0.022483	0.004497	2.856	<b>0.020894</b>
Error	71	0.111785	0.001574		
<i>C. dubia</i>					
Edad	5	0.024225	0.004845	3.187	<b>0.011708</b>
Error	73	0.110970	0.001520		
<i>D. pulex</i> juveniles					
Edad	5	0.022483	0.004497	2.856	<b>0.020894</b>
Error	71	0.111785	0.001574		
<i>M. macrocopa</i>					
Edad	5	0.022681	0.004536	2.827	<b>0.022170</b>
Error	69	0.110713	0.001605		

Tabla XII: Prueba de Tukey para encontrar las DVS (en negritas) entre las semanas de experimento para el tiempo de manejo (Th) de cada especie de cladóceros utilizada como presa.

<i>A. glabra</i>						
Edad	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}
3						
4	0.9982					
5	<b>0.0346</b>	0.1001				
6	<b>0.0394</b>	0.1115	1.0000			
7	0.5305	0.7680	0.9050	0.9193		
8	0.5716	0.8024	0.8811	0.8974	1.0000	
<i>S. vetulus</i> neonatos						
Edad	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}
3						
4	0.9984					
5	<b>0.0426</b>	0.1167				
6	0.1900	0.3667	0.9995			
7	0.2215	0.4251	0.9937	0.9999		
8	0.5980	0.8184	0.8916	0.9841	0.9952	

*C. dubia*

Edad	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}
3						
4	0.9983					
5	<b>0.0368</b>	0.1050				
6	0.0781	0.1877	0.9999			
7	0.2048	0.4050	0.9931	0.9983		
8	0.7375	0.9148	0.7617	0.8505	0.9719	

*D. pulex* juveniles

Edad	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}
3						
4	0.9984					
5	<b>0.0426</b>	0.1166				
6	0.1900	0.3667	0.9995			
7	0.2215	0.4251	0.9937	0.9999		
8	0.5990	0.8184	0.8916	0.9840	0.9952	

*M. macrocopa*

Edad	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}
3						
4	0.9985					
5	<b>0.0462</b>	0.1235				
6	0.1989	0.3775	0.9995			
7	0.3431	0.5683	0.9888	0.9998		
8	0.3431	0.5683	0.9882	0.9998	1.0000	

Tabla XIII: Análisis de varianza (ANDEVA 95% de confianza) para el tiempo de búsqueda (Ts) de cada especie de cladóceros utilizada como presa.

EVENTO	gl	SC	CM	F	p
<b>Tiempo de búsqueda</b>					
<i>A. glabra</i>					
Edad	5	11.55222	2.31044	8.6392	<b>0.000002</b>
Error	74	19.79033	0.26744		
<i>S. vetulus</i> neonatos					
Edad	5	11.39955	2.27991	8.1885	<b>0.000004</b>
Error	71	19.76833	0.027843		
<i>C. dubia</i>					
Edad	5	11.59356	2.31871	8.6198	<b>0.000002</b>
Error	73	19.63695	0.26900		
<i>D. pulex</i> juveniles					
Edad	5	11.39955	2.27991	8.1885	<b>0.000004</b>
Error	71	19.76833	0.27843		
<i>M. macrocopa</i>					
Edad	5	11.13718	2.22744	7.8576	<b>0.000007</b>
Error	69	19.55989	0.28348		

Tabla XIV: Prueba de Tukey para encontrar las DVS (en negritas) entre las semanas de experimento para el tiempo de búsqueda (Ts) de cada especie de cladóceros utilizada como presa.

*A. glabra*

Edad	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}
3						
4	<b>0.028961</b>					
5	<b>0.000185</b>	0.465162				
6	<b>0.000129</b>	0.108866	0.967695			
7	<b>0.000349</b>	0.467250	0.999970	0.995169		
8	<b>0.001423</b>	0.773178	0.999694	0.913091	0.997745	

*S. vetulus* neonatos

Edad	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}
3						
4	<b>0.034673</b>					
5	<b>0.000219</b>	0.488250				
6	<b>0.000149</b>	0.149254	0.951122			
7	<b>0.000448</b>	0.579054	1.000000	0.952350		
8	<b>0.000541</b>	0.529054	0.999996	0.982966	0.999989	



*C. dubia*

Edad	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}
3						
4	0.029800					
5	0.000190	0.468562				
6	0.000130	0.081817	0.907641			
7	0.000369	0.565899	1.000000	0.910066		
8	0.001160	0.729091	0.999935	0.864325	0.999984	

*D. pulex* juveniles

Edad	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}
3						
4	0.034673					
5	0.000219	0.488250				
6	0.000149	0.149254	0.951122			
7	0.000448	0.579054	1.000000	0.952350		
8	0.111541	0.529054	0.999996	0.982966	0.999989	

*M. macrocopa*

Edad	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}
3						
4	0.037572					
5	0.000241	0.498539				
6	0.000155	0.156729	0.952878			
7	0.001558	0.734124	0.999971	0.928390		
8	0.000677	0.559976	0.999999	0.980214	0.999869	

Tabla XV: Análisis de varianza (ANDEVA 95% de confianza) para la distancia reactiva (Dr) de cada especie de cladóceros utilizada como presa.

EVENTO	gl	SC	CM	F	p
<b>Distancia reactiva</b>					
<i>A. glabra</i>					
Edad	5	2.66987	0.53397	2.5096	<b>0.037323</b>
Error	74	15.74500	0.21277		
<i>S. vetulus</i> neonatos					
Edad	5	1.75939	0.35188	1.5002	0.200716
Error	71	16.65333	0.23455		
<i>C. dubia</i>					
Edad	5	2.37334	0.47467	1.1602	0.067788
Error	73	16.04083	0.21974		
<i>D. pulex</i> juveniles					
Edad	5	1.75939	0.35188	1.5002	0.200716
Error	71	16.65333	0.23455		
<i>M. macrocopa</i>					
Edad	5	2.22453	0.44491	1.9570	0.096051
Error	69	15.68667	0.22734		

Tabla XVI: Prueba de Tukey para encontrar las DVS (en negritas) entre las semanas de experimento para la distancia reactiva (Dr) de cada especie de cladóceros utilizada como presa.

<i>A. glabra</i>						
Edad	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}
3						
4	0.9996					
5	0.4591	0.6628				
6	0.9999	0.9969	0.3642			
7	0.4575	0.2954	<b>0.0116</b>	0.5482		
8	0.9929	0.9998	0.8947	0.9804	0.2589	

Tabla XVII: Análisis de varianza (ANDEVA 95% de confianza) de tres vías para la tasa de encuentros ( $\lambda$ ), tiempo de búsqueda (Ts), tiempo de manejo y distancia reactiva (Dr) de cada especie de cladóceros utilizada como presa.

EVENTO	gl	SC	CM	F	p
<b>Tasa de encuentros</b>					
Especie	4	2246.37	561.59	904.39	0.000000
Edad	5	2289.93	457.99	737.55	0.000000
Especie* Edad	20	1348.86	67.44	108.61	0.000000
Error	345	214.23	0.62		
<b>Tiempo de búsqueda</b>					
Especie	4	32.6901	8.1725	13.737	0.000000
Edad	5	27.4205	5.4841	9.218	0.000000
Especie* Edad	20	41.0899	2.0545	3.453	0.000001
Error	358	212.9879	0.5949		
<b>Tiempo de manejo</b>					
Especie	4	9.72174	2.43043	100.946	0.000000
Edad	5	0.78491	0.15698	6.520	0.000008
Especie* Edad	20	3.54874	0.17744	7.370	0.000000
Error	358	8.61943	0.02408		
<b>Distancia reactiva</b>					
Especie	4	157.947	39.487	95.315	0.000000
Edad	5	77.097	15.419	37.220	0.000000
Especie* Edad	20	79.097	3.955	9.546	0.000000
Error	358	148.311	0.414		

**ANEXO III**Tabla XVIII: Análisis de varianza (ANDEVA 95% de confianza) para  $F_{\text{máx}}$ , considerando la edad de *A. splendens* y las diferentes especies presas.

EVENTO	gl	SC	CM	F	p
<i>A. glabra</i>					
Edad	7	2241012	320145	12.0338	<b>0.00001</b>
Error	17	452266	26604		
<i>S. vetulus</i> neonatos					
Edad	7	40.144.3	5734.9	5.0671	<b>0.00346</b>
Error	16	18108.7	1131.8		
<i>C. dubia</i>					
Edad	7	70224.5	10032.1	16.8748	<b>0.00000</b>
Error	16	9512.0	594.5		
<i>D. pulex</i> juveniles					
Edad	7	51388.5	7341.2	17.003	<b>0.00000</b>
Error	16	6908.0	431.7		
<i>M. macrocopa</i>					
Edad	7	46318.3	6616.9	24.058	<b>0.00000</b>
Error	16	4400.7	275.0		

Tabla XIX: Prueba de Tukey para encontrar las DVS (en negritas) entre las semanas de experimento para  $F_{\text{máx}}$ , considerando la edad de *A. splendens* y las diferentes especies presas.*A. glabra*

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}
1								
2	0.99845							
3	0.61358	0.29113						
4	0.12475	<b>0.04099</b>	0.94428					
5	<b>0.00135</b>	<b>0.00051</b>	<b>0.04784</b>	0.32710				
6	<b>0.00154</b>	<b>0.00057</b>	0.05470	0.36085	1.00000			
7	<b>0.01093</b>	<b>0.00335</b>	0.30876	0.89915	0.95356	0.96717		
8	<b>0.00065</b>	<b>0.00030</b>	<b>0.02643</b>	0.23229	1.00000	1.00000	0.91613	

*S. vetulus* neonatos

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}
1								
2	0.55918							
3	0.99998	0.73643						
4	0.06176	0.83013	0.10684					
5	0.14933	0.97762	0.24380	0.99952				
6	<b>0.01622</b>	0.43448	<b>0.02906</b>	0.99566	0.92014			
7	<b>0.02049</b>	0.50253	<b>0.03661</b>	0.99868	0.95225	1.00000		
8	<b>0.04604</b>	0.74979	0.08061	1.00000	0.99720	0.99912	0.9998	

*C. dubia*

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}
1								
2	0.99834							
3	0.95761	0.99974						
4	<b>0.00823</b>	<b>0.02635</b>	0.06183					
5	<b>0.00017</b>	<b>0.00018</b>	<b>0.00020</b>	<b>0.02721</b>				
6	<b>0.00031</b>	<b>0.00061</b>	<b>0.00125</b>	0.46746	0.68301			
7	<b>0.03193</b>	0.09750	0.20948	0.99568	<b>0.00701</b>	0.16857		
8	<b>0.00823</b>	<b>0.02635</b>	0.06183	1.00000	<b>0.02721</b>	0.46746	0.99568	

*D. pulex juveniles*

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}
1								
2	0.91486							
3	<b>0.00017</b>	<b>0.00023</b>						
4	<b>0.00055</b>	<b>0.00437</b>	0.42078					
5	<b>0.00018</b>	<b>0.00026</b>	0.99999	0.54282				
6	0.06284	0.44202	<b>0.00406</b>	0.22047	<b>0.00612</b>			
7	<b>0.00272</b>	<b>0.02783</b>	0.09302	0.97370	0.13576	0.71600		
8	<b>0.01640</b>	0.15509	<b>0.01579</b>	0.56599	<b>0.02394</b>	0.99553	0.97647	

*M. macrocopa*

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}
1								
2	0.99977							
3	0.05654	<b>0.02444</b>						
4	<b>0.00050</b>	<b>0.00031</b>	0.21334					
5	<b>0.00063</b>	<b>0.00037</b>	0.27789	1.00000				
6	<b>0.00017</b>	<b>0.00017</b>	<b>0.00112</b>	0.14838	0.11028			
7	<b>0.00281</b>	<b>0.00127</b>	0.75753	0.95686	0.98330	<b>0.02121</b>		
8	<b>0.00017</b>	<b>0.00017</b>	<b>0.00294</b>	0.34358	0.26788	0.99917	0.05918	

Tabla XX: Análisis de varianza (ANDEVA 95% de confianza) para el número de presas consumidas en la asíntota de las curvas de respuesta funcional considerando la edad de *A. splendens* y las diferentes especies presas.

EVENTO	gl	SC	CM	F	p
<i>A. glabra</i>					
Edad	7	593042	84720	25.6598	<b>0.00000</b>
Error	35	115559	3302		
<i>S. vetulus</i> neonatos					
Edad	7	25785.1	3683.6	19.943	<b>0.00000</b>
Error	27	4987.1	184.7		
<i>C. dubia</i>					
Edad	7	32423.6	4631.9	59.286	<b>0.00000</b>
Error	26	2031.3	78.1		
<i>D. pulex</i> juveniles					
Edad	7	23418.6	3345.5	7.9271	<b>0.00002</b>
Error	29	12239.0	422.0		
<i>M. macrocopa</i>					
Edad	7	26878.6	3839.8	60.390	<b>0.00000</b>
Error	25	1589.6	63.6		

Tabla XXI: Prueba de Tukey para encontrar las DVS (en negritas) entre las semanas de experimento para el número de presas consumidas en la asíntota de las curvas de respuesta funcional considerando la edad de *A. splendens* y las diferentes especies presas.

*A. glabra*

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}
1								
2	1.00000							
3	<b>0.00018</b>	<b>0.00013</b>						
4	<b>0.00013</b>	<b>0.00013</b>	<b>0.03797</b>					
5	<b>0.00013</b>	<b>0.00013</b>	0.10764	0.99990				
6	<b>0.00013</b>	<b>0.00013</b>	<b>0.00677</b>	0.99872	0.97068			
7	<b>0.00013</b>	<b>0.00013</b>	<b>0.02673</b>	0.99950	0.98580	1.00000		
8	<b>0.00013</b>	<b>0.00013</b>	<b>0.01739</b>	0.99724	0.96506	1.00000	1.00000	

*S. vetulus* neonatos

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}
1								
2	<b>0.00107</b>							
3	0.06448	<b>0.00014</b>						
4	0.09145	<b>0.00014</b>	1.00000					
5	0.35058	<b>0.00014</b>	0.98747	0.99625				
6	0.05336	<b>0.00014</b>	0.99997	0.99970	0.94569			
7	<b>0.02543</b>	<b>0.00014</b>	0.99992	0.99926	0.90942	1.00000		
8	<b>0.02543</b>	<b>0.00014</b>	0.99992	0.99926	0.90942	1.00000	1.00000	

*C. dubia*

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}
1								
2	0.21163							
3	0.00284	0.65050						
4	0.00014	0.00014	0.00014					
5	0.00014	0.00014	0.00014	1.00000				
6	0.00014	0.00014	0.00014	1.00000	1.00000			
7	0.00014	0.00014	0.00014	1.00000	1.00000	1.00000		
8	0.00014	0.00014	0.00014	1.00000	1.00000	1.00000	1.00000	

*D. pulex* juveniles

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}
1								
2	0.93774							
3	0.00145	0.04819						
4	0.00151	0.04990	1.00000					
5	0.00133	0.04492	1.00000	1.00000				
6	0.00492	0.07946	0.99999	0.99999	1.00000			
7	0.00095	0.02611	0.99979	0.99974	0.99987	0.99999		
8	0.00287	0.05112	0.99988	0.99985	0.99992	1.00000	1.00000	

*M. macrocopa*

	{1}	{2}	{3}	{4}	{5}	{6}	{7}	{8}
1								
2	0.00014							
3	0.18886	0.00014						
4	0.00014	0.00014	0.00058					
5	0.00014	0.00014	0.00124	1.00000				
6	0.00014	0.00014	0.00054	1.00000	1.00000			
7	0.00014	0.00014	0.00054	1.00000	1.00000	1.00000		
8	0.00014	0.00014	0.00054	1.00000	1.00000	1.00000	1.00000	

## ANEXO IV

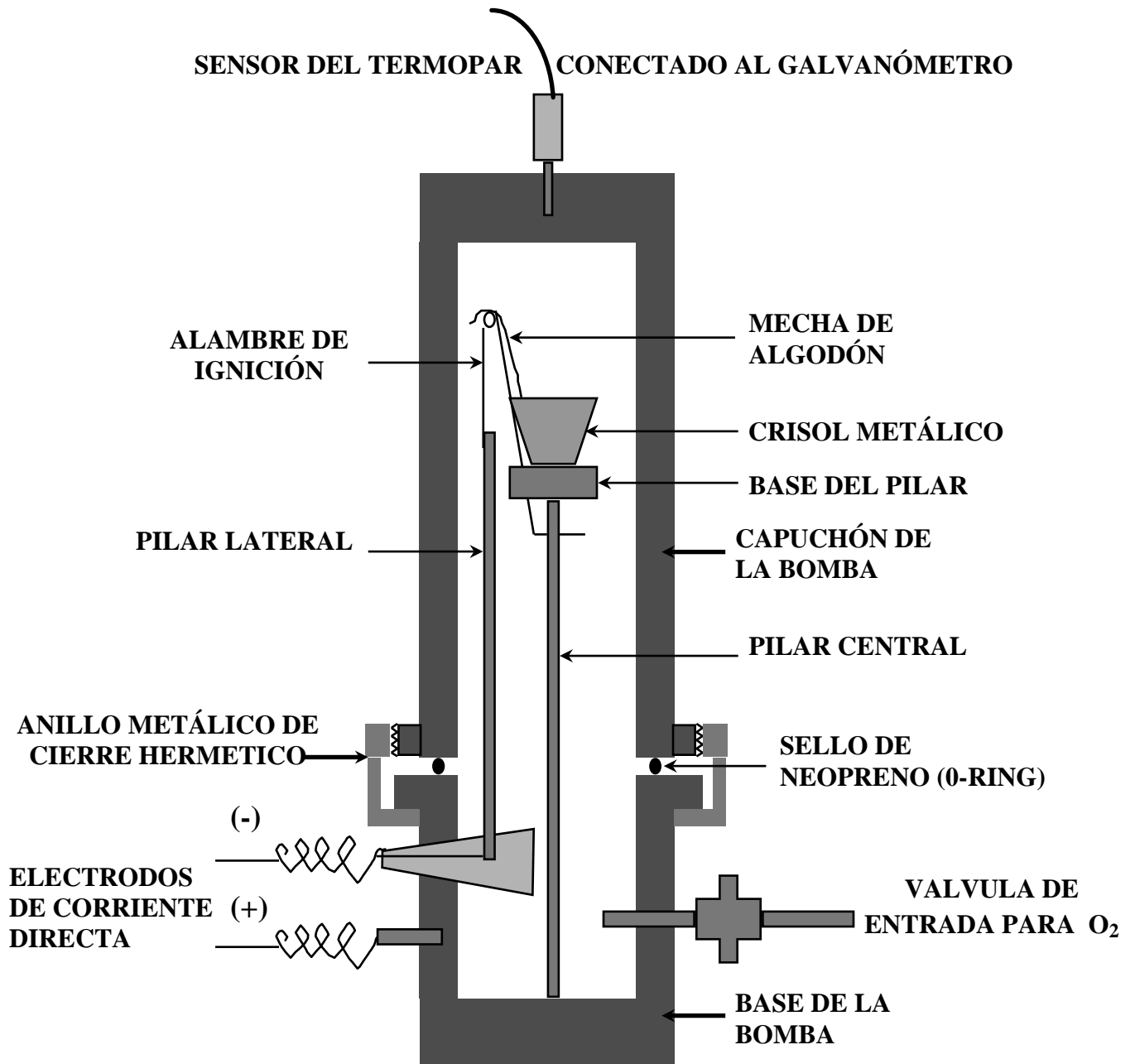


Fig. 28: Diagrama esquemático de la bomba balística



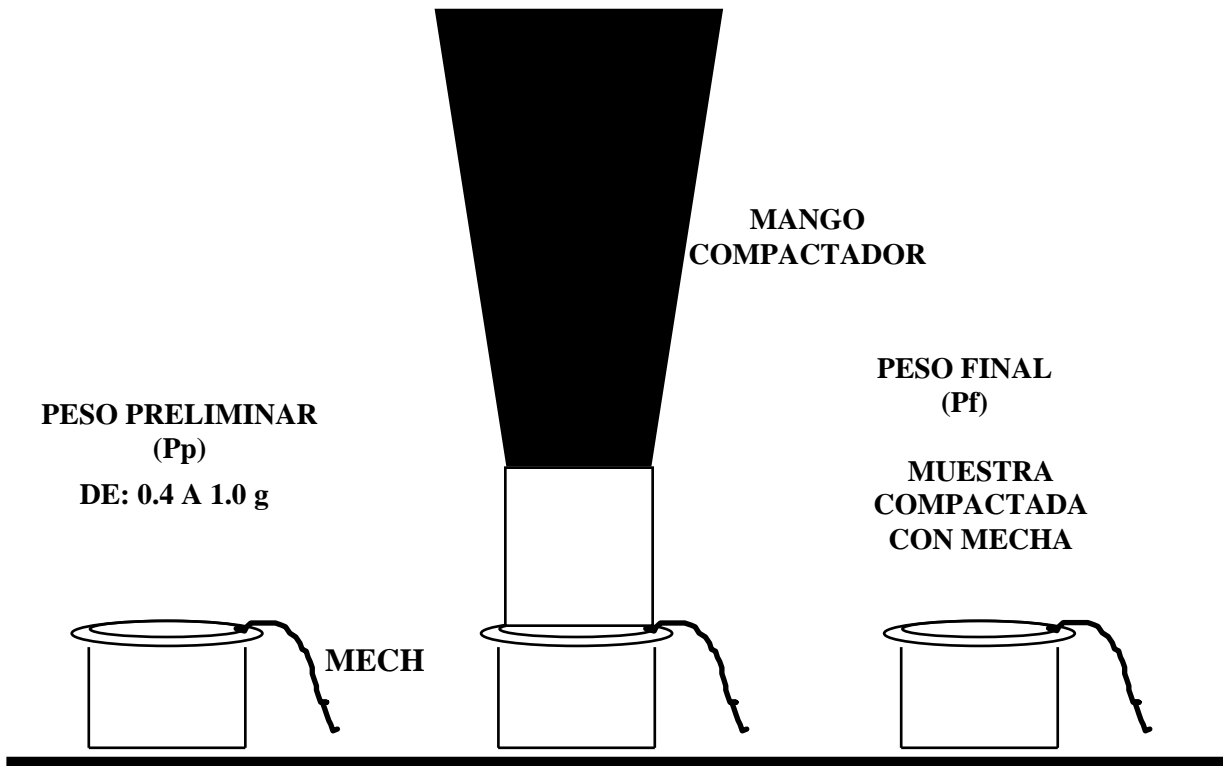


Fig. 29: Esquema donde se muestra el método para compactar la muestra.

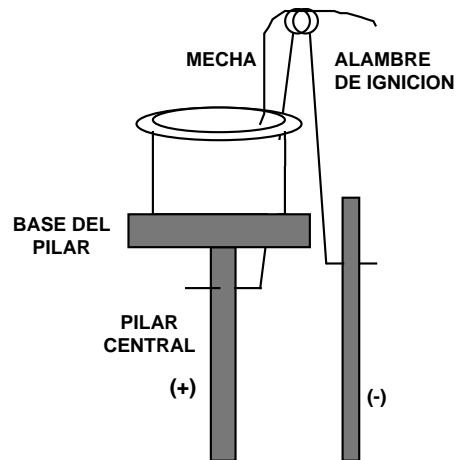


Fig. 30: Colocación de la muestra en la bomba para su ignición.

## ANEXO V

Tabla XXII: Prueba "t de student" para encontrar las diferencias significativas entre los coeficientes de isometría del crecimiento de las crías *A. splendens* con dos dietas diferentes.

Alimento	Promedio	Desv. Est.	gl	t	p
MOI	2.5170	1.0915	12	-0.9899	0.3417
FAB	2.9809	0.5887			

Tabla XXIII: Análisis de curvas coincidentes para encontrar diferencias significativas en el crecimiento de las crías *A. splendens* y el tipo de dieta. Se empleó el "Solver" del Programa Excell del Office 2000.

	MOI	FAB	TOTAL	MOI	FAB	TOTAL	
L inf (mm)	37.2518554	22.9411714	48.7704	0.27469891	0.13351523	0.38557994	
k	0.05538487	0.17720949	0.02643		5	5	
to	-9.76523082	-7.32455601	-15.5816				
SSQ	0.25457795	0.13100199	0.38557994				
df		5	5			13	
	Individual	Agrupado					
SSQ	0.40821414	0.38557994					
df		10	13				
F	0.18482293	0.18482293					
p	0.90429775						
MOI	MOI	MOI	MOI	FAB	FAB	FAB	FAB
EDAD	LONG (mm)	E(L)	resid2	EDAD	LONG (mm)	E(L)	resid2
1	16.8093333	16.7304013	0.00623027	1	17.8526667	17.6937183	0.02526459
2	17.817	17.8360778	0.00036396	2	18.2657143	18.5458821	0.07849402
3	18.846	18.8821815	0.0013091	3	19.2292857	19.2596582	0.00092249
4	19.674	19.8719221	0.03917315	4	19.96	19.8575202	0.01050212
5	20.729	20.8083364	0.00629427	5	20.4407143	20.3582919	0.00679345
6	21.958	21.6942976	0.06953893	6	20.8230769	20.7777404	0.0020554
7	22.784	22.5325241	0.06324012	7	21.1338462	21.1290723	2.2789E-05
8	23.064	23.3255877	0.06842814	8	21.34	21.4233494	0.00694713

Tabla XXIV: Análisis de varianza (ANDEVA 95% de confianza) para encontrar diferencias significativas entre la TEC L Y TEC P de las crías *A. splendens* y el tipo de dieta.

EVENTO	gl	SC	CM	F	p
LONGITUD					
Alimento	1	3.44	3.44		
Error	186	328.68	1.77	1.95	0.164
PESO					
Alimento	1	0.0025	0.0025		
Error	186	0.1535	0.000082	3.103	0.080

***ANEXO VI***  
***ARTÍCULOS PUBLICADOS***

## Observations on feed size and capture success in the larval butterfly splitfin (*Ameca splendens* Miller & Fitzsimons, 1971, Pisces: Goodeidae) reared on zooplankton

By F. Peña-Aguado<sup>1</sup>, S. Nandini<sup>1</sup> and S. S. S. Sarma<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología; <sup>2</sup>Laboratorio de Zoología Acuática, División de Investigación y Posgrado, Edificio UMF, Universidad Nacional Autónoma de México, Campus Iztacala, Tlalnepantla, Edo. de México, Mexico

### Summary

In this study, we quantified the feeding behaviour (encounter, attack, capture, and ingestion) of larval *A. splendens* on microcrustacean prey [cladocerans: *Alona rectangula*, *Simocephalus vetulus* (separately neonates and adults), *Ceriodaphnia dubia*, *Daphnia pulex* (juveniles), *Moina macrocopa* and ostracods: *Heterocypris incongruens*]. Although we initially (first 4 weeks) offered rotifers (*Brachionus calyciflorus* and *B. patulus*), they were not consumed by the larvae and hence observations with these prey were discontinued. Feeding behaviour was observed during the first 10 weeks. Fifteen observations were made with each prey species (seven diets × four replicates). Experiments were conducted in 50 ml transparent containers with 20 ml fish-conditioned water into which one fry was introduced. Before introducing the fish, 20 individuals of a given cladoceran prey species or 50 individuals of a rotifer prey species were introduced. Until the fourth week, we used 20 ml of medium and thereafter 30 ml, but the prey density used remained constant (1 ind. ml<sup>-1</sup>). Observations (10 min per fry per cladoceran replicate) were taken under a stereomicroscope (20×) for the first 2 weeks and later with a lamp and a magnifying lens. The number of encounters (E), attacks (A), captures (C) and ingestions (I) were recorded. During the study period, there was a 60% increase in gape size but only a 30% increase in body length. The number of encounters of larval *A. splendens* was highest (192) on *M. macrocopa* and lowest (29) on ostracods and adult *S. vetulus* (59). The inverse relationship between capture success and prey size was more pronounced during the latter half of the study period. Compared with all the other prey types offered, *A. splendens* fed maximally on *M. macrocopa*, which therefore could be a suitable diet for the larval rearing of this fish species.

### Introduction

The use of live feed, particularly metazoan zooplankton, in aquaculture has become a common practice (Rao, 2003). While several studies have been conducted on edible fish, less information is available on those in danger of extinction (Fresh and Feller, 1994). The predominant freshwater metazoan zooplankton in lakes and ponds around the world include rotifers, cladocerans and copepods (Hutchinson, 1967). Large-scale culture of rotifers and cladocerans is relatively easy as they reproduce parthenogenetically and are among the fastest growing metazoan zooplankton (Dodson and Frey, 2001; Wallace and Snell, 2001). Somatic growth in rotifers following birth is relatively small as cell division stops immediately after eggs hatch (Sarma, 1985). On the other

hand, cladocerans continue to grow beyond the age at first maturity and thus the size differences between neonates and adults are relatively large (Nandini and Rao, 1998). Most cladocerans show an increase of 500–1000 µm as they grow from neonates to adults (Dodson and Frey, 2001). This fact is useful for using the same cladoceran species but with different size classes as distinct prey.

The feeding behaviour of many species of fish during larval stages comprises a series of events starting with encounter (E), followed by attack (A), capture (C) and ingestion (I). In some cases, prey species may escape after being attacked or prey may be rejected, if captured (Greene, 1983). Quantitative information on the feeding behaviour of predators not only helps in testing models related to their foraging capabilities but also in defining appropriate prey species for large-scale culture of fish.

Members of Goodeidae, commonly called livebearers, are largely restricted to a few waterbodies in Central Mexico. Mexican Conservation Norms have catalogued many species of Goodeinae as endangered or threatened to extinction due to many factors including habitat loss and unavailability of appropriate food, especially during larval stages (Peredo-Alvarez et al., 2004). Basically, Goodeinae members bear relatively few larvae per brood, which do not have much yolk and start feeding within a few days following birth. The mouth size is large compared to oviparous species; therefore the larvae are capable of attacking and ingesting cladocerans within the first week after hatching (Dominguez-Dominguez et al., 2002). Larvae of golden bubblebee goodeid (*Allotoca dugesi*) fed on *Moina* from the first week after birth (Dominguez-Dominguez et al., 2002). A similar trend was also noted in another Mexican goodeid *Skiffia multipunctata* (Escalera-Vázquez et al., 2004). On the other hand, when offered two species of rotifers, *Brachionus calyciflorus* and *B. patulus*, *Allotoca meeki* positively selected the former and avoided the latter (Peredo-Alvarez et al., 2004). It appears that generalizations based on a few taxa may not be valid for the entire subfamily.

The capture success of prey increases with age as vision and attack skills in fish larvae improve. The number of prey consumed also increases with age. Smaller prey should be easier to capture and therefore are consumed more than larger prey types during the early stages (Gerking, 1994). In this study, we analysed the feeding behaviour of *Ameca splendens* on commonly found prey types (rotifers, cladocerans and ostracods) during the first 10 weeks after birth.

The present study tries to analyse the capabilities of newly hatched larvae and post-larvae to:

- (i) start-feed successfully on a variety of different zooplankton organisms (rotifers, cladocerans and ostracods),
- (ii) relate successful feeding on prey size and larval size and larval size (size of mouth gap), and
- (iii) determine the relationship between survival and growth with type of food offered.

### Materials and methods

*Ameca splendens* Miller & Fitzsimons, 1971 (Pisces: Goodeniidae) is found in a very narrow range in the Teuchitlán River and associated rock pools (20°33'50" and 20°47'40" North; 103° 47'30" and 103° 51'20" West) in the State of Jalisco, Mexico. As the species is endangered, we did not take too many from the site. Instead, we worked with larvae donated by the San Nicolas University of Michoacan (Mexico). The adults (two males and six females) were maintained in 40 L (51 × 36 × 22 cm) aquaria with 30 L of water. The fish were maintained under constant aeration, at 23 ± 2°C and subject to illumination from fluorescent lamps (1.3 m long and 1.8 m above the aquaria and a light intensity of 4 μmol m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>) for 14 L:10D and fed with a mixture of cladocerans (*Daphnia pulex*, *Moina macrocopa*, *Ceriodaphnia dubia*) and ostracods (*Heterocypris incongruens*) *ad libitum*. When the larvae were born (20 larvae), they were maintained in two 5 L aquaria (30 × 20 × 10) under similar conditions as the adults: with constant aeration, at 23 ± 2°C (n = 15) and illuminated by fluorescent lamp for 14 L:10D and fed with a mixture of cladocerans (*Daphnia pulex*, *Moina macrocopa*, *Ceriodaphnia dubia*) and ostracods (*Heterocypris incongruens*) *ad libitum*. During the study period, standard length and gape width of 10 larvae was measured weekly using Vernier Calipers (0.1 mm) or calibrated ocular micrometer under a stereomicroscope (0.01 mm). Twice a week, 50% of the water in the rearing containers was exchanged with dechlorinated tap water after carefully siphoning out any debris and dead fish, if any. The general larval mortality during the experimental period was around 10%.

The prey species (mean length in μm) used in these experiments were rotifers [*Brachionus calyciflorus* Pallas, 1766 (160), *B. patulus* (Müller, 1786) (120), cladocerans (*Alona rectangula* Sars, 1862 adults (450), *Simocephalus vetulus* Müller, 1776 neonates (690), adults (1670), *Ceriodaphnia dubia* Richard, 1894 adults (770), *Daphnia pulex* Leydig, 1860 juveniles (880), *Moina macrocopa* Goulden, 1968 adults (1000)] and ostracods [*Heterocypris incongruens* Ramdohr, 1808 adults (1270)]. All of the prey species were isolated from local water bodies and maintained for >2 years under laboratory conditions. Populations were initiated with one individual and were maintained in batch cultures with EPA medium (prepared by dissolving 96 mg NaHCO<sub>3</sub>, 60 mg CaSO<sub>4</sub>, 60 mg MgSO<sub>4</sub> and 4 mg KCl in one litre of distilled water (Weber, 1993) and fed with the unicellular green alga *Chlorella vulgaris*, cultured with Bold Basal medium (Borowitzka and Borowitzka, 1988). Observations on the feeding behaviour were conducted during the first 10 weeks just after the fish larvae were hatched. Prior to observations with each prey species (seven diets × four replicates), fifteen larvae were deprived of food for 2 h. We filtered 1 L of water from the aquarium in which the larvae were maintained with a 50-μm mesh and then carefully transferred the number of fish to be used in the experiments. Careful handling during the experiments ensured mortality rates of <5%. Experiments were

conducted in 50 ml transparent containers with 20 ml fish-conditioned water into which one fry was introduced. Before introducing the fish, 20 individuals of a given cladoceran prey species or 50 individuals of a rotifer prey species were introduced. Until the fourth week we used 20 ml of water and thereafter 30 ml, but the prey density used remained constant (1 ind. ml<sup>-1</sup>). Observations, (10 min per fry per cladoceran replicate), were taken under a stereomicroscope (20×) for the first 2 weeks and later with a lamp with a magnifying lens. The light intensity during the experiments was similar to that under which the larvae were maintained. Experiments were conducted using a microscope and not directly in the aquaria since it was not possible to observe smaller prey types with the naked eye. The numbers of encounters (E), attacks (A), captures (C) and ingestions (I) were recorded. To understand each of the events, we considered an encounter as the number of occasions in which the predator (fish) recognized its prey (zooplankton). This was evident by subtle changes in the swimming behaviour of the fish. Attacks were the number of assaults made by the predator towards the prey with intent to capture it. We considered it a capture when the prey was in the mouth of the predator. This prey was either ingested or expelled from the predator's mouth after a short handling period. The capture success was defined as the relation between the number of prey attacked (A) to those captured (C) by each fish larva. Its maximal value is 1.0, which implies that all prey attacked were captured successfully.

We observed the feeding behaviour of a total of 15 fish larvae (studied individually), each for 10 min for a given prey item. All observations using one particular prey were taken on the same day. We observed the feeding behaviour of *A. splendens* on the rotifers *B. calyciflorus* and *B. patulus* over the first 4 weeks (from the day of hatching) and found that they never attacked or consumed any rotifer prey. Therefore the data are not presented, and observations on rotifers were discontinued after the first 4 weeks. Differences in prey consumption with time were tested for significance using F-tests and *post-hoc* analyses (Tukey's test; Statistica, Ver. 5 [Tulsa, OK, USA]).

### Results

The number of encounters (Fig. 1) of larval *A. splendens* with their prey was highest on *M. macrocopa* and lowest on ostracods and *S. vetulus* adults. There was a significant increase in the number of encounters of *A. splendens* larvae with all the test prey except for ostracods with time (P < 0.001, F-test). The maximum number of encounters, which was >10 min<sup>-1</sup> when offered *M. macrocopa* and *S. vetulus* neonates, was observed during the end of the study period, between the sixth and tenth week. There was significant improvement in the number of encounters with all prey after the fifth week (Tukey's test).

As in the case of encounters, the number of attacks also increased significantly with the age of the fish (P < 0.001, F-test). It was highest on *M. macrocopa* and *S. vetulus* neonates and lowest on Ostracods and *A. rectangula*. Between the fifth week and the end of the experiments there was a significant increase in the number of attacks only on *M. macrocopa* and *S. vetulus* neonates.

The number of prey captured and ingested increased with time in this study (P < 0.001, F-test). *Moina macrocopa* and *S. vetulus* neonates were captured most by *A. splendens* during the study, while Ostracods, *A. rectangula* and *S. vetulus* adults

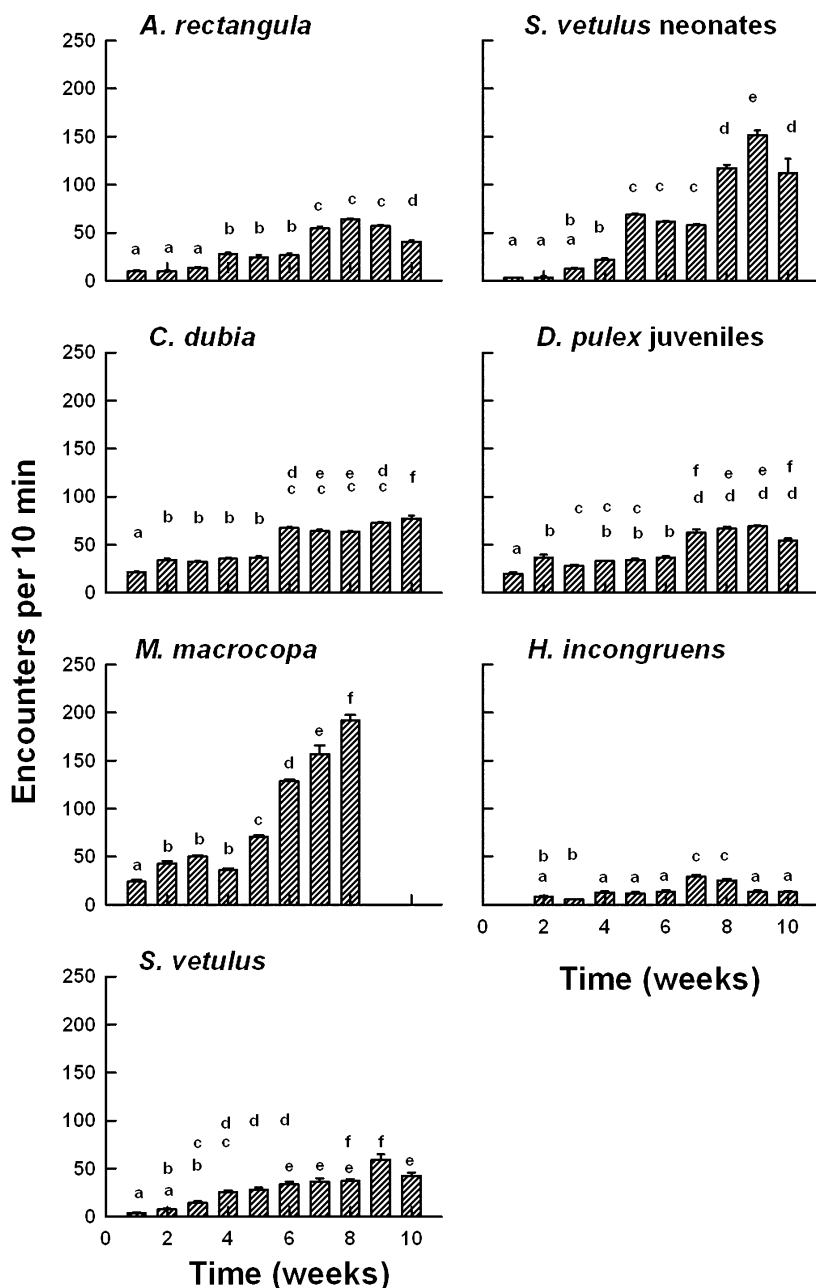


Fig. 1. Number of encounters between predator *Ameca splendens* and prey species over 10-week period. Mean  $\pm$  standard error based on 15 observations. Bars with same letters not significantly different based on Tukey's test

the least. There was a significant increase in the prey captured during the latter half of the study period only in the most preferred prey (Tukey's test). Very few prey attacked (<1%) were able to escape (that is, ingestion was over 99%, Fig. 2) or were rejected by the predator.

The relation between the gape size and the length of the fish is shown in Fig. 3. There was an increase in the gape size with length. At birth, the gape size was 1.0 mm, which increased to 2.4 mm with time. There was a 60% increase in gape size but only a 30% increase in body length of *A. splendens* during the 10-week study period.

There existed an inverse relation between the prey size and capture success of *A. splendens* on it (Fig. 4). This relation was not significant during the first 5 weeks of the study period but was significant during weeks 5–10. The efficiency of capture was higher on smaller prey than on larger prey with an increase in the body size of the fish.

**Discussion**

Larval rearing is a bottleneck in breeding both oviparous and viviparous fish (Stouder et al., 1994). Availability of appropriate quantity and quality of prey are expected to reduce larval mortality. While most marine fish larvae appear to accept a great variety of food items including dry feeds (Rosenthal and Fonds, 1973), freshwater taxa are probably more selective and show reduced growth and survival when raised on dry feeds (Nandini and Sarma, 2000). These can be determined by evaluating both ecological and ethological factors (Rao, 2003). Constraint of larval mouth (gape) size in capturing prey of larger size has been recognized in all fish species (Bremigan and Stein, 1994). Regardless of the fish species, a linear or curvilinear relation has been observed between the fish length and the gape size, especially during the larval stages (Gerking, 1994). In this

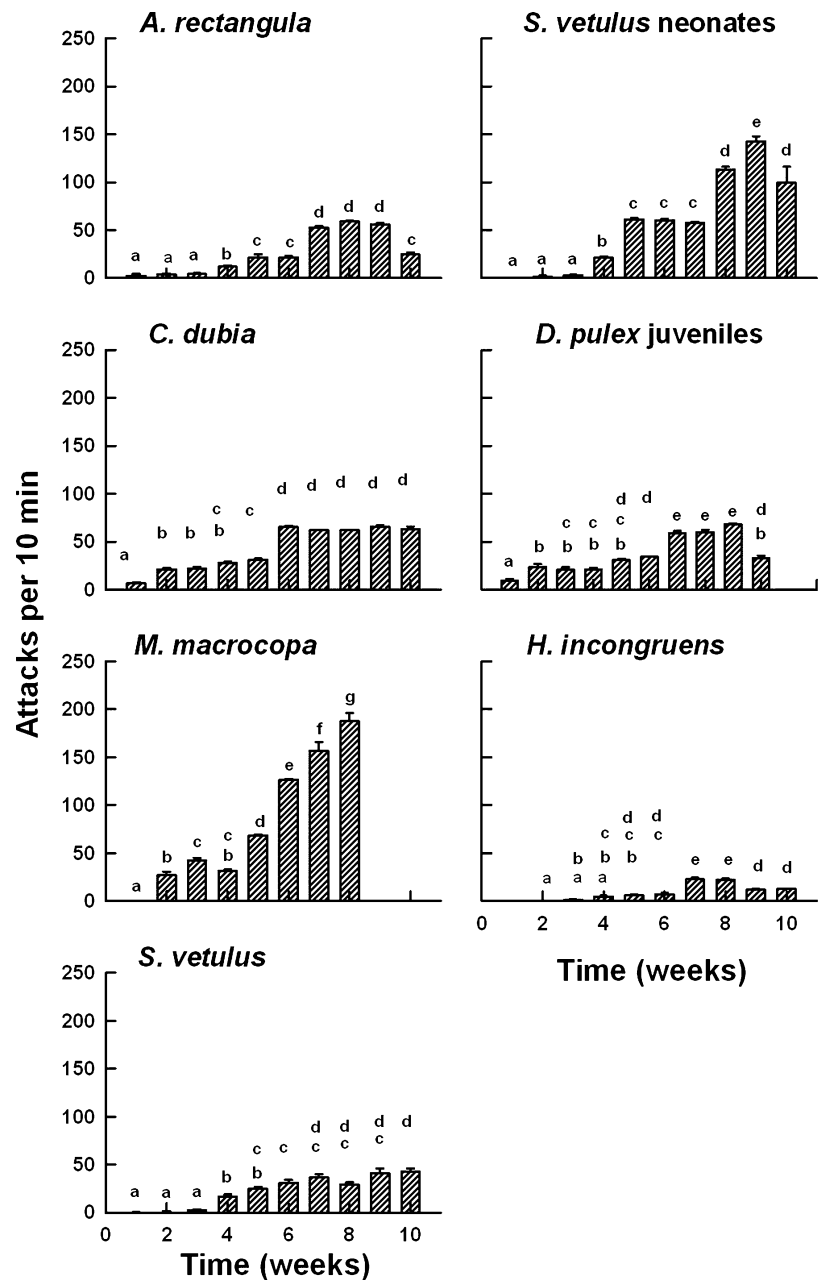


Fig. 2. Number of prey ingested by predator *Ameca splendens* during 10 min observation period, over 10 weeks. Mean  $\pm$  standard error based on 15 observations. Bars with same letters not significantly different based on Tukey's test

work, we also observed such a relationship. At the time of birth, the larval body length and gape size of oviparous fish taxa are generally in the range of 5–10 and 0.05–0.35 mm, respectively. In members of the family Goodeidae, this ranged from 10 to 18 mm and 0.8 to 1.0 mm, respectively (Domínguez-Domínguez et al., 2002; present study), with a doubling in dimensions by the time larvae were 4 weeks old.

Optimal foraging theory predicts that predators should select more profitable prey in terms of energy gains per unit effort (Stephens and Krebs, 1992). With increasing age and thereby gape size, fish larvae show an ontogenic diet shift in favour of large zooplankton such as cladocerans when compared with rotifers (Khadka and Rao, 1986). Among the Goodeidae, while Domínguez-Domínguez et al. (2002) have shown that *A. dugesi* fed on the rotifers such as *B. calyciflorus* and *B. patulus*, we found that *A. splendens* did not feed on these rotifers even at birth when their size was smallest. This

was due to the fact that these larvae, at around 1.8 cm at birth, are twice the size of *A. dugesi*.

An increase in the body length and gape size improves the ability of larvae to capture prey. In general, vision improves with age and therefore there is an increase in the reactive distance (the ability to locate the prey at longer distances) (Zaret, 1980). The ability of fish larvae to encounter, attack, capture and ingest prey also increases with age. For example, Sarma et al. (2003) observed a four to sixfold increase in encounter rates with the cladoceran *Moina macrocopa* over a 2-week period in the blind fish *Astyanax fasciatus* and the ornamental fishes *Pterophyllum scalare* (angel fish) and *Gymnocorymbus ternetzi* (black tetra). In this study we found that the encounter with this prey (*M. macrocopa*) was considerably higher than that recorded by Domínguez-Domínguez et al. (2002). This may be due to the fact that *A. splendens* is larger than *A. dugesi* at birth. We also observed that *A. splendens* larvae fed maximally on *Moina macrocopa*. This was probably

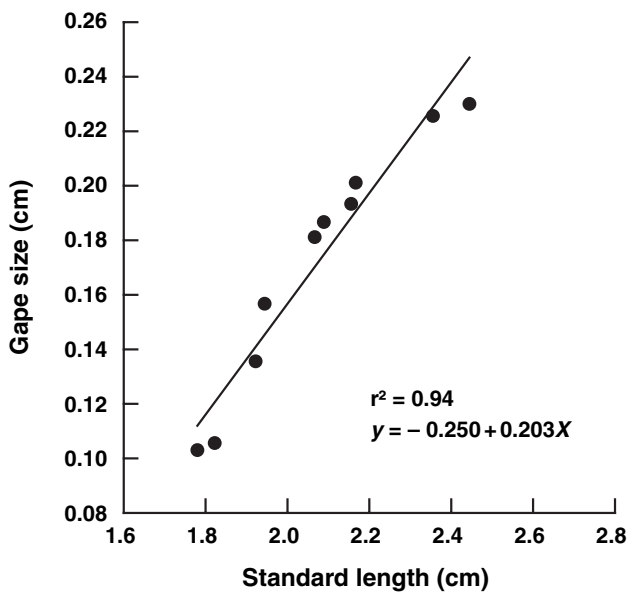


Fig. 3. Relationship between body length and gape size during *Ameca splendens* study period. Each point represents a mean of 10 observations

due to the fast movement of this cladoceran compared with the other test species, which made it more visible to the predator (Zaret, 1980). It remains to be seen whether *A. splendens*

would continue to prefer *Moina macrocopa* over other species when offered a mixed diet.

We also observed that the percentage increase in the capture success (the ratio of C by A) was higher on larger than on smaller prey over time (see Fig. 4); that is, the capture success on small prey remained high and fairly constant over the study period while that on large prey such as *Simocephalus vetulus* and ostracods adults increased with the age of the fish. There was also an inverse relation between the prey size and capture success, which was significant only after the fifth week. Widening diet breadth with age and thereby increasing gape-size is yet another important natural phenomenon exhibited by almost all fish species (Lazarro, 1987). Also from the energetic point of view, capturing and ingesting larger prey is more profitable for larger fish (Pyke, 1984). We found that fewer small size prey such as *A. rectangular* and *D. pulex* juveniles and *S. vetulus* neonates were captured in the tenth rather than the ninth week. Similar trends were not observed with the largest prey, *S. vetulus* adults and ostracods, tested in this study.

This study shows among several prey sizes and types tested that *A. splendens* fed maximally on *M. macrocopa*. Compared to all other prey types offered, *Moina* also has the highest growth rates (Sarma et al., 2005). This suggests that *Moina* would be an ideal prey to offer for the large-scale culture of this fish, which is in danger of extinction. It remains to be seen whether *Ameca splendens*, according to the optimal foraging

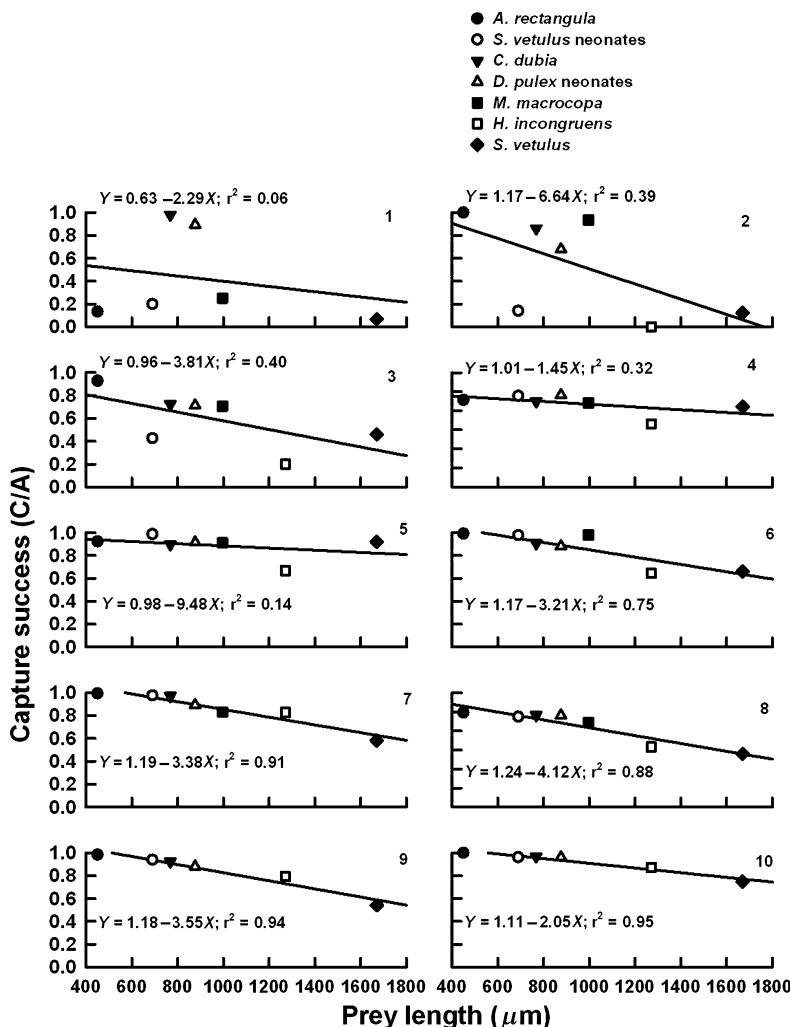


Fig. 4. Relationship between *Ameca splendens* capture success and prey length during first 10 weeks post-birth. Each point represents mean of 15 observations for each of seven prey items. Numbers (1–10) indicate age of larvae (weeks)



theory, switches or drops *Moina* from its diet when offered alternative prey in higher densities.

### Acknowledgements

Three anonymous reviewers and H. Rosenthal improved our presentation considerably. FPA is grateful to CONACyT (No. 116468) for a scholarship. SN and SSSS thank SNI (20520 and 18723, respectively) for additional support. We thank Omar Domínguez-Domínguez for donating the fish larvae.

### References

- Borowitzka, M. A.; Borowitzka, L. J., 1988: Micro-algal biotechnology. Cambridge University Press, United Kingdom, 477 pp.
- Bremigan, M. T.; Stein, R. A., 1994: Gape-dependent larval foraging and zooplankton size: implications for fish recruitment across systems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **51**, 913–922.
- Dodson, S. I.; Frey, D.G., 2001: Cladocera and other Branchiopoda. In: Thorp, J.H. & Covich, A.P. (Eds). Ecology and classification of North American freshwater invertebrates. 2nd edn, Academic Press, San Diego, San Francisco, pp. 849–913.
- Domínguez-Domínguez, O.; Nandini, S.; Sarma, S.S.S., 2002: Larval feeding behaviour of the endangered fish golden bubblebee goodeid, *Allotoca dugesi* (Bean) (Goodeidae) offered zooplankton: implications for conservation. *Fish Manage. Ecol.* **9**, 285–291.
- Escalera-Vázquez, L.H.; Domínguez-Domínguez, O.; Sarma, S.S.S.; Nandini, S., 2004: Selective feeding on zooplankton by larval *Skiffia multipunctata* (Goodeidae). *J. Freshw. Ecol.* **19**, 433–439.
- Fresh, K.L.; Feller, R. J. (Eds) 1994: Theory and application in fish feeding ecology. The Belle W. Baruch Library in Marine Science Number 18. University of South Carolina Press, South Carolina.
- Gerking, S. D., 1994: Feeding ecology of fish. Academic Press, London.
- Greene, C.H., 1983: Selective predation in freshwater zooplankton communities. *Int. Rev. Gesamten Hydrobiol.* **68**, 297–315.
- Hutchinson, G.E., 1967: A treatise on limnology. 2. Introduction to lake biology and limnoplankton. John Wiley, New York, pp. 1115.
- Khadka, R. B.; Rao, T. R., 1986: Prey selection by common carp (*Cyprinus carpio* var. *communis*) larvae in relation to age and prey density. *Aquaculture* **88**, 69–74.
- Lazarro, X., 1987: A review of planktivorous fishes: their evolutions, feeding behaviours, selectivities and impacts. *Hydrobiologia* **146**, 97–167.
- Nandini, S.; Rao, T.R., 1998: Somatic and population growth in selected cladoceran and rotifer species offered the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* as food. *Aquat. Ecol.* **31**, 283–298.
- Nandini, S.; Sarma, S.S.S., 2000: Zooplankton preference by two species of freshwater ornamental fish larvae. *J. Appl. Ichthyol.* **16**, 273–275.
- Peredo-Álvarez, V.M.; Sarma, S.S.S.; Nandini, S., 2004: Studies on the functional responses of the Mexican live bearer fish *Allotoca meeki* (Goodeidae: Cyprinodontiformes). In: B. L. Kaul (Ed.). Advances in fish and wildlife ecology and biology. Daya Publishing House, Tri Nagar, Delhi, India **3**, 27–40.
- Pyke, G.H., 1984: Optimal foraging theory: a critical review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **15**, 523–575.
- Rao, T. R., 2003: Ecological and ethological perspectives in larval fish feeding. *J. Appl. Ichthyol.* **13**, 145–178.
- Rosenthal, H.; Fonds, M., 1973: Biological observations during rearing experiments with the garfish *Belone belone*. *Mar. Biol.* **21**, 203–218.
- Sarma, S.S.S., 1985: Effect of food density on the growth of the rotifer *Brachionus patulus* Mueller. *Bull. Botanical Soc., Sagar* **32**, 54–59.
- Sarma, S.S.S.; López-Rómulo, J.A.; Nandini, S., 2003: Larval feeding behaviour of blind fish *Astyanax fasciatus* (Characidae), black tetra *Gymnocorymbus ternetzi* (Characidae) and angel fish *Pterophyllum scalare* (Cichlidae) fed zooplankton. *Hydrobiologia* **510**, 207–216.
- Sarma, S.S.S.; Nandini, S.; Gulati, R.D., 2005: Life history strategies of cladocerans: comparisons of tropical and temperate taxa. *Hydrobiologia* **542**, 315–333.
- Stephens, D. W.; Krebs, J. R., 1992: Foraging theory. Princeton University Press, NJ, USA.
- Stouder, D.J.; Fresh, K.L.; Feller, R. J. (Eds), 1994: Theory and application in fish feeding ecology. The Belle W. Baruch Library in Marine Science Nr. 18. University of South Carolina Press, South Carolina.
- Wallace, R.L.; Snell, T.W., 2001: Phylum Rotifera. In: Thorp, J.H. & Covich, A.P. (Eds). Ecology and classification of North American freshwater invertebrates, 2nd edn. Academic Press, San Diego, San Francisco, pp. 195–254.
- Weber, C. I., 1993: Methods for measuring the acute toxicity of effluents and receiving waters to freshwater and marine organisms. 4th edn. United States Environmental Protection Agency, Cincinnati, OH, EPA/600/4-90/027F. xv + 293 pp.
- Zaret, T. M., 1980: Predation and freshwater communities. Yale University Press, New Haven, CT, 187 pp.

**Author's address:** S. Nandini, Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología, Universidad, Nacional Autónoma de México, Campus Iztacala, AP 314, CP 54090, Tlalnepantla, Edo. de México, Mexico.  
E-mail: nandini@servidor.unam.mx

# Functional response of *Ameca splendens* (Family Goodeidae) fed cladocerans during the early larval stage

**01** Fabiola Peña-Aguado<sup>1</sup>, S Nandini<sup>2</sup> & S S S Sarma<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Postgraduate Studies in Marine Sciences and Limnology (PCMyL), National Autonomous University of Mexico. Ciudad Universitaria, Mexico

**02**

<sup>2</sup>Laboratory of Aquatic Zoology, Division of Investigation and Postgraduate Studies, National Autonomous University of Mexico, Campus Iztacala, Tlalnepantla, Edo. de Méx., Mexico

**Correspondence:** S Nandini, Laboratory of Aquatic Zoology, Division of Investigation and Postgraduate Studies, National Autonomous University of Mexico, Campus Iztacala, UMF Building, AP 314, CP 54090, Tlalnepantla, Edo. de Méx., Mexico. E-mail: nandini@servidor.unam.mx

## Abstract

We studied the functional response of the goodeid *Ameca splendens*, an endangered species from rivers Ameca and Teuchitlán (Jalisco, Mexico), from birth until 8 weeks old. The cladocerans, *Alona rectangula* adults, *Simocephalus vetulus* neonates, *Ceriodaphnia dubia* adults, *Daphnia pulex* juveniles and *Moina macrocopa* adults were used as prey. The prey densities, depending on the species, ranged between 0.25, 0.5, 1.0, 2.0, 4.0, 6.0, 8.0, 16.0 and 32 ind. mL<sup>-1</sup>, with four replicates at each density. We found that all functional responses were Type II. During the feeding period of 30 min, the fish larvae consumed about 600 individuals of the smallest prey *A. rectangula* (450 µm). The consumption of larger prey (< 1.0 mm) such as *S. vetulus*, *C. dubia*, *D. pulex* and *M. macrocopa* ranged between 150 and 200 prey larva<sup>-1</sup> during the feeding trials. Our study shows that *A. splendens* reached maximal prey consumption at around 4 weeks of age, after which there was no increase in prey consumption during the feeding period with age until the end of the study period of 8 weeks. Our study indicates that prey digestion rather than handling time determines the functional response in this fish species and that *M. macrocopa* is most suited as live food for *A. splendens*.

**Keywords:** feeding, larval stage, *Ameca splendens*, predator, prey interactions

## Introduction

One of the main problems in the mass culture of any fish species is the cost of the live or processed feed. In many cases, fish larvae prefer live zooplankton such as rotifers, cladocerans, copepods, ostracods and in some cases, nauplii of *Artemia* spp. (Gerking 1994; Dhert, Rombaut, Sauntika & Sorgeloos 2001). Although maintaining live zooplankton is labour intensive and expensive, it is crucial, particularly during the early larval stages. Many oviparous fish larvae also show an ontogenic feeding shift from rotifers to cladocerans (Rao 2003). These generalizations, however, cannot be applied to fish species born with a small yolk sac or those without one. Viviparous fish larvae have, since birth, a mouth gape considerably bigger than oviparous fish larvae, and hence are expected to have a larger diet breadth (Hunter 1981; Domínguez-Domínguez, Nandini & Sarma 2002). Fish diets are often prepared based on the composition of the yolk sac or the preferred prey types. This information, though available for several oviparous fish species, is lacking for viviparous taxa, some of which are endangered (Gerking 1994; Helmus, Allen, Dominguez-Dominguez, Díaz Pardo, Gesundheit, Lyons & Silva 2009).

In response to increasing prey density most predators, including fish, increase their consumption until satiety (Begon, Harper & Townsend 2006). When the prey density is high the predator attack rate is limited

by the time needed to manage captured prey (Krebs & Davies 1993). Fish react to increasing prey availability in two ways: the prey number eaten increases with increasing prey availability until the predator reaches satiety (functional response) and later the fish reacts with an increase in reproduction (numerical response) (Pianka 1999). The latter is a complex process to measure, because of the technical difficulties in providing a constant food supply during the long-growth and reproductive period of fish. On the other hand, functional response experiments are easy to execute and they also indicate appropriate food levels for fish larvae at specific ages. Such studies are widely used in the management of larval production centres.

*Ameca splendens* Miller & Fitzsimons, 1971 (Subfamily Goodeinae) is currently considered endangered due to pollution and a reduction of its natural habitat. The distribution of *A. splendens* is restricted to the rivers Ameca and Teuchitlán (Jalisco, Mexico), which receive discharges from a sugar industry (SEMARNAP 2001; De la Vega-Salazar, Ávila-Luna & Macías-García 2003). It is viviparous and shows sexual dimorphism. The adults' average standard length is 90 mm, and the female has the capacity to reproduce every 45–60 days producing a maximum of 20 fingerlings (average standard length 18 mm).

Under natural conditions, similar to other goodeids, *A. splendens* adults feed on cladocerans and insect larvae (Loera 2005). However, very little information is available on the feeding behaviour of this endangered species. Therefore, the aim of this project was to determine the functional response of *A. splendens* from birth to 8 weeks of age and to determine the appropriate prey densities of selected cladoceran taxa to increase survivorship and maintain healthy fish.

## Materials and methods

*Ameca splendens* larvae were donated by Universidad Michoacana de San Nicolas (Morelia City, Mexico) and maintained in a 40 L aquarium, with constant aeration under the following conditions: temperature,  $25 \pm 2$  °C; pH, 7.5–8.0; photoperiod, 14:10 light-dark. The medium was partially (20%) exchanged every day. The fish were fed with a mixture of cladocerans (*Daphnia*, *Simocephalus* and *Ceriodaphnia* species) *ad libitum* twice a day. After about 3–4 months, the adults began to reproduce under laboratory conditions. When the fry were born, they were separated

in a 5 L aquarium with preconditioned water and fed *ad libitum* twice a day. The trials were conducted every week, from birth until 8 weeks. The size of fry ranged from  $1.8 \pm 0.2$  to  $2.4 \pm 0.3$  cm standard length during the study period. Before the functional response experiments all fry were starved for 2 h (Tilseth & Ellertsen 1984).

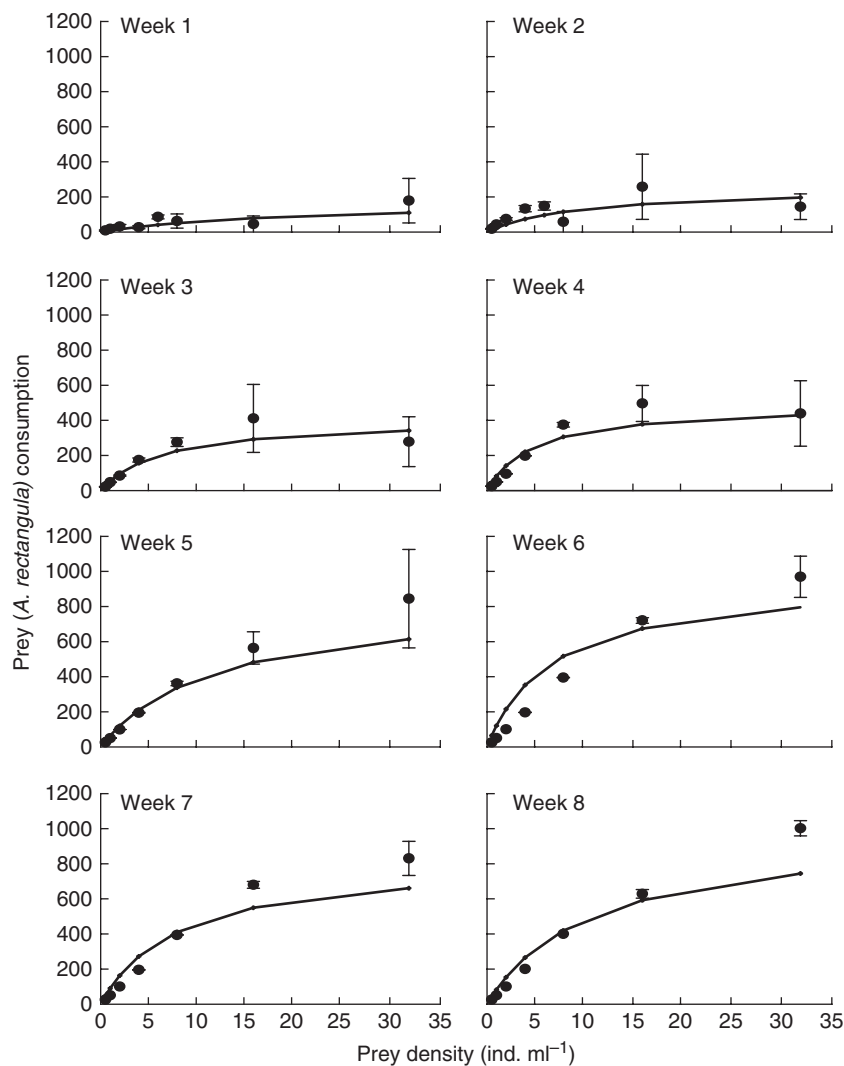
The use of cladocerans as the starter diet for *A. splendens* is justified due to its large gape size at birth (Peña-Aguado, Nandini & Sarma 2007). In addition, cladocerans are also found in the natural habitat of this fish species (Loera 2005). For the experiments we used the cladocerans *Alona rectangula* adults (body length  $\pm$  standard error) ( $450 \pm 21$   $\mu$ m), *Simocephalus vetulus* neonates ( $690 \pm 17$   $\mu$ m), *Ceriodaphnia dubia* adults ( $770 \pm 22$   $\mu$ m), *Daphnia pulex* juveniles ( $880 \pm 31$   $\mu$ m) and *Moina macrocopa* adults ( $1000 \pm 24$   $\mu$ m) isolated from local water bodies and maintained in the laboratory for more than 5 years with EPA medium (Anonymous 1985) and the micro-alga *Chlorella vulgaris* and *Scenedesmus acutus* at concentrations of  $1.0 \times 10^6$  and  $0.5 \times 10^6$  cells  $\text{mL}^{-1}$  respectively. The micro-algal culture was made using Bold's basal medium (Borowitzka & Borowitzka 1988). The cultures were maintained at  $25 \pm 2$  °C, pH 7.5–8.0 and continuous fluorescent illumination. The EPA medium was changed twice a week.

In order not to stress the fry with freshwater, we filtered preconditioned (water in which *A. splendens* were maintained at 4 ind.  $\text{L}^{-1}$ ) water with a 50  $\mu$ m mesh to use in the experimental vessels. These were 100 mL vessels (dimensions: length – 4.5 cm; width – 5 cm; height – 4.5 cm) filled with 50 mL of the filtered water and with a Pasteur micropipette we counted the different prey species to obtain the desired test densities. These were 0.25, 0.5, 1.0, 2.0, 4.0, 6.0, 8.0, 16.0 and 32 ind.  $\text{mL}^{-1}$  for *A. rectangula* and 0.25, 0.5, 1.0, 2.0, 4.0, 6.0 ind.  $\text{mL}^{-1}$  for the remaining test species. At every prey density we set four replicates.

Once the prey had been added we introduced one randomly selected fish larva into each of the test vessels. These were allowed to feed for 30 min before we filtered them out and counted the prey consumed. The functional response curves were analysed using the model of Holling (1966):

$$F = (F_{\max} \times C) (C + K)^{-1}$$

where  $F$  is the feeding rate (prey consumed per unit of time),  $C$  is the prey density;  $F_{\max}$  is the maximum consumption;  $K$  is the prey density at  $F_{\max}/2$ .



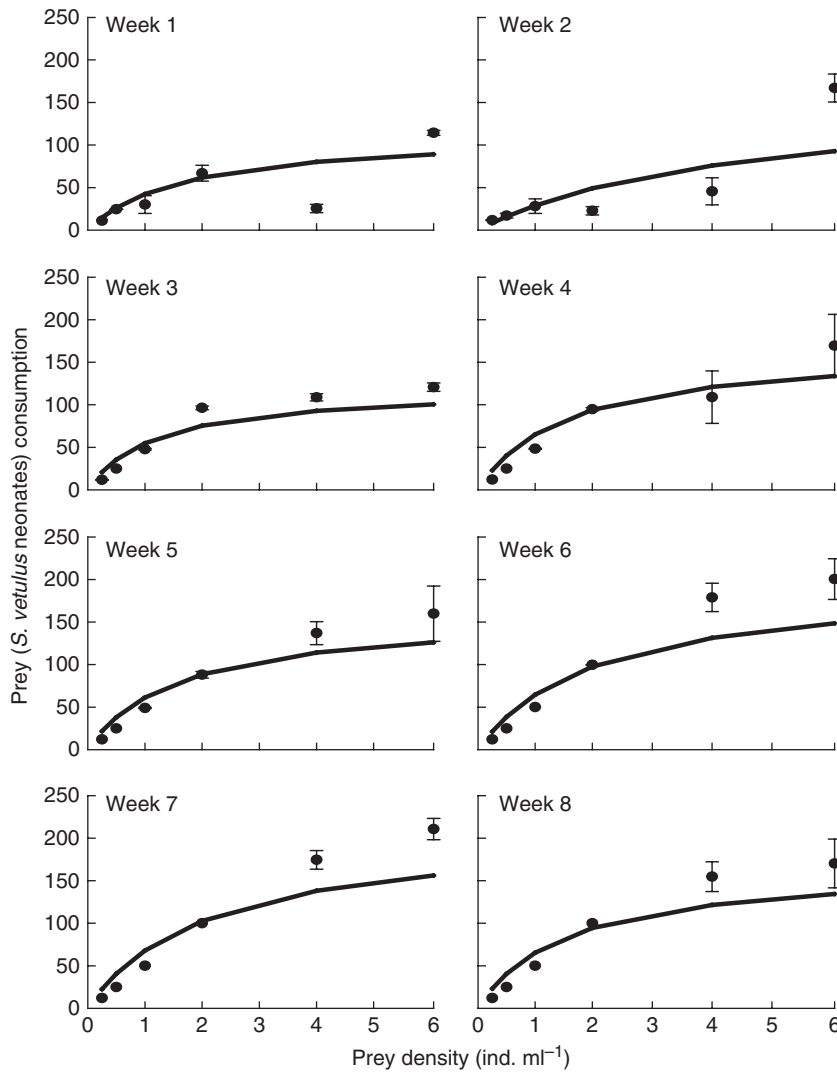
**Figure 1** Functional response of *Ameca splendens* fed on *Alona rectangula* (450 µm) in relation to age. Shown are the mean SE and the data based on the model of Holling.

To distinguish between Types I, II and III functional responses, we used the statistical procedures described by Trexler, McCulloch and Travis (1988). They demonstrated that the most effective way to distinguish between types involves logistic regression of proportion of prey eaten against the number of prey present. If the linear parameter estimate has no significant slope it is indicative of a Type I response, while a significantly negative slope is indicative of a Type II curve. If the linear parameter estimate is significantly positive and the quadratic estimate is significantly negative, it indicates a Type III functional response curve.

We calculated predation rates (PR, prey individuals removed from the population by one predator) (Juliano 1993; Pichlová & Vijverberg 2001) using the following equation:

$$PR = (N_0 - N_t) (P_N \times 0.5)^{-1}$$

where  $N_0$  is the initial number of prey,  $N_t$  is the number of live prey after the experiment,  $P_N$  is the number of predators present, and 'time' is the exact duration of the experiment expressed in hours. The proportion of prey eaten ( $d$ ) relative to



**Figure 2** Functional response of *Ameca splendens* fed on *Simocephalus vetulus* neonates (690 μm) in relation to age. Shown are the mean ± SE and the data based on the model of Holling.

the available prey density is given by

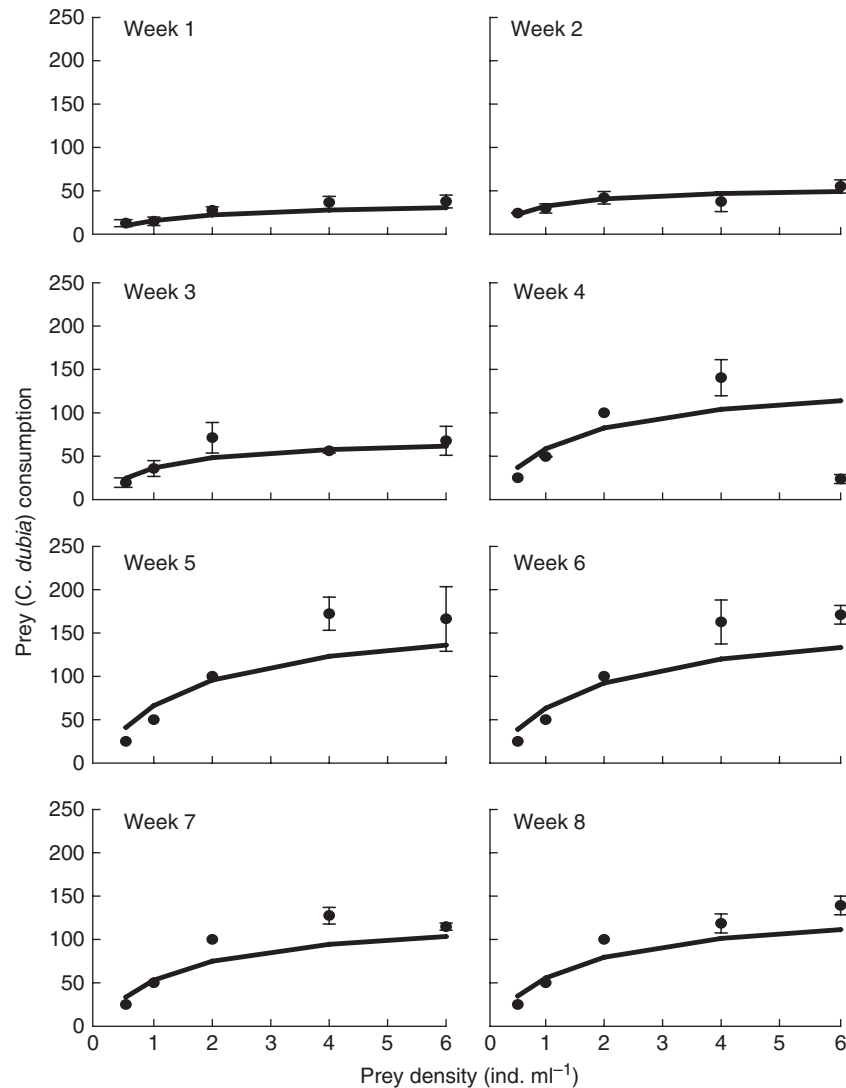
$$d = (PR) (N_0)^{-1}$$

In order to test the significance of the differences between the means of prey consumption at the asymptote of the functional response curves and the maximum prey consumption ( $F_{max}$ ) in relation to the age of the fish and prey species offered, we used *F*-tests ( $\alpha = 0.05$ ) and *post hoc* comparisons using Tukey's test (Sokal & Rohlf 1995; Daniel 1996; STATISTICA Version 5.0).

**Results**

*Ameca splendens* consumed *A. rectangula* in greater numbers ( $> 600 \pm 75$  ind. in 30 min) than the other prey types (Fig. 1). Also, the consumption of this prey was relatively low for the first 4 weeks and then doubled during the 7th and 8th weeks. With *S. vetulus* neonates (Fig. 2), the consumption was similar during the first 5 weeks (between  $125 \pm 15$  and  $150 \pm 25$  prey per 30-min feeding time), but during the next 2 weeks it was higher ( $200 \pm 20$  prey-larva<sup>-1</sup>). When offered *C. dubia*, the fish larvae showed increased consumption with increase in age until the 6th week and thereafter it started to

WUK ARE 2259 PDF 05-Apr-09 13:42 390190.Bytes 11 PAGES 11 operators: [Prasath]



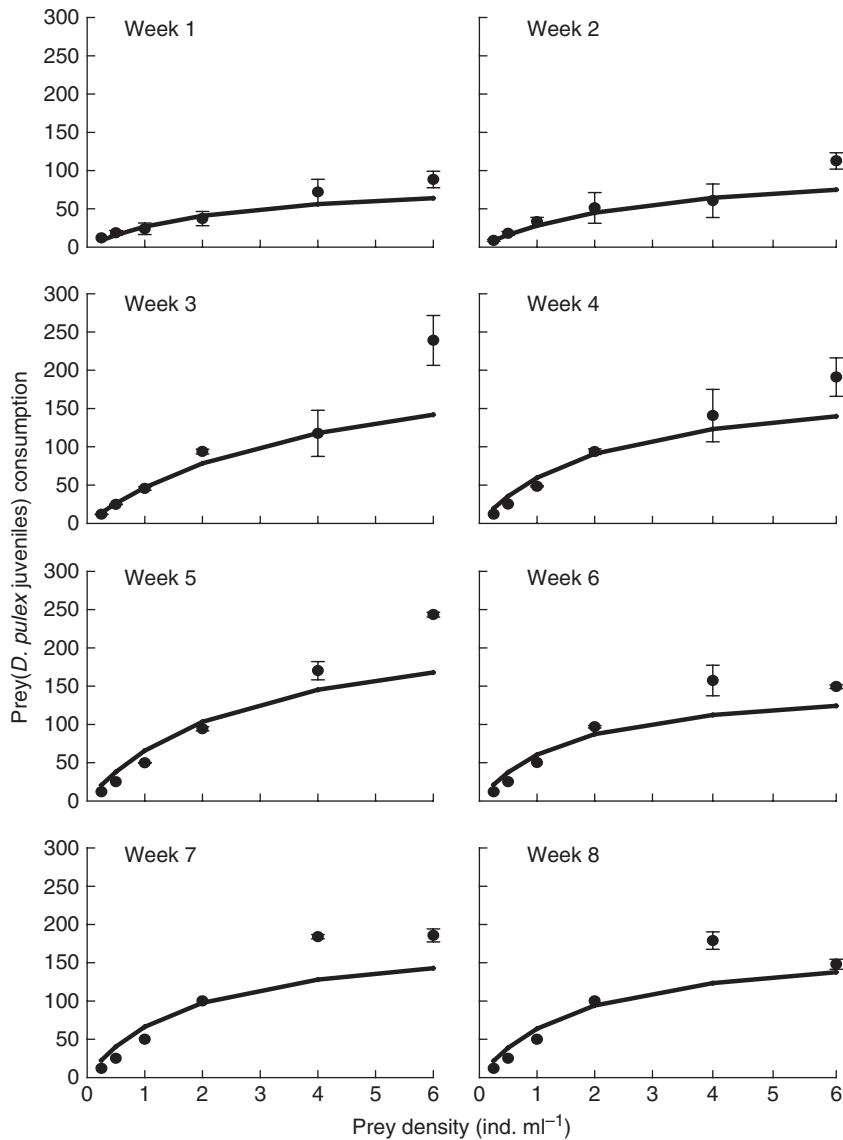
**Figure 3** Functional response of *Ameioba splendens* fed on *Ceriodaphnia dubia* (768  $\mu\text{m}$ ) in relation to age. Shown are the mean  $\pm$  SE and the data based on the model of Holling.

decrease (Fig. 3). The consumption of *D. pulex* juveniles by the larval *A. splendens* (Fig. 4) was similar to that of *C. dubia*. In the case of *M. macrocopa* (Fig. 5) the prey consumption was high since the beginning and continued to increase until the end of the 8th week. An analysis of the proportion of prey consumed in relation to prey availability, presented in Fig. 6, confirms that the functional response in *A. splendens* larvae is Type II. With respect to prey size (Fig. 7), we found an inverse relation between the size and consumption rate, i.e., the fish ate the smallest prey (*A. rectangula*) maximally. Prey consumption at the asymptote of the functional response curves increased significantly with age during the first 3 weeks after birth on all

the prey types offered ( $P < 0.001$ ,  $F$ -test, Table 1). After this age, there was no significant ( $P > 0.05$ , Tukey's test) increase in prey consumption until the end of the experimental period (8 weeks) (Fig. 8). In terms of prey consumption in relation to prey type, we observed that *A. splendens* always consumed higher numbers of *A. rectangula* as compared with the remaining taxa ( $P < 0.01$ ,  $F$ -test).

## Discussion

The characteristics that influence the consumption of cladocerans species by fish larvae include size, col-



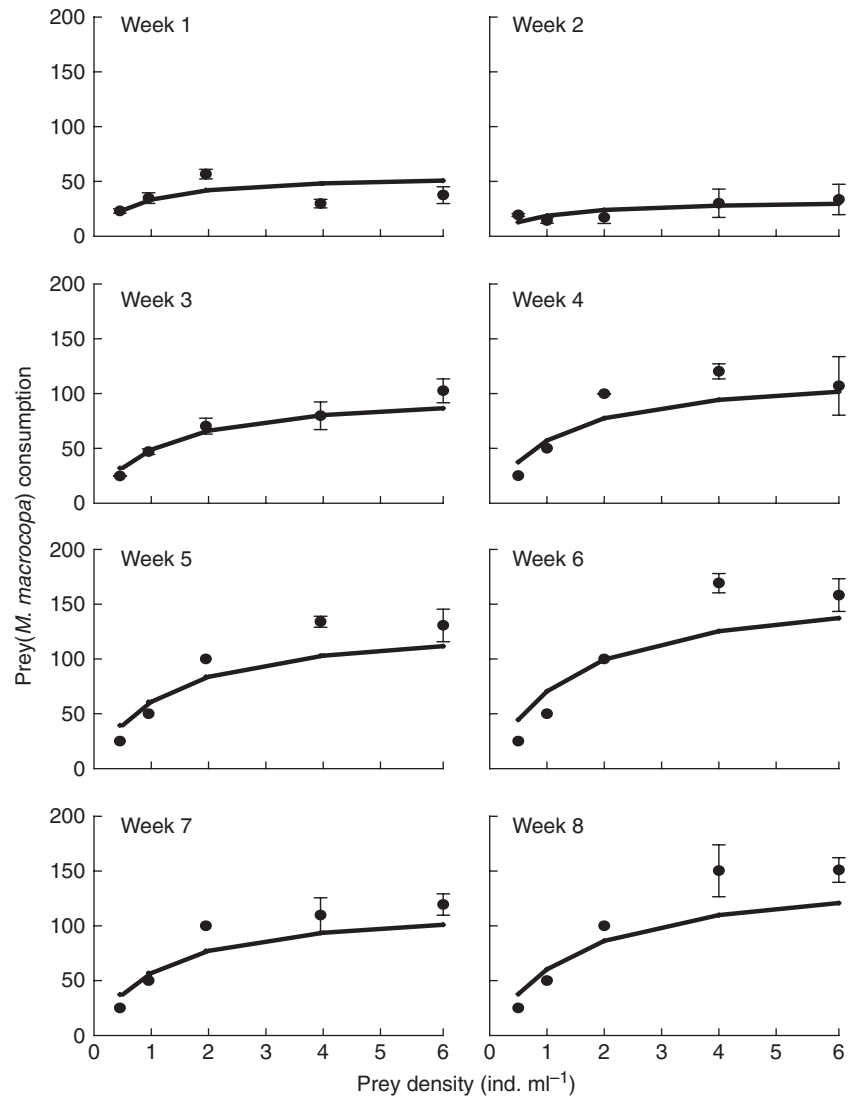
**Figure 4** Functional response of *Ameioblennius splendens* fed on *Daphnia pulex* juveniles (876 µm) in relation to age. Shown are the mean ± SE and the data based on the model of Holling.

our and behaviour (Gerking 1994). *Alona rectangula* adults and *S. vetulus* are reddish-orange in colour, are benthic and move vigorously. Of the planktonic cladocerans tested *C. dubia* and *D. pulex* have a transparent carapace while *M. macrocopa* is reddish-brown and with the most rapid movements of all the cladocerans tested in this study (Dodson & Frey 2001). The functional response patterns were similar on diets of all the tested cladocerans, with the exception of *A. rectangula*, which was the smallest species tested. These findings indicate that functional response patterns in *A. splendens* is related more to prey

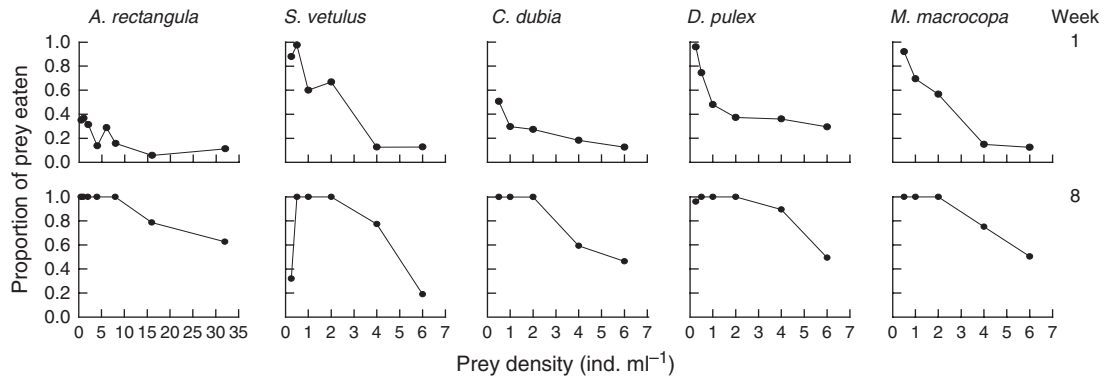
size than to any other characteristic, as has also been shown in other fish species (Puvanendran, Salies, Laurel & Brown 2004). It has also been well documented that satiation is reached due to physiological constraints of the predator when the maximum volume of prey the predator is able to ingest is attained and not the number of prey. This is probably why the fish was able to ingest a higher number of small prey before reaching the plateau of its ingestion rate

Certain species such as *Allotoca meeki* and *Skiffia multipunctata*, although large (> 1.0 mm) at birth, do feed on rotifers (Peredo-Alvarez, Sarma & Nandini

WUK ARE 2259 PDF 05-Apr-09 13:42 390190 Byes, I LPA GFS noperator@fprasath



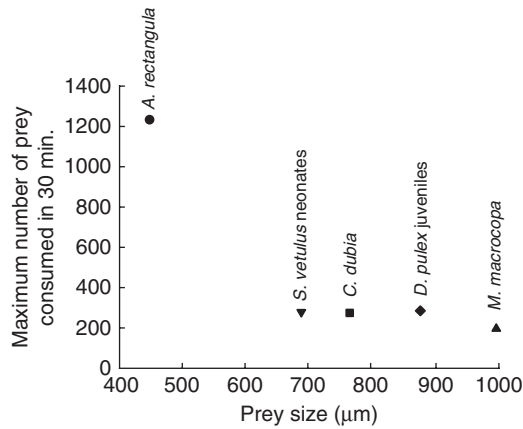
**Figure 5** Functional response of *Ameca splendens* fed on *Monia macrocopa* (996  $\mu\text{m}$ ) in relation to age. Shown are the mean  $\pm$  SE and the data based on the model of Holling.



**Figure 6** Proportion of prey eaten relative to prey density for five prey predated by *Ameca splendens* larva. The points represent the average of four replicates.

WUK ARE 2259 PDF 05-Apr-09 13:42 390190.Bytes.11.PAGES 10operator=L.Prasath





**Figure 7** Relationship between prey size and the maximal number of prey eaten by *Ameca splendens*.

**Table 1** *F*-test ( $\alpha = 0.05$ ) for the number of prey consumed at the asymptote of the functional response curve in relation to the age of the fish and prey type

Events	df	SS	MS	F	P
<i>A. rectangula</i>					
Fish age	7	27677.4	3953.9	14.57	0.001
Error	36	9770.9	271.4		
<i>S. vetulus neonates</i>					
Fish age	7	25785.1	3683.6	19.94	0.001
Error	27	4987.1	184.7		
<i>C. dubia</i>					
Fish age	7	32423.6	4631.9	59.27	0.001
Error	26	2031.3	78.1		
<i>D. pulex juveniles</i>					
Fish age	7	23418.6	3345.5	7.93	0.001
Error	29	12239.0	422.0		
<i>M. macrocopa</i>					
Fish age	7	26878.6	3839.8	60.39	0.001
Error	25	1589.6	63.6		

*A. rectangula*, *Alona rectangula*; *C. dubia*, *Ceriodaphnia dubia*; *D. pulex*, *Daphnia pulex*; *M. macrocopa*, *Moina macrocopa*; *S. vetulus*, *Simocephalus vetulus*.

2004), which are an order of magnitude smaller than cladocerans (Koste 1978). *Ameca splendens*, however, never actively consumed rotifers (Peña-Aguado *et al.* 2007) and therefore we did not use them in these experiments. The consumption rate of *A. splendens*, on diets of different cladocerans, increased with the age of the fish. Similar trends have been recorded for other goodeids (Domínguez-Domínguez *et al.* 2002; Escalera-Vazquez, Domínguez-Domínguez, Sarma & Nandini 2004; Peredo-Alvarez *et al.* 2004). This was

due to an increase in previous experience to prey as well as an increase in the physiological capability of the fish larvae with age, which in the case of *A. splendens* is clearly marked during the first 4 weeks after birth (Fig. 8). Both factors are known to greatly influence the feeding success of fish larvae (Winkler & Orellana 1992).

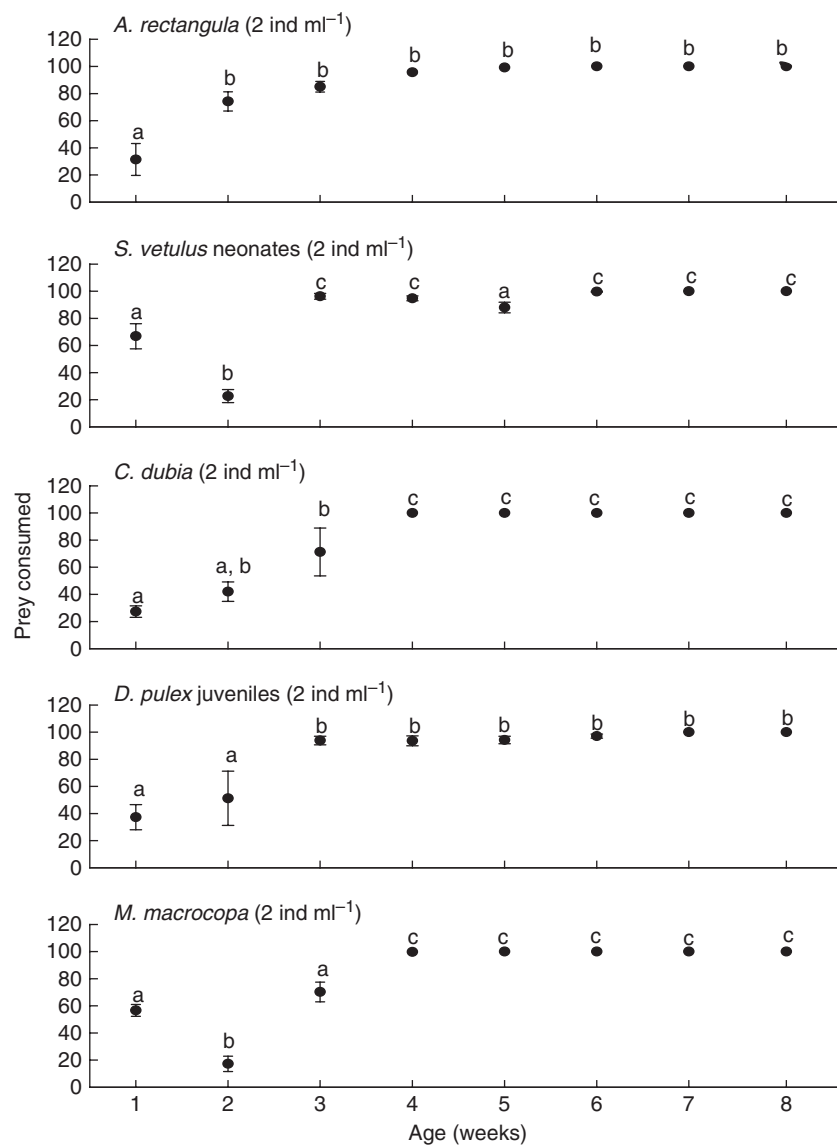
With all the prey types used in this study, Type II functional response curve was observed. This is one of the most common feeding patterns observed in predators (Case 1999). The extremely high numbers of *A. rectangula* consumed (> 600 ind. in 30 min) as compared with the other prey types (150–200 ind.) was possibly due to the small size of this species. *Simocephalus vetulus* is conspicuous and therefore easy to capture by the fish larvae; a fact evidenced by its high prey consumption since the 1st week. However, its population growth rate is low (Sarma, Nandini & Gulati 2005), implying that it is difficult to have several individuals for feeding purposes in a short period of time. On the other hand, *C. dubia*, which was also consumed in high numbers, can be grown on a variety of diets (Peña-Aguado, Nandini & Sarma 2005) and has growth rates of around 0.3 ind. day<sup>-1</sup> (Sarma *et al.* 2005). In addition, the prey consumption also increased with increase in larval age up to 4 weeks, after which the number of prey items consumed remained constant. This implies that for maintaining fish larvae, maximal densities of cladocerans to be offered during the first few weeks appear to be about 5 ind. mL<sup>-1</sup> for larger prey species (> 1.0 mm) and about 10 ind. mL<sup>-1</sup> for smaller prey (< 0.5 mm).

At a specific prey density, among all the tested cladocerans species, the highest consumption was observed for *M. macrocopa*. This is generally thought to be a suitable prey species for feeding fish larvae due to its conspicuousness, behaviour (Zaret 1980) and high population growth rates and therefore greater availability in natural conditions (Sarma *et al.* 2005). *Moina macrocopa*, also lacks morphological defence structures such as helmets or spines (Dodson & Frey 2001), is capable of growing on a variety of diets (Peña-Aguado *et al.* 2005) and has a high energetic content generally attributed to cladocerans (Comita & Schindler 1963; Wissing & Hasler 1971).

A review by Jescheke *et al.* (2002) indicates that a vast majority of predators have the Type II functional response and though a few parasite or parasitoid predators are limited by the handling time of their prey, the vast majorities are not. In this case we observed that the handling time for all the cladocerans tested

05

WUK ARE 2259 PDF 05-Apr-09 13:42 390190 Bytes 11 PAGES nooperator@prasaht.com



**Figure 8** Prey consumption at the asymptote of the functional response of *Ameca splendens* during the study period (prey density 2 ind. mL<sup>-1</sup>).

of *A. splendens* was < 1 s, which indicates that prey consumption in this fish is limited more by digestion rather than handling time. Body size of the prey is also an important factor controlling the prey consumption at satiation of a predator. Significantly ( $P < 0.05$ ,  $F$ -test) higher numbers of the small-sized *Alona* were consumed at satiation than the larger prey sizes tested (> 700  $\mu\text{m}$ ) individuals. Fewer individuals of *M. macrocopa* were consumed due to its larger size (1000  $\mu\text{m}$ ) as compared with *C. dubia*, *S. vetulus* or *D. pulex*.

Our study thus indicates that *A. splendens* larvae fed well on cladocerans from birth until the first 8 weeks. On a regular basis we fed the larvae with cladocerans and observed more than a 99% survivorship. Because all these tested cladoceran species can be cultured in high densities, it is possible to use these prey for larval rearing and improved survivorship, especially under controlled conditions. Further studies on the survivorship of the juveniles under natural conditions would aid in the conservation efforts for this endangered species.

## Acknowledgments

We thank Dr R. W. Hardy and two anonymous reviewers for improving our presentation and the Universidad Michoacana de San Nicolas (Morelia City, Mexico) for the donation of fish larvae and CONACYT for financial assistance (FPA: 116468, SN: 20520; SSSS: 18723).

## References

- Anonymous. (1985) Methods of measuring the acute toxicity of effluents to freshwater and marine organisms. *U.S. Environment Protection Agency EPA/600/4-85/013*.
- Begon M., Harper J.L. & Townsend C.R. (2006) *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. Blackwell Scientific Publications, London, UK, 738pp.
- Borowitzka M.A. & Borowitzka L.J. (1988) *Micro-Algal Biotechnology*. Cambridge University, London, UK, 477pp.
- Case T.J. (1999) *An Illustrated Guide to Theoretical Ecology*. Oxford University Press, USA, 464pp.
- Comita G.W. & Schindler D.W. (1963) Calorific values of microcrustacea. *Science* **140**, 1394–1396.
- Daniel W.W. (1996) *Bioestadística. Base para el Análisis de las Ciencias de la Salud*. LIMUSA, México, 878pp.
- De la Vega-Salazar M.Y., Ávila-Luna E. & Macías-García C. (2003) Ecological evaluation of local extinction: the case of two genera of endemic Mexican fish, *Zoogonecticus* and *Skiffia*. *Biodiversity and Conservation* **12**, 2043–2056.
- Dhert P., Rombaut G., Sauntika G. & Sorgeloos P. (2001) Advancement of rotifer culture and manipulation techniques in Europe. *Aquaculture* **200**, 129–146.
- Dodson S.I. & Frey D.G. (2001) Cladocera and other Branchiopoda. In: *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates* (ed. by J.H. Thorp & A.P. Covich), 2nd edn, pp. 849–913. Academic Press, San Francisco, CA, USA.
- Domínguez-Domínguez O., Nandini S. & Sarma S.S.S. (2002) Larval behaviour of the endangered golden bubblebee goodeid, *Allotoca dugesi*, implications for conservation of an endangered species. *Fisheries Management and Ecology* **9**, 285–291.
- Escalera-Vazquez L.H., Domínguez-Domínguez O., Sarma S.S.S. & Nandini S. (2004) Selective feeding on zooplankton by larval *Skiffia multipunctata* (Goodeidae). *Journal of Freshwater Ecology* **19**, 433–439.
- Gerking S.D. (1994) *Feeding Ecology of Fish*. Academic Press, USA, 415pp.
- Helmus M.R., Allen L.B., Dominguez-Dominguez O., Díaz Pardo E., Gesundheit P., Lyons J. & Silva N.M. (2009) Threatened fishes of the world: *Allotoca goslinei* Smith and Miller, 1987 (Goodeidae). *Environmental Biology of Fishes* **84**, 197–198.
- Holling C.S. (1966) The functional response of invertebrate predators to prey density. *Memoirs of the Entomological Society of Canada* **48**, 1–86.
- Hunter J.R. (1981) Feeding ecology and predation of marine fish larvae. In: *Marine Fish Larvae: Morphology, Ecology and Relation to Fisheries* (ed. by R. Lasker), pp. 34–77. University of Washington Press, Seattle, WA, USA.
- Juliano S.A. (1993) Nonlinear curve fitting: predation and functional responses curves. In: *Design and Analysis of Ecological Experiments* (ed. by S.M. Scheiner & J. Gurevitch), pp. 159–182. Chapman and Hall, New York, NY, USA.
- Koste W. (1978) *Rotatoria. Die Rädertiere Mitteleuropas. Ein Bestimmungswerk begründet von Max Voigt. Bornträger*. Vol. 1: Textband 673pp.; Vol. 2: Tafelband, 234pp. Stuttgart.
- Krebs J.R. & Davies N.B. (1993) *Behavioural Ecology. An Evolutionary Approach*, 3rd edn. Wiley-Blackwell, London, UK, 432pp.
- Loera P.J. (2005) *Relación Zooplancton-Zooplancívoros en Ecosistemas Acuáticos de la Cuenca del Lerma, México*. MSc thesis, National Autonomous University of Mexico (UNAM), Mexico, 71pp.
- Peña-Aguado E., Nandini S. & Sarma S.S.S. (2005) Differences in population growth of rotifers and cladocerans raised on algal diets supplemented with yeast. *Limnologia* **35**, 298–303.
- Peña-Aguado E., Nandini S. & Sarma S.S.S. (2007) Observations on feed size and capture success in the larval butterfly splitfin (*Ameba splendens* Miller & Fitzsimons, 1971, Pisces: Goodeidae) reared on zooplankton. *Journal of Applied Ichthyology* **23**, 264–269.
- Peredo-Alvarez V.M., Sarma S.S.S. & Nandini S. (2004) Studies on the functional responses of the Mexican live bearer fish *Allotoca meeki* (Goodeidae: Cyprinodontiformes). In: *Advances in Fish and Wildlife Ecology and Biology*, Vol. 3 (ed. by B.L. Kaul), pp. 27–40. Daya Publishing House, India.
- Pianka E.R. (1999) *Evolutionary Ecology* 6th edn. Benjamin Cummings, New York, NY, USA, 512pp.
- Pichlová R. & Vijverberg J. (2001) A laboratory study of functional response of *Leptodora kindtii* to some cladoceran species and copepod nauplii. *Archiv für Hydrobiologie* **150**, 529–544.
- Puvanendran V., Salies K., Laurel B. & Brown J.A. (2004) Size-dependent foraging of larval Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Canadian Journal of Zoology* **82**, 1380–1389.
- Rao T.R. (2003) Ecological and ethological perspectives in larval fish feeding. In: *Sustainable Aquaculture Global Perspectives* (ed. by B.B. Jana & B.C.D. Webster), pp. 145–178. The Howarth Press Inc., New York, NY, USA.
- Sarma S.S.S., Nandini S. & Gulati R.D. (2005) Life history strategies of cladocerans: comparisons of tropical and temperate taxa. *Hydrobiologia* **542**, 315–333.
- SEMARNAP. (2001) Norma Oficial Mexicana. NOM-059-ECOL-2001 que determina las especies y subespecies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas en peligro

Q11

de extinción, amenazadas, raras y las sujetas a protección especial y que establece especificaciones para su protección. Diario Oficial de la Federación, 168pp.

Sokal R.R. & Rohlf F.J. (1995) *Biometry*, 2nd edn. W. H. Freeman & Company, San Francisco, CA, USA, 589pp.

Tilseth S. & Ellertsen B. (1984) Food consumption rate and gut evacuation processes of first feeding cod larvae (*Gadus morhua* L.). In: *The Propagation of Cod Gadus Morhua L. (Arendal)* (ed. by E. Dahl, D.S. Danielsen, E. Moksness & P. Solemdal), pp. 167–183. Flodevigen Rapportser, Norway 1.

Trexler C.J., McCulloch C.E. & Travis J. (1988) How can the functional response best be determined? *Oecologia* **76**, 206–214.

Winkler H. & Orellana C. (1992) Functional responses of five cyprinid species to planktonic prey. *Environmental Biology of Fish* **33**, 53–62.

Wissing T.E. & Hasler A.D. (1971) Intraseasonal change in caloric content of some freshwater invertebrates. *Ecology* **52**, 371–373.

Zaret T.M. (1980) *Predation and Freshwater Communities*. Yale University Press, New Haven, CT, USA, 187pp.



# MARKED PROOF

## Please correct and return this set

Please use the proof correction marks shown below for all alterations and corrections. If you wish to return your proof by fax you should ensure that all amendments are written clearly in dark ink and are made well within the page margins.

<i>Instruction to printer</i>	<i>Textual mark</i>	<i>Marginal mark</i>
Leave unchanged	... under matter to remain	Ⓟ
Insert in text the matter indicated in the margin	∧	New matter followed by ∧ or ∧ <sup>Ⓢ</sup>
Delete	/ through single character, rule or underline or ┌───┐ through all characters to be deleted	Ⓞ or Ⓞ <sup>Ⓢ</sup>
Substitute character or substitute part of one or more word(s)	/ through letter or ┌───┐ through characters	new character / or new characters /
Change to italics	— under matter to be changed	↙
Change to capitals	≡ under matter to be changed	≡
Change to small capitals	≡ under matter to be changed	≡
Change to bold type	~ under matter to be changed	~
Change to bold italic	≈ under matter to be changed	≈
Change to lower case	Encircle matter to be changed	≡
Change italic to upright type	(As above)	⊕
Change bold to non-bold type	(As above)	⊖
Insert 'superior' character	/ through character or ∧ where required	Υ or Υ under character e.g. Υ or Υ
Insert 'inferior' character	(As above)	∧ over character e.g. ∧
Insert full stop	(As above)	⊙
Insert comma	(As above)	,
Insert single quotation marks	(As above)	Ƴ or ƴ and/or ƶ or Ʒ
Insert double quotation marks	(As above)	ƶ or Ʒ and/or Ʒ or ƶ
Insert hyphen	(As above)	⊥
Start new paragraph	┌	┌
No new paragraph	┐	┐
Transpose	└┘	└┘
Close up	linking ○ characters	Ⓞ
Insert or substitute space between characters or words	/ through character or ∧ where required	Υ
Reduce space between characters or words		↑

## **LITERATURA CITADA**

- Abrams, P. A. 1982. Functional responses of optimal foragers. *The American Naturalist*. **120** (3): 382-390.
- Arias, A.K. 2004. Comportamiento alimentario en juveniles de *Zoogonecticus tequila* (Cyprinodontiformes: Goodeidae) bajo condiciones controladas. Tesis de Licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Facultad de Biología. 70 pp.
- Arredondo, F.J.L., y Juárez, J.R.P. 1996. Ciprinicultura. Manual para el cultivo de carpas. Secretaría de Pesca. Dirección General de Acuicultura. México.
- Badui, D.S. 2006. Química de Alimentos. 4ª Edición, Ed. Pearson Educación, México, 144-147 pp.
- Barnabé, G. 1996. Bases biológicas y ecológicas de la acuicultura. Ed. Acribia, S. A. España. 519 pp.
- Barnes, R.D. 1987. Zoología de los invertebrados: Nueva Editorial Interamericana. México. Pág. 714-719.
- Barros, H. P., and Valenti, W. C., 2003. Ingestion rates of *Artemia* nauplii for different larval stages of *Macrobrachium rosenbergii*. *Aquaculture*. **217**: 223–233.
- Bec, A., Desvillettes, C., Véra, A., Fontvieille, D., and Bourdie, G. 2003. Nutritional value of different food sources for the benthic *Daphnidae* *Simocephalus vetulus*: role of fatty acids. *Arch. Hydrobiol.* **156** (2): 145–163.
- Beddington J.R, Free, C.A., and Lawton, J.H. 1978. Concepts of stability and resilience in predator-prey models. *J. Anim. Ecol.* **47**:791–16.
- Begon, M., Harper, J. L., and Townsend, C. R. 1999. Ecology: individuals, populations and communities. London. Blackwell Scientific Publications.
- Bence, J.R., and Murdoch, W.W. 1986. Prey size selection by the mosquitofish: Relation to optimal diet theory. *Ecology*. **67** (2): 324-336.
- Bone, Q., and Marshall, N. B. 1982. Biology of fishes. Blackie & Son. Ltd. London. Pag. 131-147.
- Borowitzka, M. A., and Borowitzka, L. J. 1988. Micro-algal biotechnology. Cambridge University. London. 477 pp.
- Botero, M. 2004. Comportamiento de los peces en la búsqueda y la captura del alimento. *Rev. Col. Cienc. Pec.* **17** (1): 63-75.
- Blaxter, J.H.S. 1986. Development of sense organs and behaviour of teleost larvae with special reference to feeding and predator avoidance. *Trans. Am. Fish. Soc.* **115**: 98-114.
- Bremigan, M. T., and Stein, R. A. 1994. Gape-dependent larval foraging and zooplankton size: implications for fish recruitment across systems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **51**:913–922.
- Brett, J. R. 1979. Environmental factors and growth. In: Hoar, W.S. and Randall, D.J. Fish physiology. Vol. VIII. Acad. Press. London. pp. 599-675.
- Brooks, J. L., and Dodson, S. I. 1965. Predation, body size, and the composition of the plankton. *Science*. **150**:28-35.
- Buskey, E.J., and Hartline, D.K. 2003. High-speed video analysis of the escape responses of the copepod *Acartia tonsa* to shadows. *Biol. Bull.* **204**: 28–37.

- Cavicchioli, M. M., Nakatanib, K., Bialezkib, A., Vanderlei, S.P., Baumgartnera, G., and Gomes, L.C. 2005. Ontogenetic shifts in digestive tract morphology and diet of fish larvae of the Itaipu Reservoir, Brazil. *Environmental Biology of Fishes*. **72**: 99–107.
- Chaparro, H. D. J. 2007. Biología de la alimentación de *Ambystoma mexicanum*: implicaciones para su conservación. Tesis de Maestría (Ambiental). UNAM. FES-I. 89 pp.
- Charnov, E.L. 1976. Optimal foraging: the marginal value theorem. *Theor. Pop. Biol.* **9**: 129-136.
- Chesson, J. 1983. The estimation and analysis of preference and its relationship to foraging models. *Ecology*. **64**: 1297-1304.
- Civera-Cerecedo, R., Alvarez-González, C.A., y Moyano-López, F.J. 2004. Nutrición y alimentación de larvas de peces marinos. En: Cruz-Suárez, L.E., Ricque-Marie, D., Nieto López, M.G., Villareal, D., Scholz, U., y González, M. 2004. Avances en Nutrición Acuicola VII. Memorias del VII Simposium Internacional de Nutrición Acuicola. 16-19 Noviembre, 2004. Hermosillo, Sonora. México.
- Claramunt, R. M., and Wahl, D. H. 2000. The effects of abiotic and biotic factors in determining larval fish growth rates: a comparison across species and reservoirs. *Trans. Am. Fish. Soc.* **129**: 835–851.
- Colton, T.F. 1987. Extending functional response models to include a second prey type: an experimental test. *Ecology*. **68**(4): 900-912.
- Confer, J.L., and Blades, P.I. 1975. Omnivorous zooplankton and planktivorous fish. *Limnol. Oceanogr.* **20** (4): 571-579.
- Contreras, R.G. 1990. Evaluación de algunos atributos poblacionales de *Cyprinus carpio* en "La Goleta", Estado de México. Tesis de Licenciatura UNAM-ENEP Iztacala.
- Cunha, I., and Planas, M. 1999. Optimal prey size for early turbot larvae (*Scophthalmus maximus* L.) based on mouth and ingested prey size. *Aquaculture*. **175**: 103–110.
- Dabrowski, K. 1984. The feeding of fish larvae: present `state of the art' and perspective's. *Reprod. Nutr. Dev.*, **24**, 807-823.
- Dabrowski, K., and Bardega, R., 1984. Mouth size and predicted food size preferences of larvae of three cyprinid fish species. *Aquaculture*. **171**: 41–46.
- Dave, G. 1989. Experiences with wastewater-cultured *Daphnia* in the start-feeding of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Aquaculture*, **79**: 337-343.
- Daniel, W.W. 1996. Bioestadística. Base para el análisis de las ciencias de la salud. LIMUSA. México. 878pp.
- De la Vega-Salazar, M.Y., Ávila-Luna, E., and Macías-García, C. 2003. Ecological evaluation of local extinction: the case of two genera of endemic Mexican fish, *Zoogoneticus* and *Skiffia*. *Biodiversity and Conservation*. **12**: 2043-2056.
- DeMott, W.R. 1993. Hunger-dependent diet selection in zooplankton. In: Diet selection: An interdisciplinary approach to foraging behaviour. Hughes, R.N. (Ed.). Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK, pp. 102–123.
- DeVries, D.R., Bremigan, M.T., and Stein, R.A. 1998. Prey selection by larval fishes as influenced by available zooplankton and gape limitation. *Trans. Am. Fish. Soc.* **127**: 1040–1050.
- Dhert, P., Rombaut, G., Sauntika, G., and Sorgeloos, P. 2001. Advancement of rotifer culture and manipulation techniques in Europe. *Aquaculture*. **200**: 129-146.
- Dill, L.M. 1983. Adaptive flexibility in the foraging behavior of fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **40**: 398-408.



- Domínguez-Domínguez, O., Nandini, S., and Sarma, S.S.S. 2002. Larval behaviour of the endangered golden bubblebee goodeid, *Allotoca dugesi*, implications for conservation of an endangered species. *Fisheries Management and Ecology*. **9**: 285-291.
- Dodson, S.I., and Frey, D.G. 2001. Cladocera and other branchiopoda. In: Thorp, J.H. and Covich, A.P. (Eds.). *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates*, 2<sup>nd</sup>. Ed. Academic Press, San Francisco, CA. pp. 732–776.
- Draulans, D., 1987. The effect of prey density on foraging behaviour and success of adult and first-year grey herons (*A. cinerea*). *J. An. Ecol.* **56**: 479-493.
- Drost, M.R. 1987. Relation between aiming and catch success in larval fishes. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **44**: 304-315.
- Drenner, R.W., Strickler, J.R., and O'Brien, W.J. 1978. Capture probability: the role of zooplankton escape in the selective feeding of planktivorous fish. *J. Fish. Res. Board Can.* **35**: 1370–1373.
- Dunn, S.J. 2004. Foraging and prey handling behaviors of the generalist *Thamnophis hammondi* offered various prey types. *Bios.* **75** (2): 58–64.
- Egea, N., Rueda, G.M.Á., Martínez, L.F.J.F., y García, G.B. 2002. Efecto de la realimentación tras un periodo de ayuno sobre el crecimiento en el sargo picudo *Diplodus puntazzo* (Cetti, 1777). *Bol. Inst. Esp. Oceanogr.* **18** (1-4): 2002: 357-362.
- Elliot, J.M., 2003. A comparative study of the functional response of four species of carnivorous stoneflies. *Freshwater biology*. **48**: 191–202.
- Escalera, V.L.H. 2006. Influencia de *Poecilia mexicana* (especie introducida) en el desplazamiento competitivo de *Zoogoneticus tequila*, *Ameba splendens* y *Godea atripinis* (especies nativas) de Teuchitlán, Jalisco. Tesis de Maestría en Ciencias Biológicas (Biología ambiental) UNAM. Instituto de Biología. 61 pp.
- Escalera-Vázquez, L.H., Domínguez- Domínguez, O., Sarma, S.S.S., and Nandini, S. 2004. Selective feeding on zooplankton by larval *Skiffia multipunctata* (Goodeidae). *J. Freshwater Ecol.* **19**: 433-439.
- Felix, A., Stevens, M.E., and Wallace, R.L. 1995. Unpalatability of a rotifer, *Sinantherina socialis*, to some zooplanktivorous fishes. *Invertebr. Biol.* **114**: 139-144.
- Ferry-Graham, L.A., Bolnick, D.I., and Wainwright, P.C. 2002. Using functional morphology to examine the ecology and evolution of specialization. *Integ. and Comp. Biol.* **42**: 265–277.
- Figueroa-Lucero, G., Hernandez-Rubio, M.C., Meza, C.O.R., Arredondo-Figueroa, J.L., Castro, B.T., Barriga, S.I.A., and Rodríguez, C.A. 2004. Effect of food type on growth and survival of *Chirostoma riojai* Solórzano y López, 1965 (*Atheriniformes: Atherinopsidae*) during early development. *Journal of Biological Research* **2**: 93 – 99.
- Fisher, S.J., and Willis. D.W. 1997. Early life history of yellow perch in two South Dakota glacial lakes. *Journal of Freshwater Ecology*. **12**:421–429.
- García, A. 2000. Valor nutricional de los quistes de *Artemia* y su uso como fuente de proteína en dietas artificiales para larvas de peces. En: Cruz-Suárez, L.E., Ricque-Marie, D., Tapia-Salazar, M., Olvera-Novoa, M.A. y Civera-Cerecedo, R., (Eds.). *Avances en Nutrición Acuícola V. Memorias del V Simposium Internacional de Nutrición Acuícola*. 19-22 Noviembre, 2000. Mérida, Yucatán.
- Gardner, M.B. 1981. Mechanisms of size selectivity by planktivorous fish: A test of hypotheses. *Ecology*. **62** (3): 571-578.
- Gerking, S.D. 1994. *Feeding Ecology of Fish*. Academic Press. USA.

- Gilbert, J.J. 1980. Observations on the susceptibility of some protists and rotifers to predation by *Asplanchna girodi*. *Hydrobiologia*. **73**: 87-91.
- Gliwicz, Z.M., and Umana, G. 1994. Cladoceran body size and vulnerability to copepod predation. *Limnol. Oceanogr.* **39** (2): 419-424.
- Graeb, B.D.S., Dettmers, J.M., Wahl, D.H., and Cáceres, C.E., 2004. Fish size and prey availability affect growth, survival, prey selection, and foraging behavior of larval yellow perch. *Trans. Am. Fish. Soc.* **133**: 504-514.
- Granado, C. 1996. Ecología de peces. Secretariado de publicaciones de la Universidad de Sevilla. 353 pp.
- Greene, C.H. 1983. Selective predation in freshwater zooplankton communities. *Int. Rev. Ges. Hydrobiol.* **68**: 297-315.
- Guillaume, J., Kaushik, S., Bergot, P., and Métailler, R. 2004. Nutrición y alimentación de peces y crustáceos. Ediciones Mundi-Prensa. España. 473 pp.
- Guzmán, A.M. y Lyons, J. 1997. Los peces de las aguas continentales de Jalisco. En: Jardel, E. y Santana, E. (Eds.). Conservación biológica y áreas protegidas de Jalisco. Inst. Manantlán de Ecología. Univ. Nat. Fish and Wildlife Found. Autlán. 15 pp.
- Haddon, M. 2001. Modeling and quantitative methods in fisheries. Chapman and Hall. CRC, New York. pp. 223-226.
- Hairston, N.G., Li, Jr., K.T., and Easter, Jr. S.S. 1982. Fish vision and the detection of planktonic prey. *Science*. **218**:1240-1242.
- Helfman, G.S. 1994. Adaptive variability and mode choice in foraging fishes. In: Stouder, D.J., Fresh, K.L. and R.J. Feller (eds.). Theory and application in fish feeding ecology. The Belle W. Baruch Library in Marine Sciences. Univ. Of S. Carolina Press: **18**: 3-17.
- Hoar, W.S. 1969. Reproduction. In: Hoar, W.S. and Randall, D.J. Fish physiology. Vol. III. Acad. Press. London. pp. 1- 40.
- Holling, C.S. 1959. The components of predation as revealed by a study of small mammal predation of the European pine sawfly. *Can. Entomol.* **91**:293-320.
- Holling, C.S. 1966. The functional response of invertebrate predators to prey density. *Memories of Entomology of the Society of Canada* **48**: 1-86. In: Barata, C, Baird, D.J., Soares, A.M.V.M. 2002. Demographic Responses of a Tropical Cladoceran to Cadmium: Effects of Food Supply and Density. *Ecological Applications*, **12** (2): 552-564.
- Houlihan, D., Boujard, T., and Jobling, M. (Eds.) 2001. Food intake in fish. Blackwell Science London.
- Hunter, J.R. 1972. Swimming and feeding behaviour of larval anchovy *Engraulis mordax*. *Fish. Bull. US.* **70**: 821-838.
- IUCN, 2004:2004 IUCN Red List of Threatened Species. IUCN, Gland, Switzerland and Cambridge, UK.
- Iyer, N., and Rao, T.R. 1996. Responses of the predatory rotifer *Asplanchna intermedia* to prey species differing in vulnerability: laboratory and field studies. *Freshwater biology*. **36**: 521-533.
- Irwin, S., O'Halloran, J., and FitzGerald, R.D., 2002. Mouth morphology and behavioural responses of cultured turbot towards food pellets of different sizes and moisture content. *Aquaculture*. **205**: 77-88.
- Jha, P., Barat, S., and Sarkar, K. 2007. Comparative effect of live food and manured treatments on water quality and production of ornamental carp, *Cyprinus carpio* var. Koi L., during winter, summer, monsoon and post-monsoon grow out experiments in concrete tanks. *J. Appl. Ichthyol.* **23**: 87-92.
- Juanes, F. 1994. What determines prey size selectivity in piscivorous fishes? In: Stouder, D. J., Fresh, K. L., y Feller, R. J. (eds.). Theory and application in fish feeding ecology. The Belle W. Baruch Library in Marine Science Number 18. Univ. of S. Carolina Press. 79-100.

- Juárez-Franco, M.F., Sarma, S.S.S., and Nandini, S. 2009. Population dynamics of *Heterocypris incongruens* (Ramdohr, 1808) (Ostracoda, Cyprididae) in relation to diet type (algae and organic waste) and amount of food. *Crustaceana*. **82** (6): 743-752.
- Juliano, S.A. 1993. Nonlinear curve fitting: Predation and functional responses curves. In: Scheiner, S. M. and Gurevitch, J. (Eds.). Design and analysis of ecological experiments. Chapman and Hall, New York. pp.159-182.
- Keast, A. 1980. Food and feeding relationships of young fish in the first few weeks after beginning of exogenous feeding in Lake Opinicon, Ontario. *Environmental Biology of Fishes*. **5**:305–314.
- Kelley, J.L., Magurran, A.E., and Macías-García, C., 2005. The influence of rearing experience on the behaviour of an endangered Mexican fish, *Skiffia multipunctata*. *Biological Conservation*. **122**: 223–230.
- Kerfoot, W.C. 1980. Commentary: Transparency, body size and prey conspicuousness. In: Kerfoot W. C. (ed.). Ecology and evolution of zooplankton communities. pp. 609-617. University Press of New England, Hanover, New Hampshire.
- Kerfoot, W.C. 1982. A question of taste: Cypsis and warning coloration in freshwater zooplankton communities. *Ecology*. **62** (2): 538-554.
- Kerfoot, W.C., Kellogg, D. L. Jr., and Strickler, J. R. 1980. Visual observations of live zooplankters: evasion, escape, and chemical defenses. In: Kerfoot W. C. (ed.). Ecology and evolution of zooplankton communities. pp. 10–27. University Press of New England, Hanover, New Hampshire.
- Khadka, R.B., and Rao, T.R. 1986. Prey selection by common carp (*Cyprinus carpio* var. *communis*) larvae in relation to age and prey density. *Aquaculture*. **88**: 69-74.
- Kiflawi, M., and Genin, A. 1997. Prey flux manipulation and the feeding rates of reef-dwelling planktivorous fish. *Ecology*. **78** (4): 1062-1077.
- Kingston, D.I. 1978. *Skiffia francesae*, a new species of goodeid fish from Western Mexico. *Copeia*. **3**: 503–508.
- Kramer, D.L. 2001. Foraging behavior. In: Fox, C. W., Roff, D. A. and Fairbairn, D. J. (Eds.) 2001. Evolutionary ecology. Concepts and case studies. Oxford. Univ. Press. USA.
- Krebs, J.R., and Davies, N.B. 1989. Behavioural Ecology. An evolutionary approach. (2nd. ed.). London. Blackwell Scientific Publications.
- Kumar, R., and Rao, T.R. 2003. Predation on mosquito larvae by *Mesocyclops thermocyclopoidea* (Copepoda: Cyclopoida) in the presence of alternate prey. *Int. Rev. Hydrobiol.* **88**: 570-581.
- Lamb, C.F. 2001. Gustation and feeding behaviour. In: Houlihan, D., Boujard, T., and Jobling, M. (Eds.) 2001. Food intake in fish. Blackwell Science London.
- Lampert, W., and Sommer, U. 1997. Limnoecology: The ecology of lakes and streams. Oxford Univ. Press. New York. USA.
- Larios-Jurado, P.S. 1999. Crecimiento poblacional de los rotíferos *B. calyciflorus* Pallas, *B. patulus* Müller y *Asplanchna Leydig*, en relación a diferentes alimentos bajo condiciones de laboratorio. Tesis de Licenciatura. UNAM-ENEP Iztacala. México.
- Larkin, P.A., Terpenning, J.G., and Parker, R.R. 1957. Size as a determinant of growth rate in rainbow trout *Salmo gairdneri*. *Trans. Am. Fish. Soc.* **86**: 64–96.
- Lazo, J.P. 2000. Conocimiento actual y nuevas perspectivas en el desarrollo de dietas para larvas de peces marinos. En: Cruz-Suárez, L.E., Ricque-Marie, D., Tapia-Salazar, M., Olvera-Novoa, M.A., y Civera-Cerecedo, R. (Eds.) 2000.

- Avances en nutrición acuícola V. Memorias del V Simposium Internacional de Nutrición Acuícola. 19-22 Nov. 2000. Mérida, Yuc. México.
- Lazzaro, X. 1987. A review of planktivorous fishes: Their evolution, feeding behaviours, selectivities and impacts. *Hydrobiologia*. **146**: 97 – 167.
- Li, K.T., Wetterer, J.K., and Hairston, N.G. 1985. Fish size, visual resolution, and prey selectivity. *Ecology*. **66** (6): 1729-1735.
- Loera, P. J. 2005. Relación zooplancton-zooplancívoros en ecosistemas acuáticos de la cuenca del Lerma, México. Tesis de Maestría., Universidad Nacional Autónoma de México. 71 pp.
- López, C.Y. 1998. Crecimiento de la carpa herbívora (*Ctenopharingodon idella* Val.) cultivada en dos estanques rurales de Soyaniquilpan, Estado de México. Tesis de Licenciatura UNAM-ENEP Iztacala. México.
- Lubzens, E., Sagie, G., Minkoff, G., Meragelman, E., and Schneller, A., 1984. Rotifers (*Brachionus plicatilis*) improve growth rate of carp (*Cyprinus carpio*) larvae. *Bamidgeh*. **36**: 41–46.
- Ludwig, G.M. 1993. Effects of trichlorfon, fenthion and diflubenzuron on the zooplankton community and on production of reciprocal-cross hybrid striped bass fry in culture ponds. *Aquaculture*. **110**: 301 – 319.
- Mayer, C.M., and Wahl, D.H. 1997. The relationship between prey selectivity and growth and survival in a larval fish. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **54**: 1504-1512.
- Meek, S.E. 1904. The freshwater fishes of Mexico north of the Isthmus of Tehuantepec. Field Columbian Museum, Publication Zoological Series V. In: De la Vega-Salazar, M.Y., Ávila-Luna, E. and Macías-García, C. 2003. Ecological evaluation of local extinction: the case of two genera of endemic Mexican fish, *Zoogonecticus* and *Skiffia*. *Biodiversity and Conservation*. **12**: 2043-2056.
- Millamena, O.M., Penaflores, V.D., and Subosa, P.F. 1990. The macronutrient composition of natural food organisms mass cultured as larval feed for fish and prawns. *Isr. J. Aquacult. Bamidgeh*, **42** (3): 77-83.
- Miller, D.S., and Payne, P.R. 1959. A ballistic bomb calorimeter. *Br. J. Nutr.* **13**:501.
- Miller, R.R., and Fitzsimons, J.M. 1971. *Ameca splendens* a new genus and species of goodeid fish from western Mexico, with remarks on the classification of the Goodeidae. *Copeia*. **1**:1-13.
- Mills, E.L., Confer, J.L., and Ready, R.C. 1984. Prey selection by young yellow perch: the influence of capture success, visual acuity, and prey choice. *Trans. Am. Fish. Soc.* **113**: 579–587.
- Milstein, A., Valdenberg, A., and Harpaz, S. 2006. Fish larvae–zooplankton relationships in microcosm simulations of earthen nursery ponds. I. Freshwater system. *Aquaculture International* **14**: 231–246.
- Mischke, C.C., and Wise, D.J. 2003. Zooplankton size and taxonomic selectivity of channel catfish fry. *North American Journal of Aquaculture*. **65**: 141-146.
- Mittelbach, G.G. 1981. Foraging efficiency and body size: A study of optimal diet and habitat use by bluegills. *Ecology*. **62** (5):1370-1386.
- Mittelbach, G.G., and Osenberg, C.W. 1994. Using foraging theory to study trophic interactions 45-60pp. In: Stouder, D.J., Fresh, K.L. and Feller, R.J. (eds.) 1994. Theory and application in fish feeding ecology. Univ. South Carolina Press. USA.
- Molles, M.C. 2002. Ecology. Concepts and applications. 3<sup>rd</sup>. ed. McGraw Hill. USA. 158-161 pp.

- Moncayo, E.R. 1996. Estructura y función de la comunidad de peces de la Laguna de Zacapu, Michoacán, México. Tesis de Maestría en Ciencias en manejo de recursos naturales. IPN. CICIMAR. 172 pp.
- Mookerji, N., and Rao, T.R. 1994. Influence of ontogenetic changes in prey selection on the survival and growth of rohu, *Labeo rohita* and singhi, *Heteropneustes fossilis* larvae. *J. Fish. Biol.* **44**: 479-490.
- Mookerji, N., and Rao, T.R. 1995. Prey capture success, feeding frequency and daily food intake rates in rohu, *Labeo rohita* and singhi *Heteropneustes fossilis* larvae. *J. Appl. Ichthyol.* **11**: 37– 49.
- Morales-Ventura, J., Nandini, S., and Sarma, S.S.S. 2004. Functional responses during the early larval stages of the charal fish *Chirostoma riojai* (Pisces: Atherinidae) fed rotifers and cladocerans. *J. Appl. Ichthyol.* **20**: 417–421.
- Moss, J.H., and Beauchamp, D.A. 2007. Functional response of juvenile pink and chum salmon: effects of consumer size and two types of zooplankton prey. *J. Fish. Biol.* **70**: 610–622.
- Munilla-Moran, R., Stark, J.R., and Barbout, A. 1990. The role of exogenous enzymes in digestion in cultured turbot larvae (*Scophthalmus maximus* L.). *Aquaculture*, **88**: 337-350.
- Munk, P. 1992. Foraging behaviour and prey size spectra of larval herring *Clupea harengus*. *Mar Ecol Prog Ser.* **80**:149–158.
- Munk, P. 1995. Foraging behaviour of larval cod (*Gadus morhua*) influenced by prey density and hunger. *Mar Biol.* **122**: 205–212.
- Nandini, S., and Rao, T.R., 1998. Somatic and population growth in selected cladoceran and rotifer species offered the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* as food. *Aquat. Ecol.* **31**: 283–298.
- Nandini, S., and Sarma, S.S.S. 2000. Zooplankton preference of two species of fresh water ornamental fish larvae. *J. Appl. Ichthyol.* **16**: Short communication.
- Nandini, S., Hernández, V.M., and Sarma, S.S.S. 2005. Life history characteristics of cladocerans. (Cladocera) fed on wastewaters. *Acta hydrochim. hydrobiol.* **33** (2): 133–141.
- Nepita, V.M.R. 1993. Hábitos alimenticios de tres especies de godeidos del Lago de Pátzcuaro, Michoacán, México. Tesis de Licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Escuela de biología.
- Nikolski, G.V. 1976. The ecology of fishes. Academic Press. London. 351 pp.
- Noakes, D.L., and Godin, J.G.J. 1988. Ontogeny of behaviour and concurrent development changes in sensory systems in teleost fishes. In: Hoar, W.S. and Randall, D.J.. Fish physiology. Vol. XIB Acad. Press. London. pp. 345-395.
- Nogrady, T., Wallace, R.L., and Snell, T.W. 1993. *Rotifera*. Guides to the Identification of the microinvertebrates of the continental waters of the World vol. 4 SBP. Biology, ecology and systematics. Academic Publishing, The Hague 142. The Netherlands.
- O'Brien, W.J. 1987. Planktivory by freshwater fish: thrust and parry in the pelagic. In Predation: Direct and Indirect Impacts on Aquatic Communities. W. C. Kerfoot and A. Sih (Eds.). University Press of New England, Hanover.
- Ogino, C. 1963. Studies on the chemical composition of some natural foods of aquatic animals (in Japanese). *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.* **29**: 459-462.
- Opuszinski, K., Shireman, J.V., Aldridge, R.J., and Rottman, R.W. 1984. Environmental manipulation to stimulate rotifers in fish rearing ponds. *Aquaculture.* **42**: 343-348.
- Orians, G.H. 2000. Behavior and community structure. *Etologia.* **8**: 43-51.

- Ortiz-Ordóñez, E., Uría, G.E., López-López, E., Maya, J.P., and Carvajal, H.A.L. 2007. Reproductive cycle by histological characterization of the ovary in the butterfly goodeid *Ameca splendens* from the upper Rio Ameca basin, Mexico. *J. Appl. Ichthyol.* **23**: 40-45.
- Osenberg, C.W., Werner, E.E., Mittelbach, G.C., and Hall, D.J. 1988. Growth patterns in bluegill (*Lepomis macrochirus*) and pumpkinseed (*L. gibbosus*) sunfish: environmental variation and the importance of ontogenetic niche shifts. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **45**: 17-26.
- Østergaard, P., Munk, P., and Janekarn, V. 2005. Contrasting feeding patterns among species of fish larvae from the tropical Andaman Sea. *Marine Biology.* **146**: 595-606.
- Peña, A.F. 2003. Crecimiento poblacional de tres rotíferos y dos cladóceros planctónicos en relación con el tipo de dieta. Tesis Maestría. UNAM, ICMYL. México.
- Peña-Aguado, F., Nandini, S., and Sarma, S.S.S. 2005. Differences in population growth of rotifers and cladocerans raised on algal diets supplemented with yeast. *Limnologica.* **35**: 298-303.
- Peredo, A.V.M. 2002. Estudio del comportamiento alimenticio de la larva de pez *Allotoca meeki* (Goodeidae) utilizando zooplancton como presa. Tesis de Maestría. UNAM. ICMYL. México.
- Peredo-Alvarez, V.M., Sarma, S.S.S., and Nandini, S. 2004. Studies on the functional responses of the Mexican live bearer fish *Allotoca meeki* (Goodeidae: Cyprinodontiformes). In: B. L. Kaul (ed.). Advances in fish and wildlife ecology and biology. Vol. 3. Daya Publishing House, Tri Nagar, Delhi, India: pp. 27-40 (Chapter 2).
- Persson, A., and Brönmark, C. 2002. Foraging capacities and effects of competitive release on ontogenetic diet shift in bream, *Abramis brama*. *Oikos*, **97**: 271-281.
- Phelps, R. 1989. Nutrición de peces. 2ª Ed. Auburn University. USA. 105 pp.
- Pianka, E.R. 1983. Evolutionary ecology. Harper and Row. New York. USA.
- Pike, G.H. 1984. Optimal foraging theory: A critical review. *Ann. Rev. Ecol. Syst.* **15**: 523-575.
- Pichlová, R., and Vijverberg, J. 2001. A laboratory study of functional response of *Leptodora kindtii* to some cladoceran species and copepod nauplii. *Arch. Hydrobiol.* **150** (4): 529-544.
- Pillay, T.V.R. 1997. Acuicultura, principios y prácticas. LIMUSA. México. 699 pp.
- Post, J.R., and Evans, D.O. 1989. Size-dependent overwinter mortality of young-of-the year yellow perch (*Perca flavescens*): laboratory, in situ enclosure, and field experiments. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **46**: 1958-1968.
- Puvanendran, V., and Brown, J.A. 1999. Foraging, growth and survival of Atlantic cod larvae reared in different prey concentrations. *Aquaculture.* **175**: 77-92.
- Puvanendran, V., Leader, L.L., and Brown, J.A. 2002. Foraging behaviour of Atlantic cod (*Gadus morhua*) larvae in relation to prey concentration. *Can. J. Zool.* **80**: 689-699.
- Puvanendran, V., Salies, K., Laurel, B., and Brown, J. A. 2004. Size-dependent foraging of larval Atlantic cod (*G. morhua*). *Can. J. Zool.* **82**: 1380-1389.
- Rabe, J., and Brown, J.A., 2000. A pulse feeding strategy for rearing larval fish: an experiment with yellowtail flounder. *Aquaculture.* **191**: 289-302
- Rao, T.R. 2003. Ecological and ethological perspectives in larval fish feeding. 145-178 pp. In: Jana, B.B. and Webster, B.C.D. (Eds.) Sustainable aquaculture global perspectives. The Howarth Press. Inc. New York.
- Real, L.A. 1977. The kinetics of functional response. *The American Naturalist.* **111** (978): 289-299.

- Reichman, O.J. 1977. Optimization of diets through food preferences by heteromyd rodents. *Ecology*. **58**: 454-457.
- Robichaud-LeBlanc, K.A., Courtenay, S.C., and Hanson, J.M. 1997. Ontogenetic diet shifts in age-0 striped bass, *Morone saxatilis*, from the Miramichi River estuary, Gulf of St. Lawrence. *Can J. Zool.* **75**:1300–1309.
- Rosenthal, H., and Fonds, M., 1973: Biological observations during rearing experiments with the garfish *Belone belone*. *Mar. Biol.* **21**, 203–218.
- Rosenthal, H., and Hempel, G. 1970. Experimental studies in feeding and food requirements of herring larvae (*Clupea harengus* L.). In: Steel, J.H. Ed. Marine food chains. Berkeley. University California Press. pp. 344-364.
- Ricker, W.E. 1979. Growth rates and models In: Hoar, W.S. and Randall, D.J.. Fish physiology. Vol. VIII. Acad. Press. London. pp. 677-743.
- Sabates, A., and Saiz, E. 2000. Intra- and interspecific variability in prey size and niche breadth of myctophiform fish larvae. *Mar Ecol Prog Ser.* **201**: 261–271.
- Sarma, S.S.S., 1985. Effect of food density on the growth of the rotifer *Brachionus patulus* Mueller. *Bull. Botanical Soc., Sagar* **32**: 54–59.
- Sarma, S.S.S. 1991. Rotifers and aquaculture. *Environment & Ecology*. **9** (2): 414-428.
- Sarma, S.S.S. 1993. Feeding responses of *Asplanchna brightwelli* (Rotifera): laboratory and field studies. *Hydrobiologia*. **255/256**: 275-282.
- Sarma, S.S.S., and Nandini, S. 1998. Field and laboratory manual of rotifer cultivation, technology for aquaculturist. UNAM Campus Iztacala. México.
- Sarma, S.S.S., Fernández, A.M.A., and Nandini, S. 1999. Competition between *Brachionus calyciflorus* Pallas and *Brachionus patulus* (Müller) (Rotifera) in relation to algal food concentration and initial population density. *Aquatic Ecology*. **33**: 339–345.
- Sarma, S.S.S., Larios-Jurado, P. S., and Nandini, S. 2001a. Effect of three food types on the population growth of *Brachionus calyciflorus* and *Brachionus patulus* (Rotifera: Brachionidae). *Revista de Biología Tropical*, **49**, 75–82.
- Sarma, S.S.S., Larios, J.P.S. and Nandini, S. 2001b. Population growth of *Asplanchna sieboldi* fed two *Brachionus* spp. (Rotifera) raised on green alga and baker's yeast. *Hydrobiologia*. **00**: 1-7.
- Sarma, S.S.S., López-Rómulo, J.A., and Nandini, S. 2003. Larval feeding behaviour of blind fish *Astyanax fasciatus* (Characidae), black tetra *Gymnocorymbus ternetzi* (Characidae) and angel fish *Pterophyllum scalare* (Cichlidae) fed zooplankton. *Hidrobiología*. **510**: 207-216.
- Sarma, S.S.S., Nandini, S., and Dumont, H.J., 1998. Feeding preference and population growth of *Asplanchna brightwelli* (Rotifera) offered two non-evasive prey rotifers. *Hidrobiología*. **361**: 77–87.
- Sarma, S.S.S., Nandini, S., and Gulati, R.D., 2005. Life history strategies of cladocerans: comparisons of tropical and temperate taxa. *Hydrobiologia*. **542**: 315-333.
- SEMARNAP, 2001. Norma Oficial Mexicana. NOM-059-ECOL-2001. Que determina las especies y subespecies de flora y fauna silvestres terrestres y acuáticas en peligro de extinción, amenazadas, raras y las sujetas a protección especial y que establece especificaciones para su protección. Diario Oficial de la Federación.
- Schael, D.M., Rudstam, L.G., and Post. J.R. 1991. Gape limitation and prey selection in larval yellow perch (*Perca flavescens*), freshwater drum (*Aplodinotus grunniens*), and black crappie (*Pomoxis nigromaculatus*). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*. **48**:1919–1925.

- Scharf, F.S., Juanes, F., and Rountree, R.A. 2000. Predator size–prey size relationships of marine fish predators: interspecific variation and effects of ontogeny and body size on trophic-niche breadth. *Mar Ecol Prog Ser.* **208**: 229–248
- Shoup, D.E., Callahan, S.P., Wahk, D.H., and Pierce, C.L. 2007. Size-specific growth of bluegill, largemouth bass and channel catfish in relation to prey availability and limnological variables. *Journal of Fish Biology.* **70**: 21–34.
- Sih, A. 1979. Stability and prey behavioural responses to predator density. *J. Anim. Ecol.* **48**: 79-89.
- Sih, A. 1987. Predators and prey lifestyles: An evolutionary and ecological overview. In: Kerfoot, W. C. and Sih, A. (Eds.) Predation: Direct and indirect impacts on aquatic communities. Univ. Press New England. Hanover. N. H. 368 pp.
- Sih, A., and Moore, R.D. 1990. Interacting effects of predator and prey behavior in determining diets. P. 771-796. In: Hughes, R.N. (Ed.). Behavioural mechanisms of food selection. NATO ASI. G20. Springer-Verlag. Berlin.
- Snyder, N.F.R., Derrickson, S.R., Beissinger, S.R., Wiley, J.W., Smith, T.B., Toone, W.D., and Miller, B. 1996. Limitations of captive breeding in endangered species recovery. *Conservation Biology.* **10** (2): 338-348.
- Sogard, S.M. 1994. Use of suboptimal foraging habitats by fishes: consequences to growth and survival. En Theory and Application in Fish Feeding Ecology (Stouder, D.J., Fresh, K.L., and Feller, R.J., eds.), pp. 103–131. Columbia, SC: University of South Carolina Press.
- Sokal, R.R., and Rohlf, F.J. 1995. Biometry. Second edition. W. H. Freeman & Company. San Francisco. 589 pp.
- Southgate D.A.T. 1981. The Relationship between food composition and available energy. Joint FAO/WHO/UNU. Expert consultation on energy and protein requirements. Rome, pp. 1-11.
- Spitze, K., 1985. Functional response of an ambush predator: *Chaoborus americanus* predation on *Daphnia pulex*. *Ecology*, **66** (3): 938-949.
- Stephens, D.W., and Krebs, J.R. 1992. Foraging Theory. Princeton University Press. Princeton, New Jersey. U. K. 247pp.
- Stouder, D.J., Fresh, K.L., and Feller, R.J. (Eds.), 1994: Theory and application in fish feeding ecology. The Belle W. Baruch Library in Marine Science Nr. 18. University of South Carolina Press, South Carolina.
- Swaigood, H.E., and Catignani, G.L. 1991 Protein digestibility: *in vitro* methods of assessment. *Adv. Food Nutr. Res.* **35**: 185-236.
- Tinbergen, L. 1960. The dynamics of insect and bird population in pine woods. *Arch. Neerl. Zool.* **13**: 259-473.
- Treece, G.D., and Allen, D.D. 2000. Culture of small zooplankters for the feeding of larval fish. *Southern Regional Aquaculture Center* No. 701.
- Trexler, C.J., McCulloch, C.E., and Travis, J. 1988. How can the functional response best be determined?. *Oecologia.* **76**: 206-214.
- Unger, P.A., and Lewis, W.M. Jr. 1983. Selective predation with respect to body size in population of the fish *Xenomelaniris venezuelae* (Atherinidae). *Ecology.* **64** (5): 1136-1144.
- Valiela, I. 1995. Marine ecological processes. Springer, New York. 686 pp.
- Vinyard, G.L. 1980. Differential prey vulnerability and predator selectivity: the effects of evasive prey on bluegill (*Lepomis macrochirus*) and pumpkinseed (*L. gibbosus*) predation. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **37**: 2294-2299.
- Wahl, C.M., Mills, E.L., McFarland, W.N., and DeGisi, J.S. 1993. Ontogenetic changes in prey selection and visual acuity of yellow perch, *Perca flavescens*. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* **50**: 743–749.



- Wallace, R.L., and Snell, T.W., 2001. Phylum *Rotifera*. In: Thorp, J.H. and Covich, A.P. (Eds). Ecology and classification of North American freshwater invertebrates, 2<sup>nd</sup>. Ed. Academic Press, San Francisco, CA, pp. 195–254.
- Wang, C., Xie, S., Zheng, K., Zhu, X., Lei, W., Yang, Y., and Liu, J. 2005. Effects of live food and formulated diets on survival, growth and protein content of first-feeding larvae of *Pelteobagrus fulvidraco*. *J. Appl. Ichthyol.* **21**: 210–214.
- Ware, D.M. 1972. Predation by rainbow trout (*Salmo gairdneri*): the influence of hunger, prey density, and prey size. *J. Fish. Res. Board Can.* **29**: 1193-1201.
- Watanabe, T., and Kiron, V., 1994. Prospects in larval fish dietetics. *Aquaculture.* **124**: 223–251.
- Watanabe, T., Arakawa, C., Kitajima, C., and Fujita, S. 1978. Nutritional quality of living feed from the view point of essential fatty acids for fish. *Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish.* **44**: 1223-1227.
- Watanabe, T.C., Kitajima and Fujita, S. 1983. Nutritional values of live organisms used in Japan for mass propagation of fish: a review. *Aquaculture.* **34**: 115-143.
- Webb, S.A., and Miller R.R. 1998. *Zoogoneticus tequila*, a new goodeid fish (*Cyprinodontiformes*) from the Ameca drainage of Mexico, and rediagnosis of the genus. Occasional Papers of the Museum of Zoology, University of Michigan No. 725, 23 pp.
- Welker, M.T., Pierce, C.L., and Wahl, D.W. 1994. Growth and survival of larval fishes: roles of competition and zooplankton abundance. *Trans. Am. Fish. Soc.* **123**: 703–717.
- Werner, E.E., and Hall, D.J. 1974. Optimal foraging and the size selection of the prey by the bluegill sunfish (*Lepomis macrochirus*). *Ecology.* **55**: 1042-1052.
- Wetzel, R. G. 2001. Limnology. Lake and river ecosystems. Third Edition. Academic Press. U.S.A. 1006 p.
- Williams, J.E., and Miller, R.R. 1990. Conservation status of the North American fish fauna in fresh water. *Journal of Fish Biology.* **37** (Supplement A): 79-85.
- Williams, J.E., Johnson, J.E., Hendrikson, D.A., Contreras, S.B., Williams, J.D., Navarro-Mendoza, M., McAllister, D.E., and Deacon, J.E. 1989. Fishes of North America endangered, threatened, or of special concern: 1989. *Fisheries.* **14** (6): 2-20 pp.
- Williams, S. 1989. Official Methods of Analysis of the Association of Analytical Chemists, (AOAC). Washington, D. C. U. S. A.
- Winkler, H., and Orellana, C. 1990. Functional responses of five cyprinid species to planktonic prey. *Environ. Biol. Fish.* **33**: 53-62.
- Wootton, R.J. 1991. Ecology of teleost fishes. Chapman & Hall. London. pp. 117-158.
- Wright, D.I., and O'Brien, D.J. 1984. The development and field test of a tactical model of the planktivorous feeding of white crappie (*Pomoxis annularis*). *Ecological Monographs.* **984**: 65-98.
- Yilmaz, E., Şahin, A., Duru, M., and Akyurt, I., 2004. The effect of varying dietary energy on growth and feeding behaviour of common carp, *Cyprinus carpio*, under experimental conditions. *Appl. An. Beh. Sci.*
- Yurkowski, M., and Tabachek, J.L. 1979. Proximate and amino acid composition of some natural fish foods. In: Proceedings of the World Symposium on Finfish Nutrition and Fish Feed Technology, Hamburg 20-23 June 1978 (Halver, J.E. and Tiews, K., eds.), Vol. II, pp. 435-448. Heenemann, Hamburg.
- Zaret, T. M., 1972. Predators, invisible prey, and the nature of polymorphism in the Cladocera (Class *Crustacea*). *Limnol. Oceanogr.* **17**: 171-184.

Zaret, T. M., 1980. Predation and freshwater communities. Yale University Press, New Haven, CT, 187 pp.

Zubieta, R.T. 1985. Estudio sobre los hábitos alimenticios de seis especies de peces del Lago de Cuitzeo. Tesis de Licenciatura. Universidad Michoacana de San Nicolás de Hidalgo. Escuela de biología.

## ***ANEXO I***

### ***MEDIO DE CULTIVO PARA MICROALGAS BOLD BASAL***

Borowitzka y Borowitzka, 1988)

1.- Nitrato de sodio ( $\text{NaNO}_3$ )	250 g/l
2.- Sulfato de magnesio ( $\text{MgSO}_4 \bullet 7\text{H}_2\text{O}$ )	75 g/l
3.- Fosfato de potasio dibásico ( $\text{K}_2 \text{HPO}_4$ )	75 g/l
4.- Fosfato de potasio monobásico ( $\text{KHPO}_4$ )	75 g/l
5.- Cloruro de sodio ( $\text{NaCl}$ )	25 g/l
6.- EDTA	50 g + 31 g KOH /l
7.- Sulfato de fierro ( $\text{FeSO}_4 \bullet 7\text{H}_2\text{O}$ )	4.98 g +1 ml $\text{H}_2\text{SO}_4$
8.- Ácido bórico ( $\text{H}_3\text{BO}_3$ )	11.42 g/l
9.- Elementos traza:	
* Cloruro de magnesio ( $\text{MgCl}_2 \bullet 7\text{H}_2\text{O}$ )	1.44 g/l
* Trióxido de molibdeno ( $\text{MoO}_3$ )	0.71 g/l
* Sulfato de cobre ( $\text{CuSO}_4$ )	1.75 g/l
* Nitrato de cobalto ( $\text{Co}(\text{NO}_3)_2$ )	0.49 g/l
* Sulfato de zinc ( $\text{ZnSO}_4$ )	8.82 g/l

Para cada litro de agua destilada, se agregan dos mililitros de cada solución.