

UNIVERSIDAD DEL MAGDALENA
PROGRAMA DE MAESTRÍA EN ACUACULTURA Y ECOLOGÍA
ACUÁTICA TROPICAL



HISTORIA DE VIDA DE *Daphnia magna* y *Ceriodaphnia reticulata* (CRUSTACEA - CLADOCERA) BAJO CONDICIONES DE LABORATORIO PARA DEFINIR SU POTENCIAL COMO ALIMENTO EN PISCICULTURA

MARIO ALFONSO GÁNDARA MOLINO

Disertación presentada al programa de Postgrado de la Universidad del Magdalena como parte de los requisitos para optar al título de Magister en Acuicultura y Ecología Acuática Tropical

SANTA MARTA - COLOMBIA
2013

**UNIVERSIDAD DEL MAGDALENA
PROGRAMA DE MAESTRÍA EN ACUACULTURA Y ECOLOGÍA
ACUÁTICA TROPICAL**



HISTORIA DE VIDA DE *Daphnia magna* y *Ceriodaphnia reticulata* (CRUSTACEA - CLADOCERA) BAJO CONDICIONES DE LABORATORIO PARA DEFINIR SU POTENCIAL COMO ALIMENTO EN PISCICULTURA

MARIO ALFONSO GÁNDARA MOLINO

Disertación presentada al Programa de Postgrado de la Universidad del Magdalena como parte de los requisitos para optar al título de Magister en Acuicultura y Ecología Acuática Tropical

**Director: ROSSEVAL G. LEITE, Dr.
Codirector: PEDRO CARABALLO, Dr.**

**SANTA MARTA, COLOMBIA
2013**

Para Mario Armando, Ana María, Eduardo Andrés y Ana.

MAET
00022
31

AGRADECIMIENTOS

Al Doctor Rosseval Leite por su apoyo y colaboración en mi estancia en el Instituto Nacional de Pesquisas da Amazônia (INPA), Manaus – Brasil, Coordenação de Pesquisas em Biologia Aquático.

A mis profesores de la Universidad del Magdalena, quienes con su experiencia y orientación me ayudaron a mejorar mi formación profesional.

A la Universidad de Sucre por concederme los permisos para viajar todas las semanas, durante dos años, a mis cursos de maestría, y por el espacio en el laboratorio de biología para realizar los experimentos.

A Eloy por brindarme su hospitalidad. Eso es algo que nunca olvidaré.

A Luis y Pedro por compartir su espacio en Manaus y hacerme sentir como en casa.

A la señora Luty, una especie de mamá en Manaus. No solo me dio ánimos cuando el ensayo no funcionaba sino que me ayudo a ver la vida de otra forma. Una de las personas por las que siento total admiración.

Al profesor Pedro Caraballo, por incentivar y exigirme mejorar mi nivel académico realizando esta maestría, por insistir en la rigurosidad científica y en la constante actualización académica, por estar siempre pendiente de todo, por saber escuchar y orientarme, no solo en lo académico sino en situaciones personales, por permitirme estar en su casa en Brasil con su familia. Gracias por ser además de mi orientador, mi amigo.

A mis hermanos Harold, María y Mandy por estar pendientes de mí en todo momento.

A Ana por estar a mi lado apoyándome, soportando mis ausencias y mis largas horas de trabajo en casa. Tu incondicionalidad es uno de mis mayores tesoros.

A Mario Armando, Ana María, Eduardo Andrés, por ser la motivación y la razón de todo lo que hago.

A Mando y Mami, solo tengo que expresarles que espero llegar a ser un digno hijo de ustedes.

ÍNDICE DE FIGURAS



Figura 1. Crecimiento (μm) de *D. magna* y *C. reticulata* (n=12) en condiciones de laboratorio indicando la desviación estándar, la media, los mínimos y máximos de las medidas.

Figura 2. Incremento diario del crecimiento (μm) de *D. magna* y *C. reticulata* (n=12) en condiciones de laboratorio.

Figura 3. Crecimiento diario (μm) de *D. magna* (n=12) en condiciones de laboratorio indicando la desviación estándar, la media, los mínimos y máximos de las medidas.

Figura 4. Crecimiento diario (μm) de *C. reticulata* (n=12) en condiciones de laboratorio indicando la desviación estándar, la media, los mínimos y máximos de las medidas.

Figura 5. Longevidad (días) de *D. magna* y *C. reticulata* (n=12) en condiciones de laboratorio indicando la desviación estándar, la media, los mínimos y máximos de las medidas.

Figura 6. Edad de la primípara (días) de *D. magna* y *C. reticulata* (n=12) en condiciones de laboratorio indicando la desviación estándar, la media, los mínimos y máximos de las medidas.

Figura 7. Talla de la primípara (μm) de *D. magna* y *C. reticulata* (n=12) en condiciones de laboratorio indicando la desviación estándar, la media, los mínimos y máximos de las medidas.

Figura 8. Fecundidad total de *D. magna* y *C. reticulata* (n=12) en condiciones de laboratorio indicando la desviación estándar, la media, los mínimos y máximos de las medidas.

Figura 9. Producción diaria de neonatos de *D. magna* (■) y *C. reticulata* (▲) en condiciones de laboratorio



Figura 10. Fecundidad media de *D. magna* y *C. reticulata* (n=12) en condiciones de laboratorio indicando la desviación estándar, la media, los mínimos y máximos de las medidas.

Figura 11. Fecundidad por desove de *D. magna* y *C. reticulata* (n=12) en condiciones de laboratorio indicando la desviación estándar, la media, los mínimos y máximos de las medidas.

Figura 12. Producción total de huevos de *D. magna* y *C. reticulata* (n=12) en condiciones de laboratorio indicando la desviación estándar, la media, los mínimos y máximos de las medidas.

Figura 13. Producción diaria de huevos de *D. magna* (▲) y *C. reticulata* (■) en condiciones de laboratorio

Figura 14. Producción media de huevos de *D. magna* y *C. reticulata* (n=12) en condiciones de laboratorio indicando la desviación estándar, la media, los mínimos y máximos de las medidas.

Figura 15. Producción de huevos por cada evento reproductivo en *D. magna* y *C. reticulata* (n=12) en condiciones de laboratorio indicando la desviación estándar, la media, los mínimos y máximos de las medidas.

Figura 16. Desoves de *D. magna* y *C. reticulata* (n=12) en condiciones de laboratorio indicando la desviación estándar, la media, los mínimos y máximos de las medidas.

Figura 17. Frecuencia reproductiva de *D. magna* y *C. reticulata* (n=12) en condiciones de laboratorio indicando la desviación estándar, la media, los mínimos y máximos de las medidas.

Figura 18. Supervivencia (%) de *D. magna* y *C. reticulata* en condiciones de laboratorio.

ÍNDICE DE TABLAS



Tabla 1. Análisis de los parámetros de la historia de vida de *D. magna* y *C. reticulata* (n=12) en condiciones de laboratorio (media, desviación estándar, talla mínima y máxima y análisis de varianza).

CONTENIDO

1. INTRODUCCIÓN
2. ESTADO DEL ARTE
 - 2.1 ECOLOGÍA DE CLADÓCEROS
 - 2.2 FACTORES CONTROLADORES DEL CRECIMIENTO POBLACIONAL DE LOS CLADÓCEROS
 - 2.2.1 ALIMENTO
 - 2.2.2 TEMPERATURA
 - 2.3 USO DE CLADÓCEROS COMO ALIMENTO VIVO
3. OBJETIVOS
 - 3.1 OBJETIVO GENERAL
 - 3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS
4. METODOLOGÍA
5. RESULTADOS
 - 5.1 CRECIMIENTO
 - 5.2 LONGEVIDAD
 - 5.3 EDAD Y TALLA DE LA PRIMÍPARA
 - 5.4 FECUNDIDAD TOTAL, MEDIA Y POR DESOVE
 - 5.5 TIEMPO DEL DESARROLLO EMBRIONARIO Y PRODUCCIÓN DE HUEVOS TOTAL, MEDIA Y POR DESOVE
 - 5.6 DESOVES Y FRECUENCIA REPRODUCTIVA
 - 5.7 SUPERVIVENCIA
6. DISCUSIÓN
 - 6.1 CRECIMIENTO Y LONGEVIDAD
 - 6.2 EDAD Y TALLA DE LA PRIMIPARA
 - 6.3 TIEMPO DE DESARROLLO EMBRIONARIO Y PRODUCCIÓN DE HUEVOS
 - 6.4 FECUNDIDAD
 - 6.5 DESOVES Y FRECUENCIA REPRODUCTIVA
 - 6.6 SUPERVIVENCIA
7. CONCLUSIONES
8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS
- ANEXOS
- TÉRMINOS Y DEFINICIONES

RESUMEN



Los cladóceros por su pequeña talla, rápido desarrollo y temprana reproducción, son utilizados como alimento vivo en piscicultura. Este trabajo tuvo como objetivo estudiar la historia de vida de *Daphnia magna* y *Ceriodaphnia reticulata* (Crustacea - Cladocera), bajo condiciones de laboratorio para definir su potencial como alimento en piscicultura. Fueron realizados cultivos experimentales de *D. magna* y *C. reticulata* manteniendo 12 individuos por especie en recipientes independientes de 100 ml. Como alimento se utilizó seston proveniente de la ciénaga de San Marcos – Sucre, filtrado con malla de 40 μm y mantenido en dos acuarios de 25 litros. Los parámetros poblacionales fueron medidos cada 12 horas a lo largo del periodo de vida de los especímenes. El tiempo del desarrollo embrionario fue de 16 horas para *C. reticulata* y 24 horas para *D. magna*. Se obtuvieron diferencias significativas ($P \geq 0.05$) en el crecimiento poblacional, siendo mejor el desempeño de *C. reticulata* (fecundidad media de 1.12 neonatos/hembra, edad y talla de la maduración de 5.9 días y 77.9 μm , respectivamente) que el de *D. magna* (fecundidad media de 0.71 neonatos/hembra, edad y talla de la maduración de 9 días y 256 μm , respectivamente). Los cladóceros estudiados mostraron diferencias en los parámetros poblacionales, lo que sugiere estrategias de adaptación diferentes con relación al recurso alimenticio ofrecido. En general se encontró que por su tamaño y rápido crecimiento son potencialmente útiles como alimento al inicio de la alimentación exógena de postlarvas de *Prochilodus magdalenae*, *Brycon sinuensis* y *Colossoma macropomum*, principales especies piscícolas en la región.

Palabras claves: Seston, alimento vivo, *Daphnia magna*, *Ceriodaphnia reticulata*

ABSTRAC

Cladocerans by its small size, rapid development and early reproduction, are used as live food in aquaculture (fish farming). This work aims to study the life history of *Daphnia magna* and *Ceriodaphnia reticulata* (Crustacea - Cladocera) under laboratory conditions to determine their potential as food in aquaculture (fish farming). Experimental cultivations of *D. magna* and *C. reticulata* 12 individuals by maintaining species in separate containers of 100 ml. As seston food was used from the swamp of San Marcos - Sucre, filtered with 40 - micron mesh and maintained in two 25-liter aquariums. The population parameters were measured every 12 hours throughout the lifetime of specimens. Embryonic development time was 16 hours for *C. reticulata* and 24 hours for *D. magna*. There were significant differences ($P \geq 0.05$) in population growth, with better performance *C. reticulata* (average fertility of 1.12 infants/female, age and size at maturity of 5.9 days and 77.9 μm , respectively) than *D. magna* (average fertility of 0.71 infants/female, age and size at maturity of 9 days and 256 μm , respectively). The cladocerans studied showed differences in population parameters, suggesting different adaptation strategies in relation to food resource offered. In general it was found that due to its size and rapid growth are potentially useful as food at the start of exogenous feeding of postlarvae *Prochilodus magdalenae*, *Brycon sinuensis* and *Colossoma macropomum*, major fish species in the region.

Keywords: Seston, live food, *Daphnia magna*, *Ceriodaphnia reticulata*



1. INTRODUCCIÓN

Los cladóceros son crustáceos de tallas pequeñas (raramente superan los 2mm de longitud) y altas tasas de crecimiento poblacional que están asociadas con la partenogénesis y la alta producción de neonatos, características que favorecen su uso con fines prácticos, tales como alimento para la cría de diversas especies de peces, tanto en acuarismo como en la piscicultura intensiva (Sipaúba-Tavares, 1993; He *et al.*, 2001; Prieto, 2001; Chuan *et al.*, 2003; Sipaúba-Tavares & Rocha, 2003; Prieto *et al.*, 2006a; Romero, *et al.*, 2009; Martínez & Ventura, 2011). Además, su alta sensibilidad a numerosos contaminantes ha determinado que especies como *Ceriodaphnia dubia*, *Ceriodaphnia rigaudi* y *Daphnia magna* sean utilizadas para ensayos normalizados de toxicidad aguda y crónica (Ceresoli & Gagneten, 2003; Villarroel, 2004; Sánchez, 2006; Ventura, 2008).

Estos crustáceos y en general los organismos planctónicos que se utilizan como alimento natural, tienen gran importancia por su tamaño, textura suave, fácilmente digeribles, abundantes, apariencia y con alto valor nutritivo (Civera *et al.*, 2004; Prieto & Atencio, 2008; Rivera y Botero, 2009; Conceicao *et al.*, 2010), siendo utilizados en las etapas iniciales del crecimiento de los peces, en especial los primeros días de vida de las especies de consumo y ornamentales (Sipaúba-Tavares & Rocha, 2003), algunas veces durante la pre-engorda y muy raramente en los primeros días de la engorda (Martínez *et al.*, 2010).

La mayoría de las larvas de los peces utilizados en piscicultura se alimentan de zooplancton y a veces de fitoplancton, pero cuando crecen sustituyen estos organismos por presas mayores y dejan la planctofagia (Sipauba-Tavares, 1993, Prieto & Atencio, 2008). Sin embargo, un problema en la piscicultura es la alta mortalidad de las larvas durante sus primeros días de vida por canibalismo, que de acuerdo con Atencio & Zaniboni (2006), durante la larvicultura, este comportamiento se puede presentar por la heterogeneidad en las tasas de crecimiento, inadecuada alimentación y altas densidades poblacionales; pero esto puede ser controlado con alimentación a saciedad, frecuencia óptima de alimentación, tamaño apropiado del alimento, distribución homogénea del alimento y el uso preferencial de alimento vivo en densidades

que se estimen conveniente (Atencio *et al.*, 2003bc; Atencio & Zaniboni, 2006; Atencio *et al.*, 2010).

En la actualidad, uno de los métodos estudiados para garantizar el éxito de la fase larva – postlarva, es el manejo de la primera alimentación de los peces (Atencio *et al.*, 2003bc; Prieto *et al.*; 2006b, Pedreira *et al.*, 2008; Rivera & Botero, 2009; Ruales *et al.*, 2009; Atencio *et al.*, 2010; Luna *et al.*, 2010; Marciales *et al.*, 2010); la cual, al mismo tiempo, puede constituirse en una de las barreras para el éxito de la larvicultura, ya que durante esta fase las mayores limitaciones son morfológicas (tamaño de la boca y pobre capacidad natatoria) nutricionales (composición bioquímica del alimento), fisiológicas (precario estado de desarrollo del aparato digestivo con la consecuente ausencia de algunas enzimas digestivas al inicio de la alimentación exógena) y de alimentación (densidades inadecuadas de presas) (Sipauba – Tavares & Rocha, 2003; Civera *et al.*, 2004; Rivera & Botero, 2009; Menossi *et al.*, 2012). En las especies neotropicales altriciales, antes que se agote el vitelo y la boca esté bien desarrollada, se debe suministrar el primer alimento, principalmente zooplancton seleccionado de acuerdo con el tamaño de la boca de la larva (Prieto & Atencio, 2008; Conceição *et al.*, 2010). En ese sentido, los cladóceros son de gran utilidad para la acuicultura ya que representan aporte nutritivo, tienen un rápido ciclo de vida, producen una gran población en un corto periodo de tiempo y son presa fácil para larvas de peces y crustáceos (Prieto, 2001; Keppeler & Hardy, 2002; Sipaúba-Tavares & Rocha 2003; Prieto *et al.*, 2006a; Romero, 2009; Ocampo *et al.*, 2010). Adicionalmente, varios estudios que relacionan el tamaño de la boca de las larvas de peces y sus capacidades para capturar presas de mayor tamaño indican la viabilidad de los cladóceros en su larvicultura (Atencio *et al.*, 2003b, Prieto *et al.*, 2006b; Ruales *et al.*, 2009).

En Colombia el uso de zooplancton, para el desarrollo de actividades acuícolas especialmente la piscicultura, se limita en su mayoría al manejo de zooplancton endógeno (Martínez *et al.*, 2010) que no es mas que la proliferación de cladóceros y otros organismos del plancton en los estanques de cultivo tras un proceso de fertilización (Atencio *et al.*, 2003abc; Prieto *et al.*; 2006b). Es así como en la mayoría de las granjas piscícolas colombianas dedicadas a la



producción de alevinos de bocachico, la siembra de post-larvas se realiza directamente en los estanques en tierra donde se transforman en alevinos y donde inician la alimentación exógena. Este manejo generalmente resulta en bajas e inestables tasas de supervivencias, dado que las especies zooplanctónicas que proliferan, no siempre satisfacen los requerimientos nutricionales de la postlarva, se producen en un volumen inferior al requerido y/o un mal manejo en su producción, favorece la proliferación de especies planctónicas depredadoras, dificultando la producción de alevinos a gran escala, por lo que la producción se torna muy variable, altamente dependiente de las condiciones ambientales (temperatura, abundancia de alimento apropiado, presencia de predadores y enfermedades, entre otros), lo que no permite la proyección de la producción en una etapa posterior y se podría considerar como una larvicultura semi-intensiva (Prieto *et al.*, 2006b; Prieto & Atencio, 2008; Rivera y Botero, 2009; Ruales *et al.*, 2009). También la sobrevivencia de las larvas presenta altas fluctuaciones debido a factores genéticos, etológicos (relacionados directamente con el comportamiento alimenticio y los procesos de huida), biológicos (competencia y depredación) y nutricionales (ácidos grasos y vitaminas), los cuales confieren a las larvas la energía necesaria para mantener su metabolismo, crecer y asegurar su sobrevivencia (Civera *et al.*, 2004). En ese sentido, la disponibilidad de zooplancton en cantidades y calidad adecuada se ha considerado un factor crítico para el éxito de la producción intensiva, en la cual la alimentación y la nutrición han sido señaladas como los principales factores responsables de los frecuentes desaciertos en la larvicultura, constituyéndose en el cuello de botella que impide la expansión de la actividad piscícola (Prieto & Atencio, 2008). Sin embargo, en otras granjas piscícolas de nuestro país, se práctica el manejo de la primera alimentación con zooplancton exógeno (Martínez *et al.*, 2010), silvestre o con nauplios de *Artemia* sp recién eclosionados y luego de dos a cuatro días de alimentación las post-larvas son sembradas en los estanques de alevinaje (Atencio *et al.*, 2003ab).

En el departamento de Sucre, Colombia, quizás una de las razones por las cuales la fase de cultivo predominante sea la ceba o engorde, se explica por los gastos de operación que la larvicultura genera, pero sobre todo por los

cuidados que implica este tipo de producción, sin olvidar los originados por la etapa de reproducción y mantenimiento de reproductores. Adicionalmente, Sucre depende de otros departamentos como Córdoba y Bolívar para suplir la demanda de alevinos de *P. magdalenae*, *C. macropomun* y *B. moorei sinuensis* y otras, lo que muestra claramente que la piscicultura sucreña no ha conseguido consolidarse como alternativa de producción ya que es básicamente extensiva (ICA & UNISUCRE, 2007) y no cuenta con una oferta constante de alevinos para engorde. Lo anterior, se presenta, entre otros aspectos, por la capacidad de producción de los productores y por el desconocimiento de técnicas de manejo que le permitan lograr óptimos resultados, como podría ser el uso de alimento vivo como una alternativa de solución viable (Prieto 2001; Atencio, 2003a; Prieto *et al.*, 2006a). En ese sentido, Atencio & Zaniboni (2008) señalan que el éxito de la piscicultura como una bio-industria así como la consolidación de las especies alternativas dependen de los progresos en la larvicultura.

Pese a este panorama, la finca piscícola Maraca, ubicada en el municipio de Coroza, Sucre, es la única en nuestro departamento dedicada al levante y producción en estanques de larvas de bocachico, cachama y dorada, utilizando métodos de fertilización orgánicos e inorgánicos que permiten el crecimiento y abundancia de zooplancton y fitoplancton que serán el primer alimento para las postlarvas sembradas. Sin embargo, esta metodología si bien ha logrado avances importantes en lo que a manejo se refiere, aún ofrece inestables tasas de sobrevivencia probablemente porque existe la posibilidad que aparezcan o se desarrollen organismos predadores como copépodos ciclopoideos causantes de altas tasas de mortalidad como lo sugirió Atencio *et al.* (2003bc) en *P. magdalenae* y *Brycon siebenthalae*, en los trabajos sobre primera alimentación en estas especies. En este sentido, dado el interés regional por las actividades acuícolas hacia especies nativas y foráneas de importancia comercial de peces es necesario estudiar aspectos poblacionales básicos (fecundidad, crecimiento, longevidad, tiempo de desarrollo embrionario, entre otros aspectos) de los cladóceros con el interés de desarrollar el potencial de estas especies como alimento vivo en acuicultura, sobre todo en las fases de larvicultura y alevinaje, que de acuerdo con Atencio *et al.* (2003abc) y David *et*



al (2001), tienen por objetivo producir juveniles sanos, con tallas adecuadas a un costo mínimo, incrementar las tasas de sobrevivencia y de crecimiento a partir del ofrecimiento de condiciones ambientales adecuadas, entre ellas la definición de una estrategia alimentaria que garantice la cantidad, calidad y disponibilidad permanente de los alevinos.

Los cladóceros seleccionadas para el estudio fueron *Daphnia magna* y *Ceriodaphnia reticulata*. La primera por el amplio conocimiento que hay de la especie en ambientes naturales y en laboratorio, y considerando que es una especie de aguas templadas resulta novedoso estudiar su historia de vida en condiciones tropicales de forma que pueda definirse su potencial en la larvicultura de peces como el bocachico, cachama y dorada en el departamento de Sucre. *C. reticulata* por su tamaño podría tener potencial como presa viva en piscicultura; sin embargo, en la región no se han realizado estudios sobre su abundancia en ciénagas y jagüeyes, que permitan determinar su disponibilidad para la implementación de su cultivo en granjas piscícolas de la región. En ese sentido, se destaca que el estudio sobre historia de vida de dos especies de cladóceros, *D. magna* y *C. reticulata*, es uno de los primeros trabajos en nuestra región, orientado a potencializar el uso de cladóceros en sistemas de producción semi-intensiva en la fase de larvicultura de peces comerciales como único alimento suministrado durante los primeros días de vida de las postlarvas o mediante inoculación directa de organismos zooplanctónicos en estanques fertilizados.

2. ESTADO DEL ARTE

2.1 ECOLOGÍA DE CLADÓCEROS

El zooplancton de agua dulce está predominantemente constituido por Protistas, Rotifera y Crustacea, siendo que esta última clase está representada por Copepoda y Cladocera. Su diversidad y abundancia depende de un complejo de factores fisicoquímicos (Rocha & Sipauba-Tavares, 1994).

Los cladóceros se encuentran en ambientes estuarinos y de agua dulce permanentes y/o temporales, desde pequeños estanques a grandes lagos (Lavens & Sorgeloos, 1995; Forró *et al.*, 2008); y algunas especies pueden vivir en los océanos, donde constituyen una porción importante de la comunidad del mesozooplancton (He *et al.*, 2001; Mugrabe *et al.*, 2007). Se conocen alrededor de 620 especies, pero se ha estimado que el número real de especies es de 2 a 4 veces más alta (Forró *et al.*, 2008).

La ocurrencia casi universal de los organismos zooplanctónicos en los diferentes ecosistemas acuáticos evidencia su importancia en estos ecosistemas (Rocha & Sipauba-Tavares, 1994). De hecho, las zonas de mejor riqueza pesquera en el mundo son aquellas donde el plancton es abundante, una vez que es esencial en la dieta de muchos peces (Sipaúba-Tavares & Rocha, 2003; Prieto *et al.*, 2006c).

Cincuenta especies de *Daphnia* han sido reportadas, de la cuales solo seis ocurren en tierras bajas tropicales (Lavens & Sorgeloos, 1995) y se caracterizan por poseer un carapacho que rodea todo "el tronco", excepto la cabeza y la espina apical (cuando está presente). Un simple ojo y ocelos están presentes usualmente. Los apéndices del cuerpo, de cinco a seis pares, sirven para suspender el alimento (filtrando el alimento) y para locomoción. La parte anterior del tronco, el postabdomen es doblado hacia dentro y sostiene garras especiales y espinas para limpiar el caparazón (Villarreal, 2004; Sánchez, 2006; Forró *et al.*, 2008; Roselli, 2008). Nadan por medio de segundas antenas, que al batirlas hacia abajo lanza al individuo hacia arriba, luego se va



hundiendo lentamente, utilizando las antenas a modo de paracaídas (Sipaúba-Tavares & Rocha, 2003; Villarroel, 2004).

Especies del género *Daphnia* pueden ser efectivos pastoreadores del fitoplancton en los lagos. Estos retienen las partículas alimenticias con el peine de las patas filtradoras, las cuales se fijan a la tercera y cuarta pata torácica en *Daphnia* (Bednarska, 2006). En los adultos, la función trófica corresponde a los periópodos que generan una corriente de agua en sentido caudo-cefálico, la filtran y retiran los “posos” del filtrado que serán compactados con una secreción mucosa y posteriormente ingeridos. La furca situada al final del telson colabora en la natación, asegurando al mismo tiempo la evacuación de los productos de desecho fuera del caparazón (Villarroel, 2004; Sánchez, 2006).

En general, la alimentación es suspensívora, filtrando las microalgas presentes en el agua (Dole *et al.*, 2000; He *et al.*, 2001; Villarroel, 2004; Sánchez, 2006; Romero *et al.*, 2009; Martínez & Ventura, 2011), incluso pueden utilizar sólidos suspendidos en el agua (Robinson & Klaine, 2008), perifiton (Siehoff *et al.*, 2009) exopolisacáridos (Choueri *et al.*, 2007) y bacterias (Melao, 1999; Goncalves de Barros, 2001; Ferrao-Filho *et al.*, 2003a; Villalobos & Gonzales, 2006; Siehoff *et al.*, 2009). De acuerdo con Fileto *et al.* (2004) el seston representa el principal alimento de los cladóceros en lagos, y sobre este se ha evaluado su composición (bacterias y pequeños flagelados de 3 μm - Pico fitoplancton; bacterias y todos los flagelados de 12 μm - Pico y nanoplancton; bacterias, flagelados y pequeños ciliados de 20 μm - Microplancton; bacterias, flagelados y todos los ciliados 60 μm - Fitoplancton) en ecosistemas naturales (Bouvy *et al.*, 2006) y su efecto en la historia de vida de los cladóceros (Fileto *et al.*, 2004, 2007; Ferrao-Filho *et al.*, 2005; Caraballo *et al.*, 2011).

En la actualidad en *Daphnia* se aceptan dos mecanismos involucrados en la retención de alimento: intercepción directa con el alimento y el mecanismo “sieving”, que pueden operar simultáneamente y que en conjunto son denominados alimentación por filtrado “filter feeding” (Bednarska, 2006; Forró

et al., 2008). Estos mecanismos de la alimentación de los cladóceros juegan un papel importante en la cadena alimenticia de la comunidad planctónica, ya que estos organismos son un eslabón entre el fitoplancton y los consumidores superiores, adicionalmente pueden transferir materia y energía desde bacterias que son recursos no utilizables por otros organismos planctónicos; y porque la mayoría de las especies de peces utilizan componentes zooplanctónicos como alimento durante las primeras fases del desarrollo (Sipauba-Tavares, 1993; 1994; Gillooly & Dodson, 2000; Mancedo & Pinto-Coelho, 2001; Conde *et al.*, 2004; Paggi, 2004; Villalobos & González, 2006; Santos *et al.*, 2006ab).

Los cladóceros presentan dos formas de reproducción: partenogenética y sexual. La primera ocurre si los recursos alimenticios son abundantes en el medio y la densidad poblacional es baja las hembras producen huevos diploides que se desarrollan en la cámara dorsal de incubación dando origen a nuevas hembras. Un incremento en sus densidades es el resultado de un alto potencial reproductivo en la generación partenogenética (Lynch, 1980; Innes, 1997; Rocha & Sipauba-Tavares, 1994; Slusarczyk, 1995; Melao, 1999; Dole *et al.*, 2000; Marazzo & Valentin, 2004; Villarroel, 2004; Sánchez, 2006; Pietrzak *et al.*, 2010a). El desarrollo del huevo transcurre en la cámara incubadora sin fases larvarias y de la madre emergen los neonatos, con el desprendimiento del exoesqueleto del parental durante la muda, que no presentan diferencias morfológicas con el adulto, de no ser por la talla (Lynch, 1980; Melao, 1999; Rodríguez *et al.*, 2003; Villarroel, 2004; Sánchez, 2006).

Por su parte, cambios en la temperatura del agua, disminución del alimento, incremento de la densidad poblacional con el consiguiente acumulo de productos de excreción que terminan resultando tóxicos para la población y presencia de predadores, dan como resultado incrementos en la población, induciendo la producción de machos (Slusarczyk, 1995; Leavens & Sorgeloos, 1996; Pijanowska & Stolpe, 1996; Innes, 1997; Melao, 1999; Dole *et al.*, 2000; Mugrabe *et al.*, 2007). Sin embargo, la aparición de machos en poblaciones naturales es motivo de discusión por vario autores como Pérez (1990), Caraballo (1992) e Innes (1997). Individuos machos de *E. nordmanni* fueron encontrados durante cinco meses consecutivos en el Mar Cantábrico, a pesar



que la especie en esta área se reproduce principalmente por la vía partenogenética. Además la proporción en que aparecen los machos no guarda relación con la fecundidad de las hembras partenogenéticas (Pérez, 1990). Innes (1997) encontró que *D. pulex* se reproduce sexualmente independientemente de la densidad poblacional en hábitats temporales debido a la aparición de machos durante la fase inicial del crecimiento poblacional, indicando, probablemente, que la densidad no es el único factor que induce que huevos partenogenéticos se desarrollen en machos. Este autor encontró que de 85 hembras 58 producían desoves sucesivos de solo hembras, 13 produjeron solo machos y 14 tanto machos como hembras. Por su parte, Caraballo (1992) al analizar la estructura poblacional y las tasas de crecimiento y natalidad de *D. gessneri*, sugiere que la eclosión de huevos de resistencia es una estrategia de la especie para mantenerse en un lago de Brasil con una fuerte presión de predación, debido a que este autor observó una alta proporción de juveniles de menor tamaño en las muestras estudiadas. Esto de acuerdo con los resultados de la historia de vida encontrados en ese cladócero, significa que son neonatos que eclosionaron la noche anterior de huevos partenogenéticos o de resistencia, de lo contrario como se explica la no presencia de hembras adultas al día siguiente cuando se realizaron las observaciones, sugiriéndose la estrategia planteada. También, en *C. cornuta* Caraballo (1992), concluye que la eclosión de huevos de resistencia es también una estrategia en la historia de vida de esa especie, debido a que cuando es sometida a una presión de predación de los estadios juveniles y adultos, una forma de *C. cornuta* con características morfológicas similares pero de menor tamaño aparece en la población, como una estrategia para compensar esta situación. Adicionalmente, podría decirse que los huevos de resistencia también podrían eclosionar en condiciones ambientales desfavorables como lo es la presión por predación encontrada por Caraballo (1992).

La fertilización de los huevos por la vía sexual es larga, y solo dos son producidos en una única progenie (uno en cada ovario), y son de concha gruesa: son huevos de reposo llamados también huevos de resistencia, cubiertos por varias membranas protectoras (las paredes de la cámara incubadora se transforman en una cápsula protectora en forma de estribo

llamada ephippium) y con mucho vitelo - los efipios (Lynch, 1980; Slusarczyk, 1995; Innes, 1997; Arbaciauskas & Lampert, 2004; Valdés, 2006; Mugrabe *et al.*, 2007, Ventura, 2008). Los huevos en diapausa son una estrategia contra cambios ambientales como la temperatura, disminución del oxígeno disuelto o incrementos en la predación (Bernot *et al.*, 2006). Esta característica, de acuerdo con Atienza *et al.* (2008), refleja una historia de vida oportunista, debido a la abrupta aparición y desaparición de las poblaciones en la columna de agua.

Los huevos efipiales juegan un papel importante en la colonización de nuevos hábitat y en la dispersión (Panov *et al.*, 2004, Valdés, 2006; Forró *et al.*, 2008) o en el restablecimiento de una población extinguida después de condiciones estacionales desfavorables (Slusarczyk, 1995; Leavens & Sorgeloos, 1996).

Hay cuatro estadios en la historia de vida descritos como huevos, neonatos, juveniles y adultos. La progresión en cada etapa ocurre después de la muda y cada estadio se llama instar (Ajeel & Abdul, 2006; Roselli, 2008). En *D. magna* hay de 14 a 17 Instar, entre 4 y 7 instar preadultos y 10 instar como adultos, y la duración de cada instar tarda entre 2 y 5 día a 18 °C (Ajeel & Abdul, 2006). Sánchez (2006) reporta 8 instar en *D. magna* y Anderson & Jenkins (1920) reportan para la misma especie 7 instar antes de convertirse en primípara y 5 instar antes de ser preadultos. *Daphnia* crece desde neonatos hasta madurar a través de una serie de cuatro a cinco mudas sin superar las seis, en un periodo que depende principalmente de la temperatura (11 días a 10 °C y 2 días a 25 °C) y de la disponibilidad de alimento (Melao, 1999; Leavens & Sorgeloos, 1995). En *C. cornuta* y *D. gessneri*, Caraballo (1992) reporta un número medio de 9 y 6 estadios adultos en condiciones de laboratorio, respectivamente (Máximo 14 estadios en *C. cornuta* y máximo 9 en *D. gessneri*); y una edad media de la primípara de 2.5 días en *C. cornuta* y 4.8 días en *D. gessneri* a 29 °C. La producción total de huevos de *C. cornuta* es de 30, con un número máximo por desove de 4 huevos durante el periodo de vida (longevidad de 25 días) (Caraballo, 1992). Este mismo autor encontró en *D. gessneri* una producción total de huevos de 38, con una producción máxima por desove de 9 huevos durante su historia de vida (longevidad de 21 días) mantenida en las



mismas condiciones de la especie anterior. Es importante resaltar que los resultados de la historia de vida de las dos especies estudiadas por Caraballo (1992) en condiciones de laboratorio (29°C), variaron con relaciones a los obtenidos en los ensayos *in situ*; en *C. cornuta* la primípara fue de mayor tamaño en laboratorio, lo mismo que el tamaño máximo de los adultos, número de estadios adultos y la vida media reproductiva, indicando una mejor condición alimentaria de la especie en condiciones de laboratorio; contrario a lo encontrado en *D. gessneri*, en la cual encontró una mejor disponibilidad alimentaria *in situ* que en el laboratorio, reflejado en el mayor tamaño de la primípara, longevidad, y producción total de huevos.

El desarrollo embrionario (De) ocurre en la cámara ovígera, pasando por cinco estadios y tarda alrededor de 30.48 horas (1.27 días) en *C. cornuta* y 41.85 horas (1.75 días) en *D. gessneri* a 29°C (Caraballo, 1992). Sin embargo, Hardy & Duncan (1994) en *D. gessneri* reportan un tiempo del De igual a 24 horas cuando se mantuvo a 32 °C y 1 mg C/L. En *D. magna* el tiempo del De es de 46 horas a 25°C (Obreshkove & Fraser, 1940), y 38 horas a 24°C en *C. reticulata* (Shuba & Costa, 1972). De acuerdo Melao (1999), este parámetro es afectado principalmente por la temperatura, con quien presenta normalmente una relación inversa. De manera general, este autor plantea que tanto el desarrollo como la reproducción de los cladóceros de agua dulce son influenciados por factores intrínsecos, inherentes a cada especie, y por factores externos, dentro de los cuales se destacan la temperatura y el alimento.

2.2 FACTORES CONTROLADORES DEL CRECIMIENTO POBLACIONAL EN CLADÓCEROS

Varios estudios muestran que cuando existen condiciones limitantes de alimento (cantidad y calidad), y presencia de predadores (p.ej. peces e insectos), los cladóceros presentan diferentes adaptaciones en el comportamiento (migraciones horizontales y verticales, cambios en la tasa de oscilación de los apéndices), en la morfología (crecimiento, desarrollo de espinas) y en la historia de vida (alta producción de neonatos y de mayor talla, reducción en la longitud del cuerpo y en la talla de los huevos, aumento en el



número de huevos por desove, reducción en la edad y longitud de la primípara, corto tiempo de vida, aumento del área de filtración y disminución del espacio entre setulas) (Zaret, 1972; Boersma *et al.*, 1999; Rennella & Quiros, 2002; Bednarska, 2006; Villalobos y Gonzales, 2006; Freitas *et al.*, 2007; Castiglioni *et al.*, 2008; Roselli, 2008; Serpe *et al.*, 2009; Hwang *et al.*, 2009; Dawidowicz *et al.*, 2010).

Los predadores pueden afectar la estructura de las poblaciones del zooplancton directamente a través de la predación por selección de talla, con vertebrados (peces) usualmente prefiriendo los individuos más grandes y una variedad de invertebrados (insectos) seleccionan los individuos de menor talla (Lynch, 1980; Boersma *et al.*, 1999; Carter *et al.*, 2008; Hwang *et al.*, 2009). Más aún, los predadores pueden afectar indirectamente la estructura del zooplancton a través de la inducción de mecanismos de defensa en sus presas (Zaret, 1972; Pijanowska & Stolpe, 1996). Lynch (1980) plantea que la presencia de un predador en el medio acuático puede alterar las ventajas de la historia de vida, por la imposición de una alta tasa de mortalidad sobre un tamaño determinado (predación selectiva). La combinación de vertebrados e invertebrados predadores podría potencialmente producir organismos presa con tallas intermedias, menos vulnerables a la predación.

La predación juega un papel crítico en la estructura de la comunidad del zooplancton de estanques y lagos (Rennella & Quiros, 2002). En los cladóceros este factor afecta la historia de vida como estrategia de adaptación a su hábitat (Lynch, 1980, 1989; Pijanowska & Stolpe, 1996; Slusarczyk, 1997; Boersma *et al.*, 1999; Rennella & Quirós, 2002; Bernot *et al.*, 2006; Freitas *et al.*, 2007; Gliwicz *et al.*, 2010; Mikulski & Pijanowska, 2010), incluso pueden llegar a desaparecer completamente si no se adaptan a estas condiciones, por ejemplo *Daphnia* no se adapta a vivir en presencia de vertebrados, y especies pequeñas de los géneros *Ceriodaphnia*, *Bosmina* y *Diaphanosoma* se adaptan a vivir en ambientes inhabitados por vertebrados (Lynch, 1980).

De manera general, los cladóceros exhiben una variedad de estrategias anti-predador, algunas operan para evitar encuentros directos con el predador,



frecuentemente como medida de segregación espacial o la producción de huevos de resistencia. Otras estrategias actúan disminuyendo la probabilidad de que la presa sea detectada por el predador (alterando la pigmentación, la talla del cuerpo o la actividad de nadado) o reduciendo la eficiencia de la captura del predador (incrementando la respuesta de escape de la presa). Además, incrementos en la talla del cuerpo y el desarrollo de estructuras morfológicas en los cladóceros (espinas posteriores, peines, casco, crestas) podría evitar su ingestión y por lo tanto facilitar su escape (Carter *et al.*, 2008).

2.2.1 ALIMENTO

De los factores biótico, el alimento es la variable más importante que afecta tanto la sobrevivencia como la reproducción de todos los organismos (Lynch, 1989). Dentro de los límites específicos para cada especie (nivel crítico y nivel incipiente de alimentación), la cantidad y calidad del alimento disponible afecta directamente el crecimiento, la tasa de filtración, la tasa de asimilación, la fecundidad, viabilidad de los huevos, tasa de mortalidad, el tiempo generacional, la longevidad, la capacidad para evitar la predación por invertebrados y la morfología (Caraballo, 1992; Bednarska, 2006; Chaparro *et al.*, 2010). Bajo condiciones de laboratorio la mayoría de cladóceros partenogenéticos crece, se reproduce y mantiene la población con una concentración de alimento que oscila en un rango entre 0.01×10^6 y 1.0×10^6 células/ml de un alga simple tal como *Chlorella* (Gama *et al.*, 2011).

La calidad del alimento ha sido objeto de varias investigaciones, algunas de ellas enfocadas en el efecto de los ácidos grasos poliinsaturados (AGP), nitrógeno y fosforo (Ferrão-Filho *et al.*, 2003b; Becker & Boersma, 2005, 2007), microalgas (Macedo & Pinto-Coelho, 2001; Boersma & Kreutzer, 2002; Sipaubá-Tavares & Bachion, 2002; Prieto *et al.*, 2006^a; Martínez & Ventura, 2011) y Seston (Ferrão-Filho *et al.*, 2003a, 2005; Fileto *et al.*, 2004, 2007; Caraballo *et al.*, 2011), sobre los parámetros poblacionales de los cladóceros. Adicionalmente se han considerado otros factores de la calidad del alimento como son la forma y el tamaño de la microalga, y la capacidad del cladóceros para digerirla, ya que estos factores pueden tener la capacidad de detener o

retrasar el crecimiento del zooplancton (Fileto, 2007). En este sentido, por ejemplo, Ferrão-Filho *et al.* (2003b) determinaron que los ácidos grasos polinsaturados (AGP) son importantes recursos para los cladóceros tropicales porque incrementan el crecimiento y la producción de huevos por desoves cuando se suplementan a las algas deficientes en fósforo y nitrógeno. También, Ferrão-Filho *et al.* (2003a) encontraron que los cladóceros son organismos que filtran el alimento, seleccionando este principalmente por la talla y no por gusto. De tal forma, que su valor nutricional será el resultado de varias propiedades tales como digestibilidad, composición bioquímica y mineral. En este sentido, Prieto *et al.* (2006a), en *Moina* sp. encontraron que el tamaño de la partícula y la capacidad de ingestión de la especie influyen en la historia de vida de este cladóceros, si se tiene en cuenta que el tamaño del alimento (Levadura de 5 a 7 μm y *Ankistrodesmus* 20 μm), permitió que tanto neonatos como adultos pudieran alimentarse, ya que dichos valores están en los rangos que pueden ser utilizados por la familia Moinidae. Igualmente Fileto *et al.* (2004), al comparar el uso de nanoplancton (<20 μm) y microplancton (≥ 20 μm) en la historia de vida de *Ceriodaphnia cornuta*, *M. micrura*, *Simocephalus mixtus* y *D. gessneri*, encontraron que la alta proporción de algas grandes, espinosas, filamentosas, coloniales, y algas cenobias encontradas en el microplancton con paredes celulares duras y cubiertas gelatinosas, comparadas con las del nanoplancton (algas más pequeñas, ovaladas, redondas o mucílago-redondas) probablemente explican las diferencias en el comportamiento reproductivo de los cladóceros en las dos fracciones, siendo mejor en nanoplancton para las especies de menor tamaño y el microplancton para *S. mixtus*, especie de mayor tamaño. Sin embargo, un estudio reciente Martínez & Ventura (2011), sugieren que *C. rigaudi* un cladóceros pequeño puede ingerir ítem alimentarios de diferente forma y tamaño, al encontrar que la tasa reproductiva neta fue mayor a 25 °C (42.67 nts/hembra) con *A. falcatus* (40 μm y forma fusiforme), pero a 20 °C *P. subcapitata* (10 μm y forma de media luna) permitió alcanzar mejores resultados (25.54 nts/hembra). Del mismo modo el tiempo generacional fue mayor con *A. falcatus* a 25 °C (17.17 días) y con *P. subcapitata* a 20 °C (28.5 días), pero con un mejor desempeño a 20 °C. También, dichos autores encontraron un efecto del tamaño y la forma del alimento, y la temperatura sobre la longevidad (43 a 69 días a 20 °C y 17 a 44



días 25 °C), sobrevivencia y número de desoves de *C. rigaudi* cuando se ofreció *A. falcatus* en comparación con *P. subcapitata* y *C. vulgaris* (5.5 µm de diámetro y forma esférica) dos microalgas de menor tamaño y forma diferente en las mismas temperaturas. Del mismo modo, con *A. falcatus* se obtuvo mayor progenie total y fecundidad pero con la mayor temperatura (4.05 nts/hembra). La baja longevidad a 25 °C provocó corto tiempo generacional con una mayor tasa de incremento poblacional, mientras a 20 °C se observó un comportamiento contrario en estos parámetros de la historia de vida de *C. rigaudi*.

También, Gama *et al.* (2011) registró efectos de la concentración del alimento y la temperatura sobre la densidad poblacional de *C. dubia*, la cual presentó óptimo crecimiento con el mayor nivel de temperatura (los niveles evaluados fueron 15, 20 y 25 °C) y la mayor concentración de *C. vulgaris* (0.01×10^6 , 0.1×10^6 y 1×10^6 células/ml). Por su parte, la baja temperatura retrasó el comienzo de maduración y el crecimiento; pero solo el alimento tuvo efecto significativo sobre el tamaño del cuerpo. Al mismo tiempo, dichos autores en *D. pulex* encontraron un efecto principal del alimento sobre la densidad poblacional, obteniendo los mejores resultados con 1.0×10^6 células/ml de *C. vulgaris* a 20 °C; y sobre la longitud del cuerpo observaron efectos tanto del alimento como de la temperatura. La tasa de incremento poblacional de ambas especies fue influenciada por los dos factores evaluados, con los mejores resultados con los niveles más altos de temperatura y alimento (oscilando desde 0.03 a 0.07/día en *C. dubia* mientras que en *D. pulex* varió desde 0.01 a 0.08/día). De modo general, la disminución de la concentración del alimento y la temperatura ocasionaron baja densidad poblacional y menor tasa de incremento poblacional en ambas especies, siendo *C. dubia* más tolerante a estas condiciones que *D. pulex* (Gama *et al.*, 2011).

Otras investigaciones revelan que la tasa de ingestión aumenta con la concentración de las algas ofrecidas en *Moina macrocopa* y *Simocephalus vetulus*, y un decrecimiento de las tasas de filtración con el incremento de la concentración de alimento en *M. macrocopa*, *S. vetulus*, *Bosmina longirostris*, *Moina micrura* y *Diaphanosoma excisu* (Burns, 1968; Espinosa *et al.*, 1992;

Brito *et al.*, 2006; Pagano, 2008), demostrando que son controladores de la abundancia de fitoplancton, aun cuando en los ecosistemas de agua dulce la abundancia del fitoplancton esta probablemente relacionada con la ineficiente respuesta alimentaría del zooplancton dominante (pequeños cladóceros y rotíferos). También, hay que señalar que la tasa de filtración aumenta con el tamaño del zooplancton como lo demostró Navarro & Rejas (2009) en *S. vetulus*, *C. dubia*, *D. birgei* y *D. similes*; indicando que las comunidades de zooplancton de gran tamaño son más eficientes pastoreadores de biomasa de fitoplancton que las de menor tamaño.

Un aspecto que merece especial atención es que los cladóceros han sido descritos como un grupo de microfiltradores pasivos en los ecosistemas acuáticos continentales, siendo una restricción sobre el tamaño de las partículas alimentarias, el principal mecanismo en el proceso de la ingesta. A pesar de lo anterior, Martínez (1999) y Martínez & Montesino (2000) señalan que los cladóceros presentan una activa conducta de alimentación, lo cual tendría significativas implicaciones en las relaciones consumidor – recurso que se establecen en los ensamblajes planctónicos. Así Martínez (1999), determinó la conducta de alimentación de cladóceros en condiciones de laboratorio, observando diferencias en las eficiencias de consumo y en las tasas de ingesta máximas alcanzadas por estos organismos frente a un rango de concentración de dos recursos tróficos. Las especies evaluadas *M. micrura*, *C. dubia* y *D. ambigua* sobre las microalgas *Chlorella* sp. y *Oocystis* sp. ofrecidas simultáneamente sin diferencias en tamaño corporal. La primera especie presentó una tasa de ingesta mayor por *Chlorella* y *C. dubia* mostró preferencias por *Oocystis* (*D. ambigua* consumió indistintamente ambos recursos). El nivel de ingesta sobre *Chlorella* sp fue proporcional al tamaño de los consumidores pero no se encontró esta misma relación sobre *Oocystis* sp. Teniendo en cuenta que los recursos ofrecidos presentaron importantes diferencias en palatabilidad, pero que no diferían en tamaño, se sugirió un activo proceso de selectividad alimentaria por estas especies, mostrando así que la utilización de diferentes estrategias de forrajeo y que atributos diferentes al tamaño de las partículas intervendrían en la conducta alimentaria de Cladocera (Martínez, 1999 y Martínez & Montesino, 2000).



Por otra parte, Chaparro *et al.* (2010) en *Latonopsis cf. australis* encontró que el promedio de la duración de vida, la expectativa de vida y el tiempo generacional fueron mayores con la concentración de alimento mas baja (0.25×10^6 células/ml comparado con 1 y 0.5×10^6 células/ml) a 30 °C. Del mismo modo, estos autores observaron que la tasa reproductiva neta, la tasa reproductiva total y la tasa de incremento poblacional por día fueron mejores a 30 °C que a 15 °C, pero con los niveles inferiores de alimento (0.5 y 0.25×10^6 células/ml). Lo anterior sugiere, de acuerdo con los autores que la especie se adapta a vivir en medios oligotróficos y/o mesotróficos, a pesar que la mayoría de las especies del zooplancton en óptimas condiciones de temperatura incrementan las tasas de crecimiento con incrementos en la disponibilidad de alimento. Estas discrepancias sugieren que ante variantes geográficas y ecológicas la misma especie puede responder de modo diferente a una misma condición y/o recursos (Chaparro *et al.*, 2010).

Con relación al régimen alimenticio, Pietrzak *et al.* (2010b) en *D. magna* encontró que con una concentración de alimento de 4.5 mg C/l, la especie tuvo una periodo de vida mas corto y menor edad de madurez en comparación con concentraciones de alimento mas bajas (0.05, 0.15, 0.5, 1.5 mg C/l). Lo anterior, de acuerdo con los autores sugiere que *D. magna* bajo limitaciones de alimento tiene mayor periodo de vida (entre 110 y 114 días con 0.5 y 1.5 mg C/l, respectivamente), y que una temprana madurez y alta fecundidad (13 o mas neonatos en la primera reproducción) están asociadas con un corto periodo de vida. Sin embargo, esta estrategia no se mantuvo cuando los clones utilizados provinieron de ambientes diferentes; debido a que diferentes regímenes alimentarios provocaron respuestas diferentes en el máximo valor reproductivo, sugiriendo que no solo los periodos de inanición sino que también altos periodos de oferta alimenticia (por ejemplo durante blooms algal) pueden imponer una fuerte presión de selección.

También, Arbaciauskas & Lampert (2004) encontraron efectos del nivel del alimento sobre las estrategias de vida de *D. magna* alimentada con *Scenedesmus obliquus* (0,2, 0,4 y 1,5 mg C/l) a 20°C, encontrando que con las mas bajas concentraciones de la microalga los neonatos de huevos epifiales y

de hembras partenogénicas alcanzaron la misma longitud y peso, pero a un nivel de 1,5 mg C/l los descendientes de epílios maduraron a una talla y peso mas grande (3,46 mm y 359,1 µg) que los partenogénicos (3,12 mm y 279,5 µg). También, hubo diferencias en el número de descendientes en los tres primeros desoves (113.7 neonatos de origen epifial y 89.4 partenogénicos) y en la tasa instantánea de crecimiento poblacional (0.398/día epifiales y 0.373/día partenogénicos). Sin embargo, el tiempo de maduración fue similar en neonatos partenogénicos y epifiales, 6,3 y 6,4 días, respectivamente. No obstante, los descendientes partenogénicos sobreviven por más días que los epifiales, 7.38 y 5.29 días, respectivamente. Al parecer las altas tasas metabólicas y la baja masa inicial indujeron el corto tiempo de sobrevivencia de los neonatos epifiales, observándose que los descendientes partenogénicos alcanzaron dos días más de vida. Así mismo, bajo buenas condiciones de alimento, daphnidos epifiales muestran una elevada tasa de crecimiento somático y un gran esfuerzo reproductivo que resulta en un alto número de huevos pero con neonatos de talla pequeña (0.01 mm) en el primer evento reproductivo, si se le compara con los descendientes partenogénicos (0.02 mm). De acuerdo con estos mismos autores hay dos factores que probablemente tienen efectos en los descendientes partenogénicos: (a) Cuando nacen en condiciones de abundante alimento y disponible por más de 12 horas, el resultado es que acumulan masa, (b) los neonatos de desoves posteriores tienden a incrementar su talla.

Ahora bien, las diferentes estrategias de vida de los descendientes probablemente son transmitidas por la calidad del huevo, es decir, estos difieren considerablemente no solo en la forma y apariencia, sino también bioquímicamente y con respecto a las reservas almacenadas en el citoplasma (Arbaciauskas & Lampert, 2004).

Otros de los efectos importantes del alimento sobre la historia de vida de los cladóceros están relacionados con la duración del tiempo del desarrollo embrionario (TDE) y postembrionario (TDPE). Hardy & Duncan (1994) encontraron que *M. reticulata* y *D. sarsi* mantenidas a 27 °C en diferentes concentraciones de alimento (1, 0.5, 0.25, 0.1, 0.05 y 0.03 mg C/l), presentaron

aumento del TDE en la medida que el nivel del alimento disminuyó. Sin embargo, en *M. reticulata* con los tres primeros tratamientos el TDE fue igual con un valor de 24 horas, extendiéndose hasta 51 días con 0.03 mg C/l. En *D. sarsi* el TDE con la mayor concentración de alimento fue igual al de *M. reticulata* (24 horas), pero con las demás tratamientos el TDE fue siempre mayor, extendiéndose hasta los 44 días a 0.05 mg C/l. También, el TDPE en *D. sarsi* aumento con la disminución del nivel alimenticio (72 días con los tratamiento 1 y 2, 90 días con T3, 116 días con T4 y 126 días con T5); sin embargo, *M. reticulata* con T2, T3 y T4 presento un TDPE de 48 horas, valor menor a los 54 días con la mayor concentración de alimento, pero aumentando con las más bajas concentraciones de alimento (60 días con T4 y 90 días con T5). Del mismo modo, dichos autores en *D. gessneri* reportaron aumentos del TDE y TDPE con la disminución de la concentración del alimento en el medio.

Uno de los métodos o estrategias de alimentación tradicionales en piscicultura es el empleo de abonos orgánicos como precursores del fitoplancton y zooplancton que serán el primer alimento de las postlarvas de peces (Atencio, 2003). Ajeel & Abdul (2006) al evaluar el efecto del salvado de trigo, levadura y estiércol de oveja, sobre el crecimiento y longevidad de *D. magna* a 18 °C, encontraron que con la ultima dieta se lograron los mejores resultados, 3.8 mm y 69 días en comparación con la levadura (3.42 mm y 47 días) y el salvado de trigo (3.21mm y 40 días).

2.2.2 TEMPERATURA

La temperatura es considerada un factor limitante en la distribución de los animales acuáticos porque influye fuertemente en la longevidad de estos organismos. Este parámetro de la historia de vida de los cladóceros junto con la edad de la primípara son usualmente mayores a bajas temperaturas (McKee & Ebert, 1996; Melao, 1999; Rodríguez *et al.*, 2003; Santos *et al.*, 2006a; Ventura, 2008). Algunas especies pueden resistir amplios rangos de variación como *D. magna* y *Moina macrocopa* de 0 °C a 22 °C y de 5 °C a 30 °C, respectivamente (Torrentera & Tacón, 1989; Romero *et al.*, 2009); además de esta depende la producción de huevos, así por ejemplo en *Moina rectirostris*



estos se producen a 20 – 27 °C y en *M. macrocopa* a 14 °C (Torrentera & Tacón, 1989).

Recientemente, Ismail *et al.* (2011) encontró que en *Daphniopsis australis* mantenida en tres niveles de temperatura (16, 20 y 25 °C) y salinidad (17, 22 y 27 ‰), la duración del periodo de vida fue menor con el nivel más alto de temperatura en todas las salinidades; sin embargo, la longevidad fue más corta con el incremento de la salinidad desde 22 a 27 ‰ a 16 °C, pero no fue significativa desde 17 a 27 ‰ a 20 y 25 °C. Así mismo, dichos autores encontraron que con el incremento de la temperatura en todas las salinidades se redujo el tiempo de desarrollo de los huevos, número total de huevos por desove, producción de neonatos, número total de mudas, supervivencia y la talla de los neonatos y de la primípara. Lo anterior sugiere, de acuerdo con los autores un impacto negativo por el aumento de la temperatura sobre la historia de vida de la especie. Así mismo, dichos autores mencionan que bajo condiciones desfavorables *D. australis* almacena más energía para la reproducción, metabolismo y osmoregulación que para el crecimiento somático. También, Mc Kee & Ebert (1996) encontraron que las tasas de crecimiento de *D. magna* fueron afectadas por la temperatura, ya que se obtuvieron organismos más pequeños con el incremento de la temperatura (1.76 mm a 12 °C y 1.56 mm a 22 °C). Igualmente Melao y Rocha (2006) en *Bosminopsis deitersi* bajo condiciones de laboratorio en dos niveles de temperatura (20 y 25 °C) y con la misma dieta (seston enriquecido con microalgas), registraron que con la mayor temperatura fue menor la talla de los huevos (136.5 µm comparado con 138.67 µm a 20 °C), edad de la primípara (2.74 días comparado con 4.56 días a 20 °C), intervalos entre desoves (1.48 días comparado con 1.88 días a 20 °C) y longevidad (9.41 días comparado con 11.85 días a 20 °C). Con ese mismo nivel de temperatura se obtuvo una mejor fecundidad en términos del tamaño de desove (1.6 comparado con 1.47 a 20 °C) y porcentaje de eclosión (93.51% comparado con 83.33% a 20 °C). Así mismo, la talla de los neonatos fue mayor (208 µm comparado 185.25 µm a 20 °C).

Otros efectos han sido observados como la disminución del tiempo del desarrollo, intervalos entre instares, tiempo entre desoves, tiempo generacional, longevidad, tasas de eclosión, aumento en la tasa de crecimiento poblacional y aumento en las tasas de alimentación (Pérez, 1990; Mc Kee & Ebert, 1996; Amarasinghe *et al.*, 1997; Melao, 1999; Jiménez *et al.*, 2003; Rodríguez *et al.*, 2003; Sava & Erdonam, 2006; Atienza *et al.*, 2008; Chaparro *et al.*, 2010), su aumento puede ocasionar degeneración de los huevos en sus primeros estadios del desarrollo (Caraballo, 1992; Ismail *et al.*, 2011). En bajas temperaturas los cladóceros crecen lentamente, pero alcanzan tamaños finales mayores. De este modo, por ejemplo, en *Chydorus pubescens* y *Ceriodaphnia rigaudi* mantenidos a bajas temperaturas (20 °C) aumentaron el tiempo del desarrollo embrionario y el postembrionario, la edad de la primípara y la longevidad; pero disminuyeron la producción de huevos y la progenie total (Santos *et al.*, 2006a; Ventura, 2008). Sin embargo, cuando a estos cladóceros se les suministró alimento de alta calidad (*Scenedesmus bijugus* y *Chlorella lacustris* a *C. silvestrii* y *A. falcatus*, *P. subcapitata* y *C. vulgaris* a *C. rigaudi*) a mayor temperatura (25 °C) se registraron mayores valores de reproducción y supervivencia, tales como talla de los neonatos, neonatos por desoves, tiempo entre desoves, cantidad de desoves, número de huevos y neonatos por hembra, temprana madurez sexual, mayor talla de la primípara y menor longevidad y periodo embrionario que con el alimento de más baja calidad, indicando de acuerdo con Santos (2006a) y Ventura (2008), que además de la temperatura, la calidad del alimento influyeron en la historia de vida de estos cladóceros. No obstante, Pérez (1990) estudiando el cladóceros *Evadne nordmanni* encontró que tanto las variaciones de tamaño como la reproducción están relacionados fundamentalmente con la temperatura; sin embargo el recurso trófico debe ser considerado sobre todo cuando la temperatura del medio se aparta de los valores óptimos requeridos por la especie.

Así mismo Chaparro *et al.* (2010) en *L. australis* encontró que a una temperatura de 30 °C hay mayor tasa reproductiva neta (entre 4 y 5 nts/hembra a 30 °C, y entre 1 y 3 nts/hembra a 15 °C), tasa reproductiva total (entre 10 y 14 nts/hembra a 30 °C, y entre 1 y 4 a 15 °C), tasa de incremento poblacional por



día (entre 0.23 – 0.42 a 30 °C, y 0 a 15 °C), comparada con un nivel inferior de temperatura (15 °C). Sin embargo, la sobrevivencia fue mayor con la temperatura mas baja (entre 25 y 30 días a 30 °C, y entre 40 y 45 días a 15 °C). Igualmente, la duración del periodo de vida, la expectativa de vida (> 10 pero < 20 días a 30 °C, y 25 días a 15 °C) y el tiempo generacional fue mayor con la menor temperatura (entre 15 y 25 días a 15 °C, y entre 10 y 15 días a 30 °C). Estos resultados de acuerdo con el autor son congruentes con la distribución de Sididae, ya que muchos son tropicales adaptados a aguas cálidas.

También, Rodríguez *et al.* (2003), encontraron que el efecto de la temperatura en el mantenimiento de *Moina micrura* a 25°C fue mas importante que el de las microalgas (*Ankistrodesmus falcatus* y *Scenedesmus incrassatulus*) utilizadas como alimento a 20 °C, porque al parecer dicho factor afecta significativamente ($P < 0.001$) el desarrollo y metabolismo de los individuos, específicamente la tiempo de la primera reproducción (3,6 días a 25 °C y 6,6 días a 20 °C) longevidad (10,5 a 25 °C y 14,9 días a 20 °C), progenie total promedio por hembra (57,9 a 25 °C y 41,1 a 20 °C), tiempo entre desoves (26,22 horas a 25 °C y 41,56 a 20 °C), número de desoves por hembra (5,06 a 25 °C y 4,33 a 20 °C) y número de neonatos/desoves (11,2 a 25 °C y 10,58 a 20 °C). Aún cuando los alimentos se suministraron en igual cantidad, las diferencias en forma y dimensiones que presentaron las algas, determinarían diferencias en las cantidades aplicadas, en términos de biomasa; sin embargo, las dietas sólo produjeron respuestas estadísticamente significativas ($P < 0.05$) en el número de neonatos por desove. Esta situación, de acuerdo con los autores, puede explicarse en términos de que las cantidades disponibles de alimento estuvieran, en ambos casos, por encima de las concentraciones umbrales y de las cantidades críticas.

Varios estudios han demostrado los efectos importantes de la temperatura sobre la duración del tiempo del desarrollo embrionario (TDE) y postembrionario (TDPE) (Hardy & Duncan, 1994; Melao, 1999; Melao & Rocha, 2006). El TDE de *D. gessneri* disminuye con el aumento de la temperatura (los valores fueron de 50, 40 y 24 días a 22, 27 y 32 °C, respectivamente) en igual

concentración de alimento en el medio (1 mg C/l). De igual forma, ocurrió con el TDPE, ya que los valores fueron 177, 174 y 132 horas a 22, 27 y 32 °C, respectivamente (Hardy & Duncan, 1994). También, Melao y Rocha (2006) en *Bosminopsis deitersi* bajo condiciones de laboratorio en dos niveles de temperatura (20 y 25 °C) y con la misma dieta (seston enriquecido con microalgas), registraron que con la mayor temperatura fue menor el TDE (1.21 días comparado con 1.62 días a 20 °C), y Melao (1999) en *C. cornuta* mantenida a 25 °C presentó mayor TDE y TDPE (1.66 y 3.83 días, respectivamente) que a 20 °C (3.24 y 4.76 días, respectivamente).

Por otra parte, Deng & Xie (2003) encontraron que el crecimiento de *Moina irrasa* fue influenciado por este factor y por el alimento, cuando se ofreció *Scenedesmus obliquus* en tres niveles (40, 8, y 4 mg/L) en seis niveles de temperatura (10, 15, 20, 25, 30 y 35 °C), siendo la talla usualmente más pequeña con la temperatura más alta. La duración entre el último instar juvenil y el primer instar adulto fue mayor con las más bajas temperaturas (130.8 y 39.6 horas con 40 mg/L a 10 y 15 °C, respectivamente), y aumentado mucho más con la concentración más baja del alimento (142.1 y 57.8 horas a 4 mg/L), pero la longitud de los neonatos presentó un comportamiento inverso, es decir, mayor talla a menor temperatura, indicando que organismos de mayor talla liberan neonatos de mayor tamaño. Así mismo, la longevidad fue más alta con el nivel inferior de temperatura que con nivel más alto utilizado (1183.4 horas y 230.4 horas a 10 y 35 °C, respectivamente), con la mayor concentración de alimento (40 mg/L), y fue más baja con la mayor temperatura y concentración de alimento. También, la longitud del cuerpo presentó una relación significativa con el tamaño del desove con la más alta y media concentración de alimento, pero no con el nivel más bajo de alimento excepto a 25 °C. Estos resultados indican de acuerdo con los autores un mayor crecimiento de *M. irrasa* en baja temperatura y mayor reproducción con el incremento del alimento en esas condiciones.

Bernot *et al.* (2006) encontró que la temperatura afectó la abundancia y la historia de vida de *Daphnia pulicaria* sometidas a tres niveles de temperatura (15 °C, 20 °C y 25 °C). Con la temperatura más alta este cladóceros presentó



menor fecundidad, menor talla de la primípara, menor abundancia, pero con mayor número de hembras con epípios en comparación con las otras temperaturas evaluadas. De acuerdo con los autores esta especie se reproduce mejor en bajas temperaturas, pero adicionalmente la baja fecundidad pudo haber ocurrido por la baja abundancia observada. La reproducción sexual y la producción de epípios parece ser una adaptación a las altas temperaturas como se observó en el laboratorio; pero también esta sugerencia se refuerza por observaciones realizadas en un reservorio natural de Kansas, USA (donde esta especie coexiste con *D. mendotae*) en el que la producción de epípios antecede la presencia de larvas de peces permitiéndole sobrevivir a la predación por peces y contribuir potencialmente a su persistencia en el ambiente.

En un reciente estudio, Martínez & Ventura (2011), encontraron un efecto de la temperatura sobre el tamaño del desove de *C. rigaudi* cuando se mantuvo en dos temperaturas (20 y 25 °C) y tres microalgas de diferente forma y tamaño (*A. falcatus*, *P. subcapitata* y *C. vulgaris*). Los resultados muestran que con *P. subcapitata* se lograron los mayores valores en las dos temperaturas evaluadas (con los valores más altos a 25 °C) y con *A. falcatus* se obtuvieron los valores más bajos, aún cuando con esta última microalga se logró la mayor progenie total, número de desoves y fecundidad, como se mencionó en el factor alimento. Igualmente, solo este factor tuvo efectos significativos sobre la tasa intrínseca de crecimiento y la edad de la primera reproducción siendo esta menor a 25 °C (entre 4 y 7 días) que a 20 °C (10 días). Estos resultados, podrían estar relacionados con efectos fisiológicos dentro de los límites de tolerancia de la especie o que valores altos promueven una mayor actividad de natación y mayores tasas de ingestión de alimento, lo cual también ha sido relacionado con altas tasas metabólicas y una rápida maduración de huevos (Hardy & Duncan, 1994; Amarasinghe *et al.*, 1997).

2.3 USO DE CLADÓCEROS COMO ALIMENTO VIVO

En cualquier sistema acuático en el que se lleve a cabo el cultivo de algún organismo, se desarrollan a la par otros organismos que pueden tener diversas

relaciones con los animales cultivados: pueden llegar a ser competidores (por espacio, oxígeno, alimento), parásitos, simbioses, predadores o presas. Estos últimos son los de mayor interés práctico para los acuicultores, ya que pueden ser eventualmente aprovechados como una parte importante de la nutrición de la especie que se está cultivando (Martínez *et al.*, 2010). Dada esta importancia, numerosos estudios han sido realizados, en el sentido de cultivar especies nativas del zooplancton (rotíferos, copépodos y cladóceros) en laboratorio con el principal objetivo de obtenerlas en cantidades suficientes para alimentar peces y otros animales cultivados a gran escala (Sipauba-Tavares, 1993; Leavens & Sorgeloos, 1996; Melao 1999; He *et al.*, 2001; Prieto, 2001; Sipauba-Tavares & Bachion, 2002; Sipauba-Tavares & Rocha, 2003; Mercado & Gómez, 2005; Prieto *et al.*, 2006b; Romero, 2009; Romero *et al.*, 2009; Conceição *et al.*, 2010; Luna-Figueroa *et al.*, 2010; Ocampo *et al.*, 2010).

Así mismo, muchos son los esfuerzos por sustituir totalmente el alimento vivo por dietas artificiales, pero los acuicultores aún son dependientes de la producción natural del medio para la alimentación de peces, debido a que en general el alimento artificial no supe las necesidades nutricionales de los peces (Sipaúba-Tavares & Rocha, 2003). Sin embargo, una etapa crítica es el inicio de la alimentación exógena en las especies de peces altriciales, en la medida que durante esta fase el sistema digestivo es rudimentario, careciendo de estómago y la digestión de las proteínas ocurre en las células epiteliales del intestino. No obstante, la baja capacidad digestiva de las larvas altriciales podría no ser el único aspecto responsable de los requerimientos de alimento vivo, ya que las presas vivas son capaces de nadar en la columna de agua y estar constantemente disponible para las larvas (Conceição *et al.*, 2010). También, el zooplancton presentan altos niveles de proteína de excelente calidad y ácidos grasos esenciales, constituyéndose en una buena opción para la nutrición de las larvas (Sipaúba-Tavares & Rocha, 2003; Martínez *et al.*, 2010). Así mismo, el plancton posee enzimas necesarias para el crecimiento y sobrevivencia de las larvas, y su movimiento estimula la respuesta alimenticia y/o el comportamiento predador de las larvas ((Leavens & Sorgeloos 1996; Conceição *et al.*, 2010) y en cantidad adecuada no compromete la calidad del agua (Leavens & Sorgeloos, 1996; Sipaúba-Tavares & Rocha, 2003).



Adicionalmente, por su alto contenido de agua (> 80%) y se exoesqueleto podría ser mas palatable para la larva que las dietas secas formuladas (Conceição *et al.*, 2010). En este sentido, se ha estudiado la historia de vida de los cladóceros (crecimiento, desarrollo, fecundidad, desarrollo embrionario, tiempo de duplicación, edad de la primípara, número de desoves, longevidad, entre otros) y otros organismos zooplanctónicos porque sirve de base para el entendimiento de diferentes aspectos ecológicos de una especie como su distribución geográfica, producción secundaria y dinámica poblacional; aspectos que han permitido direccionar su uso con fines prácticos en la piscicultura, especialmente como partícula viva en la alimentación de larvas y postlarvas (Caraballo, 1992; Melao, 1999; He *et al.*, 2001; Jiménez *et al.*, 2003; Fonseca & Rocha, 2004; Mercado y Gómez, 2005; Santos *et al.*, 2006ab; Villalobos & González, 2006; Atienza *et al.*, 2008; Ventura, 2008).

Varios estudios evidencia que los cladóceros son apetecidos como presa viva por diferentes especies de peces tropicales de agua dulce; además que su uso se justifica en la medida que aumentan la sobrevivencia larval en especie como yamu (*Brycon siebenthalae*), bocachico (*Prochilodus magdalenae*), mojarra criolla (*Cichlasoma istlanum*), pirarucu (*Arapaima gigas*), pacu o cachama blanca (*Piaractus mesopotamicus*), cachama negra (*Colossoma macropomum*), tambacu (Híbrido pacu – *Piaractus mesopotamicus*) pez rey (*Odontesthes bonariensis*), pacama (*Lophiosilurus alexandri*), piraicanjuba (*Brycon orbignyanus*) pez ángel (*Pterophyllum scalare*), bagre rayado (*Pseudoplatystoma fasciatum*) yaque (*Leiarius marmoratus*) (Ascon, 1990; Sipauba-Tavares, 1993; Atencio *et al.*, 2003bc; Luna-Figueroa & Figueroa, 2003, Luna-Figueroa *et al.*, 2010; Cavero *et al.*, 2003; Noguez & Oscoz, 2003; Prieto *et al.*; 2006b; Pedreira *et al.*, 2008; Sipaúba *et al.*, 2008; Marciales-Caro *et al.*, 2010; Ramírez *et al.*, 2010).

En general, ha sido reportada la preferencia por el consumo de zooplancton de mayor tamaño (cladóceros y copépodos) y consumo insignificante de rotíferos y protozoos en la mayoría de las especies neotropicales de peces donde fue evaluado el régimen alimentario en la fase de alevinaje (Sipauba-Tavares, 1993; Atencio *et al.*, 2003bc, Prieto *et al.*, 2006b). En ambientes naturales

marinos y de agua dulce también se ha evaluado la importancia de este grupo de microcrustáceos en la alimentación de peces juveniles (Gisbert *et al.*, 1995, Oscoz *et al.*, 2003; Barros, 2004).

Sipauba-Tavares (1993), encontró que las larvas de cachama (*C. macropomun*) y Tambacu (Híbrido Pacu y Tambaqui) consumen preferencialmente cladóceros (con una variación de 56.14% a 70.36% del total de los organismos ofrecidos como alimentos, respectivamente), siendo *Diaphanosoma brachyurum* y *Moina micrura* las especies más consumidas en ambos peces durante los primeros días de vida.

Atencio *et al.* (2003b), reportan que los nauplios de *Artemia* (NA) y zooplancton silvestre de 250 a 450 μ m (Z250-400), donde predominaron los cladóceros (*Diaphanosoma* sp y *Moinodaphnia* sp), copépodos (*Argyrodiaptomus* sp, *Thermocyclops decipiens* y *Mesocyclops* sp) y rotíferos (*Brachionus* sp1 y *Brachionus* sp2), suministrados en densidades de 5 presas/ml, son de un tamaño adecuado para el manejo de la primera alimentación del bocachico por cuanto representaron entre el 37.3% y el 67.9% de la abertura bucal máxima (671 μ m) al inicio de la alimentación exógena, siempre y cuando el zooplancton esté libre de predadores; ya que la presencia de copépodos ciclopoideos ocasionó, probablemente, las más altas mortalidades en el estudio.

En el departamento de Sucre, es probable que se presenten mortalidades en la fase de larvicultura con mucha facilidad debido a que en las estaciones productoras de alevinos se fertiliza orgánicamente los estanques (vacaza a razón de 150g/m²), constituyéndose esta práctica en un medio propicio para el desarrollo de copépodos ciclopoideos predadores cuando se ofrece zooplancton silvestre para el manejo de la primera alimentación; como ocurrió en el manejo de postlarvas de bocachico donde se estimó que a partir de la ración diaria ofrecida (5 individuos/ml) se introdujeron por lo menos 2500 copépodos ciclopoideos al representar estos el 10% del total de copépodos calanoides y ciclopoideos (13.5%) (Atencio *et al.*, 2003b). Otros autores, también señalan a los copépodos y a los insectos de la clase Odonata como predadores voraces que pueden consumir grandes cantidades de larvas y postlarvas de peces,

siendo extremadamente indeseables durante esta fase de producción, pudiendo ocasionar pérdidas significativas durante estas etapas (Faria *et al.*, 2001; Soares *et al.*, 2003).



También, Atencio *et al.* (2003b), en post-larvas de bocachico alimentadas con NA y Z250-400 registraron los mejores resultados de sobrevivencia a una prueba de resistencia al estrés (mantenidas durante 4 minutos fuera del agua; transcurrido ese periodo, fueron depositadas en un recipiente con agua del experimento) indicando una buena condición de las post-larvas como reflejo de la calidad nutricional de las presas ingeridas. Por esto, las diferencias en la sobrevivencia final entre las post-larvas alimentadas con dichos alimentos, no estuvo en la calidad nutricional de estos alimentos, sino en la presencia o ausencia de predadores en el zooplancton.

En un estudio similar, Atencio *et al.* (2003c), evaluaron el efecto de la primera alimentación en la larvicultura y alevinaje de yamu, *Brycon siebenthalae*, ofreciendo como alimento vivo nauplios de *Artemia* (T1) y zooplancton silvestre (T2) y larvas de *Piaractus brachypomus* en proporción presa – predador 4:1 (T3), ofrecidas una única vez. Los mejores resultados en peso se lograron con T3; sin embargo, no hubo diferencias significativas ($P \leq 0.05$) en la longitud y en la resistencia a una prueba de estrés (Atencio *et al.*, 2003c). Estos resultados, si bien mostraron el hábito alimenticio ictiófago del yamu y su comportamiento caníbal durante esta fase del desarrollo, resaltando que al inicio de su alimentación exógena aún presenta reservas vitelínicas, existe la posibilidad de reemplazar la *Artemia* por cladóceros como alimento vivo, debido a que no se presentaron diferencias en las tasas de crecimiento (talla y peso). Sin embargo, con el zooplancton se obtuvieron las tasas de supervivencias más bajas debido probablemente a la mortalidad ocasionada por la predación de copépodos ciclopoideos presente en zooplancton ofrecido (el zooplancton ofrecido en una concentración de 3 presas/ml de los cuales el 42.2% fueron *Thermocyclops decipiens* y *Mesocyclops aspericornis*, resultando en una concentración de 1300 copépodos/L). Con relación a la alta supervivencia en los demás tratamientos, de acuerdo con los autores, esta puede ser explicada en función de la presencia de vitelo observado durante el estudio, lo que indica un periodo

de alimentación mixta, en la cual la postlarva tiene la capacidad para capturar alimentos exógenos manteniendo reservas alimenticias endógenas. En este sentido, los cladóceros podrían ser de mucha utilidad en la alimentación de las larvas de peces ya que pueden mejorar las tasas de supervivencia durante esta fase del desarrollo que es una de las más críticas en el cultivo de peces, debido a su pequeña talla, rápido desarrollo, corto ciclo de vida, temprana reproducción, alta tasa de fertilidad, fácil manejo, capacidad de vivir en altas densidades y considerable valor comercial entre otros aspectos, características que facilitan su cultivo; además, su lento movimiento y coloración facilitan la captura por parte de las postlarvas, así mismo, presentan la posibilidad de ser biocápsulas al ser enriquecidos (Prieto, 2001; Prieto et al; 2006b; Prieto & Atencio, 2008). Del mismo modo, Ramírez et al (2010) encontró un mejor crecimiento en yaque (*L. marmoratus*), resaltando su hábito ictiófago, al ofrecer larvas de cachama blanca, compradas con el uso de cladóceros (*Diaphanosoma* sp), copépodos (*Diaptomus* sp), la combinación de cladóceros y copépodos, y nauplios de artemia salina. Sin embargo, la sobrevivencia y el factor de condición obtenidos con artemia (55.3 ± 6.5 %) y *Diaphanosoma* sp (18.6 ± 3.8 %) fueron muy superiores comparadas con los demás tratamientos (3.3% con larvas de cachama y 7.3% con copépodos), probablemente relacionado con el gran tamaño y el tipo de movilidad de las larvas de cachama, lo cual dificultaría su captura, generando inanición en las larvas de yaque. Esto permite suponer, que ante la ausencia de alimento las postlarvas regulan el gasto de sus reservas vitelinas por medio de una menor actividad y permanencia generalmente en el fondo, ocasionando a su vez comportamiento caníbal. Por lo anterior, los autores concluyeron que bajo estas condiciones los cladóceros se constituyen en una importante alternativa como fuente de alimento durante la larvicultura de esta especie.

Prieto et al. (2006b), encontraron que el uso de zooplancton compuesto básicamente por cladóceros (67%) y copépodos (37%) de los géneros *Bosmina*, *Bosminopsis*, *Moina*, *Diaphanosoma*, *Cyclops*, *Argyrodiaptomus* y *Calanus*, son una alternativa de alimentación en la larvicultura de *Piaractus mesopotamicus*, si se tiene en cuenta que con este tratamiento no se encontraron diferencias en el crecimiento, sobrevivencia y resistencia al estrés



comparado con el uso de nauplios de *Artemia*, que es el alimento generalmente empleado en esta fase del desarrollo de los peces.

Otros cladóceros como *Moina micrura* y *Diaphanosoma birgeii* son consideradas por Sipaubá & Bachion (2002), como especies promisorias para la alimentación de larvas de peces y juveniles en cultivos a gran escala; ya que estas muestran altas tasas intrínsecas, rápido desarrollo embrionario y abundante energía invertida en la reproducción; pudiendo ser usadas como componentes adicionales en la dieta de los organismos planctónicos usados directamente como alimento natural o indirectamente inoculándolas en estanques de cultivo para incrementar la productividad del sistema. También, *D. birgeii* y *Moina reticulata* por su ciclo de reproducción simple y corto son consideradas como excelente fuente de alimento vivo para la alimentación de bocachico, el cual tiene un tamaño de boca adecuado para el consumo de dichas especies (Mercado y Gómez, 2005). Igualmente, Rocha & Sipaubá (1994) a partir de los rendimientos en cultivo, específicamente las tasas de incremento natural de *Daphnia similis*, *Daphnia leavis*, *Ceriodaphnia silvestrii* y *Moina micrura*, consideran a estas especies como fuente de alimento para larvas y alevinos.

Marciales-Caro *et al.* (2010), en *P. fasciatum*, encontraron que los cladóceros de los géneros *Moina* sp. y *Diaphanosoma* sp. enriquecidos con ácidos grasos y no enriquecidos, permiten alcanzar mejores tasas de supervivencia (58.8 ± 3.2 y $63.1 \pm 6.4\%$, respectivamente) que aquellos que fueron alimentados con *Artemia* enriquecida y sin enriquecer (42.1 ± 9.3 y $49.8 \pm 5.2\%$, respectivamente). Sin embargo, con esta última se obtuvieron mejores tasas de crecimiento en comparación con los cladóceros enriquecidos los cuales arrojaron las tasas más bajas (91.9 ± 13.6 mg y 17.3 ± 1.1 mm - 20.3 ± 2.5 mg y 9.9 ± 0.5 mm, respectivamente).

3. OBJETIVOS

3.1 OBJETIVO GENERAL

- Estudiar la historia de vida de *Daphnia magna* y *Ceriodaphnia reticulata* (Crustacea - Cladocera), bajo condiciones de laboratorio para definir su potencial como alimento en piscicultura.

3.2 OBJETIVOS ESPECÍFICOS

- Evaluar el crecimiento (talla mínima y máxima) individual de *Daphnia magna* y *Ceriodaphnia reticulata*.
- Determinar el tiempo de duplicación de la población de *Daphnia magna* y *Ceriodaphnia reticulata*.
- Determinar la producción de huevos en cada evento reproductivo de las especies objeto de estudio.
- Relacionar el periodo reproductivo de cada especie con su longevidad.
- Comparar los parámetros poblacionales (crecimiento, fecundidad, tiempo de duplicación y longevidad) de *D. magna* y *C. reticulata*.



4. METODOLOGIA

El trabajo se realizó en el laboratorio de Biología de la Universidad de Sucre, Colombia; el cual se encuentra ubicado en la ciudad de Sincelejo en el departamento de Sucre entre las coordenadas 9°19' LN y 75°23' 15 LW.

4.1 Obtención de cepas

D. magna fue donada por el Laboratorio de Piscicultura del Servicio Nacional de Aprendizaje – SENA - seccional Santa Marta, Magdalena – Colombia; y *C. reticulata* fue aislada en el Laboratorio de Biología de la Universidad de Sucre, de muestras provenientes de la ciénaga de San Marcos, Sucre – Colombia, tal y como lo recomienda Melao (1999).

4.2 Manejo en laboratorio

Ambas especies se mantuvieron separadas inicialmente en volúmenes de 5 litros. Posteriormente, al observarse que estas se estaban reproduciendo (presencia de neonatos), se procedió a trasladar organismos individuales en volúmenes de 100 ml (réplicas para el estudio), para evitar de acuerdo con Melao (1999), estrés por falta de espacio, alimento, oxígeno o acumulación de excretas.

Como estrategia alimenticia se utilizó seston colectado de estanques de reproductores de bocachico y tilapia roja (*Prochilodus magdalenae* y *Oreochromis* sp., respectivamente) de la finca piscícola Maraca ubicada en el corregimiento de Hatonuevo en Corozal, Sucre, tomando una muestra de 60 litros de agua filtrada con malla de 40 μ m y principalmente, de muestras de agua de la ciénaga de San Marcos, también filtrada con malla de 40 μ m y llevadas al laboratorio. Posteriormente, en el laboratorio se utilizaron dos acuarios de vidrio de 25 litros cada uno para el mantenimiento del seston colectado, adicionando al agua 0.2 g de fertilizante químico triple 15 (15N-15P-15K) cada tres días a las 10:00 horas, para mantener la producción primaria. Los acuarios se mantuvieron con aireadores por pocas horas al día, con el fin

de resuspender el alimento, mantener altas las concentraciones de dióxido de carbono necesarias para el crecimiento de las algas y proporcionar oxígeno al medio.

4.3 Mantenimiento de zooplancton

En el mantenimiento del stock de ambas especies se utilizaron recipientes de 5 L llenados con agua filtrada con malla de 40 μm provenientes de los acuarios. Con esto se establecieron poblaciones suficientes de ambas especies. Cada ocho horas se resuspendió el medio obteniendo una muestra del mismo con beakers de 500 ml que se adicionaba nuevamente a su respectivo recipiente. Adicionalmente, se proporcionó oxígeno con aireadores en la misma forma que en los acuarios.

También, diariamente se renovaron los medios con el 50% del volumen total como estrategia alimenticia para los cladóceros. Igualmente, se mantuvo una muestra de agua en beakers de 250 ml en nevera por 24 horas; de la cual sólo se utilizó el volumen sedimentado diluido con agua para ser utilizado como segunda estrategia alimenticia para las poblaciones de *D. magna* y *C. reticulata* (Caraballo Com. Per.). Esta estrategia solo se utilizó durante la primera semana del estudio cuando se lograron establecer las poblaciones de los cladóceros.

Cada 12 horas se tomaron muestras de cada población (Melao 1999, recomienda este tiempo para especies de ciclo de vida corto) para ser observadas bajo estereoscopio y determinar el contenido intestinal y de la cámara incubadora de las hembras y de esta forma constatar que se estaban alimentando y reproduciendo.

Una vez se lograron establecer las poblaciones (por observación de intestinos llenos de color verde y la presencia de huevos en la cámara incubadora), se seleccionaron hembras cargadas de ambas especies en recipientes diferentes de 250 ml. De estas hembras se aislaron doce neonatos por especie (réplicas), con menos de 12 horas de vida (individuos que nacieron la noche anterior), en



recipientes de vidrio individuales de 100 ml con agua filtrada de los acuarios (siguiendo el mismo procedimiento del mantenimiento de las cepas de cladóceros en el laboratorio), para un total de 24 muestras. Los descendientes obtenidos a partir de cada réplica se contaron y se retiraron diariamente de cada uno de los recipientes (no se les realizó ningún procedimiento, es decir, fueron desechados) (Caraballo, 1992; Prieto, 2001; Rodríguez *et al.*, 2003; Mercado & Gómez, 2005), procediendo de inmediato a establecer el crecimiento de cada hembra-réplica (tamaño de los individuos, como la distancia entre la parte superior del ojo y la base de la espina caudal), fecundidad diaria (número de neonatos por hembra), desarrollo embrionario (tiempo transcurrido desde la postura de los huevos en la cámara incubadora y la liberación de los neonatos), longevidad (tiempo que transcurre entre el nacimiento y la muerte del individuo) y supervivencia diaria (Prieto, 2001).

También se realizaron mediciones de la temperatura del agua durante cada muestreo; sin embargo, es importante mencionar que este factor en el laboratorio no se mantuvo constante, es decir, se trabajó con temperatura ambiente, debido a que durante la fase de ajuste y acondicionamiento del experimento, antes de iniciar con el ensayo propiamente dicho, se realizó un seguimiento por 24 horas de la fluctuación diaria en el agua de dicho parámetro tanto en el exterior como al interior del laboratorio (26°C a 29°C), determinando que no sería limitante en la sobrevivencia de los organismos.

Para determinar el tiempo de desarrollo embrionario de las hembras de diferentes tamaños de cada especie, estas se mantuvieron en recipientes iguales a los utilizados para el seguimiento de los parámetros poblacionales en los neonatos, observadas al microscopio cada dos horas desde el desove hasta la eclosión, registrando cada una de las etapas del desarrollo de los huevos de acuerdo con los estadios descritos por Caraballo (1992).

Análisis estadístico

En el análisis de los resultados de los parámetros poblacionales de *D. magna* y *C. reticulata* se emplearon curvas de crecimiento y medidas de tendencia

central (media y desviación estándar), y para comparar cada uno de los parámetros poblacionales, se comprobó previamente alguno de los supuestos del análisis de varianzas (homogeneidad de varianza de Levene), y se realizaron ANOVAs a una vía con 95% de confianza para determinar si existían diferencias significativas en cada uno de los parámetros poblacionales evaluados (crecimiento, número de desoves, fecundidad total y media, longitud máxima y mínima, talla y edad de la primípara y longevidad). Para determinar cuales medias diferían se utilizó la prueba de comparación de Rangos Múltiples de Duncan.

5. RESULTADOS

5.1 HISTORIA DE VIDA DE *D. magna* Y *C. reticulata* EN CONDICIONES DE LABORATORIO

Daphnia magna presentó mayor tamaño en lo que respecta a primíparas y adultos, en comparación con *Ceriodaphnia reticulata*; como también, mayor producción de huevos por desove. Sin embargo, *C. reticulata* presentó menor edad en la reproducción, mayor número de desoves, mayor fecundidad y menor tiempo en el desarrollo embrionario y en la frecuencia reproductiva. En la Tabla 1 se presentan los resultados del diseño estadístico aplicado.

Tabla 1. Análisis de los parámetros de la historia de vida de *D. magna* y *C. reticulata* (n=12) en condiciones de laboratorio (prueba de homocedasticidad y análisis de varianza).

Variables	T. Levane	F	Test Est	P- value	P value - K. Wallis
Talla máxima(µm)	0,002		17,31		0,000031*
Edad Primípara (Días)	0,003		16,86		0,000040*
Talla Primípara (µm)	0,019		17,34		0,000031*
Fecundidad total	0,15*	9,807		0,005*	
Fecundidad media	0,336		4,82		0,028*
Fecundidad/desove	0,27*	3,476		0,076	
Producción total de huevos	0,826*	0,56		0,4607	
Producción media de huevos	0,490*	0		0,98	
Producción huevos/desove	0,046		17,4		0,000030*
Longevidad (días)	0,009		0,63		0,42
Desoves	0,001		17		0,00037*
Intervalos entre desoves (horas)	0,044		1,79		0,18

* Denota diferencias significativas

D. magna mostró mayor crecimiento que *C. reticulata*, 287.33 µm y 101.7 µm (Fig. 1), respectivamente; encontrándose diferencias significativas en este parámetro ($P < 0.05$). En las figura 2, 3 y 4 se presenta el incremento en talla diario de los cladóceros estudiados.

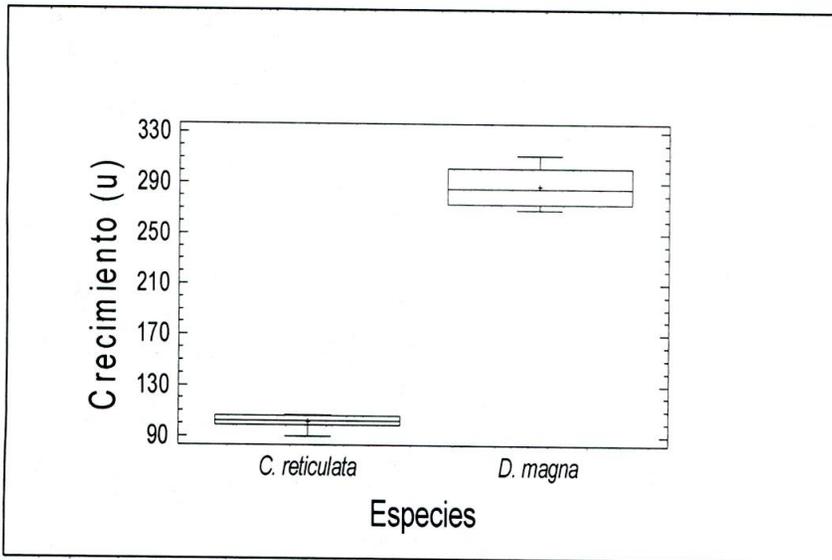


Figura 1. Crecimiento (μm) de *D. magna* y *C. reticulata* (n=12) en condiciones de laboratorio indicando la desviación estándar, la media, los mínimos y máximos de las medidas.

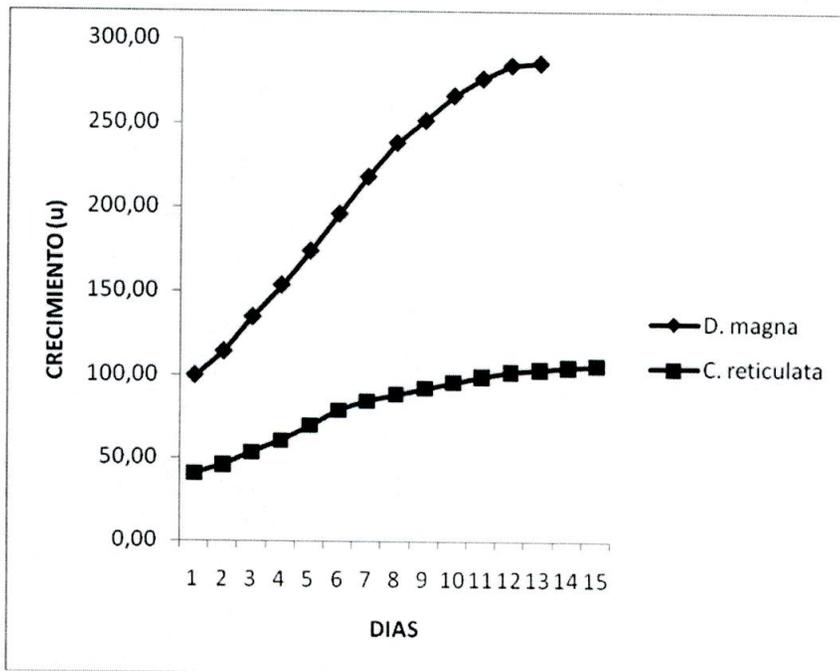


Figura 2. Incremento diario del crecimiento (μm) de *D. magna* y *C. reticulata* (n=12) en condiciones de laboratorio.

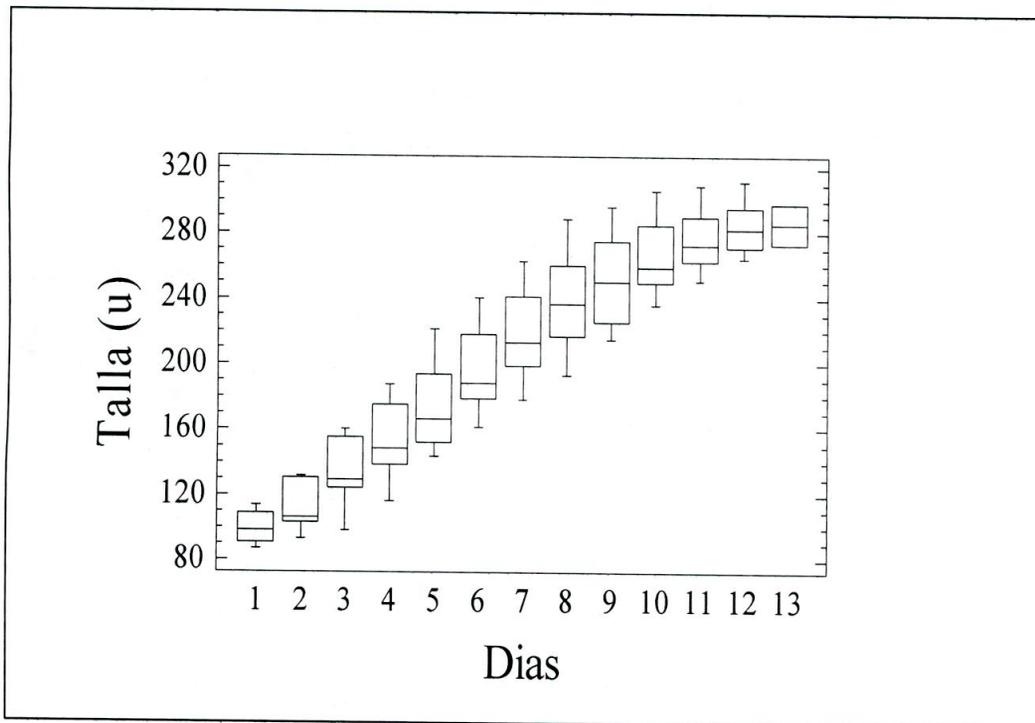


Figura 3. Crecimiento diario (μm) de *D. magna* (n=12) en condiciones de laboratorio indicando la desviación estándar, la media, los mínimos y máximos de las medidas.

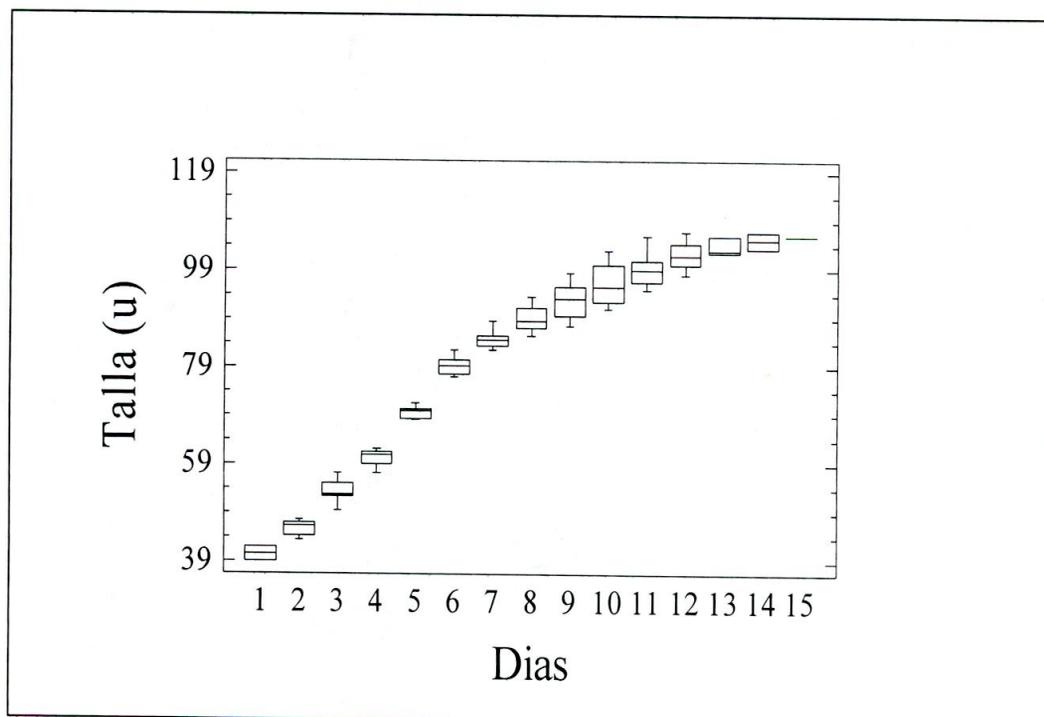


Figura 4. Crecimiento diario (μm) de *C. reticulata* (n=12) en condiciones de laboratorio indicando la desviación estándar, la media, los mínimos y máximos de las medidas.

5.2 LONGEVIDAD

En *D. magna* la longevidad promedio fue de 12.16 días (mínimo 12, máximo 13), mientras en *C. reticulata* fue de 11.75 días (mínimo 8, máximo 15) (Fig. 5), sin diferencias significativas en este parámetro ($P > 0.05$).

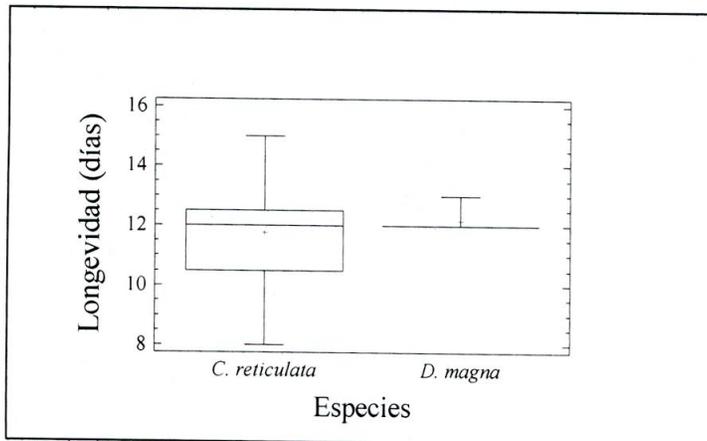


Figura 5. Longevidad (días) de *D. magna* y *C. reticulata* ($n=12$) en condiciones de laboratorio indicando la desviación estándar, la media, los mínimos y máximos de las medidas.

5.3 EDAD Y TALLA DE LA PRIMÍPARA

La primípara *D. magna* alcanzó la madurez sexual a los 9 días y *C. reticulata* a los 5.9 días (Fig. 6), con tallas de 256 μm y 77.91 μm (Fig. 7), respectivamente. Tanto en la talla como en la edad de la primípara se encontraron diferencias significativas entre las especies ($P < 0.05$).

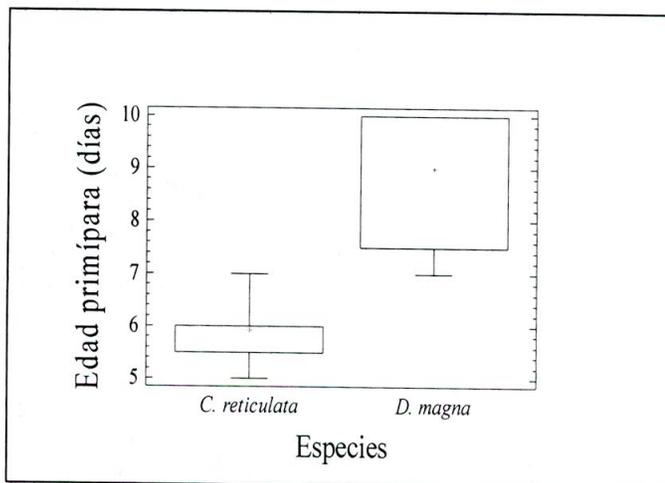


Figura 6. Edad de la primípara (días) de *D. magna* y *C. reticulata* ($n=12$) en condiciones de laboratorio indicando la desviación estándar, la media, los mínimos y máximos de las medidas.

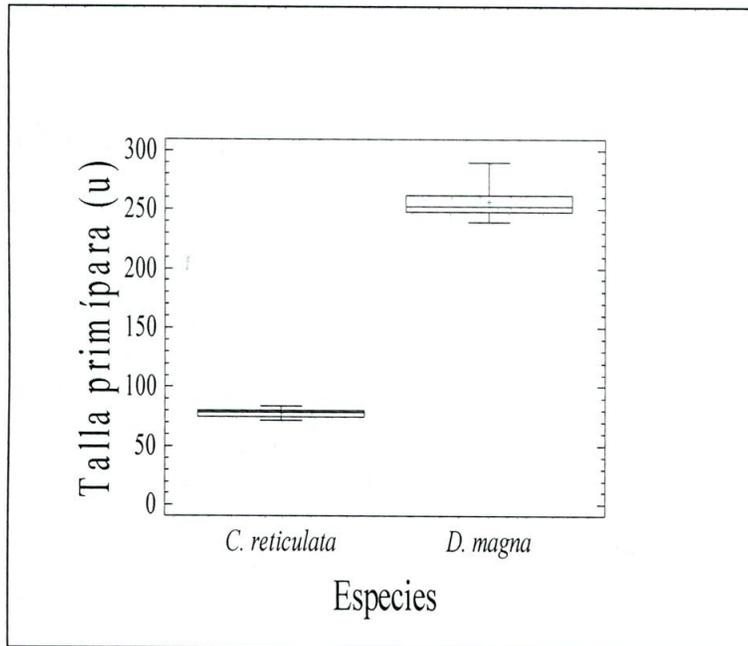


Figura 7. Talla de la primípara (μm) de *D. magna* y *C. reticulata* ($n=12$) en condiciones de laboratorio indicando la desviación estándar, la media, los mínimos y máximos de las medidas.

5.4 FECUNDIDAD TOTAL, MEDIA Y POR DESOVE

La fecundidad total promedio de *D. magna* fue de 9.25 neonatos/hembra (mínimo 3 nts/hm y máximo 20 nts/hm) (Fig. 8), presentándose el máximo valor de este parámetro en el día 11 cuyo valor promedio fue de 4,33 nts/hm (Fig. 9). La fecundidad media fue de 0.71 nts/día (mínimo 0.23 nts/día, máximo 1.54 nts/día) (Fig. 10). Con relación a la fecundidad por cada evento reproductivo, esta fue de 3.98 nts/hembra (mínimo 2.5 nts/hm, máximo 7 nts/hm) (Fig. 11).

Por su parte en *C. reticulata* la fecundidad total promedio fue de 16.92 neonatos/hembra (mínimo 7 nts/hm y máximo 27 nts/hm) (Fig. 8), presentándose el máximo valor de este parámetro en el día 7 cuyo valor promedio fue de 3.75 nts/hm (Fig. 9). La fecundidad media fue de 1.12 nts/día (mínimo 0.47, máximo 1.8) (Fig. 10). Con relación a la fecundidad por cada evento reproductivo, esta fue de 3.12 nts/hembra (mínimo 1.75 nts/hm, máximo 4 nts/hm) (Fig. 11).

En la fecundidad total y media de las especies se encontraron diferencias significativas ($P < 0.05$), pero no en la fecundidad por desoves ($P > 0.05$) (Tabla 1).

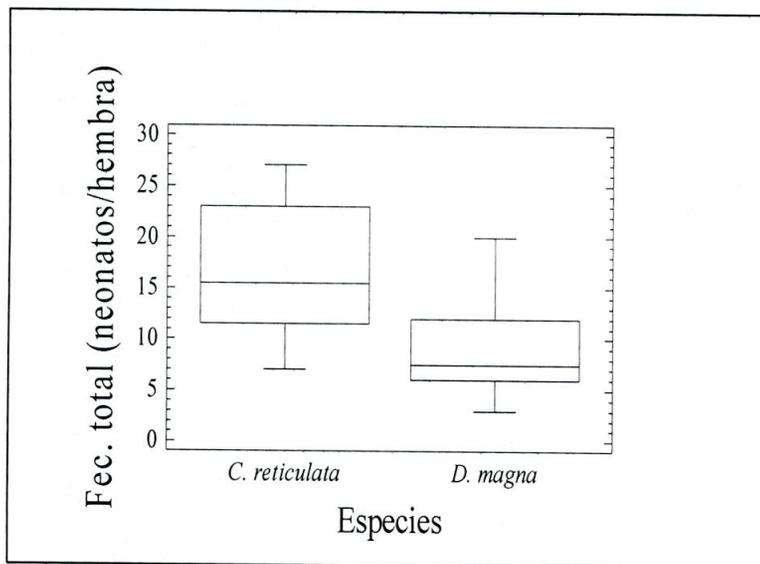


Figura 8. Fecundidad total de *D. magna* y *C. reticulata* ($n=12$) en condiciones de laboratorio indicando la desviación estándar, la media, los mínimos y máximos de las medidas.

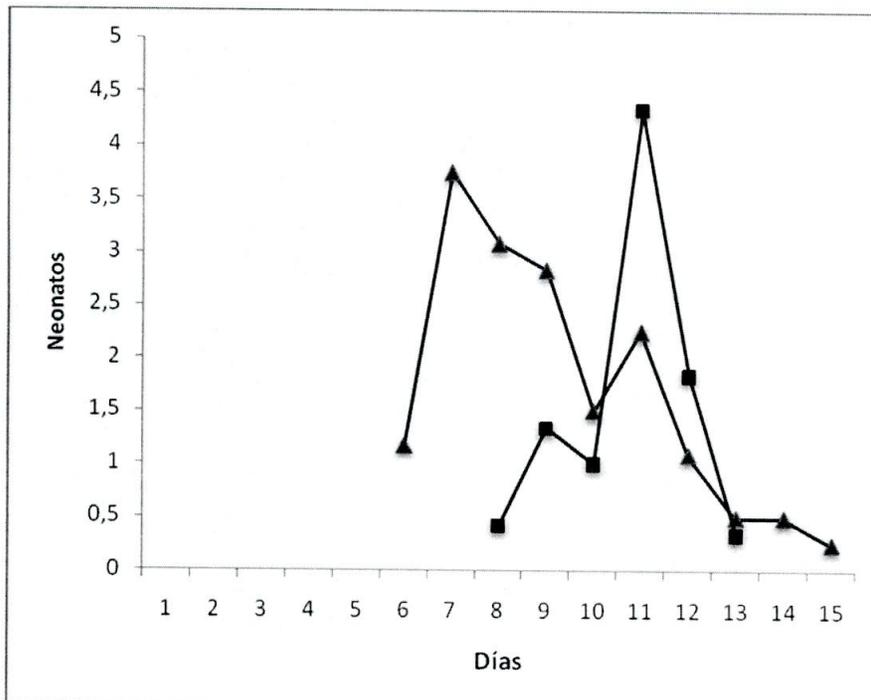


Figura 9. Producción diaria de neonatos de *D. magna* (■) y *C. reticulata* (▲) en condiciones de laboratorio

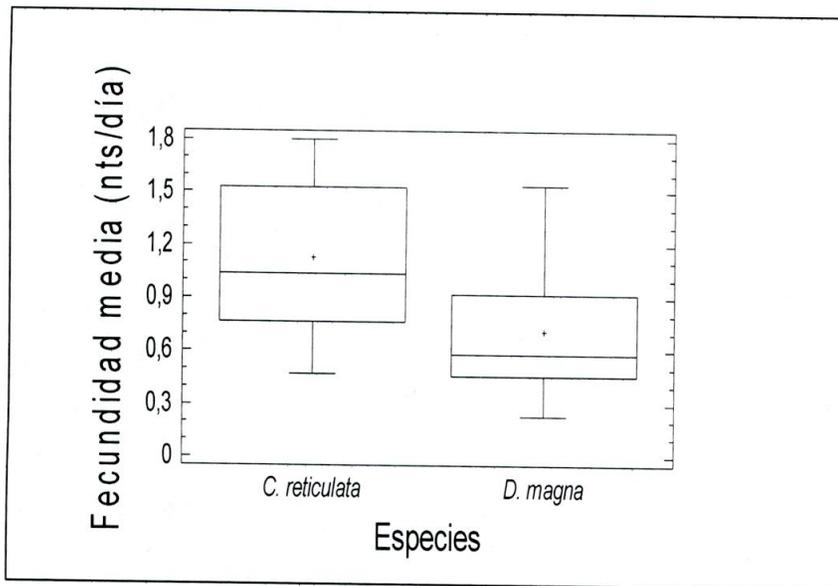


Figura 10. Fecundidad media de *D. magna* y *C. reticulata* (n=12) en condiciones de laboratorio indicando la desviación estándar, la media, los mínimos y máximos de las medidas.

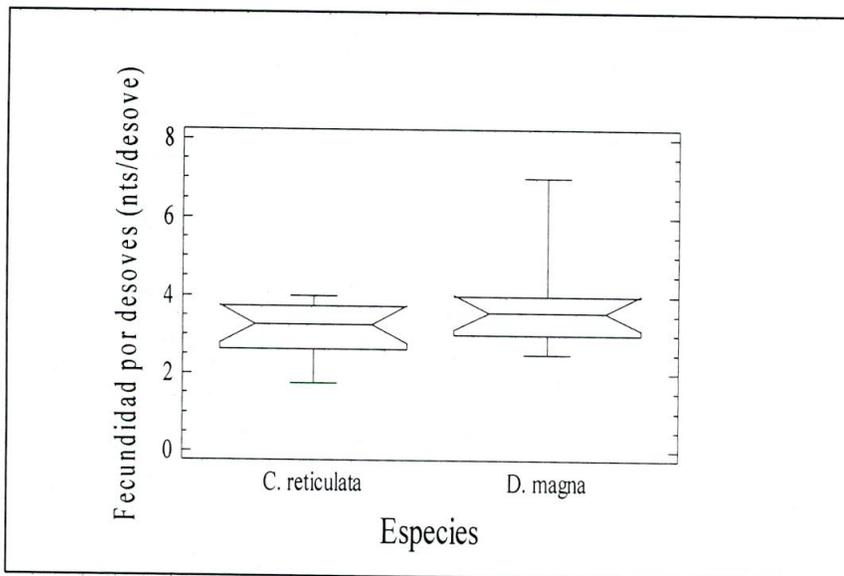


Figura 11. Fecundidad por desove de *D. magna* y *C. reticulata* (n=12) en condiciones de laboratorio indicando la desviación estándar, la media, los mínimos y máximos de las medidas.

5.5. TIEMPO DEL DESARROLLO EMBRIONARIO Y PRODUCCIÓN DE HUEVOS TOTAL, MEDIA Y POR DESOVE

En *D. magna* el tiempo del desarrollo embrionario fue de 24 horas, la producción total de huevos por hembra fue de 15.67 (mínimo 6, máximo 32)

(Fig. 12), presentándose la máxima producción el día 10 cuyo valor promedio fue de 5.33 huevos/hembra (Fig. 13). La producción media de huevos durante el ciclo de vida fue de 1.20 huevos/hembra (mínimo 0.46, máximo 2.46) (Fig. 14); y por cada evento reproductivo las hembras produjeron 6.93 huevos/desove (mínimo 5, máximo 16) (Fig. 15).

En *C. reticulata* el tiempo del desarrollo embrionario fue de 16 horas, la producción total de huevos por hembra fue de 18 (mínimo 8, máximo 29) (Fig. 12), presentándose la máxima producción el día 7 cuyo valor promedio fue de 4.67 huevos/hembra (Fig. 13). La producción media de huevos durante el ciclo de vida fue de 1.20 huevos/hembra (mínimo 0.53, máximo 1.93) (Fig. 14); y por cada evento reproductivo las hembras produjeron 3.34 huevos/desove (mínimo 2, máximo 4.14) (Fig. 15).

En la producción total y media de huevos no se encontraron diferencias significativas ($P > 0.05$), pero si en la producción de huevos por desove ($P < 0.05$) (Tabla 1).

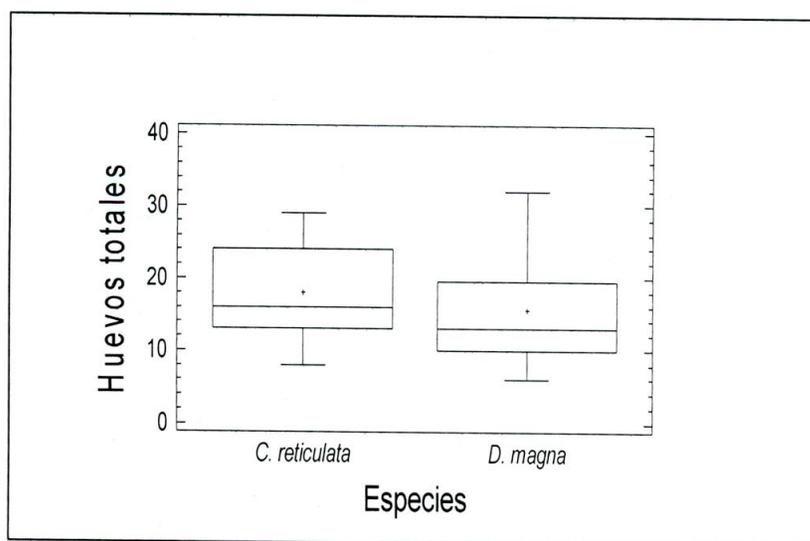


Figura 12. Producción total de huevos de *D. magna* y *C. reticulata* (n=12) en condiciones de laboratorio indicando la desviación estándar, la media, los mínimos y máximos de las medidas.

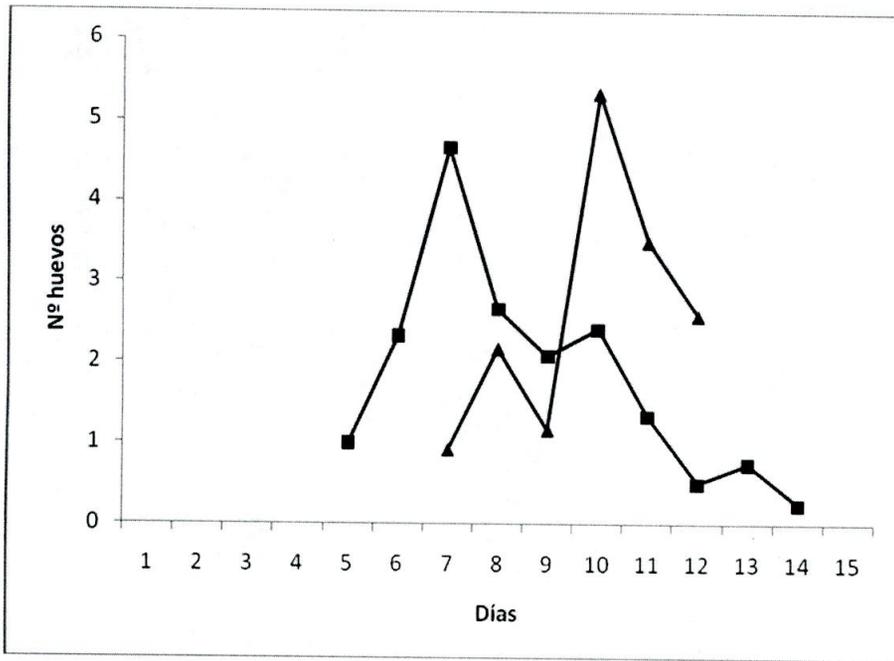


Figura 13. Producción diaria de huevos de *D. magna* (▲) y *C. reticulata* (■) en condiciones de laboratorio

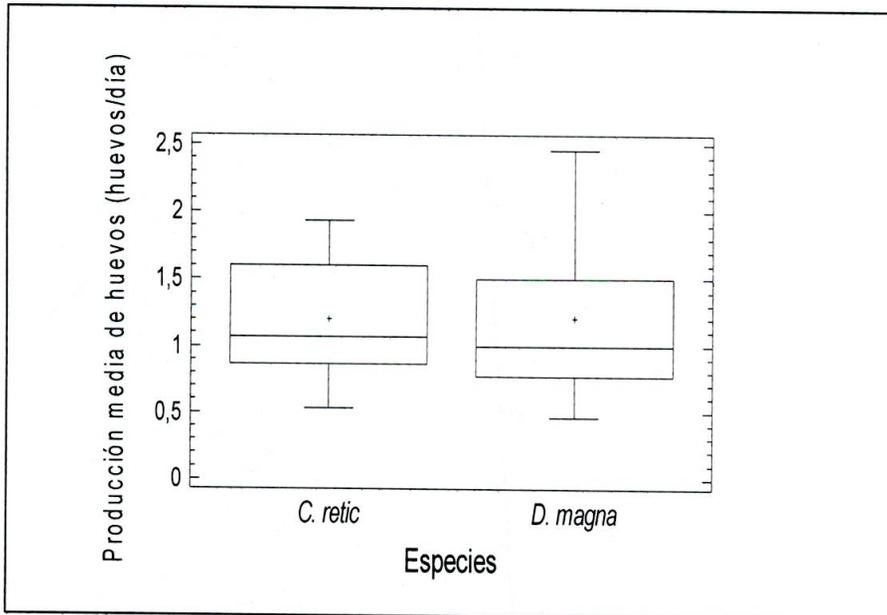


Figura 14. Producción media de huevos de *D. magna* y *C. reticulata* (n=12) en condiciones de laboratorio indicando la desviación estándar, la media, los mínimos y máximos de las medidas.

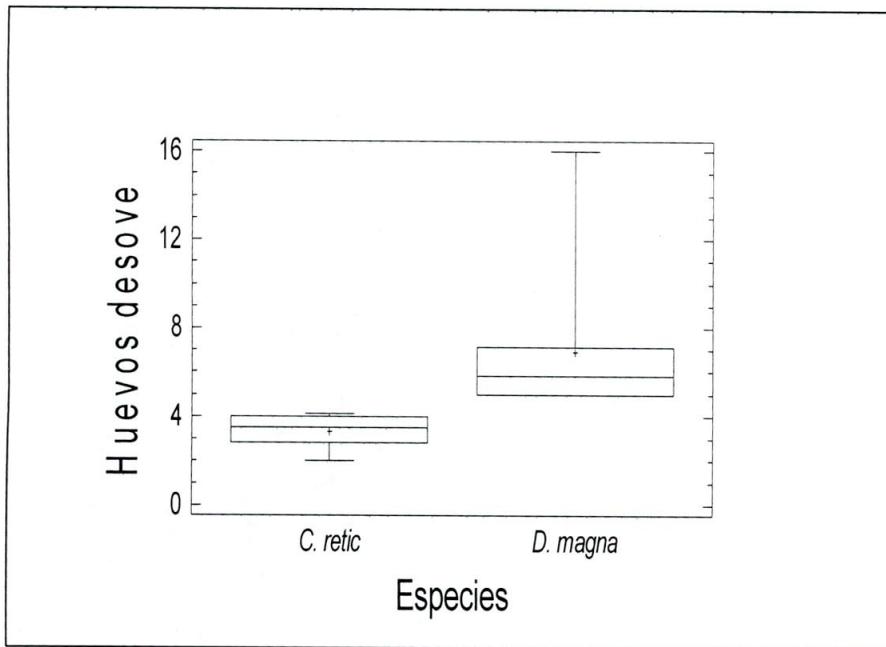


Figura 15. Producción de huevos por cada evento reproductivo en *D. magna* y *C. reticulata* (n=12) en condiciones de laboratorio indicando la desviación estándar, la media, los mínimos y máximos de las medidas.

5.6 DESOVES Y FRECUENCIA REPRODUCTIVA

Con relación al número de desoves promedio por hembra, *C. reticulata* presentó mayor número de desoves que *D. magna*, 5.33 y 2.25 desoves, respectivamente (Fig. 16). Las hembras de *D. magna* presentaron mínimo un desove y máximo tres, mientras *C. reticulata* presentó mínimo tres desoves y máximo ocho en el periodo de estudio, encontrándose diferencias significativas en este parámetro poblacional ($P < 0.05$). Con respecto a la frecuencia reproductiva diaria esta fue de 25.73 horas para *C. reticulata* (mínimo 20.57, máximo 36) y 29.83 horas para *D. magna* (mínimo 18, máximo 42) (Fig. 17), sin diferencias significativas entre las especies ($P > 0.05$); a pesar que el tiempo del desarrollo embrionario fue menor en *C. reticulata* (16 horas) que en *D. magna* (24 horas).

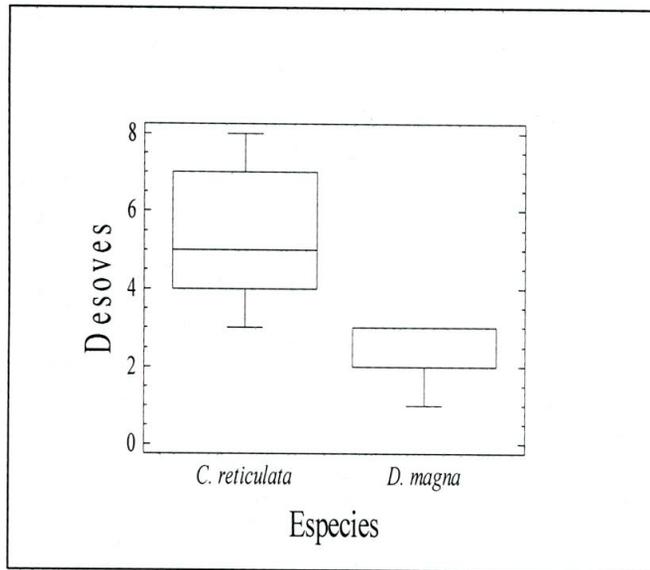


Figura 16. Desoves de *D. magna* y *C. reticulata* (n=12) en condiciones de laboratorio indicando la desviación estándar, la media, los mínimos y máximos de las medidas.

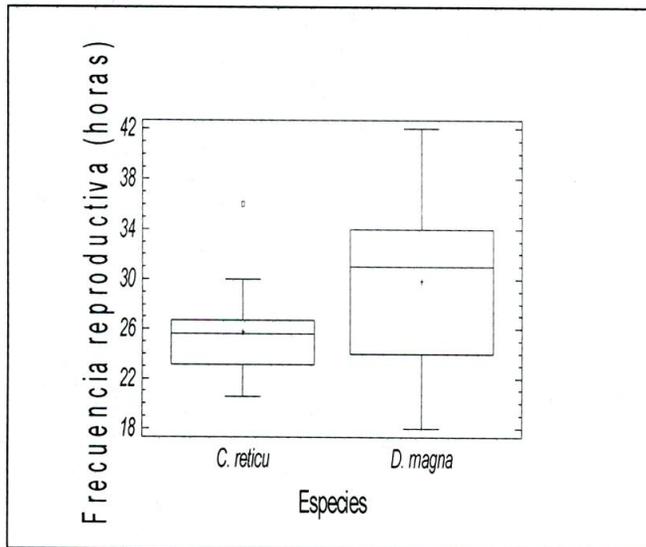


Figura 17. Frecuencia reproductiva de *D. magna* y *C. reticulata* (n=12) en condiciones de laboratorio indicando la desviación estándar, la media, los mínimos y máximos de las medidas.

5.7 SUPERVIVENCIA

La curva de supervivencia (Fig. 18) de los cladóceros estudiados muestra que *D magna* mostró mayor supervivencia hasta el día 13 (88.33% en comparación con el 20,83% de *C. reticulata*). La mortalidad comenzó a registrarse desde el

día 9 en *C. reticulata* y desde el día 12 en *D. magna* cuando se encontraron individuos muertos en ambas especies.

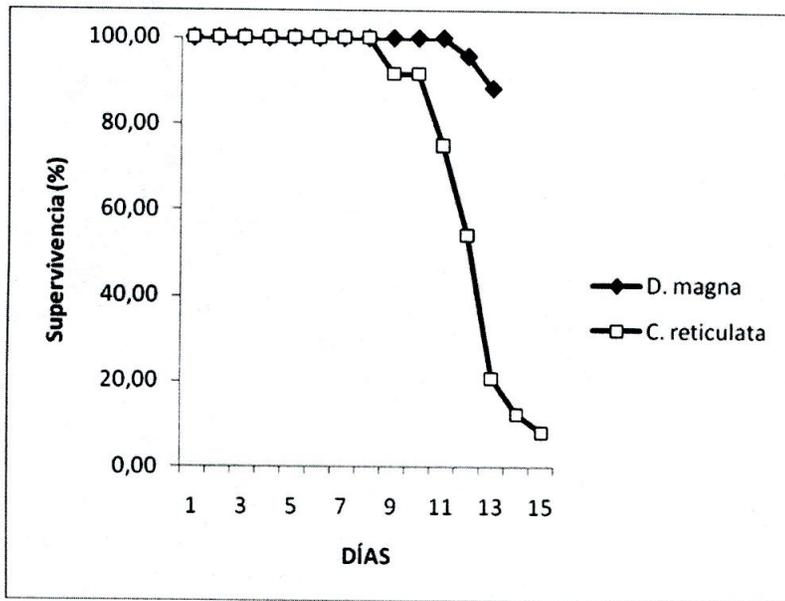


Figura 18. Supervivencia (%) de *D. magna* y *C. reticulata* en condiciones de laboratorio.

6. DISCUSIÓN

6.1 CRECIMIENTO Y LONGEVIDAD

El crecimiento y reproducción de un organismo son funciones de su morfología, comportamiento, concentración y calidad del alimento y adaptaciones a factores ambientales. El conocimiento de las tasas de desarrollo de las diferentes fases del ciclo de vida (tiempo de desarrollo embrionario y postembrionario) y aspectos reproductivos de las diferentes especies de cladóceros, son particularmente importantes en el estudio de la dinámica poblacional (tasas de mortalidad y natalidad), producción secundaria y dietas alimentarias. Todos estos aspectos permiten ampliar la información sobre la biología de las especies del zooplancton, que es esencial para el manejo adecuado y preservación de los ecosistemas acuáticos (Melao, 1999), como también para viabilizar su uso como partícula viva en acuicultura.

En el presente trabajo, *Ceriodaphnia reticulata* presentó menor crecimiento promedio (101.67 μm) que *D. magna* (287.33 μm), considerando que generalmente especies de mayor tamaño como *D. magna* alcanzan mayor crecimiento (Lynch, 1980; Melao, 1999). Sin embargo, en ambas especies se encontró un patrón de crecimiento similar al encontrado por Lynch (1980) para especies de ambos géneros, *C. cornuta* y *D. schoedleri*, en el que ese autor sugirió una estrategia de "alocación" de energía, en la cual ciertas especies invierten más energía en el periodo inicial de su historia de vida, alcanzando rápidamente una talla máxima, y posteriormente la energía es continuamente invertida en la reproducción. De esta forma, *C. reticulata* alcanzó la edad de madurez al 6 día de su historia de vida con una talla 77 μm y una longevidad media de 11.75 días. *D. magna* tuvo una talla de madurez de 256 μm , la cual alcanzó al noveno día del ensayo. La longevidad media fue similar a la de *C. reticulata*, de 12.16 días. Nótese, que *C. reticulata* alcanzó la madurez aproximadamente a la mitad de su periodo de vida y *D. magna* maduró después de superar más del 50% de su ciclo de vida en este estudio, lo que parece estar de acuerdo con lo planteado por Lynch (1980), como ya fue señalado. No obstante, otras cladóceros como *Bosmina longirostris*,



Ceriodaphnia cuadrangula, *Diaphanosoma brachyurum*, *Moina micrura* y *Daphnia retrocurva* después de madurar continúan con tasas de crecimiento altas; lo mismo que grandes especies de *Daphnia* (*D. carinata* y *D. galeata mendotae*) (Lynch, 1980). Esta relación no es pronunciada para *C. cornuta* y *D. ambigua* y no se mantiene para algunas pequeñas especies litorales (*Latonopsis breviremis*, *Peracantha truncata*, *Pseudosida bidentata*, *Scapholeberis kingi*) que detienen su crecimiento antes del comienzo de la reproducción, justo como lo hacen los grandes Daphnidos (*D. pulex*, *D. schodleri* y *Simocephalus acutirostratus*).

Se han reportado resultados del crecimiento más altos en otros cladóceros estudiados bajo condiciones de temperatura y alimento similares al de este trabajo. Por ejemplo en *C. cornuta* entre 271 y 355 μm , cuando se suministró seston en diferentes fracciones $< 10 \mu\text{m}$, $< 30 \mu\text{m}$ y $< 60 \mu\text{m}$ durante nueve días de experimentación a una temperatura entre 28 y 30°C (Caraballo *et al.*, 2011); lo que probablemente indica mejores condiciones del seston para promover el crecimiento, aún cuando la fracción utilizada en esta investigación (fracción del seston $< 40 \mu\text{m}$), estuvo dentro de las fracciones empleadas por Caraballo *et al.* (2011). De este modo, Fileto *et al.* (2004) plantea que la calidad del alimento no solo está definida en función del tamaño de la partícula, sino también por característica bioquímicas como la composición de ácidos grasos esenciales y otros nutrientes. Sin embargo, los resultados del crecimiento en esta investigación están de acuerdo con Choueri *et al.* (2007), en el sentido que organismos con deficiencia nutricional no podrían presentar este tipo de comportamientos, y que las fracciones menores del seston constituyen la base alimenticia de especies del zooplancton tropical como en los cladóceros *C. cornuta* y *M. minuta*, en la cual el seston se ha caracterizado como de pequeño tamaño (Fileto *et al.*, 2004); sumado a que son ineficientes filtradores de partículas grandes (Pagano *et al.*, 2008). También, Caraballo (1992) y Choueri *et al.* (2007) registraron mayor crecimiento en *C. cornuta*. El primer autor, reportó un crecimiento de 598 y 540 μm en organismos mantenidos en laboratorio y en mediciones realizadas *in situ* en un lago Brasileño, respectivamente; suministrando como alimento fitoplancton ($< 60 \mu\text{m}$) de ese

mismo cuerpo de agua. Por su parte, Choueri *et al* (2007), usando seston como alimento (filtrado con malla de 68 μm) encontró un crecimiento de 504 μm . En otro estudio, Fileto *et al.* (2007) obtuvo mayor crecimiento de *C. richardi* (0.80 mm), *D. ambigua* (0.90 mm), y *D. gessneri* (1.16 mm) usando seston natural, lo que sugiere una vez mas que el seston utilizado en esos trabajos fue de mejor calidad.

Con relación a la longevidad, Roselli (2008) menciona que este parámetro de la historia de vida de las especies del género *Ceriodaphnia* está influenciado por la temperatura, condiciones del agua y la densidad poblacional. Dicho autor en *C. reticulata* reportó una longevidad mayor (22 días) a la de la misma especie en este estudio, pero con un nivel de temperatura mas bajo (26 °C). Sin embargo, Caraballo (1992) en especies (*C. cornuta* y *D. gessneri*) de los mismos géneros estudiados obtuvo mejores resultados (*C. cornuta* 25 días en condiciones de laboratorio y 22 días *in situ*) y *D. gessneri* (21 días en laboratorio y 17 días *in situ*) a los de las especies estudiadas a una temperatura similar (29 °C); lo que podría implicar que a mayor longevidad existe un mayor crecimiento de ambas especies; sugiriendo a la vez, que tanto la temperatura como el alimento pudieron actuar como factores limitantes causantes de un menor tiempo de vida y por tanto un menor crecimiento. Al respecto Ventura (2008) en *C. rigaudi* encontró una relación inversa de la temperatura con la longevidad; y Anderson & Jenkins (1942) y Ortega & Reyes (SF) encontraron una longevidad en *D. magna* mayor a la de la misma especie en este trabajo, de 39.4 días a 25°C y entre 28 y 36 días a una temperatura entre 22 y 23 °C, respectivamente. También, Pietrzak *et al.* (2010) en una menor temperatura (20 °C) en la misma especie obtuvo valores más altos que los registrados en este trabajo (entre 80 y 100 días). Así mismo, Pedrozo & Bohrer (2003) en *D. similis* mantenida a 20°C reporta una duración de vida promedio mayor a la de este estudio (entre 19.9 y 30.6 días).

Con relación a la talla de los adultos de *D. magna* los resultados se encuentran por debajo de los registrados por Caraballo (1992) en una especie del mismo género, *D. gessneri* un cladóceros de talla grande; tanto en mediciones hechas en laboratorio como *in situ*, ya que los valores fueron 1593 μm y 1396 μm ,



respectivamente; lo que también podría indicar mejores condiciones alimentarias comparadas con las de este trabajo, teniendo en cuenta que el nivel de temperatura fue similar a las condiciones en que se mantuvo a *D. magna* en este estudio.

En general, el tamaño y rápido crecimiento de los cladóceros estudiados son parámetros muy importantes que permiten definir el potencial que poseen estos organismos como alimento vivo en piscicultura, sobre todo en el manejo de la primera alimentación o inicio de la alimentación exógena de postlarvas de *Prochilodus magdalenae*, *Brycon sinuensis* y *Colossoma macropomum*, principales especies piscícolas en la región, en la medida que estos peces poseen una abertura bucal máxima (bocachico y cachama entre 650 y 750 μm y dorada entre 1100 a 1300 μm) adecuada por ingerir este tipo organismos como presas vivas. De hecho, el tamaño de la partícula de acuerdo con Atencio & Zaniboni (2006), es uno de los factores claves para que un alimento se considere disponible en la fase de larvicultura, además de su distribución uniforme y frecuencia adecuada. En este sentido, varios estudios que relacionan el tamaño de la boca de las larvas de peces y sus capacidades para capturar presas de mayor tamaño indican la viabilidad de los cladóceros en piscicultura, especialmente durante el inicio de alimentación exógena (Leavens & Sorgeloos, 1996; Atencio *et al.*, 2003bc). A su vez, Leavens & Sorgeloos (1996), Conceicao *et al.* (2010) resaltan que el zooplancton utilizado como alimento vivo tiene mucho mejor contraste que las dietas artificiales y generalmente tiene un efecto disparador o desencadenante por sus continuos movimientos, permitiendo un aumento de la percepción para la alimentación de la larva. Igualmente la actividad de natación del alimento vivo garantiza una buena distribución de los ítems alimentarios en la columna de agua, lo que facilita más la frecuencia de encuentros con la larva en desarrollo la cual en muchos casos tiene baja movilidad.

6.2 EDAD Y TALLA DE LA PRIMIPARA

La cantidad y calidad del alimento pueden ser considerados como un mecanismo importante en la composición del zooplancton en lagos tropicales,

ya que son factores que regulan el crecimiento y reproducción del zooplancton (Ferrão-Filho *et al.*, 2003). En especial, el tamaño de la primípara y su fecundidad son importantes parámetros reproductivos para evaluar las condiciones del alimento (cantidad y calidad) (Caraballo, 1992); como también para estimar el tiempo en que la población se duplica, aspectos, todos, de crucial importancia en la determinación del potencial del zooplancton como alimento vivo en acuicultura.

La edad y la talla de la primípara de *C. reticulata* (5 a 6 días y 77 μm , respectivamente) fue mayor a la reportada por Choueri *et al.* (2007) en una especie del mismo género, *C. cornuta*, al encontrar una edad de madurez de 2.55 días y talla de 42.2 μm utilizando seston como alimento a 25°C. Igualmente, Caraballo (1992) en *C. cornuta* en condiciones similares de temperatura y usando también seston como alimento, encontró esta misma tendencia, es decir, menor talla de la primípara (42.8 y 39.7 μm , en mediciones conducidas a nivel de laboratorio e *in situ*, respectivamente). Dicho autor encontró que la edad de la primera reproducción en el laboratorio y mediciones *in situ*, fueron menores (2.5 días y 2.4 días, respectivamente). Ferrão-Filho *et al.* (2003a, 2005), al utilizar seston del lago Monte Alegre – Brasil, como alimento en *Ceriodaphnia Cornuta*, *Daphnia gessneri*, *Moina micrura* y *Simocephalus mixtus* durante el periodo de verano, y de *C. cornuta*, *Daphnia ambigua*, *D. gessneri*, *Diaphanosoma birgei*, *M. micrura* y *S. mixtus* en otoño, encontraron limitaciones en el seston para promover el crecimiento y reproducción debido a las grandes tallas de las diatomeas y Dinophyceas (predominando el nanoplancton) especialmente durante el otoño; y por la diferente composición del fitoplancton (en verano predominaron Chlorophyceae, Zygnemaphyceae, Euglenophyceae y Cryptophyceae y en otoño estos grupos decrecieron, abundando Dinophyceae, Chrysophyceae y Bacillariophyceae, excepto Cryptophyceae). Sin embargo, cuando mezclaron el seston con las microalgas *Ankistrodesmus falcatus* y *Scenedesmus spinosus* (0.5 mg C l⁻¹) se obtuvieron mejores resultados en la reproducción medida como cantidad de neonatos por desove, fecundidad total y edad de la primera reproducción. De este modo, la adición de algas verdes al seston permitió obtener mejores resultados en los parámetros poblacionales evaluados en

ambos periodos, lo que sugiere limitaciones del seston proveniente de los sistemas naturales en los que fue recolectado para los cladóceros estudiados. También, Fileto *et al* (2004) encontraron que el nanoplancton ($\leq 20 \mu\text{m}$), aún contaminado con algas inedibles ($>35 \mu\text{m}$), fue mas importante que el microplancton ($>20 \mu\text{m}$) para la reproducción de los cladóceros *C. cornuta* y *M. micrura*. Se observó que la alta proporción de algas grandes, espinosas, filamentosas, coloniales y algas cenobias encontradas en el microplancton con paredes celulares duras y cubiertas gelatinosas, comparadas con las del nanoplancton (algas más pequeñas, ovaladas, redondas o micilago-redonadas) probablemente explican las diferencias en el comportamiento reproductivo de los cladóceros en las dos fracciones. En este sentido, la composición de fitoplancton y su valor nutricional juegan un papel importante en la limitación del alimento, cuando su talla y su valor nutricional comienzan a ser importantes en el crecimiento de los cladóceros. Igualmente, limitaciones del carbono algal para los cladóceros debido a las grandes tallas de las diatomeas y Dinophyceas (predominando el nanoplancton) y limitaciones de energía (limitaciones en la calidad) son factores que deben ser considerados para evaluar la respuestas del crecimiento y reproducción (Ferrão-Filho *et al.*, 2003a; Fileto *et al.*, 2004).

Lynch (1980) menciona que mejores condiciones de alimentación permiten menor edad y un tamaño mayor de la primípara Sin embargo, Caraballo (1992) encontró un tamaño medio menor y edad menor de la primípara de *C. cornuta* en los experimentos realizados en un lago de de Brasil, sugiriendo una estrategia para disminuir la edad y el tamaño para obtener una mejor tasa reproductiva, en un medio con fuerte presión de predación. Sin embargo, en este trabajo, las especies alcanzaron la madurez a una edad mayor y a una talla mayor, lo que podría sugerir una adaptación como respuestas a pobres condiciones de alimentación. En este sentido, también Lynch (1980), muestra este comportamiento en la edad de la primípara de *D. pulex* la cual fue de 7.6 días con un nivel alimentación de 0.25ug/ml, pero cuando la concentración del alimento disminuyó este parámetro se duplicó (14.3 días), concluyendo que en condiciones limitantes de alimento la edad de la primípara se incrementa; tal como sucedió con la edad de los cladóceros estudiados. Esos incrementos en



la edad de la primera reproducción condujeron a una mayor talla como estrategia de adaptación diferente a las condiciones de laboratorio.

Lynch (1980) señala que especies que maduran tempranamente aparentemente corren el riesgo de tener corta duración de vida y producir pocos desoves; y que especies de pequeñas tallas que tienen corta duración de vida, tempranamente invierten en reproducirse. En realidad, adultos de especies de tallas pequeñas tienden a apropiarse de una gran proporción de su energía consumida para su crecimiento más que las grandes especies; sin embargo, los resultados del trabajo contrastan con los de este autor, porque a pesar de que las especies alcanzaron la madurez a una mayor edad y talla en comparación con especies del mismo género, estas no tuvieron una alta longevidad como ya se ha señalado, lo que una vez más sugiere que el seston en la fracción menor a $< 40\mu\text{m}$ fue limitante para lograr un mayor tiempo de vida en los cladóceros estudiados.

La temperatura presenta generalmente una relación inversa con la edad de la primípara; por ejemplo valores mayores de la edad de la primípara (5 y 6.6 días) se registraron en *M. micrura* por Rodríguez *et al.* (2003) cuando suministró *Ankistrodesmus falcatus* y *Scenedesmus incrassatulus* como dietas a 20°C; pero con el aumento de la temperatura (25°C) la especie alcanzó la madurez a una edad más temprana con valores que oscilaron entre 3.6 y 4.66 días utilizando las mismas dietas. Lo anterior, es válido si se tiene en cuenta que a bajas temperaturas los procesos de reproducción y maduración se retardan (Mc Kee & Dieter, 1996), como se observó en *C. rigaudi* a 20 °C, en la que la edad de la primera reproducción fue posterior (Ventura, 2008). A pesar de lo anterior, ese mismo autor encontró que la temperatura fue el único factor que afectó significativamente este parámetro reproductivo. Sin embargo, la temperatura en el estudio no presentó variaciones importantes con relación a los trabajos de Caraballo (1992) y Choueri *et al.* (2007), lo que indica que este factor no fue limitante para *C. reticulata*, evidenciando probablemente un efecto mas pronunciado del alimento.

En el caso de *D. magna*, la temperatura podría considerarse un factor que limitó su longevidad (12.16 días a 29°C), ya que es un tiempo similar (11 días) al que tarda la especie para alcanzar la madurez pero a 10°C (Melao, 1999; Leavens & Sorgeloos, 1995). De este modo, *D. magna* presentó una estrategia similar a *C. reticulata* con relación a la disponibilidad de alimento (cantidad y calidad) ya que la especie alcanza el estadio de primípara en un tiempo de 2 días a 25°C (Melao, 1999; Leavens & Sorgeloos, 1995) y 6 días a 22,5 °C (Ortega & Reyes, SF). Otros autores, como Sánchez (2006) y Villarroel (2004), encontraron que *D. magna* alcanza la madurez sexual más tempranamente con relación a una menor temperatura (7.8 días a 22°C), en ensayos de toxicidad (los resultados corresponden a organismos control alimentados con fitoplancton). También, Caraballo (1992) en *D. gessneri* reportó menor edad y menor talla cuando la especie alcanza su primera reproducción a una temperatura similar a la de este trabajo (29 °C); los valores fueron de 4.8 y 3.4 días (en laboratorio e *in situ*, respectivamente) y 116.9µm y 119µm bajo condiciones de laboratorio e *in situ*, respectivamente. Igualmente, Hwang *et al* (2009) en *Daphnia similoides*, reporta edad de la primípara mucho menor con un valor de 16 horas a 25 °C, cuando se mantuvo en presencia de predadores.

Los resultados de la edad y talla de la primípara de *D. magna* están dentro de los rangos establecidos para esta especie en ecosistemas naturales de acuerdo con lo analizado por Hanski & Ranta (1983), usando datos de varios autores (edad y talla de la primípara entre 6 y 9 días y entre 2.3 y 2.5mm, respectivamente); lo que sugiere que *D. magna*, al igual que *C. reticulata*, presentaron un aumento del tamaño medio y edad mayor de la primípara, como una estrategia para aumentar la edad y el tamaño en un medio con fuertes limitaciones de alimento. De acuerdo con Fileto *et al.* (2007) los factores limitantes mas importantes en el crecimiento del zooplancton aún están en debate, debido a su variación en sistemas diferentes (variación estacional del carbono, fosforo, nitrógeno, AGP y características del seston). De hecho, varios estudios sugieren que las características morfológicas (tamaño y forma) y la digestibilidad del seston deben ser considerados como indicadores de la calidad del alimento (Ferrão-Filho *et al.*, 2003a, 2005; Fileto *et al.*, 2004).



Por otra parte, a pesar de lo que se ha venido señalando con relación a la calidad y/o cantidad de alimento, las observaciones previas para establecer las poblaciones de los cladóceros objeto de estudio, permitieron determinar que ambas especies se reproducían y se alimentaban al presentar huevos en sus cámaras ovígeras, neonatos en los recipientes de mantenimiento y continua presencia de alimento en el tracto digestivo con intestinos llenos de color verde; aspectos considerados como indicadores de la aceptación del alimento.

6.3 FECUNDIDAD TOTAL, MEDIA Y POR DESOVE

La fecundidad de los cladóceros está directamente relacionada con la oferta y calidad del alimento, con el tamaño de los animales, generalmente aumentando en especies de mayor talla (Keppeler & Hardy, 2002) y con la temperatura (Ventura, 2008). Este último autor en *C. rigaudi* encontró que cuando se le ofreció como alimento *A. falcatus* a 20°C la progenie total fue de 35.5 nts/hembra; mientras que al aumentar el nivel de temperatura hasta 25°C con la misma dieta la fecundidad fue mayor (45 nts/hembra). Este comportamiento, en función de la temperatura podría ser el observado en *C. reticulata* en este estudio cuya fecundidad fue mayor que los valores registrados por varios autores en Lynch (1980) en la misma especie a 20°C. Sin embargo, cuando a *C. rigaudi* se le ofreció *C. vulgaris* como dieta a 20°C los resultados fueron inferiores (9.8 nts/hembra) y similares a los registrados a 25°C (16.6 nts/hembra); lo que indica que además de la temperatura, la calidad del alimento son factores que influyen en la fecundidad. De acuerdo con Keppeler & Hardy (2002), la temperatura es un factor ambiental que influye en la fecundidad, un importante parámetro del ciclo de vida, relacionándose con las adaptaciones fisiológicas, tasas de crecimiento, desarrollo y reproducción.

Con relación a la fecundidad total de *D. magna*, esta es muy baja si se compara con los valores registrados por Sánchez (2006) y Villarroel (2004), quienes encontraron valores de 131.7 nts/hembra en organismos control en ensayos de toxicidad, mantenidos a 22°C durante 21 días ofreciendo *Nannochloris oculata* como alimento a saciedad. También son menores a los registrados por Beatrice (2001) en una especie del mismo género, en *D. similis*,

alimentada con tres dietas (T1: algas, T2: ración de artemia fermentada y T3: la combinación de los tratamientos anteriores), obteniéndose los mejores resultados con el tratamiento T3 cuyos valores oscilaron entre 244 y 351 nts/hembra en un periodo de 21 días a 20 °C. En este punto hay que tener en cuenta dos aspectos: (1) La especie es de aguas templadas; de manera que se espera un mejor desempeño reproductivo en esas condiciones, y (2) los organismos utilizados en el trabajo fueron mantenidos en condiciones similares de temperatura pero no de alimentación, a las ofrecidas en el laboratorio de piscicultura del SENA, entidad que donó este cladóceros. Lo anterior sugiere que si bien la especie se adaptó a las condiciones del primer factor en el ensayo, el alimento fue limitante no solo para la fecundidad de la especie sino también en su longevidad (11 a 12 días), teniendo en cuenta la duración de los experimentos de Beatrice (2001), Sánchez (2006) y Villarroel (2004).

Al relacionar la fecundidad con la longevidad encontramos que *C. reticulata* tuvo una mayor reproducción total y fue menos longeva comparada que *D. magna*. Sin embargo, en ambos parámetros no se encontraron diferencias significativas ($p > 0.05$) entre las especies, lo que indica que estos parámetros de la historia de vida de los cladóceros estudiados pudieron ser afectadas de la misma forma por las condiciones del cultivo, dando como resultados un corto periodo de vida y baja fecundidad total.

Por otra parte, varias especies de cladóceros han mostrado mejores resultados en la fecundidad por desove en niveles inferiores de temperatura con relación al de este trabajo, por ejemplo Prieto (2001) en *Moinodaphnia* sp, obtuvo valores que oscilaron entre 3.09 nts/hembra y 3.78 nts/hembra suministrando *Chlorella* sp y *Ankistrodesmus* sp a 24°C; Sipaubá-Tavares & Bachion (2002) en *M. micrura* y *D. birgei*, registraron valores medios entre 5.37 y 8.63 nts/hembra, y 6.73 y 8.66 nts/hembra, respectivamente, alimentadas con diferentes dietas (a-*Ankistrodesmus gracillis*, b- alga+vitamina, c- alga+ración y d- alga+vitamina+ración) a temperatura constante (24 °C). También, Fonseca & Rocha (2004) en *C. silvestrii* obtuvieron valores mayores de 9.45 nts/hembra cuando suministraron *Monoraphidium dibowskii* como dieta a una temperatura de 25 °C. Los anteriores resultados evidencian que el factor alimento (cantidad

y calidad) probablemente fue mas importante en la reproducción de estas especies, si se tiene en cuenta que los valores registrados en *C. reticulata* y *D. magna* fueron 3.12 nts/hembra y 3.98 nts/hembra, respectivamente. Sin embargo, Rodríguez *et al* (2003) en *M. micrura* encontraron que la fecundidad por desove se incrementó con el aumento de la temperatura. Los valores de neonatos por desove fueron de 10.58 y 9.35 a 20 °C, ofreciendo como alimento *A. falcatus* y *S. incrassatulus*, respectivamente; y cuando se evaluó este parámetro a 25 °C los resultados fueron de 11.2 y 9.33 en las dietas mencionadas, respectivamente. De acuerdo con el autor, el efecto de la temperatura en el mantenimiento de *M. micrura* a 25 °C fue más importante que el de las microalgas utilizadas como alimento, porque al parecer dicho factor afecta el desarrollo y metabolismo de los individuos. Aun cuando los alimentos se suministraron en igual cantidad, las diferencias en la forma y en las dimensiones de las algas, determinarían diferencias en las cantidades aplicadas en términos de biomasa; sin embargo, las dietas sólo produjeron respuestas estadísticamente significativas ($P < 0.05$) en el número de neonatos por desove.

Arbaciauskas & Lampert (2003), encontraron una fecundidad total en los tres primeros desoves de *D. magna* de 10.4 y 12.7 nts/desove (en descendientes epifiales y partenogénéticos, respectivamente), que en promedio son similares a los encontrados en este trabajo (3.98 nts/desove), cuando se ofreció la concentración más baja de alimento (0.2 mg C/l). Sin embargo, cuando la concentración del alimento aumentó (0.4 y 1.5 mg C/l), la fecundidad por desove mejoró considerablemente (entre 24.4 y 26.8 nts/desoves a 0.4mg C/l y entre 89.4 y 113.7 nts/desove a 1.5 mg C/l), lo que evidencia las limitaciones del seston en este trabajo para promover una mejor tasa reproductiva por desove. También, Lurling *et al.* (1997) reportaron tamaños mayores durante los tres primeros desoves en *D. magna*, con valores entre 10.3 y 9.6 nts/desove/hembra en el primer desove, 12.5 y 8.8 nts/desove/hembra en el segundo y 8.2 y 7.2 nts/desove/hembra en el tercer desove (el primer valor corresponde a los resultados obtenidos cuando se ofreció la forma unicelular de *S. acutus* y el segundo a la forma colonial de la misma alga). Sin embargo, los autores consideran que la cantidad de alimento limitó la producción de los



neonatos, señalando que probablemente los 60 ml de suspensión de alimento fueron agotados por *D. magna*; además, la morfología del zooplancton afectó las tasas de alimentación.

C. reticulata presentó el mejor pico de la fecundidad el día 7 con 3.75 nts/hembra, valores superiores a los reportados por ventura (2008) en *C. rigaudi* 1.15, 1.42 y 2.91 nts/hembra los días 26, 32 y 33, respectivamente, a 20°C alimentados con *A. falcatus*, *C. vulgaris* y *P. subcapitata*, respectivamente. Igualmente, son superiores a los reportados por este último autor a 25 °C usando el mismo alimento (3.32 y 3.45 nts/hembra en los días 9 y 11, respectivamente), excepto para *A. falcatus*, microalga con la que se obtuvo una fecundidad de 4.06 nts/hembra el día 26 del cultivo. Sin embargo, el autor señala que este parámetro estuvo más influenciado por la el tipo de alimento que por la temperatura, ya que los mejores valores totales se obtuvieron con *A. falcatus* en temperaturas de 20 y 25 °C.

En todos los parámetros de la fecundidad es notable el mejor desempeño reproductivo de *C. reticulata*. Así en la fecundidad total y media de las especies se encontraron diferencias significativas ($p \leq 0.05$), lo que sugiere una mayor eficiencia en la tasa de eclosión de *C. reticulata*; lo mismo que en la fecundidad por desoves (a pesar que en este factor no se encontraron diferencias significativas $p > 0.05$), si se tiene en cuenta que la producción de huevos por desove en *D. magna* fue de 6.93 y en *C. reticulata* 3.34 huevos/desove/hembra (Fig. 15). Con relación a *D. magna* su baja fecundidad, indica una mayor influencia de la temperatura y el seston sobre este parámetro de su historia de vida. Sin embargo, hay que resaltar que esta especie no se encuentra en sistemas tropicales, pero si se le mantiene en condiciones como las ofrecidas en el laboratorio de piscicultura del Servicio Nacional de Aprendizaje (SENA), seccional Magdalena, en el que el mantenimiento de este cladóceros se hace en tanques exteriores de 1000 l en sombra (obs. pers.), para mantener la población de esta especie en cantidades suficientes para los trabajos de experimentación y alimentación de larvas de peces que allí se realizan, evidencian el potencial que puede representar la especie como alimento vivo en la región Caribe Colombiana.

De modo general, *C. reticulata* y *D. magna* se adaptaron a las condiciones de laboratorio, mostrando estrategias diferentes en la historia de vida en lo que respecta a crecimiento y reproducción, la primera con una edad más temprana en la reproducción y con menor tamaño, y la segunda con rápido crecimiento hasta alcanzar la madurez a una mayor edad, teniendo como alimento seston, a partir del cual crecieron y se reprodujeron en recipientes individuales, por lo cual también se pudo establecer que las condiciones del cultivo (temperatura y cantidad y calidad del alimento) son aceptables para las especies.

6.4 TIEMPO DE DESARROLLO EMBRIONARIO (TDE) Y PRODUCCIÓN DE HUEVOS TOTAL, MEDIA Y POR DESOVE

En *C. reticulata* se registró un TDE de 16 horas a 28 °C, menor al registrado en la misma especie por Shuba & Costa (1972), quienes reportan un tiempo de 38 horas a 24 °C; lo que muestra un efecto directo de este factor sobre este parámetro de la historia de vida de la especie. Otros autores registraron TDE más largos en otras especies con niveles inferiores de temperatura con respecto al de este trabajo; por ejemplo, Caraballo (1992) en *C. cornuta* encontró que el TDE fue de 1.27 días y 1.75 días en *D. gessneri*. Sipauba-Tavares & Bachion (2002) en *M. micrura* y *D. birgei*, registraron valores entre 24.29 y 34.46 horas y entre 44.91 y 46.79 horas, respectivamente a 25 °C. También, Mercado & Gómez (2005), encontraron mayor TDE en *Moina reticulata* (1.04 días) que en *C. reticulata*, pero menor valor en *D. birgei* (0.97 días) con relación a *D. magna* y mayor con respecto a *C. reticulata*, a una temperatura que osciló entre 27 y 30 °C, cuando se alimentó con *Ankistrodesmus* sp. Igualmente, Santos *et al.* (2006a) y Sipauba-Bachion (2002) reportan un tiempo del desarrollo embrionario de 1.61 a 1,33 días en *Ceriodaphnia silvestrii* y 1 día en *Moina micrura*, respectivamente, también a 25 °C. Igualmente, en *C. cornuta* se ha reportado que el desarrollo embrionario tarda entre 1.13 y 1.36 días a 25 °C (Choueri *et al.*, 2007), y 1.96 días en *Chydorus pubescens* a 23.6 °C (Santos *et al.*, 2006b). De manera general, se observa que el TDE aumenta con el descenso de la temperatura (Melao, 1999)

Por su parte, Arbaciauskas & Lampert (2004), en *D. magna* registraron tiempos de 6.4 y 6.3 días en huevos epifiales y partenogénéticos, respectivamente. Sin embargo, Obreshkove & Fraser (1940), encontraron en Daphnidos que el desarrollo embrionario ocurre en la cámara ovígera y tarda alrededor de 46 horas a 25 °C, y Anderson & Jenkins (1942) encontraron en todas las observaciones realizadas valores máximos de 64.5 horas y mínimos de 46.8 horas. Estos autores llamaron a este periodo "brooding period" el cual no se considera como sinónimo del TDE, ya que argumentan que puede ocurrir un tiempo en que los huevos permanecen en la cámara incubadora incluso después de haber completado el desarrollo embrionario; a pesar que los neonatos usualmente son liberados cuando han completado su desarrollo. No obstante, Hardy & Duncan (1994) en una especie del mismo género, *D. gessneri*, reportan un tiempo igual al de este estudio cuando se mantuvo a 32 °C y 1 mg C/L; pero cuando se disminuyeron los niveles de temperatura (27 y 22 °C) y alimento (0.5, 0.25, 0.1, 0.05 y 0.03 mg C/L) el TDE aumento considerablemente entre 38 y 54 horas a 27 °C y entre 50 y 63 horas a 22 °C. Estas notables diferencias se presentan probablemente debido al nivel de temperatura en que se llevaron los estudios, en el primer caso el nivel promedio fue de 28 °C mientras en el segundo la temperatura fue de 24 °C. Al respecto, Amarasinghe *et al.* (1997) y Melao (1999), mencionan que altas temperaturas promueven una mayor actividad natatoria y una mayor tasa de ingesta de alimento, que también se relaciona con mayores ritmos metabólicos, una maduración más rápida de los huevos, es decir, presenta normalmente una relación inversa con este parámetro reproductivo. De acuerdo con Melao (1999) la nutrición materna parece tener poco efecto en la tasa de desarrollo de los huevos.

Es importante resaltar que Hardy & Duncan (1994) al comparar el TDE en *D. gessneri*, *M. reticulata* y *D. sarsi* encontraron que en condiciones iguales de temperatura (27 °C) y alimento (1, 0.5, 0.25, 0.1 y 0.05 mg C/L) el TDE se incrementa con el descenso de la concentración del alimento, siendo más prolongado en *D. gessneri* cuyas valores son casi el doble en comparación con las otros cladóceros estudiados, enfatizando que especies de mayor tamaño tiene TDE mas largos. Si bien en este estudio *D. magna* presento mayor TDE



que *C. reticulata*, estas diferencias no son tan marcadas como las reportadas por Hardy & Duncan (1994). Al respecto, esos autores señalan que la prolongación del TDE en *D. gessneri* se debió probablemente a la pobre condición nutricional de las hembras al encontrarse en un medio con condiciones limitantes de alimento.

La producción de huevos, en algunos ambientes, permite el acelerado crecimiento de las poblaciones como estrategia competitiva o respuesta a predación por invertebrados (Caraballo, 1992; Melao, 1999), sobre todo en los cladóceros que gastan menos tiempo en alcanzar la madurez con un ciclo de vida corto por la reproducción partenogenética (Melao, 1999). Este parámetro está directamente relacionado con la oferta y la calidad del alimento, como también con el tamaño de la hembra (Keppeler & Hardy, 2002).

En las condiciones experimentales establecidas en el presente trabajo se encontraron diferencias significativas ($p \leq 0.05$) en la producción de huevos por desove entre *C. reticulata* y *D. magna*, la primera con un valor de 3.44 huevos/desove/hembra y la segunda con un valor de 6.33 huevos/desove/hembra.

En el caso de *C. reticulata*, la producción fue más baja que la reportada por Fonseca y Rocha (2004) de 10 huevos/desove/hembra en una especie del mismo género, *C. silvestrii* mantenida a 25°C, lo que evidencia mejores condiciones del cultivo relacionadas principalmente con la calidad del alimento ofrecido (*Monoraphidium dibowskii* en concentración de 10^5 cel/ml y agua dura 143.0 mg CaCO₃ L⁻¹). También, Serpe *et al.* (2009) registraron valores más altos en *C. cornuta*, entre 5.12 y 6 huevos/desove/hembra; sin embargo, cuando *C. cornuta* estuvo en presencia de predadores los valores en este parámetros fueron más bajos oscilando entre 1.01 y 30.3 huevos/hembra.

Otros trabajos reportan valores menores y valores similares de la producción de huevos por desove en *C. cornuta*, *M. micrura* y *C. excisum* alimentada con dos niveles de Chlorophylla (10 µg/l y 50 µg/l) y tres temperaturas (22.5, 27.5 y 32.5°C), excepto para *M. micrura* que con la máxima concentración de alimento



en las tres temperaturas evaluadas alcanzo valores similares al de este estudio (3.2 – 3.7 huevos/desoves/hembra) (Amarasinghe *et al.*, 1997); lo que demuestra el efecto de la calidad del alimento sobre este parámetro reproductivo en las especies estudiadas. De igual forma, en *C. cornuta* se observó un efecto más marcado con la mayor concentración del alimento (50 µg/l) al aumentar la producción de huevos, pero con las más bajas temperaturas la producción disminuyó. Lo anterior no ocurrió en *C. excisum* (Amarasinghe *et al.*, 1997). En este sentido, Caraballo *et al.* (2011) en *C. cornuta* y *C. spinolosum* y Carballo (1992) en *Daphnia gessneri* y *Ceriodaphnia cornuta* encontraron que la concentración de alimento y la temperatura afectan el número de huevos producidos por las hembras, siendo el alimento el factor más importante en la determinación del número de huevos por desove. Al respecto, Caraballo *et al.* (2011), reporta variación en la fecundidad (medida como el número de huevos por hembra ovada) de dos especies de cladóceros bajo diferentes fracciones de seston natural en un lago brasileño. Los mejores resultados en *C. cornuta* se encontraron en la fracción <30 µm en los primeros tres días del ensayo (entre 4.31 y 3.06 huevos/hembra), disminuyendo hasta el final del ensayo a los 9 días (con valores entre 2.11 y 1.76 huevos/hembra). Incluso en la fracción <10 µm los valores fueron altos (entre 3.52 y 4.71 huevos/hembra) hasta el sexto día del experimento, a partir del cual la fecundidad descendió hasta 1.92 huevos/hembra. En *C. spinolosum* se observó una tendencia similar con los mejores resultados en la fracción del seston <30 µm con valores entre 5.25 y 5.3 huevos/hembra en los primeros tres días del ensayo, disminuyendo hacia el día nueve con 1.24 huevos/hembra.

Con respecto a *D. magna*, Hanski & Ranta (1983), tomando datos de varios autores presentan un rango entre 14 y 65 huevos/desove/hembra, muy superior al registrado en este estudio.

De manera general, se observa una baja producción de huevos en las especies estudiadas, que a pesar de estar en el rango señalado por Ventura (2008), el cual usualmente varía entre 2 y 40, frecuentemente se esperan valores entre 10 y 20. Este autor menciona que el número de huevos está determinado por la cantidad y calidad del alimento y por el tamaño de la hembra.

Con respecto a la producción total de huevos/hembra en el presente estudio se obtuvo un valor promedio en *C. reticulata* de 18, inferior a lo reportado por Choueri *et al.* (2007) en *C. cornuta*, quienes encontraron valores totales entre 30.9 y 51 huevos/hembra, aun cuando esta especie fue de menor tamaño. De acuerdo con Arbaciauskas & Lampert (2003) la baja producción de huevos, podría estar relacionada con la baja calidad del alimento, ya que en estas condiciones los organismos producen pocos huevos pero de mayor tamaño y más resistentes.

Becker & Boersma (2005), señalan que los ácidos grasos juegan un papel preponderante durante la producción de huevos, en la medida que durante cada ciclo de producción de huevos, este es precedido por un incremento en los niveles de lípidos, disminuyendo cuando los huevos son producidos. Este mecanismo es muy importante, ya que las hembras enriquecen los huevos con una fuente de ácidos grasos, lo que causa que los neonatos puedan resistir periodos de inanición (Becker & Boersma, 2005).

Al igual que los ácidos grasos, el fósforo (P) es también fundamental en la producción de huevos en *D. magna* y su requerimiento es mucho más alto. Sin embargo, *D. magna* tiene una limitada posibilidad para usar las reservas de estos nutrientes (Becker & Boersma, 2005). Este elemento, es almacenado en la misma concentración en huevos independientemente del contenido de P en las algas. De tal forma, que la producción de huevos bajo limitaciones de P podría agotar las reservas de este mismo nutriente en las hembras; y en condiciones de excesos, las hembras no pueden cargar sus huevos con P porque provoca neonatos "fitness".

Con respecto a la producción media de huevos no se encontraron diferencias significativas entre las especies, dado que esta fue similar 1.2 y 1.21 huevos/hembra en *C. reticulata* y *D. magna*, respectivamente. Esta producción es baja si se le compara con la encontrada con Keppeler & Hardy (2002), quienes obtuvieron en *M. minuta*, aislada de un lago natural, valores medios entre 4,41 huevos/hembra y 4,84 huevos/hembra, en los periodos de aguas



bajas y altas, respectivamente. Por su parte, Czeczuga & Kozłowska (2002), encontraron baja fertilidad (siempre se aproximó a 1 huevo/hembra) en varias especies de cladóceros (*Bosmina longirostris*, *Daphnia cucullata*, *Bosmina berolinensis*, *Bosmina crassicornis*, *Bosmina crassicornis*), procedentes de varios lagos con características oligotróficas, mesotróficas, eutróficas y distróficas.

Como se pudo observar en las especies estudiadas no se encontraron diferencias significativas en la producción total, pero sí en la producción por desoves, siendo mayor en *D. magna* como anteriormente se señaló, lo cual está de acuerdo con Lynch (1980), quien menciona que especies de cladóceros de mayor tamaño tienden a producir mayor cantidad de huevos que especies menores, incluso que este parámetro reproductivo se relaciona directamente con la talla de la madre. Sin embargo, Keppeler & Hardy (2002) en *M. minuta* encontraron que los resultados estadísticos indicarían que el tamaño del cuerpo no fue una variable determinante para explicar el número de huevos por desove. Pese a las discrepancias en estos autores, la ausencia de diferencias estadísticas significativas en los parámetros señalados anteriormente, probablemente se deban a la corta duración de vida de *D. magna*, al no encontrarse diferencias significativas en la longevidad con *C. reticulata*. Lo anterior limita la producción total de huevos de las especies y la fecundidad, si se tiene en cuenta que *D. magna* puede llegar a vivir entre 12 y 35 días a 25°C; y entre 40 y 75 días a 10°C (Hanski & Ranta, 1983).

También, las diferencias en la producción por desoves, podrían indicar que el tamaño corporal sí es relevante en la producción de huevos y por tanto en la fecundidad, a pesar que en este último parámetro *C. reticulata* presentó los más altos valores. Lo anterior no contradice lo expuesto, en la medida que otros factores determinantes podrían explicar estos resultados, y es que ante similares longevidades (11 a 12 días), la maduración más temprana de *C. reticulata* y su mayor número de desoves en su ciclo de vida en este trabajo influyeron directamente en tales diferencias; como también, que *D. magna* no alcanzó a desarrollar su potencial reproductivo bajo las condiciones de temperatura y alimento del estudio.

Lynch (1980), menciona que las pequeñas especies han adoptado una tasa rápida de desarrollo a expensas de desoves grandes, mientras las especies de tamaños grandes alcanzan la madurez en una edad tardía pero producen mayores desoves y mayor número de descendientes (Hwang *et al.*, 2009)

Hay que destacar que a pesar de que no se encontraron diferencias significativas en la producción total y media de huevos, pero si en la producción de huevos por desove, y que *D. magna* produjo más huevos por desove; si se encontraron diferencias significativas en la fecundidad total y media de las especies lo que demuestra la efectividad de las tasas de eclosión en *C. reticulata*; lo mismo que en la fecundidad por desoves si se tiene en cuenta que la producción de huevos por desove en *D. magna* fue de 6.93 y en *C. reticulata* 3.34 huevos/desove/hembra.

6.5 DESOVES Y FRECUENCIA REPRODUCTIVA

Con relación al número de desoves por hembra, *C. reticulata* presentó 5.33 desoves durante su historia de vida bajo las condiciones experimentales de este trabajo, mientras *D. magna* presentó 2.25 desoves, encontrándose diferencias significativas de este parámetro en estos cladóceros.

Ventura (2008), encontró que al alimentar a *C. rigaudi* con *A. falcatus* y *P. subcapitata* a 20 y 25 °C, se obtiene mayor número de desoves por hembra con *A. falcatus* en ambas temperaturas (11 y 7.4 desoves a 20 y 25 °C, respectivamente), mientras que con *P. subcapitata* los valores fueron menores (7.8 y 5.4 a 20 y 25 °C, respectivamente). También, Sipauba-Tavares & Bachion (2002), registraron en *D. birgei* mayores desoves por hembra partenogénica entre 5.46 y 10.08 a 24 °C. Sin embargo, estos últimos autores estudiando a *M. micrura* encontraron valores inferiores en este parámetro reproductivo, los cuales oscilaron entre 2.3 y 3.97 desoves/hembra.

En *M. micrura* Rodríguez *et al.* (2003), obtuvieron menor número de desoves por hembra que *C. reticulata* en este trabajo, cuando se alimentó con *A. falcatus* y *S. incrassatulus* a 20 y 25°C. Los resultados fueron los siguientes:



3.86 y 4.33 a 20 °C y 5.06 y 4.86 desoves/hembra con ambas microalgas respectivamente.

Los resultados obtenidos en *D. magna* son inferiores a los reportados por Sánchez (2006) y Villarroel (2004), cuyos valores fueron de 5 y 5.1 durante 21 días y en una temperatura mucho más baja (22 °C) a la de este estudio. Incluso, los datos de Hanski & Ranta (1983) muestran un rango entre 11 y 19 durante el tiempo de vida de esta especie. Sin embargo, hay que considerar que en este trabajo la longevidad de *D. magna* fue de 12 días, y esta especie precisamente se caracteriza por su gran longevidad (entre 12 y 35 días a 25 °C; y entre 40 y 75 días a 10 °C, de acuerdo con Hanski & Ranta en 1983) y tamaño que le confieren una alta fecundidad además de la mayor duración de su ciclo de vida; de modo, que las condiciones de este trabajo podrían haber limitado la reproducción de esta especie.

De manera general, Sánchez (2006), menciona que los daphnidos pueden llegar a tener hasta un número de desoves entre 17 y 20 a lo largo de toda su vida. Consecuentemente especies de mayor tamaño generalmente son capaces de tener desoves mucho más grandes que especies pequeñas (Hwang et al., 2009), y especies que producen huevos relativamente más grandes y maduran tempranamente aparentemente corren el riesgo de tener corta duración de vida y producir pocos desoves (Lynch, 1980).

Las especies que mantienen altas tasas de crecimiento a través de su vida continúan incrementando en tamaño del desove conforme crecen. Estas especies incrementan su habilidad para acumular energía para crecimiento y reproducción tanto como crecen más (Lynch, 1980).

La frecuencia reproductiva de *C. reticulata* durante el experimento, 25.74 horas, fue menor a la encontrada por Rodríguez *et al* (2003) en *M. Micrura* alimentada con dos microalgas en dos niveles de temperatura, a 20°C los valores fueron 43.61 y 41.56 horas con *A. falcatus* y *S. incrustatus*, respectivamente; y a 25°C se registraron tiempos de 27.22 y 26.22 horas con los mismos alimentos, respectivamente. Lo anterior, indica un efecto importante del nivel de la

temperatura sobre la frecuencia reproductiva de la especie evaluada, lo que a su vez explica el menor tiempo entre desoves encontrados en *C. reticulata* en este estudio, evidenciando la tendencia inversa, ya mencionada, de la temperatura sobre los parámetros reproductivos en algunas especies de cladóceros.

Prieto (2001), reporta en su trabajo para *Moinodaphnia* sp un tiempo de renovación de desove igual a 24 horas similar al de *C. reticulata* pero superior al *D. magna*, en la cual se obtuvo una duración de 29.836 horas. Esta diferencia en el tiempo de renovación, puede estar determinada por las especies y/o las condiciones de manejo en cada caso destacando como principales factores, la temperatura, calidad y cantidad de alimento.

Por otra parte, Lurling *et al.* (1997) reporta mayores valores de intervalos entre desoves en *D. magna* y *D. cucullata*, en comparación a los obtenidos en este trabajo, ya que los valores oscilaron entre 4 y 4.1 días en *D. magna* y entre 2.6 y 3.3 días en *D. cucullata*, cuando fueron mantenidas a 22 °C y alimentadas con formas unicelulares y coloniales de *S. acutus*. Igualmente, Anderson & Jenkins (1942) obtuvieron un tiempo de renovación del desove de 72 horas (3 días) en *D. magna* mantenida a 25°C en un medio de cultivo compuesto por una mezcla de estiércol y suelo. Estas diferencias pueden ser atribuidas principalmente a las diferencias en la temperatura y al efecto del alimento, específicamente las formas coloniales que limitaron la alimentación de los cladóceros.

6.6 SUPERVIVENCIA

En *C. reticulata* solo se registró mortalidad hasta después de los días octavo y noveno, y a partir del día 11 la supervivencia comenzó a disminuir gradualmente hasta la muerte de todos los organismos el día 15. Estos resultados, son similares a los de Ventura (2008) en *C. rigaudi* cultivada 20 °C y alimentada con tres tipos de microalgas, al registrarse mortalidad hasta después del noveno día, disminuyendo gradualmente desde el décimo día; sin embargo, la longevidad de esta especie fue mayor. A 25°C Ventura (2008),



reporta que la mortalidad de *C. rigaudi* inicia entre el cuarto días y se prologa entre los 34 y 51 días.

Por su parte, Anderson & Jenkins (1942) encontraron que la curva de supervivencia de *D. magna* mantenida a 25°C utilizando como medio de cultivo una mezcla de estiércol y suelo es de cero aproximadamente hasta el día 25, disminuyendo el 50% de la población luego de 34 días de cultivo. De forma general, en esta especie se ha reportado mayor duración de vida en temperaturas más bajas o subtropicales comparadas con las registradas durante este estudio.

La corta duración de la vida de las especies evaluadas, sobre todo *D. magna*, podría estar relacionada con la disponibilidad y/o calidad del alimento tal y como lo señala Lynch (1992), quien encontró dramáticos incrementos de la mortalidad de *C. quadrangula* y *D. ambigua* cuando la disponibilidad del alimento declina. Igualmente Lynch (1989) encontró esta misma tendencia en *D. pulex*. En *C. quadrangula* las probabilidades de supervivencia disminuyen desde 0.88 hasta 0.27, en *D. ambigua* desde 0.93 hasta 0.16 y en *D. pulex* desde 1 hasta 0.57 en concentraciones de carbón en el alimento desde 3.08 y 0.015 ug/ml, respectivamente en las tres especies (Lynch, 1989, 1992).

7. CONCLUSIONES

Las historias de vida de *Daphnia magna* y *Ceriodaphnia reticulata* presentaron diferencias en los parámetros poblacionales en condiciones de laboratorio, siendo mejor el desempeño reproductivo y del crecimiento de *C. reticulata*; la cual adicionalmente mostró gran capacidad de resistencia a la manipulación, características que la hacen una especie apta para desarrollar métodos de cultivo a gran escala, con gran potencial para ser usada como alimento vivo en acuicultura tropical.

El método empleado en el manejo y mantenimiento de las especies en condiciones de laboratorio favorece el comportamiento reproductivo y el crecimiento de *Ceriodaphnia reticulata*, posibilitando su aplicación por los piscicultores del departamento de Sucre, Colombia, como una estrategia práctica y viable para la obtención de una dieta viva que amplíe la disponibilidad de estrategias de alimentación con partículas de pequeño tamaño que puedan ser empleadas en los procesos de larvicultura en sus granjas piscícolas.

D. magna presentó menor crecimiento y menor fecundidad que *C. reticulata*; sin embargo, ambas especies por su ciclo de vida simple y corto, y principalmente por su tamaño y rápido crecimiento tienen potencial para ser utilizadas como fuente de alimento vivo en el manejo de la primera alimentación de postlarvas de peces como *Prochilodus magdalenae*, *Brycon sinuensis* y *Colossoma macropomun*, principales peces de la región, que poseen una abertura bucal máxima entre 650 y 1300 μm , que posibilita el consumo de estos organismos zooplanctónicos.

8. REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS

1. AJEEL, S & ABDUL, I. 2006. Growth of *Daphnia magna* (CRUSTACEA: CLADOCERA) under different diet conditions. *Marina Mesopotámica*, 21(2):225-235pp.
2. AMARASINGHE, B; BOERSMA, M & VIJVERBERG, J.1997. The effect of temperature, and food quantity and quality on the growth and development rates in laboratory-cultured copepods and cladocerans from a Sri Lankan reservoir. *Hydrobiologia*, 350:131-144pp.
3. ANDERSON, B & JENKINS, J. 1942. A time study of events in the life span of *Daphnia magna*. *The Biological Bulletin*, 83: 260-272pp.
4. ARBACIAUSKAS, K & LAMPERT, W. 2003. Seasonal adaptation of ex-ephippion and parthenogenetic offspring of *Daphnia magna*: differences in life history and physiology. *Functional Ecology*, 17: 431-437pp.
5. ASCON, G. 1990. Cultivo masivo de rotíferos y cladoceros para la crianza de larvas de peces del genero *Colossoma* en estanques de cemento. *Folia Amazonica*, 2:131-138pp.
6. ATENCIO, V; PERTUZ, V; PÉREZ, F; ORTIZ, R; PARDO, S. 2010. Manejo de la primera alimentación de dorada *Brycon sinuensis* ofreciendo larvas de bocachico *Prochilodus magdalenae*. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, 23:317-324pp.
7. ATENCIO, V & ZANIBONI, E. 2006. El canibalismo en la larvicultura de peces. *Revista Medicina Veterinaria y Zootecnia*, Universidad de Córdoba, 11Supl(1):9-9pp.
8. ATENCIO, V. 2003. Producción de alevinos de peces migratorios continentales en Colombia. II Congreso Iberoamericano Virtual de Acuicultura. 263-270 pp. Disponible en: <http://www.civa2003.org>.
9. ATENCIO, V; KERGUÉLÉN, E; WADNIPAR, L & NARVÁEZ, A. 2003.

Manejo de la primera alimentación del bocachico (*Prochilodus magdalenae*). Revista Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad de Córdoba, 8(1):254-260pp.

10. ATENCIO, V; ZANIBONI, E; PARDO, S & ARIAS, A. 2003. Influência da primeira alimentação na larvicultura e alevinagem do yamú *Brycon siebenthalae* (Characidae). Acta Scientiarum, 25(1):61-72pp.
11. ATIENZA, D; SAIZ, E; SKOVGAARD, A; TREPAT, I & CALBET, A. 2008. Life history and population dynamics of the marine cladoceran *Penilia avirostris* (Branchiopoda: Cladocera) in the Catalan Sea (NW Mediterranean). Journal of Plankton Research, 30(4): 345-357pp.
12. BARROS, S. 2004. Alimentación de *Astyanax abramis* (Characiformes: Characidae) en el Embalse Cabra Corral, Salta, Noroeste de Argentina. Revista AquaTIC, 20:88-96pp.
13. BEATRICI, A. 2001. Avaliação da fertilidade e sensibilidade de *Daphnia similis* (CRUSTACEA, CLADOCERA) submetida a três diferentes dietas. Curso de Bachelerado (Bacharel em Ciências Biológicas, Ênfase Ambiental). Instituto de Biociências da Universidade Federal do Rio Grande do Sul. Área de Concentração em Ecologia.
14. BECKER, C & BOERSMA, M 2007. Effects of essential fatty acids on the reproduction of a generalist herbivore. Journal of Plankton Research, 29(5):463-470pp.
15. BECKER, C & BOERSMA, M. 2005. Differential effects of phosphorus and fatty acids on *Daphnia magna* growth and reproduction. Limnology and Oceanography, 50(1):388-397pp.
16. BEDNARSKA, A. 2006. Adaptive changes in morphology of *Daphnia* filter appendages in response to food stress. Polish Journal of Ecology, 54(4): 663-668pp.



17. BERNOT, R; DODDS, W; QUIST, M & GUY, C. 2006. Temperature and kairomone induced life history plasticity in coexisting *Daphnia*. *Aquatic Ecology*, 40:361-372pp.
18. BOERSMA, M & KREUTZER, C. 2002. Life at the edge: is food quality really of minor importance at low quantities?. *Ecology*, 83(9):2552-2561pp.
19. BOERSMA, M; DE MEESTER, L & SPAAK, P. 1999. Environmental stress and local adaptation in *Daphnia magna*. *Limnology and Oceanography*, 44(2):393-402pp.
20. BOUVY, M; PAGANO, M; M'BOUP, M; GOT, P & TROUSSELLIER, M. 2006. Functional structure of microbial food web in the Senegal River Estuary (West Africa): impact of metazooplankton. *Journal of Plankton Research*, 28(2):195-207pp.
21. BRITO, D; MILANI, N & PEREIRA, G. 2006. Tasa de filtración e ingestión de *Simocephalus vetulus* (Müller, 1776) (CRUSTACEA: CLADOCERA) alimentado con *Selenastrum capricornutum* (Printz, 1914) y *Chlorella vulgaris* (Beijerinck, 1890). *Interciencia*, 31(10):753-757pp.
22. BURNS, C. 1968. The relationship between body size of filterfeeding Cladocera and the maximum size of particle ingested. *Limnology and Oceanography*, 13(4):675-678pp.
23. CARABALLO, P; SANCHEZ, A; FORSBERG, B & LEITE, R. 2011. Crescimento populacional e análise isotópica de *Diaphanosoma spinolosum* e *Ceriodaphnia cornuta* (Crustacea: Cladocera), alimentadas com diferentes frações de seston natural. *Acta Scientiarum*, 33(1):11-19pp.
24. CARABALLO, P. 1992. Historia e dinâmica populacional de *Daphnia gessneri* e *Ceriodaphnia cornuta* (Crustacea - Cladocera) no lago Calado, Amazonas. Tesis de Maestría (Maestro en Ciencias Biológicas).

Instituto Nacional de Pesquisas da Amazonia. Fundação Universidade do Amazonas. Área de Concentração em Biología de Água Doce e Pesca Interior.

25. CASTIGLIONI, M; COLLINS, Pablo & PAGGI, José. 2008. Ciclomorfosis inducida por detergente en *Daphnia magna*. Revista de la Facultad de Bioquímica y Ciencias Biológicas de la Universidad Nacional del Litoral, 12:137-148pp.
26. CARTER, M; VEGA, C & JILIBERTO, R. 2008. Non-lethal effects of invertebrate predators on *Daphnia*: morphological and life-history consequences of water mite kairomone. *Freshwater Biology*, 53, 1857-1867pp.
27. CERESOLI, N & GAGNETEN, A. 2003. Efectos del efluente de curtiembre sobre *Ceriodaphnia dubia* (Crustacea, Cladocera) en condiciones experimentales. *Interciencia*, 28(8):469-475pp.
28. CHAPARRO, D; FERNANDEZ, R; NANDINI, S & SARMA, S. 2010. Food concentration and temperature effects on the demography of *Latonopsis cf. australis* Sars (Cladocera: Sididae). *Hydrobiologia*, 643:55-62pp.
29. CHOUERI, R; MELAO, M; LOMBARDI, A y VIEIRA, A. 2007. Effects of cyanobacterium exopolysaccharides on life-history of *Ceriodaphnia cornuta*. *Journal of Plankton Research*, 29(4): 339-345pp.
30. CHUAN, L; DHERTB, P & SORGELOOS, P. 2003. Recent developments in the application of live feeds in the freshwater ornamental fish culture. *Aquaculture* 227:319-331pp.
31. CIVERA, A & MOYANO, F. 2004. Nutrición y alimentación de larvas de peces marinos. En: Cruz, L; Ricque, D; Tapia, M; Nieto, M; Villarreal, D; Scholz, U & González, M (Eds). VII memorias del VII simposium internacional de nutrición acuícola. Hermosillo, Sonora, México. 1-87pp.



32. CONCEICAO, L; YUFERA, M, MAKRIDIS, P; MORAIS, S & DINIS, M. 2010. Live feeds for early stages of fish rearing. *Aquaculture Research*, 41:613-640pp.
33. CONDE, J; RAMOS, E & MORALES, R. 2004. El zooplancton como integrante de la estructura trófica de los ecosistemas lenticos. *Ecosistemas*, 13(2):23-29pp.
34. CZECZUGA, B & KOZLOWSKA; M. 2002, Fertility of *Eudiaptomus*, *Bosmina* and *Daphnia* (Crustacea) representatives in lakes of varied trophic states in the Suwalki District. *Polish Journal of Environmental Studies*, 11(1):23-3pp.
35. DAVID, CARLOS; LENIS, GUSTAVO; CASTAÑEDA, GERMÁN; LOPERA, ANDRÉS & RESTREPO, LUIS. 2011. La dieta usada en la primera alimentación afecta la ganancia de peso y longitud total de larvas de cachama blanca (*Piaractus brachypomus*). *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, 24:48-53pp.
36. DAWIDOWICZ, P, PREDKI, P & PIETRZAK, B. 2010. Shortened lifespan: another cost of fish-predator avoidance in cladocerans?. *Hydrobiologia*, 643:27-32pp.
37. DENG, D & XIEA, P. 2003. Effect of food and temperature on the growth and development of *Moina irrasa* (Cladocera: Moinidae). *Journal of Freshwater Ecology*, 18(4):503-513pp.
38. DÍAZ, J; CRUZ, N; MARCIALES, L; MEDINA, V; CRUZ, P. 2009. Efectos de la densidad de siembra y disponibilidad de alimento sobre el desarrollo y sobrevivencia de larvas de *Pseudoplatystoma fasciatum*. *Orinoquia*, 13(1):21-30pp.
39. DOLE, M; GALASSI, D; MARMONIER, P & CREUZE, M. 2000. The biology and ecology of lotic microcrustaceans. *Freshwater biology*,

44:63-91pp.

40. EBERT, D, 1997. The evolution and genetics of maturation in *Daphnia*. En Curtis, Lively. (Ed.) Evolutionary ecology of freshwater animals – Concepts and case studies. Germany, 8:150-263P.
41. ESPINOSA, F; MARTINEZ, F & RAMÍREZ, R. 1992. Tasa de filtración y cultivo de *Moina macrocopa* (Crustacea: Cladocera) alimentada con *Scenedesmus incrassatulus* (Chlorophyceae) y estiércol vacuno digerido. Anales del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, 19(2):137-142pp.
42. FARIA, A; HAYASHI, C & SOARES, C. 2001. Predação de larvas de pacu (*Piaractus mesopotamicus*, Holmberg) por copépodes ciclopóides (*Mesocyclops longisetus*, Thiébaud) em diferentes densidades e ambientes e com diferentes contrastes visuais. Acta Scientiarum, 23(2):497-502pp.
43. FERRÃO, A; ARCIFA, M & FILETO, C. 2005. Influence of seston quantity and quality on growth of tropical cladocerans. Brazilian Journal of Biology, 65(1):77-89pp.
44. FERRÃO, A; ARCIFA, M & FILETO, C. 2003. Resource limitation and food quality for cladocerans in a tropical Brazilian lake. Hydrobiologia, 491:201-210pp.
45. FERRÃO, A; FILETO, C; LOPES, N & ARCIFA, M. 2003. Effects of essential fatty acids and N and P-limited algae on the growth rate of tropical cladocerans. Freshwater Biology, (48):759-767pp.
46. FILETO, C; ARCIFA, M; MARCHETTI, J; TURATI, I & LOPES, N. 2007. Influence of biochemical, mineral and morphological features of natural food on tropical cladocerans. Aquatic Ecology, 41(4):557-568pp.
47. FILETO, C; ARCIFA, M; FERRÃO, A & SILVA, L. 2004. Influence of phytoplankton fractions on growth and reproduction of tropical

cladocerans. *Aquatic Ecology* 38:503-514pp.

48. FONSECA, A & ROCHA, O. 2004. The life-cycle of *Ceriodaphnia silvestrii* Daday, 1902, a neotropical endemic species (Crustacea - Cladocera - Daphnidae). *Acta Limnologica Brasiliensa*, 16(4):319-328pp.
49. FORRÓ, L; KOROVCHINSKY, N; KOTOV, A & PETRUSEK, A. 2008. Global diversity of cladocerans (Cladocera; Crustacea) in freshwater. *Hydrobiologia*, 595:177-184pp.
50. FREITAS, G; CRISPIM, M & HERNÁNDEZ, M. 2007. Changes in life-history parameters of cladoceran *Ceriodaphnia cornuta* (Sars, 1886) in the presence of *Chaoborus* larvae. *Acta Limnologica Brasilensia*, 19(3): 295-303pp.
51. GAMA, JOSE; HUIDOBRO, MARIA; SARMA, S & NANDINI, S. 2011. Somatic and population growth responses of *Ceriodaphnia dubia* and *Daphnia pulex* (Cladocera) to changes in food (*Chlorella vulgaris*) level and temperature. *Journal of Environmental Biology*, 32:489-495pp.
52. GILLOOLY, J & DODSON, S. 2000. Latitudinal patterns in the size distribution and seasonal dynamics of new world, freshwater cladocerans. *Limnology and Oceanography*, 45(1):22-30pp.
53. GISBERT, E; CARDONA, L & CASTELLO, F. 1995. Alimentación de los alevines de mugílidos en el delta del Ebro. *Misc. Zool*, 18:145-151pp.
54. GLIWICZ, M; SZYMANSKA, E & WRZOSEK, D. 2010. Body size distribution in *Daphnia* populations as an effect of prey selectivity by planktivorous fish. *Hydrobiologia*, 643:5-19pp.
55. GONÇALVES DE BARROS, P. 2001. Efeitos tóxicos de cianobactérias em cladóceros. Tesis doctoral (Doctor en Biología). Universidade do Porto. Faculdade de Ciências. Departamento de Zoologia e Antropologia.



56. HARDY, E & DUNCAN, A. 1994. Food concentration and temperature effects on life cycle characteristics of tropical Cladocera (*Daphnia gessneri* Herbst, *Diaphanosoma sarsi* Richard, *Moina reticulata* Daday). I. Development time. *Acta Amazonica*, 24(1/2):119-134pp.
57. HANSKI, I & RANTA, E. 1983. Coexistence in a patchy environment: Three species of *Daphnia* in Rock Pools. *Journal of Animal Ecology*, 52(1):263-279pp.
58. HE, Z; QIN, J; WANG, Y; JIANG, H & WEN, Z. 2001. Biology of *Moina mongolica* (Moinidae, Cladocera) and perspective as live food for marine fish larvae: review. *Hydrobiologia*, 457: 25-37pp.
59. HWANG, J; KUMAR, R & KUO, C. 2009. Impacts of predation by the copepod, *Mesocyclops pehpeiensis*, on life table demographics and population dynamics of four cladoceran species: a comparative laboratory study. *Zoological Studies*, 48(6):738-752pp.
60. ICA & UNISUCRE, 2007. Diagnóstico piscícola del departamento de Sucre. Trabajo de Grado - Sucre, Colombia. Universidad de Sucre.
61. INNES, D. 1997. Sexual reproduction of *Daphnia pulex* in a temporary habitat. *Oecologia*, 111:53-60pp.
62. JIMÉNEZ, D; ROSAS, J; VELÁSQUEZ, A; MILLAN, J & CABRERA, T. 2003. Crecimiento poblacional y algunos aspectos biológicos del cladóceros *Moina macrocopa* (Straus, 1820) (Branchiopoda, Anomopoda), alimentado con tres dietas en tres salinidades diferentes. *Ciencia*, 11(1):22-30pp.
63. KEPPELER, E & HARDY, E. 2002. Estimativa do tamanho das fêmeas com ovos de *Moina minuta* Hansen, 1899 (Cladocera, Crustacea) no lago Amapá, Rio Branco, Estado do Acre, Brasil. *Acta Scientiarum*, 24(2):321-328pp.
64. LAVENS, P & SORGELOOS, P. 1996. Manual on the production and use

- of life food for aquaculture. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación – FAO - Fisheries Technical Paper No. 361. Rome, Italia. 295P.
65. LYNCH, M. 1992. The life history consequences of resource depression in *Ceriodaphnia quadrangula* and *Daphnia ambigua*. *Ecology*, 73(5):620-1629pp.
66. LYNCH, M. 1989. The life history consequences of resource depression in *Daphnia Pulex*. *Ecology*, 70(1):246-256pp.
67. LYNCH, M. 1980. The evolution of cladoceran life histories. *The Quarterly Review of Biology*, 55(1):23-42pp.
68. LYNCH, M. 1978. Complex interactions between natural coexploiters-- *Daphnia* and *Ceriodaphnia*. *Ecology*, 59(3):552-564pp.
69. LUNA, J; VARGAS, Z. & FIGUEROA, J. 2010. Alimento vivo como alternativa en la dieta de larvas y juveniles de *Pterophyllum scalare* (Lichtenstein, 1823), *Avances en Investigación Agropecuaria* 14(3):63-72pp.
70. LUNA, J & FIGUEROA, J. 2003. Crecimiento de juveniles de la Mojarra Criolla *Cichlasoma istlanum* (Pisces:Cichlidae): alimento vivo versus alimento comercial. Disponible en: <http://www.civa2003.org>
71. LURLING, M; DE LANGE, H & VAN DONK, E. 1997. Changes in food quality of the green alga *Scenedesmus* induced of *Daphnia* infochemicals: biochemical composition and morphology. *Freshwater Biology*, 38: 619-628pp.
72. MACEDO, C & PINTO, R. 2001. Nutritional status response of *Daphnia laevis* and *Moina micrura* from a tropical reservoir to different algal diets: *Scenedesmus quadricauda* and *Ankistrodesmus gracilis*. *Brazilian Journal of Biology*, 61(4):555-562pp.



73. MARAZZO, A & VALENTIN, J. 2004. Reproductive aspects of marine cladocerans *Penilia avirostris* and *Pseudevadne tergestina* (Crustacea, Branchiopoda) in the outer part of Guanabara Bay. *Brazilian Journal of Biology*, 64(3a):543-549pp.
74. MARCIALES, L; DÍAZ, J; MEDINA, V & CRUZ, P. 2010. Evaluación del crecimiento y sobrevivencia bagre rayado *Pseudoplatystoma fasciatum* (Linneaus, 1766) alimentadas con alimento vivo natural y enriquecido con ácidos grasos. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, 23(3):308-316pp.
75. MARTÍNEZ, F & VENTURA, C. 2011. Population dynamics of the tropical cladoceran *Ceriodaphnia rigaudi* Richard, 1894 (Crustacea: Anomopoda). Effect of food type and temperatura. *Journal of Environmental Biology*, 32:513-521pp.
76. MARTÍNEZ, G & MONTECINO, V. 2000. Competencia en Cladocera: Implicancias de la sobreposición en el uso de recursos tróficos. *Revista Chilena de Historia Natural*, 73:787-795pp.
77. MARTÍNEZ, G. 1999. Estrategias de alimentación de tres especies del zooplancton límnic (Cladocera). *Revista Chilena de Historia Natural*, 72:671-676pp.
78. MARTÍNEZ, L; MARTÍNEZ, M; LÓPEZ, J; CAMPAÑA, A; MIRANDA, A; BALLESTER, E & PORCHAS, M. 2010. Alimento natural en acuicultura: una revisión actualizada. En: Cruz, L; Ricque, D; Tapia, M; Nieto, M; Villarreal, D; Gamboa, J. (Eds), *Avances en Nutrición Acuícola X - Memorias del X Simposio Internacional de Nutrición Acuícola*, San Nicolás de los Garza, N. L., México. 668-699pp.
79. Mc KEE, D & EBERT, D. 1996. The effect of temperature on maturation threshold body-length in *Daphnia magna*. *Oecología*, 108:627-630pp.
80. MELÃO, M & ROCHA, O. 2006. Life history, population dynamics, standing biomass and production of *Bosminopsis deitersi* (Cladocera) in

a shallow tropical reservoir. *Acta Limnologica Brasiliensia*, 18(4):433-450pp.

81. MELAO, M. 1999 Desenvolvimento e aspectos reprodutivos de cladóceros e copépodos de águas continentais brasileiras. En Pompêo, M. L. M. (Ed.) *Perspectivas na Limnologia do Brasil*. 1 ed. São Luís, MA, Brasil, v. 1, p. 45-57.
82. MENOSSEI Olívia, TAKATA Rodrigo, AMAYA María, FREITAS Thiago, YÚFERA Manuel, PORTELLA Maria. 2012. Crescimento e estruturas do sistema digestório de larvas de pacu alimentadas com dieta microencapsulada produzida experimentalmente. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 41(1):1-10pp.
83. MERCADO, I & GOMEZ, R. 2005. Historia de vida de *Moina reticulata* y *Diaphanosoma birgei* (CRUATACEA-CLADOCERA), provenientes del Complejo lagunar de caimito (Sucre), en condiciones de laboratorio. *Revista de la Asociación Colombiana de Ciencias Biológicas: Memorias XL Congreso Nacional de Ciencias Biológicas*, C:407, pag 434.
84. MIKULSKI, A & PIJANOWSKA, J. 2010. When and how can *Daphnia* prepare their offspring for the threat of predation?. *Hydrobiologia*, 643:21-26pp.
85. MUGRABE, G; BARROS, S.; MARAZZO, A; VALENTIN, J. 2007. Hatching rates of resting eggs of 'Cladocera' (Crustacea; Branchiopoda) at a tropical bay, Brazil. *Brazilian Journal of Biology*, 67(3):527-530pp.
86. NAVARRO, L & REJAS, D. 2009. Potencial de cuatro especies nativas de zooplancton para la biomanipulación de lagunas eutróficas del valle de Cochabamba, Bolivia. *Revista Boliviana de Ecología y Conservación Ambiental*, 25:1-9pp.
87. NOGUEZ S & OSÓRIO, J. 2004. Alimentação de alevinos de peixe-rei (*Odontesthes bonariensis*) com dietas naturais e artificiais. *Ciencia Rural*, 34(4):1203-1206pp.

88. OBRESHKOVE, V & FRASER, A. 1940. Growth and differentiation of *Daphnia magna* eggs in vitro. *Biological Bulletin*, 78(3):428-436pp.
89. OCAMPO, L; BOTERO, M & RESTREPO, L. 2010. Evaluación del crecimiento de un cultivo de *Daphnia magna* alimentado con *Saccharomyces cerevisiae* y un enriquecimiento con avena de soya. *Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias*, 23(1):78-85pp.
90. ORTEGA, A & REYES, H. Cultivo de organismos acuáticos parte 1. Crecimiento poblacional de *Daphnia magna* Strauss bajo condiciones de cultivo.
91. ORTEGA, A & REYES, H. Cultivo de organismos acuáticos parte III. Producción de neonatos y mortalidad de *Daphnia magna* Strauss bajo condiciones de laboratorio.
92. OSCOZ, J., F. CAMPOS & ESCALA, M. 2003. Alimentación del gobio (*Gobio gobio* (L., 1758)) en el río Larraun (Navarra, N. España). *Limnetica*, 22(3-4):77-84pp.
93. PAGANO, M. 2008. Feeding of tropical cladocerans (*Moina micrura*, *Diaphanosoma excisum*) and rotifer (*Brachionus calyciflorus*) on natural phytoplankton: effect of phytoplankton size-structure. *Journal of Plankton Research*, 30(4):401-414pp.
94. PAGGI, J. 2004. Importancia de la fauna "Cladóceros" (Crustácea: Branchiopoda) del litoral Argentino. Instituto Superior de Correlación Geológica, Universidad Nacional de Tucumán, 12:239-246pp.
95. PANOV, V; KRYLOV, P & RICCARDI, N. 2004. Role of diapause in dispersal and invasion success by aquatic invertebrates. *Journal Limnology*, 63(Supl 1):56-69pp.
96. PEDREIRA, M; DOS SANTOS, J; SAMPAIO, E; PEREIRA, F & SILVA, J. 2008. Efeito do tamanho da presa e do acréscimo de ração na



- larvicultura de pacamã. Revista Brasileira de Zootecnia, 37(7):1144-1150pp.
97. PEDROZO, C & BOHRER, M. 2003. Effects of culture médium and food quantity on the growth, fecundity and longevity of the cladoceran *Daphnia similis* Claus. Acta Limnologica Brasiliensa, 15(2):43-49pp.
98. PERÉZ, M. 1990. Potencial reproductor del cladócero planctónico *Evadne nordmanni* Loven (Crustacea, Branchiopoda) en las aguas costeras del Cantábrico Central. Ciencias Naturales, 41:95-100pp.
99. PIJANOWSKA, J & STOLPE, G. 1996. Summer diapause in *Daphnia* as a reaction to the presence of fish. Journal of Plankton Research, 18(8):1407-1412pp.
100. PIETRZAK, B; BEDNARSKA, A & GRZESIUK, M. 2010. Longevity of *Daphnia magna* males and females. Hydrobiologia, 643:71-75pp.
101. PIETRZAK, B; GRZESIUK, M & BEDNARSKA, A. 2010. Food quantity shapes life history and survival strategies in *Daphnia magna* (Cladocera). Hydrobiologia, 643:51-54pp.
102. PRIETO, M & ATENCIO, V. 2008. Zooplancton en la larvicultura de peces neotropicales. Revista Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad de Córdoba, 13(2):1415-1425pp.
103. PRIETO, M; DE LA CRUZ, L & MORALES, M. 2006. Cultivo experimental del cladócero *Moina* sp alimentado con *Ankistrodesmus* sp y *Saccharomyces cereviseae*. Revista Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad de Córdoba, 11(1):705-714pp.
104. PRIETO, M; VIEIRA, P; FERREIRA DE MORAES, G; OKAMURA, D & GUEDES DE ARAÚJO, F. 2006. Tipo de alimento, sobrevivência e desempenho inicial de pós-larvas de pacu (*Piaractus mesopotamicus*). Ciência e Agrotecnologia, 30(5):1002-1007pp.

105. PRIETO, M; CASTAÑO, F; SIERRA, J; LOGATO, P & BOTERO, J. 2006. Alimento vivo en la larvicultura de peces marinos: copépodos y mesocosmos, Revista Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad de Córdoba 11Supl(1):30-36pp.
106. PRIETO, M. 2001. Aspectos reproductivos del cladóceros *Moinodaphnia* sp en condiciones de laboratorio. Revista Medicina Veterinaria y Zootecnia, Universidad de Córdoba, 6(2):102-110pp.
107. RAMÍREZ, J; OTERO, A; CORREDOR, W; MEDINA, V; CRUZ, P & VELASCO, Y. 2010. Utilización de organismos vivos como primera alimentación de larvas de yaque (*Leiarius marmoratus*) bajo condiciones de laboratorio. Orinoquia, 14(1):45-58pp.
108. RENNELLA, A & QUIRÓS, R. 2002. Relations between planktivorous fish and zooplankton in two very shallow lakes of the Pampa Plain. Verh. Internat. Verein. Limnol., 28:1-5pp.
109. RIVERA, C & BOTERO, M. 2009. Alimento vivo enriquecido con ácidos grasos para el desarrollo larvario de peces. Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias, 22:607-618pp.
110. ROBINSON, S & KLAINE, S. 2008. Response of *Daphnia magna* to episodic exposures of several types of suspended clay. Disponible en: http://www.clemson.edu/restoration/events/past_events/sc_water_resources/t2_proceedings_presentations/t2_zip/robinson.pdf.
111. ROCHA, O & SIPAUBA, L. 1994. Cultivo em larga escala de organismos planctonicos para alimentacao de larvas e alevinos de peixes: II organismos zooplanctonicos. Biotemas, 7(1 y 2):94-109pp.
112. RODRÍGUEZ, J; VILLASEÑOR, R & MARTÍNEZ, F. 2003. Efecto de la temperatura y tipo de alimento en el cultivo de *Moina micrura* (Kurz, 1874) (Anomopoda: Moinidae) en condiciones de laboratorio. Hidrobiológica, 13(3):239-246pp.

113. ROMERO, T. 2009. Desarrollo de *Moina* sp en condiciones de laboratorio alimentada con microalgas cultivadas en residuales pesqueros. Revista Electrónica de veterinaria, 10(4). Disponible en: <http://www.veterinaria.org/revistas/redvet/n040409.html>
114. ROMERO, T; CASTELLANOS, J; TORRES, A; CLARO, M & LOPEZ, R. 2009. Balance de la producción de *Chlorella* sp y *Moina* sp en la UEB PISPAVÓN, Villa Clara, Cuba. Revista Electrónica de veterinaria, 10(4). Disponible en <http://www.veterinaria.org/revistas/redvet/n040409.html>
115. ROSELLI, I. 2008. The influence of predator detection on life history strategies in *Ceriodaphnia reticulata* (Cladocera: Daphniidae). Tesis de Maestría (Maestro en Ciencias). Eastern New Mexico University.
116. RUALES, C; ZAPATA, B & VÁSQUEZ, W. 2009. Efectos de la primera alimentación en larvas de *Rhamdia* sobre la ganancia de peso y longitud. Revista Lasallista de Investigación, 6(2):7-13PP.
117. SAGRATZKI, B; RABELLO, D; PEREIRA, M; ROUBACH, R; MOREIRA, A; LEÃO, F & AKIFUMI, E. 2003. Uso de alimento vivo como dieta inicial no treinamento alimentar de juvenis de pirarucu. Pesquisa Agropecuária Brasileira, 38(8):1011-1015pp.
118. SÁNCHEZ, M. 2006. Alteraciones fisiológicas como consecuencia de la exposición a plaguicidas en sucesivas generaciones de *Daphnia magna*. Tesis doctoral (Doctor en Ciencias Biológicas). Universidad de Valencia. Facultad de Ciencias Biológicas. Área de Biología Funcional y Antropología Física.
119. SANTOS, M; MELAO, M & LOMBARDI, A. 2006. Life history characteristics and production of *Ceriodaphnia silvestrii* Daday (Crustacea, Cladocera) under different experimental conditions. Acta Limnologica Brasiliensa, 18(2):199-212pp.



120. SANTOS, M; ROCHA, O & MATSUMURA, T. 2006. Aspects of the life cycle of *Chydorus pubescens* Sars, 1901 (Cladocera, Chydoridae). *Acta Limnologica Brasiliensa*, 18(3):305-310pp.
121. SAVA, S & ERDOĞAN, Ö. 2006. The effect of food (*Scenedesmus acuminatus* (von Lagerheim R. H. Chodat) densities and temperature on the population growth of the Cladoceran *Ceriodaphnia quadrangula* (O. F. Muller, 1785). *Journal of Fisheries & Aquatic Sciences*, 23(1-2):113-116pp.
122. SERPE, F; LARRAZABAL, M. and SANTOS, P. 2009. Effects of a vertebrate predator (*Poecilia reticulata*) presence on *Ceriodaphnia cornuta* (Cladocera: Crustacea) in laboratory conditions. *Acta Limnologica Brasiliensa*, 21(4):399-408pp.
123. SHUBA, T & COSTA, R. 1972. Development and Growth of *Ceriodaphnia reticulata* Embryos. *Transactions of the American Microscopical Society*, 91(3):429-435pp.
124. SIEHOFF, S; HAMMERS, M; STRAUSS, T; RATTE, Hans. 2009. Periphyton as alternative food source for the filter-feeding cladoceran *Daphnia magna*. *Freshwater Biology*.54:15–23pp.
125. SIPAÚBA, L; ALVAREZ E & BRAGA, F. 2008. Water quality and zooplankton in tanks with larvae of *Brycon Orbignyanus* (Valenciennes, 1949). *Brazilian Journal of Biology*, 68(1):77-86pp.
126. SIPAUBA, L & ROCHA, O. 2003. Producao de placton (Fitoplancton e zooplancton) para alimentaçãõ do organismos aquáticos. Editorial São Carlos RiMa. Brasil. 106P.
127. SIPAUBA, L & BACHION, M. 2002. Population growth and development of two species of cladocera, *Moina micrura* and *Diaphanosoma birgei* in laboratory. *Brazilian Journal of Biology*, 62(4a):701-711pp.

128. SIPAUBA, L. H. 1993. Análise da seletividade alimentar em larvas de tambaqui (*Colossoma macropomun*) e Tambaqu (Híbrido Pacu – *Piaractus mesopotamicus*) sobre os organismos zooplanctônicos. *Acta Limnologica Brasiliensa*, 4:114-132pp.
129. SLUSARCZYK, M. 1997. Impact of fish predation on a small-bodied cladoceran: limitation or stimulation?. *Hydrobiologia*, 215-221pp.
130. SLUSARCZYK, M. 1995. Predator – induced diapause in *Daphnia*. *Ecology*, 76(3):1008-1013pp.
131. SOARES, C; HAYASHI, C & REIDEL, A. 2003. Predação de pós-larvas de curimba (*Prochilodus lineatus*, Valenciennes, 1836) por larvas de Odonata (*Pantala*, Fabricius, 1798) em diferentes tamanhos. *Acta Scientiarum*, 25(1):95-100pp.
132. TERRA, N & FEIDEN, I. 2003. Reproduction and survival of *Daphnia magna* Straus, 1820 (Crustacea:Cladocera) under different hardness conditions. *Acta Limnologica Brasiliensa*, 15 (2): 51-55pp.
133. TORRETERA, L & TACON, A. 1989. La producción de alimento vivo y su importancia en acuicultura. Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación - FAO, Brasilia, Brasil. 90P.
134. VALDÉS, J. 2006. La latencia en el zooplancton como herramienta para el estudio de los cambios ambientales recientes: Las lagunas de Sierra Nevada (Granada, España). *Acta Granatense*, 4(5): 77-84pp.
135. VENTURA, C. 2008. Biología reproductiva de *Ceriodaphnia rigaudi* Richard (1894) (Crustacea: Anomopoda) y efectos de su exposición a petróleo crudo. Tesis de Maestría (Maestro en Ciencias Quimicobiológicas). Instituto Politécnico Nacional. Escuela Nacional de Ciencias Biológicas de México D.F.

136. VILLALOBOS, M & GONZÁLEZ, E. 2006. Estudios sobre la biología y ecología de *Ceriodaphnia cornuta* Sars: Una revisión. *Interciencia*, 31(5):351-357pp.
137. VILLARROEL, J. 2004. Alteraciones fisiológicas en el crustáceo *Daphnia magna* por exposición a plaguicidas. Tesis doctoral (Doctor en Ciencias Biológicas). Universidad de Valencia. Facultad de Ciencias Biológicas. Área de Biología Funcional y Antropología Física.
138. ZARET, T. 1972. Predators, invisible prey, and the nature of polymorphism in the Cladocera (Class Crustacea). *Limnology and oceanography*, 17(2):171-184pp.



ANEXOS

TÉRMINOS Y DEFINICIONES

NEONATO: Cladóceros recién nacido, recién liberado de la cámara incubadora. El primer estadio del desarrollo o el primer estadio juvenil.

DESOLVE: Liberación de los huevos por la hembra de la cámara incubadora.

PRIMÍPARA: Primer estadio adulto de la hembra, o que está apta para la reproducción.

FECUNDIDAD TOTAL: Número de neonatos producidos por la hembra durante su vida, se expresa como número de huevos por hembra.

FECUNDIDAD MEDIA: Se expresa como el número de neonatos producidos por la hembra entre el número de días de vida.

LONGEVIDAD: Tiempo de vida de la hembra desde que el neonato es liberado al medio hasta que muere, se expresa en días.

DESARROLLO EMBRIONARIO: Es el tiempo transcurrido desde la postura de los huevos en la cámara incubadora hasta la liberación de los neonatos.

SESTON: Conjunto de partículas orgánicas o no, que se encuentran dispersas en la columna de agua.