

Alimentación de *Acanthocyclops robustus*: Un caso de canibalismo

J. García-Chicote *, C. Rojo y M.A. Rodrigo

Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología Evolutiva, Universidad de Valencia, Apartado Oficial 22085, 46071, Valencia.

* Corresponding author: jara.garcia@uv.es

ABSTRACT

Acanthocyclops robustus feeding: A case of cannibalism

Acanthocyclops robustus is a freshwater cyclopoid copepod that poses a complex life cycle and presents large differences between males and females, as well as between different growth stages. It has omnivorous and cannibal food habits, it can feed on many kinds of organisms like microalgae, rotifers, cladocerans, and even their own nauplii. In this study, the selective predation by the adult of this copepod on the two rotifers *Keratella cochlearis* and *Brachionus calyciflorus* was studied in the laboratory, using, monoculture or mixed diets, at different prey concentrations. The results show that *Brachionus* is positively selected by the copepod in mixed diets. Moreover, the cannibalism exerted by the adult copepod female on their own nauplii was analyzed. Two starting hypotheses on the cannibal behaviour of *A. robustus* were proposed: 1) the longer the time period since egg hatching, the lower the predation rate on the nauplii will be; and 2) the higher the food concentration (*Keratella* individuals) for the adult copepod in the culture, the lower the predation rates on the nauplii. In the experiments performed using different food concentrations and different exposure time, statistically significant differences were found on the nauplii predation rate due to the time period, but not due to food concentration in the culture. The adult stage of *A. robustus* has a type II functional response not only in their feeding on rotifers but also in their cannibalism; it predaes nauplii even when big and mobile, but it does not select them with respect to the rest of the food present.

Key words: Copepod, rotifer, plankton, Cyclopoida, omnivory.

RESUMEN

Alimentación de *Acanthocyclops robustus*: Un caso de canibalismo

Acanthocyclops robustus es un copépodo ciclopoide de aguas dulces, posee un complejo ciclo de vida y presenta grandes diferencias entre macho y hembra, así como entre los distintos estadios de desarrollo. Tiene hábitos alimenticios omnívoros y caníbales, se puede alimentar de multitud de organismos como microalgas, rotíferos, cladóceros e incluso de sus propios nauplios. En este trabajo, se ha estudiado, en el laboratorio, la depredación selectiva del adulto de este copépodo sobre los dos rotíferos *Keratella cochlearis* y *Brachionus calyciflorus*, utilizando dietas de monocultivo o mixtas, a distintas concentraciones de presa. Los resultados muestran que *Brachionus* es seleccionado positivamente por el copépodo en las dietas mixtas. Además se ha analizado el canibalismo ejercido por la hembra adulta sobre sus propios nauplios. Se plantearon dos hipótesis de partida sobre el comportamiento caníbal de *A. robustus*: 1) cuanto mayor sea el tiempo transcurrido desde la eclosión de los huevos, menor será la tasa de depredación sobre los nauplios; y 2) cuanto mayor sea la concentración de alimento (individuos de *Keratella*) en el medio para el copépodo adulto, menor será la tasa de depredación sobre los nauplios. En los experimentos realizados utilizando distintas concentraciones de alimento y distinto tiempo de exposición, se encontraron diferencias estadísticamente significativas en la tasa de depredación sobre nauplios debidas al tiempo transcurrido, pero no a la concentración de alimento en el medio. El estado adulto de *A. robustus* exhibe una respuesta funcional de tipo II tanto en su alimentación con rotíferos como en el canibalismo; depreda a sus nauplios aunque sean grandes y móviles pero no los selecciona frente al resto de alimento del medio.

Palabras clave: Copépodo, rotífero, plancton, Cyclopoida, omnivoría.

INTRODUCCIÓN

Los copépodos de agua dulce y de vida libre son uno de los principales grupos de predadores invertebrados en zonas limnéticas (Brandl, 2005), que en algunos ambientes pueden llegar a ser los mayores productores secundarios del plancton (Uye & Liang, 1998). Los rotíferos, debido a que son habitualmente más pequeños en tamaño, y con movilidad restringida, son a menudo el alimento preferido en la dieta de los copépodos de agua dulce (Brandl, 2005). Además, hay especies de copépodos herbívoros (Hopp *et al.*, 1997) y otras lo son según el estadio de vida (Van den Bosch & Gabriel, 1991). Los copépodos ciclopoideos adultos, como *Acanthocyclops robustus*, son generalmente considerados como omnívoros (Caramujo & Boavida, 1999; Brandl, 2005; Hopp & Maier, 2005), teniendo pues un amplio nicho trófico.

Por otra parte, muchos copépodos actúan de forma caníbal al alimentarse de sus propios huevos y nauplios. Este tipo de depredación se ha considerado como un factor de control de población (Ohman *et al.*, 2002), una posibilidad de alimentación durante periodos de escasez de alimentos como mecanismo “salvavidas” (Van den Bosch *et al.*, 1988) o una estrategia de amortiguación de las fluctuaciones predador-presa (Van den Bosch & Gabriel, 1991). Además ciertos estudios apuestan por un fuerte componente genético en el canibalismo (Svenning & Borgstrøm, 2005). El canibalismo de copépodos se ha abordado más frecuentemente en estudios empíricos de especies marinas de freza libre, por ejemplo del género *Calanus*, que en copépodos ciclopoideos de agua dulce. Muchos de estos estudios consideran el canibalismo como una estrategia de alimentación, donde el riesgo de ingerir uno de sus propios huevos es mínimo comparado con la energía que se gana comiendo huevos al azar (Bonnet *et al.*, 2004), aunque esto pueda llevar a que puedan producirse elevadas tasas de aclarado sobre los propios nauplios (Landry & Fargerness, 1988). No se han observado signos de barreras, o por ejemplo señales bioquímicas, que puedan prevenir que los copépodos se alimenten de sus propios huevos o nauplios (Bonnet

et al., 2004). Teóricamente se ha establecido que el canibalismo puede ser ventajoso en ciclopoideos (Gabriel & Lampert, 1985), especialmente para vencer periodos de limitación de nutrientes (Gabriel, 1985; Van den Bosch & Gabriel, 1991).

El canibalismo puede darse como depredación de los huevos, de los nauplios o de otros adultos de la población. Estos tres tipos de canibalismo se dan en el copépodo *Acanthocyclops robustus* (observación propia a partir de cultivos de laboratorio), organismo sobre el que se realiza este estudio. Se trata de un copépodo omnívoro de agua dulce, en el que los huevos permanecen unidos en bolsas a la hembra adulta (Caramujo & Boavida, 1999). El presente trabajo se centra en el canibalismo de la hembra adulta sobre sus propios nauplios durante los primeros días tras la eclosión de los huevos. Se ha considerado la influencia que pudiera tener sobre el canibalismo el tiempo transcurrido desde la eclosión de los huevos y la concentración de alimento disponible en el medio para el adulto.

El tiempo transcurrido desde la eclosión de los huevos, se considera relevante por diversos motivos que favorecerán o no el canibalismo. Puesto que la movilidad de los nauplios aumenta con el desarrollo, se podría suponer que cuanto mayor sea el tiempo trascurrido desde la eclosión de los huevos menor será la facilidad de cazarlos. Además, durante la eclosión de los huevos, la hembra se mantiene generalmente quieta y posada en el sustrato, de este modo los nauplios poco móviles quedan alrededor de ella, siendo más fáciles de depredar que más adelante cuando se dispersan. Por todo ello, el transcurso del tiempo mitigaría el canibalismo, si lo hubiera, de una hembra sobre su descendencia. Por otra parte, *A. robustus* es un ciclopoide carnívoro, voraz, que posiblemente selecciona sus presas detectando su presencia móvil (Hopp *et al.*, 2005; Diéguez & Gilbert 2002). Con el tiempo, el nauplio aumenta su tamaño y nada, como una presa activa, en el medio en el que habita la hembra. Además, tras la eclosión de los huevos, la hembra adulta termina con el esfuerzo de la reproducción y se libera de la carga de las bolsas de huevos, lo que afecta positivamente a su capacidad depredadora. Por tanto, desde esta perspectiva,

el paso del tiempo desde la eclosión favorecerá el canibalismo de la hembra sobre los nauplios.

Por lo que respecta a la influencia de la concentración de alimento disponible para la hembra adulta, cuando hay mayor disponibilidad de alimento en el medio podría disminuir la posible necesidad del copépodo adulto de alimentarse de sus propios nauplios, en el caso de que el canibalismo se viera determinado por la concentración de alimento en el medio. De este modo, si fuera una estrategia activa de control de la población por escasez de recursos, ésta no se haría necesaria en una situación con abundancia de alimento. A mayor concentración de alimento en el medio, disminuye el porcentaje de presencia de nauplios en relación al resto de alimento. Si el copépodo adulto no depreda selectivamente, el ataque a nauplios disminuirá.

Todos estos razonamientos iniciales nos llevaron a plantear un estudio sobre la estrategia alimentaria de *A. robustus* y en particular dos hipótesis de partida sobre su posible comportamiento caníbal: (1) El tiempo transcurrido desde la eclosión de los huevos afecta al canibalismo potenciándolo o mitigándolo; y (2) la concentración de alimento disponible para el copépodo adulto disminuirá su depredación intraespecífica.

MATERIAL Y MÉTODOS

Especies utilizadas en los ensayos

Se ha estudiado la depredación y el canibalismo del copépodo ciclopoide *Acanthocyclops robustus* SARS G.O., especie omnívora de aguas dulces, generalmente eutróficas (Caramujo & Boavida, 1999). Este copépodo se aisló de la Albufera de Valencia, laguna costera hipereutrófica situada al sur de la ciudad de Valencia (España). Este copépodo ha sido observado en la Albufera desde hace años y se tiene constancia de que en este humedal consigue alimento variado y en exceso (Oltra & Miracle 1992, Romo *et al.*, 2005). Se han utilizado para su alimentación, los herbívoros *Keratella cochlearis* GOOSE f. *robusta* y *Brachionus calyciflorus* PALLAS, y la microalga flagelada *Cryptomonas ovata* EHREM-

BERG var. *palustris* PRINGSHEIM. Los rotíferos *Keratella cochlearis* (morfotipo con espina posterior fija) y *Brachionus calyciflorus* son cosmopolitas y presentan una longitud promedio de 153 μm (105 μm el cuerpo y 48 μm la espina posterior) y 180 μm , respectivamente. Los cultivos de ambos rotíferos se alimentaban también con *Cryptomonas ovata*, la cual posee una longitud axial máxima inferior a 50 μm , por lo que es comestible para los herbívoros utilizados en nuestros experimentos (Hurtado-Bocanegra *et al.*, 2002). Todas estas poblaciones se cultivaban en una cámara de cultivo a 20°C y con un fotoperiodo de 13:11 L:O. Para más detalles sobre el origen de estas poblaciones y las condiciones para su mantenimiento en el laboratorio se puede consultar Larrosa *et al.*, (2006).

Cultivo de *Acanthocyclops robustus*

Acanthocyclops robustus se cultivaba en matraces de vidrio de 500 mL. Cada semana se renovaba el medio, el cual consistía en una base de agua mineral comercial sobre la que se añadía un volumen determinado de monocultivos de los rotíferos *Keratella cochlearis* y *Brachionus calyciflorus*, que le servirían de alimento, quedando una concentración aproximada de 30 rotíferos/mL. Además se añadía un concentrado de un cultivo de *Cryptomonas ovata*, quedando a una concentración final de 10^4 células/mL. Las observaciones de los copépodos se realizaban *in vivo* con la lupa binocular, donde se puede observar con facilidad el comportamiento tanto de adultos como de nauplios y con un microscopio invertido se realizaron las medidas del tamaño corporal a 400 y 1000 aumentos.

Diseño de los experimentos de depredación

Se realizó un estudio de la depredación de *Acanthocyclops robustus* sobre *Keratella cochlearis* y *Brachionus calyciflorus*, en el que se analizaron las tasas de depredación en monocultivo para cada uno de los dos rotíferos y para cultivos mixtos, y en los que se estudió además la depredación selectiva del copépodo sobre ellos. En placas multipocillo de 2 mL se aislaron hembras y machos de *A. robustus* individualmente tras ha-

ber pasado un periodo de ayuno de 24 horas. En estos pocillos se les alimentó con diferentes concentraciones de presa tanto en monocultivos de *Keratella* y *Brachionus*, como en cultivos mixtos. Las concentraciones de alimento usadas fueron de 2, 10, 20, 30, 40 y 50 rotíferos/mL en el caso de los monocultivos y la misma concentración para los cultivos mixtos, pero siendo la mitad de los individuos de cada especie de rotífero. Desgraciadamente no se cuenta con réplicas. La duración de cada experimento fue de 4 horas, periodo tras el cual se añadía una gota de lugol a cada pocillo y se recontaban los ejemplares de rotífero que quedaban en el pocillo mediante la ayuda del microscopio invertido.

Diseño de los experimentos de canibalismo

Para esta experiencia sólo se utilizaron hembras adultas del copépodo. Se seleccionaban aquellas que fueran adultas y grávidas (con los oviductos llenos de gametos maduros, que aparecen como un par de bandas visibles a ambos lados del tracto digestivo); además se comprobaba que ninguna de ellas tuviera epibiontes ni daños en las antenas o cuerpo. Como presa para estos experimentos se utilizó *Keratella cochlearis*, puesto que el tamaño de este rotífero es similar al que tiene el nauplio durante sus primeras horas de vida. En un matraz de 500 mL se mantenían un día en un medio de cultivo similar al de los cultivos de mantenimiento, pero con una concentración de 100 *Keratella*/mL, para que los copépodos se aclimataran al tipo de alimento que se iba a utilizar durante el experimento. Durante el segundo día se pescaban al azar hembras que presentaran sacos de huevos puestos durante el día anterior, de este modo se produciría la eclosión de los huevos de todas ellas más o menos al mismo tiempo. Las hembras con huevos se aislaban en matraces con 100 mL de medio de cultivo con *Keratella* y *Cryptomonas* a las concentraciones apropiadas según la experiencia a realizar. Los copépodos con los que se han realizado las experiencias de canibalismo no estuvieron en ningún momento bajo condiciones de ayuno o limitación de alimento. Los matraces de estas experiencias se

mantuvieron en condiciones de luz:oscuridad 13h:11h a una temperatura constante de 20°C.

Influencia del tiempo transcurrido desde la eclosión de los huevos

Para demostrar la hipótesis de que el tiempo transcurrido desde la eclosión de los huevos afecta al canibalismo de una hembra adulta sobre sus propios nauplios se plantearon dos tratamientos distintos: uno de 12 horas (tratamiento 12, T₁₂) y otro de 48 horas (tratamiento 48, T₄₈); y como control para ver cuántos nauplios eclosionan de cada hembra, se realizó otro tratamiento en el que se fijaban las muestras en cuanto finalizaba la eclosión de todos los huevos (como control de tiempo 0, C₀). Además del C₀, se realizaron otros dos controles retirando la hembra tras la eclosión y manteniendo los nauplios 12 y 48 horas. Estos controles se denominaron control 12 horas (C₁₂) y control 48 horas (C₄₈), respectivamente. Con estos controles se evaluaría la posible pérdida de nauplios debida al tiempo transcurrido o a la manipulación de experimentación, pero no al canibalismo. Se realizaron 7 réplicas para cada tratamiento y 3 réplicas en los tratamientos control, puesto que se esperaba menos variación en los controles dado que había menos factores que pudieran aumentar la variabilidad. Transcurrido el tiempo asignado a cada tratamiento se fijaron las muestras con lugol, y se procedió al recuento de los organismos.

El tiempo del tratamiento de mayor duración se decidió hacer de 48 horas debido a que las hembras de *Acanthocyclops robustus* poseen un espermatóforo donde mantienen el esperma del macho (Caramujo & Boavida, 1999), de modo que, frecuentemente, tras la eclosión de los huevos, comienza una nueva formación de huevos, que se completa en dos días (observación personal); por esta razón, si se mantuvieran los tratamientos más de 48 horas, se correría el riesgo de que se mezclaran dos descendencias de nauplios en el matraz. Y por otra parte, la otra medida se estableció en 12 horas porque se consideraba que era tiempo suficiente para que se produjera depredación significativa, pero es un tiempo en que todavía la movilidad de los nauplios es reducida.

La concentración de *Keratella* se mantuvo constante con 1.2 *Keratella*/mL añadiendo nuevos individuos al medio. En los tratamientos de 12 horas se determinó la cantidad de alimento que había sido depredada y en base a este dato de consumo se rellenaron con nuevos individuos de *Keratella* los matraces que iban a mantenerse 48 horas, esta operación se repetía cada 12 horas. En todos los matraces, además del recuento de nauplios que habían quedado tras el periodo de tratamiento, se contó el número de *Keratella* que no había sido depredada; de este modo, se podría ver si se había mantenido la concentración de alimento adecuadamente.

Influencia de la concentración de alimento disponible para la hembra adulta

Para comprobar la hipótesis de que la concentración de alimento en el medio afecta al canibalismo de la hembra adulta sobre sus propios nauplios, se diseñaron dos tratamientos distintos en función de la concentración de alimento. Las concentraciones en los tratamientos fueron de 0.6 *Keratella*/mL (tratamiento 0.6; T_{0.6}) y 1.2 *Keratella*/mL (tratamiento 1.2; T_{1.2}). Los controles realizados para estos tratamientos fueron el control de tiempo 0 (C₀) en el que se fijaron las muestras en cuanto finalizaba la eclosión de todos los huevos y el C_{0.6}(control 0.6) y C_{1.2}(control 1.2) en los que se extrajo la hembra adulta tras la eclosión de los huevos en matraces con concentraciones de 0.6 y 1.2 *Keratella*/mL, respectivamente. Se realizaron 7 réplicas de cada tratamiento y 3 de los tratamientos control, puesto que se esperaba menos variación en los controles. Transcurridas 48 horas se fijaron las muestras con lugol y se procedió al recuento de los organismos.

La elección de 0.6 *Keratella*/mL (60 *Keratella* por matraz) es debida a que las hembras adultas de *A. robustus* suelen tener entre 55 y 65 nauplios por puesta, de este modo, administrando esta cantidad de alimento, la concentración de nauplios y *Keratella* sería aproximadamente la misma al comenzar el tratamiento, y así se podría evaluar si la hembra adulta de copépodo establece selección de alimentación entre nauplios y *Keratella*. Pasadas las primeras 12 horas, se to-

maron 3 muestras de cada matraz para ver la concentración de alimento que quedaba y se adicionaron nuevos individuos de *Keratella* de modo que la concentración volviera a ser de 0.6 y 1.2 *Keratella*/mL, según el tratamiento.

Tasa de aclarado del canibalismo

La tasa de aclarado (TA) se define como el volumen de agua totalmente aclarado de individuos por unidad de tiempo. Puede ser calculada siguiendo a Peters (1984) como:

$$TA = V(\ln C_2 - \ln C_1)/(NT).$$

donde C₁ y C₂ son las concentraciones de individuos-presa en el inicio y final de la experiencia (ind/mL), N es el número de consumidores (ind/mL) contenidos en V (volumen de suspensión usado en el experimento, mL) y T el tiempo transcurrido (en días).

Análisis estadísticos

Los análisis estadísticos necesarios se llevaron a cabo con el software SPSS® (versión 12.0.1). Se realizaron análisis de la varianza (ANOVA) de una vía con el fin de contrastar diferencias significativas del número de nauplios final entre los tratamientos, la prueba de comparaciones múltiples de Bonferroni y la prueba de Subconjuntos homogéneos HSD de Tukey.

RESULTADOS

La población de *Acanthocyclops robustus* utilizada en las experiencias

La longitud de la hembra en nuestros cultivos es de 1-1.2 mm y la del macho de 0.8-0.9 mm. El tamaño de los nauplios tras la eclosión de los huevos es de unas 100 μm y tras 48 horas puede llegar a 120 μm. Las hembras son mucho más voraces y agresivas que los machos; es frecuente ver ataques de hembras sobre machos, copepoditos, nauplios o sobre bolsas de huevos de otras hembras, sobretodo en condiciones de estrés, como por ejemplo, cuando se agita el medio; pero es menos usual, aunque se puede dar, que esta agresividad se

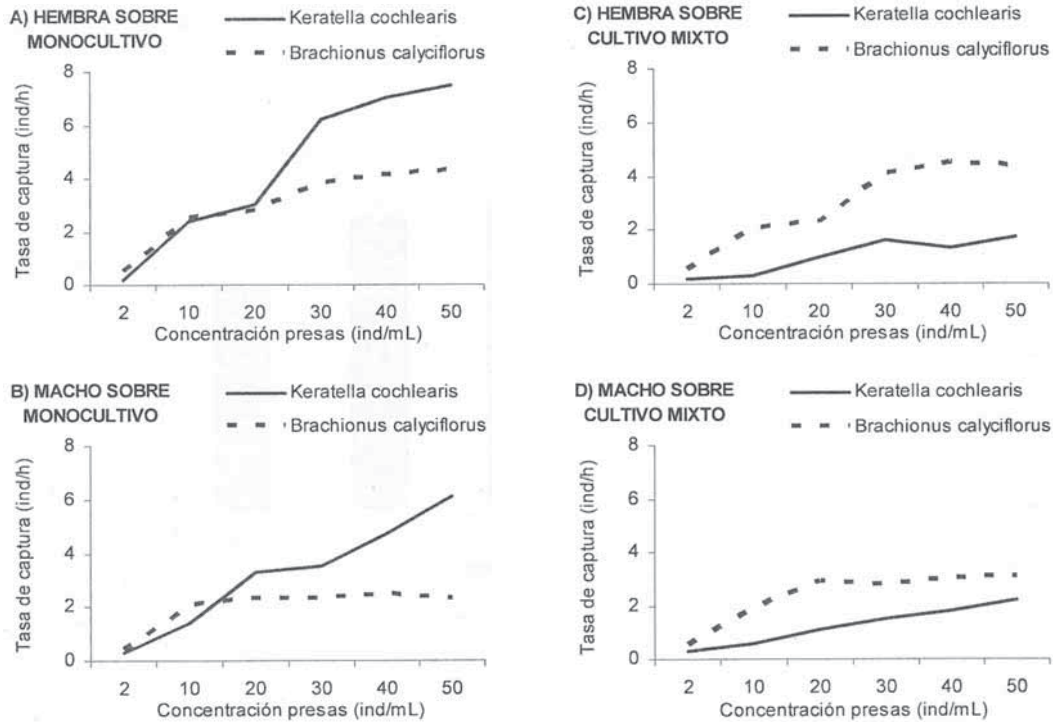


Figura 1. Tasas de captura de *Acanthocyclops robustus* sobre los monocultivos de los rotíferos *Keratella cochlearis* y *Brachionus calyciflorus* (a y b) y sobre los cultivos mixtos (c y d). Se indica el sexo del depredador. Capture rates of *Acanthocyclops robustus* on the monocultures of the rotifers *Keratella cochlearis* and *Brachionus calyciflorus* (a and b) and on the mixed cultures (c and d). Predator sex is indicated.

observe en machos. Tras la eclosión de los huevos es frecuente que las hembras generen unas nuevas bolsas de huevos tras 20-30 horas, sin necesidad de una nueva inseminación, puesto que son capaces de guardar el esperma para nuevas puestas en un espermátforo. En las condiciones en las que se mantienen en el laboratorio, las hembras tienen un ciclo de vida mucho más largo que los machos, la duración de su vida es de entre 50 y 55 días, mientras que en los machos es de entre 17 y 22 días; el desarrollo hasta el estadio copepodito V tarda 15-16 días en hembras y 10-11 días en machos.

Depredación de *Acanthocyclops robustus* sobre los rotíferos

En monocultivo de la presa, *Acanthocyclops robustus* consume más cantidad de *Keratella* que de *Brachionus*, tanto los machos como las hembras (Fig. 1). Las hembras mejoran su tasa de

captura a partir de 20 individuos/mL de *Keratella* y de 30 individuos/mL de *Brachionus*. Los machos mejoran su tasa de captura a partir de 20 individuos/mL de *Keratella*, sin embargo esta tasa permanece prácticamente constante a partir de 10 individuos/mL para el caso de *Brachionus*. Los machos pueden consumir unos 2-3 ejemplares de *Brachionus* a la hora; las hembras llegan a consumir hasta 4 *Brachionus* a la hora. Hembras y machos pueden consumir hasta 6-7 *Keratella* a la hora. En cultivo mixto, tanto los machos como las hembras de *Acanthocyclops robustus* consumen preferentemente *Brachionus*. Consumen tantos individuos de *Brachionus* como lo hacen en monocultivo, y desciende el consumo de *Keratella*. Tanto si consume sólo un rotífero como ambos, *A. robustus* presenta una tasa de consumo cuyo incremento se va haciendo menor, conforme aumenta la concentración de presa, hasta llegar a ser constante.

Tabla 1. Resultado de la ANOVA y pruebas *post-hoc* para el tratamiento de 12 horas (A) y para el tratamiento de 48 horas (B) de la experiencia sobre el efecto del tiempo transcurrido desde la eclosión de los huevos en el canibalismo. Sólo se indican las diferencias significativas del ANOVA. *ANOVA results and post-hoc tests for 12h (A) and 48h (B) treatments of the cannibalism experiment on the effect of time period since egg hatching. Only the significant differences from the ANOVA are indicated.*

Experiencia Tiempo		
A) Comparación C₀ - C₁₂ - T₁₂		
Prueba:		Sig.
Estadístico de Levene (Homogeneidad de varianzas)		0.924
ANOVA Inter-grupos		0.957
Experiencia Tiempo		
B) Comparación C₀ - C₄₈ - T₄₈		
Prueba:		Sig.
Estadístico de Levene (Homogeneidad de varianzas)		0.095
ANOVA Inter-grupos		0.015
Comparaciones		
Múltiples:	C ₀ T ₄₈	0.030
Bonferroni	C ₄₈ T ₄₈	0.046
Subconjuntos	T ₄₈	1.000
homogéneos: HSD Tukey	C ₀ - C ₄₈	1.000

El canibalismo de *Acanthocyclops robustus*

Influencia del tiempo transcurrido desde la eclosión de los huevos

El número de nauplios en el instante de nacer (control a tiempo 0, C₀) no difiere significativamente (Tabla 1) de los nauplios que se observan en el control sin hembra de 48 horas (C₄₈); luego, no hay mortandad de nauplios debida al tiempo transcurrido desde su nacimiento (Fig. 2). El número de nauplios hallado en C₀ y C₁₂ no difiere significativamente del encontrado a las 12 horas de permanencia con la madre (tratamiento de 12 horas, T₁₂), luego no se pone de manifiesto la acción caníbal a las 12 horas de tratamiento. Sin embargo, sí existe una diferencia estadísticamente significativa entre el tratamiento de 48 horas (T₄₈) y los controles C₀ y C₄₈, luego sí se puede concluir que ha habido canibalismo a las 48 horas de tratamiento (Tabla 2; Fig. 2). El test de subconjuntos homogéneos

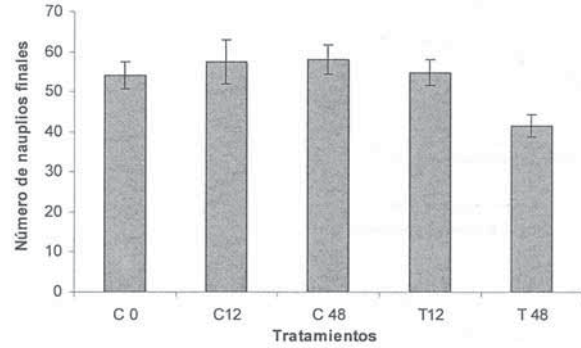


Figura 2. Promedio y error típico del número de nauplios no depredados en los tratamientos y controles del ensayo sobre la influencia del tiempo transcurrido desde la eclosión de los huevos. C0 (Control tiempo 0); C12 (Control sin hembra 12h); C48 (Control sin hembra 48h); T12 (Tratamiento 12h); T48 (Tratamiento 48h). *Average and standard error of the number of non-predated nauplii in the treatments and controls of the experiment on the influence of the time period since egg hatching. C0 (Control Time 0); C12 (Control without female 12h); C48 (Control without female 48h); T12 (12h treatment); T48 (48h treatment).*

(HSD Tukey) agrupa los controles frente al tratamiento de 48 horas (Tabla 1).

Influencia de la concentración de alimento disponible para la hembra adulta

El número de nauplios en el instante de nacer (C₀) no difiere significativamente (Tabla 2; Fig. 3) de los que se observan, tras 48 horas, en el control sin hembra con 1.2 *Keratella*/mL (C_{1.2}). Por tanto no hay mortandad de nauplios debida al tiempo transcurrido desde su nacimiento. El número de nauplios hallados en los tratamientos de 0.6 y 1.2 *Keratella*/mL (T_{0.6} y T_{1.2}, respectivamente) es significativamente menor del encontrado en los controles C₀ y C_{1.2}; de modo que en ambos tratamientos se da canibalismo (Tabla 2; Fig. 3). El número de nauplios depredados en el tratamiento de 0.6 *Keratella*/mL (T_{0.6}) no difiere significativamente del encontrado en el tratamiento de 1.2 *Keratella*/mL (T_{1.2}); no hay diferencia en la tasa de canibalismo debida a la diferente concentración de *Keratella* en el medio. El test de subconjuntos homogéneos (HSD Tukey) agrupa los controles frente a los tratamientos (Tabla 2). Dado que el número de nauplios consumidos en los tratamientos (T_{0.6} y T_{1.2}) no

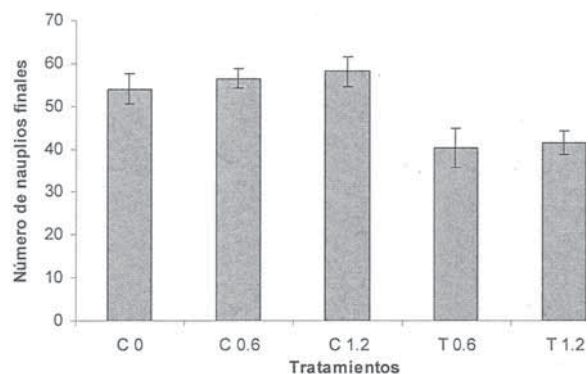


Figura 3. Promedio y error típico de los nauplios no depredados en los tratamientos y controles del ensayo sobre la influencia de la concentración de alimento disponible para la hembra adulta. C₀ (Control tiempo 0); C_{0.6} (Control sin hembra con 0.6 *Keratella*/mL); C_{1.2} (Control sin hembra con 1.2 *Keratella*/mL); T_{0.6} (Tratamiento con 0.6 *Keratella*/mL); T_{1.2} (Tratamiento con 1.2 *Keratella*/mL). Average and standard error of the number of non-predated nauplii in the treatments and controls of the experiment on the influence of available food concentration for the adult female. C₀ (Time Control 0); C_{0.6} (Control without female with 0.6 *Keratella*/mL); C_{1.2} (Control without female with 1.2 *Keratella*/mL); T_{0.6} (Treatment with 0.6 *Keratella*/mL); T_{1.2} (Treatment with 1.2 *Keratella*/mL).

ha sido significativamente diferente y lo mismo ocurre entre los controles, consideramos como número de nauplios nacidos por hembra la media de los nauplios de los controles (58 nauplios por hembra), y los nauplios finales tras el consumo, la media de los que quedaron en las réplicas de los tratamientos (42 nauplios por hembra). De este modo la tasa de aclarado de nauplios por *A. robustus* es de 16 mL-hembra⁻¹·día⁻¹.

DISCUSIÓN

Se sabe que *Acanthocyclops robustus* es un copépodo omnívoro, cuya alimentación por algas o zooplancton viene determinada por la disponibilidad del alimento y por su estadio de vida (Brandl, 2005). En este trabajo se comprueba que machos y hembras presentan diferentes tasas de depredación, como ya se ha observado en otros ciclopoideos (Diéguez & Gilbert, 2002). Nauplios herbívoros dan paso a copepoditos y adultos carnívoros (Hopp & Maier, 2005), potencialmente herbívoros (Hopp *et al.*, 1997). Los ciclopoideos son buenos depredadores

Tabla 2. Resultado de la ANOVA y pruebas *post-hoc* de la experiencia sobre el efecto de la concentración de alimento para la hembra adulta en el canibalismo. Sólo se indican las diferencias significativas del ANOVA. ANOVA results and post-hoc tests in the cannibalism experiment on the effect of food concentration for the adult female. Only the significant differences from the ANOVA are indicated.

Experiencia Concentración			
Comparación C ₀ - C _{1.2} - T _{1.2} - T _{0.6}			
Prueba:			Sig.
Estadístico de Levene (Prueba de homogeneidad de varianzas)			0.179
ANOVA			
Inter-grupos			0.001
Comparaciones	C ₀	T _{0.6}	0.003
Múltiples:	T _{1.2}		0.017
Bonferroni	T _{0.6}	C ₀	0.003
	C _{1.2}		0.008
	C _{1.2}	T _{0.6}	0.008
	T _{1.2}		0.046
	T _{1.2}	C ₀	0.017
	C _{1.2}		0.046
Subconjuntos homogéneos: HSD Tukey	T _{0.6} - T _{1.2}		0.729
	C ₀ - C _{1.2}		0.970

de rotíferos (Brandl, 2005) sobre todo si tienen gran tamaño como es el caso de *Acanthocyclops robustus* que incluso puede depredar cladóceros (Caramujo & Boavida, 1999).

El estadio adulto de *A. robustus* se alimenta de los dos rotíferos ensayados, *Keratella cochlearis* (Conde-Porcuna & Declerck, 1998) y *Brachionus calyciflorus* (Roche, 1990). Pero además, como se ha podido comprobar en este trabajo, son selectivos en su dieta depredando aquellos especímenes que probablemente les aporten una mayor eficacia en alimentación como es el caso de *Brachionus calyciflorus* en lugar de *Keratella cochlearis*, posiblemente debido a las diferencias de tamaño de estas dos especies de rotíferos. Este comportamiento selectivo sobre poblaciones de rotíferos ha sido también descrito para otros ciclopoideos como por ejemplo *Tropocyclops extensus* Kiefer (Diéguez & Gilbert, 2002).

La mayoría de los estudios empíricos realizados que abordan el canibalismo de copépodos es sobre especies marinas de freza libre, por eso es relevante caracterizar el canibalismo de una especie de agua dulce, cosmopolita y muy voraz como

es *A. robustus* (Hopp *et al.*, 1997, 2005; Brandl, 2005). En este estudio queda demostrado que el adulto de *Acanthocyclops robustus* es capaz de cazar y consumir sus propios nauplios, siendo evidente cuando el nauplio tiene más de un día y nada activamente. El canibalismo puede afectar significativamente al tamaño de la población caníbal (Ohman *et al.*, 2004), pudiendo llegar a ejercer elevadas tasas de aclaramiento que aumentan en poblaciones mayores donde el encuentro intraespecífico es mayor. Aunque los datos sobre aclaramiento por canibalismo dependen de los recursos con que se encuentra la población, la tasa de aclaramiento de *A. robustus* como caníbal entrarían dentro de la amplia variabilidad de tasas (de 4 a 155 mL-hembra⁻¹·día⁻¹) para copépodos omnívoros presentadas por Uye & Liang (1998).

Una explicación para este comportamiento caníbal podría ser la escasez de alimento apropiado para el adulto carnívoro que alimentándose de sus nauplios incorpora indirectamente los recursos (microalgas) que son accesibles para sus estadios larvarios (Van den Bosch *et al.*, 1988). Esta estrategia caníbal se ha descrito en *Sinocalanus tenellus* y podría ocurrir en poblaciones naturales de aguas eutróficas ricas en fitoplancton (Uye & Liang, 1998) como es el caso de *A. robustus* propio de aguas eutróficas (Caramujo & Boavida, 1999; Hopp & Maier, 2005, Romo *et al.*, 2005). Sin embargo, este estudio demuestra que el canibalismo de *Acanthocyclops robustus* también se da en casos de dieta mixta con presencia de rotíferos que podría consumir preferentemente como carnívoro (Hopp & Maier, 2005).

La respuesta funcional de *Acanthocyclops robustus* es de tipo II, la tasa de consumo aumenta con la densidad de la presa, pero este incremento se hace menor hasta alcanzar un valor de la tasa de consumo constante (Holling, 1959; Begon *et al.*, 2006), como ya se había descrito por otros autores tanto para la depredación como para el canibalismo de copépodos (Van den Bosch & Gabriel, 1991, Lapesa, 2004). En un medio con dieta mixta, y a concentraciones de alimento tales que aún no se ha alcanzado una tasa de consumo constante, cuando aumente el número de presas aumentará proporcionalmente el consumo, y cabe esperar que, si no hay

depredación selectiva, esta proporcionalidad se vea reflejada en todas las presas componentes de la dieta. De modo que si *A. robustus* no depreda selectivamente entre *Keratella* y nauplios, y según el modelo II, a mayor concentración de alimento en el medio, producido por un aumento en la concentración de rotíferos pero no de nauplios (ratio rotíferos:nauplios aumenta), el consumo total aumentará pero no variará la cantidad de nauplios consumida. Es decir, por ejemplo, que si de una concentración de X *Keratella* y X nauplios se consume un 20 %, un 10 % será de *Keratella* y un 10 % será de nauplios, cuando la concentración sea de 2X *Keratella* y X nauplios el consumo aumentará proporcionalmente, pero de ese supuesto 30 % un 20 % serán *Keratella* y un 10 % nauplios, exactamente la tendencia que se observa en los ensayos de este trabajo. De modo que la hembra, en una dieta consistente en el rotífero *Keratella*, consume sus nauplios pero no selectivamente. Este hecho resulta contradictorio con la constatación de que *A. robustus* es un depredador selectivo, que selecciona organismos algo mayores que *Keratella* como, por ejemplo, *Brachionus*. Siendo los nauplios de 24-48 horas algo mayores de tamaño que *Keratella*, sería previsible que fueran cazados selectivamente pero la rapidez de escape del nauplio de esta edad contrarrestaría esta acción.

Gabriel (1985) demuestra el beneficio del canibalismo, pues permite que resista el depredador en situación de escasez de presa. Sin embargo en este estudio se observa como el canibalismo de *Acanthocyclops* ocurre en situaciones sin limitación de rotíferos para alimentarse. Según Gabriel (1985), se podría entender que la pequeña desventaja del canibalismo en buenas condiciones de alimento queda compensada por la ventaja que supone para periodos de limitación de alimento. Por lo que el canibalismo puede ser considerado como una estrategia evolutivamente estable en ambientes fluctuantes (Gabriel, 1985). Podríamos considerar el canibalismo de *Acanthocyclops* más bien como una falta de estrategia, un comportamiento constante en cualquier ambiente, que no trae grandes desventajas en periodos de ali-

mento abundante y que proporciona una mayor adaptación a periodos de escasez de alimento.

El canibalismo de *Acanthocyclops robustus* no parece una estrategia ante la escasez de alimento, este ciclopoide depreda a sus nauplios como a cualquier otro organismo de relativo tamaño y preferentemente móvil a su alcance.

AGRADECIMIENTOS

Se agradece a José Larrosa y Matilde Segura del laboratorio de Ecología Integrativa del Instituto Cavanilles de Biodiversidad y Biología Evolutiva la ayuda prestada en el mantenimiento de los cultivos y aislamiento de las poblaciones. Este estudio ha sido posible gracias al proyecto financiado por el MEC (CGL 2006-02891).

REFERENCIAS

- BEGON, M., C. R. TOWNSEND & J. L. HARPER. 2006. *Ecology: from individuals to ecosystems*, 4th ed. Oxford: Blackwell. 738 pp.
- BONNET, D., J. TITELMAN & R. HARRIS. 2004. *Calanus* the cannibal. *J. Plankton Res.*, 26(8): 937-948.
- BRANDL, Z. 2005. Freshwater Copepods and Rotifers: Predators and their Prey. *Hydrobiologia*, 546: 475-489.
- CARAMUJO, M. J. & M. J. BOAVIDA. 1999. Characteristics of the reproductive cycles and development times of *Copidodiptomus numidicus* (Copepoda: Calanoida) and *Acanthocyclops robustus* (Copepoda: Cyclopoida). *J. Plankton Res.*, 21(9): 1765-1778.
- CONDE-PORCUNA, J. M. & S. DECLERCK. 1998. Regulation of rotifer species by invertebrate predators in a hypertrophic lake: Selective predation on egg-bearing females and induction of morphological defences. *J. Plankton Res.*, 20: 605-618.
- DIÉGUEZ, M. C. & J. J. GILBERT. 2002. Suppression of the rotifer *Polyarthra remata* by the omnivorous copepod *Tropocyclops extensus*: predation or competition. *J. Plankton Res.*, 24: 359-369.
- EINSLE, U. 1993. *Crustacea, Copepoda, Calanoida und Cyclopoida*. Stuttgart, Jena, New York: Gustav Fischer Verlag. 208 pp.
- GABRIEL, W. 1985. Overcoming food limitation by cannibalism: A model study on cyclopoids. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, 21: 373-381.
- GABRIEL, W. & W. LAMPERT. 1985. Can cannibalism be advantageous in cyclopoids? A mathematical model. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22: 3164-3168.
- HADA, A. & S. UYE. 1991. Cannibalistic feeding behavior of the brackish-water copepod *Sinocalanus tenellus*. *J. Plankton Res.*, 13(1): 155-166.
- HOLLING, C. S. 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *Canadian Entomologist*, 91: 385-398.
- HOPP, U. & G. MAIER. 2005. Implication of the feeding limb morphology for herbivorous feeding in some freshwater cyclopoid copepods. *Freshwat. Biol.*, 50: 742-747.
- HOPP, U. & G. MAIER. 2005. Survival and development of five species of cyclopoid copepods in relation to food supply: experiments with algal food in a flow-through system. *Freshwat. Biol.*, 50: 1454-1463.
- HOPP, U., G. MAIER & R. BLEHER. 1997. Reproduction and adult longevity of five species of planktonic cyclopoid copepods reared on different diets: a comparative study. *Freshwat. Biol.*, 38: 289-300.
- HURTADO-BOCANEGRA, M. D., S. NANDINI & S. S. S. SARMA. 2002. Combined effects of food level and inoculation density o competition between *Brachionus patulus* (Rotifera) and the cladocerans *Ceriodaphnia dubia* and *Moina macrocopa*. *Hydrobiologia*, 468:13-22.
- LAMPERT, W. & U. SOMMER. 1997. *Limnoecology: the ecology of lakes and streams*, New York: Oxford University Press. 382 pp.
- LANDRY, M. R. & V. L. FAGERNESS. 1988. Behavioral and morphological influences on predatory interactions among marine copepods. *Bulletin of Marine Sciences*, 43: 509-529.
- LAPESA, S. 2004. *Efecto de la depredación por invertebrados sobre poblaciones simpátricas de especies crípticas de rotíferos*. Tesis doctoral, Universidad de Valencia. 183 pp.
- LARROSA, J., S. M. MAYELI, E. MANGASRAMÍREZ, M. A. RODRIGO & C. ROJO. 2006. Alternative final estates when *Daphnia magna* invades a system with *Keratella cochlearis*. *Arch. Hydrobiol.*, 166: 289-305.

- MELÃO, M. G. G. & O. ROCHA. 2004. Life history, biomass and production of two planktonic cyclopoid copepods in shallow subtropical reservoir. *J. Plankton Res.*, 26: 909-923.
- OHMAN, M. D., K. EIANE, E. G. DURBIN, J. A. RUNGE & H.-J. HIRCHE. 2004. A comparative study of *Calanus finmarchicus* mortality patterns in five localities in the North Atlantic. *ICES Journal of Marine Science*, 61: 687-697.
- OHMAN, M. D., J. A. RUNGE, E. G. DURBIN, D. B. FIELD & B. NIEHOFF. 2002. On birth and death in the sea. *Hydrobiologia*, 480(1-3): 55-68.
- OLTRA, R. & M. R. MIRACLE. 1992. Seasonal succession of zooplankton populations in the hypertrophic lagoon Albufera of Valencia. *Hydrobiologia*, 124: 187-204.
- PETERS, R. H. 1984. Methods for the study of feeding, grazing, and assimilation by zooplankton. In: *A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters*. J.A. Downing & F.H. Rigler (eds.): 336-412. Blackwell Scientific, Oxford, England.
- ROCHE, K. 1990. Spatial overlap of a predatory copepod, *Acanthocyclops robustus*, and its prey in shallow eutrophic lake. *Hydrobiologia*, 198: 163-183.
- ROCHE, K. 1990. Prey features affecting ingestion rates by *Acanthocyclops robustus* (Copepoda: Cyclopoida) on zooplankton. *Oecologia*, 83: 76-82.
- ROMO, S., M. J. VILLENA, M. SAHUQUILLO, J. M. SORIA, M. GIMENEZ, T. ALFONSO, E. VICENTE & M. R. MIRACLE. 2005. Response of a shallow Mediterranean lake to nutrient diversion: does it follow similar patterns as in northern shallow lakes?. *Freshwat. Biol.*, 50: 1706-1717.
- SVENNING, M. A. & R. BORGSTRØM. 2005. Cannibalism in Arctic charr: do all individuals have the same propensity to be cannibals?. *J. Fish Biol.*, 66: 957-965.
- UEDA, H. 1987. Small-scale ontogenetic and diel vertical distributions of neritic copepods in Mizuru Bay, Japan. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 35: 65-73.
- UYE, S., D. LIANG. 1998. Copepods attain high abundance, biomass and production in the absence of large predators but suffer cannibalistic loss. *Journal of Marine Systems*, 15(1-4): 495-501.
- VAN DEN BOSCH, F. & W. GABRIEL. 1991. The impact of cannibalism on the population dynamics of cyclopoid copepods. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 24: 2848-2850.
- VAN DEN BOSCH, F., A. M. ROOS & W. GABRIEL. 1988. Cannibalism as a life boat mechanism. *J. Math. Biol.*, 26: 619-633.
- XIE, P. & X. CHEN. 2001. Experimental and field studies of *Mesocyclops notius* (Copepoda: Cyclopoida) from a subtropical Chinese lake, Lake Donghu. *J. Plankton Res.*, 23: 585-596.