

Estrategias de historia de vida de copépodos marinos y dulceacuícolas, con especial referencia al estado de diapausa. Análisis revisivo

Gagneten, Ana María

Facultad de Formación Docente en Ciencias, Universidad Nacional del Litoral.
Santa Fe, Argentina. Ciudad Universitaria, Paraje El Pozo, (3000)
Santa Fe. Tel./Fax: 0342-4605494. E-mail: amgagnet@unl.edu.ar

RESUMEN: Los ecosistemas marinos y dulceacuícolas imponen restricciones a los organismos que los habitan vinculados a la estabilidad y homogeneidad diferencial que los caracteriza. Las estrategias de historia de vida de copépodos incluyen mecanismos compensatorios tales como la disminución de las actividades vitales para permanecer en estado de quiescencia, oligopausa o diapausa, el almacenamiento de ésteres de cera, la producción de huevos de resistencia con contenido creciente de triglicéridos en relación con el descenso de temperatura, el fraccionamiento de la población con permanencia en los sedimentos de parte de ella, el ajuste temporal de la reproducción y la modificación del tiempo de desarrollo.

Aunque algunas observaciones revelan que no sólo los copépodos de ambientes fluctuantes tienen mecanismos adaptativos complejos, el análisis de la bibliografía especializada muestra que los copépodos de agua dulce han desarrollado mecanismos compensatorios más variados que los marinos, a los que regulan según el tipo y la intensidad de las presiones ambientales a las que están expuestos. Se sugiere el desarrollo de investigaciones que permitan incrementar el conocimiento de esta problemática en ecosistemas de la región.

SUMMARY: LIFE HISTORY STRATEGIES OF MARINE AND FRESHWATER COPEPODS, WITH SPECIAL REFERENCE TO THE DIAPAUSA STATE. A REVISION ANALYSIS. Gagneten, Ana María. Marine and freshwater ecosystems impose restrictions to the organisms that inhabit them linked to the stability and differential homogeneity characteristic of each one. The strategies of copepods life histories include compensatory mechanisms such as the decrease of the vital activities to remain in quiescence, oligopause or diapause state, the storage of wax esters, the production of resistance eggs with growing content of triglycerids linked to the descent of temperature, the population's division with permanency in or on the silts, the temporary adjustment of the reproductive events and the modification of the time of development.

The analysis of the specialized bibliography shows that freshwater copepods develops more varied compensatory mechanisms than marines ones, and that they regulate them according to the type and the intensity of the environmental pressures to which are exposed. The development of research devoted to improve the knowledge of this topic in regional ecosystems is suggested.

Introducción

Un importante campo de estudio de la ecofisiología es el análisis de los mecanismos desarrollados por los organismos frente a condiciones adversas de distinta índole. Estos mecanismos incluyen respuestas conductuales, cambios morfológicos y/o fisiológicos que muestran que los organismos son unidades plásticas, optimizadas por selección natural, y sujetas a múltiples compromisos y restricciones (1). Los copépodos constituyen un notable ejemplo de esta plasticidad. Desde hace tiempo se sabe que la capacidad de entrar en estado de latencia es un modo característico de escape ante condiciones adversas no sólo de copépodos, sino también de cladóceros e.g. (2), (3), (4) y rotíferos (5) mediante la formación de huevos de reposo que representan una parte importante de sus ciclos vita-

les. Sin embargo, recientemente ha crecido el interés en el conocimiento de los mecanismos fisiológicos involucrados en los procesos de letargo como también en sus consecuencias ecológicas y evolutivas.

La primera comunicación de diapausa en crustáceos de agua dulce fue hecha por Straus a principios del siglo pasado cuando reconoció que los epítopos de *Daphnia*, a diferencia de su progenitor, eran capaces de tolerar el frío invernal. Pero no fue sino hasta mediados de este siglo cuando Birge & Juday describieron estados de diapausa en el copépodo ciclópido *Acanthocyclops thomasi* (2).

Desde los estudios seminales de Harper (6) y otros autores que realizaron importantes aportes al estudio de la dispersión y la dormancia en vegetales (7), (8), (9) se denomina "banco de semillas" a la acumulación de semillas latentes capaces de man-

tener su viabilidad durante largo tiempo (décadas o aún siglos). Análogamente, De Stasio (10) llamó "banco de huevos" al pool de huevos de reposo de copépodos, capaces de persistir durante un período prolongado en el ambiente (p.ej. > de 1 año), constituyendo ésta una forma extrema de letargo. El conocimiento de la diapausa en copépodos se desarrolló a partir de los estudios de la diapausa de insectos, por lo que sería un caso especial de la diapausa de artrópodos (11,12).

En el presente trabajo se analizan comparativamente las estrategias adaptativas de copépodos marinos y dulceacuicolas, se discuten algunos de los mecanismos compensatorios conductuales, morfológicos y fisiológicos involucrados, así como aspectos evolutivos de la diapausa. También se presentan sugerencias para realizar estudios en ecosistemas de nuestra región.

Caracterización de ambientes

Odum (13) y Horne & Goldman (14) caracterizan al ecosistema marino por su gran amplitud, y profundidad, su continuidad, su salinidad elevada y constante y su continua circulación, rasgos que en conjunto le confieren gran homogeneidad. Las bajas temperaturas de altas latitudes, la baja concentración de nutrientes y la escasez de energía luminosa a grandes profundidades son las barreras principales para el desarrollo de la vida. En promedio, en los ecosistemas marinos el P, el Si y el N son los nutrientes limitantes para el crecimiento algal que representa la principal fuente de alimento de los copépodos, mientras que en ambientes dulceacuicolas el P es el principal limitante (15). Sin embargo mares y océanos están lejos de ser un todo uniforme, pues desde el punto de vista trófico, existen zonas de gran productividad caracterizadas por el surgimiento de nutrientes (upwellings) y otras con nutrientes muy escasos. Para los seres vivos que en él se desarrollan, el océano es un ambiente de gran heterogeneidad formado por parches de nutrientes dispersos irregularmente en una matriz de baja productividad.

Comparativamente, los ambientes de agua dulce, en especial los de la región Neotropical, presentan una variabilidad espacio-temporal mayor que los ambientes marinos generada por su carácter de cuerpos de agua lóticos o leníticos, su tamaño más reducido y su ubicación geográfica. Están sujetos a una

alta probabilidad de desecación o de congelamiento según las latitudes, en ellos son limitantes la concentración variable de gases respiratorios, de sales inorgánicas y la escasez de sales biógenas, como nitratos y fosfatos. Por lo que antecede, los copépodos de agua dulce se encuentran bajo mayores y diferentes presiones de selección que los marinos. Estas presiones ambientales actúan como filtros selectivos ante los cuales los copépodos desarrollan variadas estrategias de historias de vida las que varían considerablemente en relación con la latitud, altitud y clima además de factores bióticos como la competencia y la depredación.

Mecanismos de evasión

Entre los mecanismos de evasión que presentan los copépodos pueden diferenciarse los estados de quiescencia, oligopausa y diapausa.

Danks (1987) en (16) define a la **dormancia** como «un estado de desarrollo suprimido» que representa tanto a la quiescencia como a la diapausa. Define a la **quiescencia** como «una respuesta inmediata a un factor limitante, tal como el detenimiento del desarrollo si la temperatura cae por debajo de cierto umbral, pero con inmediata reactivación del desarrollo si sube por encima de él». La **diapausa** es «una interrupción más profunda que implica cambios metabólicos en los organismos, conducentes a un detenimiento completo del desarrollo. La diapausa precede al advenimiento de condiciones adversas, pero no es controlada únicamente por la acción directa de factores ambientales». Para Hansen & Hairston (17) el estado de diapausa implica que los organismos penetren en los sedimentos y permanezcan cubiertos por ellos a veces durante varios años. Alekseev (12) define sintéticamente a la diapausa como "la condición de reposo fisiológico de un animal como consecuencia de su actividad hormonal".

La dormancia en copépodos ciclopoideos determina la prolongación de los estadios juveniles de desarrollo, la interrupción de la alimentación, la depositación en los sedimentos y la disminución del consumo de oxígeno (16). Así, la dormancia es un término más general que incluye a los anteriores.

El estado de diapausa es más frecuente en el estadio de copepodito IV, el cual en muchas especies parece ser el único estadio posible de diapausa. Tal es el caso de *Diacyclops thomasi*. El estadio de

copepodito V es el segundo más frecuentemente observado; la diapausa también ocurre ocasionalmente en otros estadios, tales como el II y el III, y en hembras adultas. Es interesante notar que el estado de diapausa varía entre especies relacionadas muy estrechamente e.g. dentro del género *Cyclops*. En *C. strenuus*, *C. kolensis*, y *C. abyssorum* la diapausa tiene lugar en el estadio V. En *C. scutifer* la diapausa se encuentra en los estadios II, III, IV y V, con frecuencias variables en poblaciones naturales (18). La existencia de diapausa en diferentes estadios y entre especies estrechamente relacionadas indica que este mecanismo ha evolucionado independientemente en las diferentes especies luego de sus diferenciaciones taxonómicas.

Otros autores establecen una diferencia entre quiescencia y diapausa (Andrewartha 1952; Lees 1955; Elgmork 1959; Mansingh 1971) en (16). La quiescencia se caracteriza por ser un estado corto, no ser característica de ningún estadio ontogenético particular y por poder ser inducida repetidamente en los mismos individuos. La quiescencia implica el descenso temporario hacia las zonas profundas y los sedimentos, migración que es inducida generalmente por estímulos lumínicos, térmicos, tróficos o como respuesta de escape a la presión de depredación (17,18, 19, 20). Tal sería el comportamiento de *Acartia tonsa*, con conductas de escape diurnas y enterramiento de los adultos y copepoditos de mayor tamaño en los sedimentos anóxicos (21).

Contrariamente, la diapausa responde a cambios cíclicos y predecibles del ambiente que ocurren en forma regular en el ciclo estacional y que se manifiesta en estadios definidos del ciclo vital. Así, la diapausa parecería haber evolucionado a partir del estado más «primitivo» de quiescencia (Mansingh 1971) en (18). Según los postulados de la teoría de la selección natural, los mecanismos poco eficientes deberían tender a desaparecer en el transcurso de las generaciones. Sin embargo, no es rara la persistencia de mecanismos poco eficientes pero de respuesta rápida a los cuales los organismos recurren en casos extremos. Así, la persistencia del estado de quiescencia podría interpretarse como un estado más «flexible» que la diapausa, habiéndose conservado por ser altamente adaptativa ya que la diapausa requiere una fase de preparación más larga que involucra procesos metabólicos complejos. Por ejemplo, una población de copépodos que habita una charca temporaria que se seca rápidamente an-

tes de que la diapausa pueda producirse, moriría a menos que la quiescencia sea una alternativa posible.

En poblaciones lacustres de ciclopoideos se ha demostrado la ocurrencia de una forma intermedia de desarrollo restringido que algunos autores han denominado **diapausa activa u oligopausa** que involucra disminución del crecimiento y del desarrollo, pero sin dormancia en los sedimentos. La diapausa activa se ha encontrado en los mismos estadios que la diapausa y ocurre en la zona profunda, cercana al fondo de los lagos. Los copépodos pueden estar en diapausa activa un cierto tiempo, para luego penetrar en los sedimentos y pasar a diapausa inactiva. Cuando la diapausa termina, los copepoditos ascienden hacia la zona eufótica más cálida y productiva de los lagos, donde se completa el desarrollo y tiene lugar la reproducción. Sin embargo, la caracterización que se hace de la misma, no justifica que se diferencie conceptualmente de la quiescencia.

Por lo expresado hasta el momento, en la literatura especializada se hace referencia a tres mecanismos de reposo o de dormancia: quiescencia, diapausa activa -u oligopausa- y diapausa -o diapausa inactiva- como integrando una serie evolutiva de establecimiento sucesivo. De estos mecanismos, el que ha sido más profundamente estudiado es la diapausa inactiva.

Taxa que experimentan dormancia

Dahms (22) en su excelente revisión del tema señala que la dormancia se conoce sólo en las formas de vida libre. Entre los Harpacticoida, en los géneros *Canthocamptus*, *Heteropsyllus* y *Drescheriella*. Entre los Cyclopoida, en los géneros *Cyclops*, *Microcyclops*, *Metacyclops*, *Thermocyclops*, *Mesocyclops*, *Acanthocyclops*, *Diacyclops*, *Eucyclops* y *Macrocyclops*. Entre los Calanoida de agua dulce, en los géneros *Diatomus*, *Onychodiatomus*, *Leptodiatomus*, *Aglaodiatomus*, *Acanthodiatomus*, *Scotodiatomus*, *Eurytemora*, *Epischura* y *Limnocalanus*. Entre los calanoideos marinos, en los géneros *Pontella*, *Labidocera*, *Anomalocera*, *Tortanus*, *Calanopia*, *Acartia*, *Centropages*, *Temora*, *Eurytemora* y *Sinocalanus* además de los géneros *Calanus*, *Neocalanus*, *Calanoides* y *Pseudocalanus*.

Tipos de dormancia en ambientes dulceacuícolas y marinos

Del las 178 publicaciones analizadas por Dahms (22), surge que entre los copépodos marinos la principal forma de dormancia son los huevos de reposo (27 especies), seguida por copepoditos no enquistados (8 especies), nauplius en reposo (6 especies) y copepoditos enquistados (1 especie). Entre los copépodos de agua dulce, predominan en cambio los copepoditos no enquistados (24 especies) seguidos por la formación de huevos de resistencia (16 especies), copepoditos enquistados (6 especies) y copepoditos no enquistados (3 especies).

Si bien la producción de huevos de diapausa ha sido un rasgo típicamente asociado a la vida en lagunas y charcas temporarias (Sawchyn & Hammer 1968, Wiggins et al. 1980 en 23) y (10), los datos aportados por Dahms (22) revelan que este mecanismo es más frecuente en copépodos marinos. Evidentemente, los ambientes dulceacuícolas favorecen el desarrollo de mecanismos de dormancia menos rígidos. En ellos los organismos no disponen del tiempo necesario para el establecimiento de mecanismos más elaborados y que requieren mayor asignación de recursos, como sería la formación de huevos de resistencia.

Significado adaptativo de la diapausa en ambientes dulceacuícolas

Un patrón peculiar de variabilidad emerge a partir del estudio de *Cyclops scutifer*, copépodo dulceacuícola planctónico. Esta especie muestra una historia vital particularmente flexible, que puede ser un ciclo anual simple o historias vitales con ciclos de vida complejos de 2 y 3 años con y sin diapausa. En un ciclo anual simple, la diapausa tiene lugar en el fondo y durante el invierno del primer año de desarrollo, como respuesta a la anaerobiosis invernal determinada por el congelamiento de las aguas. Otro mecanismo en la misma especie puede estar representado por ciclos complejos, con fraccionamiento de la población y permanencia de parte de ésta en los sedimentos por 2 y 3 años. En este caso, la diapausa se produce simultáneamente con el desarrollo de estadios poblacionales planctónicos. En ambientes más profundos como algunos lagos que se mantienen óxicos y que nunca se congelan completamente también se encontraron estados de

diapausa de *C. strenuus* en el sedimento durante todo el año. Una fracción de la población siempre estuvo presente en el sedimento formando un «sistema radical subterráneo» con un gran valor adaptativo en caso de cambios bruscos en cualquier época del año (18).

En zonas templadas, *Skistodiatomus oregonensis* y *Leptodiatomus minutus* producen huevos de diapausa aún en lagos extensos. Esta aparente contradicción se ve atenuada con el descubrimiento de que el momento de cambiar la producción de huevos subitáneos por la de huevos de resistencia o de diapausa para ambas especies es más tardío que para las poblaciones que se desarrollan en lagos pequeños, vinculados a una mayor impredecibilidad del ambiente (23). Las poblaciones que viven en lagunas temporarias, además, tienden a cambiar el tipo de huevos producidos aún antes (24). Asimismo, algunos autores (e.g. 2) proponen una mayor incidencia de la diapausa en copépodos dulceacuícolas que marinos.

Un aspecto que permanece oscuro es que ciertas poblaciones de *Cyclops scutifer* muestran ciclos bi o trianuales, mientras que poblaciones de lagos más fríos tienen ciclos anuales. Esta aparente contradicción podría ser explicada por la existencia de especies crípticas, situación que podría dilucidarse con técnicas moleculares (2).

Numerosos autores analizaron la densidad y la antigüedad de los huevos de resistencia en sedimentos lacustres del hemisferio Norte. Entre ellos merecen destacarse por su importancia los trabajos de Hairston & Olds (25), Hairston & De Stasio (26), Hairston et al (27) y de Hairston (28). Hairston & Van Brunt (23) encontraron huevos viables de copépodos diatómidos en sedimentos de 22 años y aún presentes en sedimentos de 90 años, datados con el método de Pb²¹⁰. En cuanto a su abundancia fue del orden de 10⁵ x m² hasta una profundidad de 5 cm por debajo de la superficie del sedimento.

Por otro lado, Hairston et al (27) encontraron huevos centenarios y aún viables de *Diatomus sanguineus* en los sedimentos de dos pequeñas lagunas templadas en Rhode Island cuyos sedimentos fueron datados con el método de Pb²¹⁰. Además, basándose en los datos de densidad y edad de los huevos, calcularon la tasa de mortalidad de los mismos como un elemento crítico para comprender la dinámica de los bancos de huevos y su potencial impacto en procesos ecológicos y evolutivos. Estos

autores encontraron $6.52 \times 10^9/m^2$ huevos viables de *D. sanguineus* en la laguna permanente y $0.77 \times 10^9/m^2$ en la laguna temporaria. Comparativamente, el máximo promedio poblacional de adultos de esta especie en la laguna permanente fue de 0.35×10^9 y de 3.3×10^9 en la laguna temporaria. En la laguna permanente, encontraron una tasa de sedimentación casi constante de 0,51 mm/año en los primeros 3 cm y de 0,78 mm/año por debajo de los 3 cm. Frente a estos sorprendentes resultados, los autores concluyeron que los huevos de diapausa de *D. sanguineus* pueden vivir en los sedimentos de la laguna permanente por un período de 400 años, con una probabilidad de sobrevivencia de 98,9 %, mientras que en la laguna temporaria, la edad de los huevos más antiguos fue de 210 años con una probabilidad de sobrevivencia de 98,5 %.

Significado adaptativo de la diapausa en ambientes marinos

Cuando se consideran grandes volúmenes de agua la ventaja adaptativa de la diapausa parece menos evidente. En el mar tienen menor incidencia los factores abióticos que en las lagunas temporarias discutidas previamente. En ambientes más estables, parece más adecuado sugerir como fuerzas selectivas factores tales como la disponibilidad de alimento e interacciones comunitarias del tipo de la competencia y la depredación.

El ciclo vital de las tres especies marinas antárticas dominantes (*Calanus acutus*, *Calanus propinquus* y *Rhincalanus gigas*) ha sido revisado por Marin (29). Según el modelo presentado por este autor, la cópula de *C. acutus* tiene lugar en aguas profundas durante un corto período de gran abundancia de hembras al final del invierno. Las hembras fertilizadas migran a la superficie en la primavera temprana y producen huevos. El desarrollo de los estadios siguientes ocurre en las aguas superficiales, los estadios más viejos (CIV y V) comienzan a migrar hacia abajo para pasar el invierno hasta el final del verano. La muda de CV a machos y hembras maduras se produce en las capas profundas. Kosobokova (30) aporta otros datos de copépodos calánidos antárticos. Según este autor, las hembras jóvenes encontradas en aguas profundas a fines de invierno habían sido originadas a partir de copepoditos IV y V tardíos. Durante el verano, ellas alcanzaron el estadio de CVI y almacenaron sufi-

ciente cantidad de lípidos para sobrevivir a la escasez de alimento durante el invierno. La única posibilidad que poseen para completar su ciclo vital es pasar el invierno de este modo y reproducirse a la edad de dos años. Según Conover (31) quien trabajó con copépodos calánidos de altas latitudes en el hemisferio norte, las hembras necesitan alimentarse durante un año para reproducirse al siguiente, razón por la cual conservan funcionales sus partes bucales. Así, y vinculado a las temperaturas extremadamente bajas imperantes en los mares de altas latitudes, el mecanismo adaptativo más frecuente es la prolongación del tiempo de desarrollo. Otro mecanismo compensatorio observado en los copépodos marinos es el aumento de ésteres de cera de reserva antes de la fase invernal, a los que utilizan como fuente de energía cuando el material particulado es escaso. Por su parte, Uye et al (32) al estudiar la posible relación entre nivel de polución y viabilidad de los huevos de reposo de copépodos marinos, sugieren que las especies portadoras de sacos ovigeros son menos afectadas por la contaminación de los sedimentos que aquellas formadoras de huevos de resistencia. En este caso, la contaminación, en caso de mantenerse en niveles elevados, estaría actuando como filtro selectivo en contra de la producción de huevos de resistencia.

Una explicación que podría catalogarse de ecléctica fue propuesta por Viitasalo et al (33) luego de estudiar las poblaciones de copépodos calanoideos del Mar Báltico. En este ecosistema, la distribución y abundancia de estas poblaciones es dominada por factores abióticos tales como la temperatura y la salinidad. Estos autores sostienen que la respuesta de un zooplancton a factores fisiológicamente importantes como la temperatura y la salinidad pueden cambiar durante el desarrollo, siendo las preferencias de un individuo generalmente más limitadas que aquellas de la especie como un todo. La relación entre el ambiente y la población podría variar simplemente debido a que diferentes generaciones experimentan diferentes combinaciones de presiones ambientales.

Los estudios orientados a analizar la posible relación inversa existente entre la tasa de producción de huevos y la concentración de clorofila *a* mostraron que la escasa disponibilidad de alimento no es un factor importante para iniciar la producción de huevos de resistencia (34), (35).

La tasa de mortalidad de los huevos de *Acartia*

clausi y *Cyclops typicus* mostró valores altos para lanora & di Carlo (35) ya que sólo 10⁻⁴ % de los huevos sobrevivieron y eclosionaron. Contrariamente, Hairston y sus colegas incrementaron en más de un orden de magnitud el tiempo de sobrevivencia de los huevos de diapausa en copépodos, con respecto a publicaciones anteriores (27).

Respecto a la densidad, Hairston et al (27) encontraron que el número de huevos de reposo en ambientes marinos es similar al de ambientes dulceacuicolas. Desde entonces, se instaló una nueva polémica: Es este rasgo una adaptación a un reclutamiento impredecible propio de ambientes fluctuantes o simplemente es un producto de la dinámica de los sedimentos, es decir, los huevos deben estar cerca de la superficie del sedimento para eclosionar? Análogamente con la teoría del banco de semillas, se esperaría que cuando la sobrevivencia de los huevos de diapausa fuera alta, aún pequeñas fluctuaciones en el reclutamiento entre los años conducirían a la evolución de diapausa prolongada (Ellner 1985 en 27). Por lo tanto, los próximos esfuerzos de investigación en este aspecto deberían estar orientados a conocer el grado de importancia de las fluctuaciones en el reclutamiento para dilucidar si la duración de la diapausa es un rasgo de historia de vida generado evolutivamente o es sólo un producto de la dinámica de los sedimentos.

Aspectos fisiológicos de la dormancia

La duración de la dormancia estaría reflejando un trade-off entre la ganancia de adecuación biológica generada por el éxito reproductivo inmediato o la probabilidad de sobrevivencia en el estado de reposo y el crecimiento potencial. En este continuo de respuestas posibles los copépodos desarrollaron mecanismos fisiológicos variados.

Un importante mecanismo compensatorio que permite a los copépodos ajustar las distintas estrategias de historia de vida a las condiciones del ambiente consiste en modificar la cantidad de lípidos que almacenan. Este proceso fisiológico puede producirse a través del almacenamiento de: 1- lípidos de reserva en el huevo, fundamentalmente bajo la forma de triglicéridos; 2- ésteres de cera concentrados en un conspicuo cuerpo adiposo situado en la región media del aparato digestivo del copépodo adulto (36).

Los ésteres de cera son acumulados y mante-

nidos como reserva de energía metabólica; son lípidos neutros compuestos por largas cadenas de alcoholes grasos esterificados en cantidades equimoleculares con largas cadenas de ácidos grasos. La formación de ésteres de cera es máxima en los estadios de CIV y V. Gran parte de ellos son utilizados para pasar de CV a hembras. No ocurre lo mismo en los machos, pero éstos ocupan gran parte de los ésteres de cera durante la actividad física relacionada con la reproducción (37). Aproximadamente la mitad restante de los ésteres de cera no catabolizados por los calanoides durante el desarrollo del estado de CV a hembras maduras se transfiere a los huevos y serán usados en el desarrollo postembrionario siguiente. Los huevos de calánidos contienen triglicéridos como reserva lipídica por lo tanto los ésteres de cera deben ser transformados en triglicéridos por la hembra adulta antes de transferirlos a los huevos (38).

Los copépodos pueden adaptarse a diferentes ambientes variando el tamaño de sus huevos o cambiando el contenido de lípidos disponibles como energía metabólica rápida de embriones y larvas nauplios (39). Es interesante notar que el porcentaje de triglicéridos en *Mesocyclops longisetus* (22,1 %) es similar al encontrado para la población subtropical de *M. edax* (17,2 %). Sin embargo, para los copépodos marinos *Calanus helgolandicus* que habitan ambientes polares se ha comunicado el dato de 40,4 %, lo que indica que puede tener el doble de reservas energéticas en sus huevos que la de los copépodos dulceacuicolas mencionados previamente (40). Un patrón similar se encontró en los copépodos marinos *Euchaeta japonica* y *Neocalanus tonsus* (36, 37) lo que sugiere que los ésteres de cera facilitan la sobrevivencia durante la fase invernal del ciclo de vida, cuando el material orgánico particulado es escaso.

Una mención especial merecen las investigaciones desarrolladas con *Eurytemora affinis*. Esta especie puede responder al estrés térmico en cuestión de horas. La adaptación es mayor bajo temperaturas variables que constantes, de acuerdo al hábitat estuarial de este calánido. La especie tiene la capacidad tanto de adaptarse individualmente en corto tiempo como genéticamente transcurridas algunas generaciones. Este sorprendente mecanismo adaptativo se vincula a la síntesis de un grupo de proteínas que han sido identificadas desde las bacterias al ser humano, y conocidas como "heat shock"

(HSPSs). La respuesta de *E. affinis* al shock térmico fue similar al de organismos tales como *Drosophila sp.* y *Tetrahymena sp.*: se produjo una disminución general en la secreción de proteínas, mientras se veía favorecida la síntesis de un nuevo grupo de ellas, las HSPSs, vinculadas a la tolerancia térmica. Otros mecanismos observados incluyen cambios de viscosidad en los lípidos de membrana y modificación de la tasa de incorporación de oxígeno (41).

En este contexto, una pregunta interesante sería la siguiente: los rasgos fisiológicos mencionados, están diferenciados genéticamente o son una expresión de acentuada plasticidad fenotípica? Thompson (42) postula que la plasticidad resulta adaptativa si combina: capacidad de amortiguación fisiológica a condiciones ambientales desfavorables y una respuesta mejorada a condiciones ambientales favorables. Por otro lado, Wyngaard (16) al estudiar dos poblaciones de *Mesocyclops edax* pertenecientes a lagos de distintas latitudes aportó evidencia experimental de diferenciación genética con respecto a la capacidad de entrar en diapausa.

Consecuencias poblacionales y comunitarias de la existencia de un banco de huevos

El hecho de que los huevos de resistencia suelen ser muy antiguos sugiere que el tiempo generacional promedio de los taxa involucrados podría ser mayor que el supuesto. Cuando aumenta el tiempo generacional se incrementa la superposición entre las generaciones. Esta superposición es un componente esencial de la coexistencia de especies dentro de una comunidad y de genotipos en una población (10), (26), (43). De esta manera, la superposición de generaciones facilitada por un banco de huevos permitiría la coexistencia de taxa que de otro modo podrían experimentar exclusión competitiva. Las poblaciones que están expuestas a un ambiente que varía en temperatura, precipitaciones etc. entre las estaciones reproductivas, pueden verse alternativamente favorecidas, resultando éste un poderoso mecanismo de mantenimiento tanto de la diversidad de especies dentro de las comunidades (idea tempranamente expresada por Cheeson & Warner (44) en 1981 a través de su propuesta de coexistencia en sistemas tipo lotería competitiva) y de la diversidad genética dentro de las poblaciones. Por lo tanto la posibilidad de generar un banco de huevos podría

ser un componente clave en el mantenimiento de la diversidad biótica tanto en riqueza de especies como en variabilidad genética (27).

Sugerencias para estudios futuros

La somera revisión del tema presentada muestra un número mínimo de investigaciones desarrolladas en Sudamérica con respecto a las efectuadas en otras partes del mundo. En Sudamérica, no se conocen antecedentes de estudios que analicen la densidad y antigüedad de los huevos de resistencia en sedimentos marinos o dulceacuicolas. Un análisis de este tipo debería incorporar la datación de los sedimentos. La comparación de estos datos con los obtenidos en el hemisferio Norte, permitiría profundizar en el conocimiento de este tema.

Otro aspecto a dilucidar es si en los ambientes temporarios es más frecuente el mecanismo de quiescencia que la producción de huevos de reposo, el que involucra procesos fisiológicos más complejos. También podría testearse la hipótesis de plasticidad fenotípica, capacidad que permitiría a estos organismos modificar sus características etológicas y morfo-fisiológicas según las restricciones imperantes.

Bajo condiciones controladas de laboratorio sería necesario realizar estudios comparativos de sedimentos de ambientes permanentes y sedimentos que hayan estado expuestos a desecación, variando alternativamente distintos parámetros ambientales para determinar qué especies son capaces de tolerar la desecación total, qué especies eclosionan bajo los distintos tratamientos y cuál es la tasa de eclosión en cada caso. Además de conocer experimentalmente qué factores inducen la diapausa, sería importante analizar también si la eclosión inducida disminuye con la exposición repetida a estos factores.

Sería útil realizar estudios para determinar la abundancia relativa de los estadios planctónicos y bentónicos, así como la tasa de reclutamiento desde los sedimentos en ecosistemas regionales.

No se conoce adecuadamente el efecto de ciertas sustancias tóxicas detectadas en la región (e.g. atrazina, paraquat, metales pesados e incluso contaminación orgánica) sobre la estructura comunitaria zooplanctónica y sobre el ciclo biológico de copépodos en particular. Por lo tanto éste es otro aspecto importante a considerar dada la creciente

contaminación de origen antrópico a que están expuestos los ecosistemas regionales.

Las inundaciones periódicas del río Paraná afectan a su vasta llanura aluvial provocando desbordes de las diversas cuencas que se conectan entre sí y con ambientes leníticos (45). Este comportamiento fluctuante podría modificar la ecología y evolución de las poblaciones activas. En este sentido, sería relevante investigar la existencia de una posible correlación entre la antigüedad del banco de huevos presente en un determinado ambiente y los pulsos de inundación ocurridos.

Sería importante también comparar la fenología reproductiva de copépodos de una misma especie que habite lagunas permanentes y charcas temporarias pues podrían encontrarse diferencias en el ciclo biológico de los organismos de ambos ambientes. Esta hipótesis, tempranamente expresada por Hutchinson (46) y por Wiggins et al (39) ya fue testada por Hairston & Olds (25), obteniendo sorprendentes resultados que no necesariamente debían repetirse en el ecosistema del río Paraná Medio.

La teoría ecológica predice que las generaciones superpuestas (como las generadas por un banco de huevos) con la ocurrencia simultánea de variaciones ambientales, puede promover el mantenimiento tanto de la dinámica y diversidad genética de las poblaciones activas, como cambios en la estructura comunitaria (47, 48, 49, 50, 51). En las heterogéneas y cambiantes cuencas isleñas del Paraná medio, esta peculiar combinación de factores podría ser una importante fuente de generación y mantenimiento de biodiversidad. En este sentido, la llanura de inundación del río Paraná medio ofrece un excelente "laboratorio natural" para este tipo de estudios.

Conclusiones

Los mecanismos adaptativos analizados representan aspectos fundamentales en el incremento de la adecuación biológica de copépodos porque: maximizan el aprovechamiento de nutrientes, facilitan la dispersión al permitir ocupar nichos y ambientes que de otro modo resultarían inaccesibles a través del escape a tiempo de condiciones ambientales desfavorables, disminuyen las presiones de depredación y/o competencia, mantienen la variabilidad genética y facilitan el ajuste temporal de eventos

importantes en el ciclo de vida tales como la reproducción.

En resumen, los copépodos marinos y dulceacuicolas poseen respuestas compensatorias sumamente plásticas que incluyen mecanismos conductuales y morfo-fisiológicos que los organismos regulan según el tipo y la intensidad de las presiones ambientales a las cuales están expuestos.

Se sugiere desarrollar investigaciones que permitan profundizar el conocimiento de esta problemática en ecosistemas de la región.

Agradecimiento

Al revisor de este artículo, por sus valiosas sugerencias.

Bibliografía

1. Sibly, R. M. & P. Calow. 1986. *Physiological Ecology of Animals*. Blackwell Scientific Publications. 179 p.
2. Fryer, G. 1996. Diapause, a potent force in the evolution of freshwater crustaceans. *Hydrobiologia* **320**: 1-14.
3. Cáceres, C. 1998. Interspecific variation in the abundance, production and emergence of *Daphnia* diapausing eggs. *Ecology* **79**:1699-1710.
4. De Meester, L. C. C. & J. Vanoverbeke. 1998. Chemical interactions, maternal effects and the hatching of *Daphnia* diapausing eggs. *Arch. Hydrobiol. Spec. Issues Advanc. Limnol.* **52**: 263-272.
5. Ruttner-Kolisko, A. 1974. *Plankton Rotifers. Biology and Taxonomy*. E. Schweizerbart'sche Verlagsbuchhandlung. 146 p.
6. Harper, J. L. 1977. *Population Biology of Plants*. Academic Press. London. 892 p.
7. Fenner, M. 1985. *Seed Ecology*. Chapman and Hall (eds). New York. 133 p.
8. Venable, D.L. & J. S. Brown. 1988. The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *Am. Nat.* **131**: 360-384.
9. Levin, D. A. 1990. The seed bank as a source of genetic novelty in plants. *The Am. Nat.* **135**: 563-572.
10. De Stasio B. T. Jr. 1989. The seed bank of a freshwater crustacean: copepodology for the plant ecologist. *Ecology* **70**: 1377-1389.
11. Brewer, R. H. 1964. The phenology of *Diaptomus stagnalis* (Copepods: Calanoida): The development and the hatching of the egg stage. *Physiol. Zool.* **37**: 1-20.
12. Alekseev, V. R. & Y. I. Starobogatov. 1996. Types of diapause

- in Crustacea: definitions, distribution, evolution. *Hydrobiologia* **320**: 15-26.
13. Odum, E. P. 1972. *Ecologia*. 3ra. Ed. Nueva Editorial Interamericana. 639.
14. Horne, A. J. & Ch. R. Goldman. 1994. *Limnology*. 2nd ed. McGraw-Hill, Inc. 576.
15. Heckey, R. E. & P. Kilham. 1988. Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments: A review of recent evidence on the effects of enrichment. *Limnol. Oceanogr.* **33**: 796-822.
16. Wyngaard, G. A. 1988. Geographical variation in dormancy in a copepod: evidence from population crosses. *Hydrobiologia* **167/168**: 367-374.
17. Hansen, A. & N. Hairston Jr. 1998. Food limitation in a wild cyclopoid copepod population: direct and indirect life history responses. *Oecologia* **115**: 320-330.
18. Elgmork, K. 1980. Evolutionary aspects of diapause in freshwater copepods. En: *Evolution and Ecology of Zooplankton Communities*. University Press of New England, Lond.: 411-417.
19. Barnes, R. S. K. 1994. Reproduction, Life Histories and Dispersal. En: *Fundamentals of Aquatic Ecology*. Barnes, R. S. K. & K. H. Mann (eds). Blackwell Scientific Publications. 270.
20. Twombly, S.; N. Clancy & C. Burns. 1998. Life history consequences of food quality in the freshwater copepod *Boeckella triarticulata*. *Ecology* **79**: 1711-1724.
21. De Meester, L. & W. Vyverman. 1997. Diurnal residence of the larger stages of the calanoid copepod *Acartia tonsa* in the anoxic monimolimnion of a tropical meromictic lake in New Guinea. *Journal of Plankton Research*. **19**: 425-434.
22. Dahms, H. U. 1995. Dormancy in the Copepoda – an overview. *Hydrobiologia* **306**:199-211.
23. Hairston N. G Jr. & R. A. Van Brunt. 1994. Diapause dynamics of two diaptomid copepods species in a large lake. *Hydrobiologia* **292/293**: 209-218. En: *Ecology and morphology of copepods*. F. D. Ferrari & B.P. Bradley (eds). Kluwer Academic Publishers.
24. Lazzaretto, I., F. Franco & B. Battaglia. 1994. Reproductive behaviour in the harpacticoid copepod *Tigriopus fulvus*. *Hydrobiologia* **292/293**: 229-234. En: *Ecology and Morphology of Copepods*. F. D. Ferrari & B. P. Bradley (eds). Kluwer Academic Press.
25. Hairston, N. G. Jr. & E. J. Olds. 1987. Population differences in the timing of diapause: a test of hypothesis. *Oecologia* **71**: 339-344.
26. Hairston, N. G. Jr. & B. T. De Stasio (1988) Rate of evolution slowed by a dormant propagule pool. *Nature* **336**: 239-242.
27. Hairston, N. G. Jr., R. A. Van Brunt & C. M. Kearns. 1995. Age and survivorship of diapausing eggs in a sediment egg bank. *Ecology* **76**: 1706-1711.
28. Hairston, N. G. Jr. 1996. Zooplankton egg banks as biotic reservoirs in changing environments. *Limnol. Oceanogr.* **41**: 1087-1092.
29. Marin, V., 1988. Independent life cycles: an alternative to the asynchronism hypothesis for antarctic Calanoid copepods. *Developments in Hydrobiologia* **167/168**:161-168. G. A. Boxshall y H. K. Schminke (eds).
30. Kosobokova, K. N. 1994. Reproduction of the calanoid copepod *Calanus propinquus* in the southern Weddell Sea, Antarctica: observations in laboratory. En: *Ecology and Morphology of Copepods*. F. D. Ferrari & B. P. Bradley (eds). Kluwer Academic Press.
31. Conover, R. J. 1988. Comparative life histories in the genera *Calanus* and *Neocalanus* in high latitudes of the northern hemisphere. *Hydrobiologia* **167/168**: 127-142. En: *Biology of Copepods*. G. A. Boxshall & H. K. Schminke (eds.). Kluwer Academic Publishers.
32. Uye, S. M., Yoshiya, K., Ueda & S. Kasahara (1984) The effect of organic sea-bottom pollution on survivability of resting eggs of neritic calanoids. *Crustaceana* **7**: 390-402.
33. Viitasalo, M., T. Katajisto & I. Vuorinen. 1994. *Hydrobiologia* **292/293**: 415-422.
34. Kiorboe, T., F. Mohlenberg & P. Tiselius. 1988. Propagation of planktonic copepods: production and mortality of eggs. *Hydrobiologia* **167/168**: 219-225.
35. Ianora, A. & B. di Carlo. 1988. Observations on egg production rates and seasonal changes in the internal morphology of Mediterranean populations of *Acartia clausi* and *Centropages typicus*. *Hydrobiologia* **167/168**: 247-253. En: *Biology of Copepods*. G. a. Boxshall & H. K. Schminke (eds.).
36. Wyngaard, G. A., C. E. Goulden & A. Nourbakhsh, 1994. Life history of the tropical freshwater copepod *Mesocyclops longisetus* (Crustacea: Copepoda). *Hydrobiologia* **292-293**: 423-427. En: *Ecology and Morphology of Copepods*. F. D. Ferrari & B. P. Bradley (eds). Kluwer Academic Press. Belgium.
37. Sargent, J. R. & S. Falk-Petersen, 1988. The lipids biochemistry of calanoid copepods. *Hydrobiologia* **167/168**: 101-114. En: *Biology of Copepods*. G. A. Boxshall & H. K. Schminke (eds.). Kluwer Academic Publishers.
38. Lee, R. F. 1974. Lipid composition of the copepod *Calanus hiperboreus* from the Arctic ocean. Changes with depth and season. *Mar. Biol.* **26**:313-318.
39. Wiggins, G. B., R. J. Mackay & I. M. Smith, 1980. Evolutionary and ecological strategies of animals in annual temporary ponds. *Arch. Hydrobiol.* **58**: 97-206.
40. Gatten, R. R, J. R. Sargent, T. E. V. Forsberg, S. C. M. O'Hara & E. D. S. Corner, 1980. Utilization of lipid by *Calanus helgolandicus* during maturation and reproduction. *J. Mar. Biol.* **60**: 391-399.

41. Bradley, B. P. R. Hakimzadeh & J. S. Vincent. 1988. Rapid responses to stress in *Eurytemora affinis*. *Hydrobiologia* **167/168**:197-200.
42. Thompson, J. 1991. Phenotypic plasticity as a component of evolutionary change. *TREE* Vol. **6**, **8**: 246-249.
43. Cheeson, P. 1986. Environmental Variation and the coexistence of species. Cap. 14: 240-256 En: *Community Ecology*. Diamond y Case (eds).
44. Cheeson, P. L. & R. R. Warner. 1981. Environmental variability promotes coexistence in lottery competitive systems. *Am. Nat.* **117**: 923-943.
45. José de Paggi, S. 1981. Variaciones temporales y distribución horizontal del zooplancton en algunos cauces secundarios del río Paraná Medio. *Studies on Neotropical Fauna and Environment* **16**: 185-199.
46. Hutchinson G. E. 1967. A treatise on limnology. Volume 2. John Wiley & Sons, New York. USA. 1114 p.
47. Cheeson, P. y Case. T. 1986. Overview: nonequilibrium community theories: chance, variability, history and coexistence. Cap. 13. 229-239 p. En: *Community Ecology*. Diamond y Case (eds).
48. Menge, B. & Sutherland, J. 1987. Community regulation: variation in disturbance, competition, and predation in relation to environmental stress and recruitment. *Am. Nat.***130**: 730-757.
49. Pickett, S. T. A., Kolasa, J., Armesto, J. J. & Collins, S. L. 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos* **54**: 131-139.
50. Ellner, S. & N. G. Hairston. 1994. Role of overlapping generations in maintaining genetic variation in a fluctuating environment. *Am. Nat.* **143**: 403-417.
51. Frank, S. & M. Slatkin 1990. Evolution in a variable environment . *Am. Nat.***136**: 244-260.