

La salinidad y su efecto en la reproducción del crustáceo *Artemia* sp

Jorge Castro Mejía,* Talía Castro Barrera, José Luis Arredondo Figueroa¹,
Luis Héctor Hernández Hernández, Germán Castro Mejía,
Ramón De Lara Andrade, Ma. del Carmen Dosta Monroy

UAM-X. Depto. El Hombre y su Ambiente. Laboratorio de Producción de Alimento Vivo

¹UAM-I. Depto. de Hidrobiología. Planta Piloto de Producción Acuícola.

e-mail: camj7509@correo.xoc.uam.mx

Recibido: 24 de abril de 2009.

Aceptado: 03 de julio de 2009.

Resumen

El funcionamiento normal de un organismo depende de la correcta regulación entre las relaciones físicas y químicas del entorno en donde se encuentra, así como de los diferentes procesos bioquímicos que el organismo debe de llevar a cabo para su mantenimiento y así poder mantener y controlar una estabilidad en el equilibrio iónico e hídrico de su cuerpo. Todos los organismos tienen la responsabilidad de ejercer un control sobre la presencia o ausencia de solutos en sus tejidos o células y es por ello que todos y cada uno de ellos lo han hecho dependiendo de la relación existente entre las condiciones internas que deben mantener y las condiciones físico químicas que guarda el hábitat que ocupan.

Una de las funciones fisiológicas que se ve alterada por los cambios iónicos e hídricos es la reproducción, y principalmente en aquellos organismos que habitan en salineras, donde la fluctuación de la salinidad es constante, como es el caso del crustáceo *Artemia*. Esta alteración en la reproducción se da principalmente debido al gasto energético que implica mantener otras funciones fisiológicas en equilibrio, y que puede provocar que no llegue la suficiente energía para iniciar el proceso reproductivo. El éxito en la reproducción de un organismo y sobre todo en la de tipo sexual, ha permitido la presencia de variaciones genéticas en las poblaciones de organismos (formación de híbridos), que según sea el caso, permita que el individuo responda mejor a las condiciones internas y externas de su medio y así formar un

nuevo individuo con características propias, las cuales si son exitosas, podrán ser heredadas a la siguiente generación.

En el caso del crustáceo *Artemia*, se observa que cada población responde con ciertas características reproductivas (nauplios o quistes) o en cantidad o en tasa de producción, a una salinidad específica que puede variar desde los 35 hasta los 170 gL⁻¹. Este conocimiento permitirá un manejo adecuado de cada población, no sólo a nivel laboratorio, sino también en los distintos lugares en donde se encuentra este recurso de forma natural.

Abstract

The normal physiology function of an organism depends on the correct regulation between the physical and chemical relationships of the environment; as well on the different biochemical processes that the organism should carry out to maintain and control stability on the ionic and hydric balance into their body. All the organisms need to maintain the control over the presence or absence of solutes in their tissues and cells. Thus, each organism needs to modify all their systems, depending on their relationship among the internal conditions that must maintain in good health and the chemical and physical conditions of their habitat. One of the physiologic functions that is altered by ionic and hydric changes is the reproduction and in first place, on those organisms who live in saline systems and have constant salinity fluctuations, like the crustacean *Artemia*. These reproductive changes were made because the energy expenses to maintain other physiologic functions balance, might provoke that not exist enough energy to start the reproductive process. The success of reproduction of an organism and mainly on the sexual type reproduction, has allow the presence of genetic variations among the population and

*Este trabajo forma parte de la Tesis Doctoral del primer autor, inscrito en el Programa de Doctorado de Ciencias Biológicas de la Universidad Autónoma Metropolitana.

creates organisms called hybrids, that might be respond in better ways to internal and external conditions of the environment. This process produces an organism with its own successful characteristics, with the possibility to be inherited to next generation. In crustacean *Artemia's* case, we observed that each strain answer in different ways for reproductive characteristics (cysts or nauplii production), amount and rate in specific salinity and it amount can change to 35 to 170 gL^{-1} range. This knowledge can allow a better use and management of *Artemia* since laboratory conditions to natural saline systems.

Introducción

Mantenimiento de un equilibrio iónico e hídrico

El funcionamiento normal de un organismo depende de la correcta regulación entre las relaciones físicas y químicas del entorno en donde se encuentra, así como de los diferentes procesos bioquímicos que debe de llevar al cabo para su mantenimiento. Los niveles de las relaciones son muy amplios, ya sea que hablemos del mundo externo que lo rodea o el mundo externo citoplasmático aún de una enzima intracelular (Fig. 1). Lo que en realidad es importante es que todos los individuos deben mantener una concentración deseable de solutos y soluciones en sus fluidos corporales, ya sea de forma intracelular o extracelular, sobre todo por medio de los tejidos epiteliales, que son los que forman la principal barrera en contra del exterior (Moyes y Schulte, 2007) (Fig. 2).

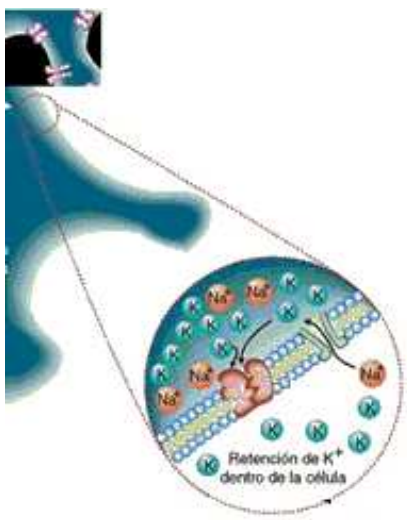


Figura 1. Equilibrio iónico en la célula.



Figura 2. Proceso homeostático.

Cada grupo, sean animales o plantas, utilizan diferentes combinaciones de células, estructuras, órganos o tejidos, para mantener y controlar el equilibrio iónico e hídrico de su cuerpo. Estas estructuras regulan tres procesos homeostáticos para asegurar una composición química adecuada en el interior del cuerpo y así poder realizar diferentes funciones o que éstas no se vean alteradas (Fig. 3). Estos tres procesos son:

- Regulación osmótica, que controla la presión de los tejidos o de la célula según sea el caso y determina la fuerza impulsora del movimiento del agua a través de las membranas biológicas.
- Regulación iónica que controla la composición de estos en los líquidos corporales.
- Eliminación de compuestos nitrogenados como producto final del catabolismo de los organismos en conjunción con el sistema excretor.

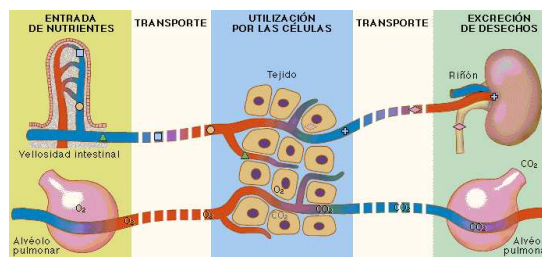


Figura 3. Eliminación de compuestos.

Cada tipo de hábitat que los organismos ocupan impone una cierta combinación de retos a nivel iónico e hídrico para mantener la homeostasis (Fig. 4, pag. 7). Cuando los individuos habitan un ambiente marino, deberán de mantener un equilibrio iónico estable al verse influenciados o expuestos a ni-

veles altos de concentración de iones y mantener el agua en el cuerpo; mientras que aquéllos que habitan ambientes de agua dulce, deberán de conseguir este equilibrio por medio del alimento, ya que en realidad su problema es hacerle frente a una entrada constante de agua. En cuanto a los especímenes terrestres, que viven en ambientes de constante deshidratación, los iones deberán ser incorporados también por la comida, pero además deberán hacer frente a la obtención suficiente de agua para mantener su homeostasis.

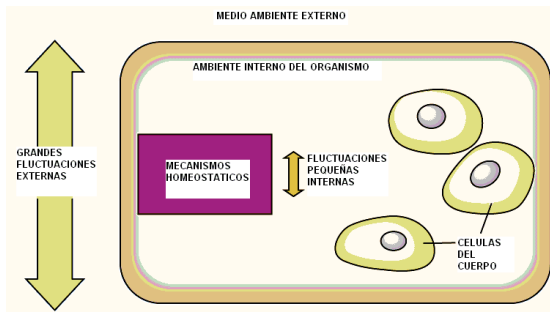


Figura 4. Cambios externos o internos del organismo o a nivel celular provocan cambios que alteran los procesos homeostáticos.

Estrategias para la regulación iónica

Todos los animales o plantas, ejercen un control sobre la presencia o ausencia de solutos en sus tejidos o células y esto lo han hecho, dependiendo de la relación existente entre las condiciones internas que deben mantener y las condiciones físico químicas que guarda el hábitat que ocupan.

Los organismos tienen la necesidad de regular un equilibrio iónico de los líquidos intracelulares que poseen, los cuales pueden diferir dependiendo de la naturaleza de la composición iónica del líquido extracelular, ya que dependiendo de su hábitat, la mayor o menor concentración de sales deberán de mantenerse afuera o adentro del compartimiento celular según sus necesidades (Fig. 5). Según la clasificación de Moyes y Schulte (2007), existen individuos que son ionoconformadores u osmoconformador que ejercen poco control sobre el perfil de solutos en su espacio extracelular; son organismos que habitan en medios marinos, sin grandes cambios, ya que solamente así pueden mantener sus líquidos extracelulares que son muy semejantes al agua marina que los rodea, ya sea que el componente iónico sea sodio (Na^{2+}), calcio (Ca^{2+}) o magnesio (Mg^{2+}) y los aniones como cloruros (Cl^{-}) o sulfatos (SO_4^{2-}).

También existen ionorreguladores u osmorreguladores que son capaces de regular los perfiles iónicos de los líquidos extracelulares, empleando y combinando estrategias como absorción y eliminación de iones. Los términos de osmorregulador y osmoconformador se han aplicado más a los que se encuentran en el medio acuático en general.

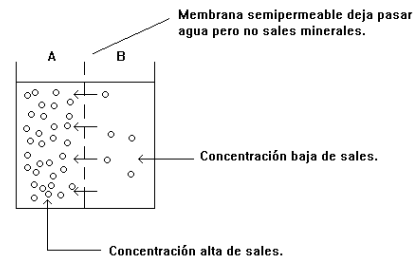


Figura 5. Sistema de regulación iónica.

Los animales o las plantas, también se pueden clasificar según su habilidad para tolerar los cambios en la osmolaridad externa. Existen los organismos estenohalinos que son capaces de tolerar tan solo un reducido margen de concentraciones salinas, mientras que los organismos considerados como eurihalinos pueden tolerar osmolaridades que varían ampliamente, ya que independientemente del hábitat que ocupa, presentan límites de tolerancia a un factor o variable determinada, en este caso a la concentración de iones dentro o afuera del cuerpo. Todo ser, sea animal o planta, se encuentra en un rango óptimo en el cual puede realizar sus funciones fisiológicas de forma adecuada (sin alteraciones), aunque siempre existirá un punto de valores mínimo y máximo en los cuales los organismos no pueden pasar ese límite sin causar grandes alteraciones fisiológicas o metabólicas, que le ocasionen la muerte (Fig. 6).

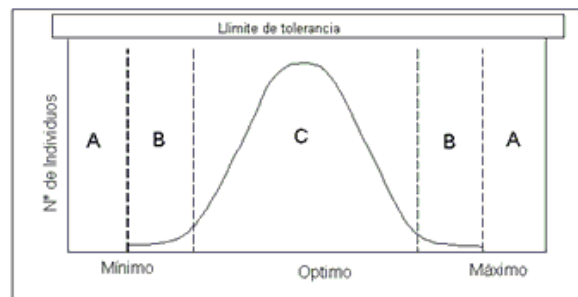


Figura 6. Límites de tolerancia de todo organismo. A: ausencia de especie, B: rara vez se encuentra.

Clasificación de los solutos según

Moyes y Schulte (2007)

Tres clases de solutos es posible distinguir si se valoran los efectos que ocasionan sobre las estructuras y la función de las macromoléculas:

- Solutos desestabilizadores. Ocasionan que se desestabilice la función de las macromoléculas en concentraciones normales presentes en el interior del cuerpo. En este caso se encuentran los iones inorgánicos como el sodio (Na^{2+}), potasio (K^+), cloruros (Cl^-) y sulfatos (SO_4^{2-}), al igual que algunos solutos orgánicos como los aminoácidos.
- Solutos compatibles. Influyen levemente en la función macromolecular y pueden acumularse en altas concentraciones sin ocasionar un efecto perjudicial en los procesos celulares. Como ejemplos están: la trehalosa, el glicerol y la glucosa; así como aminoácidos sin cargas negativas libres.
- Solutos contrarrestantes. Sólo se utilizan si existe la combinación de ambos, ya que por separado cada uno se contrarresta.

El papel del tejido epitelial en la regulación iónica

Todos los individuos cambian o modifican el perfil del líquido extracelular mediante la entrada y salida de agua y iones, a través de aquellos tejidos epiteliales que interactúan con el medio externo, sea piel, branquias o al interior como las luces del sistema excretor y sistema digestivo. Desafortunadamente estos tejidos no solamente cumplen esa función fisiológica, sino que además pueden ser usados para la respiración, el movimiento, la excreción de desechos y por lo tanto el organismo debe mantener un equilibrio entre todas estas funciones y el equilibrio iónico y osmótico (Fig. 7). A veces, el equilibrio de esta función, llega a alterar otras funciones metabólicas importantes como es la reproducción, debido al gasto energético que el organismo tiene que hacer para mantener su homeostasis. Cuando no se da el equilibrio, todavía se tiene la posibilidad de alterar totalmente sus funciones metabólicas y fisiológicas para mantener la homeostasis y si esto es insostenible, el organismo que pueda desplazarse, tenderá a escapar del ambiente que lo está perturbando.

La reproducción sexual

Una de las funciones fisiológicas que se ve alterada por los cambios iónicos e hídricos es la reproducción, ya que el gasto energético que implica mantener otras funciones fisiológicas en equilibrio, puede provocar que no llegue la suficiente energía pa-

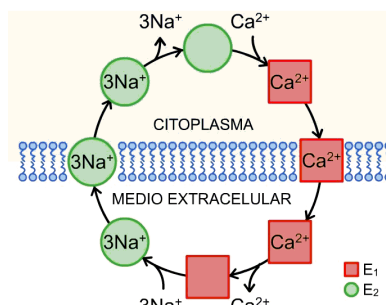


Figura 7. Regulación iónica en la membrana.

ra iniciar el proceso reproductivo. Conseguir que las demás funciones se mantengan en equilibrio y que llegue la energía necesaria para iniciarla, ha sido uno de los procesos más exitosos de un organismo a la hora de habitar en un determinado nicho ecológico.

El éxito en la reproducción y sobre todo en la de tipo sexual, ha permitido la presencia de variaciones genéticas en las poblaciones debido a que existe un aporte cromosómico de dos individuos, que permiten tener una mayor combinación; pero además esta posibilidad de combinación permite que existan recombinaciones cromosómicas pudiendo crear un híbrido, que según sea el caso, permita que el individuo responda mejor a las condiciones internas y externas de su medio y así formar un nuevo individuo con características propias, las cuales si son exitosas, podrán ser heredadas a la siguiente generación.

En este tipo de reproducción, existen tres principales modos o estrategias de reproducción: ovípara, vivípara y ovovivípara. Los organismos ovíparos expulsan los óvulos del cuerpo y todo el desarrollo del embrión ocurre externamente por medio de la utilización de los recursos del interior del huevo. Los animales vivíparos utilizan la fertilización interna y el embrión se desarrolla en el interior del cuerpo de la hembra. Los recursos para el desarrollo son obtenidos de la madre. Los organismos ovovivíparos, muestran características de ambas estrategias. Utilizan la fertilización interna, el desarrollo se hace dentro del huevo y el embrión obtiene sus recursos del contenido del huevo.

El género *Artemia*: Un caso particular

Aspectos ecológicos en la distribución de Artemia

El crustáceo *Artemia*, orden Anostraca (Fig. 8, pag. 9), habita en ambientes costeros y aguas interiores con alta concentración de sal (*Triantaphyllidis*

et al., 1998; Van Stappen, 2002). El género *Artemia* consiste de varias especies bisexuales, así como de poblaciones obligatoriamente partenogenéticas. Las especies bisexuales (todas diploides) se agrupan en (1) Especies del Nuevo Mundo (*A. franciscana* y *A. persimilis*) y (2) Especies del Viejo Mundo (*A. salina*, *A. sinica*, *A. urmiana*, *A. tibetiana* y *Artemia* sp.). La especie partenogenética, solamente se encuentra en el grupo del Viejo Mundo y hasta el momento se halla agrupada en un bionomio controversial llamado *A. parthenogenetica* (Abatzopoulos et al., 2002a,b; Abatzopoulos et al., 2006). La controversia radica por los niveles de ploidía que tiene esta especie, así como la presencia de numerosos clones entre la misma población. *Artemia* puede encontrarse en gran variedad de hábitat debido a (1) las diferencias en la composición iónica (ya sea por cloruro, sulfatos o carbonatos) o combinación de estos (Bowen et al., 1985; Lenz, 1987; Bowen et al., 1988), (2) la altitud (Abatzopoulos et al., 1998; Triantaphyllidis et al., 1998; Van Stappen, 2002), y (3) por las condiciones climáticas, ya que pueden ir desde húmedo, subhúmedo hasta lo árido (Vanhaecke et al., 1987).



Figura 8. Organismo adulto de *Artemia*

Tres factores críticos determinan la dinámica de las poblaciones de *Artemia* en estos lugares hipersalinos, así como su distribución: a) condiciones ambientales del cuerpo de agua, b) composición iónica del agua y c) alimento disponible (Lenz, 1987; Amat et al., 1995; Camargo et al., 2004). Anteriormente, estos ambientes hipersalinos fueron considerados como un hábitat que presentaba características ambientales muy similares, así como una estructura trófica sencilla y una baja diversidad de especies (Persoone y Sorgeloos, 1980; Lenz, 1987; Lenz y Browne, 1991). Por (1980), señala que al haber aso-

ciado a estos cuerpos de agua hipersalino, solamente la presencia del alga *Dunaliella* sp., el crustáceo *Artemia* sp. y la mosca *Ephydra* sp., capaces de tolerar estas altas concentraciones de sal, dio como resultado el desconocimiento de la diversidad que estos ambientes tienen en características físicas, químicas y bióticas y que como consecuencia dan respuestas totalmente distintas.

Aunque solamente es el crustáceo *Artemia* quien muestra variaciones mínimas en la morfología, biometría y características reproductivas, las cuales sugieren diferencias entre las poblaciones y su interacción con el medio ambiente (Van Stappen, 2002). En los años subsiguientes, varios laboratorios que se han dedicado al estudio de las poblaciones de *Artemia*, han señalado que las diferentes poblaciones de este organismo varían significativamente, en los estadios de quiste, nauplio, juvenil y adultos (macho y hembra) no tan solo en su biometría, sino en respuestas reproductivas, como respuesta del “pool” genético que contienen y presumiblemente como un resultado de la selección natural por el hábitat en donde se encuentran (Browne et al., 1984; Guan et al., 2003; Kulasekharapandian y Ravichandran, 2003; Van Stappen, 2002).

Uno de los trabajos más recientes respecto a la respuesta que presenta *Artemia*, a las condiciones climáticas se encuentra en el trabajo realizado por Arashkevich et al. (2008), quienes estudiaron las artemias del Lago Aral (Asia Central), y observaron que *Artemia parthenogenetica*, presenta en la época de otoño una reproducción ovípara con un promedio de 30-35 huevos puestos por hembra, cuando la salinidad del lago alcanza los 63 gL^{-1} . Lo mismo sucede con el incremento de la biomasa, la cual pasa de $0.3 (35 \text{ gL}^{-1})$ a $1.3 \text{ gm}^{-2} (63 \text{ gL}^{-1})$. Estos autores además observaron una correlación positiva con el tamaño de las hembras y la cantidad de huevos producidos. El máximo de quistes producidos por hembra fue de 70. Estos autores, mencionan que estas artemias partenogenéticas tiene producciones muy semejantes a las del Gran Lago Salado, Utah que según Wutsbaugh y Gliwicz (2001), mencionan que las hembras producen entre 15-30 huevos por hembra; pero muy por debajo de las producciones que presenta la especie *Artemia urmiana*, la cual produce 70-80 huevos por hembra en promedio, con un máximo de 269 quistes (Van Stappen, 2001).

Como se puede observar en los trabajos realizados por Naser *et al.* (2007), con poblaciones bisexuales y partenogenéticas de *Artemia* en el Lago Urmia en donde las bisexuales crecen y se reproducen mejor cuando la salinidad del lago alcanzan los 80-140 gL⁻¹; mientras que las partenogenéticas crecen, maduran y se reproducen mejor a 15-33 gL⁻¹, aunque estos autores observan que las hembras partenogenéticas, presentan el 100% de maduración por arriba de 50 gL⁻¹ de salinidad. Este mismo comportamiento se reporta en los trabajos realizados por Soniraj (2004) quien observó que las especies bisexuales de Tuticorin, India (*Artemia franciscana* y *Artemia persimilis*), presentan mayor cantidad de huevos y nauplios producidos, cuando los adultos son colocados en 20-100 gL⁻¹ de salinidad y para ambas especies, las hembras comienzan a arrojar quistes, cuando alcanza los 120-170 gL⁻¹.

En ambientes naturales, es difícil detectar las interacciones que se dan entre los tres factores más importantes para que una población se encuentre en estos lugares hipersalinos: la salinidad, la temperatura y la cantidad de alimento (Von Hentig, 1971; Browne, 1982; Wear *et al.*, 1986; Mura, 1995). Sin embargo, estas posibles interacciones sinérgicas o antagónicas, pueden visualizarse cuando se hacen estudios en el laboratorio (Qin Xian *et al.*, 2002; Triantaphyllidis *et al.*, 1995; Kuruppu y Ekaratne, 1995; Dana *et al.*, 1993; Williams y Mitchell, 1992; Dana y Lenz, 1986; Wear *et al.*, 1986; Von Hentig, 1971).

La salinidad, un factor ambiental que modifica la respuesta fisiológica y metabólica de Artemia

La característica común que tienen los lugares en donde habita *Artemia* es su alta concentración en sales, ya que en realidad la composición y la cantidad de iones o cationes específicos pueden variar, modificando así la respuesta de los organismos, para mantener un equilibrio osmótico, hídrico y metabólico adecuado. La salinidad es el factor principal para que una población de *Artemia* pueda estar presente o no en un hábitat determinado. Y esto se debe principalmente al límite superior de salinidad que los depredadores de este crustáceo pueden soportar (Hammer *et al.*, 1975). Aunque también se ha reportado en lugares de Estados Unidos de América con altas salinidades (< 100 gL⁻¹) en los cuales no se ha encontrado este crustáceo (McCarragher, 1972). Lo mismo ha sucedido en el Continente Australiano. En donde William (1981) y Geddes (1980) han reportado ausencia de *Artemia*, aún en lugares en donde la salinidad se encuentra por arri-

ba de 200 gL⁻¹ o se encuentra un competidor que es *Parartemia* sp.

Lo que sí se ha podido relacionar en cuanto a la presencia o ausencia de *Artemia* en un hábitat específico con respecto a la salinidad, es que este organismo no se encuentra en lugares en donde el clima es muy húmedo, pero sí se encuentra en lugares en donde la evaporación excede a la precipitación (Vanhaecke *et al.*, 1987). En un hábitat natural se ha llegado a encontrar *Artemia* sobreviviendo por arriba de 340 gL⁻¹ (Post y Youssef, 1977), aunque en realidad el organismo solamente sobrevive ya que todas sus funciones fisiológicas y metabólicas se encuentran seriamente afectadas.

Por otra parte debido a que *Artemia* se encuentra en lugares en donde sus depredadores no pueden soportar la alta salinidad, es difícil observar organismos de este crustáceo en salinidades por debajo de 45 gL⁻¹ (Van Stappen, 2002).

Lavens y Sorgeloos (1986) sugieren que las producciones de este crustáceo realizadas en laboratorio se hagan a 35 gL⁻¹ de salinidad. Pero es en estudios más recientes que esta sugerencia ha ido cambiando dependiendo de la especie y aún de la población que se esté estudiando. Hammer y Hurlbert (1992), observaron que los organismos juveniles de *Artemia franciscana* crecen muy lentamente y que los adultos mueren en salinidades por debajo de 38 gL⁻¹. Es por esto, que Van Stappen (2002), menciona que no hay claridad en un óptimo de salinidad para el manejo de estas poblaciones de *Artemia*, ya que sus respuestas fisiológicas estarán dadas por la demanda energética para compensar el gasto que conlleva la osmorregulación, así como el gasto energético para otros procesos metabólicos y entre estas la reproducción. Trabajos como el de Rodríguez-Almaraz *et al.* (2006) con poblaciones de Baja California, México, señalan que la baja productividad y fecundidad de estas poblaciones no solamente se deba a la baja salinidad, sino a la baja productividad fitoplanctónica del hábitat en donde se encuentran.

Baxevanis *et al.* (2004), trabajaron con poblaciones costeras y de aguas interiores de Egipto, poniéndolas a cultivar en cinco salinidades (35, 80, 120, 150 y 200 gL⁻¹). Las especies partenogenéticas costeras presentaron los mismos valores de maduración en las salinidades probadas; mientras que las asexuales de aguas interiores mostraron respuestas diferentes. Litvinenko *et al.* (2007), trabajaron la influencia que tiene la salinidad (50 - 265 gL⁻¹) en 27 po-

blaciones de *Artemia partenogenética* de Siberia. Encontrando que los mejores valores de biomasa, producción de quistes, peso y longitud de las hembras se dio en el rango de 77-144 gL⁻¹.

Uno de los trabajos más completos en cuanto a la respuesta fisiológica de diferentes especies de *Artemia*, es el de Browne y Wanigasekera (2000), quienes utilizaron las especies *Artemia franciscana*, *Artemia salina*, *Artemia sinica* y *Artemia persimilis*, cultivadas a 15°, 24° y 30°C y combinadas con salinidades de 60, 120, y 180 gL⁻¹. Las especies de *Artemia parthenogenetica*, *Artemia sinica* y *Artemia franciscana*, obtuvieron un mejor crecimiento y mejores producciones de nauplios y quistes cuando se cultivan a 24°C y a 120 gL⁻¹ de salinidad; mientras que *Artemia salina* y *Artemia persimilis*, obtienen sus óptimos de crecimiento y características reproductivas a 24°C y una salinidad de 180 gL⁻¹.

La relación de la salinidad con la temperatura en la respuesta fisiológica y metabólica de Artemia

Aparte de la salinidad, la temperatura afecta no tan solo el patrón de distribución de *Artemia*, sino además modifica sus respuestas fisiológicas y metabólicas (Vanhaecke *et al.*, 1987; Van Stappen, 2002). No es posible encontrar *Artemia* en climas en donde las bajas temperaturas se mantienen a lo largo del año y la evaporación potencial es muy limitada por lo tanto no se incrementa la salinidad. En la literatura se menciona que *Artemia* no sobrevive en lugares por debajo de 5°C (aunque es posible si se encuentra en el estadio de quiste) (Gajardo y Beardmore, 1993). En todo el mundo solamente existe un caso reportado en China en el Tíbet con *Artemia tibetiana*. En donde existe un lago de aguas carbonatadas con salinidad promedio de 60 gL⁻¹ (Zheng, 1997), la temperatura puede fluctuar entre -26 y 24°C. Este lago se presenta a una altitud de 4,490 msnm.

El valor más alto de temperatura en donde se ha encontrado *Artemia*, es cerca de los 35°C y corresponde a salinas que se encuentran en los trópicos, aunque la capacidad de tolerar estas temperaturas depende de la población, la cual se ha adaptado a un nicho ecológico con estas características (Van Stappen, 2002). Aunque Clegg (2001) ha reportado que la población de *Artemia franciscana* que se encuentra en las salinas de Vietnam, puede adaptarse después de varias generaciones reproductivas. Al igual que la salinidad, los límites superiores e inferiores de tolerancia a la temperatura son dependien-

tes de la población y sus respuestas fisiológicas y metabólicas, las cuales deben ser estudiadas en cada población.

Ejemplo de esto es el trabajo realizado por Medina *et al.* (2007), en donde comparó la respuesta reproductiva de dos especies: *Artemia franciscana* y *Artemia persimilis*, con salinidades de 30, 60, 90 y 120 gL⁻¹ y temperaturas de 12, 21 y 28°C. Estos autores encontraron que a cualquier salinidad, pero con una temperatura entre 21-28°C se presenta mayor sobrevivencia y fecundidad y fertilidad de las cruas realizadas con *Artemia franciscana*, mientras que con *Artemia persimilis* se obtiene mejor resultado cuando se maneja a temperaturas por debajo de los 21°C.

Aislamiento ecológico de las poblaciones de Artemia

A principios de los años 80 el conocimiento acerca de la distribución mundial de las poblaciones partenogenéticas y bisexuales, era muy limitado. Solamente se sabía que las bisexuales se encontraban en el Nuevo Mundo y las poblaciones partenogenéticas en el Mediterráneo (Browne y McDonald, 1982). Para esos años, solamente se tenía conocimiento de *Artemia salina* en el área del Mediterráneo y la *Artemia urmiana* localizada en el Lago Urmia; Irán. En el Nuevo Mundo se tenía el conocimiento de *Artemia franciscana* y de una población bien localizada en Argentina conocida como *Artemia persimilis*. En la actualidad también se tiene una especie en China que es *Artemia sinica* y otra localizada en el Tíbet que es *Artemia tibetiana* (Triantaphyllidis *et al.*, 1998).

El aislamiento de poblaciones de *Artemia*, debido no tan solo a la localización geográfica de las mismas, sino también a las condiciones de salinidad y temperatura. El trabajo de Sayg (2004) se hizo con dos poblaciones, una de Izmir, Turquía y la otra de Lesbos, Grecia y observó que la tolerancia a estos dos factores es diferentes en ambas poblaciones y por lo tanto respuestas fisiológicas y metabólicas diferentes debido a la adaptación de cada una. Kappas *et al.* (2004) y Medina *et al.* (2007), mencionan lo mismo cuando inoculan *Artemia franciscana* o *Artemia persimilis* en un hábitat determinado, sin considerar el factor temperatura como la variable preponderante para el aislamiento o respuesta adversa de las poblaciones a las condiciones del hábitat y por consiguiente presentar una adaptación exitosa o no al nuevo hábitat considerado.

En México se encuentra dominando la especie *Artemia franciscana* (Castro *et al.*, 2000). Distribuida en una gran variedad de hábitats en condiciones de salinidad y temperatura específicas, por lo que cada una de las poblaciones puede variar considerablemente con respecto a la tolerancia a respuestas fisiológicas y metabólicas, que se presentan en hábitat acuáticos con diferente concentración de sales y con diferente composición iónica. Es debido a estos cambios y por ende a la respuesta que puede dar cada una de las poblaciones, que el aislamiento reproductivo puede ocurrir debido a la intolerancia de cada una de ellas de vivir en un hábitat diferente al que está acostumbrado y por consiguiente a un problema de coexistencia y si esta se da, será una posible barrera reproductiva que inhiba la intercrucía de las poblaciones, ya sea impidiendo la cruce, problemas durante la cruce o la baja viabilidad de los híbridos o clones formados (Bowen *et al.*, 1985; Van Stappen, 2002).

También se ha observado que se presentan diferencias biométricas, reproductivas y fisiológicas entre los híbridos o clones producidos con respecto a sus progenitores (Abatzopoulos *et al.*, 2003), quienes mencionan que los progenitores de especies griegas partenogenéticas y sus clones formados no sobreviven por arriba de los 30°C. A 26°C, los progenitores crecen y se reproducen sin importar la salinidad (50, 80 y 120 gL⁻¹) de cultivo; mientras que los híbridos daban mejor resultado a 80 gL⁻¹ de salinidad y una temperatura de 22°C.

Encontrar estos problemas en un medio natural es poco probable, pero es fácilmente detectable cuando las poblaciones se llevan a cultivos a nivel laboratorio. Ya que en esto, las condiciones de temperatura, salinidad y cantidad y tipo de alimento pueden ser controladas y así evitar problemas en las respuestas fisiológicas y metabólicas de las poblaciones. Además se ha observado por los estudios de Bowen *et al.*, (1988), que la tolerancia que tienen las poblaciones de *Artemia franciscana* en la naturaleza a los cambios de tipo y concentraciones de cationes y aniones, es muy baja, debido a la falta de alimento; pero en el laboratorio, el suministro continuo de alimento, sea inerte o por microalgas, permite que el organismo pueda tolerar salinidades y temperaturas mayores que las que se encuentra en su hábitat natural.

Browne y Bowen (1991), encontraron que en realidad la especie *Artemia franciscana* ha comenzado a

formar subespecies o semiespecies debido a las condiciones ambientales y fisicoquímicas del agua diferente que presenta cada hábitat en donde se encuentra este crustáceo. Estos autores mencionan que al cruzar diferentes poblaciones, las cuales son consideradas de la misma especie, *Artemia franciscana*, se presentan problemas de intercrucía y por lo tanto la presencia o el inicio de una barrera genética. Por lo que el nombre de subespecies o semiespecies se ha dado por el nombre del lugar geográfico en el cual habita.

Castro (2004), trabajó sobre la intercrucía de siete poblaciones mexicanas de diferentes localidades geográficas y con características ambientales y fisicoquímicas de agua particulares, encontró que existen problemas de entrecruzamiento entre las poblaciones mexicanas estudiadas, principalmente en las cruces realizadas con San Luis Potosí y Ohuira, ya que solamente estas dos poblaciones se cruzan con Yavaros y Texcoco. Este es un problema precopulatorio, existente en estas dos poblaciones, ya que ni siquiera se realizó el apareamiento de las parejas. Es importante señalar que sólo las poblaciones de *Artemia* de aguas interiores no tienen problemas de intercrucía entre sí, aunque la cruce del macho de Cuatro Ciénegas y las hembras de San Luis Potosí no presentan apareamiento. Dando como consecuencia que las poblaciones mexicanas estudiadas de *Artemia*, se encuentran en un proceso evolutivo de aislamiento reproductivo, que es la especiación, ocasionado por la adaptación de cada una de las poblaciones a su hábitat específico, el cual ha impreso esta característica en el genotipo de las poblaciones, ocasionando problemas pre y postcopulatorios en los organismos, así como diferencias morfológicas en cuanto a la longitud total de las hembras con respecto a la longitud del abdomen del macho. Podemos asegurar que, aunque las poblaciones no están totalmente separadas genéticamente, ya que existe un bajo éxito reproductivo en la mayoría de las cruces, así como una baja viabilidad de los híbridos producidos, sí se está dando la evolución de barreras genéticas que a la larga darán como consecuencia una especiación entre ellas, así como la tendencia a formar nuevas especies, sobre todo en aquéllas en donde la composición iónica del agua es diferente al cloruro de sodio, como lo son las poblaciones de aguas interiores.

En ambientes iónicos totalmente diferentes para una u otra población de *Artemia*, el costo de la osmoregulación también difiere, ya que hay lugares en

donde la salinidad aumenta hasta 200 gL^{-1} , mientras que en otros lugares la salinidad puede llegar por arriba de 320 gL^{-1} . La consecuencia de ello es la presencia o ausencia de cierto tipo de población fitoplanctónica y por lo tanto del alimento de las poblaciones y la adquisición de energía suficiente para soportar los cambios de osmorregulación (Van Stappen, 2002).

El proceso de osmorregulación

El crustáceo *Artemia* ha sido considerado como uno de los organismos que presenta el mejor sistema de osmorregulación en el Reino Animal (Clegg et al., 2002), ya que hasta la actualidad, no se ha determinado con precisión cuál es el límite superior a la variable salinidad, en la cual este organismo se encuentra, ya que al habitar medios en donde se produce la sal, se han encontrado organismos, aún en el punto exacto en donde el cloruro de sodio (*NaCl*), comienza a cristalizarse, con valores que llegan a sobrepasar los 300 gL^{-1} . Esto mismo se ha observado en las poblaciones mexicanas (Castro et al., 2000).

En numerosas poblaciones de *Artemia*, existe el desconocimiento acerca del límite superior de la variable salinidad ($< 200 \text{ gL}^{-1}$), en donde este organismo puede vivir; o presente un mejor desarrollo, capacidad de reproducción o mayor ciclo de vida bajo estas condiciones de hipersalinidad. Este desconocimiento científico, no implica el conocimiento empírico de las personas que manejan estos cuerpos de alta salinidad, sobre la capacidad que este pequeño organismo tiene para habitar estos ambientes y poder sobrevivir y realizar sus funciones fisiológicas y metabólicas, aún en contra de condiciones de presión osmótica y iónica totalmente adversas para otros organismos (Clegg y Conte, 1980; Conte, 1984; Browne y Wanigasekera, 2000).

El proceso por el cual el organismo adulto realiza la osmorregulación es el siguiente: el adulto toma el agua del medio externo y los iones y los fluidos son transportados del tubo digestivo a la hemolinfa, a la misma tasa de movimiento, que los fluidos internos del animal pasan a través de las membranas epiteliales del cuerpo al ambiente. Este proceso es continuo en todo momento en el animal (Clegg et al., 2002). Se ha observado que en los organismos adultos de *Artemia*, que tanto el intestino como los epipoditos de las branquias, tienen la capacidad de modificar los niveles de Na, K-ATPasa lo cual le permite al organismo realizar un intercambio continuo de iones y agua. En el caso de las fases larvianas que no han formado es-

tas estructuras (filópodos), presentan estructuras como la glándula de la sal, la cual es activa mientras los filópodos se forman, les permiten realizar el proceso de osmorregulación (Holliday et al., 1990; Clegg y Trotman, 2002).

Bibliografía

1. Abatzopoulos, T. J., Agh, N., Van Stappen, G., Rouhani, S. M. y Sorgeloos, P., *Artemia* sites in Iran, *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom* 86[2], pp. 299-307, 2006.
2. Abatzopoulos, T. J., Beardmore, J. A., Clegg, J. S. y Sorgeloos, P., *Artemia: Basic and Applied Biology*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, 2002a, pp.285.
3. Abatzopoulos, T. J., EL-Bermawi, N., Vasdeskis, C., Baxevanis, A. D. y Sorgeloos, P., Effects of salinity and temperature on reproductive and life span characteristics of clonal *Artemia*. (International Study on *Artemia*. LXVI), *Hydrobiologia* 492 [1-3], pp.191-199, 2003.
4. Abatzopoulos, T. J., Kappas, I., Bosier, P., Sorgeloos, P. y Beardmore, J. A., Genetic characterization of *Artemia* tibetiana (Crustacea: Anostraca), *Biological Journal of the Linnean Society* 75, pp.333-344, 2002b.
5. Abatzopoulos, T. J., Zhang, B. O. y Sorgeloos, P., *Artemia* tibetiana: preliminary characterization of a new *Artemia* species found in Tibet (People's Republic of China). International study on *Artemia* LIX, *Int. J. Salt Lake Res.* 7, pp.41-44, 1998.
6. Abatzopoulos, T. J., Agh, N., Van Stappen, G., Razavi-Rouhani, S. M. y Sorgeloos, P., *Artemia* sites in Iran, *J. Mar. Biol. Assoc. U.K.* 86[2], pp. 229-307, 2006.
7. Amat, F., Barata, C. y Hontoria, F., Biogeography of the genus *Artemia* (crustacea, Branchiopoda, Anostraca) in Spain, *International Journal of Salt Lake Research* 3, pp.175-190, 1995.
8. Arashlevich, E. G., Sapozhnikov, P. V., Soloviov, K. A., Kudyshev, T. V. y Zavialov, P. P., *Artemia* parthenogenetica (Branchiopoda: Anostraca) from the Large Aral Sea: Abundance, distribution, population structure and cyst production, *Journal of Marine Systems* Accepted 12 March 2008.
9. Baxevanis, D. A., El-Bermawi, N., Theodore, J. A. y Sorgeloos, P., Salinity effects on maturation, reproductive and life span characteristics of four Egyptian *Artemia* populations (International Study on *Artemia*. LXVIII), *Hydrobiologia* 513, pp. 87-100, 2004.
10. Bowen, S. T., Buoncristiani, M. R. y Carl, J. R., *Artemia* habitats: ion concentrations tolerated by one superspecies, *Hydrobiologia* 158, pp. 201-214, 1988.
11. Bowen, S. T., Fogarino, E. A., Hitchner, K. N., Dana, G. L., Chow, V.H.S., Buoncristiani, M. R. y Carl, J. R., Ecological isolation in *Artemia*: population differences in tolerance of anion concentrations, *Journal of Crustacean Biology* 5, pp. 106-129, 1985.
12. Browne, R. A., Salle, S. E., Grosch, D. S., Segreti, W. O. y Purser, S. M., Partitioning genetic and environmental components of reproduction and lifespan in *Artemia*. *Ecology* 65[3], pp. 949-960, 1984.
13. Browne, R. A. y Bowen, S. T., Cap. 9. Taxonomy and population genetics of *Artemia*, In: Browne RA, Sorgeloos P, Trotman CNA (eds.), *Artemia* Biology CRC Press, Boca Raton, Florida, 1991. pp. 221-235.

14. Browne, R. A. y Mc Donald, G. H., Biogeography of the brine shrimp *Artemia*: distribution of parthenogenetic and sexual populations. *Journal of Biogeography* 9, pp. 331-338, 1982.
15. Browne, R. A. y Wanigasekera, G., Combined effects of salinity and temperature on survival and reproduction of five species of *Artemia*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 244 [1], pp. 29-44, 2000.
16. Browne, R. A., The cost of reproduction in brine shrimp. *Ecology* 63, pp. 43-47, 1982.
17. Camargo, W. N., Ely, J. S., Duran-Cobo, G. M. y Sorgeloos, P., Influence of Some Physicochemical Parameters on *Artemia* Biomass and Cyst Production in Some Thalassohaline Aquatic Environments in the Colombian Caribbean, *Journal of the World Aquaculture Society* 35 [2], 274-283, 2004.
18. Castro, M. J., Caracterización morfológica y reproductiva (hibridación) de siete poblaciones de *Artemia franciscana* en México, en relación a su hábitat y latitud, Tesis de Maestría en Biología, Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa. 2004, pp. 1-116.
19. Castro, T., Malpica, S. A., Castro, J., Castro, G. y De Lara, R., Environmental and biological characteristics of *Artemia* ecosystems in México: An updated review, En: Munawar M, Lawrence SG, Munawar IF, Malley DF (eds.) *Aquatic ecosystems of México. Status and Scope*, Backhuys Publishers, Leiden. The Netherlands, 2000, pp.191-202.
20. Clegg, J. S. y Conte, F. P., A review of the cellular and developmental biology of *Artemia*. En: G. Persoone, P. Sorgeloos, O. Roels y E. Jaspers (eds.) *The Brine Shrimp Artemia*. Vol.2. Universa Press, Wetteren, Belgium, 1980, pp. 11-54.
21. Clegg, J. S., Joa, N. V. y Sorgeloos, P., Thermal tolerance and heat shock proteins in encysted embryos of *Artemia* from widely different thermal habitats, *Hydrobiologia* 466, pp. 221-229, 2001.
22. Clegg, J. S. y Trotman, C. A. N., Chapter III. Physiological and biochemical aspects of *Artemia* ecology, En: Abatzopoulos TJ, Beardmore JA, Clegg JS y Sorgeloos P. (eds), *Artemia: Basic and Applied Biology*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, pp.129-170, 2002.
23. Conte, F. P., Structure and function of the crustacean larval salt gland, *International Review of Cytology* 91, pp. 45-106, 1984.
24. Dana, G. L. y Lenz, P. H., Effects of increasing salinity on an *Artemia* population from Mono Lake, California, *Oecologia*. 68 [3], pp. 428-436, 1986.
25. Dana, G. L., Jellison, R., Melack, J. M. y Starret, G. L., Relationships between *Artemia monica* life history characteristics and salinity, *Hydrobiologia* 263 [3], pp.129-143, 1993.
26. Gajardo, G. y Beardmore, J. A., Electrophoretic evidence suggests that the *Artemia* found in the Salar de Atacama, Chile, is *Artemia franciscana* Kellogg, *Hydrobiologia* 257, pp. 65-71, 1993.
27. Geddes, M. C., The brine shrimp *Artemia* and *Parartemia* in Australia. En: G. Persoone, P. Sorgeloos, O. Roels y E. Jaspers (eds.) *The Brine Shrimp Artemia*. Vol.3. Universa Press. Wetteren, Bélgica, 1980.
28. Guan, Y., Zhang, D. y Yin, X., Species composition and reproduction traits of *Artemia* in Haifeng Saltworks, Bohai Bay, *Marine environmental science/Haiyang Huanjing Kexue* 22 [4], 1-4, 2003.
29. Hammer, U. T. y Hurlbert, S. H., Is the absence of *Artemia* determined by the presence of predators or by lower salinity in some saline waters? En: RD Robarts y ML Bothwell (eds.), *Aquatic Ecosystems in Semi-arid Regions: Implications for Resource Management*. NHRI Symposium series 7 (Environment), Saskatoon, Canada, 1992.
30. Hammer, U. T., Haynes, R. C., Heseltine, J. M. y Swanson, S. M., The saline lakes of Saskatchewan, *International Vereinigung fur Theoretische und Angewandte Limnologie Verhandlungen* 19, pp. 589-598, 1975.
31. Holliday, C. W., Roye, D. B. y Roer, R. D., Salinity-induced changes in branchial Na⁺/K⁺-ATPase activity and transepithelial potential difference in the brine shrimp, *Artemia salina*. *Journal of Experimental Biology* 151, pp. 279-296, 1990.
32. Kappas, I., Abatzopoulos, T. J., Van Hoan, N., Sorgeloos, P. y Beardmore, J. A., Genetic and reproductive differentiation of *Artemia franciscana* in a new environment, *Marine Biology* 146, pp. 103-117, 2004.
33. Kulasekharapandian, S. y Ravichandran, P., *Artemia* cyst production at Kelambakkam near Chennai, *Journal of the Marine Biological Association of India* 45 [2], pp. 166-177, 2003.
34. Kuruppu, M. M. y Ekaratne, S., Effects of temperature and salinity on survival, growth and fecundity of the brine shrimp *Artemia parthenogenetica* from Sri Lanka, *Journal of the National Science Council of Sri Lanka* 23 (4), pp.161-169, 1995.
35. Lavens, P. y Sorgeloos, P., Manual of the production and use of live food for aquaculture, *FAO Fisheries Technical Paper*, No.361, 1986.
36. Lenz, P. H. y Browne, R. A., Ecology of *Artemia*, En: Browne RA, Zorruelos P, y Trotman CNA (eds.) *Artemia* Biology CRC Press, Boca Raton, Florida, 1991, pp. 237-253.
37. Lenz, P. H., Ecological studies on *Artemia*: a review. En: Sorgeloos P, Bengtson DA, Declair W y Jaspers E. (eds), *Artemia Research and its Applications*, Vol. 3. Ecology, Culturing, Use in Aquaculture. Universa Press, Wetteren, Belgium: 1987, pp.5-18.
38. Litvinenko, L. I., Koslov, A. V., Kovalenko, A. I. y Bauer, D. S., Salinity of water as a factor to determine the development of the brine shrimp *Artemia* populations in Siberian lakes. *Hydrobiologia* 576, pp. 95-101, 2007.
39. Mc Carraher, D. B., A preliminary bibliography and lake index of the inland mineral waters of the world, *FAO Fish. Circ* No. 146, 1972.
40. Medina, G. R., Goenaga, J., Hontoria, F., Cohen, G. y Amat, F., Effects of temperature and salinity on pre-reproductive life span and reproductive traits of two species of *Artemia* (Branchiopoda, Anostraca) from Argentina: *Artemia franciscana* and *A. persimilis*, *Hydrobiologia* 579, pp.41-53, 2007.
41. Moyes, C. D. y Schulte, P. M., *Principios de fisiología animal*. Pearson Educación, S.A., Madrid, España. 2007, pp.767
42. Mura, G., An ecological study of a bisexual *Artemia* population from Sant'Antioco solar saltwork (south western Sardinia, Italy), *International Journal of Salt Lake Research* 3, pp. 201-219, 1995.
43. Naser, A., Abatzopoulos, T. J., Kappas I., Van Stapen, G., Mrazavi, R. S. y Sorgeloos, P., Coexistence of Sexual and Parthenogenetic *Artemia* Populations in Lake Urmia and Neighbouring Lagoons, *International Re-*

- view of *Hydrobiologia* 92 [1], pp. 48-60, 2007.
44. Persoone, G. y Sorgeloos, P. General aspects of the ecology and biogeography of *Artemia*, En Persoone G, Sorgeloos P, Roels O y Jaspers E. (eds). *The Brine Shrimp Artemia, Vol. 3. Ecology, Culturing, Use in Aquaculture*. Universa Press, Wetteren, Belgium, 1980, pp. 3-24.
 45. Por, F. D., A clasificación de hypersaline waters based on trophic criteria. *Marine Ecology Progress Series* 1, pp. 121-131, 1980.
 46. Post, F. J. y Youssef, N. N., A prokaryotick intracellular symbiont of the Great Salt Lake brine shrimp *Artemia salina* (L.), *Canadian Journal of Microbiology* 23, pp. 1232-1236, 1977.
 47. Qin Xian, J., Ning, X., Jiang, Z. y Mianping, Z. laboratory studies on the influence of temperature on the reproductive potential of *Artemia sinica* Cai (crustacean: Anostraca) from Yanchi Saltnlake, China. *Journal of Freshwater Ecology* 17(3), pp. 467-474, 2002.
 48. Rodríguez-Almaraz, G. A., Zavala, C., Mendoza, R. y Maeda-martínez, M. A., Ecological and biological notes on the brine shrimp *Artemia* (Crustacea:Branchiopoda: Anostraca) from Carmen Island, Baja California Sur, México, *Hydrobiologia* 560, pp. 417-423, 2006.
 49. Sayg, Y. B., Characterization of parthenogenetic *Artemia* populations from Camalt? (Izmir, Turkey) and Kalloni (Lesbos, Greece): survival, growth, maturation, biometrics, fatty acid profiles and hatching characteristics, *Hydrobiologia* 527, pp. 227-239, 2004.
 50. Soniraj, N., Effect of salinity on the life span and reproductive characteristics of brine shrimps in the salt pans at Tuticorin, *Journal of the Marine Biological Association of India* 46 [2], pp. 133-140, 2004.
 51. Triantaphyllidis, G. V., Abatzopoulos, T. J. y Sorgeloos, P., Review of the biogeography of the genus *Artemia* (Crustacea,Anostraca), *Journal of Biogeography* 25, pp. 213-226, 1998.
 52. Triantaphyllidis, G. V., Pouloupoulou, K., Abatzopoulos, T. J., Pinto-Pérez, C. A. y Sorgeloos, P., International study on *Artemia* 49. Salinity effects on survival, maturity, growth, biometrics, reproductive and lifespan characteristics of a bisexual and a parthenogenetic population of *Artemia* *Hydrobiologia* 302 [3], pp. 215-227, 1995.
 53. Van Stappen, G., Fayazi, G. y Sorgeloos, P., International study on *Artemia* LXIII, Field study of the *Artemia urmiana* (Günther, 1890) population in Lake Urmiah, Iran, *Hydrobiologia* 466, pp. 133-143, 2001.
 54. Van Stappen, G., Zoogeography. En: Abatzopoulos, T. J., Beardmore, J.A., Clegg, J. S. y Sorgeloos P., (eds), *Artemia: Basic and Applied Biology*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht. The Netherlands, pp. 171-224, 2002.
 55. Vanhaecke, P., Tackaert, W. y Sorgeloos, P., The biogeography of *Artemia*: an updated review. En Sorgeloos P, Bengtson DA, Decler W. y Jaspers E. (eds). *Artemia Research and its Applications*, Vol. 1. Universa Press, Wetteren, Belgium: 1987, pp.129-155.
 56. Von Hentig, R., Einfluss von Salzgehalt und Temperatur auf Entwicklung, Wachstum, Fortpflanzung und Energiebilanz von *Artemia salina*, *Marine Biology* 9, pp.145-182, 1971.
 57. Wear, R. G., Haslett, S. J. y Alexander, N. L., Effects of temperature and salinity on the biology of *Artemia franciscana* Kellogg from Lake Grassmere, New Zealand, 2. Maturation, fecundity, and generation times, *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 98 [1-2], pp. 167-183, 1986.
 58. Williams, B. F., Mitchell, S. A., The effect of salinity on the reproductive characteristics of parthenogenetic *Artemia* from South Africa, *Water S. A.* 18 [3], pp.181-184, 1992.
 59. Williams, W. D., The limnology of saline lake in Western Victoria. *Hydrobiologia* 81/82, pp. 233-259, 1981.
 60. Wutsbaugh, W.A y Gliwicz, Z. M., Limnological control of brine shrimp population dynamics and cyst production in the Great Salt Lake, Utah, *Hydrobiologia* 466: pp. 119-132, 2001.
 61. Zheng, M., *An introduction to Saline Lakes on the Qinghai-Tibet Plateau*, En: HJ Dumont y MJA Werger (eds.) Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands. 1997.