

Eduardo Aparici Sanz

ESTRATÈGIES REPRODUCTIVES I ASSIGNACIÓ SEXUAL EN ROTÍFERS

$$\int F_{yv}(T, t) dt \equiv \int F_{ym}(T, t) dt$$

$$\int F_{yv}(T, t) dt \equiv \int F_{ym}(T, t) dt$$

$$\int F_{yv}(T, t) dt \equiv \int F_{ym}(T, t) dt$$

$$\int F_{yv}(T, t) dt \equiv \int F_{ym}(T, t) dt$$

Universitat de València

1999

ISBN: 84-370-4606-8
Autor: Aparici Sanz, Eduardo
Título: Estratègies reproductives i assignació sexual en rotífers
Lengua: publicación: Catalán
Edición: 1ª ed., 1ª imp.
Publicación: Valencia : Universidad de Valencia.
Servicio de Publicaciones
Universitat de València.
Servei de Publicacions , 02/2001
Descripción: 2 Microfichas (173 fotogramas)
Precio: pesetas: 1500 euros: 9,02
Colección: Tesis doctorals en microfitxes
Materias: Caza y pesca industriales. Piscicultura
CDU: 639
Última modificación: 25/10/2000

UNIVERSITAT DE VALÈNCIA
FACULTAT DE CIÈNCIES BIOLÒGIQUES

ESTRATÈGIES REPRODUCTIVES I
ASSIGNACIÓ SEXUAL EN ROTÍFERS

Eduardo Aparici Sanz
1999

Tesi presentada per Eduardo Aparici Sanz a
la Universitat de València per optar al grau
de Doctor en Ciències Biològiques

El doctorand,

Signat: Eduardo Aparici Sanz

Tesi dirigida pels Doctors en Ciències Biològiques, i Professors Titulars
d'Ecologia de la Universitat de València, Manuel Serra Galindo i María José
Carmona Navarro.

Signat: Manuel Serra Galindo

Signat: María José Carmona Navarro

Als meus pares,

*i a tots aquells qui
comencen una tesi.*

«The complexity of ecology is both its fascination and frustration —it may involve many individuals of various species interacting with a variety of abiotic and biotic factors which themselves may be affected by sets of others factors. All of these factors are likely to change in space and time, often unpredictably. How then can we begin to model these systems?»

Gillman, M. & R. Hails. 1997. An Introduction to Ecological Modelling: Putting Practice into Theory. Methods in Ecology Series. Blackwell Science, Oxford. 216 pp.

Agraïments

Sempre, l'apartat d'agraïments és un dels més difícils ja que una tesi doctoral és un projecte molt llarg, que no només comença en el moment en que s'inicia el treball d'investigació, sinó que, igual que la vida, és un cúmul de successos, que et porten per diferents camins, fins que arribes a eixe punt final. Això probablement implicaria remuntar-me tal vegada a quan només era un xiquet, als primers mestres d'escola que vaig tindre, a l'institut, als amics, familiars, ... a tota aquella gent que d'alguna manera va influir en la formació de la meua persona, que em van poder aconsellar, a vegades encertadament, altres menys, però que en definitiva van fer que els meus passos s'encaminaren, ara ja fa molt de temps, a interessar-me per l'ecologia, i que ara finalment concloc amb la presentació d'aquest treball.

Se sol dir que "no són tots els que estan, ni estan tots els que són", però en aquest cas és segur que "són tots els que estan", encara que "no estan tots els que són", i per això comence demanant perdó a aquells que no estan, però que ho mereixerien tant com els altres. La llista seria inacabable, i la memòria és gandula i tendeix a oblidar amb facilitat els fets que fa temps van passar, o als amics i companys que fa temps no has vist. És per això que no voldria posar cap nom ací i desitjaria fer un agraïment general a tots els que d'alguna manera han tingut a veure amb la realització d'aquesta tesi, però en aquests casos sempre és obligat posar noms i és per això també que aquests agraïments són la primera cosa que escric de la tesi, i possiblement seran modificats més d'una vegada, igual que la resta de parts, abans de que el treball de redacció acabe. He d'agrair, primer que res, la confiança que en mi van dipositar Manuel Serra i M^a José Carmona, els meus directores de tesi, en idear i confiar-me la realització d'aquest projecte, i pel recolzament, discussió, ajuda, ànim i estímul constant que en tot moment he rebut per a portar endavant aquest treball; a ells és a qui en major part correspon el mèrit d'aquesta tesi. A la meua família, en especial a ma mare, mon pare, ma tia Teresa i la meua germana, pel suport que sempre m'han donat, per haver-me motivat sempre a que continuara els meus estudis des de ben menut, i per haver-me donat una carrera a pesar de ser una família de recursos limitats, perquè sempre van pensar que aquesta havia de ser la millor herència que em podrien deixar. He d'agrair haver tingut sempre uns bons amics al poble, tal vegada massa per a anomenar-los a tots ara i ací i no oblidar-ne a cap, no obstant no puc deixar de posar ací a Àngel, Salva, Amparo, M^a José, Lluís, Jaume o Jose. He d'agrair a tots els companys i amics que al llarg dels anys a la universitat he anat tenint –Joan, Robert, Joseps, Txema, Sergi, Enric, Batiste, Sam, Manolo, Lluís, Silvana, ...– el haver estat ahí. Alguns d'ells saben ben bé què és el que suposa elaborar un treball d'aquestes característiques, i especialment amb Robert estic compartint les angúnies finals que suposen l'acabament d'aquest manuscrit, i Sam està suportant dia rere dia la meua irritabilitat i canvis d'humor. He

d'agrair els bons companys i també amics de laboratori i de departament. A Africa (qui sempre m'ha animat en aquest treball, i m'ha cedit algunes de les seues dades i material gràfic), Raquel, Jorge (de qui puc dir allò de que he treballat "colze amb colze", sobretot a causa de l'estretor del laboratori), Marta (la "meua" col·laboradora catalaneta), Sara, Silver, Paco (company de lluites burocràtiques i desesperacions davant d'organismes oficials), Sastianet, Rafa, Javi, Emilio, ... tots ells un bon grup de gent que ha fet agradable l'estada en aquest departament i amb qui he discutit temes científics, m'han ajudat moltes vegades en el treball de camp o laboratori i amb els qui també he gaudit de bons moments de cafès, oci i esbargiment. A Agustí, per haver-se pres la molèstia de corregir l'idioma, encara que si continua havent alguna errata en aquesta tesi és culpa meua completament. A Rebeca, una gran col·lega i amiga, a qui vaig conèixer gràcies i a través de l'apassionant món dels rotífers i qui en aquestes últimes etapes de la tesi m'ha donat ànim per acabar, i ha suportat part de l'estrès final que he patit. També a Russell J. Shiel, del MDFRC (Albury, Austràlia), i a tota la gent d'allà per haver-me acollit d'una manera fantàstica durant el temps que vaig desenrotllar part de la meua investigació a les antípodes. Al Departament de Microbiologia i Ecologia de la Universitat de València que ha estat el lloc on he desenrotllat la major part del meu treball. A la Unitat de Fisiologia Vegetal de la Facultat de CC. Biològiques, per haver-me deixat utilitzar el seu espectrefotòmetre. Al Servei de Bioinformàtica de la Universitat de València, on vaig córrer els meus primers programes, i a Fernando González Candelas per la seua atenció. I finalment, a la Conselleria de Cultura, Educació i Ciència, de la Generalitat Valenciana, qui em va finançar l'estada a Oz (aquell màgic país) i qui em va concedir una beca predoctoral sense el suport de la qual aquest treball no haguera arribat a aquest fi.

Gràcies a tots, perquè sense tots vosaltres no haguera estat possible aquest treball.

ÍNDEX

1 Introducció: l'ecologia sexual dels rotífers	1
1.1. L'ecologia del sexe	1
1.2. Els rotífers i el seu cicle vital	2
1.3. Objectius i organització lògica dels capítols	6
2 La partenogènesi cíclica i l'optimització dels patrons reproductius en els rotífers	11
2.1. Inducció i patrons de mixi	11
2.2. Models d'optimització poblacional	19
2.3. La dinàmica poblacional a la fase sexual	22
2.4. Comportament sexual en els rotífers	25
3 Eficiència individual i evolució de l'inici de la fase sexual	29
3.1. Introducció	29
3.2. El model	31
3.2.1. El submodel demogràfic	31
3.2.2. Suposicions sobre la determinació genètica dels patrons de mixi	35
<i>Submodel genètic 1</i>	35
<i>Submodel genètic 2</i>	35
<i>Submodel genètic 3</i>	37
3.2.3. Simulacions de l'evolució	37
3.3. Resultats i discussió	38
3.3.1. Els submodels genètics 1 i 2	38
3.3.2. El submodel genètic 3	42

4 Variabilitat individual en la iniciació de la fase sexual	47
4.1. Introducció	47
4.2. Material i mètodes	51
4.3. Resultats i discussió	53
5 Evolució de l'assignació en sexes: un desenrotllament de la teoria de Fisher de la proporció entre sexes per a partenogenètics cíclics	63
5.1. Introducció	63
5.2. El model, anàlisis i simulacions	65
5.2.1. El model demogràfic	65
5.2.2. Evolució de la proporció sexual en condicions d'equilibri demogràfic prevalent	68
5.2.3. Evolució de la proporció sexual en condicions de no-equilibri demogràfic prevalent	71
5.3. Discussió	72
6 Estudis empírics sobre l'assignació sexual en rotífers	77
6.1. Introducció	77
6.2. Material i mètodes	79
6.2.1. Poblacions de laboratori	79
6.2.2. Poblacions de camp	80
6.2.3. Anàlisi de les dades	81
6.3. Resultats	82
6.3.1. Poblacions de laboratori	82
6.3.2. Poblacions de camp	84
6.4. Discussió	87

7 Una nota sobre la interrelació entre la teoria dels patrons òptims de mixi i la teoria de les assignacions sexuals	93
8 Consideracions finals i conclusions generals	101
8.1. Consideracions finals i discussió general	101
8.2. Conclusions generals	105
Apèndixs	109
A.1 Detalls sobre la biologia dels rotífers i l'àrea d'estudi	109
A.1.1. Detalls sobre <i>Brachionus plicatilis</i>	109
<i>Estatus taxonòmic</i>	109
<i>Distribució i ecologia</i>	110
<i>Etologia alimentaria</i>	111
<i>Descripció morfològica i anatòmica</i>	111
A.1.2. Detalls sobre el Parc Natural del Prat de Cabanes-Torreblanca i la <i>Poza Sur</i>	119
<i>Història geològica i característiques actuals</i>	121
<i>Vegetació</i>	122
<i>Fauna</i>	124
<i>Punt de mostreig – La Poza Sur</i>	125
A.2 Estratègia òptima per a la maximització de la producció d'ous de resistència: edat de maduració i llindar de fertilització	127
Glossari	131
Referències	141
Referències específiques	157
Publicacions	159

1 | Introducció: l'ecologia sexual dels rotífers

1.1. L'ecologia del sexe

«No area of evolutionary biology offers the curious investigator a more fascinating mixture of strange phenomena and deep intellectual puzzles than the evolution of sex and its consequences.»

(*Stephen C. Stearns, 1987*)

Amb aquesta frase comença un llibre dedicat al sexe i a la reproducció sexual en els seus aspectes evolutius. Per què el sexe va evolucionar, com és mantingut per selecció natural, i quines conseqüències té per a l'evolució d'altres trets són qüestions d'importància central per a tots els biòlegs (Stearns 1987). Entre els avantatges del sexe s'han citat la recombinació, que resulta en la producció d'una descendència genèticament diversa (els individus competeixen d'una manera menys intensa entre ells que si són genèticament iguals), l'avantatge que suposa el sexe en una carrera armamentista coevolutiva (front a competidors, depredadors, paràsits i organismes causants de malalties), i el mecanisme que suposa el sexe per a la reparació del DNA (per a una àmplia revisió vegeu Stearns 1987). Però el sexe també comporta certs inconvenients i costos com són la producció dels mascles, l'ajust òptim entre nombre de mascles i de femelles (és a dir, de la *sex ratio* o proporció sexual), la fragmentació de combinacions genètiques altament eficients a causa de la recombinació, etc. Així, només és possible entendre l'existència del sexe si els beneficis que comporta superen els costos, i d'aquesta manera deu ser si el sexe existeix i és mantingut.

Però la reproducció sexual no ha desplaçat o eliminat per complet a la reproducció asexual i, encara que són relativament poques dins del regne animal, moltes espècies continuen reproduint-se asexualment. Així, es coneixen aproximadament unes 1.000 espècies animals que es

reproduïen exclusivament de forma asexual, i unes 15.000 que ho fan per partenogènesi cíclica, és a dir, per combinació de la reproducció sexual i asexual. Aquestes espècies són altament interessants. Demostren que aquest sistema de reproducció no comporta cap dels desavantatges associats a la asexualitat obligada (Hebert 1987). Al mateix temps, ja que els treballs teòrics han fallat en demostrar d'una manera simple la superioritat de la reproducció sexual, generalment es suposa que la partenogènesi cíclica proporciona important informació sobre la natura probable d'aquest avantatge. D'altra manera, s'ha postulat que, els partenogenètics cíclics farien un trànsit ràpid i freqüent a la asexualitat obligada (Hebert 1987).

Els cicles complexos que combinen reproducció sexual i asexual ofereixen una oportunitat única per a aplicar i contrastar les teories més generals. Els rotífers monogononts són un dels set grups d'animals que es reproduïen a través del sistema de la partenogènesi cíclica, o heterogonia. Aquests organismes, per la simplicitat que ofereixen algunes espècies per al seu cultiu, per les peculiaritats del seu cicle reproductiu (partenogènesi cíclica haplodiploide), i per la quantitat d'estudis que sobre ells s'han fet, es converteixen en un valuós model per a la seua utilització en investigacions relacionades amb el sexe, i en especial en investigacions abordades des d'un punt de vista ecològic o evolutiu (Barker i Hebert 1986). L'aplicació de teories generals com la de Fisher ([1930] 1958) per a les proporcions sexuals, l'estudi en els cicles de vida heterogònics del moment òptim o més adequat per a l'inici de la reproducció sexual, la determinació de la quantitat de recursos destinats a reproducció sexual front a reproducció asexual, etc. troben en aquests organismes uns elements d'estudi altament interessants.

1.2. Els rotífers i el seu cicle vital

Els rotífers són organismes menuts presents a la major part d'ambients. Necessiten de l'aigua per a sobreviure, i així són habitants habituals de tots els medis aquàtics o humits, efímers o permanents. Encara que la major part d'espècies viuen en aigües dolces, alguns gèneres presenten membres que

apareixen en aigües salabroses o marines. Són organismes pseudocelomats, no segmentats i amb simetria bilateral i es caracteritzen fonamentalment per presentar a la regió apical (o cap) una corona de cilis, amb funcions locomotores i alimentàries. La seua grandària es situa habitualment entre els 100 i els 1.000 μm , encara que alguna espècie pot arribar als 3.000 μm (H. Segers, comunicació personal). El filum Rotifera o Rotatoria es pensa que està aproximadament comprès per unes 2.000 espècies (Nogrady *et al.* 1993), distribuïdes en 3 classes, si bé aquest filum està en procés de revisió i moltes espècies actuals podrien dividir-se donant lloc a noves espècies (Serra *et al.* 1997). La classe Seisonidea comprèn només dues espècies de rotífers marins, epizoonts de les brànquies d'un crustaci marí, i són espècies de reproducció sexual obligada. La classe Bdelloidea comprèn 18 gèneres i aproximadament 360 espècies (Ricci 1987), no solen nadar lliurement i habitualment es troben entre els sediments, restes de plantes, o a la pel·lícula d'aigua capil·lar de molses, líquens o hepàtiques, encara que també se'ls pot trobar en sols (Pourriot 1979) que mantinguen un nivell d'humitat suficient; en aquesta classe la forma de reproducció és exclusivament partenogenètica. Per últim, la classe Monogononta comprèn el major nombre d'espècies, més de 1.600 en total, incloses en uns 95 gèneres, i és per tant el grup més estudiat. Els rotífers monogononts són habitants habituals de masses d'aigua que poden patir variacions estacionals, i en aquest grup la forma de reproducció és la partenogènesi cíclica o heterogonia (Birky i Gilbert 1971; Wallace i Snell 1991), si bé, en algunes espècies no mai han estat observats els mascles, i quan apareixen són de vida més efímera que la de les femelles, més menuts i no s'alimenten. Com a conseqüència d'aquestes característiques alguns autors els han considerat simples "sacs d'esperma" (Ruttner-Kolisko 1974) sent la fecundació de les femelles per a la producció dels anomenats ous de resistència l'única funció que se'ls atribuïa. En canvi, estudis més recents (vegeu, p.ex., Gómez i Serra 1996) mostren que els mascles presenten

funcions adaptatives que fan que no puguin ser considerats d'una manera tan simple.

Com ja s'ha dit, donat el peculiar cicle reproductiu haplodiploide i partenogenètic cíclic dels rotífers monogononts, aquests organismes han estat la base de nombrosos estudis tant teòrics com empírics i constitueixen un model valuós per a estudis d'evolució (Barker i Hebert 1986). El cicle reproductiu de *Brachionus plicatilis* exemplifica el cicle típic dels rotífers monogononts (Figura 1.1). Aquest comença després de l'eclosió dels ous de resistència. Aquests ous són ous resistents a la dessecació que romanen al sediment, i amb la seua eclosió comença la fase partenogenètica del cicle dels rotífers. Aquesta fase té lloc en absència dels mascles, per tant, els individus acabats d'eclosionar dels ous de resistència, tots ells femelles i diploides, es reproduïxen generant –excepte per mutació– còpies idèntiques d'elles mateixes a través de la producció, per via mitòtica, d'ous també diploides i d'eclosió immediata. Aquestes femelles, partenogenètiques, són anomenades femelles amíctiques. La major part del cicle de vida d'aquests rotífers transcorre per aquesta via de reproducció, que també és anomenada amíctica, i que es repeteix un nombre indeterminat de vegades. Davant de determinats estímuls –es veuran al capítol següent– la reproducció sexual, o míctica –també anomenada mixi–, s'inicia i ocorre al mateix temps que la partenogenètica. Les femelles amíctiques produeixen al mateix temps filles míctiques (sexuals) i amíctiques (partenogenètiques). La proporció de femelles míctiques i la duració del període de producció és variable. La proporció de femelles míctiques, entesa com el nombre de femelles sexuals (míctiques) respecte del total (míctiques i amíctiques), o bé com la proporció d'ous que produeix una femella partenogenètica i que es desenrotllen en femelles sexuals, és coneguda a nivell poblacional com a taxa de mixi. Les femelles míctiques produeixen ous haploides, via meiosi, que si no són fertilitzats, cosa que succeeix obligatòriament quant apareixen les primeres femelles míctiques, donen lloc a mascles haploides. Pel que se sap a partir d'alguns gèneres ben estudiats,

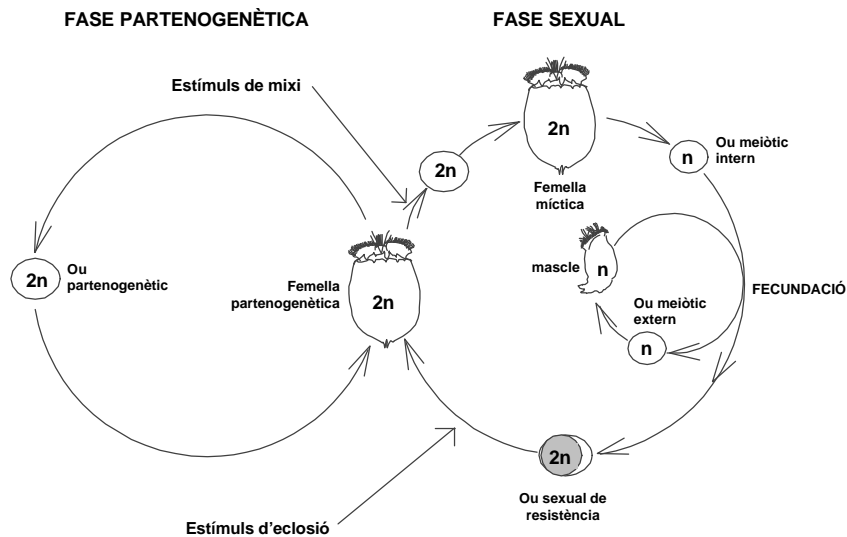


Figura 1.1. Cicle biològic del *B. plicatilis* (figura cedida per A. Gómez, modificada a partir de Gómez 1996).

la possibilitat de fertilització d'una femella mítica es restringeix a les primeres hores de vida i varia lleugerament en funció de l'espècie (Buchner *et al.* 1967; Ruttner-Kolisko 1974; Snell i Childress 1987; Hagiwara *et al.* 1988a). Una sola còpula proporciona suficient esperma per a fecundar tots els ous que una femella mítica pot produir (Snell i Childress 1987). Aquests ous meiótics fertilitzats són els anomenats ous de resistència amb els que s'iniciava el cicle i són per tant diploides. Els ous de resistència són de parets més grosses –formades per tres capes diferents–, i es caracteritzen en *B. plicatilis* per presentar un espai extraembrional –format entre les dues capes més externes– molt evident en un dels extrems de l'ou, amb aparença de cambra d'aire (Pourriot i Snell 1983). Són ous latents, de gran resistència a condicions ambientals adverses, i la forma de dispersió dels rotífers a través del vent, l'aigua o els animals. Els ous de resistència, després del necessari període de latència, i en resposta a determinats factors ambientals –com ara canvis en la lluminositat, temperatura, o salinitat (Pourriot i Snell

1983)–, eclosionen donant naixença a les femelles amíctiques i diploides amb les que s'inicia de nou la fase amíctica i el cicle anual.

La fase mítica pot ser puntual, o pot estendre's durant llargs períodes de temps, al mateix temps que es dona la fase amíctica (Carmona *et al.* 1995). El conjunt d'ous de resistència que eclosionen donant lloc a una nova població poden procedir de la fase sexual anterior o bé de fases sexuals diferents, gràcies a la capacitat que tenen de romandre en el sediment en estat quiescent durant anys (Gilbert 1974b; Pourriot i Snell 1983).

Aquest cicle general pot presentar algunes excepcions, i així, en alguna espècie s'han trobat mascles que sí s'alimenten; en altres espècies no s'han trobat mai els mascles, incloent-ne algunes que són cultivades habitualment (Gilbert 1977; Ricci 1992), de manera que aquestes espècies podrien ser estrictament partenogenètiques; per a algunes poblacions pertanyents a espècies on s'ha descrit el cicle típic no s'ha detectat mai la fase sexual; també s'ha descobert que algunes espècies són capaces de produir ous de resistència per partenogènesi (anomenats ous pseudo-sexuals, Ruttner-Kolisko 1946; vegeu també Gilbert i Schreiber 1995); i en unes poques espècies s'han descrit femelles capaces de produir ous míctics i amíctics al mateix temps, són les anomenades femelles amfotèriques (Gilbert 1983a).

1.3. Objectius i organització lògica dels capítols

D'acord amb Ehrlich i Roughgarden (1987), el sexe és el factor més important en la determinació de la relació de la majoria dels organismes amb un component crucial del seu medi: els altres membres de la seua pròpia espècie. Des del punt de vista de l'ecologia del sexe, els organismes que es reproduïxen sexualment han d'afrontar dues decisions fonamentals sobre la reproducció. Primera, han de decidir quina quantitat dels recursos que tenen disponibles s'ha d'invertir en reproducció –entès, en el cas dels rotífers, com a reproducció sexual– a expenses del propi creixement continuat o

supervivència –entès, en els rotífers, com a reproducció partenogenètica–, és a dir, han de determinar quina és l'assignació reproductiva que han de fer. Segona, els organismes han de decidir com han de repartir els recursos destinats a la reproducció entre funció masculina i funció femenina, és a dir, han de determinar el nivell d'assignació sexual. Assignació reproductiva i assignació sexual són dues de les qüestions bàsiques d'estudi dins de l'ecologia evolutiva dels organismes que es reproduïxen sexualment (Zhang i Wang 1994). Ambdós temes han rebut considerable atenció tant des de punts de vista teòrics com empírics (Zhang i Wang 1994). Els rotífers monogononts, per les característiques biològiques (podeu veure l'Apèndix A.1) i del cicle vital que posseeixen (vegeu l'apartat anterior), es converteixen en organismes ideals per a l'estudi d'aquests dos aspectes al posseir una biologia bastant diferent a la dels organismes model (bisexuals, diploides, ...) que habitualment s'utilitzen com a organismes d'estudi.

En aquesta tesi es tractaran assignació reproductiva i assignació sexual tant des d'un punt de vista teòric com empíric, utilitzant els rotífers monogononts com a organismes d'estudi. Quant al primer, en els rotífers, la inducció de la reproducció sexual porta aparellades certes restriccions. En els rotífers, és important el moment d'inducció de la mixi, ja que en aquests organismes l'assignació de recursos a la reproducció sexual, front al creixement poblacional que es fa per via partenogenètica, depèn de dos factors. Per una part, i directament, de les proporcions de femelles míctiques (que representen la part destinada a la reproducció sexual) i femelles amíctiques (que representen la part destinada a creixement poblacional), però per altra part és també dependent del moment en el que s'inicia la mixi, de la densitat de femelles amíctiques en aquest moment, i de la duració d'aquest període de reproducció sexual. És a dir, l'assignació reproductiva representa la integral respecte del temps de la taxa de mixi ponderada per la densitat poblacional. Aquestes condicions poden ser altament variables ja que l'aparició de la reproducció sexual té com a efecte col·lateral immediat la disminució de la taxa de creixement poblacional, perquè part de la població

que abans es reproduïa per partenogènesi ara ho fa sexualment, i s'han de produir en primer lloc els mascles, i després els ous de resistència, que en ser latents, no contribueixen al creixement immediat de la població. Quant a la segona qüestió, la del nivell d'assignació sexual, s'estudiarà l'evolució de les proporcions entre sexes en el cas dels rotífers, o millor dit, entre funció masculina i funció femenina, dins dels individus que es reproduïen sexualment. El problema de la determinació de què correspon a funció masculina i funció femenina en aquests organismes serà tractat en primer lloc. Aquest problema havia fet que l'aplicació de la teoria de les assignacions sexuals fora fins el moment confusa i elusiva per posseir aquests organismes un cicle biològic complex en el que es combinen reproducció sexual i partenogenètica, i en el que intervenen tres tipus de femelles (partenogenètiques, sexuals productores de mascles i sexuals productores d'ous de resistència) a més dels mascles.

Seguint aquest esquema, aquesta tesi s'estructura de la manera que s'indica a continuació.

Al Capítol 2 es fa una revisió de la partenogènesi cíclica, de les preguntes més rellevants que es plantegen a l'hora d'estudiar aquest sistema reproductiu, i de l'optimització dels patrons reproductius en els rotífers.

Al Capítol 3 s'aborda de manera teòrica el problema del moment òptim per a la inducció de la mixi i de la taxa de mixi. Mitjançant el desenrotllament d'un model teòric, i a través de simulacions per ordinador s'aborda la possibilitat teòrica de l'existència d'un polimorfisme per a aquests dos trets sota la suposició d'un ambient que varia al llarg del temps d'una manera determinista.

Al Capítol 4 es presenten dades empíriques que tracten de demostrar l'existència de variabilitat individual en la sensibilitat als factors inductors de la mixi, variabilitat en part esperada a partir dels resultats del capítol anterior. S'estudia la variabilitat individual en la iniciació de la fase

sexual que existeix per a un grup d'individus que provenen d'un mateix banc d'ous de resistència de *Brachionus plicatilis*. Es discuteix sobre la natura genètica o fenotípica d'aquesta variabilitat.

Al Capítol 5 es tracta el problema de l'assignació de recursos reproductius en sexes. A través del desenrotllament d'un nou model teòric, i mitjançant simulacions per ordinador, es fa una aplicació de la teoria de Fisher de les proporcions entre sexes al cas dels rotífers.

Al Capítol 6 es presenten dades empíriques sobre l'assignació sexual en rotífers. A partir de dades de tres estacions de creixement del rotífer *Brachionus plicatilis* al Prat de Cabanes-Torreblanca i de dos experiments de laboratori amb aquest mateix rotífer, s'estudia quina és l'assignació de recursos sexuals tant en poblacions naturals com de laboratori, i aquestes dades serveixen per a contrastar els resultats teòrics presentats al capítol anterior.

Al Capítol 7 s'analitzen les dinàmiques temporals de producció de femelles míctiques productores de mascles i productores d'ous de resistència en funció de la densitat total de femelles míctiques. Els patrons de mixi es recontextualitzen sota les prediccions d'assignació sexual paritària en rotífers. Així, es comenten els efectes demogràfics de la densitat sobre la producció d'ous de resistència i es discuteixen a escala evolutiva.

Al Capítol 8 es fa una síntesi general dels resultats presentats a aquest treball, es discuteixen globalment, i es presenten les conclusions més rellevants.

Per últim, aquesta tesi es completa amb dos apèndixs finals que aporten detalls addicionals, i un glossari.

L'Apèndix A.1 facilita al lector dades complementàries sobre la biologia dels rotífers i en ell es presenta l'àrea d'estudi –el Parc Natural del Prat de Cabanes-Torreblanca– on s'han dut a terme algunes de les experiències d'aquest treball. Es recomana al lector aliè al tema o que vulga

satisfer en major grau la seua curiositat sobre aquests organismes, o l'àrea d'estudi, que llija en primer lloc aquest apèndix.

L'Apèndix A.2 mostra un desenrotllament particular del Capítol 5, on s'estudia quin és el líndar per a l'edat de fecundació en una població monomòrfica (sense variabilitat genètica, i per tant improbable) que maximitza la producció d'ous de resistència. Aquest apèndix es presenta separatament del mencionat capítol ja que a més, com és sabut, l'evolució de l'assignació sexual no té necessàriament perquè maximitzar a nivell poblacional el producte final de la reproducció (Zhang i Wang 1994).

2 | La partenogènesi cíclica i l'optimització dels patrons reproductius en els rotífers

2.1. Inducció i patrons de mixi

A l'hora de tractar d'explicar la reproducció sexual, o mixi, en els rotífers, tres són les preguntes que immediatament es plantegen: per què, quan i quant de sexe? (Snell 1987). La partenogènesi cíclica és un mode de reproducció que com s'ha explicat combina la propagació partenogenètica amb interrupcions periòdiques de reproducció sexual. Amb aquest mode de reproducció es combinen els avantatges d'una propagació clonal ràpida a través dels ous subitànics, diploides, produïts per partenogènesi ameiotica, amb els avantatges de la recombinació sexual a través de la qual es produeixen els ous de resistència diapàusics (Maynard Smith 1978; Bell 1982; Lynch i Gabriel 1983), però el per què de la reproducció sexual en els cicles de vida heterogònics no és una qüestió resolta. És per açò que, diversos autors (Williams i Mitton 1973; Williams 1975; Maynard Smith 1978; Manning i Jenkins 1980; Bell 1982; Stearns 1987) han tractat d'investigar quin és el valor adaptatiu que proporciona la reproducció sexual en els cicles de vida heterogònics. Les hipòtesis que compten amb el major recolzament són les anomenades hipòtesis de l'equilibri (*balance hypotheses*). Aquestes hipòtesis consideren que la reproducció sexual i asexual es donen en equilibri a una mateixa població com a resultat de selecció individual a curt termini, i del balanç, també a curt termini, entre els avantatges i els desavantatges de cadascun dels modes reproductius.

En concret, en el cas dels rotífers, s'ha hipotetitzat que el valor adaptatiu del sexe tindria a veure amb l'heterogeneïtat ecològica espacial o temporal (Bell 1982). Així, en espècies on es donen una sèrie de generacions asexuals seguides d'una o més generacions sexuals, resulta

que els individus sexuals són produïts asexualment, per un individu asexual, i per tant un mateix genotip és capaç de controlar el tipus de reproducció en funció de les circumstàncies. D'aquesta manera, la partenogènesi seria per tant el mode predominant de reproducció en les etapes inicials de colonització, mentre que la reproducció sexual ocorreria més endavant, deguda a determinats factors inductors (ambientals o poblacionals), i associada amb la diapausa. Així, en el cas dels rotífers, es dona una sincronia entre la fase sexual i la producció de la diàspora, ja que el producte de la reproducció sexual, l'ou de resistència –capaç de romandre en latència durant llargs períodes de temps–, permet fugir d'ambients temporalment adversos (Templeton i Levin 1979; King 1980) així com és la forma espacialment més dispersiva. Però el que es produïska aquesta associació entre la diàspora i la reproducció sexual no ha de fer pensar, com a vegades s'ha dit (vegeu en Maynard Smith 1978), que l'únic avantatge del sexe pot ser siga la producció de l'ou de resistència. Aquest argument queda invalidat per la presència d'algunes espècies de rotífers, tal i com s'ha indicat al capítol anterior, capaces de produir ous de resistència per partenogènesi, els anomenats ous pseudo-sexuals (Ruttner-Kolisko 1946; Gilbert i Schreiber 1995). Així, per tal d'explicar el perquè del sexe en els cicles de vida heterogònics cal buscar entre els avantatges generals de la reproducció sexual per a qualsevol organisme (vegeu al capítol anterior). Però si bé un dels principals avantatges de la reproducció sexual és la creació o l'augment de la variabilitat genètica, la rellevància d'aquesta funció ha estat molt discutida en el cas dels rotífers (Ruttner-Kolisko 1963, 1983; King 1980) ja que en aquests organismes amb temps de generació curts i elevada densitat poblacional, la mutació podria ser més important que la recombinació en la generació de variabilitat genètica. No obstant això, estudis recents d'estructura poblacional han demostrat la importància de la recombinació en el manteniment d'alts valors de diversitat clonal (A. Gómez, comunicació personal).

La segona qüestió plantejada per Snell (1987), la que fa referència als patrons temporals de mixi, o del moment més adequat dins del cicle per a l'inici de la reproducció sexual, és altament important des d'un punt de vista evolutiu ja que es pensa que aquests patrons són el resultat de forces selectives que optimitzen el moment en que té lloc la reproducció sexual, a través dels senyals ambientals emprats per iniciar-la, dins del cicle vital. Així, els partenogenètics cíclics necessiten ajustar el pas de la reproducció partenogenètica a la sexual de forma correcta. Si l'ou de resistència és l'única forma d'escapar als períodes adversos en els quals la supervivència és d'altra manera improbable, és d'esperar que ocórrega una selecció intensa per al moment òptim d'inducció de la mixi (Hobaek i Larson 1990; Kleiven *et al.* 1992). Però per altra banda, el pas a la fase sexual del cicle dels rotífers no comporta obligatòriament una eliminació de la reproducció per via partenogenètica, i una femella amíctica, manté la capacitat de produir filles tant míctiques com amíctiques. Així, la proporció de femelles sexuals respecte del total produïdes que apareixen en cada generació, la tercera de les qüestions plantejades per Snell (1987), és un altre factor que mereix especial consideració. Entra en joc un compromís entre el manteniment i creixement poblacional per via de reproducció partenogenètica i la producció d'ous de resistència en un moment donat, i així, com el creixement poblacional és la condició per a una major reproducció sexual dins del mateix cicle, existeix un compromís entre la reproducció sexual present i la que tindrà lloc al futur, dins del mateix període de creixement. D'aquesta manera, les qüestions de quan i quanta mixi van moltes vegades inexcusablement unides.

Però en els rotífers monogononts, el moment i el nivell de reproducció sexual són dues característiques que mantenen un significat adaptatiu poc clar ja que diversos processos selectius rellevants poden estar implicats. Primer, la mixi disminueix la taxa actual de creixement poblacional, degut a que els mascles s'han de produir, la producció d'ous de resistència consumeix recursos, i els ous de resistència tenen una eclosió demorada.

Per tant, s'ha de produir un compromís entre reproducció sexual actual i futura. Segon, els rotífers viuen freqüentment en hàbitats aïllats, que poden ser temporals o efímers, i així, la mixi ha estat interpretada com una resposta a la deterioració ambiental ja que l'ou de resistència és l'estadi que pot dispersar en el temps i l'espai. Tercer, la mixi és solament possible si hi han suficients recursos disponibles, i les condicions ambientals es conserven apropiades durant les dues generacions implicades en la fase sexual (Pourriot i Snell 1983; Snell i Boyer 1988). Quart, per a alguns autors, la mixi hauria de succeir quan l'hàbitat es deteriora, l'ambient està saturat o és impredecible per la seua heterogeneïtat espacial o temporal, i per tant l'heretabilitat de l'eficàcia biològica és mínima, i la probabilitat de que els nous genotips generats per recombinació tinguen major eficàcia és màxima (Williams 1975; Maynard Smith 1978). Per contra, és de suposar que la variació genètica dels ous de resistència produïts disminuirà tal i com avança l'estació de creixement i la població creix ja que és d'esperar que es produïska també una selecció i eliminació per competència dels individus menys adaptats i per tant una reducció de la variància genètica inicial de la població (King 1980).

Però si bé el significat adaptatiu del moment en el que s'inicia la mixi no està clar del tot, sí que es coneixen els factors desencadenants d'aquesta. La mixi s'inicia a través d'una sèrie de senyals ambientals, o estímuls inductors, diversos i distints per a cada espècie. Entre els factors ambientals més coneguts fins ara es poden citar l' α -tocoferol (vitamina E) en *Asplanchna* (Gilbert 1980), el fotoperíode en *Notommata* (Pourriot i Clément 1981), o la densitat poblacional en *Brachionus* (Gilbert 1963a; Pourriot i Snell 1983; Carmona *et al.* 1993). I modulats tots ells per factors genètics que desenvolupen un important paper quant a la sensibilitat de soques particulars a l'estímul de la mixi (Snell i Hoff 1985; Lubzens *et al.* 1985). Altres factors ambientals com ara la salinitat, la temperatura, o la qualitat de l'aliment també s'han descrit com a inductors de la mixi (Lubzens *et al.* 1980, 1985; Lubzens 1981; Ben-Amotz i Fishler 1982; Hino i Hirano 1984, 1988;

Snell 1986; Lubzens i Minkoff 1988; Hagiwara *et al.* 1988a, b, 1989), si bé en el gènere *Brachionus* és la densitat el factor més comunament relacionat amb la iniciació de la fase sexual (Gilbert 1977; Pourriot i Clement 1981; Pourriot i Snell 1983; Snell i Boyer 1988; Carmona 1992) a més a més de l'evidència de que algun compost químic més o menys específic actua com a mediador en la resposta dels rotífers a la densitat poblacional (Carmona *et al.* 1993).

El significat adaptatiu de la utilització d'alguns d'aquests factors inductors ja va ser explicat per Gilbert (1974a). El fotoperíode proporciona un valuós senyal estacional que pot ser adequat sols per a espècies amb densitats poblacionals relativament estables al llarg del temps i tal vegada llargs retards entre la iniciació de la producció de femelles míctiques i l'acompliment de l'objectiu de la formació d'ous de resistència. El tocoferol, per altra banda, és només sintetitzat pels vegetals, i seria un bon senyal per a indicar una elevada biomassa de fitoplàncton i per tant d'un creixement potencialment elevat del zooplàncton herbívor menut. Tals condicions serien favorables per a predadors primaris com *Asplanchna*, i per tant aquest compost aniria habitualment associat amb una elevada taxa reproductiva i amb un increment en la densitat poblacional d'aquest rotífer, i serien les condicions ideals per assegurar la producció d'un gran nombre dels costosos ous de resistència. O per últim, el que s'arribe a un determinat llindar de densitat poblacional abans que s'inicie la producció de femelles míctiques s'ha relacionat tradicionalment amb una efectivitat en la probabilitat d'encontre entre mascles i femelles i per tant amb un augment en l'eficiència de la reproducció sexual. La validesa d'aquesta hipòtesi serà discutida en extens a partir dels resultats d'aquesta tesi. Però a més, la densitat pot actuar d'altres maneres. Els rotífers necessiten d'una abundant provisió d'aliment per a produir els ous de resistència ja que aquests ous són més rics en reserves i per tant molt més costosos de produir que els ous partenogenètics (Gilbert 1980). Altes densitats poblacionals poden anticipar un deteriorament ambiental com a conseqüència del creixement desmesurat

de la població i l'esgotament de recursos. Així la densitat pot ser un indicador de que l'hàbitat està arribant a un punt de saturació, i la producció de femelles míctiques abans de que s'arribe a densitats poblacionals excessivament elevades podria assegurar la producció dels ous de resistència quan encara hi ha recursos disponibles. Per altra banda, altes densitats poblacionals poden eliminar estocasticitat demogràfica (Muenchow 1978), i així per a una mateixa probabilitat d'encontre entre sexes, la proporció de femelles fecundades s'ajustaria de manera més exacta al percentatge esperat de fertilització.

Així, la inducció de la mixi en els rotífers pot estar subjecta a distintes pressions de selecció, i moltes vegades es poden fer clares associacions entre les característiques de l'hàbitat i els patrons de mixi (Serra i King 1999). Tal i com s'ha dit abans, segons Williams (1975) i Maynard Smith (1978) la mixi s'hauria de realitzar quan l'hàbitat es deteriora, l'ambient està saturat o és impredecible per la seua heterogeneïtat espacial o temporal, i per tant quan l'heretabilitat de l'eficàcia biològica és mínima, i la probabilitat de que els nous genotips generats per recombinació tinguen major eficàcia és màxima. És un patró molt comú en partenogenètics cíclics (Bell 1982; Frey 1982) que aquestes condicions s'acomplisquen més probablement al final de l'estació de creixement, o quan la densitat poblacional és màxima, sent per tant la densitat un dels factors més comunament associats amb la mixi en rotífers. Ja que la majoria d'estudis duts a terme amb rotífers s'han realitzat en hàbitats relativament predicibles, tals com llacs o tolls permanents, condicions que són molt comunes a la natura, no és d'estranyar que s'haja trobat aquesta correlació positiva entre mixi i altes densitats poblacionals, tant en observacions de camp (Wesenberg-Lund 1930; Buchner 1941b; Ito i Iwai 1958; Bogoslavsky 1963; King i Snell 1980), com en experiments de camp i de laboratori (Ito 1960; Hino i Hirano 1976; Miracle i Guiset 1977; Pozuelo 1977; Lubzens *et al.* 1985; Snell i Boyer 1988; Carmona *et al.* 1993). No obstant aquesta correlació, en aquests tipus d'hàbitat la densitat pot no actuar per sí mateixa

com a pressió de selecció per a la inducció de la mixi, sinó com un senyal adaptatiu predictor de l'esgotament de recursos. D'aquesta manera, Carmona *et al.* (1995), estudiant distintes poblacions de rotífers del complex *Brachionus plicatilis* en tolls no permanents, van trobar un increment dels nivells de mixi amb la densitat, si bé van observar diferències remarcables entre espècies quant al llindar de densitat poblacional inductor de la reproducció sexual, i com aquestes diferències generaven una important diferència quant al patró de reproducció sexual. Així, l'espècie *Brachionus plicatilis*, present a l'hivern, quan les condicions ambientals poden resultar més crítiques i impredecibles, va presentar un patró de reproducció sexual constant al llarg de la seua presència al toll estudiat, garantint així la producció d'ous de resistència en iniciar la mixi tan aviat com és possible, i una vegada superada una densitat de població mínima necessària per a que es done l'encontre mascle-femella i per tant la fecundació. Per contra, l'espècie *Brachionus rotundiformis*, d'aparició a l'estiu, quan les condicions ambientals són molt més predecibles, va presentar taxes de mixi molt baixes al llarg del període d'aparició al toll, i els períodes d'alt nivell de reproducció sexual van ser sempre pròxims i anteriors al moment de desaparició de l'espècie del toll, quan s'aconseguien les més altes densitats poblacionals, i per tant una major eficiència en la reproducció sexual. Així, en el cas de l'espècie hivernal la densitat actuarà com a indicador, en un ambient imprevisible, de que s'ha arribat a la densitat poblacional mínima per a que es pugui donar l'encontre mascle-femella i per tant la fertilització i producció dels ous de resistència, mentre que en el cas de l'espècie estival, la densitat podria actuar com un indicador del final de l'estació de creixement o d'un previsible esgotament dels recursos. Per tant, totes dues estratègies vindrien determinades per la predicibilitat o no de l'hàbitat, i no tant per la densitat encara que s'haja trobat una correlació positiva amb aquesta.

Altres autors, però, han realitzat una aproximació diferent al problema dels patrons de mixi. King (1980), deixa de costat les argumentacions de tipus demogràfic i fa tota una sèrie de valoracions de

tipus genètic i del nínxol que ocupa cada espècie per tal d'explicar el moment òptim de la reproducció sexual en els rotífers. King (1980) presenta una sèrie d'espècies de rotífers que segueixen patrons diferents als senyalats per al moment d'inducció de la mixi, així, per a algunes espècies la fase de reproducció sexual ocorre a l'inici del cicle poblacional; altres espècies es reproduïxen sexualment a meitat del cicle, quan la població arriba, o està prop, del seu màxim; i per fi, unes altres espècies es reproduïxen al final del cicle poblacional. Segons King (1980), el moment del cicle en el qual es produeix la mixi té grans implicacions sobre el nivell de variabilitat genètica en la descendència produïda. Tal i com l'estació de creixement avança i la població creix, la intensitat de la competició intrapoblacional també ha de créixer, i la selecció resultant hauria de donar lloc a una disminució en la variància entre genotips. D'aquesta manera, si la reproducció sexual ocorreguera durant la fase inicial d'aquest cicle, els ous de resistència produïts deurien representar una mostra raonablement completa de la variació genètica de la cohort inicial, mentre que al final de l'estació de creixement la progènie produïda sols mostraria una petita porció de la variació genètica inicial. Respecte al nínxol, King (1980) considera que aquelles espècies que produïrien els ous sexuals en la part inicial del cicle, serien espècies de nínxol ampli, i per tant roïnes competidores, i no tindrien altra opció que induir la mixi aviat ja que estarien ocupant un hàbitat del que ràpidament podrien ser desplaçades per altres competidors. Les espècies que induïrien la mixi a la meitat del cicle, serien espècies adaptades, amb un nínxol més estret, i que ja haurien eliminat a gran part de les espècies competidores. Per fi, les espècies que es reproduïrien al final del cicle, serien espècies altament adaptades a unes determinades condicions, i per tant no tindrien cap tipus de competència amb altres espècies, és a dir, la intensitat de la selecció dependent de la densitat seria molt baixa, però per contra l'alta especialització, i per tant l'estretor del nínxol al que estarien sotmeses, podria fer que la població fóra altament sensible a canvis o fluctuacions

ambientals i que per tant poguera ser desplaçada o eliminada abans de la reproducció.

Per últim, i com s'ha dit anteriorment, el “quan la mixi?” i “quanta mixi?” són dues qüestions que s'enllacen. Així, les diferents estratègies per al moment d'inducció de la mixi anirien acompanyades de les estratègies corresponents quant a la quantitat de mixi, o sexe. Per aquelles espècies que indueixen la mixi al final de l'estació, i que per tant estan abocades a la desaparició temporal, el més avantatjós és que la població al complet passara de la reproducció partenogenètica a la sexual (Pourriot citat en Gilbert 1974b; Serra i Carmona 1993), ja que no tindria sentit que alguns individus continuaren la via partenogenètica quan la població va a desaparèixer, al temps que s'estaria malgastant part del potencial de producció d'ous de resistència. Per altra banda, quan es dona el patró continu de mixi, l'òptim per a la població seria un equilibri entre uns individus reproduint-se partenogenèticament, que mantindrien el creixement o la densitat poblacionals mentre les condicions ambientals foren favorables, i uns altres que per reproducció sexual anirien deixant ous de resistència per tal de perpetuar l'espècie en les següents estacions (Serra i King 1999). Per altra banda, i relacionat amb la quantitat de mixi, o de reproducció sexual *versus* partenogenètica, sorgeix la qüestió de com s'han de repartir els recursos destinats a la reproducció sexual entre funció masculina i funció femenina; és a dir, l'aplicació de la teoria de Fisher ([1930] 1958) de les proporcions sexuals al cas dels rotífers monogononts. Aquesta és una qüestió que no estava resolta fins el moment en aquests organismes i que s'abordarà en aquesta tesi.

2.2. Models d'optimització poblacional

El problema dels patrons de reproducció pot ser abordat a través de models teòrics d'optimització poblacionals. En aquests models, els hàbitats es suposen només aptes per a la supervivència de l'espècie durant una part del cicle anual, i la producció d'ous de resistència és considerada com la mesura

última d'eficiència biològica (Serra i Carmona 1993; Serra i King 1999), ja que són els que permeten la supervivència de l'espècie i la recolonització de l'hàbitat quan es recuperen les condicions ambientals.

S'han dut a terme diferents aproximacions teòriques a l'evolució dels patrons de mixi en rotífers (açò és, quan i quanta reproducció sexual), tant a partir de raonaments verbals com de models més formals. Una aproximació al problema va ser realitzada per Williams (1975) i per King (1980) per tal d'avaluar les conseqüències dels patrons de mixi en la quantitat de variació genètica, mentre que una aproximació alternativa va ser realitzada per Gilbert (1974b) i Snell i Garman (1986) en considerar els efectes relacionats amb la dependència de la densitat en els encontres entre sexes. En altres estudis també s'ha considerat el cost que la mixi suposa per a la taxa de creixement poblacional (Snell 1987; Serra i Carmona 1993). Així com també s'han considerat els llindars de salinitat, nivell d'aliment i densitat poblacional necessaris per a la producció dels ous de resistència (Snell i Boyer 1988).

El model per a l'estudi dels patrons òptims de mixi desenrotllat per Serra i Carmona (1993) suposa hàbitats temporals variables en el temps de manera determinista, i en els quals els organismes no estan sotmesos a pressions de densitat poblacional. Aquests autors van trobar que el patró reproductiu òptim era aquell que produïa únicament filles amíctiques fins poc abans de que la taxa de mortalitat sobrepassara a la de natalitat. A partir d'aquest moment tota la inversió reproductiva passava a destinar-se a la producció de filles míctiques, és el que es coneix com una estratègia "*bang-bang*" (en la qual tota l'energia disponible és inicialment destinada a creixement somàtic –reproducció partenogenètica en el cas dels rotífers– fins que s'arriba a una grandària corporal crítica –entès com a densitat poblacional en el cas dels rotífers–, i després és exclusivament destinada a reproducció –en els rotífers, reproducció sexual–; vegeu en Begon *et al.* 1993, vegeu també l'Apartat 3.1). Un resultat interessant de les simulacions realitzades per aquests autors va ser que l'estratègia poblacional òptima podia ser envaïda per una estratègia alternativa que presentara una inducció

de la mixi més primerenca. A pesar d'aquest resultat, Serra i Carmona (1993), però, no van estudiar la possibilitat teòrica del manteniment d'una població amb coexistència de diferents estratègies reproductives. Aquesta possibilitat d'equilibri evolutiu amb presència a la població d'estratègies diferents a l'òptima és interessant i, així, s'explorarà al capítol següent.

Més recentment, Serra i King (1999) han desenvolupat un model teòric on s'estudien els patrons òptims de mixi sota condicions de reproducció dependents de la densitat i en el que es suposa que l'hàbitat es manté en condicions adequades per al creixement de la població durant un període de temps llarg. Sota aquestes condicions, aquests autors troben que taxes de mixi constants i intermèdies produeixen més ous de resistència que qualsevol estratègia "bang-bang" amb múltiples iniciacions de la mixi.

Un altre aspecte interessant, elaborat per Serra i King (1999) en la discussió dels seus resultats, és l'associació que aquests autors realitzen entre factors poblacionals i ambientals, i com aquesta associació determina els diferents patrons de mixi. Densitat i predicibilitat de l'hàbitat donen lloc, segons Serra i King, a la següent classificació entre característiques ambientals i patrons de mixi:

1. *creixement independent de la densitat en ambients que varien d'una manera determinista*: la mixi s'esperaria que s'induïra prop del moment en que l'hàbitat deixa de ser apropiat, amb una taxa de mixi pròxima a 1 (Serra i Carmona 1993);
2. *creixement independent de la densitat en ambients que varien de forma aleatòria*: la mixi s'esperaria que s'induïra prompte en l'estació de creixement, amb valors baixos per a la taxa de mixi;
3. *creixement dependent de la densitat*: la mixi seria d'esperar que s'induïra quan la població està pròxima a la seua capacitat de càrrega, amb una taxa de mixi intermèdia. En aquests hàbitats seria d'esperar que segons foren millors les condicions de creixement, la taxa de mixi fora major, amb un màxim ≤ 0.5 (Serra i King 1999).

En el segon cas no es poden aplicar models d'optimització com els descrits per al primer i tercer cas en els quals es busca l'estratègia que maximitza la producció d'ous de resistència cada cicle. Quan el creixement és independent de la densitat, i les fluctuacions ambientals són aleatòries, no és tan important maximitzar la producció d'ous de resistència com el fet en sí de produir-los. En ambients completament impredecibles, en els que en qualsevol moment pot desaparèixer la població, aquell que primer produïska un ou ja té un avantatge sobre els altres que encara no s'han reproduït, en el cas que la població s'extingisca.

Els treballs sobre patrons de mixi demostren que els rotífers poden seguir dues estratègies. Una estratègia "*bang-bang*" (Serra i Carmona 1993), o una estratègia de mixi intermèdia (Serra i King 1999). Les estratègies "*bang-bang*" s'esperaria que es donaren quan les restriccions temporals per a la producció d'ous de resistència siguen més importants que les restriccions imposades pels recursos. En canvi, en ambients més estables i limitats pels recursos, taxes de mixi intermèdies afavoreixen la màxima conversió de recursos en ous de resistència (Serra i King 1999). En aquest ambients, l'estratègia òptima consistiria en la reproducció partenogenètica fins arribar a la capacitat de carrega per a llavors canviar a una taxa de mixi intermèdia.

2.3. La dinàmica poblacional a la fase sexual

Encara que són habituals els estudis on es proporcionen les taxes de mixi (vegeu les dades empíriques sobre els nivells de sexualitat en poblacions de laboratori de rotífers compilades per Snell [1987]), són pocs aquells treballs, de camp o laboratori, que documenten els patrons temporals de reproducció sexual en rotífers monogononts (King 1980), i menys aquells en els que apareixen clarament diferenciats els valors per als diferents tipus de femelles. Les dinàmiques per als mascles són més desconegudes encara, sobretot a les mostres de camp. Els mascles, probablement degut a la raresa de la reproducció sexual en alguns casos i espècies, el seu escàs

nombre, dimensions menudes (poden escapar de les xarxes de filtració), o pel fet de que quan són fixats es contrauen formant una boleta, no han estat mai vists o identificats per a la majoria d'espècies de rotífers monogononts (Ricci 1992). Quan s'han trobat en algunes mostres, el seu marcat dimorfisme sexual també ha pogut donar lloc a una classificació incorrecta (Wallace i Snell 1991).

Els estudis més clàssics en els que s'ha realitzat un seguiment de la incidència de la reproducció sexual en poblacions naturals corresponen a Wesenberg-Lund (1930), Carlin (1943), Nauwerck (1963) o Amren (1964). Entre els estudis de laboratori cal citar el d'Ito (1960), o molt recentment el de Pozuelo i Lubian (1993). En cap d'aquests treballs es descriuen quantitativament totes les categories d'individus que es donen durant la fase sexual (mascles, femelles amíctiques, femelles míctiques productores de mascles i femelles míctiques productores d'ous de resistència). El major volum d'informació de què es disposa fa referència als rotífers planctònics de grans llacs (Carlin 1943; Nauwerck 1963). Carlin (1943), per exemple, va determinar les densitats poblacionals de moltes espècies de rotífers amb observacions molt freqüents durant llargs períodes de temps. Les seues dades en canvi no recullen la quantificació dels nivells de reproducció sexual i només registren el moment d'aparició de mascles. Per a alguns gèneres i espècies no es van detectar períodes de sexualitat, aquests van ser infreqüents, o bé van presentar variabilitat interanual en el moment d'aparició. L'estudi d'Ito (1960), a pesar del seu detall en el seguiment de les dinàmiques poblacionals, no diferencia entre femelles amíctiques i míctiques productores de mascles. Al treball de Pozuelo i Lubian (1993), un estudi molt complet sobre els nivells de reproducció míctica i amíctica en *Brachionus plicatilis* cultivat a diferents salinitats, es fa un seguiment molt detallat de totes les classes d'individus a excepció de les femelles productores d'ous de resistència, que no es van prendre en consideració.

Només un estudi de King i Snell (1980) proporciona dades empíriques sobre el nombre de femelles míctiques productores de mascles,

femelles míctiques productores d'ous de resistència i de femelles amíctiques, en poblacions naturals de rotífers. Aquests autors van seguir unes poblacions del rotífer *Asplanchna girodi*, a intervals d'un o dos dies, durant dos períodes de reproducció sexual (abril i maig) a l'any 1977. A través dels mostreigs continuats i freqüents, i de l'aïllament i cultiu de les femelles van determinar les densitats i proporcions dels distints tipus reproductius.

En general, les dinàmiques mostrades en aquests treballs per als distints tipus d'individus són semblants a la que es passa a exposar a continuació, i que correspon a la fase sexual típica del cicle dels rotífers. Aquesta fase s'inicia amb la producció tant de filles míctiques com amíctiques per les femelles amíctiques. En aquesta fase, per tant, es donen la reproducció partenogenètica i la sexual de manera concomitant, com a norma general. La reproducció partenogenètica consisteix, com ja s'ha descrit al capítol anterior (vegeu de nou l'Apartat 1.2), en la repetició d'un nombre indeterminat de generacions partenogenètiques en les que una femella amíctica produeix filles amíctiques que segueixen aquest mode de reproducció. La fase sexual llavors comença quan una femella amíctica, davant determinats estímuls, produeix filles sexuals (femelles míctiques), capaces per tant de realitzar la meiosi i de reproduir-se sexualment, i que requereixen de la fecundació dels mascles per a produir els ous de resistència que eclosionaran la següent estació produint noves femelles amíctiques. Però, la producció dels ous de resistència requereix d'un temps mínim de dues generacions des de que s'indueix la mixi, ja que les primeres femelles sexuals en aparèixer no podran ser fecundades en no haver mascles a la població (Pourriot i Snell 1983; Snell i Boyer 1988). Aquestes femelles sexuals, en no haver estat fecundades, formaran part d'una primera generació de femelles míctiques productores de mascles. Aquests mascles seran els que podran fecundar a algunes de les femelles sexuals que apareguen a partir d'eixe moment (reviseu el cicle dels rotífers al capítol anterior). Aquelles femelles míctiques que són ja productores de mascles, i

aquelles que superen una certa edat, no podran ser fecundades ja que la fecundació només és possible durant les primeres hores de vida (Buchner *et al.* 1967; Ruttner-Kolisko 1974; Snell i Childress 1987; Hagiwara *et al.* 1988a). Així, la proporció de femelles fecundades, i per tant el nombre d'ous de resistència produïts, dependrà de la densitat de mascles, ja que la fertilització és dependent de l'encontre aleatori entre un mascle i una femella (Snell i Garman 1986). Però, la densitat de mascles està autoregulada per ells mateixos. Si els mascles són escassos, el nombre de femelles sexuals fecundades també serà escàs, i per tant el nombre de femelles míctiques productores de mascles augmentarà. Per contra, si el nombre de mascles és elevat, hi haurà un excés de femelles fecundades i per tant productores d'ous de resistència. Així, durant la fase sexual, a la població de rotífers es trobaran femelles amíctiques, femelles míctiques fecundades (productores dels ous de resistència), femelles míctiques no fecundades (productores dels mascles), i mascles, i les proporcions entre tots ells dependran del temps que dure la fase de reproducció sexual, de la densitat poblacional, de la taxa de reproducció sexual, del nombre de mascles, de la taxa de fecundació, de l'edat a la que una femella sexual perd la susceptibilitat de ser fecundada, etc.

2.4. Comportament sexual en els rotífers

Els rotífers presenten un elevat grau de discerniment entre diferents espècies pròximament emparentades, així com entre soques conespecífiques (Snell 1989; Rico-Martínez i Snell 1995), el que els permet ser altament selectius a l'hora de l'aparellament (Gómez i Serra 1995). La diferenciació dels senyals que intervenen a l'aparellament, elements centrals del sistema específic de reconeixement de parella (SMRS, per *specific mate recognition system*, Lambert *et al.* 1987), és fonamental en aquesta qüestió. Si bé l'SMRS dels rotífers no ha estat completament descrit, es coneixen alguns elements que fan que siga un dels millors estudiats en organismes planctònics (Snell i Morris 1993; Snell *et al.* 1995; Rico-Martínez i Snell 1997). És el

comportament sexual l'element millor caracteritzat del SMRS dels rotífers. En el gènere *Brachionus* (Gilbert 1963b; Snell i Hawkinson 1983), els mascles són nadadors actius i la major part dels seus patrons de comportament estan dirigits a la localització i el galanteig amb les femelles de la seua espècie (Epp i Lewis 1979; Gilbert i Williamson 1983). Per contra, les femelles mostren un comportament, com a mínim, més passiu durant l'aparellament. Els encontres entre els dos sexes ocorren a l'atzar. Els mascles no són capaços de localitzar les femelles a distància (Gilbert 1963b), i la probabilitat d'encontre depèn fonamentalment de la densitat de població (Snell i Garman 1986). Després de l'encontre entre els dos sexes, el mascle reconeix a la femella mitjançant químic-recepció de contacte (Gilbert 1963b) en detectar, a través dels receptors situats a la seua corona, una feromona sexual (una glicoproteïna en aquest cas) de reconeixement de parella (MRP, per *mate recognition pheromone*) localitzada sobre la superfície del cos de la femella (Snell *et al.* 1995). A partir d'aquest moment, el comportament dels mascles és molt característic i digne d'atenció especial (Gilbert 1963b; Snell i Hawkinson 1983; Figura 2.1). Els mascles responen a aquesta feromona de contacte iniciant l'anomenat *circling* o galanteig. Aquest consisteix en la realització per part del mascle d'una sèrie de cercles tancats de natació ràpida al voltant del cos de la femella. Durant aquest temps el mascle manté contacte constant amb el cos de la femella, a través de la seua corona i l'extrem de l'aparell copulador. Amb aquestos moviments localitza la corona o la base del peu de la femella, la zona on té lloc la còpula (Snell i Hawkinson 1983). Una vegada localitzats roman immòbil sobre ella durant uns segons, amb el cos molt arquejat i l'òrgan copulador i la seua corona en contacte amb la femella. Seguidament té lloc la copulació en alguna d'aquestes dues parts, caracteritzades per presentar una major concentració de la feromona sexual i altres glicoproteïnes (Snell *et al.* 1988, 1993; Snell i Nacionales 1990; Rico-Martínez 1995; Rico-Martínez *et al.* 1996), i per ser en aquestes parts on la paret del cos de la femella és més fina, i per tant més propícia per a la inseminació. La inseminació ocorre

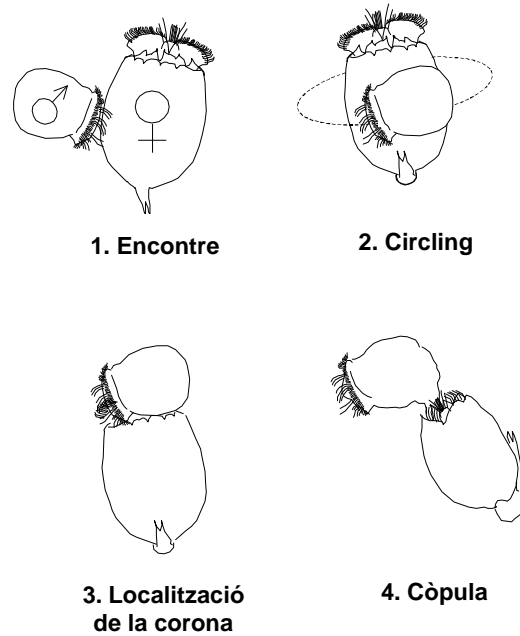


Figura 2.1. Comportament sexual en *Brachionus plicatilis*. S'indiquen numerades seqüencialment les diferents categories de comportament sexual que han estat registrades en aquesta espècie (figura cedida per A. Gómez, modificada a partir de Gómez 1996).

després d'una estreta aposició entre l'aparell copulador del mascle i el tegument de la femella, i segons s'ha estudiat mitjançant microscòpia en el cas d'*Asplanchna* (Aloia i Moretti 1973) ocorre per impregnació hipodèrmica. Durant la copulació, la femella pot nadar o estar fixada al substrat i de vegades bé el mascle, bé la femella, arrossega a la seua parella mentre nada (Gómez 1996). La seqüència d'aparellament pot trencar-se en qualsevol moment, i en aquest cas el procés descrit queda interromput (per a una descripció en més detall, vegeu en Gómez 1996).

3 | Eficiència individual i evolució de l'inici de la fase sexual

3.1. Introducció

Al capítol anterior s'ha vist com a través de models d'optimització es poden fer aproximacions que imiten amb bastant exactitud què és el que es pensa que ocorre a la natura. Són models que reben variables ecològiques i retornen dinàmiques poblacionals. A aquests models sempre hi ha un factor que és el que es tracta de maximitzar, el qual és considerat com la mesura última d'eficiència biològica (vegeu, p.ex., en Serra i Carmona 1993; Serra i King 1999). El principal valor d'aquests models és que acceleren els processos naturals i no cal esperar anys per veure com la població canvia, suposant que els factors extrínsecs romanen constants o canvien d'una manera predictable (Gillman i Hails 1997).

Els models d'optimització presentats al capítol anterior prediuen dos comportaments diferents quant a les estratègies de mixi per al cas dels rotífers. Una estratègia "*bang-bang*" seria d'esperar quan el que predominen són les restriccions temporals per a la producció d'ous de resistència (Serra i Carmona 1993); i una estratègia de mixi intermèdia seria òptima en ambients més estables i limitats pels recursos (Serra i King 1999). Tots dos tipus d'ambients són fàcils de trobar a la natura, encara que rara vegada els hàbitats reals s'ajusten a categories pures i úniques com les descrites (Serra i King 1999). Grans llacs i masses d'aigua permanent són hàbitats habituals dels rotífers, i llocs on l'estabilitat ambiental sol ser predominant i els canvis lents, les densitats poblacionals no molt elevades, i el nivell d'aliment baix. Però els rotífers també habiten masses d'aigua menudes, moltes vegades efímeres, i amb una alta predicibilitat ambiental a causa d'estacionalitats molt marcades.

Les característiques de predicibilitat de l'hàbitat i d'estacions de creixement curtes es donen en molts hàbitats, entre ells, per exemple al Prat de Cabanes-Torreblanca, on s'ha realitzat part del treball d'investigació d'aquesta tesi. Mentre que a l'hivern els tolls de la marjal estan plens d'aigua, a la primavera comencen a eixugar-se i l'aigua va augmentant de temperatura i salinitat fins que definitivament queden secs (Carmona *et al.* 1995).

Un patró de creixement dependent de la densitat resultarà menys probable tal i com l'estació de creixement siga més curta. Així, és possible que una població passe directament de la fase de colonització a la fase durant la qual la població és eliminada pel deteriorament ambiental. En absència d'una fase intermèdia de creixement dependent de la densitat, entre les fases de colonització i extinció, serà d'esperar que la població passe directament d'una taxa de mixi de 0 a una taxa de mixi 1 quan l'ambient deixi de ser l'apropiat. Aquest canvi podria ocórrer en hàbitats caracteritzats quasi exclusivament per constriccions independents de la densitat (Serra i King 1999).

El model de Serra i Carmona (1993) estudia aquest tipus de poblacions caracteritzades per la predicibilitat ambiental i que presenten un creixement independent de la densitat. Aquests autors, estudien el patró de mixi òptim que determina la major producció d'ous de resistència en funció de (1) el moment de la inducció de la mixi, i (2) la taxa de mixi. Aquests autors van suposar un model en el que es tenien en compte les característiques conegudes més importants de la demografia dels rotífers. Serra i Carmona (1993) van demostrar que l'estratègia òptima en un ambient determinísticament canviant en el temps, i sense un efecte de la densitat sobre les taxes de natalitat i mortalitat, és una estratègia "*bang-bang*", tal i com habitualment es troba per a ambients deterministes dins la teoria de cicles vitals (King i Roughgarden 1982). King i Roughgarden utilitzen el concepte d'organismes que divideixen els recursos entre la reproducció immediata i la "producció de maquinària" que determinarà l'entrada futura de

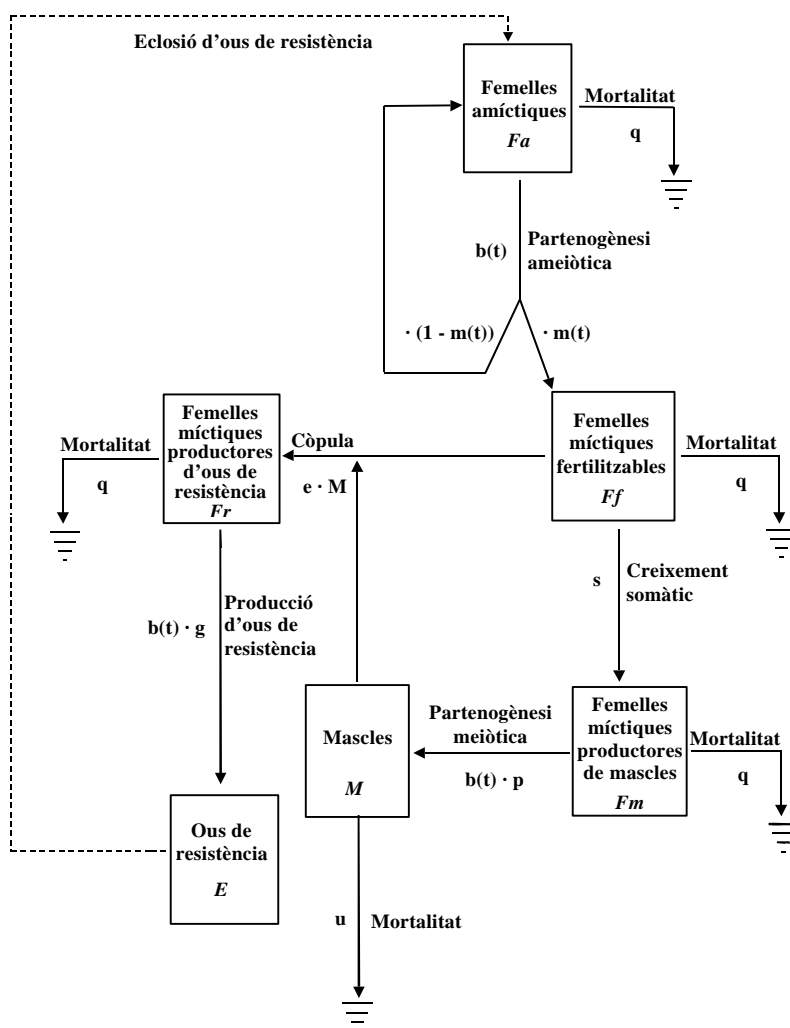
recursos. Segons el seu model, aquesta producció de maquinaria poden ser les fulles i arrels de les plantes, o els treballadors de les colònies d'insectes eusocials. En el cas dels rotífers, el concepte es traslladaria a parlar de femelles partenogenètiques (creixement vegetatiu de la població) i femelles sexuals (reproducció pròpiament dita). Com a resultat d'una estratègia "*bang-bang*", els rotífers deurien romandre en la fase partenogenètica fins poc abans que la taxa de creixement poblacional resultara negativa, i llavors saltar completament a la reproducció sexual. Les simulacions de Serra i Carmona (1993) no van considerar en principi variabilitat genètica per a les estratègies de mixi, i llavors, l'estratègia òptima per a ells va resultar de la comparació entre diferents poblacions, cadascuna homogènia en les seues característiques. Però un resultat interessant de les simulacions d'aquests autors va ser que l'estratègia poblacional òptima podia ser envaïda, almenys inicialment, per una estratègia alternativa que presentara una inducció de la mixi més primerenca. El model de Serra i Carmona (1993), per les seues característiques, tampoc no feia una anàlisi d'equilibri evolutiu, i llavors no queda clara quina estratègia és l'òptima sota condicions de competència entre genotips.

En aquest capítol, s'estudiaran més extensament els patrons d'invasió per tal d'abordar la possibilitat teòrica del manteniment d'un polimorfisme (en contra d'una estratègia "*bang-bang*") en els patrons de mixi dels partenogenètics cíclics, així com quins són el millors patrons que poden ser assolits. El treball es centrarà en poblacions de rotífers sota el model demogràfic desenrotllat per Serra i Carmona (1993), amb suposicions addicionals per a la base genètica dels fenotips per als patrons de mixi, i considerant que tots ells competeixen al mateix temps.

3.2. El model

3.2.1. El submodel demogràfic

D'acord amb el cicle de vida dels rotífers esquematitzat en forma de diagrama de flux a la Figura 3.1, Serra i Carmona (1993) van proposar un



Var.	Taxa de creixement	Var.	Taxa de creixement
F_a	$dF_a(t)/dt = b(t)[1 - m(t)]F_a(t) - qF_a(t)$	F_r	$dF_r(t)/dt = eF_f(t)M(t) - qF_r(t)$
F_f	$dF_f(t)/dt = b(t)m(t)F_a(t) - qF_f(t) - sF_f(t) - eF_f(t)M(t)$	M	$dM(t)/dt = pb(t)F_m(t) - uM(t)$
F_m	$dF_m(t)/dt = sF_f(t) - qF_m(t)$	E	$dE(t)/dt = gb(t)F_r(t)$

Figura 3.1. Model demogràfic per a una població de rotífers. Línies contínues: dinàmiques dins d'un cicle de creixement. Línies discontinúes: dinàmiques entre cicles de creixement. La taula en la base mostra el sistema d'equacions diferencials per a les dinàmiques dins el cicle de creixement d'una població de rotífers (pres de Serra i Carmona 1993). Els detalls per a les dinàmiques entre cicles es donen al text. Per a una explicació dels paràmetres vegeu la Figura 3.2.

model d'equacions diferencials basat en sis variables d'estat per a descriure la dinàmica d'una població amb aquesta biologia reproductiva i que habitara en ambients que varien en el temps (vegeu la Figura 3.1). Les equacions diferencials donen les taxes de variació de les femelles amíctiques, tres estadis de femelles míctiques (femelles míctiques productores de mascles, femelles míctiques fertilitzables, i femelles míctiques productores d'ous de resistència), mascles i ous de resistència. Aquest model té en compte les restriccions més importants de la mixi, p.ex., probabilitat d'encontre entre un mascle i una femella, esforç invertit en la producció dels ous de resistència, eliminació de la possibilitat de fertilització per a les femelles amb una certa edat, o disminució de la taxa de creixement poblacional a causa de la mixi. Les prediccions d'aquest model van ser generades per simulació a través d'ordinador utilitzant dades empíriques obtingudes de la literatura per tal d'estimar el valor dels paràmetres. El model de Serra i Carmona (1993) suposa una funció per a la taxa de natalitat que és dependent del temps i que dóna compte dels canvis en l'ambient (Figura 3.2). El patró de mixi al model és $m(t)$ (proporció d'ous mitòtics –amíctics– que es desenrotllen en femelles míctiques en el temps t). Aquest paràmetre de control va ser variat per tal de determinar la relació entre $m(t)$ i la producció d'ous de resistència.

En aquest treball s'utilitzarà bàsicament el model i paràmetres emprats per Serra i Carmona (1993), però el model es complica ací en diverses formes. Primera, el model és utilitzat per a descriure una sèrie de cicles de creixement poblacionals enllaçats, on un cicle de creixement poblacional és iniciat per l'eclosió dels ous de resistència formats el cicle anterior. Però per tal de mantenir valors de densitat realistes, el submodel demogràfic suposa que la població s'inicia per l'eclosió d'un ou de resistència per litre a l'inici de cada cicle de creixement, açò és perquè les poblacions a llarg termini ni creixen ni disminueixen, llavors, la taxa d'increment poblacional entre cicles de creixement s'ha de suposar 0 ($r = 0$ anys⁻¹). Segona, el patró de mixi (açò és, el moment de la mixi i la taxa de mixi) es va suposar dependent del genotip, així l'evolució pot ser simulada.

Paràmetre	
$b(t)$	taxa instantània de naixement, potencial, per a les femelles amíctiques en el temps t
$m(t)$	taxa de mixi (proporció d'ous mitòtics que es desenrotllen en femelles míctiques) en el temps t
q	taxa instantània de mortalitat per a les femelles
s	taxa instantània a la qual les femelles deixen de ser fertilitzables
e	taxa instantània d'encontre entre un mascle i una femella
u	taxa instantània de mortalitat per als mascles
p	proporció entre les taxes de producció de mascles i femelles
g	proporció entre les taxes de producció d'ous de resistència i femelles

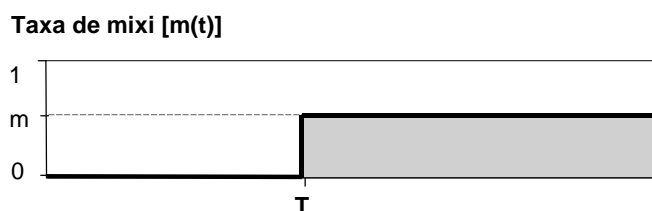
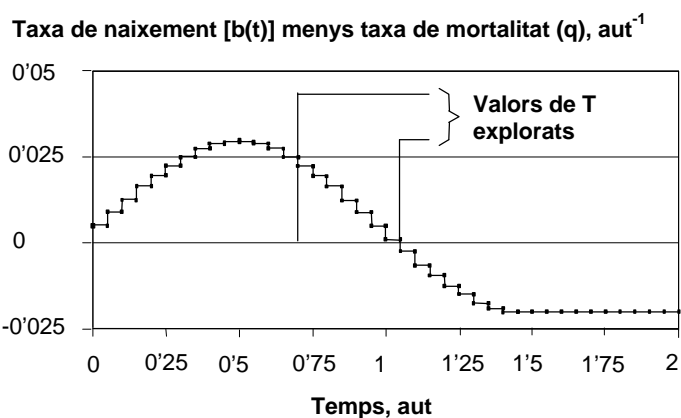


Figura 3.2. Paràmetres emprats en les simulacions. La taxa instantània de natalitat es suposa dependent del temps i que segueix la funció sinusoidal indicada ($b(t)$ màxim = 0'05). Una unitat arbitrària de temps (aut) es va definir com el lapse de temps per al qual la taxa potencial de creixement partenogenètic ($b(t)-q$) és positiva. Per a cada cicle de creixement, es va suposar una longitud de 2 aut. La taxa de mixi es va constrènyer a ser: $m(t) = 0$, si $t < T$, o $m(t) = m$, si $t > T$. Per tant, m i T defineixen un patró de mixi. Els valors per als paràmetres constants van ser: $q = 0'02 \text{ aut}^{-1}$; $s = 0'4 \text{ aut}^{-1}$; $e = 0'0002 \text{ aut}^{-1}$; $u = 0'035 \text{ aut}^{-1}$; $p = 1'5$; $g = 0'2$. Per a més detalls, particularment sobre les fonts de les quals es van obtenir els paràmetres, vegeu en Serra i Carmona (1993) (fixeu-vos que aquests autors van utilitzar unitats de temps diferents).

Es van emprar unitats arbitràries de temps (aut, per *arbitrary units of time*). Una aut es defineix com el lapse de temps per al qual la taxa potencial de creixement partenogenètic ($b(t)-q$) és positiva (Figura 3.2).

3.2.2. Suposicions sobre la determinació genètica dels patrons de mixi

Per tal de simular l'evolució dels patrons de mixi es va combinar el submodel demogràfic amb un submodel genètic, que suposa un sistema genètic que determina el temps d'inducció de la mixi i la taxa de mixi una vegada la mixi és induïda. Es van considerar tres opcions *excloents* per al mode de determinació genètica de les característiques del patró de mixi.

Submodel genètic 1. *Els trets de la mixi estan basats en múltiples loci per tret (dos al·lels per locus).*

En aquest submodel, els valors per al moment d'inducció de la mixi podien variar entre els valors 0'75 aut i 1'05 aut del cicle de creixement, amb increments intermedis de 0'05 aut (vegeu la Figura 3.2). Aquest tret es va suposar que era produït per tres loci amb dos al·lels per locus. Els fenotips per a la taxa de mixi, quan la mixi era induïda, podien variar entre 0'6 i 1'0, amb increments de 0'1, i aquest tret va ser considerat que era causat per dos loci amb dos al·lels per locus. Per a ambdós trets, es va suposar un sistema de no dominància i efectes iguals per a tots els loci que afecten a cada tret (vegeu la Taula 3.1).

Submodel genètic 2. *Els trets de la mixi estan basats en un únic locus per tret (amb més de dos al·lels per locus).*

En aquest submodel, els valors per al moment d'inducció de la mixi podien variar entre els valors 0'70 aut i 1 aut del cicle de creixement, amb increments intermedis de 0'05 aut (vegeu la Figura 3.2). Aquest tret es va suposar que era produït per un locus amb set al·lels, amb dominància completa dels gens causants d'una mixi més primerenca. La taxa de mixi, quan la mixi era induïda, va variar entre 0'7 i 1'0, amb increments de 0'1. Per aquest tret, es va suposar un sistema d'un locus amb 4 al·lels, amb

Taula 3.1. Suposicions sobre la determinació genètica dels trets de la mixi. El temps per al moment d'inducció de la mixi s'indica en unitats arbitràries de temps (aut).

Tret	Genotips	Submodel genètic 2 (un locus, més de dos al·lels per locus)
Fenotip	Submodel genètic 1 (diversos loci, dos al·lels per locus)	
Moment d'inducció de la mixi		
0'70	---	aa, ab, ac, ad, ae, af, ag
0'75	aabbcc	bb, bc, bd, be, bf, bg
0'80	Aabbcc, aaBbcc, aabbCc	cc, cd, ce, cf, cg
0'85	AaBbcc, aaBbCc, AabbCc, AaBbCc, aaBBcc, aabbCC	dd, de, df, dg
0'90	AaBbCc, aaBbCC, aaBBcc, AaBbCc, AabbCC, AaBBcc, AaBbCC	ee, ef, eg
0'95	AaBbCC, AaBbCc, AaBBcc, AaBBcc, AaBBCC, aaBBCC	ff, fg
1'00	AaBBCC, AaBbCC, AaBBCC	gg
1'05	AABBCC	---
Taxa de mixi		
0'6	Aabb	---
0'7	Aabb, aaBb	aa, ab, ac, ad
0'8	Aabb, aaBB, AaBb	bb, bc, bd
0'9	AABb, AaBB	cc, cd
1'0	AABB	dd

dominància completa dels gens causants d'una taxa de mixi més baixa (vegeu la Taula 3.1). Les característiques comunes per als submodels 1 i 2 van ser (1) absència d'epístasi, i (2) equilibri de lligament.

Submodel genètic 3. El moment de la inducció de la mixi és determinat per un locus amb dos al·lels.

En aquest submodel la taxa de mixi, quan era induïda, va ser igual a 1. Els fenotips per al moment de la mixi van ser 0'85, 0'9 i 0'95 (vegeu la Figura 3.2) i van estar determinats per un locus amb dos al·lels.

3.2.3. Simulacions de l'evolució

L'evolució va ser simulada per iteració de cicles de creixement, cadascun dels quals començant a partir de l'eclosió dels ous de resistència produïts en el cicle anterior. La nova població, després d'un cicle, es va suposar que era fundada per femelles amíctiques amb la mateixa composició genètica que la dels ous de resistència formats en l'anterior cicle de creixement de la població. A l'inici de cada cicle de creixement poblacional, el nombre total màxim de femelles va ser fixat, així, aquest no és dependent del nombre total d'ous de resistència produïts en el cicle anterior de creixement. El nombre d'ous de resistència produïts en cada cicle va ser habitualment molt elevat, i és una suposició realista el considerar que el nombre d'ous de resistència produïts excedeix en gran mesura el nombre real d'eclosions que es produiran. Les simulacions per a l'evolució dels submodels genètics 1 i 2 es van iniciar amb equifreqüència de tots els genotips. Un ampli conjunt de freqüències inicials va ser emprat per al submodel 3. Els cicles de creixement van ser iterats fins obtenir taxes de variació molt lleugeres per a les freqüències genotípiques. Amb aquest procediment es pot trobar quin és el punt d'equilibri evolutiu per a les estratègies de mixi sota el conjunt de condicions suposades en els models. L'algorisme va ser programat en FORTRAN 77, i l'execució va ser portada a terme en un ordinador Micro VAX 3300 amb sistema operatiu VMS V5.3 (Servei de Bioinformàtica, Universitat de València).

3.3. Resultats i discussió

3.3.1. Els submodels genètics 1 i 2

Els resultats de les simulacions on es va suposar un sistema de determinació genètic de tipus multiloci o multial·lel per a cada tret de l'estratègia de mixi són presentats a les Figures 3.3 i 3.4. Les taxes de mixi diferents d'1 (després de la inducció de la mixi) són clarament seleccionades en contra en ambdós submodels. Aquest resultat és consistent amb els resultats teòrics de Serra i Carmona (1993). Aquests autors van suposar un model basat en un ambient variable en el temps però determinista, i van trobar que la taxa òptima de mixi per a la producció d'ous de resistència, quan la mixi era induïda, era 1. Els resultats d'aquest capítol mostren el mateix patró de selecció quant a la taxa de mixi per a cadascun del fenotips que determinen el moment d'inducció de la mixi, és a dir, es seleccionaria aquell estratègia que mostrara la màxima taxa de mixi quan la mixi és induïda (açò és, un estratègia "bang-bang"). No obstant això, degut a l'àmplia variació que s'espera per al moment d'inducció de la mixi segons els models ací desenrotllats (Figures 3.3 i 3.4), una taxa de mixi intermèdia, entre 0 i 1, és predicable al nivell de la població, com a resultat de l'estratègia "bang-bang" i de la inducció no sincrònica de la mixi. Per exemple, si es suposa una població amb una estratègia "bang-bang" per a la taxa de mixi, però amb dos fenotips diferents per al moment d'inducció de la mixi, un d'ells avançat respecte de l'altre, i igual nombre d'individus per a un i altre fenotip, en el moment en que s'induïska la mixi pels individus del fenotip avançat, la taxa de mixi que s'observaria a nivell poblacional seria de 0'5.

D'acord amb les dades empíriques sobre els nivells de sexualitat en poblacions de laboratori de rotífers compilades per Snell (1987; però vegeu també Hagiwara i Hino 1989), la proporció de femelles míctiques varia en gran manera, i així les taxes de mixi trobades per diferents autors oscil·len entre 0 i 0'50. Aquests estudis de laboratori rarament empren una mescla de genotips, la qual cosa fa que aquests resultats no siguin consistents amb les prediccions dels models ací desenvolupats. No obstant això, les

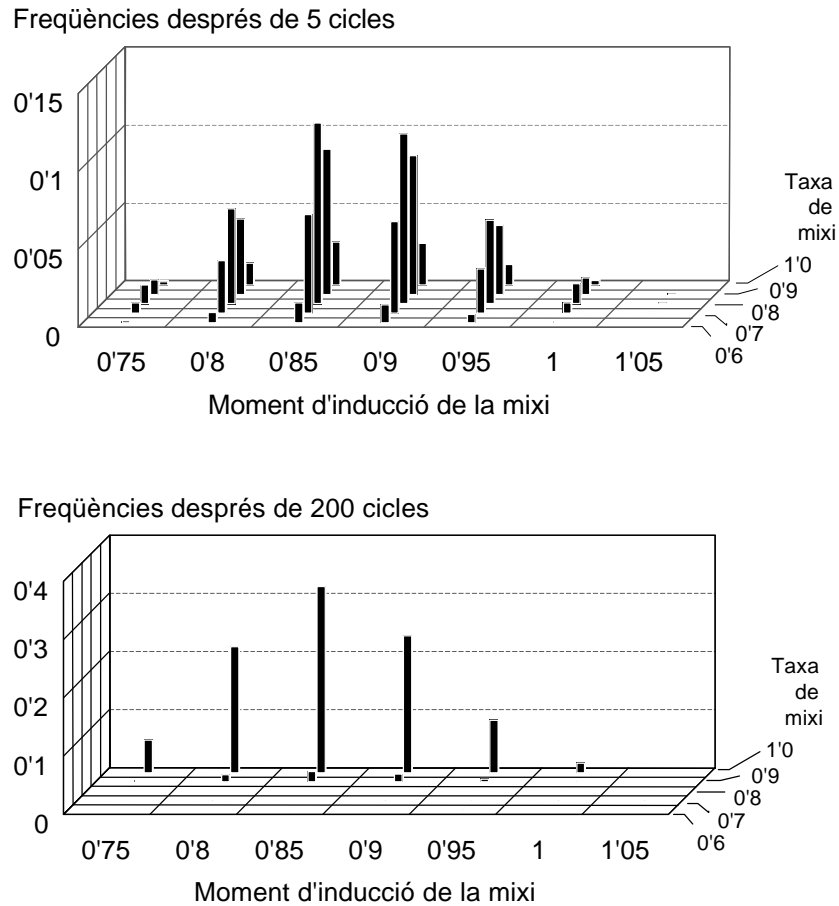
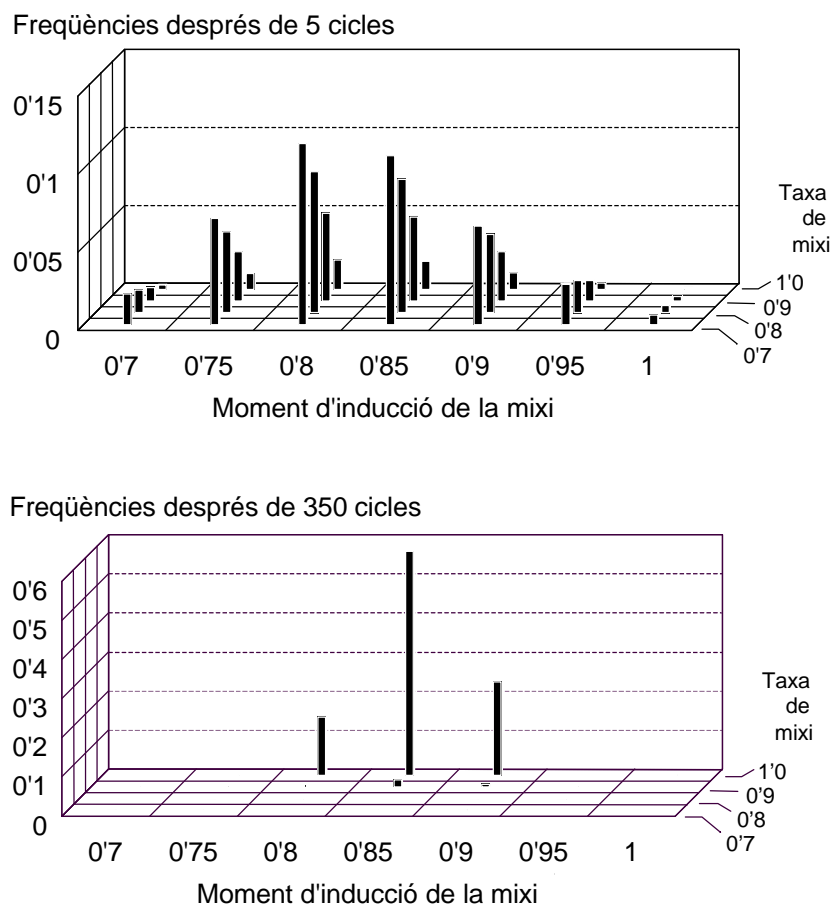


Figura 3.3. *Submodel 1. Els trets per a la mixi fonamentats en diversos loci per a cada tret (dos al·lels per locus). Freqüències dels diferents fenotips després de simular 5 i 200 cicles de creixement (en què es va arribar a taxes molt baixes de canvi). El sistema genètic per al moment de la inducció de la mixi determinat per tres loci i dos al·lels per locus. El sistema genètic per a la taxa de mixi determinat per dos loci amb dos al·lels per locus.*

condicions de laboratori poden produir una selecció per a valors baixos de mixi en poblacions cultivades durant molt de temps (Hino i Hirano 1976; Rougier i Pourriot 1977; Buchner 1977, 1987; Ruttner-Kolisko 1985), i així les taxes de mixi que es donen en poblacions naturals poden ser subestimades en estudis de laboratori. Per altra banda, tampoc es sap a quins tipus d'hàbitats estarien adaptades les poblacions estudiades i, com ja



s'ha dit anteriorment, la majoria d'estudis que s'han fet han estat desenrotllats a ambients on dominen les restriccions pels recursos (que donen lloc a estratègies de mixi intermèdies) en compte de les restriccions temporals (que afavoreixen les estratègies "bang-bang") (vegeu a l'Apartat 2.2). No obstant això, taxes de mixi de fins a 0'97 han estat observades en

algunes soques de laboratori de *Brachionus plicatilis* poc després d'haver estat aïllades del camp (A. Gómez, comunicació personal). També Pourriot (citada en Gilbert 1974b) va descriure dues poblacions, una de *Brachionus calyciflorus* i l'altra de *Conochiloides natans*, on en els períodes de reproducció sexual totes les femelles trobades van ser míctiques, i que després d'aquest període van desaparèixer del toll en el qual prèviament havien estat dominants. Taxes de mixi realment elevades són també força suggerides per observacions de mostres de camp (Amrem 1964; Pourriot 1965a), així com per les dinàmiques poblacionals observades en corral limnològics (Miracle i Guiset 1977).

En general, l'evidència empírica indica que les poblacions de camp i laboratori mostren taxes de mixi intermèdies, mentre que les simulacions ací presentades mostren que, suposant un ambient que varia de forma determinista en el temps i sense efectes de la densitat sobre la taxa de creixement partenogenètic, valors intermedis per a les taxes de mixi no poden evolucionar. Per tant, el que es proposa a partir d'aquest treball, i del que s'ha dit a l'anterior capítol, és que les taxes de mixi intermèdies, quan ocorren, són una adaptació a altres classes d'ambients. Quant més incert siga el final de l'estació reproductiva, més lluny estarà d'1 la taxa de mixi.

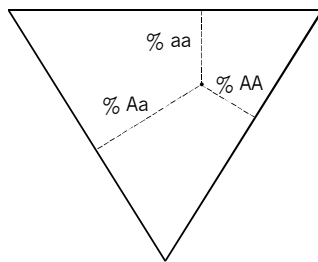
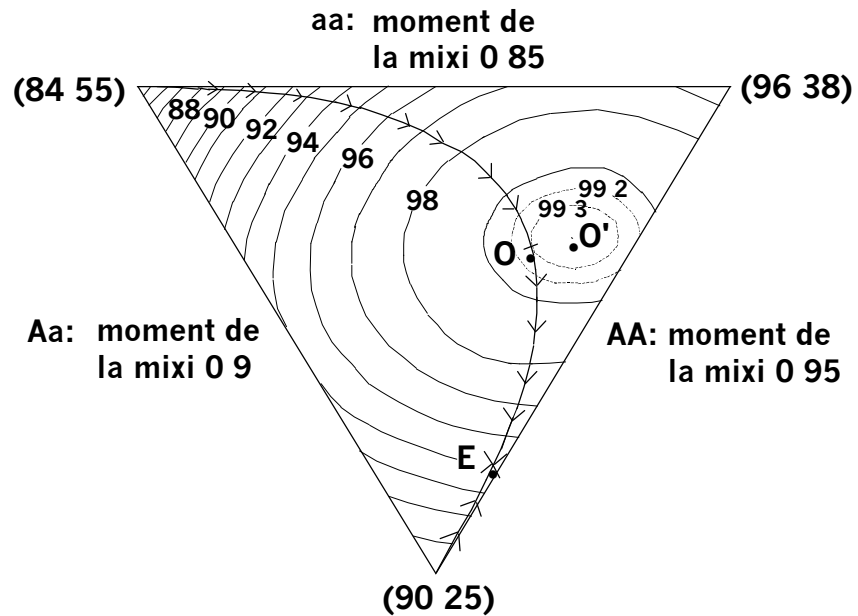
En aquestes simulacions, la selecció també va actuar per al moment d'inducció de la mixi. Així, sota les condicions suposades al submodel genètic 2, alguns fenotips –i consegüentment alguns genotips– van ser eliminats de la població. Però en contrast amb la taxa de mixi, un cert grau de polimorfisme per al moment d'inducció de la mixi va restar a la població després d'un gran nombre de cicles de creixement poblacional. La interpretació mecanicista per al manteniment d'aquest polimorfisme roman sense aclarir en aquestes simulacions perquè els fenotips poden ser mantinguts en la població gràcies a (1) segregació i mescla dels genotips seleccionats, i (2) a la seua eficiència biològica. Per tant, degut a la complexitat del sistema genètic suposat, és difícil avaluar quina part d'aquest

polimorfisme és deguda a la selecció treballant sobre els fenotips i quina part és deguda a les característiques genètiques del model.

3.3.2. El submodel genètic 3

El polimorfisme per al moment d'inducció de la mixi va ser investigat més acuradament suposant aquest model més simple en el que un locus amb dos al·lels va determinar el moment per a la inducció de la mixi. La taxa de mixi, quan aquesta s'induïa, es va suposar com a igual a 1 i sense variació possible. La Figura 3.5 presenta els resultats de les simulacions d'aquest model. El nombre d'ous de resistència produïts per cada combinació de genotips, després d'un cicle de creixement poblacional, està representat a manera d'un diagrama de De Finetti (vegeu en Hartl i Clark 1989). Tal i com es pot veure en aquesta figura, el moment òptim per a la inducció de la mixi per a poblacions fenotípicament monomòrfiques va ser 0'9 aut (freqüència d'Aa: 100%; producció d'ous de resistència: 96'38 ous L⁻¹ cicle⁻¹), un resultat consistent amb el de Serra i Carmona (1993). L'òptim per a una mescla de genotips va ser el punt O' (99'39 ous L⁻¹ cicle⁻¹). Per tant, una barreja de genotips pot donar una major producció d'ous de resistència que una població monomòrfica. Açò pot ser interpretat com a causat per la millorada sincronia entre la producció de mascles i femelles fertilitzables (açò és, nounades) en una població amb polimorfisme per a la inducció de la mixi. D'aquesta manera, el mascles produïts per les filles míctiques de femelles amb un moment d'inducció de la mixi més primerenc serien capaços de fertilitzar a les filles míctiques jòvens produïdes per femelles amb un moment d'inducció de la mixi més retardat, incrementant la producció d'ous de resistència en la població.

A pesar d'aquestes consideracions, en aquest model, O' no pot ser un punt d'equilibri perquè les lleis de la recombinació genètica restringeixen les possibilitats per a les freqüències relatives dels genotips. Així, després de dur a terme múltiples simulacions del cicle de creixement, que van començar amb freqüències genotípiques arbitràries, aquestes freqüències van saltar a



FREQÜÈNCIES EN EL PUNT INDICAT I PRODUCCIÓ D'OUS DE RESISTÈNCIA

Punt	Genotip			Al·lel		Ous de resist./L
	aa	Aa	AA	a	A	
O'	0'31	0'58	0'12	0'60	0'40	99'39
O	0'35	0'49	0'16	0'59	0'41	99'29
E	0'77	0'22	0'01	0'88	0'12	95'22

Figura 3.5. Triangle gran: Relació entre el nombre d'ous de resistència produïts per cycle de creixement i per litre (números sobre les corbes de nivell) i les freqüències genotípiques, representades sobre un diagrama de De Finetti. A la part dreta de cada genotip s'indica el fenotip per al moment d'inducció de la mixi. Als vèrtexs del triangle s'indica la producció d'ous de resistència per cycle i per litre per a una població uniforme amb el corresponent fenotip. La corba amb les fletxes indica les trajectòries de les freqüències genotípiques a nivell del zigot (ou de resistència). (O'), freqüència genotípica que dona la major producció d'ous de resistència; O, freqüència genotípica que dona la major producció d'ous de resistència si les freqüències genotípiques estan constretes per les lleis de la recombinació genètica; E, freqüències genotípiques a l'equilibri). Les corbes de nivell continues indiquen variacions d'un ou per cycle i per litre. Les corbes de nivell discontinues mostren els salts de variació que en elles s'indiquen. A la taula s'indiquen algunes freqüències al·lèliques i genotípiques rellevants.

algun punt de la corba amb fletxes representada a la Figura 3.5 després d'una generació sexual. Aquesta línia es desvia lleugerament de la determinada per les proporcions de l'equilibri de Hardy-Weinberg ja que l'aparellament no és completament aleatori, sinó que segueix un patró bastant complex: els genotips determinen el moment de la reproducció, la producció de mascles precedeix a l'aparellament, i així successivament. Com a resultat, el punt O determinaria les freqüències genotípiques òptimes que són consistents amb les lleis de la recombinació genètica.

La dinàmica evolutiva trobada segueix dos passos: primer, com s'ha descrit més amunt, de qualsevol punt en el diagrama de De Finetti, les freqüències genotípiques salten a la línia de fletxes (Figura 3.5); segon, les freqüències genotípiques gradualment van canviant al llarg d'aquesta línia seguint la direcció de les fletxes fins el punt E, l'equilibri evolutiu. És de ressaltar que la producció d'ous de resistència en E és inferior a la producció en O, i conseqüentment la selecció, l'únic procés actuant sobre les freqüències gèniques en aquest model, no maximitza la producció d'ous de resistència. En contrast, el genotip que determina una mixi més primerenca (*aa* en la Figura 3.5) i l'al·lel "primerenc" *a* són més freqüents d'allò que s'esperaria per criteris d'optimització a nivell poblacional. Açò suggereix que una selecció dependent de freqüències pot estar actuant en aquest sistema.

També es va trobar que l'increment relatiu de la freqüència del gen "primerenc", des d'O fins E, és dependent del sexe. Així, al punt O (vegeu a la Figura 3.5), el 51'5% de les còpies en els ous de resistència del gen *a* provenien dels mascles, mentre que en el cas del gen *A* eren sols un 32% (les taxes d'increment per cicle de les freqüències al·lèliques van ser: 1'03 per al gen *a* i 0'95 per al gen *A*).

Aquestes troballes, junt amb la inspecció de les dinàmiques dins d'un cicle de creixement (Figura 3.6), proporcionen una interpretació de l'equilibri evolutiu com un balanç entre els avantatges de la competició per l'aparellament i els costos demogràfics del moment de la mixi. Per exemple,

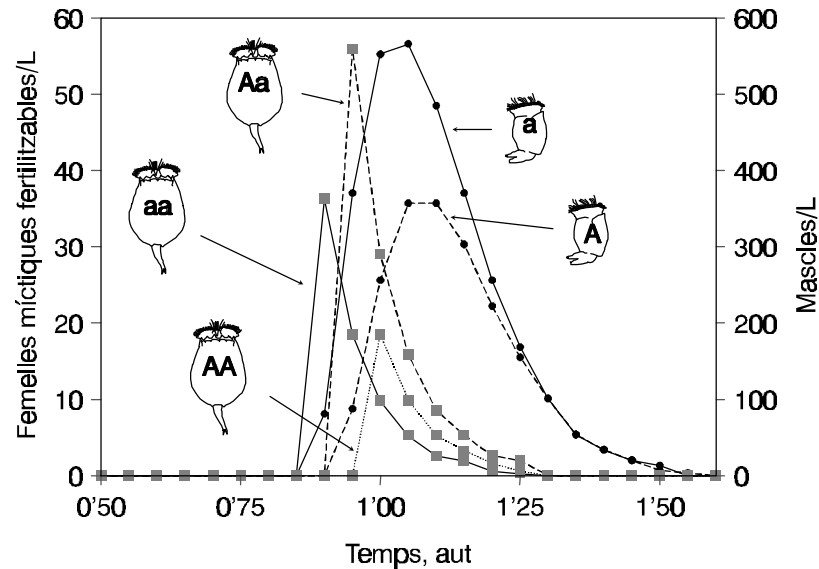


Figura 3.6. *Submodel 3.* Variació en el nombre de femelles mictiques fertilitzables i mascles, per litre, durant la fase crítica d'un cicle de creixement poblacional. Les femelles les representen els símbols de l'esquerra, i els mascles (haploides) són els símbols més menuts de la dreta. Les freqüències genotípiques inicials corresponen al punt O (vegeu la Figura 3.5).

els individus sexuals "primerencs" tenen l'oportunitat de l'aparellament endogàmic quan altres fenotips no estan en la fase sexual. A més, poden disminuir la probabilitat d'aparellament endogàmic dels més "tardans" a través de la competició per les còpules. Això queda il·lustrat a la Figura 3.6, en la que es mostra una dinàmica concreta i pot veure's que el mascle *a* gaudeix d'un període inicial sense, o amb poca, competència per l'aparellament per part dels mascles *A*. Però una mixi primerenca implica un cost demogràfic perquè malgasta part del temps on els organismes podrien ser capaços encara de créixer de forma partenogenètica. Quan els costos contrapesen els beneficis, s'arriba a l'equilibri.

En resum, aquestes simulacions mostren (1) que es pot mantenir un polimorfisme per al moment d'inducció de la mixi en poblacions de rotífers que habiten ambients no permanents, fins i tot si aquests ambients varien de

forma determinista; i (2) que aquest polimorfisme no és completament dependent dels processos de segregació, açò és, que pot ser independent d'un avantatge putatiu dels individus heterozigots. Com a resultat d'aquest polimorfisme, seria possible una inducció asincrònica de la mixi a nivell poblacional.

En el model demogràfic ací desenrotllat, un deteriorament ambiental ocorre al voltant de la unitat de temps 1, i el moment òptim per a la inducció de la mixi resulta dependent d'aquesta futura condició ambiental. Conseqüentment, els factors ambientals o poblacionals desencadenadors de la mixi deuen estar correlacionats amb, i ser anticipats a, aquest empitjorament en les condicions de l'hàbitat. Així, genotips que determinen una inducció de la mixi més primerenca o més tardana poden ser interpretats com més o menys sensibles a algun senyal de la mixi si aquest fora variable en la seua intensitat, tal i com és el cas per a quasi tots els factors associats amb la inducció de la mixi (p.ex. densitat poblacional, salinitat, temperatura, etc.; per a una revisió vegeu en Pourriot i Snell 1983; o també Carmona 1992). És per això que la predicció de variació per al moment d'inducció de la mixi en aquest model pot ser relacionada amb una altra predicció: les poblacions de rotífers que viuen en hàbitats que varien amb el temps podrien mantenir variació per a la sensibilitat als senyals inductors de la mixi, ambientals o poblacionals. Aquesta predicció està d'acord amb la variabilitat existent als patrons de mixi entre diferents soques de rotífers i que ha estat recollida en la literatura sobre el tema (Hino i Hirano 1977; Snell i Hoff 1985; Lubzens 1989; Carmona *et al.* 1994), i suggereix la necessitat de realitzar estudis empírics que proporcionen una prova molt més directa de l'existència de variabilitat per a les estratègies de mixi dels partenogenètics cíclics.

4 | Variabilitat individual en la iniciació de la fase sexual

4.1. Introducció

La gran majoria de les poblacions de rotífers monogononts es reproduïxen mitjançant partenogènesi cíclica. En aquestes poblacions l'única forma de diapausa és l'ou de resistència producte de la reproducció sexual. El problema amb el que s'enfronten els diferents clons de rotífers és com respondre als factors ambientals i poblacionals, canviant de la fase partenogenètica a la fase sexual d'una manera òptima, és a dir, quan deu iniciar-se la reproducció sexual?, quantes femelles míctiques deuen ser produïdes? Aquests dos aspectes, moment d'inici de la reproducció sexual i taxa de mixi conformen el patró de mixi.

Així, el patró de mixi en els rotífers partenogenètics cíclics és un component crític de la seua història vital. Altes taxes de naixement, creixement i supervivència durant la fase partenogenètica són paràmetres essencials en l'èxit de qualsevol genotip, però és igualment important la supervivència durant els períodes de diapausa. El nombre d'ous de resistència viables d'un genotip particular que eclosione al principi d'una estació de creixement determinarà fortament l'èxit d'aquest genotip durant el desenvolupament de la població. Com s'ha dit en capítols anteriors, els rotífers partenogenètics cíclics habiten ambients que són variables en el temps, i que resulten no-aptos per a la supervivència de la població durant períodes de temps més o menys predecibles. En un hàbitat que està deixant de ser adequat per a la supervivència, l'errada en l'inici de la reproducció sexual significa que les condicions ambientals poden ser ja tan desfavorables que la supervivència no siga possible, o que els animals no tinguen suficients recursos per a la formació de l'ou de resistència. Per tant,

un inici tardà de la reproducció sexual resultarà en una baixa eficàcia dels individus ja que els seus gens quedaran desproporcionadament menys representats en el banc d'ous. Per altra banda, l'assignació de molts recursos a la reproducció sexual durant els períodes en els que l'hàbitat és encara adequat representa una menor taxa de reproducció partenogenètica, cosa que implica una menor propagació del genotip abans de la reproducció sexual, i en conseqüència una menor eficàcia d'aquest. D'aquesta manera, una mixi molt primerenca pot donar lloc a un nombre d'ous de resistència inferior al màxim possible. Aquests processos determinen que el moment d'inici de la reproducció sexual siga molt important per a la supervivència de les poblacions de rotífers, i en conseqüència cap esperar que es produïska en certa mesura una sincronia per a l'inici de la mixi en la població, generant un patró de mixi puntuat.

No obstant, també hi ha raons basades tant en argumentacions deductives a partir de models evolutius (vegeu el capítol anterior) així com en argumentacions inductives a partir d'estudis empírics (Carmona *et al.* 1995) que recolzen l'expectativa de certa asincronia en la reproducció sexual, açò és d'un patró de mixi estès.

Existeixen almenys tres raons diferents per les que cap esperar variabilitat intrapoblacional per al moment de la iniciació de la fase sexual en els rotífers partenogenètics cíclics. En primer lloc, els resultats de l'Apartat 3.3.2 suggereixen que la variabilitat pot ser causada per un fenomen de competència per l'aparellament, que afavoriria als primers mascles en aparèixer en perjudici dels que aparegueren més endavant. En segon lloc, també a l'Apartat 3.3.2 s'ha vist que l'existència de certa variabilitat en el moment d'iniciació de la reproducció sexual pot resultar adaptativa perquè tal variabilitat pot donar lloc a un millor acoblament (una millorada sincronia) entre la producció de mascles i femelles míctiques fertilitzables –açò és, nounades–. Per últim, a partir de Carmona *et al.* (1995), un tercer motiu pel que es podria esperar certa variabilitat per al moment d'inducció de la mixi seria com a resultat d'un sistema d'apostes múltiples en ambients variables

(vegeu a l'Apartat 2.1). Aquests autors van trobar que algunes espècies presenten un patró continu de mixi al llarg de tota l'estació de creixement de l'espècie com a resultat d'un sistema d'apostes múltiples (*bet-hedging strategy*) fruit de la impredictibilitat ambiental, i que garantiria la producció dels ous de resistència en iniciar la mixi tan aviat com fóra possible, açò és, quan la densitat poblacional permetria l'encontre mascle-femella. No obstant, aquest patró de mixi estesa es podria generar tant per variabilitat intrapoblacional per al moment d'inici de la mixi, com també i de manera no excloent, per taxes de mixi intermèdies (açò és, majors que zero però menors que u). Tots aquests arguments recolzen l'expectativa de variabilitat per al moment d'inducció. Una altra qüestió és, però, si aquesta variació té un origen genètic o si es deu a fenòmens de plasticitat fenotípica.

Des dels primers treballs de Maupas, Nusbaum, Whitney, Shull i altres (revisats per Birky i Gilbert 1971) s'han fet molts estudis per determinar la forma en que els rotífers són capaços de "llegir" el seu ambient i existeix una llarga llista de factors que s'han proposat com inductors o desencadenants de la mixi (vegeu per a una revisió Gilbert 1977; Pourriot i Clément 1981; Pourriot i Snell 1983; Carmona 1992). No obstant això, un dels factors que s'ha identificat com més directament relacionat amb aquest procés, en diverses espècies de rotífers del gènere *Brachionus*, ha estat la densitat poblacional, tant en observacions de camp (Wesenberg-Lund 1930; Buchner 1941b; Ito i Iwai 1958; Bogoslavsky 1963; King i Snell 1980), com en experiments de camp i de laboratori (Ito 1960; Hino i Hirano 1976; Miracle i Guiset 1977; Pozuelo 1977; Lubzens *et al.* 1985; Snell i Boyer 1988; Carmona *et al.* 1993).

No obstant la generalitat quant a la resposta al factor inductor de la mixi per a cada gènere o espècie, els rotífers en diverses regions o localitats poden no respondre als factors inductors amb la mateixa intensitat. S'ha observat considerable variabilitat intraespecífica en la resposta mítica de diferents espècies de rotífers (vegeu per exemple els estudis realitzats amb *Brachionus calyciflorus* [Gilbert 1963a], *Trichocerca rattus* [Pourriot 1965b],

Notommata copeus [Clément i Pourriot 1976], *Asplanchna sieboldi* [Birky 1969; Gilbert 1975, 1976] o *Brachionus plicatilis* [Snell i Hoff 1985; Carmona *et al.* 1994]). D'aquests estudis s'ha conclòs que aquesta variabilitat tenia un origen genètic. A l'estudi de Carmona *et al.* (1994), per exemple, dut a terme amb 13 clons de l'espècie *B. plicatilis* amb un origen geogràfic diferent, es va observar una gran variabilitat en la resposta míctica a la densitat en funció de l'origen de cada clon, atribuïnt-se tal variabilitat a diferències de tipus genètic. Aquestes diferències intraespecífiques en els patrons de mixi s'han interpretat com la conseqüència d'una diferent sensibilitat dels distints genotips als estímuls inductors.

Així, les evidències que recolzen l'existència de variabilitat genètica en els patrons de mixi de diferents clons han estat aportades pels resultats d'experiments en els que s'han emprat soques procedents de diferents poblacions. Com a conseqüència, cap esperar, per tant, que aquestes poblacions hagen experimentat contextos ecològics diferents i que conseqüentment hagen estat sotmeses a pressions de selecció diferents que les hagen fet divergir adaptativament. Així, quan aquests clons s'analitzen experimentalment en un mateix ambient, no és sorprenent el que es trobe variació genètica per a la mixi. Una qüestió diferent –d'acord amb les argumentacions evolutives presentades més amunt– és si dins d'una mateixa població es demostra l'existència de variabilitat intrapoblacional per al moment de la mixi. En aquest capítol s'aborda l'estudi de la variabilitat intrapoblacional i la seua natura mitjançant l'anàlisi de les diferències de sensibilitat a la densitat poblacional per a la iniciació de la mixi –variabilitat individual en la iniciació de la fase sexual– entre diferents clons del rotífer *Brachionus plicatilis*.

Aquest estudi està constituït de dues parts. En la primera es va analitzar la variabilitat individual en la iniciació de la fase sexual per a diferents clons del rotífer *Brachionus plicatilis sensu stricto* (antic morfotip L). Aquests clons es van iniciar a partir d'ous de resistència obtinguts directament d'una mostra superficial d'un mateix banc d'ous de resistència

present al sediment d'un medi natural, el Prat de Cabanes-Torreblanca. En la segona part es va comprovar si es mantenia la variabilitat interclonal observada en la primera part de l'estudi, amb la finalitat de tractar de determinar el seu origen genètic o no. Aquesta segona part es va realitzar a partir d'ous de resistència generats en el laboratori per cadascun dels clons inicials.

4.2. Material i mètodes

Per a la primera part d'aquest estudi, una mostra de sediment va ser presa a la *Poza Sur*, del Prat de Cabanes-Torreblanca (Castelló de la Plana), a l'estiu del 1997, quan el toll estava quasi sec. La mostra va ser recollida de la capa més superficial del sediment (aproximadament dels 1-2 cm superiors) amb la finalitat de que els ous de resistència extrets correspongueren a una mateixa població (i no integrara diferents poblacions passades). Per tal d'obtenir rotífers a partir de l'eclosió dels ous de resistència, la mostra va ser tractada seguint un procediment modificat a partir d'Snell *et al.* (1983) i Marcus (1990). La mostra va ser assecada a 25°C, disgregada i passada a través d'un sedàs de 250 µm de diàmetre de porus. Aproximadament uns 10 cm³ d'aquest sediment fi van ser col·locats en un tub i aquest reomplert fins un volum de 40 mL amb una solució de sacarosa 1'75 M. Després de procedir a una completa ressuspensió, aquesta mescla va ser centrifugada a 600 rpm durant 5 minuts. La utilització de solucions saturades de sacarosa fa que els ous de resistència es queden surant a la superfície. Totes les partícules en suspensió al sobrenadant van ser recollides, rentades amb aigua destil·lada, i dipositades en una placa Petri amb aigua marina artificial diluïda (2 g/L; Instant Ocean®, Aquarium Systems) per tal d'afavorir l'eclosió dels ous. La temperatura es va mantenir constant a 21°C. A partir de llavors, les plaques van ser revisades periòdicament, a intervals de 8 hores aproximadament, per tal de detectar l'eclosió dels ous de *Brachionus plicatilis*. Una vegada les eclosions van ser observades, 100 nounats van ser aïllats individualment en pouets d'1 mL de capacitat total màxima, i col·locats dins d'una cambra

humida. Les condicions de cultiu van ser temperatura (21°C) i il·luminació (PAR: aprox. $35 \mu\text{E M}^{-2} \text{s}^{-1}$) constants. El medi de creixement va ser 0'5 mL per pouet d'un cultiu dens (> 500.000 cèl·lules/mL) de l'alga unicel·lular *Tetraselmis suecica* crescuda en aigua marina artificial diluïda (12 g/L de salinitat) i enriquida amb una solució de fertilització f/2 modificada a partir de Guillard i Ryther (1962). Aquesta va ser tota l'aportació d'aliment a cada pouet mentre va durar l'experiment.

En aquest estudi es va prendre com a criteri de l'inici de la fase de reproducció sexual l'aparició de mascles en els cultius. Així, per a la determinació del moment i densitat d'iniciació de la fase de reproducció sexual per a cada clon, els rotífers aïllats en els pouets –i els seus descendents– van ser seguits des de l'inici de l'estudi, amb observacions regulars, cada 8 hores aproximadament, fins que es va observar la presència del primer mascle. En aquest moment el pouet era retirat, i el temps i la densitat poblacional anotats. Els individus continguts en aquest pouet eren llavors transvasats a un tub de cultiu d'un volum major, amb excés d'aliment, i així de cada ou eclosionat a partir dels ous de resistència extrets del sediment es va obtenir un clon.

La segona part de l'estudi es va iniciar a partir d'ous de resistència obtinguts en el laboratori. Per cada clon (en aquest context, "P-clon") obtingut en la primera part de l'experiment a partir dels ous de resistència aïllats en el camp, es van obtenir per encreuament homogàmic (mascle i femella del mateix clon) ous de resistència. Els ous de resistència van ser directament recollits del fons dels tubs de cultiu, utilitzant una micropipeta, sota l'observació amb una lupa. Una vegada aïllats, els ous van ser dessecats, i un temps després eclosionats seguint el procediment descrit anteriorment. L'eclosió d'aquests ous de resistència va permetre establir clons filials ("F₁-clons") agrupats en conjunts en funció del seu clon parental (P-clon). Durant l'establiment de l'F₁-clon, el procediment de detecció del moment i densitat d'iniciació de la mixi va ser el mateix que el descrit per a la primera part. Per a la realització d'aquesta segona part de l'estudi, només es

van seleccionar aquells P-clons que en la primera part van mostrar valors més extrems en la iniciació de la mixi (els que van iniciar la mixi més primerencament –a partir d’ara, “P-clons primerencs”– i els que més van tardar –a partir d’ara, “P-clons tardans”–), rebutjant-se els clons amb valors intermedis. Per cada P-clon es van fer distintes rèpliques en funció del nombre d’ous de resistència que van eclosionar. Les diferències en densitat, en el moment d’iniciació de la mixi, entre els dos grups (el grup format per F_1 -clons procedents de P-clons primerencs i el grup format per F_1 -clons procedents de P-clons tardans), així com entre P-clons en general (ignorant si són primerencs o tardans i estudiat de nou a través de l’ F_1 de cada P-clon), es van analitzar mitjançant una anàlisi univariada de la variància, duta a terme sobre els valors del logaritme de la densitat, utilitzant SPSS 8.0 per a Windows. Per altra banda, es va realitzar un test χ^2 amb la correcció de Yates per a determinar si hi havia diferències estadístiques significatives entre el nombre de P-clons primerencs i el de tardans que van produir ous de resistència viables, açò és, capaços d’eclosionar sota les condicions experimentals establertes i produir F_1 -clons.

4.3. Resultats i discussió

La Figura 4.1 mostra els resultats de la primera part d’aquest estudi. En ella es pot veure l’evolució per al moment d’iniciació de la mixi –respecte al temps i a la densitat–, per als diferents clons ($n = 92$) obtinguts dels ous del sediment del Prat de Cabanes-Torreblanca que van produir descendència mítica durant el període experimental (12 dies). A banda d’aquests 92 clons que van induir la mixi, 3 més es van reproduir sense observar-se la producció de descendents mítics durant el període experimental, i 5 individus eclosionats dels ous de resistència no van formar cap clon ja que no es van reproduir mai (3 d’ells perquè van morir abans d’arribar a l’edat habitual de maduresa). A partir dels dos panells mostrats en aquesta figura és evident l’alta variabilitat per al moment d’iniciació de la mixi existent a la població. Tal i com s’observa a la Figura 4.1, alguns clons van produir la

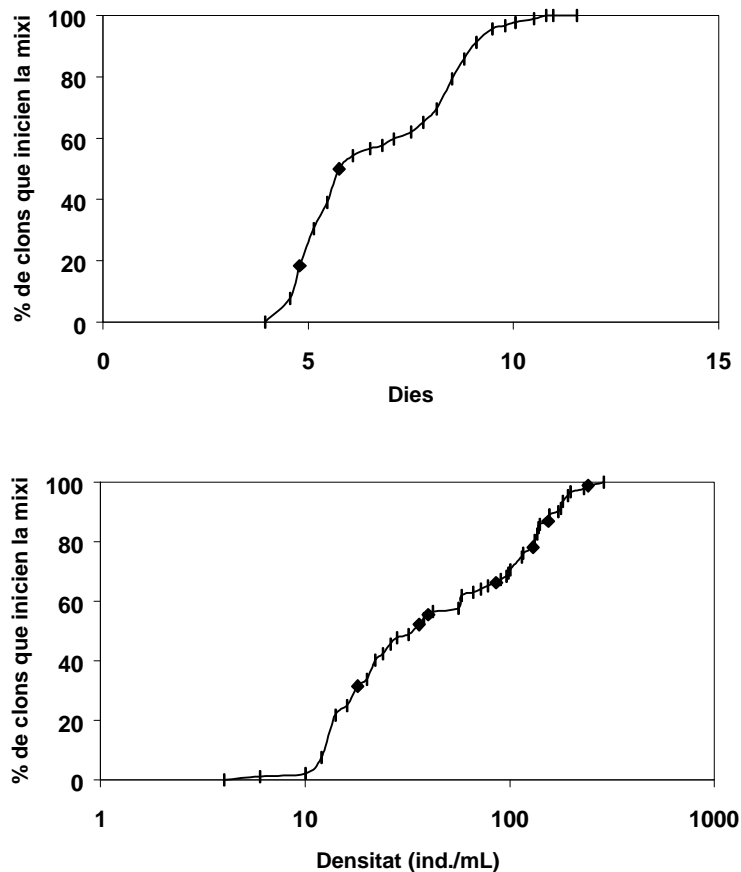


Figura 4.1. Distribucions acumulades del moment (dies) d'iniciació de la mixi i de la densitat poblacional d'iniciació de la mixi corresponents als clons obtinguts a partir d'ous de resistència recollits en el camp. El percentatge s'expressa en relació amb el total de clons en els quals es va observar mixi (92).

seua descendència mítica molt aviat, de manera que el moment en el que s'observava la presència de mascles era extremadament primerenc (a partir dels 4 dies d'haver-se iniciat l'experiment) i les densitats observades en els pouets molt baixes d'acord amb el context experimental (< 5-10 individus per pouet). Per contra, altres clons van necessitar fins més de 10 dies i van arribar a densitats en molts casos superiors als 100 individus per pouet (200 ind./mL) en el moment d'observar-se la presència de mascles en el pouet.

Com ja s'ha dit abans, a pesar d'aquestes densitats 3 clons no van arribar a produir descendència míctica durant el període experimental.

El procediment experimental que ací s'ha emprat fa necessari establir una consideració metodològica. L'inici de la fase sexual es va determinar per la presència de mascles en els cultius. En conseqüència, cal tenir present que els temps i densitats reals que corresponen al moment d'inducció de la mixi haurien de ser més baixos. Del seguiment detallat d'alguns pouets es pot afirmar que, com a mínim, la inducció de la mixi va ocórrer 3 dies abans –en les condicions experimentals emprades– de l'observació del primer mascle. Aquest període mínim de 3 dies és el temps necessari per a la maduració de l'ou amíctic que en ecllosionar donarà lloc a la femella míctica, més el temps de maduració d'aquesta femella fins que produeix l'ou de mascle, més el temps que tarda aquest ou en madurar i ecllosionar. Aquesta estima s'ha fet sobre la base de que determinació del tipus de femella (míctica o amíctica) ocorre abans de l'expulsió de l'ou a l'exterior de la cavitat corporal materna (Shull 1912; Buchner 1941a; Ruttner-Kolisko 1964). No obstant aquestes consideracions, l'estima de la iniciació de la fase de reproducció sexual feta a través de la presència de mascles, representa una mida que afecta per igual a tots els pouets i no implica cap efecte per als resultats de l'experiment, ja que suposa un retard no-esbiaixat en relació amb els diferents pouets. També es va observar que la femella que apareix de l'ou de resistència és invariablement amíctica (Gilbert 1974b; Wallace i Snell 1991), però no així la descendència produïda per aquesta, ja que es va observar que el primer ou produït podia donar lloc –en alguns casos de ràpida iniciació de la fase sexual– a una primera filla míctica.

D'acord amb tot l'anterior, i de les observacions regulars dels cultius, els clons més primerencs van induir la mixi en menys d'1 dia i amb 1 individu per pouet (2 ind./mL). En el cas d'un clon tardà que iniciara la mixi (observació de la presència de mascle) el dia 8 amb 100 individus per pouet (200 ind./mL), els valors aproximats d'inducció de la mixi serien de 5 dies i menys de 20 individus per pouet (40 ind./mL; calculat com: $D_{IND} = D_{INI}e^{-rt}$;

D_{IND} , densitat d'inducció; D_{INI} , densitat d'iniciació; $r \approx 0'53$, valor estimat de les pròpies dades experimentals; $t = 3$ dies). Així, no obstant aquesta reducció en els valors reals de densitat per a la inducció de la mixi, es comprova com alguns clons responen a valors molt elevats, com per exemple 40 ind./mL, que cal considerar-los alts si se'ls compara amb les densitats habituals per a poblacions naturals (la màxima densitat poblacional al medi natural, recollida per Iltis i Riou-Duwat [1971], són 65 femelles/mL).

A la Figura 4.1 és possible observar la gran correlació existent entre el temps i el logaritme de la densitat ($R^2 = 0'919$). Els resultats obtinguts revelen que els diferents clons són altament variables quant a la densitat a la qual van iniciar la mixi. Així, les dades ací presentades mostren que la iniciació de la mixi per als diferents clons cau dins d'un ventall ampli i continu de densitats, que va des de 6 fins a quasi 300 ind./mL. Presumiblement, el ventall de densitats encara siga molt més ampli i molt bé podria incloure valors de densitats inferiors a 6 ind./L (vegeu en Snell i Boyer 1988) i que no han estat assajats en aquest estudi, o superiors als 300 ind./mL ja que uns pocs clons no van arribar a iniciar la mixi durant el transcurs de l'experiment. Aquesta variabilitat tan alta es pot interpretar com una diferent sensibilitat als factors inductors, i en aquest cas a la densitat poblacional, per a individus de l'espècie *Brachionus plicatilis* procedents d'una mateixa població. No es coneixen, però, altres estudis experimentals en els que s'analitzi la variabilitat intrapoblacional quant als factors inductors de la mixi en poblacions directament obtingudes del camp, ni tampoc en que s'estudie l'efecte de la densitat sobre el moment d'inducció de la mixi. No obstant això, alguns estudis que poden servir de comparació, realitzats en aquesta mateixa espècie, però a nivell interpoblacional (Snell i Hoff 1985; Carmona *et al.* 1994) i intraclònic (a partir d'ous de resistència produïts per un mateix clon; vegeu Hino i Hirano 1977; també Lubzens 1989), detecten també variabilitat en la resposta sexual i les taxes de mixi en funció de la densitat.

Amb l'objectiu de tractar de determinar la natura de la variabilitat observada entre els diferents clons es va dissenyar la segona part d'aquest

estudi. La realització d'un experiment utilitzant individus de cadascun dels clons establerts en la primera part, com a repiques per a determinar el moment i densitat d'iniciació de la mixi, requereix el manteniment dels cultius pre-experimentals a densitats molt baixes (Snell i Boyer 1988), per tal d'evitar una resposta mítica condicionada pels efectes de les condicions del cultiu previ a l'inici de l'experiment (Carmona *et al.* 1993) que emascararien els resultats. Donada la provada inviabilitat del manteniment de densitats pre-experimentals suficientment baixes en el context d'aquest experiment, després de distints intents fallits aquesta segona part de l'estudi es va iniciar a partir dels ous de resistència produïts per cada clon. Açò és, es va repetir l'experiment a partir de l'establiment d' F_1 -clons originats a partir d'ous de resistència de cada P-clon, seguint-se un protocol experimental semblant al de la primera part de l'estudi. Per a la realització d'aquesta segona part experimental, com s'ha dit, es van seleccionar només alguns P-clons en funció dels resultats de la primera part, establint-se dos grups. El primer grup el van formar els P-clons primerencs (que podrien suposar-se més sensibles als factors inductors de la mixi), i el segon grup el van formar els P-clons tardans (que podrien suposar-se menys sensibles als factors inductors de la mixi).

Només es van obtenir eclosions d'ous de resistència, és a dir, només van produir F_1 -clons, 9 dels 14 P-clons seleccionats com a primerencs, i 4 dels 12 P-clons seleccionats com a tardans (aquestes diferències d'eclosió no són estadísticament significatives; $\chi^2 = 1'406$; *g.l.* = 1; $P > 0'05$). Algunes explicacions possibles a aquesta baixa taxa d'eclosió dels ous de resistència així obtinguts podrien ser una disminució en la viabilitat dels ous de resistència a causa de l'endogàmia, o el requeriment d'un període de latència més llarg. Com a resultat, les dades d'aquesta segona part experimental s'obtenen a partir de l'eclosió d'un total de 51 ous de resistència originats a partir de 9 P-clons primerencs, i de l'eclosió de 19 ous de resistència originats a partir de 4 P-clons tardans. D'aquests 51 individus obtinguts a partir del primer grup de clons, es va observar mixi en

38 casos (F_1 -clons), mentre que en 3 casos no es va observar la presència d'individus sexuals durant el període experimental (15 dies), en altres 10 casos no es va observar la producció de cap tipus de descendent (en 6 d'ells perquè l'individu va morir abans d'arribar a l'edat habitual de maduresa). Dels 19 individus que formaven el segon grup, en 15 casos es va iniciar la mixi dins del període experimental (15 dies), en 2 casos no es va observar la producció de descendents sexuals, i finalment, 2 individus van morir abans d'arribar a l'edat habitual de maduresa.

També es va observar que alguns P-clons primerencs van produir generacions filials compostes exclusivament per F_1 -clons primerencs (tots ells amb valors molt pròxims de densitat d'iniciació de la mixi), mentre que altres van produir mescles de primerencs i tardans (amb diferències en alguns casos superiors a 150 individus per pouet en el moment d'iniciar-se la mixi). Els P-clons tardans van produir generacions filials amb aquestes mateixes característiques que s'acaben de descriure. Cap P-clon va produir una generació filial composta exclusivament per F_1 -clons tardans.

A la Figura 4.2 es mostren els resultats per a la iniciació de la mixi en aquesta segona part de l'estudi. Es pot observar com no hi apareixen diferències clares de sensibilitat a la densitat entre el grup d' F_1 -clons originat a partir de P-clons primerencs i l'originat a partir de P-clons tardans. Ambdós grups mostren un patró de variabilitat continu i coincident amb el patró observat a la primera part de l'estudi (compareu amb la Figura 4.1). Això no obstant, sí és possible apreciar un lleuger desplaçament –en el sentit esperat d'anticipació de la mixi dels F_1 -clons originats a partir de P-clons primerencs– d'una corba respecte de l'altra, encara que les proves estadístiques confirmen que no hi ha diferències significatives entre els dos grups de clons (Taula 4.1; $P = 0'766$). En canvi, sí que es detecten diferències significatives entre les F_1 dels diferents P-clons (Taula 4.1; $P = 0'003$). Resumint, els F_1 -clons responen de manera independent a la classificació realitzada, com a primerencs o tardans, dels P-clons dels quals van ser obtinguts. Però, s'observa que el paregut entre els F_1 -clons d'un

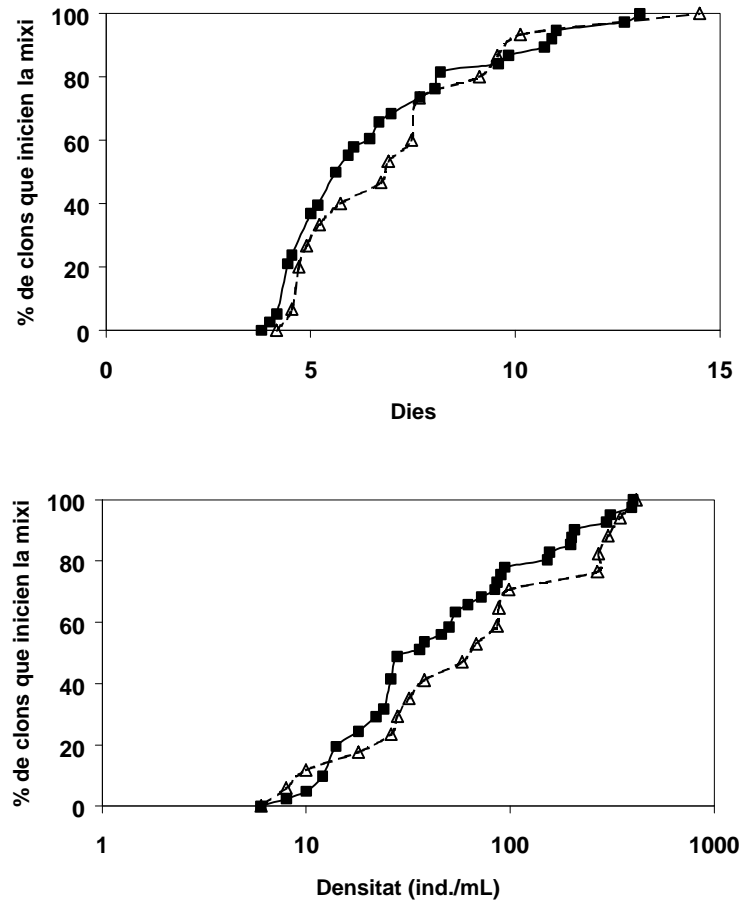


Figura 4.2. Distribucions acumulades del moment (dies) d'iniciació de la mixi i de la densitat poblacional d'iniciació de la mixi corresponents als clons obtinguts a partir d'ous de resistència obtinguts al laboratori. La línia continua i els quadrats negres mostren els resultats per al grup d' F_1 -clons originats a partir de P-clons primerencs ($n = 38$). La línia discontinua i triangles buits mostren els resultats per al grup d' F_1 -clons originats a partir de P-clons tardans ($n = 15$). El percentatge s'expressa en relació amb el total de clons en els quals es va observar mixi (38 ó 15).

mateix P-clon és major que el paregut entre els F_1 -clons de diferents P-clons. Per tant, encara que hi ha diferències genètiques entre P-clons, no és possible establir una diferència entre els dos grups de clons seleccionats.

Aquests resultats són fins a cert punt paradoxals ja que, si bé posen de manifest l'existència de diversitat genètica en la població, aquesta no

Taula 4.1. Anàlisi de la variància sobre el logaritme de la densitat d'iniciació de la mixi dels F₁-clons agrupats en funció dels P-clons dels que procedien, i en funció de si aquests eren primerencs o tardans.

Grups		Suma de quadrats	g.l.	Mitjana quadràtica	F	P
P-clons	Hipòtesi	26'203	11	2'382	3'279	0'003
	Error	29'055	40	0'726		
P-clons primerencs vs. P-clons tardans	Hipòtesi	0'164	1	0'164	0'092	0'766
	Error	26'713	14'89	1'794		

respon a un experiment de selecció. Una possible explicació pot residir en l'existència d'una variància genètica de caràcter no-additiu relativament important en comparació amb l'additiva. En aquest cas, la descendència sexual obtinguda per homogàmia d'un P-clon podria resultar diferent al clon parental, i també a la descendència d'altres clons. Desafortunadament, el disseny dels experiments, orientat a obtenir una demostració de que la diferència entre clons tardans i primerencs era heretable, no permet una estimació estàndard de les components de la variància fenotípica. No obstant, l'ampli interval de variació en les densitats d'iniciació de la fase sexual i el paregut en les corbes de les Figures 4.1 i 4.2 suggereix una forta component ambiental en la resposta mítica. És a dir, que els individus amb un mateix genotip responen a la densitat poblacional de manera diferent depenent de l'ambient experimentat durant el seu desenvolupament ontogenètic. Ja que el disseny experimental emprat tracta de controlar en la mesura que és possible l'ambient en el qual els animals són cultivats (és a dir, tracta d'anular diferències microambientals), és d'esperar que les diferències fenotípiques degudes a l'ambient siguin superiors en les poblacions naturals.

L'existència de certa variabilitat genètica es sumaria a l'atribució general a un origen genètic de la variabilitat observada, quant a la resposta mítica dels organismes, en proves realitzades a altres nivells (interpoblacional o intraclònic) amb *B. plicatilis* (Hino i Hirano 1977; Snell i

Hoff 1985; Lubzens 1989; Carmona *et al.* 1994), o amb altres espècies (Gilbert 1963a; Pourriot 1965b; Birky 1969; Gilbert 1975, 1976; Clément i Pourriot 1976), si bé en el cas d'aquest estudi, i com s'acaba de dir, la component ambiental seria dominant.

Finalment, respecte a les diferents raons per les que cap esperar variabilitat intrapoblacional per al moment d'iniciació de la fase sexual en els rotífers partenogenètics cíclics, i que han estat exposades a la introducció d'aquest mateix capítol, cal dir que els resultats d'aquest estudi pareixen ser més consistents amb una estratègia d'apostes múltiples. Aquesta consistència es basa en que la variació fenotípica per al moment d'iniciació de la mixi que ací s'ha trobat és molt important, mentre que les altres raons basades en l'aparellament fan referència a diferències temporals molt menors. Diferents sensibilitats als factors inductors de la mixi, probablement amb taxes de mixi intermèdies, propiciarien un període extens de mixi amb els avantatges que això comporta en ambients amb variació interanual. I per últim, la població estudiada en aquest capítol correspon a la mateixa població estudiada per Carmona *et al.* (1995). Carmona *et al.* (1995) van demostrar que aquesta població presentava un patró de reproducció sexual constant al llarg de la seua presència a la *Poza Sur*, podent ser aquest explicat tant per variabilitat intrapoblacional per al moment d'inici de la mixi, com també i de manera no excloent, per taxes de mixi intermèdies.

Donades les dificultats experimentals trobades en el present treball, seran necessaris estudis posteriors per tal d'aclarir completament els patrons de mixi en rotífers. No obstant això, els resultats ací presentats són un clar indicador de que aquesta variabilitat per al moment d'iniciació de la mixi existeix dins d'una mateixa població.

5 | Evolució de l'assignació en sexes: un desenrotllament de la teoria de Fisher de la proporció entre sexes per a partenogenètics cíclics

5.1. Introducció

L'assignació de recursos per a la producció de descendència masculina i femenina és un dels principals components de les estratègies reproductives de tots els animals i plantes sexuals (Godfray i Werren 1996). La teoria evolutiva de les proporcions sexuals (o *sex ratio*) desenrotllada per Fisher ([1930] 1958) prediu un repartiment equitatiu dels recursos parentals entre els dos sexes en poblacions grans que s'aparellen a l'atzar, el que resultaria en la producció del mateix nombre de mascles que de femelles entre la descendència de les espècies bisexuals si el cost per descendent és independent del sexe. Després del treball pioner de Fisher, s'han dut a terme diverses extensions de la teoria bàsica alterant algunes de les suposicions implícites d'aquest primer treball (MacArthur 1965; Hamilton 1967; Trivers i Willard 1973; Trivers i Hare 1976; Charnov i Bull 1977; Charnov 1982; Werren 1987; Werren *et al.* 1988; Wrensch i Ebbert 1993). El treball de Charnov (1982) tracta el tema dins d'un marc conceptual més unificat mostrant que el principi de la teoria de les proporcions sexuals pot ser generalitzat a qualsevol circumstància en que els organismes inverteixen en funció masculina i femenina, el que Charnov (1982) va denominar "assignació sexual" (vegeu per a una discussió més profunda Charnov 1993). A més a més, una important part del treball sobre evolució de les proporcions o assignacions sexuals s'ha centrat en proporcionar una formulació teòrica formal de la teoria de les proporcions sexuals des del punt

de vista de la genètica de poblacions (p.ex., Bodmer i Edwards 1960; Eshel i Feldman 1982; Karlin i Lessard 1986), i en desenrotllar i aplicar models per a organismes amb característiques reproductives diferents de les de l'organisme dioic model –aço és, organismes bisexuals diploides, amb inversió parental independent del sexe en els descendents– (p.ex., Trivers i Willard 1973; Charnov 1982; Frank 1990; Bulmer 1994).

Com s'ha comentat en capítols anteriors, un grup d'animals on la teoria de les assignacions sexuals requereix especial desenvolupament és el dels rotífers monogononts, que per les seues característiques de partenogenètics cíclics haplodiploides escapen i queden lluny de l'organisme típic model per al que es va desenvolupar la teoria. Com s'ha dit abans, el cicle inclou una fase amíctica i una míctica, ambdues es poden donar al mateix temps, i així, a la població, es poden trobar tres tipus diferents de femelles (amíctiques, míctiques productores de mascles i míctiques productores d'ous de resistència) a més dels mascles. Els ous de resistència, la forma de diapausa, són el producte de la reproducció sexual, i els únics individus implicats en la formació d'aquests zigots són els mascles i les femelles míctiques fertilitzades.

Però la determinació sexual en els monogononts difereix de la d'altres haplodiploides en que la proporció d'ous fertilitzats en els rotífers pot no estar completament controlada per les femelles ja que, almenys en alguns gèneres, és controlada per la densitat de mascles. Així, en el gènere *Brachionus*, les femelles míctiques només poden ser fertilitzades durant algunes poques hores després del seu naixement (Snell i Childress 1987), i la fertilització és dependent dels encontres aleatoris entre els mascles i les femelles (Snell i Garman 1986). D'aquesta manera, l'abundància de mascles està d'alguna manera autoregulada ja que, si els mascles són escassos, les possibilitats de fertilització també disminuiran i les femelles míctiques productores de mascles es convertiran en més freqüents comparades amb les femelles míctiques productores d'ous de resistència, i els mascles incrementaran la seua abundància. Així, existeix un mecanisme inherent al

sistema de retroalimentació negativa que afecta a l'ajust de les proporcions sexuals.

Junt amb aquest efecte de la densitat sobre les proporcions sexuals, l'edat a la qual una femella mítica perd la susceptibilitat a ser fecundada (breument i d'ara endavant "llindar per a l'edat de fertilització") també afecta les proporcions sexuals. Aquest tret controla el destí reproductiu d'una femella mítica de dues formes: directament, ja que un període curt de susceptibilitat de fertilització implica per a una femella mítica una major probabilitat de convertir-se en productora de mascles, i indirectament, a través de l'efecte d'aquest destí sobre la densitat de mascles i, així, sobre la taxa de fertilització. Per tant, el problema de l'assignació de recursos sexuals en els rotífers monogonants està relacionat amb el temps de receptivitat sexual. Llavors, en aquest capítol, l'objectiu quedarà centrat en l'estudi de l'evolució per al llindar en l'edat de fertilització, ja que és un tret que pot sofrir selecció i que afecta a l'assignació sexual.

5.2. El model, anàlisis i simulacions

5.2.1. El model demogràfic

Es suposa una versió continua del model representat a la Figura 5.1. Inicialment s'analitza un model sota condicions constants i després s'introdueix variabilitat temporal en el model. Les femelles mítiques són produïdes per mares amítiques a una taxa constant B (nombre de femelles mítiques nascudes per unitat de temps). Un conjunt de condicions suficients per a donar una taxa constant de reclutament de femelles mítiques, B , són (1) densitat constant de femelles amítiques, (2) fecunditat constant de les femelles amítiques i (3) una proporció constant entre filles mítiques i amítiques. Les femelles mítiques canvien el seu status a dues edats fixes, en el llindar per a l'edat de fecundació, T , i a l'edat de la maduració, M (sent T suposat igual o inferior que M). També canvien el seu status si són fertilitzades. El nombre esperat de mascles que una femella pot trobar-se en dt i que dona lloc a fertilització és $eHdt$ (H , és el nombre de mascles; e , la

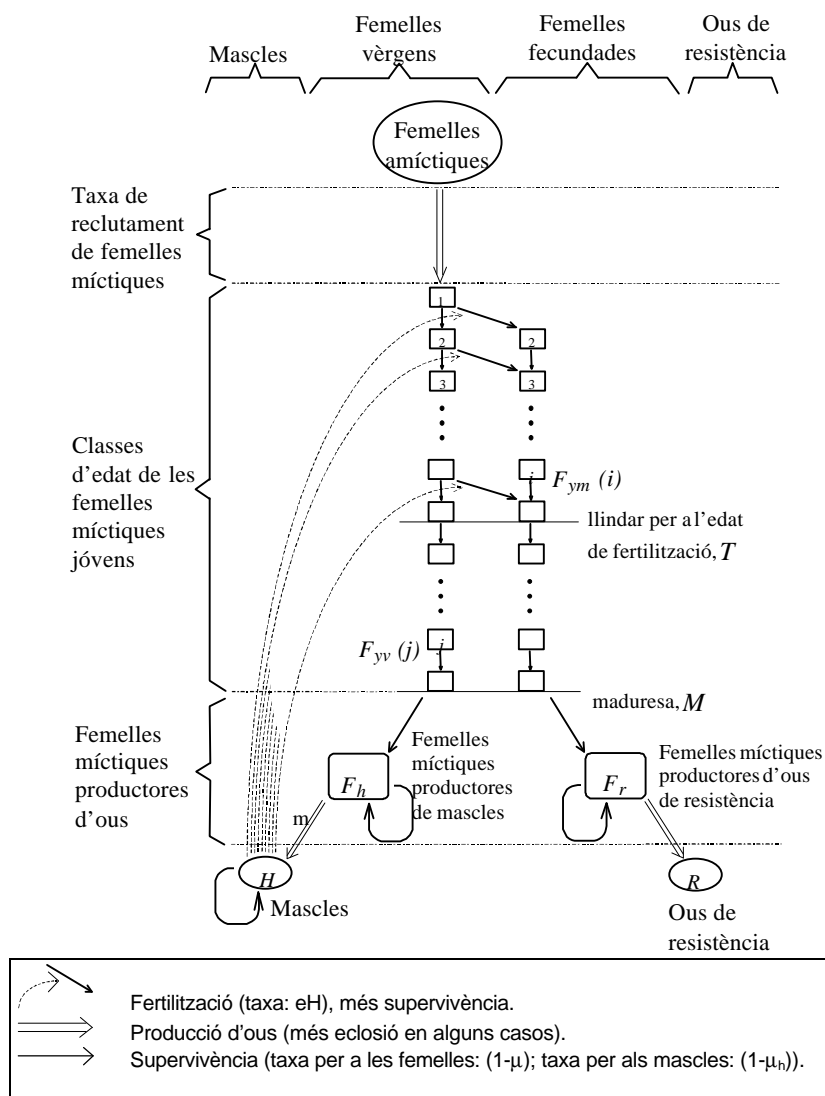


Figura 5.1. Fase sexual (míctica) del cicle reproductiu dels rotífers monogonants tal i com es suposada que és al model ací presentat. Variables: femelles míctiques joves i vàrgens, d'edat j ($F_{yv}(j)$); femelles míctiques joves fecundades, d'edat i ($F_{ym}(i)$); mascles (H , per haploides); femelles míctiques productores de mascles (F_h); femelles míctiques productores d'ous de resistència (F_r); ous de resistència (R). Paràmetres (suposats independents de l'edat i el temps): taxa de reclutament de femelles míctiques a partir de femelles amíctiques (B); taxa de mortalitat *per capita* de les femelles (μ); taxa de mortalitat *per capita* dels mascles (μ_h); taxa de fecunditat *per capita* de les femelles míctiques productores de mascles (m); taxa d'encontre mascle-femella (e); llindar per a l'edat de fertilització (T); edat de la maduresa (M , $T \leq M$).

taxa d'encontre entre un mascle i una femella; vegeu la Figura 5.1). La taxa de mortalitat *per capita* en dt és μdt per a les femelles, suposada com independent de l'edat i de l'estat, i $\mu_h dt$ per als mascles. A partir d'aquestes suposicions, la proporció de femelles míctiques, vàrgens o fecundades, que sobreviuen des del naixement fins l'edat de la maduració és $\exp(-\mu M)$. Si es suposa que s'arriba a un equilibri demogràfic, llavors a l'equilibri H serà constant (açò és, H^*), i, suposant un procés de Poisson per a la fecundació, $\exp(-eTH^*)$ serà la probabilitat de que una femella míctica d'edat T o superior no haja estat fertilitzada. A l'equilibri demogràfic, el reclutament de femelles vàrgens madures ($B \exp(-eTH^*) \exp(-\mu M)$) iguala a les morts (μF_h^* , on F_h^* és el nombre de femelles míctiques madures no fertilitzades a l'equilibri), i dóna

$$F_h^* = \frac{B}{\mu} \exp(-eTH^*) \exp(-\mu M) . \quad (1)$$

De la mateixa manera, per a les femelles míctiques productores d'ous de resistència (açò és, femelles madures fertilitzades) a l'equilibri (F_r^*) s'obté

$$F_r^* = \frac{B}{\mu} [1 - \exp(-eTH^*)] \exp(-\mu M) . \quad (2)$$

Ja que el nombre de mascles (H) és constant a l'equilibri, la taxa de mortalitat dels mascles, $\mu_h H^*$, iguala la taxa de naixement de mascles, $m F_h^*$ (m : taxa de fecunditat *per capita* de les femelles míctiques productores de mascles; suposada com a constant), $\mu_h H^* = m F_h^*$.

Combinant amb l'Equació (1), s'obté

$$H^* = \frac{mB}{\mu_h \mu} \exp(-eTH^*) \exp(-\mu M) . \quad (3)$$

Per combinació de les Equacions (2) i (3), s'obté

$$F_r^* = \frac{B}{\mu} \exp(-\mu M) - \frac{\mu_h}{m} H^* . \quad (4)$$

A partir de l'Equació (4), el nombre d'ous de resistència produïts –que serà directament proporcional al nombre de femelles fecundades, F_r^* – seria maximitzat quan el nombre de mascles (H^*) fora minimitzat. Per a

trobar el valor de T que minimitza el nombre de mascles, cal adonar-se que l'Equació (3) dona

$$T = \frac{K - \ln(H^*)}{eH^*}, \quad (5)$$

on $K = \ln(mB/\mu_h\mu) - \mu M$ és constant. Per altra banda, ja que $T > 0$, es té que $H^* < \exp(K)$. Per tant, ja que la funció $f(x) = [K - \ln(x)]/ex$ és decreixent si $x \leq \exp(K + 1)$, la producció de mascles és minimitzada quan T pren el seu màxim possible valor, açò és, M , l'edat de la maduració. En conseqüència, quan $T = M$, la producció d'ous de resistència és maximitzada (vegeu l'Apèndix A.2).

5.2.2. Evolució de la proporció sexual en condicions d'equilibri demogràfic prevalent.

És ben sabut, en canvi, que l'evolució de l'assignació sexual no té necessàriament perquè maximitzar a nivell poblacional el producte final de la reproducció (Zhang i Wang 1994), i en aquest cas pot no maximitzar la producció d'ous de resistència. De la mateixa manera, l'estratègia de $T = M$ pot no ser una estratègia evolutivament estable (ESS, per *evolutionary stable strategy*, Maynard Smith i Price 1973), açò és, una estratègia que quan és comuna no pot ser envaïda per cap altra estratègia alternativa mutant i rara. Així, per a estudiar aquesta possibilitat, l'evolució de l'assignació sexual en els rotífers monogononts va ser analitzada simulant el canvi en la freqüència d'un al·lel rar no recessiu que canvia el llindar per a l'edat de fertilització de les femelles míctiques. No es va suposar cap altra diferència entre l'al·lel rar i el comú. Ja que la freqüència inicial de l'al·lel rar va ser molt baixa, la dinàmica de l'homozigot corresponent no va ser considerada. Dos al·lells –el rar, A , i el comú, a – es van suposar com a presents amb unes proporcions $Aa : aa = 1 : 100$ en la població d'ous de resistència (zigots) abans de que amb les eclosions començaren a colonitzar l'hàbitat. Es va suposar que aquesta proporció era mantinguda sense canvis durant la fase partenogenètica, i per tant, que dona també les freqüències genotípiques de les femelles míctiques eventualment produïdes en la

població. Així, la taxa de reclutament de femelles míctiques a partir de les femelles amíctiques, B , és $B_{Aa} + B_{aa}$, la suma de les taxes de reclutament per a les femelles míctiques amb diferents genotips. En conseqüència, en les simulacions portades a terme, que consideren solament la fase míctica (Figura 5.1) es va suposar que $B_{Aa} : B_{aa} = 1 : 100$. La variació al llarg del temps en el nombre de femelles míctiques joves fertilitzades i no fertilitzades a cada edat, el nombre de femelles míctiques madures fertilitzades i no fertilitzades, i el nombre de mascles van ser computats emprant el model descrit abans (vegeu la Figura 5.1). Els valors per a aquestes variables van ser inicialment fixats com a 0 (açò és, a l'inici de la mixi). Les simulacions es van prolongar fins que s'arribava a un equilibri demogràfic (açò és, fins que s'observava que ja no havia canvi en el nombre d'individus de cada classe) i, llavors, es van calcular les freqüències al·lèliques en els ous de resistència produïts. Aquestes freqüències són considerades representatives de la suma total d'ous de resistència produïts perquè la fase d'equilibri demogràfic és suposada dominant durant la fase míctica. Comparant aquestes freqüències amb aquelles prèvies a la mixi, es va trobar quin al·lel pot envair però no pot ser envaït, definint així una ESS.

Seguint aquest procediment, i provant amb diferents conjunts de valors realistes per als paràmetres del model, es va trobar quin és el llindar evolutivament estable per a l'edat de fertilització. En tots els casos analitzats, es va trobar una ESS per a T (T_{opt}) que era estrictament menor que M i dependent dels valors assignats als paràmetres. Un exemple dels resultats es mostra a la Figura 5.2. Un al·lel que determina un llindar per a l'edat de fertilització (T) de al voltant del 40% de l'edat de maduració (corba amb traç continu a la Figura 5.2) pot envair qualsevol població que presente qualsevol al·lel resident, però tal al·lel no pot ser envaït quan ell és el resident.

Buscant una regularitat per als resultats de les simulacions, es van explorar les relacions entre les diferents classes d'individus considerats en el model. Es va trobar que una condició per a l'ESS era que la freqüència de les femelles productores de mascles iguala la freqüència de les femelles

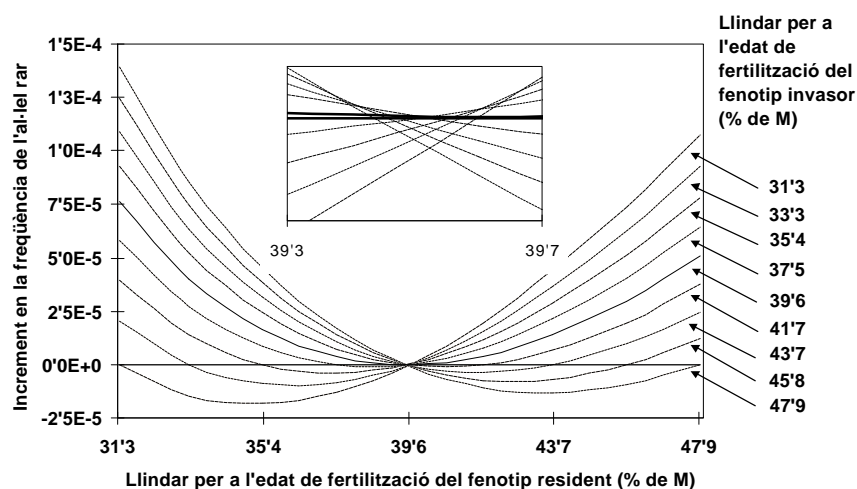


Figura 5.2. Selecció per als al·lels rars (invasors) que afecten al llindar per a l'edat de fertilització (T) tal i com s'ha avaluat a través de simulació per ordinador. Cada corba indica l'increment en la freqüència d'un al·lel rar en relació al fenotip determinat per l'al·lel comú (resident) en homozigosi (a les abscisses). Els fenotips per als heterozigots portadors de l'al·lel rar es representen a la part dreta de la figura (M , edat de la maduresa). L'increment en la freqüència de l'al·lel rar es va computar comparant les freqüències abans i després de la mixi. Si la corba està per damunt de zero, l'al·lel rar és seleccionat positivament. La corba dibuixada amb traç continu indica l'al·lel que sempre és seleccionat positivament. El requadre interior mostra un detall de la selecció que ocorre quan l'al·lel resident determina valors de T pròxims al 39'6% d' M . Els valors suposats per als paràmetres van ser: $B = 24$ i $0'24$ femelles M^{-1} per als genotips aa i Aa respectivament (a , l'al·lel comú; A , l'al·lel rar), $\mu = 0'4 M^{-1}$, $e = 0'04$ mascle $^{-1} M^{-1}$, $\mu_h = 0'7 M^{-1}$, $m = 1'5$ mascle femella $^{-1} M^{-1}$ (M és la unitat de temps). Aquests valors són consistents amb les observacions reals si el nombre d'individus és per litre, i M (l'edat a la maduresa) és d'un dia.

productores d'ous de resistència a l'equilibri ($F_h^* = F_r^*$), un resultat anàleg al repartiment equitatiu de recursos entre funció masculina i femenina predit per la teoria de les assignacions sexuals.

A partir de la suposició d'una taxa de mortalitat per a les femelles independent de l'estat, resulta que la proporció $F_h^* : F_r^*$ queda determinada en T ja que la fertilització no és possible després (Figura 5.1). Així, el resultat de $F_h^* = F_r^*$ trobat a la situació d'equilibri demogràfic pot ser el subproducte de la selecció d'igual nombre de femelles míquiques fertilitzades i no fertilitzades d'edat x , per a una $x \geq T$. Per tal d'explorar aquesta possibilitat,

el model va ser modificat, i la suposició d'una taxa de mortalitat independent de l'estat relaxada. Es van dur a terme un conjunt de simulacions on es va suposar que μ canviava per a les femelles míctiques copulades en un dels tres diferents moments crítics: (1) en el moment en que la femella resulta fertilitzada, (2) en T , o (3) en M . El resultat va ser que l'ESS resultava ser aquella que satisfia:

$$F_{yv}^*(T) = F_{ym}^*(T) , \quad (6)$$

on $F_{yv}(T)$ i $F_{ym}(T)$ són respectivament el nombre de femelles míctiques joves vèrgens i de femelles míctiques joves fertilitzades d'edat T . A partir d'aquest resultat i de les Equacions (1) i (2), resulta que $\exp(-eH^*T_{opt}) = 1/2$.

Combinant-ho amb l'Equació (3), resulta que

$$T_{opt} = \frac{\mu_h \mu \ln 4}{emB \exp(-\mu M)} . \quad (7)$$

Posant aquest resultat en paraules, el valor evolutivament estable de T és aquell que iguala el nombre dels dos tipus de femelles míctiques –femelles míctiques vèrgens i femelles míctiques copulades– en el moment en el que les femelles míctiques joves perden la seua susceptibilitat de ser fecundades. Aquest valor de T és dependent de la resta de paràmetres demogràfics i serà menor sota millors condicions (açò és, majors taxes de reclutament, encontre, i fecunditat; baixa mortalitat; i maduresa primerenca), o major sota pitjors condicions.

5.2.3. Evolució de la proporció sexual en condicions de no-equilibri demogràfic prevalent.

No obstant això, la conclusió anterior és críticament dependent de la suposició que l'equilibri demogràfic és prevalent durant la fase míctica, requerint per a tal situació una B constant i un període de mixi relativament llarg. Aquestes condicions poden ser esperades per a l'anomenat "patró de mixi estès" (*spanned mictic pattern*, Carmona *et al.* 1995) on la mixi –iniciada enjorn a densitats poblacionals relativament baixes– s'estén al llarg de la major part de l'estació de creixement del rotífer, però aquestes condicions

són improbables si el patró de mixi és “puntual”, amb la mixi començant a altes densitats poblacionals al final de l'estació de creixement (Carmona *et al.* 1995).

Es van estudiar els efectes de relaxar la suposició de que B era constant, seguint un procediment similar a l'emprat més amunt. Per a simular la variació en B es van utilitzar diverses funcions linearament creixents o decreixents, o es permetia el canvi d'un determinat valor constant a un altre marcadament diferent. Per tal de limitar el temps de les exploracions, B es va suposar que passava a ser 0 després d'un temps determinat, i les dinàmiques eren continuades fins a l'extinció de les femelles míctiques i els mascles. Amb aquestes condicions, un equilibri demogràfic no existeix fins que la població s'extingeix. Es va trobar (Taula 5.1) que l'ESS per a T en la majoria de casos era aquella que aproximadament satisfia l'equació $\int F_{yv}(T, t) dt = \int F_{ym}(T, t) dt$, que és una extensió directa de l'Equació (6) quan l'abundància de classes d'individus varia. Aquest resultat indica que l'assignació total de recursos hauria d'evolucionar cap a un repartiment paritari d'aquests entre femelles míctiques productores de mascles i en femelles míctiques productores d'ous de resistència. L'excepció trobada, quan B decreix bruscament (4^a fila en la Taula 5.1), pareix estar relacionada amb el fet que, a diferència dels altres casos, es dona una oscil·lació per al nombre dels dos tipus de femella míctica que es prolonga durant la major part de la dinàmica, i mostra un curt període de variació monòtona, *quasi*-linear –en correlació als canvis de B –. Com aquest fet causa una assignació sexual òptima diferent de la paritària roman, no obstant, sense aclarir.

5.3. Discussió

Aquestes simulacions prediuen que el llindar per a l'edat de fertilització deu evolucionar cap a valors que determinen una probabilitat de fertilització igual a 0'5, que és una ESS. Açò implica que (1) les femelles míctiques productores de mascles haurien de tendir a equilibrar a les femelles

Taula 5.1. Valors per al llindar òptim (evolutivament estable) per a l'edat de fertilització (T_{opt}) quan es consideren diferents funcions dependents de la densitat per a la taxa de reclutament [$B(t)$]. S'indica també el corresponent nombre total de femelles míctiques fertilitzades i no fertilitzades en el T_{opt} .

Funcions per a $B(t)$ (femelles per unitat de temps)	T_{opt} (% edat a la maduresa)	Femelles míctiques	
		No fertilitz.*	Fertilitzad.†
$B(t) = 24 + 1'70 t$	14'2	1586	1578
$B(t) = 24 + 0'48 t$	28'8	802	806
$B(t) = 96 - 1'92 t$	18'3	1109	1096
$B(t) = 96 - 4'80 t$, si $t \leq 20$; $B(t) = 0$, si $t > 20$	29'2	372	464
$B(t) = 24$, si $t \leq 25$; $B(t) = 72$, si $t > 25$	17'5	666	676

Nota: Els resultats d'aquestes simulacions es van obtenir suposant les mateixes condicions exposades al peu de la Figura 5.2, excepte per a B que es va suposar dependent del temps, i la integració sobre el temps de la producció d'ous de resistència es va emprar per a determinar la selecció dels al·lels rars. $B(t) = 0$ per a $t > 50$.

* Nombre total de femelles míctiques no fertilitzades $\int F_{nv}(T_{opt}, t) dt$

† Nombre total de femelles míctiques fertilitzades $\int F_{ym}(T_{opt}, t) dt$

míctiques productores d'ous de resistència, i (2) el llindar per a l'edat de fertilització que és evolutivament estable no necessàriament correspon amb el llindar que maximitza la producció d'ous de resistència (açò és, l'edat a la qual s'arriba a la maduresa). En efecte, donant als paràmetres valors consistents amb observacions de camp o laboratori, el model prediu que el valor evolutivament estable per al llindar en l'edat de fertilització és molt anterior a l'edat de la maduresa. Aquesta predicció és consistent amb les dades empíriques que es tenen de rotífers, ja que la fertilització només es dona amb femelles míctiques immadures molt joves (Buchner *et al.* 1967; Pilarska 1972; Snell i Childress 1987; Hagiwara *et al.* 1988a). Així, l'optimització de l'assignació sexual pot impedir la maximització de la taxa de creixement poblacional, tal i com troben també Zhang i Wang (1994).

La predicció que l'evolució afavoreix l'equifreqüència en el nombre de femelles míctiques productores de mascles i de femelles míctiques productores d'ous de resistència pot ser interpretada com una aplicació

particular de la teoria de les assignacions sexuals (Fisher [1930] 1958; Charnov 1982, 1993). Hartl i Brown (1970; vegeu també Bulmer 1994) van mostrar que la selecció dependent de freqüències que actua sobre les proporcions sexuals en el cas dels organismes diploides també s'aplica al cas dels organismes bisexuals haplodiploides, i prediu una assignació paritària entre funció masculina i femenina. Els resultats d'aquest treball mostren que una assignació sexual paritària és també d'esperar per als partenogenètics cíclics haplodiploides, a pesar de dos importants complicacions del seu cicle de vida: (1) el bucle de retroacció negativa (dependent de la densitat) que afecta mecanísticament a l'ajust de les proporcions sexuals; i (2) el fet que els organismes sexuals –mascles i femelles míctiques fertilitzades– constitueixen generacions diferents. A pesar d'aquestes complicacions, l'argument fisherià encara és vàlid. Quan una femella amíctica (femella-mare) produeix partenogenèticament filles míctiques, algunes d'aquestes a la seua vegada produiran directament mascles de manera partenogenètica, mentre que d'altres poden resultar fecundades i poden llavors produir ous de resistència recombinants. La simetria en les assignacions sexuals (Charnov 1993) podria ser llavors aconseguida invertint la meitat dels recursos disponibles per a la reproducció en descendents mascles i l'altra meitat en femelles míctiques fertilitzades. Ja que els mascles no són directament produïts per les femelles-mare i ja que ambdós tipus de filles míctiques tenen el mateix cost per a la femella-mare, açò significa que la meitat de les seues filles míctiques deurien ser femelles míctiques productores de mascles i l'altra meitat deurien ser femelles míctiques productores d'ous de resistència. El destí reproductiu d'una filla míctica resulta fixat al final del període de susceptibilitat a la fertilització (T), i així la predicció d'una assignació sexual paritària produiria l'equifreqüència d'ambdós tipus de femelles míctiques en el temps T que és precisament el resultat trobat en aquestes simulacions. Per tant, en els rotífers monogononts la predicció fisheriana d'un igual nombre de mascles i de femelles pren la forma d'un igual nombre de femelles míctiques productores

de mascles (que donen compte indirectament de l'assignació masculina) i de femelles míctiques productores d'ous de resistència (que donen compte per elles mateixes de l'assignació femenina) al final del període de receptivitat reproductiva.

Recentment, Calsina *et al.* (en premsa) han desenrotllat una anàlisi matemàtica d'aquest mateix model a través de la qual arriben als mateixos resultats ací exposats.

No obstant el treball de Calsina *et al.* (en premsa), hi ha una manca notable de treballs empírics que proporcionen dades sobre els nivells d'assignació sexual en rotífers. Així, donada aquesta escassetesa de dades empíriques que comproven l'aplicació teòrica ací desenrotllada, al capítol següent és presenten els resultats dels treballs desenrotllats en aquesta tesi per tal de proporcionar una evidència directa de la validesa d'aquesta aplicació de la teoria de Fisher.

6 | Estudis empírics sobre l'assignació sexual en rotífers

6.1. Introducció

La teoria evolutiva de les proporcions sexuals desenrotllada per Fisher ([1930] 1958), prediu la mateixa inversió parental entre les funcions masculina i femenina (açò és, igual assignació sexual; Charnov's 1982). Al llarg dels passats 30 anys s'ha fet una intensa investigació teòrica i empírica sobre la teoria de les assignacions sexuals amb organismes específics (Godfray i Werren 1996). No obstant això, a pesar de la seua generalitat i importància, i que molt del treball recent ha estat referit a animals que prèviament havien estat poc estudiats, la teoria de les assignacions sexuals no s'havia estès als rotífers monogononts, un dels grups més comuns dins dels invertebrats planctònics, fins ara (vegeu el capítol anterior).

Amb la complexitat del cicle de vida dels rotífers, l'extensió de la teoria de les assignacions sexuals al cas dels rotífers ha estat elusiva sobretot perquè no quedava realment clar què podia ser considerat funció masculina i funció femenina en aquests organismes (vegeu, p.ex., Vollrath 1998; Serra i Snell 1998). Per tal d'aplicar i desenvolupar la teoria de les assignacions sexuals al cas dels rotífers monogononts, es va modelar i simular el seu cicle vital (vegeu al capítol anterior), centrant l'atenció en l'estudi de la fase sexual del cicle i en l'evolució del llindar per a l'edat de fertilització de les femelles míctiques, ja que aquest és un tret intrínsec que afecta a l'assignació sexual que pot sofrir selecció. En el treball teòric presentat al capítol anterior, s'ha vist que l'estratègia evolutivament estable (ESS) per al llindar en l'edat de fertilització és aquella que determina que la meitat de les femelles míctiques han de ser fertilitzades, i l'altra meitat no. En altres paraules, que la meitat d'elles han de produir mascles, i l'altra meitat

ous de resistència. Així, s'ha trobat al capítol anterior, que la taxa o raó d'assignació sexual en el cas dels rotífers monogononts ha de ser entesa com la proporció entre els dos tipus de femelles sexuals, i per tant hauríem d'esperar trobar igual nombre d'ambdós tipus de femelles sexuals en les poblacions de rotífers, ja que es suposa que ambdós tipus de femelles sexuals tenen el mateix cost.

Al capítol anterior, s'han estudiat dues situacions. En la més simple, es van considerar condicions d'equilibri demogràfic i una taxa constant de reclutament de femelles míctiques al llarg del temps. En aquesta situació es va trobar que el llindar per a l'edat de fertilització que determina una ESS és aquell que produeix constantment el mateix nombre d'ambdós tipus de femelles míctiques. En l'altra situació, es va suposar que no hi havia condicions d'equilibri demogràfic i es van considerar diferents patrons de canvi en la densitat poblacional, una situació molt més realista. En aquesta situació es va trobar que el llindar per a l'edat de fertilització que determina una ESS és aquell que produeix una assignació sexual paritària entre ambdós tipus de femelles sexuals quan s'integra el nombre de cadascuna d'elles per a tot el període de reproducció sexual. La primera situació és pot considerar com un cas particular i al mateix temps simple d'aquesta última. En tot cas, els valors d'assignació sexual realitzarien una transició des de valors d'1 (totes les femelles míctiques productores de mascles), a l'inici de la fase de reproducció sexual, fins a valors intermedis una vegada aparegueren els mascles a la població. Aquests valors intermedis serien el de 0'5 en el cas de la situació d'equilibri demogràfic, o valors diferents en el cas de no-equilibri demogràfic però que en amitjar, i en integrar sobre el temps, també donarien aquest valor de 0'5 per a l'assignació sexual.

En aquest capítol, es presenten per primera vegada dades empíriques, per a rotífers monogononts, obtingudes a partir d'experiments de laboratori i observacions de camp realitzats específicament amb l'objectiu de comprovar les prediccions de l'aplicació teòrica de la teoria de les assignacions sexuals, desenrotllada al capítol anterior, per al cas dels

partenogenètics cíclics haplodiploides. Es presenten els resultats d'assignació sexual per a una població de laboratori del rotífer *Brachionus plicatilis* O. F. Müller 1786, i per a una població natural del mateix rotífer que ha estat seguida durant tres estacions de creixement.

6.2. Material i mètodes

6.2.1. Poblacions de laboratori

Per a tots els experiments va ser utilitzat el clon L1 (Gómez *et al.* 1995) del rotífer monogonont *Brachionus plicatilis sensu stricto*, que ha estat mantingut en cultiu de laboratori des de que va ser recollit a la marjal del Prat de Cabanes-Torreblanca (província de Castelló) a l'estiu-tardor del 1992. Els experiments van ser duts a terme en aquaris de 40 L, plens amb aigua de mar sintètica (Instant Ocean®, Aquarium Systems) de 12 g/L de salinitat, a 25°C, i aeració i il·luminació (PAR: aprox. 35 $\mu\text{E m}^{-2} \text{s}^{-1}$) constants. Els rotífers van ser alimentats amb l'alga unicel·lular *Tetraselmis suecica* que va ser crescuda en un sistema de cultiu semicontinu sota les mateixes condicions que els rotífers però amb el medi enriquit amb una solució f/2 modificada (Guillard i Ryther 1962).

Els cultius experimentals van començar amb 20 femelles amíctiques (0'5 femelles/L) i una concentració inicial d'aliment d'aproximadament 30.000 cèl·lules/mL. El creixement algal va ser detingut als aquaris disminuint la intensitat lumínica fins que la densitat de rotífers es va estabilitzar, i llavors van ser afegides unes 6.000 cèl·lules/mL diàriament. Sota aquestes condicions es va arribar a una fase (> 10 dies) en la que la densitat del cultiu de rotífers va ser aproximadament constant. L'experiment es va finalitzar quan la densitat de rotífers disminuïa degut al deteriorament del medi.

L'assignació sexual i la densitat poblacional en els cultius es va seguir a través del monitoratge diari d'una mostra de 500 mL. Aquest volum va ser diàriament reemplaçat amb medi fresc. De cada mostra, i si hi havia prou, es van prendre aleatòriament 408 femelles vives amb l'ajuda d'una lupa, i cadascuna d'aquestes femelles es va aïllar individualment en un pouet

amb 1 mL de medi de cultiu fresc (en plaques de cultiu de 24 pouets de 3 mL de capacitat, Costar, USA) i van ser incubades amb excés d'aliment a les mateixes condicions experimentals de salinitat, llum i temperatura descrites abans. 48 hores després es va procedir a l'observació de la producció de descendents, i així, cada femella aïllada va poder ser classificada com (1) amíctica, si va produir descendents filles, (2) míctica productora de mascles, o (3) míctica productora d'ous de resistència. Per tal d'estimar la densitat poblacional, la resta de la mostra va ser fixada amb lugol i el nombre de femelles comptat amb l'ajuda d'un microscopi invertit.

Dues rèpliques independents de l'experiment es van dur a terme. Ja que la concentració d'aliment en els aquaris va ser controlada de manera molt relaxada, els experiments van diferir en les densitats de rotífers.

6.2.2. Poblacions de camp

Aquest estudi es va realitzar en un toll (*Poza Sur*) situat al sud del Parc Natural del Prat de Cabanes-Torreblanca, una zona de marjal situada junt a la costa, al nord de la província de Castelló. Aquest paratge presenta una sèrie de tolls menuts i canals que habitualment s'inunden amb les pluges de la tardor-hivern. La *Poza Sur* és un toll menut fet per l'home, d'aigua salabrosa, i de forma aproximadament rectangular amb una llargària màxima d'uns 30 m i 7m d'amplada (per a més informació vegeu l'Apartat A.1.2).

En aquest lloc es van prendre un total de 52 mostres, aproximadament a les 11 del matí, amb una periodicitat *quasi*-regular d'una setmana, al llarg de dues estacions de creixement consecutives de *B. plicatilis* (anys 1996/97 i 1997/98). Ja que el toll és habitualment massa som per a permetre mostreigs convencionals del plàncton, les mostres de rotífers van ser obtingudes filtrant un volum variable d'aigua (recollit per successives extraccions d'aigua amb un got de precipitats d'1 L) a través d'una malla Nyltal de 30 µM de diàmetre de porus. Les mostres vives del rotífer van ser transportades al laboratori en la mateixa aigua del toll. Per a l'estimació de la

densitat de rotífers, es van filtrar cada vegada entre 2 i 10 L d'aigua, i la mostra retinguda al filtre es va fixar amb lugol per al seu posterior recompte.

Sota la lupa, de cada mostra viva de rotífers, fins a 700-800 femelles adultes i vives del rotífer *B. plicatilis* van ser capturades i aïllades individualment en pouets de cultiu. Des que les mostres eren preses en el camp fins que s'acabava amb l'aïllament individual podien passar entre 5 i 7 hores, i ja que les mostres de rotífers estaven altament concentrades degut al procés de filtració, es van desestimar per a l'aïllament les femelles joves, ja que la probabilitat per a una femella mítica jove de ser fecundada podia haver-se incrementat considerablement durant el període de transport i manipulació de la mostra al laboratori. Les femelles adultes aïllades van ser cultivades i classificades com en els experiments de laboratori. La densitat poblacional va ser estimada de la mateixa manera que per als experiments de laboratori a partir de les mostres quantitatives fixades.

Un procediment semblant a l'utilitzat en el programa de mostreigs 1996/98 es va utilitzar durant alguns mostreigs preliminars de la *Poza Sur* al 1992/93. No obstant això, ja que aquest programa no va ser específicament dissenyat per a estimar l'assignació sexual, la freqüència dels mostreigs va ser més baixa (aproximadament una mostra cada 3 setmanes), i més baix va ser el nombre de femelles aïllades (de 13 a 121) que va ser utilitzat per a identificar els tipus reproductius.

6.2.3. Anàlisi de les dades

La raó d'assignació sexual en cada mostra va ser calculada dividint el nombre de femelles mítiques productores de mascles pel nombre total de femelles mítiques (F_h i F_r , productores de mascles i productores d'ous de resistència respectivament). A partir d'aquestes dades, es pot calcular un valor integrat per a la raó d'assignació sexual (RS) per a tot el període de reproducció sexual. Per a fer açò, es calcula el sumatori dels valors d'assignació sexual de cada mostra (S_i , per a la mostra i) ponderats per la densitat de femelles sexuals en cada mostra (M_i , per femelles mítiques) i

pel període de temps que representa cada mostra (t_i). Açò resulta en la fórmula:

$$RS = \frac{\sum F_h}{\sum (F_h + F_r)} = \frac{\sum (S_i M_i t_i)}{\sum (M_i t_i)}$$

Aquesta expressió és una suma de distribucions binomials (S_i). Si es suposa que aquestes distribucions binomials són independents i que els errors en l'estimació de la resta de factors són menyspreables, la hipòtesi de l'assignació sexual paritària pot ser provada utilitzant un test z amb dues cues, amb el valor esperat per a la mitjana de 0'5 (Sokal i Rohlf 1981).

6.3. Resultats

6.3.1. Poblacions de laboratori

Als panells superiors de les Figures 6.1a i 6.1b es mostren les dinàmiques per a la densitat de rotífers i assignació sexual de les dues poblacions des de densitats aproximades de 0'1 femelles/mL fins l'inici del declivi poblacional. La fase de creixement exponencial de la població a l'experiment 2, en comparació a l'experiment 1, està endarrerida. No obstant això, en ambdós experiments, després d'una fase de creixement exponencial, va aparèixer una fase de densitat poblacional aproximada de 10 femelles/mL, que es va mantenir estable durant més de 10 dies. La reproducció sexual va començar junt amb la iniciació de la fase de creixement exponencial, i la taxa de mixi (la proporció de femelles míctiques respecte del total) va variar entre 0'41 i 0'69 per a l'experiment 1, i entre 0'30 i 0'63 per a l'experiment 2, una vegada establitzats els cultius. Tal i com era d'esperar, quan va començar la reproducció sexual, la raó d'assignació sexual es va mostrar completament desviada cap a les femelles míctiques productores de mascles en ambdós experiments (raó d'assignació sexual pròxima a 1), ja que abans de la iniciació de la mixi no hi havien mascles en la població per tal de fertilitzar les femelles míctiques, i les femelles míctiques vàrgens es converteixen en productores de mascles. En canvi, al final de la fase de creixement exponencial, les femelles míctiques productores d'ous de resistència van

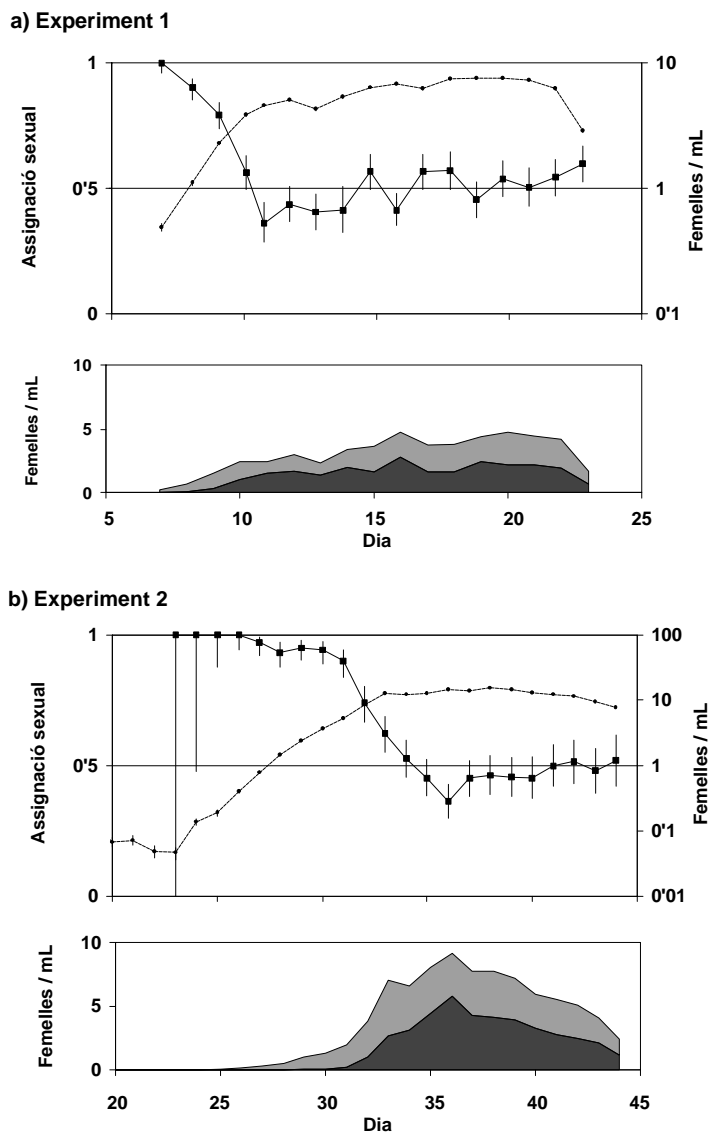


Figura 6.1. Dinàmiques de les poblacions de laboratori de *B. plicatilis* a (a) l'experiment 1 i (b) l'experiment 2. Panells superiors: raons d'assignació sexual (quadrats) en el moment del mostreig, i densitat poblacional (punts). Les línies verticals mostren els intervals de confiança al 95% per a les raons d'assignació sexual (calculats a partir d'una distribució binomial) i els errors estàndard per a la densitat de femelles (basats en una distribució de Poisson). Panells inferiors: Densitat de femelles míctiques productores de mascles (ratllat) i densitat de femelles míctiques productores d'ous de resistència (obscur).

Taula 6.1. Resum dels resultats obtinguts a partir dels experiments de camp i laboratori per a poblacions de *B. plicatilis*. La mitjana per als diferents valors va ser calculada integrant sobre el temps els paràmetres corresponents. (*P*, probabilitat en un test de la z [assignació sexual = 0'5]; *n*, nombre de femelles classificades d'acord amb el seu mode de reproducció.)

Tipus de població Experiment o estació	Assignació sexual mitjana	<i>P</i>	<i>n</i> , femelles		Taxa de mixi mitjana	Densitat poblacional mitjana (femelles/L)
			míctiques	amíctiques		
<i>Laboratori</i>						
Experiment 1	0'51±0'01	0'155	3381	2301	60%	5'07
Experiment 2	0'52±0'01	0'096	3251	3978	50%	7'87
<i>Camp</i>						
1996/97	0'80±0'02	<0'001	491	11289	4%	0'15
1997/98	0'51±0'02	0'480	794	9327	9%	0'02
1992/93	0'39±0'13	0'398	82	610	11%	0'36
Global	0'43±0'11	0'547	1367	21271	10%	0'17

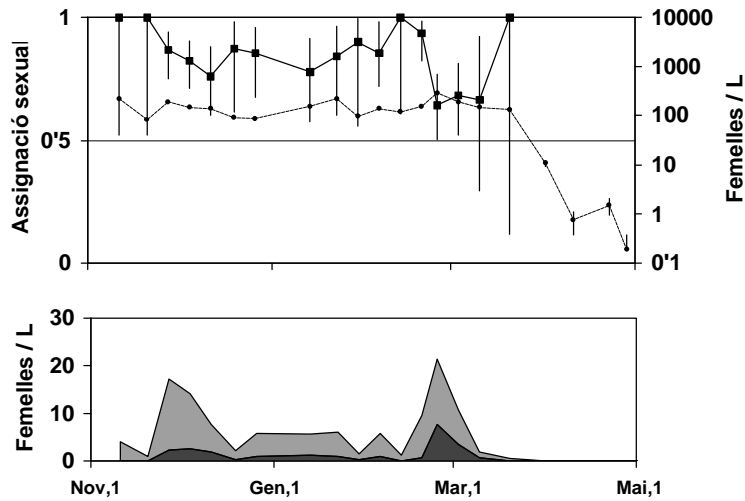
tendir a igualar el nombre de femelles míctiques productores de mascles, llavors la raó d'assignació sexual va caure lleugerament per davall de 0'5, i va tendir a variar pròxima a aquest valor de 0'5 durant la fase d'estabilitat de les poblacions. Ambdós experiments van mostrar un patró molt similar.

Els panells inferiors de les Figures 6.1a i 6.1b mostren les dinàmiques de les densitats totals de femelles míctiques productores de mascles i productores d'ous de resistència. Integrant sobre el temps el nombre d'ambdós tipus de femelles (vegeu en Material i mètodes), es van estimar les taxes d'assignació sexual per a ambdós experiments, que van resultar ser molt pròximes al valor predit de 0'5 (Taula 6.1). Aquests valors d'assignació sexual observats no mostren diferències estadísticament significatives respecte del valor esperat ($P > 0'05$).

6.3.2. Poblacions de camp

El panell superior de la Figura 6.2a mostra les dinàmiques d'assignació sexual i densitat poblacional del *Brachionus plicatilis* a la *Poza Sur* durant l'estació de creixement 1996/97. Una mostra preliminar va ser presa el 4 de

a) 1996/97



b) 1997/98

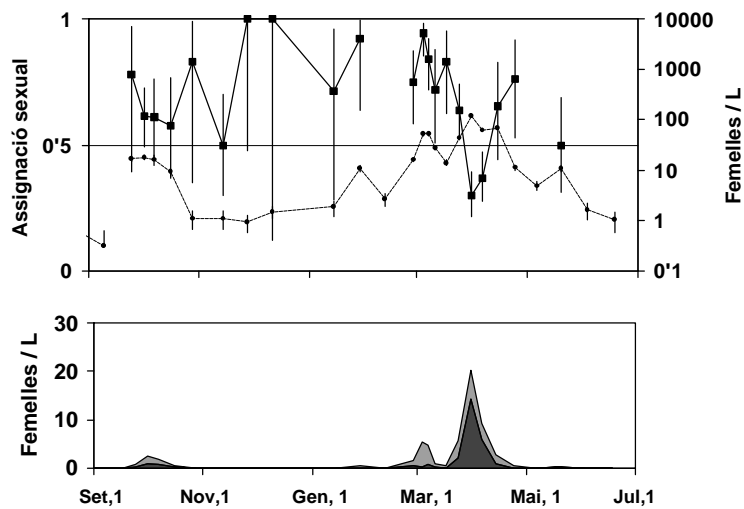


Figura 6.2. Dinàmiques de les poblacions de *B. plicatilis* a la *Poza Sur* (Prat de Cabanes-Torreblanca) al llarg de les estacions de creixement (a) 1996/97 i (b) 1997/98. Panells superiors: raons d'assignació sexual (quadrats) en el moment del mostreig, i densitat poblacional (punts). Les línies verticals mostren els intervals de confiança al 95% per a les raons d'assignació sexual (calculats a partir d'una distribució binomial) i els errors estàndard per a la densitat de femelles (basats en una distribució de Poisson). Panells inferiors: Densitat de femelles míctiques productores de mascles (ratllat) i densitat de femelles míctiques productores d'ous de resistència (obscur).

setembre de 1996 on no es van trobar *B. plicatilis*. En la següent visita (l'11 de novembre) es va trobar que una població d'aquest rotífer estava ja ben establerta. Cap a finals del març del 1997 aquesta població va desaparèixer quasi completament. Les densitats de *B. plicatilis* van ser bastant estables al llarg de la major part de l'estació de creixement, sent la densitat màxima a la que es va arribar de 280 femelles/L. Es va detectar la presència de femelles míctiques en la major part dels mostreigs (Figura 6.2a, panell inferior), amb valors per a la taxa de mixi que oscil·laven entre 0'01 i 0'10. L'assignació sexual a llarg d'aquesta estació de creixement va estar completament desviada cap a les femelles míctiques productores de mascles, amb un valor integrat sobre el temps per a la taxa d'assignació sexual que va divergir considerablement del valor esperat (Taula 6.1).

La Figura 6.2b mostra els resultats per a l'estació de creixement 1997/98. El *B. plicatilis* va començar la colonització del toll cap a finals de setembre del 1997, i va estar present durant vora un mes a unes densitats de 10-20 femelles/L. Llavors, la densitat poblacional va declinar a valors molt baixos (aprox. 1-2 femelles/L). Cap a finals del febrer de 1998, la població va començar a créixer de nou, per a tornar a desaparèixer quasi per complet a principis de juny. En aquesta estació de creixement es va trobar un pic de densitat de població (aprox. 120 femelles/L) el 31 de març del 1998, i no es va observar cap fase d'estabilitat en la densitat poblacional. Es va observar reproducció sexual al llarg de tota l'estació, amb valors per a la taxa de mixi entre 0'02 i 0'17. L'assignació sexual va mostrar el patró esperat, estant desviada cap a les femelles míctiques productores de mascles quan la densitat poblacional, i concomitantment la densitat de femelles míctiques, eren baixes. La desviació oposada es va observar a altes densitats poblacionals. En conjunt, la taxa d'assignació sexual global per a l'estació de creixement va ser molt pròxima al valor predit (Taula 6.1), i els valors predits i observats no van diferir significativament.

Els mostreigs duts a terme des de l'octubre del 1992 al maig del 1993 no van estar específicament dissenyats per a comprovar la teoria de

les assignacions sexual, i ací es presentaran només de forma sumària les dades recollides. La densitat poblacional va variar entre 3 i 1.600 femelles/L. Es van trobar femelles míctiques en la major part dels mostreigs (taxa de mixi màxima: 0'23), i el valor integrat per a la raó d'assignació sexual no va diferir estadísticament del valor esperat (Taula 6.1). Però a pesar del fet que aquest valor no difereix de manera significativa del valor predit, és convenient fer notar que l'error estàndard associat és molt alt, i l'estimació està basada en un nombre relativament baix de femelles míctiques classificades ($n = 82$).

També es va calcular el valor d'assignació sexual global per al conjunt de les tres estacions de creixement utilitzant el mateix procediment d'integració descrit per a cadascuna de les estacions de creixement (vegeu a l'Apartat 6.2.3). La raó d'assignació sexual no va diferir en aquest cas de l'assignació sexual paritària (Taula 6.1).

6.4. Discussió

Com s'ha dit, el cicle de vida partenogenètic proporciona un valuós model per a l'estudi de l'evolució de l'assignació sexual. Sota la fase partenogenètica del cicle, els mascles estan absents de la població i la transició de la fase partenogenètica a la sexual implica un ajust de les proporcions sexuals des de zero fins a un determinat nivell d'equilibri (Barker i Hebert 1986). Hi ha tota una diversitat de sistemes de determinació del sexe entre els set grups taxonòmics que actualment es coneix que es reproduïxen per partenogènesi cíclica (Hebert 1987). La determinació sexual cromosòmica es dona en tres grups (trematodes digenètics, àfids i cecidòmids) i el segon mecanisme de determinació sexual més comú, l'haplodiploïdia, és característica dels rotífers monogononts, les vespes cinípides i els escarabats micromàltids. En contrast amb aquests grups, els cladòcers tenen determinació sexual ambiental.

Els haplodiploides sexuals han proporcionat nombroses oportunitats de comprovació de la teoria de les assignacions sexuals (Charnov 1982). De

fet, gran part del treball empíric que sobre proporcions sexuals s'ha desenrotllat (p.ex., Hamilton 1972; Trivers i Hare 1976; Oster i Wilson 1978; Charnov 1978; Boomsma i Grafen 1991) incumbeix a organismes haplodiploides que es reproduïxen sexualment ja que el seu mètode de determinació sexual proporciona major oportunitat de desviar les proporcions sexuals de manera adaptativa que la que tenen els organismes amb determinació sexual cromosòmica (Bulmer 1994). En canvi, fins on se sap, no s'ha fet cap esforç per comprovar la teoria de les assignacions sexuals en haplodiploides partenogenètics cíclics. L'aplicació de la teoria de les assignacions sexuals al cas dels rotífers feta al capítol anterior i les dades empíriques que la suporten presentades en aquest capítol són de rellevant importància a l'hora d'aplicar l'argument de Fisher als haplodiploides que es reproduïxen per partenogènesi cíclica. Més important encara, els rotífers presenten algunes peculiaritats que fan d'ells uns elements valuosos per a comprovar la teoria de les assignacions sexuals, ja que la determinació sexual en els monogononts és dependent de la densitat atès que la proporció d'ous fertilitzats és directament controlada per la densitat de mascles. A més, el cicle de vida partenogenètic cíclic dels braquiònids comporta complicacions addicionals en la interpretació de l'assignació sexual ja que els individus sexuals constitueixen generacions diferents en relació als seus ancessors partenogenètics més pròxims (vegeu el capítol anterior).

A l'anterior capítol, s'ha demostrat numèricament que en el cas dels rotífers monogononts, la predicció fisheriana d'igualtat en el nombre de mascles i de femelles pren la forma d'un igual nombre de femelles míctiques productores de mascles (que donen compte indirectament de l'assignació masculina) i de femelles míctiques productores d'ous de resistència (que donen compte per elles mateixes de l'assignació femenina). Aquesta predicció va ser feta sota les suposicions habituals d'aparellament a l'atzar, en poblacions grans, i sent l'assignació sexual individual un tret heretable. Amb posterioritat al desenrotllament d'aquest capítol teòric, Calsina *et al.* (en

premsa) van dur a terme una anàlisi matemàtica formal del mateix model i van arribar a les mateixes conclusions. Per tant, ara està clar (1) quin concepte d'assignació sexual deu ser aplicat als rotífers monogononts (açò és, femelles productores de mascles vs. femelles míctiques fertilitzades), (2) que l'ajust dependent de la densitat en les proporcions sexuals dels rotífers és un efecte demogràfic a curt termini que no interfereix amb l'ajust evolutiu de l'assignació sexual, i (3) que l'assignació sexual paritària, que és predita per la teoria estàndard de l'assignació sexual, és d'esperar també en els rotífers a pesar de les complexitats del seu cicle vital. Els resultats que ací s'exposen ho validen empíricament i per primera vegada. Es va trobar el valor esperat d'igual assignació de recursos sexuals tant en les poblacions de laboratori estudiades, com en dues de les tres estacions de creixement seguides per a una població natural.

Les condicions de cultiu emprades en els experiments van estar dissenyades amb l'únic propòsit *a priori* d'obtenir densitats poblacionals que (1) no foren irrealísticament elevades en comparació amb les poblacions naturals i (2) que permeteren un mostreig freqüent d'un elevat nombre de femelles. La primera condició és crítica, perquè si les condicions experimentals reflectiren diferències significatives amb aquelles en les quals la població va evolucionar, l'assignació sexual resultant podria no ser interpretable en termes evolutius. Encara que les densitats poblacionals en els experiments de laboratori van ser molt més altes que les trobades en les mostres de camp, van quedar dins del rang en el que es troben les poblacions naturals. Així, per a *B. plicatilis*, Iltis i Riou-Duwat (1971) van trobar densitats de 65 femelles/mL, J. Armengol-Díaz i M.R. Miracle (comunicació personal) van trobar pics de densitat de fins 63 femelles/mL en llacunes interiors de la Península Ibèrica, i Hammer (1981) va trobar densitats de 34 femelles/mL. Per altra banda, el disseny experimental va permetre mesurar els valors d'assignació sexual amb baixos errors de mostreig i amb alta freqüència, el que incrementa la confiança de les estimacions. Com a resultat, és de considerar que aquests experiments de

laboratori proporcionen evidència per a suportar que la predicció d'una assignació sexual equitativa en el cas dels rotífers es compleix.

A diferència de les poblacions experimentals de laboratori, per a les poblacions naturals es van trobar valors per a la raó d'assignació sexual bastant diferents. Encara que podrien ser producte d'errors en els mostreigs, que és d'esperar que siguin majors que per a les mostres de laboratori, també és d'esperar que les variacions ambientals que poden donar-se a l'atzar produïsquen algun efecte. És d'esperar que les variacions aleatòries que es donen entre diferents anys siguin particularment importants per a les poblacions naturals de zooplàncton que habiten llacunes o tolls menuts, a causa de les característiques del seu hàbitat (p.ex., poca grandària) i dels seus cicles vitals (p.ex., curta esperança de vida), que poden fer que la inèrcia demogràfica d'aquestes poblacions siga realment baixa. Com s'ha mostrat al capítol anterior, la probabilitat per a una femella de ser fecundada, i de ser per tant productora d'ous de resistència, depèn, per una banda, de les taxes de reclutament i mortalitat de les femelles míctiques i els mascles, de l'edat a la que arriba a la maduresa una femella i de la probabilitat d'encontre entre un mascle i una femella, i, per altra banda, del llindar per a l'edat de fertilització (vegeu el capítol anterior). Variacions interanuals en el primer conjunt de factors pot causar desviacions del llindar òptim per a l'edat de fertilització (aquell que causa una probabilitat de fertilització igual a 0'5), si aquest llindar no pot ser ajustat per plasticitat fenotípica. Un cert grau de plasticitat fenotípica encarregat de mantenir un cert nivell d'optimització per a aquest tret és d'esperar, ja que el llindar per a l'edat de fertilització, si està determinat per taxes de desenrotllament, pot estar correlacionat amb l'edat a la maduresa, les taxes de mortalitat i naixement, etc. En canvi, es difícil imaginar-se els senyals per al desenrotllament d'optimització per al llindar en l'edat de fertilització a partir de canvis en altres factors, com per exemple la probabilitat d'encontre entre mascle i femella. En absència de plasticitat fenotípica optimitzadora, no es pot esperar un valor d'assignació sexual paritari en cada estació de creixement. Dues alternatives són llavors

possibles: (1) l'evolució d'un generalista que presente eixe valor d'assignació sexual paritari en traure la mitjana al llarg de diferents anys, o (2) l'afavoriment per selecció fluctuant de diferents llinars per a l'edat de fertilització en diferents anys, amb el conseqüent manteniment de diversitat genètica per a aquest tret. En aquest últim cas, l'evolució de la població seguiria els canvis en les condicions demogràfiques amb un retard, i llavors no seria d'esperar que es produïra optimització. Els resultats que ací es presenten són consistents amb la primera opció ja que no es troba una desviació estadísticament significativa respecte de l'equitativitat en l'assignació sexual quan les dades de les tres estacions de creixement són analitzades en conjunt.

Només un estudi de King i Snell (1980) proporciona dades empíriques sobre el nombre de femelles míctiques productores de mascles i de femelles míctiques productores d'ous de resistència en poblacions naturals de rotífers comparables a les que ací s'han presentat. Aquestos autors van seguir unes poblacions del rotífer *Asplanchna girodi*, a intervals d'un o dos dies, durant dos períodes de reproducció sexual (abril i maig) a l'any 1977. Les condicions de creixement de la població van ser millors durant l'abril d'aquell any, tal i com es pot deduir a partir de les molt més altes densitats poblacionals observades. A partir de les seues dades, i tractant-les de la mateixa manera que les altres ací presentades, es pot calcular el nombre, integrat sobre el temps, de cadascun dels tipus de femella míctica. Els valors d'assignació sexual van ser 0'39 en abril i 0'64 en maig. Ambdós valors, així com el valor mitjà (estimat de la mateixa manera), 0'44, són pròxims al valor esperat de 0'5, encara que no es pot aplicar un test estadístic per a comprovar-ho, ja que aquest autors no proporcionen les freqüències absolutes per a les seues dades. A més, com s'acaba de dir, cal esperar desviacions respecte del valor esperat si el llinar per a l'edat de fecundació és un tret fixat de manera fenotípica. Valors òptims per a aquest tret, per a llargs períodes de temps, haurien de ser subòptims sota condicions millors que la mitjana (per exemple, per a una alta taxa de

reclutament), causant per tant un dèficit de femelles productores de mascles. Al contrari, s'hauria d'esperar un excés de femelles productores de mascles sota pitjors condicions. Aquestes expectatives són qualitativament consistents amb el dèficit de femelles míctiques productores de mascles observat a altes densitats poblacionals i l'excés a baixes densitats en les poblacions d'*Asplanchna* seguides per King i Snell (1980).

Les dinàmiques d'assignació sexual en les poblacions de laboratori són rellevants perquè suggereixen que es dona una fase estable d'assignació sexual paritària sota condicions de densitats poblacionals altes i estables. Si aquest resultat fóra aplicable a poblacions naturals, implicaria que una fase d'assignació sexual paritària podria tendir a ser prevalent en la dinàmica de la reproducció sexual a altes densitats, i així seria la fase amb més pes dins del còmput global d'assignació sexual. Si fóra així, l'assignació sexual tendiria a ser més pròxima a 0'5 a mesura que la fase d'equilibri fóra més llarga i la densitat fóra més alta.

Encara que es necessita més suport, en particular sobre assignació sexual en altres espècies de rotífers i tipus d'hàbitats, els resultats ací presentats recolzen la predicció de l'assignació sexual paritària. Aquests mateixos resultats, per altra banda, posen en qüestió algunes de les argumentacions que tracten d'explicar per què la inducció de la reproducció sexual (la mixi) està relacionada amb altes densitats poblacionals en diverses espècies de rotífers. Aquest punt serà abordat amb deteniment al capítol següent.

Finalment, el treball presentat en aquest capítol mostra un exemple del camí pel que la contínua expansió de la investigació en el camp de la teoria de les assignacions sexuals està fructificant per a grups d'organismes prèviament no estudiats, i mostra de manera empírica com en el cas dels rotífers també s'acompleixen les teories més generals sobre les proporcions sexuals.

7 | Una nota sobre la interrelació entre la teoria dels patrons òptims de mixi i la teoria de les assignacions sexuals

Als capítols precedents ja s'ha argumentat i discutit amb suficient detall sobre la necessitat dels rotífers de produir ous de resistència per a escapar a les condicions adverses del medi (vegeu a l'Apartat 2.1). També s'han descrit els bucles demogràfics (fonamentalment el referit a la densitat de mascles) que regulen la densitat de femelles míctiques productores de mascles i de femelles míctiques productores d'ous de resistència (Apartat 5.1). I s'ha demostrat que l'ajust dependent de la densitat en les proporcions sexuals dels rotífers és un efecte demogràfic a curt termini que no interfereix amb l'ajust evolutiu de l'assignació sexual, que deu ser de 0'5, és a dir, d'equipreüència d'ambdós tipus de femelles sexuals (Apartat 5.3).

A banda de la importància intrínseca d'aquest últim resultat, la hipòtesi de que l'assignació sexual en rotífers deu ser equitativa es rellevant per a l'anàlisi de l'optimització dels patrons de mixi, especialment a l'hora de tractar el problema del moment òptim per a la iniciació de la mixi. És àmpliament acceptat que la mixi deu ser induïda a altes densitats poblacionals. S'ha proposat que podria ser avantatjós iniciar la mixi quan la densitat és alta perquè (1) més femelles míctiques poden ser reclutades (Snell i Boyer 1988; Serra i King 1999), (2) una alta densitat poblacional és un senyal d'una forta competència pels recursos i d'un deteriorament de l'habitat (Carmona *et al.* 1993), (3) la probabilitat d'encontre entre el mascle i la femella podria ser major (Birky i Gilbert 1971; Gilbert 1977; Snell i Garman 1986), i (4) l'encontre podria estar menys afectat per l'estocasticitat

demogràfica (Muenchow 1978), és a dir, menys afectat per la diferent sort dels individus en trobar una parella.

Una interpretació directa del tercer argument és que amb altes densitats poblacionals es facilita l'encontre entre mascles i femelles, i per tant una major proporció de femelles serà fecundada i es convertirà en productora d'ous de resistència; d'això es conclou que és avantatjós induir la mixi a altes densitats per tal de maximitzar la producció d'ous de resistència. Així doncs, està implícit en aquest tercer argument que l'avantatge de la inducció de la mixi a altes densitats poblacionals resideix en que es disminueix l'assignació sexual en mascles (ja que es disminueix l'assignació sexual en femelles míctiques productores de mascles). Per tant, existeix una contradicció entre la teoria de l'assignació sexual desenvolupada en els capítols anteriors i la hipòtesi de la probabilitat d'encontre com a factor selectiu per a la inducció de la mixi a altes densitats. Com es veurà més endavant, la contradicció apareix en la conclusió que s'extrau d'aquesta hipòtesi, no en la premissa ni en la seqüència causal esquematitzada més amunt.

Les dades obtingudes al capítol anterior o les recol·lectades a partir d'altres autors (p.ex., King i Snell 1980) proven que, en efecte, a altes densitats l'assignació en mascles disminueix. Així s'observa a les Figures 7.1, 7.2 i 7.3, que mostren, per a distints casos, la relació entre la proporció de femelles míctiques productores de mascles i la densitat total de femelles míctiques, bé en el mateix moment o bé cert període de temps abans (per a així donar compte del temps consumit en el procés de determinació d'una variable per l'altra). En aquestes figures s'aprecia una relació negativa (major densitat, menor assignació en mascles) si bé és cert que la dependència tendeix a perdre's en el rang més alt de densitats. Així, les premisses en les que es basa la hipòtesi de la probabilitat d'encontre es compleixen. No obstant, siga la que siga la relació demogràfica entre la densitat i l'assignació en mascles, aquesta relació, d'acord amb la teoria desenrotllada en aquesta tesi, deu ajustar-se, en mitjana, a una assignació

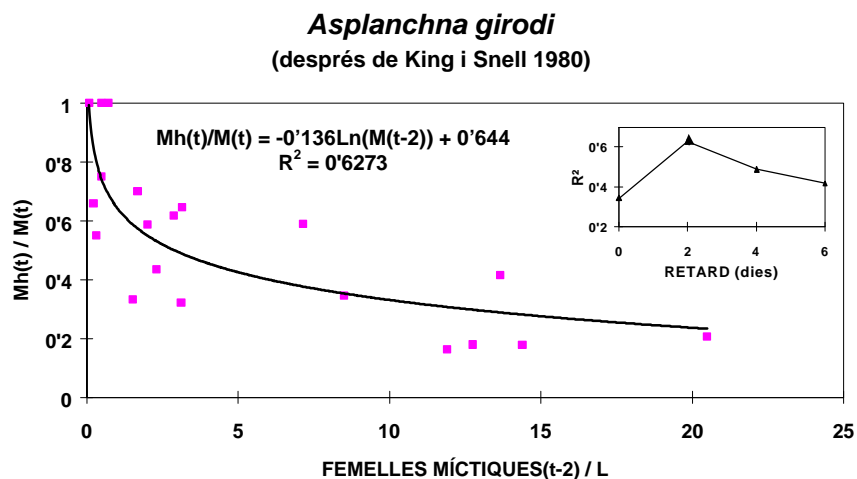


Figura 7.1. Relació entre la proporció de femelles míctiques productores de mascles (*Asplanchna girodi*) i la densitat total de femelles míctiques dos dies abans. Les dades estan ajustades a una corba logarítmica pel mètode dels quadrats mínims. El requadre interior mostra els valors del coeficient R^2 quan s'ajusta la corba a diferents retards entre la proporció de femelles míctiques productores de mascles i el nombre total de femelles míctiques. (Mh, nombre de femelles míctiques productores de mascles; M, nombre total de femelles míctiques.)

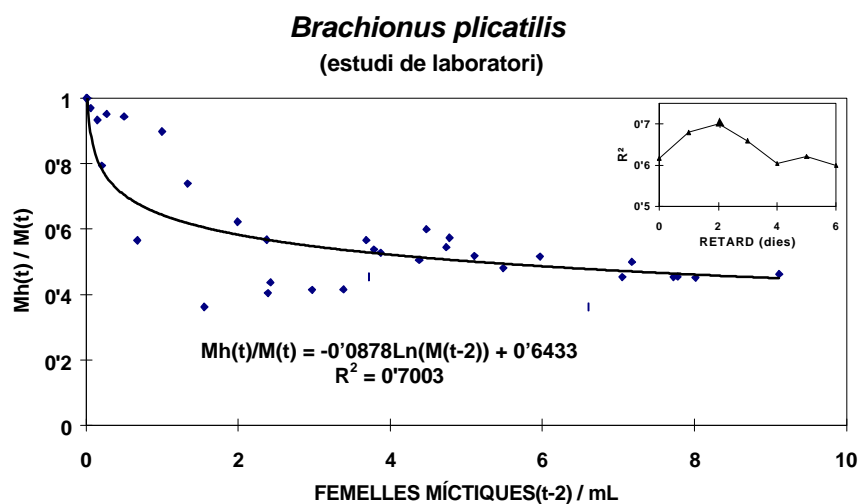


Figura 7.2. Relació entre la proporció de femelles míctiques productores de mascles (*Brachionus plicatilis*, estudi de laboratori) i la densitat total de femelles míctiques dos dies abans. Les dades estan ajustades a una corba logarítmica pel mètode dels quadrats mínims. Per a una explicació sobre el requadre interior, i sobre el significat d'Mh i M mireu al peu de la figura anterior.

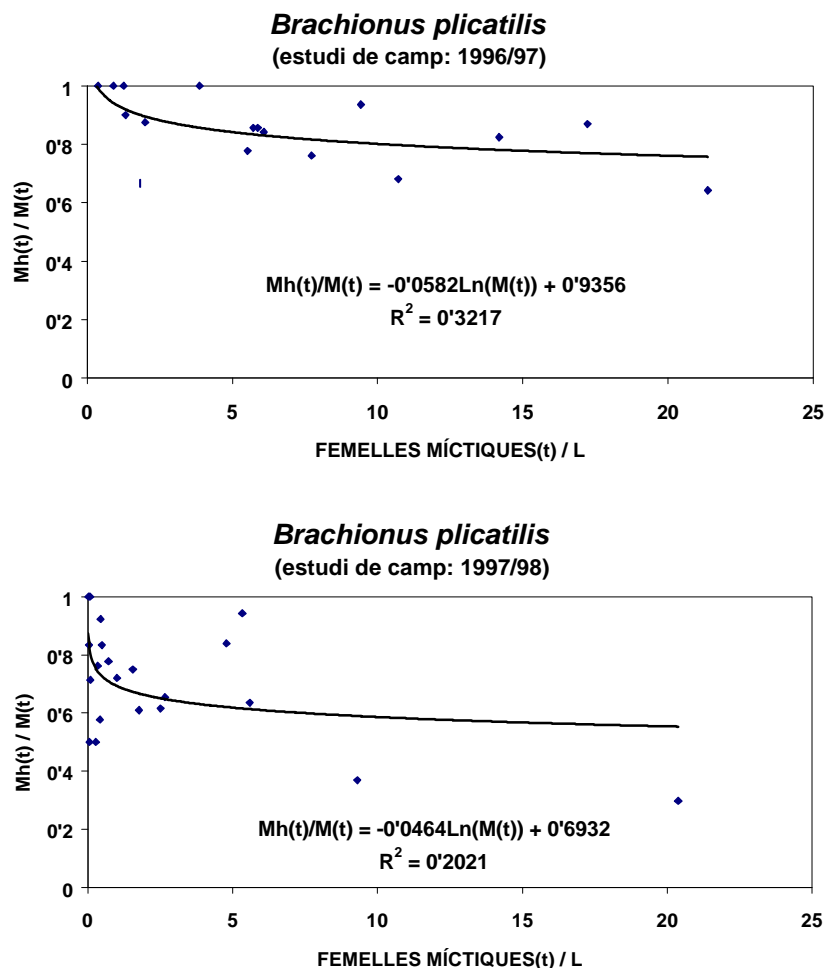


Figura 7.3. Relació entre la proporció de femelles míciques productores de mascles (*Brachionus plicatilis*, estudi de camp) i la densitat total de femelles míciques el mateix dia. Les dades estan ajustades a corbes logarítmiques pel mètode dels quadrats mínims. Les dues gràfiques corresponen a dues estacions de creixement diferents. La separació temporal entre els mostreigs de camp (irregulars, i d'una setmana aproximadament) no va permetre en aquest cas calcular l'ajust de les dades a diferents desfasaments en el temps, com en els casos anteriors, entre la proporció de femelles míciques productores de mascles i el nombre total de femelles míciques. Fixeu-vos també en les diferències d'escala, respecte a la figura anterior, en la densitat de femelles míciques. (Mh, nombre de femelles míciques productores de mascles; M, nombre total de femelles míciques.)

sexual equitativa. El problema amb la hipòtesi de la probabilitat d'encontre resideix en que no presta atenció a com s'ajusta en escala evolutiva la relació entre assignació en mascles i densitat poblacional, ajust que deu donar valors mitjans d'assignació sexual equitativa independentment de la densitat mitjana a la qual ocorre la mixi per a cada espècie, població, clon, etc. de rotífers.

La Figura 7.4 il·lustra bé com la teoria de l'assignació sexual és compatible amb els efectes demogràfics de la densitat sobre l'assignació sexual. Encara que existeix una relació negativa entre assignació sexual i densitat, aquesta relació pot quedar descrita per una família de corbes diferents en funció del llindar per a l'edat de fertilització (panell superior de la Figura 7.4): un valor menor per a aquest llindar permet una assignació major en mascles a igual densitat, ja que hi ha menys temps per a que la femella siga fecundada. Segons el règim de densitats en el que es done la mixi (panell inferior de la Figura 7.4), es seleccionaria un llindar per a l'edat de fertilització –aquell que en mitjana dona una assignació sexual equitativa–. Però com dins d'un règim de densitats hi haurà certa fluctuació, s'observarà una dependència de l'assignació sexual en relació amb la densitat en una escala temporal curta, relació que no alterarà el resultat mitjà (vegeu de nou el panell inferior de la Figura 7.4). Per suposat, si la inducció de la mixi ocorre a major densitat hi haurà, amb la mateixa mitjana d'assignació sexual, un major nombre –no proporció– de femelles productores d'ous de resistència, però eixe avantatge és el recollit per altres arguments (vegeu el segon paràgraf d'aquest capítol) i no es basa en la probabilitat d'encontre sexual.

La hipòtesi de que la mixi deu induir-se a altes densitats per tal d'incrementar la probabilitat de fecundació compta, així i tot, amb un últim recurs. Certament, no seria adaptatiu induir la mixi a unes densitats tan baixes que l'encontre mascle-femella fora impossible. Aquesta puntualització també pot ser incorporada a l'esquema d'aquesta tesi. A molt baixes densitats, per a permetre una assignació sexual equitativa, el llindar per a

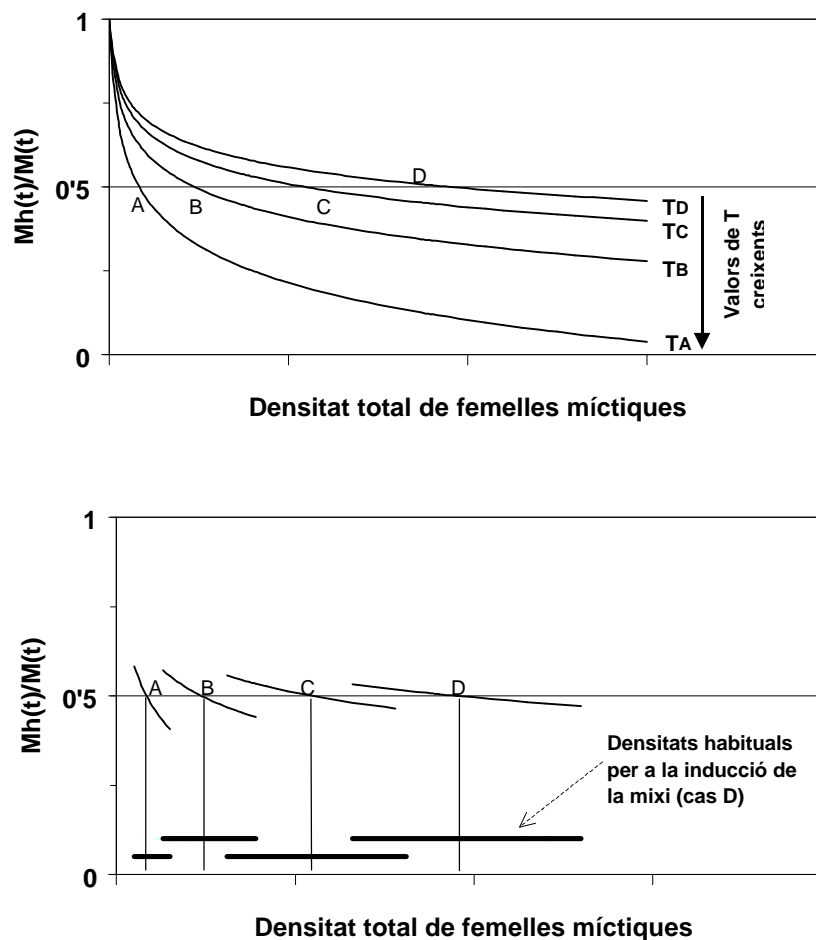


Figura 7.4. Relacions demogràfiques hipotètiques entre l'efecte de la densitat total de femelles míctiques i la proporció de femelles míctiques productores de mascles (ajustades a corbes de tipus $y = -c \ln(x) + b$). Les diferents corbes al panell superior vindrien determinades pels valors del llindar per a l'edat de fertilització (T) de cada població. Els valors de T vindrien a la seua vegada determinats pel rang habitual de densitats (panell inferior) en el que es dona la mixi en cada espècie, població, clon, etc. Al panell inferior es representen només els trams de les corbes que corresponen a les densitats habituals en les que es donaria la reproducció sexual per a cada cas, i que en mitjana haurien de fer que es donara un valor d'assignació sexual de 0'5, tal i com s'ha explicat es calcula segons l'Apartat 6.2.3. Valors habituals de baixes densitats per a la mixi (p.ex. cas A) provocarien un endarreriment en els valors del llindar per a l'edat de fertilització (T_A). (Mh, nombre de femelles míctiques productores de mascles; M, nombre total de femelles míctiques.)

l'edat de fertilització hauria de demorar-se molt, per a compensar la baixa taxa d'encontre mascle-femella per unitat de temps. Una demora elevada podria arribar a fer que s'haguera de demorar el començament de l'ovoposició –açò és, de la maduresa– i tindria un cost en termes de menors probabilitats de supervivència fins la reproducció. És matèria d'investigació empírica arribar a conèixer si aquesta possibilitat és rellevant a la natura. D'acord amb les dades de la literatura, el llindar per a l'edat de fertilització és molt més curt que l'edat de la maduresa. Snell i Childress (1987) van mostrar que l'edat mitjana a la que perd la susceptibilitat de fertilització el *B. plicatilis* (soca russa) era de 7'9 hores (33% de l'edat de la maduresa), i Hagiwara *et al.* (1988a) van donar un valor de 9 hores (38% de l'edat de la maduresa) com a llindar per a l'edat de fertilització per a una soca japonesa de la mateixa espècie de rotífer. Altres espècies, tals com *Asplanchna sieboldi* o *Brachionus urceolaris*, són susceptibles de fertilització durant només les 4 hores següents al seu naixement (Buchner *et al.* 1967; Ruttner-Kolisko 1974), un valor suposadament molt inferior al de l'edat a la qual s'aconsegueix la maduresa. Açò significa que el llindar per a l'edat de fertilització pot ser modificat sense cap efecte sobre l'edat de la maduresa, és a dir, sense cap cost per a la reproducció, com podria ser una disminució del període reproductiu (producte d'una maduresa tardana).

Finalment, i com es demostra, la inducció de la mixi a altes densitats probablement ha de respondre a algunes de les argumentacions exposades (augment de la taxa de reclutament, disminució de l'estocasticitat demogràfica, senyal pròxim de deteriorament ambiental o esgotament de recursos, ...), però el que sí que pareix clar és que no ha de ser per a donar una major taxa de fertilització, i per tant una major producció d'ous de resistència.

8 | Consideracions finals i conclusions generals

8.1. Consideracions finals i discussió general

El sexe és una de les àrees dins del camp de la biologia que major atractiu ofereix als evolucionistes i que planteja algunes de les preguntes més interessants. Per què va evolucionar el sexe, com és mantingut per selecció natural, i quines conseqüències té per a l'evolució d'altres trets són qüestions d'importància central per tots els biòlegs (Stearns 1987). I dins d'aquestes, l'assignació de recursos a la reproducció sexual *versus* reproducció asexual i l'assignació de l'esforç reproductiu a funció masculina *versus* funció femenina són dos dels temes bàsics dins de l'ecologia evolutiva dels organismes que es reproduïxen sexualment (Zhang i Wang 1994). Els cicles complexos que combinen reproducció sexual i asexual ofereixen una oportunitat única per a aplicar i contrastar les teories més generals, i així, els rotífers monogononts, per les característiques biològiques i del cicle vital que posseeixen es converteixen en organismes ideals per a l'estudi d'aquests temes (Barker i Hebert 1986). En el cas dels rotífers, tres són les preguntes que habitualment s'han plantejat relacionades amb la mixi: per què, quan i quant de sexe? (Snell 1987). Respecte al per què de la reproducció sexual en els cicles de vida heterogònics, la qüestió no està resolta i les hipòtesis plantejades per tractar d'explicar-ho no són concloents. En qualsevol cas, la resposta final que es done per a aquesta qüestió no ha de diferir en gran manera de les raons que es puguin donar per a explicar el per què del sexe en la resta d'éssers vius. Aquesta, de totes les maneres, és una qüestió que ha quedat fora de l'objectiu d'aquest treball, que s'ha centrat en quan el sexe, quant de sexe, i quant entre sexes, qüestions que poden ser abordades des d'un punt de vista més empíric i menys especulatiu.

El treball desenvolupat en aquesta tesi és una mostra de com a través d'estudis poblacionals es dóna llum a una sèrie de qüestions evolutives. Les qüestions plantejades al principi de la present tesi troben resposta a través de la tríada d'estudis (Park 1946) que es considera conformen els "estudis poblacionals moderns": 1) estudis de poblacions naturals, 2) estudis de poblacions experimentals, i 3) estudis de poblacions teòriques. A més, suposa un clar exemple de com entre els experiments de camp o laboratori i els models ecològics es produeix un intercanvi a dues bandes. Els experiments no sols poden ser utilitzats per a parametritzar o comprovar les prediccions dels models i suggerir la construcció de nous models, sinó que també els models poden ser utilitzats per a indicar el disseny dels experiments (Gillman i Hails 1997). Per últim, una important part d'aquesta tesi mostra un exemple del camí pel que la contínua expansió de la investigació en el camp de la teoria de les assignacions sexuals està fructificant per a grups d'organismes prèviament no estudiats. Tal i com ho formulaven Godfray i Werren (1996), "la major part dels estudis sobre proporcions sexuals tenen a veure amb la comprovació qualitativa de les prediccions de la teoria més general amb organismes específics". No obstant això, amb el desenvolupament de models demogràfics fets per a que s'ajusten a determinats tàxons, què és crític quan estan implicats cicles de vida complexos, les prediccions d'aquesta teoria ecològica evolutiva general poden ser quantitativament comprovades.

En la present tesi s'han desenvolupat models teòrics –basats en els coneixements empírics previs que de la biologia d'aquests organismes es tenien– que donen explicació 1) sobre el moment òptim per a la inducció de la reproducció sexual en poblacions de rotífers que habitaren ambients deterministes i sense restriccions per la densitat, 2) sobre la quantitat de recursos destinats a la reproducció sexual en aquest tipus d'ambients, i 3) sobre com els recursos destinats a la reproducció sexual s'haurien de repartir entre funció masculina i femenina. Seguidament s'han plantejat els experiments corresponents de camp o laboratori adreçats a comprovar la

validesa dels resultats teòrics obtinguts. De vegades aquests experiments han comprovat una conseqüència dels models que pot ser també el resultat d'altres hipòtesis, i així han estat discutits.

En aquest treball s'ha ampliat el model demogràfic de Serra i Carmona (1993) en el que s'estudiaven les estratègies òptimes de mixi per a rotífers que habitaren aquests ambients amb variacions predecibles i sota la suposició de creixement independent de la densitat. Amb suposicions addicionals a les de Serra i Carmona (1993) sobre la base genètica dels fenotips per als patrons de mixi s'han comprovat alguns dels resultats apuntats per aquests autors. S'ha demostrat la possibilitat d'invasió de l'estratègia poblacional òptima per al moment d'inducció de la mixi per una estratègia alternativa amb un moment d'inducció de la mixi anterior, i la possibilitat del manteniment d'un polimorfisme per al moment d'inducció de la mixi com a producte dels patrons d'invasió. Per contra, els resultats teòrics apunten a que una vegada induïda la reproducció sexual, aquesta hauria de ser iniciada per tots els individus.

Els resultats del Capítol 4 mostren de manera clara que hi ha una gran variabilitat individual en la sensibilitat als factors inductors de la mixi en *Brachionus*. Així, fenotips que determinen una inducció de la mixi més primerenca o més tardana poden ser interpretats com més o menys sensibles a aquest senyal de la mixi. La novetat d'aquest treball és que la variabilitat detectada és de tipus intrapoblacional, i té un origen fonamentalment ambiental. L'existència d'aquesta variabilitat està d'acord amb la variabilitat existent als patrons de mixi entre diferents soques de rotífers i que ha estat recollida en la literatura sobre el tema (Hino i Hirano 1977; Snell i Hoff 1985; Lubzens 1989; Carmona *et al.* 1994), si bé en aquests casos té un origen genètic. La variabilitat observada en els experiments d'aquest capítol estaria també d'acord amb els resultats teòrics sobre el polimorfisme per al moment d'inducció de la mixi presentats al Capítol 3, i amb el patró de mixi continua detectat per Carmona *et al.* (1995) per a algunes espècies.

Per altra banda, l'aplicació teòrica que de la teoria general de Fisher ([1930] 1958) s'ha realitzat per al cas dels rotífers ha permès en primer lloc aclarir la confusió existent (vegeu, p.ex., Vollrath 1998; Serra i Snell 1998) sobre què és el que correspon a funció masculina i què a funció femenina en el cas dels partenogenètics cíclics. En segon lloc, ha permès comprovar que en aquests organismes també es dona una assignació sexual paritària, i que el repartiment de recursos entre funció masculina i funció femenina és equitatiu tal i com prediu la generalització de la teoria de Fisher ([1930] 1958) desenvolupada per Charnov (1982). Les dades empíriques, tant de camp com de laboratori, presentades al Capítol 6 validen l'aplicació de la teoria de les assignacions sexuals al cas dels haplodiploides cíclics partenogenètics, específicament per als rotífers monogononts. Els resultats han demostrat també que l'ajust dependent de la densitat en les proporcions sexuals dels rotífers és un efecte demogràfic a curt termini que no interfereix amb l'ajust evolutiu de l'assignació sexual, que deu ser equitativa.

Finalment, els resultats d'aquest treball deixen algunes qüestions per al futur. Els supòsits sobre la base genètica dels models per al moment i taxa d'inducció de la mixi no estan comprovats. Així, seria interessant la realització d'estudis que aportaren detalls sobre l'arquitectura genètica d'aquests organismes, i en particular dels loci que afecten als trets implicats en la reproducció sexual.

La variabilitat individual observada per al moment d'inducció de la mixi deixa llacunes sobre la quantificació de la natura probable del seu origen, sent atribuïble fonamentalment a fenòmens de plasticitat fenotípica que dominen sobre la variabilitat genètica existent. La quantificació de la magnitud d'aquest dos fenòmens involucrats és un aspecte que caldria estudiar amb més deteniment i amb la realització d'estudis empírics més laboriosos i complexos.

Donada l'excepció trobada al patró d'assignació sexual equitativa per a un dels cicles anuals seguits al camp, i donada la manca general de dades bibliogràfiques sobre assignació sexual en rotífers, encara es

necessita més evidència, en particular sobre assignació sexual en altres espècies de rotífers i tipus d'hàbitats.

Per últim, cap assenyalar que és habitual als models teòrics tractar de manera individualitzada aquell factor objecte d'estudi. Els estudis teòrics estan sotmesos a compromisos, i així, Maynard Smith (1974) fa la distinció entre "simulacions" pràctiques per a casos particulars i "models" generals; també May (1973) diferencia entre models "tàctics" detallats i models "estratègics" generals; i Levins (1966) parla dels "desitjos contradictoris de generalitat, realisme i precisió". Però si bé és cert que els éssers vius no responen a pressions individualitzades sinó al conjunt, els models altament realistes (en el sentit de que imiten de manera molt pròxima allò que es creu ocorre en la natura) resulten a vegades intractables a causa de la seua mateixa complexitat. Arribat a aquest punt, pot ser no quede més remei que despullar el model fins els seus components estadísticament més significatius (Gillman i Hails 1997). En aquesta tesi s'han abordat moltes qüestions de manera individualitzada però dins de models realistes. Així i tot, tal vegada seria interessant per a un futur immediat el reunir en un mateix model general totes les simulacions parcials. Aquest seria un model més realista encara, i si el resultat no fóra un model intractable (com advertien Gillman i Hails [1997]), tal vegada permetria estudiar lligams entre diferents paràmetres al mateix temps. No obstant aquesta unió dels models, no s'esperaria un alt grau de variació en els resultats obtinguts i, en tot cas, aquests només resultarien interpretables comparant-los sobre la base dels resultats anteriors.

8.2. Conclusions generals

A continuació s'enumeren les principals conclusions que es poden extraure dels resultats d'aquest treball, així com de la seua discussió.

1. És possible el manteniment d'un polimorfisme per al moment d'inducció de la mixi per a poblacions de rotífers amb creixement independent de la densitat en ambients que varien d'una manera

determinista, sent aquest polimorfisme producte d'una selecció dependent de freqüències.

2. En ambients deterministes i sense constriccions per la densitat, taxes de mixi diferents d'1 (després de la inducció de la mixi) són seleccionades en contra segons els resultats teòrics. No obstant això, una taxa de mixi intermèdia, entre 0 i 1, és predicible al nivell de la població, com a resultat de l'estratègia "bang-bang" i de la inducció no sincrònica de la mixi.

3. Una barreja de genotips per al moment d'inducció de la mixi pot donar una major producció d'ous de resistència que una població monomòrfica. Açò pot ser interpretat com a causat per la millorada sincronia entre la producció de mascles i femelles fertilitzables (açò és, recent nascudes) en una població amb polimorfisme per a la inducció de la mixi.

4. Individus de l'espècie *Brachionus plicatilis* directament eclosionats a partir d'ous de resistència extrets del sediment del Prat de Cabanes-Torreblanca mostren una alta variabilitat en la sensibilitat als factors inductors de la mixi. La component ambiental prima sobre la genètica en l'origen d'aquesta variabilitat.

5. En el cas dels rotífers monogononts, la predicció fisheriana d'igual nombre de mascles que de femelles pren la forma d'igual nombre de femelles míctiques productores de mascles que de femelles míctiques productores d'ous de resistència. L'aplicació de la teoria de Fisher al cas dels haplodiploides cíclics partenogenètics demostra que en el cas dels rotífers la funció masculina queda representada (indirectament) per les femelles míctiques productores de mascles, i que la funció femenina queda representada (directament) per les femelles míctiques productores d'ous de resistència. Els resultats teòrics d'aquest treball mostren que aquesta assignació sexual paritària és també d'esperar per als partenogenètics cíclics haplodiploides, a pesar de la complexitat del seu cicle de vida.

6. La predicció d'una assignació sexual paritària que produeix l'equifreqüència d'ambdós tipus de femelles míctiques es compleix al final del període de susceptibilitat de fertilització, moment en el que queda definitivament fixat el destí reproductiu d'una filla míctica.

7. El llindar per a l'edat de fertilització que és evolutivament estable i que dóna lloc a l'assignació sexual paritària no necessàriament correspon amb el llindar que maximitza la producció d'ous de resistència, açò és, l'edat a la qual s'arriba a la maduresa, sinó que en general és molt anterior. Aquesta predicció és consistent amb les dades empíriques que es tenen de rotífers, ja que la fertilització només es dóna amb femelles míctiques immadures molt joves.

8. En situacions de no-equilibri demogràfic, la predicció d'una assignació sexual paritària s'aconsegueix quan al final de l'estació de creixement s'han invertit la meitat dels recursos reproductius en la producció de femelles míctiques productores de mascles i l'altra meitat en la producció de femelles míctiques productores d'ous de resistència. En aquestes situacions, són d'esperar desviacions puntuals del valor d'assignació sexual paritari.

9. Els estudis d'assignació sexual en poblacions de camp i laboratori del rotífer *Brachionus plicatilis* confirmen que en ambdós tipus de poblacions es dóna l'assignació sexual paritària predita per la teoria.

10. La teoria de Fisher aplicada al cas dels rotífers exigeix una reformulació de l'argumentació clàssica que explica la inducció de la mixi a altes densitats poblacionals com un mecanisme per a produir una major proporció de femelles míctiques fecundades respecte a les productores de mascles.

A.1 | Detalls sobre la biologia dels rotífers i l'àrea d'estudi

A causa del caràcter d'aquesta tesi no s'ha considerat oportú introduir amb anterioritat els detalls –complementaris als ja exposats– que sobre la biologia del *Brachionus plicatilis*, i l'àrea d'estudi del Prat de Cabanes-Torreblanca, es passen a descriure a continuació ja que no són indispensables per a la comprensió del present treball. No obstant això, s'ha considerat convenient presentar-los per tal de completar aquest treball i facilitar aquesta informació als lectors interessats, encara que això sí, a manera d'apèndix per tal de no distraure al lector amb aquesta informació accessòria.

A.1.1. Detalls sobre *Brachionus plicatilis*

Estatus taxonòmic

El rotífer *Brachionus plicatilis* O.F. Müller 1786 (sinònims: *B. muelleri* Ehreberg 1834, *B. hepatotomus* Gosse 1851 i *B. orientalis* Rodewald 1937) pertany a la família Brachionidae, ordre Ploimida, classe Monogononta, filum Rotifera. La sistemàtica dels rotífers entra en nombrosos problemes ja que no queda clar quin és el concepte d'espècie que cal aplicar a aquests organismes (per a una àmplia discussió vegeu en Gómez 1996). Això ha fet que aquesta espècie haja estat revisada recentment per Segers (1995), i fruit d'aquest treball haja estat dividida en dues espècies: l'actual espècie *Brachionus plicatilis* que inclouria els antics morfotips L (de *large*), i l'espècie *Brachionus rotundiformis* que inclouria als antics morfotips S (de *small*). Així i tot, el mateix Segers (1995) reconeixia que possiblement més espècies podrien formar part del complex *Brachionus*

plicatilis, i treballs recents (Serra *et al.* 1998) recolzen la possibilitat de subdivisió en noves espècies.

En aquesta tesi s'ha treballat amb el *Brachionus plicatilis sensu stricto* (antics morfotips L). No obstant això, alguns dels detalls que a continuació es passen a descriure poden no correspondre exactament a l'espècie *B. plicatilis* sinó al complex d'espècies, que englobaria també al *B. rotundiformis*, ja que algunes vegades la literatura no ha reflectit amb la suficient claredat el morfotip de l'organisme estudiat. Aquest problema ha pogut trobar-se també a l'hora d'introduir, analitzar i discutir algunes de les parts que formen aquesta tesi.

Distribució i ecologia

El complex d'espècies del grup *B. plicatilis* ha estat considerat un grup de distribució cosmopolita que es troba a totes les regions biogeogràfiques a excepció de l'Antàrtida (Pejler 1977), encara que és més abundant a aigües epicontinentals subtropicals. *B. plicatilis* és un organisme planctònic que habita preferentment ambients atalassohalins –d'elevada alcalinitat– (Margalef 1955; Pejler 1974; Walker 1981), sent freqüent la seua presència en llacunes endorreiques (Margalef 1955), així com en llacunes litorals salabroses (Berzins 1960). Donada la seua facilitat dispersiva –fonamentalment a través dels ous de resistència– la seua presència en un determinat hàbitat depèn sobretot de la tolerància als factors ambientals i de la seua eficàcia sota distintes condicions ecològiques.

El grup ha estat observat sota amplis rangs per a la majoria dels paràmetres físico-químics, caracteritzant-se sobre tot com a eurihalí i politèrmic (Walker 1981). Suporta valors de salinitat d'entre 0'5 i 97 g/L (Ito 1956, 1960; Miracle *et al.* 1987), i variacions sobtades per a aquest paràmetre (Epp i Winston 1977). La tolerància a concentracions baixes d'oxigen (Walker 1981) indicada per les altes salinitats que és capaç de suportar ha estat corroborada a través d'experiències de laboratori (Espancia *et al.* 1989). Quant a temperatura, a la natura ha estat observat entre valors

que varien entre 5°C (Walker 1973) i 30°C (S. Lapesa, comunicació personal), i en laboratori arriba a tolerar els 40°C (Pascual i Yúfera 1983).

El medi intern de *B. plicatilis* segueix de prop les variacions salines del medi extern, si bé és sempre lleugerament hiperosmòtic respecte al medi circumdant. És per tant un organisme osmoconformador (Epp i Winston 1977), i si no suporta aigües amb una salinitat inferior a 0'5 g/L és perquè es provoca que la concentració salina del seu medi intern caiga per davall dels nivells mínims requerits per a un correcte funcionament metabòlic.

Etologia alimentària

B. plicatilis és un organisme filtrador que crea corrents per mig de la corona de cilis situada a la regió apical a través de les quals atrau les partícules de les que s'alimenta. És un organisme polífaq i poc selectiu que consumeix d'una gran varietat d'aliments: algues planctòniques verdes, marrons o roges, cianobacteris, llevats i bacteris (Ito i Iwai 1957; Ito 1960; Hirata i Mori 1967; Theilaker i McMaster 1971; Hirayama *et al.* 1973; Pourriot 1977; Hirata 1980; Yasuda i Taga 1980; Yúfera *et al.* 1983; Lubzens 1987; Vadstein *et al.* 1993). En canvi, és possible que realitzi una selecció per la grandària i per l'activitat de les partícules que captura (Chotiyaputta i Hirayama 1978; Hlawa i Heerkloss 1994; Hansen *et al.* 1997). La grandària màxima de les partícules que pot ingerir arriba als 28 µm (Hino i Hirano 1980) i és dependent de la grandària de la boca de l'animal, mentre que partícules inferiors als 2 µm no són atrapades per falta d'eficiència de captura en aquesta espècie de rotífer.

Descripció morfològica i anatòmica

Els rotífers són organismes pseudocelomats de mida microscòpica. Per la seua organització morfològica i anatòmica aquests animals són models reduïts de metazous complexos. Normalment no són majors que els protozous, però posseeixen una organografia animal quasi completa. Presenten una organització cel·lular fonamentalment sincítica (Clément 1977) i són de desenvolupament eutèlic, és a dir, tota l'activitat mitòtica té

lloc durant la embriogènesi i no hi ha regeneració cel·lular en l'organisme adult (Ruttner-Kolisko 1974; Barrows i Kokkonen 1985).

La morfologia i organització anatòmica interna dels rotífers ha estat revisada recentment en gran detall per Clément i Wurdak (1991) i Wallace i Snell (1991). El cos de la femella de *Brachionus plicatilis* és semitransparent i pot dividir-se en tres parts: una breu regió anterior o cap, un tronc llarg, i un apèndix posterior anomenat peu terminal.

A la zona apical, el més destacable és l'òrgan rotatori, format per una corona de cilis, amb funcions locomotores i de captura d'aliment. Aquesta corona ciliada típica de tots els rotífers és la que dóna nom al grup per la impressió que dóna de portar una roda que gira (rotífer, del llatí *rota* 'roda' i *ferre* 'portar'). Aquesta corona pot invaginar-se dins del tronc mitjançant l'acció d'un múscul retractor. A més de la corona, al cap es troben la boca i diversos òrgans sensorials (és visible l'ull cerebral, i destaca l'antena dorsal).

El tronc forma la major part de cos del rotífer. Està protegit per una closca escleroproteínica, o lorica, formada en *Brachionus* per dues plaques, una dorsal i l'altra ventral, que es solden lateralment. Totes dues presenten prolongacions i dentacions a les vores, així com ornamentacions externes amb valor taxonòmic. A la vora anterior de la placa dorsal són característiques 6 prolongacions agudes o espines d'aspecte i llargària variable, i a la vora anterior de la placa ventral de la lorica hi apareixen 4 lòbuls més o menys pronunciats que constitueixen la característica més clarament definitòria de l'espècie. La morfologia de la lorica pot estar subjecta a variació, i aquest caràcter s'ha emprat per establir formes taxonòmiques. La grandària dels rotífers es mesura habitualment per la llargària de la lorica, i en *Brachionus plicatilis* oscil·la típicament entre 125 i 315 µm (Walker 1981). Al tronc es troben també un parell de petites antenes sensorials laterals.

El peu és anellat, retràctil, de forma allargada, i acaba en dues prolongacions (dits), en cadascuna de les quals s'obre una glàndula

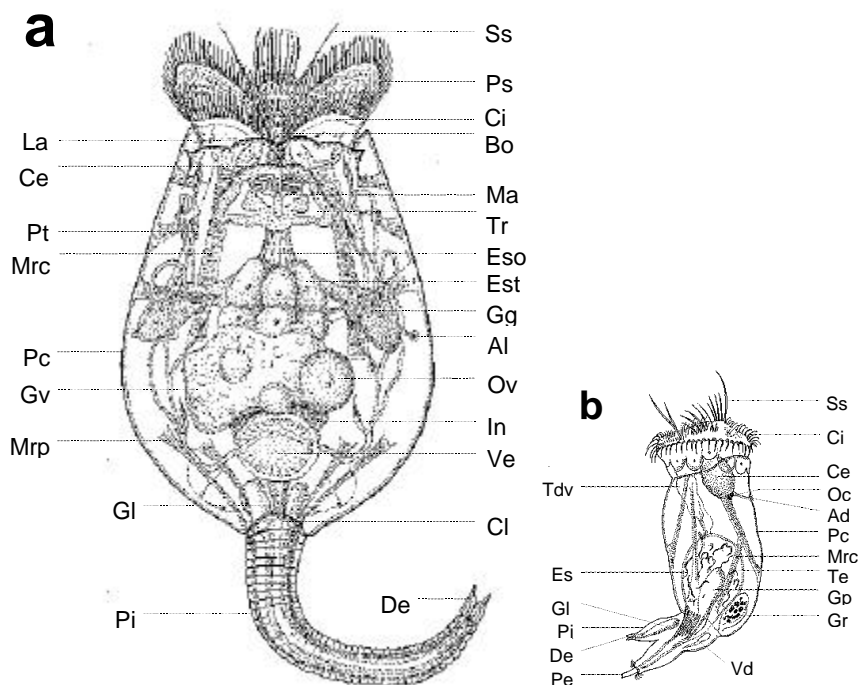


Figura A.1.1. Morfologia de *B. plicatilis*: a) femella, aspecte ventral, i b) mascle, aspecte lateral (figura cedida per A. Gómez, de Gómez 1996; figures a la seua vegada redibuixades i modificades a partir de Koste 1980 i Clément i Wurdak 1991). Ad, antena dorsal; Al, antena lateral; Bo, boca; Ce, cervell; Ci, cíngol; Cl, cloaca; De, dit; Es, espermatozous; Eso, esòfag; Est, estómac; Gg, glàndula gàstrica; Gl, glàndula pèdia; Gp, glàndula prostàtica; Gv, germovitel·lari; Gr, grànuls; In, intestí; La, lòbuls anteriors de la lorica; Ma, màstax; Mrc, múscul retractor de la corona; Mrp, múscul retractor del peu; Oc, ull cerebral; Ov, ovòcit en creixement; Pc, paret del cos; Pe, penis; Pi, peu; Ps, pseudotrocus; Pt, protonefridi; Ss, sedes sensorials; Tdv, tub digestiu vestigial; Te, testicle; Tr, trofi; Vd, vasos deferents; Ve, veixiga urinària.

(glàndula pèdia) que segrega una substància cimentant amb la que el rotífer pot fixar-se temporalment al substrat. Aquesta part del cos és la que dóna el nom de *Brachionus plicatilis* a l'espècie (del grec *brachiōn* 'braç' i del llatí *plicare* 'plegar'].

La Figura A.1.1 mostra l'organització anatòmica del *B. plicatilis*, la qual es passarà a descriure a continuació.

L'esquelet dels rotífers és perifèric, però no extracel·lular. La paret del cos és transparent i està formada per una cutícula, un tegument sincític i

un sistema de músculs subepidèrmics. La cutícula, que és extracel·lular, no té funcions esquelètiques (Clément i Wurdak 1991), i és sintetitzada pel citoplasma del tegument, sent de natura proteïno-polisacàrida (Clément 1969). El tegument posseeix una làmina intracitoplasmàtica de natura escleroproteínica que forma l'exoesquelet del rotífer, i on es produeixen les insercions musculars. La làmina consta de dues capes, la interna que és més prima, i una externa, més grossa i consistent. La capa interna, que està més desenrotllada en els individus joves, entra en regressió en els adults, on la capa externa es fa predominant (Clément i Wurdak 1991). En el gènere *Brachionus*, l'estructura d'aquesta làmina consisteix en la juxtaposició d'estructures tubulars verticals (Clément 1977). Bioquímicament, aquesta làmina està formada per dues proteïnes semblants a la queratina, unides entre si per enllaços disulfur (Bender i Kleinow 1988; Kleinow 1993). El gruix de la làmina intracitoplasmàtica varia en les diferents parts del cos i augmenta amb l'edat de l'animal. És especialment grossa en el tronc, on forma l'anomenada lorica, i s'aprima en el peu, especialment a les articulacions dels segments anulars que permeten la retracció telescòpica del mateix. A la part anterior de l'animal, la placa intracitoplasmàtica del tegument és molt tènue permetent d'aquesta manera la contracció de l'animal per invaginació d'aquesta part del tronc.

El tegument del cap presenta a més una ciliació característica, formada per dos anells de cilis concèntrics, que constitueixen l'aparell rotatori. En *Brachionus plicatilis* aquest aparell presenta un camp bucal ciliat ben desenrotllat, amb forma d'embut, en el vèrtex del qual es situa la boca. L'anell de cilis més intern ve delimitat per les vores supraorals del camp bucal, les quals s'estenen formant tres lòbuls proveïts de cirrus disposats en plomalls que constitueixen l'anomenat pseudotrocus. El pseudotrocus limita el camp bucal, excepte en la zona ventral on es situa la boca, i amb els seus moviments dirigeix les partícules alimentàries cap a aquesta. La vora del cap presenta cinc lòbuls poc marcats en els que s'insereix una banda ciliada o cingol –l'anell extern–, els cilis de la qual baten metacrònicament. El cingol i

el pseudotrocos, que sobresurt centralment, delimiten una zona nua denominada camp apical, i que en el gènere *Brachionus* és molt reduïda (Koste i Shiel 1987). En ella s'observen òrgans sensorials mecànics (sedes) i químics (fossetes vibràtils).

Al síncit del tegument es troben vinculats nombrosos òrgans glandulars, en particular les glàndules pèdies.

Musculatura esquelètica i musculatura visceral constitueixen els dos tipus existents en els rotífers. La musculatura visceral s'estén al llarg del tub digestiu i rodeja altres òrgans interns. Els músculs esquelètics controlen la forma del cos, el moviment, i el desplaçament espacial de l'animal. La musculatura esquelètica no està constituïda per masses contínues sinó per menuts músculs de fibra llisa o estriada orientats circular o longitudinalment i constituïts per una o dues cèl·lules (Clément i Amsellem 1989). La cavitat visceral està creuada per músculs longitudinals que s'insereixen en la paret del cos i formen dos grups: els músculs retractors cefàlics (dos parells: retractors dorsals i retractors centrals) i els retractors pèdics (un parell). Cada múscul està adaptat de forma molt precisa per a dur a terme una funció concreta en la conducta de l'organisme.

No existeix una coberta dermomuscular, ni endoteli peritoneal mesodèrmic. La cavitat corporal no és un celoma, sinó l'equivalent a un blastocel. Aquesta cavitat pseudocelomàtica es troba delimitada externament pel tegument i internament pels epitelis dels diferents sistemes d'òrgans. El pseudoceloma no conté cèl·lules ni col·lagen lliure (Clément i Wurdak 1991).

El sistema digestiu s'inicia amb la boca, que s'obre ventralment, en l'anomenat camp bucal, entre el cíngol i el pseudotrocos. El conducte bucal és ciliat i es troba separat de la faringe muscular per un vel tènue que impedeix el retrocés de l'aliment ingerit. En la cara ventral de la faringe, i allotjat en una invaginació del tub digestiu que forma una espècie de bossa blana o pap, es troba el màstax o aparell mastegador. Característic de tots els rotífers està constituït per un conjunt de peces dures quitinoses (vegeu

en Kleinow 1993) que es troben sempre en moviment gràcies a la presència d'una musculatura molt desenrotllada. El màstax inclou unes mandíbules translúcides, els trofi, que consten de set peces articulades entre elles, i que tenen com a funció mastegar el menjar. La variabilitat entre els trofi de diferents famílies, o fins i tot entre les espècies d'una mateixa família, els ha fet considerar com a elements taxonòmics de gran vàlua. *Brachionus plicatilis* posseeix un tipus de màstax poc especialitzat, el denominat malejat. Les parets de la cambra on es troba el màstax contenen glàndules salivals que produeixen secrecions que van a l'interior de la mateixa, així com sensors nerviosos. A la faringe la segueix un curt esòfag ciliat que desemboca en l'estómac. L'estómac és un sac ciliat constituït per un nombre constant de cèl·lules i rodejat d'una delicada malla de músculs longitudinals i circulars. Al seu interior desemboquen un parell de glàndules gàstriques (Clément 1977) que segreguen enzims per a la digestió, la qual és extracel·lular. Un intestí globós, curt, de parets sincítiques, fines i densament ciliades, segueix l'estómac, i a través de l'anús desemboca en una cloaca dorsal que s'obre en la base del peu, en la que també desemboquen l'oviducte i la veixiga (Beaumont i Cassier 1981). Un esfínter pilòric separa l'estómac de l'intestí.

L'*aparell excretor* és protonefridial i està constituït per dos conductes principals ramificats –cadascun amb una rama anterior i una posterior–, situats a cada banda del cos, els canals secundaris dels quals acaben en cèl·lules flamígeres que realitzen una funció filtradora; el gènere *Brachionus* presenta 4 cèl·lules terminals en cada conducte (Koste i Shiel 1987). Els conductes dels protonefridis desemboquen en una veixiga ventral, voluminosa en *Brachionus plicatilis*, que es contrau rítmicament i expulsa les excretes. Els protonefridis, a més d'eliminar les substàncies d'excreció, tenen un paper osmoregulador segons alguns autors (Clément i Wurdak [1991]; Wallace i Snell [1991]).

Els rotífers no presenten aparell circulatori ni respiratori; el fluid del pseudoceloma que banya els òrgans interns realitza aquestes funcions.

El *sistema nerviós*, a pesar de la seua simplicitat, conté més d'un 10% del total de les cèl·lules del rotífer (Clément i Wurdak 1991). Una massa més o menys bilobulada, el gangli cerebral o cervell, que es situa en posició dorsal respecte del màstax, constitueix la part central del sistema nerviós. Del cervell surten un parell de nervis faringis que innerven la paret del màstax, formant un plexe nerviós en el que destaca el gangli del màstax; i un parell de nervis longitudinals que arriben fins el peu i presenten nombrosos ganglis en els seu trajecte (Wallace i Snell 1991). Els músculs i òrgans sensorials de la regió apical es troben innervats per nervis que surten directament del cervell. A més, és notable la clara separació entre elements sensorials i motors.

B. plicatilis presenta diversos tipus de *receptors sensorials* (mecanoreceptors, quimiorceptors i fotoreceptors). Entre els òrgans sensorials cal destacar unes protuberàncies dotades de sedes tàctils denominades antenes. *Brachionus* posseeix una antena dorsal, situada al cap, entre les espines mitges dorsals, i dues antenes laterals en la part mitja anterior de la lorica. La taca ocular o ull cerebral, que apareix en posició anterodorsal, i que presenta una pigmentació rogenca (Clément *et al.* 1983), és una altra estructura sensorial important. La capacitat del sistema nerviós de *B. plicatilis* per a coordinar reaccions o respostes de tipus fototàctic i geotàctic ha estat descrit per Ito i Iwai (1957). A més, existeixen nombrosos quimiorceptors i sensors tàctils situats majoritàriament al camp apical.

A l'*aparell reproductor* o germovitel·lari existeix una clara dissociació entre la funció germinativa i la vitel·logènica. La gònada és bilobulada, amb una porció ovàrica i l'altra vitel·lògena, ambdues envoltades per una membrana. Així, l'aparell reproductor de la femella consta de tres parts, el vitel·lari, l'ovari, i la capa fol·licular (Gilbert 1983a; Clément i Wurdak 1991). El vitel·lari produeix el vitel i és la major glàndula dels rotífers. És sincític i conté un nombre fix de nuclis poliploides grans. Els productes del vitel·lari passen a l'ovòcit en desenrotllament mitjançant ponts citoplasmàtics (Clément i Wurdak 1991). L'ovari o germari conte els ovòcits, el nombre dels quals és

fix des del naixement. Els ovòcits maduren seqüencialment durant la vida de l'animal i van separant-se de l'ovari, abans de passar a l'exterior. La fina capa fol·licular rodeja tot l'aparell i es prolonga en un oviducte, que acaba en la cloaca. En les femelles de *Brachionus plicatilis* existeixen a més glàndules sexuals accessòries que segreguen un material que adhereix l'ou al cos de la mare després de ser expulsat a l'exterior (Sudzuki 1957).

El *dimorfisme sexual* en *Brachionus plicatilis*, igual que en molts altres rotífers monogononts, és notable (Ricci i Melone 1998). El mascle és un organisme de vida efímera (King i Miracle 1980), de dimensions reduïdes (la seua longitud varia entre un terç i un quart de la longitud de la femella, i no creix després del naixement), sexualment madur només nàixer (Ricci i Melone 1998), i molt actiu (Epp i Lewis 1979). La seua forma és cònica, menys oblonga que la de la femella, és haploide a diferència d'aquestes (Jones i Gilbert 1976), i la seua organització està molt simplificada. Manca de lorica, però l'aparell rotatori està ben desenrotllat, amb un cingol ben desenvolupat que presenta dos cercles de cilis mòbils, i amb funció locomotora. El pseudotrocus, en canvi, està menys desenrotllat que el de la femella, i no té camp bucal (Clément i Wurdak 1991). En el camp apical sols hi han unes sedes sensorials. En la part posterior del cos s'observa un peu molt curt que es troba desplaçat per un voluminós penis situat en posició terminal. Aquest aparell copulador és retràctil i presenta cilis sensorials. El peu té dos dits i glàndules pèdies. El mascle manca de boca i no s'alimenta durant la seua breu existència (Epp i Lewis 1979), així, el tub digestiu del mascle està atrofiat, desproveït de cloaca i anus, trobant-se la cavitat del cos quasi completament ocupada per un gran testicle amb un espermiducte ciliat que es troba flanquejat per dues masses glandulars (glàndules prostàtiques) i que desemboca en un gonòpor situat en l'extremitat del penis (Gilbert 1983b). En el testicle existeixen dos tipus cel·lulars: els espermatozous i un tipus de cèl·lules que formen bastons (cèl·lules bastonoides). Els espermatozous són mòbils, flagel·lats, extremadament prims i llargs, i es troben recorreguts al llarg de tota la seua longitud per una membrana

ondulant (Melone i Ferraguti 1994). Curiosament, la posició del flagel és anterior al nucli i el desplaçament dels espermatozous es realitza d'aquesta manera amb el flagel per davant. En *B. plicatilis* el testicle presenta tan sols uns 30 espermatozous (Snell i Hoff 1987), una quantitat aparentment baixa d'espermatozous, però habitualment suficient per a fecundar a totes les femelles míctiques jóvens que un mascle pot trobar al llarg de la seua vida en condicions normals de densitat poblacional (Gómez i Serra 1996). Les cèl·lules bastonoides són immòbils, anucleades i sense flagel. Sembla que són estructures derivades de cèl·lules germinals atípiques (Clément 1977; Gilbert 1983b) i no una especial d'espermàtides tal i com es va pensar en un principi. Es suposa que la seua funció és facilitar la inseminació, que es realitza per impregnació hipodèrmica (Aloia i Moretti 1973), ja que són els primers elements injectats pel mascle durant la còpula (Clément i Wurdak 1991). El mascle posseeix aparell excretor i un cervell amb l'ull cerebral.

A.1.2. Detalls sobre el Parc Natural del Prat de Cabanes-Torreblanca i la Poza Sur

El Parc Natural del Prat de Cabanes-Torreblanca s'integra dins de la xarxa d'espais naturals de la Comunitat Valenciana. Va ser declarat, en primer lloc, Paratge Natural de la Comunitat Valenciana segons Decret 188/1988 de 12 de desembre (DOGV núm. 990 de 24 de gener de 1989) de la Generalitat Valenciana. La Llei 11/1994 d'espais naturals protegits de la Comunitat Valenciana va perfilar la denominació definitiva de tots ells així com va assentar les bases per a futurs projectes. És de destacar també que des del 1989, el Prat està inclòs en l'acord de Ramsar (Convenció sobre zones humides d'importància internacional) com a zona humida d'especial importància com a hàbitat per a les aus aquàtiques.

El Prat de Cabanes-Torreblanca –també conegut com Prat d'Albalat dels Ànecs o Estanys d'Albalat i Miravet, entre d'altres– queda enclavat dins dels termes municipals d'aquestes dues poblacions que li donen nom –Cabanes i Torreblanca, al nord de la província de Castelló (Figura A.1.2)–,

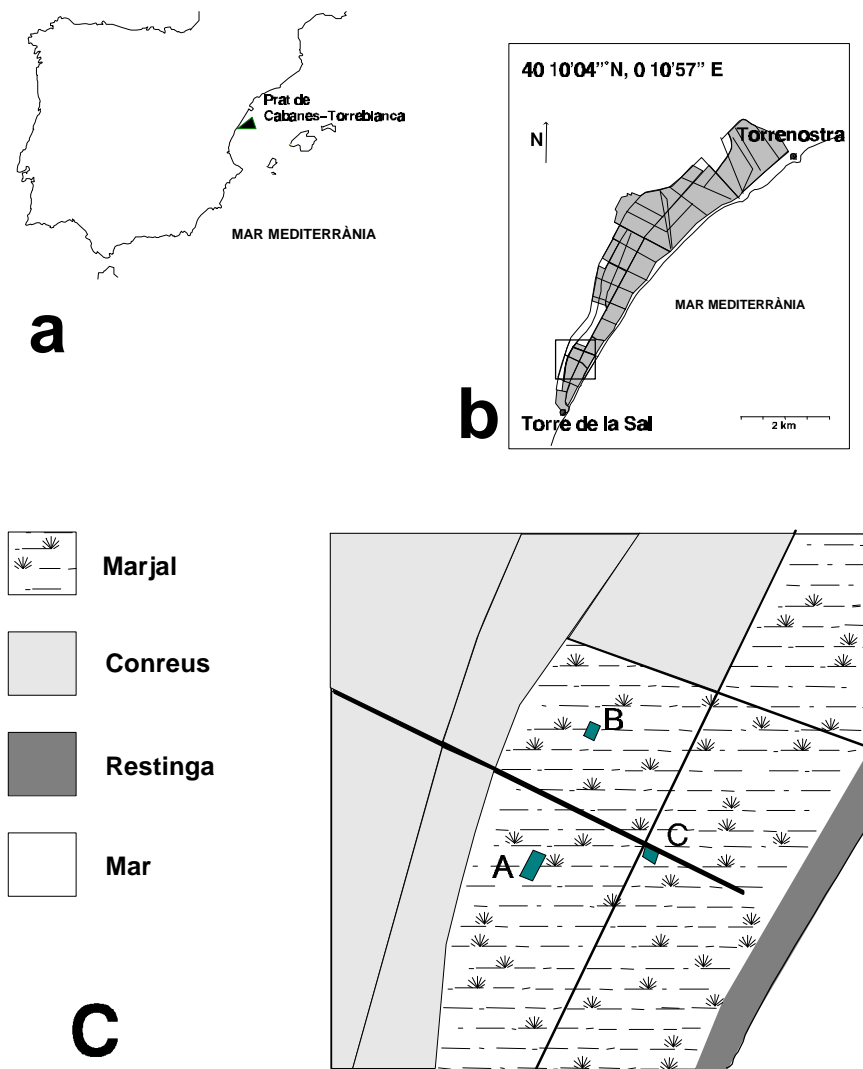


Figura A.1.2. Localització del Prat de Cabanes-Torreblanca i de la *Poza Sur*. a) Localització del Prat de Cabanes-Torreblanca en la Península Ibèrica. b) Extensió de la zona humida (entramat). c) Requadre de (b) ampliat amb indicació en detall del punt de mostreig i llocs pròxims on s'ha detectat la presència de *B. plicatilis* (A, *Poza Sur*, punt de mostreig habitual; B, *Poza Norte*; C, *Canal Central*). Les línies contínues indiquen sèquies. (Figura cedida per A. Gómez, modificada a partir de Gómez 1996.)

si bé per la seua localització es situa a la plana costanera que uneix els nuclis de població de Torreblanca i Orpesa, una plana aquesta que queda limitada cap a l'interior pels contraforts muntanyosos de les serres d'Irta (al nord) i de les Santes (al sud).

Història geològica i característiques actuals

Aquesta estreta franja protegida de marjal pantanosa, pegada al mar, i formada per dipòsits d'origen quaternari ocupa una extensió de 821'8 hectàrees. Aquesta zona humida era una antiga albufera, comunicada amb el mar, i de major extensió que l'actual zona de marjal. L'extensió del Prat a mitjans del segle XIX era d'unes 3.100 hectàrees, i probablement, en temps més antics, ocupava una extensió d'uns 20 km de costa (actualment només 8), i anava des de la rambla de les Coves fins el penyal d'Orpesa. Actualment, el con al·luvial de la rambla del Xinxilla separa l'Albufera d'Orpesa del Prat de Cabanes-Torreblanca, mentre que en temps passats deuriem formar part d'una mateixa unitat (Rosselló 1993). Huí en dia, el paisatge característic del Prat de Cabanes-Torreblanca és el d'una plana litoral separada del mar per un cordó o restinga de graves i còdols, amb algunes zones de dunes arenoses (Sanjaume *et al.* 1990). La formació del cordó de graves i còdols es va veure accelerat pels aportaments de les rambles de les Coves i del Xinxilla, i entre els segles XVII i XVIII es va produir el tancament definitiu al mar. A partir d'aquest moment comença un procés natural de terraplenament, que confereix al Prat les característiques de zona humida que huí presenta. No obstant això, segons ha quedat constatat a través de datacions de C¹⁴ i registres pol·línics, aquest paratge té una antiguitat aproximada de 6.200 anys (Menéndez Amor i Florschütz 1961a, b). El terraplenament de la marjal es realitza per sediments de caràcter al·luvial (acumulacions de còdols calcaris amb potents intercalacions argiloses) procedents dels accidents orogràfics circumdants. Aquest terraplenament també ha estat accelerat recentment com a resultat dels usos agrícoles i processos de dessecació artificial als que fins fa poc va estar sotmès el Prat, i que amb la construcció de sèquies, canals, ... encara

drenen aquest paratge. Fruit de les deposicions de sediments deltaics i costers del quaternari, a la marjal s'acumula un dipòsit de torba amb un espessor de fins 4'5 metres. Aquesta torba s'extrau des de mitjanies del segle XIX, però no va ser fins als finals de la dècada dels 1950 que l'extracció es va produir de manera industrial, sent aquesta, junt amb la ramaderia, les pràctiques productives més habituals dins del Prat. Actualment, a la zona nord del Parc, més de 60 hectàrees han estat transformades com a conseqüència d'aquesta activitat minera.

El Prat de Cabanes-Torreblanca és una zona deprimida en la que l'estat de terraplenament fa que presente una làmina d'aigua –normalment salada– permanent en alguns llocs i estacional en altres. La zona de les torberes, com a resultat de l'extracció de la torba, és la que presenta el major espessor en la columna d'aigua. La inundació periòdica de determinades parts de la marjal és produeix com a conseqüència de les variacions en el nivell freàtic, que pot arribar a la superfície. El Prat no rep cap aportament fluvial de règim continu, i així, l'aigua prové principalment de precipitacions, d'ullals d'aigua dolça (que contribueixen al manteniment de zones inundades permanents; Rosselló 1993), i de la intrusió d'aigua marina, bé per infiltració, bé directament sobre la restinga en èpoques de temporal, o bé a través de les boques dels mateixos canals de desguàs.

Vegetació

El cromatisme de l'espai ve dominat per les tonalitats verd-obscuras fruit de les abundants masses vegetals formades per un pasturall-joncar que destaca sobre un substrat de llims grisos i torbes estacionalment inundat. No obstant això, tres són els tipus de comunitats vegetals que es donen al Parc a causa de les característiques d'aquest: la dels saladers, la pròpia del cordó litoral, i l'aquàtica i palustre.

La vegetació típica de saladar ocupa sols amb elevada salinitat i estacionalment entollats. Està representada per una sèrie de plantes amb diferents estratègies per acumular o excretar els excessos de sals. Són típiques espècies com les cirialeres (*Salicornia ramosissima*, *Sarcocornia*

fruticosa i *Arthrocnemum macrostachyum*), *Puccinellia festuciformis*, i el jonc (*Juncus subulatus*).

Al cordó litoral són típiques les plantes que creixen sobre l'arena com l'*Euphorbia paralias*, l'agropir (*Elymus farctus*), el borro marí (*Ammophila arenaria*), l'alfals marí (*Medicago marina*), la melera (*Ononis natrix*), el rave marí (*Cakile maritima*), la campaneta de mar (*Calystegia soldanella*) o l'*Otanthus maritimus*. O espècies que creixen entre els còdols i graves, en zones on s'acumula la matèria orgànica, com el cascall marí (*Glaucium flavum*) o el fenoll marí (*Crithmum maritimum*).

La comunitat vegetal aquàtica la constitueixen diferents formacions de plantes. És la llentilla d'aigua (*Lemna gibba*) l'espècie més característica dins de la vegetació flotant, i típica també una altra espècie similar, el pa de granota (*Lemna trisulca*). Més variació presenten les formacions de plantes aquàtiques que arrelen en el fons i presenten la major part submergida a excepció de les fulles superiors i òrgans sexuals. A la comunitat d'herbassars subaquàtics d'aigües dolces, poc profundes, i que arrelen en el fons, es troben espècies com *Potamogeton nodosus*, *P. pectinatus*, *P. natans*, *P. crispus* i *Ceratophyllum submersum*. De zones més pròximes al mar, permanentment inundades, i aigües salobres és característica la *Ruppia maritima*. La vegetació palustre la componen plantes semiaquàtiques, amb l'arrel i la base de la tija submergides. Són típiques d'aquestes formacions els canyissars on destaca el senill (*Phragmites australis* i *P. maximus*), la boga (*Typha angustifolia*) i el jonc d'estany (*Scirpus lacustris*). També són interessants els mansegars, que ocupen els mateixos ecotops que els canyissars, i que com a espècie més característica presenten la mansega (*Cladium mariscus*). Finalment, els joncars són les comunitats que ocupen les zones més salabroses i amb major període d'inundació. En aquestes formacions són típics el jonc (*Scirpus compactus*), el jonc marí (*Juncus maritimus*), el donzell marí (*Artemisia coerulescens*) o el plantatge de platja (*Plantago crassifolia*).

A banda, són de destacar algunes espècies florístiques que resulten interessants per la seua distribució molt localitzada dins de la Comunitat Valenciana. Aquestes espècies són el ginebre de mar (*Juniperus oxycedrus* subsp. *macrocarpa*), l'*Aristolochia clematitis*, l'ensopegall (*Limonium angustebracteatum*) o fins i tot endemismes exclusivament valencians com el *Thalictrum maritimum*.

Fauna

Entre les aus nidificants, destaca la carregada (*Glareola pratincola*), una au escassa i amenaçada que presenta a aquest paratge la major colònia de la Comunitat Valenciana; interessants són també el arpellot cendrós (*Circus pygargus*), la xitxarra coronada (*Acrocephalus melanopogon*), que presenta al Parc una de les majors poblacions ibèriques, la camallonga (*Himantopus himantopus*), el gomet (*Ixobrychus minutus*), la mongeta (*Sterna albifrons*), el corriol camanegre (*Charadrius alexandrinus*), el sivert (*Netta rufina*) o la fotja comuna (*Fulica atra*). Entre les aus que hivernen destaca la presència habitual del corb marí gros (*Phalacrocorax carbo*), l'arpellot de marjal (*Circus aeruginosus*), l'aligot comú (*Buteo buteo*), el blauet (*Alcedo atthis*) o el teixidor (*Remiz pendulinus*). A banda, és possible observar altres aus que visiten el Prat en les seues rutes migratòries com el roncadell (*Anas querquedula*), l'àguila pescadora (*Pandion haliaetus*), el pigre gris (*Pluvialis squatarola*) o el coliblanca gris (*Oenanthe oenanthe*), entre d'altres.

Als canals i sèquies de desguàs són habituals peixos com el llobarro (*Dicentrarchus labrax*), la llisa (*Liza aurata*), o el gòbit tacat (*Pomatochistus microps*). Entre els crustacis també són habituals el carranc roig americà (*Procambarus clarkii*), o un altre endemisme com la gambeta (*Paleomonetes zariquieyi*). Als canals amb menor salinitat, així com a les basses originades per l'extracció de la torba, destaquen altres dues espècies de peixos endèmiques: el fartet (*Aphanius iberus*) i el samaruc (*Valencia hispanica*).

Entre els mamífers és poden mencionar la rata d'aigua (*Arvicola sapidus*), el conill (*Oryctolagus cuniculus*) i la mostela (*Mustela nivalis*). Altres espècies animals que es poden trobar són la tortuga d'aigua o

d'estany (*Emys orbicularis*) i la serp d'aigua (*Natrix maura*) entre els rèptils i la granota verda o comuna (*Rana perezii*) entre els amfibis.

Per últim, a les diferents masses d'aigua, tant estacionals com permanents, és fàcil trobar tota classe de macro i microinvertebrats aquàtics (amfípodes, ostràcodes, coríxids, rotífers, etc.).

Punt de mostreig – La Poza Sur

La Poza Sur (vegeu la Figura A.1.2), denominat així després dels treballs de Gómez *et al.* (1995) i Gómez (1996), és un toll d'aigua semipermanent. Es situa al sud del Parc Natural del Prat de Cabanes-Torreblanca, i és on s'han dut a terme els treballs de camp presentats en aquesta tesi. L'origen d'aquest toll és humà, i és el resultat d'excavacions realitzades en el llit de la marjal amb finalitats cinegètiques. La terra extreta per a formar aquest bassal s'acumula a les vores, formant un dic que protegeix l'interior de l'acció del vent. Té forma aproximadament rectangular i les seues dimensions són d'uns 30 m de llarg per uns 7 d'amplada. La fondària varia segons el nivell d'aigua i pot arribar fins a 1'5 m quan és completament ple. El procés habitual d'ompliment del toll comença amb les primeres pluges de la tardor, mentre que a l'estiu, amb la baixada del nivell freàtic, es sol assecar per complet. Presenta per tant un elevat nivell d'heterogeneïtat espacial i temporal, que es reflexa també en la físico-química i paràmetres limnològics del lloc. Durant el període d'estudi d'aquesta tesi (1996/1998), els valors de salinitat van variar entre ~2 i ~50 g/L, observant-se habitualment una estratificació vertical en hivern, amb variacions de fins a 30 g/L entre l'aigua de la superfície (més dolça) i la del fons (més salada). Els valors de temperatura van oscil·lar entre 9 i 30°C, també amb variacions verticals quan apareixia l'estratificació, amb un gradient de més de 10°C (més calent en el fons). Els valors per al pH van oscil·lar entre 6'2 i 9'11, sent habitualment superior a 7'0, i amb diferències sempre menors d'1 grau de pH entre la superfície i el fons. Els valors per a l'oxigen van variar entre 3'1 i 25'7 mg/L, també amb fortes diferències entre els valors superficials i els del fons quan s'observava l'estratificació. Gómez (1996) encara ha donat alguns

valors més extrems per a alguns d'aquests paràmetres en aquest mateix lloc.

En les proximitats de la *Poza Sur* hi ha altres tolls o canals on també s'ha detectat la presència del rotífer *B. plicatilis* (vegeu la Figura A.1.2) i que han estat objecte d'altres estudis (vegeu, p.ex., Gómez 1996).

A.2 | Estratègia òptima per a la maximització de la producció d'ous de resistència: edat de maduració i llindar de fertilització

En aquest apèndix s'analitza el cas del llindar per a l'edat de fertilització i de l'edat de maduració que maximitza la producció d'ous de resistència per a una població de rotífers. Cal fer notar, no obstant, que l'evolució per selecció natural no té per què maximitzar eixa producció, i en general no ho farà, com s'ha demostrat al Capítol 5.

Al Capítol 5 s'ha demostrat que la màxima producció d'ous de resistència es dona quan $T = M$ (T : llindar per a l'edat de fertilització; M : edat de la maduresa). No obstant això, també s'ha vist que la teoria de Fisher ([1930] 1958) aplicada al cas dels rotífers prediu que T pot ser menor que M , i quan es parametriza el model, prediu que $T \ll M$ (vegeu al Capítol 5), un resultat aquest que també està d'acord amb les dades obtingudes en poblacions de laboratori.

La possibilitat de la maximització de la producció d'ous de resistència en la població (fertilització fins a l'edat de la maduresa), només seria d'esperar si a les poblacions de rotífers no operaren els mecanismes de selecció dependent de freqüències que sobre la proporció sexual imposa la panmíxia, combinada amb la variació genètica. Només si, per exemple, les poblacions estigueren formades per clons genèticament uniformes, o si l'aparellament es produïra entre individus amb el mateix genotip per a la proporció sexual, es podria donar la suspensió de la selecció dependent de freqüències. En aquesta situació, el resultat seria llavors una població dominada per femelles míctiques productores d'ous de resistència durant la fase sexual, i en la qual el nombre de femelles míctiques productores de

mascles seria baix però suficient com per a produir un nombre de mascles capaç d'assegurar la fertilització del màxim nombre de femelles míctiques.

Sota la suposició de l'existència d'una població monomòrfica com la descrita, és possible estudiar la relació entre la producció d'ous de resistència i els valors combinats de T i M . En tal població s'acomplirà la suspensió de la selecció dependent de freqüències i per tant es seleccionarà $T = M$, que és la condició que maximitza la producció d'ous de resistència (vegeu al Capítol 5). Aleshores, un allargament en M portaria associat un T major, i caldria preguntar-se si eixe allargament causaria que el nombre de femelles míctiques fertilitzades i la producció d'ous de resistència tendiren a créixer també.

La Figura A.2.1 mostra els resultats de resoldre numèricament el model desenrotllat al Capítol 5, sota les condicions suposades en els paràgrafs anteriors, i utilitzant valors realistes per a la resta de paràmetres en el model.

A la Figura A.2.1 es comprova que, per a qualsevol valor d' M , quan major siga el valor de T , major és el nombre de femelles míctiques productores d'ous de resistència (F_r) i per tant la producció d'ous de resistència, sent $T = M$ el valor que en qualsevol cas maximitza la producció. Aquest és un resultat que ja s'havia establert analíticament al Capítol 5. La novetat que mostra la Figura A.2.1 radica en que indica l'existència d'un valor per a l'edat de la maduresa (M) que maximitza la producció d'ous de resistència.

Aquest valor òptim per a l'edat de maduració ve determinat pels efectes que aquesta edat té sobre F_r (vegeu a la Figura 5.1 el diagrama de flux que esquematitza la fase sexual del cicle reproductiu dels rotífers monogononts). Entre els costos comunament acceptats per a la demora de la maduresa estan la prolongació del temps de generació, i una pèrdua de l'èxit reproductor (menor vida reproductiva). Per contra, un avantatge habitualment acceptat per a una demora en la maduresa és una major fecunditat específica de l'edat, ja que una maduració més tardana deixa

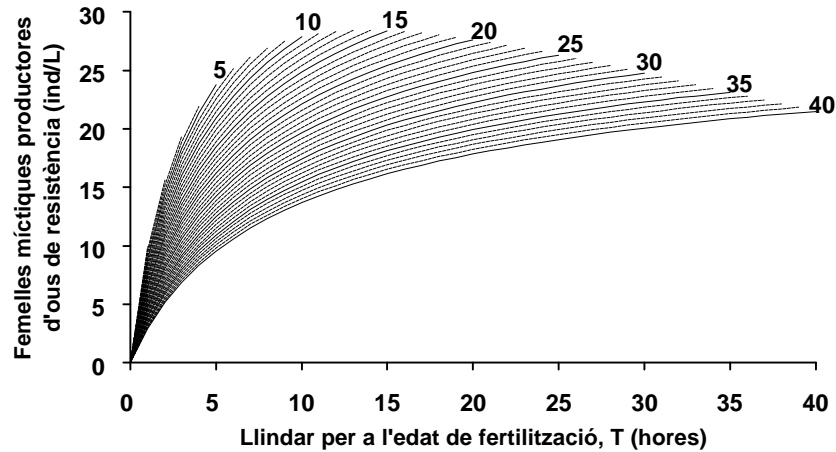


Figura A.2.1. Efecte combinat del llindar per a l'edat de fertilització (T) i de l'edat de maduresa (M) sobre el nombre de femelles míciques productores d'ous de resistència (F_r). Les corbes indiquen el nombre de femelles míciques productores d'ous de resistència en relació al llindar per a l'edat de fertilització. Cada corba resulta de la suposició d'una edat diferent a la qual s'arriba a la maduresa. Aquestes edats (expressades en hores) es mostren a la ma de dalt de les corbes. Els valors per als paràmetres van ser: $B = 1$ individu $L^{-1} h^{-1}$, $\mu = 0'4 d^{-1}$, $e = 0'04 L d^{-1} mascle^{-1}$, $\mu_h = 0'7 d^{-1}$ i $m = 1'5$ mascle femella $^{-1} d^{-1}$.

temps a una fase de creixement somàtic en la que s'arriba a una major grandària corporal i així a una major fecunditat (Sibly i Calow 1986). A més a més, en el cas de les femelles míciques dels rotífers, una demora en la maduresa reporta un increment del període de fertilització. En aquest model no s'ha tingut en compte l'avantatge comunament acceptat per a la maduresa primerenca dels curts terminis de generació, ja que els ous de resistència passen normalment per un període de quiescència. Ni tampoc s'ha tingut en compte el cost habitualment descrit per a la maduresa primerenca d'una menor fecunditat específica de l'edat. Degut a aquesta última apreciació, la Figura A.2.1 no pot ser utilitzada per a establir quina és l'edat òptima de maduració, un problema que queda fora del focus d'aquest treball. No obstant això, la màxima densitat de femelles míciques productores d'ous de resistència (vegeu de nou la Figura 5.1) pot ser entesa com el resultat de dos processos: primer, una maduració primerenca

provoca que un major nombre de femelles arribe a la maduresa; segon, una maduració primerenca disminueix el temps d'exposició a la fertilització, i per tant provoca que s'arribe a una menor densitat de femelles míctiques productores d'ous de resistència. Aquest fet s'observa clarament a la Figura A.2.1, on apareix que 14 hores és el temps òptim per a l'edat de maduració per a una població amb les característiques que s'han descrit.

Finalment cal dir que una població amb les característiques exposades (monomòrfica per al llindar en l'edat de fertilització, amb aparellament intraclònic, i baixa taxa de mutació) no és probable que existisca. La fase partenogenètica implica estretes relacions de parentesc entre gran nombre d'individus en la població. Durant aquesta fase, en la que els trets relacionats amb la reproducció sexual no s'expressen, els portadors d'un genotip per a l'edat de la maduresa poden incrementar el seu nombre simplement per "deriva clonal", que per estocasticitat demogràfica podria eliminar genotips i produir una població monomòrfica. A pesar d'això, degut als curts temps de generació i elevades grandàries poblacionals, és d'esperar que la mutació produísca variabilitat genètica (King 1980; Ruttner-Kolisko 1989), i que els fenòmens d'estocasticitat demogràfica no conduïsqen al monomorfisme. Així, és realista suposar que sorgisca variació per al llindar en l'edat de fertilització en qualsevol població de rotífers.

El valor d'aquest apèndix no és per tant demostrar com evolucionaran T i M en la generalitat de poblacions, ja que aquest és un model de condicions restrictives, i per tant molt infreqüents. Sinó que el seu principal valor és que demostra que l'increment en l'edat de fertilització (a través de l'increment en l'edat de la maduresa) no continuarà tenint avantatges indefinidament, és més, l'edat a la que s'arriba a la maduresa hauria de ser relativament primerenca, ja que molt aviat apareixerien els desavantatges associats a la maduresa tardana.

GLOSSARI

El següent glossari recull les definicions d'aquells termes emprats al llarg d'aquesta tesi i que s'ha considerat poden resultar més estranys o desconeguts al lector, per ser molt específics o d'ús restringit. L'accepció, o accepcions, que es faciliten per a cada terme són les que corresponen als sentits amb que s'han utilitzat aquest terme en el context d'aquesta tesi, i així, pot haver altres accepcions que no s'han indicat. Alguns termes s'han definit de nou, i altres han estat recollits, adaptats o modificats a partir diverses fonts. (**Abreviatures:** adj., adjectiu; ANAT, anatomia; ANIM, animal; BIOL, biologia; BIOQ, bioquímica; CIT, citologia; dim., diminutiu; ECOL, ecologia; EMBR, embriologia; ENTOM, entomologia; f., femení; GEN, genètica; GEOMORF, geomorfologia; gr., grec; ll., llatí; m., masculí; MAT, matemàtica; pl., plural; v.tr., verb transitiu; ZOOL, zoologia.)

Àfids [del gr. *aphís, aphídos* 'pugó'] m. ENTOM pl. Família d'insectes homòpters fitòfags el representant més conegut de la qual és el pugó.

Al·lel [del gr. *allelon* 'recíproc'] m. GEN Cadascuna de les formes alternatives que pot presentar un gen que ocupa el mateix lloc en un cromosoma determinat o en dos cromosomes homòlegs, i que expressa diferentment un mateix caràcter.

Albufera [de l'àrab *al-buhaira* 'estany', dim. de *bahr* 'mar'] f. GEOMORF Llacuna d'aigua salabrosa o salada separada del mar per un cordó litoral.

Algorisme [del gentilici *al-hwarizmi*, sobrenom del matemàtic iranià arabitzat Muhammad ibn Musà (segle IX), natural de Coràsmia (*hwarizmi*), introductor de l'àlgebra a l'Europa medieval amb les seues traduccions] m. LÒGICA /MAT Procediment de càlcul que consisteix a acomplir un seguit ordenat i finit d'instruccions que condueix, un cop especificades les dades, a la solució que el problema genèric en qüestió té per a les dades considerades.

Ameiosi [de *a-* i *meios*] f. GEN Meiosi atípica en què no hi ha una reducció del nombre de cromosomes, com en la partenogènesi.

Ameiòtic adj. GEN Relatiu o pertanyent a la ameiiosi.

Amíctic [del gr. *a-* 'sense' i *miktos* 'mesclat'] adj. S'aplica als ous que no poden ser fertilitzats i que es desenrotllen partenogenèticament, donant lloc a femelles; s'aplica també a les femelles productores de tals ous.

Assignació reproductiva Part dels recursos disponibles que es dediquen a la reproducció a expenses del propi creixement continuat o supervivència.

Assignació sexual Repartiment que es fa dels recursos destinats a la reproducció entre funció masculina i funció femenina. La **raó d'assignació sexual** en el cas dels rotífers és calculada dividint el nombre de femelles míctiques productores de mascles pel nombre total de femelles míctiques (productores de mascles i productores d'ous de resistència).

Atalassohalí [del gr. *a* 'no', *thalassa* 'mar' i *halinos* 'salat'] Aigües salades d'origen no marí. Masses d'aigua salada continentals.

Blastocel [del gr. *blastos* 'rovell de l'ou' i *koilos* 'fofo, tou'] m. EMBR Cavitat formada a l'interior de la blàstula, anomenada també cavitat de segmentació. Cavitat central d'una blàstula, formada en un estadi primari de la segmentació d'un ou.

Blàstula [del ll. dim. del gr. *blastos* 'rovell de l'ou'] Esfera cel·lular fofa, generalment amb una capa espessa com a paret, formada per divisió del zigot. f. EMBR Fase del desenvolupament embrionari compresa entre la fi del període de segmentació i l'inici de la gastrulació.

Cecidòmids m. ENTOM pl. Família de dípters nematòcers integrada per individus de petites dimensions amb el cap petit, globular i lleugerament aplatat, amb moltes espècies productores de cecidis o gales.

Celoma [del gr. *koilōma* 'fofo, tou'] m. EMBR Cavitat corporal secundària que s'estén per complet dins de la mesoderma.

Cianobacteris [de *ciano-* i *bacteri*] m. BOTÀNICA Microorganisme de la classe de les esquizofícies. Classe de microorganismes procariòtics d'organització semblant a la dels bacteris. Entre els quatre ordres coneguts es destaquen el de les croococccals i el de les hormogonals.

Cili [del ll. *cilium* 'parpella'] m. BIOL Cadascun dels pèls o els apèndixs filiformes que en conjunt formen una franja marginal. CIT Prolongació citoplasmàtica de forma cilíndrica acuminada que emergeix de la superfície de moltes cèl·lules.

Cíngol [del ll. *cingulum* 'cinturó'] Qualsevol estructura que és com un cinturó; la banda ciliada externa de la corona dels rotífers.

Cinípids m. ENTOM pl. Família d'insectes himenòpters de petites dimensions i de colors poc vistents, molts dels quals són productors de cecidis.

Citoplasma [del gr. *kytos* 'fofo, tou' i *plasma* 'motle'] m. BIOL Constituent fonamental de la cèl·lula, delimitat per la membrana plasmàtica i la membrana nuclear, on van inclosos tots els restants elements cel·lulars.

Cladòcers m. ZOOLOG pl. Grup de crustacis branquiòpodes que posseeixen una closca formada per dues valves de la qual surt només el cap i que comprèn la puça d'aigua.

Cloaca [del ll. *cloaca*] Cambra comuna a la que s'obren els canals urinari, genital i intestinal de vertebrats, excepte en la majoria dels mamífers; extrem posterior del tracte intestinal de certs invertebrats.

Clon [del gr. *klon*, *klonós* 'brot, plançó'] m. BIOL Conjunt d'organismes originats per multiplicació asexual a partir d'un de sol.

Clonal [de *clon*] adj. BIOL Relatiu o pertanyent a un clon.

Cohort [del ll. *cohors* 'cercat'] Grup d'individus d'una mateixa espècie nascuts dins d'un mateix interval de temps molt curt.

Col·lagen [del gr. *kolla* 'cola' i *genos* 'descendència'] Denominació genèrica d'una família de proteïnes que tenen un alt contingut d'hidroxiprolina, que contenen hidroxilisina però manquen de cisteïna, cistina i triptòfan; escleroproteïna que es troba com a constituent principal de les fibres de teixit connectiu blanc i de la part orgànica de l'os, denominant-se oseïna, també d'algunes escames de peixos.

Conespecífic Que pertany a la mateixa espècie.

Cutícula [del ll. *cuticula*, dim. de *cutis* 'pell'] Pell externa o pel·lícula; epidermis, especialment quan és impermeable a l'aigua; capa complexa, impermeable i resistent, que es diposita sobre la superfície externa de les cèl·lules epidèrmiques de les plantes, n'aïlla l'interior i evita la pèrdua d'aigua i en bona part també la de gasos; capa de material que es diposita sobre l'epidermis dels animals; capa protectora quitinosa, que revesteix el cos dels animals anomenats inferiors (anèl·lids, artròpodes).

Determinista adj. Fixat exactament.

Diapausa f. BIOL Període d'interrupció del desenvolupament i l'activitat fisiològica embrionaris o postembrionaris característic de nombroses espècies d'insectes o altres invertebrats.

Diàspora [del gr. *diaspora* 'dispersió'; de *dia* 'apart' i *spora* 'llavor'] Qualsevol llavor, espora, fruit o altra part de la planta quan es dispersa i és capaç de produir una nova planta.

Dioic –a [de *di-* i el gr. *oikos* 'casa'] adj. De sexes separats en individus distints.

Diploide adj. CIT Dit de la cèl·lula el nucli de la qual té 2n cromosomes o de la fase d'un cicle biològic en què les cèl·lules són diploides.

Duna [del francès *dune*, i aquest, del neerlandés *duin*, antic *dûnen*, ídem] f. GEOMORF Promontori de sorra d'origen eòlic que es forma en llocs àrids i desèrtics o a les platges.

Ecotip [de *eco-* i *-tip*] m. ECOL Subdivisió d'una espècie ecològica, deguda a una adaptació genètica a condicions ambientals locals determinades.

Embriogènesi [del gr. *embryon* 'embrió' i *genesis* 'descendència'] f. EMBR Formació i desenvolupament de l'embrió.

Endogàmia [del gr. *endon* 'dins de' i *gamos* 'matrimoni'] GEN Reproducció sexual en què els gàmetes provenen d'un tronc comú, d'uns individus emparentats o d'un mateix individu.

Endorreic adj. HIDROLOGIA Dit de les regions afectades d'endorreisme, fenomen pel qual la xarxa hidrogràfica d'una regió no desemboca a la mar, sinó que ho fa en depressions interiors on constitueixen estanys i aiguamolls.

Endoteli [del gr. *endon* 'dins de' i *theke* 'caixa'] m. HISTOLOGIA Teixit intern de les seroses, de l'aparell circulatori i de les cavitats sinovials compost de cèl·lules planes, poligonals i disposades en forma de mosaic.

Epístasi [del gr. *epi* 'sobre' i *stasis* 'que està dempeus, plantat'] Dominància d'un gen sobre un altre no al·lèlic.

Epizoont m. [del gr. *epi* 'sobre' i *zōon* 'animal'] BIOL Que viu sobre el cos d'altres animals.

Esfínter [del gr. *sphigkter* 'baga, lligam', derivat de *sphíggō* 'estrènyer'] m. ANAT Múscul en forma d'anell que és al voltant de l'orifici d'entrada o de sortida de certes cavitats naturals (p.ex. veixiga, boca, anus, vagina, etc.) i que, en contreure's, el tanca.

Espècie cosmopolita [del francès *cosmopolite*, i aquest, del gr. *kosmopolites*, compost de *kósmos* 'món' i *polítes* 'ciudadà'] adj. Que és pròpia de totes les regions del globus o que hi habita.

Espermàtida [del gr. *sperma* 'llavor'] f. CIT En l'espermatogènesi, cèl·lula haploide que es transforma en un espermatozoide.

Etologia [del gr. *ethos* 'costum' i *logos* 'tractat'] f. Ciència dels costums. BIOL
Branca de la biologia que estudia el comportament dels animals, sota les condicions de l'hàbitat natural, i els mecanismes que en determinen el comportament.

Eurihalí [del gr. *eurys* 'ampli' i *halinos* 'salat'] adj. i m. ECOL Dit de l'organisme aquàtic que es pot adaptar a un ampli marge de salinitats.

Exoesquelet [del gr. *exo* 'sense' i *skeletos* 'dur'] Estructura dura de sosteniment segregada per l'ectoderma o pell i exterior a ella.

Fenotip [de *fero*- i *-tip*] m. GEN Conjunt de caràcters visibles –o cadascun d'ells per separat– que un organisme presenta com a resultat de la interacció entre el seu genotip i el medi ambient (gènic, físic, hormonal, etc.).

Feromona f. BIOL Substància química segregada per un organisme que actua com un senyal en els seus congèneres i que indueix una reacció característica en aquests.

Flagel [del ll. *flagellum* 'fuet'] CIT Prolongació citoplasmàtica filiforme, llarga i contràctil, única o múltiple, que serveix com a òrgan de la locomoció en protozous, gàmetes mòbils, bacteris, etc.

Gàmeta [del gr. *gamete* 'muller'] m. BIOL Cadascuna de les cèl·lules haploides que en la reproducció sexual es fusionen i donen lloc al zigot.

Gangli [del ll. tardà *ganglion* 'tumor menut', i aquest, del gr. *gágglion*, ídem] m. ANAT ANIM Engruiximent de forma i grandària variables situat en el trajecte d'un vas limfàtic o d'un nervi. Massa de cossos cel·lulars nerviosos que origina fibres nervioses.

Gen [del gr. *génos* 'naixement, raça, gènere, descendència'] m. GEN Cadascuna de les unitats hereditàries elementals de funció fisiològica. Factor hereditari que consta d'un fragment curt de DNA cromosòmic, i que té un efecte particular sobre el fenotip. Es considera que el fragment de DNA conté la informació per a la síntesi d'una proteïna o d'una cadena polipeptídica.

Genotip m. GEN Conjunt del contingut genètic d'un organisme, o per a un caràcter.

Glicoproteïna f. BIOQ Qualsevol de les proteïnes que presenten unides lateralment diverses cadenes d'oligosacàrids.

Gonòpor [del gr. *gone* 'llavor' i *poros* 'canal'] Apertura reproductora.

Haplodiploïdia [del gr. *haplos* 'simple', *diploos* 'doble' i *eidos* 'forma'] S'aplica a la diferenciació sexual on el mascle és haploide i la femella diploide.

Haploide adj. i m. GEN Dit de l'organisme o de la cèl·lula que posseeix una dotació cromosòmica formada per una sola sèrie (n) de cromosomes.

Heterogonia Partenogènesi cíclica. BIOL Alternança entre generacions amfigòniques (per reproducció sexual) i partenogenètiques.

Hiperosmòtic [del gr. *hyper* 'per damunt de' i *osmos* 'impuls'] En els animals, quan la pressió osmòtica del medi corporal intern és major que la del medi extern.

Homogàmia [del gr. *homos* 'mateix' i *gamos* 'matrimoni'] Endogàmia provocada per algun tipus d'aïllament.

Lligament GEN Tendència de certs gens a romandre associats a través de diverses generacions ja que es troben situats al mateix cromosoma.

Llim [del ll. *limus*, ídem] Fang; fracció del sòl integrada per les partícules compreses entre 0'02 i 0'002 mm. Sediment constituït en la seua major part per llim.

Lorica [del ll. *lorica* 'cuirassa'] Closca escleroproteínica que forma la coberta protectora externa del rotífers.

Marjal [de l'àrab *marg* 'prat; barrella d'aiguamoll', amb aglutinació de l'article *al* provinent d'una combinació, com ara *marg al-ruzz* 'marjal de l'arròs'] Terreny d'aiguamolls vora la mar.

Màstax [del gr. *mastax* 'mandíbules'] m. ANAT ANIM Morella o molí faringi dels rotífers; aparell mastegador contingut a la faringe dels rotífers i que és format per peces quitinoses mòbils.

Meiosi [de *meio-* i *-os*] f. CIT/GEN Procés de divisió cel·lular consistent en dues divisions nuclears successives en els quals només hi ha una divisió longitudinal dels cromosomes, i que dona com a resultat la reducció del nombre cromosòmic diploide a l'haploide.

Meiòtic adj. GEN Relatiu o pertanyent a la meiosi.

Metabòlit m. BIOQ Nom genèric dels composts químics, existents en els éssers vius, que participen en les reaccions químiques del metabolisme intermediari o hi són produïts.

Metazous [del gr. *meta* 'després' i *zoon* 'animal'] m. ZOOLOGIA pl. Subregne d'animals que tenen el cos format per cèl·lules organitzades en teixits i coordinades per un sistema nerviós, i que inclou a tots els animals excepte a Protozous, Parazous i possiblement també a Mesozous.

Míctic adj. Relatiu o pertanyent a la mixi.

Mitosi [de *mito-* i *-os*] f. CIT Procés de divisió de les cèl·lules somàtiques dels eucariotes, que consisteix, fonamentalment, en una divisió longitudinal dels cromosomes i en una divisió del citoplasma, donant com a resultat dos nuclis fills que presenten el mateix nombre de cromosomes que el nucli parental.

Mixi [de *mixis* 'que mescla'] CIT/GEN Fusió de gàmetes; cariogàmia i cariomixi; fecundació. Fase de reproducció sexual en els rotífers.

Monomòrfic adj. GEN Relatiu a la carència de variabilitat genètica.

Morfotip [del gr. *morphe* 'forma' i *typos* 'patró'] Espècimen típic d'una de les formes que una espècie polimòrfica.

Nínxol ECOLOGIA Cadascun dels llocs que poden ésser ocupats per individus pertanyents a espècies d'exigències alimentàries i abiòtiques semblants en l'estructura d'una comunitat ecològica.

Ontogènesi, ontogènia [del gr. *on* 'ser' i *genesis* 'descendència'] f. BIOL Seguit de transformacions sofertes per un organisme animal o vegetal des de la fecundació fins que ateny el seu estat madur. Història del desenvolupament d'un individu.

Osmoconformador Que té una osmolaritat en els seus fluids interns que varia d'acord amb la del medi circumdant.

Osmolaritat f. BIOQUÍMICA Mesura de la concentració d'una dissolució aquosa osmòticament activa.

Osmosi [del gr. *osmos* 'impuls'] Difusió d'un solvent, generalment aigua, a través d'una membrana semipermeable des d'una solució diluïda a una altra més concentrada, o des del solvent pur a una solució.

Ovòcit [del gr. *oon* 'ou' i *kytos* 'fofo, tou'] Ou abans de la formació del primer cos polar; en els Protozous estadi del conjugant femení abans de que es prepare per a la fecundació.

Panmixi [del gr. *pan* 'tot' i *mixis* 'que mescla'] f. GEN Interreproducció indiscriminada, manca de selecció en l'aparellament entre els individus de diferent sexe d'una població.

Paràmetre [de *para-* i *-metre*] m. MAT Constant arbitrària cadascun dels valors particulars de la qual caracteritza un membre particular d'un sistema d'expressions, funcions, corbes, superfícies, etc. MAT Variable tal que altres variables podien ésser expressades per funcions d'ella.

Parametritzar v.tr. MAT Determinar, fixar (d'un objecte matemàtic, com una corba o una superfície) una descripció paramètrica (açò és, representada per equacions que contenen paràmetres).

Partenogènesi f. BIOL Reproducció de l'espècie sense el concurs directe del sexe masculí.

Pílor [del ll. *pylorus*, i aquest, del gr. *pylorós* 'porter, pílor', compost de *pýle* 'porta' i *ora* 'vigilància'] m. ANAT ANIM Orifici que comunica l'estómac amb el duodè.

Plàncton [del gr. *plagktón* 'coses esgarriades', participi neutre de *plázo* 'divagar, esgarriar-se'] Plantes (fitoplàncton) i animals (zooplàncton) generalment menuts, en suspensió en el si de les aigües dolces, salabroses o marines, i que són arrossegats pels corrents d'aigua; també inclou els animals amb una capacitat locomotora dèbil.

Plasticitat fenotípica Variabilitat que presenta un fenotip en resposta a fluctuacions ambientals.

Plexe [del ll. *plexus* 'entreteixit'] Xarxa de vasos, nervis, fibres, etc. entrelaçats.

Polífaq [del gr. *polys* 'molt' i *phagein* 'menjar'] Dit dels animals que es nodreixen de diverses classes d'aliments.

Polimòrfic adj. GEN Relatiu a la presència de variabilitat genètica.

Politèrmic [del gr. *polys* 'molt' i *therme* 'calor'] Que tolera amplis rangs de temperatura.

Protonefridi [del gr. *protos* 'primer' i *nephros* 'ronyó'] m. ANAT ANIM Òrgan excretor dels animals acelomats o dels celomats sense celomòpors.

Protonefridial [del gr. *protos* 'primer' i *nephros* 'ronyó'] Que es pareix o funciona com un protonefridi.

Protozous [del gr. *protos* 'primer' i *zoon* 'animal'] m. ZOOLOG pl. Embrancament del regne animal que inclou espècies generalment unicel·lulars o bé que formen colònies on cada cèl·lula conserva, tot i així, la seua pròpia capacitat reproductora, amb estructura de cèl·lula típica eucariota i possibilitat de moure's per pseudopodis o bé per orgànuls

vibràtils. Es divideixen en cinc classes: flagel·lats, rizòpodes, esporozous, ciliats i suctors.

Pseudocelomat [del gr. *pseudēs* 'fals' i *koiloma* 'buit'] Animal metazou la cavitat corporal del qual, entre l'intestí i la paret del cos, no és un autèntic celoma però sí un derivat d'un blastocel persistent.

Pseudocelomats ZOOLOGIA. Grup sense categoria taxonòmica en el qual alguns autors inclouen els acantocèfals, els endoproctes i els nematohelminths.

Pseudotrocus [del gr. *pseudēs* 'fals' i *trochos* 'roda'] Arc de cirrus rígids en la regió supraoral del camp bucal de la corona d'alguns rotífers. Forma l'anell de cilis intern.

Quiescència [del ll. *quiescentia* 'estat de repòs, vida calma'] f. Qualitat de quiescent. BIOL. Interrupció temporal en el desenvolupament d'un organisme, o d'una altra activitat, que és deguda a factors externs i que reprèn el seu curs quan aquests factors tornen a ésser favorables.

Rambla [de l'àrab *rāmla* 'areny, sorral'] f. GEOMORF. Llit de riu habitualment sec per on corre un curs d'aigua intermitent que depèn estretament del règim pluvial.

Restinga [d'origen incert, potser de l'anglès *rock string* 'cordó de roques'] f. GEOMORF. Banc de sorra i/o roques que uneix ambdós extrems d'una badia, i que donant lloc a una barra contínua o cordó litoral, separa la badia de la mar oberta.

Salabrós adj. De salinitats intermèdies entre l'aigua dolça i la marina, habitualment entre 0'5 i 30 g/L de salinitat.

Síncit [del gr. *syn* 'amb' i *kytos* 'fofo, tou'] Massa multinucleada de protoplasma sense diferenciar-se en cèl·lules.

Subitani [d'una modificació del ll. *subitaneus*, -a, -um; de *sobte*] Mot emprat en l'expressió **ou subitani** i que en el context dels rotífers s'utilitza amb el sentit d'ou partenogenètic d'eclosió immediata, en contraposició a l'ou de resistència que entra en diapausa.

Taxa de mixi Proporció de femelles sexuals (míctiques) respecte del total (míctiques i amíctiques); també, proporció d'ous que produeix una femella partenogenètica i que es desenrotllen en femelles sexuals.

Tegument ANATOMIA ANIMAL. Estructura superficial del cos d'un animal que el separa del medi extern.

Torba [del francès *tourbe*, i aquest, del fràncic *turba*, ídem] f. PEDOLOGIA /GEOLOGIA Tipus d'humus d'estructura fibrosa, format en un medi anaeròbic i saturat d'aigua, de color negre o marró i d'aspecte esponjós, emprat com a combustible d'ús domèstic, o com a fertilitzant en agricultura.

Trematodes m. ZOOL pl. Classe de platihelminths, de cos ovalat, petits, amb una o dues ventoses adherents, que poden tenir fins i tot ganxos o glàndules que elaboren substàncies adhesives. Es divideixen en dos ordres: monogenètics i digenètics.

Trofi Mandíbules translúcides dels rotífers que consten de set peces articulades entre sí mateixa, i que tenen com a funció mastegar el menjar.

Vitel [del ll. *vitellus*, -i 'rovell d'ou'] m. EMBR Rovell d'un ou. Conjunt o dipòsit de material nutritiu constituït, sobretot, per proteïnes, greixos, glicogen, etc., acumulats en el citoplasma dels ous de la majoria d'animals per a la nutrició de l'embrió.

REFERÈNCIES

- Aloia, R.C. i R.L. Moretti. 1973. Mating behavior and ultrastructural aspects of copulation in the rotifer *Asplanchna brightwelli*. Trans. Amer. Micros. Soc. 92: 371-380.
- Amrem, H. 1964. Ecological and taxonomical studies on zooplankton from Spitsbergen. Zool. Bidr. Upps. 36: 209-276.
- Barker, D.M. i P.D.N. Hebert. 1986. Secondary sex ratio of the cyclic parthenogen *Daphnia magna* (Crustacea: Cladocera) in the Canadian Arctic. Can. J. Zool. 64: 1137-1143.
- Barrows, C.H. i G.C. Kokkonen. 1985. Rotifers. En: Interdisciplinary Topics in Gerontology. H.P. von Hahn (ed.) S. Karger A.G. Basel, pp. 188-200.
- Beaumont, A. i C. Cassier. 1981. Biologie animale, Tome 1. Dunod, 459 pp.
- Begon, M., J.L. Harper i C.R. Townsend. 1996. Ecology: individuals, populations and communities. Blackwell Science. Oxford. (3^a ed.) 1068 pp.
- Bell, G. 1982. The masterpiece of nature: The evolution and genetics of sexuality. Croom Helm, London. 635 pp.
- Ben-Amotz, A. i R. Fishler 1982. Induction of sexual reproduction and resting egg production in *Brachionus plicatilis* by a diet of salt-grown *Nannochloris oculata*. Mar. Biol. 67: 289-294.
- Bender, K. i W. Kleinow. 1988. Chemical properties of the lorica and related parts from the integument of *Brachionus plicatilis*. Comp. Biochem. Physiol. 89 B: 483-487.
- Berzins, B. 1960. Rotatoria IV. Order: Monogononta. Sub-order Ploima. Family: Brachionidae (cont.). Genera: *Brachionus*, *Kellicotia*, *Argonotholca*, *Notholca*, *Pseudonotholca*, *Euchlanis*, *Tripleuchlanis*. Cons. Sci. Explor. Mer Zooplankton Sheet, 87.
- Birky, C.W. 1969. The developmental genetics of polymorphism in the rotifer *Asplanchna*. III. Quantitative modification of developmental responses to vitamin E, by the genome, physiological state, and population density of responding females. J. Exp. Zool. 170: 437-448.

- Birky, C.W., i J.J. Gilbert. 1971. Parthenogenesis in rotifers: the control of sexuality and asexuality. *Am. Zool.* 11: 245-266.
- Bodmer, W.F. i A.W.F. Edwards. 1960. Natural selection and sex ratio. *Ann. Hum. Genet.* 24: 239-244.
- Bogoslavsky, A.S. 1963. Materials to the study of the resting eggs of rotifers. Communication I. Bulletin Moskovskoe Obshchestvo Ispytatelei Prirody 68: 50-67.
- Boomsma, J.J. i A. Grafen. 1991. Colony-level sex ratio selection in the eusocial Hymenoptera. *J. Evol. Biol.* 3: 383-407.
- Buchner, H. 1941a. Entwicklungsphysiologische Untersuchungen über den Determinationspunkt. *Arch. Entwicklungsmech. Organ.* 141: 145-158.
- Buchner, H. 1941b. Experimentelle Untersuchungen über den Generations-Wechsel der Rädertiere. II. *Zool. Jahrb. Abt. Allgemeine Zool. Physiol. Der Tiere* 60: 279-344.
- Buchner, H. 1977. Physiological basis of the reproduction of heterogonous Rotatoria. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 8: 167-168.
- Buchner, H. 1987. Studies on the control of heterogonous reproduction in Rotifers. III. The loss of mictic potential in *Brachionus urceolaris*. *Arch. Hydrobiol.* 109: 333-354.
- Buchner, H., C. Mutschler i H. Kiechle. 1967. Die Determination der Männchen- und Dauereiproduktion bei *Asplanchna sieboldi*. *Biologisches Zentralblatt* 86: 599-621.
- Bulmer, M. 1994. Theoretical evolutionary ecology. Sinauer Associates, Inc. Publishers. Sunderland, Massachusetts, 352 pp.
- Calsina, A., J.M. Mazón i M. Serra. (en premsa). A mathematical model for the phase of sexual reproduction in monogonont rotifers. *J. Math. Biol.*
- Carlin, B. 1943. Die Planktonrotatorien des Motalaström. *Medd. Lunds Univ. Limnol. Inst* 5. 255 pp..
- Carmona, M.J. 1992. Inducción de la fase sexual y aspectos relacionados en el rotífero *Brachionus plicatilis*. Tesis Doctoral, Universitat de València.
- Carmona, M.J., M. Serra i M.R. Miracle. 1993. Relationships between mixis in *Brachionus plicatilis* and preconditioning of culture medium by crowding. *Hydrobiologia* 255/256: 145-152.

- Carmona, M.J., M. Serra i M.R. Miracle. 1994. Effect of population density and genotype on life-history traits in the rotifer *Brachionus plicatilis* O.F. Müller. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 182: 223-235.
- Carmona, M.J., A. Gómez i M. Serra. 1995. Mictic patterns of the rotifer *Brachionus plicatilis* Müller in small ponds. *Hydrobiologia* 313/314: 365-371.
- Charnov, E.L. 1978. Sex ratio selection in eusocial hymenoptera. *Am. Nat.* 112: 317-326.
- Charnov, E.L. 1982. *The theory of sex allocation*. Princeton University Press, Princeton (NY). 355 pp.
- Charnov, E.L. 1993. *Life history invariants: some explorations of symmetry in evolutionary ecology*. Oxford University Press, Oxford, 167 pp.
- Charnov, E.L. i J.J. Bull. 1977. When is sex environmentally determined?. *Nature* 266: 828-830.
- Chotiyaputta, C. i K. Hirayama. 1978. Food selectivity of the rotifer *Brachionus plicatilis* feeding on phytoplankton. *Mar. Biol.* 45: 105-111.
- Clément, P. 1969. Premières observations sur l'ultrastructure comparée des teguments de rotifères. *Vie Milieu* 20: 461-482.
- Clément, P. 1977. Ultrastructural research on rotifers. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 7: 270-297.
- Clément, P. i J. Amsellem. 1989. The skeletal muscles of rotifers and their innervation. *Hydrobiologia* 186/187: 255-278.
- Clément, P. i R. Pourriot. 1976. Influences du groupement et de la densité de population sur le cycle de reproduction des rotifères. II.- Comparaison de deux souches de *Notommata copeus* Ehrb. *Arch. Zool. exp. gén.* 117: 5-13.
- Clément, P. i E. Wurdak. 1991 Rotifera. En: *Microscopic anatomy of invertebrates*. F.W. Harrison i E.E. Ruppert (eds.). Wiley-Liss, Inc. New York, pp. 219-297.
- Clément, P., E. Wurdak i J. Amsellem. 1983. Behavior and ultrastructure of sensory organs in rotifers. *Hydrobiologia/Dev. Hydrobiol.* 104: 89-130.
- Ehrlich, P.R. i J. Roughgarden. 1987. *The science of ecology*. Macmillan, New York. 710 pp.

- Epp, R.W. i W.M. Lewis, Jr. 1979. Sexual dimorphism in *Brachionus plicatilis* (Rotifera): Evolutionary and adaptive significance. *Evolution* 33: 919-928.
- Epp, R.W. i P.W. Winston. 1977. Osmotic regulation in the brackish-water rotifer *Brachionus plicatilis* (Müller). *J. Exp. Biol.* 68: 151-156.
- Eshel, I. i M.W. Feldman. 1982. On the evolutionary genetic stability of the sex ratio. *Theor. Popul. Biol.* 21: 430-439.
- Esparcia, A., M.R. Miracle i M. Serra. 1989. *Brachionus plicatilis* tolerance to low oxygen concentrations. *Hydrobiologia* 186/187: 331-337.
- Fisher, R.A. (1930) 1958. The genetical theory of natural selection. Reprint, Dover, New York. 291 pp.
- Frank, S.A. 1990. Sex allocation theory for birds and mammals. *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 21: 13-55.
- Frey, D.G. 1982. Contrasting strategies of gamogenesis in northern and southern populations of Cladocera. *Ecology* 63: 223-241.
- Gilbert, J.J. 1963a. Mictic female production in the rotifer *Brachionus calyciflorus*. *J. Exp. Zool.* 153: 113-124.
- Gilbert, J.J. 1963b. Contact chemoreception, mating behaviour, and sexual isolation in the rotifer genus *Brachionus*. *J. Exp. Biol.* 40: 625-641.
- Gilbert, J.J. 1974a. Effect of tocopherol on the growth and development of rotifers. *Am. J. Clin. Nutr.* 27: 1005-1016.
- Gilbert, J.J. 1974b. Dormancy in rotifers. *Trans. Amer. Micros. Soc.* 93: 490-513.
- Gilbert, J.J. 1975. Polymorphism and sexuality in the rotifer *Asplanchna*, with special reference to the effects of prey-type and clonal variation. *Arch. Hydrobiol.* 75: 442-483.
- Gilbert, J.J. 1976. Polymorphism in the rotifer *Asplanchna sieboldi*. Variability in the body-wall-outgrowth response to dietary tocopherol. *Physiol. Zool.* 48: 404-419.
- Gilbert, J.J. 1977. Mictic-female production in monogonont rotifers. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 8: 142-155.

- Gilbert, J.J. 1980. Female polymorphism and sexual reproduction in the rotifer *Asplanchna*: evolution of their relationship and control by dietary tocopherol. *Am. Nat.* 116(3): 409-431.
- Gilbert, J.J. 1983a. Rotifera. En: Reproductive biology of invertebrates. Volume I: Oogenesis, oviposition and oosorption. K.G. Adiyodi i R.G. Adiyodi (eds.). John Wiley & Sons Ltd. pp. 181-209.
- Gilbert, J.J. 1983b. Rotifera. En: Reproductive biology of invertebrates. Volume 2: Spermatogenesis and sperm function. K.G. Adiyodi i R.G. Adiyodi (eds.). John Wiley & Sons Ltd., New York, pp. 181-193.
- Gilbert, J.J. i D.K. Schreiber. 1995. Induction of diapausing amictic eggs in *Synchaeta pectinata*. *Hydrobiologia* 313/314: 345-350.
- Gilbert, J.J. i C.E. Williamson. 1983. Sexual dimorphism in zooplankton (Copepoda, Cladocera, and Rotifera). *Annu. Rev. Ecol. Syst.* 14: 1-33.
- Gillman, M. i R. Hails. 1997. An Introduction to Ecological Modelling: Putting Practice into Theory. Methods in Ecology Series. Blackwell Science, Oxford. 216 pp.
- Gómez, A. 1996. Ecología genética y sistemas de reconocimiento de pareja en poblaciones simpátricas de rotíferos. Tesi Doctoral. Universitat de València.
- Gómez, A. i M. Serra. 1995. Behavioural reproductive isolation among sympatric strains of *Brachionus plicatilis* Müller 1786: insights into the status of taxonomic species. *Hydrobiologia* 313/314: 111-119.
- Gómez A. i M. Serra. 1996. Mate choice in male *Brachionus plicatilis* rotifers. *Funct. Ecol.* 10: 681-687.
- Gómez, A., M. Temprano i M. Serra. 1995. Ecological genetics of a cyclical parthenogen in temporary habitats. *J. Evol. Biol.* 8: 601-622.
- Godfray, H.C.J. i J.H. Werren. 1996. Recent developments in sex ratio studies. *Trends Ecol. Evol.* 11: 59-63.
- Guillard, R.R.L. i J.H. Ryther. 1962. Studies of marine planktonic diatoms. I. *Cyclotella nana* Hustedt, and *Detonula confervacea* (Cleve). *Can. J. Microbiol.* 8: 229-239.
- Hagiwara, A. i A. Hino. 1989. Effect of incubation and preservation on resting egg hatching and mixis in the derived clones of the rotifer *Brachionus plicatilis*. *Hydrobiologia* 186/187: 415-421.

- Hagiwara, A., A. Hino i R. Hirano. 1988a. Effects of temperature and chlorinity on resting egg formation in the rotifer *Brachionus plicatilis*. Nippon Suisan Gakk. 54(4): 569-575.
- Hagiwara, A., A. Hino i R. Hirano. 1988b. Comparison of resting egg formation among five Japanese stocks of the rotifer *Brachionus plicatilis*. Nippon Suisan Gakk. 54(4): 577-580.
- Hagiwara, A., C.S. Lee, G. Miyamoto i A. Hino. 1989. Resting egg formation and hatching of the S-type rotifer *Brachionus plicatilis* at varying salinities. Mar. Biol. 103: 327-332.
- Hamilton, W.D. 1967. Extraordinary sex ratios. Science 156: 477-489.
- Hamilton, W.D. 1972. Altruism and related phenomena, mainly in social insects. Annu. Rev. Ecol. Syst. 3: 193-232.
- Hammer, U. T. 1981. A comparative study of primary production and related factors in four saline lakes in Victoria, Australia. Int. Rev. Ges. Hydrobio. 66: 701-743.
- Hansen, B., T. Wernberg-Møller i L. Wittруп. 1997. Particle grazing efficiency and specific growth efficiency of the rotifer *Brachionus plicatilis* (Muller). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 215: 217-233.
- Hartl, D.L. i S.W. Brown. 1970. The origin of male haploid genetic systems and their expected sex ratio. Theor. Popul. Biol. 1: 165-190.
- Hartl, D.L. i A.G. Clark. 1989. Principles of population genetics. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts, 682 pp.
- Hebert, P.D.N. 1987. Genotypic characteristics of cyclic parthenogens and their obligately asexual derivatives. En: The evolution of sex and its consequences. S.C. Stearns (ed.). Birkhauser Verlag, Basel i Boston, pp. 175-195.
- Hino, A. i R. Hirano. 1976. Ecological studies on the mechanism of bisexual reproduction in the rotifer *Brachionus plicatilis*. I. General aspects of bisexual reproduction inducing factors. Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish. 42: 1093-1099.
- Hino, A. i R. Hirano. 1977. Ecological studies on the mechanism of bisexual reproduction in the rotifer *Brachionus plicatilis*. II. Effects of cumulative parthenogenetic generation. Bull. Jap. Soc. Sci. Fish. 43: 1147-1155.

- Hino, A. i R. Hirano. 1980. Relationship between body size of the rotifer *Brachionus plicatilis* and the maximum size of particles ingested. Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish. 46: 1217-1222.
- Hino, A. i R. Hirano. 1984. Relationship between water temperature and bisexual reproduction rate in the rotifer *Brachionus plicatilis*. Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish. 50(9): 1481-1485.
- Hino, A. i R. Hirano. 1988. Relationship between water chlorinity and bisexual reproduction rate in the rotifer *Brachionus plicatilis*. Nippon Suisan Gakk. 54(8): 1329-1332.
- Hirata, H. 1980. Culture methods of the marine rotifer *Brachionus plicatilis*. Mini Rev. Data File Fish Res. 1: 27-46.
- Hirata, H. i Y. Mori. 1967. Mass-culture of the marine rotifer, *Brachionus plicatilis*, fed on the bread yeast. Saibai-gyogyo 5: 36-40.
- Hirayama, K., K. Watanabe i T. Kusano. 1973. Fundamental studies on physiology of rotifer for its mass culture -III. Influence of phytoplakton density on population growth. Bull. Jpn. Soc. Sci. Fish. 39: 1123-1127.
- Hlawa, S. i R. Heerkloss. 1994. Experimental studies into the feeding biology of rotifers in brackish water. J. Plankton Res. 16(8): 1021-1038.
- Hobaek, A. i P. Larsson. 1990. Sex determination in *Daphnia magna*. Ecology 71: 2255-2268.
- Iltis, A. i S. Riou-Duwat. 1971. Variations saisonnières du peuplement en Rotifères des eaux natronées du Kanem (Tchad). Cahiers O.R.S.T.O.M. Série Hydrobiologie, V, 2, 101-112.
- Ito, T. 1956. Studies on the "Mizukawari" in eel-culture ponds. III. The effects of chlorinated lime, copper sulphate, calcium hydroxide, sea- and fresh-waters in "Mizukawari" pond. Report of Faculty of Fisheries, Prefectural University of Mie, 2: 317-324.
- Ito, T. 1960. On the culture of mixohaline rotifer *Brachionus plicatilis* O.F. Müller in the sea water. Report of Faculty of Fisheries, Prefectural Univ. Mie 3: 708-740.
- Ito, T. i T. Iwai. 1957. Studies on the "Mizukawari" in eel-culture ponds. VII. The relation between the feeding habitats of *Brachionus plicatilis* and the size of phytoplankters. Report of Faculty of Fisheries, Prefectural University of Mie 2: 509-516.

- Ito, T. i T. Iwai. 1958. Studies on the "Mizukawari" in eel-culture ponds. VIII. "Mizukawari" phenomena occurred in six eel-culture ponds near Tsu City, Mie Prefecture in 1955. Report of Faculty of Fisheries, Prefectural University of Mie 3(1): 122-158.
- Jones, P.A. i J.J. Gilbert. 1976. Male haploidy in rotifers: relative DNA content of nuclei from male and female *Asplanchna* (1). J. Exp. Zool. 198: 281-285.
- Karlin, S. i S. Lessard. 1986. Theoretical studies on sex ratio evolution. Princeton University Press, Princeton, N.J., 313 pp.
- King, C.E. 1980. The genetic structure of zooplankton populations. En: Evolution and ecology of zooplankton communities. W.C. Kerfoot (ed.). Ed. Univ. Press of New England, Hanover, N.H.: pp. 315-328.
- King, C.E. i M.R. Miracle. 1980. A perspective on aging in rotifers. Hydrobiologia 73: 13-19.
- King, C.E. i T.W. Snell. 1980. Density-dependent sexual reproduction in natural populations of the rotifer *Asplanchna girodi*. Hydrobiologia 73: 149-152.
- King, D. i J. Roughgarden. 1982. Graded allocation between vegetative and reproductive growth for annual plants in growing seasons of random length. Theor. Popul. Biol. 22: 1-16.
- Kleinow, W. 1993. Biochemical studies on *Brachionus plicatilis* hydrolytic enzymes, integument proteins and composition of trophi. Hydrobiologia/Dev. Hydrobiol. 255/256: 1-12.
- Kleiven, O.T., P. Larsson i A. Hobaek. 1992. Sexual reproduction in *Daphnia magna* requires three stimuli. Oikos 65: 197-206.
- Koste, W. 1980. Das Rädertier-Porträt *Brachionus plicatilis*, ein Salzwasserrädertier. Mikrokosmos. 69:148-155.
- Koste, W. i R.J. Shiel. 1987. Rotifera from Australian Inland waters. II. Epiphanidae and Brachionidae (Rotifera: Monogononta). Invertebr. Taxon. 7: 949-1021.
- Lambert, D.M., B. Michaux i C.S. White. 1987. Are species self defining? Syst. Zool. 36: 196-205.
- Levins, R. 1966. The strategy of model building in population biology. Am. Sci. 54: 421-431.

- Lubzens, E. 1981. Rotifer resting eggs and their application to marine aquaculture. European. Maricult. Soc., Spec. Publ. 6: 163-179.
- Lubzens, E. 1987. Raising rotifers for use in aquaculture. *Hydrobiologia* 147: 245-255.
- Lubzens, E. 1989. Possible use of rotifer resting eggs and preserved live rotifers (*Brachionus plicatilis*) in aquaculture. En: *Aquaculture: A biotechnology in progress*. N. De Paw, E. Jaspers, H. Ackefors i N. Wilkins (eds.). European Aquaculture Society, Bredene, Belgium, pp. 741-750.
- Lubzens, E. i G. Minkoff. 1988. Influence of the age of algae fed to rotifer (*Brachionus plicatilis* O.F. Müller) on the expression of mixis in their progenies. *Oecologia* 75: 430-435.
- Lubzens, E., R. Fishler i V. Berdugo-White. 1980. Induction of sexual reproduction and resting egg production in *Brachionus plicatilis* reared in sea water. *Hydrobiologia* 73: 55-58.
- Lubzens, E., G. Minkoff i S. Marom. 1985. Salinity dependence of sexual and asexual reproduction in the rotifer *Brachionus plicatilis*. *Mar. Biol.* 85: 123-126.
- Lynch, M. i W. Grabel. 1983. Phenotypic evolution and parthenogenesis. *Am. Nat.* 122: 745-764.
- MacArthur, R.H. 1965. Ecological consequences of natural selection. En: T. Waterman i H. Morowitz (eds). *Theoretical and mathematical biology*. Blaisdell, Lexington, Mass., pp. 388-397.
- Manning, J.T. i J. Jenkins. 1980. The "balance" argument and the evolution of sex. *J. Theor. Biol.* 86: 593-601.
- Marcus, N.H. 1990. Calanoid copepod, cladoceran, and rotifer eggs in sea-bottom sediments of northern Californian coastal waters: identification, occurrence and hatching. *Mar. Biol.* 105: 413-418.
- Margalef, R. 1955. Los organismos indicadores en la limnología. Ministerio de Agricultura (Inst. Forestal Inv. y Exp.), Madrid, 300 pp.
- May, R.M. 1973. *Stability and complexity in model ecosystems*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Maynard Smith, J. 1974. *Models in ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.

- Maynard Smith, J. 1978. The evolution of sex. Cambridge University Press, Cambridge, Massachussets, 222 pp.
- Maynard Smith, J. i G.R. Price. 1973. The logic of animal conflict. *Nature* 246: 15-18.
- Melone, G. i M. Ferraguti. 1994. The spermatozoon of *Brachionus plicatilis* (Rotifera, Monogononta) with some notes on sperm ultrastructure in rotifera. *Acta Zool-Stockholm* 75: 81-88.
- Menéndez Amor, J. i F. Florschütz. 1961a. Contribución al conocimiento de la historia de la vegetación en España durante el Cuaternario. *Estudios Geol.*, 17: 83-99.
- Menéndez Amor, J. i F. Florschütz. 1961b. La concordancia entre la composición de la vegetación durante la segunda mitad del Holoceno en la costa de levante (Castellón de la Plana) y en la costa W. de Mallorca. *Bol. R. Soc. Española Hist. Nat. (Geol.)* 59: 97-100.
- Miracle, M.R. i A. Guiset. 1977. Some effects of enclosure on congeneric species of rotifers. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 8: 94-97.
- Miracle, M.R., M. Serra, E. Vicente i C. Blanco. 1987. Distribution of *Brachionus* species in Spanish mediterranean wetlands. *Hydrobiologia/Dev. Hydrobiol.* 147: 75-81.
- Muenchow, G. 1978. A note on the timing of sex in asexual/sexual organisms. *Am. Nat.* 112: 774-779.
- Nauwerck, A. 1963. Die Beziehungen zwischen Zooplankton und Phytoplankton im See Erken. *Symb. Bot. Upsal.* 17: 1-163.
- Nogrady, T., R.L. Wallace i T.W. Snell. 1993. Rotifera. Vol. 1: Biology, ecology and systematics. En: *Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world*. SPB Academic Publishing, The Hague, The Netherlands.
- Oster, G.F. i E.O. Wilson. 1978. Caste and ecology in the social insects. Princeton University Press, Princeton.
- Park, T. 1946. Some observations on the history and scope of population ecology. *Ecol. Monogr.* 16: 313-320.
- Pascual, E. i M. Yúfera. 1983. Crecimiento en cultivo de una cepa de *Brachionus plicatilis* O.F. Muller en función de la temperatura y la salinidad. *Investigación Pesquera* 47: 151-159.

- Pejler, B. 1974. On the rotifer plankton of some East African lakes. *Hydrobiologia* 44: 389-396.
- Pejler, B. 1977. On the global distribution of the family Brachionidae (Rotatoria). *Arch. Hydrobiol.* 53: 255-306.
- Pilarska, J. 1972. The dynamics of growth of experimental populations of the rotifer *Brachionus rubens*, Ehrenbg. *Polskie Archiwum Hydrobiologh* 19: 265-277.
- Pourriot, R. 1965a. Recherches sur l'écologie des rotifères. *Vie Milieu suppl.* 21, 224 pp.
- Pourriot, R. 1965b. Sur la déterminisme du mode de reproduction chez les rotifères. *Schweiz. Z. Hydrobiol.* 27: 76-87.
- Pourriot, R. 1977. Food and feeding habits of rotifera. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 8: 243-260.
- Pourriot, R. 1979. Rotifères du sol. *Rev. Ecol. Biol. Sol.* 13: 279-312.
- Pourriot, R. i P. Clément. 1981. Action de facteurs externes sur la reproduction et le cycle reproducteur des Rotifers. *Acta Oecol. Gen.* 2: 135-151.
- Pourriot, R. i T.W. Snell 1983. Resting eggs in rotifers. *Hydrobiologia* 104: 213-224.
- Pozuelo, M. 1977. Male production in seawater cultured *Brachionus plicatilis*. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* 8: 172-173.
- Pozuelo, M. i L.M. Lubián. 1993. Asexual and sexual reproduction in the rotifer *Brachionus plicatilis* cultured at different salinities. *Hydrobiologia* 255/256: 139-143.
- Ricci, C. 1987. Ecology of bdelloids: How to be successful. *Hydrobiologia* 147: 117-127.
- Ricci, C. 1992. Rotifera: parthenogenesis and heterogony. En: Sex origin and evolution. R. Dallai (ed.). *Selected Symposia and Monographs U.Z.I.*, 6. Mucchi, Modena, pp. 329-341.
- Ricci, C. i G. Melone. 1998. Dwarf males in monogonont rotifers. *Aquat. Ecol.* 32: 361-365.

- Rico-Martínez, R. 1995. Contribution to the knowledge of speciation of Rotifera. Tesi Doctoral, Georgia Institute of Technology, Atlanta, Georgia, EEUU. 131 pp.
- Rico-Martínez, R. i T.W. Snell. 1995. Male discrimination of female *Brachionus plicatilis* Müller and *Brachionus rotundiformis* Tschugunoff (Rotifera). J. Exp. Mar. Biol. Ecol. 190: 39-49.
- Rico-Martínez, R. i T.W. Snell. 1997. Comparative binding of antibody to a mate recognition pheromone on female *Brachionus plicatilis* and *Brachionus rotundiformis* (Rotifera). Hydrobiologia 358: 71-76.
- Rico-Martínez, R., B. Dingmann i T.W. Snell. 1996. Surface glycoproteins potentially involved in mate recognition in nine freshwater rotifer species. Arch. Hydrobiol. 138: 1-10.
- Rosselló, V.M. 1993. Albuferas mediterràneas. Cuad. de Geogr. 53: 35-64.
- Rougier, C.L. i R. Pourriot. 1977. Aging and control of the reproduction in *Brachionus calyciflorus* (Pallas) (Rotatoria). Exp. Gerontol. 12: 137-151.
- Ruttner-Kolisko, A. 1946. Über das Auftreten unbefruchteter 'Dauereier' bei *Anuraea aculeata* (*Keratella quadrata*). Osterreichische Zool. Zeit. 1: 179-191.
- Ruttner-Kolisko, A. 1963. The interrelationships of the Rotatoria. En: The lower Metazoa. Dougherty *et al.* (eds.). Univ. Calif. Press, California, pp. 263-272.
- Ruttner-Kolisko, A. 1964. Über die labile Periode im Fortpflanzungszyklus der Rádertiere. Inv. Rev. Ges. Hydrobiol. 49: 473-482.
- Ruttner-Kolisko, A. 1974. Plankton rotifers. Biology and taxonomy. Binnegewasser, Vol. 26, Part 1, 146 pp.
- Ruttner-Kolisko, A. 1983. The significance of mating processes for the genetics and for the formation of resting eggs in monogomont rotifers. Hydrobiologia 104: 181-190.
- Ruttner-Kolisko, A. 1985. Results of individual cross-mating experiments in three distinct strains of *Brachionus plicatilis* (Rotatoria). Verh. Internat. Verein. Limnol. 22: 2979-2981.
- Ruttner-Kolisko, A. 1989. Problems in taxonomy of rotifers, exemplified by the *Filinia longisetata-terminalis* complex. Hydrobiologia 186/187: 291-298.

- Sanjaume, E., F. Segura i J. Pardo. 1990. 1^a Reunión nacional de Geomorfología. 375-384 (Abstract).
- Segers, H. 1995. Nomenclatural consequences of some recent studies on *Brachionus plicatilis* (Rotifera, Brachionidae). *Hydrobiologia* 313/314: 121-122.
- Serra, M. i M.J. Carmona. 1993. Mixis strategies and resting egg production of rotifers living in temporally-varying habitats. *Hydrobiologia* 255/256: 117-126.
- Serra, M. i C.E. King. 1999. Optimal rates of bisexual reproduction in cyclical parthenogens with density-dependent growth. *J. Evol. Biol.* 12: 263-271.
- Serra, M. i T.W. Snell. 1998. Why are male rotifers dwarf? *Trends Ecol. Evol.* 13: 360-361.
- Serra, M., A. Galiana i A. Gómez. 1997. Speciation in monogonont rotifers. *Hydrobiologia* 358: 63-70.
- Serra, M., A. Gómez i M.J. Carmona. 1998. Ecological genetics of *Brachionus* sympatric sibling species. *Hydrobiologia* 387/388: 373-384.
- Shull, A.F. 1912. Studies in the life cycle of *Hydatina senta*. III. Internal factors influencing the proportion of male-producers. *J. Exp. Zool.* 12: 283-317.
- Sibly, R.M. i P. Calow. 1986. *Physiological ecology of animals: an evolutionary approach*. Blackwell Scientific Publications, Oxford. 179 pp.
- Snell, T.W. 1986. Effect of temperature, salinity and food level on sexual and asexual reproduction in *Brachionus plicatilis* (Rotifera). *Mar. Biol.* 92: 157-162.
- Snell, T.W. 1987. Sex, population dynamics and resting egg production in rotifers. *Hydrobiologia* 144: 105-111.
- Snell, T.W. 1989. Systematics, reproductive isolation and species boundaries in monogonont rotifers. *Hydrobiologia* 186/187: 299-310.
- Snell, T.W. i E.M. Boyer. 1988. Thresholds for mictic female production in the rotifer *Brachionus plicatilis* (Müller). *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 124: 73-85.

- Snell, T.W. i M.J. Childress. 1987. Aging and loss of fertility in male and female *Brachionus plicatilis* (Rotifera). *Int. J. Invertebr. Reprod. Dev.* 12: 103-110.
- Snell, T.W. i B.L. Garman. 1986. Encounter probabilities between male and female rotifers. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 97: 221-230.
- Snell, T.W. i C.A. Hawkinson. 1983. Behavioral reproductive isolation among populations of the rotifer *Brachionus plicatilis*. *Evolution* 37: 1294-1305.
- Snell, T.W. i F.H. Hoff. 1985. The effect of environmental factors on resting egg production in the rotifer *Brachionus plicatilis*. *J. World Maricult. Soc.* 16: 484-497.
- Snell, T.W. i F.H. Hoff. 1987. Fertilization and male fertility in the rotifer *Brachionus plicatilis*. *Hydrobiologia* 147: 329-334.
- Snell, T.W. i P.D. Morris. 1993. Sexual communication in copepods and rotifers. *Hydrobiologia* 255/256: 109-116.
- Snell, T.W. i M.A. Nacionales. 1990. Sex pheromone communication in *Brachionus plicatilis* (Rotifera). *Comp. Biochem. Physiol.* 97A: 211-216.
- Snell, T.W., B.E. Burke i S.D. Messur. 1983. Size and distribution of resting eggs in a natural population of the rotifer *Brachionus plicatilis*. *Gulf Res. Rep.* 7: 285-287.
- Snell, T.W., M.J. Childress i B.C. Winkler. 1988. Characteristics of the mate recognition factor in the rotifer *Brachionus plicatilis*. *Comp. Biochem. Physiol.* 89A: 481-485.
- Snell, T.W., P.D. Morris i G. Cecchine. 1993. Localization of the mate-recognition pheromon in *Brachionus plicatilis* O.F.Müller (Rotifera) by fluorescent labelling with lectins. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 165: 225-235.
- Snell, T.W., R. Rico-Martinez, L.N. Kelly i T.E. Battle. 1995. Identification of a sex pheromone from a rotifer. *Mar. Biol.* 123: 347-353.
- Sokal, R.R. i F.J. Rohlf. 1981. *Biometry*. Freeman, San Francisco, California.
- Stearns, S.C. (ed.). 1987. *The evolution of sex and its consequences*. Birkhäuser Verlag, Basel-Boston, 403 pp.
- Sudzuki, M. 1957. Studies on egg-carrying types in Rotifera. II. Genera *Brachionus* and *Keratella*. *Zool. Mag. Tokyo* 66: 11-20.

- Templeton, A.R. i D.A. Levin. 1979. Evolutionary consequences of seed pools. *Am. Nat.* 114: 232-249.
- Theilacker, G.H. i M.F. McMaster. 1971. Mass culture of the rotifer *Brachionus plicatilis* and its evaluation as a food for larval anchovies. *Mar. Biol.* 10: 183-188.
- Trivers, R.L. i H. Hare. 1976. Haplodiploidy and the evolution of the social insects. *Science* 191: 249-263.
- Trivers, R.L. i D.A. Willard. 1973. Natural selection of parental ability to vary the sex ratio of offspring. *Science* 179: 90-92.
- Vadstein, O., G. Øie i Y. Olsen. 1993. Particle size dependent feeding by the rotifer *Brachionus plicatilis*. *Hydrobiologia/Dev. Hydrobiol.* 255/256: 261-267.
- Vollrath, F. 1998. Dwarf males. *Trends Ecol. Evol.* 13: 159-163.
- Walker, K.F. 1973. Studies on a saline lake ecosystem. *Aust. J. Mar. Freshwat. Res.* 24: 21-71.
- Walker, K.F. 1981. A synopsis of ecological information on the saline lake rotifer *Brachionus plicatilis* Müller 1786. *Hydrobiologia* 81: 159-167.
- Wallace, R.L. i T.W. Snell. 1991. Rotifera. En: *Ecology and classification of North American freshwater invertebrates*. Academic Press. pp. 187-248.
- Werren, J.H. 1987. The evolution of autosomal and cytoplasmatic sex ratio factors. *J. Theor. Biol.* 124: 317-34.
- Werren, J.H., U. Nur i C.I. Wu. 1988. Selfish genetic elements. *Trends Ecol. Evol.* 3: 297-302.
- Wesenberg-Lund, C. 1930. Contributions to the biology of the Rotifera. Part II. The periodicity and sexual periods. *Kongelige Danske Videnskabernes Selskab Biologiske Skrifter* 9: 1-230.
- Williams, G.C. 1975. *Sex and Evolution*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey. 200 pp.
- Williams, G.C. i J.B. Mitton. 1973. Why reproduce sexually? *J. Theor. Biol.* 39: 545-554.
- Wrensch, D.L. i M. Ebbert (eds.). 1993. *Evolution and diversity of sex ratio in insects and mites*. Chapman & Hall, London.

- Yasuda, K. i N. Taga. 1980. Culture of *Brachionus plicatilis* Müller using bacteria as food. Bull. Jpn Soc. Sci. Fish. 48: 933-939.
- Yúfera, M., L.M. Lubian i E. Pascual. 1983. Efecto de cuatro algas marinas sobre el crecimiento de dos cepas *Brachionus plicatilis* (Rotifera: Brachionidae) en cultivo. Investigación Pesquera 47: 325-337.
- Zhang, D. i G. Wang. 1994. Evolutionarily stable reproductive strategies in sexual organisms: an integrated approach to life-history evolution and sex allocation. Am. Nat. 144: 65-75.

Referències específiques utilitzades per a l'elaboració de l'Apartat A.1.2

Auernheimer, C., P. Callaghan, J.V. Escobar, J. Jiménez, I. Lacomba, E. Laguna, J.L. López, P. Mateache, J. Ors i A. Pons. 1990. Apéndice a la guía de la naturaleza de la Comunidad Valenciana: parques y parajes naturales. Levante-EMV i Agència del Medi Ambient (eds.). 158 pp.

Espacios Naturales de la Comunidad Valenciana. En: Conselleria de Medi Ambient de la Generalitat Valenciana [en línia]. <http://www.gva.es/coma/_espacios/_parques/espacios_prin.htm> [Consulta: 4 juny 1999].

Reservas Naturales de Castellón (Conselleria de Medio Ambiente): [Columbretes]-[Desierto de las Palmas]-[Prat de Cabanes-Torreblanca]-[Anécdotas]. En: Empastres-Gaceta independiente [en línia]. <<http://www.empastres.com/personal/empastres/natu1.html>> [Consulta: 7 juny 1999].

Referències específiques utilitzades per a l'elaboració del Glossari

Gran Diccionari de la Llengua Catalana [en línia]. (Diccionaris de l'Enciclopèdia). Enciclopèdia Catalana, S.A., Barcelona 1997. <<http://www.grec.net/home/cel/dicc.htm>> [Consulta: 12 juny 1999].

Henderson : diccionario de términos biológicos. Autor(s): Holmes, Sandra / Espino Nuño, Francisco J. (ed.lit.). Ed. Alhambra, Madrid, 1985 [1ª ed. espanyola, Traducció de la 9ª versió anglesa]

Diccionari general. Francesc Ferrer Pastor, 1985.

PUBLICACIONS

Publicacions obtingudes dels resultats d'aquesta tesi:

Aparici, E., M.J. Carmona i M. Serra. 1996. Polymorphism in bisexual reproductive patterns of cyclical parthenogens. A simulation approach using a rotifer growth model. *Ecological Modelling* 88: 133-142.

Aparici, E., M.J. Carmona i M. Serra. 1998. Sex allocation in haplodiploid cyclical parthenogens with density-dependent proportion of males. *The American Naturalist* 152(4): 652-657.

Aparici, E., M.J. Carmona i M. Serra. (Enviat). Evidence for an even sex allocation in haplodiploid cyclical parthenogens. *Ecology*.