

**ANALISIS DE LA MORTALIDAD Y ESPERANZA DE VIDA
DE *Acartia californiensis* TRINAST (COPEPODA: CALANOIDA)
BAJO CONDICIONES DE LABORATORIO**

**ANALYSIS OF MORTALITY AND EXPECTATION OF LIFE
OF *Acartia californiensis* TRINAST (CALANOID:COPEPOD)
UNDER LABORATORY CONDITIONS**

Antonio Trujillo-Ortíz
J. Edgar Arroyo-Ortega

Facultad de Ciencias Marinas
Universidad Autónoma de Baja California
Apartado Postal 453
Ensenada, Baja California, México

Ciencias Marinas (1991), Vol. 17, No. 4, pp. 11-18.

RESUMEN

Se llevó a cabo un experimento bajo condiciones de laboratorio ($17^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ y $35^{\circ}/_{\text{OO}}$) con el propósito de analizar la mortalidad y la esperanza de vida del copépodo calanoideo *Acartia californiensis* Trinast, durante su ciclo de vida. Se obtuvieron huevos a partir de adultos colectados en el Estero de Punta Banda, Baja California, México y se cultivaron hasta el estadio de adulto, alimentados con las microalgas *Tetraselmis* sp. e *Isochrysis tahitiana*. Se observaron, durante el desarrollo de los organismos, valores máximos de mortalidad durante las fases naupliaras. Con base en una tabla de vida horizontal específica por estadios, el tiempo de sobrevivencia promedio de un individuo sobreviviente en la población, mostró valores máximos para los estadios de nauplio-I a nauplio-VI ($3.98 \text{ días} \pm 0.61 \text{ DS}$); los valores mínimos se registraron para los estadios copepoditos ($2.26 \text{ días} \pm 1.05 \text{ DS}$). Según los resultados de una tabla de vida horizontal específica por edad, durante los primeros diez días de vida de los organismos, la sobrevivencia y la esperanza de vida fue de $0.67 \pm 0.24 \text{ DS}$ y $6.45 \text{ días} \pm 0.82 \text{ DS}$, respectivamente. Por otra parte, estos valores disminuyeron hasta $0.183 \pm 0.13 \text{ DS}$ para la sobrevivencia y $2.30 \text{ días} \pm 1.32 \text{ DS}$ para la esperanza de vida durante los últimos días del experimento. Las diferencias entre los resultados de cada tipo de tabla probablemente se deben al efecto de integración de la tabla horizontal específica por estadio. Las variaciones de mortalidad y esperanza de vida probablemente se debieron a la naturaleza del alimento y a las variaciones del metabolismo por estadio de los individuos. Este estudio complementa la información sobre el desarrollo del ciclo de vida y la biología reproductiva de *A. californiensis*, zooplanctonte dominante en las zonas estuarinas del Pacífico nororiental.

ABSTRACT

In order to analyze mortality and expectation of life of the calanoid copepod *Acartia californiensis* Trinast during its life cycle an experiment was carried out under laboratory conditions ($17^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ and $35^{\circ}/_{\text{OO}}$). Eggs from adults collected in Estero de Punta Banda, Baja California, Mexico, were obtained and cultured until the adult stage. They were fed with microalgae *Tetraselmis* sp. and *Isochrysis tahitiana*. During the development of the organisms, the maximum mortality rate was observed in the naupliar stages. Based on a horizontal stage-specific

life table, the mean expectation of life or further life for animals alive in the population showed the highest rates for the nauplii-I to nauplii-VI stages (3.98 days \pm 0.61 SD); the lowest rates were recorded for the copepodid stages (2.26 days \pm 1.05 SD). According to a horizontal age-specific life table, during the first ten days of life of an organism, survival and expectation of life were of 0.67 \pm 0.24 SD and 6.45 days \pm 0.82 SD, respectively. On the other hand, these rates decreased up to 0.183 \pm 0.13 SD for survival, and 2.30 days \pm 1.32 SD for expectation of life during the last days of the experiment. The differences between the results of each type of table are probably due to the integration effect on the horizontal stage-specific table. Variations of mortality and expectation of life are probably due to the kind of food and the metabolism variations of the organism by stage. This study supplements the information on development of the life cycle and reproductive biology of *A. californiensis*, dominant zooplankton in the estuary zones of the northeastern Pacific.

INTRODUCCION

Los estudios ecológicos del zooplancton marino son importantes ya que es el principal eslabón que hace disponible la producción autótrofa a niveles tróficos superiores.

A partir de los estudios sobre la dinámica poblacional del zooplancton podemos entender los factores principales que intervienen en su natalidad y mortalidad. Estos procesos cobran vital importancia en las lagunas costeras por ser ecosistemas complejos y fuente de recursos de gran importancia en nuestro país.

Una de las maneras más sencillas de evaluar la mortalidad en una población es construyendo tablas de vida, técnica demográfica ampliamente utilizada (Gehrs y Robertson, 1975; Hairston, 1985; Aksnes y Høisæter, 1987; Hairston y Braner, 1987), con la que se han comparado mortalidades con poblaciones en el medio natural y bajo condiciones controladas de laboratorio. Gehrs y Robertson (1975) demostraron que la mortalidad de *Diatomus clavipes* fue similar tanto en condiciones de laboratorio como en el medio natural.

La importancia del copépodo calanoideo marino *Acartia californiensis* radica en el hecho de que es una especie endémica del Pacífico nororiental y aparentemente restringida a aguas estuarinas y costeras (Trujillo-Ortíz, 1990); en el Estero de Punta Banda, Baja California, es la especie dominante (Trujillo-Ortíz, 1986, 1990; Méndez-Lanz, 1988; Jiménez-Pérez y Lara-Lara, 1990).

El propósito de este trabajo es determinar el tipo de mortalidad que presenta *Acartia californiensis* e identificar los estadios de mayor riesgo durante su ciclo de vida.

INTRODUCTION

Ecological studies of marine zooplankton are important for it is the main link which makes the autotrophous production available at superior trophic levels.

From the studies on zooplankton population dynamics it is possible to understand the main factors which interfere in their birth rate and mortality. These processes become of vital importance in coastal lagoons because these are complex ecosystems and a source of resources of great importance in our country.

One of the simplest ways to determine the mortality rate in a given population is by elaborating life tables, a widely used demographic technique (Gehrs and Robertson, 1975; Hairston, 1985; Aksnes and Høisæter, 1987; Hairston and Braner, 1987), by which mortality rates have been compared with populations in a natural environment and under controlled laboratory conditions. Gehrs and Robertson (1975) showed that the mortality rate of *Diatomus clavipes* was similar under laboratory conditions as well as in a natural environment.

The importance of the marine calanoid copepod *Acartia californiensis* lies in the fact that it is an endemic species of the north-eastern Pacific, and apparently confined to estuarine and coastal waters (Trujillo-Ortíz, 1990); it is the dominant species in the Estero de Punta Banda, Baja California, Mexico (Trujillo-Ortíz, 1986, 1990; Méndez-Lanz, 1988; Jiménez-Pérez and Lara-Lara, 1990).

The objective of this study is to determine the type of mortality presented by *Acartia californiensis* and to identify the stages of greatest risk during its life cycle.

MATERIALES Y METODOS

El área de trabajo, colecta de muestras y sistema de incubación fueron descritos en detalle por Trujillo-Ortíz (1990). Se colectaron organismos vivos de *Acartia californiensis* en Estero de Punta Banda, Baja California, y se transportaron al laboratorio donde, bajo condiciones controladas, se identificaron y separaron por sexo. Posteriormente, se obtuvieron huevos de las formas adultas y se colocaron en cuarenta vasos de precipitado de 500 ml. La densidad aproximada fue de $1.21 \text{ org}\cdot\text{ml}^{-1}$. El alimento proporcionado fue una mezcla de *Isochrysis tahitiana* y *Tetraselmis* sp. en partes iguales, a una concentración de $7.5 \times 10^4 \text{ cel}\cdot\text{ml}^{-1}$ que se mantuvo constante. Diariamente y por un período de 20 días, se recuperaron los organismos presentes en dos vasos por separado. Los organismos muestreados se fijaron con formaldehído al 5% amortiguado con borato de sodio. Los estadios de desarrollo se identificaron y contaron, de acuerdo a las características morfoanatómicas reportadas por Trujillo-Ortíz (1986). Diariamente se determinó el número total de organismos y por estadio de la población experimental. La última variable se calculó a partir de las tasas de desarrollo determinadas para *Acartia californiensis* por Trujillo-Ortíz (1990). A partir de los datos del número de organismos diario, se construyó una tabla de vida horizontal específica por edad y con los datos del número de organismos por estadio, una tabla de vida horizontal específica por estadio, ambas según lo propuesto por Krebs (1972) con el fin de comparar resultados.

A partir de las variables mencionadas se calculó: la sobrevivencia (l_x), que es la proporción de sobrevivientes con respecto al número inicial (N_0) de la población al inicio de cada intervalo de tiempo o estadio (x); la proporción de organismos que mueren (d_x) durante el intervalo x ; la probabilidad de morir (q_x) durante x , calculado como d_x/l_x ; la probabilidad media de sobrevivencia (L_x) entre x y $x + 1$, calculado como $(l_x + l_{x+1})/2$; la cantidad de tiempo que le queda por vivir a los sobrevivientes que han alcanzado la edad x , hasta el máximo estado de desarrollo m , calculado como

MATERIALS AND METHODS

The study area, collection of samples and incubation system were described in detail by Trujillo-Ortíz (1990). Live organisms of *Acartia californiensis* were collected in the Estero de Punta Banda, Baja California, Mexico, and transported to the laboratory where, under controlled conditions, they were identified and separated by sex. Subsequently, eggs were extracted from adult organisms and were placed in forty 500 ml beakers. The approximate density was $1.21 \text{ org}\cdot\text{ml}^{-1}$. The food supplied was a mixture of equal parts of *Isochrysis tahitiana* and *Tetraselmis* sp. at a concentration of $7.5 \times 10^4 \text{ cel}\cdot\text{ml}^{-1}$, which was kept constant. Daily, and during a period of 20 days, organisms present in two different beakers were retrieved. The sampled organisms were fixed with formaldehyde at 5%, buffered with sodium borate. The development stages were identified and counted, according to the morpho-anatomical characteristics reported by Trujillo-Ortíz (1986). Daily, the total and per stage number of organisms in the experimental population were determined. The last variable was calculated from the development rates determined for *Acartia californiensis* by Trujillo-Ortíz (1990). From the data of the daily number of organisms, a horizontal age-specific life table was elaborated, and with the number of organisms per stage, a horizontal stage-specific life table, both according to that proposed by Krebs (1972) in order to compare results.

From the mentioned variables, the following values were calculated: the survival (l_x), which is the proportion of survivors respective to the original number (N_0) of the population at the beginning of each interval or stage (x); the proportion of organisms which die (d_x) in the x interval; the probability of mortality (q_x) during x , calculated as d_x/l_x ; the mean survival probability (L_x) between x and $x + 1$, calculated as $(l_x + l_{x+1})/2$; the remaining time for living of the survivors who have reached the x age, up to the maximum development stage m , calculated as

$$T_x = \sum_x^m L_x,$$

$$T_x = \sum_x^m L_x,$$

y la esperanza de vida (e_x) como $e_x = T_x/1_x$.

RESULTADOS

Los valores de sobrevivencia en las tablas de vida horizontal específica por edad y específica por estadio (Tablas 1 y 2), disminuyeron gradualmente y de manera similar. Este comportamiento se observó de igual manera con la esperanza de vida. Los valores máximos se observaron durante los primeros días de cultivo o primeros estadios. Se pueden distinguir dos "regiones". La primera "región", de valores altos, corresponde a los estadios naupliares en general ($1_x = 0.711 \pm 0.23$ DS y $e_x = 3.97$ días ± 0.61 DS), o bien del día 1 al 10 ($1_x = 0.67 \pm 0.24$ DS y $e_x = 6.54$ días ± 0.72 DS). La otra "región", con valores menores para los estadios de copepodito ($1_x = 0.204 \pm 0.062$ DS y $e_x = 1.88$ días ± 0.62 DS) u organismos del día 10, aproximadamente, hasta el final del experimento ($1_x = 0.18 \pm 0.13$ DS; $e_x = 2.151$ días ± 1.43 DS).

DISCUSION

Existe una gran similitud en los datos de las dos tablas de vida. Las diferencias observadas se deben a que en la tabla de vida horizontal específica por estadios (Tabla 2) se "integran" varios días o fracciones de éstos. La comparación es válida porque los resultados de la tabla horizontal específica por edad se explican con las variaciones observadas por estadio en la tabla horizontal específica por estadio.

Los valores extremos de 1_x para los primeros estadios naupliares se deben probablemente al proceso de eclosión y agotamiento del vitelo, y el valor registrado para copepodito-I se debe probablemente al proceso de muda, debido a que estos procesos son vitales en el ciclo de vida de los copépodos como se observó en *Calanus finmarchicus* (Marshall y Orr, 1972). Durante estos "períodos críticos" los organismos experimentan cambios en su alimentación, en los primeros estadios. Después de la eclosión se alimentan de vitelo (e.g. hasta nauplio-II en *C. finmarchicus*) y pos-

and the expectation of life as $e_x = T_x/1_x$.

RESULTS

The survival rates in the horizontal age-specific and stage-specific life tables (Tables 1 and 2), decreased gradually and in a similar way. This behavior was observed in the same way with the expectation of life. The highest rates were observed during the first days of the culture, or first stages. It is possible to distinguish two "regions". The first "region" of these rates corresponds to the naupliar stages in general ($1_x = 0.711 \pm 0.23$ SD and $e_x = 3.97$ days ± 0.61 SD), or from days 1 to 10 ($1_x = 0.67 \pm 0.24$ SD and $e_x = 6.54$ days ± 0.72 SD). The other "region", with lower rates for the copepodid stages ($1_x = 0.204 \pm 0.062$ SD, $e_x = 1.88$ days ± 0.62 SD) or organisms of the day 10 approximately, until the end of the experiment ($1_x = 0.18 \pm 0.13$ SD; $e_x = 2.151$ days ± 1.43 SD).

DISCUSSION

There is a great similarity in the data of the two life tables. The observed differences are due to the fact that in the horizontal stage-specific life table (Table 2), several days or fractions of the stages were "integrated". The comparison is valid because the results of the horizontal age-specific life table are explained with the variations per stage observed in the horizontal stage-specific life table.

The extreme of 1_x for the first naupliar stages are probably due to the hatching process and to the exhaustion of the vitellus, and the recorded value for copepodid-I is probably due to the molting process since these processes are vital in the life cycle of the copepods, as observed in *Calanus finmarchicus* (Marshall and Orr, 1972). During these "critical periods", the organisms experience changes in their feeding during the first stages. After the hatching period, these are nourished from vitellus (e.g. till nauplii-II in *C. finmarchicus*) and subsequently they filtrate and obtain their food (Marshall and Orr, 1972). The accessibility of food is essential, where the size of the nourishing particle is the main factor because as the organism changes in size, it is probable that it retains more efficiently a different size of particle (Frost, 1972). This might explain the low rates of survival for the

Tabla 1. Tabla de vida horizontal específica por edad para *Acartia californiensis*. Ver texto para definición de parámetros.

Table 1. Horizontal age-specific life table for *Acartia californiensis*. See text for the definition of parameters.

x	N_x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x
1	24	1.000	0.042	0.042	0.979	8.072	8.072
2	23	0.958	0.042	0.043	0.937	7.093	7.393
3	22	0.916	0.125	0.136	0.853	6.156	7.072
4	19	0.791	0.000	0.000	0.791	5.303	5.461
5	19	0.791	0.208	0.262	0.687	4.512	5.704
6	14	0.583	0.042	0.172	0.562	3.825	6.560
7	13	0.541	0.083	0.153	0.499	3.263	6.031
8	11	0.458	0.042	0.181	0.416	3.764	6.034
9	9	0.375	-0.042	0.112	0.354	2.348	6.261
10	8	0.333	0.125	-0.126	0.354	1.994	5.987
11	9	0.375	-0.041	0.000	0.375	1.640	4.373
12	9	0.375	0.125	0.333	0.312	1.265	3.373
13	6	0.258	0.000	-0.164	0.270	0.953	3.812
14	7	0.291	0.041	0.429	0.228	0.683	1.173
15	4	0.166	0.084	0.000	0.116	0.455	2.740
16	4	0.166	0.000	0.246	0.145	0.289	1.740
17	3	0.121	0.041	0.672	0.083	0.144	1.152
18	1	0.841	-	0.000	0.041	0.061	1.487
19	1	0.841	0.	1.000	0.020	0.020	0.487
20	0	0.888	0.	-	-	-	-

teriormente filtran y obtienen su alimento (Marshall y Orr, 1972). La accesibilidad del alimento es primordial, donde el tamaño de la partícula alimenticia es el factor más importante, porque conforme el organismo cambia de tamaño, es probable que retenga más eficientemente un tamaño de partícula distinto (Frost, 1972). Esto pudiera explicar los valores bajos de sobrevivencia para el estadio copepodito-I comparado con el nauplio-V.

El alimento proporcionado quizá no fue el óptimo, pero sí adecuado, tomando en cuenta que *Tetraselmis* sp. presenta un diámetro máximo de 16 μm ; el diámetro de *Isochrysis tahitiana* alcanza hasta 8 μm (Paniagua-Michell *et al.*, 1986). Debe considerarse que *Acartia californiensis* proviene de un medio donde debe existir una gran diversidad de tamaño de partícula. Se ha demostrado que *A. californiensis* juega un papel primordial en la trama trófica en el Estero de Punta Banda, Baja California (Morales-Zamorano,

copepodid-I stage compared with the nauplii-V.

The food provided might not have been optimal but certainly adequate, taking into account that *Tetraselmis* sp. presents a maximum diameter of 16 μm ; the diameter of *Isochrysis tahitiana* reaches up to 8 μm (Paniagua-Michell *et al.*, 1986). It must be considered that *Acartia californiensis* comes from an environment where a great diversity in size of particles might exist. It has been shown that *A. californiensis* plays an important role in the trophic scheme in the Estero de Punta Banda, Baja California, Mexico (Morales-Zamorano, 1989). In addition, this copepod presents morphological variations in its cephalic appendices during its life cycle (Trujillo-Ortíz, 1986) which must influence decisively in the effectiveness of filtration of food particles. In order to support this argument best, it is necessary to carry out leading experiments with this organism in which size, quality, and

Tabla 2. Tabla de vida horizontal específica por estadio para *Acartia californiensis*. Ver texto para definición de parámetros.

Table 2. Horizontal stage-specific life table for *Acartia californiensis*. See text for the definition of parameters.

x	N_x	l_x	d_x	q_x	L_x	T_x	e_x
N-I	22	1.000	0.091	0.091	0.954	4.937	4.937
N-II	20	0.909	0.137	0.150	0.840	3.983	4.381
N-III	17	0.772	0.136	0.176	0.717	3.143	4.071
N-IV	14	0.636	0.091	0.143	0.590	2.426	3.814
N-V	12	0.545	0.136	0.249	0.477	1.836	3.368
N-V1	9	0.409	0.137	0.334	0.340	1.359	3.322
C-1	6	0.272	0.000	0.000	0.272	1.019	3.746
C-II	6	0.272	0.045	0.165	0.249	0.747	2.746
C-III	5	0.227	0.046	0.202	0.204	0.498	2.193
C-IV	4	0.181	0.045	0.248	0.158	0.294	1.624
C-V	3	0.136	0.000	0.000	0.136	0.136	1.000
C-VI	3	0.136	-	-	-	-	-

1989). Además, en este copépodo existen variaciones morfológicas en sus apéndices cefálicos durante su ciclo de vida (Trujillo-Ortiz, 1986) que deben influir determinadamente en la eficiencia de filtración de partículas alimenticias. Para fundamentar mejor este argumento, es necesario realizar experimentos de pastoreo con este organismo en los que se controlen tamaño, calidad y diversidad de las partículas alimenticias. Por otra parte, los procesos metabólicos varían de acuerdo con cada estadio. *Diaptomus clavipes*, cultivado en laboratorio (Gehrs y Robertson, 1975) presentó una sobrevivencia similar al demostrado para *A. californiensis* en este trabajo.

Las curvas de sobrevivencia fueron propuestas e identificadas en distintos organismos por Deevey (1947). Por los resultados presentados, *Acartia californiensis* en condiciones de laboratorio presentó una mortalidad dependiente de la edad.

En general, se piensa que cuando se experimenta con organismos bajo condiciones controladas la respuesta observada difiere mucho de la realidad. Sin embargo, esta diferencia puede minimizarse cuando los experimentos se realizan tan rápido como es posible, después de haber colectado los organismos del medio natural. La respuesta observada entonces, será una información fide-

diversity of the food particles are controlled. On the other hand, the metabolic processes vary according to each stage. *Diaptomus clavipes*, cultured in laboratory (Gehrs and Robertson, 1975) presented a similar survival to that shown for *A. californiensis* in this study.

The survival plots were proposed and identified in different organisms by Deevey (1947). According to the results shown, *Acartia californiensis*, under laboratory conditions presented a mortality rate dependant on the age.

In general, it is thought that when experiments are carried out under controlled conditions, the observed result differs widely from reality. However, this difference can be minimized when the experiments are carried out as quickly as possible, after the collection of the organisms from the natural environment. The observed result will therefore be a reliable and relevant piece of information on the biological dynamics of the organisms.

Life tables are valuable as tools for comparing mortality rates (Pearl and Doering, 1923) and as methods for summarizing the vital statistics for every stage or age interval of a population (Allee et al., 1949), and allows to distinguish important parameters that influence the development and existence of the population. These have been used by several

digna y relevante sobre la dinámica biológica de los organismos.

Las tablas de vida son necesarias como herramientas para comparar tasas de mortalidad (Pearl y Doering, 1923) y como métodos para resumir la estadística necesaria de cada estadio o clase de edad de una población (Allee *et al.*, 1949), permitiendo distinguir parámetros importantes que afectan el desarrollo y la existencia de la población. Algunos investigadores las han usado para analizar poblaciones de zooplancton mantenidas en laboratorio (e.g. Slobodkin, 1954; Frank *et al.*, 1957; Gehrs y Robertson, 1975). Tal como lo mencionan Gehrs y Robertson (1975), el problema de aplicar esta clase de estudio a poblaciones naturales radica en la dificultad de obtener la información necesaria. Las diferencias que resultan de comparar los resultados de laboratorio y de campo se pueden considerar como estimaciones de los efectos de los factores ambientales. Sería de mucho interés planear futuras investigaciones en el campo sobre este aspecto con *Acartia californiensis* con el propósito de hacer comparaciones y elucidar el efecto del medio ambiente.

Con este trabajo se demuestra que *Acartia californiensis* presenta, en su población, una fracción más o menos constante de animales vivos que muere en cada uno de sus estadios y que la fase naupliar es la de mayor riesgo.

AGRADECIMIENTOS

Agradecemos a M.H. Badii del Departamento de Invertebrados de la Universidad Autónoma de Nuevo León y a Guillermo Villarreal-Chávez de la Facultad de Ciencias Marinas (UABC), por sus valiosos comentarios. Estamos en deuda con Guadalupe González por su ayuda en la traducción al inglés y con Araceli Meléndez por el mecanografiado del manuscrito. Estamos particularmente agradecidos con el Marine Life Research Group de la Institución Oceanográfica Scripps por toda la ayuda brindada a este estudio. Este estudio fue realizado en el Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada y en la Facultad de Ciencias Marinas de la Universidad Autónoma de Baja California en México; fue financiado en parte por el Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y por el

researchers to analyze laboratory populations of zooplankton (e.g. Slobodkin, 1954; Frank *et al.*, 1957; Gehrs and Robertson, 1975). As mentioned by Gehrs and Robertson (1975), the difficulty of applying this kind of study to natural populations lies in obtaining the necessary data. Differences between laboratory and field results can be considered as estimates of the effects of environmental factors. It would be very interesting to plan future field investigations on this aspect with *Acartia californiensis* in order to compare and elucidate the effect of the environment.

With this study, it is proved that *Acartia californiensis* presents, in its population, a more or less constant fraction of live animals that die in each of its stages, and that the naupliar stage is the one of greatest risk.

ACKNOWLEDGEMENTS

We thank M.H. Badii from the Department of Invertebrates of the Universidad Autónoma de Nuevo León, and Guillermo Villarreal-Chávez from the Facultad de Ciencias Marinas (UABC) for their valuable criticism and comments to this paper. We are indebted to Mrs. Guadalupe González for her translation into English and to Araceli Meléndez for typing the manuscript. We would particularly like to thank the Marine Life Research Group at Scripps Institution of Oceanography for all the help given to this study. This study was done at the Centro de Investigación Científica y de Educación Superior de Ensenada and the Facultad de Ciencias Marinas, Universidad Autónoma de Baja California in Mexico. It was supported in part by the Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) and the Centro de Investigaciones de Quintana Roo (CIQRO).

This paper is dedicated to the memory of Pedro Mercado Sánchez (May 1929 - April 1991), founder and director of the Escuela Superior de Ciencias Marinas (1960-1966), first institution in Latin America dedicated to the study of the sea, and Rector of the Universidad Autónoma de Baja California (1966-1967).

Centro de Investigaciones de Quintana Roo (CIQRO).

Dedicamos este trabajo a la memoria de Pedro Mercado Sánchez (mayo 1929 - abril 1991), fundador y director de la Escuela de Ciencias Marinas hoy Facultad de Ciencias Marinas (1960-1966), primera institución en Latinoamérica dedicada al estudio del mar; y Rector de la Universidad Autónoma de Baja California (1966-1967).

LITERATURA CITADA

- Aksnes, D.L. and Høisæter, T.J. (1987). Obtaining life table data from stage-frequency distributional statistics. *Limnol. Oceanogr.*, 32: 514-517.
- Allee, W.C., Emerson, A.E., Park, O. and Schmidt, K.P. (1949). *Principles of Animal Ecology*. W.B. Saunders Co., Philadelphia.
- Deevey, E.S. (1947). Life tables for natural populations of animals. *Quart. Rev. Biol.*, 22: 283-314.
- Frank, P.W., Ball, C.D. and Kelly, R.W. (1957). Vital statistics of laboratory cultures of *Daphnia pulex* DeGeeras related to density. *Physiol. Zool.*, 30: 287-305.
- Frost, B.W. (1972). Effects of size and concentration of food particles on the feeding behaviour of the marine planktonic copepod *Calanus pacificus*. *Limnol. Oceanogr.*, 17: 805-815.
- Gehrs, C.W. and Robertson, A. (1975). Use of life tables in analyzing the dynamic of copepod populations. *Ecology*, 56: 665-672.
- Hairston, N.G. Jr. (1985). Obtaining life table data from cohort analyses: a critique of current methods. *Limnol. Oceanogr.*, 30: 886-893.
- Hairston, N.G. Jr. and Braner, M. (1987). Perspective on prospective methods for obtaining life table data. *Limnol. Oceanogr.*, 32: 517-520.
- Jiménez-Pérez, L.C. y Lara-Lara, J.R. (1990). Distribución de biomasa y estructura de la comunidad del zooplancton en el Estero de Punta Banda. *Ciencias Marinas*, 16(1): 35-48.
- Krebs, J.C. (1972). *Ecology: The Experimental Analysis of Distribution and Abundance*. Harper & Row, San Francisco, 694 pp.
- Marshall, S.M. and Orr, A.P. (1972). *The Biology of a Marine Copepod: Calanus finmarchicus* (Gunnerus). Oliver & Boyd, London, 195 pp.
- Méndez-Lanz, R.M. (1988). Abundancia y distribución del zooplancton en el Estero de Punta Banda, Baja California (diciembre 1986-mayo 1987). Tesis Profesional, Facultad de Ciencias Marinas, UABC, 45 pp.
- Morales-Zamorano, L.A. (1989). Papel trófico de microheterótrofos marinos durante un período de marea muerta-viva en el Estero de Punta Banda, B.C., México (septiembre de 1987). Tesis de Maestría, Facultad de Ciencias Marinas, UABC, Ensenada, B.C., México, 115 pp.
- Paniagua-Michell, J., Bückle-Ramírez, L.F., Granados-Machuca, C. y Loya-Salinas, D.H. (1986). Manual de metodologías y alternativas para el cultivo de microalgas. Informe especial OC-86-01, CICESE, Ensenada, B.C., México, 94 pp.
- Pearl, R. and Doering, C.R. (1923). A comparison of the mortality of certain lower organisms with that of man. *Science*, 57: 209-212.
- Slobodkin, L.B. (1954). Population dynamics in *Daphnia obtusa* Kurg. *Ecol. Monogr.*, 24: 69-88.
- Trujillo-Ortíz, A. (1986). Life cycle of marine calanoid copepod *Acartia californiensis* Trinast reared under laboratory conditions. *CalCOFI Rep.*, 27: 188-204.
- Trujillo-Ortíz, A. (1990). Porciento de eclosión, producción de huevos y tiempo de desarrollo de *Acartia californiensis* Trinast (Copepoda: Calanoida) bajo condiciones de laboratorio. *Ciencias Marinas*, 16: 1-22.