

LOS ANOSTRACOS, EJEMPLO DE UNA COMPLEJA ESTRATEGIA DE SUPERVIVENCIA

Dra. Rosa Graciela Cohen

Profesora Adjunta del Departamento de Biodiversidad y Biología experimental,

Facultad de Ciencias Exactas y Naturales, Universidad de Buenos Aires, Argentina

cohen@bg.fcen.uba.ar

LOS ANOSTRACOS, EJEMPLO DE UNA COMPLEJA ESTRATEGIA DE SUPERVIVENCIA

Resumen:

Los anostracos ('fairy shrimps' y 'brine shrimps') son un grupo basal y muy antiguo de crustáceos pertenecientes a la clase Branchiopoda, que datan del Cámbrico superior. Son habitantes habituales de cuerpos de agua temporarios principalmente de agua dulce, pero también salobre y salada, con características físicas y químicas muy variables, de baja diversidad biótica y pobres en nutrientes. Su pasaje desde el mar a cuerpos de agua continentales se vió facilitado principalmente por el desarrollo de un sistema osmorregulador eficaz, la presencia de un hábito alimentario primario de tipo filtrador microfágico y la aparición de mecanismos de detención metabólica (diapausa y quiescencia) para pasar la etapa desfavorable de su biotopo en el estado de quiste (embrión en criptobiosis). Un largo tiempo de evolución permitió los ajustes adaptativos necesarios para desarrollar una compleja estrategia de supervivencia.

Palabras clave: anostracos / osmorregulación / alimentación de filtro / criptobiosis / estrategia de supervivencia

ANOSTRACANS, EXAMPLE OF A COMPLEX SURVIVAL STRATEGY.

Abstract:

Anostracans (fairy and brine shrimps) are a root and very old group of crustaceans belonging to the class Branchiopoda, dating from the Upper Cambrian. They are usual inhabitants of temporary freshwater, but also brackish and salty ponds, very variables in their physical and chemical characteristics, with low biotic diversity and poor in nutrients. Their passage from the sea to inland waterbodies was mainly facilitated by the development of an efficient osmorregulatory system, the presence of a primary filter feeding microfagic habit and the appearance of metabolic arresting mechanisms (diapause and quiescence) to surpass as cysts (cryptobiotic embryo) the unfavourable phase of their biotope. A long time of evolution allowed the adaptive adjustments needed to develop a complex survival strategy.

Keywords: anostracans / osmotic regulation / filter feeding / cryptobiosis / survival strategy

Inicio

Los anostracos ('fairy shrimps' y 'brine shrimps') (Fig. 1) son un grupo muy antiguo de artrópodos pertenecientes a la clase Branchiopoda, con características probablemente muy similares a la forma marina ancestral de los grupos de crustáceos actuales. Son animales sin caparazón, blandos (poco esclerotizados y no calcificados) e indefensos, con aspecto de pequeños camarones, que miden normalmente de 1 a 2 cm. En cierto momento de su historia evolutiva, probablemente durante el Paleozoico, invadieron el agua dulce. Tal vez tuvo mucho que ver en el pasaje a este nuevo ambiente, la adquisición de un mecanismo osmorregulador altamente eficaz, que les permitió regular su contenido iónico y eliminar el exceso de agua que ingresaba pasivamente por ósmosis a través de las partes permeables de su cuerpo. Sin embargo, probablemente por su gran indefensión, sólo pudieron permanecer en cuerpos de agua temporarios, ambientes extremos y muy desfavorables, de muy baja diversidad biótica, donde los predadores escasean, pero también escasea el alimento. La colonización del agua dulce probablemente se vio facilitada por la presencia en estos organismos de un tipo de alimentación por filtración, ya que las partículas de detrito eran el único alimento disponible en este medio (Fryer, 1996). Así pudieron evadir la acción de los pequeños predadores (insectos acuáticos, peces, etc.) pero tuvieron que aclimatarse a grandes exigencias ambientales: gran amplitud térmica diaria, con fuerte insolación durante el día y temperaturas muy bajas de noche; temperaturas extremadamente bajas (en lagos y lagunas árticos y antárticos); fuertes vientos; grandes variaciones en el contenido de oxígeno y el pH; grandes variaciones en la salinidad del agua, pudiendo llegar a adaptarse a salinidades extremas de hasta casi 10 veces la salinidad del mar; variaciones del nivel de agua, desecación o congelamiento, estacional o imprevisto, de su biotopo. Sin embargo, la gran tolerancia a las variaciones del medio no fue suficiente para garantizar la continuidad de las poblaciones cuando el cuerpo de agua se secaba (física o funcionalmente). La aparición de mecanismos de detención metabólica (diapausa y quiescencia) condujo a la producción de estructuras de resistencia, los quistes, para pasar la época desfavorable. Según Fryer (1996) la aparición de estos mecanismos en los branquiópodos fue determinante para poder alcanzar su actual preeminencia en cuerpos de agua temporarios.



Fig. 1. Pareja de *Artemia franciscana*

La extraordinaria capacidad osmorreguladora

Algunas especies de anostracos son eurihalinas y pueden vivir en aguas salobres o hasta saladas e hipersalinas. En los casos más extremos, las especies de *Artemia* y *Parartemia* toleran asombrosas variaciones en la salinidad del medio de 20-30‰ hasta 300-330‰ (Grassé, 1996) y presentan un comportamiento osmorregulador complejo. En ambientes salinos diluidos, cuando su biotopo está inundado, *Artemia* (Fig. 2) hace una regulación hiperosmótica, bombeando iones hacia su medio interno y excretando una abundante orina muy diluida, para elevar la osmolaridad de su hemolinfa por encima de la del medio; en agua con una concentración cercana a la del agua de mar, se comporta como un osmoconformador, manteniendo sus fluidos corporales con una osmolaridad similar a la del medio; finalmente, en salmueras concentradas,

cuando las lagunas saladas se están evaporando, osmorregula hipotónicamente, bombeando iones desde la hemolinfa hacia el medio externo y excretando una orina muy concentrada (hasta 4 veces por encima de la concentración de la hemolinfa) (Barnes, 1977; Purves y col., 2004). Sin embargo, probablemente asociado con su notable indefensión a la predación, no existen anostracos marinos.

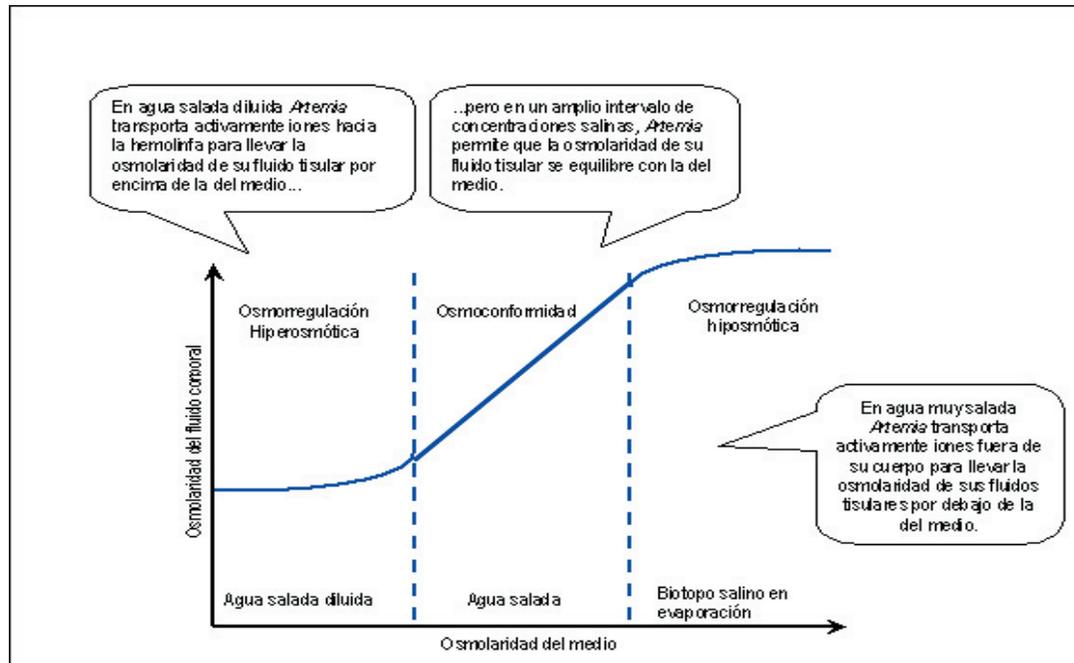


Figura 2. Los biotopos pueden variar mucho en concentración salina. *Artemia* presenta una gran capacidad adaptativa: actúa como regulador hiperosmótico en aguas saladas diluidas, como osmoconformador en concentraciones salinas medias y como regulador hiposmótico en aguas muy saladas. (Adaptado de Fig. 51.1 Purves y col., 2004)

Las estructuras osmorreguladoras

Las larvas de los anostracos realizan la regulación osmótica de la hemolinfa, intercambiando iones con el medio a través del órgano nusal (Hootman y Conte, 1975). Esta estructura, mencionada en la bibliografía como 'neck organ', 'nuchalorgan', 'dorsal organ', 'neck shield', 'salt gland', 'calotte cervicale', 'tubercule post-oculaire', se ubica dorsalmente, por detrás de los ojos, en la región cefálica de las larvas de los anostracos; también está presente en larvas de los otros branquiópodos así como en las de *Rehbachella kinekullensis* Müller¹. Según Walloßek (1995) el órgano nusal se habría originado a partir de un órgano sensorial primordial en la misma posición, distal al tercer segmento cefálico con apéndices. Este órgano persiste al menos hasta cierto punto del desarrollo larval y puede degenerar o permanecer, probablemente no funcional, hasta antes de alcanzar la adultez (Martin, 1992). Las larvas tendrían una mayor capacidad para transportar iones que los adultos, por lo que tolerarían mayores intervalos de salinidad.

Durante el desarrollo post-embrionario el órgano nusal es progresivamente reemplazado en su función osmorreguladora por los epipoditos de los toracópodos, y en menor grado por la pared intestinal (Croghan, 1958; Grassé, 1996). En el adulto, el epitelio de los epipoditos es la principal sede de intercambio iónico contra gradiente: allí se incorporan activamente iones del medio a la hemolinfa en la regulación hiperosmótica o se los elimina activamente desde la hemolinfa hacia el medio externo en la regulación hiposmótica.

¹ Fósil marino de los nódulos de piedra caliza ('orsten') del Cámbrico superior de Suecia, con estrechas relaciones de parentesco con los anostracos (Walloßek, 1995).

El hábito alimentario. El aparato filtrador

Se considera que el hábito alimentario primario de los anostracos es el filtrador microfágico no selectivo. Así estos animales consumen partículas alimentarias del medio, detrito, microalgas, protistas y bacterias, que son filtrados de acuerdo a su tamaño.

Alimentación en el adulto:

el típico aparato filtrador branquiópodo es muy especializado y consta de varios elementos:

- gran labro glandular que se extiende posteriormente
- piezas bucales adaptadas a la manipulación y trituración (mandíbulas tipo 'roller-grinding') del bolo alimenticio y su conducción hacia la boca
- cámara filtrante delimitada lateral y posteriormente por los toracópodos, que baten constantemente en forma metacrónica, creando corrientes de agua; los nutrientes contenidos en estas corrientes son filtrados a través de las armaduras setosas de los toracópodos. El tamaño de las partículas consumidas depende del tamaño del tamiz que forma el entrecruzamiento de las sedas filtrantes.
- surco medio esternal, como una canaleta entre las bases de los toracópodos; allí se va formando un bolo alimenticio en forma de cordón, el cual es aglutinado con mucus secretado por glándulas de las bases de los toracópodos y del surco ventral; el cordón mucoso es conducido anteriormente hacia las piezas bucales y la boca para ser triturado e ingerido (Cannon, 1933; Grassé, 1996).

Algunas especies combinan el hábito filtrador con el alimentador de suspensión; en este caso, las sedas del borde inferior (distal) de los endopoditos de los toracópodos adquieren la forma de peines con los que los animales raspan el sustrato y ponen en suspensión las partículas alimentarias que luego filtran con las sedas filtrantes.

Unas pocas especies, tales como *Branchinecta gigas* Lynch, *B. ferox* (Milne-Edwards) y *B. raptor* Rogers, Quinney, Weaver and Olesen, explotando el inusual gran tamaño que alcanzan, desarrollaron secundariamente un hábito predador y se alimentan de copépodos, cladóceros, otras especies de anostracos de menor talla y algas verdes filamentosas (Lynch, 1937; Fryer, 1966, 1983; Daborn, 1975; Belk and Ballantyne, 1988; Rogers y col., 2006). En estas especies, las sedas filtrantes de los toracópodos son reemplazadas por espinas cortas y fuertes.

Dado el escaso alimento disponible en los cuerpos de agua temporarios, algunas especies de anostracos han desarrollado estrategias tróficas para evadir la competencia inter e incluso intraespecífica. Daborn (1978) sugirió la existencia de una segregación trófica entre *Artemiopsis stefanssoni* Johansen y *Branchinecta paludosa* (O.F. Müller) que coexisten en cuerpos de agua árticos, muy pobres en nutrientes. Basó su hipótesis en la observación que ambas especies se alimentan de diferente forma y en diferente lugar del cuerpo de agua, lo cual se refleja en la morfología de sus toracópodos, su contenido intestinal y la incidencia de infección por esporozoarios. El mismo autor sugirió además la presencia en *B. paludosa* de una segregación trófica entre sexos, también sobre la base de los lugares donde se alimentan el macho y la hembra y el dimorfismo sexual en las armaduras setosas y endopoditos de los toracópodos. Posteriormente, el mismo Daborn (1979) extendió su hipótesis de segregación trófica intraespecífica a otras especies de *Branchinecta* que presentan gran dimorfismo sexual en sus toracópodos.

Alimentación durante la etapa larval:

el primer estadio larval de los anostracos es la larva 'nauplius', que consume su propio vitelo y no se alimenta activamente. En los siguientes estadios larvales, ya comienza la alimentación activa por filtración no selectiva de micropartículas planctónicas. El alimento es atrapado y manipulado hacia la boca por

sedas de las antenas 2 y de las mandíbulas con palpo. Las sedas que intervienen en la alimentación están bastante espaciadas entre sí, no formando un tamiz bien definido; además, no se observa una corriente filtrante neta ni una secreción mucosa aglutinante del alimento, como en el adulto. Según Fryer (1983) el mecanismo filtrador larvario parecería demasiado ineficaz; probablemente una parte importante de la dieta larval esté constituida por moléculas orgánicas, tales como vitaminas, minerales, azúcares simples y aminoácidos, tomadas directamente del medio.

Durante el desarrollo post-embrionario, a medida que los toracópodos y sus armaduras setosas se van desarrollando, el aparato filtrador larval es gradualmente reemplazado en su funcionamiento por el complejo aparato filtrador adulto.

Los quistes o embriones criptobióticos. Estrategia reproductiva

Los anostracos son animales bisexuales; solamente en el género *Artemia*, existe además, reproducción partenogenética. El macho presenta sus antenas modificadas como 'claspers' para enganchar a la hembra durante la cópula. Cuando un macho encuentra una hembra receptiva que acepta su abrazo, la pareja nada abrazada un tiempo variable, que va desde unos pocos segundos hasta días, según la especie. Durante ese tiempo los integrantes de la pareja no dejan de moverse y alimentarse. En la hembra, los ovocitos descienden desde un par de oviductos al útero, dentro de la bolsa ovígera u ovisaco impar, el cual termina distalmente en un orificio, el gonoporo femenino. El macho introduce uno de sus dos penes en el gonoporo femenino y fecunda los ovocitos. Pasado un tiempo variable, la pareja se separa. Los huevos fecundados son cubiertos por secreciones de las glándulas de la cáscara que desembocan en el saco ovígero, y empiezan a segmentarse dentro del útero materno; sin embargo, al llegar al estadio de gástrula el proceso de desarrollo se detiene: los embriones entran en un estado criptobiótico de origen endógeno (fisiológico) llamado diapausa, independientemente de las condiciones ambientales imperantes, y la hembra los libera al medio en forma de quistes o huevos embrionados de resistencia, que permanecerán allí un tiempo variable. Al secarse o congelarse su biotopo la hembra muere, pero estas mismas condiciones de desecación podrían producir la inactivación de la diapausa de los quistes liberados al medio; los quistes entran ahora en quiescencia, una etapa de criptobiosis exógena que depende de los factores ambientales: el metabolismo se reinicia cuando se restablecen las condiciones ambientales favorables (Lavens and Sorgeloos, 1987)

Existen dos tipos de quistes: los de eclosión inmediata o subitáneos y los que requieren un número variable de ciclos sucesivos de desecación-hidratación antes de eclosionar (Hildrew, 1985). La respuesta de los quistes a los estímulos de eclosión, varía entre poblaciones de una misma especie, entre individuos de una población y aún entre quistes de una misma puesta, según las condiciones ambientales bajo las cuales se desarrolló y creció la generación parental (Mura, 2004). Es decir que, puede haber variaciones locales en el comportamiento de eclosión, de acuerdo con la estabilidad y predictibilidad de los biotopos de cada población (Maffei y col., 2005). La tasa de eclosión de los quistes producidos por hembras que viven en ambientes predecibles y estables es alta con respecto a esta tasa en hembras que viven en ambientes impredecibles e inestables; en este último caso, la población enfrenta el riesgo de la desecación inesperada de su cuerpo de agua (por ej., inundación por una lluvia fugaz seguida de una rápida desecación, durante la estación seca), distribuyendo temporalmente la eclosión de sus quistes en sucesivos ciclos de desecación-inundación (Zarattini, 2004; Ripley y col., 2004). De este modo, una eclosión fallida por un cambio estacional impredecible no compromete el destino de la población. Esto garantiza que haya siempre una reserva o banco de quistes en la población, capaz de eclosionar bajo las más diversas condiciones ambientales (Mura, 2004), e incluso recolonizar un biotopo luego de un evento de extinción de la población. Además, los quistes del banco, que eclosionan después de períodos variables de criptobiosis y provienen de diferentes momentos y condiciones ambientales (dispersión temporal), pueden introducir una importante variabilidad genotípica y fenotípica en la población (Hairston and Kearns, 2002)

Se ha señalado una variación en el tamaño de los quistes entre poblaciones de una misma especie que viven en biotopos con diferentes características. Esto revelaría una respuesta evolutiva a distintas situaciones ecológicas. Belk y col. (1990) encontraron que el tamaño de los quistes de *Streptocephalus sealii* Ryder variaba en diversas poblaciones según si los correspondientes cuerpos de agua eran de lluvia o de deshielo. Estos autores sugirieron que la selección favorecería el desarrollo de un mayor número de huevos más pequeños en los charcos de lluvia, más impredecibles en cuanto a su régimen de inundación-desecación, que en los de deshielo, que son estacionales. El tamaño de los huevos también variaría con el tamaño de las hembras y la latitud y altitud de los biotopos.

Los anostracos son ovíparos. Sin embargo, en el caso particular de *Artemia*, las hembras pueden alternar dos modalidades reproductivas: ovoviviparismo y oviparismo. Cuando las condiciones del medio son favorables y el alimento no es limitante, las hembras liberan larvas 'nauplius' al medio, que se desarrollan inmediatamente (ovoviviparismo). Cuando las condiciones del medio empiezan a hacerse desfavorables y ponen en riesgo la supervivencia de la población, las hembras pueden virar de modo reproductivo y liberar quistes (embriones criptobióticos) al medio (oviparismo). Esos quistes asegurarán la continuidad de la población cuando se restablezcan las condiciones del medio. No se conocen hasta el momento los determinantes y el mecanismo de viraje entre los dos modos reproductivos.

Los quistes son estructuras altamente especializadas y resistentes. Su cáscara compleja protege al embrión: de su exposición al congelamiento (toleran hasta 2 horas una temperatura de -271°C , cerca del cero absoluto); de las temperaturas elevadas (toleran hasta 16 hs a 98°C); de daños mecánicos, radiaciones ultravioletas, hongos y parásitos. Se ha mencionado el caso de quistes de *Artemia* datados en 10.000 años, que eclosionaron al ser hidratados (Anónimo, 1987 en Grassé, 1996). Sin embargo, la cáscara no evita la pérdida de agua. El quiste se deshidrata, pero su alto contenido en el azúcar trehalosa (hasta un 20% de su peso seco), permite mantener su integridad estructural: las moléculas de trehalosa reemplazan a nivel molecular las moléculas de agua que se pierden por deshidratación alrededor de los residuos polares de los fosfolípidos y proteínas de las membranas celulares (Crowe, y col., 1987). En ausencia de agua, las membranas se mantienen estabilizadas en un estado fluido. A su vez, el aumento de la fluidez de las membranas deshidratadas es responsable del mantenimiento de una baja permeabilidad de las bicapas, lo que impide el escape de los contenidos celulares. Por lo tanto, el quiste se deshidrata en forma reversible y sin daño estructural. Durante la rehidratación, la trehalosa se degrada, el quiste se hincha rápidamente con agua y reinicia su actividad metabólica.

Los quistes de anostracos pueden ser lisos o muy ornamentados; esféricos, aplanados, con forma de disco o con forma de tetraedro. El tamaño y la forma pueden ser útiles en algunos casos para la identificación taxonómica a nivel de especie o de género, o ser caracteres taxonómicos complementarios.

La duración completa del ciclo de vida (quiste, desarrollo embrionario y post-embrionario, madurez sexual, cópula y fecundación, liberación de quistes al medio) puede ser sorprendentemente breve, y completarse en unas pocas semanas o menos, o extenderse por un período más largo de tiempo, según las condiciones climáticas y ambientales locales. Cuando las condiciones en el cuerpo de agua empiezan a volverse desfavorables, los tiempos se van acortando; lo mismo ocurre en ambientes en los que naturalmente las condiciones favorables duran poco tiempo. Cuando los tiempos se acortan, los animales pueden madurar a menores tamaños. Es frecuente observar que cuando un cuerpo de agua se va desecando gradualmente, se produce su fragmentación en charcos encadenados con diversos volúmenes de agua, dónde los animales pueden alcanzar simultáneamente la madurez a tamaños muy distintos.

Finalmente, los quistes son importantes agentes naturales de dispersión espacial, que intervienen en la distribución geográfica de las especies. Son transportados a cortas distancias por los vientos dominantes y a mayores distancias a través de animales (especialmente aves limícolas, que visitan los charcos temporarios para alimentarse y/o beber), los cuales los llevan adheridos a sus patas, cuerpos, pelos, plumas, picos o

incluso dentro de su tubo digestivo. Los quistes toleran la acción de las enzimas digestivas y pueden ser egestados o regurgitados en otros cuerpos de agua, alejados del biotopo de origen (Green et al, 2005) También debe tenerse en cuenta la dispersión deliberada o involuntaria de quistes, asociada a las actividades económicas del hombre, sobre todo en las especies de aplicación en Acuicultura, lo cual está generando alteraciones en la distribución geográfica de las especies y serio riesgo de extinción de especies autóctonas y su reemplazo por especies invasoras.(Green y col., 2005; Amat y col., 2005).

Por ejemplo, ² *A. franciscana*, es una especie americana autóctona, distribuida ampliamente en Norte y Sudamérica y el Caribe. Recientemente, se ha convertido en una especie exótica invasiva en expansión en el Viejo Mundo. Es actualmente la especie de *Artemia* dominante en las salinas costeras atlánticas portuguesas, a lo largo de la costa mediterránea francesa (SE Francia) y en la Bahía de Cádiz (SO de España), desplazando a las formas nativas; también coexiste con la forma partenogenética autóctona en la Laguna Mar Chica, al N de Marruecos y en la salina Aigues Mortes, en Francia (Amat y col., 2005). *A. franciscana* tendría los rasgos de las especies r-estrategas. Según Smith and Smith (2001) las especies r-estrategas viven en hábitats temporales, inestables e impredecibles, explotan situaciones en las que no tienen competencia, poseen buenos mecanismos de dispersión, son buenos colonizadores y responden rápidamente a las perturbaciones. Estas características se aplican en general a las especies de anostracos. *A. franciscana* sería una especie r-estratega más extrema que las especies del Viejo Mundo a las que deja fuera de competencia (Amat y col., 2005).

Conclusiones

La gran plasticidad adaptativa de los anostracos para enfrentar grandes variaciones ambientales de sus biotopos, parece ser la herramienta evolutiva que garantizó su larga permanencia desde el Cámbrico superior (Waloßek, 1995) hasta nuestros días. Su notable eurihalinidad y la adquisición de un mecanismo osmorregulador muy eficaz, fue un factor determinante en la invasión al agua dulce, particularmente en ambientes temporarios, extremadamente variables, de baja diversidad biótica; esa amplia tolerancia a las grandes variaciones ambientales también permitió la invasión de otros ambientes extremos e inhóspitos: los cuerpos de agua salobre y salada. Fueron tan exitosos en la ocupación de estos ambientes que se distribuyeron por todos los continentes. En estos biotopos seguramente el alimento disponible era escaso y un tipo de alimentación microfágica por filtración no selectiva fue muy adaptativo. La adquisición de mecanismos de detención metabólica, diapausa y quiescencia en los quistes (embriones criptobióticos) constituyeron la base para el desarrollo de una compleja estrategia reproductiva. Hubo muchos millones de años para ensayar diferentes soluciones y seleccionar las mejores para enfrentar los problemas planteados. Esas soluciones forman parte de la estrategia de supervivencia de los anostracos, que tiene importantes puntos de contacto con las estrategias de otros Branchiopoda y de grupos zoológicos no tan cercanos, que debieron enfrentar desafíos similares. Pocas soluciones similares para problemas parecidos.

² AMAT, F., Hontoria, F., Ruiz, O., Green, A. J., Sánchez, M. I., Figuerola, J. and Hortas, F. 2005. *The American brine shrimp as an exotic invasive species in the western Mediterranean*. *Biological Invasions* 7:37-47.

Bibliografía

AMAT, F., HONTORIA, F., RUIZ, O., GREEN, A. J., SÁNCHEZ, M. I., FIGUEROLA, J. AND HORTAS, F. "The American brine shrimp as an exotic invasive species in the western Mediterranean." *Biological Invasions*, 7(2005): 37-47.

BARNES, R. B. *Crustáceos. Subclase Branchiopoda*. p. 505-511. En: *Zoología de los invertebrados*. 2da ed., Edit. Interamericana. México. 1977.

BELK, D. AND R. BALLANTYNE. "Filamentous algae an additional food for the predatory anostracan *Branchinecta gigas*." *Journal of Crustacean Biology*, 16 (1996): 552-555.

BELK, D., ANDERSON, G. AND HSU-SHEAU YU. "Additional observations on variations in egg size among populations of *Streptocephalus sealii* (Anostraca)." *Journal of Crustacean Biology*, 10 (1990): 128-133.

CANNON, H. G.. "On the feeding mechanism of the Branchiopoda." *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, B 222 (1933): 267-352.

CROGHAN, P.C. "The mechanism of osmotic regulation in *Artemia salina* (L.) The physiology of the gut." *Journal of Experimental Biology*, 35 (1958): 243-249.

CROWE, J., CROWE, L.M., DRINKWATER, M. AND BUSA, W.B. *Intracellular pH and anhydrobiosis in Artemia cysts. Artemia Research and its applications*. Vol. 2. *Physiology, Biochemistry, Molecular Biology*. W. Declair, L. Moens, H. Slegers, E. Jaspers and P. Sorgeloos (Eds.) Universa Press, Wetteren, Belgium. 562 p. 1987

DABORN, G. R. "Life history and energy relations of the giant fairy shrimp *Branchinecta gigas* Lynch 1937 (Crustacea: Anostraca)." *Ecology*, 56 (1975): 1025-1039.

DABORN, G.R. "Distribution and biology of some nearctic tundra pool phyllopods." *Verh. Internat. Ver. Limnol.*, 20 (1978): 2442-2451.

DABORN, G.R. "Limb structure and sexual dimorphism in the Anostraca (Crustacea)." *Canadian Journal of Zoology*, 57(1979): 894-900.

FRYER, G. "Branchinecta gigas Lynch, a non-filter-feeding raptatory anostracan, with notes on the feeding habits of certain other anostracans." *Proceedings of the Linnean Society of London*, 177 (1966): 19-34.

FRYER, G. "Functional ontogenetic changes in *Branchinecta ferox* (Milne-Edwards) (Crustacea: Anostraca)." *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 303 (1983): 229-343.

FRYER, G. "Diapause, a potent force in the evolution of freshwater crustaceans." *Hydrobiologia*, 320 (1996): 1-14.

FRYER, G. "Functional ontogenetic changes in *Branchinecta ferox* (Crustacea: Anostraca)." *Philosophical Transactions of the Royal Society of London*, 303B (1983): 229-343.

GRASSÉ, P.P. *Traité de Zoologie, Anatomie, Systématique, Biologie*. VII. Edit. Masson, Paris. 1996

GREEN, A. J., SÁNCHEZ, M. I., AMAT, F., FIGUEROLA, J., HONTORIA, F., RUIZ, O., AND HORTAS, F. "Dispersal of invasive and native brine shrimps *Artemia* (Anostraca) via waterbirds." *Limnol. Oceanogr.*, 50(2005), 2005, 737–742.

HAIRSTON, N. AND KEARNS, C. M. "Temporal dispersal: ecological and evolutionary aspects of zooplankton egg banks and the role of sediment mixing." *Integ. and Comp. Biol.*, 42 (2002): 481-491.

HILDREW, A. G. "A quantitative study of the life history of a fairy shrimp (Branchiopoda: Anostraca) in relation to the temporary nature of its habitat, a Kenyan rainpool." *J. Ann. Ecol.*, 54 (1985): 99-110.

HOOTMAN, S. R. Y CONTE, F.P. "Functional morphology of the neck organ in *Artemia salina* nauplii." *Journal of Morphology*, 145 (1975): 371-386.

LAVENS, P. AND SORGELOOS, P. *The cryptobiotic state of Artemia cysts, its diapause deactivation and hatching: a review. Artemia Research and its applications. Vol. 3. Ecology, Culturing, Use in Aquaculture.* P. Sorgeloos, D.A. Bengtson, W. Decler and E. Jaspers (Eds.) Universa Press, Wetteren, Belgium. 556 p. 1987.

LYNCH, J. E. "A giant new species of fairy shrimp of the genus *Branchinecta* from the state of Washington." *Proceedings of the United States National Museum*, 84 (1937): 555-566.

MAFFEI, C., VAGAGGINI, D., ZARATTINI, AND MURA, G. "The dormancy problem for Crustacea Anostraca: a rigorous model connecting hatching strategies and environmental conditions." *Ecological modelling*, 185 (2005): 469-481.

MARTIN, J. Branchiopoda. In: *Microscopic Anatomy of Invertebrates*, vol. 9: Crustacea. pp. 25-224. Wiley-Liss. Inc. 1992.

MURA, G. "Structure and functioning of the "Egg Bank" of a fairy shrimp in a temporary pool: *Chirocephalus ruffoi* from Pollino National Park (Southern Italy) as a case of study." *Internat. Rev. Hydrobiol.*, 89 (2004): 35-50.

PURVES, W.K., SADAVA, D., ORIAN, G.H. AND HELLER, H.C. *Life, the Science of Biology*. Sinauer Assoc., Inc. Freeman and Co., 6th ed., 2001.

RIPLEY, B. J., HOLTZ, J. AND SIMOVICH, M. A. "Cyst bank life-history model for a fairy shrimp from ephemeral ponds." *Freshwater Biology*, 49 (2004): 221-231.

ROGERS, D. CH., QUINNEY, D. L. WEAVER, J. AND OLESEN, J. "A new giant species of predatory fairy shrimp from Idaho, USA (Branchiopoda: Anostraca)." *Journal of Crustacean Biology*, 26 (2006): 1–12.

SMITH, R.L. Y SMITH, T.M. *Ecología*. 4ta. Ed. Pearson Educación S.A., Madrid, 664 p. 2001.

WALOBEK, D., "The Upper Cambrian *Rehbachella*, its larval development, morphology and significance for the phylogeny of Branchiopoda and Crustacea." *Hydrobiologia*, 298 (1995): 1-13.

ZARATTINI, P. "Intraspecific differences in hatching phenology of the fairy shrimp *Chirocephalus diaphanus* Prévost, 1803 (Crustacea, Anostraca) in relation to habitat duration." *Journal of Limnology*, 63(Suppl.1) (2004): 85-89.