



# UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

---

---

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES  
IZTACALA

**ESTRUCTURA Y FUNCIÓN DEL BANCO  
DE HUEVOS DE RESISTENCIA DEL  
ZOOPLANCTON (COPÉPODOS Y  
ROTÍFEROS) DEL LAGO ALCHICHICA,  
PUEBLA**

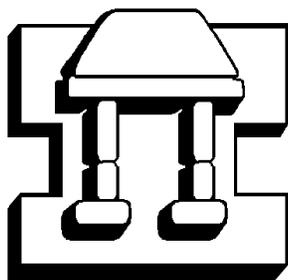
T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

B I O L O G O

P R E S E N T A:

MARIO AYALA ARCE



IZTACALA

DIRECTOR DE TESIS:

Dr. JORGE CIROS PÉREZ

LOS REYES IZTACALA, EDO. DE MEX.

2008



Universidad Nacional  
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

**Biblioteca Central**



**UNAM – Dirección General de Bibliotecas**  
**Tesis Digitales**  
**Restricciones de uso**

**DERECHOS RESERVADOS ©**  
**PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL**

Todo el material contenido en esta tesis esta protegido por la Ley Federal del Derecho de Autor (LFDA) de los Estados Unidos Mexicanos (México).

El uso de imágenes, fragmentos de videos, y demás material que sea objeto de protección de los derechos de autor, será exclusivamente para fines educativos e informativos y deberá citar la fuente donde la obtuvo mencionando el autor o autores. Cualquier uso distinto como el lucro, reproducción, edición o modificación, será perseguido y sancionado por el respectivo titular de los Derechos de Autor.

## **Agradecimientos**

Los autores desean expresar su gratitud a la M. en C. Dimas-Flores N. por su invaluable apoyo en el trabajo de laboratorio. Esta investigación fue financiada parcialmente por los proyectos PAPIIT IN209102 y PAPIIT IN212206.

Gracias a los que participaron en la elaboración de mi tesis:

Dr. Jorge Ciros-Pérez.  
Dra. Elizabeth Mayagoitia  
Dr. Alfonso Lugo Vázquez.  
Dra. María del Rosario Sánchez Rodríguez  
Dr. Javier Alcocer Duran.

Por su apoyo e interés de formar futuros profesionistas, así como investigadores de calidad.

Al economista Alejandro Roldan, (por compartir sus aberraciones), In memoria al Químico Ernesto Zepeda FES-Cuatitlán Campo 1.

A los profesores del Colegio de Bachilleres No. 1 "El Rosario": Químicos Raquel Zúñiga, Héctor Lemus, por su terquedad y despertar el interés en mi.

A los compañeros de trabajo de Limnología Tropical que participaron en el trabajo de campo a: mi compañero y amigo Armando Rodríguez Rocha, a la M. en C. Laura Peralta, Luis Oseguera, Alejandra Lara y, a todos aquellos que forman parte del proyecto.

## **Dedicatoria.**

A mis compañeros y amigos Biólogos Gallegos Ramírez Francisco Cesar, David Romero Hurtado, Gonzáles Vargas Fabián, Campos López Luis Uriel, Romero Hurtado Héctor y Martín el líder de los Calentosaurios, Jesús “El homie”, Juan Carlos “El chost” a el Osbi, a mis amigos de medicina Renato y el Viko.

También deseo mencionar a mis compañeros Biólogos de generación: Felipe de Jesús Arguijo Pérez, Gerardo Alberto Ramírez Bautista, Ricardo “ El pink”, recordando a los “ Mangler Monsters”., a Moisés “ El Suave”, David el “Bam Bam” e Ivette, a Juan Carlos “el 1000%”, Cintya, Nancy, Gabriela, Serathna, Shanik, e Isabel gracias por su gran apoyo en las salidas a campo y laboratorio., Así como Marisol, Jacobo, Mónica por darme un espacio y tiempo, a Diana , Néstor, Miguelon y Noe, además a Ricardo, Tania, Lulú, Mónica, David e Israel.

A todos aquellos que contribuyeron en mi formación en general: a mis amigos del Colegio de Bachilleres, y a los que compartieron escuelas y experiencias a mi lado.

Por que no me gustaría que se sintieran orgullosos de mi sino de ellos mismos, trazándose metas y cumpliendo sus sueños, correr el riesgo de superarse, vivir nuevas experiencias, y darle sentido a la vida: a mis hermanos y familiares.

## Índice general

	Pág.
1. Resumen	v
2. Introducción	1
3. Huevos de resistencia en rotíferos	4
4. Justificación	7
5. Objetivos	9
6. Hipótesis	10
7. Área de Estudio	11
8. Materiales y Métodos	13
a) Mantenimiento de cepas en laboratorio	13
b) Análisis del banco de huevos de resistencia en condiciones de laboratorio	14
c) Análisis del banco de huevos en condiciones de campo	16
9. Resultados	21
9.1. Trabajo de laboratorio	19
a) Densidad y Diversidad de huevos de resistencia	19
b) Banco de huevos de resistencia: distribución vertical, viabilidad y edad	24
c) Tasas de eclosión en condiciones de laboratorio: efecto combinado de la temperatura, fotoperiodo e intensidad de luz	26
d) Dinámica temporal de eclosión	29
9.2. Trabajo de campo	31
a) Variables registradas durante la fase experimental (perfiles verticales de oxígeno disuelto, temperatura y zooplancton) en la columna de agua del lago Alchichica	31
b) Diversidad y abundancia de rotíferos en muestras de agua	33
c) Tasas de eclosión	36
10. Discusión	39
11. Conclusiones	49
12. Recomendaciones	51
13. Literatura citada	52

## Índice de figuras y tablas.

Figuras.	Pág.
1. Ciclo vital típico de los rotíferos	5
2. Localización geográfica y batimetría del Lago	12
3. Trampas de eclosión de huevos de resistencia	20
4. Ubicación y distribución de las trampas	20
5. Densidad de huevos de resistencia	22
6. Huevo de resistencia del Lago Alchichica, Puebla	22
7. Distribución vertical de huevos de resistencia	25
8. Efecto de los tratamientos experimentales en laboratorio	27
9. Efecto de los tratamientos experimentales sobre los huevos	27

	aislados individualmente.	
<b>10.</b>	Dinámicas de eclosión en los diferentes tratamientos (T1: mezcla, T2 estratificación temprana y T3 Estratificación establecida).	<b>30</b>
<b>11.</b>	Dinámica de eclosiones distribuidos verticalmente	<b>30</b>
<b>12.</b>	Oxígeno disuelto y temperatura durante los periodos experimentales	<b>32</b>
<b>13.</b>	Densidad de <i>Hexartra jenkinsae</i> en muestras de agua durante los experimentos de eclosión de huevos de resistencia en campo	<b>34</b>
<b>14.</b>	Densidad de <i>Brachionus</i> grupo <i>plicatilis</i> en muestras de agua durante los experimentos de eclosión de huevos de resistencia en campo	<b>35</b>
<b>15.</b>	Efecto de la profundidad (i. e, temperatura, intensidad de luz y oxígeno disuelto) durante los dos periodos del ciclo hidrodinámico del lago en huevos aislados sin sedimento.	<b>37</b>
<b>16.</b>	Efecto de la profundidad (i. e, temperatura, intensidad de luz y oxígeno disuelto) durante los dos periodos del ciclo hidrodinámico del lago en huevos presentes en sedimento	<b>37</b>
<b>17.</b>	Eclosiones en superficie de huevos de resistencia del rotífero <i>B.</i> grupo <i>plicatilis</i> en sedimentos del Lago Alchichica, Puebla durante los dos periodos del ciclo hidrodinámico del lago	<b>38</b>
<b>Tablas.</b>		
<b>1.</b>	Taxa de zooplancton encontrados en la zona pelágica y litoral provenientes de muestras de agua del Lago Alchichica así como aquellos eclosionados a partir de estructuras de resistencia presentes en los sedimentos.	<b>23</b>

## Resumen

El banco de huevos de resistencia en los sedimentos de los cuerpos de agua se forma por la acumulación de estructuras de diapausa generadas por las poblaciones de zooplancton como una estrategia reproductiva ante condiciones inciertas o adversas. En este trabajo se evaluó la diversidad, abundancia, distribución espacial y temporal, así como los patrones de eclosión del banco de huevos de resistencia del zooplancton del Lago Alchichica, Puebla en condiciones de laboratorio y campo durante las principales temporadas del ciclo hidrodinámico del cuerpo de agua (circulación y la estratificación). Para alcanzar este objetivo: (1) se hizo la evaluación de la abundancia y diversidad de las estructuras de latencia depositadas en los sedimentos recientes de las zonas litoral y profunda; (2) se estimó en condiciones de laboratorio la viabilidad y las tasas de eclosión de las estructuras de resistencia sometidas a una combinación de factores ambientales (fotoperiodo, intensidad luminosa y temperatura) característicos de las principales etapas del ciclo hidrodinámico del lago; (3) se analizó la viabilidad de las estructuras de resistencia en función de su edad, a partir de sedimentos extraídos a diferentes profundidades de los depósitos lacustres; y por último, (4) se analizó *in situ* el efecto de las diferentes condiciones ambientales del lago (i. e., combinación de intensidad luminosa, temperatura, fotoperiodo y oxígeno disuelto a diferentes profundidades) sobre la eclosión del banco de huevos de resistencia en las temporadas más contrastantes (mezcla y estratificación plena de la columna de agua). Los resultados obtenidos muestran un banco de huevos de resistencia dominado totalmente por rotíferos con densidades relativamente bajas ( $148 \pm 6.4$  huevos  $\text{cm}^{-2}$ ), de edad reciente ( $\leq 10$  años, a 3.5 cm de profundidad) y poco diverso, con tan sólo dos especies de rotíferos (*Brachionus* grupo *plicatilis* y *Hexarthra jenkiniae*), una de ellas raramente observada, y que el promedio de viabilidad de estas estructuras también es bajo (29%). En ninguna de las muestras y condiciones experimentales se observó la presencia y/o eclosión de estructuras de resistencia de copépodos. Los resultados obtenidos indican los cambios en el fotoperiodo, intensidad lumínica y temperatura, no tuvieron un efecto relevante como estímulo para la eclosión de los huevos del rotífero *B.* grupo *plicatilis*, sin

embargo, en condiciones de campo, se observó que la disponibilidad de oxígeno durante el periodo de mezcla fue el principal factor que determinó el final de la latencia, y su efecto aparentemente se vio limitado debido a la baja disponibilidad en el meta e hipolimnion durante la estratificación, o, a pesar de que se encontraba en concentraciones relativamente altas en toda la columna de agua durante la mezcla, es muy probable que no haya estado disponible al ser capturado por la oxidación de la alta cantidad de materia orgánica acumulada en los sedimentos. Estos resultados indican el banco de huevos de resistencia parece tener un papel poco relevante en la dinámica de las poblaciones zooplanctónicas que a corto plazo –ya que solo podría reclutar algunos organismos a la columna de agua durante periodos cortos en la temporada de mezcla-. Sin embargo, es probable que a relativamente largo plazo, éste reservorio de diversidad pueda estar actuando para prevenir la erosión (i. e., pérdida) de diversidad genética de las poblaciones y eventualmente puedan aportar nuevas variantes que se incorporarían a la columna de agua, y que podrían en su caso, afrontar posibles nuevos escenarios, teniendo así un impacto relevante a través del tiempo en la dinámica y evolución del zooplancton de Alchichica.

**Palabras clave:** banco de huevos de resistencia, diapausa, ecología acuática, ecología evolutiva, rotíferos, zooplancton.

## Introducción

En la actualidad los estudios en ecología están dirigidos principalmente a comprender qué factores regulan la estructura y dinámica de las comunidades en los sistemas naturales y a partir de la información que se genera, interpretar los procesos históricos y evolutivos que dieron lugar a las condiciones actuales, además de predecir las posibles alteraciones producto de las actividades humanas, por ejemplo, el denominado cambio climático, la eutrofización, etc. Se ha descrito que la estructura y dinámica de las comunidades acuáticas están controladas en gran medida por interacciones ecológicas que pueden ser de dos tipos (Lampert y Sommer, 1997; Rothhaupt, 2000): (1) directas, tales como las interacciones parásito-huésped y depredador-presa, denominado control “top-down” o control descendente y (2) interacciones indirectas como en el caso de la competencia por recursos, la cual conduce a la limitación de éstos, que tiene como efecto el control en la densidad de las poblaciones a través de la disminución de sus tasas de reproducción y supervivencia, es decir, el control de las poblaciones de consumidores a través de los recursos (i. e., el denominado control “bottom-up” o control ascendente). Dadas las características del hábitat pelágico en los lagos (relativamente homogéneos y predecibles en el tiempo y el espacio), las interacciones de los organismos con los factores abióticos, a pesar de que establecen los límites en los cuales se pueden desempeñar los organismos, al parecer son menos importantes para explicar sus patrones de abundancia y distribución (Lampert, 1997). Por lo anterior, las fluctuaciones de las poblaciones en las comunidades se ven reguladas básicamente por las respuestas de los organismos a cambios en la intensidad de estas interacciones ecológicas.

En respuesta a estos factores bióticos y abióticos algunos organismos del zooplancton forman estructuras de resistencia que les ayudan a evadir las condiciones eventualmente desfavorables permaneciendo latentes por largos periodos de tiempo y que, al eclosionar, pueden tener impactos significativos en la ecología y evolución de las poblaciones activas (Cáceres, 1997a). El efecto sobre la población de la producción de estas estructuras desde luego que es marcado,

debido a que es el principal factor, que ocasiona una disminución de las tasas de natalidad y por lo tanto cambios en la dinámica de las poblaciones (Hansen y Hairston, 1998; Ciro-Pérez *et al.*, 2002). Sin embargo, su importancia a largo plazo puede ser aún mayor, ya que estas estructuras depositadas en sedimentos donde fueron formadas, pueden permanecer viables en estado de latencia por décadas, e incluso siglos, representando un reservorio de la diversidad biótica potencial del zooplancton; estos depósitos en el sedimento de cuerpos de agua forman los denominados banco de huevos de resistencia los cuales pueden eclosionar cuando las condiciones vuelven a ser favorables, pudiendo así repoblar el cuerpo de agua en el que fueron formados o bien colonizar otros ambientes (Cáceres, 1998).

Esta característica peculiar de estos organismos pequeños incrementa sustancialmente el tiempo generacional y actúa como protección a la extinción de especies o genotipos particulares, por lo que, en los organismos que la poseen constituye un reservorio biótico a partir del cual se da la posibilidad de reclutar variantes genéticas nuevas a la columna de agua que eventualmente podrían hacer frente a las condiciones ambientales que cambian continuamente (Hairston, 1996).

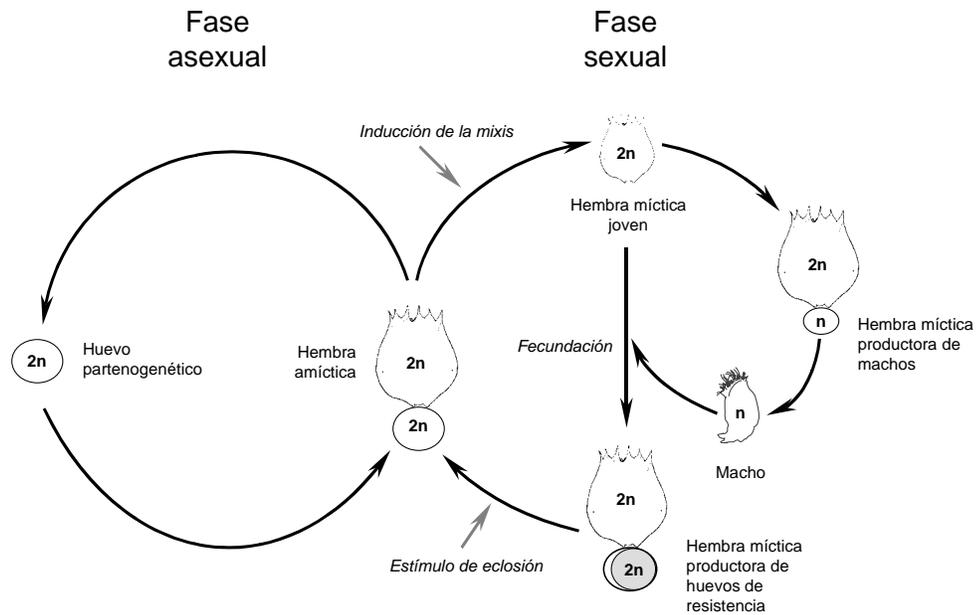
La latencia prolongada (diapausa) se presenta en pequeños invertebrados tales como las esponjas, cnidarios, platelmintos, gastrotricos, tardígrados, rotíferos, crustáceos, etc., aunque se da de distinta manera entre los diferentes taxa. Los factores que determinan la entrada y salida de la diapausa dependerán de las historias de vida individuales de cada especie (Watson y Smallman, 1971). La diapausa prolongada es más común en organismos del zooplancton de aguas epicontinentales que en especies marinas (Hairston y Cáceres, 1996). Los copépodos y rotíferos de vida libre tienen una enorme importancia desde el punto de vista ecológico ya que representan el componente principal del zooplancton y, con frecuencia, dominan el nivel de consumidores primarios de los cuerpos de agua. Estos organismos producen estructuras de resistencia muy eficientes que

les permiten prosperar con éxito en los cuerpos de agua donde habitan, y por consiguiente tener una alta diversificación (Hairston y Bohonak, 1998). La latencia prolongada de estos miembros del zooplancton les permite sobrevivir en cuerpos de agua en desecación o sometidos a temperaturas extremadamente bajas y en general en ambientes con fluctuaciones ambientales importantes (Cáceres, 1997c).

Se ha descrito que el fotoperiodo y la temperatura tienen un efecto significativo en organismos que realizan la diapausa. Por ejemplo, el “reloj biológico” del copépodo *Diacyclops novas* depende de procesos hormonales internos, pero también de factores externos como las horas de luz y las variaciones de la temperatura en el ambiente, que inducen a la detención total en su desarrollo con la formación de estructuras de resistencia (Hairston y Kearns, 1995).

## **Huevos de resistencia en rotíferos**

El ciclo de vida más común en los rotíferos monogonontes (Rotifera, Monogononta) es la partenogénesis cíclica, caracterizado por presentar la alternancia entre la reproducción de tipo asexual por partenogénesis y la reproducción sexual. Este ciclo vital combina las ventajas de la reproducción partenogenética con las de la reproducción sexual; a pesar de ello, se encuentra restringido a unos cuantos grupos animales, entre los que destacan áfidos (insectos), cladóceros (crustáceos) y rotíferos monogonontes (Young, 1983; Aparici *et al.*, 2002; Simon *et al.*, 2002). La reproducción de estos organismos comienza con la eclosión de huevos diapáusicos en el sedimento que dan lugar a hembras asexuales (amícticas; Fig. 1). Estas hembras asexuales son diploides y se reproducen por partenogénesis ameiótica para dar lugar a hijas que son genéticamente idénticas a sus progenitoras salvo en el caso de que se produzca mutación. La fase sexual comienza cuando los huevos partenogenéticos diploides producidos a través de mitosis por las hembras asexuales se desarrollan en hembras sexuales (mícticas) diploides, que a su vez producirán por meiosis huevos haploides; si estos huevos no son fecundados se desarrollarán en machos haploides. Una vez que hay machos en la población, éstos fecundarán los huevos haploides no fecundados de hembras mícticas, que tras algunas divisiones celulares entran en estado de diapausa (Fig. 1). Entre los factores ambientales que se han reportado como causantes de este peculiar cambio en el ciclo de vida se encuentran el fotoperiodo, la temperatura, el tipo de alimentación y el hacinamiento (Gilbert, 1974; 1980; Pourriot y Climent, 1981; Pourriot y Snell, 1983; Carmona, 1992). La producción de huevos de resistencia o entrada en diapausa (mixis) en rotíferos es el principal resultado de la reproducción sexual.



**Figura 1.** Ciclo vital típico de partenogénesis cíclica de los rotíferos monogonontes (Ciros-Pérez, 2001).

Se ha descrito la morfología de los huevos de resistencia de diferentes especies, principalmente en rotíferos (véase p. ej., Koste, 1978), pudiéndoseles reconocer por el tamaño, forma, color y ornamentación de la superficie, aunque estas características pueden ser variables, incluso existe poliformismo dentro de la misma especie (Pourriot y Snell, 1983). Los huevos de resistencia del rotífero *Brachionus* grupo *plicatilis* son generalmente de forma ovoide, color anaranjado-rojizo y más grandes que los huevos asexuales. Presentan tres cubiertas que les sirven de protección, la más externa es segregada por el ovocito en crecimiento y las más internas son segregadas por el embrión en desarrollo (García-Roger, 2004). Entre estas cubiertas (externa y las dos internas) hay un espacio extraembrionario que es más ancho en un extremo del huevo, este espacio está lleno de líquido si el huevo está en contacto con el agua, pero se llena de aire si el huevo se deja secar parcialmente (Wurdak *et al.*, 1978; Hagiwara *et al.*, 1985). En el otro extremo, el embrión presenta un opérculo limitado por una sutura, es ahí donde se produce la eclosión. Estos organismos presentan una fase obligatoria de reposo que puede variar de 7 a 300 días dependiendo de la temperatura en la que

son incubados; al término de ésta fase los embriones pueden permanecer en estado latente, acumulados en los sedimentos de las charcas y lagos (Snell *et al.*, 1983; Marcus *et al.*, 1994). Cuando se dan determinadas condiciones ambientales de salinidad, luz, oxígeno, las cuales varían según el genotipo, los embriones reciben la señal de continuar su desarrollo y eclosionar (Ito, 1960; Pourriot y Snell, 1983; Hagiwara e Hino, 1989; Hagiwara *et al.*, 1985b, 1995).

Existen pocos trabajos realizados en cuerpos de agua salinos en los que se analice el papel del banco de huevos de resistencia. En un estudio reciente realizado en un estuario, caracterizado por presenta condiciones anóxicas en las aguas profundas y concentraciones altas de ácido sulfhídrico en sus sedimentos, se ha registrado que los organismos zooplanctónicos más abundantes eclosionados del banco de huevos de resistencia son los rotíferos del género *Brachionus*, presumiblemente del complejo de especies *B. plicatilis*, los cuales se encuentran distribuidos en los sedimentos más superficiales, con edades no mayores a 40 años y tasas de eclosión relativamente altas -76.7 %- (Marcus, 1994). Aunque en otros lagos con características similares se ha visto que la viabilidad de estas estructuras puede ser mayor (~65 años; Kotani *et al.*, 2001).

Otro grupo de trabajos importantes es el realizado en cuerpos de agua someros en algunas cuencas hidrológicas del noreste de España, en los que se ha estudiado en detalle la viabilidad de huevos de resistencia del rotífero *B. grupo plicatilis* tomando en cuenta características morfológicas (tamaño del embrión, color y estado de la cubierta). En estos trabajos se concluye que los huevos de resistencia con apariencia viable (i. e., de mayor tamaño, de color anaranjado-rojizo y con la cubierta intacta) presentaban tasas de eclosión altas (98.9 %), mientras que los huevos en apariencia deteriorados (i. e., con embriones oscuros, grises y de tamaño pequeño) no eclosionaron (García-Roger, 2004). Además, se reporta que en estos lagos las densidades de huevos de resistencia es muy variable desde 4.7 hasta 26,000 huevos cm<sup>-2</sup> y con rangos de 60 a 80 años de edad máxima y una media de 3 a 30 años. Los autores concluyen que las

tasas de eclosión y los huevos en diapausa no dependen únicamente de los factores asociados con la columna de agua, sino que también dependen de la incidencia de procesos de deterioro en los sedimentos (García-Roger et al., 2006).

## Justificación

El Lago Alchichica es un lago cráter profundo, salobre (véase descripción detallada en área de estudio) y con poca diversidad biológica en comparación con la observada en otros sistemas acuáticos. En Alchichica las especies zooplanctónicas no siguen una sucesión predecible cada año (Lugo, 2000; Lugo, *com. per.*), a diferencia de lo que ocurre con las condiciones abióticas, representadas principalmente por un ciclo de estratificación-mezcla anual. El lago se estratifica a partir de la época cálida lluviosa y presenta un periodo de circulación durante la época seca y fría del año, por lo que se clasifica como un lago monomíctico cálido (Alcocer et al. 2000).

Estas características particulares de las poblaciones zooplanctónicas, además de la abundante información que se ha generado respecto a este lago (p. ej., Vilaclara *et al.*, 1993; Tavera y Komárek, 1996; Lugo *et al.*, 1999; Lugo, 2000; Garfias, 2000, Oliva *et al.*, 2001, Brandon et al., 1981; Flores, 1998, Peralta *et al.*, 2002; Alcocer *et al.*, 2001, Caballero *et al.* 2003, Alcocer *et al.*, 2003, etc.), hacen del Lago Alchichica un sistema natural importante para comprender la estructura y dinámica de las comunidades acuáticas en un sistema tropical mexicano y que, el conocimiento generado pudiera después ser extrapolado para comprender otros sistemas similares.

Hasta la fecha, la mayoría de estudios realizados en los que se toman en cuenta a las estructuras de resistencia en la dinámica del zooplancton, se centran en taxa de copépodos y cladóceros, mientras que para los rotíferos estas estructuras han sido poco estudiadas, por lo que la literatura disponible que se relaciona directamente con este trabajo es poca. Es importante mencionar que, hasta la fecha, en México no se han realizado estudios en sistemas acuáticos que tomen en cuenta el papel funcional de las estructuras de resistencia y aunque existen algunos intentos de analizar estas estructuras en otros cuerpos de agua tropicales, se trata de trabajos índole faunística (p. ej., Crispim y Watanabe, 2001), por lo que se desconocen las características y la función ecológica de estos bancos de

germoplasma y el papel que pueden desempeñar a la hora de interpretar la diversidad, patrones de distribución y dinámica de los organismos zooplanctónicos en ecosistemas tropicales, a pesar de que pudieran tener un papel relevante en la dinámica de poblaciones (Boero, 1996).

## **Objetivo General**

Determinar la estructura y papel funcional del banco de huevos de resistencia de organismos zooplanctónicos del Lago Alchichica, Puebla, analizando su diversidad, abundancia, distribución espacial y temporal, así como los patrones de eclosión en condiciones de laboratorio y campo durante las principales temporadas del ciclo hidrodinámico del cuerpo de agua.

## **Objetivos particulares**

- Cuantificar la abundancia y diversidad de las estructuras de latencia de los taxa zooplanctónicos (copépodos y rotíferos), depositados en los sedimentos recientes provenientes de las zonas litoral y profunda del Lago Alchichica.
- Estimar en condiciones de laboratorio la viabilidad y las tasas de eclosión de las estructuras de resistencia de los diferentes taxa zooplanctónicos, sometidos a una combinación de factores ambientales (fotoperiodo, intensidad luminosa y temperatura) característicos de las principales etapas del ciclo hidrodinámico del lago.
- Analizar la viabilidad de las estructuras de resistencia en función de su edad, a partir de huevos provenientes de sedimentos extraídos a diferentes profundidades de los depósitos lacustres.
- Analizar en condiciones naturales (*in situ*) el efecto de las diferentes combinaciones de intensidad luminosa, temperatura y oxígeno disuelto presentes en la columna de agua sobre la eclosión del banco de huevos de resistencia en las temporadas más contrastantes (mezcla y estratificación) del Lago Alchichica.

## **Hipótesis**

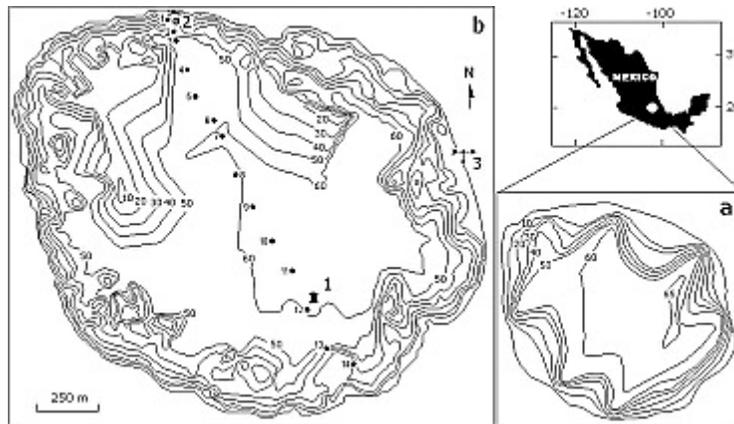
- El banco de estructuras de resistencia depositado en los sedimentos del Lago Alchichica es un reservorio de las poblaciones del zooplancton activas en la columna de agua, además de aquellas que potencialmente pueden colonizar el sistema.
- Dadas las diferencias en las características bióticas y abióticas de la zona litoral y la zona profunda del lago, la composición y abundancia de estructuras de resistencia es diferente.
- Dados los patrones normales de deterioro de las estructuras de resistencia, es de esperarse una distribución temporal diferencial dependiente del tiempo que éstas permanecen en estado de latencia (edad de los sedimentos).
- El banco de huevos de resistencia del zooplancton del Lago Alchichica responden de manera diferencial a los estímulos de eclosión (fotoperiodo, intensidad luminosa, temperatura y oxígeno) característicos de las principales etapas del ciclo hidrodinámico del lago.

## Área de estudio

El lago cráter Alchichica se localiza en el estado de Puebla (19° 24' latitud N, 97° 24' longitud W) a una altitud 2,300 m s.n.m. Presenta una forma semicircular con una longitud máxima de 2.3 km, una profundidad máxima de 62 m y una profundidad media de 40.9 m (Fig. 2). La salinidad es de 8.3-9.0 g L<sup>-1</sup>. El lago es monomíctico cálido, presentando una columna de agua estratificada de mayo a diciembre y oligotrófica la mayor parte del año. La columna de agua se mezcla completamente entre finales de diciembre o principios de enero y finales de marzo principios de abril. Durante la fase de estratificación bien establecida y tardía el hipolimnion es completamente anóxico. La profundidad de la zona eufótica varía entre los 13 y los 38 m (Adame *et al.*, 2008).

El cuerpo de agua se encuentra localizado en la cuenca endorreica de Oriental, la cual abarcan un área de 4,982 km<sup>2</sup>, y esta situada entre los estados de Puebla, Tlaxcala y Veracruz. Presenta un clima semiárido con una temperatura anual con rangos de 5.5 como mínimo y 30°C como máximo durante el verano con un promedio anual 12.9 °C y una precipitación media anual 500 mm (1996 a 2002; Servicio Meteorológico Nacional). La tasa de evaporación es alta (1690 mm) y causa un notorio déficit de agua sobretodo en marzo. En invierno las temperaturas son las más bajas (Adame *et al.*, 2008). El abastecimiento principal de la cuenca es el agua subterránea y de manera secundaria es la lluvia. Almacena agua salobre con un pH en un rango 8.7–9.2 dominada por iones de sodio, magnesio, cloro y bicarbonato (Vilaclara *et al.*, 1993; Alcocer *et al.*, 2000; Filonov, Tereshchenko y Alcocer, 2006). La información existente se enfoca a estudios de dinámica de factores físicos y químicos del agua (Vilaclara *et al.*, 1993; Tavera y Komárek, 1996; Alcocer *et al.* 2001 Filonov, Tereshchenko y Alcocer, 2006), además se tiene un conocimiento básico sobre la dinámica de las poblacionales de bacterias, protozoos, microalgas e invertebrado que forman el plancton (Lugo *et al.*, 1999; Lugo, 2000; Oliva *et al.*, 2001), de las especies de vertebrados (peces y anfibios; Brandon *et al.*, 1981; Flores, 1998), así como de las especies de

invertebrados asociadas a los sedimentos (Peralta *et al.*, 2002; Alcocer *et al.*, 2001b).



**Figura 2.** Localización geográfica y batimetría del Lago Alchichica, Puebla, según (a) Alcocer y Hammer, 1998 y (b) Filonov *et al.*, 2006).

## Materiales y Métodos

Durante el mes de septiembre de 2005 se realizaron colectas de los sedimentos más superficiales (3-4 cm) entre la interfase sedimento-agua para obtener depósitos lacustres recientes. Las colectas se realizaron con la ayuda de un nucleador de 3 cm de diámetro en tres puntos de la zona litoral con las coordenadas siguientes: L1: 19° 24' 67.5" N y 97° 23' 67.6" W, L2: 19° 24' 41.6" N y 19° 23' 96.9" W, y L3: 19° 25' 14.5" N y 97° 23' 85.5" W, y en un punto de la zona profunda del lago (~60 m; 19° 24.473' N y 97° 24.096' W), a partir de una muestra extraída con una draga tipo Ekman de 0.0625 m<sup>2</sup> de área. Las muestras se tomaron por triplicado y fueron transportadas al laboratorio a 4 °C y en la oscuridad para ser almacenadas en las mismas condiciones durante al menos 60 días como periodo refractario (Hagiwara *et al.*, 1989).

### a) Mantenimiento de cepas en laboratorio

Para contar con alimento suficiente y de calidad para los organismos zooplanctónicos eclosionados, se mantuvieron cultivos de la microalga clorofila *Tetraselmis suecica*, cepa obtenida en el Laboratorio de Limnología Tropical de la FES Iztacala, UNAM. Esta microalga se eligió porque se encuentra en el intervalo de tamaños de las partículas alimenticias de las cuales se alimentan los rotíferos en condiciones óptimas de laboratorio, además de que se mantienen en diferentes rangos de salinidad (Gómez, 1996).

El establecimiento de los cultivos en laboratorio se realizó en medio preparado en agua desionizada estéril y adicionada con sales marinas comerciales (Instant Ocean, Aquarium Systems) hasta alcanzar una salinidad final de 9 g L<sup>-1</sup> y fertilizado con medio F/2 modificado (Andersen, 2005). Las condiciones de cultivo fueron intensidad lumínica (35  $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), fotoperiodo (12 horas luz) y aireación constante (Gómez, 1996).

Todos los experimentos realizados fueron revisados con la ayuda de un microscopio estereoscópico (Leica, MZ9.5); los organismos eclosionados fueron aislados con la ayuda de una malla de 20  $\mu\text{m}$  de apertura de poro y colocados en las condiciones experimentales respectivas y alimentándose con la microalga *T. suecica* a una densidad de  $\sim 6 \text{ mg C L}^{-1}$  con el fin de que tuvieran un desarrollo óptimo y, en su caso, maduraran y/o se reprodujeran para posteriormente determinarlos con claves especializadas (Gómez, 1996).

#### **b) Análisis del banco de huevos de resistencia en condiciones de laboratorio**

Para evaluar la densidad del banco de huevos de resistencia se tomaron 2 g de cada una de las muestras previamente descritas y se colocaron en tubos de 50 ml que contenían una solución saturada de sacarosa y se centrifugaron a 700 r.p.m. durante 5 minutos, logrando así la resuspensión y posterior aislamiento de estructuras de resistencia con la ayuda de una malla de 20  $\mu\text{m}$  de apertura de poro como lo menciona la técnica desarrollada por Onbë (1978) y modificada por Gómez y Carvalho (2000). En los huevos recuperados se identificaron y cuantificaron con la ayuda de un microscopio invertido (Leica DMIL) dos categorías de acuerdo a su tamaño, color y estado de la cubierta siguiendo el criterio descrito por García-Roger *et al.* (2006): (a) huevos con apariencia viable y (b) huevos no viables.

Para conocer la tasa de eclosión y diversidad de organismos en la zona litoral y en la zona profunda se colocaron dos réplicas de 24 huevos aislados al azar en pocillos individuales con 1.5 ml de agua salina ( $9 \text{ g L}^{-1}$ ), los cuales fueron incubados: (a) 15 °C, 11 horas-luz, 95  $\mu\text{mol quanta [PAR] m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  que se presentan durante la mezcla, (b) 18 °C, 13 horas-luz, 140  $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  simulando la estratificación temprana y (c) 19 °C, 13 horas-luz, 280  $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$  que corresponde a la estratificación establecida (Alcocer *et al.*, 2001; Alcocer, *com per.*), en una cámara ambiental (Biotronette, Plant Growth Chamber)

revisados periódicamente cada 48 horas (durante un máximo de 30 días) y registrándose el tipo y número de organismos eclosionados, para a partir de éstos, calcular los porcentajes de eclosiones.

También se evaluó el efecto combinado del fotoperiodo, intensidad luminosa y temperatura en la dinámica de eclosión de los huevos de resistencia (no. eclosiones por unidad de área a lo largo del tiempo), para lo que se realizaron tres repeticiones con 3 g (0.40 cm<sup>2</sup>) de sedimento para cada zona de muestreo y se colocaron en matraces de 250 ml con agua salina (9 g L<sup>-1</sup>), los cuales se incubaron bajo las tres combinaciones arriba descritas. Revisados periódicamente cada 48 horas días) hasta que cesaron las eclosiones (~30 días).

Para todos los análisis estadísticos se utilizó el programa informático SPSS, versión 12.0 (SPSS Inc., 2003). Cuando en los resultados iniciales no se encontró una distribución normal, se transformaron los datos logarítmicamente ( $\ln(x) + 1$ ). Cuando los datos analizados correspondían a porcentajes (p. e., % eclosiones de huevos aislados individualmente), se realizaron transformaciones utilizando la función arco-seno ( $X' = \sin^{-1}\sqrt{X}$ ; Underwood, 1997). Para comparar los efectos del factor temporada (la combinación de fotoperiodo, intensidad luminosa y temperatura), y tiempo experimental así como las interacciones de estos factores en las dinámicas de eclosión se hicieron análisis de varianza de medidas repetidas (ANOVAR; Von Ende, 1993). Para evaluar el efecto de los factores temporada y zona (procedencia del banco de huevos de resistencia) sobre las densidades y números de eclosión se hicieron ANOVAS de dos vías de factores fijos. Cuando se encontraron diferencias significativas se realizó un análisis post hoc de Student-Newman-Keuls (Sokal y Rohlf, 2001).

Finalmente, para conocer la edad, distribución vertical y viabilidad de las estructuras de resistencia en los sedimentos del lago, se extrajo un núcleo de 61.5 cm de longitud y 9 cm de diámetro en la zona profunda del lago (60 m; 19° 24.473' N y 97° 24.096' W) colectado el 22 de noviembre de 2005 con un nucleador de

gravedad marca Uwitech. Este núcleo se cortó en láminas de 1.0-1.5 cm de grosor, que corresponde a distintos intervalos de tiempo (partiendo de la interfase agua-sedimento: 0-1.5 cm, 1.5-2.5 cm, 2.5-3.5 cm, 3.5-4.5 cm, 4.5-5.5 cm, 5.5-6.5 cm, hasta los 30 cm), Para calcular la tasa media de acumulación de sedimentos se determinó la cantidad de  $^{210}\text{Pb}$  en cada uno de los estratos, con la ayuda de la Dra. Ana Carolina Ruiz Fernández del Laboratorio de Geoquímica isotópica y Geocronología del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología, Unidad Mazatlán, UNAM, como se describe a continuación:

El análisis de la cantidad de  $^{210}\text{Pb}$ , y suponiendo que la tasa de decrecimiento exponencial se debe solamente a la disminución radiactiva del  $^{210}\text{Pb}$ , se puede calcular una tasa de acumulación de sedimentos a partir de la expresión:

$$s = -\lambda m^{-1}.$$

$S$  es la tasa de acumulación ( $\text{cm año}^{-1}$ ),  $\lambda$  el producto multiplicado de la tasa de disminución de  $^{210}\text{Pb}$  ( $0.0311 \text{ año}^{-1}$ ) y  $\text{Ln } 0.4343$ ,  $m$  la pendiente de la regresión ( $-0.0598$ ).

Adicionalmente, de los distintos estratos, se tomaron muestras por triplicado de 3 g y se recuperaron, identificaron y cuantificaron los huevos de resistencia, separándolos en aparentemente viables y no viables tomando en cuenta las características arriba mencionadas. De igual manera se tomaron muestras de 3 g (3 réplicas) y se incubaron en las condiciones ambientales de estratificación establecida ( $19 \text{ °C}$ ,  $13 \text{ h luz}$ ,  $280 \mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ ), debido a que no se encontraron diferencias significativas entre los diferentes tratamientos (véase en descripción de resultados) y que se ha reportado en otros trabajos que los huevos de resistencia de *Brachionus* eclosionan bien en condiciones similares (Gómez *et al.*, 2002). Los experimentos fueron revisados cada 48 horas y finalizaron hasta que cesó la eclosión de organismos ( $\sim 30$  días).

Para evaluar la edad del banco de huevos de resistencia sobre las densidades de huevos, el número de eclosión y la proporción de huevos viables respecto del total (viables + no viables) se hicieron ANOVAS de una vía. Cuando se encontraron diferencias significativas se realizó un análisis post hoc de Student-Newman-Keuls (Sokal y Rohlf, 2001).

### **c) Análisis del banco de huevos en condiciones de campo**

Sobre la base de los resultados obtenidos en la sección anterior, se analizó la eclosión del banco de huevos de resistencia en condiciones naturales, para lo cual se eligieron dos escenarios contrastantes: (a) estratificación (julio-agosto de 2006) y (b) mezcla (enero-febrero 2007).

Las condiciones de oxígeno disuelto, intensidad de luz y temperatura varían a lo largo de la columna de agua, por lo cual se seleccionaron tres profundidades del lago, los cuales correspondían durante la estratificación, a la zona del epilimnion (11 m; i. e., con luz abundante, temperatura relativamente alta y oxígeno no limitante), metalimnion (31 m; i. e., zona de la termoclina y oxiclina, y con luz limitante) e hipolimnion (50 m; i. e., temperatura relativamente baja, ausencia de luz y anoxia). Durante el experimento, se realizaron mediciones periódicas (0, 7, 14, 21, y 28 días), del oxígeno y la temperatura a diferentes profundidades (10, 20, 28, 35, 45 y 50 m), con un instrumento multisonda de monitoreo de calidad de agua (Hydrolab, DS4) acoplado a un sistema de captura y almacenaje de información (Hydrolab, SVR4).

Previo al experimento, se colectaron sedimentos recientes (3 cm más superficiales) con una draga tipo Eckman en un punto de la zona profunda del lago (~60 m), los cuales se mantuvieron en total oscuridad y a bajas temperaturas, para reducir los posibles estímulos ambientales durante su traslado al laboratorio a orillas del lago. Para cada profundidad experimental se obtuvo agua con la ayuda de una botella tipo Niskin de 6 L de capacidad, la cual fue filtrada con una malla de

20  $\mu\text{m}$  y papel filtro para retirar así los organismos zooplanctónicos presentes, y posteriormente utilizada para llenar los recipientes experimentales.

En el laboratorio de campo se separaron sedimentos y aislaron huevos de resistencia viables de acuerdo a las características arriba mencionadas (García-Roger *et al.*, 2006) como se describió previamente. Con el fin de evaluar los patrones de eclosión de huevos de resistencia aislados así como en inmersos en los sedimentos (condiciones naturales) en cada profundidad se colocaron dos tipos de unidades experimentales (Fig. 3):

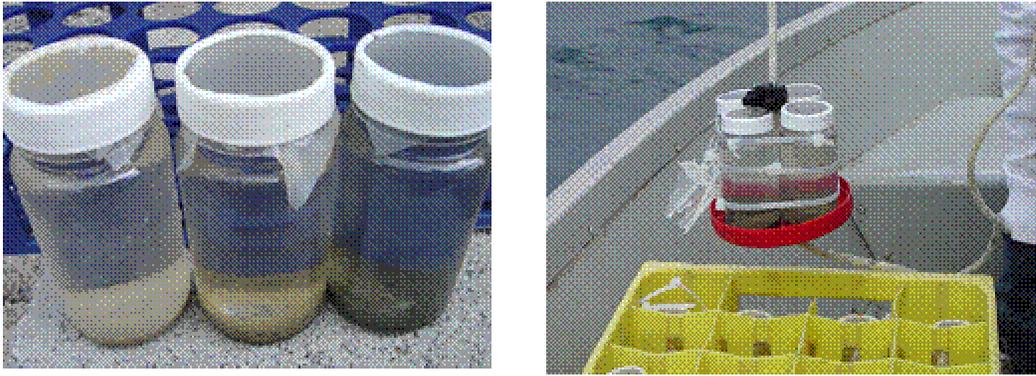
- (1) Trampas de eclosión de huevos de resistencia aislados, para evaluar los porcentajes de eclosión (además del efecto de la ausencia de sedimentos) que fueron construidas con tubos tipo Eppendorf, a los que se les colocó como tapa una malla de 20  $\mu\text{m}$ , que contenían 10 huevos de apariencia viable en 1.5 ml de agua de la profundidad respectiva previamente filtrada.
- (2) Frascos de polipropileno transparente de 150 ml, los cuales tenían como tapa una malla de 20  $\mu\text{m}$  de apertura de poro, que mantenían los sedimentos y las estructuras de resistencia en contacto con el agua de la profundidad respectiva, pero que evitaban la salida de los organismos eclosionados *in situ* y que impedían la entrada del zooplancton proveniente de la columna de agua, que contenían 6 g de sedimento y agua filtrada de la profundidad respectiva (Fig. 3). Éstos para evaluar las de eclosiones en función del tiempo.

Las unidades experimentales descritas se colocaron y sujetaron en cada profundidad en grupos de cuatro sobre una cuerda, la cual se mantuvo en posición vertical con la ayuda de una boya en la superficie y un contrapeso de ~20 kg anclado al fondo del lago, logrando así mantener las unidades experimentales con la malla dirigida hacia arriba a lo largo de todo el experimento (Fig. 4). Se colocaron cuatro series similares (i. e., cuerdas; 3 profundidades  $\times$  2 tipos de unidades experimentales  $\times$  4 réplicas  $\times$  4 series). Cada siete días se retiró una

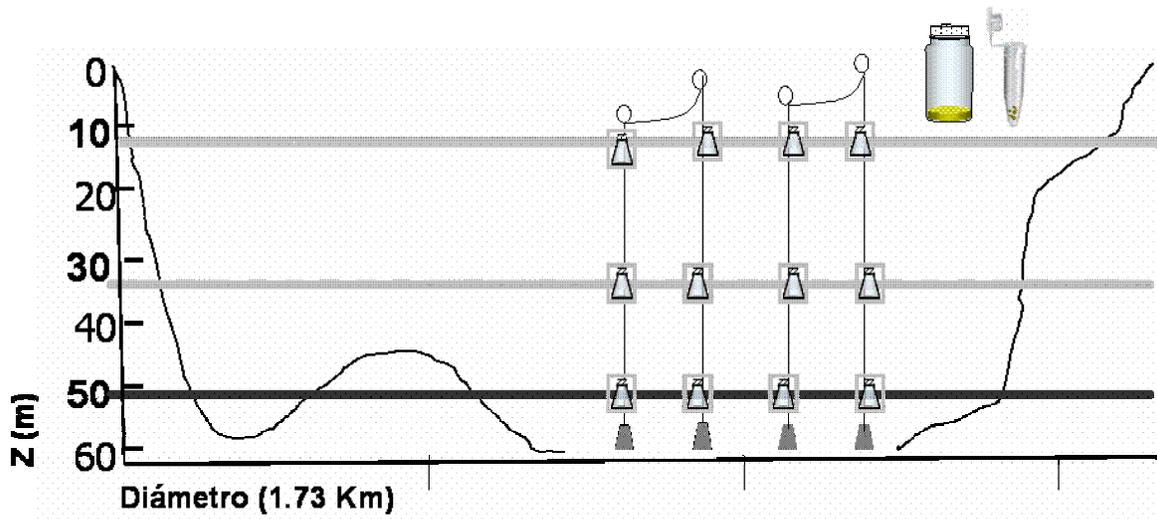
serie, hasta el término del experimento (28 días). En el caso de los tubos tipo Eppendorf, que sólo contenían huevos de resistencia y rotíferos posiblemente eclosionados, se utilizó formaldehído al 4% para fijarlos y transportarlos al laboratorio para su cuantificación en un microscopio invertido (Leica DMIL). En el caso de los frascos que contenían sedimento fue necesario decantar y filtrar el contenido con una malla de 20  $\mu\text{m}$ , para así aislar a los organismos eclosionados (presentes en el sobrenadante), los que fueron fijados con formaldehído para transportarlos al laboratorio para su posterior revisión. El sedimento contenido en los frascos fue transportado al laboratorio, manteniéndolo a 4°C y en total oscuridad, para proceder a resuspender los huevos no eclosionados mediante la técnica descrita previamente y así realizar el conteo de los huevos sobrantes (viables y no viables).

Para evaluar el efecto de las combinaciones de intensidad de luz, temperatura, disponibilidad de oxígeno disuelto y del tiempo experimental, así como su interacción, sobre los números de organismos eclosionados y sus porcentajes de eclosión se hicieron ANOVAS de dos vías de factores fijos. Cuando se encontraron diferencias significativas se realizó un análisis post hoc de Student-Newman-Keuls.

Para evaluar que organismos zooplanctónicos se encontraban en la columna de agua y relacionarlos con aquellos eclosionados durante la fase experimental, se realizaron muestreos periódicos de zooplancton (los días 0, 7, 14, 21, y 28) a diferentes profundidades (10, 20, 28, 35, 45 y 50 m) con la ayuda de una botella tipo Niskin de 6 L de capacidad. La muestra colectada se filtró por una malla de 63  $\mu\text{m}$  y se fijó con formaldehído al 4% para su traslado y revisión en el laboratorio. Para el periodo de mezcla (8 enero al 5 febrero del 2007) se realizó el mismo procedimiento experimental descrito para el periodo de estratificación, ubicando las trampas de eclosión en las mismas profundidades experimentales.



**Figura 3.** Trampas para la eclosión de huevos de resistencia en sedimentos o aislados colocados in situ en el Lago Alchichica.



**Figura 4.** Ubicación y distribución de las trampas para la eclosión de huevos de resistencia en el Lago Alchichica.

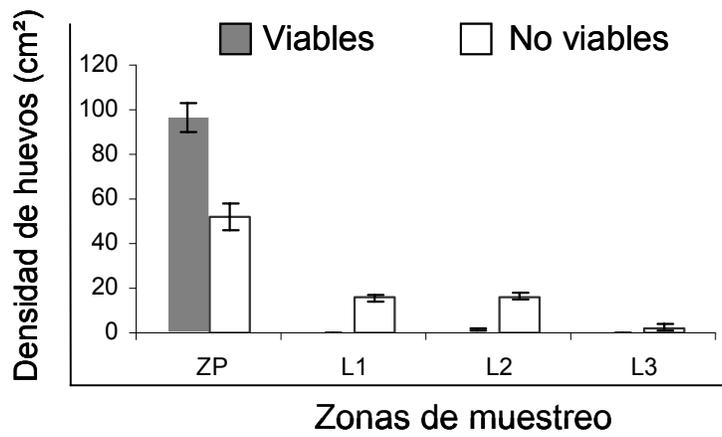
## Resultados

### 9.1) Trabajo de laboratorio

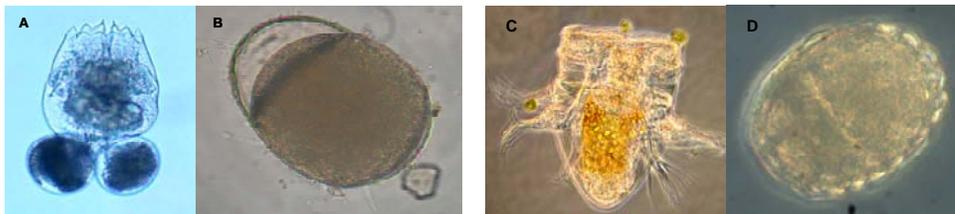
#### a) Densidad y diversidad de huevos de resistencia

Se registró una densidad de  $6.8 \pm 0.74$  huevos de resistencia  $\text{cm}^{-2}$  en la zona litoral, de los cuales solo el 6.4 % correspondió a huevos viables y el 93.6 % a huevos no viables (Fig. 5). Para la zona profunda se encontró una densidad de  $148 \pm 6.4$  huevos de resistencia  $\text{cm}^{-2}$  de los cuales 67.3 % fueron viables y 32.7 % no viables.

En las muestras de zooplancton colectadas en el Lago Alchichica se encontraron 7 morfoespecies de rotíferos, un grupo de Bdelloidea no identificado así como 2 especies de copépodos. Todos estos taxa se encontraron presentes en la zona litoral del lago, mientras que en la zona pelágica sólo se observaron 4 de estos taxa en total (Tabla 1). En contraste, a partir de los huevos de resistencia, solo eclosionaron dos especies, de ellas, *Brachionus* grupo *plicatilis* fue la que eclosionó en mayor cantidad en ambas zonas del lago, mientras que de *Hexarthra jenkiniae* sólo se registraron en total tres individuos eclosionados en la zona litoral (Fig. 6). Es importante señalar que no se observaron estructuras de resistencia ni eclosiones de copépodos, por lo tanto los resultados mostrados en el resto de este trabajo solo se refieren a rotíferos, particularmente de la especie más abundante, *B.* grupo *plicatilis*.



**Figura 5.** Densidad de huevos de resistencia (cm<sup>-2</sup>) en sedimentos de la zona profunda (ZP) y en las tres estaciones litorales (L1, L2 y L3) del lago Alchichica, Puebla. Se muestran las medias  $\pm$  error estándar (EE).



**Figura 6.** *B. grupo plicatilis*; A: hembra ovígera; B: huevo de resistencia. *H. jenkinsae*; C: hembra adulta; D: huevo de resistencia, provenientes del Lago Alchichica, Puebla.

**Tabla 1.** Taxa de zooplancton encontrados en la zona pelágica y litoral provenientes de muestras de agua del Lago Alchichica así como aquellos eclosionados a partir de estructuras de resistencia presentes en los sedimentos. X: presencia, -: ausencia.

TAXA	Registrados en muestras de agua		Eclosionados de sedimentos	
	Pelágica	Litoral	Pelágica	Litoral
<b>ROTIFERA</b>				
Bdelloidea	-	X	-	-
<i>Brachionus grupo plicatillis</i>	X	X	X	X
<i>Colurella cf. obtusa</i> (Gosse, 1886)	-	X	-	-
<i>Hexarthra jenkiniae</i> (De Beauchamp, 1932)	X	X	-	X
<i>Lecane lamellata</i> (Daday, 1893)	-	X	-	-
<i>Lecane thalera</i> (Harring y Mayers, 1926)	-	X	-	-
<i>Lepadella patela</i> (O. F. Müller., 1786)	-	X	-	-
<b>COPEPODA</b>				
<i>Leptodiaptumus garciai</i> .	X	X	-	-
<i>Tropocyclops</i> sp.	X	X	-	-
Riqueza taxonómica:	4	10	1	2

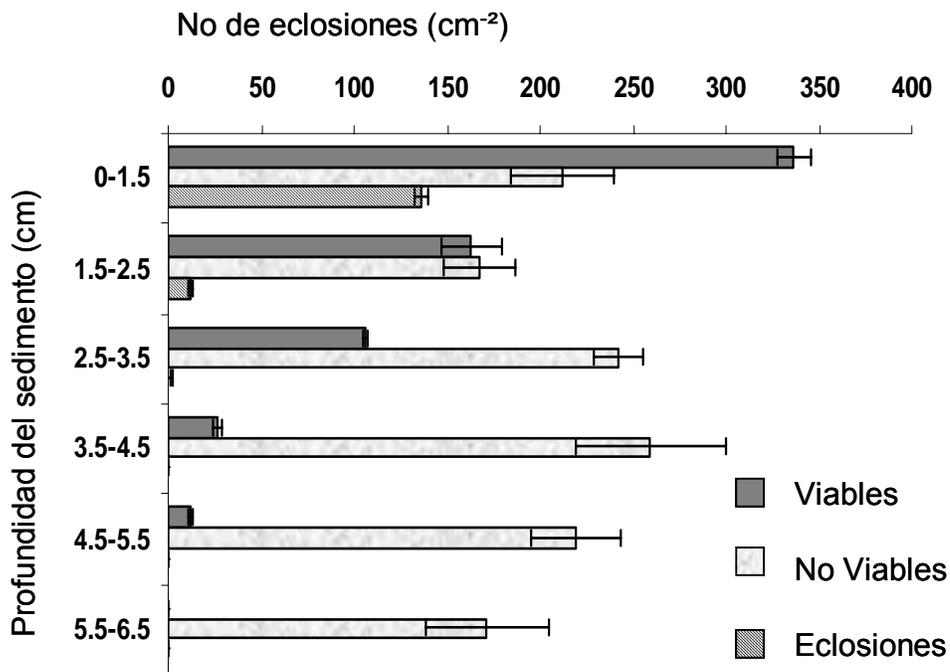
## **b) Banco de huevos de resistencia: distribución vertical, viabilidad y edad**

El análisis estratigráfico del núcleo mostró que los sedimentos son similares en textura y color, de naturaleza areno-arcillosos, de color café-verdoso y con gran cantidad de materia orgánica y carbonatos (reacción al HCl), con excepción de una banda blanca de carbonatos de aproximadamente ~0.5 cm de ancho a los 15.5 cm de profundidad.

La tasa promedio de acumulación de sedimentos determinada a partir del decaimiento del  $^{210}\text{Pb}$  en el núcleo de Alchichica fue de  $0.35 \text{ cm año}^{-1}$ .

Sólo se encontraron huevos de resistencia de *B. grupo plicatilis* en los estratos analizados, de los que se observó un 29% de eclosiones en los 3.5 cm más superficiales de sedimento, con un patrón de disminución progresiva de eclosión conforme aumentaba la profundidad (ANOVA,  $p = 0.01$ ).

La disminución gradual de la densidad de huevos viables estuvo asociada a su disminución proporcional respecto al total de huevos (viables y no viables; ANOVA,  $p = 0.01$ ; véase Fig. 7). Los huevos viables se encontraron hasta los 5.5 cm, mientras que los huevos no viables se mantuvo homogénea (ANOVA,  $p = 0.391$ ) aún en los estratos donde ya no se presentaron estructuras viables, (>6.5 cm), observando esporádicamente huevos deteriorados hasta los 8 cm.



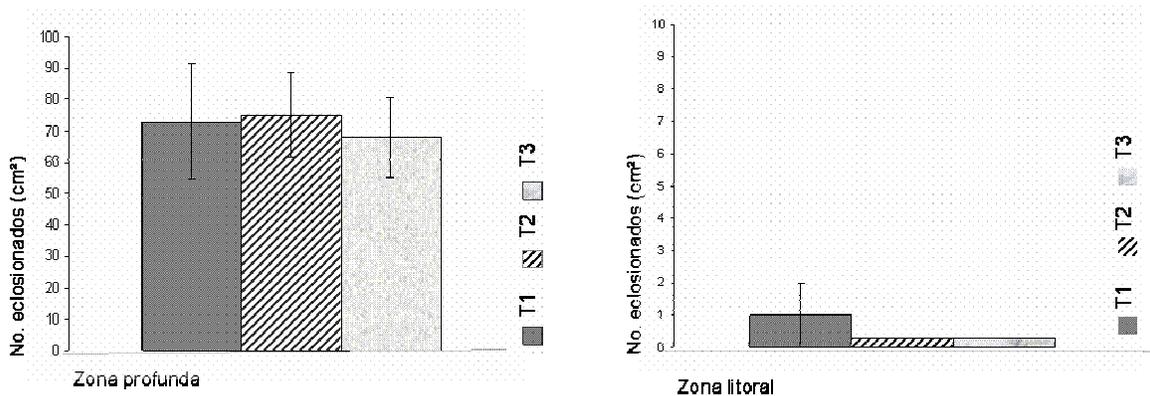
**Figura 7.** Densidad de huevos de resistencia viables, no viables y número de eclosiones (cm<sup>-2</sup>) del rotífero *B. grupo plicatilis* en los diferentes estratos de sedimento en condiciones controladas de laboratorio (19°C, 13 horas-luz, 280 μmol quanta m<sup>-2</sup> s<sup>-1</sup>). Se muestran las medias ± error estándar (EE).

### **c) Tasas de eclosión en condiciones de laboratorio: efecto combinado de la temperatura, fotoperiodo e intensidad de luz**

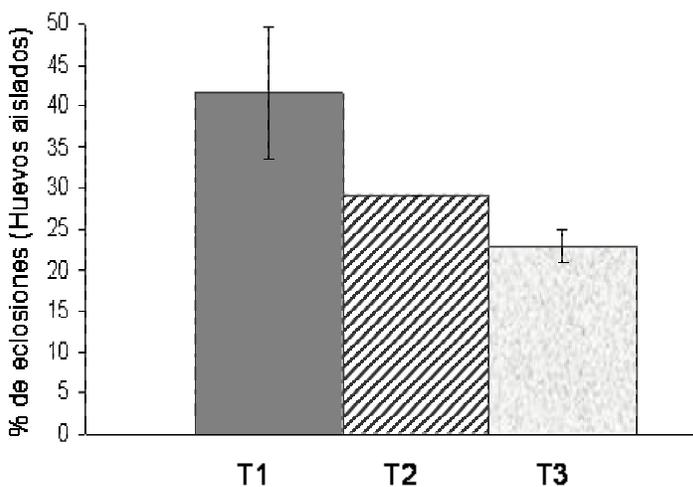
No se encontraron diferencias significativas (ANOVA,  $p = 0.885$ ) en las tasas de eclosión de los huevos de resistencia que contenían los sedimentos provenientes de la zona profunda entre los tres tratamientos (temporadas hidrológicas), que evaluaban el efecto combinado de temperatura, fotoperiodo e intensidad lumínica (Fig. 8). Se observó un promedio de  $73 \pm 18$  eclosiones  $\text{cm}^{-2}$  para la temporada de mezcla (T1),  $75 \pm 13$  eclosiones  $\text{cm}^{-2}$  para la estratificación temprana (T2) y  $68 \pm 12$  eclosiones  $\text{cm}^{-2}$  para la estratificación establecida (T3).

Se observaron diferencias significativas (ANOVA,  $p < 0.001$ ) entre las eclosiones entre la zona profunda y la litoral. El número de eclosiones en la zona litoral fueron mínimas con un promedio de  $1 \pm 1$  eclosión  $\text{cm}^{-2}$  para el periodo correspondiente a la mezcla y  $0.45 \pm 0$  eclosiones  $\text{cm}^{-2}$  estratificación temprana y establecida (Fig. 8).

El patrón de eclosión de los huevos de resistencia de *B. grupo plicatilis* aislados individualmente (sin sedimento), fue diferente al arriba descrito (Fig. 9), encontrándose diferencias significativas en los porcentajes de eclosión entre los tres tratamientos (ANOVA,  $p < 0.05$ ) siendo mayor ( $42 \pm 5$  %) en el periodo mezcla (T1), en comparación con los otros dos periodos ( $29 \pm 0$  % en la estratificación temprana y  $23 \pm 1$  en la estratificación establecida).



**Figura. 8.** Efecto de los tratamientos (temporadas; T1: mezcla, T2: estratificación temprana y T3: estratificación establecida) sobre los huevos de resistencia presentes en los sedimentos provenientes de la zona litoral y zona profunda del Lago Alchichica. Se muestran las medias  $\pm$  error estándar (EE). Véase que las escalas de eclosionados son diferentes.



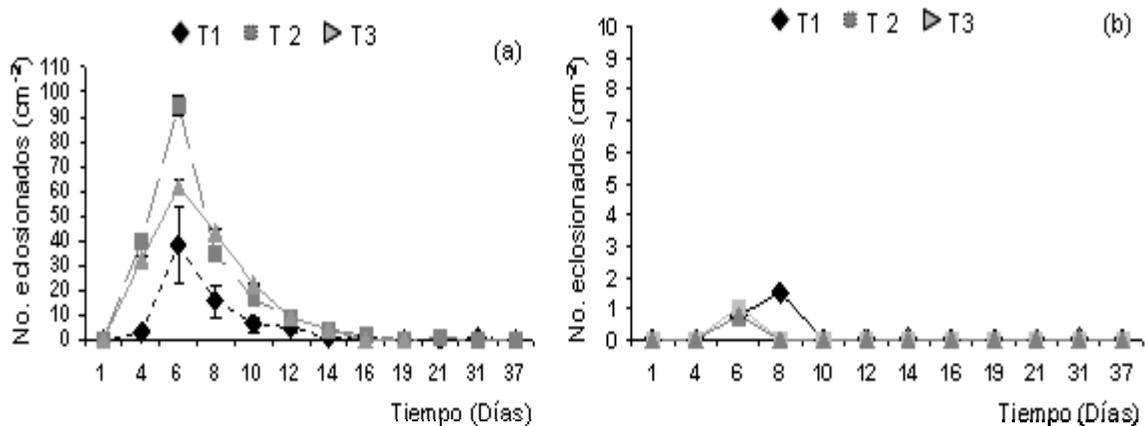
**Figura. 9.** Efecto de los tratamientos (temporadas; T1: mezcla, T2: estratificación temprana y T3: estratificación establecida), en huevos aislados individualmente (*Brachionus* grupo *plicatilis*), sin sedimento de el Lago Alchichica. Se muestran las medias  $\pm$  error estándar (EE).

#### d) Dinámica temporal de eclosión

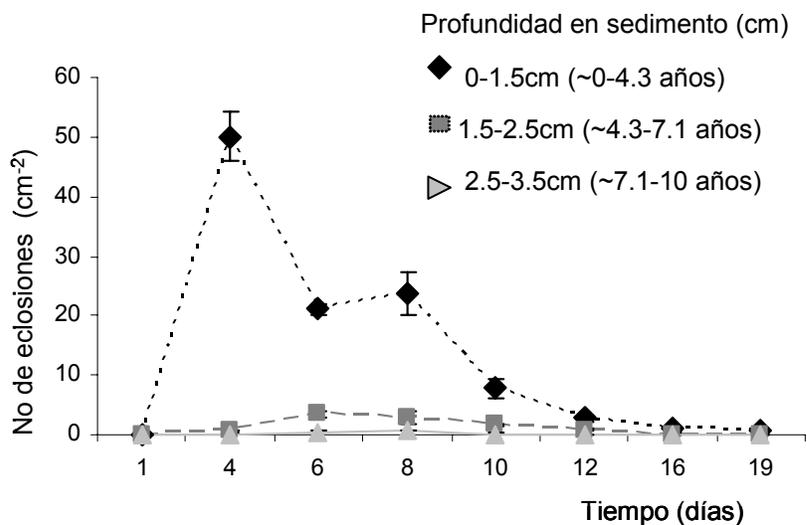
No se encontraron diferencias significativas (ANOVAR,  $p = 0.97$ ) en la dinámica temporal de eclosión entre los tres tratamientos (temporadas) en el efecto combinado de temperatura, fotoperiodo e intensidad lumínica en huevos de resistencia.

En sedimentos provenientes de la zona profunda se observaron las primeras eclosiones los dos primeros días de la fase experimental con una densidad de  $3 \pm 0.44$  org.  $\text{cm}^{-2}$ , alcanzando el máximo de eclosiones ( $40 \pm 9$  org.  $\text{cm}^{-2}$ ) el sexto día. Después, la tasa de eclosión disminuyó conforme transcurrió el tiempo hasta que cesaron al día 37 de la fase experimental (Fig. 10a). Para la zona litoral, las eclosiones fueron mínimas y significativamente diferentes con respecto a la zona profunda (ANOVA,  $p < 0.01$ ). Las eclosiones se presentaron en los tres tratamientos hasta el cuarto día con una densidad promedio de  $2 \pm 0.66$  organismos  $\text{cm}^{-2}$ , en los tres tratamientos (Fig. 10b).

De manera similar, en la dinámica temporal de eclosiones de los huevos de resistencia en sedimentos de diferentes edades (0-6.5 cm de profundidad, <18.6 años) en condiciones controladas de laboratorio (estratificación tardía), se registraron las primeras eclosiones los dos primeros días del experimento y el máximo el cuarto día en los estratos mas superficiales (0-3.5 cm de profundidad, <10 años). Las eclosiones disminuyeron conforme aumentó la profundidad (Fig. 11) encontrándose diferencias significativas entre todos los estratos analizados (ANOVAR,  $p = 0.01$ ). Se observaron las primeras eclosiones de rotíferos *B. grupo plicatilis* al 2º día, con el máximo de eclosión ( $50 \pm 4.1$  org.  $\text{cm}^{-2}$ ) en el 4º día del periodo experimental, para posteriormente disminuir y cesar en el día 19 (Fig. 11).



**Figura. 10.** Dinámica temporal de eclosión en los diferentes tratamientos (T1: mezcla, T2 estratificación temprana y T3 estratificación establecida; véanse detalles en el texto) en condiciones de laboratorio con sedimentos provenientes de la zona (a) y zona litoral (b). Se muestran las medias  $\pm$  error estándar (EE).

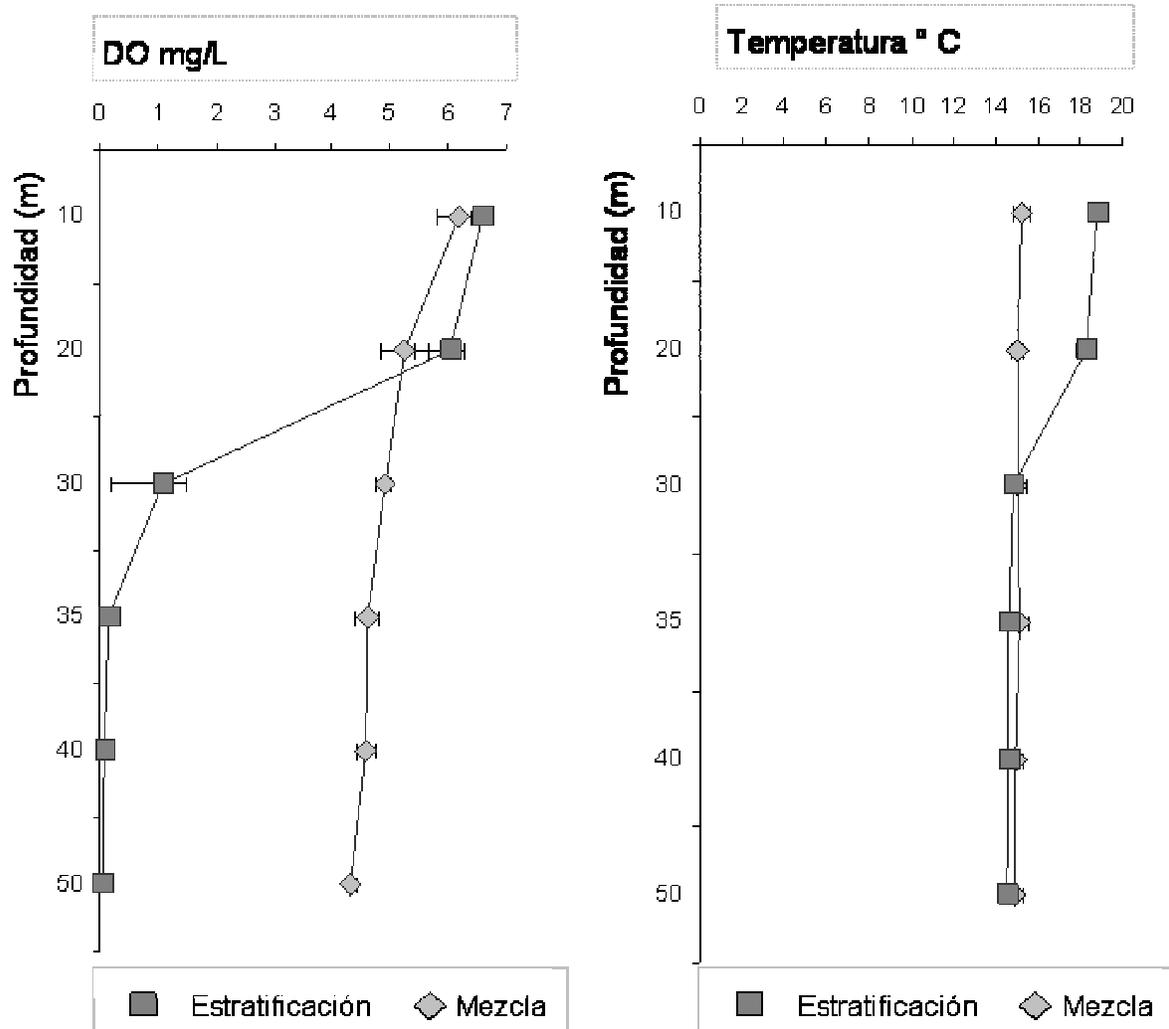


**Figura 11.** Dinámica temporal de eclosiones de huevos de resistencia del rotífero *B. plicatilis* en los diferentes estratos de sedimento en condiciones controladas de laboratorio (19°C, 13 horas-luz, 280  $\mu\text{mol quanta m}^{-2} \text{s}^{-1}$ ). Se muestran las medias  $\pm$  error estándar (EE).

## 9.2. Trabajo de campo

### a) Variables registradas durante la fase experimental (perfiles verticales de oxígeno disuelto, temperatura y zooplancton) en la columna de agua del Lago Alchichica

Durante la fase experimental en la temporada de mezcla la temperatura se mantuvo homogénea en las tres profundidades experimentales, con valores alrededor de  $15 \pm 0.18^{\circ}\text{C}$ . En el periodo de estratificación los valores registrados en los primeros 20 m de la columna de agua fueron de  $19 \pm 0.2^{\circ}\text{C}$ , presentándose una disminución de alrededor de  $4^{\circ}\text{C}$  entre los 20-30 m de profundidad, con lo que el hipolimnion se mantuvo con valor de  $15^{\circ}\text{C} \pm 0.01$  (Fig. 12). Por otra parte se registraron valores máximos de oxígeno disuelto ( $6.5 \text{ mg L}^{-1}$ ) en los primeros 20 m. En el caso de la temporada de mezcla se observó una ligera disminución del oxígeno disuelto conforme aumentaba la profundidad, ( $4.9 \text{ mg L}^{-1} \pm 0.22$ ) hasta los 50 m. Para el periodo de estratificación se observó un epilimnion oxigenado ( $6 \text{ mg L}^{-1} \pm 0.15$ ) con una oxiclina entre los 20 y 35 m, registrándose valores de anoxia a partir de los 35 m y hasta la profundidad máxima (Fig. 12).



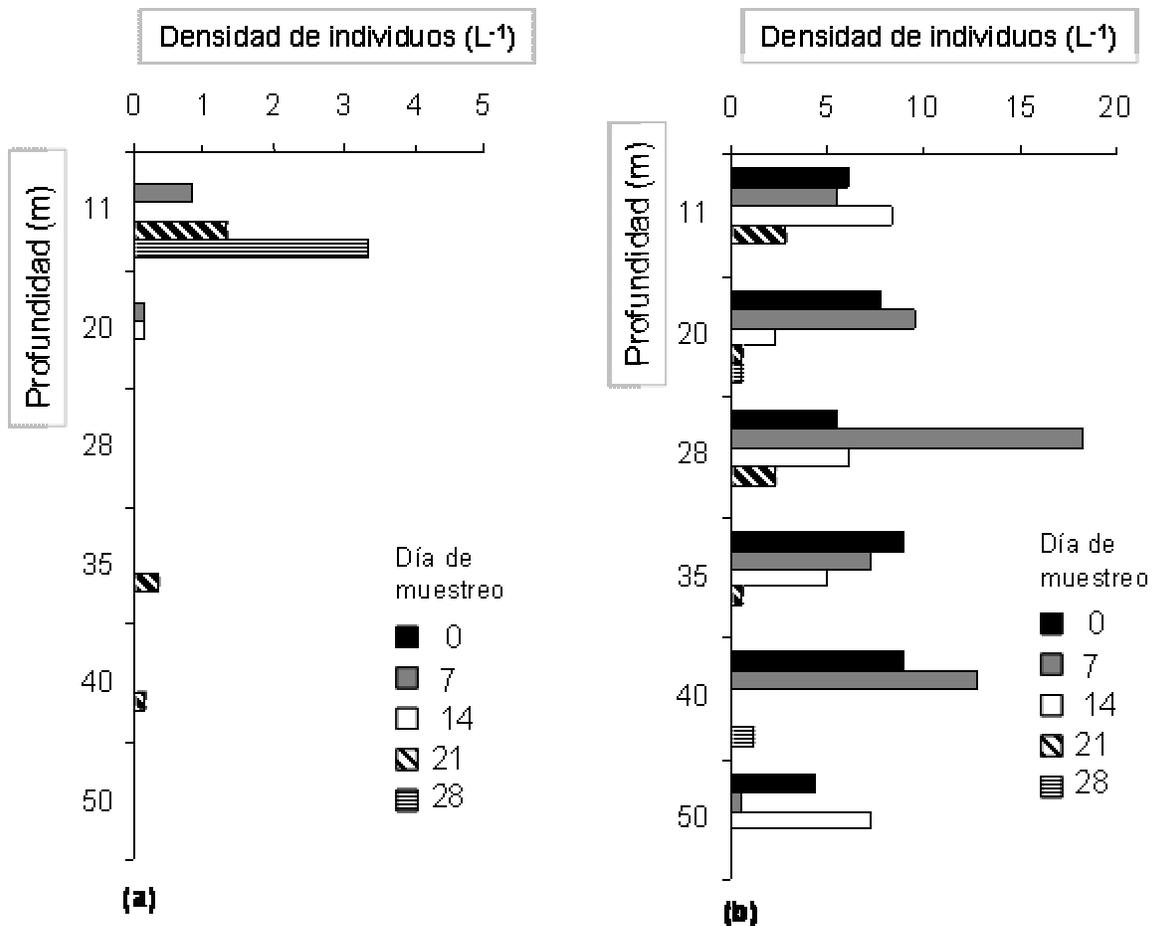
**Figura 12.** Oxígeno disuelto y temperatura registrados durante los periodos experimentales de eclosión del banco de huevos de resistencia del zooplancton en el Lago Alchichica. Se muestran las medias  $\pm$  error estándar (EE). Nótese que en la escala de temperatura no se muestran los valores inferiores a 14°C.

## b) Diversidad y abundancia de rotíferos en muestras de agua

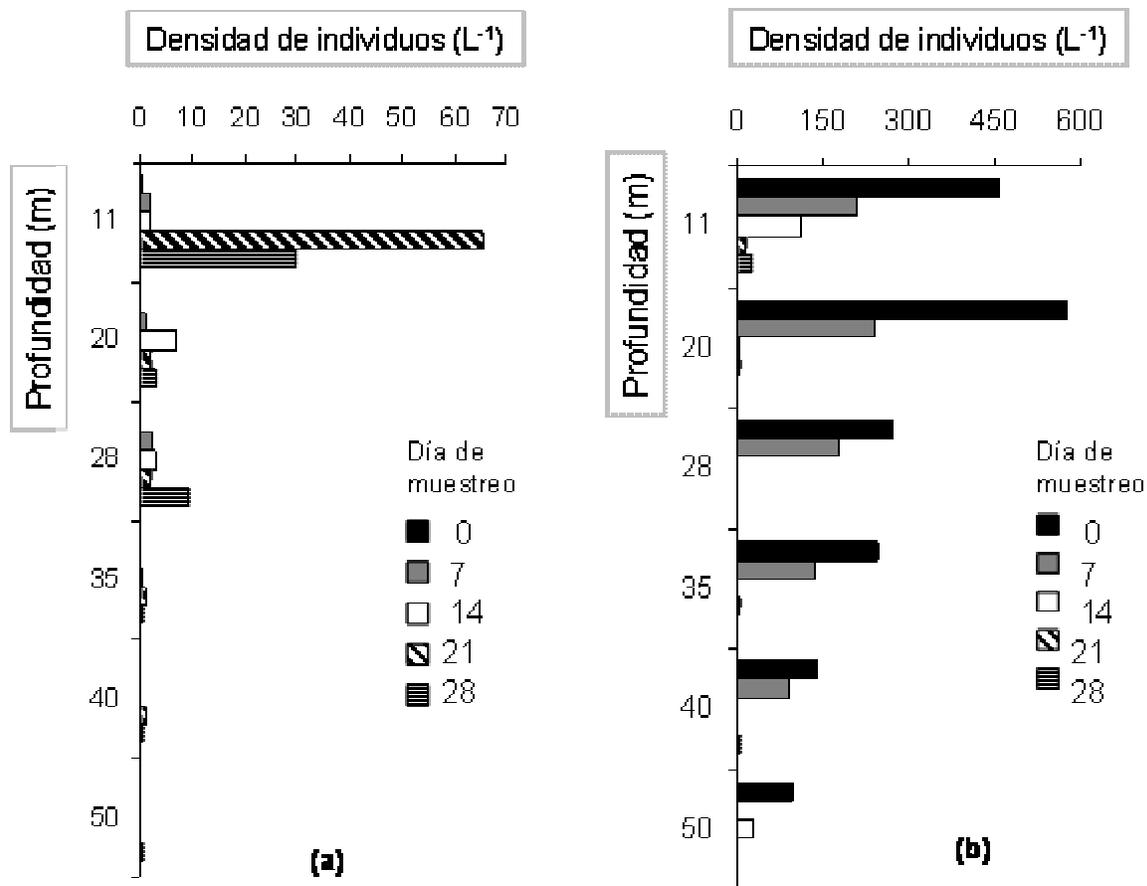
En los muestreos de zooplancton realizados en la columna de agua durante la fase experimental en campo en las dos temporadas (estratificación y mezcla), se registraron las dos especies de rotíferos eclosionadas de huevos de resistencia, *H. jenkinsae* y *B. grupo plicatilis*.

*H. jenkinsae* se encontró en densidades bajas ( $1 \pm 0.61$  org.  $L^{-1}$ ) durante el periodo de estratificación y localizados en el epilimnion, sin observarse en el metalimnion e hipolimnion. Para el periodo de mezcla la densidad de estos organismos fue mayor ( $4 \pm 2.5$  org.  $L^{-1}$ ) y distribuidos a lo largo de la columna (Fig. 13).

Por otro lado, *B. grupo plicatilis* fue la especie con mayor densidad con promedios mínimos de  $3 \pm 1.2$  org.  $L^{-1}$  durante la estratificación en el epilimnion, no registrándose en el metalimnion e hipolimnion. Durante el periodo de estratificación, estos organismos se encontraron predominantemente en el epilimnion con densidades de  $163 \pm 80.5$  org.  $L^{-1}$ , con un patrón de distribución decreciente en función de la profundidad (metalimnion con  $78 \pm 49.7$  org.  $L^{-1}$ ). Sin embargo, a lo largo de la temporada de muestreo, las densidades poblacionales disminuyeron progresivamente, registrándose las densidades más bajas en el hipolimnion  $25 \pm 18.4$  org.  $L^{-1}$  (Fig. 14).



**Figura 13.** Densidad del rotífero *Hexartra jenkiniae* ( $L^{-1}$ ) a diferentes profundidades de la columna de agua del Lago Alchichica, Puebla, registrados durante los experimentos de eclosión de huevos de resistencia en campo (se tomaron muestras cada semana a lo largo de los 28 días) correspondientes a los periodos de: (a) estratificación (agosto-septiembre de 2006) y (b) mezcla, (enero-febrero 2007). Nótese que las escalas de densidad son diferentes.



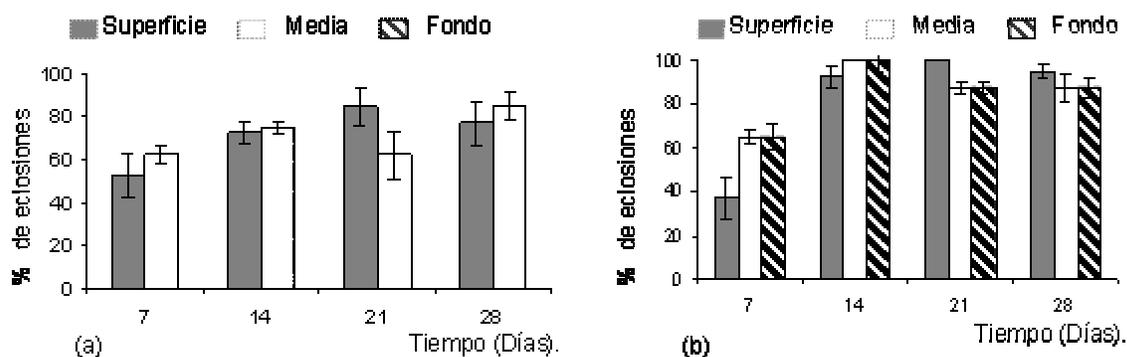
**Figura 14.** Densidad del rotífero *Brachionus* grupo *plicatillis* ( $L^{-1}$ ) a diferentes profundidades de la columna de agua del Lago Alchichica, Puebla, registrados durante los experimentos de eclosión de huevos de resistencia en campo (se tomaron muestras cada semana a lo largo de los 28 días) correspondientes a los periodos de: (a; estratificación (agosto-septiembre de 2006) y b) mezcla, (enero-febrero 2007). Nótese que las escalas de densidad son diferentes.

### **c) Tasas de eclosión**

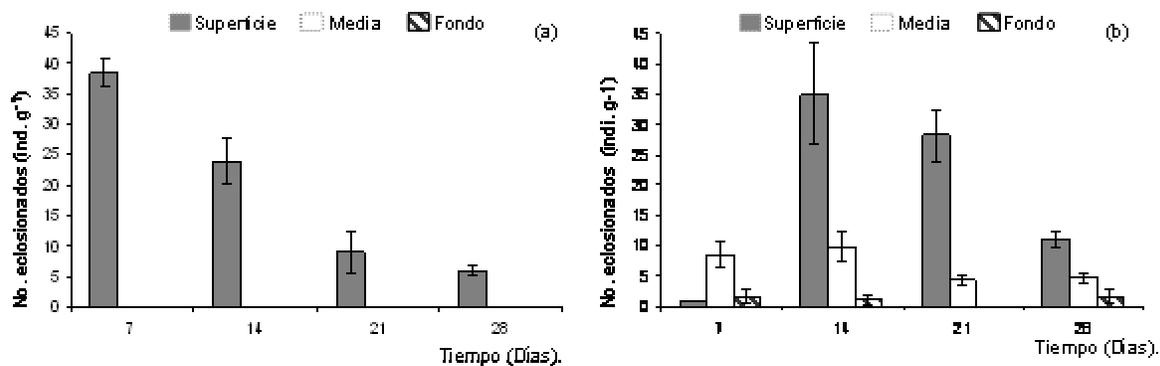
Durante la temporada de estratificación no se observaron eclosiones de los huevos aislados (sin sedimento) en la zona profunda, contrario a lo observado en el epilimnion y el metalimnion (Fig. 15a). No se encontraron diferencias significativas entre el epilimnion y el metalimnion en todas las fechas de eclosión (Student-Newman-Keuls,  $p > 0.05$ ). En la temporada de mezcla se registraron eclosiones en todas las profundidades de la columna de agua (Fig. 15b), sin observarse diferencias significativas en el perfil vertical (ANOVA,  $p = 0.945$ ), pero si en la fecha de eclosión (ANOVA,  $p = 0.03$ ), y en la interacción de los dos factores (ANOVA,  $p = 0.001$ ).

En huevos de resistencia eclosionados de sedimentos se tuvieron eclosiones solo en la superficie durante la estratificación, observándose el mayor número de eclosiones durante la primera semana, con una disminución gradual a lo largo del tiempo experimental (Fig. 16a). Para el periodo de mezcla se registraron eclosiones en las tres profundidades experimentales (Fig. 16b), observándose diferencias significativas (ANOVA,  $p < 0.05$ ) para los factores principales (profundidad y fecha) y para la interacción ( $p < 0.001$ ), con las mayores eclosiones ( $35 \pm 8$ ) en la superficie y las mínimas en el fondo ( $1 \pm 1$ ).

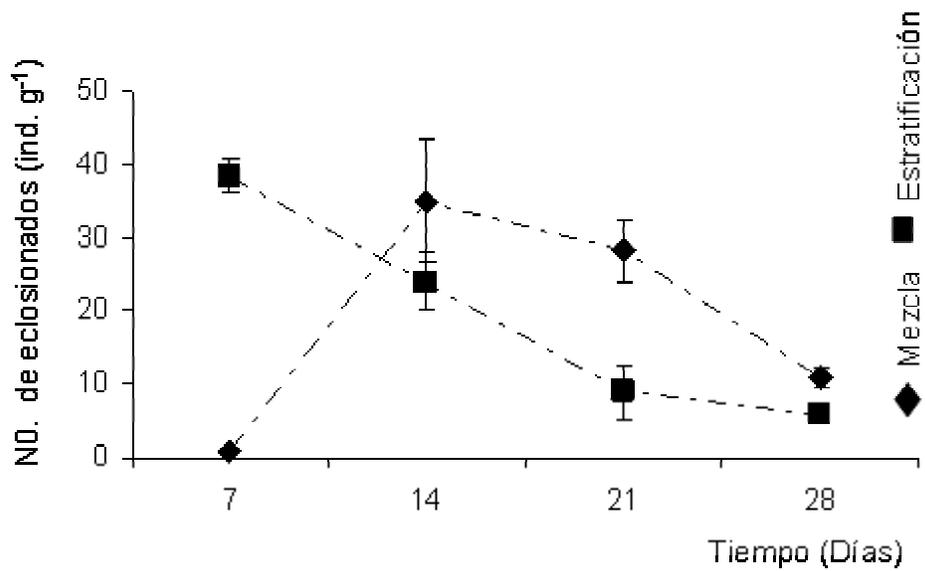
Comparando sólo las eclosiones registradas en superficie en ambas temporadas, se observó que hay diferencias significativas en el factor tiempo (ANOVA,  $p = 0.05$ ), evidenciando patrones diferentes de eclosión, siendo máximos al inicio de la temporada de estratificación con una disminución gradual, mientras que durante el periodo de mezcla se observó un retraso (una semana) antes de observarse los números máximos de eclosión para posteriormente disminuir sistemáticamente con el tiempo (Fig. 17).



**Figura 15.** Efecto de la profundidad en la columna de agua (i. e, factores temperatura, intensidad de luz y oxígeno disuelto) en los porcentajes de eclosión de huevos de resistencia de *B. grupo plicatilis* aislados (sin sedimento) del Lago Alchichica, Puebla, durante los dos periodos del ciclo hidrodinámico, (a) estratificación y (b) mezcla. Se muestran las medias  $\pm$  EE.



**Figura 16.** Efecto de la profundidad (i. e, temperatura, intensidad de luz y oxígeno disuelto), en las eclosión de huevos de resistencia (ind. g<sup>-1</sup>) de *B. grupo plicatilis* en sedimentos del Lago Alchichica, Puebla, durante los dos periodos del ciclo hidrodinámico, (a) estratificación y (b) mezcla. Se muestran las medias  $\pm$  EE.



**Figura 17.** Ecluciones en superficie (11 m) de huevos de resistencia (ind. g<sup>-1</sup>) del rotífero *B. grupo plicatilis* en sedimentos del Lago Alchichica, Puebla durante los dos periodos del ciclo hidrodinámico del lago, mezcla y estratificación. Se muestran las líneas de tendencia de cada uno lo largo del periodo experimental, medias  $\pm$  error estándar (EE).

## Discusión

### Densidad y diversidad de huevos de resistencia

El tamaño del banco de huevos de resistencia se puede atribuir principalmente a la relación entre la tasa de producción de huevos y la tasa de eclosión (De Stasio, 1989), así como de las condiciones específicas de cada lago tales como la tasa de sedimentación, la edad y las condiciones del sedimento (i. e., concentraciones de oxígeno, concentraciones de sulfuro de hidrógeno, condiciones de luz, temperatura, depredadores, etc.; García-Roger et al., 2006). Estos factores determinan, además, cuantos de ellos tienen la posibilidad de preservarse y eclosionar. Por lo que un criterio adecuado de medir el tamaño real de este banco es el número de estructuras que son en apariencia morfológicamente viables, utilizando características de tamaño, color, textura y estado de la cubierta (García-Roger, 2004).

Considerando los resultados encontrados en el Lago Alchichica donde se observa que la densidad de huevos de resistencia depositados en la zona profunda ( $148 \pm 6.4$  huevos  $\text{cm}^{-2}$ ) es dos órdenes de magnitud más alta que en la zona litoral ( $6.8 \pm 0.74$  huevos  $\text{cm}^{-2}$ ), además de que la proporción de huevos morfológicamente viables es también significativamente más elevada (67.3 vs. 6.4 %), es evidente que ambos ambientes tienen características distintas (p. ej., oxígeno y depredación por otros organismos) para la preservación de estas estructuras.

En este tipo de ambientes con una columna de agua estratificada y en el que la mayor parte del lago tiene un fondo que permanece anóxico por un periodo de tiempo largo, se ha visto que el establecimiento de una fauna béntica importante que genere bioturbaciones es poco probable, por lo que las posibilidades de que los huevos de resistencia sufran daño por efecto de la depredación y deterioro por parte de otros microorganismos son bajas; por lo tanto estas condiciones parecen propiciar para la sedimentación de partículas orgánicas y en consecuencia una

buena preservación de los huevos de resistencia como ha sido descrita en otros lagos (Minkoff *et al.*, 1983; Marcus *et al.*, 1994; Cáceres *et al.*, 2003).

En contraste, en la zona litoral de Alchichica, en la que se ha descrito una fauna bentónica abundante y diversa, y en la que las temperaturas, cantidad de luz incidente, aunado a una actividad más intensa de otros organismos (aves, peces y anfibios) es muy probable que la preservación del banco de huevos se vea afectada negativamente. Por lo que, estas diferencias podrían ser las causas más probables para explicar esta distribución diferencial del banco de huevos de resistencia en este lago.

Existen pocos trabajos con los que se pueden comparar los resultados obtenidos. Otros autores han reportado rangos de densidad de ~1-100 huevos de resistencia por  $\text{cm}^{-2}$  en rotíferos del género *Brachionus* provenientes de lagos salinos (Marcus *et al.*, 1994; Hairston, 1996). Mientras que en trabajos recientes realizados en diversos cuerpos de agua someros de la Península Ibérica, caracterizados por ser salobres y no sobrepasan los 2 m de profundidad, centrados en analizar las características de los huevos de resistencia de las especies del complejo *B. plicatilis*, se describen intervalos entre 4.7 y 26,000 huevos diapáusicos  $\text{cm}^{-2}$ . Estos autores describen que la ubicación del cuerpo de agua con respecto a la distancia al mar y el régimen hídrico del lago (frecuencia de desecación) determinaban los patrones de abundancia de estas estructuras. Comparando estos resultados con los obtenidos en el Lago Alchichica (donde no hay desecación del lago y en el que la columna de agua está estratificada la mayor parte del año, con un proceso de circulación durante tres meses aproximadamente) son consistentes con el hecho de haber encontrado densidades de huevos bajas, y apoyan la idea de que mientras mayor es la estabilidad del hidropериodo del lago, menor es la presión de los organismos a formar estructuras de resistencia para hacer frente a los periodos adversos (i. e., desecación del sistema), por lo que el banco de huevos tendería a tener densidades bajas (García-Roger *et al.*, 2006). En el caso de Alchichica es evidente

que existen además otros factores que podría explicar estas densidades bajas (véase discusión abajo).

Al evaluar la riqueza y diversidad taxonómica del reservorio biótico de organismos zooplanctónicos (banco de huevos de resistencia) del Lago Alchichica se observa que éstas son bajas (sólo dos especies de rotíferos, *B.* grupo *plicatilis* y *H. jenkinsae*) si se comparan con aquellas encontradas en las muestras de agua (7 morfoespecies de rotíferos, un grupo de Bdelloidea no identificado así como 2 especies de copépodos). A pesar de que en la zona litoral la diversidad de taxa fue mayor que en la zona pelágica, ésta no se vio reflejada en el banco de huevos, ya que las dos especies de rotíferos eclosionadas tuvieron densidades muy bajas y una de ellas, *H. jenkinsae*, solo se encontró ocasionalmente. En otros cuerpos de agua se ha reportado una mayor diversidad en el banco; por ejemplo, en el estuario Pettaquamscutt, Rhode Island, donde se tienen condiciones anóxicas y los sedimentos son extremadamente sulfhídricos, posiblemente similares a las condiciones que se presentan en el Lago Alchichica, se distinguieron 12 tipos diferentes de huevos, de los cuales se determinaron al menos cuatro especies de copépodos, un cladóceros y un rotífero del género *Brachionus*. Los huevos de rotíferos fueron los más abundantes (Marcus, *et al.*, 1994).

En el Lago Alchichica en ningún caso se encontraron estructuras de resistencia, ni se observaron eclosiones de individuos de las dos especies de copépodos observadas en muestras de la columna de agua, lo que sugiere que probablemente estos organismos no producen estructuras de resistencia. Esta característica ha sido reportada en otras poblaciones de copépodos en las que los cuerpos de agua que habitan no tienen cambios estacionales drásticos como, temperaturas bajo cero o desecación del cuerpo de agua (Pasternak y Arashkevich, 1999; Santer *et al.*, 2000). En algunos calanoides (p. ej., *Eudiaptomus graciloides*) se han observado tres tipos de diapausa en su ciclo de vida: (1) huevos de resistencia, (2) retraso de la tasa de crecimiento de los estadios juveniles tardíos (copepoditos IV-V) en verano, y (3) "latencia" como

adultos a lo largo del verano (Pasternak y Arashkevich, 1999). A pesar de que la primer estrategia no se ha observado en los copépodos de Alchichica, las otras dos pudieran estar ocurriendo, dadas las características del plancton y del lago *per se*, en las que se ha observado que la población de copépodos permanecen activa a lo largo de todo el año (Lugo, 2000), resultado de su mejor capacidad competitiva en relación a los otros organismos del zooplancton y a su buena capacidad para escapar de sus depredadores (el pez *Poblana alchichica*), migrando diferencialmente en la columna de agua, además de que pueden soportar algunos días en ayuno (Ciros-Pérez et al., comunicación personal).

### **Banco de huevos de resistencia: distribución vertical, viabilidad y edad**

De acuerdo con la tasa promedio de acumulación de sedimentos en el Lago Alchichica ( $0.35 \text{ cm año}^{-1}$ ) se puede concluir que el banco de huevos de resistencia reportado en este trabajo es relativamente joven, dado que solo se encuentran en los estratos más superficiales, con una edad  $\leq 10$  años y una viabilidad relativamente baja (29 % de eclosiones). Estos valores son bajos si lo comparamos con otros estudios realizados con zooplancton, en particular con rotíferos, (García-Roger *et al.*, 2006, Kotani *et al.*, 2001, Cáceres 1997). El tiempo de viabilidad máxima de los huevos de resistencia, a pesar de encontrarse entre los rangos reportados en la literatura (Marcus, 1994; Kotani *et al.*, 2001), se encuentran entre los valores más bajos. El patrón general observado de disminución en el porcentaje de eclosiones en Alchichica es similar al reportado por otros autores (Uye 1980; Uye *et al.* 1984; Marcus *et al.*, 1994), el cual se ha atribuido -principalmente- al deterioro causado por el tiempo que pasan éstos en el sedimento y a que están expuestos por largos periodos en condiciones de anoxia y  $\text{H}_2\text{S}$ . Marcus *et al.* (1994) reportan una distribución (hasta los 12 cm del sedimento), edad ( $\sim 40$  años) y viabilidad (76.7 % de eclosiones) mayores. Otros autores (p. ej. Kotani *et al.*, 2001) reportan la eclosión de huevos de resistencia de rotíferos de éste mismo complejo de especies, con intervalos de edad mayores ( $< 65$  años). Por ejemplo, García-Roger *et al.* (2006) registraron tasas de

sedimentación similares a las de Alchichica ( $0.31 \pm 0.04 \text{ cm año}^{-1}$ ), aunque observaron eclosiones de *B. plicatilis* hasta los 10 cm de profundidad con edades de 13-20 años y hasta 60-80 años en lagos temporales, en los que los huevos de resistencia presentan una mayor viabilidad ( $62.4 \pm 9.6 \%$ ), aunque ésta disminuyó drásticamente conforme aumenta la profundidad (sólo eclosionaban en los primeros 2 cm).

En otros taxa zooplantónicos los huevos de resistencia permanecen viables depositados en sedimentos durante más tiempo. Por ejemplo, se ha reportado un banco de huevos de resistencia de cladóceros con edades de 125 años (Cáceres, 1998) y en copépodos de más de 300 años (Hairston *et al.*, 1995).

#### **Tasas de eclosión en condiciones de laboratorio: efecto combinado de la temperatura-fotoperiodo e intensidad de luz**

Los resultados de los diferentes experimentos en condiciones de laboratorio (huevos aislados y con sedimento) indican que los huevos de resistencia provenientes del Lago Alchichica no responden en forma diferencial a los diferentes estímulos de eclosión probados (la combinación de temperatura, fotoperiodo e intensidad de luz) característicos de los periodos de mezcla, estratificación temprana y estratificación establecida del lago. Estos resultados contrastan con lo encontrado por otros autores para rotíferos (especies del grupo *B. plicatilis*), copépodos (p. e., *Diaptomus sanguineus*) y cladóceros (*Daphnia* spp.) provenientes de lagos templados, en los que se ha demostrado el efecto que tiene los cambios acentuados en el fotoperiodo y la temperatura, similares a los que ocurren durante la transición entre el invierno y la primavera (Cáceres y Schwalbach, 2001), y que parecen ser necesarios para romper la diapausa (Hairston y Olds, 1986, 1987; Hairston y Kearns, 1995). Adicionalmente, se ha encontrado que en ausencia de luz la eclosión resulta poco probable (Hagiwara y Hino, 1989; Hagiwara *et al.*, 1995), este tipo de condiciones ambientales contrastantes no ocurre en el Lago Alchichica, donde el cambio hidrológico mayor,

la transición entre estratificación y mezcla de la columna de agua, no está asociado a cambios importantes de la temperatura en el fondo del lago.

Además, dada la morfometría de este lago cráter profundo ( $Z_{med} = 38.5$  m), con una zona litoral poco desarrollada y taludes muy pronunciados, la luz solar no alcanza la mayor parte de los sedimentos del fondo (la capa eufótica tiene un promedio de 16 m) por lo que permanecen en oscuridad constante. En estas condiciones, la eclosión resultaría poco probable (Hagiwara e Hino, 1989; Hagiwara et al, 1989), por lo que sería plausible pensar que las poblaciones en este tipo de lagos tropicales profundos hayan adaptado sus estrategias del ciclo de vida a estas condiciones particulares.

### **Trabajo de campo: patrones de eclosión de huevos de resistencia *in situ***

Las densidades de rotíferos (*B.* grupo *plicatillis* y *H. jenkinsae*) registrados en la columna de agua durante los experimentos son similares a las descritas previamente en estas temporadas en el lago (Lugo, 2001). Durante la mezcla se tiene una mayor densidad de *B.* grupo *plicatillis* el cual se encontró localizado homogéneamente a lo largo de toda la columna de agua, mientras que durante la estratificación se observa una disminución de organismos entre el epilimnion y el resto de la columna. *H. jenkinsae* se encuentra en densidades bajas en toda la columna de agua durante la mezcla, mientras que en la estratificación se observa una disminución de organismos en el epilimnion y ocasionalmente en el metalimnion e hipolimnion. Cabe resaltar que no se observaron rotíferos con huevos de resistencia en las muestras provenientes de la columna de agua.

Los resultados de los experimentos en condiciones de campo muestran que cuando se aíslan los huevos de resistencia del sedimento, responden de manera similar entre las dos temporadas analizadas (mezcla y estratificación), a pesar de que las condiciones de oxígeno, fotoperiodo e intensidad luminosa son diferentes, observándose tasas de eclosión altas (cercanas al 100%) en el epilimnion y metalimnion. Sin embargo, hay un resultado notable, no se observaron eclosiones en el hipolimnion anóxico durante la temporada de estratificación. Por otra parte, cuando los huevos de resistencia no eran aislados, permanecían en los sedimentos, las diferencias observadas fueron importantes entre las dos temporadas. Este fenómeno, el que el factor sedimento impidiera o disminuyera drásticamente las tasas de eclosión puede ser el resultado de la gran cantidad de materia orgánica presente en los sedimentos (Alcocer et al., 2008), que puede estar propiciando la disminución en la disponibilidad de este gas, y en consecuencia la inhibiendo de la eclosión de huevos de resistencia. De manera similar, sólo se observaron eclosiones en el epilimnion durante la temporada de estratificación, mientras que cuando ocurría la mezcla, a pesar de que se

registraron eclosiones en todas las profundidades, se observó un gradiente de disminución de eclosiones conforme aumentaba la profundidad.

Analizando los factores ambientales medidos durante los dos períodos experimentales llama la atención el oxígeno disuelto, este factor así como la presencia o no del sedimento parecen ser los responsables de las diferencias encontradas en los patrones de eclosión entre las dos temporadas analizadas. Si esto es así, el oxígeno actuaría como un estímulo para finalizar la salida de la latencia, mientras que el sedimento sería un inhibidor de ésta, capturando el oxígeno disuelto disponible en la columna de agua debido a la demanda para oxidar la gran cantidad de materia orgánica que se sedimenta producida por el fitoplancton y zooplancton principalmente (Alcocer *et al.*, 2008). Esto es probable si se considera que se ha encontrado que una buena parte de la productividad primaria del Lago Alchichica, al ser aprovechada poco eficientemente por los consumidores (i. e., zooplancton) dada sus características (compuesta principalmente por microalgas de tamaños grandes; Oliva *et al.*, 2001), se pierde por sedimentación, acumulándose en los sedimentos, lo cual explicaría una alta demanda bioquímica de oxígeno y un alto potencial redox.

Así, se explicaría por qué las eclosiones en la superficie son altas en las dos temporadas, y notablemente altas durante la mezcla, mientras que se da la ausencia de eclosiones en aguas medias y profundas durante la estratificación. Sin embargo, analizando los patrones diferentes de eclosión en el epilimnion entre las dos temporadas, en los que se vio un retraso de al menos una semana para observar el máximo de eclosiones en la mezcla (en comparación con lo ocurrido durante la estratificación), la disponibilidad del oxígeno disuelto podría tener un efecto combinado con el cambio en la intensidad de luz, que es mayor durante la estratificación (Alcocer, comunicación personal). A este respecto se ha documentado que el oxígeno es necesario para la oxidación de ácidos grasos a prostaglandinas en el embrión (dentro del huevo) como estímulo necesario para la eclosión y que, además, la luz intensa produce altas concentraciones de peróxido

de hidrógeno lo que contribuye a incrementar el estímulo para romper la latencia (Hagiwara et al., 1995).

En general y de acuerdo con los argumentos previamente expuestos, se observa que el banco de huevos de resistencia del Lago Alchichica: (1) es poco diverso y abundante, (2) es reciente, (3) que los cambios en la combinación de fotoperiodo, intensidad lumínica y temperatura no tienen un efecto diferencial como estímulo para su eclosión, pero sí la disponibilidad de oxígeno (además de que el sedimento estaría actuando como inhibidor), y (4) dado que se encuentra localizado en su mayoría en la zona profunda del lago, donde las posibilidades de eclosionar son bajas, el papel funcional de éste parece ser poco relevante para la dinámica de las poblaciones zooplanctónicas que lo habitan.

Dado que el papel del banco de huevos de resistencia aparentemente no es relevante en las dinámicas del ciclo anual de las poblaciones zooplanctónicas de este lago, se puede conjeturar al respecto. Si se considera que la producción de estas estructura implica una gran inversión de recursos por parte de las poblaciones que los generan, y que aunque éstas sean producidas, la probabilidad que tienen de eclosionar una vez que llegan a los sedimentos en este tipo de lagos con relativamente poca variabilidad ambiental es muy baja, una de las ideas mas lógicas sería pensar que estos factores conducirían gradualmente a la pérdida de la fase sexual en los partenogenéticos cíclicos (García-Roger *et al.*, 2005), o bien, a la perdida de capacidad de entrar en latencia en los copépodos (Pasternak y Arashkevich, 1999; Santer et al., 2000) debido a que las presiones de selección para producirlas son bajas. Los resultados obtenidos en este trabajo indican que la capacidad para formar estructuras de resistencia podría estar ocurriendo en el Lago Alchichica, lo que explicaría el por qué no se observan estructuras de resistencia de copépodos y por qué la densidad de huevos de resistencia de rotíferos es baja. Sin embargo, es probable que este fenómeno no ha ocurrido de manera tan drástica, dado que, como sugieren algunos autores (p. ej., De Stasio, 1989), siempre y cuando haya una pequeña porción de huevos de

resistencia que eclosione de vez en cuando, la existencia de este reservorio biótico tiene sentido para prevenir la erosión de diversidad genética de la población generando nuevas variantes que se podrían reclutar a la columna de agua del lago para afrontar posibles nuevos escenarios, teniendo así un impacto poco importante en el corto plazo, pero en principio relevante a largo plazo en la dinámica y evolución del zooplancton de Alchichica.

## Conclusiones

El banco de estructuras de resistencia depositado en los sedimentos del Lago Alchichica es poco diverso (2 especies de rotíferos) y no refleja la diversidad de las poblaciones activas en el lago. Para la zona profunda sólo se registró la presencia del rotífero *Brachionus* grupo *plicatilis*, mientras que en la zona litoral además se observaron ocasionalmente estructuras de resistencia de *H. jenkinsae*.

La distribución es espacialmente heterogénea, observándose diferencias importantes en las densidades de las zonas litoral y profunda. La densidad de huevos de resistencia en el Lago Alchichica es relativamente baja ( $148 \pm 6.4$  huevos  $\text{cm}^{-2}$ ), con un porcentaje de viabilidad promedio bajo (29%) y un patrón de deterioro rápido asociado a la edad de los sedimentos (disminución gradual con la edad), que les permite subsistir por un periodo breve ( $\leq 10$  años;  $\leq 3.5$  cm de profundidad).

Los cambios en el régimen del fotoperiodo, intensidad lumínica y temperatura asociados a los cambios estacionales del lago no tienen un efecto diferencial en el estímulo de eclosión de los huevos de resistencia del rotífero *B.* grupo *plicatilis* localizados en la zona profunda del lago; sin embargo, se encontró que la disponibilidad de oxígeno en la columna de agua parece ser el factor principal para activar la salida de la latencia, aunque su efecto se vio inhibido por efecto de la presencia de los sedimentos, probablemente resultado de la gran cantidad de materia orgánica presente (y que se encuentra en proceso de descomposición).

A corto plazo el papel funcional del banco de huevos de resistencia parece ser poco relevante para la dinámica de las poblaciones zooplanctónicas del Lago Alchichica, ya que sólo podría reclutar unos pocos organismos a la columna de agua durante periodos cortos en la época de mezcla. Sin embargo, la importancia de este reservorio biótico podría ser revelante si se considera su papel potencial a largo plazo, ya que podría estar actuando para prevenir la erosión de diversidad

genética de las población, aportando de vez en cuando nuevas variantes que se reclutarían a la columna de agua y que en su caso, podrían afrontar posibles nuevos escenarios.

## **Recomendaciones**

Estos resultados dan la pauta para entender mejor la dinámica y estructura de las poblaciones y comunidades planctónicas de los lagos tropicales, los cuales presentan características propias y contrastantes si se comparan con los sistemas templados. Este es uno de los primeros pasos para caracterizar la ecología y evolución de estos organismos en nuestro país, sin embargo, aún se está lejos de entenderlos del todo, por lo que es recomendable profundizar estos estudios, dándole, por ejemplo, seguimiento periódico a los sedimentos de la zona litoral, dado que no se puede descartar que los huevos de resistencia eclosionen y que estén incorporando organismos a la columna de agua durante todo el año, jugando un papel más importante del que se deduce por los resultados obtenidos en este trabajo. Además, las hipótesis planteadas aquí deben de ser contrastadas en otros sistemas similares, para evaluar su importancia como mecanismos generales en este tipo de lagos.

## Literatura citada

Adame, M. F., J. Alcocer y E. Escobar. 2008. Size-fractionated phytoplankton biomass and its implications for the dynamics of an oligotrophic tropical lake. *Freshwater Biology* 53: 22-31

Alcocer, J., A. Lugo, E. Escobar, M.R. Sánchez y G. Vilaclara. 2001. Water column stratification and its implications in the tropical warm monomictic lake Alchichica, Puebla, Mexico. *Verhandlungen der Internationalen Vereinigung der Limnologie* 27: 3166-3169.

Alcocer, J. y A. Lugo. 2003 Effects of El Niño on the dynamics of Lake Alchichica, central Mexico. *Geofísica Internacional* 42: 523-528.

Alcocer, J., E. Escobar y L. A. Oseguera. 2008. Acoplamiento pelágico-bentónico: Respuesta de la zona béntica profunda a la sedimentación del florecimiento invernal de diatomeas en el Lago Alchichica. *Hidrobiológica* (En prensa).

Andersen, R. A. 2005. *Algal culturing techniques*. Elsevier Academic Press. USA. 565 pp.

Aparici, E., M. J. Carmona y M. Serra. 1996. Polymorphism in bisexual reproductive patterns of cyclical parthenogens: A simulation approach using a rotifers growth model. *Ecological Modeling* 88: 133–142.

Boero, F. 1996. Specie, biodiversita e comunita. *Biologia Marina Mediterranea* 3: 13-20.

Brandon, R.A., E.J. Maruska y W.T. Rumph. 1981. A new species of neotenic *Ambystoma* (Amphibia, Caudata) endemic to Laguna Alchichica, Puebla, Mexico.

*Bulletin of the Southern California Academy of Science* 80: 112-125.

Caballero, M., G Vilaclara, A Rodríguez y D. Juárez. 2003. Short-term climatic Change in Lake sediments from lake Alchichica, Oriental, Mexico. *Geofísica Internacional* 42: 529-537.

Cáceres, C. E. 1997a. Dormancy in invertebrates. *Invertebrate Biology* 166: 371-383.

Cáceres, C. E. 1997b. Temporal variation, dormancy, and coexistence: A field test of the storage effect. *Proceedings of the National Academy of Sciences USA* 94: 9171-9175.

Cáceres, C. E. 1997c. *Egg bank dynamics and daphnid species diversity in Oneida lake, NY*. Dissertation. Cornell University, Ithaca, New York, USA.

Cáceres, C. E. 1998. Interspecific variation in the abundance, production, and emergence of *Daphnia* diapausing eggs. *Ecology* 79: 1699-1710.

Cáceres, C.E. y N.G. Jr. Hairston. 1998. Benthic-pelagic coupling in planktonic crustaceans: the role of the benthos. *Archiv für Hydrobiologie* 52:163-174.

Cáceres, C. E. y M. S Schwalbach. 2001. How well do laboratory experiments explain field patterns of zooplankton emergence? *Freshwater Biology* 46: 1179-1189.

Cáceres, C. E. y A. J. Tessier. 2003. How long to rest: The ecology of optimal dormancy and environmental constraint. *Ecology* 84: 1189-1198.

Carmona, M. J. 1992. *Inducción de la fase sexual y aspectos relacionados en el rotífero Brachionus plicatilis*. Tesis Doctoral, Universitat de València, España.

Ciros-Pérez, J. 2001. Exclusión y coexistencia entre especies gemelas de rotíferos: mecanismos subyacentes. Tesis Doctoral, Universitat de València, España.

Ciros-Pérez, J., M. J. Carmona & M. Serra, 2002. Resource competition and patterns of sexual reproduction in sympatric sibling rotifer species. *Oecologia* 131: 35–42.

Crispim, M. C. y T. Watanabe 2001. What can dry reservoir sediments in a semi-arid region in Brazil tell us about cladocera? *Hydrobiologia* 442: 101-105.

De stasio, B. T., Jr. 1989. The seed bank of a fresh water crustacean: *Copepodology for the plant ecologist*. *Ecology* 70: 1377-1389.

Filonov A., I. Tereshchenko & J. Alcocer. 2006. Dynamic response to mountain breeze circulation in Alchichica crater lake in Mexico. *Geophysical Research Letters* 33; DOI: 10.1029/2006GL025901.

Flores, E. 1998. *Estudios poblacionales de tres especies de Poblana (Pisces: Atherinopsidae) en tres lagos cráter de Puebla, México*. Tesis de Maestría. UNAM, México.

García-Roger E., M. J. Carmona y M. Serra. 2005. Deterioration patterns in diapausing egg banks of *Brachionus* (Müller, 1786) rotifer species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 314: 149–161.

García-Roger E., M. J. Carmona y M. Serra. 2004. Hatching and viability of rotifer diapausing eggs collected from pond sediments. *Freshwater Biology* 51: 1351-1358.

García-Roger E., M. J. Carmona y M. Serra. 2006. Patterns in rotifer diapausing

egg banks: Density and viability. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 336: 198–210.

García-Roger E., M. J. Carmona y M. Serra. 2005. Deterioration patterns in diapausing egg banks of *Brachionus* (Muller, 1786) rotifer species. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 314: 149–161.

Garfías, T. 2000. *Variación poblacional temporal y vertical del copépodo Leptodiptomus novamexicanus (Copepoda: Calanoida) en un lago salino*. Tesis de Licenciatura (Biología) FES-Iztacala, UNAM. Mexico, 57 p.

Gilbert, J. J. 1974. Dormancy in rotifers. *Transactions of the American Microscopic Society* 93: 490-513.

Gilbert, J. J. 1980. Female polymorphism and sexual reproduction in the rotifer *Asplanchna*: evolution of their relationship and control by dietary tocopherol. *American Naturalist* 116: 409-431.

Gómez, A., 1996. *Ecología genética y sistemas de reconocimiento de pareja en poblaciones simpátricas de rotíferos*. Tesis Doctoral, Universitat de València, España.

Gómez, A., M. Serra, G.R. Carvalho y D.H. Luna. 2002. Speciation in ancient cryptic species complexes: evidence from the molecular phylogeny of *Brachionus plicatilis* (Rotifera). *Evolution* 56: 1431–1444.

Hagiwara A., A. Hino y R. Hirano. 1985. Combined effect of environmental conditions on the hatching of fertilized egg of the rotifer *Brachionus plicatilis* collected from an out door pond. *Bulletin of the Japanese society of Scientific Fisheries* 51: 755-758.

Hagiwara A. y A. Hino. 1990. Feeding history and hatching of resting eggs in the marine rotifer *Brachionus plicatilis*. *Nippon Suisan Gakkaishi* 56: 1965–1971.

Hagiwara A. y 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., N. Hoshi, F. Kawahara, K. Tominaga y K. Hirayama. 1995. Resting eggs of the marine rotifer *Brachionus plicatilis* Müller: development, and effect of irradiation on hatching. *Hydrobiologia* 313/314: 223–229.

Hairston, N. G. Jr. y A. J. Bohonak. 1998. Copepod reproductive strategies: life-history theory, phylogenetic pattern and invasion of inland waters. *Journal of Marine Systems* 15: 23-34.

Hairston, N. G. Jr. 1996. Zooplankton egg banks as biotic reservoirs in changing environments. *Limnology and Oceanography* 41: 1087–1092.

Hairston, N. G. Jr. y Kearns, C. M. 1995. The interaction of photoperiod and temperature in diapausing timing: a copepod example. *Biological Bulletin* 189: 42–48.

Hairston, N. G. Jr. y R. A. Van Brunt. 1994. Diapause dynamics of two diaptomid copepod species in a large lake. *Hydrobiologia* 292/293: 209–218.

Jalling, J. F. 2001. Environmental controls on the functioning of shallow Tropical lakes. *Hydrobiologia* 458: 1-8.

Hairston, N. G., Jr. 1987. Diapause as a predator-avoidance adaptation, p. 281–290. In Kerfoot W. C. y A. Sih [eds.]. *Predation: Direct and indirect impacts on aquatic communities*. New England.

Hairston, N. G., Jr. y E. J. Olds. 1986. Partial photoperiodic control of diapause in three populations of the freshwater copepod *Diaptomus sanguineus*. *Biological Bulletin* 171: 135-142.

Hairston, N. G. Jr. y Cáceres, C.E. 1996. Distribution of crustacean diapause: micro- and macroevolutionary pattern and process. *Hydrobiologia* 320: 27-44.

Hairston, N. G. Jr. y C. M. Kearns. 1995. The interaction of photoperiod and temperature in diapausing timing: a copepod example. *Biological Bulletin* 189: 42–48.

Hairston, N. G. Jr. y W. R. Munns. 1984. The timing of copepod diapause as an evolutionary stable strategy. *American Naturalist* 123: 733–751.

Hairston, N. G. Jr. y Van Brunt, R. A. 1994. Diapause dynamics of two diaptomid copepod species in a large lake. *Hydrobiologia* 292/293: 209–218.

Hairston, N. G. Jr., A.-M. Hansen y W. R. Schaffner. 2000. The effect of diapause emergence on the seasonal dynamics of a zooplankton assemblage. *Freshwater Biology* 45:133-145.

Hansen, A.-M., N. G. Jr. Hairston. 1998. Food limitation in a wild cyclopoid copepod population: direct and indirect life history responses. *Oecologia* 115: 320-330.

Koste, W. 1978. *Rotatoria. Die Rädertiere Mitteleuropas*. Gebrüder Borntraeger, Berlin. 234 pp.

Kotani, T., M. Ozaki, K. Matsuoka, T.W. Snell y A. Hagiwara. 2001. Reproductive isolation among geographically and temporally isolated marine strain. *Hydrobiologia* 446/447: 2883-290.

Lampert, W. y U. Sommer. 2007. Limnoecology. *The ecology of lakes and streams*. 2a. edic. Oxford University Press, Oxford.

Lugo, A. 2000. *Variación espacial y temporal de la estructura de la comunidad planctónica del lago de Alchichica, Puebla, con algunos aspectos de interacciones tróficas*. Tesis de doctorado en ciencias (Biología). Facultad de Ciencias. UNAM, México. 98 pp.

Lugo, A., M.E. González, M.R. Sánchez y J. Alcocer. 1999. Distribution of *Leptodiatomus novamexicanus* (Copepoda: Calanoidea) in a Mexican hyposaline lake. *Revista de Biología Tropical* 17: 145-152.

Marcus, N. H. y F. Boero, 1998. Minireview: the importance of benthic-pelagic coupling and the forgotten role of life cycles in coastal aquatic systems. *Limnology and Oceanography* 43: 763–768.

Marcus, N. H., R. Lutz, W. Burnett y P. Cable. 1994. Age, viability, and vertical distribution of zooplankton resting eggs from an anoxic basin: evidence of an egg bank. *Limnology and Oceanography* 39: 154-158.

Minkoff, G., E. Lubzens y D. Kahan D. 1983. Environmental factors effecting hatching of rotifer *Brachionus plicatilis* resting egg. *Hydrobiologia* 104: 61-69.

Oliva, M.G., A. Lugo, J. Alcocer, L. Peralta y M.R. Sánchez. 2001. Phytoplankton dynamics in a deep, tropical, hyposaline lake. *Hydrobiologia* 406: 299-306.

Onbé, T. 1978. Sugar flotation method for sorting the resting eggs of marine cladocerans and copepods from sea-bottom sediment. Bulletin of the *Japanese Society of Sciences and Fisheries* 44: 1411.

Pasternak, A. F y E. G. Arashkevich.1999. Resting stages in the life cycle of *Eudiaptomus graciloides* (Lill) (Copepoda: Calanoida) in Lake Glubokoe. *Journal of Plankton Research* 21: 309-325.

Peralta, L., J. Alcocer, E. Escobar y A. Lugo. 2002. Oligochaetes from six tropical crater lakes in Central Mexico: Community, composition, species diversity and biomass. *Hydrobiologia* 467: 109-116.

Pourriot, R., y Snell T. W. 1983. Resting eggs of rotifers. *Hydrobiologia* 10: 213-224.

Pourriot, R. y P. Clément, P. 1981 Action de facteurs externes sur la reproduction et le cycle reproducteur des rotifères. *Acta Oecologia Generale* 2: 135–151.

Rothhaupt, K. O. 2000. Plankton population dynamics: food web interactions and abiotic constraints. *Freshwater Biology* 45: 105-109.

Santer, B. y W. Lampert. 2000. Summer diapause in Cyclopoid Copepods: Adaptive response to a food Bottleneck? *Journal of Animal Ecology* 64: 600–613.

Simon, J.C., C. Risper y P. Sunnucks. 2002. Ecology and evolution of sex in aphids. *Trends in Ecology and Evolution* 17: 34-39.

Sokal, R.R. y F. J. Rohlf. 2001. *Biometry: The principles and practice of statistics in biological research*. 3<sup>rd</sup> ed. W.H. Freeman, New York.

Snell, T. W., B. Burke, y S. Messur. 1983. Size and Department of Oceanography Florida State University Tallahassee 32306 distribution of resting eggs in a natural population of the rotifer, *Brachionus plicatilis*. *Gulf Research Report* 7: 285-287.

Talling, J. F., y J. Lemoalle. 1998. *Ecological dynamics of tropical inland waters*.

Cambridge University Press.

Tavera, R., y J. Komarek. 1996. Cyanoprokaryotes in the volcanic lake of Alchichica, Puebla State, Mexico. *Algological Studies* 117: 511-538.

Uye, S. 1980. Development of neritic copepods *Acartia clausi* and *A. steuri*. 1. Some environmental factors References affecting egg development and the nature of resting eggs. *Bulletin of the Plankton Society of Japan* 27: 1-9.

Uye, S., K. Yoshiya, K. Ueda, S. Kasahara. 1984. The effect of organic sea-bottom pollution on survivality of resting eggs of neritic calanoids. *Crustaceana* 7: 390-403.

Vilaclara, G., M. Chavez, A. Lugo, H. González y M. Gaytan, 1993. Comparative description of craters lakes basic chemistry in Puebla state Mexico, *Verhandlungen Internationale Vereinigung für theoretische und Angewandte Limnologie* 25: 435-440.

von Ende, C.N. 1993. Repeated-measures analysis: growth and other time-dependent measures. In: Scheider, S.M. y J. Gurevitch (eds.). *Design and analysis of ecological experiments*. Chapman and Hall, New York.

Koste W. 1981. A synopsis of ecological information on the saline lake rotifer *Brachionus plicatilis* Müller 1786. *Hydrobiologia* 81: 159-167.

Watson, N. H. y B. N. Smallman. 1971. The role of photoperiod and temperature in the induction and termination of an arrested development in two species of freshwater cyclopoid copepods. *Canadian Journal of Zoology* 49: 855-862.

Wurdak E. S, J. J. Gilbert y R. Jagels. 1978. Fine structure of the resting eggs of the rotifers *Brachionus calyciflorus* y *Asplanchna sieboldi*. *Transaction of the American Microscopic Society* 97: 49-72.