



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO
POSGRADO EN CIENCIAS DEL MAR Y LIMNOLOGÍA

**Variación temporal de la biología reproductiva de *Leptodiptomus garciai*
(Copepoda: Calanoida) en el lago Alchichica (Puebla, México)**

T E S I S

QUE PARA OPTAR POR EL GRADO DE:
MAESTRO EN CIENCIAS
(LIMNOLOGÍA)

PRESENTA:

BIÓL. OSVALDO HERNÁNDEZ MARTÍNEZ

DIRECTORA DE TESIS:

DRA. ELIZABETH ORTEGA MAYAGOITIA
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

COMITÉ TUTORAL:

DR. JORGE CIROS PÉREZ
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA
DR. LUIS ZAMBRANO GONZÁLEZ
INSTITUTO DE BIOLOGÍA
DRA. NANDINI SARMA
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA
DR. ALFONSO LUGO VÁZQUEZ
FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

MÉXICO, D. F., ABRIL DE 2014



Universidad Nacional
Autónoma de México



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

A la **Universidad Nacional Autónoma de México** por haberme formado y permitido lograr hacer realidad esta meta.

A la **Dra. Elizabeth Ortega Mayagoitia**, por haberme dado su confianza y su tiempo, además de apoyarme y guiarme en el desarrollo de este trabajo.

A mi comité, al **Dr. Jorge Ciros Pérez**, **Dr. Luis Zambrano González**, **Dra Nandini Sarma** y al **Dr. Alfonso Lugo Vázquez**, quienes me brindaron un poco de su tiempo para revisar este trabajo, logrando con sus comentarios mejorar el mismo.

A mis compañeros de generación Joaquin, Chely, Rocio “Polly”, Coria, Manuel “el químico”, Elizabeth, Ángel, Verver, Lulú, Sergio, Sarita y Jorge “el güerito”, por haberme acompañado y apoyado en esta aventura, gracias “H. H. bandita del 76”.

A los compañeros del PILT, Laura, Armando, Luis, Fernando, Dra. Rosario Sanchez, Dr. Miroslav, Aideé y a los pequeños Ortega y Ciros.

Agradezco al **PAPCA-FES Iztacala** por el financiamiento proporcionado para el proyecto “Efecto de la diatomea central *Cyclotella alchichicana* sobre la eficiencia biológica del copépodo *Leptodiptomus novamexicanus*” y

De igual forma, agradezco el financiamiento del Proyecto PAPIIT IN 217513: “Radiación evolutiva en ambientes insulares: el zooplancton de los lagos de la Cuenca Oriental (México) como modelo de estudio”.

A Hugo Castro, Jackelyn, Maribel, Melissa, Mario “peluso”, Beta, Claudia, Carlitos, Adrian, Alejandro “el abuelo”, Victor “el gordo”, Alfonso Reyes, y a cada un@ de los amig@s que me acompañaron y lo siguen haciendo.

DEDICATORIAS

A Cecilia Martínez Gutiérrez, mi madre.

Alina Hernández Martínez, mi hermana

Juan Hernández López, mi padre

Orlando y Alma, mis hermanos

**Mis sobrinos Eilish Mariel, Kevin Orlando y Eduardo Azael,
y al resto de mi familia.**

A la memoria de mis abuelos

Rosario Gutiérrez Mercado

Jesús Hernández Hernández

A la memoria de un gran amigo

Antonio Zaragoza González

A Diana Lizet Mayo Vite

Diana Ruth Peñaloza Duarte

Ana Beatriz Hernández Barquero

**TASHA BIN DÓ
GRACIAS A TODOS.**

ÍNDICE

	PÁGINA
1. RESUMEN	1
2. ABSTRACT	2
3. INTRODUCCIÓN	3
4. HIPÓTESIS	7
5. OBJETIVOS	7
6. ÁREA DE ESTUDIO	8
7. MÉTODO	10
8. RESULTADOS	16
9. DISCUSIÓN	34
10. CONCLUSIONES	42
11. REFERENCIAS	43

1. RESUMEN

Leptodiaptomus garciai es un copépodo calanoide, endémico del lago Alchichica, que domina la biomasa zooplanctónica. El objetivo del presente trabajo fue describir el efecto de las variaciones temporales de la temperatura y la biomasa fitoplanctónica del lago sobre algunos aspectos de la biología reproductiva de este organismo (talla de las hembras ovígeras, tamaño de la puesta, tamaño de huevos, esfuerzo reproductivo, porcentaje de biomasa corporal destinada a la reproducción y porcentaje de eclosión).

La temperatura promedio de la zona oxigenada de la columna de agua presentó un mínimo de 14.8 °C y un máximo de 19.1 °C. La biomasa fitoplanctónica fue menor en la capa superficial que en la capa inferior (metalimnion), con 1.0 ± 0.6 mg/L y 1.4 ± 1.8 mg/L, respectivamente. Las hembras adultas consumieron seis especies algales; las mayores tasas de aclaramiento se registraron en *Oocystis parva* y *Nodularia spumigena* (con 11.7 y 16.3 mL/copépodo*día respectivamente). Con respecto a las variables reproductivas, la longitud de las hembras ovígeras varió de un mínimo de 821 ± 18 µm y un máximo de $1,025 \pm 51$ µm y la biomasa (peso fresco) presentó un mínimo de 45 ± 2 µg y un máximo de 82 ± 9 µg; ambas variables estuvieron correlacionadas inversamente con la temperatura ($r = -0.949$, $p < 0.001$). El peso promedio de los huevos varió entre 1.17 ± 0.28 µg y 0.35 ± 0.04 µg y se relacionó positivamente con la talla de las hembras ($r = 0.822$, $p = 0.001$) e inversamente con la temperatura ($r = -0.792$, $p = 0.001$). El tamaño de la puesta pasó de 2.1 ± 0.5 huevos/puesta a 9.3 ± 2.0 huevos/puesta y se correlacionó con la biomasa de fitoplancton ($r = 0.682$, $p = 0.030$), al igual que el esfuerzo reproductivo ($r = 0.636$, $p = 0.048$), el cual fluctuó entre 1.45 µg/puesta y 5.91 µg/puesta. La eclosión de los huevos fue por lo general alta, con porcentajes por arriba del 85% y estuvo afectada directamente por ninguna de las dos variables ambientales consideradas.

En conclusión, la temperatura incidió en el tamaño de las hembras ovígeras e indirectamente sobre el tamaño de los huevos. La dieta mostró un efecto ecológico de mayor importancia, ya que afectó la cantidad de biomasa que las hembras destinan a la reproducción y el número de descendientes que las hembras producen.

2. ABSTRACT

Leptodiaptomus garciai is an endemic calanoid copepod of Alchichica Lake, dominating zooplankton biomass. The aim of this study was to describe the effect of temporal variations of temperature and phytoplankton biomass on some aspects of the reproductive biology of this organism (size of ovigerous females, clutch size, egg size, reproductive effort, percentage of body biomass allotted to reproduction, and hatching success of nauplii).

The average temperature of the oxygenated zone of the water column showed a minimum of 14.8°C and a maximum of 19.1°C. The phytoplankton biomass was lower in the upper layer than in the lower layer (metalimnion), with 1.0 ± 0.6 mg/L and 1.4 ± 1.8 mg/L, respectively. Adult females consumed six algal species, the highest clearance rates were recorded for *Nodularia spumigena* and *Oocystis parva* (11.7 and 16.3 mL/copepod * day, respectively). Regarding reproductive variables, the length of ovigerous females varied from 821 ± 18 μ m to $1,025 \pm 51$ μ m, whereas their biomass (fresh weight) presented a minimum of 45 ± 2 μ g and a maximum of 82 ± 9 μ g, and were inversely correlated with temperature ($r = -0.949$, $p < 0.001$). The average weight of eggs ranged from 1.17 ± 0.28 μ g to 0.35 ± 0.04 μ g and was positively related to female size ($r = 0.822$, $p = 0.001$) and inversely with temperature ($r = -0.792$, $p = 0.001$). The clutch size increased from 2.1 ± 0.5 eggs/clutch to 9.3 ± 2.0 eggs/clutch and correlated with phytoplankton biomass ($r = 0.682$, $p = 0.030$), as well as reproductive effort ($r = 0.636$, $p = 0.048$), which ranged from 1.45 μ g/clutch and 5.91 μ g/clutch. Hatching was usually above 85%, and neither of the environmental variables considered seemed to affect it.

In conclusion, the temperature affected the size of ovigerous females and indirectly the size of eggs. The diet showed a major ecological effect because the amount of phytoplanktonic biomass affected the biomass females allot to reproduction, and the number of offspring.

3. INTRODUCCIÓN

Los copépodos son un grupo de crustáceos microscópicos que se distribuyen en una amplia variedad de hábitats acuáticos y semiacuáticos. Entre los copépodos continentales de vida libre se encuentran los Ordenes Calanoida, Cyclopoida, Harpacticoida y Gelyelloida. De éstos, los calanoides son un grupo importante y altamente diverso, este orden contiene a los copépodos más abundantes del planeta. Son principalmente planctónicos y sus poblaciones suelen ser muy numerosas, sobre todo en ambientes marinos (Williamson y Reid, 2001). Algunas familias como Diaptomidae, Pseudodiaptomidae, Temoridae y Centropagidae han logrado colonizar diferentes ambientes como los estuarinos, transicionales y los estrictamente continentales (Elías-Gutiérrez *et al.*, 2008).

La reproducción en el grupo de los calanoides es por vía sexual obligada. Las hembras presentan dos tipos de huevos, de los cuales, los huevos subitáneos que son la forma normal de reproducción, eclosionan después de algunos días de haber sido ovopositados (Santella y Ianora, 1990; Williamson y Reid, 2001). El siguiente tipo de huevos son llamados de resistencia o diapáusicos, los cuales son producidos para resistir cambios adversos en el ambiente; éstos son capaces de permanecer largos periodos en estado de latencia antes de eclosionar (De Stasio Jr. 1990; Santella y Ianora, 1990; Williamson y Reid, 2001). Los huevos pueden ser liberados directamente en la columna de agua después de ser fertilizados o ser portados por las hembras dentro de un saco hasta la eclosión de las larvas. El ciclo de vida de este grupo está compuesto por varios estadios, entre los que se incluyen 6 estadios de larva nauplio (NI-NVI), seguido de 6 estadios de copepodito (CI-CVI), donde el sexto estadio es el de adulto (Dussart y Defaye, 2001; Williamson y Reid, 2001).

Considerando a todo el grupo, la alimentación de los copépodos es muy variada, incluyendo detritus, polen, fitoplancton, bacterias, rotíferos, crustáceos, larvas de dípteros, mosquitos y quironómidos, sin olvidar que hay muchas especies que son parásitas de peces. Por ello, ocupan tres de las cuatro posiciones tróficas principales en la cadena alimenticia siendo detritívoros, herbívoros y carnívoros. Muchas de las especies de calanoides son omnívoras, se alimentan de partículas que van desde pequeñas (desde algunos micrómetros) como algas

y bacterias hasta algas grandes, microzooplancton y macrozooplancton (>1 mm), por lo cual estos organismos juegan un papel importante en la redes acuáticas alimenticias ya que a su vez son un recurso alimenticio para otros invertebrados y vertebrados mayores (Kleppel, 1993; Williamson y Reid, 2001).

Los ciclos de vida de los copépodos calanoides continentales se ven afectados de modo importante por las fluctuaciones temporales y espaciales de los factores bióticos y abióticos. Entre los factores bióticos más importantes, se encuentran la interacciones con las comunidades del plancton y necton, dadas éstas por la dieta y las necesidades nutrimentales de cada especie. Entre los factores abióticos más importantes se encuentran la temperatura, la cantidad de luz y las variaciones estacionales de otras características físicas y químicas del ambiente (Dussart y Defaye, 2001).

La dieta es uno de los factores bióticos que más se ha estudiado en los copépodos calanoides; en su mayoría, los trabajos realizados se han enfocado principalmente en especies marinas, encontrando que puede ser un factor limitante de gran importancia en la reproducción (Schmidt, 1997; Koski *et al.*, 1999, 2002) y el crecimiento de estos organismos (Twombly *et al.*, 1998; Williamson y Reid, 2001). Por ejemplo, la ingestión de dinoflagelados (*Prorocentrum micans*, *Gymnodinium sanguinium*, y *Gonyaulax polyedra*) por los machos, puede causar producción de esperma de baja calidad lo cual resulta en baja fertilización y fracaso en la eclosión de los huevos (Ivanora *et al.*, 1999). Por otro lado, se ha encontrado que la dieta materna afecta la producción de huevos y el porcentaje de eclosión (Miralto *et al.*, 1999; Koski *et al.*, 1999, 2002; Lacoste *et al.*, 2001; Ivanora *et al.*, 2003; Poulet *et al.*, 2006; Brugnano *et al.*, 2008), y puede tener efectos deletéreos en los nauplios (Miralto *et al.*, 1999; Ivanora *et al.*, 2003; Poulet *et al.*, 2006). También se ha demostrado que el tipo de dieta consumida, aporta diferentes cantidades de nutrientes (Kleppel, 1993, 1998; Bundy *et al.*, 2005), los cuales afectan la historia de vida de los organismos (Vidal, 1980) y el tiempo de sobrevivencia de los nauplios (von Elert y Stampfl, 2000; Brugnano *et al.*, 2008) y copepoditos (von Elert y Stampfl, 2000).

En ambientes continentales son pocos los trabajos afines realizados a la fecha, entre ellos tenemos algunos enfocados en las consecuencias que tiene la calidad del alimento en la historia de vida, es decir, en aspectos como la tasa de crecimiento y desarrollo, y el tamaño y número de huevos en *Boeckella triarticulata* (Twombly y Burns, 1996; Twombly *et al.*, 1998).

En el caso de los factores abióticos, el efecto de la temperatura sobre la historia de vida y la reproducción de los copépodos calanoides continentales es uno de los más importantes. En cuanto a la historia de vida, se ha observado que la temperatura tiene efecto sobre el tiempo de desarrollo embrionario (Herzing, 1983; Andersen y Nielsen, 1997; Caramujo y Boavida, 1999; Lee *et al.*, 2003; Brugnano *et al.*, 2009), y postembrionario (Vidal, 1980; Caramujo y Boavida, 1999; Chinnery y Williams, 2004; Jiménez-Melero *et al.*, 2005; Cook *et al.*, 2007; Brugnano *et al.*, 2009), el tiempo de vida (Afanasyeva, 1998; Cook *et al.*, 2007; Brugnano *et al.*, 2009) y el tamaño final del espécimen adulto (Viitasalo *et al.*, 1995). Con respecto a la reproducción, se ha reportado que la temperatura puede tener efecto sobre la producción de huevos (Caramujo y Boavida, 1999; Lee *et al.*, 2003; Brugnano *et al.*, 2009), además de afectar el tamaño de los mismos (Liang y Uye, 1997) y el tiempo entre puestas (Afanasyeva, 1998; Caramujo y Boavida, 1999).

***Leptodiptomus garciai* en el Lago Alchichica**

En los ambientes continentales, los miembros de la familia Diaptomidae ha tenido una amplia diversificación con cerca de 60 géneros, los cuales se presentan en todos los continentes, desde las latitudes frías hasta las zonas tropicales (Elías-Gutiérrez *et al.*, 2008). *Leptodiptomus garciai* es un calanoide que habita el lago Alchichica y fue descrito por Osorio-Tafall como una nueva especie en 1942, pero más tarde fue sinonimizada con *Diaptomus (Leptodiptomus) novamexicanus* (Herrick, 1895) por Wilson y Yeatman en 1959. En una reciente investigación hecha por Montiel-Martínez *et al.* (2008) utilizando herramientas morfológicas, genéticas y ecofisiológicas, se le ha devuelto su identidad como *Leptodiptomus garciai*, reconociendo que posiblemente sea una especie endémica del lago Alchichica.

L. garciai es la especie de zooplancton más abundante y constante en el Lago Alchichica (Lugo *et al.*, 1999, Ortega-Mayagoitia *et al.*, 2011), por lo que es un eslabón fundamental en la red trófica pelágica (Ciros-Pérez *et al.*, en revisión). Por ello, es relevante conocer los factores que inciden en la dinámica de su población para comprender el funcionamiento de este ecosistema. En este trabajo se investigó la variabilidad temporal de algunos aspectos de la biología reproductiva (biomasa de las hembras ovígeras, tamaño de puesta, peso y eclosión de los huevos) de *L. garciai*, relacionándolos con la temperatura de la columna de agua y con la dieta potencial de los adultos.

4. HIPÓTESIS

Ya que la temperatura y la dieta materna tienen efectos en la biología reproductiva de los copépodos calanoides, se espera que las variaciones de temperatura y disponibilidad de alimento que se presentan a lo largo del año en el lago Alchichica incidan en la expresión de algunas características de su biología reproductiva (biomasa de las hembras ovígeras, tamaño de puesta, peso y eclosión de los huevos).

5. OBJETIVOS

Objetivo General

- ❖ Describir la variación temporal de la biología reproductiva de *Leptodiptomus garciai* y analizar su relación con la dieta materna y la temperatura de la columna de agua del Lago Alchichica, Puebla.

Objetivos particulares

1. Caracterizar el fitoplancton (alimento potencial), el oxígeno disuelto y la temperatura en la columna de agua a lo largo de un ciclo anual.
2. Evaluar la dieta de *L. garciai* y sus cambios a lo largo de las etapas hidrodinámicas del lago Alchichica.
3. Describir la variación temporal de la biomasa de las hembras ovígeras, tamaño de puesta, peso y eclosión de los huevos de *L. garciai* y de las variables derivadas esfuerzo reproductivo y proporción de la biomasa dedicada a la reproducción
4. Determinar las relaciones entre las variables reproductivas de *L. garciai* entre sí y con las variables ambientales (temperatura y biomasa fitoplanctónica) de todo el periodo de estudio.

6. ÁREA DE ESTUDIO

El lago-cráter Alchichica está localizado a 19° 24' N y 97° 24' W en la cuenca Oriental (Puebla, Tlaxcala y Veracruz) a una altitud de 2300 msnm (Fig. 1). La temperatura en la zona fluctúa entre -5.5 y 30°C, con un valor medio de 14.4°C. Su clima es árido con un régimen de precipitación anual menor a 400 mm y tasa de evaporación de 500 a 600 mm. Alchichica es uno de los lagos naturales mexicanos más profundos conocido ($Z_{\max} = 62$ m, profundidad media = 40.9 m), con una área superficial de 2.3 km², y una capacidad 94,214,080 m³ (Filonov *et al.*, 2006). Sus aguas son hiposalinas (TDS = 8.3-9 g L⁻¹) y alcalinas (pH = 8.7-9.2) dominadas por sodio-magnesio y iones cloruro-bicarbonato. Este lago es monomíctico cálido con un periodo de circulación de 3 meses durante la temporada seca y fría entre diciembre y marzo. Durante el periodo de estratificación en la estación cálido-húmeda, el hipolimnion es por lo general anóxico (Alcocer *et al.*, 2000).

El fitoplancton está dominado en términos de biomasa por especies grandes (>40 µm) principalmente la diatomea *Cyclotella alchichicana*, y en segundo término por algunas pequeñas (<10 µm) como *Monoraphidium minutum* (clorofita), *Synechocystis aquatilis* (cianobacteria) y *C. choctawhatcheeana* (diatomea), aunque también hay organismos de tallas intermedias como las clorofitas mucilaginosas *Oocystis parva* y *Oocystis submarina*. A principios del periodo de estratificación usualmente hay un florecimiento de *Nodularia spumigena* y posteriormente se forma una capa profunda de clorofila en el metalimnion constituida principalmente por *C. alchichicana* (Ortega-Mayagoitia, *et al.*, 2011), especie que constituye un florecimiento durante el periodo de mezcla (Lugo *et al.*, 2000; Oliva *et al.*, 2001; 2006, Adame *et al.*, 2008).

La biomasa del zooplancton está compuesta en su mayor parte por *Leptodiptomus garciai*, presente a lo largo del año con densidades que varían entre la temporada de circulación y estratificación (de 497 a 2 ind/L, respectivamente) (Ortega-Mayagoitia, *et al.*, 2011). Presenta también una diferencia marcada en la distribución espacial, presentando migraciones verticales “normales” diarias; por las mañanas, migran hacia la parte profunda del lago y por las tardes migran hacia la parte superior del lago (Ciros-Pérez *et al.*, en revisión).

En este lago se encuentran dos especies de rotíferos de hábitos pelágicos, *Brachionus* sp. 'Mexico' (del grupo *plicatilis*, Alcántara-Rodríguez *et al.*, 2012) y *Hexarthra jenkiniae* (Lugo *et al.*, 1999), los cuales se presentan en periodos intermitentes. En la columna de agua también se encuentra una especie de copépodo ciclopoide (*Tropocyclops* sp.), aunque aparece esporádicamente en baja densidad. El depredador punta en la zona pelágica es el pez planctívoro *Poblana alchichica*, el cual es muy abundante en primavera (Alcocer *et al.*, 2009).

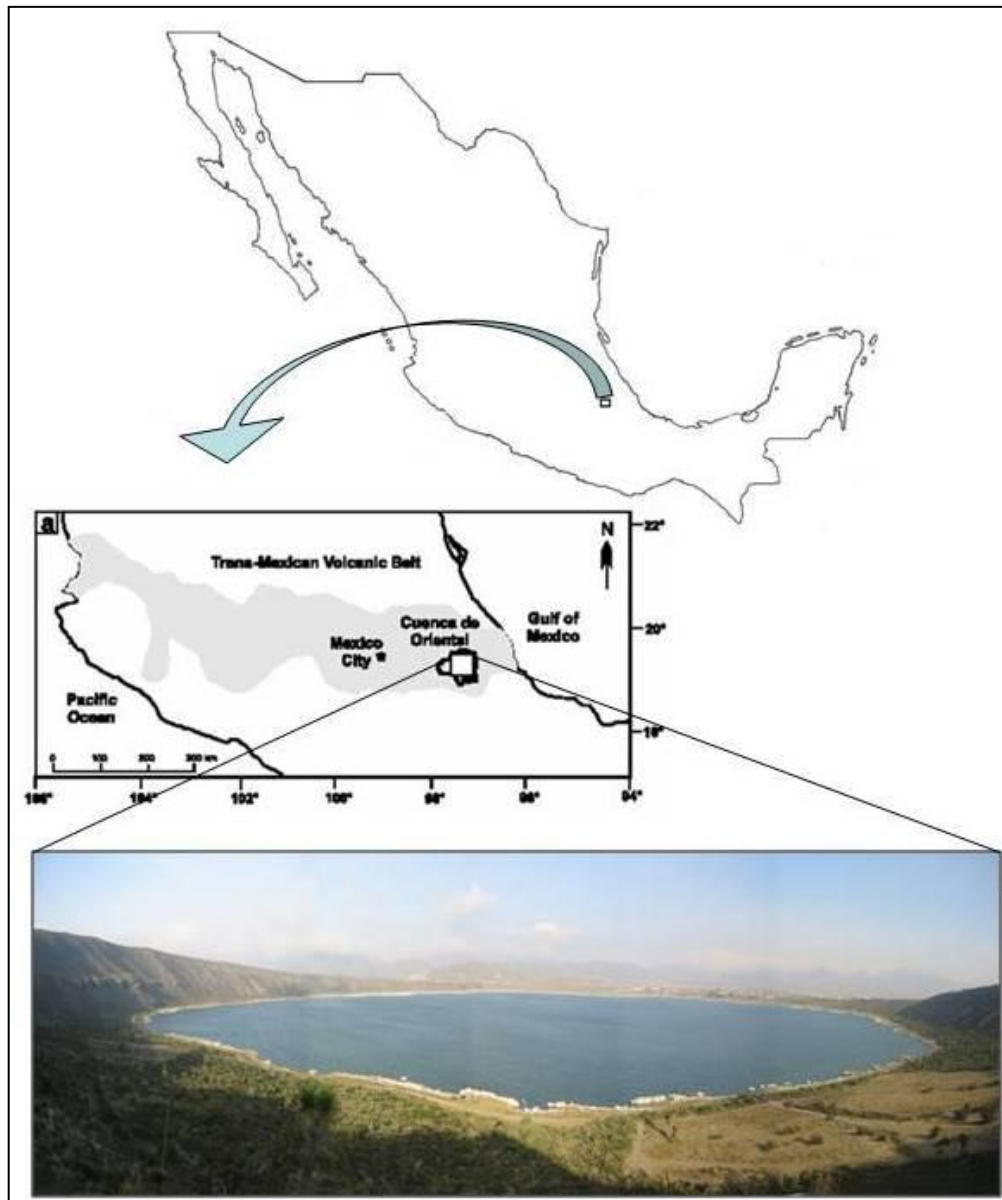


Fig. 1. Mapa de localización y fotografía panorámica del lago Alchichica.

7. MÉTODO

Para alcanzar los objetivos de este trabajo se utilizaron distintos métodos divididos en varias fases: 1) trabajo de campo para caracterizar las condiciones abióticas de la columna de agua (temperatura y oxígeno), coleccionar organismos para analizar el alimento potencial y las variables reproductivas y coleccionar organismos vivos para las siguientes fases metodológicas, 2) evaluación de la dieta de hembras adultas a través de ensayos realizados en el laboratorio, 3) medición de longitudes de hembras y características de los huevos con organismos fijados, 4) medición de la tasa de eclosión de los huevos con hembras ovígeras procedentes del campo.

Este estudio se llevó a cabo de enero de 2008 a enero de 2009, muestreando con una frecuencia mensual. Los experimentos para la evaluación de la dieta iniciaron en abril de 2008 (estratificación temprana) y terminaron en enero de 2009 (mezcla de la columna de agua), por lo que ambas fases de trabajo abarcaron todas las etapas hidrodinámicas del lago.

7.1 Trabajo de campo.

En cada fecha de muestreo se fijó una estación en la zona más profunda del lago, en la que se tomaron muestras de agua con una botella Niskin de 6L a 0.5 m, a 1 m y luego a cada metro hasta llegar a la parte más profunda (62 m) de la estación. Una vez en la embarcación, de cada muestra de agua se midieron el oxígeno disuelto y temperatura con una sonda marca YSI modelo 55-12 ft. Para determinar la zona habitable por el zooplancton, se consideró una concentración de oxígeno ≥ 0.10 mg/L (Ciros-Pérez *et al.*, en revisión).

Posteriormente se coleccionó agua de 2 estratos con una botella Niskin de 6L: si el lago estaba estratificado se tomó una a los 8.5 m de profundidad y otra en el metalimnion; durante la mezcla se coleccionó a ~ 15 y a 25 m. Por separado, el agua de cada profundidad se filtró para retirar los rotíferos y copépodos presentes, con un tamiz de 80 μm (de abril a agosto) o de 63 μm (de septiembre en adelante) de apertura de poro, y se conservó en un lugar oscuro y fresco hasta iniciar los experimentos. De cada profundidad se fijaron 500 mL de agua con lugol para analizar el fitoplancton.

Para obtener los copépodos que debían transportarse vivos al laboratorio, se hizo un arrastre vertical con una red cónica de 80 μm de apertura de poro. Los organismos se mantuvieron en contenedores de 5 L en un sitio oscuro y fresco hasta que fueron utilizados. Para contar y medir los huevos de *L. garciai*, una porción del arrastre vertical se fijó con formol, diluyendo con agua del lago hasta obtener una concentración final del 4%.

7.2 Composición y biomasa del fitoplancton en la columna de agua.

Para cuantificar el fitoplancton de la columna de agua y el resultante de los experimentos (apartado 7.3), se utilizó el método de Utermöhl (Rott, 1981), para lo cual se sedimentaron entre 25 y 100 mL (dependiendo de la abundancia de organismos) en una cámara de sedimentación, realizando el conteo con un microscopio invertido de contraste de fases *Leica* DMIRB. Para calcular la densidad (ind/mL), en el caso de las especies grandes, se contaron al menos 400 individuos a 100X, en cuanto a las especies pequeñas se contaron al menos 100 organismos de la especie más abundante a 400X. A estos organismos se les calculó el biovolumen usando fórmulas de cuerpos geométricos según Sun y Liu (2003), midiendo para el caso de *N. spumigena* los filamentos completos y para *C. elmorei* solo se midió una célula y se contó el número de células del filamento; asumiendo una densidad de 1 se calculó su biomasa. A cada especie se le calculó el diámetro esférico equivalente (DEE) y se midió su máxima dimensión axial lineal (MDAL), que en el caso de *C. elmorei* no consideró las espinas. El fitoplancton se agrupó en 2 categorías de tamaño divididas por un DEE de 35 μm , ya que según Vanderploeg y Paffenhöfer (1985), es el límite que divide las partículas consumidas y no consumidas por *Leptodiptomus sicilis*, un copépodo calanoide lacustre de tamaño similar al de *L. garciai*.

7.3 Evaluación de la dieta.

La evaluación de la dieta potencial de *L. garciai* se basó en los métodos propuestos por Båmstedt *et al.* (2000).

Tasa de aclaramiento. Los organismos experimentales se aislaron con ayuda de un microscopio estereoscópico *Leica* MZ9.5 equipado con una fuente de luz fría, eligiendo aquellos de aspecto saludable. Se colocó un número fijo de hembras adultas sin huevos

(entre experimentos varió de 5 a 20) en frascos de vidrio transparente estériles de 500 mL con el agua filtrada de cada estrato. Los frascos se incubaron durante 24 h en una rueda de plancton con temperatura controlada (18 °C) construida ex-profeso para este proyecto (Fig. 2), en la oscuridad, a 0.2 rev/min. A modo de controles, paralelamente se incubaron frascos con agua del lago filtrada sin copépodos. Al término del periodo de incubación, de cada frasco se tomaron 300 mL para contabilizar el fitoplancton, los cuales fueron fijados con lugol. En total, para cada estrato se montaron 4 réplicas para los controles y 4 para los frascos con copépodos.

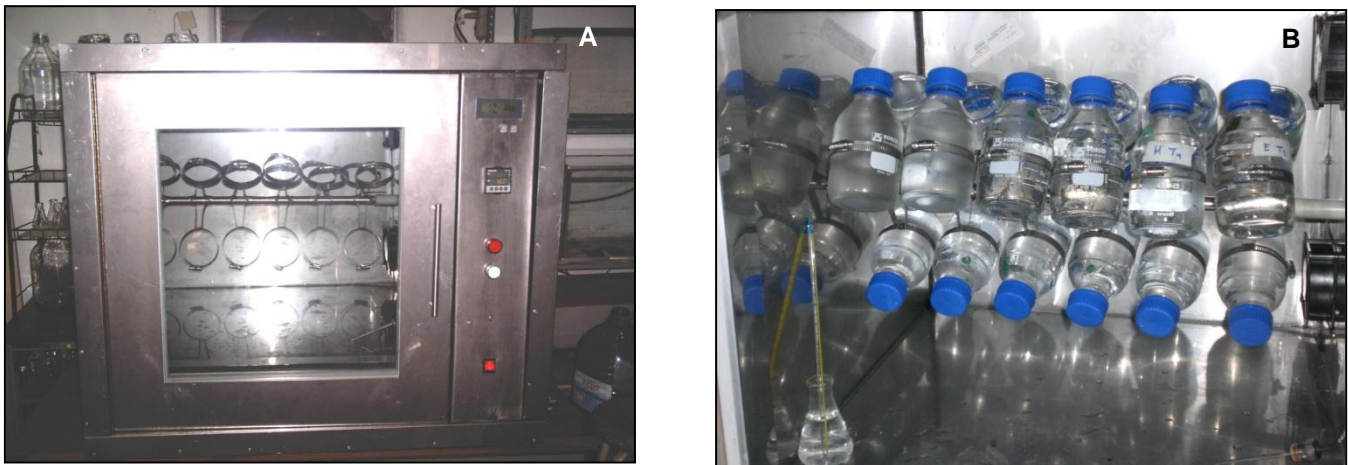


Fig. 2. Rueda de plancton (A). Frascos experimentales para evaluación de la dieta montados en la rueda de plancton (B).

Se estimó la abundancia y biomasa del fitoplancton, y se separó en categorías de tamaño de acuerdo con los procedimientos y criterios explicados en el apartado 7.2.

Para evaluar si la presencia de copépodos produjo diferencias significativas en la biomasa de las distintas especies fitoplanctónicas, se realizó un análisis de varianza (ANDEVA) tomando una $\alpha = 0.05$ como valor crítico. En caso de que los datos no cumplieran con el supuesto de homogeneidad de varianza (prueba de Levene ≤ 0.05), se procedió a la comparación de medias con el análisis no paramétrico de Mann-Whitney (Dytham, 2003).

En las especies fitoplanctónicas para las que se encontraron diferencias significativas entre el control y los tratamientos con copépodos, se realizaron los cálculos para determinar la tasa de aclaramiento de acuerdo a la siguiente fórmula:

$$F = \ln (C'_t / C_t) * V / (n * t)$$

Donde:

F = tasa de aclaramiento en mL/copépodo*día

C'_t = Concentración final de alimento en los controles en mg/L

C_t = Concentración final de alimento en las unidades con copépodos en mg/L

V = volumen de la unidad experimental en mL

n = número de organismos (copépodos)

t = tiempo en días

7.4 Variables reproductivas.

Las variables monitoreadas fueron: talla y biomasa de las hembras ovígeras, el tamaño de la puesta (TP), el peso de los huevos (PH), el esfuerzo reproductivo (ER), la proporción de biomasa destinada a la reproducción (PBDR) y el porcentaje de eclosión (PE).

Cada mes se midió la longitud total de las hembras ovígeras (del margen de la cabeza hasta la furca caudal) de por lo menos 50 hembras ovígeras, exceptuando febrero y abril de 2008 en que se midieron 32 y 19 organismos, respectivamente, por la baja abundancia de hembras. Las mediciones se hicieron a 400X con un microscopio invertido *Leica DMIL*. Posteriormente se realizó el cálculo de la biomasa de las hembras de acuerdo a la siguiente fórmula (Dumont *et al.*, 1975):

$$W = (7.9 * 10^{-7} L^{2.33})$$

Donde:

W = Peso seco del organismo

L = Longitud total del organismo en μm

El producto de esta ecuación se multiplicó por 10 para obtener el peso fresco de los organismos (Ortega-Mayagoitia *et al.*, 2000).

Para la estimación del peso de los huevos, se midió un huevo de cada saco de por lo menos 100 hembras obtenidas cada mes por medio del arrastre vertical, exceptuando febrero y abril de 2008 en que se sólo se midieron en 23 y 30 organismos, respectivamente. Las mediciones de los huevos se hicieron a 400X con un microscopio invertido *Leica DMIL* y posteriormente se calculó su volumen, considerando que los huevos tienen forma esférica o de esferoide prolado; y asumiendo que tienen una densidad de 1, se calculó el peso. Adicionalmente se calculó el tamaño de la puesta, contando el total de los huevos de cada saco con la ayuda de un microscopio invertido *Leica DMIL*. Se realizó el cálculo del esfuerzo reproductivo (ER), es decir, la biomasa invertida en la puesta, multiplicando el peso promedio de los huevos (PH) por el número promedio de huevos (TP) por puesta (Caley *et al.*, 2001):

$$ER = \overline{PH} * \overline{TP}$$

Adicionalmente se realizó el cálculo de la proporción de biomasa de las hembras destinada a la reproducción (PBDR) que es el resultado de la división del esfuerzo reproductivo (ER) entre la biomasa promedio de las hembras (BH) expresado de manera porcentual:

$$PBDR = (\overline{ER} / \overline{BH}) * 100$$

Para evaluar el porcentaje de eclosión, se aislaron de 40 a 60 hembras ovígeras del arrastre vertical con ayuda de un microscopio estereoscópico *Leica MZ6* con fuente de luz fría y se colocaron individualmente en placas de poliestireno Evergreen de seis pocillos, con 8 mL de agua epilimnética filtrada (ver arriba). Los organismos se mantuvieron en una cámara de cultivo sobre un agitador orbital a baja velocidad, a una temperatura de 18 °C bajo ciclos de luz-oscuridad de 12 x 12 h, y se revisaron cada 24 h para registrar las eclosiones. En caso de que los huevos no hubieran eclosionado, la hembra con los huevos adheridos o los huevos

sueltos se traspasaron a medio fresco. La observación se detuvo cuando todos los huevos habían eclosionado o bien cuando los no eclosionados mostraron signos evidentes de descomposición.

Para calcular el porcentaje de eclosión, se contó el número inicial de huevos y el número final de nauplios:

$$\text{Porcentaje de eclosión} = N / H * 100$$

Donde:

N = número total de huevos eclosionados

H = Suma del número inicial de huevos portados por todas las hembras observadas

Para comprobar que los datos de las variables ambientales (temperatura y biomasa fitoplanctónica mayor a 35 μm , menor a 35 μm y total) y las variables reproductivas (biomasa de las hembras, tamaño de puesta, peso de los huevos, esfuerzo reproductivo, porcentaje de biomasa de la hembra destinada a la reproducción y porcentaje de eclosión de los huevos) estuvieran normalmente distribuidos, se realizó la prueba de Kolmogorov - Smirnov. Posteriormente se realizaron correlaciones de Pearson (r) entre las variables ambientales sobre las reproductivas y de estas últimas entre ellas mismas. Todos los procedimientos estadísticos se realizaron con el programa SPSS 17.0

8. RESULTADOS

8.1 Caracterización de factores ambientales.

Hidrodinámica estacional. La temperatura de la columna de agua varió espacio-temporalmente, de un mínimo de 14.8 °C en enero a un máximo de 19.1 °C en septiembre. La columna de agua presentó una etapa de mezcla de los meses de enero a marzo de 2008. Durante el mes de abril y hasta septiembre, se observó una estratificación térmica bien definida que comenzó a debilitarse entre los meses de octubre a noviembre, desapareciendo entre diciembre y enero de 2009 (Fig. 3).

La columna de agua estuvo completamente oxigenada de enero a marzo de 2008 (época de mezcla). A partir de abril se observó la formación de una zona anóxica en el hipolimnion, el cual aumentó su amplitud hasta alcanzar ~40 m de grosor en septiembre. Después de octubre esta zona disminuyó su amplitud gradualmente hasta desaparecer en enero de 2009, presentándose la columna de agua totalmente mezclada y oxigenada nuevamente (Fig. 3). En el caso de los meses de octubre y noviembre, sólo se muestran los datos de temperatura y oxígeno disuelto hasta la profundidad de 40 m, debido a que por debajo de esta profundidad, los valores de oxígeno disuelto son imperceptibles y la temperatura es casi constante.

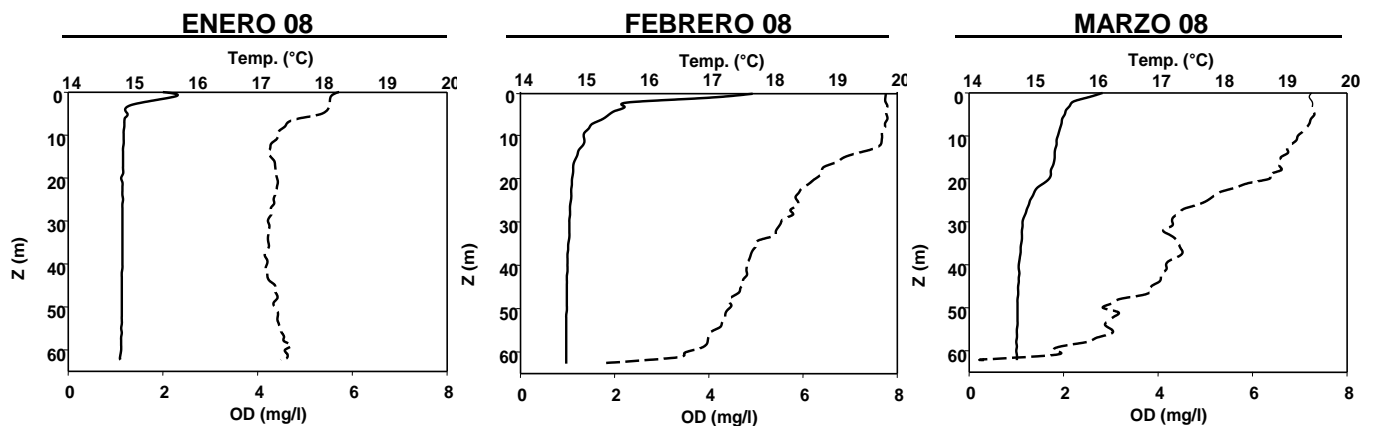


Fig. 3. Perfiles de temperatura (línea continua) y oxígeno disuelto (OD, línea punteada) de la columna de agua de enero a marzo de 2008.

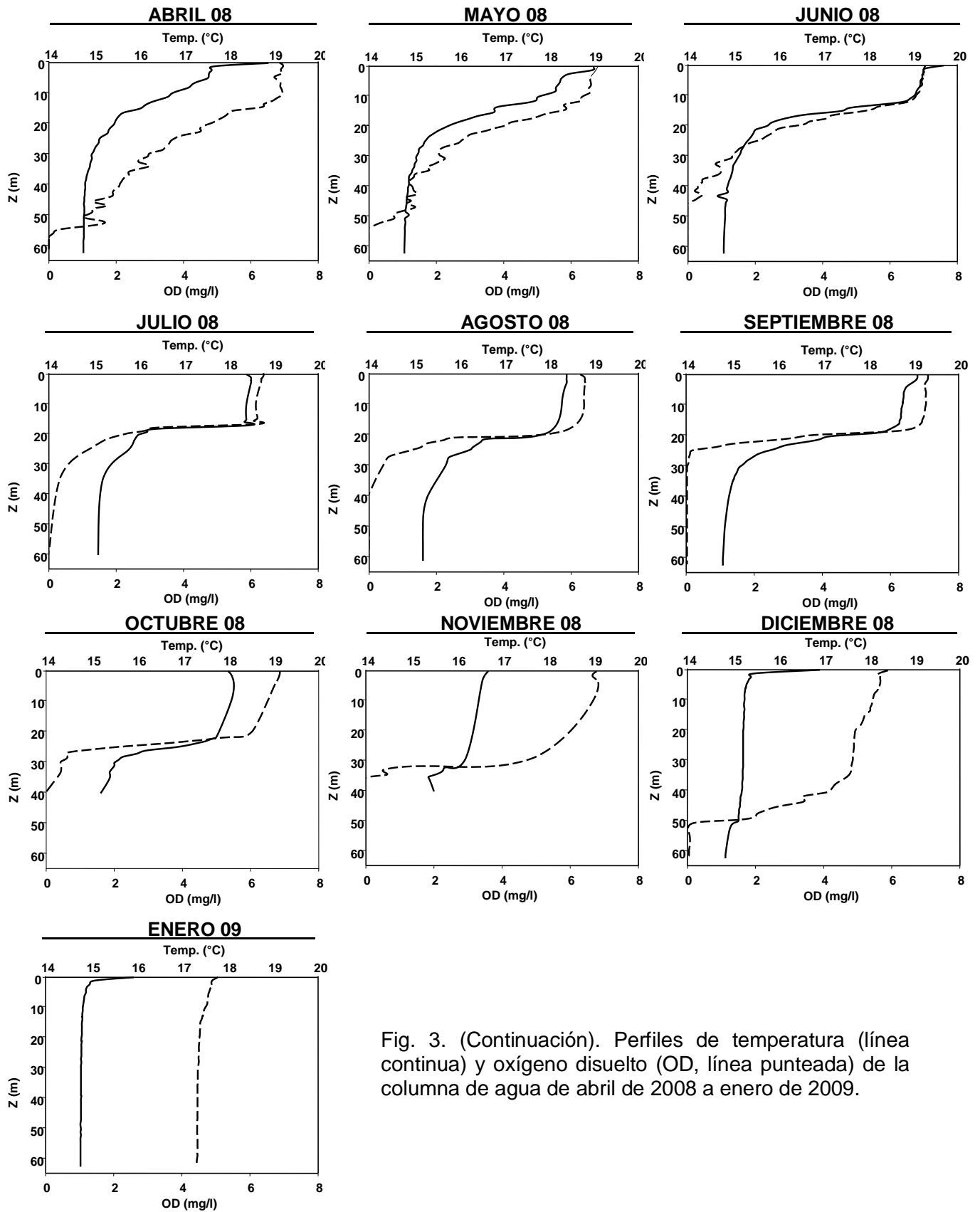


Fig. 3. (Continuación). Perfiles de temperatura (línea continua) y oxígeno disuelto (OD, línea punteada) de la columna de agua de abril de 2008 a enero de 2009.

La temperatura promedio en la zona oxigenada de la columna de agua (≥ 0.10 mg/L) que es la región en la que se distribuye *L. garciai*, fue más baja en enero (mezcla), con 14.9 ± 0.1 °C y aumentó hasta un máximo de 18.2 ± 1.1 °C en el mes de septiembre (estratificación), punto a partir del cual descendió a 14.8 ± 0.2 °C en enero de 2009. (Fig. 4).

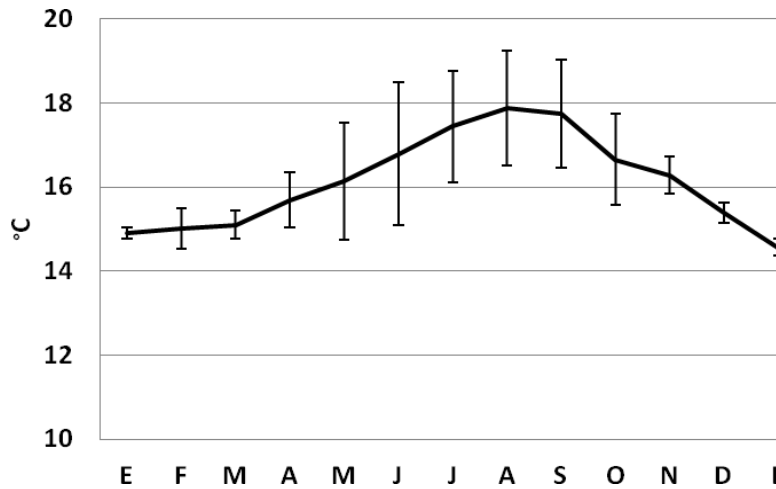


Fig. 4. Temperatura promedio (\pm desviación estándar) en la zona oxigenada de la columna de agua.

Composición y biomasa del fitoplancton en la columna de agua. Debido a problemas logísticos, los datos de fitoplancton abarcan de marzo de 2008 a enero de 2009, periodo en el que se observaron 8 especies de 3 grupos diferentes (Fig. 5): 1 Cyanobacteria (*Nodularia spumigena*), 3 Bacillariophyta (*Cyclotella alchichicana*, *Cyclotella choctawhatcheeana*, *Chaetoceros elmorei*) y 4 Chlorophyta (*Monoraphidium minutum*, *Monoraphidium dybowskii*, *Oocystis parva*, *Oocystis* sp.), las cuales variaron en abundancia a lo largo de las épocas hidrodinámicas del lago. En general, las diferentes especies se encontraron en los dos estratos durante todo el periodo de estudio, a excepción de *N. spumigena*, la cual solamente se registró durante seis meses.

De las especies encontradas, cuatro son unicelulares; de las restantes, *N. spumigena* forma filamentos, *C. elmorei* forma cadenas y las especies del género *Oocystis* mostraron varios niveles de organización, es decir, células individuales sin mucílago, células individuales con mucílago y colonias mucilaginosas.

El diámetro esférico equivalente (DEE) y la máxima dimensión axial lineal (MDAL) de la mayoría de las especies presentaron ligeras variaciones durante el periodo de estudio (Tabla 1, Fig. 5). Las especies filamentosas (*C. elmorei* y *N. spumigena*) presentaron la mayor variación, principalmente en su longitud máxima, dependiendo del número de células en el filamento. Las especies *C. choctawhatcheeana*, *M. minutum*, *M. dybowskii*, *O. parva* y *Oocystis* sp. presentaron una variación estacional mínima, siendo de tamaño pequeño, presentando en general tamaños promedio menores a 10 μm de DEE y MDAL. *C. alchichicana* y *N. spumigena* fueron las especie con el DEE promedio más grande, de 51 y 74 μm , respectivamente.

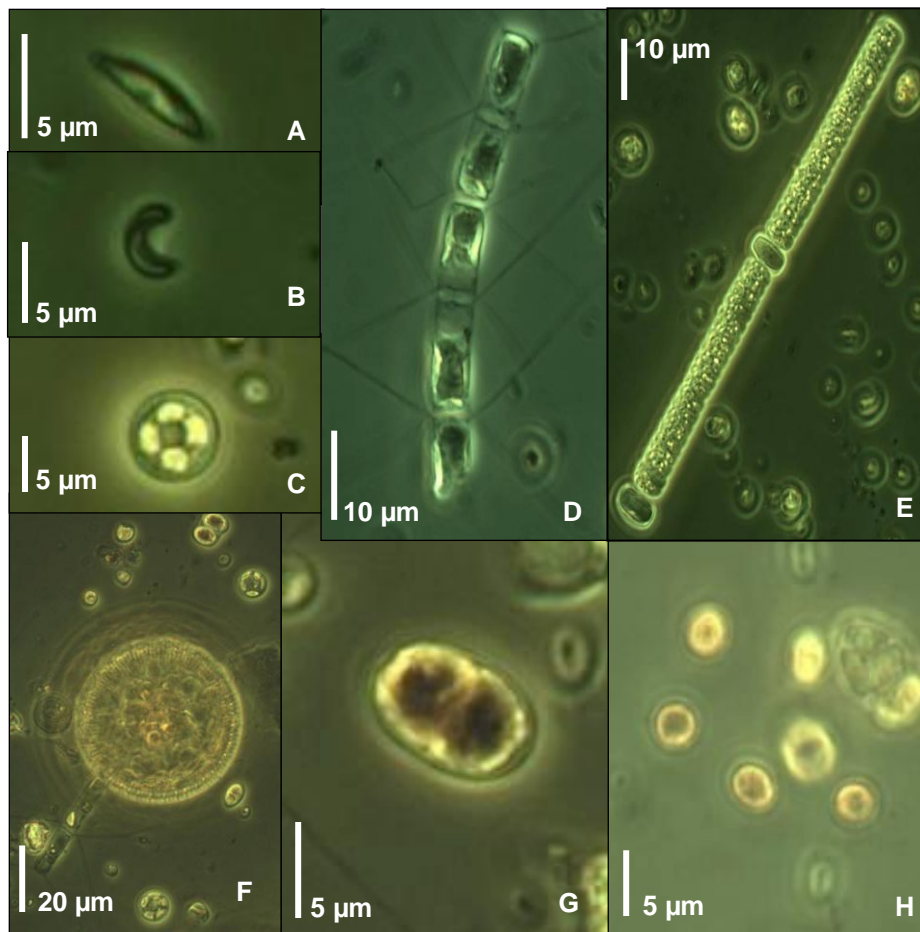


Fig. 5. Diversidad de especies de fitoplancton registradas de abril de 2008 a enero de 2009. (A) *Monoraphidium dybowskii*, (B) *Monoraphidium minutum*, (C) *Cyclotella choctawhatcheeana*, (D) *Chaetoceros elmorei*, (E) *Nodularia spumigena*, (F) *Cyclotella alchichicana*, (G) *Oocystis* sp. y (H) *Oocystis parva*.

Tabla 1. Diámetro esférico equivalente (DEE) de las especies de fitoplancton del lago Alchichica entre los meses de abril de 2008 a enero de 2009. En el caso de *Ch. elmorei* (especies filamentosas), *O. parva* y *O. sp.* (formas coloniales) los valores del DEE dependen del número mínimo y máximo de células en el filamento y colonia, respectivamente.

Especie	Diámetro Esférico Equivalente (DEE) en μm			Máxima dimensión axial lineal (MDAL) en μm		
	Mínimo	Máximo	Promedio	Mínimo	Máximo	Promedio
<i>Nodularia spumigena</i>	14	322	74 \pm 51	202	619.5	334 \pm 193
<i>Cyclotella alchichicana</i>	38	65	51 \pm 5	49.1	54.5	51.5 \pm 1.96
<i>Cyclotella choctawhatcheeana</i>	5	12	8 \pm 1.3	7.9	8.2	8.0 \pm 0.17
<i>Chaetoceros elmorei</i>	5	14	9 \pm 1.4	5.7	121	7.4 \pm 1.07
<i>Monoraphidium dybowskii</i>	2	4	8 \pm 0.4	5.3	7.2	6.5 \pm 0.64
<i>Monoraphidium minutum</i>	1	4	2.3 \pm 0.4	4.0	5.2	4.5 \pm 0.37
<i>Oocystis parva</i>	2	8	5 \pm 1	5.7	8.1	7.0 \pm 0.77
<i>Oocystis sp.</i>	4	8	6 \pm 0.7	8.0	8.7	8.4 \pm 0.31

La biomasa fitoplanctónica total presentó variaciones en su distribución espacial y temporal. En promedio, la biomasa fitoplanctónica fue menor en la capa superficial que en la capa inferior (metalimnion), con 1 ± 0.6 mg/L y 1.4 ± 1.8 mg/L, respectivamente. En cuanto a la distribución temporal de la biomasa fitoplanctónica total, se observaron tres picos: el primero se presentó en el epilimnion, por un aumento de *N. spumigena* en el mes de julio (1.4 mg/L), el segundo se observó en el metalimnion, durante el mes de agosto, compuesto principalmente por la diatomea *C. alchichicana* (2 mg/L), el tercero se registró a finales del periodo de estratificación (noviembre) con el incremento de la diatomea *C. alchichicana* (6 mg/L) (Fig. 6).

En cuanto a la contribución de las diferentes especies a la biomasa total, *C. alchichicana*, se presentó todo el año, con valores superiores al 40% y cercanos al 99% de la biomasa, principalmente en el metalimnion. *C. choctawhatcheeana* registró porcentajes importantes de la biomasa de las dos capas del mes de agosto a noviembre (entre 5% y 75%), teniendo su máximo el mes de septiembre. *C. elmorei* representó un porcentaje importante (entre 10% y 66%) de la biomasa de octubre de 2008 a enero de 2009, principalmente en el epilimnion. La suma de las especies de clorofitas *M. minutum*, *M. dybowskii*, *O. parva* y *O. sp.*, fueron inferiores al 10 % de la biomasa total durante todo el periodo estudio. En el caso de la cianobacteria filamentosa *N. spumigena*, tuvo sus máximos valores en los meses de junio y julio (> 90%) (Figs. 6 y 7).

En cuanto a la distribución de la biomasa de fitoplancton por fracción de tamaño, se observaron variaciones en la dominancia por estrato, teniendo que la fracción < 35 µm DEE domina el epilimnion durante casi todo el periodo de estudio, a excepción de abril y noviembre (Fig. 6). En el caso del metalimnion, la biomasa estuvo dominada por la fracción > 35 µm DEE durante la mayor parte de el periodo de estudio, a excepción de tres meses (septiembre, diciembre y enero) donde dominó la fracción < 35 µm DEE (Fig. 6).

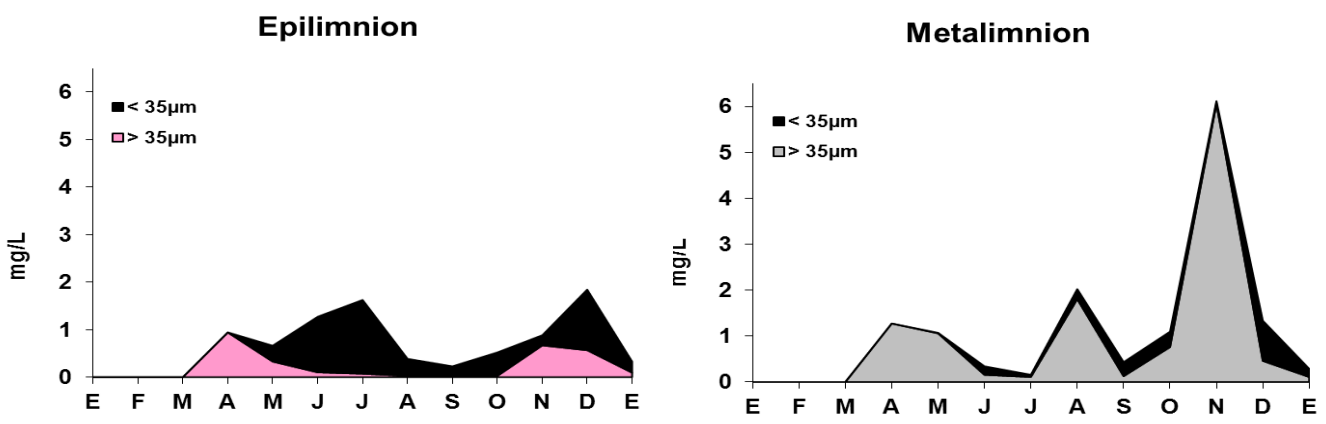


Fig. 6. Biomasa fitoplanctónica por fracciones de tamaño (< 35 µm y > 35 µm) en el epilimnion y metalimnion en el lago Alchichica.

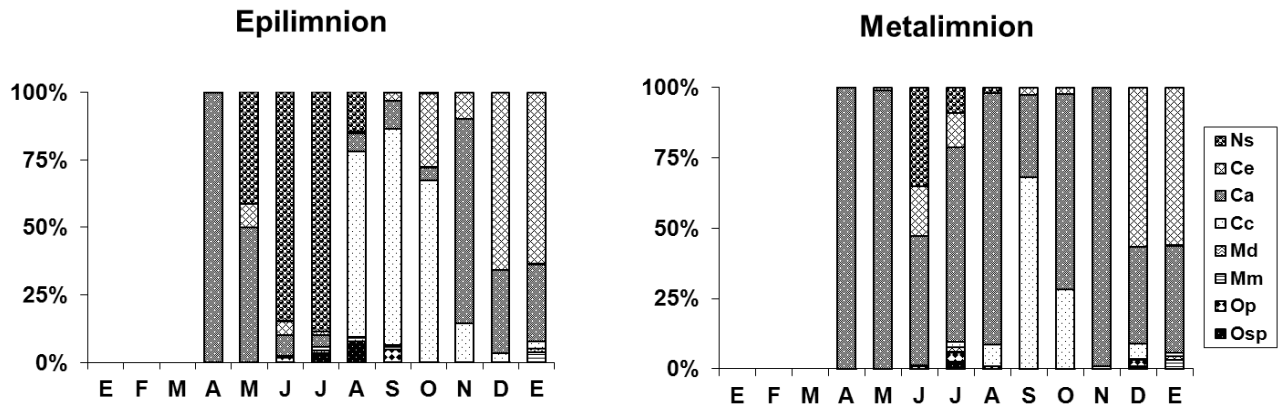


Fig. 7. Contribución por especie del fitoplancton a la biomasa total durante las diferentes etapas hidrodinámicas del lago Alchichica en epilimnion y metalimnion. *Nodularia spumigena* (Ns), *Chaetoceros elmorei* (Ce), *Cyclotella alchichicana* (Ca), *Cyclotella choctawhatcheeana* (Cc), *Monoraphidium dybowskii* (Md), *Monoraphidium minutum* (Mm), *Oocystis parva* (Op) y *Oocystis* sp. (Osp).

8.2 Evaluación de la dieta.

En los resultados obtenidos de los ensayos de alimentación se observó un consumo de *Cyclotella alchichicana* (enero), *Cyclotella choctawhatcheeana* (agosto), *Monoraphidium dybowskii* (enero), en las colonias mucilaginosas de *Oocystis parva* (julio), *Oocystis* sp. (octubre) y *Nodularia spumigena* (agosto y septiembre).

En cuanto a los resultados de tasa de aclaramiento, las colonias mucilaginosas de la especie *O. parva* y los filamentos de *N. spumigena*, fueron las más consumidas, presentando las tasas más altas, seguidas de *M. dybowskii*. En la capa superficial (epilimnion) de la columna de agua, se presentó el mayor número de diferencias en el consumo de las especies fitoplanctónicas (Tabla 2).

Tabla 2. Resultados de los ensayos de alimentación. Se muestran sólo los resultados de las especies en las que se encontraron diferencias significativas (ANDEVA, $p \leq 0.05$) entre las botellas con y sin copépodos (promedio de la biomasa algal \pm desviación estándar). El superíndice U indica que se aplicó la prueba U de Mann-Whitney. También se muestra la tasa de aclaramiento ($F = \text{mL/organismo} \cdot \text{día}$) para estas especies.

Especie	Mes (estrato)	Control ($\mu\text{g/L}$)	Tratamiento ($\mu\text{g/L}$)	Significancia (p)	F = mL/organismo * día
<i>Nodularia spumigena</i>	Agosto 2008 (epilimnion)	60.5 \pm 1.0	55.0 \pm 0.9	<0.001	1.6
	Septiembre 2008 (metalimnion)	0.4 \pm 0.1	0.2 \pm 0.1	0.027 ^U	16.3
<i>Cyclotella alchichicana</i>	Enero 2009 (epilimnion)	150.0 \pm 14.3	116.8 \pm 19.5	0.033	6.3
<i>Cyclotella choctawhatcheeana</i>	Agosto 2008 (epilimnion)	221.8 \pm 36.7	170 \pm 34.1	0.043 ^U	4.4
<i>Oocystis parva</i> (colonias mucilaginosas)	Julio 2008 (metalimnion)	22.4 \pm 3.4	14.0 \pm 4.2	0.021	11.7
<i>Oocystis</i> sp.	Octubre 2008 (epilimnion)	12.7 \pm 1.3	9.5 \pm 1.0	0.007	7.4
<i>Monoraphidium dybowskii</i>	Enero 2009 (epilimnion)	11.1 \pm 1.9	7.9 \pm 1.6	0.041	8.4

8.3 Variables reproductivas.

Biomasa de las hembras ovígeras. La talla y la biomasa de las hembras ovígeras presentaron el menor promedio en agosto (821.1 \pm 18.3 μm y 48.81 \pm 2.53 μg , respectivamente) y el máximo en el mes de diciembre (1025.6 \pm 51.1 μm y 82.19 \pm 9.3 μg , respectivamente). Durante el periodo de estudio la biomasa fue mayor de enero a marzo, comenzando a disminuir partir de abril, registrando el promedio más bajo en el mes de agosto. A partir del mes de septiembre, se observó un aumento, siguiendo esta tendencia hasta el mes de diciembre de 2008, teniendo una ligera disminución en enero de 2009 (Fig. 8).

En laboratorio se registró que *L. garciai* produjo huevos que permanecieron dentro de un saco adherido al segmento genital de la hembra hasta que las larvas emergieron. La forma de los huevos va de esférica en puestas pequeñas, a esferoide prolado en las puestas de mayor

tamaño (Fig. 9). Durante el periodo de estudio no se observaron huevos de resistencia en las puestas de las hembras ovígeras.

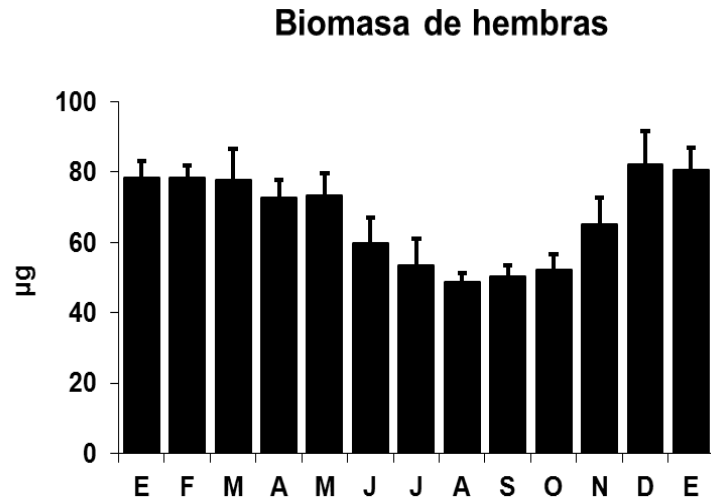


Fig. 8. Variación mensual de la biomasa de las hembras ovígeras de *L. garciai* (\pm desviación estándar).

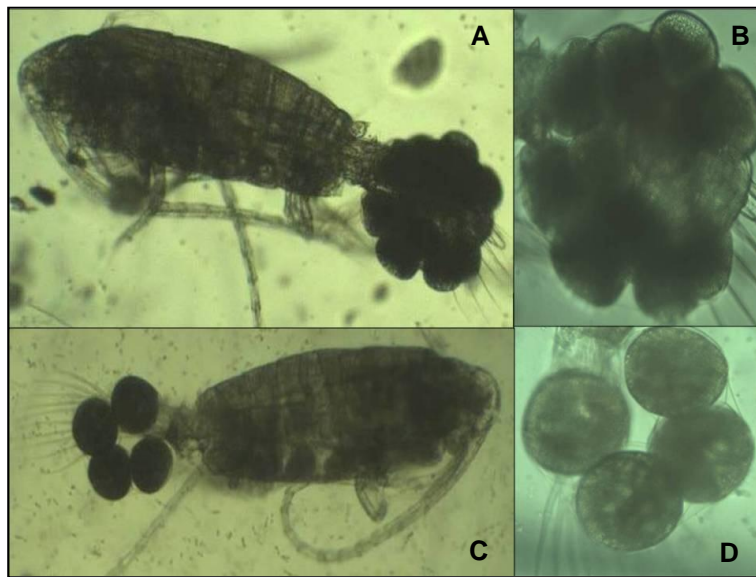


Fig. 9. Comparación de las características de la puesta de *L. garciai*. Noviembre de 2008 (A-B), cuando se observó el promedio más alto en el tamaño de la puesta (9.3 ± 2 huevos). Marzo de 2008 (C-D), mes en que se registraron los huevos más grandes ($1.17 \pm 0.28 \mu\text{g}$).

L. garciai se reprodujo de forma continua a lo largo de todo el año, aunque se observó que el tamaño de la puesta, el peso de los huevos, el esfuerzo reproductivo, la proporción de biomasa de las hembras destinado a la reproducción y porcentaje de eclosión tuvieron diferencias notables.

Peso promedio de los huevos. El promedio anual de esta variable fue de $(0.71 \pm 0.29 \mu\text{g})$, con un intervalo que fluctuó ampliamente, con un mínimo $0.22 \mu\text{g}$ y máximo de $2.35 \mu\text{g}$ registrados los meses de junio y febrero de 2008 respectivamente. Con respecto al peso promedio mensual, se observó una curva sigmoideal a lo largo del tiempo. El valor más alto fue de $1.17 \pm 0.28 \mu\text{g}$ en marzo de 2008 y fue disminuyendo gradualmente hasta agosto, cuando se presentó el promedio más bajo con $0.35 \pm 0.04 \mu\text{g}$, manteniéndose con pocos cambios hasta octubre. Luego se fue incrementando desde noviembre hasta enero de 2009, donde se observó un peso promedio de $0.83 \pm 0.3 \mu\text{g}$ (Fig. 10, Tabla 3). En general, el peso promedio de los huevos de *L. garciai* varió en un 331% a lo largo del año (Tabla 3).

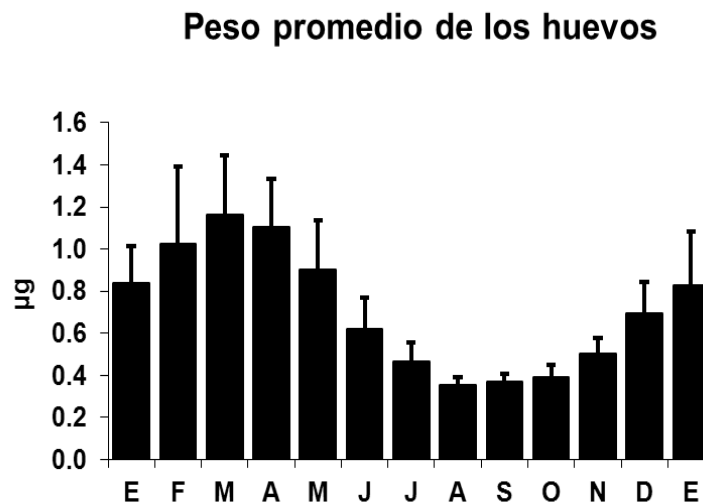


Fig. 10. Variación mensual del promedio (\pm desviación estándar) del peso fresco individual de los huevos de *L. garciai*.

Tamaño de puesta. En cuanto al número de huevos por puesta, durante el periodo de estudio se encontró un mínimo de 1 y un máximo de 16 huevos por saco. El promedio mensual de huevos por puesta osciló a lo largo del tiempo formando una curva sigmoideal (Fig. 11). En el mes de enero se presentó un promedio de 4.2 ± 0.8 huevos/puesta y disminuyó

paulatinamente hasta alcanzar el más bajo en mayo, con 2.1 ± 0.5 huevos/puesta. Sin embargo, a partir de junio el promedio se incrementa alcanzando el valor más alto en noviembre con 9.3 ± 2.0 huevos/puesta. A partir de diciembre de 2008 el promedio de huevos por puesta disminuye, observándose una caída muy drástica llegando a los 3.5 ± 0.9 huevos/puesta en enero de 2009. En la Tabla 4 se presenta una comparación del tamaño de la puesta de *L. garciai* con el de otras especies de calanoides portadoras de huevos.

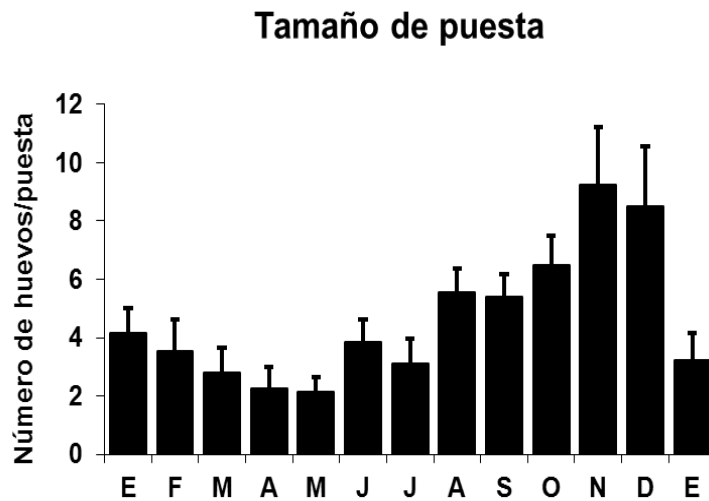


Fig. 11. Variación mensual del promedio (\pm desviación estándar) del tamaño de puesta de las hembras de *L. garciai* (huevos/puesta).

Esfuerzo reproductivo. En cuanto al esfuerzo reproductivo, este presentó una variación temporal, teniendo en febrero un promedio de $3.61 \mu\text{g/puesta}$, disminuyendo gradualmente hasta mayo ($1.92 \mu\text{g/puesta}$), un incremento en junio ($2.40 \mu\text{g/puesta}$), disminuyendo nuevamente en julio, cuando presentó el promedio más bajo del periodo de estudio ($1.45 \mu\text{g/puesta}$), a partir de octubre se observa un incremento el cual alcanzó el máximo en diciembre ($5.91 \mu\text{g/puesta}$) y disminuyendo drásticamente para el mes de enero de 2009 ($2.68 \mu\text{g/puesta}$) (Fig. 12).

Proporción de biomasa destinada a la reproducción. Con respecto a la proporción de biomasa destinado a la reproducción, esta presentó un valor intermedio en el mes de enero de 2008 (4%), mostrando un ligero aumento en el mes de febrero de 2008 y comenzando a

disminuir a partir del mes de marzo, registrando un valor mínimo en el mes de mayo del mismo año (3%), sin embargo, en el mes de junio se observó un incremento en el promedio (4%), volviendo a disminuir el porcentaje para el siguiente mes (3%), para comenzar a incrementar el promedio a partir del mes de agosto (4%), hasta alcanzar el valor más alto en diciembre de 2008 (7%) y disminuyendo nuevamente en enero de 2009 (3%). (Fig. 13).

Esfuerzo reproductivo

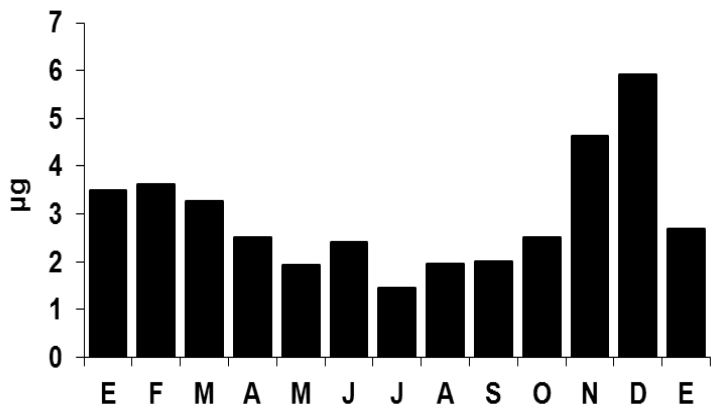


Fig. 12. Variación mensual del esfuerzo reproductivo.

Porcentaje de biomasa destinado a la reproducción

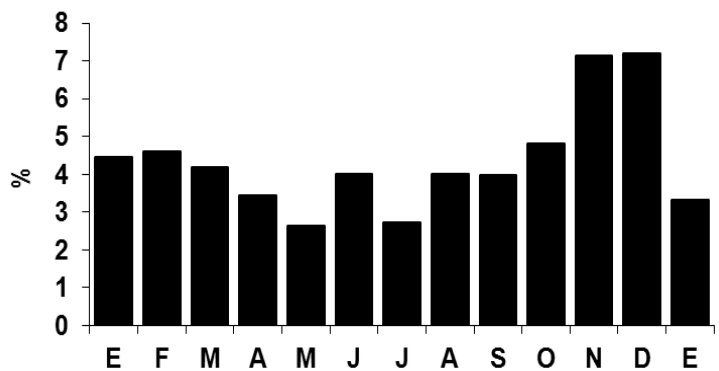


Fig. 13. Variación mensual del porcentaje de biomasa destinado a la reproducción por *L. garciai*.

Porcentaje de eclosión. Se realizó el cálculo mensual del porcentaje de eclosión de los huevos durante el periodo de enero de 2008 a enero de 2009, a excepción del mes de febrero de 2008 (no se hizo el muestreo). La eclosión de los huevos fue por lo general alta con porcentajes por arriba del 85%; la excepción fue marzo con menos del 70% (Fig. 14). En la mayoría de los meses, los huevos viables eclosionaron en el transcurso de los tres primeros días de observación.

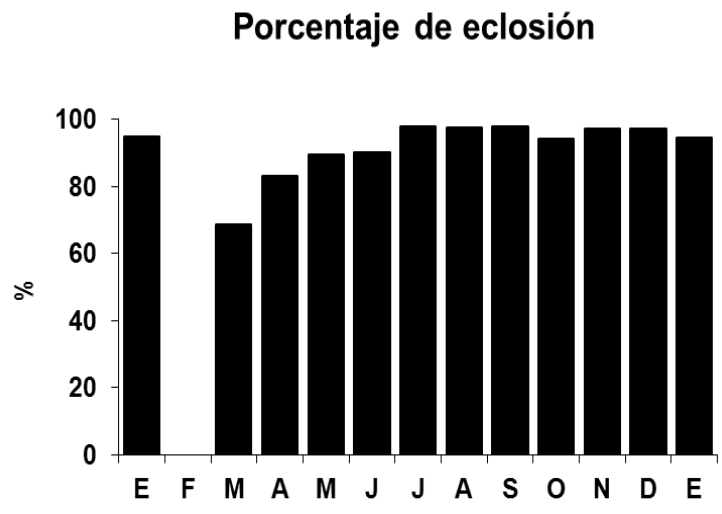


Fig. 14. Variación mensual del periodo de eclosiones de nauplios de *L. garciai* durante el periodo de estudio.

Tabla 3. Comparación del peso de los huevos ($\mu\text{g}/\text{huevo}$) de especies de copépodos calanoides portadores de huevos de diferentes ambientes. Se presenta el cálculo, a partir de datos publicados en los trabajos citados, de la biomasa individual promedio de los huevos (peso en μg), la variación temporal del peso de los huevos y el intervalo de temperatura durante el estudio correspondiente (diferencia entre la temperatura máxima y la mínima registrada).

Especie	Tipo de ambiente	Peso del huevo (μg)	Variación temporal (%)	Diferencia de temperatura ($^{\circ}\text{C}$)	Referencia
<i>Leptodiaptomus garciai</i>	Lacustre	0.35 - 1.17	331	5	Este trabajo
<i>Boeckella triarticulata</i>	Lacustre	0.9 - 1.0	110	9.5	Jamieson y Burns, 1988
<i>Boeckella dilatata</i>	Lacustre	0.8		9.5	Jamieson y Burns, 1988
<i>Boeckella hamata</i>	Lacustre	0.6		9.5	Jamieson y Burns, 1988
<i>Eurytemora herdmani</i>	Costero	0.4 - 0.5	138		Crawford y Daborn, 1986
<i>Pseudocalanus minutus</i>	Marino	0.9 - 1.8	199		McLaren, 1965
<i>Pseudodiaptomus marinus</i>	Marino	0.5 - 1.0	193	20	Liang y Uye, 1997
<i>Paraeuchaeta norvegica</i>	Marino	12.1 - 41.1	339	4	Auel, 2004
<i>Aetideopsis minor</i>	Marino (océano Ártico)	8.4 - 10.3	123	1	Kosobokova <i>et al.</i> , 2007
<i>Chiridius obtusifrons</i>	Marino (océano Ártico)	11 - 18	169	1	Kosobokova <i>et al.</i> , 2007
<i>Augaptilus glacialis</i>	Marino (océano Ártico)	41.6 - 45.8	110	1	Kosobokova <i>et al.</i> , 2007
<i>Euaugaptilus hyperboreus</i>	Marino (océano Ártico)	156.8 - 161	103	1	Kosobokova <i>et al.</i> , 2007
<i>Paraeuchaeta glacialis</i>	Marino (mar de Groenlandia)	41 - 75	183	4	Auel, 2004
	Marino (océano Ártico)	56.1 - 113.1	202	1	Kosobokova <i>et al.</i> , 2007
<i>Paraeuchaeta polaris</i>	Marino (mar de Groenlandia)	190 - 230	121	4	Auel, 2004
	Marino (océano Ártico)	195.4 - 237.2	121	1	Kosobokova <i>et al.</i> , 2007
<i>Paraeuchaeta barbata</i>	Marino (mar de Groenlandia)	154 - 300	195	4	Auel, 2004
	Marino (océano Ártico)	153.3 - 268	175	1	Kosobokova <i>et al.</i> , 2007

Tabla 4. Comparación de tamaños de puesta (número de huevos por saco) de especies de copépodos calanoides portadores de huevos de diferentes ambientes. Se muestran los promedios ([†]) y los valores mínimos y máximos absolutos (*) de los diferentes trabajos.

Espece	Tipo de ambiente	Tamaño de puesta (número de huevos/puesta)	Referencia
<i>Leptodiaptomus garciai</i>	Lacustre	2.1 - 9.3 [†]	Este trabajo
<i>Leptodiaptomus minutus</i>	Lacustre	3.6 - 18.8 [†]	Maly, 1983
<i>Skisodiptomus oregonensis</i>	Lacustre	5.8 - 26.5 [†]	Maly, 1983
<i>Boeckella dilatata</i>	Lacustre	1 - 18 *	Jamieson y Burns, 1988
<i>Epischura baicalensis</i>	Lacustre	7 - 26*	Afanasyeva, 1998
<i>Copidodiaptomus numidicus</i>	Lacustre	22.6 - 23.5 [†]	Caramujo y Boavida, 1999
<i>Eudiaptomus graciloides</i>	Lacustre	1 - 11 *	Jiménez-Melero <i>et al.</i> , 2005
<i>Eudiaptomus gracilis</i>	Lacustre	1 - 15 *	Jiménez-Melero <i>et al.</i> , 2005
<i>Mastigodiaptomus montezumae</i>	Lacustre	3 - 14 *	Rojas-Bustamente <i>et al.</i> , 2005
<i>Eurytemora herdmani</i>	Costero	30 - 78.3 [†]	Crawford y Daborn, 1986
<i>Pseudodiaptomus marinus</i>	Marino	15.1 - 38.2 [†]	Liang y Uye, 1997
<i>Pseudocalanus spp</i>	Marino	5 - 38 *	Halsband y Hirche, 2001
<i>Paraeuchaeta norvegica</i>	Marino	37 - > 50 *	Auel, 2004
<i>Augaptilus glacialis</i>	Marino (Ártico)	3 - 4 *	Kosobokova <i>et al.</i> , 2007
<i>Euaugaptilus hyperboreus</i>	Marino (Ártico)	3 - 4 *	Kosobokova <i>et al.</i> , 2007
<i>Aetideopsis minor</i>	Marino (Ártico)	7 - 12 *	Kosobokova <i>et al.</i> , 2007
<i>Chiridius obtusifrons</i>	Marino (Ártico)	25 - 51 *	Kosobokova <i>et al.</i> , 2007
<i>Paraeuchaeta barbata</i>	Marino (Groenlandia)	10 - 19 *	Auel, 2004
	Marino (Ártico)	10 - 20 *	Kosobokova <i>et al.</i> , 2007
<i>Paraeuchaeta polaris</i>	Marino (Groenlandia)	4 - 7 *	Auel, 2004
	Marino (Ártico)	5 - 6 *	Kosobokova <i>et al.</i> , 2007
<i>Paraeuchaeta glacialis</i>	Marino (Groenlandia)	46 - > 50 *	Auel, 2004
	Marino (Ártico)	54 - 82 *	Kosobokova <i>et al.</i> , 2007

8.4 Relaciones entre variables ambientales y biológicas. Las correlaciones de las diferentes variables ambientales (temperatura y fitoplancton como alimento potencial) observadas en el presente trabajo mostraron un efecto diferente en cuanto a su correlación con las reproductivas. La temperatura presentó un efecto negativo, altamente significativo, sobre la biomasa de las hembras ovígeras y el peso de los huevos. Con respecto a la relación de la biomasa fitoplanctónica como alimento potencial en sus diferentes categorías (mayor a 35 μm , menor a 35 μm y total), sólo la biomasa fitoplanctónica total presentó relación significativa de tipo positiva sobre las variables reproductivas (tamaño de la puesta, esfuerzo reproductivo y porcentaje de biomasa destinado a la reproducción, tabla 5).

En cuanto a las correlaciones de las variables biológicas entre sí mismas, se observó que la biomasa de las hembras ovígeras presentó una relación positiva con el resto de las variables biológicas ($r > 0.50$ y $p \leq 0.05$), excepto con el porcentaje de eclosión. El tamaño de la puesta es una variable que se relaciona significativamente con el peso de los huevos, el porcentaje de biomasa destinado a la reproducción y el esfuerzo reproductivo, siendo positiva esta relación con las dos primeras y negativo con la última. El peso de los huevos presentó una relación negativa altamente significativa con el porcentaje de biomasa destinado a la reproducción y el porcentaje de eclosión ($r > 0.80$ y $p \leq 0.01$). En el caso del porcentaje de eclosión, este también presentó una relación negativa altamente significativa con el peso de los huevos (Tabla 6).

Tabla 5. Matriz de correlación de las variables ambientales (temperatura, biomasa mensual promedio de la fracción > 35 µm, < 35 µm y biomasa mensual promedio total de fitoplancton de los dos estratos) con Biomasa de las hembras ovígeras (**BH**), Peso de los huevos (**PH**), Tamaño de la puesta (**TP**), Esfuerzo reproductivo (**ER**), Porcentaje de biomasa destinado a la reproducción (**PBDR**) y Porcentaje de eclosión (**PE**). Se presenta el coeficiente de correlación de Pearson (r), valor de significancia (p) ≤ 0.05 (*) y ≤ 0.01 (**) y número de meses correlacionados (n).

	BH	PH	TP	ER	PBDR	PE
Temperatura	r = -0.95** n = 13	r = -0.80** n = 13	r = 0.17 n = 13	r = -0.53 n = 13	r = -0.17 n = 13	r = 0.42 n = 12
Biomasa fitoplanctónica > 35 µm	r = 0.03 n = 10	r = <0.01 n = 10	r = 0.53 n = 10	r = 0.46 n = 10	r = 0.57 n = 10	r = 0.03 n = 10
Biomasa fitoplanctónica < 35 µm	r = 0.09 n = 10	r = <0.01 n = 10	r = 0.53 n = 10	r = 0.46 n = 10	r = 0.57 n = 10	r = 0.03 n = 10
Biomasa fitoplanctónica total	r = 0.11 n = 10	r = -0.10 n = 10	r = 0.68* n = 10	r = 0.64* n = 10	r = 0.74* n = 10	r = 0.19 n = 10

Tabla 6. Matriz de correlación entre variables reproductivas (Biomasa de hembras ovígeras (**BH**), Peso de los huevos (**PH**), Tamaño de la puesta (**TP**), Esfuerzo reproductivo (**ER**), Porcentaje de biomasa destinado a la reproducción (**PBDR**) y Porcentaje de eclosión (**PE**)). Se presenta el coeficiente de correlación de Pearson (r), valor de significancia (p) ≤ 0.05 (*) y ≤ 0.01 (**) y número de pares de datos (n).

	BH	PH	TP	ER	PBDR
Biomasa de hembras ovígeras	1				
Peso de los huevos	$r = 0.82^{**}$ $n = 13$	1			
Tamaño de la puesta	$r = -0.17$ $n = 13$	$r = -0.57^*$ $n = 13$	1		
Esfuerzo reproductivo	$r = 0.59^*$ $n = 13$	$r = 0.20$ $n = 13$	$r = 0.67^*$ $n = 13$	1	
Porcentaje de biomasa destinado a la reproducción	$r = 0.19$ $n = 13$	$r = 0.18$ $n = 13$	$r = 0.90^{**}$ $n = 13$	$r = 0.90^{**}$ $n = 13$	1
Porcentaje de eclosión	$r = -0.40$ $n = 12$	$r = -0.80^{**}$ $n = 12$	$r = 0.51$ $n = 12$	$r = 0.04$ $n = 12$	$r = 0.22$ $n = 12$

9. DISCUSIÓN

9.1 Caracterización de factores ambientales

Los resultados obtenidos en el perfil de temperatura y oxígeno en la columna de agua durante el periodo de estudio corresponden al de un ambiente monomítico cálido que ha sido reportado por otros autores (Alcocer *et al.*, 2000; Oliva *et al.*, 2001; Adame *et al.*, 2008; Alcocer *et al.*, 2008; Macek *et al.*, 2009). La estratificación va acompañada de una disminución en el oxígeno de la capa inferior del lago (hipolimnion), la cual se vuelve hipóxica-anóxica (Macek *et al.*, 1994). Estas características ambientales son importantes porque el copépodo *L. garciai* se distribuye preferencialmente en la zona oxigenada de la columna de agua, en la que realiza migraciones verticales diarias (Ciros-Pérez *et al.*, en revisión).

Composición y biomasa fitoplanctónica como posible dieta. El número de especies de fitoplancton encontradas (ocho especies) estuvieron presentes durante todo el periodo de estudio en las dos capas, cambiando su contribución relativa a la biomasa total a lo largo del tiempo. Como se observó, la biomasa total fitoplanctónica osciló ampliamente y se distribuyó heterogéneamente a lo largo de la columna de agua, siendo la capa superior (epilimnion) dominada por especies $\leq 35 \mu\text{m}$ de DEE que inicialmente se consideraron como alimento potencial de los copépodos adultos. En cambio, en la capa intermedia (metalimnion), la fracción $>35 \mu\text{m}$ de DEE fue la más abundante.

Los resultados obtenidos en los experimentos de alimentación mostraron el consumo de las especies *Cyclotella choctawhatcheana*, *Oocystis* sp., *Monoraphidium dybowskii* y *Oocystis parva*, las cuales son especies $\leq 35 \mu\text{m}$. En el caso de las especies anteriores, se esperaba el consumo de estas, debido a su tamaño, sin embargo, también se registró el consumo de *Nodularia spumigena* y de *C. alchichicana* que son $>35 \mu\text{m}$.

La ingesta de algas filamentosas ha sido observada en varias especies de copépodos calanoides (Vanderploeg y Paffenhofer, 1985; Vanderploeg *et al.*, 1988; DeeMott y Moxter,

1991; Afanasyeva; 1998; Koski *et al.*, 1999, 2002; Engström *et al.*, 2000), igual que como se registró en el presente trabajo de *L. garciai* sobre *N. spumigena*.

A pesar de que no se sabe si la población de *Nodularia* del lago Alchichica es tóxica (Oliva *et al.*, 2009), el consumo de especies tóxicas y no tóxicas de este género ha sido observado anteriormente en algunos calanoides marinos (Schmidt y Jónasdóttir, 1997; Koski *et al.*, 1999, 2002; Engström *et al.*, 2000; Schmidt *et al.*, 2002; Kozlowsky-Suzuki *et al.*, 2003). En cuanto a la calidad nutrimental de este género de cianobacteria, se sabe que varía dependiendo de la etapa fisiológica de los filamentos (Hoppe, 1981; Kankaanpää *et al.* 2001; Koski *et al.*, 2002; Engström-Öst *et al.*, 2002). Algunos grupos de cianobacterias se consideran de baja calidad, ya que carecen de componentes esenciales como ácidos grasos insaturados (Koski *et al.*, 1999) o su contenido es bajo (Müller-Navarra *et al.*, 2000), sin embargo, los filamentos de cianobacterias en descomposición pueden servir como sustrato para bacterias (Heinänen *et al.*, 1995), lo cual probablemente aumenta su calidad como alimento, debido a que estas pueden ser consumidas por nanoflagelados heterótrofos y estos a su vez por ciliados (Engström-Öst *et al.*, 2002), o por ambos (nanoflagelados heterótrofos y ciliados, Rolff, 2000) y finalmente, ser ingeridos por los copépodos (Gifford, 1991; Engström-Öst *et al.*, 2002; Schmidt *et al.*, 2002). Lo anterior puede ser posible, debido a que se ha observado que algunos tipos de protozoos pueden sintetizar esos componentes esenciales (ej. cadenas largas de ácidos grasos poliinsaturados) (Klein-Breteler *et al.*, 1999; Tang y Taal, 2005; Veloza *et al.*, 2006). En el caso del lago Alchichica, Péstova *et al.*, 2008 observaron ciliados adheridos a los filamentos de esta cianobacteria durante la fase de decaimiento del florecimiento, lo cual podría explicar que en el presente trabajo solo se observó consumo de *N. spumigena* durante esta fase.

Algunas especies de algas de tamaño $\leq 35 \mu\text{m}$ de DEE han sido reportadas como alimento de otros diaptómidos. Como se observó en el presente trabajo, los diaptómidos ingieren especies de diatomeas similares en tamaño a *Cyclotella choctawhatcheana* (Maly, 1973) y consumen algas del género *Monoraphidium* (Rietzler *et al.*, 2002), a estas últimas DeMott (1989) las considera como un alimento de alta calidad por sus características nutricionales.

En el caso de las clorofitas gelatinosas, están consideradas no comestibles o de bajo valor nutricional (Reid y Williamson, 2010) o indigeribles (Porter 1973, 1975, 1976 en Stutzman, 1995) por el zooplancton. Sin embargo, en el presente estudio se observó el consumo de colonias mucilaginosas de *Oocystis parva* por *L. garciai*, lo cual no es un hecho aislado, ya que DeMott (1989) y Tolomeyev (2002) han observado el consumo de colonias gelatinosas por algunos diatómidos. Por ejemplo, *Skistodiatomus oregonensis* puede consumir este tipo de fitoplancton, siendo capaz de sobrevivir y reproducirse con esta dieta (Stutzman, 1995).

Los resultados indicaron el consumo de *C. alchichicana*, esta diatomea tuvo un DEE promedio de $51 \mu\text{m} \pm 3$. El tamaño presentado por los copépodos en enero de 2009 es el segundo más alto registrado en el periodo de estudio, coincidiendo con el promedio mensual más bajo de DEE registrado para *C. alchichicana*, mes en el que se observaron una diferencias significativas en el consumo de esta diatomea. La capacidad de alimentarse de partículas de mayor tamaño ha sido observada en *Leptodiatomus sicilis* (Vanderploeg y Paffenhöfer, 1985) y *Epischura baicalensis* (Afanasyeva, 1998), lo cual puede presentarse por la disminución en la concentración de las partículas de tamaño de “buena calidad” (tamaño pequeño) (Vanderploeg y Paffenhöfer, 1985). Por otra parte, muchas especies de copépodo son capaces de romper las frústulas de las diatomeas con sus mandíbulas (Michels *et al.*, 2012), y *L. garciai* parece poseer esta habilidad ya que al realizar disecciones de algunos ejemplares se han encontrado restos de la diatomea *C. alchichicana* en su tracto digestivo, lo cual refuerza los resultados obtenidos en el presente trabajo.

Se considera que la dieta en los calanoides es el resultado de las estrategias de alimentación desarrolladas por estos organismos como una respuesta adaptativa a la variabilidad en los ambientes en los que se encuentran, lo anterior les permite obtener una ración nutricional completa (Kleppel, 1993). Como parte de estas estrategias de alimentación se ha observado que los calanoides son capaces de seleccionar su alimento de acuerdo a la concentración de este (DeMott, 1995; Burns y Schallenberg, 2012) y a su calidad (De Mott y Moxter, 1991). Por lo tanto, ya que los resultados obtenidos en el presente trabajo mostraron la ingestión, a diferentes tasas, de especies con diferentes características morfológicas (filamentos y organismo mucilaginosos), de tamaño (mayores y menores de $35 \mu\text{m}$) y grupo taxonómico

(Bacillariophyceae, Chlorophyceae y Cyanobacteria) por parte de *Leptodiaptomus garciai* podemos proponer que esta especie tiene un nicho trófico muy amplio que le permite ser la especie dominante del zooplancton del lago Alchichica a pesar de la gran variabilidad en la disponibilidad de alimento que se presenta a lo largo del año.

El presente trabajo se enfocó en el consumo de *Leptodiaptomus garciai* sobre las especies de fitoplancton presentes en el lago Alchichica, sin considerar el posible consumo de otros grupos del plancton, y debido a que no existen estudios previos sobre la dieta de este copépodo, no podemos descartar el consumo de otros tipos de organismos como el microzooplancton. Lo anterior, debido a que existen evidencias de la ingesta de este último tipo de organismos por algunas especies de calanoides, considerándose parte importante de la dieta de algunas especies de este grupo (Batten *et al.*, 2001; Bundy *et al.*, 2005; Renz *et al.*, 2008).

9.2 Biología reproductiva de *Leptodiaptomus garciai*.

La biomasa de las hembras ovígeras, que depende directamente de la longitud corporal, presentó una variación temporal a lo largo del periodo de estudio, mostrando una curva de forma sigmoidal; esta variable mostró una relación altamente negativa con la temperatura. Una dinámica temporal similar en la variación del tamaño del cuerpo de hembras adultas de calanoides se encontró en *Leptodiaptomus gracilis* (Smyly, 1968), *Leptodiaptomus ashlandi* y *L. minutus* (Warren *et al.*, 1986), especies de cuerpos acuáticos continentales, al igual que en muchas otras especies de ambientes marinos como *Pseudodiaptomus marinus* (Uye *et al.*, 1982; Liang y Uye, 1997), *Eurytemora herdmani* (Crawford y Daborn, 1986), *Eurytemora affinis* (Hirche, 1992; Viitasalo *et al.*, 1995) y *Euterpina acutifrons* (Harpacticoida) (Díaz *et al.*, 2003). En otras especies como *Paraeuchaeta antarctica* (Alonzo *et al.*, 2000), *Paraeuchaeta elongata* (Ozaki e Ikeda, 1999), *Pseudocalanus* spp. (Halsband y Hirche, 2001), *Pseudocalanus acuspes* (Renz y Hirche, 2006; Renz *et al.*, 2007) y *Pseudocalanus elongatus* (Renz, 2006; Renz *et al.*, 2008) también se ha encontrado una variación temporal sigmoidal en el tamaño de las hembras pero sin atribuirlo a ninguna variable abiótica.

La temperatura es un factor determinante del tamaño de los organismos ectotermos. Lehman (1988) hipotetizó que cuando existe un incremento en la temperatura, la respiración y la demanda metabólica se incrementan más rápidamente que la ingestión y la asimilación, estableciendo el límite superior de tamaño corporal que los organismos pueden alcanzar.

El fitoplancton como posible dieta es otro factor ambiental que ha sido reportado con efecto sobre el tamaño de las hembras de copépodos (Viitasalo *et al.*, 1995), pero en el presente estudio no se observó ninguna relación entre estas dos variables. Sin embargo, la biomasa fitoplanctónica total sí mostró un efecto directo sobre el esfuerzo reproductivo, es decir, sobre la biomasa que las hembras destinan a la reproducción. Por otra parte, aunque las hembras más grandes hacen una mayor inversión absoluta en reproducirse ($r = 0.59$, $p \leq 0.05$), la proporción de biomasa que dedican para producir la siguiente generación es independiente de su tamaño ($r=0.19$, n. s.). Por lo tanto, es probable que el exceso de alimento disponible no pueda ser destinado al crecimiento del organismo debido a su exoesqueleto, por lo cual se destina a la función reproductiva.

Se ha observado que en muchas especies animales existe un compromiso en la distribución de la biomasa destinada a la reproducción, teniendo que “decidir” entre pocos descendientes grandes o un número mayor pero de tamaño pequeño (Caley, 2001). En el caso particular de *L. garciai*, se observó un cambio temporal tanto en la cantidad de biomasa destinada a la reproducción como en la distribución de la misma en cuanto al tamaño y número de descendientes.

El tamaño de la puesta fue similar al de algunas especies de calanoides portadores de huevos, y su variación temporal mostró una forma sigmoidea parecida a la observada en otras especies como *Eurytemora affinis* (Hirche, 1992), *Pseudodiaptomus marinus* (Liang y Uye, 1997) y *Eudiaptomus gracilis* (Seebens *et al.*, 2007), así como en *Euterpina acutifrons* (Díaz *et al.*, 2003, copépodo Harpacticoides). La biomasa fitoplanctónica total como posible dieta tuvo un efecto directamente proporcional sobre el número de huevos, lo cual se ha observado en otros trabajos sobre copépodos calanoides, aunque en esos casos, generalmente lo que se mide es la concentración de clorofila a (Berastegui *et al.*, 2009). Adicionalmente, se ha comprobado experimentalmente que la disponibilidad de alimento en

cantidad y calidad influye en el número de huevos y otras variables reproductivas (Cooney y Gehrs, 1980a; Berger y Maier, 2001). Con respecto a lo anterior, se puede observar que esta variable ambiental tiene un efecto importante sobre la dinámica poblacional ya que incide en la biomasa que una hembra puede destinar a la reproducción (esfuerzo reproductivo) y en el número de descendientes que cada hembra produce en un momento dado.

Por otra parte, el peso de los huevos de *L. garciai* mostró un comportamiento cíclico durante el periodo de estudio, similar al observado en especies de copépodos portadores de huevos como *Eurytemora herdmani* (Crawford y Daborn, 1986), *Eurytemora affinis* (Hirche, 1992) y *Euterpina acutifrons* (Copepoda: Harpacticoida; Guisande *et al.*, 1996; Diaz *et al.*, 2003). Además, esta variable tuvo una relación negativa con el tamaño de la puesta como se observó en *Diaptomus clavipens* (Cooney y Gehrs, 1980a, 1980b) y en *Euterpina acutifrons* (Copepoda: Harpacticoida; Guisande *et al.*, 1996; Diaz *et al.*, 2003). Sin embargo, en *L. garciai* el porcentaje de explicación de estas dos variables es bajo (32%) porque como se dijo en el párrafo anterior el número de huevos está influido directamente por la cantidad de fitoplancton, mientras que el tamaño de los huevos depende fuertemente de la biomasa de las hembras, esto último de modo similar a lo reportado por autores como Mc Laren (1965), Kiørboe y Sabatini (1995) y Liang y Uye (1997).

El tamaño de los huevos presentó una relación negativa y altamente significativa con el porcentaje de eclosión, de lo cual no se encontraron antecedentes en la literatura. La eclosión de *Leptodiaptomus garciai* fue por lo general alta (mayor al 85%, excepto en marzo), similar a lo observado en otras especies como *Arctodiaptomus bacilifer* (Herzing, 1983), *Paraeuchaeta antarctica* (Alonzo *et al.*, 2000), *Pseudocalanus newmani* (Ban *et al.*, 2000) y *Eudiaptomus gracilis* (Jiménez-Melero *et al.*, 2005). El porcentaje de eclosión generalmente se ha relacionado con la dieta de las hembras. En el caso de lago Alchichica, la biomasa fitoplanctónica está compuesta principalmente por la diatomea *Cyclotella alchichicana*, de la cual se mostró el consumo por parte de hembras adultas de *L. garciai* en enero. Sin embargo, aunque existen trabajos que han demostrado un efecto negativo de algunas diatomeas sobre esta variable biológica (Ban *et al.*, 1997; Ianora *et al.*, 2004), el efecto debe ser especie-específico, ya que en otros casos esa relación no se verifica (Ban *et al.*, 2000),

por lo cual, no podemos atribuir a *C. alchichicana* un efecto negativo sobre el porcentaje de eclosión sin haberlo evaluado experimentalmente.

Los porcentajes más bajos de eclosión se registraron en los meses de marzo y abril. En esta época las especies de fitoplancton de tamaño $\leq 35 \mu\text{m}$ se suelen encontrar en una cantidad muy baja (Ortega-Mayagoitia *et al.*, 2011), por lo cual, probablemente consuman *C. alchichicana* para completar su ración alimenticia. Esta dieta podría no contener la cantidad necesaria de nutrientes esenciales, por lo que los huevos pueden ser de mala calidad, generando de esta forma los bajos porcentajes de eclosión.

9.3 Integración temporal de los factores abióticos y las variables reproductivas

Integrando toda la información hasta ahora presentada y discutida, la dinámica temporal de la biología reproductiva de *L. garciai* en el lago Alchichica se describe y explica de la siguiente manera:

Durante el periodo de mezcla (enero a marzo de 2008) se presentan los promedios de temperatura más bajos en el lago y las hembras más grandes. Mientras que a cantidad de biomasa absoluta que se destina a la reproducción permanece relativamente constante, el peso de los huevos experimenta un aumento paulatino hasta llegar a su máximo en marzo y el número de huevos disminuye continuamente. El porcentaje de eclosión cae desde más del 90% a menos del 70% en marzo. Esta disminución en el número de huevos y porcentaje de eclosión, puede tener un efecto acumulativo adverso, ya que afectaría negativamente la densidad poblacional, en caso de que la supervivencia de los nauplios sea independiente de su talla al momento de la eclosión.

Conforme el lago se comienza a estratificar a partir de abril, el promedio de temperatura se incrementa hasta llegar al valor máximo en agosto; esta variación se refleja en la disminución del tamaño de las hembras que alcanzan su promedio mínimo en agosto. El esfuerzo reproductivo disminuye con respecto al periodo anterior presentando un leve incremento en junio, el cual se debe a un aumento puntual en el tamaño de la puesta. Independientemente de esa alteración, tanto el tamaño de la puesta como el tamaño de los huevos, tienen

patrones muy claros en esta etapa, en la que la primera variable aumenta y la segunda disminuye. Los cambios observados en el esfuerzo reproductivo y el tamaño de la puesta, pueden deberse a la variación de la composición y cantidad del fitoplancton durante esa época. En resumen, en esta época, las hembras son cada vez más pequeñas por efecto de la temperatura y aunque el tamaño de los huevos va disminuyendo, el aumento en el número de huevos y de las eclosiones, se reflejaría en un aumento paulatino en el número de descendientes que se reclutan a la población.

Finalmente, a partir de septiembre, la temperatura comienza a disminuir y la biomasa de las hembras comienza a aumentar, alcanzando esta variable su máximo valor en diciembre. El esfuerzo reproductivo experimenta un claro incremento a lo largo de los meses que ya para noviembre y diciembre sobrepasa por mucho lo observado el resto del año. Este aumento de biomasa destinada a la reproducción, probablemente se deba al pico de fitoplancton observado en noviembre, y permite que desaparezca el compromiso entre el tamaño y el número de huevos, ya que ambos se incrementan. El tamaño de la puesta alcanza sus valores máximos en noviembre y diciembre, muy por encima del resto del año. En esta época, el número de descendientes y el porcentaje de eclosión alto permitirían que los reclutamientos alcancen su máximo anual.

La temperatura y la biomasa fitoplanctónica tienen implicaciones ecológicas importantes sobre la comunidad zooplanctónica del lago Alchichica, ya que influyen directamente sobre la población de *Leptodiptomus garciai* a través de su biología reproductiva. Esta especie presenta adaptaciones que le permiten afrontar condiciones adversas en la disponibilidad de recursos, como un bajo requerimiento de alimento, alta proporción de reservas disponibles, baja tasa de pérdida de masa en caso de carencia de alimentos y una capacidad eficaz para evitar la mortalidad dependiente de la luz realizando importantes migraciones verticales diarias (Ciros-Pérez *et al.*, en revisión), lo cual le permite ser la especie de zooplancton dominante en este cuerpo de agua.

10. CONCLUSIONES

Leptodiptomus garciai es una especie de copépodo calanoide que se encuentra presente en la columna de agua durante todas las etapas hidrodinámicas del lago Alchichica, mostrando cambios en su fenotipo, incluyendo algunas variables reproductivas. Los factores ambientales como temperatura y dieta tuvieron un efecto separado sobre las variables reproductivas de los copépodos. La temperatura incidió en el tamaño de las hembras ovígeras e indirectamente sobre el tamaño de los huevos. Por otra parte, la dieta mostró un efecto ecológico de mayor importancia, ya que afectó la cantidad de biomasa que las hembras destinan a la reproducción y el número de descendientes que las hembras producen. Por lo anterior, podemos concluir que las variaciones en los aspectos reproductivos de *L. garciai* observados en el presente trabajo durante el ciclo hidrodinámico del lago, son una respuesta a las variaciones de los factores ambientales de este lago, lo cual le permite dominar el ambiente pelágico del lago Alchichica.

11. BIBLIOGRAFÍA

- Adame, M. F., Alcocer, J. y Escobar, E. 2008. Size fractionated phytoplankton biomass and its implications for the dynamics an oligotrophic tropical lake. *Freshwater Biology*, 53: 22-31.
- Afanasyeva, E. L. 1998. Life cycle of *Epischura baicalensis* Sars (Copepoda, calanoida) in Lake Baikal. *Journal of Marine Systems*, 15: 351-357.
- Akçaalan, R., Albay, M., Gürevin, C. y Çevik, F. 2007. The influence of environmental conditions on the morphological variability of phytoplankton in an oligo-mesotrophic Turkish lake. *Annales de limnologie international. Journal of Limnology*, 43: 21-28.
- Alcántara - Rodríguez, J. A., Ciros - Pérez, J., Ortega - Mayagoitia, E., Serrania - Soto, C. y Piedra - Ibarra, E. 2012. Local adaptation in populations of a *Brachionus* group *plicatilis* cryptic species inhabiting three deep crater lakes in Central Mexico. *Freshwater Biology*, 57: 728-740.
- Alcocer, J., Lugo, A., Escobar, E., Sánchez, M. R., y Vilaclara, G. 2000. Water column stratification and its implications in the tropical warm monomictic lake Alchichica, Puebla, Mexico. *Verhandlungen der Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie*, 27: 3166-3169.
- Alcocer, J., Escobar, E., y Oseguera L. A. 2008. Acoplamiento pelágico-bentónico de la zona bentónica profunda a la sedimentación del florecimiento invernal de diatomeas en el lago oligotrófico Alchichica, Puebla, México. *Hidrobiológica*, 18: 115-122.
- Alcocer, J., Chiappa-Carrara, X., Arce, E., and Zambrano, L. 2009. Threatened fishes of the world: *Poblana alchichica* (de Buen, 1945) (Atheriniformes: Atherinopsidae). *Environmental Biology of Fishes*, DOI 10.1007/s10641-009-9505-4.
- Alonzo, F., Mayzaud, P. y Razouls, S. 2000. Egg production, population structure and biochemical composition of the subantarctic copepod *Paraeuchaeta antarctica* in the Kerguelen Archipelago. *Marine Ecology Progress Series*, 205: 207-217.
- Andersen, C. M. y Nielsen, T. G. 1997. Hatching rate of the egg-carrying estuarine copepod *Eurytemora affinis*. *Marine Ecology Progress Series*, 160: 283-289.
- Auel, H. 2004. Egg size and reproductive adaptations among Arctic deep-sea copepods (Calanoida, *Paraeuchaeta*). *Helgoland Marines Research*, 58: 147-153.

- Båmstedt, U., Gifford, D. J., Irigoien, X., Atkinson, A. y Roman, M. 2000. Feeding. En: Harris, R. P., Wiebe, P. H., Lenz, J., Skjoldal, H. R. y Huntley, M. Zooplankton methodology manual. Elsevier Academic Press, 297-380 pp.
- Ban, S., Lee, H.-W., Shinada, A. y Toda, T. 2000. *In situ* egg production and hatching success of the marine copepod *Pseudocalanus newmani* in the Funka bay and adjacent water off southwestern Hokkaido, Japan: associated to diatom bloom. Journal of Plankton Research, 22: 907-922.
- Ban, Ban, S., Burns, C., Castel, J., Chaudron, Y., Christou, E., Escribano, R., Fonda-Umani, S., Gasparini, S., Guerrero-Riz, F., Hoffmeyer, M., Ianora, A., Kang, H.-K., Laabir, M., Lacoste, A., Miralto, A., Ning, X., Poulet, S., Rodriguez, V. Runge, J., Shi, J., Starr, M., Uye, S.-I. y Wang, Y. 1997. The paradox of diatom - copepod interactions. Marine Ecology Progress Series, 157: 28-293.
- Batten, S. D., Fileman, E. S. Y Halvorsen, E. 2001. The contribution of microzooplankton to the diet of mesozooplankton in an upwelling filament off the north west coast of Spain. Progress in Oceanography, 51: 385-398.
- Berasategui, A. A., Hoffmeyer, M. S., Biancalana, F., Fernandez-Severini, M., Menendez, M. C. 2009. Temporal variation in abundance and fecundity of the invading copepod *Eurytemora americana* in Bahía Blanca Estuary during an unusual year. Estuarine, Coastal and Shelf Science, 85: 82-88.
- Berger, I. y Maier, G. 2001. The mating reproductive biology of the freshwater planktonic calanoid copepod *Eudiaptomus gracilis*. Freshwater Biology, 46: 787-794.
- Brugnano, C., Guglielmo, L. y Zagami, G. 2008. Food type effects on reproduction of hyperbentic calanoid species *Pseudocyclops xiphophorus* Wells, 1967, under laboratory conditions. Chemistry and Ecology, 24: 111-117.
- Brugnano, C., Guglielmo, L., Ianora, A. y Zagami, G. 2009. Temperature effects on fecundity, development and survival of the benthopelagic calanoid copepod, *Pseudocyclops xiphophorus*. Marine Biology, 156: 331-340.
- Bundy, M. H., Vanderploeg, H. A., Lavrentyev P. J. y Kovalcik, P. A. 2005. The importance of microzooplankton versus phytoplankton to copepod populations during late winter

and early spring in Lake Michigan. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 62: 2371-2385.

- Butler, N. M., Suttle, C. A. y Neill, W. E. 1989. Discrimination by freshwater zooplankton between single cells differing in nutritional status. *Oecologia*, 78: 368-372.
- Caley, M. J., Schwarzkopf, L. y Shine, R. 2001. Does total reproductive effort evolve independently of offspring size? *Evolution*, 55 (6): 1245-1248.
- Caramujo, M.-J. y Boavida, M.-J. 1999. Characteristics of the reproductive cycles and development times of *Copidodiaptomus numidicus* (Copepoda:Clanoida) and *Acanthocyclops robustus*(Copepoda: Cyclopoida). *Journal of Plankton Research*, 21: 1795-1778.
- Chinnery, F. E. y Williams, J. A. 2004. The influence of temperature and salinity on *Acartia* (Copepoda: Calanoida) naupli survival. *Marine Biology*, 145: 733-738.
- Ciros-Pérez, J., Ortega-Mayagoitia, E. y Alcocer, J. Animal life in harsh environments: how ecophysiological and behavioural traits determine zooplankton dynamics in an oligotrophic tropical lake. *Journal of Animal Ecology*, en revisión.
- Cook, K. B., Bunker, A., Hay, S., Hirst, A. G. y Speirs, D. C. 2007. Naupliar development times and survival of the copepods *Calanus helgolandicus* and *Calanus finmarchicus* in relation to food and temperature. *Journal of Plankton Research*, 29: 757-767.
- Cooney, J. D. y Gehrs, C. W. 1980 a. Effects of varying food concentrations on reproduction in *Diaptomus clavipes* Schacht. *American Midland Naturalist*, 104: 63-69.
- Cooney, J. D. y Gehrs, C. W. 1980 b. The relation between egg size and naupliar size in the calanoid copepod *Diaptomus clavipes* Schacht. *Limnology and Oceanography*, 25: 549-552.
- Crawford, P. y Daborn, G. R. 1986. Seasonal variations in body size and fecundity in a copepod of turbid estuaries. *Estuaries*, 9: 133-141.
- De Mott, W. R. 1995. Optimal foraging by a suspension-feeding copepod: responses to short-term and seasonal variation in food resources. *Oecologia*, 103: 230-240.
- DeMott, W. R. 1989. Optimal foraging theory as a predictor of chemically mediated food selection by suspension-feeding copepods. *Limnology and Oceanography*, 34: 140-154.
- DeMott, W. R. y Moxter, F. 1991. Foraging cyanobacteria by copepods: responses to chemical defenses and resource abundance. *Ecology*, 72: 1820-1834.

- De Stasio Jr. B. T. 1990. The role of dormancy and emergence patterns in the dynamics of a freshwater zooplankton community. *Limnology and Oceanography*, 35: 1079-1090.
- Díaz, E., Cotano, U. y Villate, F. 2003. Reproductive response of *Euterpina acutifrons* in two estuaries of the Basque Country (Bay of Biscay) with contrasting nutritional environment. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 292: 213-230.
- Dussart, B. y Defaye, D. 2001. Introduction to the copepoda. Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world. Backhuys publishers, 344 pp.
- Dumont, H. J.; Van del Valle, I. y Dumont, S. 1975. The dry weight estimate of biomass in a selection of Cladocera, Copepoda and Rotifera from the plankton, periphyton and benthos of continental waters. *Oecologia*, 19: 75-97.
- Dytham, C. 2003. Choosing and using statistics. A Biologist's guide. Blackwell Publishing. USA, 248 pp.
- Elías-Gutiérrez, M., Suárez-Morales, E.M, Gutiérrez-Aguirre, M. A., Silva-Briano, M., Granados-Ramírez, J. G. y Garfias-Espejo, T. 2008. Cladocera y Copepoda de las aguas continentales de México. Universidad Nacional Autónoma de México, 322 pp.
- Engström, J., Koski, M., Viitasalo, M., Reinikainen, M., Repka, S. y Sivonen, K. 2000. Feeding interactions of the copepoda *Eurytemora affinis* and *Acartia bifilosa* with the cyanobacteria *Nodularia* sp. *Journal of Plankton Research*, 22: 1403-1409.
- Engström-Öst, J., Koski, M., Schmidt, K., Viitasalo, M., Jónasdóttir, S. H., Kokkonen, M., Repka, S. y Sivonen, K. 2002. Effects of toxic cyanobacteria on a plankton assemblage: community development during decay of *Nodularia spumigena*. *Marine Ecology Progress Series*, 232: 1-14.
- Filonov, A., Tereshchenko, I. y Alcocer, J. 2006. Dynamic response to mountain breeze circulation in Alchichica, a crater lake in Mexico. *Geophysical Research Letters*, 33: L07404, doi: 10.1029/2006GL025901.
- Gifford, D. J. 1991. The protozoan-metazoan trophic link in pelagic ecosystems. *Journal of Protozoology*, 38: 81-86.
- Guisande, C., Sanchez, J., Maneiro, I. y Miranda, A. 1996. Trade-off between offspring number and offspring size in the marine copepod *Euterpina acutifrons* at different food concentrations. *Marine Ecology Progress Series*, 143: 37-44.

- Guisande C. y Harris, R. 1995. Effect of total organic content of eggs on hatching success and naupliar survival in the copepod *Calanus helgolandicus*. *Limnology and Oceanography*, 40: 476-482.
- Halsband, C. y Hirche, H. J. 2001. Reproductive cycles of dominant calanoid copepods in the North Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 209: 219-229.
- Heinänen, A., Kononen, K., Kousa, H., Kuparinen, J. y Mäkelä, K. 1995. Bacterioplankton growth associated with physical fronts during a cyanobacterial bloom. *Marine Ecology Progress Series*, 116: 233-245.
- Herzing, A. 1983. The ecological significance of the relationship between temperature and duration of embryonic development in planktonic freshwater copepods. *Hydrobiologia*, 100: 65-91.
- Hirche, H.-J. 1992. Egg production of *Eurytemora affinis*: Effects of k-strategy. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 35: 395-407.
- Ianora, A., Miralto, A., Buttino, I. y Romano, G. 1999. First evidence of some dinoflagellates reducing male copepod fertilization capacity. *Limnology and Oceanography*, 44: 147-153.
- Ianora, A., Poulett, S. A. y Miralto, A. 2003. The effects of diatoms on copepod reproduction: a review. *Phycologia*, 42: 351-363.
- Jamieson, C. y Burns, C. 1988. The effects of the temperature and food on the copepodite development, growth and reproduction in three species of *Boeckella* (Copepoda; Calanoida). *Hydrobiologia*, 164: 235-257.
- Jimenez-Melero, R., Santer, B. y Guerrero, F. 2005. Embryonic and naupliar development of *Eudiaptomus gracilis* and *Eudiaptomus graciloides* at different temperatures: comments on individual variability. *Journal of Plankton Research*, 27: 1175-1187.
- Kankaanpää, H. T., Sipilä, V. O., Kuparinen, J. S., Ott, J. L. y Carmichael, W. W. 2001. Nodularin analyses and toxicity of *Nodularia spumigena* (Nostocales: Cyanobacteria) waterbloom in the western Gulf of Finland, Baltic sea, in August 1999. *Phycology*, 40: 268-274.
- Kjørboe, T. Y Sabatini, M. 1995. Scaling of fecundity, growth and development in marine planktonic copepods. *Marine Ecology Progress Series*, 120: 285-298.

- Klein-Breteler, W. C. M., Schogt, N., Baas, M., Schouten, S. y Kraay, G. W. 1999. Trophic upgrading of food quality by protozoan enhancing copepod growth: role of essential lipids. *Marine Ecology*, 135: 191-198.
- Kleppel, G. S. 1993. On the diet of calanoid copepods. *Marine Ecology Progress Series*, 99: 183-195.
- Kleppel, G. S., Burkart, C. A. y Houchin, L. 1998. Nutrition and the regulation of egg production in the calanoid copepod *Acartia tonsa*. *Limnology and Oceanography*, 43: 1000-1007.
- Koski, M., Schmidt, K., Engström-Öst, J., Viitasalo, M., Jónasdóttir, S., Repka, S. y Sivonen, K. 2002. Calanoid copepods feed and produce eggs in the presence of toxic cyanobacteria *Nodulatia spumigena*. *Limnology and Oceanography*, 47: 878-885.
- Koski, M., Engström, J. y Viitasalo, M. 1999. Reproduction and survival of the calanoid copepod *Eurytemora affinis* fed with toxic and non-toxic cyanobacteria. *Marine Ecology Progress Series*, 186: 187-197.
- Kosobokova, K. N., Hirche, H.-J. y Hopcroft, R. R. 2007. Reproductive biology of deep-water calanoid copepods from the Arctic Ocean. *Marine Biology*, 151: 919-934.
- Kozlowsky-Suzuki, B., Karjalainen, M., Lehtiniemi, M., Engström-Öst, J., Koski, M. y Carlsson, P. 2003. Feeding, reproduction and toxin accumulation by the copepods *Acartia bifilosa* and *Eurytemora affinis* in the presence of the toxic cyanobacterium *Nodularia spumigena*. *Marine Ecology Progress Series*, 249: 237-249.
- Lee, H.- W., Ban, S., Ikeda, T. y Matsuishi, T. 2003. Effect of temperature on development, growth and reproduction in the marine copepod *Pseudocalanus newmani* at satiating food condition. *Journal of Plankton Research*, 25: 261-271.
- Lewis, W. M. Jr. 1973. The thermal regime of lake Lanao (Philippines) and its theoretical implications for tropical lakes. *Limnology and Oceanography*, 18: 200-217.
- Liang, D. y Uye, S. 1997. Seasonal reproductive biology of the egg-carrying calanoid copepod *Pseudodiaptomus marinus* in a eutrophic inlet of the Inland Sea of Japan. *Marine Biology*, 128: 409-414.
- Lugo A., Alcocer J., Sánchez M.R., Escobar E. & Macek M. (2000) Temporal and spatial variation of bacterioplankton abundance in a tropical, warm-monomictic, saline lake:

- Alchichica, Puebla, Mexico. Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie, 27: 2968-2971.
- Lugo, A., González, M. E., Sánchez, M. R. y Alcocer, J. 1999. Distribution of *Leptodiatomus novamexicanus* (Copepoda:Calanoidea) in a Mexican hyposaline lake. *Revista de Biología Tropical*, 17: 145-152.
- Macek, M., Alcocer, J., Lugo-Vázquez, A., Martínez-Pérez M. E., Peralta-Soriano, L. y Vilaclara-Fatjó, G. 2009. Long term picoplankton dynamics in a warm-monomictic, tropical high altitude lake. *Journal of Limnology*, 68: 183-192.
- Maly, E. J. 1983. Some further observations on diaptomid body size and clutch size relationship. *Limnology and Oceanography*, 28: 148-152.
- Maly, E. J. 1973. Density, size and clutch of two high altitude diaptomid copepods. *Limnology and Oceanography*, 18: 840-848.
- McLaren, I. A. 1965. Some relationship between temperature and egg size, body size, development rate and fecundity of the Copepod *Pseudocalanus*. *Limnology and Oceanography*, 10: 528-538.
- Michels, J. Vogt, J. y Gorb, S. - N. 2012. Tools of crushing diatoms - opal teeth in copepods feature a rubber - like bearing composed of resilin. *Scientific Reports*, 2 (465): 1-6.
- Miralto, A., Barone, G., Romano, G., Poulet, S. A., Ianora, A., Russo, G. L., Buttino, I, Mazarella, G., Laabir, M., Cabrini, M. y Giacobbe, M. G. 2003. The insidious effect of diatoms on copepod reproduction. *Nature*, 402: 173-176.
- Montiel-Martínez, A., Ciros-Pérez, J., Ortega-Mayagoitia, E. y Elías-Gutiérrez E. 2008. Morphological, ecological, reproductive and molecular evidence for *Leptodiatomus garciai* (Osorio-Tafall 1942) as a valid endemic species. *Journal of Plankton Research*, 30: 1079-1093.
- Müller-Navarra, D. C., Brett, M. T., Liston, A. M. y Goldman, C. R. 2000. A highly unsaturated fatty acid predicts carbon transfer between primary producer and consumers. *Nature*, 403: 74-77.
- Oliva, M.-G., Lugo, A., Alcocer, J., Peralta, L. y Oseguera, L.-A. 2009. Planktonic bloomforming *Nodularia* in the saline Lake Alchichica, Mexico. *Natural Resources and Environmental Issues*, 15: 121-126.

- Oliva, M-G, Lugo, A., Alcocer, J., Peralta, L. y Sánchez, M.-R. 2001. Phytoplankton dynamics in a deep, tropical, hyposaline lake. *Hydrobiologia*, 466: 299-306.
- Ortega - Mayagoitia, E.; Ciro - Pérez, J. y Sánchez - Martínez, M. 2011. A story of famine in the pelagic realm: temporal and spatial patterns of food limitation in rotifers from an oligotrophic tropical lake. *Journal of Plankton Research*, 33: 1574-1585.
- Ortega - Mayagoitia, E.; Armengol, X. y Rojo, C. 2000. Estructure and dynamics of zooplankton in a semi-arid wetland, The National Park Las Tablas de Daimiel (Spain). *Wetlandsm*, 20: 629-638.
- Osorio-Tafall, B. F. (1942) Un *Diaptomus* del México Central (Copepoda, Diaptomidae). *Revista Brasileira do Biologia*, 2: 147-154.
- Ozaki, K. e Ikeda, T. 1999. Vertical distribution, population structure and life cycle of the mesopelagic copepod *Paraeuchaeta elongata* off Cape Esan, southwestern Hokkaido, Japan. *Plankton Biology and Ecology*, 46: 48-53.
- Poulet, S. A., Wichard, T., Ledoux, J. B., Lebreton B., Marchetti J., Dancie C., Bonnet D., Cueff A., Morin P. y Pohnert G. 2006. Influence of diatoms on copepod reproduction. I. Field and laboratory observations related to *Calanus halgolandicus* egg production. *Marine Ecology*, 308: 129-142.
- Reid, J. W. y Williamson, C. E. 2010. Copepoda. En: Thorp, J. H. y Alan, P. C. Ecology and classification of North American freshwater invertebrates. Academic Press, third edition. pp. 829 - 899.
- Renz, J. y Hirche, H.-J. 2006. Life cycle and dynamics of *Pseudocalanus elongates* Boek (Copepoda, Calanoida) in the southern North Sea. En: Renz, J. Life cycle and population dynamis of the calanoid copepod *Pseudocalanus* spp. in the Baltic Sea and North Sea. Tesis de Doctorado, Universidad de Bremen, Alemania. 134 pp.
- Renz, J. y Hirche, H.-J. 2006. Life cycle of *Pseudocalanus acuspes* Giesbrecht (Copepoda, Calanoida) in the Central Baltic Sea: I. Seasonal and spatial distribution. *Marine Biology*, 148: 567-580.
- Renz, J., Peters, J. y Hirche, H.-J. 2007. Life cycle of *Pseudocalanus acuspes* Giesbrecht (Copepoda, Calanoida) in the Central Baltic Sea: II. Reproduction, growth and secondary production. *Marine Biology*, 151: 515-527.

- Renz, J., Menhedoth, D. y Hirche, H.-J. 2008. Reproduction, growth and secondary production of *Pseudocalanus elongatus* Boek (Copepoda, Calanoida) in the southern North Sea. *Journal of Plankton Research*, 30: 511-528.
- Rietzler, A. C., Matsumura-Tundisi, T. y Tundisi, J. G. 2002. Life cycle, feeding and adaptative strategy implications on the co-occurrence of the *Argyrodiaptomus furcatus* y *Notodiaptomus iheringi* in Lobo-broa reservoir (SP, Brazil). *Brazilian Journal of Biology*, 62: 93-105.
- Rojas-Bustamante, M. L., Navarrete-Salgado, N. A., Contreras-Rivero, G. y Elías-Fernández, G. 2005. Biomasa y aspectos reproductivos de *Mastigodiaptomus montezumae* del embalse La Goleta, Estado de México. *Revista de Zoología*, 16: 1-15.
- Rolff, C. 2002. Seasonal variation in $\delta^{13}\text{C}$ $\delta^{15}\text{N}$ of size-fractionated plankton at a coastal station in the northern Baltic proper. *Marine ecology progress series*, 203: 47-65.
- Rott, E. 1981. Some results from phytoplankton counting intercalibrations. *Schweizerische Zeitschrift für Hydrologie*, 43: 34-62.
- Santella, L. y Ianora, A. 1990. Subitaneous and diapause eggs in Mediterranean populations of *Pontella mediterranea* (Copepoda: Calanoida) a morphology study. *Marine Biology*. 105: 83-90.
- Schmidt, K., Koski, M., Engström-Öst, J. y Atkinson, A. 2002. Development of Baltic sea zooplankton in the presence of a toxic cyanobacterium: a mesocosm approach. *Journal of Plankton Research*, 24: 979-992.
- Schmidt, K. y Jónasdóttir, S. H. 1997. Nutritional quality of two cyanobacteria: How rich is "poor" food? *Marine Ecology Progress Series*, 151: 1-10.
- Seebens, H., Straile, D., Hoegg, R., Stich, H.-B. y Einsle, U. 2007. Population dynamics of a freshwater calanoid copepod: Complex response to changes in trophic status and climate variability. *Limnology and Oceanography*, 52: 2364-2372.
- Smyly, W. J. P. 1968. Number of eggs and body-size in the freshwater copepod *Diaptomus gracilis* Sars in the English Lake District. *Oikos*, 19: 323-338.
- Stutzman, P. 1995. Food quality of gelatinous colonial chlorophytes to the freshwater zooplankton *Daphnia pulicaria* and *Diaptomus oregonensis*. *Freshwater Biology*, 34: 149-153.

- Sun, J. y Liu, D. 2003. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of Plankton Research*, 25: 1331-1346.
- Tang, K. W. y Taal, M. 2005. Trophic modifications of food quality by heterotrophic protists: species-specific effects on copepod egg production and egg hatching. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 318: 85-98.
- Tolomeyev, A. P. 2002. Phytoplankton diet of *Arctodiaptomus salinus* (Copepoda, calanoida) in lake Shira (Khakasia). *Aquatic Ecology*, 36: 229-234.
- Twombly, S., Clancy, N., y Burns, C. W. 1998. Life history consequences of food quality in the freshwater copepod *Boeckella triarticulata*. *Ecology*, 79: 1711-1724.
- Twombly, S. y Burns, C. W. 1996. Effects of food quality on individual growth and development in the freshwater copepod *Boeckella triarticulata*. *Journal of Plankton Research*, 18: 2179-2196.
- Uye, S.-I., Iwai, Y. y Kasahara, S. 1982. Reproductive biology of *Pseudodiaptomus marinus* (Copepoda:Calanoida) in the Inland sea of Japan. *Bulletin of Plankton Society of Japan*, 29: 25-35.
- Vanderploeg, H. A. y Paffenhöfer, G. - A. 1985. Modes of algal capture by the freshwater copepod *Diaptomus sicilis* and their relation to food-size selection. *Limnology. and Oceanography*, 30: 871-885.
- Vanderploeg, H. A., Paffenhöfer, G. - A. y Liebig, J. R. 1988. *Diaptomus* vs. net phytoplankton: effects of algal size and morphology on selectivity of a behaviorally flexible, omnivorous copepod. *Bulletin of Marine Science*, 43: 377-394.
- Veloza, A. J., Chu, F.-L. E. y Tang, K. W. 2006. Trophic modification of essential fatty acids by heterotrophic protists and its effects on the fatty acids composition of the copepod *Acartia tonsa*. *Marine Biology*, 148: 779-788.
- Vidal, 1980. Physioecology of zooplankton. II. Effects of phytoplankton concentration, temperature and body size on the development and molting rates of *Calanus pacificus* and *Pseudocalanus* sp. *Marine Biology*, 56: 135-146.
- Viitasalo, M., Koski, M., Pellikka, K., y Johansson, S. 1995. Seasonal and long-term variations in the body size of planktonic copepods in the northern Baltic sea. *Marine Biology*, 123: 241-250.

- Von Elert, E. y Stampfl, P. 2000. Food quality for *Eudiaptomus gracilis*: the importance of particular highly unsaturated fatty acids. *Freshwater Biology*, 45: 189-200.
- Warren, G. J., Evans, M. S., Jude, D. J. y Ayers, J. C. 1986. Seasonal variations in copepod size: effects of temperature, food abundance and vertebrate predation. *Journal of Plankton Research*, 8 (5): 841-853.
- Williamson, C. E. y Reid, J. W. 2001. Copepoda. En: Thorp, J. H. y Covich, A. P. (Eds.) *Ecology and classification of North American freshwater Invertebrates*. Academic press 915-953 pp.
- Wilson, M. S. y Yeatman, H. C. 1959. Free-living Copepoda. En Edmonson, W. T. (Ed.), *Freshwater Biology*. John Wiley and Sons, New York, pp. 735-868.