



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA



Eficacia diferencial entre la entrada en latencia vs. la reproducción continua de *Leptodiptomus cf. sicilis* (Copepoda: Calanoida) en ambientes hidrológicamente contrastantes

TESIS

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE:

BIÓLOGA

P R E S E N T A

ALEJANDRA FIGUEROA MAYA

DIRECTOR DE TESIS:

DR. JORGE CIROS PÉREZ

Los Reyes Iztacala, Tlalnepantla de Baz, Estado de México, 2015





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.

## Dedicatorias

Para las personas más importantes en mi vida, mis padres, Rocío y Antonio gracias a ustedes he logrado culminar esta gran etapa de mi vida, ya que con su amor, apoyo y paciencia han estado a mi lado siempre y que en gran parte lo que soy lo debo a ustedes; a mi hermana Jannette por todas las travesuras que compartimos desde niñas. Recuerden que la familia es como la música, algunas notas altas, otras bajas, pero siempre es una hermosa canción. Los amo familia.

A ti Héctor que has sido parte de este ciclo que hoy concluye; gracias por todas las experiencias y todos los momentos que hemos compartido.

Aquellas personas que han dejado una huella en mi vida; especialmente a Fabricio, Alejandro, Raúl, Juan Carlos, Luis, Guillermo, Víctor que han estado conmigo apoyándome. Gracias.

Y finalmente para mí...

## Agradecimientos

A la Universidad Nacional Autónoma de México que ha sido mi segundo hogar durante los años de mi formación académica, me ha permitido lograr sueños y vivir experiencias inolvidables.

A la Facultad de Estudios Superiores Iztacala y profesores por enseñarme que la Biología es una sorprendente profesión.

A mi tutor de tesis Dr. Jorge Ciros Pérez por el apoyo otorgado durante este tiempo y enseñarme que la ciencia siempre tiene una historia maravillosa que contar.

A mi comité sinodal:

Dr. Elías Piedra Ibarra mi profesor de Genética, Evolución y ahora mi revisor de tesis; también se convirtió en un amigo que me ha apoyado y aconsejado.

Dra. Elizabeth Ortega Mayagoitia gracias por su apoyo académico y personal.

Dr. Alfonso Lugo y Dra. Rosario por sus comentarios, consejos y pláticas tan amenas.

M. en C. Omar Alfredo por tu ayuda desde enseñarme a pescar copépodos hasta con la corrección de esta tesis.

A COMECYT, SEP, PAEA, DGECI por los apoyos económicos otorgados a lo largo de la licenciatura. Al proyecto PAPIIT-UNAM IN217513 por la beca de terminación de estudios y por el financiamiento para la realización de esta investigación.

# Índice

Resumen.....	1
Introducción.....	3
Hipótesis.....	7
Objetivo general.....	7
Objetivos particulares.....	7
Material y métodos.....	8
Área de estudio.....	8
Trabajo en campo .....	10
Establecimiento y mantenimiento de cultivos en laboratorio.....	10
Experimentos de laboratorio.....	11
Resultados.....	14
Discusión.....	26
Conclusiones.....	35
Literatura citada.....	36

## Resumen

A lo largo de su historia evolutiva los copépodos han desarrollado diferentes estrategias de historia de vida, las cuales incluyen mecanismos compensatorios y de diversificación de apuestas, como son la disminución de las actividades vitales para permanecer en estado de latencia mediante la producción de huevos de resistencia, la variación del esfuerzo reproductivo y la permanencia en la columna de agua manteniendo un metabolismo basal mínimo. La producción de huevos de resistencia tiene lugar cuando las condiciones ambientales son adversas para su supervivencia. Estas estructuras son depositadas en los sedimentos de los cuerpos de agua, logrando permanecer en latencia por años, conservando la capacidad potencial de salir del letargo, eclosionar y generar individuos metabólicamente y ecológicamente activos en la columna de agua. Debido a su estabilidad, es probable que en lagos profundos y permanentes esta estrategia sea menos redituable que en lagos someros y altamente variables.

El objetivo de este proyecto es analizar la eficacia de los organismos eclosionados de huevos subitáneos y de huevos de resistencia de los copépodos *Leptodiptomus* cf. *sicilis* provenientes de poblaciones que habitan lagos con regímenes hídricos contrastantes (lagos profundos-permanentes o someros-efímeros).

Se analizaron tres poblaciones de lagos de la Cuenca Oriental, México: dos profundos y permanentes (La Preciosa; SDT: 1.2 g L<sup>-1</sup> y Atexcac; SDT: 6.5 g L<sup>-1</sup>) y uno somero y efímero (El Carmen; SDT: 1.1-10 g L<sup>-1</sup>). Los organismos de huevos subitáneos se colectaron de campo, se mantuvieron en cultivos pre-experimentales y se aislaron hembras ovígeras para obtener los naulios experimentales. Los huevos de resistencia se aislaron de sedimentos colectados en campo. Para ambos tipos de organismos provenientes de huevo subitáneo y resistencia se evaluó el porcentaje y tiempo de eclosión, el número de huevos por hembra, la supervivencia y el desarrollo de los organismos (N1 a adulto) y la proporción de sexos de los organismos eclosionados.

Los resultados indican que el número de huevos por hembra; el porcentaje y tiempo de eclosión son particulares para cada población; hay diferencia significativa en el lago somero y efímero con mayor producción de huevos en comparación con los profundos y permanentes. En el porcentaje de eclosión en los lagos estables es mayor en huevos subitáneos, condición que se invierte en el lago somero; sin embargo el tiempo de eclosión de los huevos de resistencia es tardío en lagos estables y rápido en el lago variable.

En La Preciosa los huevos subitáneos tienen una baja supervivencia pero con un desarrollo más exitoso en comparación con los organismos provenientes de huevo de resistencia; en Atexcac ambos tipos de reproducción son exitosas y no presentan diferencias significativas. En El Carmen la historia de vida como la supervivencia y desarrollo se ven influenciados por el cambio en la salinidad; tienen valores mayores en huevos subitáneos, mientras que los huevos de resistencia tienen un mejor desempeño en condiciones de salinidad altas ( $9 \text{ g L}^{-1}$ ). Finalmente, la proporción de sexos no mostró diferencias significativas en cuanto al tipo de huevo del que eclosionaron los individuos, pero sí al comparar entre los lagos; los profundos presentaron una proporción mayor de algún sexo y el lago somero las proporciones son iguales.

En conclusión, las diferencias entre las tasas de eclosión y los patrones de desarrollo y maduración de los copépodos *L. cf. sicilis* que habitan los lagos de Oriental muestran diferencias interpoblacionales asociadas a la divergencia genética que existe entre ellas y que no se asocian directamente al régimen hídrico del lago de origen, lo que sugiere que las condiciones ambientales particulares de cada cuerpo de agua han seleccionado estrategias reproductivas alternativas para estos escenarios ecológicos y evolutivos divergentes.

## **Palabras clave;**

Huevos de resistencia, huevos subitáneos, apuestas múltiples, historia de vida.

# **Eficacia diferencial entre la entrada en latencia vs. la reproducción continua de *Leptodiptomus cf. sicilis* (Copepoda: Calanoida) en ambientes hidrológicamente contrastantes**

## **Introducción**

México es considerado uno de los cinco países megadiversos del planeta, debido a que en su territorio, que representa tan sólo el 1.5% de la superficie terrestre, habita el 12% de la diversidad biológica del mundo. Esta biodiversidad se debe a la combinación de varios factores, como su situación geográfica, topografía y la amplia variedad de climas, lo que favorece el desarrollo de cuerpos de agua epicontinentales que cubren una superficie estimada de 1.3 millones de hectáreas del territorio nacional (CONABIO, 2012). Las aguas epicontinentales incluyen aguas lénticas y lóxicas que abarcan una gran variedad de ecosistemas, por lo que constituyen un excelente hábitat para el desarrollo de las comunidades acuáticas como las bentónicas, nectónicas y planctónicas. En particular, el plancton está conformado por los organismos que viven suspendidos en la columna de agua y que no tienen la capacidad de contrarrestar las corrientes (Aguilar, 2003). La comunidad zooplanctónica está constituida esencialmente por pequeños invertebrados entre ellos algunos microcrustáceos (cladóceros y copépodos), que juegan un papel fundamental en las cadenas tróficas pelágicas, siendo el eslabón que transfiere materia y energía entre los productores primarios pertenecientes al fitoplancton y los consumidores secundarios, entre los que destacan otros invertebrados, peces y anfibios (Lampert y Sommer, 2007).

En México, la riqueza de los organismos que conforman el subphylum Crustacea se calcula en más de 3,000 especies; entre los crustáceos, la Subclase Copepoda, cuenta con alrededor de 600 especies registradas en el país, lo que corresponde a  $\approx 5\%$  del total mundial para este grupo (Cordero y Llorente-Bousquets, 2000). Estos organismos han mostrado una gran plasticidad evolutiva, adaptándose a diferentes ambientes y formas de vida, por lo que encontramos copépodos de vida libre, parásitos, en ambientes salobres, marinos y de agua dulce (Suárez-Morales *et al.*, 2000), siendo capaces de invadir y sobrevivir con éxito en todos los ambientes continentales (Reid, 2001).

Dentro de los ambientes continentales se encuentran tres grandes grupos de copépodos: Calanoida dominados por las familias Centropagidae, Diaptomidae y Temoridae; Cyclopoida donde destaca la familia Cyclopidae y Harpacticoida representado principalmente por Canthocamptidae, Parastenocarididae y Phyllognathopodidae (Reid y Williamson, 2010).

El ciclo de vida de los copépodos calanoides se desarrolla a partir de huevos conocidos como huevos subitáneos. Al ser fertilizados, estos huevos eclosionan en un tiempo de pocos días en etapa larval llamada naupliar. Hay seis etapas de nauplios (N1-N6), seguidas de seis etapas copepodito (C1-C6), siendo el último el estadio de adulto. La duración de la vida adulta es generalmente de uno a varios meses, dependiendo de la especie. Los machos se desarrollan sustancialmente más rápido que las hembras (Thorp y Covich, 2010). La duración y desarrollo de las distintas etapas de vida de la familia Diaptomidae, son determinadas en mayor o menor grado por factores ambientales (p. ej., temperatura, luz) y por algunas características del cuerpo de agua (p. ej., pH, oxígeno disuelto, salinidad), así como, por la presencia de depredadores y la disponibilidad de alimento (Elmore, 1983).

Los copépodos han desarrollado diferentes estrategias de historia de vida, las cuales incluyen procesos compensatorios (*trade-off*) o de diversificación de apuestas y mecanismos de variación en el éxito reproductivo (*bet-hedging*), como la disminución de las actividades vitales para permanecer en estado de latencia o dormancia (p. ej. quiescencia, oligopausa y/o diapausa), el almacenamiento de ésteres de cera, la producción de huevos de resistencia, la diferencia en el número de huevos, por mencionar algunos (Gagneten, 1999). Estos mecanismos tienen el objetivo de proteger y sostener a las poblaciones en diferentes condiciones ambientales adversas que suceden a través del tiempo; como son el cambio drástico de temperatura y/o salinidad, anoxia, (Nelson y Hairston, 1996; Bailey *et al.*, 2004), falta de recursos o presión de los depredadores (Brendonck y De Meester, 2003).

Bajo situaciones de estrés los organismos producen estructuras de resistencia que, en su mayoría, son depositadas en grandes cantidades en los sedimentos del fondo de los cuerpos de agua, donde pueden permanecer en latencia por años (Brendonck y De Meester, 2003).

Estos depósitos forman el denominado banco de estructuras de resistencia, las cuales conservan la capacidad potencial para salir del estado de latencia y pasar a ser metabólica y ecológicamente activas en la columna de agua, cuando las condiciones ambientales vuelven a ser favorables para el desarrollo de los organismos (Hairston y Fox, 2009).

Una de las características que presenta esta estrategia de producir huevos de resistencia se encuentra en el desarrollo embrionario, el cual se detiene en la etapa de blástula o gástrula y poseen una envoltura adicional parecida al corion de Anostraca, de variable grosor, algunas veces ornamentada con gránulos o espinas, lo que los hace muy resistentes a periodos largos de desecación (Dussart y Defaye, 2001). Bartholmé y colaboradores (2005) reportan que los huevos de resistencia tienen mayor porcentaje de conservación al no ser digeridos por los peces depredadores.

Debido a estas características, dichas estructuras pueden ser un medio muy eficiente de dispersión y colonización de nuevos ambientes a largas distancias, a través del viento o adheridos a la piel, plumas o tegumento de algunos vertebrados o insectos que migran de un cuerpo de agua a otro (Havel y Shurin, 2004). Por lo cual la eficacia de la producción de huevos de resistencia en ambientes disímiles probablemente será mayor que optar por la reproducción continua; un ejemplo de estos ambientes son los lagos someros y variables donde los organismos tienen estrategias como p. ej., plasticidad fenotípica, las diferentes variantes genéticas pueden persistir en los sistemas recién colonizados, que podrían representar nuevas condiciones ecológicas para los organismos, e inicialmente desempeñarse con eficacias biológicas subóptimas (Pligliucci, 2005)

Por el contrario en ambientes donde la dinámica es estable a través del tiempo (p. ej. lagos profundos y permanentes), la selección natural podría favorecer una disminución de la plasticidad fenotípica mediante la eliminación de ciertos genotipos, y por lo tanto promover un proceso de adaptación local; si la adaptación es fuerte a las condiciones particulares de un lago, potenciado por la ausencia de un banco de estructuras de resistencia que previene la salida de genotipos; es probable que en relativamente poco tiempo, el flujo genético entre

poblaciones quede limitado (De Meester *et al.*, 2002) y los organismos tengan la estrategia de reproducción continua.

Una situación de este tipo, en la que se cuenta con un conjunto de poblaciones cercanas y bajo distintas presiones ambientales, es la que ocurre con el copépodo calanoide de la familia Diaptomidae, *Leptodiaptomus cf. sicilis*, el cual ha sido registrado en cuerpos de agua dulce y salobres en una región geográfica pequeña en México, en particular en cuatro lagos de la Cuenca Oriental (Barrera-Moreno *et al.*, 2015). Estos lagos se caracterizan por ser de tipo endorreico, con distribución a manera de islas y cercanos entre sí (< 20 km), localizados en una zona geográfica relativamente pequeña. Tres de estos lagos son profundos, perenes y muy estables a lo largo del año en cuanto a su hidrodinámica (son monomícticos cálidos), por lo que, entre otras cosas, la salinidad es poco variable estacionalmente: La Preciosa, Atexcac y Quechulac; el cuarto lago es conocido como El Carmen, es somero, efímero y por lo tanto altamente variable, entre otras cosas en su salinidad (Barrera-Moreno, 2010).

Se han realizado distintos estudios en esta zona, entre los que destacan el realizado por Barrera-Moreno y colaboradores (2015) en el que se describe la diferenciación genética y morfológica, ecológica y ecofisiológica de las poblaciones de *L. cf. sicilis* en los lagos antes mencionados. Por su parte, Ayala (2008) describe la estructura y función del banco de huevos de resistencia de copépodos y rotíferos del lago Alchichica. Montiel-Martínez (2006), realizó un estudio en el cual comparó las poblaciones del género *Leptodiaptomus* provenientes de lagos con diferencia en su concentración salina evaluando la morfología, la tolerancia a la salinidad y la reproducción interpoblacional para dilucidar la existencia de especiación críptica.

Sin embargo, hasta el momento no existen estudios previos donde se compare la eficacia de las diferentes historias de vida (como el porcentaje de eclosión, tiempo de desarrollo, supervivencia y el porcentaje de organismos que llegan al estado adulto) de copépodos calanoides como *L. cf. sicilis*, que permita entender sus eficacia biológica a largo plazo en hábitats tan contrastantes, por lo que este estudio permitirá plantear un panorama sobre las posibles estrategias evolutivas influenciadas por el ambiente que siguen los organismos.

## Hipótesis

Dada la estabilidad ambiental de los lagos profundos y permanentes, los individuos de *L. cf. sicilis* que eclosionan de huevos de resistencia sobreviven y se desarrollan más lentamente (menor eficacia) que aquellos provenientes de huevos subitáneos. Por el contrario, en lagos someros y efimeros, con condiciones ambientales altamente variables, los organismos eclosionados de huevos de resistencia presentan mayor eficacia a aquellos eclosionados de huevos subitáneos.

## Objetivo general

- Analizar la eficacia de los organismos eclosionados de huevos subitáneos y de huevos de resistencia de los copépodos *Leptodiptomus cf. sicilis* provenientes de poblaciones que habitan lagos con regímenes hídricos contrastantes (lagos profundos y permanentes o someros y efimeros).

## Objetivos particulares

- Analizar en condiciones de laboratorio la eficacia (p. ej., tasas y tiempo de eclosión, desarrollo, supervivencia, tiempo de maduración, etc.) de los organismos eclosionados a partir de huevos subitáneos y de huevos de resistencia del copépodo *L. cf. sicilis* provenientes de dos lagos profundos y permanentes –La Preciosa y Atexcac– en la salinidad óptima (promedio) de sus lagos de origen.
- Analizar la eficacia de los copépodos eclosionados de huevo subitáneo y de resistencia provenientes de un lago somero y efimero –El Carmen– en cuatro salinidades experimentales representativas del gradiente por el que atraviesa este cuerpo de agua a lo largo del ciclo anual.
- Comparar la eficacia de los organismos eclosionados de huevos subitáneos y de resistencia para evaluar la selección de estrategia reproductiva e historias de vida en función de la divergencia de hábitat (lagos profundos y permanentes o someros y efimeros).

# Materiales y métodos

## Área de estudio

La Cuenca Oriental es una cuenca hidrológica endorreica que se localiza en la parte centro-este de México, dentro de la Faja Volcánica Transmexicana, entre los estados de Puebla, Tlaxcala y Veracruz, entre las coordenadas  $18^{\circ} 48' - 19^{\circ} 43' \text{ N}$  y  $97^{\circ} 09' - 98^{\circ} 03' \text{ W}$  (Fig. 1) (Escalante *et al.*, 2007), a una altitud promedio de 2,300 m s. n. m. y abarcando una superficie de 5,250 km<sup>2</sup> aproximadamente (Alcocer *et al.*, 1993).

Se infiere que durante el Pleistoceno, parte de su área estaba cubierta por un gran lago que actualmente se encuentra reducido a algunos cuerpos de agua que se llenan durante la época de lluvias pero que permanecen secos la mayor parte del año como es el caso de El Carmen (también conocido como Totolcingo) que tiene una salinidad variable que va desde 1.1-10 g L<sup>-1</sup> con una profundidad de hasta 1.5 m (Arredondo, 1995 en Barrera-Moreno, 2010).

Por otro lado, en la zona se encuentra varios lagos de tipo *maar* originados en conos de explosión volcánica que datan del Pleistoceno tardío (Carrasco-Núñez *et al.*, 2007). Las características de estos lagos varían desde agua dulce hasta salobres, aunque todos ellos son alcalinos, con alta concentración de cloruros, bicarbonatos de sodio y magnesio, y con una elevada conductividad eléctrica (Davies *et al.*, 2002). Ejemplos de estos son La Preciosa (también conocido como Las Minas), un lago dulceacuícola (SDT =  $1.2 \pm 0.09 \text{ g L}^{-1}$ ) con una  $Z_{\text{máx}} = 45 \text{ m}$  y el segundo más grande en cuanto área y volumen; y el lago salino Atexcac (SDT =  $6.5 \pm 0.29 \text{ g L}^{-1}$ ) con una  $Z_{\text{máx}} = 39 \text{ m}$  (Armienta *et al.*, 2008).

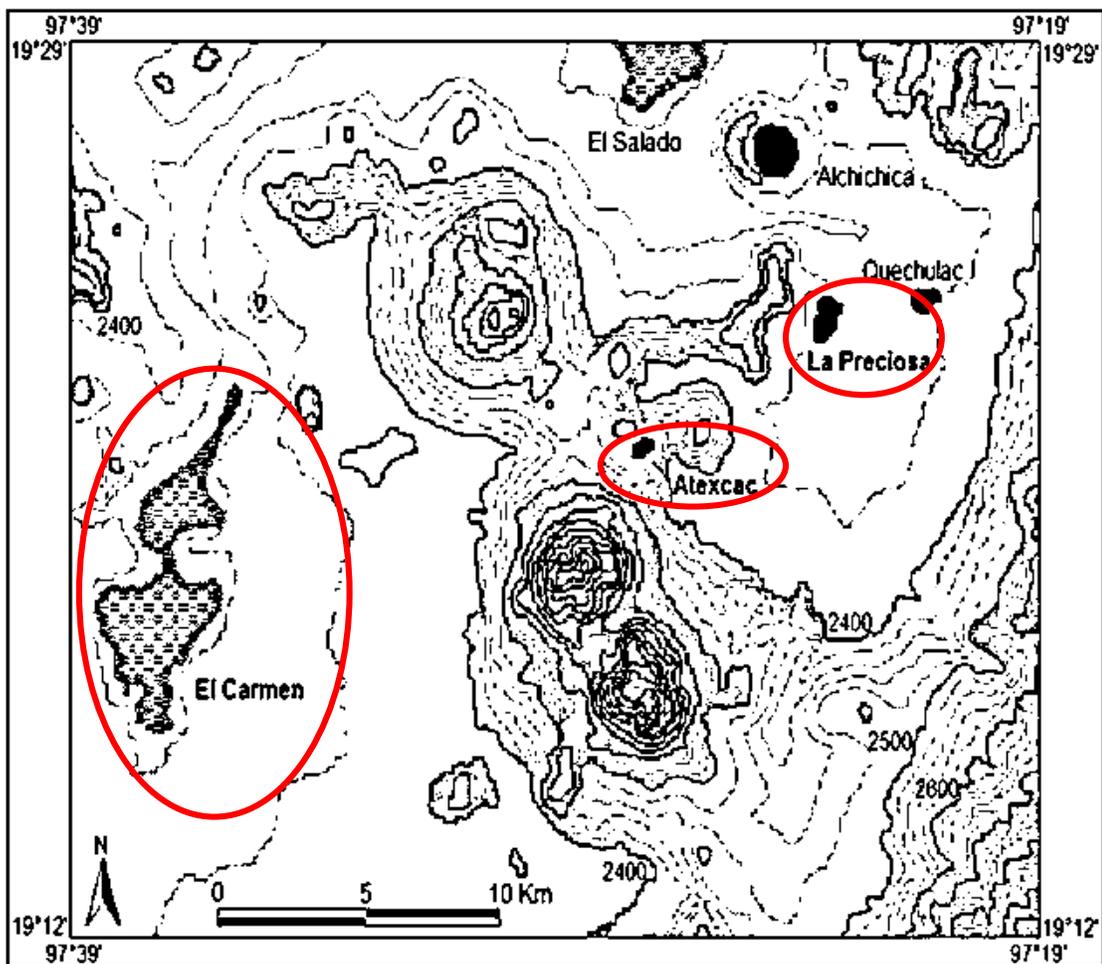


Figura 1. Localización de los lagos estudiados en la Cuenca Oriental, México (modificado de Barrera-Moreno, 2010).

### **Trabajo en campo**

Para colectar los huevos subitáneos se tomaron muestras vivas de zooplancton mediante arrastres verticales con una red de apertura de poro de 80 µm en los lagos Atexcac (19° 20' N y 97° 27' O) y La Preciosa (19° 22' N y 97° 23' O). En el lago somero El Carmen (19° 15' – 19° 20' N y 97° 35' - 97° 38'O), vertiéndose agua con una cubeta en la red de zooplancton. En cada uno de los lagos se midieron temperatura, oxígeno disuelto, pH, salinidad con un perfilador Hydrolab, modelo DS5/SVR5.

Para obtener los huevos de resistencia se colectaron muestras de sedimentos recientes (los 3 cm más superficiales) de la zona profunda de los 2 lagos permanentes (Atexcac y La Preciosa) con una draga tipo Eckman (0.0625 m<sup>2</sup> de área); al obtener el sedimento se sacó la mayor cantidad del agua posible mediante una manguera conectada a una jeringa (Alcántara-Rodríguez *et al.*, 2012). En El Carmen se tomaron directamente los sedimentos en época de secas (el lago estaba seco y los sedimentos estaban expuestos al aire) de la parte superficial del sedimento (3 cm aproximadamente). Posteriormente el sedimento fue colocado dentro de bolsas y preservado a una temperatura fría dentro de una hielera para evitar la degradación de las estructuras de resistencia producidas por el zooplancton y los posibles estímulos (principalmente el aumento de la temperatura y presencia de luz) ambientales que permitan la eclosión prematura durante su traslado. Las muestras de sedimentos fueron transportadas al laboratorio, donde se preservaron en oscuridad total y refrigeración a 4 °C, hasta que fueron utilizados.

### **Establecimiento y mantenimiento de cultivos en laboratorio de *L. cf. sicilis***

A partir de las muestras de zooplancton se aislaron aleatoriamente organismos de los diferentes estadios de copepoditos y adultos de la especie *L. cf. sicilis*, para iniciar los cultivos en el laboratorio, con el fin de realizar con ellos los experimentos de eficacia de los huevos subitáneos. Los copépodos se colocaron en recipientes de vidrio de 4 L, con medio EPA (Andersen, 2005), adicionado con sal marina comercial (Seachem® Reefsalt) hasta alcanzar la salinidad en la que se encontraba cada cuerpo de agua durante la colecta. La salinidad de los cultivos de lagos profundos y permanentes correspondió a la misma que los tratamientos

experimentales (La Preciosa a  $1.2 \text{ g L}^{-1}$ , Atexcac a  $6.5 \text{ g L}^{-1}$ ; en el caso El Carmen  $1.2 \text{ g L}^{-1}$  fue la salinidad del cultivo pre-experimental).

Para el mantenimiento general y alimentación de los cultivos de copépodos se utilizaron microalgas procedentes de la colección del Proyecto de Limnología Tropical de la FES Iztacala, UNAM: las algas verdes *Tetraselmis suecica* y *Pseudokirchneriella subcapitata*; estas microalgas se eligieron debido a que se encuentran en el intervalo de tamaño de partículas de las cuales se alimentan los diferentes estadios de copépodos en condiciones naturales. Con el fin de que las algas tuvieran una calidad constante, se establecieron cultivos semicontinuos que consistían en un recambio de las microalgas cada tercer día (Boraas, 1993); para *T. suecica* el medio de cultivo se preparó con sales marinas comerciales (Seachem® Reefsalt) a  $10 \text{ g L}^{-1}$ , para *P. subcapitata* se mantuvo en medio EPA; en ambos casos los medios se prepararon utilizando agua electrodesionizada (sistema Millipore© Elix-5) y esterilizada en autoclave y fueron fertilizados con medio f/2 (Andersen, 2005).

Para estandarizar la cantidad de alimento adicionada, se realizaron conteos en una cámara de Neubauer cada 48 h para obtener una concentración entre 3000 (*T. suecica*) y 4000 (*P. subcapitata*) cel./mL respectivamente, se realizó una mezcla de las dos algas y se agregó al medio nuevo; lo que corresponde a una cantidad suficiente para evitar la limitación de recursos en otras especies de copépodos calanoides (Montiel-Martínez *et al.*, 2015).

Los cultivos se mantuvieron al menos 20 días en aclimatación bajo condiciones de temperatura ( $18^{\circ}\text{C} \pm 1^{\circ}\text{C}$ ; similares a las naturales), aireación y fotoperiodo constantes 12 h luz/12 h oscuridad (Montiel-Martínez *et al.*, 2008)

### **Experimentos de laboratorio**

Se analizó la tasa de eclosión de los dos tipos de huevo, así como la supervivencia y desarrollo de los organismos eclosionados en las salinidades promedio correspondientes al lago de origen de cada población: en La Preciosa a  $1.2 \text{ g L}^{-1}$ , Atexcac a  $6.5 \text{ g L}^{-1}$  y, para el caso de El Carmen, se utilizaron 4 diferentes salinidades ( $1.2, 3.8, 6.5$  y  $9 \text{ g L}^{-1}$ ) que incluyen al gradiente de salinidad por el que atraviesa naturalmente este lago a lo largo de un ciclo anual.

Los organismos de El Carmen fueron aclimatados a la salinidad del tratamiento correspondiente modificándola gradualmente ( $0.5 \text{ g L}^{-1}$  cada 12 h).

Como alimento se agregaron las microalgas *T. suecica* y *P. subcapitata* como se describió previamente. Los organismos permanecieron bajo condiciones controladas de laboratorio mencionadas anteriormente y agitación continua en dos sentidos a 60 rpm sobre un agitador orbital Thermolyne Bigger Bill Digital, para evitar que las microalgas se depositaran en el fondo.

*Organismos eclosionados de huevos subitáneos:* Se aislaron aleatoriamente hembras ovígeras de los cultivos pre-experimentales de cada población analizada, se contabilizaron los huevos y se colocaron individualmente en placas de poliestireno de 6 pocillos con 8 mL de medio de cultivo; las hembras se mantuvieron hasta que eclosionaran los nauplios o se les desprendieran los huevos. Las larvas nauplio eclosionadas se aislaron y fueron sometidos al tratamiento experimental correspondiente.

*Organismos eclosionados de huevos de resistencia:* A partir del sedimento colectado, se aislaron 80 huevos de resistencia de cada población mediante el método de diferencias de densidad (Gómez y Carvalho, 2000). De cada lago se colocaron 10 g de sedimento en tubos de centrifuga de 50 mL de capacidad, fueron aforados a 40 mL con una solución de sacarosa al 60%; se homogenizó la mezcla y posteriormente se centrifugaron a 10,000 rpm durante un periodo de 10 min. El sobrenadante de los tubos fue filtrado a través de una malla de  $20 \mu\text{m}$  y éste se observó al microscopio para aislar los huevos de resistencia de *L. cf. sicilis* que fueron identificados con base a su morfología (Alcántara-Rodríguez, 2010).

Cada tratamiento se realizó con un total de 40-50 larvas nauplio obtenidos aleatoriamente de los huevos eclosionados. Se realizó un monitoreo diario observando en un microscopio estereoscópico Leica modelo MZ9.5 hasta que alcanzaron su estadio adulto, evaluando el porcentaje y tiempo de eclosión, etapas de desarrollo, supervivencia, porcentaje de organismos que llegan a adulto, proporción de sexos y número de huevos subitáneos

producidos por hembra; realizando un recambio de medio y unidades experimentales cada 48 horas.

Con los resultados obtenidos se realizaron los análisis estadísticos correspondientes con el programa informático IBM SPSS Statistics versión 19 (IBM SPSS Inc., 2010). Para la supervivencia se utilizó la herramienta no paramétrica de Kaplan-Meier con pruebas *post-hoc* pareadas de Log-Rank cuando las diferencias fueron significativas (Dytham, 2011). Para determinar diferencias significativas en el número de huevos subitáneos por hembra, tiempo de eclosión de los huevos de resistencia, se realizaron los estadísticos no paramétricos de Kruskal-Wallis con pruebas post hoc de U de Mann-Whitney (Dytham, 2011).

Para evaluar las diferencias en el tiempo de desarrollo de las etapas de vida de los organismos se utilizaron Modelos Lineales Generalizados (GLM) (Zuur *et al.*, 2009) con una distribución de Poisson y una función logit con el programa estadístico R 3.1.2 (R Core Team, 2015) considerando como factores la condición experimental (población/salinidad; seis combinaciones en total; p.ej., La Preciosa-1.2 g L<sup>-1</sup>, Atexcac- 6.5 g L<sup>-1</sup>, El Carmen-1.2 g L<sup>-1</sup>, El Carmen-3.8 g L<sup>-1</sup> El Carmen-6.5 g L<sup>-1</sup> y El Carmen-9 g L<sup>-1</sup>) y el tipo de huevo de procedencia (subitáneo vs. resistencia).

Para calcular el porcentaje de eclosión, se contó el número inicial de huevos y el número final de nauplios (Hernández, 2014):

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

Donde:

$N$  = número total de huevos eclosionados

y  $H$  = número inicial total de huevos portados por todas las hembras observadas.

## Resultados

El número de huevos subitáneos por puesta producidos por hembra en cada población se muestra en la Fig. 2. Se observa que, los copépodos de El Carmen son aquellos que tienen el número más alto de las tres poblaciones (test Mann-Whitney U;  $P < 0.05$ ). En cuanto a los lagos profundos, los copépodos de La Preciosa tuvieron una producción de huevos significativamente mayor a la registrada en Atexcac, reflejada en un valor que duplicó el número de huevos contabilizados en este último lago.

Por otro lado se puede mencionar que el número de huevos producidos por las hembras del lago El Carmen fue influenciado de manera significativa (test Mann-Whitney U;  $P < 0.05$ ) por el cambio experimental de la salinidad, siendo las condiciones intermedias las que inducen una mayor producción de huevos. Por otro lado, podemos observar que al someterse a la misma salinidad que la población de La Preciosa ( $1.2 \text{ g L}^{-1}$ ), la cantidad de huevos producidos es similar a este lago.

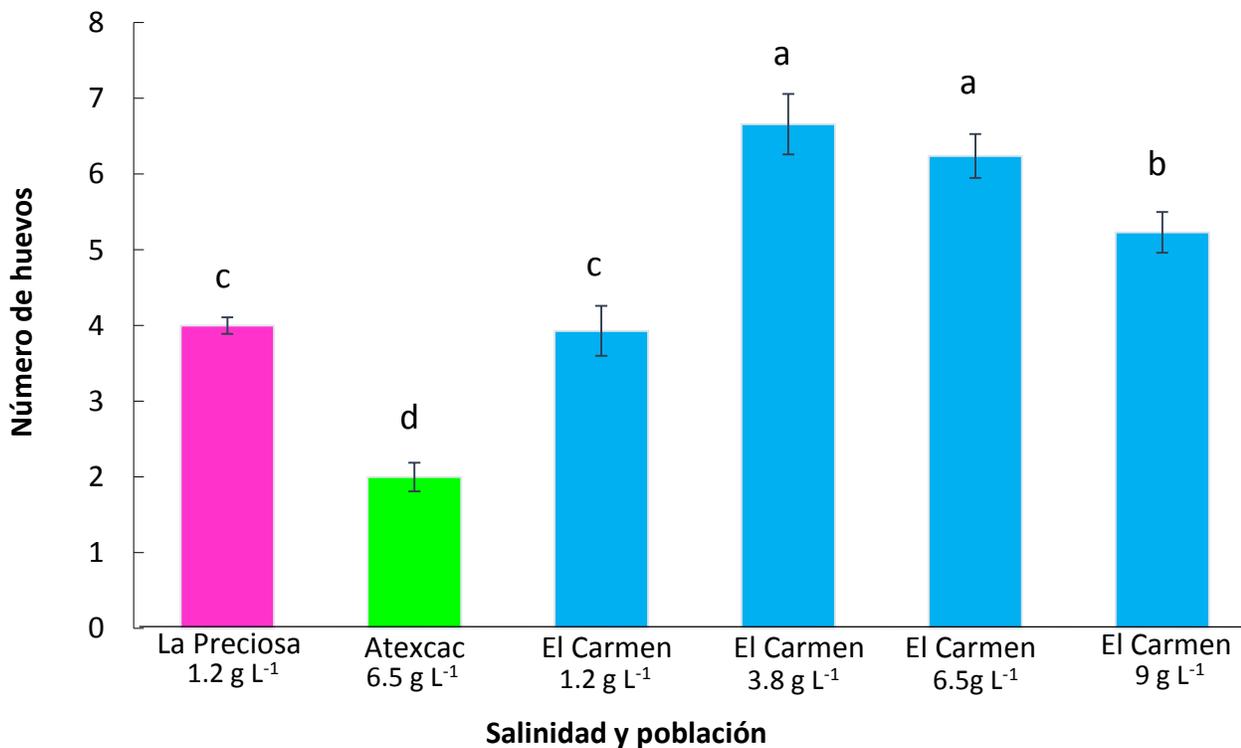


Figura 2. Número de huevos subitáneos (tamaño de la puesta) producidos por hembra. Se muestran las medias  $\pm$  error estándar de cada población. Letras iguales sobre las barras indican que no hay diferencias significativas entre las poblaciones según la prueba post hoc de Mann-Whitney U ( $P > 0.05$ ).

Comparando el porcentaje de eclosión (Fig. 3) entre huevos de resistencia y huevos subitáneos, se observa que cada población se comporta de manera diferente, aunque en los dos lagos profundos y permanentes este porcentaje fue más alto, varió entre 80-95%, mientras que en los huevos de resistencia se determinaron valores del 52-67%.

Estos valores tienen un patrón inverso en el lago efímero y somero, donde los huevos que presentan porcentajes de eclosión más altos son los de resistencia (64-75%), mientras que en los subitáneos la eclosión va desde el 25-50% de éxito. Además, estos valores se ven influenciados con respecto a la salinidad, ya que en huevos de resistencia se observa un porcentaje de eclosión mayor en salinidades bajas (1.2 y 3.8 gL<sup>-1</sup>) y menor en salinidades altas (6.5 y 9 gL<sup>-1</sup>). En huevos de tipo subitáneo la salinidad más baja (1.2 gL<sup>-1</sup>) presenta el porcentaje de eclosión más alto; siguiendo 3.8 gL<sup>-1</sup> con el valor registrado más bajo (25%) y en salinidades altas valores del 41-43%.

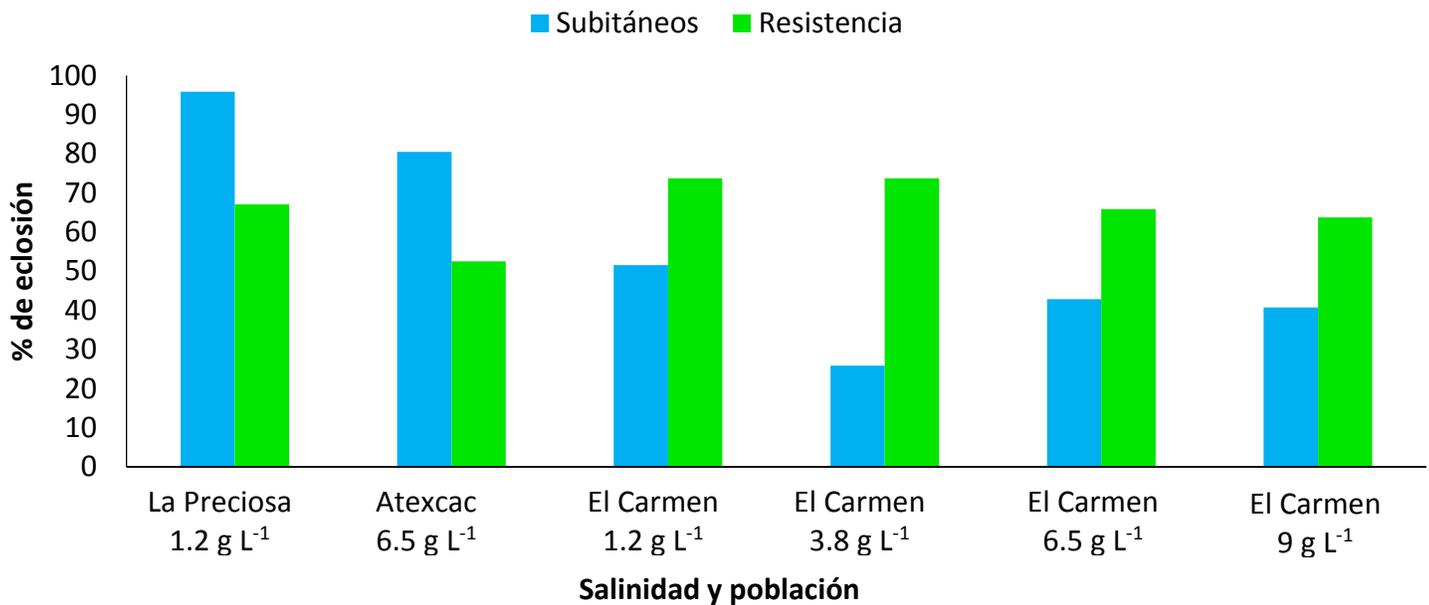


Figura 3. Porcentaje de eclosión en las salinidades experimentales de los dos tipos de huevo en las distintas poblaciones de copépodos calanoides *L. cf. sicilis* en la Cuenca Oriental, México.

En el tiempo de eclosión de los huevos de resistencia de cada población (Fig. 4) se observó que estos eclosionan después de iniciado el estímulo en tiempos diferentes (test de Kruskal-Wallis;  $P < 0.05$ ), siendo los provenientes de lagos profundos y permanentes los que presentan una eclosión más tardía (La Preciosa  $4.9 \pm 0.03$  días y Atexcac  $7.7 \pm 0.35$  días). En el Carmen, se presenta el tiempo de eclosión de los huevos más corto ( $\leq 4$  días), presentando diferencias entre las salinidades ( $P < 0.05$ ), aunque no tienen un patrón claro entre tratamientos.

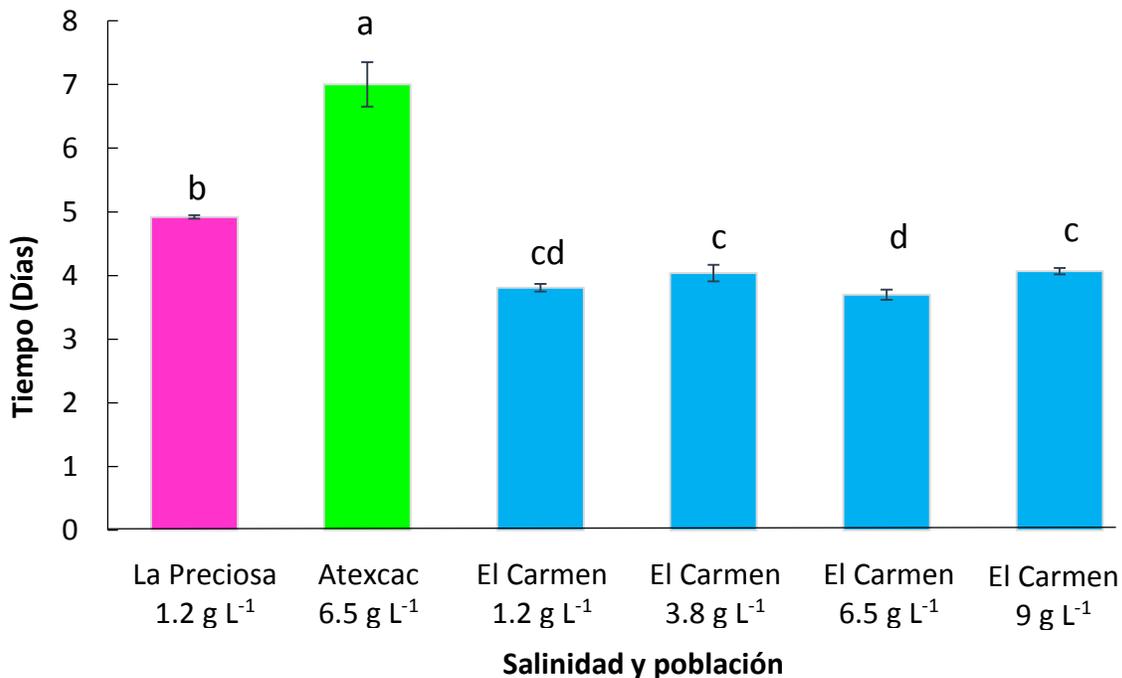


Figura 4. Tiempo de eclosión de los huevos de resistencia. Se muestran las medias  $\pm$  error estándar de cada población/salinidad. Letras iguales sobre las barras indican que no hay diferencias significativas entre las poblaciones según una prueba post hoc Mann-Whitney U ( $P > 0.05$ ).

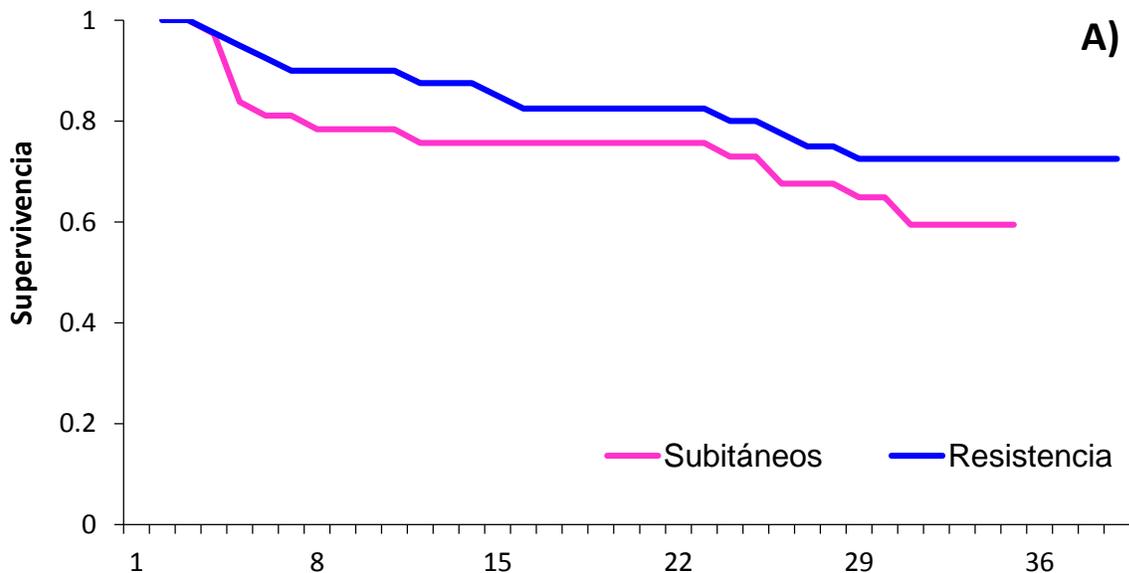
El patrón de supervivencia de los organismos del lago Atexcac eclosionados a partir de ambos tipos de huevos con una salinidad de  $6.5 \text{ g L}^{-1}$  (Fig. 5A) no presentaron diferencias significativas (test Kaplan-Meier;  $P > 0.05$ ).

En el caso de la población de La Preciosa (Fig. 5B), los organismos eclosionados y crecidos bajo sus condiciones naturales de salinidad ( $1.2 \text{ g L}^{-1}$ ) provenientes de huevos subitáneos tuvieron una supervivencia significativamente mayor a aquellos provenientes de los huevos

de resistencia (test Kaplan-Meier;  $P < 0.05$ ), de los cuales no se observaron individuos que se desarrollaran desde nauplio hasta adulto. No obstante, el éxito de los huevos subitáneos para alcanzar la edad adulta también fue bajo.

En cuanto a la supervivencia de la población de El Carmen, ninguno de los organismos eclosionados de los dos tipos de huevos fue exitoso bajo la salinidad de  $1.2 \text{ g L}^{-1}$  (Fig 6). Todos los organismos murieron sin alcanzar la edad adulta. De los organismos eclosionados de huevos subitáneos en la salinidad más baja ( $1.2 \text{ g L}^{-1}$ ) sobrevivieron significativamente menos (test Log-Rank  $P < 0.05$ ) que a las demás salinidades. Por otro lado, la dinámica de la supervivencia entre los organismos eclosionados de huevos subitáneos a salinidades de entre  $3.8 \text{ g L}^{-1}$  y hasta  $9 \text{ g L}^{-1}$  no fueron significativamente diferentes (test Kaplan-Meier;  $P > 0.05$ ).

Los organismos eclosionados de huevos de resistencia bajo la salinidad de  $1.2$  y  $3.8 \text{ g L}^{-1}$  tuvieron una supervivencia significativamente más baja que aquellos eclosionados en la salinidad de  $9 \text{ g L}^{-1}$  (test Log-Rank;  $P < 0.05$ ). En la salinidad más alta ( $9 \text{ g L}^{-1}$ ) la supervivencia de los organismos eclosionados de ambos tipos de huevo no presentaron diferencias significativas (test Kaplan-Meier;  $P > 0.05$ ).



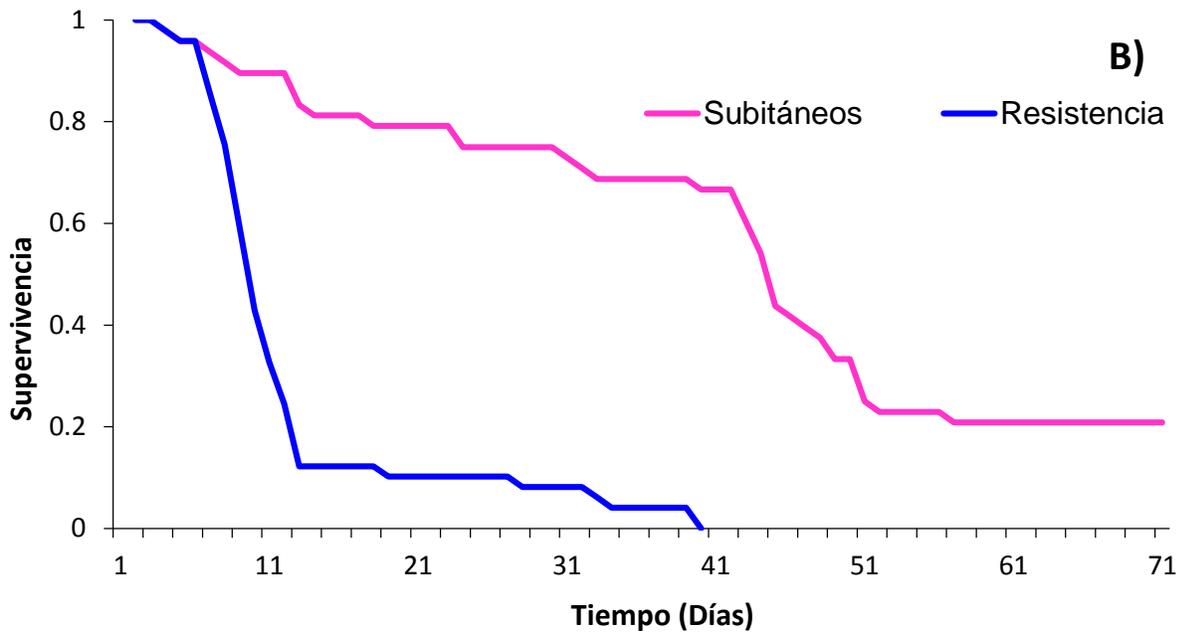


Figura 5. Supervivencia de los copépodos *L. cf. sicilis* eclosionados de ambos tipos de huevos (resistencia y subitáneos) en el lago A) Atexcac ( $6.5 \text{ g L}^{-1}$ ) B) La Preciosa ( $1.2 \text{ g L}^{-1}$ )

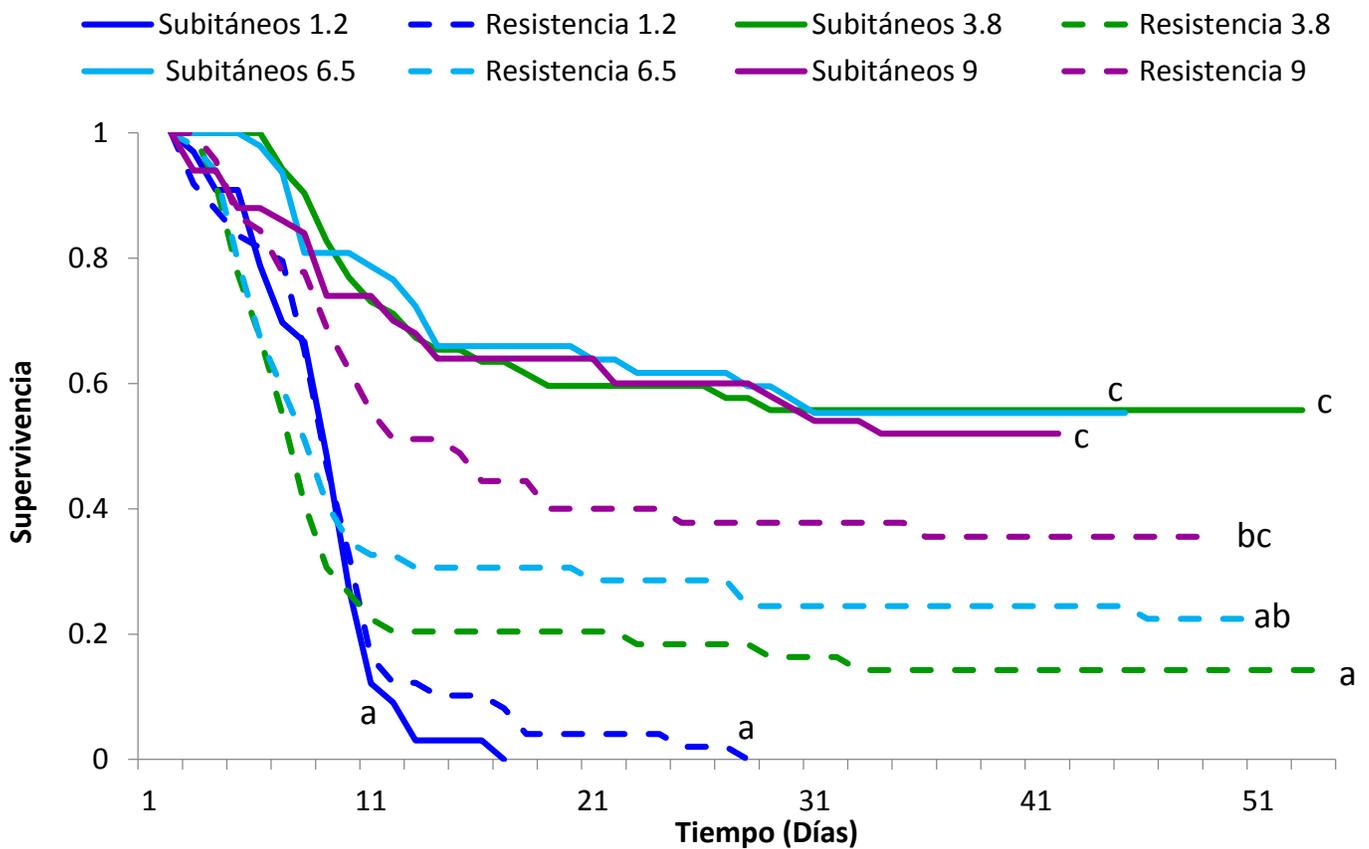


Figura 6. Supervivencia de los copépodos *L. cf. sicilis* eclosionados de ambos tipos de huevos (resistencia y subitáneos) provenientes del lago El Carmen y cultivados a diferentes salinidades ( $1.2$ ,  $3.8$ ,  $6.5$  y  $9 \text{ g L}^{-1}$ ). Letras iguales sobre las líneas indican que no hay diferencias significativas entre los tratamientos según la prueba post hoc de Log-Rank ( $P > 0.05$ ).

Al analizar el desarrollo del copépodo *L. cf. sicilis* (Fig. 7), los resultados muestran que el tiempo para completar la etapa larval (N1-N6; Fig. 7A) es diferente dependiendo del tipo de huevo del cual provienen los organismos, más corto en los copépodos eclosionados de huevos subitáneos (test GLM;  $P < 0.05$ ). Además, existen diferencias entre los lagos, profundos-permanentes y las diversas condiciones de salinidad del lago somero-efímero (test GLM;  $P < 0.05$ ). Los copépodos del lago Atexcac provenientes tanto de huevos subitáneos como de resistencia tienen baja mortandad (Fig. 5A) y son capaces de reclutarse a la columna de agua con éxito, presentan el desarrollo larval más rápido, demorando en promedio sólo  $11 \pm 0.28$  días (Fig. 9). Mientras que en La Preciosa el desarrollo de las larvas fue el más lento ( $19.13 \pm 0.48$  días). En ninguna de las poblaciones no se observa diferencia entre el tiempo que tarda el desarrollo larval de los organismos provenientes de los dos tipos de huevo.

En el lago El Carmen a una salinidad baja ( $1.2 \text{ g L}^{-1}$ ) se observa que todos los organismos mueren sin completar el estadio larval (Fig. 7); sin embargo, los individuos crecidos entre  $3.8\text{-}9 \text{ g L}^{-1}$  si completaron el desarrollo larval y en huevos subitáneos tuvieron un tiempo de desarrollo intermedio ( $16.8 \pm 0.47$  días) y significativamente más rápido en comparación con los nauplios que provenían de huevos de resistencia, los cuales tardaron en promedio  $19.1 \pm 0.74$  días (Fig. 7A).

La etapa de desarrollo de copepodito (C1-Adulto; Fig. 7B) al igual que en el caso anterior, en cada población y condición de salinidad (p. ej., una en los lagos de La Preciosa y Atexcac y en las cuatro en El Carmen) tuvieron una duración diferente (test GLM;  $P < 0.05$ ). Los copepoditos provenientes de huevo subitáneo en La Preciosa tuvieron el tiempo de desarrollo más largo, hasta  $27.82 \pm 2.64$  días. Además, como se mencionó anteriormente, no se registró ningún organismo eclosionado de huevos de resistencia que completara su desarrollo hasta adulto. Así, el tiempo total de desarrollo de esta población fue el más lento de todos los lagos ( $45.18 \pm 2.58$  días), requiriendo en algunos casos hasta 70 días para llegar al estadio adulto (Fig. 8).

En el caso de Atexcac, esta etapa (C1-adulto) puede tardar  $15.91 \pm 0.34$  días y no hay diferencia entre el tipo de huevo de origen de los individuos (Fig. 7B), por lo que, el tiempo

total de desarrollo (N1-adulto) es de  $26.92 \pm 1.59$  días en los organismos provenientes de huevos de resistencia y  $27.71 \pm 1.98$  días en los procedentes de huevos subitáneos (Fig. 9). No obstante, en el lago El Carmen, en condiciones de salinidad relativamente baja ( $3.8 \text{ g L}^{-1}$ ), no hubo diferencias entre el tiempo de desarrollo de los organismos provenientes de huevo subitáneo y/o resistencia. Sin embargo, en condiciones de salinidades relativamente altas ( $6.5$  y  $9 \text{ g L}^{-1}$ ) los copepoditos eclosionados de huevos de resistencia presentaron un desarrollo más lento ( $23.55 \pm 1.15$  días) en comparación a los organismos procedentes de huevos subitáneos ( $21.8 \pm 0.61$  días) (test GLM;  $P < 0.05$ ). El tiempo de desarrollo total de los organismos de esta población presentó el mismo patrón, los huevos de resistencia tienen un desarrollo más lento demorando en promedio  $45 \pm 1.8$  días; mientras que el desarrollo de organismos provenientes de huevos subitáneos es similar en todas las condiciones de salinidad (37-39 días) (Fig. 10).

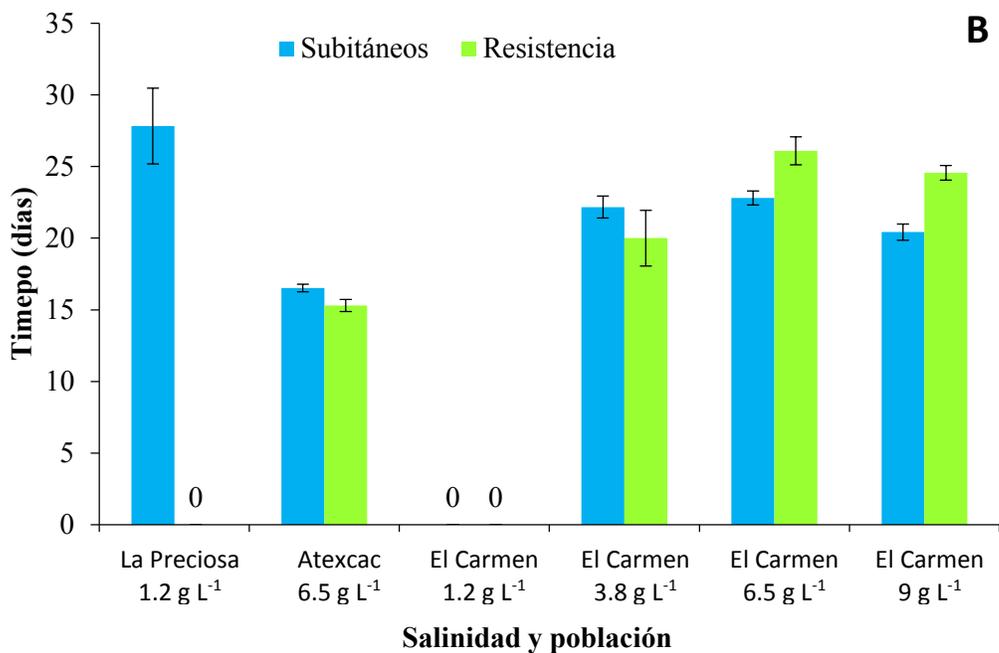
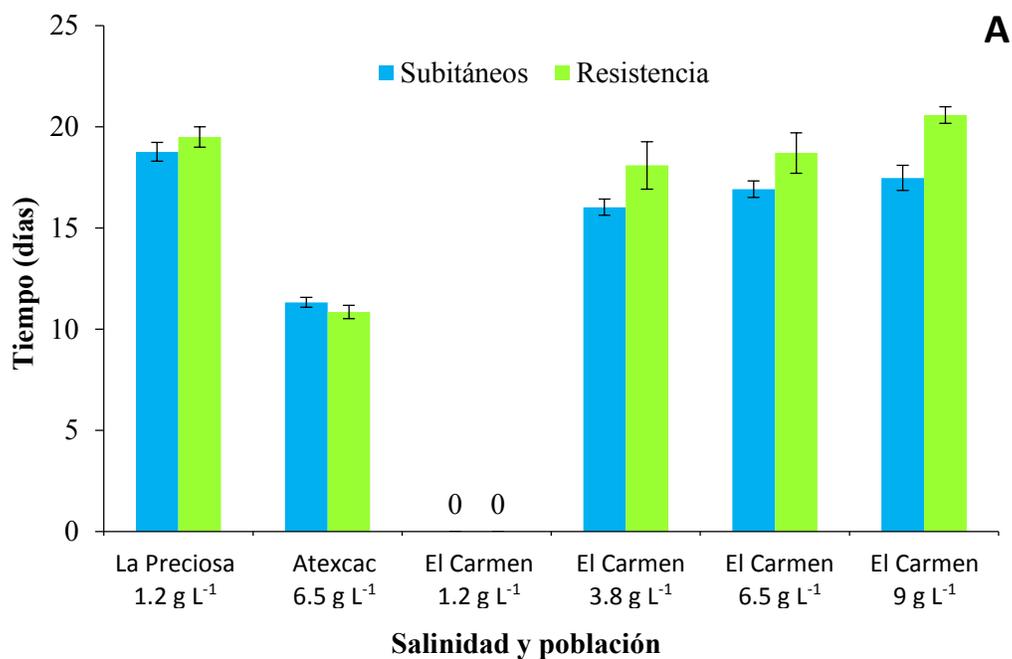


Figura 7. Tiempo de desarrollo de *L. cf. sicilis* de los individuos de cada población crecidos en condiciones de salinidad controladas y dependiendo del tipo de huevo del que eclosionaron. Se muestran las medias  $\pm$  error estándar de cada población. A) Etapa larval desde la eclosión (N1-N6), B) Etapa juvenil hasta alcanzar la madurez sexual (C1-adulto).

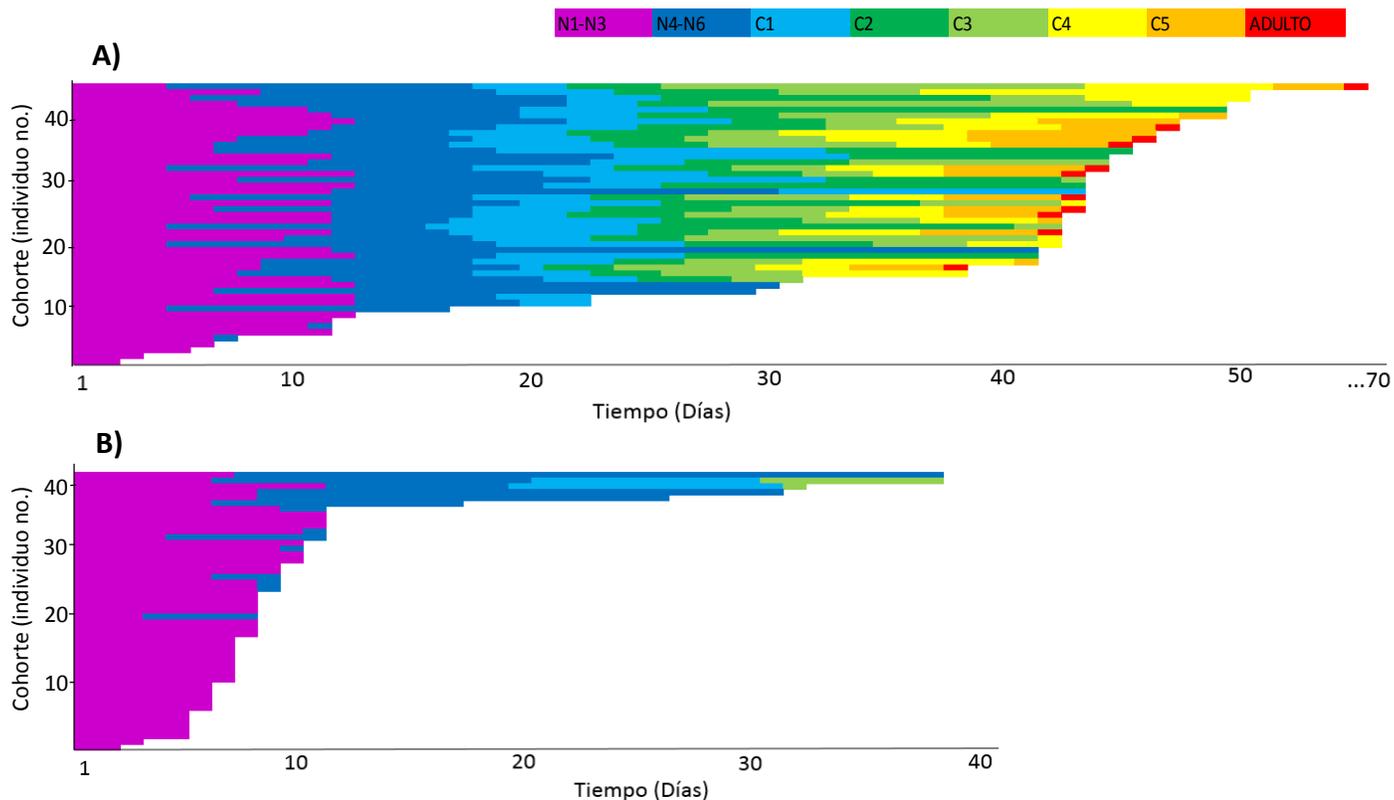


Figura 8. Tiempo de desarrollo de los individuos experimentales de *L. cf. sicilis* provenientes del lago La Preciosa crecidos a una salinidad de  $1.2 \text{ g L}^{-1}$  desde la eclosión hasta alcanzar la madurez sexual. Se señalan con diferentes colores los estadios de crecimiento de los copépodos a lo largo de su historia de vida. A) Organismos eclosionados de huevos subitáneos. B) Organismos provenientes de huevos de resistencia. En el eje “y” se presentan cada uno de los individuos analizados en cada cohorte experimental: por lo tanto cada renglón representa un individuo.

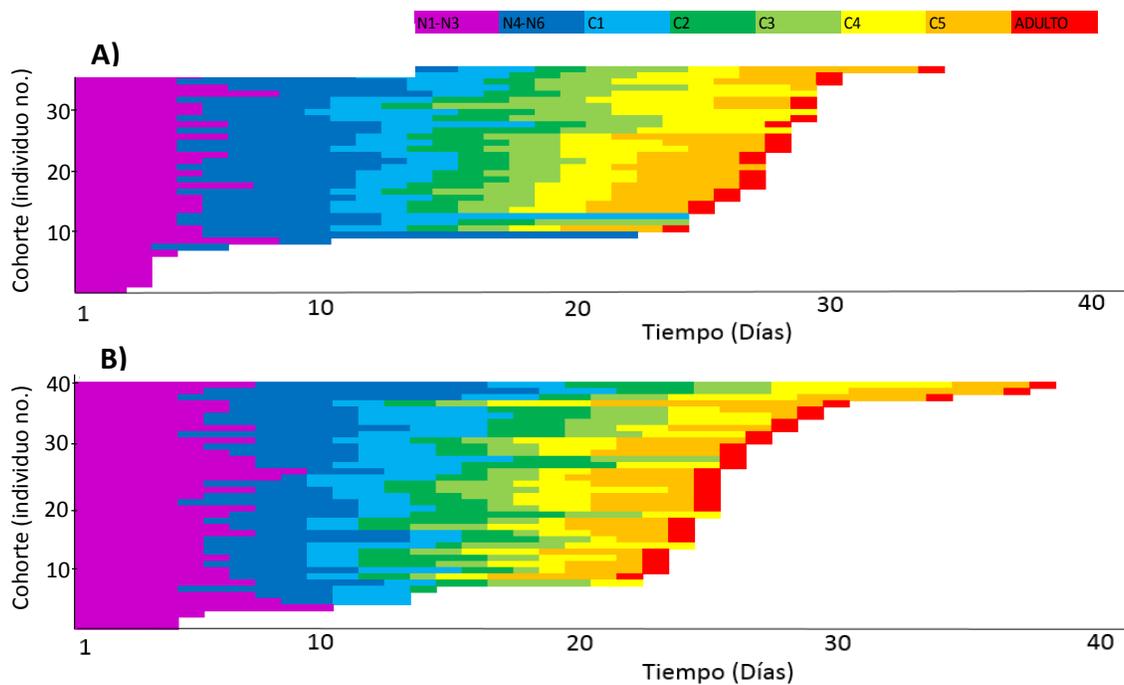


Figura 9. Tiempo de desarrollo de los individuos experimentales de *L. cf. sicilis* provenientes del lago Atexcac crecidos a una salinidad de  $6.5 \text{ g L}^{-1}$  desde la eclosión hasta alcanzar la madurez sexual. Se señalan con diferentes colores los estadios de crecimiento de los copépodos a lo largo de su historia de vida. A) Organismos eclosionados de huevos subitáneos. B) Organismos provenientes de huevos de resistencia. En el eje “y” se presentan cada uno de los individuos analizados en cada cohorte experimental: por lo tanto cada renglón representa un individuo.

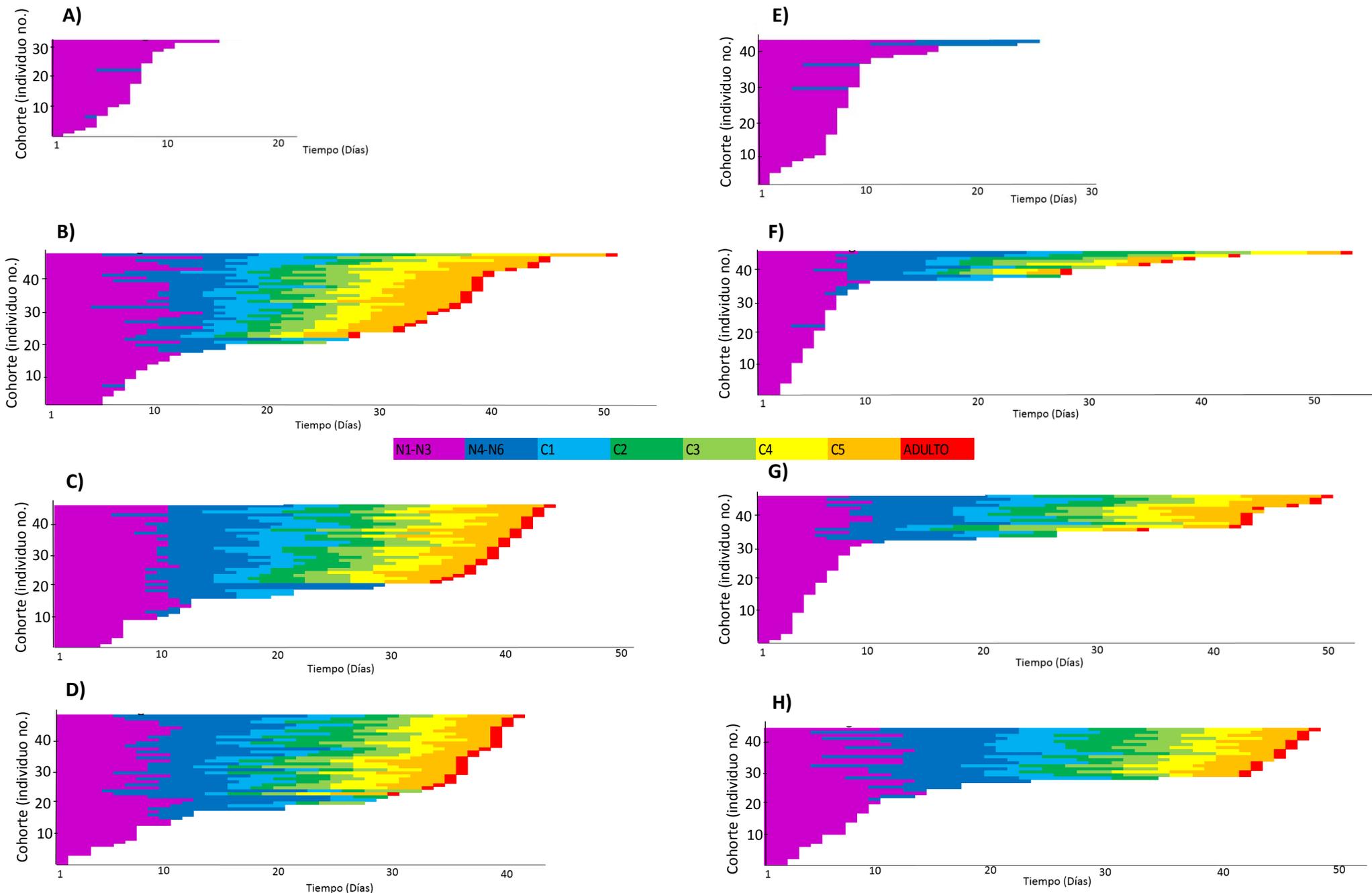


Figura 10. Tiempo de desarrollo de los individuos experimentales de *L. cf. sicilis* provenientes del lago El Carmen crecidos a una salinidad de (A, E) 1.2, (B, F) 3.8, (C, G) 6.5 y (D, H) 9 g L<sup>-1</sup> desde la eclosión hasta alcanzar la madurez sexual. Se señalan con diferentes colores los estadios de crecimiento de los copépodos a lo largo de su historia de vida. A-D) Organismos eclosionados de huevos subitáneos E-H) Organismos provenientes de huevos de resistencia. En el eje “y” se presentan cada uno de los individuos analizados en cada cohorte experimental: por lo tanto cada renglón representa un individuo.

El porcentaje de organismos que llegan al estadio adulto (Fig. 11) es distinto en cada población. En La Preciosa sólo el 27.5% de los individuos eclosionados de huevos subitáneos llegan a un estadio adulto, mientras que no hubo un solo individuo que llegara a esta etapa a partir de los huevos de resistencia. En Atexcac se presenta un comportamiento diferente, los organismos provenientes de huevos de resistencia presentan una mayor eficacia para llegar a este estadio (79%); sin embargo, también en este lago se presenta el valor más alto (67.74%) alcanzado por los huevos subitáneos en las tres poblaciones. Por el contrario, en El Carmen a una salinidad de 1.2 g L<sup>-1</sup> ninguno de los organismos provenientes de ambos tipos de huevo son capaces de llegar al estadio adulto. Los huevos subitáneos son más eficaces en condiciones salinas (3.8-9 g L<sup>-1</sup>), presentando entre el 48-59% para reclutarse como adultos en la columna de agua, mientras que de los individuos que eclosionan de los huevos de resistencia sólo entre el 16-26% llegan a la madurez sexual.

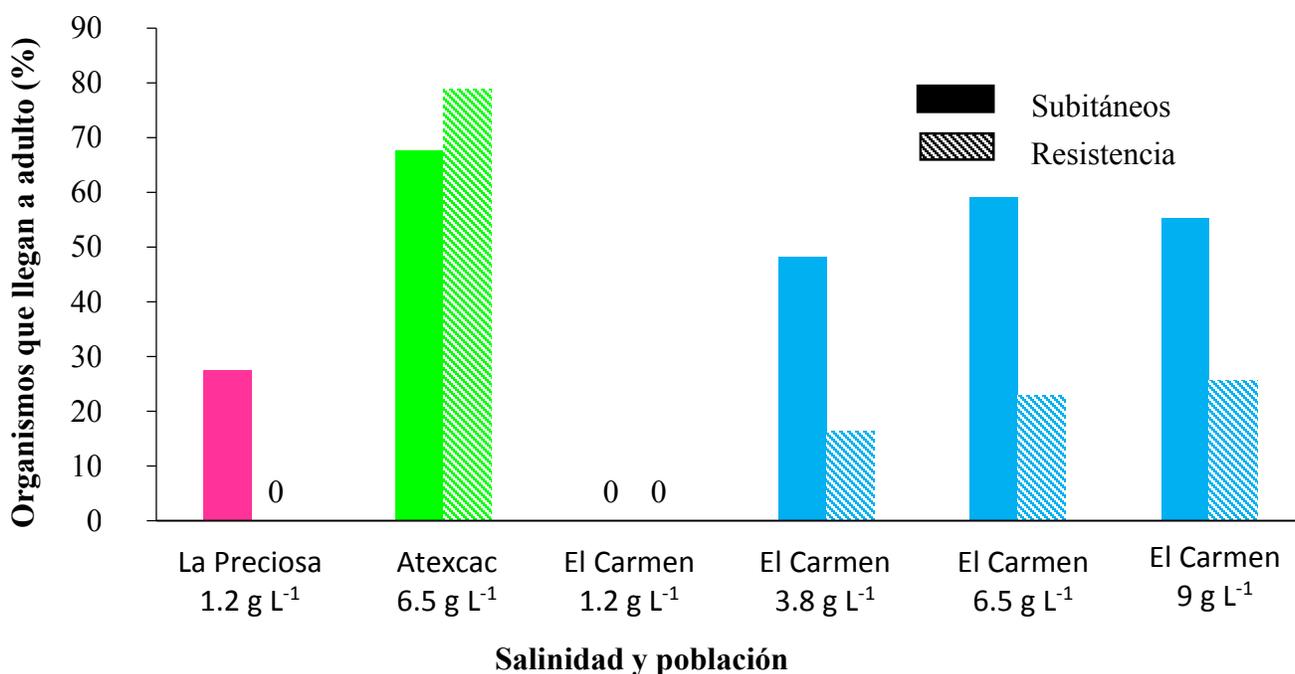


Figura 11. Organismos que llegan a adulto (%) del copépodo *L. cf. sicilis* en cada población-salinidad dependiendo del tipo de huevo del que eclosionaron.

En la Figura 12 se presenta la proporción de sexos de los organismos que alcanzan la etapa adulta. En la población de Atexcac (n=20-26) la mayoría de los organismos que llegan a la edad adulta son hembras, en una proporción de 1:3 en organismos provenientes de huevos de

resistencia, y de 1:1.5 en organismos de huevos subitáneos. Por el contrario, en los copépodos del lago La Preciosa (n=11) los machos fueron más abundantes, en una proporción de 1.5:1, mientras que en El Carmen (n= 8-25) se observan proporciones sexuales similares en todos los casos sin importar la salinidad, siendo ligeramente más alto el número de machos que de hembras en los dos tipos de huevo.

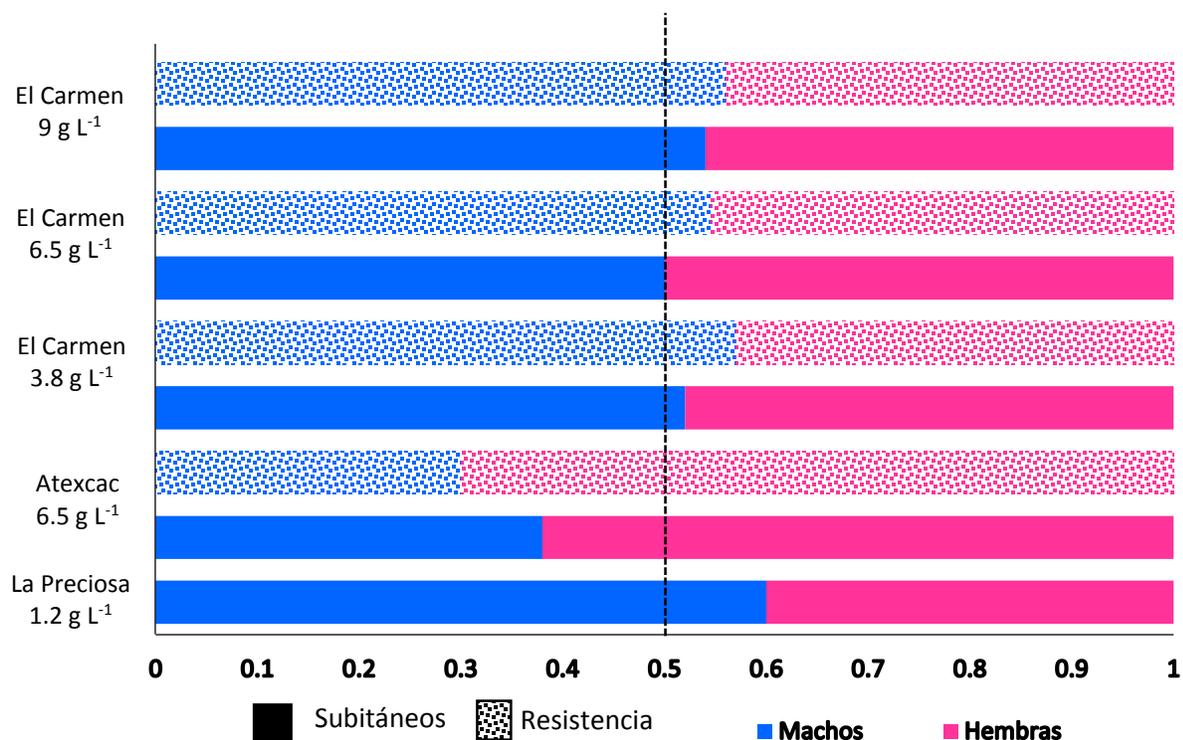


Figura 12.. Proporción sexual de los copépodos *L. cf. sicilis* que alcanzan la etapa adulta en cada población-salinidad dependiendo del tipo de huevo del que eclosionan.

## Discusión

Los resultados obtenidos muestran que los copépodos eclosionados de huevos subitáneos o de resistencia provenientes de cada población de *L. cf. sicilis* de la Cuenca Oriental tienen patrones de eficacia disímiles entre sí, en donde las diferencias parecen depender de las condiciones ambientales particulares de cada cuerpo de agua y no del régimen hídrico en general.

La variación espacial y temporal es mayor en lagos que en el hábitat marino; estas variaciones pueden llegar a limitar el crecimiento, reproducción o supervivencia, dentro de una población. La historia de vida de los organismos y la predicción óptima de estrategias reproductivas como la producción de los huevos de resistencia es dirigida por los procesos compensatorios (*trade-off*), los cuales son mediados y pueden evolucionar de acuerdo a las diferencias ambientales, como lo es la disponibilidad de recursos, estacionalidad y la variación espacial o temporal (Hairston y Bohonak, 1998).

Por lo anterior, es posible que a pesar de que exista una inercia evolutiva a producir estructuras de resistencia en todas las poblaciones estudiadas, esta estrategia puede ser viable o no para la población como es el caso del lago profundo y permanente La Preciosa, donde los organismos que provienen de huevos de resistencia no son eficaces para establecerse en la columna de agua como adultos, por lo que se puede inferir que la estrategia de producir este tipo de huevo puede estar siendo seleccionada en contra, como parece haber sucedido ya con la población de este copépodo en el lago Quechulac ( $Z_{\text{máx}}=40$  m) (Barrera-Moreno *et al.*, 2015) y con *L. garciai*, endémico de Alchichica ( $Z_{\text{máx}}= 64$  m) (Montiel-Martínez, 2008; Montiel-Martínez *et al.*, 2013). Ambos lagos son también profundos y permanentes, y en ellos ya no se reportan o encuentran dichas estructuras de resistencia en los sedimentos a pesar de que la población se encuentra metabólicamente activa en la columna de agua (Ayala, 2008).

De este modo, parece ser que la estrategia de producción de huevos de resistencia para la entrada en latencia representa un compromiso y un coste energético importante en comparación con la producción de huevos subitáneos; la pérdida de este rasgo en la historia

de vida de estos organismos puede ser explicada por la selección en contra de las variantes genéticas que invierten energía en la producción de huevos de resistencia ya que la eclosión de éstos es poco probable y difícil. Los lagos Atexcac y La Preciosa son profundos y de tipo *maar* por lo que cuentan con una limitada zona litoral y al presentar la fase de estratificación (marzo-diciembre), el hipolimnion y las condiciones ambientales de los sedimentos son poco favorables para la eclosión de los huevos de resistencia, ya que están en constante oscuridad, baja temperatura y con anóxicos (Bailey *et al.*, 2004; Ayala, 2008; Montiel-Martínez *et al.*, 2008; Ortega-Mayagoitia *et al.*, 2011; Alcántara-Rodríguez *et al.*, 2012; Alcántara-Rodríguez *et al.*, 2015).

Entre los factores más importantes que afectan a los organismos del zooplancton se encuentra la salinidad, debido a que los cambios en esta característica pueden tener efectos directos o indirectos sobre el metabolismo y el balance osmótico de los crustáceos dulceacuícolas (Geoffrey y Bayly, 1971; Farmer, 1980; Roddie *et al.*, 1984; Lapucki y Normant, 2008), así como en diferentes parámetros de su historia de vida como la supervivencia, crecimiento, desarrollo, número y tamaño de la descendencia, edad reproductiva, la distribución entre las poblaciones, llegando a formar una barrera que impide el flujo génico interpoblacional dando origen a nuevas relaciones filogenéticas (Lowe *et al.*, 2005; Montiel-Martínez *et al.*, 2008; Barrera-Moreno *et al.*, 2015).

En los cuerpos de agua someros y efímeros como El Carmen, los cambios en la salinidad sobre los organismos se pueden identificar a través de distintas respuestas: la plasticidad fenotípica cambios fisiológicos o morfológicos, historia del comportamiento o cambios en la historia de vida; siendo seleccionados ciertas características que van determinando cambios en la estructura genética de la población (Pigliucci, 2001). Las diferencias en el gradiente de salinidad también pueden contribuir a una fuerte restricción de especies que habitan en estas áreas, lo que llevaría a generar cambios en la composición de especies (Wyne y Smith, 1990; Darren *et al.*, 1996; Wrange *et al.*, 2014), como se observa en este lago en condiciones de baja salinidad, donde se cuenta con la presencia de cladóceros y copépodos ciclopoideos, característica que cambia conforme aumenta la salinidad, en la que aparecen sobre todo los copépodos calanoides (Barrera-Moreno, Ciro-Pérez y López-López, datos no publicados).

En contraparte, se ha sugerido que en ambientes con condiciones de salinidad más estables como La Preciosa y Atexcac, la plasticidad fenotípica parece ser “costosa” y no necesaria, por lo que es posible que sean seleccionados genotipos que se desempeñan en un rango más estrecho de salinidad, lo que resulta en una pérdida de plasticidad fenotípica (Lande, 2009), generando distribuciones espaciales más restringidas y especialmente, un proceso de adaptación local al lago de origen (Barrera-Moreno *et al.*, 2015) con el fin de eliminar la pérdida de energía enfocada en la osmoregulación (Lee *et al.*, 2011) y en la producción de estructuras de resistencia, y enfocarla en beneficio de otros procesos como la supervivencia, el desarrollo y la reproducción.

Se ha reportado que la producción de huevos subitáneos en diferentes especies de copépodos calanoides varía entre 1-30, esta cantidad puede cambiar estacionalmente, siendo menor en verano y aumentando en otoño (Gutiérrez y Sarma, 1999; Hernández, 2014); también se ve influenciada por la temperatura y por la dieta de las hembras como reporta Hernández (2014) en el copépodo calanoide *L. garciai* y Pedersen, (2005) en *Acartia tonsa* respectivamente; donde varía mensualmente (desde 1-16 huevos por puesta); sin embargo, se ha observado que este número puede tener una relación directa con el cambio de la salinidad (Hall y Burns, 2001; Montiel, 2008), como se observa en el presente estudio, donde las hembras produjeron un menor número de huevos subitáneos bajo condiciones de salinidad más bajas, tal como ocurre con la población de El Carmen. Otros estudios indican que en un medio rico en alimento, las hembras ponen más huevos pero de talla pequeña, mientras que en un medio pobre de alimento los huevos son grandes pero menos numerosos, ya que contienen mayor cantidad de reservas para las larvas; esto con el fin de que los organismos logren sobrevivir en un medio con condiciones tróficas desfavorables (Dussart, 1967).

Analizamos la eficacia de los organismos eclosionados de huevos subitáneos vs. aquellos eclosionados de huevos de resistencia, se observa que el porcentaje de eclosión alcanzado en lagos profundos-permanentes es mayor en huevos subitáneos (80-95%). Estos valores son similares a los obtenidos por otros autores como Marcus (1984), especialmente Montiel-Martínez (2006) y Hernández (2014), donde los porcentajes de eclosión de huevos subitáneos de *L. garciai* en Alchichica es del 85-90%. Por su parte, Drillet *et al.*, (2011), registra que en el copépodo calanoide *Acartia tonsa* se presentan porcentajes de eclosión muy variables, del

25-98% en huevos subitáneos, concluyendo que los bajos porcentajes observados se deben a una limitación de recursos. En el caso de la eclosión de los huevos de resistencia en los lagos estudiados varía entre el 52-67% lo que concuerda con lo reportado por (Barrera-Moreno *et al.*, 2015) con la misma especie en el lago La Preciosa y Atexcac.

En el lago somero-efímero El Carmen estos valores se invierten, los huevos de resistencia tienen un porcentaje de eclosión más alto en contraste con los huevos subitáneos. Además, estos valores se ven influenciados con respecto a la salinidad, ya que en huevos de resistencia se observa un porcentaje de eclosión mayor en salinidades bajas y menor en salinidades altas; datos contrastantes con lo descrito por Barrera-Moreno *et al.* (2015), quienes mencionan un patrón inverso en huevos de resistencia. En huevos de tipo subitáneo la salinidad más baja presenta el porcentaje de eclosión más alto.

Con la información anterior se infiere que esto sucede ya que en el lago El Carmen, las condiciones ambientales son impredecibles, por lo que la población presenta genotipos generalistas adaptados a una amplia gama de condiciones como la salinidad; por lo tanto la adaptación local no es una opción adecuada para mantener a la especie en la columna de agua. Contrario a lo que pasa con los cuerpos de agua aislados como Atexcac y La Preciosa ya que presentan características estables a las cuales las poblaciones se adaptan; además de que presentan una limitada conectividad, por lo que puede resultar en una especiación alopátrica (Barrera-Moreno, 2015).

Es posible que en este caso, la especie opte por una estrategia de historia de vida de diversificación de apuestas, como se reporta para el complejo de especies del rotífero *Brachionus plicatilis*; en este caso se sugiere que existe una correlación significativa entre la eclosión de los huevos de resistencia y la predictibilidad del hábitat (ciclos anuales bien establecidos en el lago; García-Roger *et al.*, 2014). Por otro lado, Marcus (1984) explica que en aguas poco profundas como El Carmen, el flujo de corriente, tormentas y bioturbación influyen en la translocación y la eclosión de los huevos depositados en los sedimentos, presentándose épocas de grandes explosiones de eclosión como resultado de una resuspensión generalizada. Así, en aguas profundas y monomícticas cálidas como Atexcac y La Preciosa hay poca perturbación física, ya que la mayor parte del año están estratificados

y durante la época de mezcla de los lagos puede ser un factor que ayude a la remoción de los huevos de resistencia, sin embargo estos escenarios no se presentan con frecuencia, debido a que los sedimentos se encuentran en oscuridad total; la cantidad de carbono orgánico particulado varía en el año (Alcocer *et al.*, 2014) como ocurre en un lago con características similares como lo es Alchichica; un largo periodo de anoxia, por lo que en consecuencia, la bioturbación también es casi nula, ya que existe una comunidad bentónica local con baja diversidad de especies de invertebrados adaptadas a estas condiciones (Hernández *et al.*, 2014).

Como se observa en los resultados obtenidos, el tiempo de eclosión de los organismos provenientes de huevos de resistencia es diferente entre tipos de hábitat, teniendo que la señal de eclosión es más tardía en los lagos profundos y permanentes que en el lago somero y efímero. Marcus (1984) reporta para *Labidocera aestiva* que el tiempo de eclosión tanto de huevos subitáneos como de resistencia a 19° C es de 2 a 3 días. Pedersen (2005) reporta que los organismos provenientes de huevos subitáneos en *Acartia tonsa* tardan en promedio 20.5 h a 17° C para llegar al 50% de los organismos eclosionados y 34.5 h para un 75% de éxito; en ese mismo estudio se describe que la eclosión de los organismos provenientes de huevos de resistencia a la misma temperatura tardan en promedio 3 días, valor muy similar al compararlo con el tiempo (3.84 días) que tardan en eclosionar los organismos de El Carmen; otro estudio que presenta datos similares a éstos es el de Hall y Burns (2001), donde la tasa de eclosión máxima en los huevos de resistencia del copépodo calanoideo *Boeckella hamata* en el lago Waihola, Nueva Zelanda se alcanza a los cuatro días, teniendo una tasa de 1.14 nauplios por día.

Por otro lado la supervivencia de *L. cf. sicilis* en salinidades relativamente bajas (1.2 g L<sup>-1</sup>) como las presentadas en el lago La Preciosa y en el Carmen durante la temporada de lluvias (cuando el lago se encuentra lleno y diluido), es escasa o nula, lo que coincide con los datos reportados por Lee y Petersen (2003) y Devreker *et al.* (2004) para *Eurytemora affinis*; estos autores sugieren que los nauplios analizados no tienen una capacidad osmoregulatoria ante una salinidad relativamente baja, ya que más del 70% de los organismos murió en los primeros días y el estrés por salinidad detuvo el desarrollo naupliar en la etapa N1-N3. En términos evolutivos, esta baja supervivencia de los copépodos se debe a que provienen de un

linaje de origen marino y la supervivencia en ambientes dulceacuícolas tiende a ser energéticamente costosa (Péqueux, 1995; Morgan e Iwama, 1999; Lapucki y Normant, 2008); porque la transición y la colonización desde un ambiente marino o una población ancestral con salinidad más alta hacia un medio dulceacuícola o más diluido, constituye un cambio dramático en la historia de vida de estos organismos, (Ahearn *et al.*, 1999; Reid y Williamson, 2010; Lee *et al.*, 2011), que está acompañado de cambios en la regulación de los fluidos corporales como la osmolaridad de la hemolinfa.

En relación a lo anterior se ha descrito que en agua dulce existe un incremento en la actividad y la expresión del transporte de iones enzima V-Type H<sup>+</sup> ATPasa y una disminución en el transporte de iones Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup>- ATPasa (Lee *et al.*, 2012), es decir, en salinidades muy bajas la osmolaridad de la hemolinfa es elevada con relación a su ambiente (Whiteley *et al.*, 2001). Por lo que en estos lagos la baja salinidad actúa como un factor de presión de selección para los organismos que son capaces de sobrevivir y mantener la población en condiciones diluidas; a pesar de que en condiciones de mayor salinidad los copépodos tienen mayor eficacia debido su origen proveniente de un linaje marino.

Por otra parte, como se observa en los resultados, la supervivencia en el lago Atexcac (6.5 g L<sup>-1</sup>) es relativamente alta; la mortalidad es menor a lo reportado para copépodos marinos calanoides adultos (alrededor de 5 % día<sup>-1</sup>; FAO, 1996). En cambio, para el lago El Carmen (a excepción de la salinidad 1.2 g L<sup>-1</sup>), estos valores de mortalidad menor del 5% se obtienen después de los 11 días, lo que corresponde al momento donde el 76% de los organismos han pasado a un estadio de N4 o N5 donde los organismos son capaces de soportar de mejor manera las condiciones a las que es sometido; previamente, entre los 6-10 días la mortalidad es mayor debido a que las primeras etapas nauplios (N1-N3) son susceptibles y menos resistentes que los estadios de copepoditos o adulto (Miliou y Moraitou-Apostolopoulou, 1991 en Montiel, 2006). Sin embargo, en un patrón general, nuestros resultados muestran que en los primeros días y estadios de vida, la mortalidad es baja, lo cual puede relacionarse al aumento de la salinidad y/o a la utilización de las reservas internas para el metabolismo del organismo, que le proporcionan un mayor grado de resistencia (Devrek, 2004); patrón que se observa en el lago El Carmen donde a mayor salinidad los copépodos eclosionados de huevos de resistencia su supervivencia es más alta.

En la bibliografía se ha reportado que el tiempo de desarrollo de huevo a adulto en copépodos marinos y continentales es normalmente de 1-3 semanas a 15°C (Landry 1983) otros autores como Thorp y Covich, (2010) estiman un tiempo de 18-23 días; en los resultados obtenidos en las diferentes poblaciones y tipo de huevo, el tiempo de desarrollo es de 4-6 semanas (28-45 días); datos similares a los obtenidos por Devreck (2004) donde reporta que el desarrollo de los organismos va de los 30-42 días y Landry (1983) con organismos que se desarrollan en 34 días.

Se ha observado que en varias especies de copépodos calanoides, las dos primeras etapas naupliar son de relativamente corta duración, lo cual pudo comprobarse durante nuestros experimentos, debido a que no se alimentan, sino que ocupan sus reservas energéticas. Posteriormente el desarrollo sigue con una etapa prolongada de primera alimentación (N3) (Landry, 1983). En el estudio de Devreck (2004) en *E. affinis* se observa que los primeros estadios de vida (N1-N3) fluctúan entre 5-7 días en cada etapa. Por su parte, Dussart (1967) reporta un tiempo de desarrollo de N1-N6 de 32 días. Ambos trabajos indican un desarrollo lento comparado con el que se presenta en las poblaciones de *L. cf. sicilis* estudiadas, en las que el desarrollo naupliar es de 10.9-20.6 días; sin embargo, en otro estudio utilizando como modelo a *L. trispinos*, el tiempo de desarrollo en la etapa naupliar es de 13.4 días (Landry, 1983).

El porcentaje de organismos que llegan al estadio adulto es diferente en cada población y varía según el tipo de huevo del que se trate debido a las diferencias ambientales específicas de cada lago, el cambio en la salinidad y la estabilidad de la columna de agua, como se mencionó anteriormente.

De esta manera se puede generalizar que los eventos involucrados en la historia de vida de los copépodos continentales también pueden diferir entre las poblaciones. Por ejemplo, se ha observado que las poblaciones de *Mesocyclops edax* en Florida tienen tiempos de maduración más cortos que los de la población de Michigan; estas diferencias parecen ser en gran medida genotípicas, como se evidencia por su persistencia a través de dos generaciones en el laboratorio bajo las mismas condiciones ambientales controladas (Thorp y Covich, 2010).

Como se mencionó anteriormente, la duración del desarrollo varía con las condiciones ecológicas, tanto bióticas como abióticas. En el copépodo *Arctodiaptomus salinus* la duración del desarrollo varía con la temperatura: entre 14-15 días a 17°C y 38 días a 5°C (Dussart y Defaye, 2001). Sin embargo, Thorp y Covich (2010) señalan que en el caso del ciclopoide *Metacyclops minutus*, el desarrollo puede ser extremadamente rápido en aguas efímeras, madurando desde huevo a adulto en solo cuatro días.

Finalmente, la proporción de sexos tiene implicaciones importantes para el éxito reproductivo de poblaciones naturales y estudios de productividad. El sexo de copéodos adultos es dimórfico, los mecanismos que determinan el sexo pueden ser genéticos en algunas especies y/o ambientales; pero no se conoce en otros (Charnov y Bull, 1977; Thorp y Covich 2010). En especies con reproducción sexual como los copéodos, cada sexo contribuye con la mitad de los genes a la descendencia, y siempre que el coste de la producción de crías macho y hembra sea el mismo, un número igual de cada sexo será producido, logrando una proporción de sexos de tipo Fisheriano 1:1 (Mendes y Mckinnon, 2009).

De la situación anterior, se puede observar que en la población de El Carmen se obtuvieron proporciones sexuales aproximadamente de 1:1 sin diferencia entre la salinidad o la procedencia del tipo de huevo. Sin embargo, estudios reportan que esta proporción esperada 1:1 por lo general es diferente, estos sesgos son comunes en la naturaleza y en cultivos de copéodos ya que la proporción Fisheriana no considera los cambios en la eficacia biológica por factores ambientales, como la limitación de alimento, temperatura, densidad poblacional, parasitismo, pH, entre otros (Mendes y Mckinnon, 2009). Se ha encontrado que en la naturaleza, a menudo las hembras son las que predominan, esto se explica por las diferencias de longevidad, alta mortalidad de machos y las variaciones en el crecimiento de la población (Landry, 1983; Kiørboe, 2006) como ocurre en el lago Atexcac de acuerdo a los resultados obtenidos. El cambio en la proporción de sexos como mayor existencia de machos (como La Preciosa), se podría explicar por variaciones estacionales y cambio en las condiciones tróficas (Moritz *et al.*, 2006; Thorp y Covich 2010).

Los copéodos continentales se han derivado de varios eventos de colonización independientes del mar; las poblaciones de *L. cf. sicilis* estudiadas tienen una historia en

común, se originaron en el Pleistoceno tardío; pero han divergido en al menos tres fenotipos diferentes a través del tiempo; dos localmente adaptados (La Preciosa y Atexcac) y un fenotipo generalista (El Carmen) (Barrera-Moreno *et al.*, 2015); los resultados obtenidos sugieren y apoyan la idea anterior por lo cual conduce a un proceso de diversificación en las estrategias de la historia de vida (reproducción continua *vs.* latencia) mediada por ambientes divergentes en la profundidad, salinidad, estabilidad de la columna de agua.

## Conclusiones

- Los lagos profundos-permanentes presentan diferencias; en el lago Atexcac los organismos provenientes de ambos tipos de huevo son igualmente eficaces para reclutarse como adultos en la columna de agua; sin embargo en el lago La Preciosa presentan mayor eficacia los organismos que provienen de huevos subitáneos.
- La eclosión de huevos de resistencia es mayor en el lago efímero y somero que en lagos profundos. En Atexcac se puede observar un compromiso entre un número de huevos bajo, pero con una gran eficacia al reclutarse a la columna de agua.
- Los organismos provenientes de huevos subitáneos en La Preciosa y El Carmen tienen mayor eficacia que los organismos eclosionados de huevos de resistencia para reclutarse como adultos en la columna de agua.
- La historia de vida de los organismos provenientes de ambos tipos de huevo (subitáneo y de resistencia) del lago El Carmen (somero-efímero), se ven afectados por la salinidad, en la producción de huevos, la supervivencia y tienen una mayor eficacia para reclutarse en la columna de agua como adultos a salinidades  $\geq 3.8 \text{ gL}^{-1}$ .
- En general, las diferencias que podemos encontrar en ambos tipos de huevo son el porcentaje de eclosión, tiempo de desarrollo, supervivencia y el porcentaje de organismos que llegan adulto; estos contrastes, en las estrategias de la historia de vida (reproducción continua vs. latencia) de los copépodos, se ven influenciados por la divergencia de su hábitat y dependen de las características ambientales y particulares de cada lago como la profundidad, salinidad, estabilidad de la columna de agua.

## Literatura citada

- Aguilar, V., 2003. Aguas continentales y diversidad biológica de México: Un recuento actual. *Biodiversitas*, 8(48), pp. 1-15.
- Ahearn, G. A., Duerr, J. M., Zhuang, Z., Brown, R. J., Aslamkhan, A. y Killebrew, D. A. 1999. Ion transport processes of crustacean epithelial cells. *Physiological and Biochemical Zoology*, 72, pp. 1–18.
- Alcántara-Rodríguez, J. A., 2010. Lagos-cráter de la Cuenca de Oriental como modelo de diversificación biológica en sistemas de distribución insular: análisis de las poblaciones del rotífero *Brachionus* grupo *plicatilis*, México. Tesis para obtener el grado de Maestro en Ciencias Biológicas. México, D.F.: Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 76
- Alcántara-Rodríguez J. A., Ciros-Pérez J., Ortega-Mayagoitia E., Serrania-Soto C. R. y Piedra-Ibarra E. 2012. Local adptation in populations of a *Brachionus* group *plicatilis* cryptic species inhabiting three deep crater lakes in Central Mexico. *Freshwater Biology*, 57, pp. 728-740.
- Alcántara-Rodríguez, J. A., 2015. Evolutionary patterns of hatching in response to salinity of zooplankton eggs banks in a set of lakes at central Mexico. En preparación.
- Alcocer, J., Lugo A., Estrada, S., Ubeda, M., y Escobar, E., 1993. La macrofauna bentónica de los axalapazos mexicanos. *Actas VI Congreso Español de Limnología*, pp. 409-415.
- Alcocer J., Ruiz-Fernández, A.C., Escobar, E., Pérez-Bernal, L. H., Oseguera, L. A. y Ardiles-Gloria V. 2014. Deposition, burial and sequestration of carbon in an oligotrophic, tropical lake. *Journal of Limnology*, 73 (2), pp. 223-235.
- Andersen, R. A., 2005. Algal culturing techniques. *Phycological society of America*. Elsevier Academic Press, p. 578.
- Armienta, M. A., Vilaclara, G., De la Cruz-Reyna, S., Ramos, S., Cenicerros, N., 2008. Water chemistry of lakes related to active and inactive Mexican volcanoes. *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 178, pp. 249–258.
- Arredondo, J. L., 1995. Los axalapazos de la Cuenca Oriental, Puebla. En: *Lagos y Presas de México*. México, D.F.: Centro de Ecología y Desarrollo, pp. 65-87.
- Ayala, A. M., 2008. Estructura y función del banco de huevos de resistencia del zooplancton (copépodos y rotíferos) del lago Alchichica, Puebla. Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Universidad Nacional Autónoma de México. Tesis para obtener el grado de Biólogo. pp. 67.

- Bailey, S. A., Duggan, I. C., Van Overdijk, C. D. A., Johengen, T. H., Reid, D.F., Macisaac, H. J., 2004. Salinity tolerance of diapausing eggs of freshwater zooplankton. *Freshwater Biology*, 49, pp. 286-295.
- Barrera-Moreno, O. A., 2010. Análisis de las poblaciones de los copéodos *Leptodiptomus* cf. *sicilis* (Copepoda:Calanoida) en los lagos de la Cuenca Oriental, México. Tesis para obtener el grado de Maestro en Ciencias del Mar y Limnología. México, D.F.: Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 71.
- Barrera- Moreno, O. A., Ciros-Pérez, J., Alcántara-Rodríguez J. A., Ortega-Mayagoitia, E., Lomelí-Ramírez, N. A., Piedra-Ibarra, E., 2015. From local adaptation to ecological speciation in copepod populations from neighbouring lakes. *PloS ONE*, [e0125524](https://doi.org/10.1371/journal.pone.0125524). doi:10.1371/journal.pone.0125524. pp. 1-25.
- Bartholmé, S., Samchyshyna, L., Santer, B. y Lampert W. 2005. Subitaneous eggs of freshwater copepods pass through fish guts: Survival, hatchability, and potential ecological implications. *American Society of Limnology and Oceanography*, 50 (3), pp. 923-929.
- Boraas, M. E., 1993. Semicontinuous culture methods. En: Walz, N., ed. *Plankton regulation dynamics*. Ecological Studies 98. Berlin. Springer-Verlag, pp. 13-20.
- Brendonck, L. y De Meester, L., 2003. Egg banks in freshwater zooplankton: evolutionary and ecological archives in th sediment. *Hydrobiologia*, 491, pp. 65-84.
- Carrasco-Núñez, G., Ort, M. H. y Romero, C., 2007. Evolution and hydrological conditions of a maar volcano (Atexcac crater, Eastern Mexico). *Journal of Volcanology and Geothermal Research*, 159, pp. 179-197.
- Charnov, E. L. y Bull, J. J. 1977. When is sex environmentally determined? *Nature*, 266, pp. 828-830.
- CONABIO, 2012. Comisión Nacional para el Conocimiento y Uso de la Biodiversidad. [En línea] Disponible en: <http://conabio.gob.mx> [Último acceso: Agosto 2013].
- Cordero, C. y Llorente-Bousquets, J., 2000. Los Arthropoda de México: algunas comparaciones. En: Llorente-Bousquets, J. E., González y Papavero, N. edits. *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México*. México, D.F.: Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 171-190.
- Darren, G. B., Cumming, B. F., Watters, C. E., Smol, J. P. 1996. The relationship between zooplankton, conductivity and lake-water ionic composition in 111 lakes from the Interior Plateau of British Columbia, Canada. *International Journal of Salt Lake Research*, 5, pp. 1-15.
- Davies, S. J., Metcalfe, S. E., Caballero, M. E. y Juggins, S., 2002. Developing diatom-based transfer functions for Cental Mexican lakes. *Hydrobiologia*, 467, pp. 199-213.

- De Meester, L., Gómez, A., Okamura, B. & Schwenk, K., 2002. The Monopolization Hypothesis and the dispersal-gene flow paradox in aquatic organisms. *Acta Oecologica*, 23, pp. 121-135.
- Devreker, D., Soussi, S., Seuront, L., 2004. Development and mortality of the first naupliar stages of *Eurytemora affinis* (Copepoda, Calanoida) under different conditions of salinity and temperature. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 303, pp. 31-46.
- Drillet, G., Hansen, B. W. y Kiorboe, T., 2011. Resting egg production induced by food limitation in the calanoid copepod *Acartia tonsa*. *Limnology and Oceanography*, 56 (6), pp. 2064-2070.
- Dussart, B. H., 1967. Les Copépodes des eaux continentales d'Europe occidentale. 1. Calanoides et Harpacticoides. Ed. Boubée y Cie., Paris, p. 500.
- Dussart, B. H. y Defaye, D. (Ed.) Dumont, H. J. F. 2001. Guides to the identification of the microinvertebrates of the continental waters of the world. 2ª ed. Backhuys Publishers, Leiden. p. 129.
- Dytham, C., 2011. Choosing and using statistics. A biologist's guide. 3a ed. Wiley-Black Well. United Kingdom. p. 316.
- Elmore, J. L. 1983. Factors influencing *Diaptomus* distributions; An experimental study in subtropical Florida. *Limnology and Oceanography*, 28, pp. 522-532.
- Escalante, T., Rodríguez, G., Gámez, N., León, L., Barrera O. y Sánchez-Cordero, V., 2007. Biogeografía y conservación de los mamíferos. En: Biodiversidad de la Faja Volcánica Transmexicana . México, D.F.: Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 485-502.
- Farmer, L. 1980. Evidence for hyporegulation in the calanoid copepod, *Acartia tonsa*. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology*, 65A, pp. 359-362.
- Food and Agriculture Organization of the United Nations, 1996. Lavens, P. y Sorgeloos, P. (ed). Manual on the production and use of live food for aquaculture. FAO fisheries technical paper 361. pp. 295.
- Gagneten, A. M. 1999. Estrategias de historia de vida de copépodos marinos y dulceacuícolas, con especial referencia al estado de diapausa. *Análisis revisivo. Revista FABICIB*. 3, pp. 173-182.
- García-Roger, E. M., Serra, M. y Carmona, M. J. 2014. Bet-hedging in diapausing egg hatching of temporary rotifer populations. A review of models and new insights. *International Review of Hydrobiology*, 99, pp. 96-106.

- Geoffrey, W. B. y Bayly, I. A. E. 1971. A comparative study of osmotic regulation in four species of calanoid copepod. *Comparative biochemistry and physiology*, 38B, pp. 361-371.
- Gómez, A. y Carvalho, G. R., 2000. Sex, parthenogenesis and genetic structure of rotifers: microsatellite analysis of contemporary and resting egg bank populations. *Molecular Ecology*, 9, pp. 203-214.
- Gutiérrez, E. M. y Sarma, S. S. S., 1999. Zooplankton de sistemas acuáticos epicontinentales mexicanos en la región central de México. Universidad Nacional Autónoma de México, Facultad de Estudios Superiores Iztacala. Informe final SNIB-CONABIO proyecto No. H112. México D. F.
- Hairston, Jr. N. G. y Bohonak, A. J., 1998. Copepod reproductive strategies: life-history theory, phylogenetic pattern and invasion of inland waters. *Journal of Marine Systems*, 15, pp. 23-34.
- Hairston, N. G. y Fox, J. A., 2009. Egg banks. En: Likens, G. E., ed. *Encyclopedia of Inland Waters*. Oxford, UK: Elsevier, pp. 659-666.
- Hall, C. J y Burns, C. W., 2001. Effects of salinity and temperature on survival and reproduction of *Boeckella hamata* (Copepoda: Calanoida) from a periodically brackish lake. *Journal Plankton Research*, 23, pp. 97-103.
- Hall, C. y Burns, C. 2001. Hatching of *Boeckella hamata* (Copepoda: Calanoida) resting eggs from sediments of a tidally influenced lake. *New Zealand Journal of Marine and Freshwater Research*, 35, pp. 235-238.
- Havel, J. E. y Shurin, J. B., 2004. Mechanisms, effects and scale of dispersal in freshwater zooplankton. *Limnology and Oceanography*, 49, pp. 1229-1238.
- Hernández, M. C., Alcocer, J., Oseguera L. A. y Escobar, E. 2014. Profundal benthic invertebrates in an oligotrophic tropical lake: different strategies for coping with anoxia. *Journal of Limnology*, 73 (2), pp. 387-399.
- Hernández, M. O., 2014. Variación temporal de la biología reproductiva de *Leptodiptomus garciai* (Copepoda: Calanoida) en el lago Alchichica (Puebla, México), México. Tesis para obtener el grado de Maestro en Ciencias del Mar y Limnología. México, D.F.: Universidad Nacional Autónoma de México, p. 58.
- IBM Company, SPSS Statistics Inc. 2010. Versión 19. United States.
- Kjørboe, T. 2006. Sex, sex-ratios, and the dynamics of pelagic copepod populations. *Oecologia*, 148, pp. 40-50.
- Lampert, W. y Sommer, U., 2007. *Limnoecology. The ecology of rivers and lakes*. 2 ed.: Oxford University Press, p. 336.

- Lande, R., 2009. Adaptation to an extraordinary environment by evolution of phenotypic plasticity and genetic assimilation. *Journal of Evolutionary Biology*, 22 (7), pp.1435-1446.
- Landry, M. R. 1983. The development of marine calanoid copepods with comment on the isochronal rule. *Limnology and Oceanography*, 28 (4), pp. 614-624.
- Lapucki, T. y Normant, M., 2008. Physiological responses to salinity changes of the isopod *Idotea chelipes* from the Baltic brackish waters. *Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology*, 149, pp. 299–305.
- Lee, C. E. y Petersen, C. H. 2003. Effects of developmental acclimation on adult salinity tolerance in the freshwater invading copepod *Eurytemora affinis*. *Physiological and Biochemical Zoology*, 76, pp. 296–301.
- Lee, C. E., Kiergaard, M., Eads, B. D., Gelembiuk, G. W. y Posavi, M. 2011. Pumping ions: Rapid parallel evolution of ionic regulation following habitat invasions. *Evolution* 65, pp. 2229–2244.
- Lee, C. E., Posavi, M. J. y Charmantier, G. 2012. Rapid evolution of body fluid regulation following independent invasions into freshwater habitats. *Journal of Evolutionary Biology*, 25, pp. 625-633.
- Lowe, C. D., Kemp, S. J. y Montagnes, D. J. S. 2005. An interdisciplinary approach to assess the functional diversity of free-living microscopic eucaryotes. *Aquatic Microbial Ecology*, 41, pp. 67-77.
- Marcus, N. H. 1984. Recruitment of copepod nauplii into the plankton: importance of diapause eggs and benthic processes. *Marine Ecology Progress Series*, 15, pp. 47-54.
- Mendes, G. L. F. y Mckinnon D. A. 2009. Sex ratios, intersexuality and sex change in copepods. *Journal of Plankton Research*, 31 (9) pp. 1101-1117.
- Montiel, M. A. 2006. Análisis comparativo de poblaciones parapátricas de *Leptodiaptomus novamexicanus* (Copepoda: Calanoida): ¿especie eurialhalina o complejo e especies gemelas?. Tesis para obtener el grado de Maestro en Ciencias del Mar y Limnología. México, D.F.: Universidad Nacional Autónoma de México, p. 74.
- Montiel-Martínez, A., Ciro-Pérez, J., Ortega-Mayagoitia, E. y Elías-Gutiérrez, M., 2008. Morphological, ecological, reproductive and molecular evidence for *Leptodiaptomus garciai* (Osorio-Tafall, 1942) as a valid endemic species. *Journal of Plankton Research*, 30 (10), pp. 1079-1093.
- Montiel-Martínez, A., Ciro-Pérez, J. y Corkidi, G., 2015. Littoral zooplankton- water hyacinth interactions: habitat or refuge? *Hydrobiologia*, 755, pp. 173-182.

- Morgan, J. D. e Iwama, G. K. 1999. Energy cost of NaCl transport in isolated gills of cutthroat trout. *Journal Physiology*, 277, pp. R631-R639.
- Moritz, C. M., Montagnes, D., Carleton, J. H., Wilson D. y Mckinnon, A. D., 2006. The potential role of microzooplankton in a northwestern Australian pelagic food web. *Marine Biology Research*, 2, pp. 1-13.
- Nelson, G. y Hairston, J., 1996. Egg Banks as biotic reservoirs in changing environments. *Limnology and Oceanography*, 41 (5), pp. 1087-1092.
- 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 (10), pp. 1574-1585.
- Pedersen, K., Supervisores, Winding, H. B. y Ramlov, H., 2005. Development rates of eggs from the calanoid copepod *Acartia tonsa* (DANA) at high and low temperatures. 3th module environmental biology project. Roskilde University. Life Sciences & Chemistry, pp. 1-55.
- Péqueux, A. 1995. Osmotic regulation in crustaceans. *Journal Crustacean Biology*, 15, pp. 1-60.
- Pigliucci, M., 2001. Phenotypic Plasticity. Beyond Nature and Nurture. Baltimore: The John Hopkins University Press, p. 333
- Pligliucci, M., 2005. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now?. *Trends in Ecology and Evolution*, 20 (9), pp. 481-486.
- R Core Team, 2015. R: A Language and Environment for Statistical Computing (versión 3.1.1). Viena, Austria: R Foundation fos Statistical Computing.
- Reid, J. W., 2001. A human challenge: discovering and understanding continental copepod habitats. *Hydrobiologia*, 453, pp. 201-226.
- Reid, J. W. y Williamson, C. E., 2010. Copepoda. En: *Ecology and classification of North American Freshwater Invertebrates*. Eds. Thorp, J. H. y Covich, A. P., 3ra ed. Elsevier, pp. 829-899.
- Roddie, B. D., Leakey, R. J. G. y Berry, J. 1984. Salinity-temperature tolerance and osmoregulation in *Eurytemora affinis* (Poppe)(Copepoda: Calanoida) in relation to its distribution in the zooplankton of the upper reaches of the forth estuary. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 79, pp. 191-211.
- Suárez-Morales, E., Reid, J. W. y Gasca, R., 2000. Copepoda. En: *Biodiversidad, taxonomía y biogeografía de artrópodos de México*. México, D.F.: Universidad Nacional Autónoma de México, pp. 171-190.

- Thorp, J. H. y Covich, A. P. 2010. Ecology and classification of North American Freshwater Invertebrates. 3a. Elsevier, pp. 915-954.
- Wayne A. W., Smith, B. T. 1990. Cascading Effects of Decreased Salinity on the Plankton Chemistry, and Physics of the Great Salt Lake (Utah). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 47 (1), pp. 100-109.
- Whiteley, N. M., Scott, J. L., Breeze, J. y McCann, L., 2001. Effects of water salinity on acid-base balance in decapod crustaceans. *The Journal of Experimental Biology*, 204, pp. 1003-1011.
- Wrange, A. L., André, C., Lundh, T., Lind, U., Blomberg, A., Jonsson, P. J. y Havenhand, J. N., 2014. Importance of plasticity and local adaptation for coping with changing salinity in coastal areas: a test case with barnacles in the Baltic Sea. *BMC Evolutionary Biology*, 14 (156), pp. 1-14.
- Zuur, A. F., Ieno, E. N., Walker, N. J., Saveliev, A. A. Smith, G. M., 2009. Mixed Effects models and extensions in ecology with R. Springer. p. 549.