



UNIVERSIDAD NACIONAL AUTÓNOMA DE MÉXICO

FACULTAD DE ESTUDIOS SUPERIORES IZTACALA

**“BANCO DE HUEVOS DE RESISTENCIA DE UN
EMBALSE SOMERO: CARACTERIZACIÓN Y
EFECTO DE ALGUNOS FACTORES BIÓTICOS
SOBRE LA ECLOSIÓN.”**

T E S I S

QUE PARA OBTENER EL TÍTULO DE

B I Ó L O G O

P R E S E N T A

JAIR GARCÍA ZAMORANO

DIRECTOR DE TESIS

DR. JORGE JIMÉNEZ CONTRERAS



LOS REYES IZTACALA, EDO. DE MÉXICO

2018



Universidad Nacional
Autónoma de México

Dirección General de Bibliotecas de la UNAM

Biblioteca Central



UNAM – Dirección General de Bibliotecas
Tesis Digitales
Restricciones de uso

DERECHOS RESERVADOS ©
PROHIBIDA SU REPRODUCCIÓN TOTAL O PARCIAL

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

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

Universidad Nacional Autónoma de México
Facultad de Estudios Superiores Iztacala

García Zamorano Jair

“Banco de huevos de resistencia de un embalse somero: caracterización y efecto de algunos factores bióticos sobre la eclosión”

Director de tesis: Dr. Jorge Jiménez contreras

Sinodales: Dr. Singaraju Sri Subrahmanya Sarma
Dr. Sergio Chazaro Olvera
Dr. José Luis Gama Flores
Dra. Nandini Sarma

Dedicatoria

A mis padres Leticia y Daniel y mi hermano Daniel quienes me brindaron todo el apoyo y cariño que cualquier persona puede desear, no solo para la realización de este trabajo, si no a lo largo y en muchos aspectos de mi vida, por lo que no tengo palabras para expresar lo que siento por ellos, sin embargo, solo queda demostrarles mi gratitud, y como una forma de pagarles todo lo que han hecho por mi, es con este trabajo que es el reflejo de sus enseñanzas, cariño y sacrificio.

Agradecimientos

A mis padres, Leticia y Daniel, por todo lo que han hecho por mí, por ser mis guías, por todos los sacrificios que han hecho, por todas las veces que hemos reído, cuando hemos sufrido, cuando hemos llorado, cuando nos enojamos, cuando me han regañado, gracias por todo y lo más importante gracias por ser mis padres.

A mi hermano Daniel, bien dicen que cuando tienes un hermano, tienes un amigo por siempre, te agradezco todo lo que has hecho por mí, aun que digas que ser biólogo es como ser jardinero, gracias por todos esos momentos alegres y te agradezco por los momentos que aún no han pasado, pero que van a ser gratos siempre que sean a tu lado.

A mis amigos, con los que he vivido muchos momentos inolvidables, principalmente a Rubén, ya que he aprendido muchas cosas de ti sin que te des cuenta, por que he compartido demasiadas anécdotas contigo, por todas esas charlas empedernidas de madrugada. A mis amigos y compañeros de la carrera, Octavio, Alma, Carlos, Fonsi, Adolfo, Josh, David y todas las personas que conocí durante este tiempo que, sin duda, las clases y la estancia en la Universidad habrían sido desabridas si no los hubiera conocido.

A la Universidad Nacional Autónoma de México así como a la FES Iztacala por la formación que me otorgaron, así como a todos los profesores que me impartieron alguna clase.

Al Dr. Jorge Jiménez Contreras, quien me enseñó demasiadas cosas, que van más allá del entorno académico, por su paciencia y confianza, por brindarme un gran apoyo y compartir su experiencia conmigo.

A Rafa Quintanar y al laboratorio de fisiología vegetal de la UBIPRO por la realización de las micrografías con MEB y análisis EDS.

A Mayra Mónica Hernández Moreno y al laboratorio de Edafología, UBIPRO por brindar el espacio para la realización de los análisis fisicoquímicos de sedimento.

A mis compañeros y amigos del laboratorio de zoología acuática, Carlos, Mich, Toño, Karina, César, Rosa, Brenda, Alejandro, Carlos “el profe” por su ayuda, convivencia, sus consejos y no hay que olvidar esos momentos de ocio que fueron inigualables.

A Adriana “la wera”, Toño, Mich, Jorge tardígrado, y Brenda por su valiosa ayuda en los muestreos prospectivos y en el muestreo final.

Al resto de los sinodales por sus valiosas aportaciones y su tiempo para el mejoramiento de este trabajo: Dr. S.S.S. Sarma, Dra. Nandini Sarma, Dr. José Luis Gama Flores y Dr. Sergio Cházaro Olvera.

Al Comecyt, por el paoyo económico otorgado para la realización de este trabajo.

*“Uno tiene que ir muy lejos,
para saber hasta dónde se
puede llegar.”*

Heinrich Böll

Indice

Resumen	7
Introducción.....	9
Antecedentes	17
Justificación.....	19
Objetivos	20
General	20
Particulares	20
Hipótesis.....	21
Área de Estudio.....	21
Materiales y métodos	22
Colecta de muestras	22
Pruebas fisicoquímicas	23
Aislamiento de estructuras de resistencia.....	24
Riqueza, densidad, y diversidad	25
Morfología y morfometría	26
Factores bióticos sobre la eclosión (medios acondicionados)	27
Correlación densidad-tamaño y tiempo de eclosión.....	29
Resultados	29
Análisis fisicoquímico del sedimento.....	29
Riqueza de especies.....	31
Densidad.....	34
Diversidad	37
Morfología	37
Morfometría.....	45
Análisis de energía dispersiva (EDS).....	47
Factores bióticos sobre la eclosión.	48
Correlación densidad-tamaño y tiempo de eclosión.....	57
Discusión.....	58
Conclusiones.....	70
Literatura citada.....	73

Resumen

Los cuerpos de agua epicontinentales presentan características fisicoquímicas que en conjunto con la parte biológica forman un ecosistema complejo. Se han clasificado de diferentes maneras, por mencionar algunos ejemplos: la estratificación térmica y la profundidad. En esta última se distinguen cuerpos de agua profundos y someros, en los cuales la dinámica puede ser diferente, pero en ambas clasificaciones se distinguen las zonas típicas de un cuerpo de agua: litoral, pelágica y bentónica. En ellas habitan una gran variedad de organismos, sin embargo, los rotíferos pueden presentarse como el grupo principal. Estos organismos presentan un peculiar ciclo de vida, que es denominado partenogénesis cíclica en el que se alterna la reproducción asexual y sexual, siendo los huevos de resistencia el producto de la última, precipitándose sobre la columna de agua y almacenándose en el sedimento formando el banco de huevos de resistencia. La eclosión es el proceso que finaliza la diapausa mediante diferentes factores, como el fotoperiodo y la temperatura principalmente. Sin embargo, aún hay cuestiones a discutir sobre este proceso. Este estudio llevo a cabo una caracterización del banco de huevos de resistencia (riqueza, diversidad, densidad, morfología y morfometría), la evaluación de medios acondicionados de *Asplanchna girodi*, *Microcystis* sp. y *Scenedesmus acutus* sobre la eclosión, además de analizar el tiempo de eclosión con respecto a la densidad en la que se encuentran, así como con la talla de los huevos de resistencia de la presa Tilostoc Edo. México. La riqueza específica fue 19 especies de rotíferos, 4 de cladóceros y 1 de copépodo, sin embargo, tres morfotipos no eclosionaron. Se presentaron especies que eclosionaron solamente en ciertas estaciones de muestreo, tal es el caso de *Monommata actices*, *Brachionus calyciflorus*, *Anuraeopsis fissa*, *Lindia pallida*, *Ptygura pilula*, *Keratella tropica*, *Polyarthra dolichoptera*, *Sinantherina* sp. y *Macrothrix* sp. Se obtuvo una densidad de 6.8 ± 3.7 huevos g^{-1} , sin embargo, la densidad mayor se observó en el sitio 2 con 11.1 ± 2.7 huevos g^{-1} siendo los rotíferos el grupo dominante en cada sitio de muestreo. Las micrografías obtenidas pertenecen a los morfotipos 1 a 3 (según las características morfológicas: *Synchaeta* sp., *Keratella* sp., y *Polyarthra vulgaris*), *Ptygura pilula*, *Polyarthra dolichoptera*, *Trichocerca similis* y *Sinantherina*

sp. Por otra parte, se realizó un análisis de energía dispersiva (EDS) de la capa exterior de algunos huevos de resistencia, encontrando elementos como Fe, Al y Zn en porcentajes de 0.32 a 0.53% entre otros. Se obtuvieron las dimensiones de diferentes huevos de resistencia que van de un rango de 74 a 222 μm . EL volumen de los huevos de resistencia obtenido fue de un rango de 7.06 a 315.85 $\times 10^5 \mu\text{m}^3$ donde los de mayor volumen fueron de *Bosmina* sp., *A. girodi* y *Leptodiptomus* sp. El medio acondicionado mejor representado fue el de *Microcystis* sp. con 23 a 30 % seguido de *S. acutus* con 18 a 30 % de eclosión y de igual manera obtuvieron 11.3 ± 4.1 y 8.3 ± 1.5 especies eclosionadas respectivamente en el experimento de eclosión con los sedimentos en contacto directo con los medios acondicionados. Finalmente, no se observó una correlación estadísticamente significativa entre la eclosión y la densidad ni con la talla, sin embargo, se pueden observar tendencias, con lo que se puede decir que la eclosión se ve favorecida cuando la densidad de los huevos de resistencia es baja; por otro lado, la eclosión aumenta conforme el volumen es mayor.

Palabras clave: *Banco de huevos, huevos de resistencia, rotíferos, eclosión, densidad, riqueza, diversidad, morfología, morfometría.*

Introducción

Los cuerpos de agua epicontinentales históricamente han sido de gran interés para los investigadores atrayendo su atención dada la relativa facilidad de obtener muestras en periodos largos de tiempo y en los diferentes ambientes en los que se encuentran, además de que les ha permitido observar, investigar y analizar diferentes procesos ecológicos (Lampert y Sommer, 2007). Estos sistemas acuáticos son considerados ecosistemas complejos debido a las características físicas, químicas y a la enorme variedad de organismos que albergan, así como a las interacciones que se generan entre ellos (Hairston y Fussman, 2002). Una de las principales distinciones entre los cuerpos de agua epicontinentales radica en el flujo que presentan, distinguiéndose los que tienen un flujo unidireccional de los que poseen flujo polidireccional, los primeros se conocen como lóticos (p. ej. ríos) y los segundos son denominados lénticos (p. ej. lagos). Dentro de los lagos o sistemas lénticos, podemos encontrar diversas clasificaciones dependiendo de las características que se consideren para ello, sin embargo, una de las principales obedece a la estratificación térmica (Uhlmann, 2011).

La estructura térmica de los lagos es determinada por las variaciones temporales del ambiente, principalmente la radiación solar, lo cual causa, gradientes verticales de temperatura y densidad en la columna de agua, produciéndose diferentes estratos (epilimnion, metalimnion e hipolimnion) durante algunas temporadas y la mezcla de los mismos en otras (Moss, 2010). Los periodos cuando las tres capas están presentes en los lagos, se denominan épocas de estratificación térmica y los periodos cuando por disminución de la temperatura en los estratos superiores desaparecen se denominan épocas de mezcla (Hairston y Fussman, 2002). Debido a ello, se han establecido dos grandes clasificaciones: lagos amicticos y holomicticos, las cuales se refieren al hecho de que no se presenta mezcla y estratificación de la columna de agua al menos una vez al año, respectivamente. De igual manera, los cuerpos de agua holomicticos suelen presentar subcategorías con respecto a cuantas veces y en que temporada presentan una estratificación donde además este proceso es determinado por la profundidad (Uhlmann et al., 2011).

La profundidad es otro factor que determina la dinámica de un lago y de igual manera se utiliza como criterio de clasificación, de acuerdo con este parámetro existen cuerpos de agua profundos y someros (> 5 m) (Thomas et al., 1992). Los lagos someros generalmente se consideran cuerpos de agua polimicticos, porque presentan más de dos mezclas al año, incluso es común encontrar entre ellos sistemas donde no se presenta ningún tipo de estratificación (Scheffer, 1998), lo que evidentemente tendrá influencia sobre la dinámica del lago. Tanto en lagos someros como en lagos profundos se pueden distinguir diversas zonas, que en función de la profundidad pueden ser más o menos marcadas (Moss, 2010).

Dentro de estas zonas se reconocen diversos sectores: litoral, pelágica o limnética y la bentónica, principalmente (Lewis, 2009). La zona bentónica, radica en los sedimentos de un cuerpo de agua, en donde habitan diferentes organismos, que intervienen en procesos ecológicos y químicos de suma importancia, como lo son las redes tróficas y el ciclo de nutrientes respectivamente (Covich et al., 1999). La zona pelágica y litoral presentan una distinción que radica principalmente en la distancia de la línea del borde, donde la zona litoral es la más cercana, la cual es considerada como una zona de transición entre el ambiente acuático y terrestre, mientras que la pelágica, es la más alejada, constituyendo un área mucho mayor del cuerpo de agua (Lewis, 2010).

Estas zonas presentan diferencias en la composición biológica, que pueden ser la presencia de macrófitas y perifiton, las cuales presentan un mejor desarrollo debido a la luz que penetra en la zona en conjunto con a la poca profundidad, lo cual es el principal factor de la delimitación de la zona litoral con la pelagica (Lewis, 2009), de igual manera, las diferentes densidades de microorganismos, y los hábitos de los mismos tienen un papel importante dentro de esta diferenciación basandose principalmente en la capacidad natatoria, y las corrientes de aire que mueven las capas superficiales de la columna de agua y con ella a los diferentes organismos (Wallace y Snell, 2009).

Dadas las características anteriormente mencionadas, y el hecho de considerar a los cuerpos de agua epicontinentales como un ecosistema complejo, se encuentra en función de a la enorme variedad de organismos que alberga, que van desde bacterias a organismos más complejos como vertebrados (p. ej. peces). Un grupo de gran importancia que habita en estos ecosistemas, es el plancton, que conceptualmente puede considerarse como toda la biota que habita flotando en la columna de agua y que está a merced de las corrientes acuáticas (Suthers y Rissik, 2009).

El plancton se encuentra constituido tanto por organismos autótrofos, así como heterótrofos: el fitoplancton y zooplancton respectivamente. El primero, está integrado por los productores primarios, es decir, los organismos que forman la base de las cadenas tróficas de estos sistemas acuáticos, los cuales a su vez suelen agruparse como microalgas aunque pertenezcan a grupos taxonómicos diversos (Reynolds, 2006). El segundo, está constituido por los organismos heterótrofos, el zooplancton, que en sistemas dulceacuícolas es abundante, y dominante en términos de biomasa principalmente por tres grupos, cladóceros copépodos y rotíferos (Nandini et al., 2008).

Estos organismos tienen ciclos de vida cortos y tienen un papel importante en las redes tróficas, al ser fundamentales en la transferencia de energía entre los niveles tróficos de los productores primarios y consumidores secundarios, por lo que interactúan fuertemente con el fitoplancton, peces y otros invertebrados (Conde-Porcuna et al., 2004). Los rotíferos son el grupo dominante dentro del zooplancton dulceacuicola, lo que se relaciona con diversos aspectos como la depredación selectiva, que incide principalmente sobre organismos de mayor talla y sobre algunos aspectos de su ciclo de vida, como la combinación de la partenogénesis y la reproducción sexual (Wallace et al., 2006)

Los rotíferos son un grupo de pseudocelomados con alrededor de 2000 especies, tienen tallas entre los 20 y 2000 μm , sin embargo la mayor parte del grupo se encuentra en tallas menores a los 1000 μm (Wallace et al., 2006). Las dos características diacríticas de estos organismos son: la presencia de una corona ciliar

en la parte anterior del cuerpo, que está relacionada con la alimentación y locomoción de los organismos, además de que presenta modificaciones en las diversas familias del Phylum. La segunda característica es el trophi, que presenta variaciones con respecto a los hábitos alimentarios (Kriska, 2013). Esta estructura se encuentra conformada por siete partes esclerotizadas (1 fulcrum, 2 manubrium, 2 uncus y 2 ramus) que junto con una musculatura conforman una faringe, que recibe el nombre de mastax (Fontaneto y De Smet, 2015).

Los rotíferos se clasifican dentro de dos clases: Pararotatoria y Eurotatoria. La clase Pararotatoria está conformada por el orden Seisonacea, que incluye un género y solo tres especies; son organismos marinos epizoicos con reproducción exclusivamente sexual (Wallace et al., 2006). La clase Eurotatoria se divide en dos subclases, Bdelloidea y Monogononta. Dentro de la subclase Bdelloidea se encuentran a rededor de 460 especies, que pertenecen a 19 géneros, 4 familias y 3 ordenes; son dulceacuícolas, presentan una reproducción estrictamente partenogénica, su cuerpo está conformado por pseudosegmentos retractiles (penúltimo con espinas), usualmente ilorigados; su corona ciliar está compuesta por dos discos trocales, la cabeza tiene un rostro ciliado y una antena dorsal, presentan de 2 a 4 dedos o un disco adhesivo (Fontaneto y De Smet, 2015). La Subclase Monogononta es la más extensa de las tres, ya que se reconocen 1600 especies, 113 géneros y 23 familias organizadas en 3 ordenes (Ploima, Flosculariacea y Collothecacea). Estos organismos son dulceacuícolas, presentan usualmente una cabeza, tronco y un pie que se distinguen fácilmente, la loriga puede estar presente o ausente, el pie presenta de uno a dos dedos o pueden estar ausentes y en su lugar un disco adhesivo (Kriska, 2013).

Una de las características principales de los rotíferos de la Subclase Monogononta, es su ciclo de vida, el cual es llamado partenogénesis cíclica. Este se desarrolla combinando ambos tipos de reproducción: sexual, y asexual, esta última considerada como la más común y la que prevalece a lo largo del ciclo de vida (Segers, 2004). La reproducción asexual comienza cuando las hembras amicticas producen huevos diploides por medio de una mitosis, que se desarrollan en

hembras amicticas ($2n$) (Gilbert, 1974). Mientras que la reproducción sexual, inicia bajo estímulos del ambiente (Gilbert y Schröder, 2004; Segers, 2004), lo que propicia una comunicación química entre los individuos (carácter especie-específico) (Gilbert, 2003). Así, hembras amicticas ($2n$) producen hembras micticas ($2n$); y en los ovarios de estas últimas, el ovocito presenta una meiosis, formando huevos haploides que se desarrollan en machos (n) cuando no es fecundada la hembra, pero si se propicia la fecundación, origina huevos de resistencia, que son notablemente de mayor talla que los amicticos o subitáneos (Ramakrishna y Sarma, 1985). Dichos huevos de resistencia se depositan en el sedimento, de donde eclosionan hembras amicticas que se incorporarán nuevamente al ciclo asexual (Gilbert, 1974; Pourriot y Snell, 1983; Fontaneto y De Smet, 2015) (Figura 1).

Los tipos de hembras mencionadas anteriormente, presentan diferencias sutiles, con respecto al tiempo de vida y algunos rasgos en los tipos de huevo que producen, por lo que es prácticamente imposible reconocerlas a simple vista (Gilbert 1974; Carmona, 1992). Por otro lado, existe un tercer tipo, las hembras anfotéricas, que son capaces de producir ambos tipos de huevo (mítico y amítico) (Figura 1) (Gilbert, 1974). Esta peculiar estrategia reproductiva solo ha sido reportada en algunos generos (*Asplanchna*, *Conochilus* y *Sinantherina*) (King y Snell, 1977; Wallace, 2002) además de que su presencia se registra en un porcentaje bajo (Rico-Martínez y Walsh, 2013).

Como se mencionó antes, se ha registrado que la reproducción sexual inicia bajo estímulos ambientales o condiciones desfavorables para la supervivencia, que pueden ser la presencia de algún toxico (Preston y Snell, 2001; Aranguiz-Acuña et al., 2016) cambios en el fotoperiodo, el tipo de alimento (Bent-Amotz y Fisher, 1982) y la temperatura (Segers, 2004; Gilbert y Schröder, 2004). Por otro lado, hay autores que reportan densidades poblacionales elevadas como otro factor promotor de este tipo de reproducción, debido a la futura escases de alimento (por el rápido crecimiento de la población) o la facilidad de que un macho tenga un encuentro con una hembra y se lleve a cabo la fecundación y por ende la producción de huevos de resistencia (King y Snell, 1980; Gilbert, 2003).

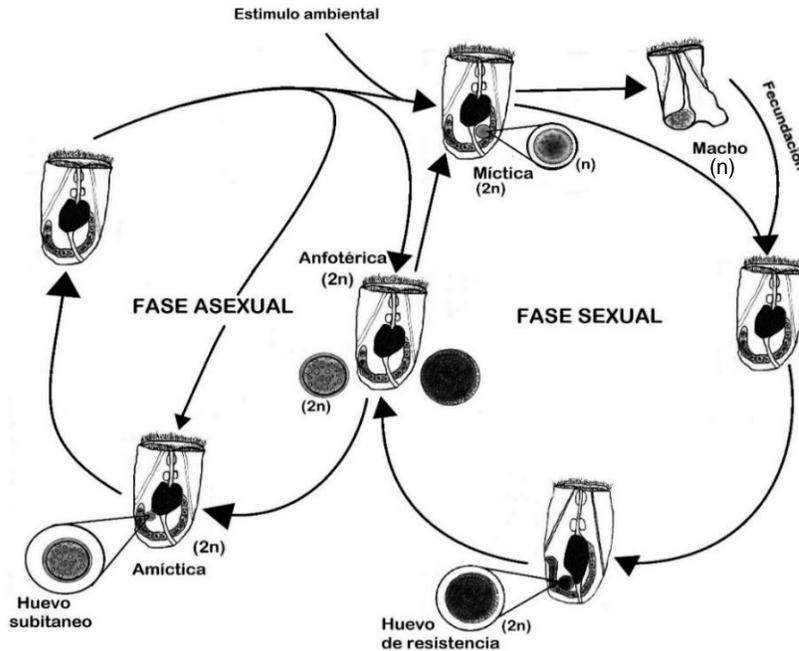


Figura 1. Ciclo de vida de rotíferos Monogonontos (*Asplanchna*) donde se incluyen a las hembras anfotéricas, basado en: Gilbert (1974)

Los huevos de resistencia son nombrados de difintas maneras, ya sea huevos de descanso (Wurdak et al., 1978; Gilbert y Schröder, 2004), embriones diapausicos (Gilbert, 1974), propágulos dormantes (Moreno et al., 2016) o quistes (Snell y Janssen, 1995). Para contribuir en la clarificación de ello, Ricci (2001) aborda las diferencias que existen entre la diapausa y la quiescencia, aclarando que la diapausa no involucra al organismo adulto como tal, sino a su descendencia. De forma contraria en la quiescencia, participa el individuo en su fase adulta, entrando en un proceso de hibernación o cualquier forma de criptobiosis; destacando que ambos son inducidos por condiciones ambientales desfavorables.

Cabe destacar, que no existen reportes acerca de la reproducción sexual para muchas especies, cerca del 47 % de los géneros de rotíferos de la clase Monogononta, y, por ende, no se tiene evidencia directa de los huevos de resistencia, lo que puede ser consecuencia de la escasez de investigaciones sobre este tema, ya sea en campo o cultivos en laboratorio (Walsh et al., 2016).

Estas estructuras de resistencia básicamente son embriones en estado de arresto en su desarrollo, presumiblemente en fase de gástrula, en base al número de núcleos celulares (Boschetti et al., 2011). Se encuentran envueltos en tres principales capas y varias subcapas sintetizadas por el mismo embrión; la superficie de la última capa, que se encuentra en contacto con el exterior, presenta diversos tipos de ornamentaciones de carácter especie-específico (Gilbert y Wurdak, 1978; Munuswamy et al., 1996). Además, se ha notado la presencia de porosidades en algunas especies (Munuswamy et al., 1996; Balompapung et al., 1997; Kanagasabapathi y Munuswamy, 2011). En muchos géneros, (*Brachionus*, *Notholca*, *Hexarthra*, *Filinia*, y *Conochilus*) los huevos de resistencia presentan un opérculo visible y por lo tanto distinguible rápidamente; cabe destacar que los de *Brachionus* presenta un espacio extra-embionario lo que facilita su identificación (Gilbert, 1974).

Las formas de dichos huevos varían geométricamente, existen esféricos, como los de especies del género *Asplanchna* y de forma ovalada como los de *Bachionus*, por lo que se han implementado diferentes técnicas para obtener medidas como el volumen, basándose en ello (Walsh et al., 2016). Presentan similitudes en el tejido embrionario, así como el contener una subcapa porosa y otra estriada, donde el acomodo de estas, varía conforme al grupo taxonómico (Wurdak et al, 1978).

Anatómicamente cuentan con una gran cantidad de vesículas de lípidos, α y β glicógeno, en comparación a huevos amicticos lo cual actúa como reserva energética para continuar con el desarrollo del embrión (Wurdak et al., 1978). Presentan diferencias marcadas entre los organelos celulares, como las mitocondrias, que se encuentran en menor cantidad y con diferencias en su morfología y de igual manera en el aparato de Golgi (Wurdak et al., 1978). Los huevos de resistencia pueden soportar condiciones adversas durante lapsos prolongados de tiempo y su eclosión se realiza, en teoría, cuando dichas condiciones vuelven a ser favorables para estos organismos (Gilbert, 1974). Estas condiciones pueden ser la temperatura y fotoperiodo principalmente (Gryllström y Hansson, 2004) siendo este último considerado como el más significativo (Minkoff

et al., 1983; Hagiwara et al., 1995), sin embargo la eclosión en algunas especies de rotíferos se ve favorecida en ciertas temperaturas (May, 1987). Por otro lado, se ha explorado más allá de los factores anteriormente mencionados, exponiéndolos a un pre-tratamiento y donde se ha reportado diferencias en la eclosión (Balompapueng et al., 1997; Kanagasabapathi y Munuswamy, 2011).

Algunas investigaciones se encuentran basadas exclusivamente en la eclosión de quistes de rotíferos en el sedimento utilizando condiciones consideradas óptimas para su eclosión (Pourriot et al., 1980; May, 1986, 1987; García-Roger et al., 2006). Son sometidos a diferentes tratamientos para evaluar nuevas condiciones físicas y químicas que pueden influir en el proceso, resaltando las posibilidades de que el embrión mantenga comunicación con el medio exterior (Hagiwara et al., 1995; Balompapueng et al., 1997; Kanagasabapathi y Munuswamy, 2011). Por otro lado, esta posibilidad aún no ha sido comprobada del todo (Hagiwara et al., 1995). A pesar de ello existen evidencias que remarcan esta posibilidad dadas las interacciones tróficas que se presentan en condiciones naturales (Hagiwara et al., 1995; Lass et al., 2005; La et al., 2009).

Por otra parte, hablando de la distribución de los huevos de resistencia, se ha indagado mayoritariamente en la distribución vertical, donde se ha reportado una correlación negativa entre la profundidad del sedimento y la densidad-viabilidad de huevos de resistencia (Snell, 1983; Marcus et al., 1994; Vitasalo y Katajisto, 1994; Masero y Villate, 2004). Sin embargo, la distribución horizontal o, la distribución que tiene en las diferentes zonas de un cuerpo de agua (litoral-pelágico) ha sido poco estudiada, siendo mayor la densidad en los sedimentos de la zona pelágica (Hairston y Fox, 2009; Walsh et al., 2016). La diapausa y los huevos de resistencia son importantes en este y otros grupos, porque les permite ampliar su distribución geográfica dada la facilidad de ser transportados por diferentes vectores (Moreno et al., 2016) y además se lleva a cabo una recombinación de genes, aumentando la diversidad genética y, por lo tanto, se promueve la perpetuación del grupo (Sadler y Spitze, 1995). Una vez que estos huevos se acumulan en el sedimento, forman lo que llaman un banco de huevos de resistencia, que es considerado también como

un almacén genético (Hairston y Fox, 2009). Debido a ello, los huevos de resistencia se han convertido en una herramienta para recalcar los procesos evolutivos y los factores de selección que existieron en el pasado (Zweerus et al., 2016; Sommer et al., 2016; Oexle et al., 2016) surgiendo así, una rama relativamente nueva, nombrada ecología de la resurrección.

Antecedentes

Existen pocos trabajos enfocados al análisis del banco de huevos de resistencia, particularmente, en el que se compara la densidad de huevos de resistencia de los sedimentos de la zona pelágica y litoral, uno de ellos es el realizado por Ayala-Arce (2008) en un cuerpo de agua oligotrófico de México, en el que obtuvo 148 ± 6.4 huevos de resistencia cm^{-2} y 6.8 ± 0.74 huevos de resistencia cm^{-2} respectivamente, donde además, un mayor porcentaje de estos representa huevos no viables.

Por otra parte, en varios trabajos se ha obtenido densidades de huevos de resistencia de los sedimentos en muchos cuerpos de agua de diferentes características, en Brasil Maia-Barbosa et al. (2003) encontraron huevos de resistencia de rotíferos en una densidad que va de 20.32 a 0.8 huevos cm^{-2} . Duggan (2002), analizó las densidades de huevos de resistencia en dos cuerpos de agua de diferentes estados tróficos en Nueva Zelanda, encontrando así, densidades mayores en el cuerpo de agua eutrófico (311.32 huevos cm^{-2}) que en el oligomesotrófico (2.03 huevos cm^{-2}).

La morfología de los huevos de resistencia, es un tema que no se ha abordado profundamente, por lo que las investigaciones se han enfocado en principio a un número reducido de especies de los géneros *Brachionus* y *Asplanchna* (Wurdak et al., 1978; Gilbert y Wurdak, 1978; Munuswamy et al., 1996), sin embargo, se cuenta con un registro fotográfico utilizando microscopía electrónica de barrido de varias especies, que ayuda a una mejor observación de las características morfológicas (Segers 2004; Wallace y Snell, 2009; Fontaneto y De Smet, 2015).

Por otro lado, la morfometría de los huevos de resistencia se ha analizado principalmente en el eje vertical, Snell (1983) llevo a cabo un analisis de los huevos de resistencia de diferentes estratos, obteniendo que hay una reducción de tamaño, atribuido principalmente a las condiciones en las que se encuentran. Sin embargo, no se cuenta con registros acerca de las posibles variaciones en este parámetro sobre las diferentes zonas de un lago y los factores de las cuales pueden ser atribuidas.

Las investigaciones sobre la eclosión de los huevos de resistencia del sedimento, se han llevado a cabo desde hace varios años atrás. May (1986, 1987) fue una de las primeras personas en realizar este tipo de investigaciones, en las que obtuvo como resultados que la eclosión de huevos de resistencia es dependiente de factores como la temperatura. Por otra parte, esta técnica ha sido implementada como una herramienta en el analisis de la riqueza de especies (Albritton y White, 2004, 2006), sin embargo, se ha indagado más allá, buscando otros factores promotores o inhibidores de la eclosión, ya sean bióticos o abióticos (Hawigara et al., 1995; Lass et al., 2005; Kanagasabapathi y Munuswammy, 2011).

La variación en el tamaño (volumen) de los huevos de resistencia, se ha analizado con un enfoque intraespecífico, con lo que se obtuvo que no existe una relación directa entre el volumen y la eclosión de huevos de resistencia de *B. calyciflorus* (Snell et al., 1983; Liu y Niu, 2010). Por otra parte, Walczyńska y Serra (2014), han indagado acerca de esta relación utilizando diferentes temperaturas y especies del complejo *B. plicatillis*, resultando en que las especies más grandes, obtienen porcentajes de eclosión mayores cuando la temperatura decrece y viceversa

Justificación

Los cuerpos de agua presentan una dinámica característica en función de su posición geográfica (latitud, longitud y altitud), sus parámetros fisicoquímicos y de los organismos que los habitan. Las variaciones en la dinámica de los sistemas acuáticos pueden quedar contenidas en el sedimento de los mismos. En esta zona se contienen distintos proxies que pueden aportar información climática o incluso de la presencia de contaminantes por lo que es de gran importancia su estudio, de igual forma en los sedimentos encontramos el banco de huevos de resistencia que puede, además de la información antes citada, contribuir con información sobre especies que habitaron el cuerpo de agua en diversos momentos.

De acuerdo con las publicaciones más recientes sobre la dormancia en rotíferos, pese a la gran utilidad que tienen las estructuras de resistencia dentro de este Phylum para el desarrollo de proyectos que aborden tópicos ecológicos, taxonómicos y evolutivos, su estudio está en una fase inicial (Walsh et al., 2016). De las poco más de 1600 especies de rotíferos monogonontos únicamente se tiene conocimiento, vía observación directa, de la existencia de sexualidad en 20 % de ellas, sin embargo, se desconoce o solo se cuenta con evidencia indirecta del restante 80 % de las especies por lo que se hace inminente iniciar trabajos que aborden los aspectos básicos del ciclo de vida, a pesar de no ser considerada como una línea de investigación vigente.

El conocer el papel que juegan las variables bióticas sobre la eclosión de huevos de resistencia parte de la posibilidad de una permeabilidad con lo que se podría llevar a cabo algún tipo de comunicación química entre el embrión y las sustancias orgánicas producidas por otros organismos presentes en el sistema, como se mencionó en los antecedentes, existen evidencias que pueden respaldar estas posibilidades, ya sea utilizando kairomonas de un organismos o sustancias químicas que aceleran el proceso de la eclosión.

Las variaciones que pueden existir a lo largo de un cuerpo de agua somero sobre el banco de huevos, pueden ser el reflejo de las condiciones ambientales en ciertas zonas del lago, donde la composición del sedimento puede llegar a ser factor,

debido al tamaño de las partículas y el espacio intersticial que existe entre ellas, así como las condiciones de oxígeno, lo cual se puede ver afectado por la actividad microbiana, que manifiesta la cantidad de materia orgánica integrada al sedimento.

Todo esto, abren la posibilidad de complementar el conocimiento sobre las estructuras de resistencia de estos organismos y de igual manera, abordar en la dinámica que sigue el banco de huevos de un lago de este tipo. Así, este trabajo puede funcionar como un suplemento en un escenario multidisciplinario, con lo que se puede llegar a obtener esquemas con un enfoque aplicativo.

Objetivos

General

- Analizar la estructura y variación del banco de huevos de resistencia del zooplancton en las zonas litoral y pelágica la presa Tilostoc, Estado de México, así como el efecto de algunos factores biológicos sobre la eclosión.

Particulares

- Estimar la abundancia y diversidad de las estructuras de resistencia de las zonas pelágica y litoral del embalse somero Tilostoc
- Caracterizar morfológica y morfométricamente las estructuras de resistencia de los sedimentos de las zonas pelágica y litoral del embalse somero Tilostoc.
- Conocer el efecto de algunos factores bióticos (medios acondicionados de alga verde, cianoprocarionte y rotífero depredador) sobre la tasa y tiempo de eclosión de huevos de resistencia.
- Estudiar la relación entre volumen y abundancia de las estructuras de resistencia con respecto al tiempo de eclosión.

Hipótesis

Si las zonas litoral y pelágica de la presa están suficientemente delimitadas a pesar de ser un cuerpo de agua somero, la riqueza específica y abundancia de los huevos de resistencia cambiará notablemente en función de la comunidad de rotíferos que ahí habite y de las ventajas que representen cada una de estas zonas.

Si la comunicación entre el huevo de resistencia y el ambiente se extiende a sustancias aleloquímicas y no únicamente al fotoperiodo y la temperatura, los huevos de resistencia presentarán diferencias en sus tiempos de eclosión cuando se sometan a distintos tipos de alimento y/o depredadores.

Si los huevos de resistencia contienen un conjunto de moléculas que actúen como reserva energética hasta el momento en que se propicia la eclosión, entonces los huevos con mayor volumen podrían prolongar la eclosión a periodos mayores de tiempo.

Área de Estudio

La presa Tilostoc se encuentra ubicada entre las coordenadas latitud 19° 13' 00" N y 10° 10' 00" O, perteneciente al municipio de Valle de Bravo, Estado de México. Es una de las tres presas de la zona. El clima de la región es templado subhúmedo con lluvias en verano; la temperatura promedio es de 17°C (máxima. 32°C y mínima de 1.3°C). Se encuentra conectada a la presa Valle de Bravo por medio de conductos (CONAGUA, 2008). Cabe destacar que esta presa se encuentra localizada en una Área Federal de Protección de Recursos Naturales, la cual abarca prácticamente todo el Municipio de Valle de bravo (Sierra-López et al., 2011). La presa Tilostoc, puede ser clasificado como un cuerpo de agua somero dada la profundidad que presenta, que en promedio es de 1.76 m (Figura 2).

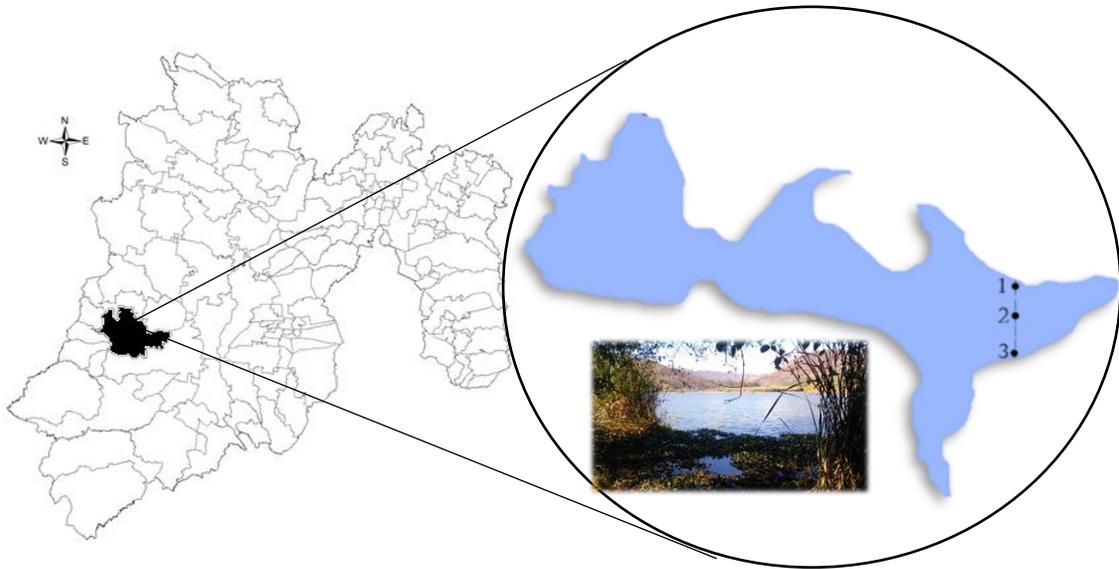


Figura 2. Localización Presa Tilostoc. La línea en la parte extrema derecha, muestra los tres sitios donde se colectaron los sedimentos.

Materiales y métodos

Colecta de muestras

Se establecieron 3 estaciones de muestreo (dos litorales y una pelágica) a lo ancho de la presa (dirección Norte-Sur) donde se colectó sedimento. Las muestras se colectaron en el mes de mayo de 2017 empleando una draga Ekman (15 cm x 15 cm x 15 cm) considerando únicamente los estratos más recientes, entre 0 y 5 cm de profundidad del sedimento (May, 1986; Duggan et al., 2002; Maia-Barbosa et al., 2003). Una vez separados, los sedimentos más recientes se colocaron en bolsas resellables tipo ziploc para ser transportados al laboratorio en condiciones de oscuridad y a temperatura ambiente (Kanagasabapathi y Munuswamy, 2011). Los sedimentos se emplearon para el análisis fisicoquímico, así como para la extracción de huevos de resistencia así como para la realización de diferentes experimentos de eclosión.

Pruebas fisicoquímicas

La textura del sedimento se analizó mediante un análisis granulométrico, implementando el método de tamices utilizando 100 g de muestra de cada estación de muestreo, previamente desecada en un horno a 45 °C, haciéndola pasar a través de tamices de diferentes aperturas de malla, para así obtener el peso de las fracciones que se atrapan en los tamices y obtener el porcentaje de cada textura (Wentworth, 1922).

Por otro lado, se siguió el método desarrollado por Walkley y Black (1947), para obtener el porcentaje de materia orgánica consolidada en los sedimentos para cada sitio de muestreo. Consiste en colocar 0.5 g de sedimento en un matraz Erlenmeyer a los cuales se les agregó 5 ml de solución de dicromato de potasio, así como 10 ml de ácido sulfúrico para agitarlo por 1 minuto y dejar reposar 30 minutos; después se le agregó agua destilada, 5 ml de ácido fosfórico y 3 gotas del indicador de difenilamina, para finalmente titular la solución con sulfato ferroso. Para obtener el porcentaje de materia orgánica (M.O.) se utilizó el volumen de óxido ferroso gastado en la titulación y se sustituyó en la siguiente fórmula:

$$MO (\%) = \frac{5 (\text{ml de } FeSO_4)(N)(FC)}{\text{g de la muestra}} \times 0.69$$

5 = ml de dicromato de potasio agregados

N= normalidad del sulfato ferroso

FC= factor de corrección (10/ ml de FeO_4 gastados en el blanco)

0.69= constante

Aislamiento de estructuras de resistencia

Para el aislamiento de los huevos de resistencia se pesaron 5 g (peso húmedo) de sedimento con una balanza analítica. Una vez pesados los 5 g se colocaron individualmente en tubos de centrifuga con capacidad de 100 ml a los que se les agregó 40 ml de una solución saturada de sacarosa-agua destilada (1:1) y se agitaron durante 5 min. Una vez concluido este tiempo las muestras de sedimento se centrifugaron a 2500 rpm durante 5 min. Los huevos de resistencia quedaron flotando en el sobrenadante, el cual se decantó mediante una malla de 20 μm donde se enjuagó con agua destilada durante algunos minutos hasta que se retire completamente la sacarosa de las muestras, todo esto de acuerdo con el método de Onbé (1978) (Figura 3). Una vez libre de sacarosa la muestra se colocó en una caja Petri para su observación en un microscopio estereoscópico para realizar los análisis de riqueza, abundancia y diversidad como a continuación se detalla.

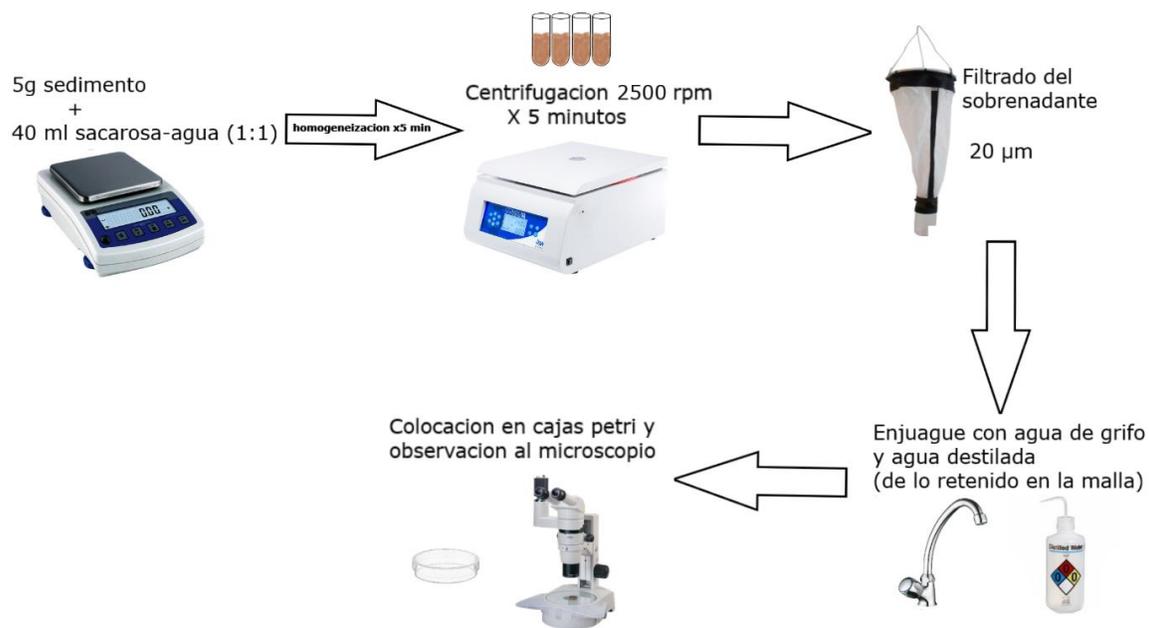


Figura 3. Diagrama de flujo representando la metodología seguida para el aislamiento de estructuras de resistencia.

Riqueza, densidad, y diversidad

Para conocer la riqueza específica se realizaron diversas extracciones mediante el método de Onbé (1978), el cual fue descrito de manera detallada anteriormente, y de las cuales se clasificaron los huevos de resistencia de acuerdo a sus características morfológicas en morfotipos. Los huevos de resistencia clasificados en cada morfotipo se colocaron en grupos de 5 a 10 en cámaras multipozos con capacidad de 1.5 ml, con agua destilada y se incubaron a 25 °C con iluminación continua. Los individuos eclosionados se identificaron mediante claves especializadas Koste (1978) y Shiel (1995).

Para el cálculo de la densidad de los huevos de resistencia se contaron todas las estructuras de resistencia pertenecientes a cada grupo taxonómico (rotíferos, cladóceros y copépodos) y dentro de cada grupo se separarán por morfotipos, asumiendo que cada uno de ellos corresponde a una especie diferente ya que la ornamentación es especie específica (Wurdak et al., 1978). En total se realizaron cuatro repeticiones (extracciones) de cada uno de los tres sitios de muestreo y se expreso la densidad de huevos en num. g⁻¹.

Los análisis de diversidad partieron del supuesto de que los huevos de resistencia tienen ornamentación especie específica, por lo que al clasificarlos por sus características morfológicas y conociendo sus abundancias se abre la posibilidad de calcular un valor de diversidad. Para ello se empleó el índice de Shannon-Wiener para cada uno de los sitios de muestreo, el cual consiste en la siguiente ecuación:

$$H' = - \sum_{i=1}^s (P_i)(\log_2 P_i)$$

H' = Índice de Shannon-Wiener
P_i = Abundancia relativa

Morfología y morfometría

Una vez aislados los huevos de resistencia mediante el método de Onbé (1978) se clasificaron por morfotípos y a cada uno de ellos se les realizó una caracterización morfológica y morfométrica como se detalla a continuación. Los huevos de resistencia se colocaron individualmente en un portaobjetos con una gota de agua destilada y se observaron en un microscopio óptico Nikon Eclipse E600 (20 x, 40 x) para fotografiarlos empleando una cámara MoticCam 2.0, tratando de observar algunas características morfológicas.

Como parte de los análisis morfológicos de los huevos de resistencia se realizaron micrografías utilizando Microscopía Electrónica de Barrido. Primeramente, se aislaron siguiendo la metodología anteriormente descrita. Una vez aislados dichos huevos de resistencia, se procedió a realizar varios lavados para evitar la presencia de sales, materia o algún agente contaminante que se encuentre adherida a la pared externa. El primer lavado se realizó en una malla de 20 μm con agua corriente de grifo con un flujo fuerte en varias ocasiones. Posteriormente se realizaron una serie de enjuagues empleando cajas Petri con agua destilada y finalizando con enjuagues con agua ultra pura dejando reposar en cada una de ellas alrededor de 5 min. Una vez concluidos los lavados se montaron en placas de aluminio para su desecación por 24 horas (De Smet, 1998) finalmente, se transportaron al laboratorio de Fisiología Vegetal para su observación en un microscopio electrónico Jeol, LV 5900 al alto vacío, así como un análisis de espectrometría de energía dispersiva (EDS) para conocer tanto los elementos como los compuestos que se encuentran presentes en la última capa de los huevos de resistencia.

Para la morfometría se consideró la longitud máxima, longitud mínima o diámetro de las estructuras, lo cual dependió de si la forma del huevo es más esférica o elipsoidal, así como el cálculo del volumen. Los huevos de resistencia previamente aislados, clasificados y fotografiados como se detalla en el párrafo anterior, se emplearon para los cálculos morfométricos pertinentes. Dependiendo la forma de los huevos de resistencia se emplearon dos criterios principales, si se asemeja a una esfera o si es más cercana a una elipse, para cada uno de los casos se utilizó

medidas y formulas diferentes para los cálculos de volumen. Para el caso de los huevos con forma esférica se utilizó la fórmula $\frac{4}{3} \pi r^3$ mientras que para huevos con formas ovoides o elípticas $\frac{4}{3} \pi r_1 r_2^2$ donde r_1 = largo o longitud mayor y r_2 = ancho o longitud menor (Figura 4).

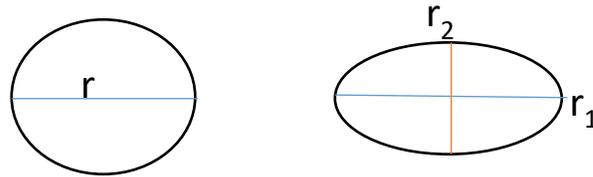


Figura 4. Representación de la forma de los huevos de resistencia (circulares y ovalados) y las diferentes medidas que se tomaran para la obtención del volumen con las formulas mencionadas anteriormente (Walsh et al., 2016).

Factores bióticos sobre la eclosión (medios acondicionados)

Para conocer las diferencias en la eclosión de los huevos de resistencia bajo la influencia de algunos factores bióticos, se realizaron dos experimentos, uno con los huevos de resistencia aislados y otro utilizando directamente el sedimento de cada estación de muestreo siguiendo el método de May (1986), para lo cual se utilizaron tres tratamientos que consistieron en medios acondicionados de *Scenedesmus acutus*, *Microcystis* sp. y *Asplanchna girodi*.

El medio acondicionado de *A. girodi* se estableció con una cepa aislada del cuerpo de agua donde se realizó el muestreo, estos organismos fueron alimentados con *Brachionus calyciflorus* y *Plationus patulus*, así como mantenidos en recipientes plásticos con capacidad de 400 ml en medio artificial EPA, el cual fue sustituido por nuevo cada tercer día filtrándolo mediante una malla de 50 μm . Se consideró una densidad de 0.1 ind. ml^{-1} en medio artificial EPA para realizar el medio acondicionado para realizar los experimentos (Aranguiz-Acuña et al., 2010).

Se llevó a cabo un concentrado de *Microcystis* sp. que se extrajo de la localidad de Xochimilco, en la pista de canotaje "Virgilio Uribe" para llevar a cabo el medio acondicionado. Se colocó en refrigeración (4°C) y posteriormente se contabilizó

utilizando una cámara de Neubauer, finalmente se realizaron las diluciones correspondientes colocando el volumen necesario para igualar una concentración de 50 a 75 colonias ml^{-1} que es equivalente a 1.5×10^6 cel. ml^{-1} en agua destilada (Nandini, 2000).

Para llevar a cabo el medio acondicionado de *Scenedesmus acutus*, se cultivó esta microalga bajo luz constante, y a temperatura de 15 °C, utilizando medio basal Bold (BMM) (Borowitzka y Borowitzka, 1988) aforado con 2 L de agua destilada, donde además se agregó aproximadamente 2 g de bicarbonato de sodio. Finalmente se utilizó una concentración de 1.0×10^6 cel. ml^{-1} en agua destilada.

Cabe destacar que para todos los medios acondicionados se utilizaron vasos de precipitados con capacidad de 1 L, en donde se colocaron las diferentes densidades y/o concentraciones mencionadas anteriormente 24 hrs antes de ser utilizadas. Finalmente, una vez pasado este tiempo, cada medio se hizo pasar por un filtro de 0.45 μm con ayuda de una bomba de vacío marca Pobel R-300 para después ser utilizado para los experimentos de eclosión.

Una vez obtenidos los medios acondicionados se procedió a montar los experimentos. En el primero, se empleó el método de aislamiento de Onbé (1978), se tomaron al azar 20 huevos de resistencia de cada uno de los principales taxa localizados que cumplan con las características de viabilidad mencionadas por García-Roger (2006) y se colocaron en un pozo de una placa de cultivo con capacidad de 2 ml, al cual se le agregara 1.5 ml de medio acondicionado. Se realizaron tres repeticiones de cada tratamiento y se siguió el mismo procedimiento en cada sitio de muestreo. Una vez terminado este proceso, se colocaron en condiciones óptimas de eclosión (iluminación constante y 25 °C) (Hagiwara et al.,1995). Finalmente se llevó un monitoreo diario para registrar la eclosión de los huevos de resistencia utilizando un microscopio estereoscópico Nikon SMZ 645.

En el segundo experimento se utilizó el método de May (1986) que consistió en colocar 20 g de sedimento en envases plásticos aforados con 100 ml de los diferentes medios acondicionados y almacenados a condiciones óptimas de eclosión (iluminación constante y 25 °C) (Hagiwara et al.,1995); a este experimento

se le dio un monitoreo semanal, filtrando el respectivo medio a través de una malla de 20 μm , evitando que el sedimento se resuspenda para remover lo menos posible, para posteriormente colocarlo en una caja Petri para su observación e identificación. Cabe mencionar que en ambos experimentos se cambió el medio diariamente con ayuda de pipetas Pasteur de vidrio y en el caso del segundo experimento se filtró con ayuda de una malla de 20 μm .

Correlación densidad-tamaño y tiempo de eclosión

Con los datos obtenidos en los apartados anteriores (densidad y morfometría) se trató de observar si existe una correlación entre la densidad y tamaño de los huevos de resistencia con respecto al tiempo de eclosión. Esto se trató de obtener a un nivel interespecífico, utilizando varios morfotipos extraídos mediante la técnica de aislamiento antes mencionada (Onbé, 1978), realizando cuatro replicas. Los morfotipos extraídos se clasificaron y colocaron en placas multipozos considerando su volumen y abundancia en las muestras. Se colocaron cierta cantidad de huevos de resistencia de cada morfotipo por cada pozo de la placa de cultivo con capacidad de 2 ml con 1.5 ml de agua destilada y se incubaron a una temperatura de 25 °C con iluminación constante. El monitoreo se realizó cada 24 h y con esa misma periodicidad se reemplazó el medio con ayuda de un microscopio estereoscópico y pipetas Pasteur evitando remover los huevos de resistencia anteriormente colocados.

Resultados

Análisis fisicoquímico del sedimento

La composición de sedimento fue similar para los tres sitios de muestreo, siendo arenas de diferentes tamaños de partícula las predominantes (Arenas gruesas ~0.5 mm y medianas ~0.25 mm) (Tabla 1). Sin embargo, se puede observar que en el sitio 1 las arenas gruesas representan un porcentaje mayor en la composición del

sedimento, por otro lado, el sitio número 3, presentó un patrón similar, pero en este caso, las arenas medianas fueron el tamaño de partícula dominante. En el sitio 2, las proporciones de los tamaños de partícula fueron más uniformes (Figura 5).

El análisis químico del sedimento, arrojó valores que van de 8.8 a 15.1 % de materia orgánica los cuales se interpretan como rico y extremadamente rico, respectivamente, refiriéndose al porcentaje de materia orgánica consolidada en el sedimento. Los valores más altos en este parámetro, fueron obtenidos en los sitios 1 y 3, siendo estos, donde se encontraba vegetación sumergida y la zona litoral respectivamente. En el sitio 2 (sedimentos de la zona pelágica) fue el que presentó el menor porcentaje de materia orgánica (Tabla 1).

Tabla 1. Análisis del porcentaje de Materia orgánica (M.O. \pm DE) y textura del sedimento de tres sitios de muestreo de la Presa Tilostoc.

Sitio	% M.O.	Textura
1	13.6 \pm 0.3	Arenas gruesas
2	8.8 \pm 0.5	Arenas medianas
3	15.1 \pm 4.1	Arenas medianas

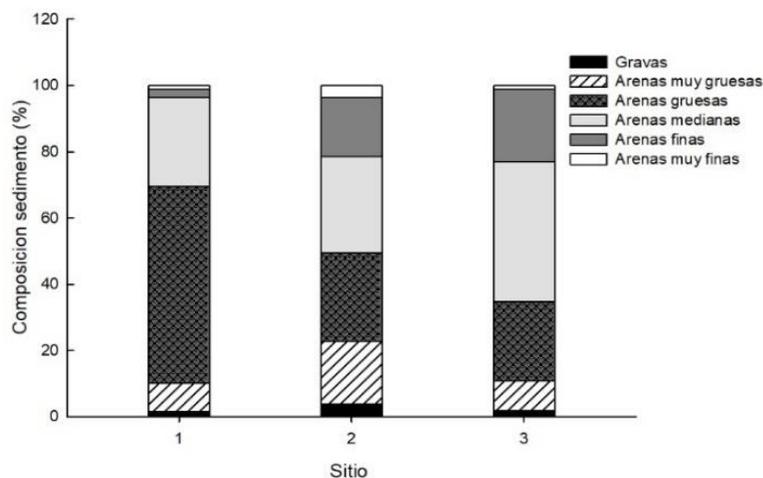


Figura 5. Composición del sedimento (%) en base al tamaño de las partículas, de cada uno de los sitios de muestreo de la presa Tilostoc.

Riqueza de especies

La riqueza obtenida mediante la extracción y eclosión en todos los tratamientos fue de 25 especies, considerando los tres principales grupos del zooplancton (rotíferos, cladóceros y copépodos). El mayor número de especies (19), se registró para el Phylum Rotífera, las cuales se agrupan dentro de 15 géneros y 10 familias. Respecto al Subphylum Crustacea, se obtuvieron un total de 6 especies de las cuales 4 pertenecen al Suborden Cladocera *Macrothrix* sp., *Bosmina* sp., *Daphnia parvula* y *Ceriodaphnia* sp., una a la Subclase Copépoda particularmente al Orden Calanoida del genero *Leptodiptomus* y una a la Clase Ostracoda (tabla 2).

Tabla 2. Riqueza de especies obtenida mediante la extracción y eclosión de huevos de resistencia y eclosión directa de los sedimentos (*morfortipo 2, +morfortipo 3).

Phylum Rotifera	Familia Asplanchnidae
Familia Brachionidae	<i>Asplanchna girodi</i> de Guerne, 1888
<i>Brachionus calyciflorus</i> Pallas, 1766	Familia flosculariidae
<i>Keratella tropica</i> (Apstein, 1907) *	<i>Ptygura pilula</i> (Cubitt, 1872)
<i>Anuraeopsis fissa</i> Gosse, 1851	<i>Sinantherina</i> Bory de St. Vincent, 1826
Familia Colurellidae	Familia Collothecidae
<i>Lepadella patella</i> (Müller, 1773)	<i>Collotheca</i> Haring, 1913
Familia Lecanidae	Subphylum Crustacea
<i>Lecane bulla</i> (Gosse, 1851)	Suborden Cladocera
<i>Lecane furcata</i> (Murray, 1913)	Familia Macrothricidae
<i>Lecane inermis</i> (Bryce, 1892)	<i>Macrothrix</i> Baird, 1843
Familia Lindiidae	Familia Bosminidae
<i>Lindia</i> Dujardin, 1841	<i>Bosmina</i> Baird, 1845
Familia Notommatidae	Familia Daphniidae
<i>Cephalodella gibba</i> (Ehrenberg, 1830)	<i>Daphnia parvula</i> Fordyce, 1901
<i>Monommata</i> Bartsch, 1870	<i>Ceriodaphnia</i> Dana, 1853
Familia Trichocercidae	Subclase Copepoda
<i>Trichocerca similis</i> (Wierzejski, 1893)	Orden Calanoida
Familia Synchaetidae	Familia Diaptomididae
<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson, 1925	<i>Leptodiptomus</i> Light, 1938
<i>Polyarthra vulgaris</i> Carlin, 1943 +	Clase Ostracoda

En el método donde se realizó la extracción-eclosión se reconocieron 12 especies, las cuales fueron *Asplanchna girodi*, *Brachionus calyciflorus*, *Trichocerca similis*, *Polyarthra dolichoptera*, *P. vulgaris* (Morfortipo 3), *Keratella* (Morfortipo 2), *Synchaeta* (Morfortipo 1), *Ptygura pilula* y *Sinantherina*, mientras que por parte de cladóceros

se reconocieron tres de las especies mencionadas anteriormente a excepción de *Macrothrix* (Tabla 2). Por otro lado, al realizar la eclosión de los huevos de resistencia directamente del sedimento, se obtuvieron un total de 22 especies de los tres principales grupos del zooplancton.

El número de especies obtenidas en los sitios de muestreo varió entre 13 y 15, siendo el sitio 3 en el que se obtuvo una riqueza específica mayor. Sin embargo, los sitios de muestreo mostraron una similitud de 0.62 mediante el cálculo del índice de Jaccard lo cual indica que la composición de especies del banco de huevos de resistencia, de los tres sitios tuvieron una composición ligeramente similar, además, los sitios 1 y 2, muestran una similitud mayor (Figura 6).

El rotífero *Monommata* sp. únicamente eclosionó en el sitio 1, en tanto que las especies *Brachionus calyciflorus*, *Anuraeopsis fissa*, *Lindia* sp. y *Ptygura pilula* eclosionaron exclusivamente en el sitio 2 y finalmente *Keratella tropica*, *Polyarthra dolichoptera*, *Sintherina* sp. y el cladóceros *Macrothrix* sp. solo se presentaron en el sitio 3. Los rotíferos *Lepadella patella*, *Lecane bulla*, *Lecane inermis*, las especies de cladóceros *Daphnia parvula* y *Ceriodaphnia* sp., el copépodo *Leptodiptomus* sp. y el individuo de la clase Ostracoda fueron registrados en los tres sitios de muestreo (Tabla 3).

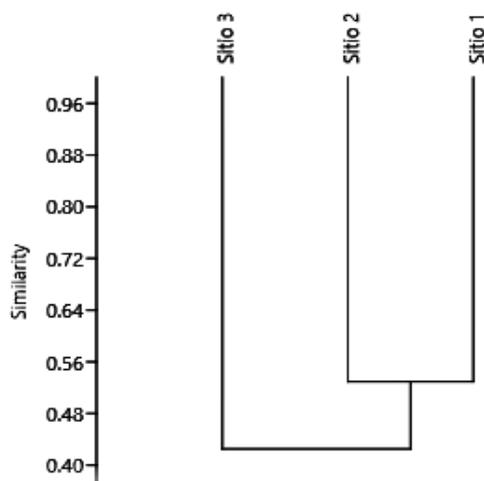


Figura 6. Dendrograma que muestra el índice de similitud de Jaccard (0.62) entre las especies eclosionadas en cada uno de los sitios de muestreo.

Tabla 3. Presencia (X) ausencia (-) de las diferentes especies de rotíferos eclosionadas de los sedimentos en los sitios de muestreo de la presa Tilostoc.

	Sitio 1	Sitio 2	Sitio 3
Rotifera			
Familia Brachionidae			
<i>Brachionus calyciflorus</i> Pallas, 1766	-	X	-
<i>Keratella tropica</i> (Apstein, 1907)	-	-	X
<i>Anuraeopsis fissa</i> Gosse, 1851	-	X	-
Familia Colurellidae			
<i>Lepadella patella</i> (Müller, 1773)	X	X	X
Familia Lecanidae			
<i>Lecane bulla</i> (Gosse, 1851)	X	X	X
<i>Lecane furcata</i> (Murray, 1913)	X		
<i>Lecane inermis</i> (Bryce, 1892)	X	X	X
Familia Lindiidae			
<i>Lindia</i> Dujardin, 1841	-	X	-
Familia Notommatidae			
<i>Cephalodella gibba</i> (Ehrenberg, 1830)	X	-	X
<i>Monommata</i> Bartsch, 1870	X	-	-
Familia Trichocercidae			
<i>Trichocerca similis</i> (Wierzejski, 1893)	X	X	-
Familia Synchaetidae			
<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson, 1925	-	-	X
Familia Asplanchnidae			
<i>Asplanchna girodi</i> de Guerne, 1888	X	X	-
Familia flosculariidae			
<i>Ptygura pilula</i> (Cubitt, 1872)	-	X	-
<i>Sinantherina</i> Bory de St. Vincent, 1826	-	-	X
Familia Collothecidae			
<i>Collotheca</i> Haring, 1913	-	-	X
Cladocera			
Familia Macrothricidae			
<i>Macrothrix</i> Baird, 1843	-	-	X
Familia Bosminidae			
<i>Bosmina</i> Baird, 1845	X	-	X
Familia Daphniidae			
<i>Daphnia parvula</i> Fordyce, 1901	X	X	X
<i>Ceriodaphnia</i> Dana, 1853	X	X	X
Copepoda			
Calanoida			
<i>Leptodiaptomus</i> Light, 1983	X	X	X
Ostracoda			
	X	X	X

Densidad

En promedio, la densidad de huevos de resistencia en la presa Tilostoc fue de 6.8 ± 3.7 huevos g^{-1} , el sitio 2 fue el que presentó la mayor número de huevos por gramo (11.1 ± 2.7 huevos g^{-1}) y fue significativamente diferente con respecto al resto de los sitios ($P < 0.001$), mientras que la menor se presentó en el sitio 3. Los rotíferos fueron el grupo del zooplancton que presentó el valor más elevado, con un promedio de 4 ± 2.2 huevos g^{-1} seguidos por los copépodos con 2 ± 1.6 huevos g^{-1} y finalmente los cladóceros con una densidad de 0.7 ± 0.5 huevos g^{-1} (Figura 7).

Por otro lado, dentro de los quistes de rotífero, el morfotipo 2 fue el más abundante con 3.3 ± 0.6 huevos g^{-1} , seguido por *T. similis*, con una densidad de 1.3 ± 1.2 huevo g^{-1} , por lo que ambas especies presentaron diferencias significativas en el sitio número 2 ($P < 0.001$). Por otra parte, los huevos de resistencia de *A. girodi*, fueron los únicos que se encontraron en densidades similares para los tres sitios de muestreo (0.1 ± 0.2 , 0.1 ± 0.2 y 0.1 ± 0.2 huevos g^{-1} respectivamente), siendo la única especie que presentó este patrón a diferencia de especies como *Polyarthra dolichoptera*, *Brachionus* sp., *Sinantherina* sp. etc. (Figura 8).

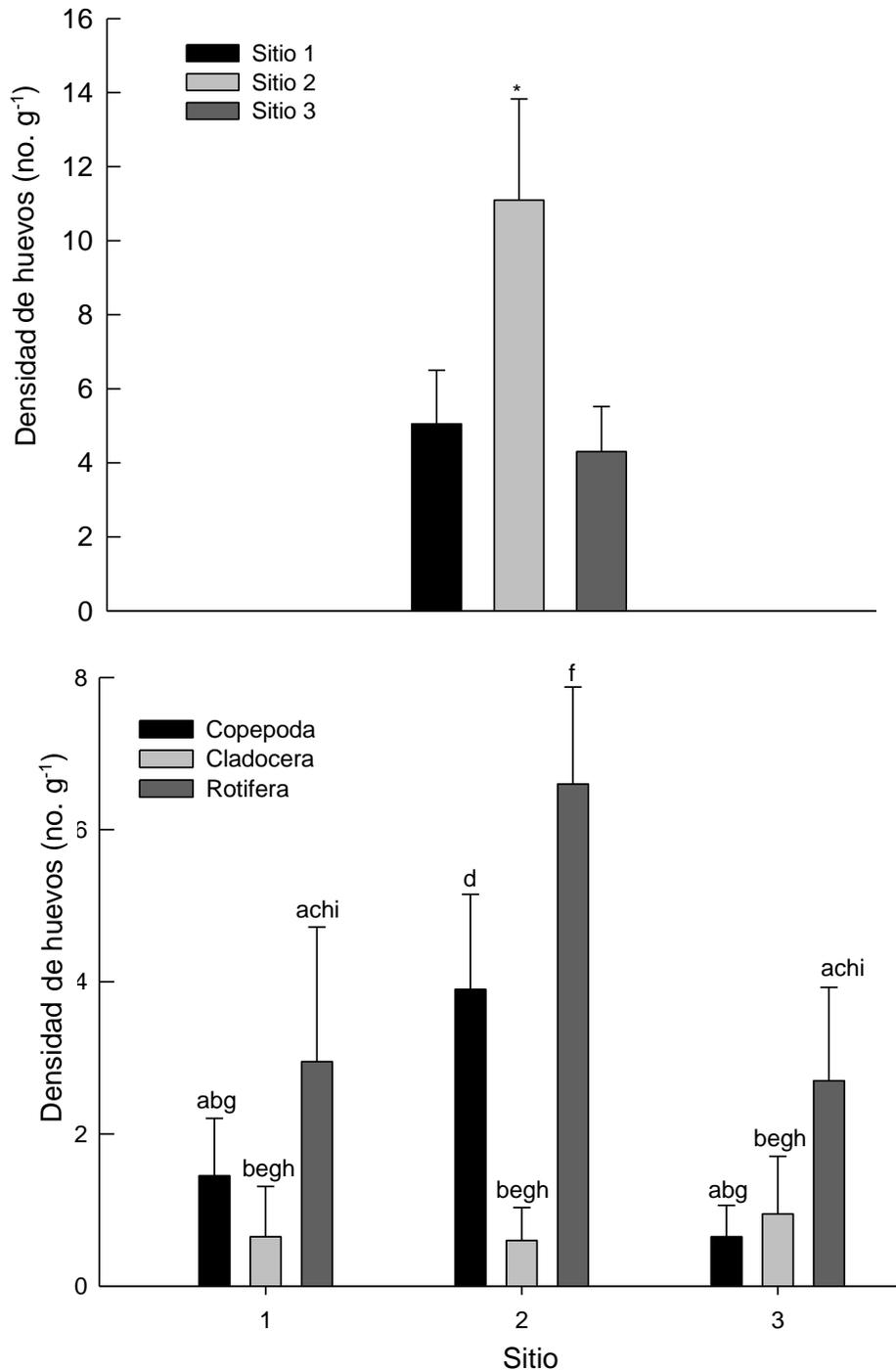


Figura 7. Densidades (Huevo g⁻¹ ± DE) de estructuras de resistencia de zooplancton en tres sitios de muestreo de la presa Tilostoc (Arriba) y densidades de cada grupo en cada sitio de muestreo de la presa Tilostoc. Las letras representan diferencias significativas (ANOVA de dos vías) entre la densidad de huevos de resistencia (entre rotíferos, cladóceros y copépodos del mismo sitio y de diferentes sitios).

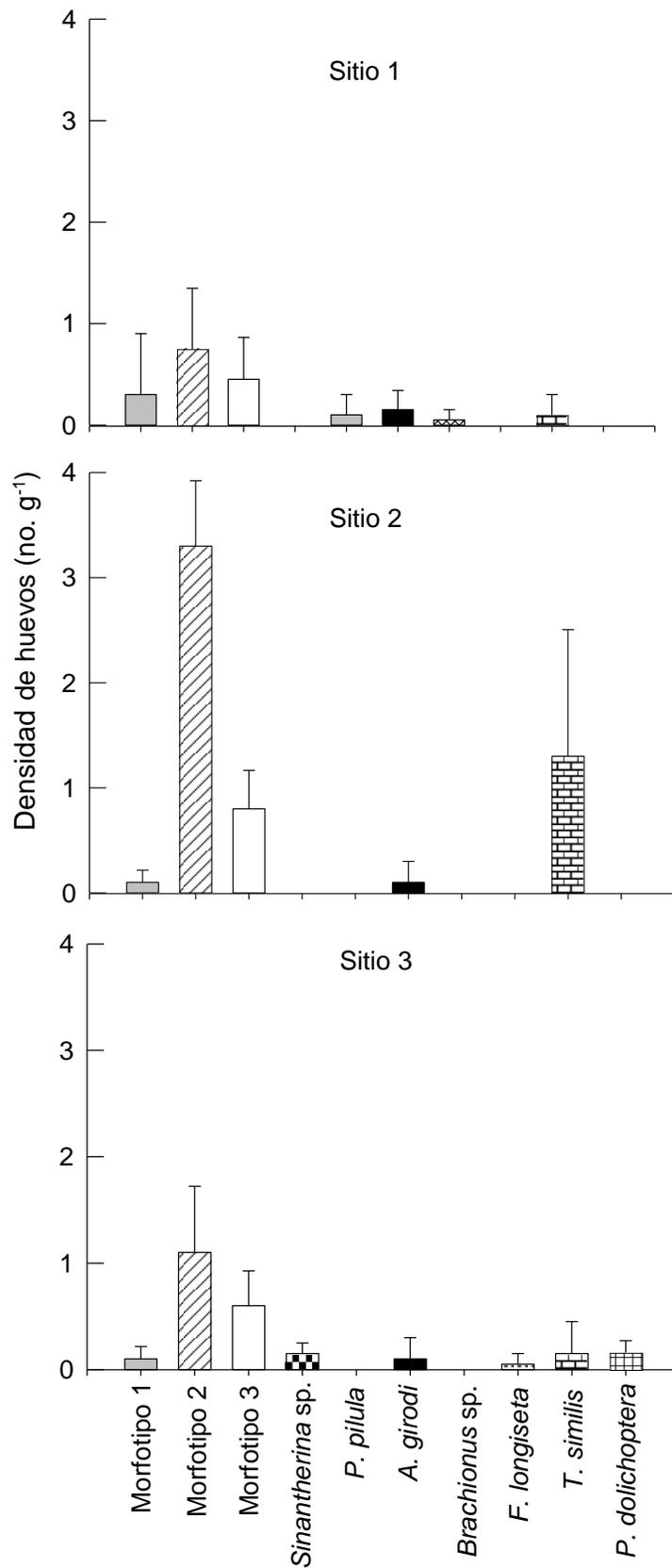


Figura 8. Densidad (Huevo g⁻¹ ± DE) de huevos de resistencia de diferentes especies de rotífero por sitio de muestreo.

Diversidad

El cálculo de la diversidad obtenida mediante las estructuras de resistencia extraídas del sedimento utilizando la abundancia en las que se encontraban, registró valores que van de 1 a 1.6 siendo el sitio 1, el que presenta la mayor diversidad; seguido del sitio 3, y el sitio 2 presentando la menor diversidad (Figura 9).

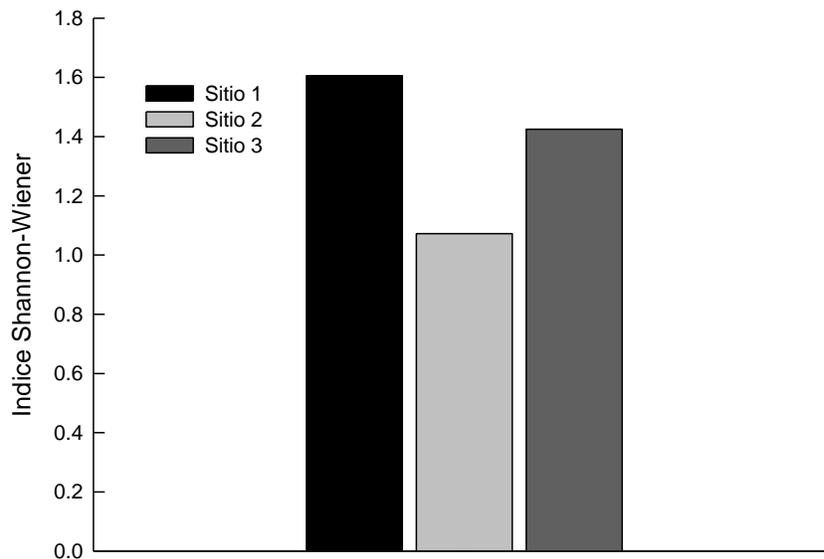


Figura 9. Índice de diversidad de Shannon-Wiener en cada sitio de muestro utilizando las estructuras de resistencia del sedimento.

Morfología

Se obtuvieron microfotografías de algunos quistes encontrados en el área de estudio (morfotipos 1-3, *P. pilula*, *P. dolichoptera*, *T. similis* y *Sinantherina* sp.) que fueron tomadas con la ayuda de un microscopio óptico, y microscopio electrónico de barrido (MEB), con el fin de observar las características morfológicas de la capa exterior, así como algunas características de la masa embrionaria.

El morfotipo 1 tiene forma completamente esférica, al parecer sin ningún tipo de ornamentación, siendo prácticamente lisa con presencia de algunos poros sin un patrón aparente, además de un poro de aproximadamente 10 μm de diámetro, el cual se diferencia del resto por su tamaño mayor (Figura 10 A, B y C). En la micrografía obtenida con microscopio óptico, se observa un espacio de aproximadamente 8 μm entre la capa exterior y lo que parece ser la masa embrionaria, lo cual es variable entre cada huevo de este tipo (Figura 10C).

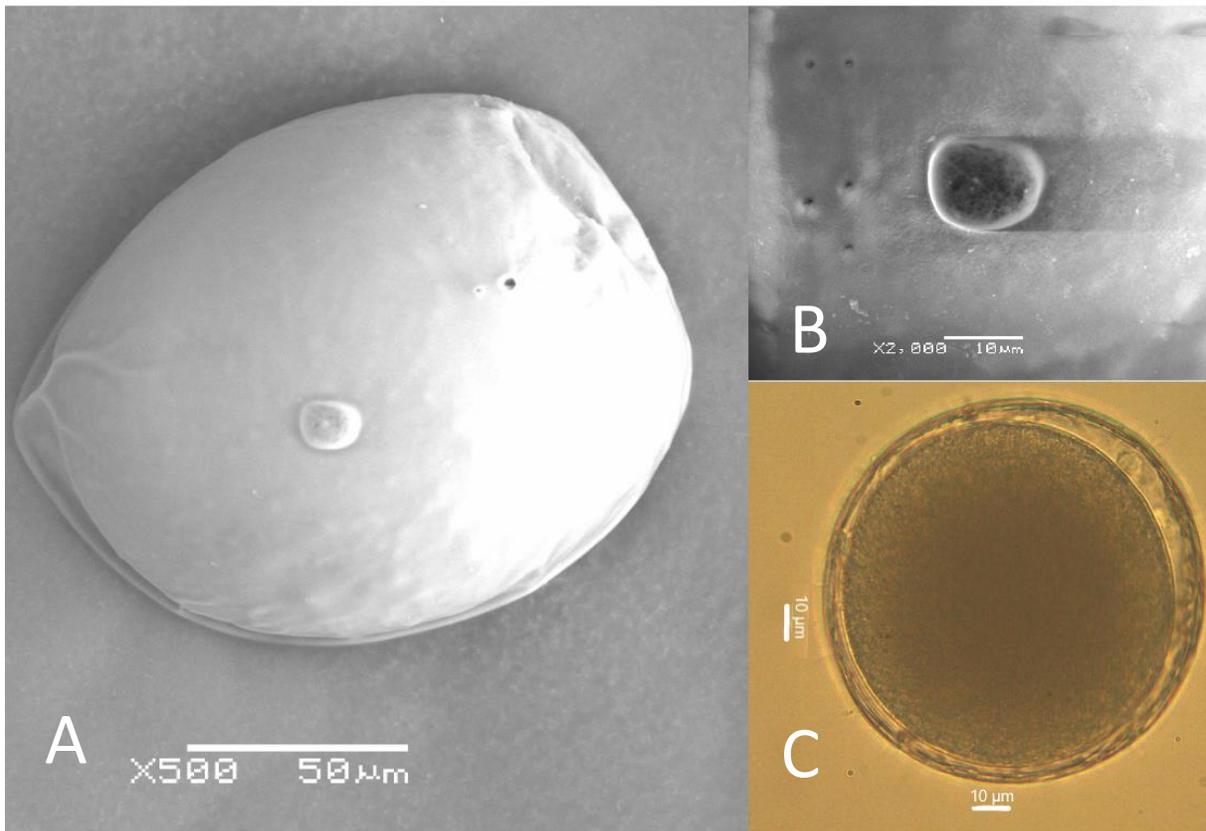


Figura 10. Morfotipo 1, vista utilizando microscopía electrónica de barrido (MEB) (A y B), donde se muestra una porosidad considerablemente marcada y diferente a las demás (B). Micrografía utilizando un microscopio óptico (C).

El morfotipo 2 tiene una forma ovalada, presenta una ornamentación de estructuras en forma de puntas de $2.6\ \mu\text{m}$ de longitud desde la base, que convergen a manera de una red (Figura 11A). La masa embrionaria presenta una coloración café en conjunto con algunos glóbulos de coloración amarilla, y otros de mayor tamaño con un color rojizo (Figura 11C). Este morfotipo no presentó algún tipo de porosidad visible en la capa exterior.

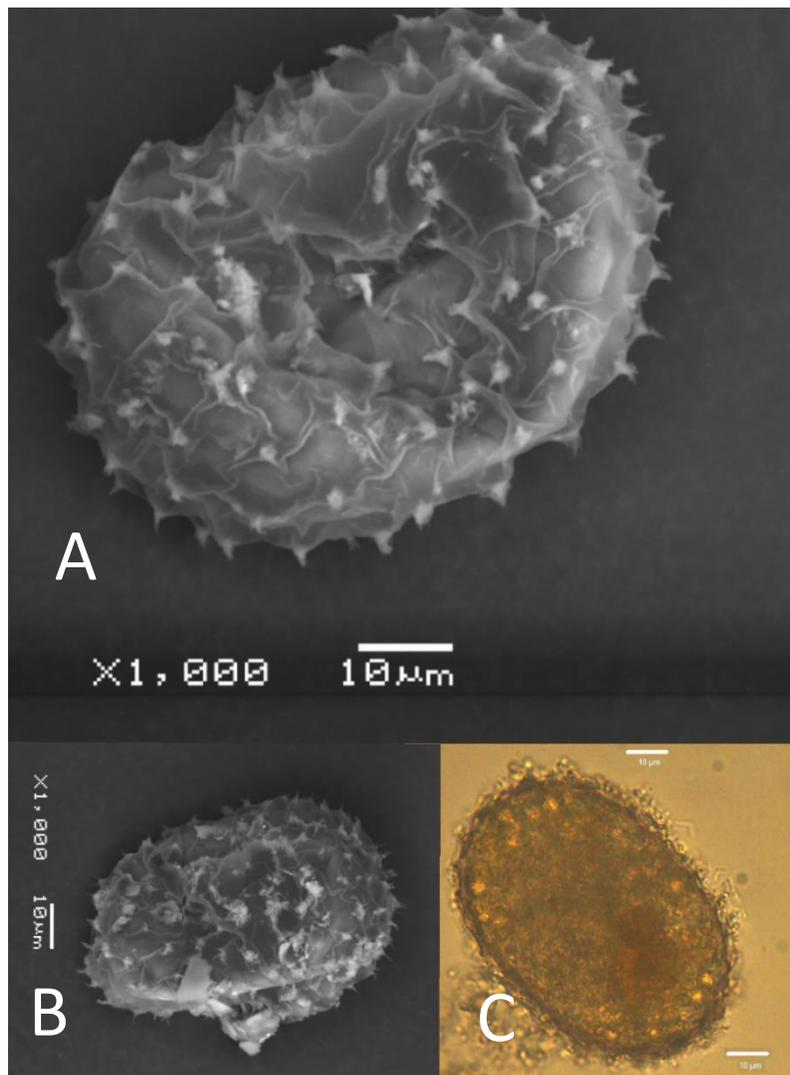


Figura 11. Micrografías con MEB (A y B) y con microscopio óptico (C) del morfotipo 2, donde se puede observar una ornamentación en forma de espinas (A).

El morfotipo 3 presenta una forma ovalada, una capa exterior transparente (Figura 12C) ornamentada a manera de pentágonos en los bordes laterales, y algunas formas rectangulares en la parte media, sin embargo, presenta bordes elevados que convergen, con lo que la última capa de este huevo de resistencia se asemeja a una estructura deshidratada (Figura 12A y B). No presentó porosidades notables y de igual manera se observaron pequeños glóbulos amarillos y rojizos en la masa embrionaria (Figura 12C).

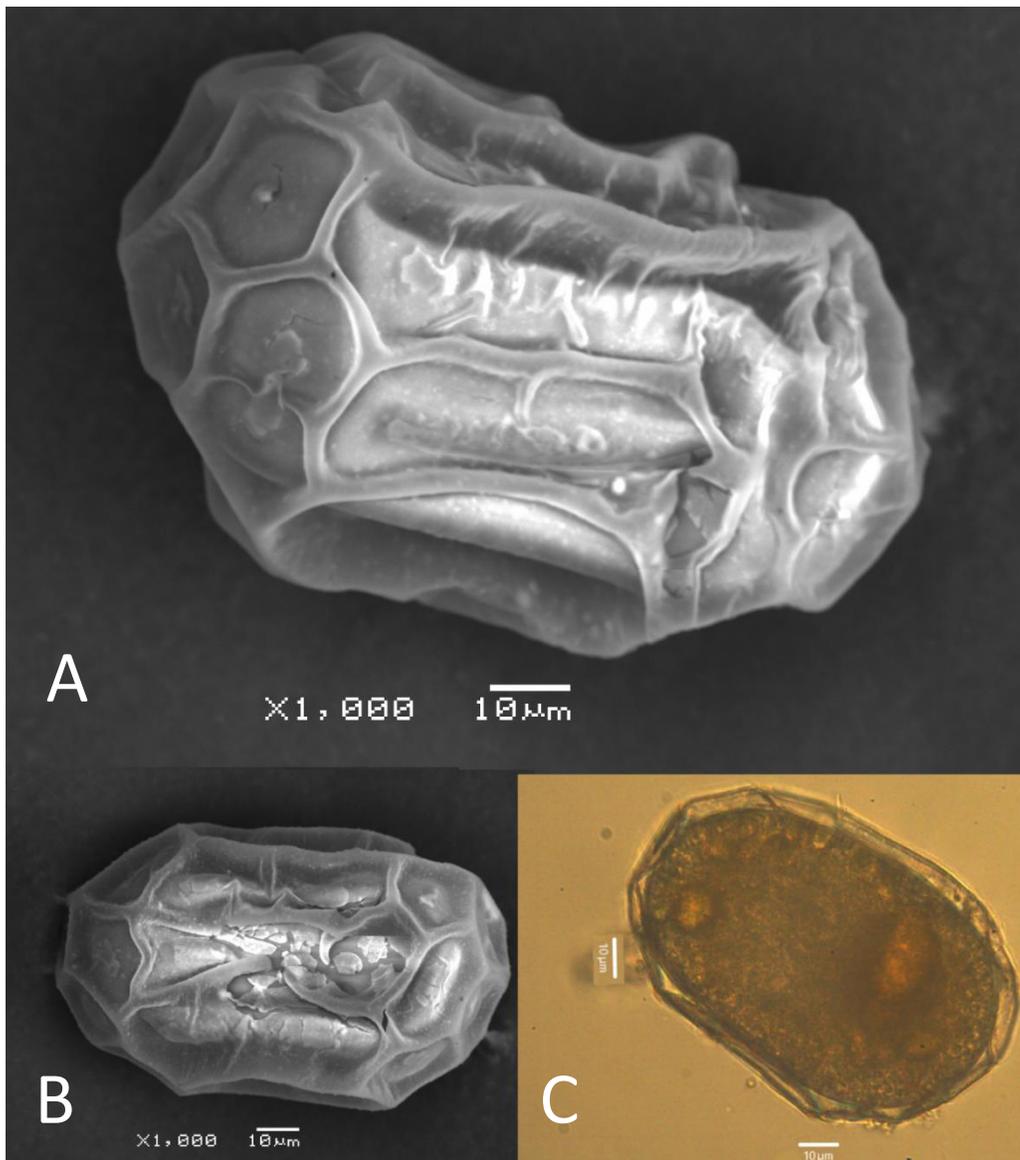


Figura 12. Micrografías del morfotipo 3 con MEB (A y B) donde se puede apreciar la ultraestructura de la capa exterior y las características de la masa embrionaria en un microscopio óptico (C).

Los huevos de resistencia de *P. pilula* son de forma ovalada (Figura 13C), presentan bordes que rodean la superficie de la última capa, a simple vista parecen líneas o estriaciones que van de un extremo a otro, sin embargo, en las micrografías con MEB se observa que estas líneas parecen ser continuas y que rodean al quiste (Figura 13A yB). La masa embrionaria parece estar dividida, debido a que en la parte extrema se puede apreciar un cambio de coloración y una delimitación marcada por una membrana delgada (Figura 13C).

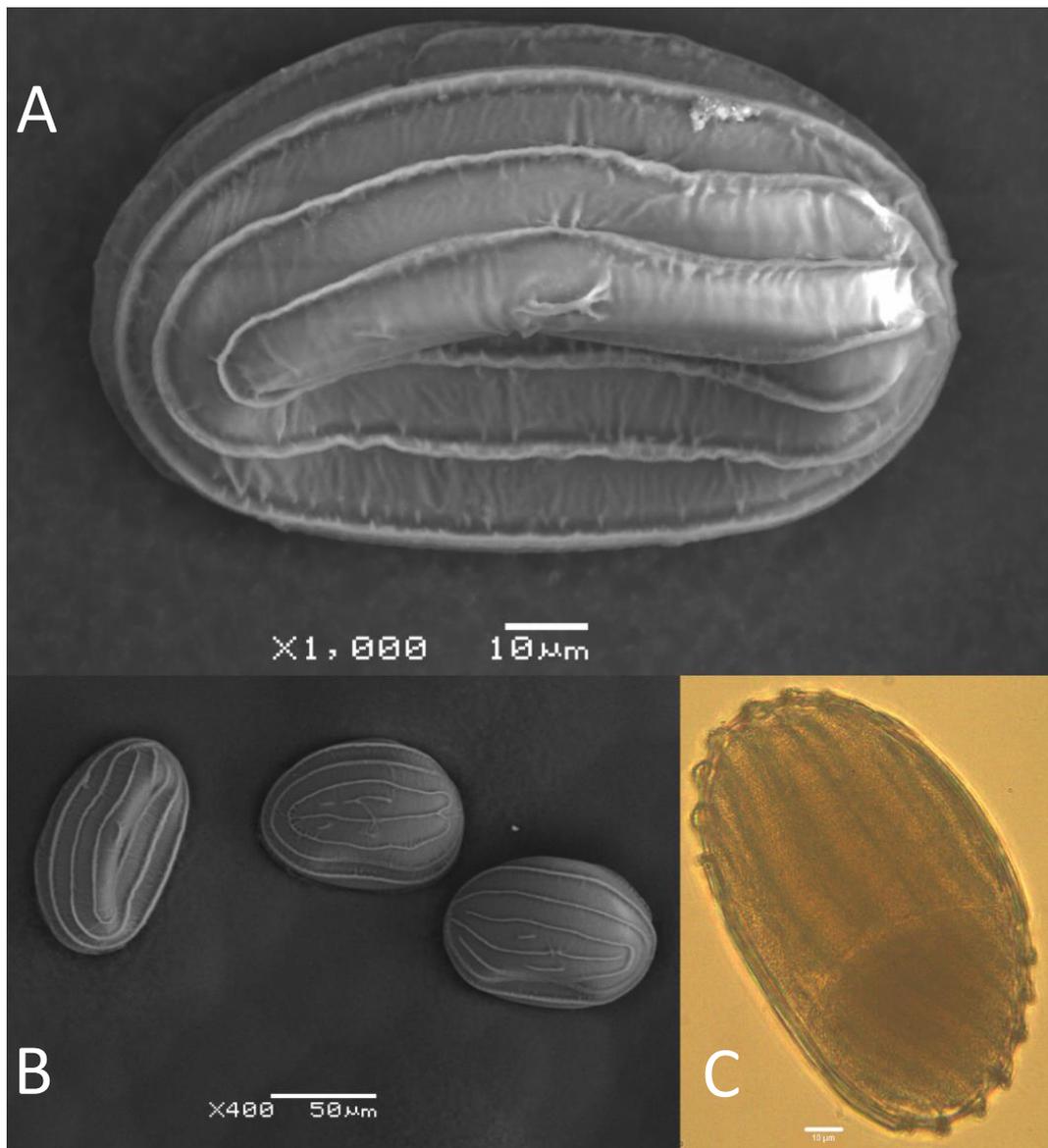


Figura 13. Micrografías de quiste de *Ptygura pilula*, utilizando MEB (A y B) donde se pueden apreciar las características morfológicas de la capa exterior, así como microscopía óptica (C), para la parte interna del huevo.

Los quistes de *P. dolichoptera* presentan una forma ovalada, la capa exterior cuenta con una ornamentación diferente a las demás, ya que presenta estructuras con forma cilíndrica que terminan en una base plana redondeada de aproximadamente 2.5 μm de longitud, además, se observa una delgada membrana que cubre al huevo y se encuentra sobre estas ornamentaciones (Figura 14A y B). Al igual que los quistes anteriores, presenta glóbulos de coloración rojizo y amarillo en la masa embrionaria (Figura 14C).

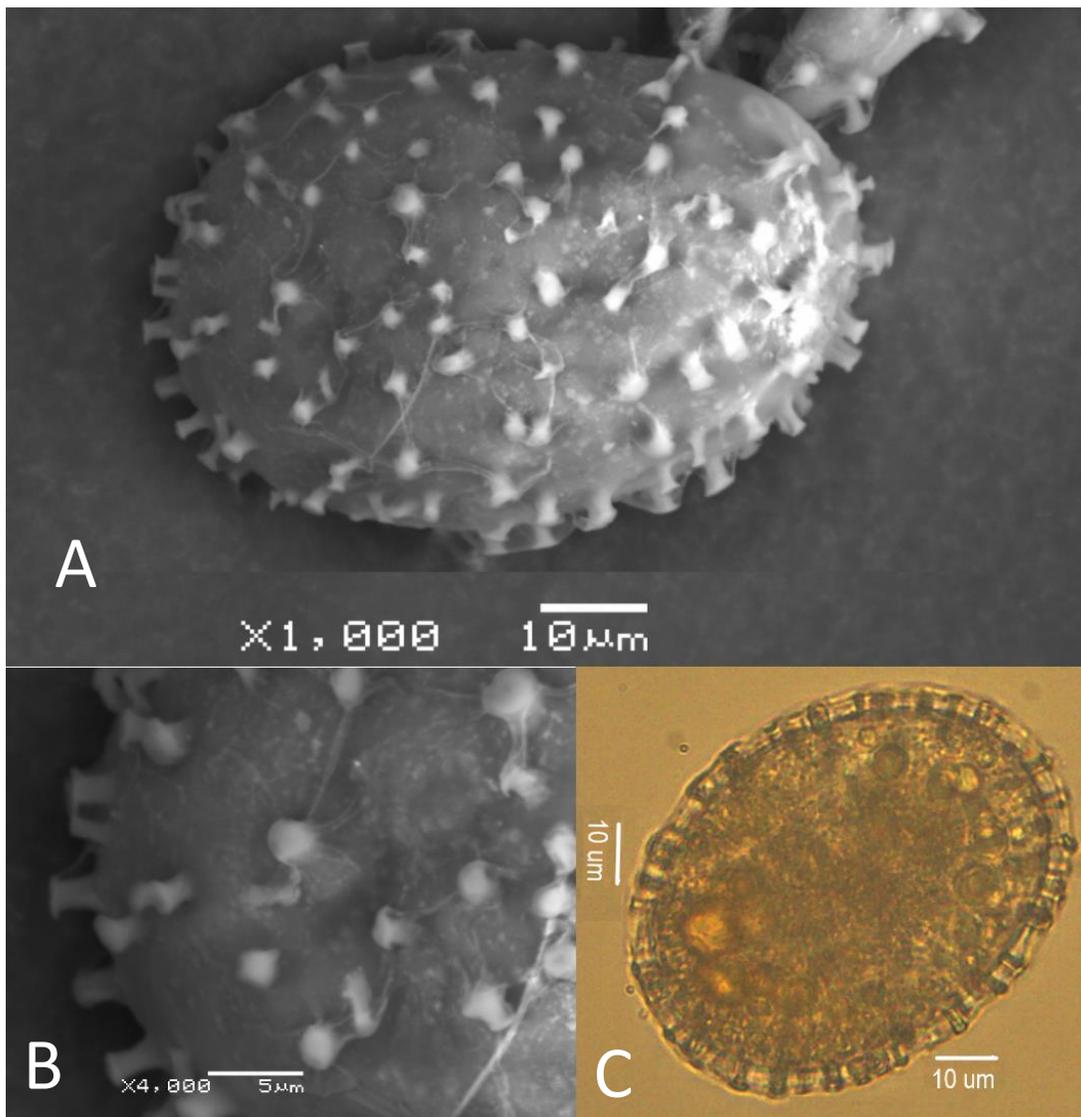


Figura 14. Quiste de *Polyarthra dolichoptera* utilizando MEB donde se observa la ornamentación particular y una membrana delgada sobre estas (A y B) y una micrografía utilizando un microscopio óptico (C).

Las estructuras de resistencia producidas por *T. similis* presentan una forma ovalada, la capa exterior cuenta con una ornamentación estriada a manera de red (Figura 15A y B), algo similar a lo que se presenta en el morfotipo 2, pero a diferencia este no presenta ningún tipo de puntas, ni porosidades visibles en la capa exterior. La masa embrionaria en estos huevos de resistencia fue difícil de observar, con lo que se complica percibir si existen glóbulos amarillentos o rojizos en su interior en la misma magnitud como en el resto de los casos (Figura 15C).

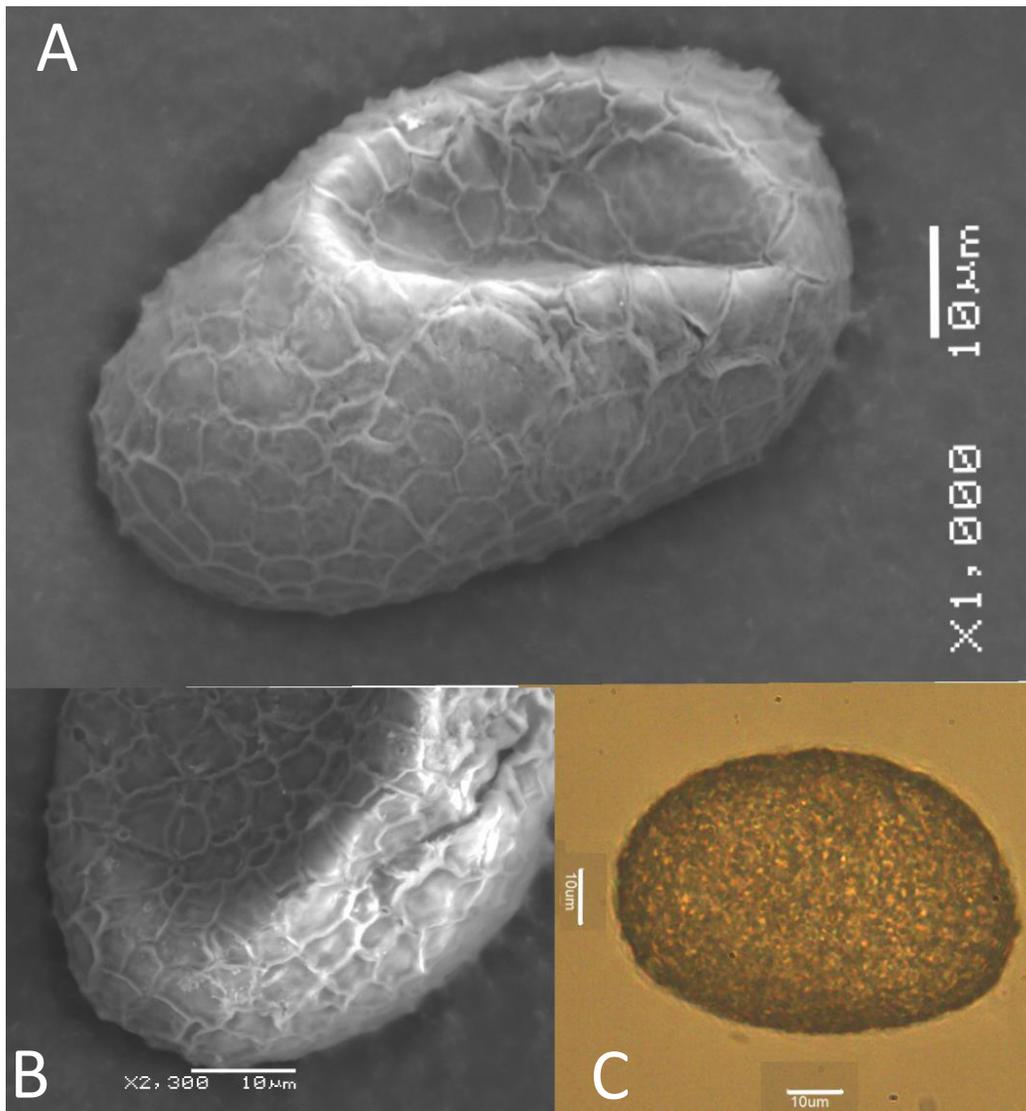


Figura 15. Micrografías de huevos de resistencia de *Trichoerca similis* utilizando MEB (Ay B) para observar las características morfológicas de la capa exterior y microscopía óptica (C).

Finalmente, los huevos de resistencia de *Sinantharina* sp. tienen una forma ovalada, presentan una capa exterior llena de porosidades (Figura 16A), de un diámetro de $\sim 0.6 \mu\text{m}$, así como otro orificio de $2.5 \mu\text{m}$ de diámetro que contrasta con los demás dado su tamaño (Figura 16B). Además, se puede observar una línea transversal gruesa sobre la capa exterior, la cual, puede llegar a ser el opérculo (Figura 16A). La masa embrionaria al igual que en el caso de *P. pilula*, presenta una diferencia de color en un extremo y tampoco se puede observar glóbulos de lo que podrían ser lípidos (Figura 16C).

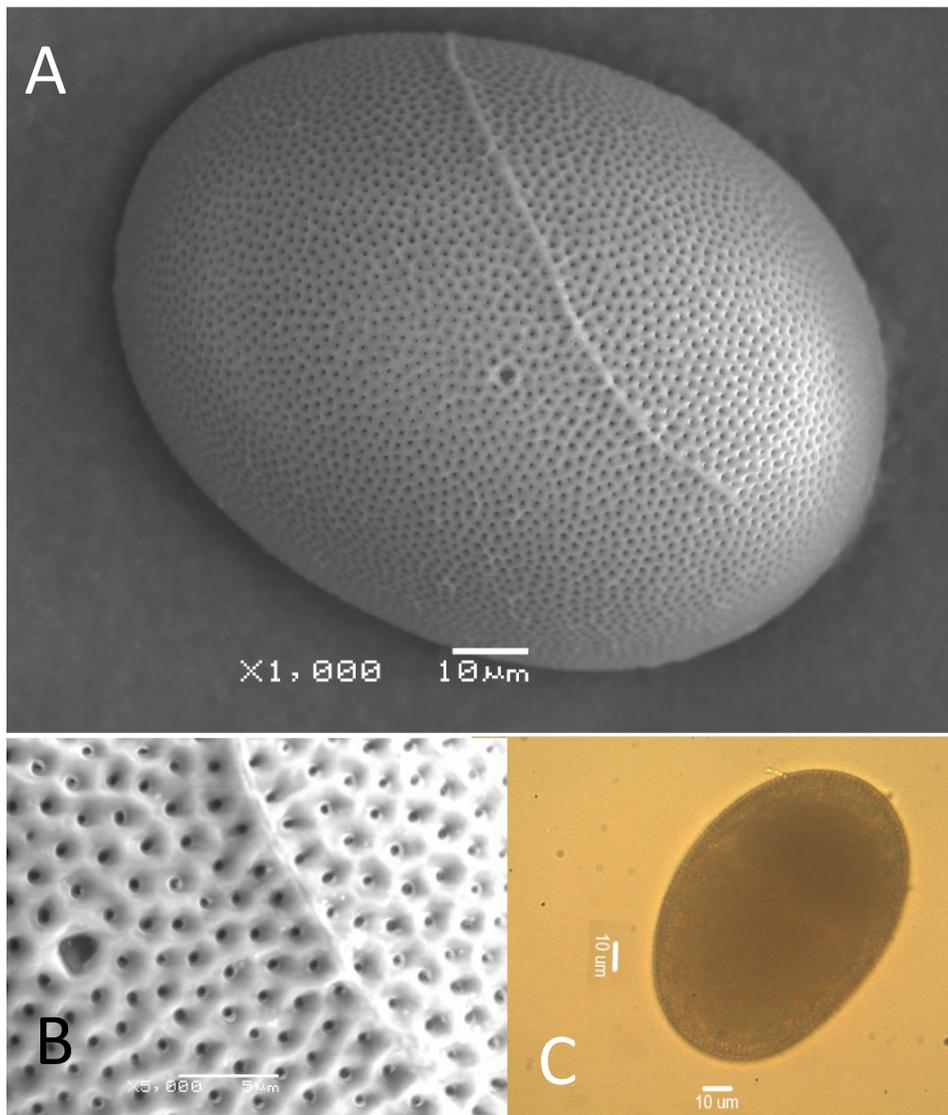


Figura 16. Huevos de resistencia de *Sinantharina* sp. utilizando microscopía óptica (C) y MEB para observar las características de la capa exterior, donde se puede observar un gran número de porosidades (B), así como una línea estriada que al parecer puede ser el opérculo (A)

Morfometría

Los cladóceros fueron los organismos con los huevos de resistencia de mayor talla, ya que midieron aproximadamente 400 μm de largo. Los embriones de *Bosmina* sp. presentaron tallas de longitud mayor de $222.7 \pm 22.8 \mu\text{m}$ y longitud menor de $122.7 \pm 27.3 \mu\text{m}$ (Tabla 4).

Las dimensiones para Copépodos fueron obtenidas mediante un solo morfotipo de huevos de resistencia, siendo solo de una especie del genero *Leptodiptomus* del orden Calanoida, el cual presentó una forma medianamente esférica, ya que algunos eran amorfos. Los huevos de resistencia de *Leptodiptomus* de esta presa, presentaron dimensiones de longitud mayor de $110.3 \pm 5.5 \mu\text{m}$ y $110 \pm 6.3 \mu\text{m}$ para la longitud menor (Tabla 4).

Por parte de los rotíferos, se obtuvieron tallas que abarcan un intervalo de 74 a 195.8 μm para la longitud mayor y 47.7 a 84.9 μm de longitud menor. Los huevos de resistencia de mayor talla fueron los de *A. girodi* con un diámetro de $195.8 \pm 7.3 \mu\text{m}$, seguido de *P. pilula*, el cual presentó una longitud mayor de $132.8 \pm 12.5 \mu\text{m}$. Mientras que los que presentaron una menor talla fueron *T. similis* con $74 \pm 2.4 \mu\text{m}$, *P. dolichoptera* con $75 \pm 3.5 \mu\text{m}$ y el morfotipo 2 con una longitud mayor de $81.6 \pm 6.6 \mu\text{m}$. Con el cálculo de los volúmenes, utilizando las mediciones anteriores (a y b), se obtuvo que los cladóceros además de ser los que presentan los huevos de resistencia más grandes, también lo son sus embriones, los cuales tienen un volumen de $153 \pm 91.9 \times 10^5 \mu\text{m}^3$, seguido de *Leptodiptomus* con $56.1 \pm 7.1 \times 10^5 \mu\text{m}^3$ y finalmente *A. girodi*, que fue la especie de rotífero que presentó el mayor volumen, con $315.8 \pm 34.7 \times 10^5 \mu\text{m}^3$ (Tabla 4).

Tabla 4. Tallas promedio de los huevos de resistencia de las especies de zooplancton seleccionadas Longitud Mayor = LM, Longitud menor = Lm. Volumen de las estructuras de resistencia por sitio de muestreo y promedio de los tres sitios de muestreo \pm DE. Las medidas de las tallas están dadas en μm y los volúmenes calculados en $10^5 \mu\text{m}^3$. La n indica el número total de individuos medidos en los tres sitios de muestreo.

	LM	Lm	Sitio 1	Sitio 2	Sitio 3	Volumen	n
Morfotipo 1	93.6 \pm 20.3	-----	37.1 \pm 27.2	25.6 \pm 4.5	46.6 \pm 17	38.8 \pm 24.2	41
Morfotipo 2	81.6 \pm 6.6	56.5 \pm 4.7	10.3 \pm 1.5	13.3 \pm 4.5	10.2 \pm 1.4	11.1 \pm 2.9	67
Morfotipo 3	115.9 \pm 4.8	78.9 \pm 2.9	32.5 \pm 2.3	29.8 \pm 3.8	29.8 \pm 2.9	30.3 \pm 3.2	44
<i>Sinatherina</i>	118.8 \pm 5.6	84.9 \pm 2.5	34.9 \pm 2	-----	35.9 \pm 4.8	35.9 \pm 3.6	8
<i>T. similis</i>	74. \pm 2.4	47.7 \pm 1.3	6.9 \pm 0.5	7.07 \pm 0.3	-----	7 \pm 0.4	17
<i>A. girodi</i>	195.8 \pm 7.3	-----	281.7 \pm 39.5	-----	326.2 \pm 27	315.8 \pm 34.7	7
<i>P. dolichoptera</i>	75 \pm 3.50	59.3 \pm 1.9	-----	-----	11.1 \pm 1.2	11.1 \pm 1.2	4
<i>P. pilula</i>	132.8 \pm 12.5	74 \pm 6.7	-----	-----	31 \pm 7.9	31 \pm 7.9	4
<i>Bosmina</i>	222.7 \pm 22.8	122.7 \pm 27.3	-----	-----	153.7 \pm 91.9	153.7 \pm 91.9	16
<i>Leptodiptomus</i>	110.3 \pm 5.5	110 \pm 6.3	56 \pm 7.6	57 \pm 6.8	55.5 \pm 6.9	56.1 \pm 7.1	59

Se observaron ligeras variaciones con respecto al volumen entre los sitios de muestreo, el Morfotipo 1 obtuvo un volumen menor en el sitio 2 que fue de $25.6 \pm 4.6 \times 10^5 \mu\text{m}^3$, *A. girodi*, presentó un volumen mayor en el sitio 3 ($326.2 \pm 27 \times 10^5 \mu\text{m}^3$) en comparación con los del sitio 1 ($281.7 \pm 39.5 \times 10^5 \mu\text{m}^3$), sin embargo, no se muestran diferencias significativas con respecto al volumen de los huevos de resistencia y los sitios de muestreo, con excepción del morfotipo 2 ($P=0.002$) (Tabla 4).

Analisis de energía dispersiva (EDS)

Se obtuvieron elementos de la última capa de los huevos de resistencia de rotíferos, los cuales fueron principalmente fósforo (P) y azufre (S) en combinación con oxígeno (P_2O_5 , SO_3) en proporciones de 0.3 a 1.1%. Por otro lado, el dióxido de carbono (CO_2) fue el compuesto con mayor presencia con porcentajes arriba del 90 % en la mayoría de las muestras. Además, se observó la presencia de algunos metales como el hierro (0.4–1.5 %), aluminio (0.2-0.5 %) en los morfotipos 2, 3 y *Sinantherina* sp., zinc (0.3 %) en *P. pilula*, así como sílice (0.2-0.5 %) en el morfotipo 2, *T. similis* y *P. dolichoptera* principalmente (Tabla 5).

Tabla 5. Analisis de energía dispersiva, donde muestra diferentes elementos y compuestos presentes en la capa exterior de los huevos de resistencia de rotíferos.

Elemento	Formula	MF 1	MF 2	MF 3	<i>Sinantherina</i>	<i>T. similis</i>	<i>P. dolichoptera</i>	<i>P. pilula</i>
C	CO_2	99.2	96.6	95.8	99.3	98.5	99	98.6
P	P_2O_5	0.4	1.1	1.1	-	0.3	0.6	0.4
S	SO_3	0.3	0.6	0.6	-	-	-	0.6
Al	Al_2O_3	-	0.4	0.5	0.2	-	-	-
Si	SiO_2	-	0.5	0	-	0.2	0.2	-
Fe	FeO	-	0.5	1.5	0.4	-	-	-
Na	Na_2O	-	-	-	-	0.3	-	-
K	K_2O	-	-	-	-	0.2	-	-
Zn	ZnO	-	-	-	-	-	-	0.3

Factores bióticos sobre la eclosión.

El promedio del porcentaje de eclosión de los sitios de muestreo varió de 18.7 a 22.5 % en un total de 30 días de incubación, destacando que no se registró la eclosión de los huevos de resistencia de los rotíferos seleccionados, con lo que todos los porcentajes hacen referencia únicamente a los de cladóceros y copépodos utilizados. El sitio 3 fue el que presentó el mayor porcentaje de eclosión, mientras que el sitio 1 mostró el porcentaje menor, colocando el sitio 2 en una posición intermedia (Figura 17). Sin embargo, estas diferencias no fueron significativas ($P=0.711$).

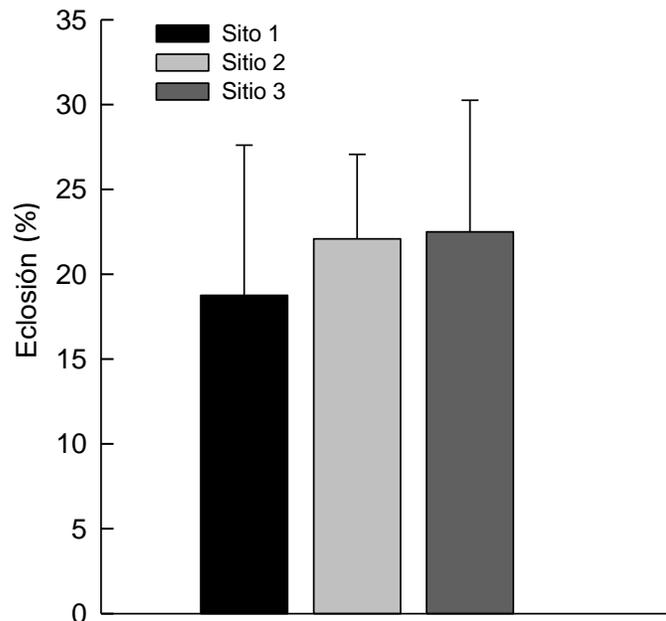


Figura 17. Porcentaje de eclosión obtenido en cada sitio de muestreo \pm DE con el uso de los diferentes medios acondicionados

En el sitio 1, el porcentaje de eclosión más elevado se obtuvo en el tratamiento de medio acondicionado de *Microcystis* sp. (MC) con un total de 30 %. Por parte del resto de los sitios, el mayor porcentaje de eclosión fue de 28.3 y 30 % en el tratamiento de *S. acutus* (SC) respectivamente para los sitios 2 y 3. Mientras tanto, los tratamientos donde se utilizó medio acondicionado de *A. girodi* (ASP) y agua

destilada (CTRL) fueron en los que se obtuvieron los porcentajes menores de eclosión en cada uno de los sitios de muestreo, los cuales presentaron valores de 18.3 a 20 y 8.3 a 16.6 % respectivamente. Sin embargo, solo se encontraron diferencias significativas en *Microcystis* (MC) con respecto a los demás tratamientos en el sitio 1 ($P= 0.035$) (Figura 18).

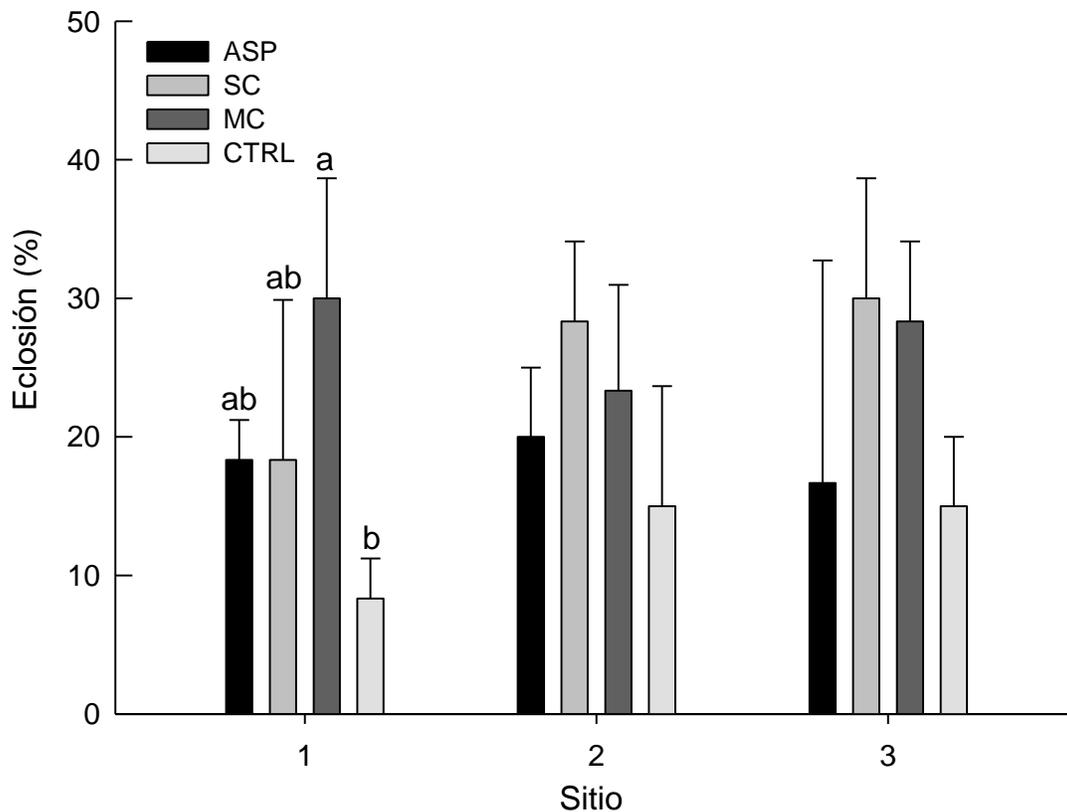


Figura 18. Porcentaje de eclosión \pm DE del zooplancton de la presa *Tilostoc* en los diferentes sitios de muestreo, utilizando diferentes medios acondicionados: *A. girodi* (ASP), *S. acutus* (SC), *Microcystis* sp.(MC) y agua destilada (CTRL).

Incluyendo el tiempo como variable, se pudo notar que los tres sitios están sujetos a un patrón similar, en el que los porcentajes máximos de eclosión se obtuvieron aproximadamente a los 15 días en los tres sitios, recalcando el sitio 3, el cual presentó una mayor eficacia en la eclosión de los huevos de resistencia, lo que en otras palabras significa que en este sitio la eclosión fue mayor en menor tiempo. Tomando como referencia el día número 15, el sitio 3 contaba con un porcentaje de eclosión de 22.5 % a diferencia del sitio 2 y 1 con 21.5 y 18.3 % respectivamente (Figura 19).

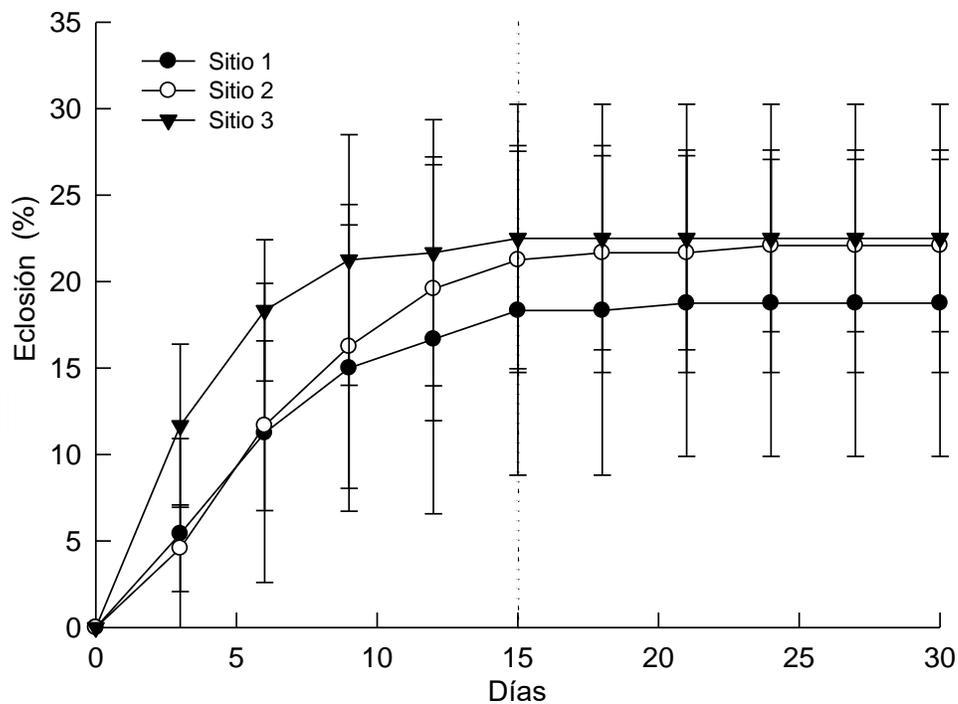


Figura 19. Porcentaje acumulado de eclosión \pm DE obtenido en cada sitio de muestreo a lo largo de 30 días

Los diferentes tratamientos utilizados, mostraron una diferencia en la eficacia en la eclosión de los huevos de resistencia, con lo que el tratamiento de *Microcystis* (MC) mostro un mayor porcentaje de eclosión en un menor tiempo en los tres sitios de muestreo, donde particularmente en el sitio 3, alrededor del día 9 se puede notar un mayor porcentaje de eclosión en comparación al resto de los tratamientos. El tratamiento de *S. acutus* (SC), no solo fue el segundo con la mayor eficiencia para promover la eclosión, sino que en el sitio 3, alcanza un porcentaje mayor que *Microcystis* (MC) en el día 15 (Figura 20).

La menor eficiencia para promover la eclosión, la obtuvieron los tratamientos de *A. girodi* (ASP) y agua destilada (CTRL), los cuales mostraron valores similares con los huevos de resistencia obtenidos de los tres sitios de estudio, sin embargo, en porcentaje de eclosión el medio acondicionado de *A. girodi* (ASP) fue superior al tratamiento de agua destilada (CTRL) en los sitios 1 y 2 (Figura 20).

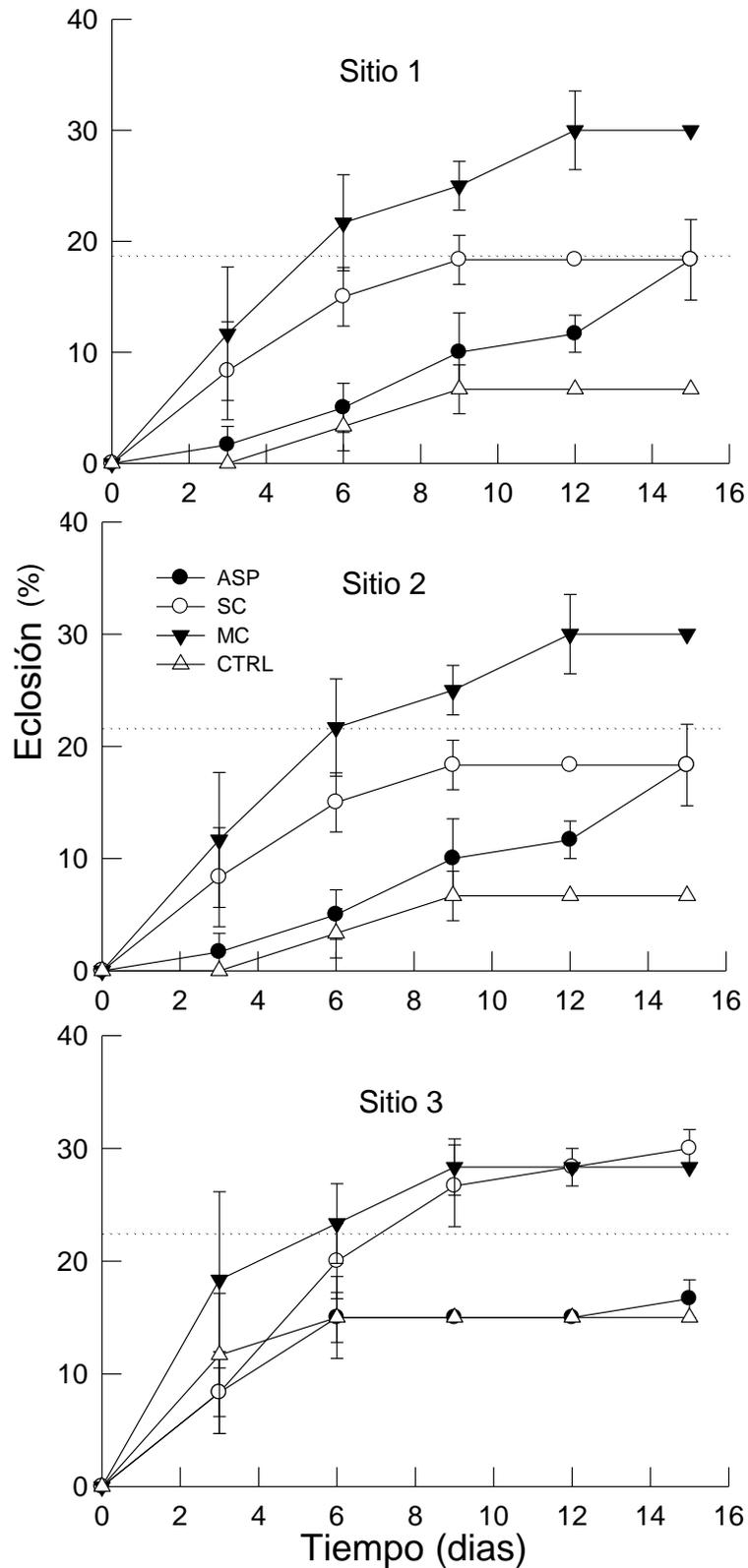


Figura 20. Porcentaje de eclosión acumulativo \pm DE en 15 días en los tres sitios de muestreo utilizando los diferentes medios acondicionados ASP = *Asplanchna*, SC = *Scenedesmus*, MC= *Microcystis* y CTRL = Control (la línea puntuada representa la media).

Respecto a los resultados obtenidos en el experimento de eclosión llevado a cabo directamente con los sedimentos con los medios acondicionados, el tratamiento de *Microcystis* fue en el que se presentó el mayor número de especies eclosionadas, con un total de 11.3 ± 4.1 (Figura 20). Las especies *Keratella tropica*, *Monommata* sp., *Ptygura pilula* y *Sinantherina* sp. únicamente eclosionaron en los tratamientos de *Microcystis* (Tabla 7). A pesar de ello, no se presentaron diferencias significativas en este parámetro en comparación al resto de los tratamientos ($P= 0.132$) (Figura 20).

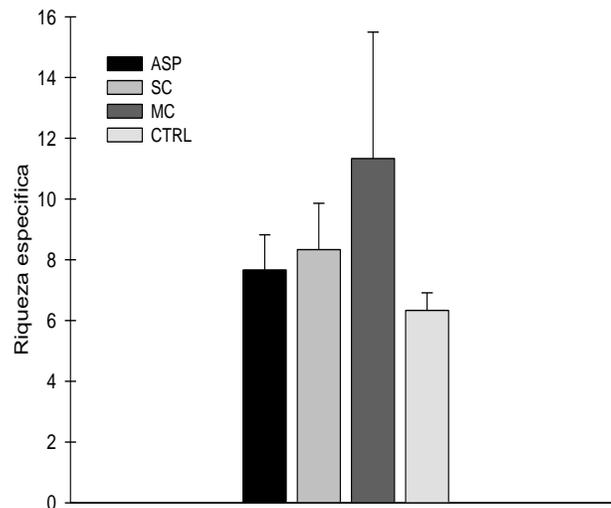


Figura 21. Número de especies \pm DE eclosionadas por cada tratamiento.

El tratamiento *Scenedesmus* (SC) obtuvo un valor de 8.3 ± 1.5 número de especies eclosionadas, sin embargo, no obtuvo la eclosión exclusiva de ninguna especie a diferencia de *Microcystis* (MC). Los tratamientos de *A. girodi* (ASP) y agua destilada (CTRL), obtuvieron el menor número de especies eclosionadas, con valores de 7.6 ± 1.1 y 6.3 ± 0.5 respectivamente (Figura 21), sin embargo, se obtuvo la eclosión de *Collotheca* sp. únicamente en el tratamiento *Asplanchna*, así como de *Anuraeopsis fissa* y *Macrothrix* sp. en el tratamiento de agua destilada (CTRL) (Tabla 7).

Tabla 7. Listado de especies eclosionadas (X) de los sedimentos con los diferentes medios acondicionados

	ASP	SC	MC	CTRL
Rotifera				
Familia Brachionidae				
<i>Brachionus calyciflorus</i> Pallas, 1766	X	X	X	
<i>Keratella tropica</i> (Apstein, 1907)			X	
<i>Anuraeopsis fissa</i> Gosse, 1851				X
Familia Colurellidae				
<i>Lepadella patella</i> (Müller, 1773)	X	X	X	
Familia Lecanidae				
<i>Lecane bulla</i> (Gosse, 1851)	X	X	X	X
<i>Lecane furcata</i> (Murray, 1913)		X	X	
<i>Lecane inermis</i> (Bryce, 1892)	X	X	X	X
Familia Lindiidae				
<i>Lindia</i> Dujardin, 1841	X			
Familia Notommatidae				
<i>Cephalodella gibba</i> (Ehrenberg, 1830)			X	X
<i>Monommata</i> Bartsch, 1870			X	
Familia Trichocercidae				
<i>Trichocerca similis</i> (Wierzejski, 1893)	X	X	X	X
Familia Synchaetidae				
<i>Polyarthra dolichoptera</i> Idelson, 1925			X	X
Familia Asplanchnidae				
<i>Asplanchna girodi</i> de Guerne, 1888	X	X	X	X
Familia flosculariidae				
<i>Ptygura pilula</i> (Cubitt, 1872)			X	
<i>Sinantherina</i> Bory de St. Vincent, 1826			X	
Familia Collothecidae				
<i>Collotheca</i> Haring, 1913	X			
Cladocera				
Familia Macrothricidae				
<i>Macrothrix</i> Baird, 1843				X
Familia Bosminidae				
<i>Bosmina</i> Baird, 1845	X		X	
Familia Daphniidae				
<i>Daphnia parvula</i> Fordyce, 1901	X	X	X	X
<i>Ceriodaphnia</i> Dana, 1853	X	X	X	X
Copepoda				
Calanoida				
<i>Leptodiaptomus</i> Light, 1983	X	X	X	X
Ostracoda				
	X	X	X	X

El tiempo en el que se obtuvo el máximo número de especies eclosionadas, fue alrededor de la semana número seis, patrón que se repite en los tres sitios de muestreo y en los tratamientos utilizados. En cada uno de los sitios se mantuvo la tendencia descrita anteriormente, que indica que el medio acondicionado de *Microcystis* (MC) obtuvo un mayor número de especies eclosionadas en un menor tiempo con valores de 6.6 ± 2.8 para el sitio 1, 5 ± 1 en el sitio 2 y 6.6 ± 1.5 en el sitio 3. Los tratamientos *A. girodi* (ASP) y agua destilada (CTRL), obtuvieron los menores valores, que van de 4.3 a 5.3 y 2 a 3.6 especies eclosionadas respectivamente para cada sitio (Figura 22).

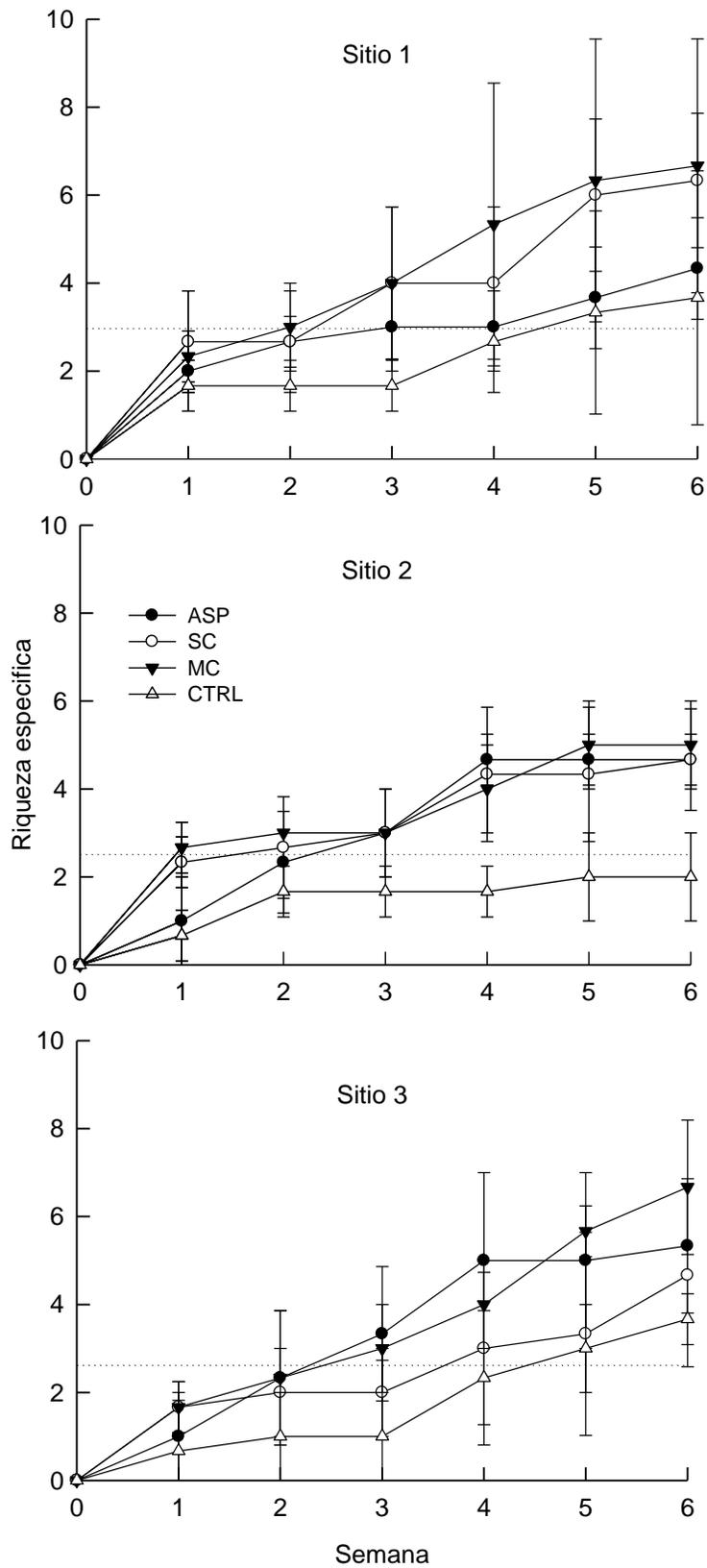


Figura 22. Acumulación del número de especies eclosionadas \pm DE en los tres sitios de muestreo utilizando los diferentes medios acondicionados.

Correlación densidad-tamaño y tiempo de eclosión.

Se realizaron regresiones lineales para evidenciar si existe una relación entre la eclosión y variables como el volumen y la densidad en la que fueron encontrados los diferentes huevos de resistencia en el sedimento. Con ello, se obtuvo el coeficiente de correlación y la ecuación para cada gráfica que marca la tendencia de los datos. Primeramente, se obtuvo un coeficiente de correlación de 0.275 para la densidad (Figura 23), con lo que se puede decir que la relación existente entre estas dos variables es nula o muy débil ($P=0.473$). Además, la ecuación que marca la línea de tendencia muestra una relación inversa, es decir, un valor alto de eclosión por parte de huevos de resistencia de especies que se encuentran en densidades menores como es el caso de *P. dolichoptera*, *A. girodi*, *T. similis*, *P. pilula* etc.

Por otro lado, el volumen y la eclosión de los huevos de resistencia tampoco mostraron una dependencia ($P=0.169$), sin embargo, obtuvieron un coeficiente de correlación mayor, con un valor de 0.501, con lo que se puede decir que la relación entre el volumen y la eclosión sea ligeramente marcada a pesar de no ser estadísticamente significativa, lo que se puede respaldarse con la ecuación que representa la línea de tendencia, que muestra un aumento en la eclosión conforme aumenta el volumen de los huevo de resistencia de las diferentes especies (Figura 23).

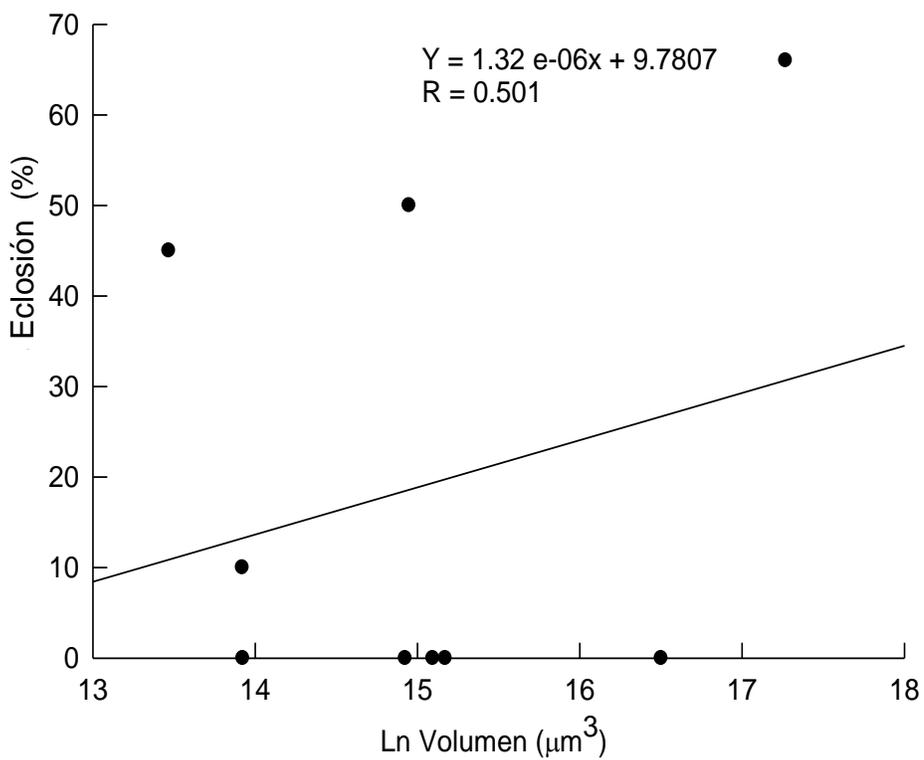
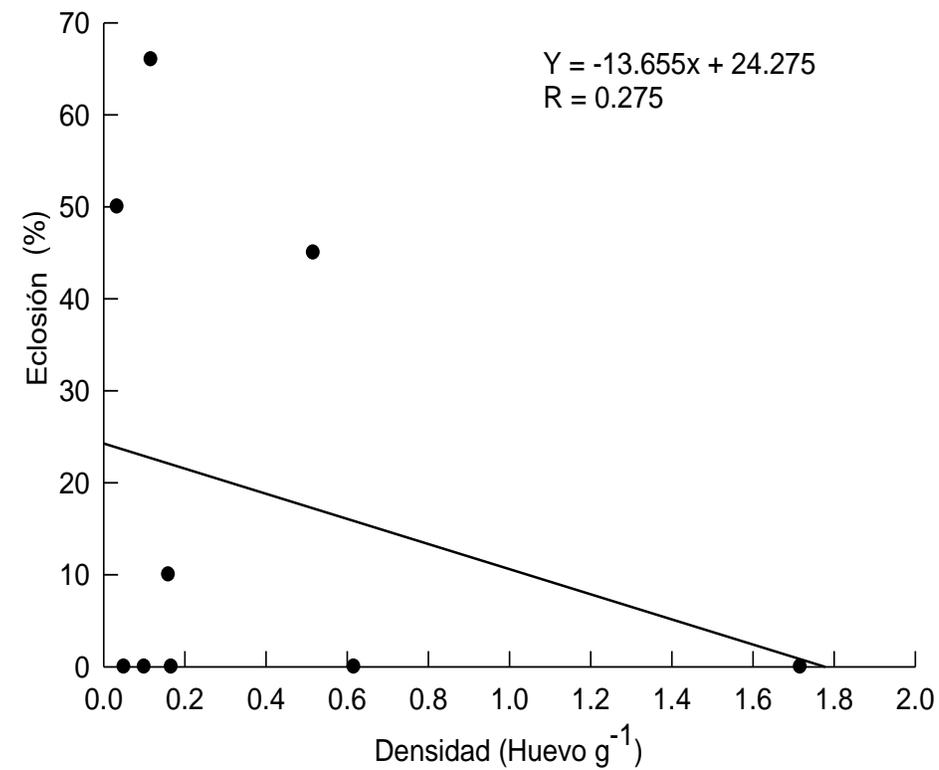


Figura 23. Regresiones lineales entre las variables densidad y volumen con respecto al porcentaje de eclosión de los diferentes huevos de resistencia encontrados en la presa Tiloso, con las respectivas ecuaciones que marcan la línea de tendencia, así como el coeficiente de correlación.

Discusión

Análisis del sedimento

La composición del sedimento, parece ser una característica similar en muchos cuerpos de agua, ya que en su mayoría son arenas (Maia-Barbosa et al., 2003; Ramírez y Noreña, 2004; Rincon, 2009), sin embargo, esto puede variar por diferentes factores que influenciaron a lo largo de la historia del cuerpo de agua, lo que de igual manera, interviene en la distinción en la composición del sedimento en diferentes zonas de un lago (Thomas et al., 1972; Arias y Ramírez, 2009), además de la geolocalización y la edad del cuerpo de agua, ya que la composición del sedimento puede variar de texturas arenosas hasta arcillas limosas en las zonas más profundas (Pérez-Rojas et al., 2000).

La materia orgánica de un cuerpo de agua, generalmente es alta (~15%) (Pérez-Rojas, 2000; Rincon, 2009). Ramírez y Noreña (2004) encuentran porcentajes de materia orgánica que van de 8.3 a 20 %, en un cuerpo de agua con características similares en Colombia, los cuales son similares a los obtenidos en este trabajo. La presencia de gran cantidad de materia orgánica consolidada en el sedimento se debe principalmente a varios factores entre los que se encuentran, la diversidad bacteriana existente, la cual puede cambiar en las diferentes zonas de un cuerpo de agua (Gomes y Mendonça-Hagler, 2004), a los procesos biológicos y químicos que se realizan en la columna del agua y la materia orgánica alóctona (Bradley, 2015).

Riqueza, densidad y diversidad.

La riqueza obtenida mediante la eclosión de huevos de resistencia extraídos del sedimento, es notablemente menor a la derivada con la eclosión directa sobre los sedimentos. Se ha observado una riqueza considerablemente alta en otros trabajos donde se aplica el mismo método (Albritton y White, 2004, 2006) en comparación a trabajos donde se utiliza un método de extracción (Maia-Barbosa et al., 2003). Esto posiblemente es causado por la escasez de información sobre huevos de

resistencia de algunas especies, lo que propicia el desconocimiento del aspecto de dichas estructuras y por lo tanto el reconocerlos se vuelve un tanto complicado (Walsh et al., 2016).

Se notó una ligera diferenciación entre los tres sitios de muestreo con respecto a la composición de especies eclosionadas del sedimento. Sin embargo, la zonación típica de un cuerpo de agua (zonas litoral y pelágica), la cual parte de los hábitos de las especies, no se logra apreciar tan marcadamente en este caso por ser un cuerpo de agua somero (Cardoso y Motta-Marques, 2004) en comparación a cuerpos de agua profundos (Pennak, 1966). Además, los huevos de resistencia posiblemente no sigan este patrón porque son dependientes de la dinámica del cuerpo de agua, sobre todo en la resuspension del sedimento (Gilbert, 2016) a diferencia de los individuos adultos que habitan en la columna de agua.

A sí mismo, con los resultados obtenidos, se puede notar que hay especies en las que la eclosión se produce en diferentes condiciones, y por lo que se puede intuir que es más fácil inducir su eclosión, tal es el caso de *B. calyciflorus*, *Lepadella patella*, *Lecane bulla*, *L. inermis*, *T. similis* y *A. girodi*. Por otra parte, en otras investigaciones los individuos del genero *Lecane* presentan patrones similares (Albritton y White, 2004; 2006, Chittapun, 2011; Araujo et al., 2013) por lo que pueden ser candidatos a ser pioneros en la colonización de un cuerpo de agua. Sin embargo, se conoce que la eclosión puede ser dependiente de cierto rango de temperatura para cada especie (May, 1987) por lo que el usar diferentes temperaturas puede llegar a ampliar la riqueza obtenida mediante la eclosión, sin mencionar que existen factores antropogénicos que puedan llegar a influir la eclosión y otras características del banco de huevos de resistencia (Chittapun, 2011).

Hablando concretamente de los huevos de resistencia que se encontraron en el sedimento en este trabajo, solo se logró identificar una porción de ellos, dejando tres morfotipos sin una identidad clara, debido a que no se logró inducir la eclosión de estos huevos de resistencia. A pesar de ello, se tienen especulaciones acerca de las especies o géneros a los que pertenecen.

El morfotipo 1, puede tratarse de una especie de *Synchaeta*, a pesar de que se tienen pocos registros fotográficos de huevos de resistencia de este género (Diodato et al., 2006), se puede llegar a pensar esta aseveración debido a sus características morfológicas.

El morfotipo 2, al no concretarse su eclosión, y al observar la ornamentación presente en la última capa, se cree que puede ser perteneciente a alguna especie de rotífero litoral, particularmente a una especie del género *Keratella* debido a, que estas ornamentaciones pudieran llegar a presentar una función de adherencia (Ruttner-Kolisko, 1972). Además de que en los resultados de la eclosión directa de sedimentos se obtuvo la especie *Keratella tropica*.

Finalmente, el morfotipo 3, presenta características peculiares en la ornamentación de la última capa, ya que al tratar de compararlo con algún huevo de resistencia similar en algún banco fotográfico, no se encontró ninguno con características similares. Sin embargo, al utilizar claves especializadas (Koste, 1978) se comparó con algunos dibujos, con lo que se dedujo la posibilidad de que se trate de huevos de resistencia de *Polyarthra vulgaris*, además de que esta especie, se considera dominante en la presa Valle de Bravo, que es un cuerpo de agua cercano al sitio de estudio (Jiménez-Contreras et al., 2009)

Las densidades generales de huevos de resistencia obtenidas en este trabajo (6.8 ± 3.7 huevos g^{-1}) son relativamente menores a las de otros cuerpos de agua ya que en sistemas eutróficos y profundos se han encontrado valores superiores a los 311.32 huevos cm^{-2} (Duggan et al., 2002), mientras que en cuerpos de agua someros se ha registrado de 20.3 a 0.8 huevos cm^{-2} (Maia-Barbosa et al., 2003). En cuerpos de agua del país, se han encontrado en sedimentos superficiales de la zona litoral y pelágica de un lago profundo 6.8 huevos cm^{-2} y 148 huevos cm^{-2} respectivamente (Ayala-Arce, 2008), lo cual coincide con los datos obtenidos en este trabajo, es decir, una densidad menor en los sedimentos de la zona litoral a pesar de que los cuerpos de agua presentan diferencias en características como la profundidad y el estado trófico. Se han encontrado densidades mayores de huevos de resistencia en cuerpos de agua eutróficos (Duggan et al., 2002), lo cual puede

depender del nivel de producción de huevos de resistencia de cada especie, ya que, en algunos casos, no se ha logrado inducir la reproducción sexual y en otros la producción de huevos de resistencia es bastante común (Walsh et al., 2016).

Las diferencias en las densidades de huevos de resistencia en los sedimentos de cada sitio de este lago, puede ser atribuido a las especies que se encuentren en la columna de agua, así como de las características de cada lago (Hairston y Fox, 2009). Sin embargo, se ha notado en algunos lagos tropicales una disminución en la densidad de huevos de resistencia por ciertos factores antropogénicos, así como por la presencia de algunas especies exóticas (Maia-Barbosa et al., 2003). Si bien la abundancia de las estructuras de resistencia puede verse influenciada por factores como el estado trófico (Duggan et al., 2002), la turbulencia, resuspensión de los sedimentos (Homoródi et al., 2012) y la composición de especies (Hairston y Fox, 2009) de igual manera las perturbaciones mecánicas que pueden ser producidas por ganado u otros animales que caminen por la zona litoral de los cuerpos de agua también pueden considerarse como un factor sobre las densidades de huevos de resistencia, debido a que estos actúan como vectores en la propagación de estas estructuras de resistencia (Vanschoenwinkel et al., 2011).

Otro factor que se relaciona con las variaciones en la abundancia de quistes, es la pérdida de reproducción sexual, que se ha reportado en varias especies de rotíferos, principalmente en experimentos de laboratorio, manteniendo cultivos en condiciones estables por algunos meses, obteniendo una respuesta sexual nula a la que presentaron inicialmente (Boraas, 1983). De tal forma que las densidades menores de huevos de resistencia en la zona pelágica (Sitio 3) y en la zona de vegetación (sitio 1) sumergida, podrían estar relacionada con este tema, ya que se sabe que estas zonas presentan una estabilidad mayor, con respecto a la cantidad y variedad de alimento, así como refugio para evitar la depredación (Scheffer, 1998; Lewis, 2009).

El analizar la diversidad de un cuerpo de agua mediante el uso del banco de huevos de resistencia ha sido un tema relativamente actual y que ha sido visto como un complemento en algunos estudios (García-Roger et al., 2008), además de la posibilidad de evaluar este parámetro a lo largo del tiempo para conocer el efecto de algunos contaminantes (Pisiccia et al., 2016). En la presa Tilostoc se calculó la diversidad utilizando los huevos de resistencia de los sedimentos obteniendo valores similares en los tres sitios de muestreo, sin embargo, en las zonas litoral (sitio 3) y con vegetación sumergida (sitio 1) es donde se pudieron observar los valores más altos de diversidad, lo cual se ha observado en otros cuerpos de agua con características similares (Gerhard et al., 2016). Sin embargo, esto puede ser el reflejo de lo que ocurre en la columna de agua, ya que se tiene conocimiento que la zona litoral de un lago generalmente presenta una diversidad mayor que la zona pelágica (Vázquez-Sánchez et al., 2014), debido a las características típicas de estas dos zonas (Scheffer, 1998; Lewis, 2009).

Morfología y morfometría

Las diferentes micrografías obtenidas en este trabajo, pueden ayudar a la identificación de los huevos de resistencia sin la necesidad de promover la eclosión. Por otra parte, funcionan como un complemento al banco fotográfico que se tiene sobre los huevos de resistencia de diferentes especies, como es el caso de *T. similis*, *P. dolichoptera* y el posible huevo de resistencia de *P. vulgaris*, ya que estas micrografías son las primeras utilizando Microscopia Electrónica de Barrido (MEB) donde se puede apreciar la ultra estructura de la capa exterior. A diferencia de estas, las especies más estudiadas mediante esta técnica son principalmente de los géneros *Brachionus* y *Asplanchna* (Gilbert y Wurdak, 1978; Wurdak et al., 1978; Munuswamy et al., 1996), sin embargo, también se han obtenido micrografías con MEB de huevos de resistencia tanto de *Sinantherina* como de otros generos (*Hexarthra*, *Kellicotia*, *Conochilus*, *Rhinoglena*, *Notommata*, *Filinia* etc.) (Wallace y Snell, 2009; Fontaneto y De Smet, 2015).

Gracias a ello, se puede llegar a comparar la morfología de la capa exterior de huevos de resistencia de varias especies, por ejemplo, los quistes de *P. pilula* llegan a ser parecidos a los de *Conochilus natans*, debido a las estriaciones marcadas en ambos casos, sin embargo, difieren un poco en la forma, y en la talla, ya que el primero es de forma ovalada y más grande (~132 μm), mientras que el segundo presenta una forma esférica-ovoide y de menor talla ~60 μm de diámetro (Wallace y Snell, 2009; Fontaneto y De Smet, 2015).

Algunos de los huevos de resistencia encontrados en esta presa, presentan porosidades marcadas, es el caso de *Sinanotherina* sp. lo cual se ha observado en otras especies (Wurdak et al., 1978; Munuswamy et al., 1996), haciendo más evidente la posibilidad de un contacto con el medio exterior. Por otro lado, se puede llegar a especular la funcionalidad de la ultra estructura de la capa exterior, ya sea protección, adhesividad y flotabilidad (Ruttner-Kolisko, 1972), donde estas especulaciones se hacen más enérgicas en el caso particular de *P. dolichoptera*, ya que presenta una membrana delgada que junto con la ornamentación forma la capa exterior, y que cuando es desecado, esta membrana implóta, lo que podría ser un elemento crucial para aumentar la flotabilidad. La presencia de pequeños glóbulos en el interior de la masa embrionaria, que posiblemente se trate de algunos lípidos, han sido reportados en otras especies como *Asplanchna* y *B. calyciflorus*, los cuales están presentes en mayor número en un huevo de resistencia en comparación a uno partenogénico (Wurdak et al., 1978).

Los volúmenes obtenidos fueron similares para los tres sitios de muestreo en la mayoría de las especies, donde el factor principal a considerar para mostrar una diferencia, fue la composición del sedimento, ya que los espacios intersticiales se vuelven más grandes entre partículas de mayor tamaño y viceversa, lo cual puede propiciar un aumento o disminución en la presión osmótica. Esto ha sido observado en diferentes estratos provocando una variación en las dimensiones de huevos de resistencia de *Brachionus plicatilis* (Snell et al., 1983), sin embargo, el tamaño de las partículas en los sitios de muestreo fue similar, dejando de lado las suposiciones anteriormente puntualizadas, lo que con lleva a que estas variaciones en las

dimensiones y en el volumen pueden ser consideradas como normales, ya que se ha observado antes un polimorfismo en huevos de resistencia (Gilbert, 1974), sin embargo, también se han observado en distintos niveles de salinidad y rangos de temperatura en la que se encuentra las hembras micticas al producir dichos huevos de resistencia (Serrano et al., 1989).

A. girodi fue el que obtuvo los valores más altos de volumen y de longitudes generales, con un promedio de $315.8 \pm 34.7 \times 10^5 \mu\text{m}^3$ y $195.8 \pm 7.3 \mu\text{m}$ respectivamente, lo cual, rebasa el rango de dimensiones de esta especie establecido por Gilbert y Wurdak (1978), lo que puede ser originado por la geolocalización y las características particulares de cada cepa (Liu y Niu, 2010). Además de este, en otros estudios se ha obtenido las dimensiones de huevos de resistencia de diferentes especies (Nipkow, 1961), a pesar de ello, no se cuenta con un trabajo similar en la actualidad por lo que este es el primer reporte donde se incluyan las dimensiones y volúmenes de huevos de resistencia de varias especies.

Por otro lado, los resultados obtenidos en el análisis de espectrometría de energía dispersiva (EDS) muestran rastros de algunos compuestos de metales como el hierro (Fe), aluminio (Al) y zinc (Zn); los cuales se encontraron en la capa exterior del Morfotipo 2 y 3 así como en el de *Sinantherina* sp., y en *P. pilula*.

El hierro es un elemento presente en la mayoría de los suelos, en forma de óxidos, lo que depende de la roca madre de donde se produjo dicho suelo (Besoain, 1985), sin embargo, se han estudiado las implicaciones ecológicas que pueda causar las nanopartículas de algunas formas de hierro en estadios tempranos de pez cebra, obteniendo resultados desfavorables, como un aumento de la mortalidad, retraso de la eclosión y malformaciones (Zhu et al., 2012). En rotíferos (*B. calyciflorus* y *A. brightwellii*) se ha evaluado la toxicidad de algunos metales, entre ellos, el hierro llegando a la conclusión de que este presenta una toxicidad menor, en comparación a otros metales como el cadmio (Cd) (Santos-Medrano y Rico-Martínez, 2013).

El aluminio puede encontrarse en concentraciones considerables ($7266\text{--}8174 \text{ mg Kg}^{-1}$) ya sea en la columna de agua o en el sedimento, considerándose como un contaminante que puede alterar las poblaciones planctónicas (García-García et al.,

2012; García-García et al., 2017). Por otra parte, el zinc, elemento que es catalogado como raro en la naturaleza, se encuentra presente en sedimentos lacustres y es considerado como un contaminante, sin embargo, la toxicidad que se le atribuye es baja (Moore y Ramamoorthy, 1984). Bielmyer et al. (2006), observaron efectos nulos para la supervivencia y reproducción a concentraciones de iguales y menores a $0.4 \mu\text{g L}^{-1}$ en el copépodo *Acartia tonsa*. El resto de los elementos que se obtuvieron (C, P, S, Si, Na y K) parecen ser normalmente elementos integrados en la capa exterior de efípios de *Daphnia* (Kawasaki et al., 2004) además de moléculas más complejas como lo son la quitina y el quitosán (Kaya et al., 2014).

Cabe aclarar que la toxicidad de estos elementos ha sido evaluada mediante los organismos adultos, donde la producción de huevos de resistencia es atribuida como una estrategia para evadir los efectos adversos de dichos tóxicos (Aranguiz-Acuña y Serra, 2016) por lo que no se tiene evidencia directa si este tipo de elementos pueda llegar a influir en la eclosión, ya sea por una bioacumulación o por estar presentes en el medio una vez formado el quiste. Sin embargo, utilizando los resultados obtenidos en el análisis de energía dispersiva, se puede notar una ligera tendencia, donde los huevos de resistencia que presentaron un ligero porcentaje de hierro y aluminio fueron en los que no se produjo la eclosión, por lo que se podría pensar que algunos compuestos que contengan estos elementos lleguen a influir de manera negativa en este proceso.

Factores bióticos sobre la eclosión.

A pesar de no encontrarse diferencias significativas en el porcentaje de eclosión entre los tres sitios de muestreo, se pudo notar una ligera variación, siendo el sitio 3 el que presentó los valores más elevados, lo que puede ser el resultado de lo que se mencionó anteriormente, las diferentes características que presenta cada zona de un cuerpo de agua, como puede ser la resuspensión, turbidez, temperatura y oxígeno disuelto (Scheffer, 1998; Lewis, 2010), ya que se conoce que existen diferentes factores que pueden llegar a afectar o promover la eclosión de los huevos de resistencia (Kanagasabapathi y Munuswamy, 2011).

El hecho de que los tratamientos *Microcystis* (MC) y *Scenedesmus* (SC), obtuvieran los porcentajes mayores de eclosión, se encuentra respaldado en la tasa de fijación de carbono, y a su vez en la producción de oxígeno, donde *Microcystis* presenta una diferencia notable, ya que presenta una tasa de fijación de oxígeno mayor en comparación a *Scenedesmus* (Hai-Feng et al., 2006) lo cual en este caso puede llegar a propiciar la eclosión de un mayor porcentaje de huevos de resistencia ya que el oxígeno disuelto es un factor importante en la finalización de la dormancia (Lutz et al., 1992; Broman et al., 2015).

El tratamiento donde se utilizó el medio acondicionado de *A. girodi* mostro niveles bajos, a pesar de que existen reportes en donde las kairomonas aceleran el proceso de la diapausa, provocando la eclosión de huevos de resistencia que se encuentran en contacto directo (Lass et al., 2005), sin embargo, esta respuesta es atribuida al genotipo, ya que, en contraparte, hay una respuesta nula en otras especies o cepas (Angeler et al., 2005). El efecto que puede causar un medio acondicionado es dependiente de las características del sistema a la que pertenece los huevos de resistencia, donde además, la respuesta también puede ser diferencial cuando se expone a los organismos adultos (Pijanowska y Stolpe, 1996; Santangelo et al., 2010).

El hecho de que los huevos de resistencia de rotíferos no hayan eclosionado (Morfotipo 1-3), abre muchas expectativas, la primera: que los huevos de resistencia de rotífero elegidos para el experimento (se encontraron en densidades altas, revisar metodología) pueden presentar una diapausa prologada, dado el número en el que se encontraron en el sedimento y por el gasto energético que representa la reproducción sexual (Serra y Snell, 2009), por lo que, se ha planteado que este proceso se encuentre sujeto directamente a características fenotípicas o polimorfismo genético y la diapausa prolongada sea simplemente el resultado de estas (Shcroder, 2005). La segunda, trata de otro tipo de huevos, los pseudosexuales, los cuales, son similares morfológicamente hablando a los de resistencia o huevos micticos, donde la única diferencia radica en que en los primeros no se presenta la eclosión (Ruttner-Kolisko, 1946; Gilbert, 1974; Gilbert y

Schreiber, 1998). La última y tercera suposición, habla sobre las condiciones a las que están expuestas las hembras micticas al producir huevos de resistencia (Martínez-Ruiz y García-Roger, 2015) ya sea por recursos alimenticios de baja calidad o bajas concentraciones, según lo reportado por Gilbert (2010) la producción de huevos de resistencia de *B. calyciflorus* en diferentes concentraciones de alimento influye en la producción de huevos anormales, y en donde la eclosión se ve afectada, siendo nula sobre estos.

En el experimento indirecto, o en el que se utilizó el método de May (1986), el tratamiento *Microcystis* (MC) presentó el mayor número de especies eclosionadas, seguido de *S. acutus* (SC), con lo que se retoma el tema de la mayor capacidad de *Microcystis* en la fijación de carbono y el papel del oxígeno disuelto en la eclosión (Broman et al., 2015) que resulta ser más eficiente para promover la eclosión de un mayor número de especies en menor tiempo en comparación al resto de los tratamientos. Este tipo de organismos y otros como las macrofitas y plantas sumergidas puede llegar a modificar las condiciones del medio en el que habitan, modificando la concentración de oxígeno disuelto y otras variables (Beklioglu, et al., 2011).

Por otro lado, se observan especies en las cuales se registró la eclosión únicamente en un solo tratamiento, tal fue el caso de *Keratella tropica*, *Anuraeopsis fissa*, *Lindia* sp., *Monommata* sp. *Ptygura pilula* y *Sinantherina* sp. de las que puede mencionarse que la eclosión puede ser más complicada de obtener o pueden presentar señales específicas para su eclosión. En el caso particular de *Lindia* sp., la eclosión se ha registrado en bajos niveles y en pocas investigaciones de este estilo (Albritton y White, 2006) al igual que algunas especies de *Ptygura*, que su eclosión del sedimento se han registrado en bajas proporciones (Moscatello y Belmonte, 2004; Panarelli et al., 2008; Araujo, 2013) lo que es atribuido por algunos autores a las condiciones cambiantes de un cuerpo de agua, lo cual puede propiciar un mayor número de eclosiones, a diferencia de las condiciones estables en un laboratorio (Panarelli et al., 2008). Además de que esto puede ser influenciado por el hábito de las especies, en el caso de *Ptygura*, ya que es una especie sésil (Fontaneto y De

Smet, 2015) y posiblemente los huevos de resistencia no sean almacenados en los sedimentos en altas densidades.

Correlación densidad-tamaño y tiempo de eclosión.

Los resultados obtenidos, a pesar de no mostrar una correlación estadísticamente significativa, se puede apreciar una tendencia marcada para ambas variables (densidad y tamaño) con respecto a la eclosión. Una de las primeras suposiciones de este experimento, radica en el costo energético que involucra la reproducción sexual (Snell, 1986; Stelzer, 2011) por lo que la producción a gran escala de estas estructuras, propicia que se encuentren en densidades altas y que la diapausa pudiera llegar a ser prolongada, tratándose de una estrategia para asegurar la supervivencia de estos organismos a largo plazo, siendo el caso de los morfotipos 1 -3. Por otro lado, huevos de resistencia de *A. girodi*, *T. similis*, *P. pilula* y *P. dolichoptera* se encontraron en densidades menores y la eclosión fue registrada, más rápida y en mayor proporción. Sin embargo, tratándose de un sistema somero, lo esperado, en este tipo de cuerpos de agua, es un patrón similar a lo observado en las especies anteriormente mencionadas, debido a la resuspensión del sedimento, la temperatura y la transparencia del agua (Gilbert, 2016).

Cuando se trata del volumen o talla en relación con la eclosión, se ha analizado entre diferentes cepas de *B. calyciflorus*, con diferencias en el volumen de los respectivos huevos de resistencia, donde de igual manera, no existe una correlación entre el volumen y la eclosión (Liu y Niu, 2010), por otro lado, experimentos donde se involucra especies cripticas de *B. plicatilis* han mostrado una correlación entre el tamaño del huevo de resistencia junto con la temperatura para promover un mayor porcentaje de eclosión, basado en la regla de Bergmann (Walczyńska y Serra, 2014).

La tendencia marcada entre el volumen y la eclosión, parte del hecho de que los huevos de resistencia contienen sustancias a manera de reserva energética para el embrión, que se estipula que es α y β - Glicógeno (Wurdak et al., 1978) así, el

volumen del huevo de resistencia puede reflejar la cantidad de reservas así como la talla del embrión, lo cual puede tener repercusiones en el desarrollo siendo que embriones de talla grande contengan reservas grandes o que el consumo de dichas reservas sea proporcional al tamaño del embrión, ya que conforme se desarrolla los glóbulos amarillentos y rojizos desaparecen por acción del catabolismo celular en respuesta a los estímulos de la temperatura y fotoperiodo, además, se conoce que la cantidad de lípidos son una parte fundamental en la eclosión y es particularmente dependiente de cada sistema, al menos intraspecificamente (García-Roger y Ortells, 2017).

Conclusiones

El presente estudio demuestra que las condiciones fisicoquímicas de los sedimentos de las diferentes zonas de este cuerpo de agua somero son ligeramente diferentes, tanto la composición del sedimento, que generalmente se trata de arenas de diferentes tamaños de partícula, como el porcentaje de materia orgánica consolidada en el sedimento, siendo en los sedimentos de la zona pelágica el que presenta un porcentaje mayor.

Así como en las variables fisicoquímicas, los sedimentos de las diferentes zonas estudiadas, presentaron ligeras variaciones con respecto a la riqueza y densidades de los huevos de resistencia y por lo tanto sobre la diversidad de estos. Se obtuvieron un total de 15 especies identificadas con ayuda del método de extracción, de las cuales 12 son de rotíferos monogonontos. Sin embargo, las estructuras de resistencia de algunas especies se reportaron ausentes en determinados sitios de muestreo, y de manera contraria algunas otras estuvieron presentes en todos y cada uno de ellos.

Las densidades de huevos de resistencia de rotíferos también fueron diferenciales entre los sitios, ya que en el sitio 2, fue donde se encontraron las densidades más elevadas. Los morfotipos 1 a 3 fueron los mejor representados en este parámetro, por lo que se pueden considerar como un factor directo sobre la diversidad obtenida,

la cual fue mayor en los sedimentos del sitio 1 (vegetación sumergida) y sitio 3 (zona pelágica).

Las micrografías de MEB y de microscopía óptica son complementarias en la observación de las características morfológicas de los huevos de resistencia, para dar a conocer la apariencia de estos y facilitar su identificación taxonómica, con lo que el utilizar el banco de huevos de resistencia como una herramienta ecológica cada vez se va haciendo más común.

La baja variación en el volumen en los huevos de resistencia, puede deberse en mayor medida a aspectos genéticos, que a las condiciones ambientales en las que se encuentran, por lo que la composición del sedimento puede ser descartado como un factor sobre esta variable. Por otro lado, los resultados del análisis de energía dispersiva abre la posibilidad a nuevas investigaciones sobre la eclosión de huevos de resistencia, con respecto a algunos contaminantes químicos que se encuentran presentes en los sedimentos por actividades antropogénicas y en algunos casos, de manera natural.

La eclosión de los huevos de resistencia, se ha obtenido en mayor medida con la utilización de medio acondicionado con *Microcystis* sp. (MC) y *S. acutus* (SC), lo que es atribuido a la capacidad de estos organismos para fijar carbono y oxigenar en el medio en el que se encuentran y por lo tanto, en combinación con factores como la temperatura y el fotoperiodo constante, la eclosión de los huevos de resistencia se ve favorecida, ya sea utilizando un método de extracción así como colocando los sedimentos directamente con el medio.

Finalmente, a pesar de no obtener una relación estadísticamente significativa, se observaron tendencias entre la eclosión y factores como la densidad en la que se encuentra los huevos de resistencia así como de su volumen. Los huevos de resistencia que se encuentran en densidades altas, obtienen una menor tasa de eclosión, lo cual puede ser considerado como una estrategia evolutiva, que puede ser el reflejo de las condiciones en las que se encuentran y el costo energético que implica la reproducción sexual. En cambio, la tendencia encontrada entre el volumen de los huevos de resistencia de diferentes especies muestra que, al presentar un

volumen alto, se obtiene una tasa de eclosión alta, lo cual es atribuido a las cantidades de lípidos y reservas contenidas en cada uno, así como de la degradación de los mismos y la velocidad de desarrollo del embrión.

Literatura citada

- Albritton C.J. y D.S. White. 2004. Hatching of rotifer eggs from reservoir sediment. *Southeast. Nat.* 3 (2): 359-370.
- Albritton C.J. y D.S. White. 2006. Rotifer hatching from the sediments of a fluctuating mainstem reservoir. *Southeast. Nat.* 5 (2): 345-354.
- Angeler D.G. 2005. No diapause prolongation response of *Daphnia* in the presence of planktivorous mosquitofish (*Gambusia holbrooki*). *Ecol. Res.* 20: 619-622.
- Aranguiz-Acuña A. y M. Serra. 2016. Diapause as escape strategy to exposure to toxicants: response of *Brachionus calyciflorus* to arsenic. *Ecotoxicology.* 25: 708-719.
- Aranguiz-Acuña, A., R. Ramos-Jiliberto, S. Nandini, S.S.S. Sarma, R.O. Bustamante y V. Toledo. 2010. Benefits, costs and reactivity of inducible defences: an experimental test with rotifers. *Freshwater Biol.* 55: 2114-2122.
- Araújo L.R., P.M. Lopes, J. M. Santangelo, A.C. Petry y R.L. Bozelli. 2013. Zooplankton resting egg banks in permanent and temporary tropical aquatic systems. *Acta Limnol. Bras.* 25 (3): 235-245.
- Arias A.J.C. y J.J. Ramírez. 2009. Caracterización preliminar de los sedimentos de un embalse tropical: represa La Fe (El Retiro, Antioquia, Colombia). *Limnetica.* 28 (1): 65-78.
- Ayala A.M. 2008. Estructura y función del banco de huevos de resistencia del zooplankton (Copepodos y Rotíferos) del lago Alchichica, Puebla. Tesis de Licenciatura. Facultad de Estudios Superiores Iztacala, Universidad Nacional Autónoma de México. 60 p.
- Balompapueng M.D., A. Hagiwara, Y. Nozaki y K. Hirayama. 1997. Preservation of resting eggs of the euryhaline rotifer *Brachionus plicatilis* O.F. Müller by canning. *Hydrobiologia.* 358: 163-166.

- Beklioglu M., M. Meerhoff, M. Søndergaard y E. Jeppesen. 2011. Eutrophication and restoration of shallow lakes from a cold temperate to a warm mediterranean and a (sub) tropical climate. En: Ansari A.A., S.S. Gill, G.R. Lanza y W. Rast. (Eds.). *Eutrophication: causes, consequences and control*. Springer. pp. 91-108.
- Bent-Amotz A. y R. Fisher. 1982. Induction of sexual reproduction and resting egg production in *Brachionus plicatilis* by a diet of salt-grown *Nannochloris oculata*. *Mar Biol.* 67: 289-294.
- Besoain E. 1985. Minerales de arcillas de suelos. Instituto Interamericano de Cooperación para la Agricultura. San José, Costa Rica.
- Bielmyer G.K., M. Grosell y K. Brix. 2006. Toxicity of silver, zinc, copper, and nickel to the copepod *Acartia tonsa* exposed via a phytoplankton diet. *Environ. Sci. Technol.*40: 2063-268.
- Boraas M.E. 1983. Population dynamics of food-limited rotifers in two-stage chemostat culture. *Limnol. Oceanogr.* 28: 546–563.
- Borowitzka, M. A. y L.J. Borowitzka. 1988. *Micro-algal Biotechnology*. Cambridge University Press, London.
- Boschetti C., F. Leasi y C. Ricci. 2011. Developmental stages in diapausing eggs: an investigation across monogonont rotifer species. *Hydrobiologia.* 662:149–155.
- Bradley S.R. 2015. Lake sediments. En: Bradley S.R. (Eds.) *Paleoclimatology: reconstructing climates of the quaternary*. Elsevier Inc. pp 319-343.
- Broman E., M. Brüsin, M. Dopson y S. Hylander. 2015 Oxygenation of anoxic sediments triggers hatching of zooplankton eggs. *Proc. R. Soc. B* 282: 2015-2025.

- Cardoso L.S. y D. Motta-Marques. 2004. Structure of the zooplankton community in a subtropical shallow lake (Itapeva Lake – South of Brazil) and its relationship to hydrodynamic aspects. *Hydrobiologia*. 518: 123-134.
- Carmona N.M.J. 1992. Inducción de la fase sexual y aspectos relacionados en el rotífero *Brachionus plicatilis*. Tesis de Doctorado en Ciencias, Facultad de ciencias, Universidad de Valencia, España. 266 p.
- Chittapun S. 2011. Fire and recovery of resting egg bank: an experimental study in paddy fields in Pathum Thani province, Thailand. *Hydrobiologia*. 662: 163-170.
- CONAGUA. 2008. Actualización de la disponibilidad de agua en el acuífero Villa Victoria - Valle de Bravo (1505), Estado de México. Diario Oficial de la Federación. 20 p.
- Conde-Porcuna J.M., E. Ramos-Rodríguez, y R. Morales-Baquero. 2004. El zooplancton como integrante de la estructura trófica de los ecosistemas lenticos. *Ecosistemas*. 13 (2): 23-29.
- Covich A.P., M.A. Palmer y T.A. Crowl. 1999. The role of benthic invertebrate species in freshwater ecosystems zoobenthic species influence energy flows and nutrient cycling. *BioScience*. 49 (2): 119-127.
- De Smet W.H. 1998. Preparation of rotifer trophi for light and scanning electron microscopy. *Hydrobiologia*. 387/388: 117-121.
- Diodato S.L., A.A. Berasategui y M.S. Hoffmeyer. 2006. Morphological types and seasonal variation in eggs of zooplankton species from bottom sediments in Bahía Blanca estuary, Argentina. *Braz. J. Oceanogr.* 54 (2/3): 161-167.
- Duggan I.C., J.D. Green y R. J. Shiel. 2002. Rotifer resting egg densities in lakes of different trophic state, and their assessment using emergence and egg counts. *Arch. Hydrobiol.* 3 (153): 409-420.

- Fontaneto D.y W.H. De Smet. 2015. Rotifera. En: Schmidt-Rhaesa A. (Ed.). *Handbook of Zoology, Gastrotricha, Cycloneuralia and Gnathifera*. Volume 3, Gastrotricha and Gnathifera. De Gruyter GmbH, Berlin, pp. 217-300.
- García-García G., J. Jiménez-Contreras, A.A. Vargas-Hernandez y S.S.S. Sarma. 2017. Is aluminum innocuous to zooplankton at pH below 6?. *Bull. Environ. Contam. Toxicol.* 98 (4): 489-495.
- García-García G., S. Nandini, S.S.S. Sarma y J. Jimenez-Contreras. 2012. Impact of chromium and aluminium pollution on the diversity of zooplankton: A case study in the Chimaliapan wetland (Ramsar site) (Lerma basin, México). *J. Environ. Sci. Health. A Tox. Hazard. Subst. Environ. Eng.* 47(4):534-547.
- García-Roger E. M., M.J. Carmona y M. Serra. 2006 Patterns in rotifer diapausing egg banks: Density and viability. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 336: 198-210.
- García-Roger E.M. y R. Ortells. 2017. Trade-offs in rotifer diapausing egg traits: survival, hatching, and lipid content. *Hydrobiologia*. DOI 10.1007/s10750-017-3317-x.
- Garcia-Roger E.M., X. Armengol-Díaz, M.J. Carmona y M. Serra. 2008. Assessing rotifer diapausing egg bank diversity and abundance in brackish temporary environments: an ex situ sediment incubation approach. *Arch. Hydrobiol.* 173 (1): 79-88.
- Gerhard M., C. Iglesias, J.M. Clemente, G. Goyenola, M. Meerhoff, J.P. Pacheco, F. Teixeira-de Mello y N. Mazzeo. 2016. What can resting egg banks tell about cladoceran diversity in a shallow subtropical lake?. *Hydrobiologia*. DOI 10.1007/s10750-016-2654-5.
- Gilbert J.J. 1974. Dormancy in rotifers. *Trans. Am. Microsc. Soc.* 93 (4): 490-513.
- Gilbert J.J. 2003. Specificity of crowding response that induces sexuality in the rotifer *Brachionus*. *Limnol. Oceanogr.* 48 (3): 1297-1303.

- Gilbert J.J. 2010. Effect of food concentration on the production and viability of resting eggs of the rotifer *Brachionus*: implications for the timing of sexual reproduction. *Freshwater Biol.* 55: 2437-2446.
- Gilbert J.J. 2016. Resting-egg hatching and early population development in rotifers: a review and a hypothesis for differences between shallow and deep waters. *Hydrobiologia*. DOI 10.1007/s10750-016-2867-7
- Gilbert J.J. y D.K. Schreiber. 1998. Asexual diapause induced by food limitation in the rotifer *Synchaeta pectinata*. *Ecology*, 79 (4): 1371-1381.
- Gilbert J.J. y E.S. Wurdak. 1978. Species-specific morphology of resting eggs in the rotifer *Asplanchna*. *Trans. Am. Microsc. Soc.* 97 (3): 330-339.
- Gilbert J.J. y T. Schröder. 2004. Rotifers from diapausing, fertilized eggs: Unique features and emergence. *Limnol. Oceanogr.* 49 (4):1341-1354.
- Gomes E.A.T. y L.C.S. Mendonça-Hagler. 2004. Bacterial community structure in two sediments with different organic matter content of a tropical coastal lagoon (Brazil). *Acta Limnol. Bras.* 16 (1): 11-23.
- Gryllström M. y L.A. Hansson. 2004. Dormancy in freshwater zooplankton: Induction, termination and the importance of benthic-pelagic coupling. *Aquat. Sci.* 66: 274-295.
- Hagiwara A., N. Hoshi, F. Kawahara, K. Tominaga y K. Hirayama. 1995. Resting eggs of the marine rotifer *Brachionus plicatilis* Müller: development, and effect of irradiation on hatching. *Hydrobiologia*. 313/314: 223-229.
- Hai-Feng J., L. Byung-Ran y K. Lee. 2006. Influence of nitrate feeding on carbon dioxide fixation by microalgae. *J. Environ. Sci. Health. A*, 41: 2813-2824.
- Hairston N.G. y G.F. Fussmann. 2002. Lake ecosystems. En: *Encyclopedia of life sciences*. Macmillan publishers LTD, pp. 1-3.

- Hairston N.G. y J.A. Fox. 2009. Egg banks. En: Gene E. Likens (Ed.). *Encyclopedia of Inland Waters*, vol. 3. Oxford pp 659-666.
- Homoródi K., J. Józsa, T. Krámer, G. Ciruolo y C. Nasello. 2012. Identifying wave and turbulence components in wind-driven shallow basins. *Period. Polytech. Civ.* 56 (1): 87-95.
- Jimenez-Contreras J., S.S.S. Sarma, M. Merino-Ibarra y S. Nandini. 2009. Seasonal changes in the rotifer (Rotifera) diversity from a tropical high altitude reservoir (Valle de Bravo, México). *J. Environ. Biol.* 30 (2): 191-195.
- Kanagasabapathi V. y N. Munuswamy. 2011. Preservation, development, and hatching of resting eggs in the fresh water rotifer *Brachionus calyciflorus* Pallas. *Microsc. Res. Tech.* 74: 744-748.
- Kawasaki T., H. Yoshimura, T. Shibue, Y. Ikeuchi, M. Sakata, K. Igarashi, H. Takada, K. Hoshino, K. Kohn y H. Namiki. 2004. Crystalline calcium phosphate and magnetic mineral content of *Daphnia* resting eggs. *Zool. Sci.* 21: 63-67
- Kaya M., Y.S. Cakmak, T. Baran, M. Asan-Ozusaglam, A. Menten y K.O. Tozak. 2014. New chitin, chitosan, and O-carboxymethyl chitosan sources from resting eggs of *Daphnia longispina* (Crustacea); with physicochemical characterization, and antimicrobial and antioxidant activities. *Biotechnol. Bioprocess Eng.* 19: 58-69.
- King C.E y T.W. Snell. 1977. Genetic basis of amphoteric reproduction in rotifers. *Heredity.* 39 (3): 361-364.
- King C.E y T.W. Snell. 1980. Density-dependent sexual reproduction in natural populations of the rotifer *Asplanchna girodi*. *Hydrobiologia.* 73: 149-152.
- Koste, W. 1978 *Rotatoria. Die Rädertiere Mitteleuropas (Überordnung Monogononta)*, Bestimmungswerk begründet von Max Voigt. 2 vols. Gebrüder Borntraeger, Berlin

- Kriska G. 2013. Rotifers – Rotifera. En: *Freshwater invertebrates in central Europe*. Springer. Vienna. pp 46-69.
- La G.H., H.G. Jeong, M.C. Kim, G.J. Joo, K.H. Chang y H.W. Kim. 2009. Response of diapausing eggs hatching to changes in temperature and the presence of fish kairomones. *Hydrobiologia*. 635: 399-402.
- Lampert W. y U. Sommer. 2007. *Limnoecology: the ecology of lakes and streams*. Oxford university Press. New York, EUA. 324 p.
- Lass S., M. Vos, J. Wolinska y P. Spaak. 2005. Hatching with the enemy: Daphnia diapausing eggs hatch in the presence of fish kairomones. *Chemoecology*. 15: 7-12.
- Lewis M.W. 2010. Lakes as ecosystems. En: Likens G. (Ed.). *Lake ecosystem ecology*. Elsevier. pp.430-440.
- Lewis W.M. 2009. Ecological zonation in lakes. En: Likens G.E. (Editor) *Encyclopedia of Inland Waters*. volume 1, Oxford: Elsevier pp. 416-422.
- Liu W. y C.J. Niu. 2010. Polymorphism in resting egg size and hatching strategy in the rotifer *Brachionus calyciflorus* Pallas. *Zool. Sci.* 27: 330-337.
- Lutz R.V., N.H. Marcus y J.P. Chanton. 1992. Effects of low oxygen concentrations on the hatching of eggs of marine calanoid copepods. *Mar. Biol.* 114: 241-247.
- Maia-Barbosa, P.M., E.M. Eskinazi-Sant'Anna, C.F. Valadares y G.C.D. Pessoa. 2003. The resting eggs of zooplankton from a tropical, eutrophic reservoir (Pampulha Reservoir, south-east Brazil). *Lakes Reserv. Res. Manag.* 8: 269-275.
- Marcus N.H., R. Lutz, William Burnett y P. Cable. 1994. Age, viability and vertical distribution of zooplankton resting eggs from an anoxic basin: Evidence of an egg bank. *Limnol. Oceanogr.* 39 (1): 154-158.

- Martínez-Ruiz C. y E. García-Roger. 2015. Being first increases the probability of long diapause in rotifer resting eggs. *Hydrobiologia*. 745: 111-121.
- Masero R. y F. Villate. 2004. Composition, vertical distribution and age of ooplankton benthic eggs in the sediments of two contrasting estuaries of the Bay of Biscay. *Hydrobiologia*. 518: 201-212.
- May L. 1986. Rotifer sampling – a complete species list from one visit? *Hydrobiologia*. 134: 117-120.
- May L. 1987. Effect of incubation temperature on the hatching of rotifer resting eggs collected from the sediments. *Hydrobiologia*. 147: 335-338.
- Minkoff G., E. Lubzens y D. Kahan. 1983. Environmental factors affecting hatching of rotifer (*Brachionus plicatilis*). *Hydrobiologia*. 104: 61-69.
- Moore J. W. y S. Ramamoorthy. 1984. Heavy metals in natural waters. Springer - Verlag. 270 p.
- Moreno E., C. Pérez-Martínez, y J. M. Conde-Porcuna. 2016. Dispersal of zooplankton dormant propagules by wind and rain in two aquatic systems. *Limnetica*. 35 (2): 323-336.
- Moscatello S. y G. Belmonte. 2004. Active and resting stages of zooplankton and its seasonal evolution in a hypersaline temporary pond of the mediterranean coast (the “Vecchia Salina”, SE Italy). *Sci. Mar.* 68 (4): 491- 500.
- Munuswamy N., A. Hagiwara, G. Murugan, K. Hirayama y H.J. Dumont. 1996. Structural differences between the resting eggs of *Brachionus plicatilis* and *Brachionus rotundiformis* (Rotifera: Brachionidae): an electron microscopic study. *Hydrobiologia*. 318: 219-223.
- Nandini S., M. Merino-Ibarra y S.S.S. Sarma. 2008. Seasonal changes in the zooplankton abundances of the reservoir Valle de Bravo (State of Mexico, Mexico *Lakes Reserv. Res. Manag.* 24: 321- 330.

- Nandini, S. 2000. Responses of rotifers and cladocerans to *Mycrocystis aeruginosa* (Cyanophyceae): A demographic study. *Aquat. Ecol.* 34: 227-242.
- Nipkow F. 1961. Die Radertiere im Plankton des Zurichsee und ihre Entwicklungsphasen. *Schweiz. Z. Hydrol.* 23:398-461.
- Oexle S., M. Jansen, K. Pauwels, R. Sommaruga, L. De Meester y R. Stoks. 2016. Rapid evolution of antioxidant defence in a natural population of *Daphnia magna*. *J. Evolution Biol.* 29: 1328-1337.
- Onbé T. 1978. Sugar flotation method for sorting the resting eggs of marine cladocerans and copepods from sea-bottom sediment. *B. Jpn. Soc. Sci. Fish.* 44 (12): 1411.
- Panarelli E.A., S.M.C. Casanova, y R. Henry. 2008. The role of resting eggs in the recovery of zooplankton community in a marginal lake of the Paranapanema River (São Paulo, Brazil), after a long drought period. *Acta Limnol. Bras.* 20 (1): 73-88.
- Pennak R.W. 1966. Structure of zooplankton populations in the littoral macrophyte zone of some colorado lakes. *Trans. Am. Microsc. Soc.* 85 (3): 329-349.
- Perez-Rojas A., R. Torres-Orozco B., E. Morales-Gutierrez y E. Perez-Mendez. 2000. Textura, composicion y contenido de materia organica de los sedimentos recientes de un lago tropical de México. *Hidrobiológica.* 10 (1): 41-50.
- Pijanowska J. y G. Stolpe. 1996. Summer diapause in *Daphnia* as a reaction to the presence of fish. *J. Plankton Res.* 18 (8):1407-1412.
- Piscia R., S. Tabozzi, R. Bettinetti, L. Nevalainen y M. M. Manca. 2016. Unexpected increases in rotifer resting egg abundances during the period of contamination of Lake Orta. *J. Limnol.* 75 (2): 76-85.
- Pourriot R. y T. Snell. 1983. Resting eggs in rotifers. *Hydrobiologia.* 104: 213-224.

- Pourriot R., C. Rougier y D. Benest. 1980. Hatching of *Brachionus Rubens* O.F. Muller resting eggs (Rotifers). *Hydrobiologia*. 73: 51-54.
- Preston B.L. y T.W. Snell. 2001. Full life-cycle toxicity assessment using rotifer resting egg production: implications for ecological risk assessment. *Environmental pollution*. 114: 399-406.
- Quintanilla J. y C. Arze. 1991. Los movimientos verticales del agua y sus consecuencias sobre la distribución de algunos elementos disueltos. En: Dejoux C. y A. Iltis. (Eds.). *El Lago Titicaca: síntesis del conocimiento limnológico actual*. ORSTOM. Pp. 133-138.
- Ramírez R.J.J. y J.F. Noreña. 2004. Caracterización del sedimento de una laguna tropical rasa. *Caldasia*. 26 (1): 173-184.
- Reynolds C. S. 2006. *The ecology of phytoplankton: Ecology, Biodiversity and Conservation*. Cambridge University Press. New York, EUA. 551 p.
- Ricci C. 2001. Dormancy patterns in rotifers. *Hydrobiologia*. 446/447: 1-11.
- Rico-Martínez R. y E. Walsh. 2013. Sexual reproductive biology of a Colonial rotifer *Sinantherina socialis* (Rotifera: Monogononta): do mating strategies vary between colonial and solitary rotifer species? *Mar Freshw Behav Physiol*. 46 (6): 419-430.
- Rincon V. Z. 2009. Riesgo de contaminar el agua del lago de Pátzcuaro con plomo por resuspensión de sedimentos. Tesis de Maestría en Ingeniería. Facultad de Ingeniería. Universidad Nacional Autónoma de México. 89 p.
- Ruttner-Kolisko A. 1946. Über das Auftreten unbefruchteter "Dauereier" bei *Anuraea aculeata* (*Keratella quadrata*). *Osterr. Zool. Z.* 1: 179-191.
- Ruttner-Kolisko, A. 1972. Rotatoria. Die Binnengewasser, 26: 99-233.

- Sadler T. D. y K. Spitze, 1995. Genetic variation in subtropical populations of *Simocephalus* (Crustacea: Cladocera). *Hereditas* 123: 1–7.
- Santangelo J.M., R.L. Bozelli, F.A. Esteves y R. Tollirian. 2010. Predation cues do not affect the induction and termination of diapause in small-bodied cladocerans. *Freshwater Biol.* 55: 1577-1586.
- Santos-Medrano G. y R. Rico-Martínez. 2013. Lethal effects of five metals on the freshwater rotifers *Asplanchna brigthwellii* and *Brachionus calyciflorus*. *Hidrobiológica*. 23 (1): 82-86.
- Scheffer M. 1998. *Ecology of shallow lakes*. Springer US. 358 p.
- Schröder T. 2005. Diapause in monogonont rotifers. *Hydrobiologia* 181: 291–306.
- Segers H. 2004. Rotifera: monogononta. En: C. M. Yule y. Hoi-Sen (Eds.). *Freshwater invertebrates of the Malaysian region*. Academy of sciences Malaysia, pp.106-120.
- Serra M. y T.W. Snell. 2009. Sex loss in monogonont rotifers. En: Schon I., K. Martens, P.V. Dijk (Eds.). *Lost sex: the evolutionary biology of parthenogenesis*. Springer. pp 281-294.
- Serrano L., M. Serra y M.R. Miracle. 1989. Size variation in *Brachionus plicatilis* resting eggs. *Hydrobiologia*. 186/187: 381-386.
- Shiel, R. J.1995. *A guide to identification of rotifers, cladocerans and copepods from Australian inland waters* (No. 3). Canberra: Co-operative Research Centre for Freshwater Ecology.144 p.
- Sierra-López, N., L. Zizumbo-Villarreal, T. Romero-Contreras y N. Monterroso-Salvatierra. 2011. Ordenamiento territorial, turismo y ambiente en Valle de Bravo, México. *Cuadernos Geográficos*. 48: 233-250.

- Snell T.W. 1986. Effect of temperature, salinity and food level on sexual and asexual reproduction in *Brachionus plicatilis* (Rotifera). *Mar. Biol.* 92: 157-172.
- Snell T.W. y C.R. Janssen. 1995. Rotifers in ecotoxicology: a review. *Hydrobiologia.* 313/314: 231-247.
- Snell T.W., B.E. Burke y S.D. Messur. 1983. Size and distribution of resting eggs in a natural population of the rotifer *Brachionus plicatilis*. *Gulf. Res. Rep.* 7 (3): 285-287.
- Sommer S., S. Nandini, S.S.S. Sarma, A. Ozgul y D. Fontaneto. 2016. Rotifers in Lake Orta: a potential ecological and evolutionary model system. *J. Limnol.* 75 (2): 67-75.
- Stelzer C.P. 2011. The cost of sex and competition between cyclical and obligate parthenogenetic rotifers. *Amer. Nat.* 177: (2): 43-53.
- Suthers I. M. y D. Rissik. 2009. *Plankton: A guide to their ecology and monitoring for water quality*. Csiro Publishing. 256 p.
- Thomas R., M. Meybeck y A. Beim. 1992. Lakes. En: Chapman (Ed.). *Water quality assessments - A guide to use of biota, sediments and water in environmental monitoring*. E y FN Spon. cap. 7.
- Thomas R.L., A.L.W. Kemp y C.F.M. Lewis. 1972. Distribution, composition and characteristics of the surficial sediments of Lake Ontario. *J. Sediment. Petrol.* 42 (1): 66-84.
- Uhlmann D., L. Paul, M. Hupfer y R. Fischer. 2011. Lakes and reservoirs. En: Wilderer P. (Ed.). *Treatise on water science* Elsevier science, pp. 157-213.
- Vanschoenwinkel B., A. Waterkeyn, T. Nihwatiwa, T. Pinceel, E. Spooren, A. Geerts, B. Clegg y L. Brendonck. 2011. Passive external transport of freshwater invertebrates by elephant and other mud-wallowing mammals in an African savannah habitat. *Freshwater Biol.* 56: 1606-1619.

- Vázquez-Sánchez A., G. Reyes-Vanegas, S. Nandini y S.S.S. Sarma. 2014. Diversity and abundance of rotifers during an annual cycle in the reservoir Valerio Trujano (Tepecoacuilco, Guerrero, Mexico). *Inland Waters*. 4: 293-302.
- Vitasalo, M. y T. Katajisto. 1994. Mesozoplankton resting eggs in the Baltic Sea: identification and vertical distribution in laminated and mixed sediments. *Mar. Biol.* 120: 455-465.
- Walczyńska A. y M. Serra. 2014. Species size affects hatching response to different temperature regimes in a rotifer cryptic species complex. *Evol. Ecol.* 28: 131–140.
- Walkey A. y I. A. Black. 1947. An examination of the Degthareff method for determining soil organic and a proposed modification of chromic acid titration method. *Soil Science*. 37: 29-38.
- Wallace R.L. 2002. Rotifers: exquisite metazoans. *Integ. and Comp. Biol.* 42(3): 660-667
- Wallace R.L. y T.W. Snell. 2009. Rotifera. En: Thorp J.H. y A.P. Covich. *Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates*. Academic press. pp. 173-235.
- Wallace R.L., T.W. Snell, y C. Ricci. 2006. *Rotifera: biology, ecology and systematics*, Kenobi Productions. 299 p.
- Walsh E.J., L. May y R.L. Wallace. 2016. A metadata approach to documenting sex in phylum Rotifera: diapausing embryos, males, and hatchlings from sediments. *Hydrobiologia* 1-12. doi:10.1007/s10750-016-2712-z.
- Wentworth C. K. 1922. A scale of grade and class terms for clastic sediments. *J. Geol.* 30 (5): 377-392.

- Wurdak E.S., J.J. Gilbert y R. Jagels. 1978. Fine structure of the resting eggs of the rotifers *Brachionus calyciflorus* and *Asplanchna sieboldi*. *Trans. Am. Microsc. Soc.* 97 (1): 49-72.
- Zhu X, S. Tian, y Z. Cai. 2012. Toxicity assessment of iron oxide nanoparticles in zebrafish (*Danio rerio*) early life stages. *PLoS One.* 7 (9): doi:10.1371/journal.pone.0046286
- Zweerus N.L., S. Sommer, D. Fontaneto y A. Ozgul. 2016. Life-history responses to environmental change revealed by resurrected rotifers from a historically polluted lake. *Hydrobiologia*. DOI 10.1007/s10750-016-3070-6.
- Moss B. 2010. *Ecology of freshwater: a view for the twenty-first century*. Wiley-Blackwell U.K. 480 p.
- Ramakrishna R. y S.S.S. Sarma. 1985. Mictic and amictic modes of reproduction in the rotifer *Brachionus patulus* Mueller. *Curr. Sci.* 54 (11): 499-501.