



Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología
Universidad Nacional Autónoma de México



**ESTRATEGIAS DE FOTOPROTECCION A LA RADIACION UV
EN EL ZOOPLANCTON DE DOS LAGOS TROPICALES DE
ALTA MONTAÑA**

T E S I S

que para obtener el grado académico de

**Maestra en Ciencias
Limnología**

p r e s e n t a

BIOL. CLARA NEHELY DELGADO OCEJA

Director de Tesis:

DR. JAVIER ALCO CER DURAND

Comité Tutorial:

**DR. JORGE CIROS PÉREZ
DR. MARTIN MERINO IBARRA
DR. LUIS ZAMBRANO GONZÁLEZ
DR. ALFONSO LUGO VÁZQUEZ
DR. RUBEN SOMMARUGA**

México D. F. 2008

Agradecimientos

Al Servicio Meteorológico Nacional (SMN), en especial al Lic. Emmanuel Álvarez por proporcionar la información climatológica registrada en la estación meteorológica automática ubicada en el volcán Nevado de Toluca.

A la Comisión Estatal de Parques Naturales y de la Fauna (CEPANAF), Secretaría de Ecología, Gobierno del Estado de México, en especial al M. V. Z. Manuel Hinojosa por permitir el acceso al Parque Nacional Nevado de Toluca y el permiso para llevar a cabo actividades de investigación.

Al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología (CONACYT) y a la Dirección General de Asuntos del Personal Académico (DGAPA, UNAM) por las becas otorgadas para la realización de los estudios de maestría así como el apoyo para realizar la estancia de investigación en Innsbruck, Austria.

Al personal del Programa de Posgrado de Ciencias del Mar y Limnología por el apoyo brindado en todo momento de manera eficiente y amable. Muy especialmente a Lupita, Chantal, Diana, Gaby, Nacho, Rocío y a la Dra. Gloria Vilaclara.

Al proyecto de investigación en Limnología Tropical (PILT) de la FES Iztacala, a la Dra. Elva Escobar Briones y al Dr. Martín Merino Ibarra del Instituto de Ciencias del Mar y Limnología por el apoyo logístico necesario para desarrollar este trabajo de tesis.

Al Dr. Heliodoro Celis Sandoval del Instituto de Fisiología Celular (UNAM) por el gran apoyo logístico técnico y teórico brindado en su laboratorio, indispensables para la realización de la presente investigación.

Al Dr. Ernesto Maldonado y el Dr. Jaime Maas del Instituto de Fisiología Celular (UNAM) por el apoyo logístico así como la asesoría teórica y técnica.

A los M. en C. Luis A. Osegura, Biól. Vilma Ardiles y las pasantes de biología Regina Salazar y Brenda Hernández por su valioso apoyo en el trabajo de campo y de laboratorio.

A la M. en C. Nohemí Dimas (FES-Iztacala) por el gran apoyo logístico, asesoría técnica y teórica para la identificación y manejo de las especies del zooplancton.

Al Dr. Martín Merino Ibarra por sus valiosos comentarios y aportaciones teórico-prácticas y por la facilitación de los espacios para la separación de muestras.

A la Dra. Gloria Vilaclara Fatjó, por ser un ente modulador y potenciador de ideas entre los miembros del Comité Tutoral y por su siempre ingeniosa manera de abordar los problemas. Así mismo, le agradezco sus atinados comentarios y aportaciones en el desarrollo de la presente investigación.

Especialmente al Dr. Ruben Sommaruga por permitirnos realizar en su laboratorio durante la estancia de investigación en Austria, el análisis de MAAs y por la asesoría teórica y técnica brindada.

Al Dr. Jorge Ciros Pérez y a la Dra. Elizabeth Ortega Mayagoitia por el apoyo logístico, asesoría técnica y teórica para la identificación y manejo de las especies del zooplancton. Por siempre mantener una actitud formal y crítica en los diferentes caminos que tomó la presente investigación.

Al Dr. Alfonso Lugo y al Dr. Luis Zambrano miembros del jurado quienes aportaron valiosos comentarios a la presente investigación.

Muy especialmente al **Dr. Javier Alcocer Durand** por ser el entusiasta generador, defensor y director del presente proyecto. Sin duda, toda su experiencia fue siempre la luz guiadora de cada paso. Por creer en todo momento en los sueños de los futuros investigadores y por compartir codo a codo con tenacidad y diligencia, el gran esfuerzo realizado. Por ser un gran maestro y amigo personal.

Agradecimientos personales

A la **UNAM**, mi *alma mater*, por ser mi segundo hogar al que agradezco infinitamente el permitirme el honor de representarla tanto en lo académico y deportivo y por haber formado en mi un espíritu crítico y científico a lo largo de mis 11 años en sus aulas, teatros, estadios, pistas, bibliotecas, reservas naturales, albercas, auditorios y explanadas.

A mis amados padres, **Rosa Oceja e Ildefonso García**, por ser un gran ejemplo de humanidad y por ser los pilares más sólidos de mi vida. Por la gran sabiduría con el que me hicieron crecer ante las adversidades. Les dedico este enorme esfuerzo con mucho amor.

A **Alejandro Furlong**, al noble ser humano y compañero de este viaje. Te la dedico muy especialmente con todo cariño.

A mis queridas amigas y hermanas del alma, **Daniela Rabiela, Fernanda Adame, Dení Peláez y Anita Martínez** por ser siempre magníficos entes de lealtad y amistad aún a pesar de la distancia. Por motivarme a seguir adelante y transmitirme un conocimiento profundo de la vida.

A mis queridísimos amigos Javier Alcocer, Kim Ley, Alexis Forcada, Alejandro Aznawrian, Miryam Morales, Emiliano Piña, Eduardo Boné, Javier Montiel, Renato Bravo, Vladi, Benjamín Quiroz, José Luis Saldaña, Adriana Pérez, Alfonso Armendariz y Yair Hernández por ser con sus diferentes tonalidades y matices, elementos fascinantes en mi vida. Por ser seres llenos de luz que este mundo necesita e intensos promotores de sonrisas, proyectos y bienestar.

A mi familia la Tía Geña, Tía Reyna y a mis primos Claudia y Beto Taracena, Juan Carlos Ordaz y Ana María.

A mis compañeros y amigos Anabella Campos y al Ing. Manuel Aguilera y al personal del Bosque de Tlalpan por el gran apoyo brindado. A Laurita, Felipe, Ada, Delia, Argeo, Lupis, Alejandro, Jesus y Abelardo.

A mi segunda familia, los Chávez-Roveglia, Adair, Lucero, Marcos y Rafacha.

A **José A. Delgado Mendizábal**, te la dedico con todo mi amor donde quiera que estés...

Lugar sagrado para nuestros antepasados mexicas
Símbolo de grandeza y reto para el caminante, el corredor
Figura imponente para nuestros ojos
Tus lagos, tesoro íntimo que guardaste por centurias y que el hombre
descubrió muy a tu pesar para adorarte
Tus dos ojos de agua que miran incansablemente al cielo
Tu líquido vital custodiado por guerreros gigantes
La espléndida montaña blanca, de humor cambiante, voluble por su
alteza
unas veces furiosa, lloviendo, otras veces feliz, soleada, otras
veces, triste, abrumada
Tu feminidad lunar que por naturaleza, se renueva, es cambiante
Por tu gran cercanía al dios del Sol, Tonatiuh a quien rindes homenaje
con tu belleza
La montaña que exige sacrificio para poder ver desde sus alturas el
espléndido paisaje y el privilegio de sentir la libertad
Por la simpleza de existir y darnos el honor de penetrar en tus
entrañas, de navegar tus aguas, de correr tus caminos, de dilucidar
los intrínsecos secretos de tus seres vivos, de admirar con nuestros
cuerpos los atardeceres, amaneceres, nevadas, lluvias
Por permitir generar conocimiento científico para la humanidad y
emocionar enormemente a un espíritu durante todos estos años a tu
lado.

Clara Nehely Delgado Oceja
Tlalpan, 20 de Junio del 2007

Índice General

	<i>pp.</i>
Índice de Tablas	7
Índice de Figuras	8
Resumen	11
Abstract	12
Introducción	13
I. Radiación UV y lagos de alta montaña	
II. Atenuación de la RUV en los lagos tropicales de alta montaña	
III. Efectos de la RUV sobre el zooplancton	
IV. RUV y las estrategias del zooplancton	
Antecedentes	19
Justificación	20
Objetivos	22
Área de Estudio	24
Metodología	29
Resultados	
<i>Variables meteorológicas</i>	42
<i>Variables fisicoquímicas</i>	45
<i>Clima de luz</i>	51
<i>Atenuación de la radiación UV y PAR</i>	56
<i>Compuestos fotoprotectores</i>	62
<i>Migración Vertical Diaria</i>	68
Discusión	76
Conclusiones	86

Índice de Tablas

	<i>pp.</i>
Tabla 1. Parámetros morfométricos y fisicoquímicos de ambos lagos	25
Tabla 2. Número de individuos necesarios para la extracción de compuestos fotoprotectores	35
Tabla 3. Relación de la profundidad de penetración del 1% de la RUV y la $Z_{\text{máx.}}$ de ambos lagos	49
Tabla 4. Relación de la profundidad de penetración de la Z_{EU} promedio y la $Z_{\text{máx.}}$ de ambos lagos	51
Tabla 5. Coeficientes de absorción K_d RUV, K_d PAR y la absorción promedio nominal por MODC en el lago El Sol	56
Tabla 6. Coeficientes de absorción K_d RUV, K_d PAR y la absorción promedio nominal por MODC en el lago La Luna	56
Tabla 7. Correlaciones de Pearson entre el K_d RUV y las concentraciones de <i>Clor-a</i> y el seston calculadas para la columna de agua	59
Tabla 8. Compuestos fotoprotectores encontrados en el zooplancton de los lagos El Sol y La Luna	60
Tabla 9. Composición de MAAs encontradas en <i>L. cuauhtemoci</i> del lago El Sol	63
Tabla 10. Valores comparativos de la K_d 320 y $Z_{UV1\%} : Z_{\text{máx.}}$ en lagos de alta montaña	75
Tabla 11. Valores comparativos de la <i>Clor-a</i> en lagos de alta montaña	74
Tabla 12. Comparativo de las concentración de tres compuestos fotoprotectores presentes en el zooplancton de diferentes lagos de alta montaña	79

Índice de Figuras

	<i>pp.</i>
Figura 1. Factores que afectan la transmisión de la RUV en la interfase agua-aire y en la columna de agua y las estrategias que realiza el zooplancton para minimizar sus efectos	13
Figura 2. Absorción de la RUV en el agua por: a) agua pura, b) MODC y c) seston	14
Figura 3. Localización geográfica y vista aérea de los lagos El Sol y La Luna en el cráter del volcán Nevado de Toluca	24
Figura 4. Variación de la RS y RUV en el Nevado de Toluca (SMN)	41
Figura 5. Variación de la variables ambientales en el Nevado de Toluca (SMN)	42
Figura 6. Variación temporal de la temperatura promedio del agua en ambos lagos	43
Figura 7. Diagramas profundidad-tiempo de las isotermas en los lagos El Sol y La Luna	44
Figura 8. Variación temporal de la concentración promedio del OD promedio en ambos lagos	44
Figura 9. Diagramas profundidad-tiempo de las isopletas de la concentración de OD en ambos lagos	45
Figura 10. Variación temporal del pH promedio en ambos lagos	46
Figura 11. Diagramas profundidad-tiempo de las isopletas del pH en ambos lagos	46
Figura 12. Variación temporal del K_{25} promedio en ambos lagos	47
Figura 13. Diagramas profundidad-tiempo de las isopletas de la K_{25} en ambos lagos	48
Figura 14. Variación temporal de la relación $Z_{uv1\%} : Z_{máx.}$ en ambos lagos	50
Figura 15. Variación temporal del porcentaje de RUV en el fondo del lago La Luna	51
Figura 16. Variación temporal de la Z_{EU} en los lagos El Sol y La Luna	52

Figura 17. Variación temporal de la profundidad del disco de Secchi en ambos lagos	53
Figura 18. Variación temporal de la absorción de la RUV por la presencia de MODC en ambos lagos	55
Figura 19. Variación temporal de la concentración promedio del seston en ambos lagos	57
Figura 20. Variación temporal de la concentración promedio de <i>Clor-a</i> en ambos lagos	58
Figura 21. Variación temporal de la concentración de carotenoides en <i>L. cuauhtemoci</i> en el lago El Sol	61
Figura 22. Variación temporal de la concentración de carotenoides en <i>D. ambigua</i> en el lago La Luna	62
Figura 23. Variación temporal de la concentración de melanina en <i>D. ambigua</i> en el lago La Luna	63
Figura 24. Variación temporal de la concentración total de MAAs en <i>L. cuauhtemoci</i> en el lago El Sol	64
Figura 25. Contribución relativa de las diferentes MAAs encontradas en <i>L. cuauhtemoci</i> en el lago El Sol	65
Figura 26. Distribución vertical del zooplancton en columna de agua en el ciclo diurno en el lago El Sol (19 de agosto 2006)	66
Figura 27. Variación temporal de la IM del zooplancton en la columna de agua en el lago El Sol (19 y 20 agosto 2006)	67
Figura 28. Distribución vertical del zooplancton en columna de agua en el ciclo diurno en el lago El Sol (24 y 25 abril 2007)	68
Figura 29. Variación temporal de la IM del zooplancton en la columna de agua en el lago El Sol (24 y 25 abril)	69
Figura 30. Distribución vertical de <i>D. ambigua</i> en la columna de agua del lago La Luna (19 de agosto 2006)	71
Figura 31. Variación temporal de la IM de <i>D. ambigua</i> en columna de agua del lago La Luna (19 y 20 agosto 2006)	72

Abreviaturas

As	Asterina 330
COD	Carbono Orgánico Disuelto
Clor-a	Clorofila "a"
HPLC	Cromatografía de líquidos de alto rendimiento
IM	Intensidad de migración (%)
K_d	Coefficiente de atenuación
MAAs	Mycosporine-like Amino Acids, Aminoácidos tipo Micosporinas
MVD	Migración Vertical Diaria
MODC	Materia Orgánica Disuelta Cromofórica
PAR	Radiación fotosintéticamente activa (400-700 nm)
PE	Paliten
PI	Palitin
RS	Radiación Solar
RUV	Radiación Ultravioleta (200-400 nm)
RUVS	Radiación Ultravioleta en superficie
SH	Shinorina
SMN	Sistema Meteorológico Nacional
UV-A	Radiación Ultravioleta tipo A (315-400 nm)
UV-B	Radiación Ultravioleta tipo B (280-315 nm)
UV-C	Radiación Ultravioleta tipo C (200-280 nm)
$Z_{UV1\%}$	Profundidad a la que llega el 1% de la RUV superficial
Z_{EU}	Profundidad de la zona eufótica (1% de PAR superficial)
$Z_{m\acute{a}x.}$	Profundidad máxima del lago

Resumen

Hace aproximadamente 400 millones de años que la capa de ozono fue lo suficientemente abundante para proteger a los organismos vivos terrestres y acuáticos contra la radiación UV. A lo largo de este periodo, la exposición ambiental a la RUV ha sido un factor ecológico de presión selectiva importante en los procesos evolutivos de las poblaciones acuáticas y terrestres. Las condiciones en los lagos de alta montaña han sido aún más estresantes para la vida ya que aunado a la mayor incidencia de la RUV, existe una atenuación reducida en la columna de agua derivada de la elevada transparencia de sus aguas. Por lo anterior, los organismos que habitan este tipo de ambientes remotos han desarrollado distintos mecanismos de adaptación como son la acumulación y/o síntesis de compuestos fotoprotectores y las migraciones verticales diarias (MVD). Los lagos El Sol y La Luna ubicados a 4,200 m s.n.m. en el interior del cráter del volcán Nevado de Toluca, ofrecen una oportunidad única para estudiar la respuesta del zooplancton a elevadas dosis de RUV. El patrón anual de los carotenoides y los MAAs (aminoácidos tipo micosporinas) en el zooplancton– los que presentaron las elevaciones máximas durante los periodos de mayor incidencia de radiación en febrero (invierno) y marzo (inicio de la primavera)-, son consistentes con la idea de que estos compuestos juegan un papel importante en la fotoprotección en contra de la RUV. En el lago El Sol se encontraron organismos tanto hialinos (*Asplanchna sieboldi*, *Keratella* sp., *Conochilus* sp. y los cladóceros *Daphnia ambigua*) como pigmentados (*Leptodiptomus cuauhtemoci*). De estos, solo los copépodos presentaron concentraciones altas de carotenoides ($0.89 \pm 0.42 \mu\text{g mg}^{-1} \text{PS}^{-1}$; de 0.34 a $1.58 \mu\text{g mg}^{-1} \text{PS}^{-1}$) y MAAs ($6.89 \pm 9.23 \mu\text{g mg}^{-1} \text{PS}$, de 0.055 a $23.75 \mu\text{g mg}^{-1} \text{PS}$). En *L. cuauhtemoci* se reconocieron 6 tipos diferentes de MAAs siendo la shinorina (SH) el más abundante y frecuente. En el lago La Luna solo se presentaron organismos fuertemente pigmentados (*D. ambigua*) con altas concentraciones de melanina ($0.046 \mu\text{g mg}^{-1} \text{PS}$, de 0.03 a $0.09 \mu\text{g mg}^{-1} \text{PS}$). Se observó en ambos lagos que el zooplancton realiza como otra estrategia de protección a la incidencia de RUV la MVD con un patrón “normal”, esto es, ascienden a la superficie al anochecer y descienden al fondo al amanecer donde permanecen durante el día. Durante el día, el zooplancton que habita en el lago El Sol presentó una distribución en forma de pirámide con la base (mayor número de individuos) en el fondo y el vértice en la superficie (menor número de individuos), mientras que en el lago La Luna casi la totalidad de individuos se localizó en el fondo. Lo anterior es seguramente resultado de la mayor cantidad de material suspendido y disuelto en el lago El Sol que funciona como una sombrilla que atenúa la RUV en la columna de agua.

Abstract

The ozone layer has been enough abundant to protect aquatic and terrestrial organisms against the UV radiation since 400 million years. Over this period, in the evolutionary processes the UV exposition has been an important selective pressure factor for aquatic and terrestrial populations. The high UV radiation and the reduced attenuation because of high transparency in high mountain lakes has been created a harsh environment for life. From that, the organisms have been developed different adaptive mechanisms like synthesis and/or accumulation of photoprotective compounds and Diel Vertical Migration (DVM). The El Sol and La Luna extinct volcano lakes located at 4,200 m a. s. l. inside the Nevado de Toluca, offer a unique opportunity to study the zooplankton strategies against high UV dose. The carotenoids and MAAs concentrations (mycosporine like amino acids) annual patterns –which showed maximum concentrations during the high UV radiation periods (winter and beginning of spring time)- are consistent with the idea of the photoprotective role in the zooplankton against the UV radiation. El Sol lake is inhabited by both transparent (*Asplachna sieboldi*, *Keratella* sp., *Conochilus* sp. and *Daphnia ambigua*) and pigmented organisms (*Leptodiaptomus cuauhtemoci*). From these, the copepods exhibited carotenoid high concentrations ($0.89 \pm 0.42 \mu\text{g mg}^{-1} \text{PS}^{-1}$; de 0.34 a $1.58 \mu\text{g mg}^{-1} \text{DW}^{-1}$) and MAAs ($6.89 \pm 9.23 \mu\text{g mg}^{-1} \text{DW}$, de 0.055 a $23.75 \mu\text{g mg}^{-1} \text{DW}$). Six different MAAs have been recognized in *L. cuauhtemoci*; the shinorine (SH) was the more frequent and abundant. Only high pigmented cladocerans were seen in the La Luna lake (*D. ambigua*) with high melanin concentration ($0.046 \mu\text{g mg}^{-1} \text{PS}$, de 0.03 a $0.09 \mu\text{g mg}^{-1} \text{DW}$). In both lakes, the zooplankton play DVM as a photoprotective strategy against UV radiation in a “normal” pattern, that is, ascending upwards during the sunset and descending downwards during the sunrise where organisms stay all day time. During the daytime in El Sol lake, the zooplankton exhibited a “pyramidal form distributional pattern” with the basement (majority of individuals) in the deepest layer and the tip in the surface layer (minority of individuals); in La Luna lake, almost all the organisms where located in the deepest zone of the lake. This can be explained because of the different both lakes transparency. El Sol lake has a higher attenuation of UV radiation capacity because of its higher amount of suspended and dissolved particles.

Introducción

La vida en la Tierra se originó hace 4,500 millones de años y no fue sino hasta hace apenas ~400 millones de años que la capa de ozono fue lo suficientemente abundante para proteger a los organismos vivos terrestres y acuáticos de la radiación ultravioleta –RUV- (Williamson, 1995). A lo largo de este periodo, la exposición ambiental a la RUV ha sido un factor ecológico de presión selectiva importante en los procesos evolutivos de las poblaciones planctónicas en los sistemas acuáticos terrestres y marinos.

La RUV ($\lambda = 200$ a 400 nm) está compuesta por tres fracciones denominadas UV-A ($\lambda = 315$ a 400 nm), UV-B ($\lambda = 280$ a 315 nm) y UV-C ($\lambda = 200$ a 280 nm), siendo las dos últimas más energéticas y por lo tanto más dañinas para los organismos (Williamson *et al.*, 1999; Williamson *et al.*, 2001). Debido a la existencia de la capa de ozono y la composición atmosférica, la radiación menor a los 290 nm es completamente absorbida por la atmósfera (Kirk, 1994).

Los factores que modifican la transmisión en la atmósfera y la penetración en los cuerpos de agua de la RUV son la presencia de nubosidad y humedad, la concentración y tipo de aerosoles, el grosor de la capa de ozono, la concentración de contaminantes atmosféricos, la concentración de materia orgánica disuelta cromofórica –MODC- y materia particulada –seston- y la calidad del agua, por lo que éstas pueden cambiar de región a región (Sommaruga, 2001; Frost *et al.*, 2005).

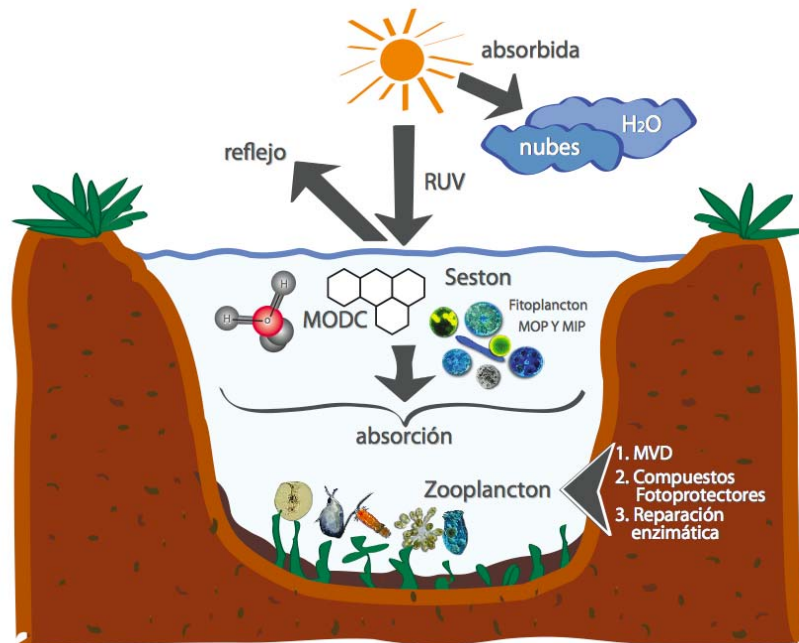
I. Radiación UV y lagos de alta montaña

Los lagos de alta montaña son definidos como ecosistemas lénticos localizados por encima del límite de crecimiento arbóreo (“*treeline*”, Sommaruga, 2001). Esta demarcación depende principalmente de las condiciones climáticas presentes en cada región (p.e., temperatura y humedad) más que a una altitud en particular. Los lagos de alta montaña reciben una cantidad de RUV mayor a la que reciben los lagos que se encuentran a la misma latitud pero en

elevaciones menores debido al incremento natural de la radiación solar asociado con la altitud (Blumthaler *et al.*, 1992; Sommaruga, 2001).

La RUV que incide sobre la superficie de un cuerpo acuático sigue diferentes rutas. Una parte de la radiación que incide puede ser reflejada por la superficie del lago mientras que la RUV remanente que penetra puede ser absorbida por diversas sustancias (Fig. 1). En los lagos someros y transparentes donde se encuentran confinados los organismos del zooplancton, el efecto nocivo de la RUV es aún más intenso debido a la incapacidad que tienen éstos para refugiarse en capas más profundas (Rhode *et al.*, 2001).

Figura 1. Factores que afectan la transmisión de la RUV en la interfase agua-aire y en la columna de agua y las estrategias que realiza el zooplancton para minimizar sus efectos. (MOP=materia orgánica particulada, MIP= materia inorgánica particulada. Elaboración propia).

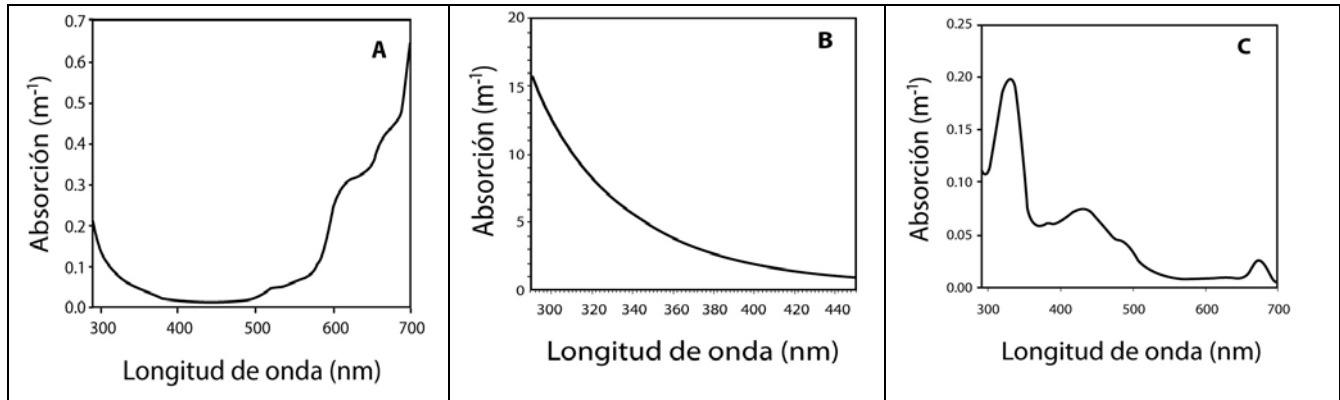


II. Atenuación de la RUV en los lagos tropicales de alta montaña

La atenuación (K_d) de la RUV en el medio acuático es el resultado de la combinación de los procesos físicos de absorción y dispersión, por lo que la RUV decrece de manera exponencial en la columna de agua (Smith y Baker, 1981). Un fotón que ha sido dispersado continúa libre para seguir interactuando con el medio hasta ser definitivamente absorbido por : 1) el agua, 2) las sustancias en solución, 3) la partículas u organismos en suspensión. La proporción de

fotones absorbidos por cada metro de agua es constante. Por ejemplo, si en el primer metro la radiación se reduce del 100% al 10%, en el segundo metro se reducirá del 10% al 1% y así sucesivamente. La K_d se encuentra afectada por tres factores: 1) la composición de la molécula de agua, 2) la concentración de MODC y 3) la concentración de seston (p.e., fitoplancton) (Fig. 2).

Figura 2. Absorción de la RUV y PAR en el agua por: a) agua pura (tomado de Smith y Baker, 1981), b) MODC (tomado de Sommaruga, 2001), c) seston (tomado de Sommaruga y García-Pichel, 1999).



III. Efectos de la RUV sobre el zooplancton

Los efectos que la RUV produce en la ecología de los lagos de alta montaña han sido ampliamente estudiados (Sommaruga y Psenner, 1997; Laurion *et al.*, 2000a y 2000b; Sommaruga, 2001); sin embargo, existen pocos estudios acerca de sus efectos en lagos de alta montaña de latitudes tropicales donde la RUV es más intensa. De acuerdo a la literatura (p.e., Goes *et al.*, 1994; Sommaruga, 2001; Helbling *et al.*, 2002; Zellmer *et al.*, 2004), la RUV afecta al plancton de diversas formas como en la reproducción y el crecimiento, en el tiempo de vida y la supervivencia, en la estructura morfológica y anatómica, en el metabolismo y en la conducta, entre otras.

Por ejemplo, con relación al tiempo de vida y la supervivencia en *Daphnia* se presenta un aumento en la tasa de mortalidad (p.e., Zagarese *et al.*, 1994; Tartarotti *et al.*, 2000). En lo relativo a la morfología y anatomía, se inducen modificaciones en el tamaño, forma y melanización corporal en el zooplancton (p.e., Van Donk y Hessen, 1995). Las alteraciones en la conducta se expresan a través de la migración activa a zonas más profundas y/o litorales protegidas (p.e. Vinebrooke y Leavitt, 1999; Rhode *et al.*, 2001; Alonso *et al.*, 2004).

III. La RUV y las estrategias del zooplancton

El plancton ha desarrollado diversas estrategias para minimizar, evitar y/o neutralizar los efectos deletéreos de la RUV (Leech y Williamson, 2000; Rhode *et al.*, 2001) las cuales puedan funcionar de manera complementaria en algunos taxa (Hansson *et al.*, 2007).

- **Síntesis y/o bioacumulación** de compuestos de absorción específica a la RUV y sus efectos (i.e., antioxidantes y bloqueadores) que presentan un papel fotoprotector para el organismo (p.e., los carotenoides, la melanina y los aminoácidos del tipo micosporinas, MAAs) es considerada una respuesta fenotípica.
- **Migración vertical diaria (MVD)** activa y/o distribución preferencial al fondo y/o en refugios naturales es considerada como una respuesta conductual.
- **Reparación del ADN** a través de la escisión nucleotídica (NER, por sus siglas en inglés) y por reparación fotoenzimática (PER) es considerada una respuesta metabólica.

La tolerancia del zooplancton a la RUV depende de la capacidad de efectuar dichas estrategias de manera independiente o complementaria por lo que puede variar dependiendo de la especie, la población (Strutzman, 1999), el estadio de desarrollo y la dieta (Hairston, 1979; Zellmer, 1995; Hansson, 2000a; Sommaruga, 2001).

i. Compuestos fotoprotectores

Los compuestos fotoprotectores principales presentes en el zooplancton son los carotenoides, los MAAs y la melanina. La eficiencia de estos compuestos radica en su capacidad de absorber en el intervalo de entre los 309 y los 360 nm (MAAs), ~350 nm (melanina) y 474 nm (carotenoides). Los MAAs y la melanina funcionan como bloqueadores solares, disipando la RUV absorbida como calor sin producir daños por la producción de radicales libres u oxígenos excitados (Hebert y Emery, 1990; Rautio y Korhola, 2002). Los carotenoides son potentes antioxidantes intracelulares que neutralizan los radicales libres formados cuando el organismo es expuesto a la RUV (Moeller *et al.*, 2005).

Los organismos planctónicos sintetizan (p.e., la melanina) o acumulan a través de la dieta (p.e., los carotenoides y los MAAs), compuestos fotoprotectores que les confieren la capacidad para resistir una mayor incidencia de RUV (Herbert y Emery, 1990; Sommaruga y García Pichel, 1999; Helbling *et al.*, 2002; Alonso *et al.*, 2004; Zellmer *et al.*, 2004). Los compuestos fotoprotectores se encuentran presentes en el zooplancton de manera distinta (Hairston, 1976; Hessen y Sorensen, 1990; Hessen, 1994). Por ejemplo, se sabe que los MAAs se encuentran presentes en copépodos y rotíferos (Sommaruga y García Pichel, 1999; Tartarotti *et al.*, 2001) mientras que la melanina se encuentra en los cladóceros (Herbert y Emery, 1990).

Los carotenoides pertenecen a la familia de los pigmentos rojos-anaranjados-amarillos y son moléculas lipídicas que absorben en el espectro de luz azul-violeta (De Meester y Banaerts, 1993; Moeller *et al.*, 2005). Al igual que los MAAs, los carotenoides son sintetizados por el fitoplancton en procesos metabólicos fotosintéticos y posteriormente adquiridos por el zooplancton a través de la dieta, lo que les confiere indirectamente una protección a la RUV (Hairston, 1976; Moeller *et al.*, 2005). Estos compuestos son almacenados en el zooplancton en forma de gotas de lípidos no saturados, por lo que en algún momento se llegó a pensar que los carotenoides servían como reserva de energía (Byron, 1982).

La melanina es un polímero complejo color negro, café o rojo que es producido en una gran variedad de organismos. Los animales producen dos tipos de melanina: la eumelanina (café-negro) y la feomelanina (amarilla-roja-café); la mayoría de las melaninas naturales son una mezcla de co-polímeros de estos dos tipos de pigmentos (Shosuke *et al.*, 1993). Este pigmento se forma como un producto final durante el metabolismo del aminoácido tirosina. Presenta un máximo de absorción definido a los ~350 nm (Herbert y Emery, 1990; Rautio y Korhola, 2002); sin embargo debido a su color negro, este pigmento tiene la capacidad de absorber todas las longitudes de onda (RUV y PAR).

A lo largo del tiempo se han propuesto una gran cantidad de hipótesis para explicar el valor adaptativo de la pigmentación del zooplancton. Según Byron (1982), Brehm (1938) se aventuró a opinar que la pigmentación era un mecanismo contra las bajas temperaturas del agua al absorber el calor proveniente de la radiación solar –RS-. En 1976, Hairston sugirió que estos compuestos servían como un mecanismo de fotoprotección. Hallegraeff *et al.* (1978) y Ringelberg (1980) argumentaron que estos compuestos eran reservas alimenticias debido a su composición lipídica. En la actualidad, se ha determinado de manera experimental que la

fotoprotección es una de las hipótesis que explica mejor el valor adaptativo de la pigmentación por lo menos de los carotenoides en los copépodos (Hairston, 1976; Byron, 1982) y en los cladóceros (Hebert y Emery, 1990; Rhode *et al.*, 2001).

Los MAAs son sintetizados por los organismos fitoplanctónicos con la misma función de fotoprotección, por lo que su presencia y concentración en el zooplancton depende totalmente de la dieta (Sommaruga y Garcia-Pichel 1999, Laurion *et al.*, 2000a; Tartarotti *et al.* 2001; Moeller *et al.*, 2005). Son compuestos sin color, solubles en agua, con bajo peso molecular y altos coeficientes molares de extinción (Tartarotti *et al.*, 2004). Estos compuestos se encuentran presentes solamente en algunos taxa del zooplancton como en los copépodos y los rotíferos (Sommaruga y García-Pichel, 1999; Sommaruga *et al.*, 1999; Tartarotti *et al.*, 1999; Villafañe *et al.*, 1999). En la actualidad se desconoce la razón por la cual si los cladóceros y los copépodos consumen el mismo tipo de fitoplancton los primeros no acumulan MAAs (Sommaruga *com. per.*, 2008).

ii. Migración Vertical Diaria (MVD)

La migración vertical diaria –MVD- en el zooplancton es un fenómeno muy complejo en donde los organismos cambian de posición vertical en la columna de agua a un ritmo diario en respuesta a diferentes estímulos ambientales como la luz, la cantidad y calidad de alimento, la presión de depredación, la temperatura y la concentración de oxígeno disuelto, entre otros (Lampert, 1989). A partir de que se ha descubierto la capacidad de la RUV para inducir mortalidad y a la habilidad fototáctica negativa de los organismos a la RUV que propicia la evasión de las capas superficiales donde la incidencia de la RUV es mayor, es que las investigaciones apuntan a la RUV como el factor causal de este fenómeno (Leech y Williamson, 2001).

Muchos organismos zooplanctónicos normalmente tienden a evitar los efectos deletéreos de la RUV migrando de manera "normal" a capas más profundas y oscuras durante el día y ascendiendo a capas superficiales durante la noche (Lampert, 1989; Rhode *et al.*, 2001). Por ejemplo, *D. magna* es fototácticamente positiva a la radiación visible (420 a 600 nm) y fototácticamente negativa a la RUV (200 a 400 nm) con un máximo de sensibilidad a los 340 nm. Estos organismos pueden detectar la RUV a través de fotorreceptores presentes en sus ojos compuestos (Leech y Williamson, 2001).

Antecedentes

Sommaruga (2001) menciona que la primera investigación sobre la importancia de la RUV para las comunidades acuáticas en ecosistemas de alta montaña fue realizada por Brehm en 1938. Este autor sugirió que la presencia de pigmentos carotenoides en los cuerpos de los organismos fitoplanctónicos y zooplanctónicos tenía una función fotoprotectora.

De acuerdo al mismo autor (Sommaruga, 2001) a mediados del siglo XX los estudios acerca de los efectos de la RUV en los ecosistemas acuáticos se enfocaron en la producción primaria y el fitoplancton. Algunos investigadores (Rhode, 1962; Rhode *et al.*, 1966) concentraron sus esfuerzos en tratar de explicar la presencia del máximo de clorofila en el fondo -característico de algunos lagos de alta montaña-, sugiriendo que la RUV fuese el factor responsable de este patrón de distribución inverso. Durante sus experimentos, estos autores encontraron que la RUV afecta negativamente la producción fitoplanctónica.

En la actualidad se ha intentado ofrecer una visión más integral al entendimiento de las estrategias que llevan a cabo los organismos para afrontar la RUV en los lagos de alta montaña, por lo que los estudios tratan de dilucidar el papel que tienen los compuestos fotoprotectores en los organismos zooplanctónicos tales como los MAAs (Sommaruga, 2001; Tartarotti *et al.*, 2001; Helbling *et al.*, 2002; Tartarotti *et al.*, 2004; Moeller *et al.*, 2005), la melanina (Hessen *et al.*, 2002; Rautio y Korhola, 2002) y los carotenoides (Hansson, 2000 y 2004), así como la relación con el clima de luz (Hessen *et al.*, 2002), la dieta (Germ *et al.*, 2004), las presiones ecológicas conjuntas como la depredación, pH y la RUV (Hansson, 2000b) y las migraciones que llevan a cabo estos organismos en la columna de agua (MVD) (Bo-Ping y Straskraba., 2001; Fortier *et al.*, 2001; Rhode *et al.*, 2001; Van Gol y Ringelberg, 2002; Alonso *et al.*, 2004), entre otros.

Justificación

La incidencia de la RUV en la Tierra presenta un gradiente latitudinal aumentando hacia el Ecuador y encontrado los valores máximos en el hemisferio Norte a los $\sim 20^\circ$ N donde alcanza valores cercanos a los $6,000 \text{ J m}^{-2}$. Adicionalmente, en latitudes tropicales las variaciones en la intensidad de la RUV durante el año no son tan marcadas como las encontradas en latitudes polares y/o templadas. Por otro lado, se sabe que la RUV puede llegar a incrementarse hasta en un 19% por cada 1,000 m de elevación sobre el nivel del mar dependiendo de diversos factores como las nubes, humedad de aire, presencia de aerosoles y/o contaminantes (Blumthaler *et al.*, 1992). Con base en lo anterior, los lagos tropicales de alta montaña ubicados alrededor de los 20° de latitud Norte se cuentan entre los ecosistemas acuáticos más expuestos a la RUV.

En México los lagos de alta montaña son reducidos en número debido a su ubicación en elevaciones orográficas importantes tales como las presentes en el eje Neovolcánico Transversal ($\sim 19^\circ\text{N}$). Por lo anterior, existen solamente dos lagos perennes de este tipo en México -El Sol y La Luna- ambos ubicados en el interior del cráter del volcán del Nevado de Toluca a una altitud de 4,200 m s.n.m. Estos lagos por encontrarse en la franja de mayor incidencia de RUV y debido a la elevada altitud, constituyen una oportunidad única para llevar a cabo estudios del efecto de la RUV sobre los ecosistemas acuáticos tropicales.

Se ha observado que algunas especies del zooplancton de estos lagos tropicales de alta montaña se encuentran fuertemente pigmentadas. Particularmente los cladóceros (*Daphnia ambigua*) en el lago La Luna exhiben un color marrón oscuro seguramente producto de la presencia de melanina. Los copépodos (*Leptodiaptomus cuauhtemoci*) en el lago El Sol presentan un color rojo-anaranjado brillante muy probablemente derivado de la presencia de carotenoides. En este último lago se ha observado también que las especies pigmentadas coexisten con las especies totalmente hialinas de cladóceros (*Daphnia ambigua*.) y rotíferos (*Asplachna sieboldi*, *Keratella tropica*, *Keratella americana*, *Conochilus* sp.). Por otro lado, en el lago El Sol alrededor de los años 1950's se introdujo la trucha arcoiris (*Onchorhynchus mykiss*).

En la actualidad se sabe que ésta se encuentra presente en este lago, lo que se pudiera traducir en un factor de presión de depredación sobre el zooplancton.

Cabe mencionar que estos dos lagos a pesar de encontrarse sujetos a las mismas condiciones meteorológicas y físicas, presentan un comportamiento biológico, ecológico y fisicoquímico diferente (p.e., Dimas–Flores *et al.*, 2008). De particular interés resulta la diferencia en la transparencia de las aguas de los lagos, lo cual permite hacer una comparación entre ambos y evaluar la relevancia que ésta característica conlleva sobre la ecología del zooplancton.

Por todo lo anterior, este estudio es pionero y servirá como referencia en el tema sobre los efectos de la RUV sobre algunos aspectos ecológicos del zooplancton en estos dos hábitats acuáticos tropicales de alta montaña.

Las preguntas de investigación son las siguientes:

I. ¿Cuánta RUV llega a la superficie de los lagos El Sol y La Luna y cómo varía ésta a lo largo del tiempo?

II. ¿Hasta qué profundidad penetra la RUV en los lagos El Sol y La Luna y de qué manera ésta es afectada por la concentración de MODC y seston presente en los lagos?. ¿La diferencia en la transparencia entre ambos lagos afecta la penetración de la RUV en la columna de agua?.

III. ¿El zooplancton de los lagos tropicales de alta montaña El Sol y La Luna presenta compuestos fotoprotectores tales como carotenoides, melanina y MAAs?. ¿La concentración y tipo de estos compuestos varía a lo largo del tiempo en relación con la variación en la intensidad de la RUV?.

IV. ¿El zooplancton de los lagos tropicales de alta montaña El Sol y La Luna lleva a cabo migraciones verticales diarias (MVD)?.

V. ¿Las diferentes estrategias conductuales y fenotípicas del zooplancton contra la RUV se reflejan en la diferencia de la transparencia y la penetración de la RUV de los lagos El Sol y La Luna?

Objetivos

El presente estudio pretende evaluar si la dinámica del clima de luz (RUV y PAR) en los lagos tropicales de alta montaña El Sol y La Luna con diferente transparencia determina la presencia, tipo y concentración de compuestos fotoprotectores y la migración vertical diaria en el zooplancton.

Para cumplir con lo anterior se plantearon los siguientes objetivos particulares:

I. Medir la intensidad de RUV y PAR que recibe la superficie de los lagos tropicales de alta montaña El Sol y La Luna.

II. Medir la intensidad de penetración de la RUV y PAR en la columna de agua de los lagos tropicales de alta montaña El Sol y La Luna y observar si ésta se encuentra relacionada con la presencia de seston, *Clor-a* y MODC.

III. Determinar la presencia, concentración, tipo y variación en el tiempo de los compuestos fotoprotectores en el zooplancton de los lagos tropicales de alta montaña El Sol y La Luna y determinar si la variación de estos compuestos se encuentra relacionada con la variación en la intensidad de la RUV y la PAR.

IV. Determinar si el zooplancton lleva a cabo migraciones verticales diarias (MVD) en los lagos tropicales de alta montaña El Sol y La Luna.

V. Comparar las respuestas del zooplancton a la RUV en ambos lagos y evaluar la relevancia de la diferencia en la transparencia de ambos lagos con relación a las estrategias utilizadas por el zooplancton.

Hipótesis

Área de Estudio

I. Localización y descripción de los lagos

El Sol y La Luna son dos lagos cráter tropicales de alta montaña que se encuentran en la Cuenca Hidrológica Prioritaria Nevado de Toluca de la CONABIO (*sensu* Arriaga *et al.*, 1998) en el Parque Nacional del Nevado de Toluca, Estado de México a 19°06´N y 99°45´O a una altitud de 4,200 m s. n. m., aproximadamente 200 m por encima de la línea de crecimiento arbóreo (Fig. 3).

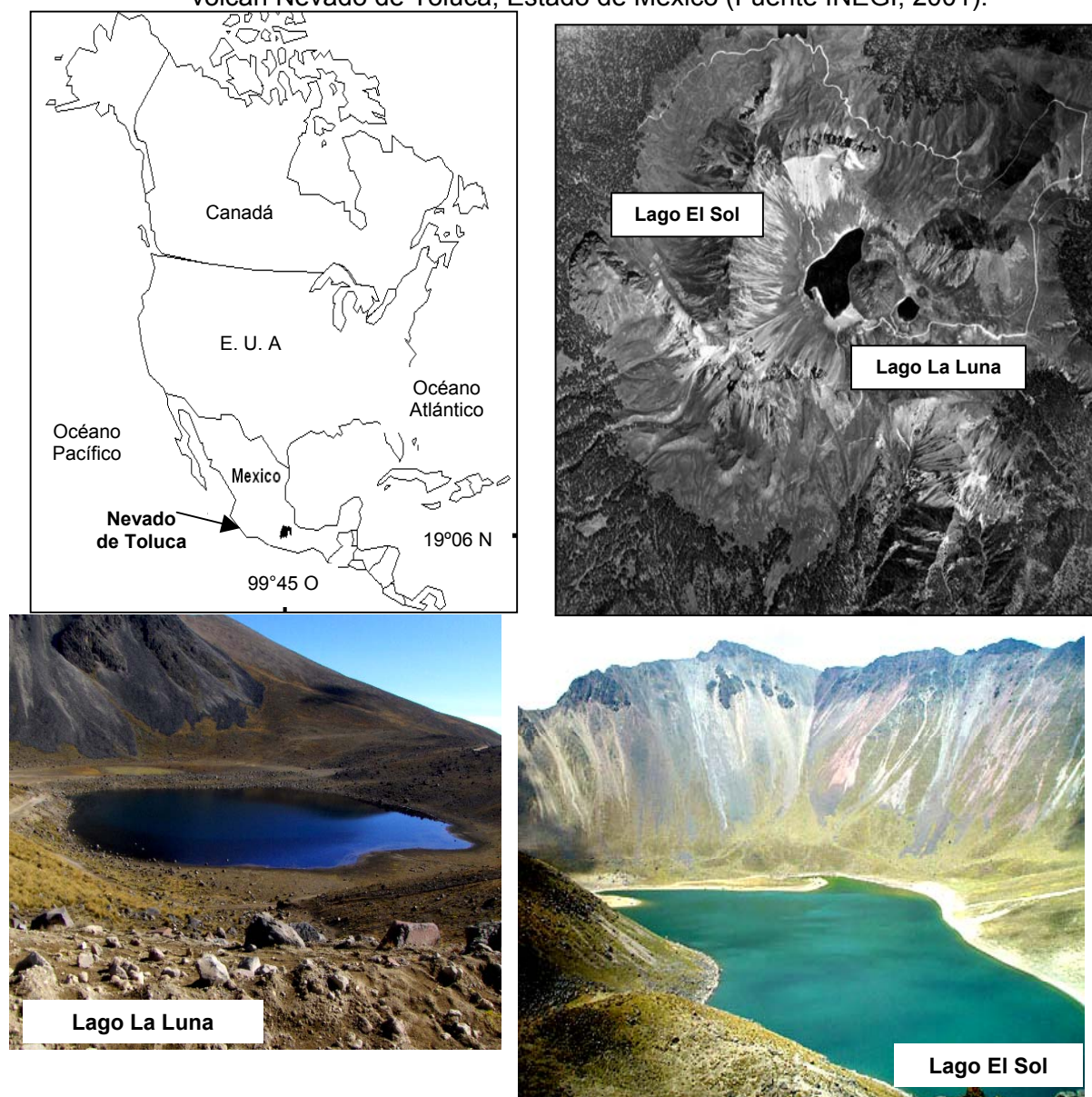
El volcán Nevado de Toluca o “Xinantécatl” (que en náhuatl significa “Señor Desnudo”), se encuentra en la Sierra Madre Transversal (SMT) del Eje Neovolcánico Mexicano (SMN) que es la cuarta formación montañosa más alta de México con 4,680 m s.n.m. El Nevado de Toluca es un volcán tipo estromboliano andesítico-dacítico (Armienta *et al.*, 2000) el cual ha presentado aproximadamente cuarenta y dos explosiones desde hace 42,000 años y se encuentra extinto desde hace 3,300 años según Siebe y Macías (2004).

II. Clima y vegetación

El clima de la zona se caracteriza por ser frío a semi-frío E (T) C (W2)_i, húmedo, con la temperatura promedio mensual mínima de 2.8°C en febrero y la máxima de 5.8°C en abril; la temperatura promedio anual es de 4.2°C. El intervalo de temperatura ambiental que presenta este ecosistema de alta montaña es similar al de las zonas húmedas frías de alta montaña de los Andes en Sudamérica denominadas “Páramos” (Löffler, 1964). La precipitación total anual es de 1,244 mm (García, 1988).

El tipo de vegetación que circunda los lagos es muy escasa y del tipo zacatonal alpino, compuesta por algunas especies de musgos, pastos y líquenes (Rzedowski, 1981).

Figura 3. Localización geográfica y vista aérea de los lagos El Sol y La Luna en el cráter del volcán Nevado de Toluca, Estado de México (Fuente INEGI, 2001).



III. Origen lacustre

Los lagos El Sol y La Luna son de origen volcánico y su edad se remonta a épocas posteriores a la última glaciación del Pleistoceno (hace unos 1.4 millones de años; Armienta *et al.*, 2000).

IV. Características geomorfológicas y lacustres

El cráter del volcán presenta una elongación de este a oeste con una longitud de 1 a 1.5 km en forma de herradura abriéndose hacia el este. El cráter del volcán forma una cuenca cerrada formada por roca sólida cubierta de grava, arena y lodo provenientes de la misma roca volcánica madre formando suelos poco desarrollados del tipo Regosol y Andosol (Alcocer, 1980). En el centro del cráter se presenta un domo central (“El Ombligo”) que tapona la chimenea principal del volcán (Armienta *et al.*, 2000).

El Sol y La Luna son dos lagos perennemente astáticos, es decir, el nivel de sus aguas aumenta y disminuye dependiendo del balance entre la precipitación, la evaporación y la infiltración al subsuelo, por lo que éstos nunca llegan a secarse (Alcocer *et al.*, 2004). Los aportes hídricos más importantes son debidos a la lluvia en el verano, la nieve en el invierno y el agua de deshielo en la primavera.

Algunos parámetros morfométricos y fisicoquímicos de los lagos El Sol y La Luna son presentados en la Tabla 1. Estos presentan características típicas de los lagos de alta montaña. Son lagos someros de aguas frías (8.5°C) y bien oxigenadas (6.8 mgL⁻¹), transparentes (Z_{ds} = 4 a 7 m), de oligo a ultraoligotróficos, polimícticos cálidos continuos, ácidos (pH<6) y con una conductividad baja (K_{25} = 14.32 a 16.01 μ S cm⁻¹).

Tabla 1. Parámetros morfométricos y fisicoquímicos de los lagos El Sol y La Luna. Los valores fisicoquímicos fueron medidos en período de marzo 2000 a 2001 (Alcocer *et al.*, 2004).

	El Sol	La Luna
Área (ha)	23.7	3.1
Z _{máx.} (m)	15	10
Z promedio (m)	6	5
pH	5.5 (5-7)	4.7 (4.5-5.6)
Conductividad (μ S cm ⁻¹)	16.01 (12-18)	14.32 (13-15)
N-NH ₄ (μ mol L ⁻¹)	2.89 (0.98-5.95)	2.79 (0.82-6.71)
N-NO ₂ (μ mol L ⁻¹)	0.20 (0.03-1.15)	0.05 (0.02-0.20)
N-NO ₃ (μ mol L ⁻¹)	4.70 (0.08-10.26)	22.61 (16.46-26.11)
P-PO ₄ (μ mol L ⁻¹)	0.20 (0.01-0.5)	0.13 (0.01-0.83)

Si-SiO₄ (μmol L ⁻¹)	2.5 (0.45-8.51)	0.62 (0.05-5.86)
---	-----------------	------------------

V. Composición del plancton

En un estudio realizado sobre la composición del fitoplancton de el lago El Sol, se encontró un total de 50 géneros y 105 taxa en su mayoría Chlorophyta (66%), Cyanophyta (20%) y Bacillariophyta (7 géneros) así como algunos Chlorococcales. Las familias encontradas con mayor frecuencia fueron Oedogoniaceae (18 especies), Desmidiaceae (17), Zygnemataceae (13), Oscillatoriaceae (11) y Chaetophoraceae (9) (Banderas-Tarabay, 1997).

Dimas (2005) analizó la dinámica y estructura de la comunidad zooplanctónica. En este trabajo, se presenta una revisión de los trabajos que sobre zooplancton se han realizado en los lagos El Sol y La Luna de la cual se hace el siguiente resumen. Se han reconocido 54 taxa en total, 38 especies en el lago El Sol y 35 especies en el lago La Luna. La riqueza de especies zooplanctónicas en ambos lagos es la más alta en comparación a lo reportado para otros lagos de alta montaña tropicales y templados (Dimas *et al.*, 2008). Las especies dominantes numéricamente en la zona pelágica de ambos lagos fueron el cladóceros *Daphnia ambigua*, el copépodo *Leptodiptomus cuauhtemoci* y los rotíferos *Ascomorpha saltans* y *Polyarthra dolichoptera*.

Durante el presente estudio, en el lago La Luna se observó por primera vez el desarrollo de la alga filamentosa color violeta del género *Mougeotia* (Zygnematales, Charophyceae). Este es uno de los indicadores más novedosos y confiables de la desminución de pH por precipitación ácida que afectan los sistemas acuáticos de agua dulce (Graham *et al.*, 1996).

VI. Antecedentes del área de estudio

En los lagos tropicales de alta montaña El Sol y La Luna, Dimas (2005) establece la dinámica y estructura de la comunidad zooplanctónica. Alcocer *et al.* (2004) presentan los patrones de distribución de la biomasa fitoplanctónica así como su variación temporal. Ambos estudios mostraron que tanto el fitoplancton como el zooplancton, se distribuyen preferentemente hacia el fondo de los lagos.

Por otro lado, Banderas-Tarabay (1997) presentan un listado taxonómico de la ficoflora en el lago El Sol mientras que Caballero-Miranda (1996) realizó un estudio sobre las diatomeas de ambos lagos. González-Villela y Banderas-Tarabay (2002) hacen un análisis de la producción

primaria y su relación con diferentes variables fisicoquímicas y meteorológicas en el lago El Sol. En cuanto al zooplancton, se realizó un listado de las especies de rotíferos presentes en ambos lagos (Sarma *et al.*, 1996) y la estructura de los ensamblajes zooplanctónicos de ambos lagos (Dimas-Flores *et al.* 2008).

Metodología

I. Determinación de las variables meteorológicas

Se obtuvieron mediciones de la radiación solar –RS- ($W m^{-2}$), la temperatura ambiental ($^{\circ}C$), precipitación pluvial (mm) y la humedad relativa (%) registradas cada 10 minutos por la estación meteorológica del Sistema Meteorológico Nacional situada a un costado de la montaña a 4,139 m s. n. m ($19^{\circ}07' N$ y $99^{\circ}46' O$). Por otro lado, se realizaron mediciones de RS y RUV cada 15 minutos con ayuda de una estación meteorológica Davis Vantage Pro2 Plus ubicada a un costado del lago El Sol.

Los valores de RS se integraron en el tiempo por día y por mes. Para lo anterior se tomaron en cuenta solamente los registros realizados entre las 6:00 y las 18:00 h. Considerando que $1 W m^{-2} = 1 J s^{-1}$, para obtener la integración diaria de la RS en $J m^{-2}$ a partir de los registros de RS en los intervalos de tiempo cada 10 min obtenidos del SMN primero se multiplicó por 60 para obtener $J m^{-2}$ por minuto y posteriormente por 10 para obtener la radiación registrada en los intervalos cada 10 min; posteriormente se hizo la sumatoria de todos los intervalos de RS cada 10 min a lo largo del día para obtener la cantidad total de energía diaria. Para obtener la integración de la RS por mes se realizó la sumatoria de los valores diarios obtenidos. En los días en los cuales no se registró la RS, se consideró una dosis de RS igual al promedio calculado para los días del mes respectivo en donde si se realizaron registros. El número máximo de registros faltantes en ningún caso fue superior al 30% del mes.

No se contó con los valores de RUV a todo lo largo del periodo de estudio, solamente a partir de enero del 2007. Sin embargo, se procedió a hacer un cálculo a partir de los valores de RS registrados. Para comprobar la relación entre la RS y la RUV, se realizó una regresión entre los valores de ambos parámetros transformados (ambos en $W m^{-2}$). La regresión resultante ($y =$

$2,574.4x + 40.226$) tuvo una $R^2=0.895$. Con base en lo anterior, se pudieron extrapolar los valores de la RUV para el periodo faltante. Para obtener los valores de RUV a partir de los registros de RS del SMN, se aplicó la siguiente fórmula: $RUV (W m^{-2}) = RS - 40.226 / 2,574.4$.

II. Determinación de variables fisicoquímicas

Se llevaron a cabo un total de 11 muestreos entre agosto del 2006 y octubre del 2007 en los siguientes días: 20.08.06, 26.09.08, 23.10.06, 05.12.06, 14.02.07, 21.03.07, 26.04.07, 29.05.07, 06.07.07, 11.09.07 y 11.10.07. Estos fueron tomados entre las 9:00 y las 11:00 h en el lago El Sol y de las 11:00 a las 13:00 h en el lago La Luna (hora local).

En la zona pelágica de cada lago, se realizaron mediciones de temperatura, oxígeno disuelto (OD), conductividad (K_{25}) y pH. Éstas fueron medidas mediante una sonda multiparamétrica marca Hydrolab Modelo Datasonde 4 (DS4) unido a una caja controladora modelo Surveyor 4 (SVR4). Los registros se realizaron a cada metro de profundidad de la superficie hasta el fondo.

III. Determinación del clima de luz

a) Radiación fotosintéticamente activa

Para medir la PAR (400-700 nm) en los lagos El Sol y La Luna tanto en superficie como en el perfil vertical, se empleó un sensor de irradiancia escalar instalado en un perfilómetro marca Biospherical modelo PNF-300 (discretización temporal de un segundo). Los perfiles de PAR se utilizaron para estimar la profundidad de la zona eufótica ($Z_{EU}=1\%$ SPAR).

b) Radiación Ultravioleta

Para estimar la RUV en los lagos El Sol y La Luna tanto en superficie como en el perfil vertical, se empleó un sensor de RUV instalado en un perfilómetro marca Biospherical Instruments modelo PUV-2500 (discretización temporal de un segundo). Se estimó la penetración en la columna de agua a las siguientes longitudes de onda nominales: 305, 313, 320, 340, 380 y 395 nm.

IV. Atenuación de la RUV y la PAR

a) Estimación de la K_d

El coeficiente de atenuación vertical (K_d) de la columna de agua se obtuvo de acuerdo a Kirk (1994), a partir de la pendiente de la regresión lineal del logaritmo natural de la irradiancia (E_d) a las distintas longitudes de onda versus la profundidad:

$$K_d(z,\lambda) = Ed(0)e^{-Kdz}$$

Donde:

K_d = coeficiente de atenuación para el intervalo de profundidad 0 a Z (m)

$E_d(z)$ = irradiancia a la profundidad Z (m)

$E_d(0)$ = irradiancia justo debajo de la superficie

Para determinar la bondad de ajuste de la regresión lineal, se calculó el coeficiente de determinación (R^2), los cuales fueron siempre mayores a 0.98 y los errores estándar menores a 0.03.

La profundidad a la cual se encontró el 1% de la irradiancia de la PAR (Z_{EU}) y de la RUV a las distintas longitudes de onda nominal ($Z_{UV1\%}$, 305, 315, 320 240 380 y 395 nm) fue calculada a partir de la siguiente fórmula (Tartarotti *et al.*, 2001).

$$Z_{UV1\%} = 4.606/K_d$$

Donde:

4.606 es el Ln 100

La porción de la columna de agua que corresponde a la $Z_{1\%}$ (λ) fue estimada a partir del radio ($Z_{1\%} : Z_{\text{máx.}}$) como lo indica Laurion *et al.*, 2000b.

La longitud de onda 320 nm -una de las seis reconocidas por el PUV-2500- fue escogida como parámetro comparativo para la atenuación de la RUV en la columna de agua ya que ésta se encuentra en el límite de la UV-B (290-320 nm) y UV-A (320-400 nm) (Tartarotti *et al.*, 2001).

b) Absorción de la RUV por MODC

Se obtuvieron muestras de agua de tres profundidades de la columna de agua: un metro por debajo de la superficie, un metro por arriba del fondo y a profundidad media de manera mensual utilizando una botella muestreadora de 5 L marca UWITEC. Las muestras fueron filtradas *in situ* a través de filtros de membrana con apertura de poro de 0.22 μm (Millex GV Filter Unit Millipore, S. A.) y colocadas en viales de plástico previamente lavados y enjuagados con agua desionizada. Las muestras fueron preservadas en la oscuridad y a 4°C por 12 h hasta su posterior análisis en el laboratorio.

Siguiendo la metodología de Bracchini *et al.* (2004), la absorbancia de la RUV por parte de la MODC de cada muestra fue medida después de un periodo de estabilización a la temperatura ambiente usando un espectrofotómetro marca Beckman modelo Spectrophotometer DU 650 en celdas de cuarzo de 10 cm de longitud marca Karl Zeiss contra un blanco de agua desionizada. Se midió la absorbancia puntual a las diferentes longitudes de onda medidas en el campo (305, 313, 320, 340, 380 y 395 nm) y en el intervalo entre 200 y 400 nm con una resolución espectral de 1 nm.

A partir de los datos de absorbancia (DO) obtenidos, se transformaron a unidades de absorción (m^{-1}) mediante la fórmula propuesta por Sommaruga *com. per.* 2008:

$$a = (DO \times 2.303) / (0.1 \text{ (m)})$$

Donde:

a = absorción (m^{-1})

DO = Densidad óptica ó Absorbancia (305, 313, 320, 340, 380 y 395 nm)

Se determinó la correlación existente entre la variación temporal en la absorción de RUV por la MODC en el agua de los lagos –en superficie, medio y fondo- y la dinámica temporal de penetración de la RUV a partir de los datos obtenidos con el PUV-2500 para las mismas longitudes de onda.

c) Materia particulada suspendida (seston)

Se obtuvieron muestras de agua de tres profundidades en la columna de agua: un metro por debajo de la superficie, un metro por arriba del fondo y a profundidad media de manera mensual utilizando una botella muestreadora de 5 L marca UWITEC. Las muestras fueron filtradas *in situ* a través de una malla de 100 μm de apertura para eliminar al zooplancton y posteriormente almacenadas en botellas de plástico de 10 L de capacidad previamente tratadas. Las muestras fueron mantenidas en oscuridad y a 4°C para su posterior procesamiento en el laboratorio.

Para obtener la masa total de seston, dos réplicas de cada profundidad fueron filtradas a través de filtros pre-combustionados marca Whatman tipo GF/F de 47 mm de diámetro con 0.7 μm de apertura de poro. Los filtros fueron pre-combustionados a 500°C por cuatro horas en una mufla marca Thermolyne modelo 48000, envueltos en papel aluminio con el lado opaco hacia los filtros. Posteriormente los filtros fueron pesados en una balanza analítica marca Sartorius modelo CP 124 para después mantenerlos almacenados en un desecador hasta su uso. El blanco se obtuvo a partir de los mismos filtros pre-combustionados sin ninguna muestra.

El volumen de la muestra filtrada fue variable de 1 a 4 L de acuerdo a la concentración de seston presente. El proceso de filtración se llevó a cabo con ayuda de una bomba de vacío, no excediendo las 0.3 atm. Posteriormente los filtros fueron secados a 50°C en un horno marca Lab-Line Instruments modelo 3512 por 24 h; transcurrido este tiempo se dejaron enfriar en el horno y se colocaron en un desecador. Una vez que los filtros estuvieron completamente secos, se pesaron hasta alcanzar peso constante. Las diferencias entre los diferentes pesos se relacionaron primero al volumen filtrado y después se estandarizaron a un litro de agua representando la masa total de seston MPT (mg L^{-1}).

Se determinó la correlación existente entre la variación temporal de la masa total del seston y la dinámica temporal de penetración de la RUV en el agua de los lagos –en superficie, medio y fondo- y la dinámica temporal de penetración de la RUV a partir de los datos obtenidos con el PUV-2500.

d) *Clorofila “a”*

Se obtuvieron muestras de tres profundidades en la columna de agua: un metro por debajo de la superficie, un metro por arriba del fondo y a profundidad media de manera mensual utilizando una botella muestreadora de 5 L marca UWITEC. Se utilizaron volúmenes de 250 ml, los que fueron filtrados a través de un filtro de fibra de vidrio Whatman GF/F con apertura nominal de poro de 0.7 μm . Posteriormente, se extrajo la *Clor-a* en 10 ml de acetona al 90%. El periodo de extracción no fue inferior a 12 h ni mayor a 24 h permaneciendo en oscuridad y refrigeración.

El extracto se centrifugó a 16,000 *g* durante 10 min y se realizaron las lecturas en un fluorómetro Turner Designs modelo 10-AU previamente calibrado. Posteriormente, las lecturas se convirtieron a $\mu\text{g Clor-a L}^{-1}$ utilizando el algoritmo de la siguiente ecuación indicada en el método 445.0 de la United States Environmental Protection Agency, National Exposure Research Laboratory (Arar y Collins, 1997). Este método fue específicamente diseñado para utilizar el fluorómetro Turner Designs 10-AU.

$$C_{s,u} = (C_{e,u} \times L \times FD) / (L)$$

Donde:

$C_{s,u}$ = concentración de *Clor-a* ($\mu\text{g L}^{-1}$) en la muestra de agua

$C_{e,u}$ = concentración de *Clor-a* ($\mu\text{g L}^{-1}$) no corregida en la solución extraída y analizada obtenida de la resta de la lectura ($\mu\text{g L}^{-1}$) menos el peso del blanco

Volumen extraído = volumen (L) de la extracción antes de ser diluida

FD = factor de dilución

Volumen muestreado = volumen (L) de toda la muestra de agua

V. Determinación de los compuestos fotoprotectores

Para la determinación de los compuestos fotoprotectores se tomaron muestras de los organismos de la zona pelágica de ambos lagos mediante arrastres verticales con una red de 55 μm de apertura de malla. Se analizaron dos réplicas para cada grupo y compuesto fotoprotector. Los organismos fueron colocados en recipientes de plástico limpios de 5 L con suficiente agua y mantenidos vivos a 4°C en condiciones de oscuridad y refrigeración. Posteriormente, los organismos fueron narcotizados con CO_2 utilizando agua natural gasificada y separados por taxa mediante un microscopio estereoscópico marca Leica DMIL a 200x y 300x.

Para la obtención de la biomasa calculada a partir del biovolumen como referencia de peso seco de los tres taxa de zooplancton, se preservaron en formol al 4% muestras de los organismos recolectados en cada muestreo. Se separaron de manera mensual 20 individuos por taxa y se les midió el ancho y el largo con ayuda de una reglilla y un microscopio invertido marca Leica DMIL a 200x y 300x. El peso seco de los organismos se obtuvo mediante la fórmula y coeficientes descritos en Downing y Rigler (1984) para especies equivalentes de cladóceros y copépodos, mientras que para los rotíferos se utilizó el método de Ruttner-Kolisko (1977) en Downing y Rigler (1984).

$$\ln(w) = (a + b) \times \ln(L)$$

Donde:

$\ln(w)$ = logaritmo natural del peso seco

a = coeficiente específico por cada especie*

b = coeficiente específico por cada especie*

L = longitud específica por cada especie

Para el cálculo del peso seco para las especies encontradas en los lagos El Sol y La Luna (*D. ambigua*, *L. cuauhtemoci* y *A. sieboldi*), se utilizaron las fórmulas de las siguientes especies propuestas por Downing y Rigler (1984).

Taxón	$\ln a^*$	b^*
-------	-----------	-------

<i>Daphnia ambigua</i>	1.54	1.29
<i>Diaptomus gracilis</i>	1.2431	2.2634

Para el caso de los rotíferos, se utilizó el método de Ruttner-Kolisko (1977) descrito en Downing y Rigler (1984).

Taxón	Fórmula geométrica	Cálculo de la fórmula	Fórmula simplificada cuando:	Entonces:	Mediciones usadas para la fórmula
<i>Asplanchna</i>	Elipsoide $(4 \pi r_1 r_2 r_3) / 3$	$v = 0.52 \times ab^2$	$B = c = 0.7^a$	$V = 0.23 a^3$	$a = 2r_3$ $b = c = 2r$
<i>Conochilus (individuo)</i>	Cono $(r^2 \pi h) / 3$	$v = 0.26 \times ab^2$	a:b tiene que ser medida	$v = 0.26 ab^2$	$a = h$

Para el análisis de los tres compuestos fotoprotectores se eligieron las especies zooplanctónicas más dominantes de cada taxa. En el lago El Sol fue *D. ambigua*, *L. cuauhtemoci* y *A. sieboldi* (de agosto 2006 a marzo del 2007) y *Conochilus sp.* (de abril 2006 a octubre 2007). En el lago La Luna se utilizaron organismos de *D. ambigua*.

En ambos lagos se presentó *D. ambigua*. Para el análisis de los compuestos fotoprotectores se seleccionaron solo hembras adultas ovígeras y se midieron 20 individuos cada muestreo por lo que el promedio que a continuación se representa el promedio de todo el periodo. En el lago El Sol esta especie es hialina y de talla menor con un tamaño promedio de $948 \pm 155.7 \mu\text{m}$ de largo por $1.045 \pm 234 \mu\text{m}$ de ancho. En el lago La Luna, esta especie es pigmentada y de talla mayor con un tamaño promedio de $1,648 \pm 277 \mu\text{m}$ de largo por $1,043 \pm 185.6 \mu\text{m}$ de ancho.

L. cuauhtemoci es una especie fuertemente pigmentada de color naranja-rojo brillante que se encuentra presente solamente en el lago El Sol y a lo largo de todo el periodo de muestreo. En el lago La Luna no se encontraron copépodos. Para el análisis de los compuestos fotoprotectores se seleccionaron solo individuos adultos (hembras ovígeras y machos con características sexuales desarrolladas) y se midieron 20 individuos cada muestreo los cuales presentaron un tamaño promedio de $962 \pm 283.6 \mu\text{m}$ de largo y $145.5 \pm 43.6 \mu\text{m}$ de ancho.

En el lago El Sol se encontraron cuatro especies de rotíferos: *A. sieboldi*, *K. americana* y *K. tropica* y *Conochilus* sp. *A. sieboldi* presentó un tamaño promedio de $877 \pm 4.4 \mu\text{m}$ de largo y $801.2 \pm 3.6 \mu\text{m}$ de ancho mientras que *Conochilus* sp. presentó un tamaño promedio por individuo de $48 \pm 2.4 \mu\text{m}$ de largo y $10 \pm 0.4 \mu\text{m}$ de ancho. Para la determinación de los compuestos fotoprotectores, se escogieron a las especies *A. sieboldi* y *Conochilus* sp. con la finalidad de poder equiparar los parámetros propuestos por Downing y Rigler (1984) para la determinación del peso seco por unidad de masa.

Para realizar la extracción de cada compuesto fotoprotector se obtuvo una cantidad diferente de individuos adultos por cada taxa dependiendo de la talla de los individuos y de la sensibilidad del método. Se realizaron dos réplicas para cada compuesto.

Tabla 2. Número de individuos adultos utilizados para la extracción de cada compuesto fotoprotector

	Melanina	Carotenoides	MAAs
Cladóceros	70-100	70-100	30-100
Copépodos	70-100	70-100	20-30
Rotíferos	100-150	100-150	50-80

No se tiene registro en la literatura de la presencia de melanina en rotíferos y copépodos, sin embargo, en la presente investigación se procedió a realizar la determinación para ratificarlo o rectificarlo.

a. Carotenoides

Los carotenoides fueron extraídos adicionando 5 ml de etanol al 96% a los organismos por un lapso de 24 h y mantenidos en la oscuridad y a temperatura ambiente. Las muestras fueron desintegradas usando un sonicador Marca Bronson modelo Sonifier 250 a 20 KHz por 20 s mantenidas en hielo y posteriormente centrifugadas por 5 min a 4,000 g a 4°C en una centrífuga Marca Sorvall Refrigerated RT 6000B. El sobrenadante fue extraído con una pipeta y colocado en celdas de cuarzo de 10 cm de longitud marca Karl Zeiss. La absorbancia fue medida en un espectrofotómetro Marca Beckman modelo Spectrophotometer DU650 en un intervalo de 300 a 700 nm con una resolución espectral de 1 nm con la finalidad de identificar carotenoides a 474 nm. Se utilizó etanol al 96% como blanco. Para obtener la concentración de carotenoides se utilizó la siguiente fórmula (Hairston, 1979):

$$\text{Carotenoides } (\mu\text{g mg}^{-1} \text{ PS}) = (D \times V \times 10,000) / (E \times \text{PS})$$

Donde:

D = absorbancia a 474 nm

V = volumen de etanol (ml)

E = coeficiente de extinción del etanol 2,500

P = peso seco de la muestra (mg)

b. Melanina

De acuerdo a Hebert y Emery (1990) las muestras del zooplancton fueron preservadas en una solución de formalina al 4% para evitar la dilución de la melanina y luego congeladas a -4°C. Enseguida, los organismos fueron lavados para eliminar el exceso de formalina con agua desionizada y secados a 40°C. Posteriormente los organismos fueron colocados en vasos de precipitado de vidrio con 5 ml de NaOH 5 M y homogeneizados por 4 min con un sonicador Marca Bronson modelo Sonifier 250 a 20 KHz por 20 s y mantenidos en hielo. La temperatura de la solución fue elevada hasta alcanzar aproximadamente 85°C por 2 h en un baño de agua para realizar la extracción total de melanina.

Finalmente, las muestras fueron filtradas a través de un filtro de fibra de vidrio (Whatman GF/F de 47 mm de diámetro, poro nominal de 0.7 µm) y la absorbancia del filtrado fue medida en un espectrofotómetro Marca Beckman modelo Spectrophotometer DU650 en el rango de 200 a 700 nm empleando celdas de cuarzo de 1 cm marca Karl Zeiss con una resolución espectral de 1 nm. La absorbancia fue relacionada con la concentración de melanina por medio de una curva de referencia de melanina sintética (Sigma No. M8631) en series de dilución respecto a la absorbancia máxima de la melanina a 350 nm. Las unidades reportadas para la concentración de melanina son µg mg⁻¹ PS.

c. Micosporinas (MAAs)

A partir de la metodología propuesta por Tartarotti y Sommaruga (2002) para el análisis de MAAs, los organismos de los tres taxa fueron colocados en tubos Eppendorf para microcentrífuga de 2ml eliminando la mayor cantidad de agua posible. Fueron mantenidos en ultracongelación a -80°C y posteriormente liofilizados para eliminar el agua presente en la muestra.

Debido a una falla técnica en el proceso de liofilización, se perdieron las muestras de zooplancton tomadas el 20.08.06 y del 11.10.07.

Para la separación y cuantificación de los MAAs en el laboratorio del Dr. Sommaruga, los extractos secos fueron resuspendidos con 250 μl de MeOH al 25% (v:v). La extracción se llevó a cabo colocando a los organismos en hielo y posteriormente desintegrados con un sonicador de 2 mm de diámetro por un lapso de 1 min a 0.5 ciclos y 25% de amplitud (UP 200). El extracto fue centrifugado por 20 min a 16,000 g (Eppendorf). Las muestras fueron almacenadas a -20°C por 24 h para su determinación posterior usando HPLC.

Se tomaron 120 μl del sobrenadante y se colocaron en los contenedores de vidrio para de cada muestra. Para el análisis isocrático de HPLC de fase reversa, se inyectaron 50 μl de eluyente en una columna Phenosphere de 5 μm de tamaño de partícula (250 x 4.6 mm, Phenomenex) protegida con una columna de resguardo (Phenomenex). Durante el análisis, las muestras colocadas en el automuestreador fueron mantenidas a 15°C mientras la columna fue mantenida a 20°C .

La fase móvil consistió en ácido acético al 0.1% en MeOH al 25 % (v:v) a una velocidad de flujo de 0.9 ml min^{-1} . Los MAAs en el eluyente fueron analizados con un detector de diodos (Dionex UVD340S) usando cuatro canales correspondientes al intervalo de absorción de los MAAs (310, 320, 334 y 360 nm). Los MAAs fueron identificados a partir de los diferentes tiempos de retención publicados previamente y a través de cromatografía con estándares purificados preparados de extractos del alga marina *Porphyra yezoensis* (otorgadas por el Dr. Ulf Karsten). El pico máximo de absorción fue establecido analizando el espectro completo de la longitud de onda. El contenido total y tipo de los MAAs en cada muestra, fue determinado a partir del área obtenida para cada pico de absorción usando coeficientes molares de extinción publicados previamente (Tartarotti *et al.*, 2001). Las concentraciones de los MAAs fueron normalizadas al peso seco del zooplancton como μg de MAAs y normalizadas a peso seco (PS). Las cantidades traza encontradas de MAAs no fueron consideradas para los análisis estadísticos. Las unidades reportadas para los MAAs son de $\mu\text{g mg}^{-1}$ PS. Para obtener el total de los MAAs, se sumaron las concentraciones parciales de cada uno de los seis diferentes MAAs.

Para determinar la concentración de los MAAs identificados se utilizó la siguiente fórmula (com. pers. Sommaruga):

$$MAAs (\mu\text{g mg}^{-1} \text{PS}) = (Tr \times Tf \times Vd \times 1,000)/(Vi \times CM \times PS)$$

Donde:

Tr = área (Au * min.)

Tf = tasa de flujo (ml / min.)

Vd = volumen disuelto (ml)

Vi = volumen inyectado (ml)

CM = coeficiente Molar ($\text{L g}^{-1} \text{cm}^{-1}$)

PS = peso seco (mg)

V. Migración Vertical Diaria (MVD)

Se llevaron a cabo dos experimentos en dos periodos distintos de tiempo con el supuesto de distinta incidencia de RUV. El primer experimento se llevó a cabo el 19 y 20 de agosto del 2006 (RUV mínima) y el segundo el 24 y 25 de abril del 2007 (RUV máxima).

En el primer experimento se establecieron dos horarios para la colocación de trampas mientras que en el segundo experimento se establecieron tres en un ciclo diurno-nocturno. Debido al tiempo empleado en el montaje de cada experimento en cada lago, se presentó una diferencia de horarios de muestreo de aproximadamente 2 h.

El primer experimento se llevó a cabo en los siguientes periodos (hora local): i) de las 9:00 a las 16:00 h y ii) de las 16:00 a las 8:00 h en el lago El Sol y de i) de las 11:00 a las 18:00 h y ii) de las 18:00 a las 9:00 h en el lago La Luna.

El segundo experimento se llevó a cabo solamente en el lago El Sol debido a que en el lago La Luna no se encontraron organismos zooplanctónicos. Los tres periodos considerados fueron: i) de las 9:00 a las 17:00 h, ii) de las 17:30 a las 20:00 h y iii) de las 20:00 a las 7:00 h.

a. Determinación de la densidad zooplanctónica instantánea

Se realizaron colectas de zooplancton en la zona pelágica a dos profundidades (2 y 8 en el primer experimento y 1 y 10 m en el segundo), mismas donde fueron colocadas las trampas en los periodos de tiempo descritos anteriormente. Los organismos fueron retenidos en una malla

de 55 μm y colocados en viales de plástico y fijados en formol al 4%. Posteriormente en el laboratorio se realizó la identificación y conteo mediante un microscopio invertido marca Leica DMIL a 200x y 300x para obtener la densidad y la composición de los taxa dominantes de zooplancton al momento de los experimentos.

b. Estimación de la intensidad de migración

Se colocaron dos estaciones con cuatro trampas cada una en ambas profundidades en la zona pelágica de ambos lagos (2 y 8 m primer experimento y 1 y 10 m segundo experimento). Las cuales fueron mantenidas en posición vertical mediante una boya y un peso muerto. Las trampas consistieron en cuatro matraces Erlenmeyer de 250 ml unidos a cuatro embudos de vidrio de 14.7 cm de diámetro x 28 cm y colocados a en una cruz de aluminio como soporte. Dos embudos estaban dirigidos hacia arriba (para atrapar a los organismos que migran hacia abajo y denominadas trampas “D”) y dos embudos hacia abajo (para atrapar a los organismos que migran hacia arriba y denominadas trampas “A”). Para obtener un comparativo de la intensidad de migración –IM- (%) para cada taxa, se utilizó la siguiente fórmula a partir de la de Armengol y Miracle (2000):

$$IM = (T_{ind} \times 100) / D_z$$

Donde:

IM = intensidad de migración (%)

T_{ind} = Número de individuos capturados en la trampa (AI, AII, DI, DII)

D_z = Número de individuos capturados en la profundidad z

Los organismos capturados en las trampas fueron retenidos a través de una malla de 55 μm y fijados en formol al 4%, colocados en viales de plástico previamente lavados para posteriormente ser identificados y cuantificados en el laboratorio utilizando un microscopio invertido marca Leica DMIL a 100x y 200x. Para la cuantificación, los organismos fueron colocados en una cámara de sedimentación y separados por taxón (cladóceros, copépodos y rotíferos).

VII. Tratamiento estadístico de datos

Para los análisis estadísticos realizados, se utilizó el programa Sigma Stat 3.5 (SPSS, Inc.) y se aplicaron análisis de t-student.

RESULTADOS

I. VARIABLES METEOROLÓGICAS

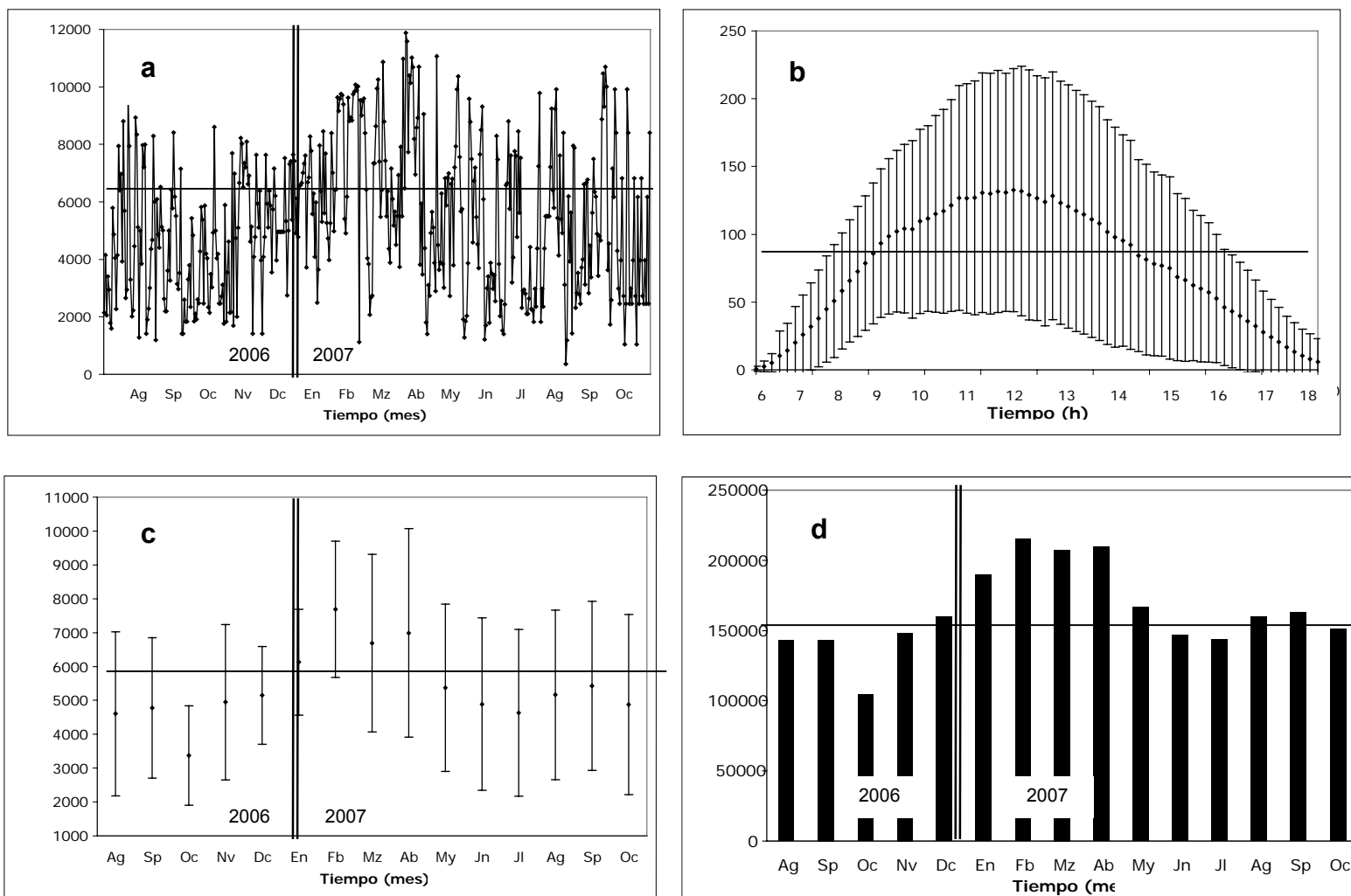
a) Radiación ultravioleta

Durante todos los meses, la RUV diaria registrada por el SMN presentó una variación importante, producto de los cambios climatológicos drásticos característicos de los ecosistemas de alta montaña (Fig. 4a y c). La RUV promedio durante el día fue de $75.7 \pm 42.8 \text{ J m}^{-2}$ (0.8 a $132.6 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$); la máxima se presentó a las 11:30 h con $132.6 \pm 89.7 \text{ J m}^{-2} \text{ s}^{-1}$ (Fig. 4b).

El promedio integrado diario de RUV durante el periodo de estudio fue de $5,365 \pm 2,544 \text{ J m}^{-2} \text{ día}^{-1}$. Por un lado, durante la temporada fría y seca (<70% de humedad relativa) que abarcó de noviembre a abril, el promedio integrado diario fue de $6,111 \pm 2,597 \text{ J m}^{-2}$. El valor integrado mensual máximo se registró en febrero con $2.15 \times 10^5 \text{ J m}^{-2}$ (Fig. 4d)

Por otro lado, durante la temporada cálida y lluviosa que abarcó de junio a octubre, el promedio integrado diario disminuyó a $4,788 \pm 2,444 \text{ J m}^{-2}$. En este caso, el promedio integrado mínimo mensual se registró en octubre 2006 con $1.04 \times 10^5 \text{ J m}^{-2}$ (Fig. 4d).

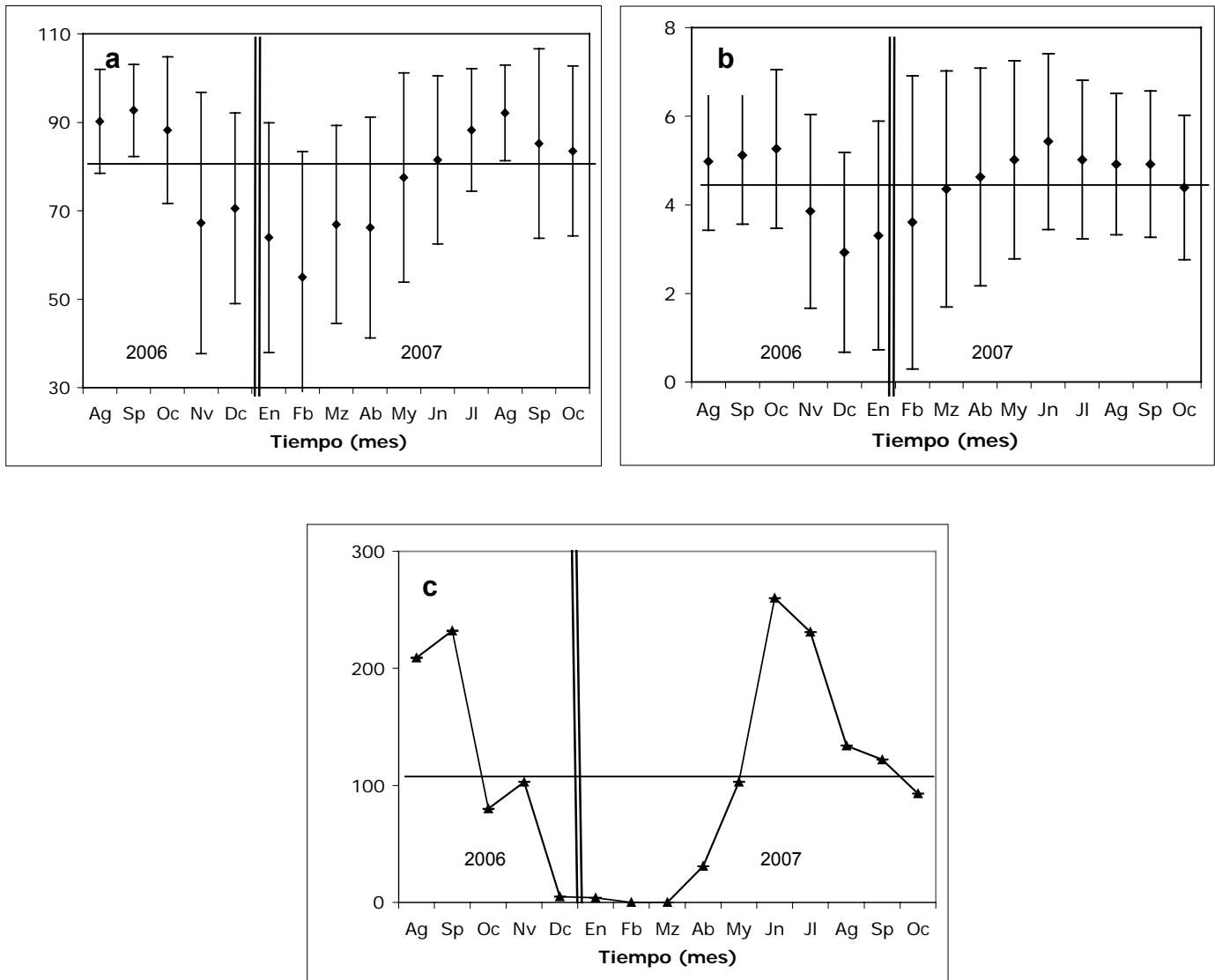
Figura 4. Variación temporal de la: a) RUV diaria ($J m^{-2} día^{-1}$), b) RUV promedio en el ciclo dial ($J m^{-2} s^{-1}$), c) RUV promedio mensual ($J m^{-2} día^{-1}$) y d) RUV integrada mensual ($J m^{-2} mes^{-1}$). El promedio general se indica con la línea horizontal.



b) Variables ambientales

La HR promedio fue de $78 \pm 12\%$; la máxima se presentó en septiembre 2006 con $93 \pm 10\%$ y la mínima en febrero con $55 \pm 28\%$ (5a). La temperatura ambiental promedio durante el periodo de estudio fue de $4.5 \pm 0.8^\circ\text{C}$; la máxima se presentó en junio con $5.4 \pm 1.9^\circ\text{C}$ mientras que la mínima en diciembre con $2.9 \pm 2.2^\circ\text{C}$ (5b). La precipitación total anual acumulada en el periodo de estudio fue de 1,607 mm; la máxima se presentó en junio con 260 ± 0.14 mm y la mínima en febrero con 0 mm (Fig. 5c).

Figura 5. Variación temporal de: a) humedad relativa promedio (%), b) temperatura ambiental promedio ($^\circ\text{C}$) y c) precipitación mensual (mm) medidas en la Estación Nevado de Toluca del SMN. El promedio se indica con la raya horizontal.

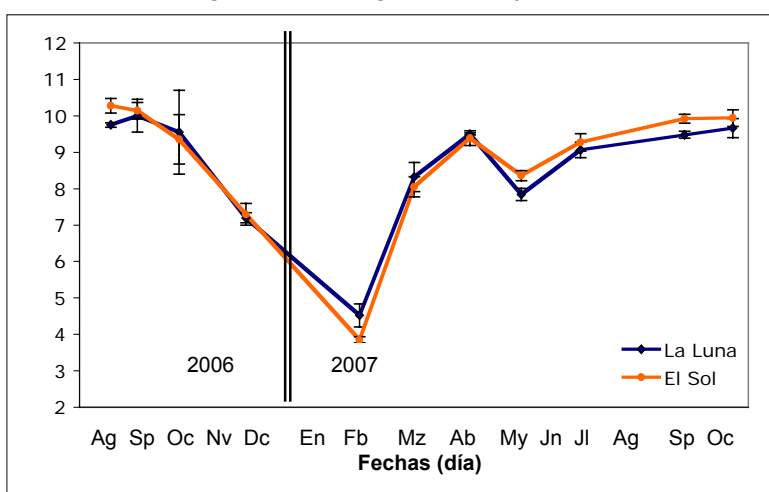


II. VARIABLES FÍSICOQUÍMICAS

II.1. Temperatura

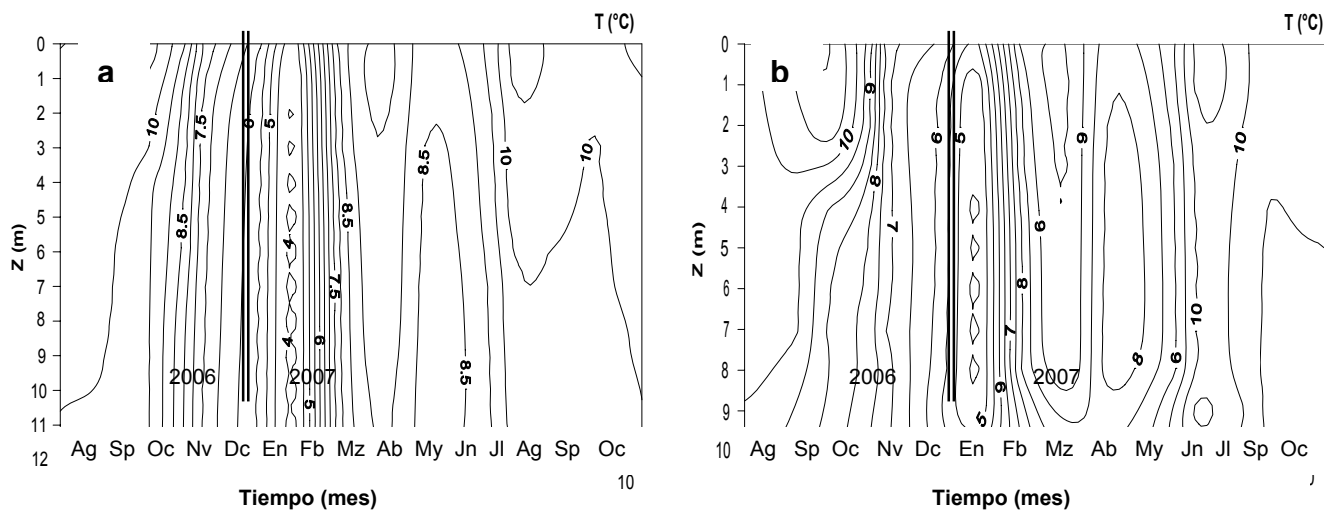
Ambos lagos presentaron un comportamiento muy similar. La temperatura promedio del agua en el lago El Sol fue de $8.8 \pm 1.9^\circ\text{C}$; la máxima promedio fue en agosto 2006 con $10.3 \pm 0.2^\circ\text{C}$ y la mínima promedio en febrero con $3.8 \pm 0.1^\circ\text{C}$. En el lago La Luna, la temperatura promedio del agua fue de $8.8 \pm 1.7^\circ\text{C}$; la máxima promedio fue en agosto 2006 con $9.7 \pm 0.1^\circ\text{C}$ y la mínima promedio en febrero con $4.5 \pm 0.3^\circ\text{C}$ (Fig. 6).

Figura 6. Variación temporal de la temperatura ($^\circ\text{C}$) promedio del agua de los lagos El Sol y La Luna.



La columna de agua de ambos lagos fue homogénea en la mayoría de los meses. En el lago El Sol la diferencia máxima entre la superficie y el fondo fue en octubre 2006 con 2.2°C y la mínima en febrero con 0.3°C . En el lago La Luna la diferencia máxima también se presentó en octubre 2006 con 2.7°C y la mínima en abril con 0.02°C (Fig. 7).

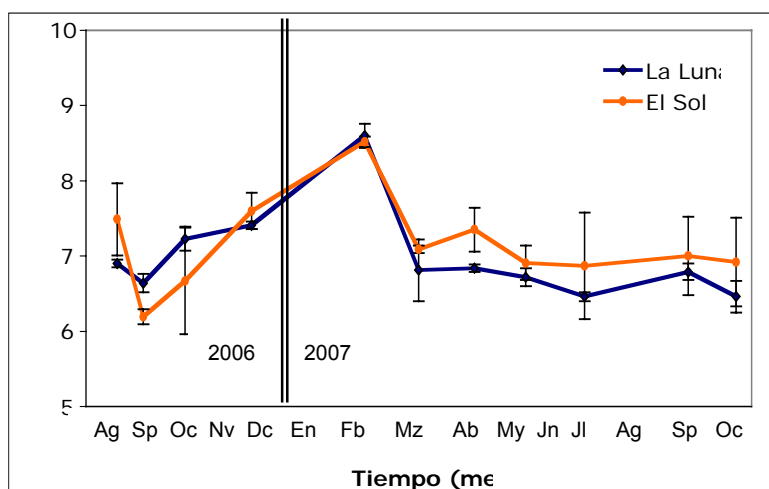
Figura 7. Diagramas profundidad-tiempo de las isotermas de los lagos: a) El Sol y b) La Luna.



II.2. Oxígeno disuelto

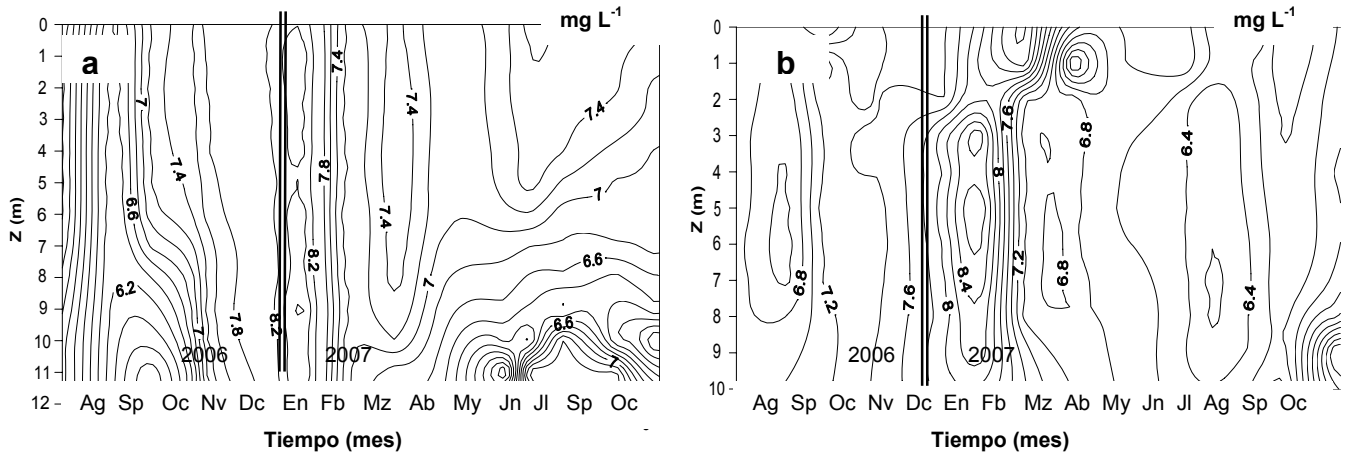
Ambos lagos presentaron un comportamiento muy similar a lo largo del periodo de tiempo. En el lago El Sol la concentración promedio de OD fue de $7.17 \pm 0.70 \text{ mg L}^{-1}$; el promedio máximo se presentó en febrero con $8.52 \pm 0.07 \text{ mg L}^{-1}$ y el mínimo en septiembre 2006 con $6.19 \pm 0.1 \text{ mg L}^{-1}$. En el lago La Luna la concentración promedio de OD fue de $6.96 \pm 0.62 \text{ mg L}^{-1}$; el promedio máximo se presentó en febrero con $8.60 \pm 0.16 \text{ mg L}^{-1}$ y el mínimo en junio con $6.46 \pm 0.06 \text{ mg L}^{-1}$ y octubre 2007 con $6.46 \pm 0.21 \text{ mg L}^{-1}$ (Fig. 8).

Figura 8. Variación temporal de la concentración promedio de OD (mg L^{-1}) de los lagos de El Sol y La Luna.



La columna de agua se encontró bien oxigenada, lo que confirma lo indicado por los perfiles de temperatura de que se trata de columnas de agua bien mezcladas. En el lago El Sol la diferencia máxima entre superficie y fondo se presentó en junio con 2.42 mg L^{-1} y la mínima en febrero con 0.10 mg L^{-1} . En el lago La Luna la máxima se presentó en marzo con 1.28 mg L^{-1} y la mínima en junio con 0.02 mg L^{-1} (Fig. 9a y b).

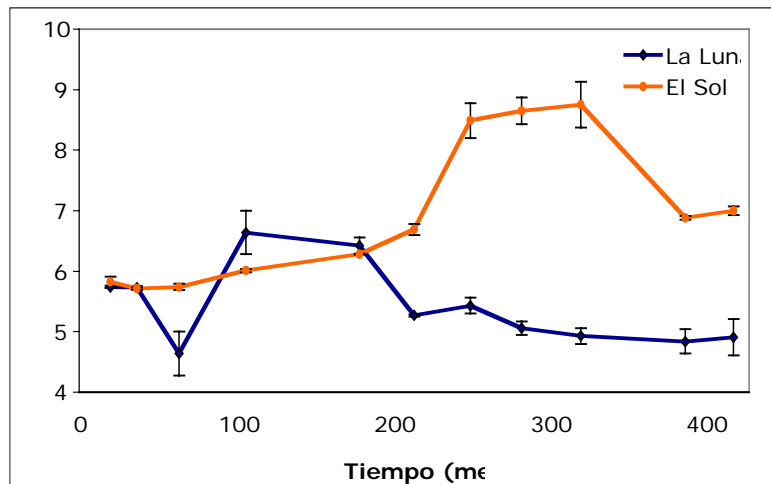
Figura 9. Diagramas profundidad-tiempo de las isopletas de la concentración de OD (mg L^{-1}) de los lagos: a) El Sol y b) La Luna.



II.3. pH

Ambos lagos presentaron comportamientos muy diferentes. El lago El Sol presentó una tendencia constante a aumentar de agosto 2006 hasta julio; en abril se presentó un cambio importante al elevarse 1.8 unidades y alcanzar la máxima en julio y descender casi 2 unidades en septiembre y octubre 2007 . Por su parte, en el lago La Luna en octubre 2006 descendió casi 2 unidades de pH para luego aumentar en diciembre casi 3 unidades; de diciembre a octubre 2007 se observó un descenso constante siendo el más importante de febrero a marzo con 1.5 unidades (Fig. 10).

Figura 10. Variación temporal del pH de los lagos El Sol y La Luna.



En el lago El Sol el pH promedio fue de 6.9 ± 1.16 ; el promedio máximo se presentó en julio con 8.8 ± 0.4 y el mínimo en septiembre 2006 con 5.7 ± 0.02 . En el lago La Luna el promedio fue de 5.4 ± 0.7 ; el promedio máximo fue en diciembre con 6.6 ± 0.4 y el mínimo en octubre 2006 con 4.6 ± 0.4 (Fig. 10).

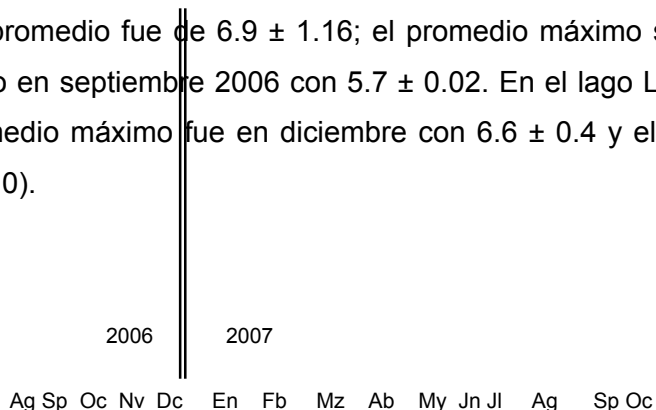
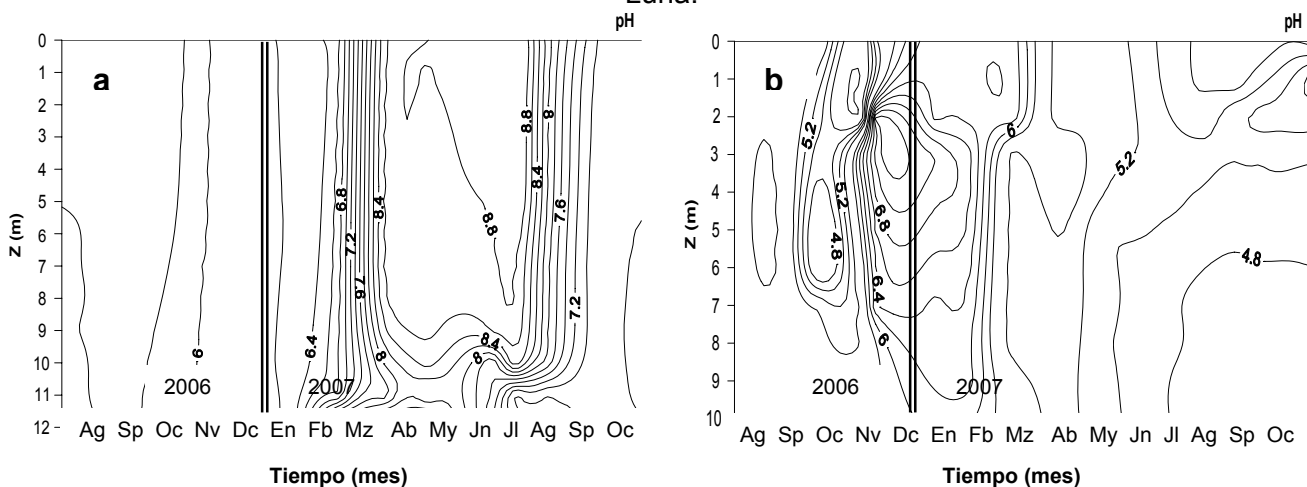


Figura 11. Diagramas profundidad-tiempo de las isopletas del pH de los lagos a) El Sol y b) La Luna.



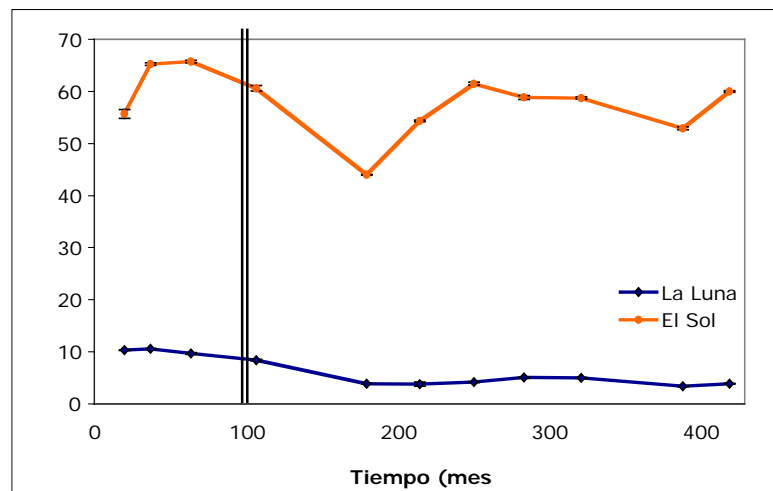
En ambos lagos se observó una tendencia general a disminuir hacia el fondo. En el lago El Sol la diferencia máxima entre la superficie y el fondo se presentó en julio con 2.5 unidades de pH mientras que en febrero fue de 0.02 unidades. En el lago La Luna la diferencia máxima fue en octubre 2006 y diciembre con 0.9 unidades de pH mientras que en agosto 2006 fue de 0.03 (Fig. 11a y b).

II.4. Conductividad eléctrica

Se observó que ambos lagos presentaron un comportamiento similar a lo largo del tiempo. Sin embargo, el lago El Sol presentó una conductividad promedio casi diez veces mayor que la encontrada en el lago La Luna. En este último la conductividad se mantuvo relativamente constante durante el periodo de muestreo.

En el lago El Sol se observó un primer aumento de septiembre a octubre 2006; el segundo aumento de marzo a julio y el último aumento en octubre del 2007. En el lago La Luna la conductividad se mantuvo relativamente constante descendiendo a partir de agosto 2006 hasta febrero y manteniendo estos mismos valores similares a lo largo del periodo (febrero a octubre 2007) (Fig. 12).

Figura 12. Variación temporal de la K_{25} ($\mu\text{S cm}^{-1}$) promedio de



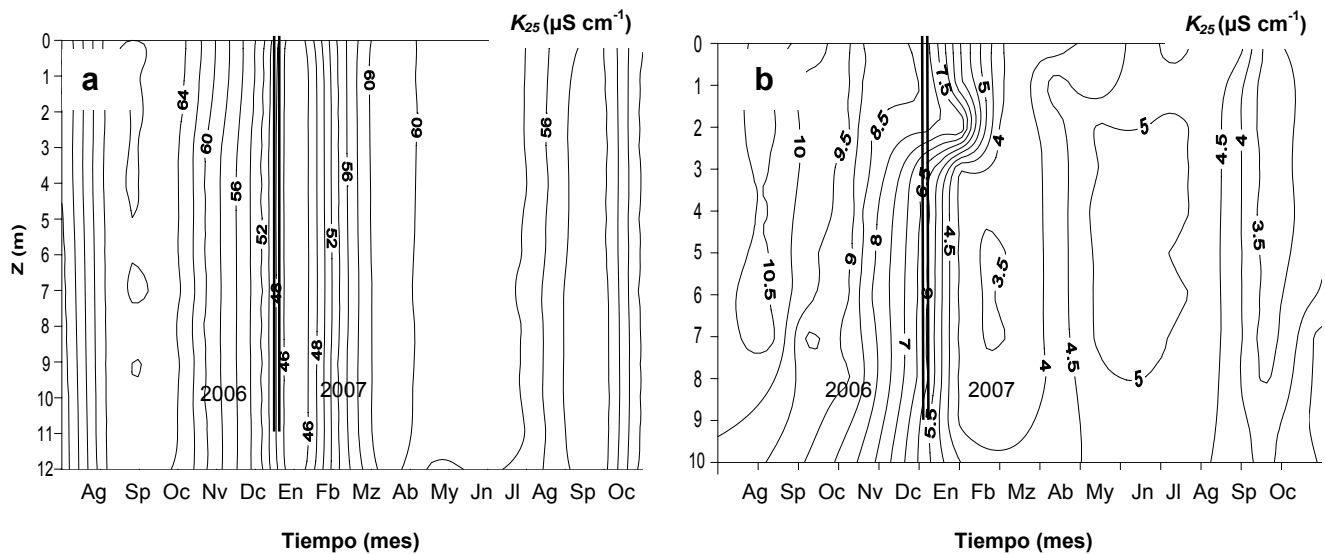
los lagos El Sol y La Luna.

La conductividad eléctrica (K_{25}) promedio en el lago El Sol fue de $57.9 \pm 5.9 \mu\text{S cm}^{-1}$; la máxima promedio se presentó en octubre 2006 con $65.7 \pm 0.24 \mu\text{S cm}^{-1}$ y la mínima promedio en febrero con $44 \pm 0.01 \mu\text{S cm}^{-1}$. En el lago La Luna el promedio fue de $6.2 \pm 2.7 \mu\text{S cm}^{-1}$; la máxima promedio fue en septiembre 2006 con $10.6 \pm 0.07 \mu\text{S cm}^{-1}$ y la mínima promedio en septiembre 2007 con $3.4 \pm 0.2 \mu\text{S cm}^{-1}$.

Ag Sp Oc Nv Dc En Fb Mz Ab My Jn Jl Ag Sp Oc

En ambos lagos se observó una homogeneidad en la columna de agua. En el lago El Sol la diferencia máxima entre la superficie y el fondo se presentó en agosto 2006 con $2.9 \mu\text{S}/\text{cm}$ mientras que en febrero no existió ninguna diferencia. En el lago La Luna la máxima fue en marzo con $1.2 \mu\text{S cm}^{-1}$ mientras que en agosto 2006, febrero y septiembre 2007 no existió ninguna diferencia (Fig. 13a y b).

Figura 13. Diagramas profundidad-tiempo de las isopletas de la K_{25} ($\mu\text{S cm}^{-1}$) de los lagos: a) El Sol y b) La Luna.



III. CLIMA DE LUZ

III.1. Radiación Ultravioleta (RUV) en la columna de agua

El promedio de la $Z_{UV1\%}$ -valor indicativo del grado de penetración de la RUV en la columna de agua- para las seis longitudes de onda -305, 313, 320, 340, 380 y 395 nm- en el lago El Sol fue de 1.6 ± 0.4 , 2.3 ± 0.6 , 2.6 ± 0.7 , 3.1 ± 0.8 , 4.3 ± 0.9 y 5.2 ± 1.3 m, respectivamente ($Z_{m\acute{a}x.} = 12$ m); el promedio máximo para todas las longitudes de onda fue en febrero con 2.1, 2.6, 2.8, 3.6, 6.2 y 7.7 m, respectivamente, mientras que el promedio mínimo se presentó en septiembre 2006 con 0.7, 1.3, 1.5, 1.8, 3.1 y 3.5 m respectivamente.

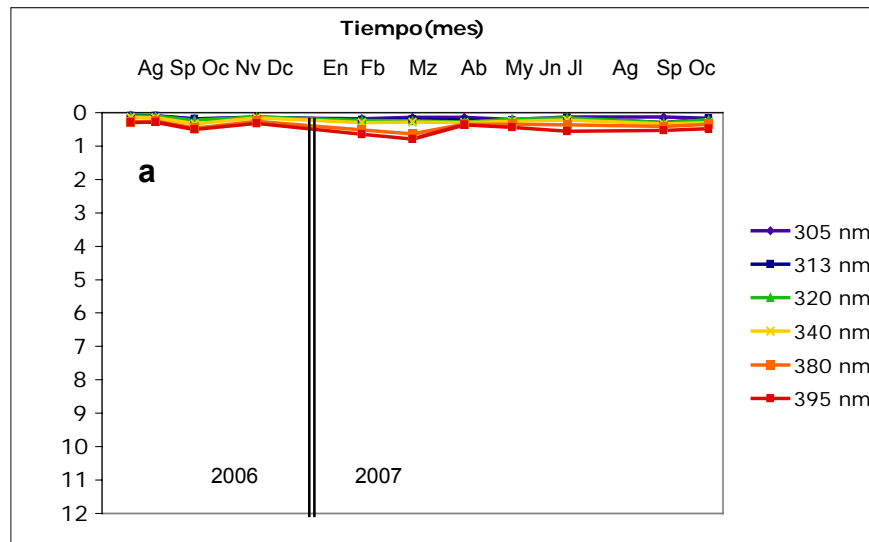
El promedio de la $Z_{UV1\%}$ para las seis longitudes de onda en el lago La Luna fue de 8.2 ± 4.6 , 11.7 ± 7.7 , 12.6 ± 8.4 , 17.1 ± 10.6 , 25.3 ± 17.1 y 29.4 ± 20.5 m, respectivamente ($Z_{m\acute{a}x.} = 10$ m); el promedio máximo para todas las longitudes de onda también fue en febrero con 15.5, 19.5, 21.6, 29.1, 40.8 y 45.3 m, respectivamente, mientras que el mínimo se presentó en octubre 2006 con 3.2, 4.7, 5.1, 6.2, 9.3 y 11.5 m respectivamente.

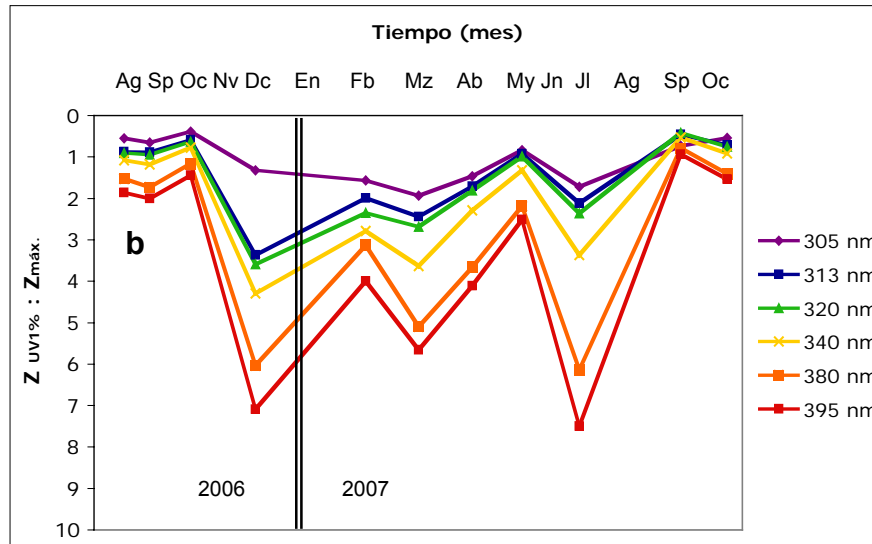
En el lago La Luna la relación $Z_{UV1\%} : Z_{m\acute{a}x.}$ fue casi 6 veces mayor que la encontrada en el lago El Sol. El promedio de la $Z_{UV1\%} : Z_{m\acute{a}x.}$ en el lago El Sol fue de 0.285 ± 0.149 m mientras que en el lago La Luna fue de 2.21 ± 1.72 m (Tabla 3 y Fig. 14a y b).

Tabla 3. Relación de la profundidad a la que se alcanza el 1% de la RUV superficial ($Z_{UV1\%}$) para las diferentes longitudes de onda respecto a la profundidad máxima ($Z_{m\acute{a}x.}$) y el rango de variación en los lagos El Sol y La Luna.

		305 nm	313 nm	320 nm	340 nm	380 nm	395 nm
El Sol	Prom. $Z_{UV1\%} : Z_{m\acute{a}x.}$	0.15 ± 0.03	0.19 ± 0.05	0.21 ± 0.06	0.26 ± 0.06	0.39 ± 0.11	0.49 ± 0.15
	Rango	0.09-0.21	0.11-0.30	0.13-0.29	0.15-0.34	0.25-0.63	0.32-0.79
La Luna	Prom. $Z_{UV1\%} : Z_{m\acute{a}x.}$	1.11 ± 0.54	1.52 ± 0.96	1.65 ± 1.06	2.11 ± 1.34	3.13 ± 2.02	3.68 ± 2.39
	Rango	0.39-1.93	0.46-3.37	0.42-3.59	0.53-4.29	0.78-6.03	0.94-7.09

Figura 14. Variación temporal del cociente $Z_{UV1\%} : Z_{m\acute{a}x.}$ en el lago: a) El Sol ($Z_{m\acute{a}x.} = 12$ m) y b) La Luna ($Z_{m\acute{a}x.} = 10$ m).

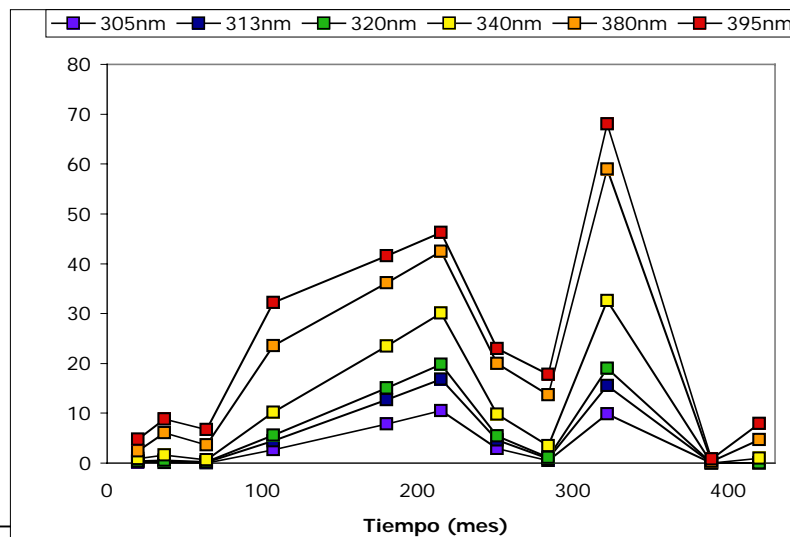




En el lago El Sol ninguna longitud de onda de la RUV llegó al fondo del lago. La máxima profundidad fue de casi 8 m y la mínima de 0.7 m. En contraparte, durante la mayoría del tiempo en el lago La Luna, las seis longitudes de onda nominal de la RUV alcanzaron el fondo en porcentajes elevados ($\leq 68\%$).

La RUV que alcanzó el fondo del lago La Luna, se observó el primer aumento en septiembre 2006; el segundo a partir de diciembre a marzo y el tercero en julio donde alcanzó el porcentaje promedio máximo con 34% (9.9, 15.5, 19.0, 32.6, 59.0 y 68.0% para 305, 313, 320, 340, 380 y 395 nm respectivamente) (Fig. 15).

Figura 15. Variación temporal del porcentaje de la RUV (%) presente en el fondo del lago La Luna.



III.2. Radiación fotosintética (AR)

En el lago El Sol la zona eufótica (Z_{EU}) abarcó el total de la columna de agua en el 44% del tiempo. El promedio de la Z_{EU} teórico calculado fue de 13.8 ± 3.69 m ($Z_{m\acute{a}x.} = 12$ m); la máxima promedio se presentó en marzo con 19.5 ± 2.6 m y la mínima promedio en septiembre 2006 con 9.6 ± 0.01 m. El promedio de la relación de la $Z_{EU} : Z_{m\acute{a}x.}$ fue de 1.22 ± 0.28 m (Tabla 4 y Fig. 16a).

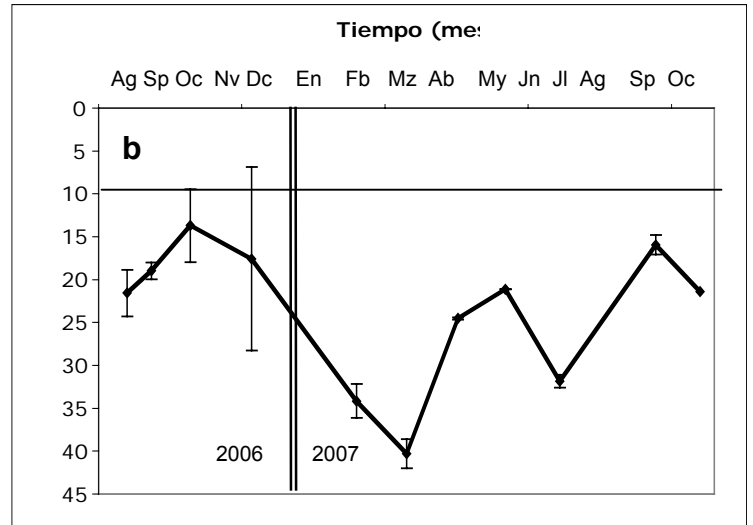
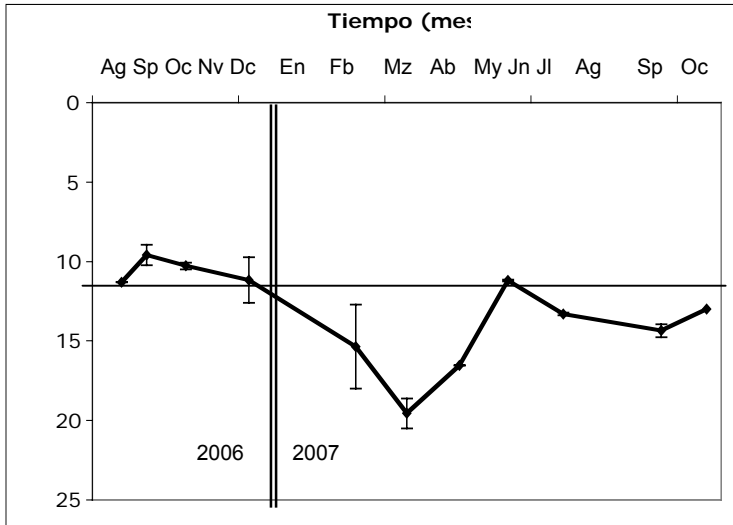
Tabla 4. Relación de la profundidad de la Z_{EU} promedio respecto a la $Z_{m\acute{a}x.}$

	Ag	Sp	Oc	Nv	Dc	En	Fb	Mz	Ab	My	Jn	Jl	Ag	Sp	Oc
El Sol															
Prom. $Z_{EU} : Z_{m\acute{a}x.}$	1.22 ± 0.28														
Rango	0.85-1.64														
La Luna															
Prom. $Z_{EU} : Z_{m\acute{a}x.}$	2.56 ± 1.28														
Rango	0.47-5.04														

El total de la columna de agua en el lago La Luna es considerada como zona eufótica durante todo el periodo de muestreo. La Z_{EU} presentó un promedio teórico calculado de 24.2 ± 9.2 m; la máxima se presentó en marzo con 40.3 ± 1.97 m y la mínima en octubre 2006 con 13.7 ± 0.98 m; el promedio de la $Z_{EU} : Z_{m\acute{a}x.}$ fue de 2.56 ± 1.28 m (Tabla 4 y Fig. 16b).

Figura 16. Variación temporal de la Z_{EU} (m^{-1}) en los lagos: a) El Sol y b) La Luna. La línea horizontal representa la profundidad real del lago ($Z_{m\acute{a}x.}$)

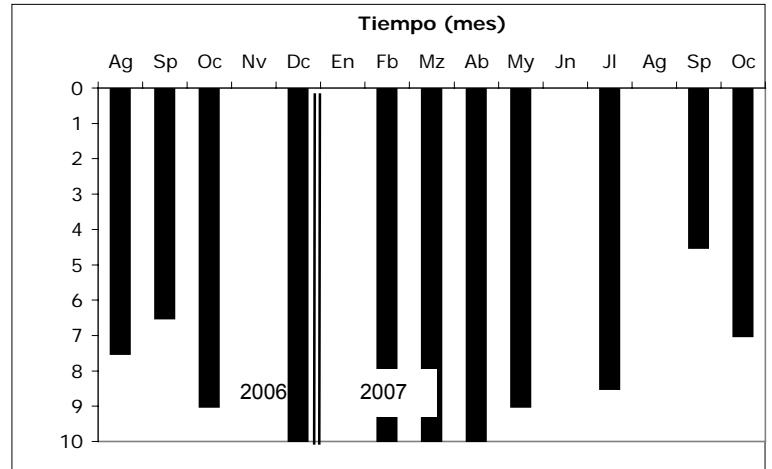
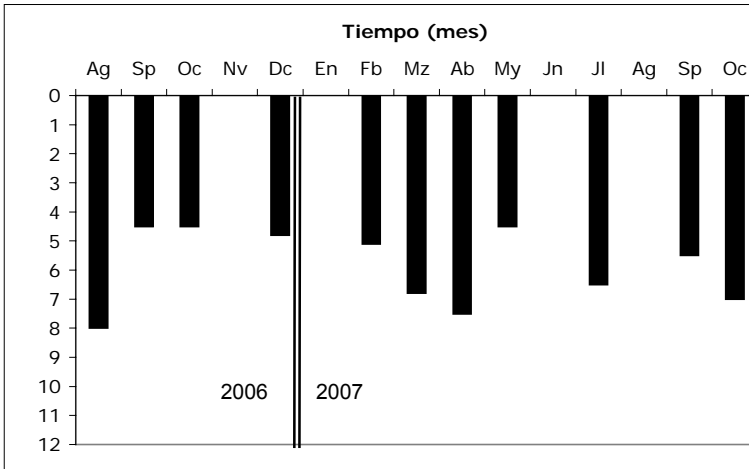
a



III.3. Transparencia

En el lago El Sol la profundidad promedio del disco de Secchi $-Z_{DS}$ fue de 5.5 ± 1.15 m; la Z_{DS} máxima se presentó en agosto 2006 con 8 m mientras que la mínima fue en septiembre y octubre 2006 y mayo y octubre de 2007 con 4.5 m. Respecto a la profundidad máxima, la transparencia de la columna de agua es casi de un 50%. El factor de conversión de la Z_{DS} a la Z_{EU} fue de 2.51 m (Fig. 17).

Figura 17. Variación temporal de la profundidad del disco de Secchi (Z_{DS} , m) en el lago: a) El Sol y b) La Luna.



En el lago La Luna el promedio de la Z_{DS} fue de 8.4 ± 1.8 m; la máxima se presentó de diciembre a mayo con 10 m mientras que la mínima se presentó en septiembre 2007 con 4.5 m. Se observó que en el 64% de los meses, la Z_{DS} fue total, esto es, se pudo observar el fondo del lago. El factor de conversión de la Z_{DS} a la Z_{EU} para el lago La Luna fue de 3.14 m (Fig. 17).

IV. ATENUACIÓN DE LA RADIACIÓN SOLAR

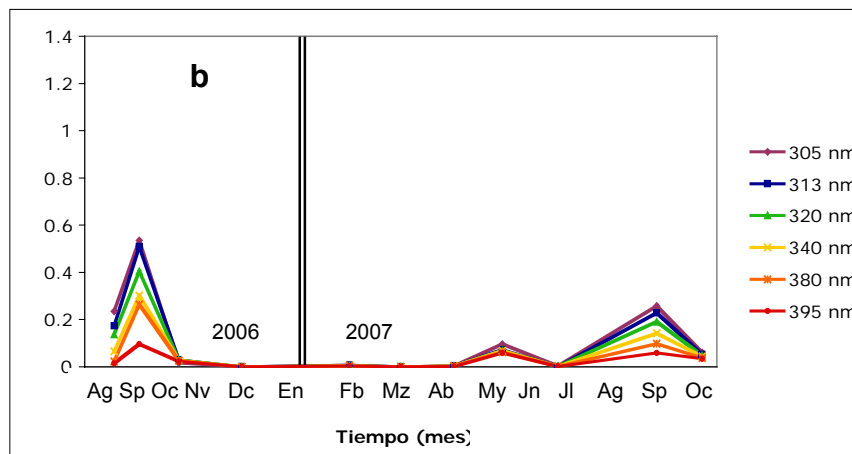
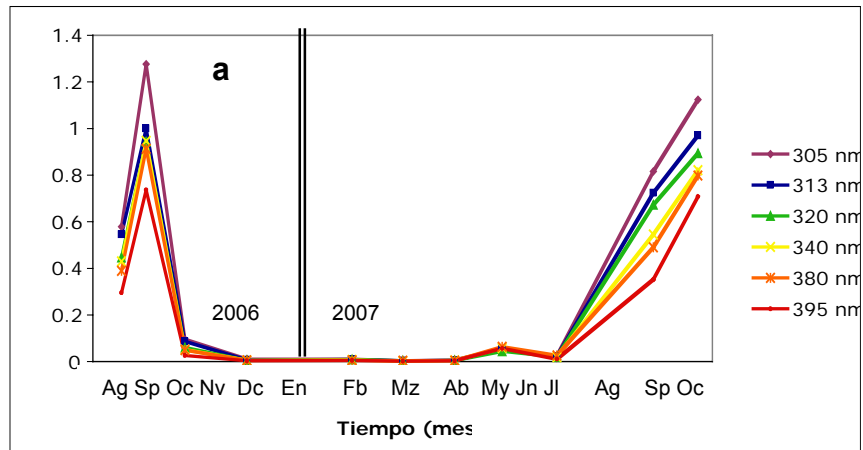
IV.1. Materia Orgánica Disuelta Cromofórica

En el lago El Sol la absorción nominal de la RUV por la presencia de la MODC presentó una dinámica trimodal con el primer aumento en septiembre 2006; el segundo aumento en mayo y el tercero en septiembre 2007. La absorción durante todo el periodo comprendido de octubre 2006 a abril se mantuvo en valores bajos (Fig. 18).

La absorción promedio nominal de la RUV por la presencia de la MODC para la superficie, media agua y fondo fue de $0.361 \pm 0.491 \text{ m}^{-1}$, $0.293 \pm 0.382 \text{ m}^{-1}$, $0.282 \pm 0.384 \text{ m}^{-1}$, $0.263 \pm 0.361 \text{ m}^{-1}$, $0.251 \pm 0.344 \text{ m}^{-1}$ y $0.202 \pm 0.291 \text{ m}^{-1}$ para 305, 313, 320, 340, 380 y 395 nm respectivamente. La máxima absorción promedio para todas las longitudes de onda se presentó en septiembre 2006 con $0.969 \pm 0.03 \text{ m}^{-1}$ y la mínima promedio en marzo con $0.003 \pm 0.001 \text{ m}^{-1}$ (Fig. 18).

De manera similar a lo encontrado en el lago El Sol, en el lago La Luna se observó una dinámica trimodal en los mismos periodos de tiempo, es decir, septiembre 2006, 2007 y mayo. Sin embargo, los valores registrados en este lago fueron en promedio 3 veces menores que los encontrados en el lago El Sol. En el lago La Luna la absorción promedio nominal de la RUV por la presencia de MODC fue de $0.089 \pm 0.166 \text{ m}^{-1}$, $0.082 \pm 0.156 \text{ m}^{-1}$, $0.068 \pm 0.124 \text{ m}^{-1}$, $0.054 \pm 0.092 \text{ m}^{-1}$, $0.045 \pm 0.079 \text{ m}^{-1}$ y $0.025 \pm 0.032 \text{ m}^{-1}$ para 305, 313, 320, 340, 380 y 395 nm respectivamente; la absorción máxima promedio se presentó en septiembre 2006 con $0.351 \pm 0.03 \text{ m}^{-1}$ y la mínima promedio en marzo con $0.0001 \pm 0.0001 \text{ m}^{-1}$ (Fig. 18).

Figura 18. Variación temporal de la absorción (m^{-1}) de la RUV por la presencia de MODC en el lago: a) El Sol y b) La Luna.



El promedio de la K_d RUV nominal en el lago El Sol fue de 2.92 ± 0.48 , 2.55 ± 0.66 , 2.22 ± 0.80 , 1.76 ± 0.58 , 1.16 ± 0.30 y $0.95 \pm 0.26 \text{ m}^{-1}$ para 305, 313, 320, 340, 380 y 395 nm respectivamente. Al igual que la absorción de RUV por MODC, la K_d RUV máxima promedio para todas las longitudes de onda se presentó en septiembre 2006 con $2.66 \pm 1.05 \text{ m}^{-1}$ y la mínima promedio en marzo con $1.34 \pm 0.59 \text{ m}^{-1}$. Por su parte, la K_d PAR fue de $0.35 \pm 0.08 \text{ m}^{-1}$; de manera similar a la K_d RUV; la máxima promedio se presentó en septiembre 2006 con $0.48 \pm 0.01 \text{ m}^{-1}$ y la mínima promedio en marzo con $0.23 \pm 0.02 \text{ m}^{-1}$ (Tabla 5).

Tabla 5. Coeficientes de absorción en la columna de agua: K_d RUV (m^{-1}), K_d PAR (m^{-1}) y

la absorción promedio de la RUV nominal por MODC (m^{-1}) en el lago El Sol.

Fecha	K_d 305 nm	K_d 315 nm	K_d 320 nm	K_d 340 nm	K_d 380 nm	K_d 395 nm	K_d PAR	a MODC
20.08.06	3.71	3.56	3.49	3.41	3.33	3.29	0.51	0.873
26.09.06	3.66	3.53	3.49	2.32	1.50	1.32	0.48	0.969
23.10.06	3.55	3.31	3.06	2.51	1.55	1.25	0.45	0.061
05.12.06	3.04	3.01	2.88	2.45	1.48	1.18	0.41	0.006
14.02.07	2.64	2.37	2.25	1.85	1.11	0.88	0.32	0.007
21.03.07	2.10	1.74	1.62	1.26	0.74	0.59	0.23	0.003
26.04.07	2.70	1.80	1.54	1.31	0.91	0.72	0.28	0.004
29.05.07	3.06	2.65	2.12	1.61	1.13	0.94	0.41	0.055
06.07.07	2.71	2.64	2.12	1.61	1.13	0.94	0.35	0.021
11.09.07	3.08	2.48	2.12	1.61	1.13	0.94	0.32	0.599
11.10.07	2.92	1.78	1.65	1.24	0.85	0.66	0.35	0.885

En el lago La Luna la K_d RUV y la K_d PAR presentaron valores más bajos y una variación temporal menor respecto a lo encontrado en el lago El Sol. El promedio de la K_d RUV fue de 0.66 ± 0.37 , 0.53 ± 0.29 , 0.52 ± 0.32 , 0.41 ± 0.25 , 0.27 ± 0.17 y $0.22 \pm 0.14 m^{-1}$ para 305, 313, 320, 340, 380 y 395 nm respectivamente. La máxima promedio para todas las longitudes de onda se presentó en octubre 2006 con $0.82 \pm 0.37 m^{-1}$ y la mínima promedio en julio con $0.17 \pm 0.09 m^{-1}$. El promedio de la K_d PAR fue de $0.22 \pm 0.07 m^{-1}$; la máxima promedio se presentó en octubre 2006 con $0.34 \pm 0.02 m^{-1}$ y la mínima promedio fue en diciembre con $0.03 \pm 0.01 m^{-1}$ (Tabla 6).

Tabla 6. Coeficientes de absorción en la columna de agua: K_d RUV (m^{-1}), K_d PAR (m^{-1}) y la absorción promedio de la RUV nominal por MODC (m^{-1}) en el lago La Luna.

Fecha	K_d 305 nm	K_d 315 nm	K_d 320 nm	K_d 340 nm	K_d 380 nm	K_d 395 nm	K_d PAR	a (MODC)
20.08.06	0.79	0.61	0.52	0.41	0.39	0.27	0.21	0.294
26.09.06	0.88	0.64	0.60	0.49	0.33	0.28	0.24	0.351
23.10.06	1.45	0.97	0.91	0.74	0.49	0.44	0.34	0.025
05.12.06	0.44	0.17	0.16	0.13	0.09	0.08	0.03	0.000
14.02.07	0.29	0.21	0.17	0.13	0.10	0.07	0.04	0.005
21.03.07	0.39	0.33	0.31	0.25	0.15	0.12	0.11	0.000
26.04.07	0.69	0.61	0.57	0.43	0.26	0.22	0.19	0.000
29.05.07	0.95	0.45	0.24	0.16	0.13	0.08	0.04	0.071
06.07.07	1.06	0.89	0.82	0.79	0.55	0.45	0.14	0.001
11.09.07	1.05	0.99	0.93	0.86	0.58	0.48	0.29	0.162
11.10.07	0.82	0.69	0.62	0.45	0.30	0.19	0.21	0.045

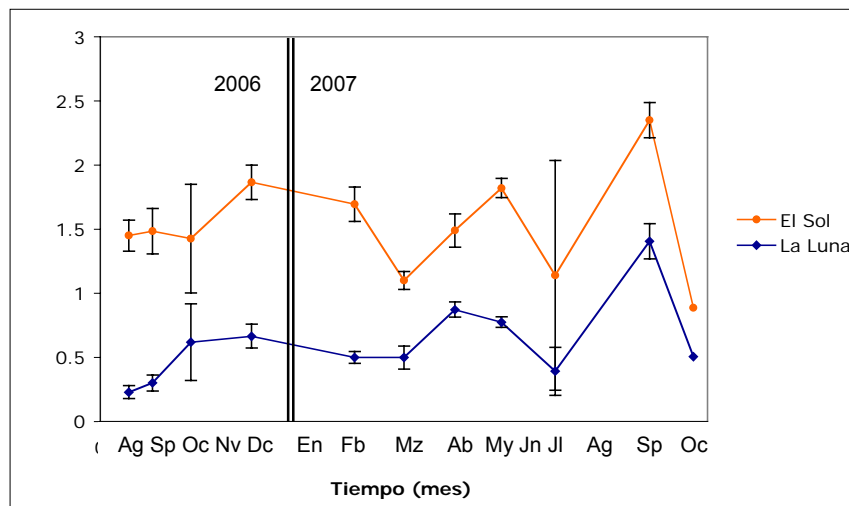
IV.2. Material suspendido

a) *Concentración de seston*

La variación en la concentración de seston se comportó de manera similar en ambos lagos presentando tres aumentos. Sin embargo, en el lago El Sol la concentración promedio de seston es 3 veces mayor que la registrada en el lago La Luna (Fig. 19).

La concentración promedio de seston en la columna de agua en el lago El Sol fue de $1.53 \pm 0.43 \text{ mg L}^{-1}$; la concentración promedio máxima se presentó en septiembre 2007 con $2.35 \pm 0.90 \text{ mg L}^{-1}$ y la mínima en octubre 2007 con $0.89 \pm 0.14 \text{ mg L}^{-1}$. En el lago La Luna la concentración promedio en la columna de agua fue de $0.65 \pm 0.31 \text{ mg L}^{-1}$; la concentración promedio máxima se presentó en septiembre 2007 con $1.41 \pm 0.18 \text{ mg L}^{-1}$ y la mínima fue en agosto 2006 con $0.30 \pm 0.04 \text{ mg L}^{-1}$ (Fig. 19).

Figura 19. Variación temporal de la concentración promedio de seston (mg L^{-1}) en los lagos El Sol y La Luna.

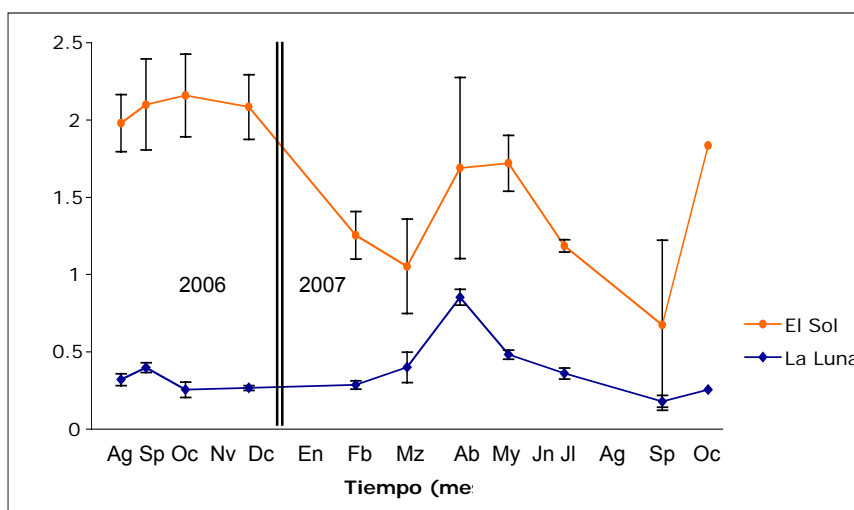


b) *Clorofila "a" (Clor-a)*

Se observó un comportamiento similar entre ambos lagos. Sin embargo, la concentración de *Clor-a* fue cuatro veces mayor en el lago El Sol que en el lago La Luna y presentó una variación mayor. La concentración promedio de *Clor-a* en el lago El Sol fue de $1.58 \pm 0.51 \mu\text{g L}^{-1}$; la máxima se presentó en octubre 2006 con $2.16 \pm 0.29 \mu\text{g L}^{-1}$ y la mínima en septiembre 2007 con $0.67 \pm 0.04 \mu\text{g L}^{-1}$. Se observó el primer aumento de agosto a diciembre 2006, el segundo a partir de abril a mayo y el último en octubre 2007 (Fig. 20).

La concentración promedio de *Clor-a* en el lago La Luna fue de $0.37 \pm 0.19 \mu\text{g L}^{-1}$; la máxima se presentó en abril con $0.85 \pm 0.10 \mu\text{g L}^{-1}$ y la mínima en septiembre 2007 con $0.18 \pm 0.04 \mu\text{g L}^{-1}$. Se observó un comportamiento bimodal en donde se observó un primer aumento en septiembre 2006 y a partir de febrero el segundo hasta alcanzar la concentración máxima en abril (Fig. 20).

Figura 20. Variación temporal de la concentración promedio de *Clor-a* ($\mu\text{g L}^{-1}$) en los lagos El Sol y La Luna.



IV.3. Correlaciones

En el lago El Sol, se encontró una correlación positiva y significativa entre la concentración de la *Clor-a* y la K_d RUV 340 nm ($R^2 = 0.619$) mientras que para las demás longitudes de onda nominal ninguna ($R^2 \leq 0.583$). De manera similar, la concentración de seston y la absorción de RUV por MODC no se correlacionaron con la K_d RUV (305, 313, 320, 340, 380 y 395) ni con la K_d PAR. Por su parte, la concentración de *Clor-a* y la K_d PAR se encontraron correlacionadas positiva y significativamente ($R^2 = 0.709$).

Por su parte, en el lago La Luna no se encontraron correlaciones significativas entre la K_d RUV y la K_d PAR ni con la *Clor-a*, ni con el seston ni con la MODC ($R^2 \leq 0.536$) probablemente por la reducida concentración de estos compuestos en el agua. Lo anterior permite que la atenuación sea muy reducida y que por lo tanto la RUV pueda penetrar hasta el fondo del lago (Tabla 7).

Tabla 7. Correlaciones de Pearson entre el K_d RUV y las concentraciones de *Clor-a* y el seston calculadas para el total de la columna de agua.

		K_d 305	K_d 313	K_d 320	K_d 340	K_d 380	K_d 395	K_d PAR
El Sol	<i>Clor-a</i>	0.583	0.491	0.573	0.619*	0.574	0.535	0.709*
	Seston	0.333	0.348	0.266	0.295	0.391	0.394	0.185
	MODC	0.496	0.159	0.245	0.083	0.092	0.167	0.331
La Luna	<i>Clor-a</i>	-0.474	-0.401	-0.398	-0.429	-0.329	-0.339	-0.132
	Seston	0.334	0.520	0.528	0.536*	0.054	0.206	0.311
	MODC	0.392	0.452	0.453	0.450	0.130	0.080	0.395

V. COMPUESTOS FOTOPROTECTORES

V.1. Compuestos fotoprotectores

Como se esperaba, en el lago El Sol en ninguno de los taxa ni de los rotíferos (*Conochilus* sp. y *Asplachna sieboldi*) ni de los cladóceros (*Daphnia ambigua*) –ambos hialinos- se encontraron ni carotenoides ni MAAs. Los MAAs y los carotenoides estuvieron presentes solamente en *Leptodiatomus cuauhtemoci* en el lago El Sol. En el lago La Luna, la melanina y los carotenoides estuvieron presentes en *Daphnia ambigua* (Tabla 8).

Tabla 8. Presencia de compuestos fotoprotectores en los diferentes taxones encontrados en El lago El Sol y La Luna (X= presencia, - = ausencia).

	Taxón	Carotenoides	Melanina	MAAs
El Sol	<i>Leptodiatomus cuauhtemoci</i>	X	-	X
	<i>Daphnia ambigua</i>	-	-	-
	<i>Asplachna sieboldi</i>	-	-	-
	<i>Conochilus</i> sp.	-	-	-
La Luna	<i>Daphnia ambigua</i>	X	X	-

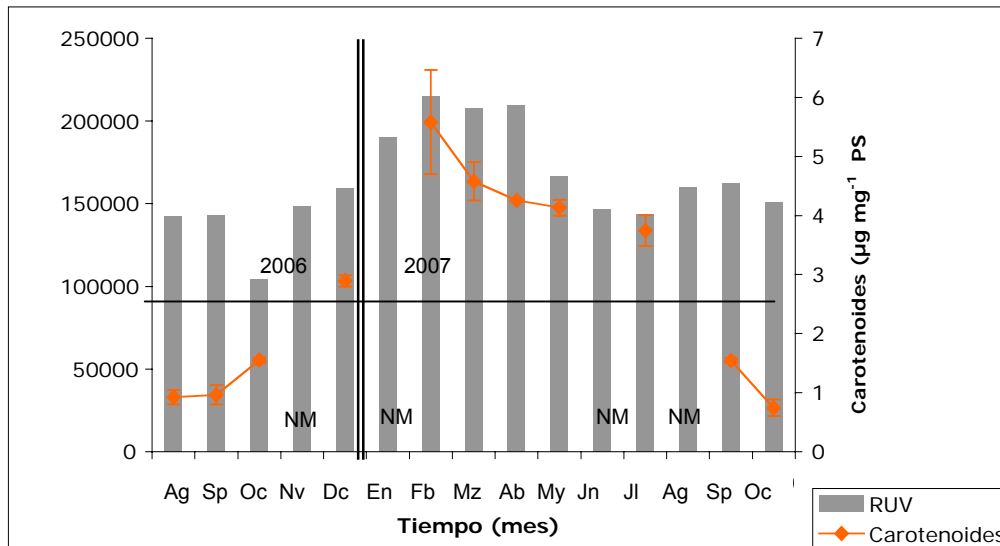
a) Carotenoides

La concentración de carotenoides en *L. cuauhtemoci* en el lago El Sol varió a lo largo del tiempo presentando un comportamiento unimodal. Las concentraciones se mantuvieron elevadas desde diciembre y hasta julio, alcanzando la máxima en febrero. Este comportamiento fue similar al encontrado para la RUV (Fig. 21).

La concentración de carotenoides presentó un promedio de $2.81 \pm 1.73 \mu\text{g mg}^{-1}$ PS y se reflejó a través de una coloración naranja-brillante. La concentración máxima promedio se presentó en febrero con $5.58 \pm 0.88 \mu\text{g mg}^{-1}$ PS y la mínima promedio en octubre 2007 con $0.74 \pm 0.14 \mu\text{g mg}^{-1}$ PS (Fig. 21).

Figura 21. Variación temporal de la concentración de carotenoides

($\mu\text{g mg}^{-1}$ PS) de *L. cuauhtemoci* y la RUV integrada mensual en el lago El Sol. El promedio de la concentración de carotenoides se indica con la línea horizontal. NM=No hubo muestreo de organismos.

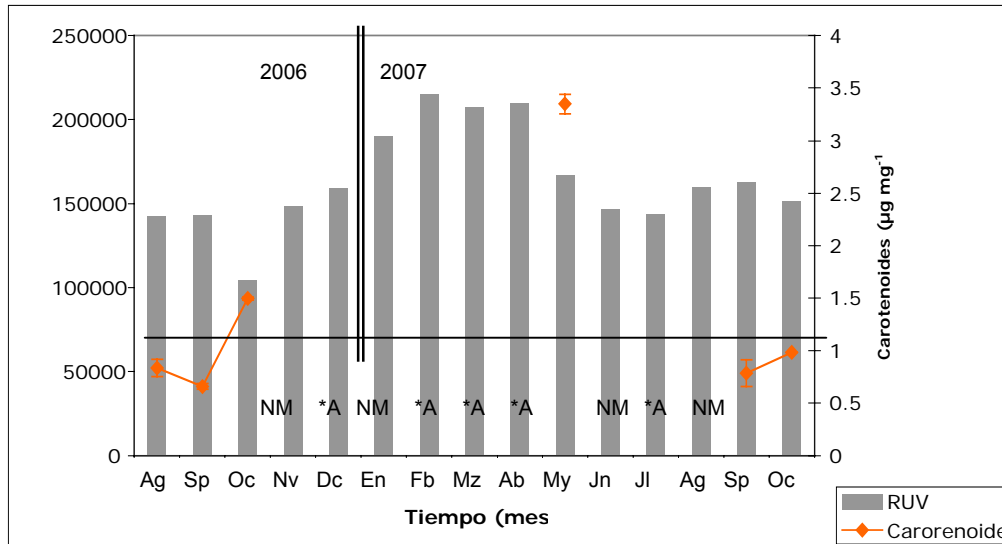


La concentración promedio de carotenoides en *D. ambigua* en el lago La Luna fue de $1.34 \pm 1.02 \mu\text{g mg}^{-1}$ PS; la máxima promedio se presentó en mayo con $3.34 \pm 0.09 \mu\text{g mg}^{-1}$ PS y la mínima promedio en septiembre 2006 con $0.65 \pm 0.02 \mu\text{g mg}^{-1}$ PS (Fig. 22).

Es importante mencionar que desde diciembre y hasta mayo no se encontró zooplancton en el lago La Luna, lo cual coincide con los valores mayores de RUV y menores de K_d RUV y K_d PAR. Antes de “desaparecer” del lago, la concentración de carotenoides mostraba una tendencia a aumentar y justo cuando *D. ambigua* reapareció, se encontró la concentración más elevada de carotenoides.

Figura 22. Variación temporal de la concentración de carotenoides

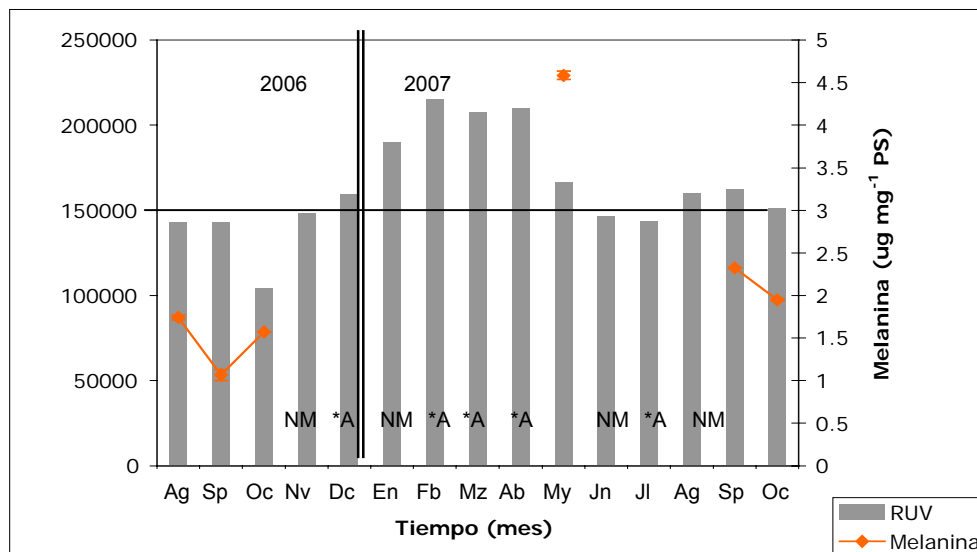
($\mu\text{g mg}^{-1}$ PS) en *D. ambigua* y la RUV integrada mensual en el lago La Luna (*A= ausencia de organismos; NM=No hubo muestreo de organismos). El promedio en la concentración de carotenoides se indica con la línea horizontal.



b) Melanina

D. ambigua en el lago La Luna presentó una concentración elevada de melanina expresada a través de su coloración marrón-café oscuro. La concentración de melanina promedio fue de $2.18 \pm 1.23 \mu\text{g mg}^{-1}$ PS; la máxima se presentó en mayo con $4.56 \pm 0.52 \mu\text{g mg}^{-1}$ PS y la mínima en septiembre 2006 con $1.02 \pm 0.93 \mu\text{g mg}^{-1}$ PS (Fig. 23). Al igual que para los carotenoides, cuando reapareció *D. ambigua* se midieron las concentraciones más elevadas de melanina.

Figura 23. Variación temporal de la concentración de melanina ($\mu\text{g mg}^{-1}$ PS) en *D. ambigua* y la RUV integrada mensual en el lago La Luna (*A= ausencia de organismos; NM=no hubo muestreo de organismos). El promedio se indica con la línea horizontal.



c) MAAs

Se reconocieron seis tipos diferentes de MAAs en los copépodos (*L. cuauhtemoci*) del lago El Sol de manera similar a lo reportado por Persaud *et al.* (2007) y Tartarotti y Sommaruga (2006) para otras especies de calanoides (Tabla 9).

Tabla 9. Composición y concentración de MAAs encontradas en *L. cuauhtemoci* del lago El Sol.

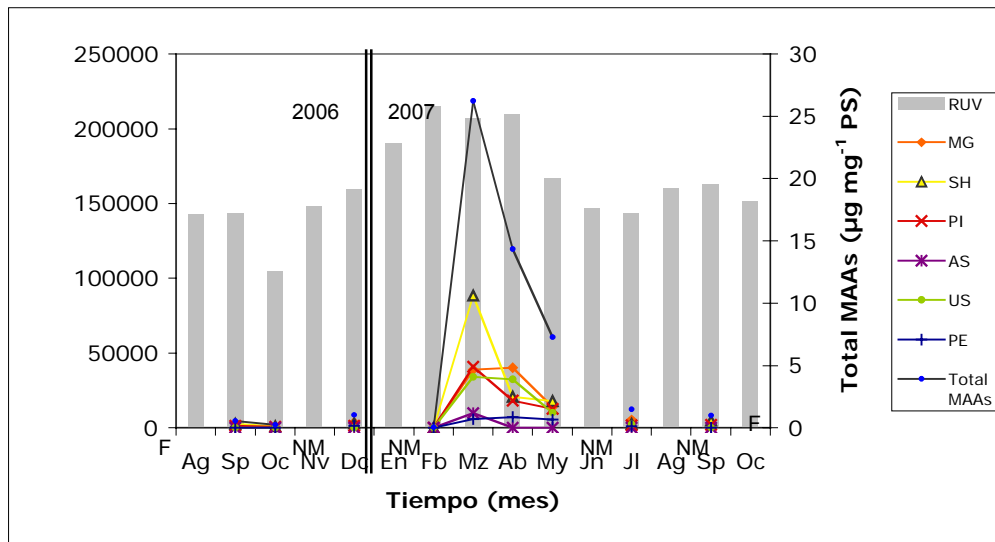
Nombre	Abreviatura	Máximo de absorción (nm)	Concentración ($\mu\text{g mg}^{-1}$ PS)	
			Promedio	Rango
micosporin-glicina	MG	310	1.406 ± 1.971	0.016-4.82
shinorina	SH	334	1.881 ± 3.399	0.014-10.62
palitin	PI	320	1.054 ± 1.642	0.018-4.91
asterina	AS	330	0.135 ± 0.406	0-1.219
paliten	PE	360	0.279 ± 0.361	0-0.886
usujiren	US	357	1.054 ± 1.718	0-4.107
TOTAL	MAAs	310-360	5.809 ± 9.004	0.048-26.249

El total de los MAAs en *L. cuauhtemoci* presentaron un patrón de comportamiento unimodal con los valores más altos ($> 12 \mu\text{g mg}^{-1}$ PS) registrados a partir de marzo y hasta mayo de

manera similar a lo reportado por Persaud *et al.* (2007); el resto del tiempo la concentración permaneció baja ($< 2 \mu\text{g mg}^{-1}$ PS). La concentración promedio de los MAAs en *L. cuauhtemoci* fue de $5.809 \pm 9.004 \mu\text{g mg}^{-1}$ PS; la máxima se presentó en marzo con $26.249 \mu\text{g mg}^{-1}$ PS y la mínima en febrero con $0.048 \pm \mu\text{g mg}^{-1}$ PS (Fig. 24).

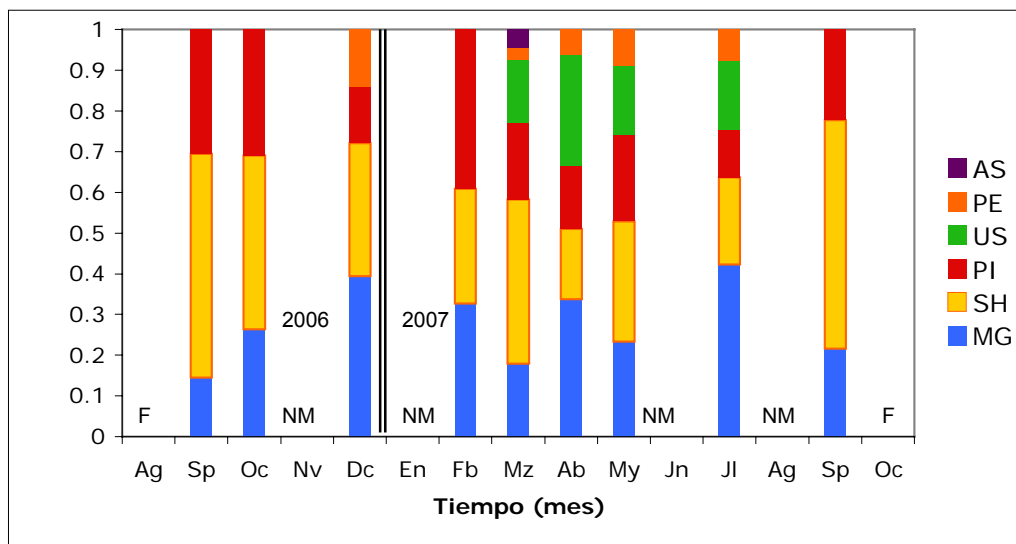
Los seis diferentes MAAs encontrados en esta especie se comportaron de manera similar. En el primer grupo la concentración máxima para la SH fue de $10.617 \mu\text{g mg}^{-1}$ PS, el PI de $4.907 \mu\text{g mg}^{-1}$ PS, la AS de $1.219 \mu\text{g mg}^{-1}$ PS y el US de $4.107 \mu\text{g mg}^{-1}$ PS se presentó en marzo; en el segundo grupo la concentración máxima para la MG ($4.827 \mu\text{g mg}^{-1}$ PS) y el PE ($0.886 \mu\text{g mg}^{-1}$ PS) se presentó en abril (Fig. 24). Dicho comportamiento coincide con los valores reportados en la literatura para los carotenoides.

Figura 24. Variación temporal de la concentración total de MAAs ($\mu\text{g mg}^{-1}$ PS) en *L. cuauhtemoci* y la RUV integrada mensual en el lago El Sol (F= pérdida de datos; NM= no hubo muestreo de organismos).



Los distintos MAAs encontrados en *L. cuauhtemoci* variaron a lo largo del periodo de tiempo tanto en su concentración como en su frecuencia de aparición. La riqueza de MAAs varió de 3 a 6 con un promedio de 4.22 ± 1.20 . Durante el periodo de mayor RUV (diciembre a mayo), la riqueza de MAAs fue la más alta y varió de 3 en febrero a 6 en marzo (Fig. 25). El SH fue el MAAs más abundante y frecuente (35.9%) de manera similar a lo reportado por Tartarotti y Sommaruga (2006) y Persaud *et al.* (2007) seguida del MG (27.9%) y el PI (22.6%).

Figura 25. Contribución relativa de los diferentes MAAs (%) encontradas en *L. cuauhtemoci* en el lago El Sol (MG, micosporin-glycina, PI, palitina, AS, asterina, SH, shinorina, US, usurjiren y PE, paliten) (F= pérdida de datos; NM= no hubo muestreo de organismos).



VI. MIGRACIÓN VERTICAL DIARIA

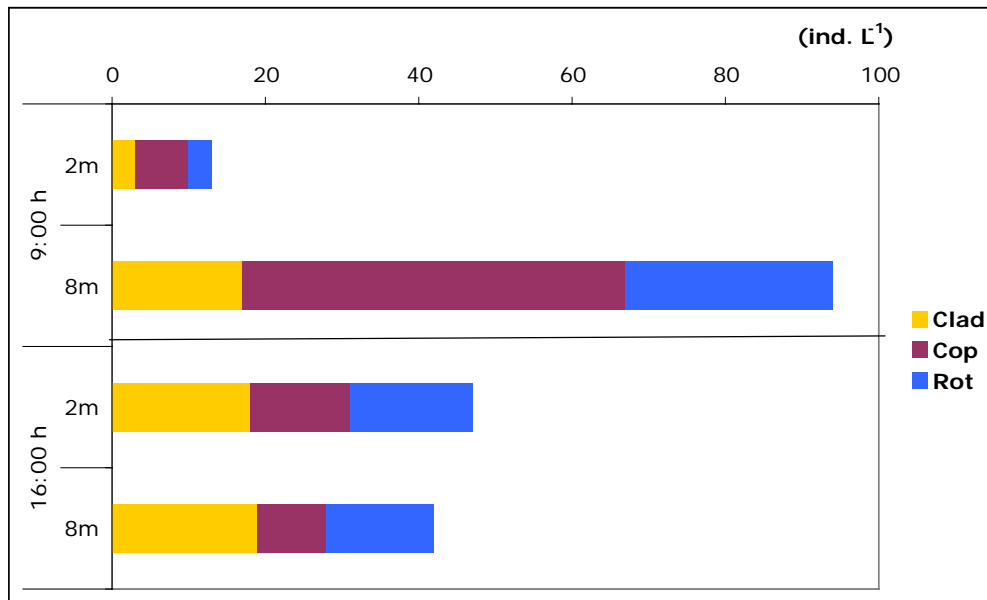
Temporada de menor incidencia de RUV (19 y 20 Agosto 2006)

A. Lago EL Sol

I. Distribución vertical

La distribución vertical del zooplancton en el lago El Sol varió a lo largo del ciclo diurno-nocturno presentando una tendencia a distribuirse durante el día en el fondo (8 m) y durante la tarde en la columna de agua. A las 9:00 h el 87.8% de organismos (94 ind. L⁻¹) de los tres taxa se encontraba en el fondo y el 12.2% en la superficie (13 ind. L⁻¹); a las 16:00 h se presentó una distribución más homogénea con 52.8% en la superficie (47 ind. L⁻¹) y 47.2% en el fondo (42 ind. L⁻¹) (Fig. 26).

Figura 26. Distribución vertical del zooplancton (ind. L⁻¹) en columna de agua en el lago El Sol (19 de agosto 2006).

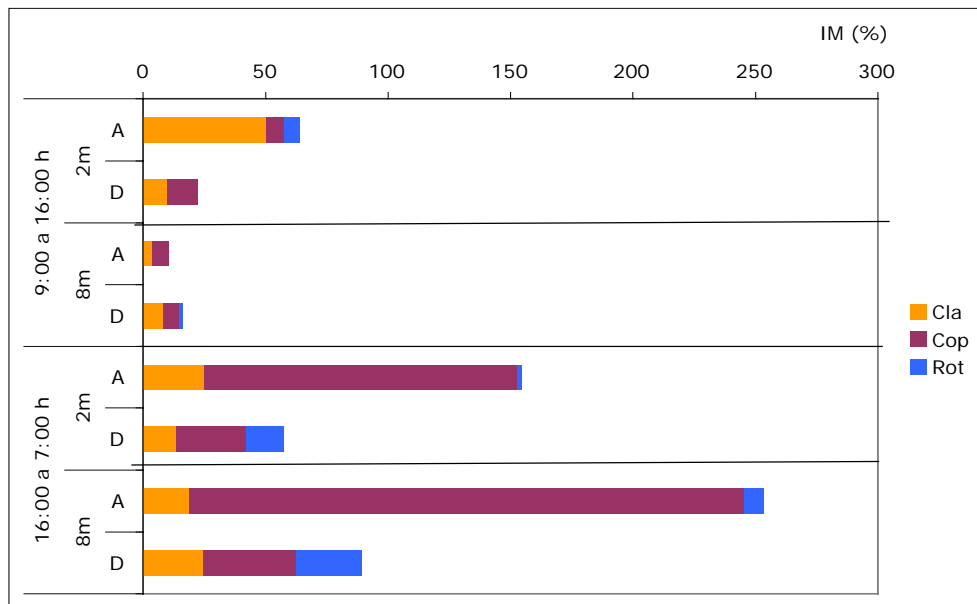


II. Intensidad de migración

a) Primer periodo (9:00 a 16:00 h)

Durante el atardecer (16:00 a 19:30 h) el zooplancton en el lago El Sol presentó una IM mayor hacia la superficie ($11.4 \pm 26\%$) para todos los taxa y en ambas profundidades. La IM promedio máxima de los tres taxa se presentó en la superficie con $14.4 \pm 26\%$ mientras que la mínima fue en el fondo con $4.5 \pm 3.7\%$ (Fig. 27).

Figura 27. Variación temporal de la IM (%) del zooplancton en la columna de agua en el lago El Sol (A = ascenso, D = descenso) (19 y 20 agosto 2006).



En la superficie los cladóceros presentaron la IM promedio mayor ($30 \pm 42.3\%$) seguidos de los copépodos ($10.2 \pm 8.2\%$) y los rotíferos ($3.1 \pm 6.3\%$). En el fondo los copépodos presentaron la IM mayor ($6.8 \pm 3\%$) seguidos de los cladóceros ($5.9 \pm 3.5\%$) y los rotíferos ($0.7 \pm 1.5\%$) (Fig. 27).

b) Segundo periodo (16:00 a 9:00 h)

Durante el atardecer (16:00 a 19:30 h) el zooplancton aún se encontraba en ascenso hacia la superficie mientras que durante el amanecer (8:30 a las 11:00 h) éste se encontraba en descenso hacia el fondo. La IM en ascenso ($74.7 \pm 101.6\%$) fue mayor que la de descenso ($49 \pm 83.2\%$) para todos los taxa y en ambas profundidades. La IM mayor se presentó en el fondo con $63.7 \pm 99\%$ mientras que en la superficie fue de $35.3 \pm 46\%$ (Fig. 27).

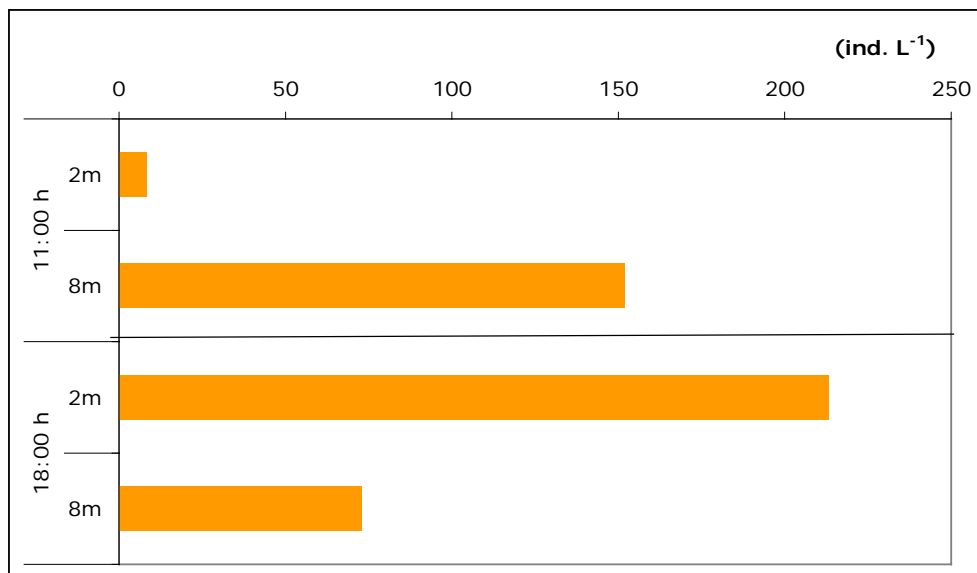
Los copépodos presentaron la IM promedio mayor tanto en la superficie ($78 \pm 60.7\%$) como en el fondo ($152 \pm 140\%$) seguidos de los cladóceros ($19 \pm 9\%$ y $22 \pm 19\%$ en la superficie y el fondo respectivamente) y finalmente los rotíferos ($8.7 \pm 15\%$ y $17.4 \pm 21\%$ en la superficie y el fondo respectivamente) (Fig. 27).

B. Lago La Luna

I. Distribución vertical

La distribución vertical del zooplancton en el lago La Luna varió a lo largo del día presentando una tendencia a distribuirse mayoritariamente en el fondo (8 m) y durante el atardecer en la superficie (2 m). A las 11:00 h el 94.9% (152 ind. L⁻¹) de los cladóceros se encontraron en el fondo y el 5.1% (8 ind. L⁻¹) en la superficie. A las 18:00 h se invirtió este patrón de distribución encontrándose el 74.5% (213 ind. L⁻¹) en la superficie y el 25.5% (73 ind. L⁻¹) en el fondo (Fig. 30).

Figura 30. Distribución vertical de *D. ambigua* (ind. L⁻¹) en la columna de agua del lago La Luna (19 de agosto 2006).

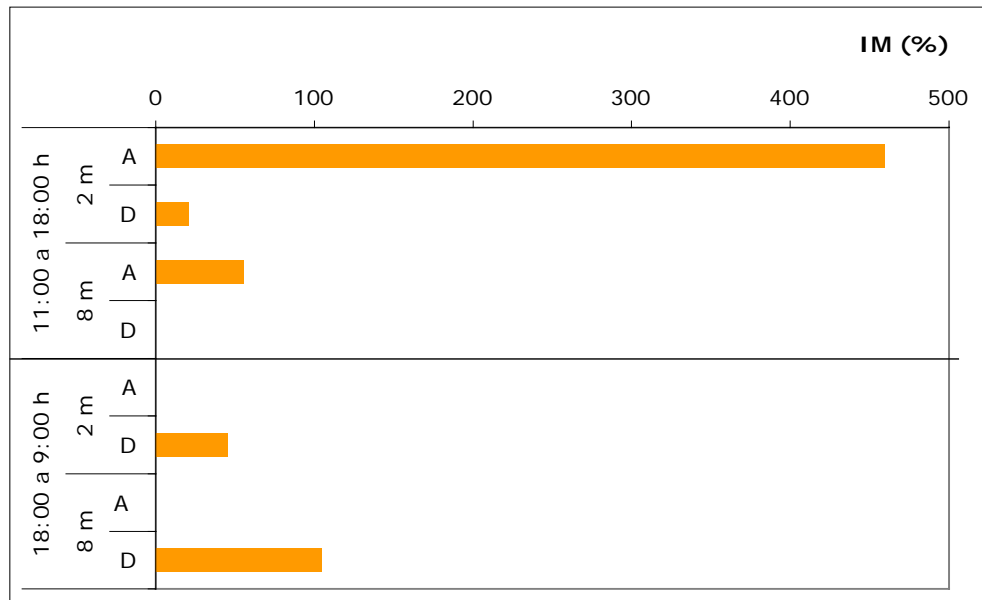


II. Intensidad de migración

a) Primer periodo (11:00 a 18:00 h)

Los cladóceros en el lago La Luna presentaron una IM elevada hacia la superficie llevada a cabo durante el atardecer. La IM de organismos en ascenso ($229.8 \pm 265.7\%$) fue mayor que la de descenso ($10.5 \pm 12.8\%$) en ambas profundidades. La IM máxima se presentó en la superficie con $240.2 \pm 253.7\%$ y la mínima en el fondo con $19.6 \pm 38.9\%$ (Fig. 31).

Figura 31. Variación temporal de la IM (%) de *D. ambigua* en la columna de agua del lago La Luna (A = ascenso, D = descenso) (19 y 20 agosto 2006).



b) Segundo periodo (18:00 a 9:00 h)

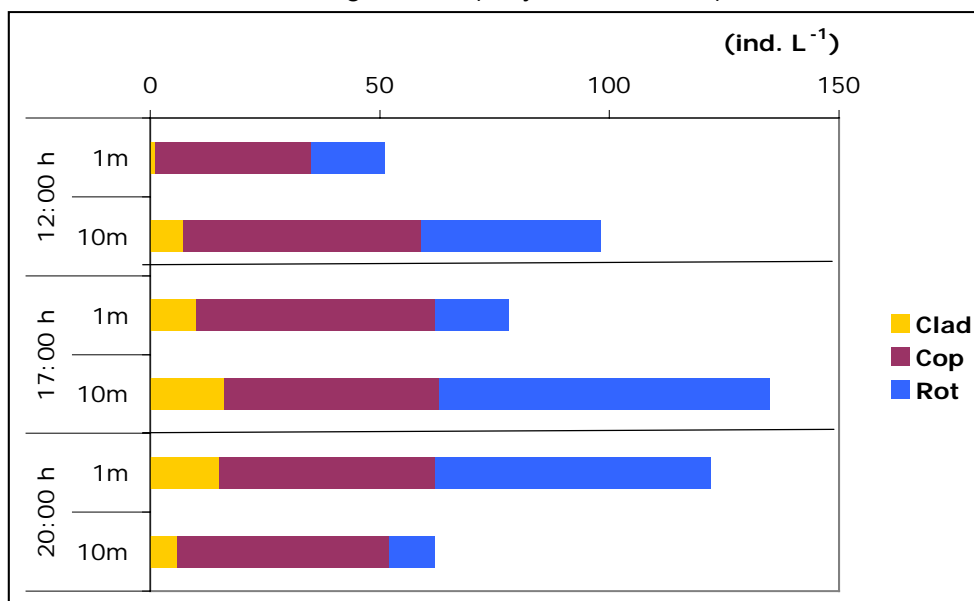
Durante este periodo los cladóceros se encontraban aún en proceso de ascenso hacia la superficie (16:00 a 19:30 h); durante el amanecer el zooplancton inició el proceso de descenso hacia el fondo. La IM de organismos en descenso ($22.7 \pm 16.2\%$) fue mayor que la de ascenso ($0.18 \pm 0.26\%$) en ambas profundidades. La IM máxima se presentó en el fondo con $52.5 \pm 67.8 \%$ mientras que en la superficie fue de $22.9 \pm 26.9\%$ (Fig. 31).

B. Lago El Sol. Temporada de mayor RUV (24 y 25 Abril 2007)

I. Distribución vertical

De manera similar a lo encontrado en el primer experimento, la distribución vertical del zooplancton en el lago El Sol varió a lo largo del día presentando una tendencia a distribuirse en el fondo (10 m) durante el día y en la superficie durante el atardecer y la noche. A las 12:00 h el 65.8% (98 ind. L⁻¹) de los organismos de los tres taxa se encontraron en el fondo y el 34.2% (51 ind. L⁻¹) en la superficie. A las 17:00 h se observó el mismo patrón de distribución en la columna de agua con 63.4% (135 ind. L⁻¹) en el fondo y 36.6% (78 ind. L⁻¹) en la superficie. A las 20:00 h se invirtió el patrón de distribución encontrándose el 65% (115 ind. L⁻¹) en la superficie y 35% (62 ind. L⁻¹) en el fondo (Fig. 28).

Figura 28. Distribución vertical del zooplancton (ind. L⁻¹) en columna de agua en el lago El Sol (24 y 25 abril 2007).

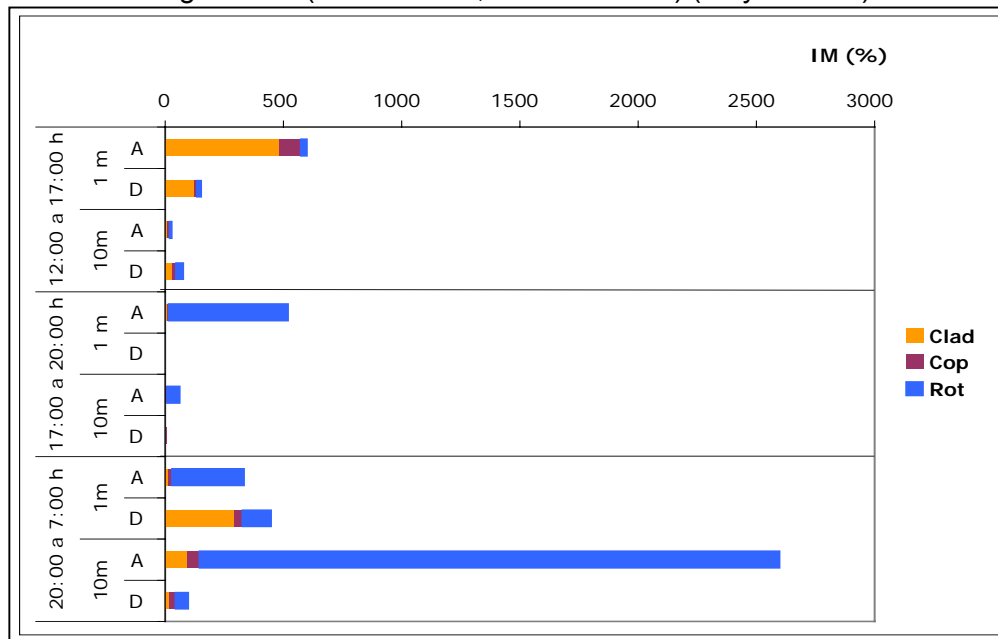


II. Intensidad de migración

a) Primer periodo (12:00 a 17:00 h)

Durante el atardecer (16:00 a 19:30 h) el zooplancton en el lago El Sol se encontró ascendiendo hacia la superficie. La IM promedio de organismos en ascenso ($104 \pm 184\%$) fue mayor que la de descenso ($38 \pm 43\%$). La mayor IM se presentó en la superficie con $125.1 \pm 178.6\%$ mientras que en el fondo fue de $17.5 \pm 14.1\%$ (Fig. 29).

Figura 29. Variación temporal de la IM (%) del zooplancton en la columna de agua en el lago El Sol (A = ascenso, D = descenso) (24 y 25 abril).



En la superficie los cladóceros presentaron la IM promedio mayor ($66.7 \pm 68\%$) seguida de los rotíferos ($8.4 \pm 13.7\%$) y los copépodos ($5.1 \pm 5.9\%$). En el fondo los rotíferos presentaron la IM promedio máxima ($20.4 \pm 16.2\%$) seguidos de los cladóceros ($19.3 \pm 19.6\%$) y los copépodos ($12.7 \pm 6.2\%$) (Fig. 29).

b) Segundo periodo (17:30 a 20:00 h)

Durante el atardecer (16:00 a 19:30 h) el zooplancton aún se encontraba aún en ascenso hacia la superficie. La IM de los organismos en ascenso ($96.7 \pm 210.9\%$) fue mayor que la de los organismos en descenso ($1.2 \pm 1.7\%$) para todos los taxa y en ambas profundidades. La IM máxima se presentó en la superficie con $86.8 \pm 214.3\%$ mientras que en el fondo fue de $11.1 \pm 21.1\%$ (Fig. 29).

En la superficie los rotíferos presentaron la IM promedio máxima ($252.2 \pm 336.9\%$) seguidos de los cladóceros ($5.1 \pm 7.9\%$) y los copépodos ($3.1 \pm 2.3\%$). En el fondo los rotíferos presentaron la IM promedio máxima ($26.4 \pm 33.9\%$) seguidos de los copépodos ($4.9 \pm 1.8\%$) y los cladóceros ($1.9 \pm 1.7\%$) (Fig. 29).

c) Tercer periodo (20:00 a 7:00 h)

Durante este periodo se encontraron algunos organismos en ascenso hacia la superficie durante la noche, mientras que probablemente a las 7:00 h algunos individuos –en su mayoría cladóceros (611 ind. L⁻¹, 152.7%) y rotíferos (349 ind. L⁻¹, 87.2%)- ya habían iniciado su descenso hacia el fondo. La IM de organismos en ascenso (448.4 ± 1,219%) fue mayor que la de descenso (90.7 ± 108.2%). La IM promedio máxima se presentó en el fondo con 448.9 ± 1,229.5% mientras que en la superficie fue de 130.3 ± 135.9% (Fig. 29).

En la superficie los rotíferos presentaron la IM promedio máxima (212.8 ± 135.2%) seguidos de los cladóceros (151.3 ± 159.2%) y los copépodos (26.7 ± 13.8%). En el fondo los rotíferos presentaron la IM promedio máxima (1,252.4 ± 2,061.2%) seguidos de los cladóceros (55.4 ± 45.8%) y los copépodos (38.7 ± 14.7%) (Fig. 29).

Discusión

En el gradiente latitudinal los valores más elevados de RUV ($5,500 \text{ J m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) se registran a los 18°N (TOMS, NOAA Polar Orbiting Satellite), cifra que resulta cercana a la obtenida en el presente estudio (19°N) con un promedio de $5,418 \pm 2,582 \text{ J m}^{-2} \text{ día}^{-1}$. La incidencia diaria de la RUV fluctuó en un amplio intervalo ($2,590$ a $6,690 \text{ J m}^{-2} \text{ día}^{-1}$) en respuesta a la estacionalidad característica de los ambientes tropicales y de alta montaña.

Durante la temporada fría y seca correspondiente al periodo de noviembre a mayo (<70% de humedad relativa), el promedio integrado diario fue de $6,110 \pm 2,597 \text{ J m}^{-2}$ (308 a $11,878 \text{ J m}^{-2}$) presentando el valor integrado mensual máximo en febrero con $215,247 \text{ J m}^{-2}$ (Fig. 4). En contraparte, en la temporada cálida y lluviosa que abarca de junio a octubre (> 80% de humedad relativa), el promedio integrado diario disminuyó a $4,729 \pm 2,433 \text{ J m}^{-2}$ (363 a $10,700 \text{ J m}^{-2}$) presentando la mínima integrada mensual en octubre 2006 con $104,508 \text{ J m}^{-2}$ (Fig. 4).

En general y debido a la elevada transparencia de los lagos de alta montaña, la RUV que incide sobre la superficie de éstos presenta un alto grado de penetración a través de la columna de agua. Por ejemplo, los valores más bajos de $K_d 320$ registrados al momento fueron medidos en el lago antártico Vanda (Antártica) con 0.055 m^{-1} (Vincent *et al.*, 1998); este tipo de lagos de desierto polar se consideran “extremos ópticos” en términos de la transparencia a la RUV. En el caso de los lagos El Sol y La Luna los valores de $K_d 320$ encontrados son similares a los registrados en otros lagos de alta montaña templados. El lago La Luna es notablemente más transparente y se colocó en el grupo mayoritario correspondiente a los lagos con un $K_d 320 < 1$. Por el otro lado, el lago El Sol es menos transparente con un $K_d 320 > 1$, sin embargo este valor se encuentra por debajo de los lagos de alta montaña más turbios ($K_d 320 > 2.5$) (Tabla 10).

La diferencia en la K_d RUV entre ambos lagos se encuentra asociada a las distintas concentraciones de los factores de atenuación. La presencia limitada de seston, *Chlor-a* y MODC -característica típica de los lagos de alta montaña (Sommaruga, 2001)-, tuvieron un efecto reducido en la K_d RUV y la K_d PAR en la columna de agua de ambos lagos. En general, no se encontraron correlaciones estadísticas entre los factores de atenuación y la K_d RUV y K_d PAR en ninguno de los lagos; sin embargo, se encontraron diferencias claras en la

concentración de dichos factores de atenuación entre ambos lagos, siendo en todos los casos mayores en el lago El Sol, el menos transparente. En este lago, las concentraciones de seston y la absorción de RUV por MODC fueron en promedio tres veces mayores respecto a lo encontrado en el lago La Luna, mientras que la *Clor-a* presentó valores cuatro veces mayores.

La información anterior deja claro que ambos lagos presentan diferentes condiciones de transparencia respecto a la RUV a pesar de su cercanía y origen similar. El lago La Luna es un ecosistema más expuesto a la RUV que el lago El Sol como lo demuestra el hecho de que la máxima K_d 320 registrada en el lago La Luna fue la mínima encontrada en el lago El Sol y que la K_d RUV en El Sol fue cuatro veces mayor que en el lago La Luna.

El cociente $Z_{UV1\%} : Z_{m\acute{a}x}$ es un indicador de la porción del lago hasta donde alcanza a penetrar la RUV y desde un punto de vista ecológico, la porción del lago que puede funcionar como un refugio potencial para el plancton contra los efectos dañinos de la RUV. De acuerdo con Sommaruga *et al.* (1999), los lagos con un $Z_{UV1\%} : Z_{m\acute{a}x} > 1$ son catalogados como ecosistemas sensibles a la RUV. El cociente $Z_{UV1\%} : Z_{m\acute{a}x}$ de ambos lagos se encuentra dentro del rango encontrado para los lagos templados de alta montaña los cuales varían de 0.16 (Lago Litchsee, Austria) hasta 3.49 (Lago Rofelsee, Austria) (Tabla 10). Para el caso del lago El Sol, el $Z_{UV1\%} : Z_{m\acute{a}x}$ promedio fue de 0.28 ± 0.15 lo cual indica que aproximadamente la RUV alcanza a penetrar solamente el tercio superior del lago, porción donde el zooplancton se encuentra más expuesto a los efectos de la RUV. En contraste, en el lago La Luna el $Z_{UV1\%} : Z_{m\acute{a}x}$ fue de 2.2 ± 1.72 , lo cual indica que toda la columna de agua se encuentra expuesta a la RUV y que teóricamente, la RUV podría penetrar más del doble de la profundidad máxima del lago por lo que los organismos no tienen ningún refugio en la columna de agua. Con base en lo anterior, el lago La Luna se cataloga como un ecosistema sensible a la RUV.

Tabla 10. Valores comparativos de la K_d 320 y de la relación $Z_{UV1\%} : Z_{m\acute{a}x}$ en diversos lagos de alta montaña

Lago	País	Altitud m s. n. m.	K_d 320 (m^{-1})	$Z_{UV1\%} : Z_{m\acute{a}x}$.	Referencia
Litchsee	Austria	2,104	4.34	0.16	Laurion <i>et al.</i> (2000b)
Giles	E. U. A.	428	2.53	2.4	Persaud y Williamson (2005)
El Sol	México	4,200	2.22	0.28 ± 0.15	Presente estudio
La Luna	México	4,200	1.1 - 3.48	0.09-0.79	Presente estudio
			0.57	2.2 ± 1.72	
26 lagos Pirineos	España	-	0.16 - 1.1	0.32-7.5	Sommaruga (2001)
			0.55	-	
			0.17 - 2.5		
Roftelsee	Austria	2,485	0.24	3.49	Laurion <i>et al.</i> (2000b)
Gossenköllesee	Austria	2,417	0.24	1.94	Laurion <i>et al.</i> (2000b)
Lacawac	E. U. A.	439	0.24	0.38	Persaud y Williamson (2005)
Laguna Negra	Chile	1,100	0.16 - 0.29	-	Morris <i>et al.</i> (1995)
Oberer Plenderlesee	Austria	2,344	0.18	3.41	Laurion <i>et al.</i> (2000b)
Schmoll	Argentina	1,950	0.14	-	Morris <i>et al.</i> (1995)
Waynewood	E. U. A.	-	-	2.0	Morris y Hargreaves (1997)
Vanda	Antártica	-	0.055	-	Vincent <i>et al.</i> (1998)

Desafortunadamente no existe literatura disponible con respecto a la concentración de seston ni de la absorción de la RUV por parte de la MODC medida con la misma metodología empleada en este estudio para otros lagos de alta montaña, imposibilitando así hacer una comparación. Sin embargo, las concentraciones de *Chlor-a* encontradas en los lagos El Sol y La Luna fueron comparables respecto a las reportadas en otros lagos de alta montaña templados encontrándose ambos lagos dentro del intervalo de los lagos con una menor concentración promedio de *Chlor-a* ($\leq 1.6 \mu g L^{-1}$) (Tabla 11). Cabe señalar que en una investigación previa realizada en estos mismos lagos (Alcocer *et al.*, 2004), se encontraron valores similares de *Chlor-a* para el lago La Luna y menores para el lago El Sol comparados con los reportados en el presente estudio.

Tabla 11. Valores comparativos de la concentración de la *Clor-a* en lagos de alta montaña

Lago	País	Clor-a ($\mu\text{g L}^{-1}$)	Referencia
La Caldera	España	0.03-0.34	Martínez (1980)
La Luna	México	0.33 (0.13-0.89)	Alcocer <i>et al.</i> (2004)
La Luna	México	0.37 (0.18-0.85)	Presente estudio
Wagital	Suiza	0.3-2.7	Shanz <i>et al.</i> (2001)
El Sol	México	0.51 (0.14-1.62)	Alcocer <i>et al.</i> (2004)
El Sol	México	1.6 (0.67-2.16)	Presente estudio
Eastern Brook	E. U. A.	1.46-2.62	Thomas <i>et al.</i> (1991)
Milchsee	Alpes	0.1-4.6	Tait y Thaler (2000)
Alpes	Austria	0.2-10.6	Sommaruga <i>et al.</i> (1999)
Langsee	Alpes	0.1-14.5	Tait y Thaler (2000)
Morenito	Argentina	Prom.=5	Queilmaliños (2002)
Hagelseewli	Suiza	≤ 16	Goudsmit <i>et al.</i> (2000)
Tatra	Eslovaquia	0.1-23	Vyhnnálek <i>et al.</i> (1994) en Sommaruga <i>et al.</i> (1999)
Apeninos	Italia	0.7-39.5	Viaroli <i>et al.</i> (1994)

En respuesta a la pregunta de investigación dos, la RUV penetra en promedio hasta una tercera parte del lago El Sol y alcanza el fondo en el lago La Luna. Lo anterior queda expresado a través de la relación $Z_{UV1\%} : Z_{\text{máx}}$ (> 1 en el lago La Luna y < 1 en el lago El Sol). La relativamente mayor atenuación de la RUV que se presenta en el lago El Sol ($K_d 320 \geq 1.1$) respecto al lago La Luna ($K_d 320 \leq 1.1$) deriva de la diferencia en las concentraciones de MODC y seston.

Como se mencionó en la sección de resultados, tanto los copépodos de El Sol como los cladóceros de La Luna presentan compuestos fotoprotectores, carotenoides y MAAs en los primeros y carotenoides y melanina los segundos. Los cladóceros y rotíferos de El Sol son hialinos y no se encontró ninguno de dichos compuestos.

Para el caso de *Leptodiptomus cuauhtemoci* del lago El Sol, la concentración de carotenoides fue similar a lo reportado para otras especies de copépodos de lagos de alta montaña (Tabla 11). Sin embargo, existen algunos registros como el de *Boeckella gibosa* (Persaud *et al.*, 2007) cuya concentración de carotenoides es de casi el doble de las encontradas en este estudio. En relación a *Daphnia ambigua* en el lago La Luna, el intervalo de concentración de carotenoides

registrado fue mayor al encontrado para otros cladóceros de lagos de alta montaña como *D. catawba* (Persaud *et al.*, 2007) (Tabla 12).

La concentración de carotenoides varía de manera estacional en respuesta al incremento en la incidencia de la RUV (Hairston, 1979). Tal es el caso de la concentración de carotenoides en *Leptodiatomus minutus* del lago Giles el cual varió desde casi hialino durante la mayor parte del año, hasta altamente colorido en el verano (Moeller *et al.* 2005). *L. cuauhtemoci* en el lago El Sol también mostró una variación importante en la concentración de carotenoides presentando las concentraciones más elevadas en la época de mayor incidencia de RUV. En este caso, *L. cuauhtemoci* nunca se tornó hialino y siempre mantuvo su color naranja brillante. Por otro lado, los carotenoides en *Daphnia ambigua* en el lago La Luna siguieron un comportamiento similar –siempre altamente colorida y nunca hialina-, con el máximo de concentración asociado a la mayor intensidad de la RUV.

La pigmentación en *Leptodiatomus cuauhtemoci* es en efecto una ventaja que les permite distribuirse más ampliamente en la columna de agua (más cerca de la superficie). Hairston (1979), Leech y Williamson (2000) y Moeller *et al.* (2005) han encontrado que los rotíferos y los copépodos son más tolerantes a la RUV que los cladóceros. En relación a lo anterior, en el lago El Sol, la densidad de copépodos (23%) encontrada cerca de la superficie durante el día en ambos experimentos de MVD, siempre fue mayor que la densidad de cladóceros (0.67%) y rotíferos (11%).

En lo que respecta a la melanina, las concentraciones presentes en *Daphnia ambigua* en el lago La Luna son elevadas respecto a lo reportado por Hebert y Emery (1990) para *D. pulex* y similares a *D. middendorffiana* (Tabla 12). La desaparición de *D. ambigua* en este lago durante la temporada de mayor incidencia de la RUV, no permitió que se pudiera observar la concentración máxima potencial de melanina y carotenoides. Sin embargo se observó que en mayo cuando reapareció *D. ambigua*, la concentración de melanina fue la máxima registrada y coincidió con valores todavía elevados de la RUV.

Tabla 12. Comparativo de la concentración de los compuestos fotoprotectores presentes en el zooplancton de diferentes lagos de alta montaña

	Lago	Latitud	Altitud m s. n. m.	Taxa	Rango ($\mu\text{g mg}^{-1}$ PS)	Referencia	
Carotenoides	Gossenköllesee N. y S. América, Nueva Zelanda Giles	47°13' N	2,417 <300 a 3,612	<i>Cyclops abyssorum</i> <i>Boeckella gibosa</i>	6.5 5-10	Tartarotti <i>et al.</i> , 1999 Persaud <i>et al.</i> , 2007	
		41°37' N	428	<i>Leptodiaptomus minutus</i>	4	Persaud <i>et al.</i> , 2007	
	El Sol	19°06' N	4,200	<i>Leptodiaptomus cuauhtemoci</i>	2.81 ± 1.73 0.74-5.58	Presente estudio	
	Gossenköllesee	47°13' N	2,417	<i>Boeckella gracilipes</i>	2.3	Tartarotti <i>et al.</i> , 1999	
	La Luna	19°06' N	4,200	<i>Daphnia ambigua</i>	1.34 ± 1.02 0.65-3.34	Presente estudio	
	Giles	41°22' N	428	<i>Leptodiaptomus minutus</i>	0.4-4.6	Moeller <i>et al.</i> , 2005	
	Lacawac	41°38' N	439	<i>Leptodiaptomus minutus</i>	0.6-2.0	Persaud <i>et al.</i> , 2007	
	Giles y Lacawac	41°38' N, 41°22' N	428-439	<i>Daphnia catawba</i>	<1	Persaud <i>et al.</i> , 2007	
	Melanina	La Luna	19°06' N	4,200	<i>Daphnia ambigua</i>	2.18 ± 1.23 1.02-4.56	Presente estudio
		1000 estanques N. América	≥45° N	-	<i>Daphnia pulex</i>	0.4-1.7	Hebert y Emery, 1990
MAAs	1000 estanques N. América	≥45° N	-	<i>Daphnia middendorffiana</i>	0.4-4.2	Hebert y Emery, 1990	
	Lago Trébol	41°03' S, 41°12' S	764	<i>Boeckella gracilipes</i>	0.0002 3 ≠ MAAs	Tartarotti, 2004	
	Lago Verde	40°05' N	3,612	<i>Hesperodiaptomus shoshone</i>	0.04	Persaud <i>et al.</i> , 2007	
	Lago Shmoll	41°12' S	1,950	<i>Boeckella gibosa</i>	0.08 7 ≠ MAAs	Tartarotti, 2004	
	Lacawac	41°38' N	439	<i>Leptodiaptomus minutus</i>	0.32 ± 0.05	Persaud <i>et al.</i> , 2007	
	Giles	41°22' N	428	<i>Leptodiaptomus minutus</i>	0.4-2.4	Moeller <i>et al.</i> , 2005	
	Giles	41°22' N	428	<i>Leptodiaptomus minutus</i>	0.67 ± 0.09	Lilljeborg, 1889*	
	Rock Pool 4	44°94' N	3,063	<i>Hesperodiaptomus shoshone</i>	0.78	Persaud <i>et al.</i> , 2007	
	Rock Pool 3	44°94' N	3,063	<i>Hesperodiaptomus shoshone</i>	0.89	S.A. Forbes, 1893*	
	Giles	41°22' N	428	<i>Aglaodiaptomus spatulocrenatus</i>	1.23 ± 0.0	Pearse, 1906*	
	Beartooth	44°94' N	2,713	<i>Leptodiaptomus ashlandi</i>	1.46	Persaud <i>et al.</i> , 2007	
	Tahoe	39°16' N	1,870	<i>Leptodiaptomus tyrrelli</i>	2.01	Persaud <i>et al.</i> , 2007	
	Rock Pool 4	44°94' N	3,063	<i>Leptodiaptomus tyrrelli</i>	2.81	Poppe, 1888*	
	Earnest	41°28' N	564	<i>Leptodiaptomus minutus</i>	3.86 ± 0.03	Persaud <i>et al.</i> , 2007	
	El Sol	19°06' N	4,200	<i>Leptodiaptomus cuauhtemoci</i>	6.89 ± 9.23 0.05-23.75 6 ≠ MAAs	Presente estudio	
	Burns 1	45°75' S	1,160	<i>Boeckella dilatata</i>	9.01	Persaud <i>et al.</i> , 2007	
	Toncek	41°22' S	1,700	<i>Boeckella gibosa</i>	10.6 2.5-11	Brehm, 1935*	
	Gossenköllesee	47°27' N	2,417	<i>Cyclops abyssorum</i>	14.1 8 ≠ MAAs	Tartarotti y Sommaruga, 2006	
	15 lagos Alpes	46° 25' N- 47°27' N	913-2,484-	<i>Cyclops abyssorum</i>	24 ± 0.01 7 ≠ MAAs	Tartarotti <i>et al.</i> , 2001	

* Referencias en Persaud *et al.*, 2007

Finalmente, las concentraciones de MAAs encontradas en *Leptodiaptomus cuauhtemoci* en el lago El Sol son elevadas comparadas con las registradas por Persaud *et al.* 2007 para otras especies del mismo género (i.e., *L. minutus* y *L. tyrelli*) y menores a las reportadas por Brehm (1938)* y Persaud *et al.* (2007) para *Boeckella gibosa* y *B. dilatata* respectivamente (Tabla 12). Al igual que para los carotenos y la melanina, la concentración de MAAs en *L. cuauhtemoci* fue más elevada en la temporada fría seca, cuando la incidencia de la RUV es máxima. Lo anterior coincide con lo registrado por Persaud *et al.* (2007) para *L. minutus* y *Hesperodiaptomus shoshone*.

Se han descrito diecinueve tipos distintos de MAAs (Tartarotti y Sommaruga, 2006), cada uno con un máximo de absorción diferente dentro del espectro de la RUV, lo cual representa una ventaja para el zooplancton al constituir un amplio “parasol” que filtra eficientemente la RUV (Tartarotti y Sommaruga, 2006). Se encontraron seis tipos diferentes de MAAs en *Leptodiaptomus cuauhtemoci* de el lago El Sol, siendo la shinorina (SH) la dominante de manera similar a lo que reportan Tartarotti *et al.* (2001), Tartarotti *et al.* (2004) y Tartarotti y Sommaruga (2006) para diferentes especies como *Boeckella gibosa*, *B. gracilipes* y *Cyclops abyssorum*.

Se observó que la diversidad de MAAs en *Leptodiaptomus cuauhtemoci* fue mayor en la época de mayor incidencia de RUV (marzo a mayo). En marzo es cuando se presentó la mayor diversidad y concentración de MAAs con la presencia de los seis aminoácidos, MG, SH, PI, AS, US y PE; durante la época de menos incidencia de RUV (junio a noviembre) la riqueza disminuyó a tres MAAs (AS, SH y MG).

Los tres MAAs más comunes (MG, SH y PI) cubren el intervalo más bajo –y más dañino- de RUV (310 a 320 nm) y se encuentran presentes durante todo el periodo mientras que las menos frecuentes (US, PE y AS) cubren el intervalo de longitud de onda más alto de RUV (330 a 360 nm) y estuvieron presentes solamente en la época de mayor incidencia de RUV (marzo a mayo) y en julio.

Los MAAs fueron indetectables en los rotíferos y cladóceros de los lagos El Sol y La Luna de manera similar a lo descrito por Tartarotti (2004). A partir de lo anterior, se confirma la ausencia de los MAAs en *Daphnia ambigua*, similar a lo reportado por Tartarotti y Sommaruga (2006) para los géneros *Bosmina*, *Chydorus* y *Daphnia*.

En respuesta a la pregunta de investigación tres, se comprueba que efectivamente algunas especies de zooplancton de los lagos El Sol y La Luna presentan compuestos fotoprotectores y que éstos varían a lo largo del tiempo de forma directa a la cantidad de RUV.

El zooplancton que habita en el lago El Sol presentó durante el día una distribución en forma de pirámide con la base en el fondo ($\approx 65\%$ de individuos) y el vértice en la superficie ($\approx 35\%$ de individuos), mientras que por la tarde-noche el patrón se invirtió en la temporada de mayor incidencia de RUV (24 y 25 Abril). Este patrón de distribución puede ser explicado a través de lo expresado por la $Z_{UV1\%} : Z_{m\acute{a}x.}$ y la K_d RUV. Los organismos que no poseen compuestos fotoprotectores se desplazan hacia el centro y fondo del lago durante el día en donde pueden evitar la exposición a la RUV. En el lago La Luna, la distribución vertical del zooplancton durante el día presentó un comportamiento similar pero más extremo con casi la totalidad de los organismos ubicados en el fondo ($> 95\%$). En ambos lagos, por la tarde-noche este patrón se invirtió y los organismos se encontraron en su mayoría cerca de la superficie. Este patrón de distribución del zooplancton durante el día ratifica los hallazgos de Dimas-Flores *et al.* (2008).

Durante el día *Daphnia ambigua* en el lago La Luna se ubica prácticamente en el fondo a pesar de que Hebert y Emery (1990) mencionan que las concentraciones elevadas de melanina - como es el caso de esta especie en este lago- incrementan la tolerancia a la RUV. Al parecer, la fotoprotección proporcionada por la melanina no llega a ser suficiente ante la reducida atenuación y las elevadas dosis de RUV en la columna de agua.

No se pudo comprobar experimentalmente el efecto de los depredadores zooplanctívoros (*Onchorhynchus mykiss*) sobre el ensamblaje de zooplancton en el lago El Sol. Tampoco se atraparon peces para realizar análisis de contenido estomacal para verificar si consumían zooplancton. Por lo anterior, no se puede afirmar el efecto que pudiera estar jugando esta variable -la depredación- sobre los patrones de distribución y la composición zooplanctónica relativa a las especies hialinas y las pigmentadas en forma paralela a la RUV.

En respuesta a la pregunta de investigación cuatro y con base en las observaciones anteriores, se afirma que el zooplancton de los lagos tropicales de alta montaña El Sol y La Luna realizan MVD con un patrón normal como un mecanismo de fotoprotección paralelo a la acumulación de compuestos fotoprotectores.

En general, la presencia elevada de RS -y por ende de la RUV- en los lagos El Sol y La Luna así como la baja atenuación de la misma en la columna de agua, es muy probable que haya dado como resultado que el zooplancton en ambos lagos responda a través de un “sistema plástico” conformado por el conjunto de –al menos- las dos estrategias de protección siguientes: a) plasticidad fenotípica expresada por la acumulación y/o síntesis de compuestos fotoprotectores y b) mecanismos conductuales de escape hacia zonas protegidas a través de la MVD. Estas estrategias pueden ser utilizadas por el zooplancton de manera complementaria y simultánea o independiente tal y como lo han encontrado Hansson y colaboradores (2007). El uso de estas estrategias depende de diversos factores entre los que se cuentan la disponibilidad de compuestos fotoprotectores en el fitoplancton (quienes son los que los sintetizan), la incidencia y penetración de la RUV en el agua y la presión de depredación, entre otros (Tartarotti *et al.*, 2004; Hansson, 2004; Hansson *et al.*, 2007).

La coexistencia de diferentes especies zooplanctónicas hialinas y pigmentadas en lago El Sol probablemente es el resultado de la combinación de dos presiones selectivas. La primera es el consumo preferencial de los depredadores visuales sobre las especies pigmentadas y/o con capacidad de nado limitada (rotíferos y cladóceros) (Byron, 1982). Por otro lado, la conducta de escape tan desarrollada en los copépodos calanoides -capacidad única dentro del zooplancton (Byron, 1982)-, probablemente ha permitido la sobrevivencia de *Leptodiptomus cuauhtemoci*.

La segunda presión selectiva es el efecto nocivo que genera la RUV sobre el zooplancton, factor que propicia que los fenotipos que acumulan compuestos fotoprotectores a través de la dieta, presenten una mayor tolerancia que aquéllos fenotipos carentes de los mismos, lo que probablemente les confiere una superioridad competitiva sobre las especies hialinas (Hansson, 2000a; Tartarotti *et al.*, 2001; Tartarotti *et al.*, 2004). Con base en lo anterior, *Leptodiptomus cuauhtemoci* se vería favorecido en estos ambientes.

La respuesta de los organismos a la RUV es específica para cada taxón y para cada hábitat (Vinebrooke y Leavitt, 1999). Por un lado, tanto *Leptodiptomus cuauhtemoci* en el lago El Sol como *Daphnia ambigua* en el lago La Luna acumulan compuestos fotoprotectores y realizan MVD como dos mecanismos de “defensa” complementarios para evitar los efectos deletéreos de la RUV. Por otro lado, las especies hialinas en el lago El Sol (*Daphnia ambigua*, *Asplanchna sieboldi*, *Keratella* y *Conochilus*) utilizan solamente la MVD como mecanismo de fotoprotección.

De acuerdo con varios autores (Byron, 1982; Hansson, 2000a; Tartarotti *et al.*, 2001; Tartarotti y Sommaruga 2006), la presencia de compuestos fotoprotectores en el zooplancton se encuentra relacionada con siete variables que actúan de forma interdependiente; de manera negativa con la profundidad máxima del lago, la temperatura y la depredación y de manera positiva, con la RUV, la transparencia del lago, la altitud y la latitud. De las variables mencionadas, los lagos El Sol y La Luna son similares en seis difiriendo fundamentalmente en una, la transparencia; sin embargo, esto se traduce en que las diferentes estrategias de protección contra los efectos de la RUV que han desarrollado los distintos taxa de zooplancton presentes. En conclusión, la transparencia es un factor fundamental que explica las respuestas fenotípicas y conductuales del zooplancton ante los efectos nocivos de la RUV en estos lagos tropicales de alta montaña.

A pesar de que de manera general se puede considerar que la transparencia de los lagos del Nevado de Toluca es similar a la reportada para otros lagos de alta montaña y que esto es una característica de los mismos, la diferencia entre ambos lagos en esta variable seguramente ha llevado a que el zooplancton de cada lago haya elegido estrategias diferentes para lidiar con los efectos de la RUV. Lo anterior podría explicar que en el lago El Sol coexistan especies hialinas (rotíferos y cladóceros) y pigmentadas (copépodos), mientras que en el lago La Luna solo existan organismos (cladóceros) pigmentados.

Asumiendo que la presencia de carotenoides, melanina y MAAs en el zooplancton ofrece un cierto grado de protección contra la RUV, el efecto nocivo que genera ésta sobre el zooplancton favorecería a los fenotipos que pueden acumular y/o sintetizar estos compuestos al incrementar la tolerancia en comparación con aquéllos fenotipos carentes de los mismos (Hansson, 2000a; Tartarotti *et al.*, 2001; Tartarotti *et al.*, 2004). Con base en lo anterior, se esperaría que tanto *Leptodiptomus cuauhtemoci* en El Sol como *Daphnia ambigua* en La Luna se vieran favorecidos en estos ambientes hostiles.

La abundancia de *Leptodiptomus cuauhtemoci* en el lago El Sol es evidencia de que: 1) la presencia de elevadas concentraciones de carotenoides y MAAs constituye una estrategia de fotoprotección efectiva y 2) que su elevada coloración no se ha traducido en una desventaja ante la presión potencial de depredación (i.e., trucha *Onchorhynchus mykiss*). La pigmentación y por lo tanto fotoprotección se han expresado en que los copépodos puedan permanecer en la mitad superior del lago dentro de la zona fótica. Por otro lado, en relación al potencial de depredación, existen dos factores que considerar. En primera instancia, se conoce que la

conducta de escape en los copépodos calanoides está muy bien desarrollada (Byron, 1982), lo cual frenaría el consumo preferencial que los depredadores visuales ejercen sobre las especies pigmentadas. En segunda instancia, solo se han visto y capturado algunas truchas adultas, las cuales no representarían un peligro importante para los copépodos debido a su reducida talla.

De acuerdo a los habitantes de la zona, las larvas y juveniles de las truchas -los verdaderos consumidores potenciales- se encuentran en El Gancho, una zona somera de reducidas dimensiones en la porción más al sur del lago El Sol. A pesar de lo anterior, jamás se capturaron ni larvas ni juveniles de peces en los arrastres realizados en la zona pelágica, por lo que se podría concluir que: a) las larvas y juveniles de trucha se encuentran en muy bajo número o están ausentes y/o 2) hay una separación espacial entre las presas (copépodos) ubicadas en la zona pelágica y los depredadores (larvas y juveniles de trucha) en la zona litoral (El Gancho). Cualquiera que sea el caso, el resultado es una baja o nula presión de depredación sobre el zooplancton.

A partir de lo anterior podría pensarse que tanto los cladóceros como los rotíferos en el lago El Sol están en desventaja competitiva con los copépodos ya que: a) no cuentan con sustancias fotoprotectoras y b) tienen una capacidad de nado más limitada por lo que serían potencialmente presas más fáciles de capturar. Sin embargo, la abundancia de estas especies hialinas en el lago El Sol es también elevada, lo cual es un indicativo de que muy probablemente no están compitiendo con los copépodos o bien los recursos son suficientes. Con relación a la RUV, es claro que la estrategia que siguen los cladóceros y rotíferos en el lago El Sol es evitar estar expuestos a la RUV al ubicarse en la zona afótica del lago donde ya se ha atenuado la RUV. Por el otro lado, si existiera una presión de depredación sobre el zooplancton en el lago El Sol, la desventaja de una menor capacidad de escape en los cladóceros y rotíferos se vería compensada por su transparencia, lo que resultaría claramente en una ventaja.

La abundante presencia de *Daphnia ambigua* en el lago La Luna es evidencia de que las elevadas concentraciones de carotenoides y melanina constituyen una estrategia de fotoprotección efectiva. Sin embargo y a diferencia del lago El Sol, la mayor transparencia de La Luna implica que la RUV alcanza el fondo del lago por lo que los organismos independientemente de su elevada coloración, se ubican prácticamente “pegados” al fondo. Adicionalmente, la ausencia de estos organismos durante el periodo de mayor incidencia de RUV sugiere que la estrategia de acumular sustancias fotoprotectoras y el desplazamiento

hasta las regiones más profundas del lago, no son suficientes para protegerse de la RUV cuando ésta es más intensa (época fría y seca). Sin embargo, no se puede asegurar que la RUV sea la responsable única de la desaparición de los cladóceros del lago La Luna, ya que puede ser resultado de la interacción de diversas variables como el pH ácido y las bajas temperaturas entre otras. Al respecto, Dimas-Flores *et al.* (2008) mencionan al pH más ácido en La Luna como la posible respuesta a la reducida abundancia de zooplancton.

El estudio de Hebert y Emery (1990) deja claro que en los lagos más transparentes y someros dominan especies pigmentadas y pueden distribuirse libremente en la columna de agua, mientras que en los que se presenta mayor atenuación de RUV con concentraciones de moderadas a altas de material orgánico disuelto pueden existir especies tanto hialinas como pigmentadas, ya que las primeras tienden a permanecer en el fondo mientras que las segundas se distribuyen a lo largo de la columna de agua. Estas observaciones se aplican a los lagos El Sol y La Luna.

En resumen y con respecto a la pregunta de investigación cinco, se confirma que la diferencia en la transparencia de ambos lagos tiene implicaciones directas sobre las estrategias que lleva a cabo el zooplancton.

Conclusiones

- Se comprobó que la cantidad de RUV que llega a la superficie de los lagos El Sol y La Luna es elevada respecto a la reportada para latitudes templadas. Se reconocieron dos estaciones con relación a la RUV: una de máxima exposición en la época fría seca (diciembre a mayo) y otra de menor exposición en la época cálida húmeda (junio a noviembre).
- Se comprobó que las concentraciones de seston, *Clor-a* y MODC fueron reducidas en ambos lagos y se encontraron dentro del intervalo de las concentraciones reportadas para otros lagos de alta montaña. Aunque no se encontró ninguna correlación significativa entre la K_d RUV ni K_d PAR en ambos lagos con ninguno de los componentes de atenuación, en el lago El Sol la K_d RUV y la *Clor-a* fueron cuatro veces mayores mientras que las concentraciones de seston y MODC fueron tres veces más elevadas que las encontradas en el lago La Luna.
- Se comprobó que las concentraciones de los compuestos fotoprotectores en el zooplancton (*Leptodiptomus cuauhtemoci* en el lago El Sol y *Daphnia ambigua* en el lago La Luna) variaron a lo largo del periodo de muestreo. Las concentraciones aumentaron durante la época fría y seca del año cuando se presentó la mayor intensidad de RUV asociada a una K_d mínima y disminuyeron en la época cálida de lluvias de menor intensidad de RUV presentando la K_d máxima en ambos lagos.
- Se encontró que el zooplancton de los lagos El Sol y La Luna lleva a cabo migraciones verticales diarias con un patrón “normal”, esto es, ascenso al anochecer y descenso al amanecer, comportamiento común encontrado en lagos transparentes y con alta incidencia de RUV. A partir de este resultado y de los perfiles de temperatura, OD, pH y K_{25} que muestran que no existe ningún tipo de estratificación en la columna de agua, es posible afirmar que el zooplancton lleva a cabo MVD en respuesta a la luz a través de la cual evitan permanecer cerca de la capa superficial durante el día.
- Se comprobó que la diferencia de transparencia entre ambos lagos ha inducido estrategias tanto conductuales (i.e., patrones de distribución diurna en la columna de agua y MVD)

como fisiológicas (pigmentación) en el zooplancton. El zooplancton en el lago El Sol se encuentra expuesto a la RUV hasta media agua mientras que en el lago La Luna la RUV penetra hasta el fondo. La estrategia que sigue el zooplancton hialino (cladóceros y rotíferos) en el lago El Sol es evitar estar expuestos a la RUV al ubicarse en la zona afótica del lago donde ya se ha atenuado la RUV, esto es, de media agua y hacia el fondo. Por otro lado, la estrategia de los copépodos en el lago El Sol es la pigmentación y por lo tanto éstos pueden permanecer en la mitad superior del lago dentro de la zona fótica. En el lago La Luna, los cladóceros también se encuentran pigmentados como estrategia de fotoprotección. Sin embargo, la mayor transparencia de La Luna propicia que durante el día los organismos se ubiquen prácticamente “pegados” al fondo.

Literatura Citada

- Alcocer, J. 1980. Aportaciones limnológicas al estudio del lago del Sol y lago de la Luna, Nevado de Toluca, Estado de México. Servicio Social. Universidad Autónoma Metropolitana Iztapalapa. México. 18 pp.
- Alcocer, J., Oseguera, L. A., Escobar, E., Peralta, L., Lugo, A. (2004) Phytoplankton biomass and water chemistry in two high mountain lakes in Central Mexico. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* **36** (3): 342-346.
- Alonso, C., Rocco, V., Barriga, J., Battini, M. A., Zagarese, H. (2004) Surface avoidance by freshwater zooplankton: Field evidence on the role of ultraviolet radiation. *Limnology and Oceanography* **49** (1): 225-232.
- Arar E.J., Collins G.B. (1997) Method 445.0. *In vitro* determination of chlorophyll *a* and pheophytin *a* in marine and freshwater algae by fluorescence. U.S. Environmental Protection Agency. Cincinnati, 22 pp.
- Armengol, X., Miracle, M. R. (2000) Diel vertical movements of zooplankton in Lake La Cruz (Cuenca, Spain). *Journal of Plankton Research* **22** (9): 1683-1703.
- Armienta, M. A., De la Cruz-Reyna, S., Macías, J. L. (2000) Chemical characteristics of the crater lakes of Popocatepetl, El Chichon, and Nevado de Toluca volcanoes, Mexico. *Journal of Volcanology and Geothermal Research* **97**: 105-125.
- Arriaga, L., Aguilar, V., Alcocer, J., Jiménez, R., Muñoz, E., Vázquez, E. (coords.) (1998) Regiones hidrológicas prioritarias: fichas técnicas y mapa (escala 1:4000000). CONABIO. México. 142 pp + mapa.
- Banderas-Tarabay, A. G. (1997) Phycoflora of the tropical high-mountain lake El Sol, Central Mexico and some biogeographical relationships. *Hydrobiologia* **354** (24): 17-40.
- Blumthaler, M., Ambach, W., Rehwald, W. (1992) Solar UV-A radiation fluxes at two alpine stations at different altitude. *Theor. Appl. Climatol.* **46**: 39-44.
- Bo-Ping, H., Straskraba, M. (2001) Control mechanisms of diel vertical migration: theoretical assumptions. *Journal of Theoretical Biology* **210**: 305-318.
- Bracchini, L., Loiselle, S., Dattilo, A., Mazzuoli, S., Cózar, A., Rossi, C. (2004) The spatial distribution of optical properties in the ultraviolet and visible in an aquatic ecosystem. *Photochemistry and Photobiology* **80**: 139-149.
- Byron, E. R. (1982) The adaptive significance of calanoid copepod pigmentation: a comparative and experimental analysis. *Ecology* **63** (6): 1871-1886.
- Caballero-Miranda, M. (1996) The diatom flora of two acid lakes in Central Mexico. *Diatom Research* **11**: 227-240.

- Dimas, N. (2005) Dinámica y estructura del zooplancton de dos lagos de alta montaña. Tesis de Maestría. Posgrado en Ciencias del Mar y Limnología. UNAM. pp. 66.
- Dimas-Flores, N., Alcocer, J., Ciro-Pérez, J. (2008) The structure of the zooplankton assemblages from two neighboring tropical high mountain lakes. *Journal of Freshwater Ecology*. **23** (1): 21-31.
- Downing, K., Rigler, E. (1984). A manual on methods for the assessment of secondary productivity in fresh waters. *Blackwell Scientific Publications*. Segunda edición.
- Fortier, M., Fortier, L., Hattori, H., Saito, H., Legendre, L. (2001) Visual predators and the diel vertical migration of copepods under Arctic sea ice during the midnight sun. *Journal of Plankton Research* **23** (11): 1263-1278.
- Frost, P., Larson, J., Kinsman, L., Lamberti, G., Bridham, S. D. (2005) Attenuation of ultraviolet radiation in streams on northern Michigan. *Journal of North American Benthological Society* **24** (2): 246-255.
- García, E. (1988) Modificaciones al sistema de clasificación climática de Köppen. García. Ed. LIMUSA. México.
- Germ, M., Simcic, T., Gaberscik, A., Breznik, B., Hrstel, M. (2004) UV-B treated algae exhibiting different responses as a food source for *Daphnia magna*. *Journal of Plankton Research* **26** (10): 1219-1228.
- Goes, J. I., Handa N., Tagushi S., Hama T. (1994) Effect of UV-B radiation on the fatty acid composition of the marine phytoplankter *Tetraselmis* sp.: relationship to cellular pigments. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* **114**: 259–274
- Goudsmit, G. H., Lemcke, G., Livingstone, D. M., Lotter, A. F., Muller, B., Sturm, M. (2000) Hagelseewli: a fascinating high mountain lake—suitable for palaeoclimate studies?. *Verhandlung Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* **27**: 1013–1022.
- González-Villela, R., Banderas-Tarabay, A. (2002) Multivariate analysis of the primary production in a tropical high mountain lake in Mexico. *Journal of Freshwater Ecology* **17**: 75-84.
- Graham, J. M., Arancibia-Avila, P., Graham, L. E. (1996) Physiological ecology of a species of the filamentous green alga *Mougeotia* under acidic conditions: light and temperature effects on photosynthesis and respiration. *Limnology and Oceanography* **41** (2): 253-262.
- Hairston, N. G., Jr (1976) Photoprotection by carotenoid pigments in the copepod *Diaptomus nevadensis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* **73** (3): 971-974.
- Hairston, N. G., Jr. (1979) The adaptive significance of color polymorphism in two species of *Diaptomus* Copepoda. *Limnology and Oceanography* **24**: 15-37.

- Hallegraeff, G. M., Mous, I. J., Veeger, R., Flik, B. J., Ringelberg, J. (1978) A comparative study on the carotenoid pigmentation of the zooplankton of lake Maarsseveen (Netherlands) and Lake Pavin (Auvergne, France). Diurnal variations in carotenoid content. *Comp. Biochem. Physiol.* **60B**: 59-62.
- Hansson, L. A. (2000) Induced pigmentation in zooplankton: a trade-off between threats from predation and ultraviolet radiation. *Biological Sciences* **267**: (1459): 2327-2331.
- Hansson, L. A. (2000) Synergistic effects of food chain dynamics and induced behavioral responses in aquatic ecosystems. *Ecology* **81** (3): 847-851.
- Hansson, L. A. (2004) Plasticity in pigmentation induced by conflicting threats from predation and UV radiation. *Ecology* **85** (4): 1005-1016.
- Hansson, L. A., Hylander, S., Sommaruga, R. (2007) Escape from UV threats in zooplankton: A cocktail of behavior and protective pigmentation. *Ecology* **80** (8): 1932-1939.
- Hebert, P. N. D., Emery, C. J. (1990) The adaptive significance of cuticular pigmentation in *Daphnia*. *Functional Ecology* **4**: 703-710.
- Helbling, E. W., Zaratti, F., Sala, L. O., Palenque, E. R., Menchi, C. F. (2002) Mycosporine-like amino acids protect the copepod *Boeckella titicacae* (Harding) against high levels of solar UVR. *Journal of Plankton Research* **24** (3): 225-234.
- Hessen, D. O., Sorensen, K. (1990) Photoprotective pigmentation in alpine zooplankton populations. *Aqua. Fenn.* **20**: 165-170.
- Hessen, D. O. (1994) *Daphnia* responses to UV light. *Arch. Hydrobiol. Beih.* **43**:185-195.
- Hessen, D. O. (1996) Competitive trade-off strategies in Arctic *Daphnia* linked to melanism and UV-B stress. *Polar Biology* **16**: 573-579.
- Hessen, D. O., Boregraas, J., Orbek, B. (2002) Responses in pigmentation and antioxidant expression in Arctic *Daphnia* along gradients of DOC and UV exposure. *Journal of Plankton Research* **24** (10): 1009-1017.
- Kirk, J. T. O. (1994) Optics of UV-B radiation in natural waters. *Ergeb. Limnol.* **43**: 1-16.
- Lampert, W. (1989) The adaptive significance of diel vertical migration of zooplankton. *Functional Ecology* **3**: 21-27.
- Laurion, I., Lami, A., Sommaruga, R. (2000a) Distribution of mycosporine-like amino acids and photoprotective carotenoids among freshwater phytoplankton assemblages. *Aquatic, Microbial and Ecology* **26**: 283-294.
- Laurion, I., Ventura J., Catalan J., Psenner R., Sommaruga, R. (2000b) Attenuation of ultraviolet radiation in mountain lakes: Factors controlling the among- and within- lake variability. *Limnology and Oceanography* **45**: 1274-1288.

- Leech, D. M., Williamson, C. E. (2000) Is tolerance to UV radiation in zooplankton related to body size, taxon or lake transparency?. *Ecological applications* **10** (5): 1530-1540.
- Leech, D. M., Williamson, C. E. (2001) In situ exposure to solar UV radiation alters the depth distribution of *Daphnia*. *Limnology and Oceanography* **46**: 416-420.
- Löffler, H. (1964) The limnology of tropical high-mountain lakes. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* **XV**: 176-193.
- Martínez, R. (1980) Seasonal variation of phytoplankton biomass and photosynthesis in the high-mountain lake La Caldera (Sierra Nevada, Spain). In Dokulil, M., Metz, H., and Jewson, D. (eds.). *Shallow Lakes. Developments in Hydrobiology* 3. The Hague: Junk 111-119.
- Meesters, L. D., Beenaerts, J. (1993) The vertical distribution of *Daphnia magna* genotypes selected for different phototactic behavior: Outdoor experiments. *Ergeb Limno.* **39**: 137-155.
- Moeller, R. E., Gilroy, S., Williamson, C. E., Grad, G., Sommaruga, R. (2005) Dietary acquisition of photoprotective compounds (mycosporine-like amino acids, carotenoids) and acclimation to ultraviolet radiation in a fresh water copepod. *Limnology and Oceanography* **50** (2): 427-439.
- Morris, D. P., Zagarese, H., Williamson, C. E., Balseiro, E.G., Hargreaves, B.R., Modenutti, B., Moeller, R., Queimalinos, C. (1995) The attenuation of solar UV radiation in lakes and the role of dissolved organic carbon. *Limnology and Oceanography* **40** (8): 1381-1391.
- Morris, D. P., Hargreaves, B. R. (1997) The role of photochemical degradation of dissolved organic carbon in regulating the UV transparency of three lakes on the Pocono Plateau. *Limnology and Oceanography* **42** (2): 239-249.
- Persaud, A. D., Williamson, C. E. (2005) Ultraviolet and temperature effects on planktonic rotifers and crustaceans in northern temperate lakes *Freshwater Biology* **50** (3): 467-476.
- Persaud, A. D., Moeller, R., Williamson, C. E., Burns, C. W. (2007) Photoprotective compounds in weakly and strongly pigmented copepods and co-occurring cladocerans. *Freshwater Biology* **52** (11): 2121-2133.
- Queimaliños, C. (2002) The role of phytoplankton size fractions in the microbial food webs in two north Patagonian lakes (Argentina). *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* **28**: 1236-1240.
- Rautio, M., Korhola, A. (2002) UV-induced pigmentation in subarctic *Daphnia*. *Limnology and Oceanography* **47** (1): 295-299.
- Rhode, W. (1962) Sobre la producción de fitoplancton en lagos transparentes de alta montaña. *Mem. Ist Ital. Idrobiol.* **15**: 21-28.

- Rhode, W., Hobbie, J. E., Wright, R. T. (1966) Phototrophy and heterotrophy in high mountain lakes. *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* **16**: 302-313.
- Rhode, S., Pawlowski, M., Tollrian, R. (2001) The impact of ultraviolet radiation on the vertical distribution of zooplankton of the genus *Daphnia*. *Nature* **2**: 69-72.
- Ringelberg, J. (1980) Aspects of red pigmentation in zooplankton, especially copepods. *Limnol. Oceanog. Spec. Symp.* **3**: 91-97.
- Ringelberg, J. (1981) On the variation in carotenoid content. *Limnology and Oceanography* **26** (5): 995-997.
- Rzedowski, J. (1981) La vegetación de México. *LIMUSA*. México. 730 pp.
- Sarma, S. S., Elías-Gutiérrez, M., Serranía, C. (1996) Rotifers from high altitude-lakes at Nevado de Toluca volcano. *Hydrobiologia* **6**: 33-38.
- Schanz F., Borer, A., Kiefer, B. (2001) Factors influencing the time scale of vertical phytoplankton distribution in a mountain lake (Lake Wagital, Switzerland). *Verhandlungen Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* **27**: 3766–3769.
- Shosuke, I, Wakamatsu, K., Oseki, H. (1993) Spectrophotometric assay of eumelanin in tissue samples. *Analytical Biochemistry* **215**: 273-277.
- Siebe C., Macías J. L. (2006) Volcanic hazards in the Mexico city metropolitan area from eruptions at Popocatepetl, Nevado de Toluca, and Jocotitlan stratovolcanoes and monogenetic scoria cones in the Sierra Chichinautzin volcanic field. En: Siebe C., Macías J. L., Aguirre-Díaz G. J. (eds.) Neogene-Quaternary continental margin volcanism: a perspective from Mexico. *Geol. Soc. Amer. Spec. Pap.*, **402**: 253-329.
- Smith, R. C., Baker, K. S. (1981) Optical properties of the clearest natural waters (200-800 nm). *Optical Society of America*. **20** (2): 177-184.
- Sommaruga, R., Psenner, R. (1997) UV radiation in a high mountain lake of Austrian Alps: air and underwater measurements. *Photochemistry and Photobiology* **65**: 957-963.
- Sommaruga R., García-Pichel, F. (1999) UV absorbing mycosporine-like compounds in planktonic and benthic organisms from a high mountain lake. *Archiv Für Hydrobiologie* **144** (3): 255-269.
- Sommaruga, R., Psenner, R., Schaffner, E., Koinig, A., Sommaruga-Woegrath, S. (1999) Dissolved organic carbon concentration and phytoplankton biomass in high mountain lakes of the Austrian Alps: potential effect of climatic warming on UV underwater attenuation. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* **3**: 247-253.
- Sommaruga, R. (2001) The role of solar UV radiation in the ecology of alpine lakes. *Journal of Photochemistry and Photobiology B: Biology* **62**: 35-42.

- Strutzman, P. L. (1999) A comparative study of ultraviolet radiation tolerance in different populations of *Diatomus minutus*. *Journal of Plankton Research* **21**: 387-400.
- Tait, D., Thaler, B. (2000) Atmospheric deposition and lake chemistry trends at a high mountain site in the eastern Alps. *Journal of Limnology* **59**: 61-71.
- Tartarotti, B. S, Cabrera, R., Psenner, R., Sommaruga, R. (1999) Survivorship of *Cyclops abyssorum taticus* (Cyclopoida, Copepoda) and *Boeckella gracilipes* (Calanoida, Copepoda) under ambient levels of solar UVB radiation in two high mountain lakes. *Journal of Plankton Research* **21**: 549-560.
- Tartarotti, B., Cravero, W., Zagaresse, H. E. (2000) Biological weighting function for the mortality of *Boeckella gracilipes* (Copepoda, Crustacea) derived from experiments with natural solar radiation. *Photochemistry and Photobiology* **72**: 314-319.
- Tartarotti, B., Laurion, I., Sommaruga, R. (2001) Large variability in the concentration of mycosporine-like amino acids among zooplankton from lakes located across an altitude gradient. *Limnology and Oceanography* **46** (6): 1546-1552.
- Tartarotti, B., Sommaruga, R. (2002) The effect of different methanol concentrations and temperatures on the extraction of mycosporine-like aminoacids (MAAs) in algae and zooplankton. *Arch. Hydrobiol.* **154**: 691-703.
- Tartarotti, B., Baffico, G., Temporetti, P., Zagaresse, H. E. (2004) Mycosporine-like amino acids in planktonic organisms living under different UV exposure conditions in Patagonian lakes. *Journal of Plankton Research* **26** (7): 753-762.
- Tartarotti, B., Sommaruga, R. (2006) Seasonal and ontogenic changes of mycosporine-like aminoacids in planktonic organisms from an alpine lake. *Limnology and Oceanography*. **51** (3): 1530-1541.
- Thomas, W. H., Cho, B. C., Azam, F. (1991) Phytoplankton and bacterial production and biomass in subalpine Eastern Brook Lake, Sierra Nevada, California. II. Comparison with other high-elevation lakes. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* **23**: 296-302.
- Van Donk, E., Hessen, D. O. (1995) Reduced digestibility of UV-B stressed and nutrient-limited algae by *Daphnia magna*. *Hydrobiologia* **307**: 147-151.
- Van Gool, E., Ringelberg, J. (2002) Relationship between fish kairomone concentration in a lake and phototactic swimming by *Daphnia*. *Journal of Plankton Research* **24** (7): 713-721.
- Viaroli, P., Ferrari, I., Paris, G., Rosetti, G., Menozzi, P. (1994) Limnological research on northern Apennine lakes (Italy) in relation to eutrophication and acidification risk. *Hydrobiologia* **274**: 155-162.
- Vincent, W. F., Rae, R., Laurion, I., Howard-Williams, C., Priscu, J. C. (1998) Transparency of Antarctic ice-covered lakes to solar UV radiation. *Limnology and Oceanography* **43** (4): 618-624.

- Villafañe, V. E., Andrade, V., Lairana, V., Zaratti, F., Helbling E. W. (1999) Inhibition of phytoplankton photosynthesis by solar UV radiation: studies in Lake Titicaca, Bolivia. *Freshwater Biology* **42**: 215-224.
- Vinebrooke, R. D, Leavitt, P. R (1999) Differential responses of littoral communities to UV radiation in an alpine lake. *Ecology* **80** (1): 223-237.
- Williamson, C. E. (1995) What role does UV-B radiation play in freshwater ecosystems?. *Limnology and Oceanography* **40** (2): 386-392.
- Williamson, C. E., Hargreaves, B. R., Orr, P. S., Lovera, P. A. (1999) Does UV play a role in changes in predation and zooplankton community structure in acidified lakes?. *Limnology and Oceanography* **44** (2): 774-783.
- Williamson, C. E., Neale, P. J., Grad, G., De Lange, H. J., Hargreaves, B. R. (2001) Beneficial and detrimental effects of UV on aquatic organisms: implications of spectral variation. *Ecological Applications* **11** (6): 1843-1857.
- Zagaresse, H. E. Williamson, C. E., Mislivets, M., Orr, P. (1994) The vulnerability of *Daphnia* to UV-B radiation in the Northern United States. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.* **43**: 207-216.
- Zellmer, I. D. (1995) UV-B tolerance of alpine and arctic *Daphnia*. *Hydrobiologia* **307**: 153-159.
- Zellmer, I., Arts, M., Abele, D., Humbeck, K., Bridham, S. (2004) Evidence of sublethal damage in *Daphnia* (Cladocera) during exposure to solar UV Radiation in subarctic ponds. *Arctic, Antarctic and Alpine Research* **36** (3): 370-377.