

UCH-FC  
MAG-EDE  
A475  
C.1

**EFFECTO DE LA REGULACIÓN ASCENDENTE Y  
DESCENDENTE SOBRE LA ESTRUCTURA COMUNITARIA  
DEL FITOPLANCTON EN EL LAGO CHUNGARÁ: UN  
EXPERIMENTO DE MESOCOSMOS.**

Tesis  
Entregada A La  
Universidad De Chile  
En Cumplimiento Parcial De Los Requisitos  
Para Optar Al Grado De  
Magister en Ciencias Biológicas con Mención en Ecología y  
Biología Evolutiva

Facultad De Ciencias  
Por  
Ingrid Ester Alvial Chandía

Diciembre, 2009

Director de Tesis: Irma Del Carmen Vila Pinto



**FACULTAD DE CIENCIAS**  
**UNIVERSIDAD DE CHILE**  
**INFORME DE APROBACION**  
**TESIS DE MAGISTER**

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Magíster presentada por la candidata.

**INGRID ESTER ALVIAL CHANDIA**

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa Privada de Tesis rendido el día 24 de Noviembre de 2009.

Director de Tesis:  
Dra. Irma Vila Pinto

*Irma Vila Pinto*  
.....

Comisión de Evaluación de la Tesis:

Dra. Vivian Montecino Banderet

.....

Dr. Víctor Marín Briano

*V. Marín Briano*  
.....





***A mi madre, a quien adoro, por su dedicación y preocupación,***

***A mi familia y hermanos,***

***A mi compañero por su cariño y apoyo.***

## AGRADECIMIENTOS

A mi profesora Irma, por todo su apoyo, enseñanzas y consejos.

A mis compañeros del Laboratorio de Limnología, por sus valiosos comentarios y sugerencias.

Al personal del Laboratorio de Limnología, en especial a Magaly Olivares, por su ayuda prestada en el análisis de muestras.

A Rodrigo Pardo, por facilitar el diseño experimental para la realización de esta tesis.

A la Rama de Montaña de la Universidad de Chile, por fortalecer en mí un espíritu paciente y perseverante.

Al Proyecto Fondecyt N°: 1080390 por su financiamiento.



## LISTA DE MATERIAS

<b>I. Introducción</b>	<b>1</b>
<b>II. Materiales y Métodos</b>	<b>6</b>
- Área de estudio	<b>6</b>
- Comunidades acuáticas presentes en el lago Chungará	<b>8</b>
- Diseño experimental	<b>9</b>
- Análisis de fitoplancton	<b>13</b>
- Análisis estadísticos	<b>14</b>
<b>III. Resultados</b>	<b>15</b>
- Composición taxonómica del microfitoplancton en el lago Chungará	<b>15</b>
- Efecto de los tratamientos sobre la densidad del fitoplancton	<b>17</b>
- Homogeneidad de las condiciones iniciales	<b>17</b>
- Efecto de la adición de nutrientes sobre la densidad del fitoplancton	<b>17</b>
- Efecto de la exclusión de zooplancton sobre la densidad del fitoplancton	<b>21</b>
- Efecto de los tratamientos sobre el biovolumen del fitoplancton	<b>22</b>
- Homogeneidad de las condiciones iniciales	<b>22</b>
- Efecto de la adición de nutrientes sobre el biovolumen del fitoplancton	<b>22</b>
- Efecto de la exclusión de zooplancton sobre el biovolumen del fitoplancton	<b>26</b>
<b>IV. Discusión</b>	<b>30</b>
- Composición del microfitoplancton en el lago Chungará	<b>30</b>
- Validez de un control ascendente	<b>32</b>
- Validez de un control descendente	<b>34</b>
<b>V. Conclusiones</b>	<b>38</b>
<b>VI. Bibliografía</b>	<b>40</b>
<b>Anexo 1</b>	<b>45</b>
<b>Anexo 2</b>	<b>46</b>

## LISTA DE TABLAS

<b>N°</b>	<b>Contenido</b>	<b>Pág.</b>
<b>1</b>	- Abundancia relativa (%) de los taxa de fitoplancton encontrados en el lago Chungará.	<b>16</b>
<b>2</b>	- Análisis de similitud para las condiciones iniciales de los tratamientos sobre la densidad fitoplanctónica.	<b>17</b>
<b>3</b>	- Análisis de similitud entre los niveles de tratamientos con adición de nutrientes sobre la densidad fitoplanctónica.	<b>18</b>
<b>4</b>	- Porcentaje de contribución de los taxa de fitoplancton a la disimilitud entre los grupos de nutrientes sobre la densidad fitoplanctónica.	<b>20</b>
<b>5</b>	- Análisis de similitud para los tratamientos con exclusión de zooplancton sobre la densidad fitoplanctónica.	<b>21</b>
<b>6</b>	- Análisis de similitud para las condiciones iniciales de los tratamientos sobre el biovolumen del fitoplancton.	<b>22</b>
<b>7</b>	- Análisis de similitud para los tratamientos con adición de nutrientes sobre el biovolumen del fitoplancton.	<b>23</b>
<b>8</b>	- Porcentaje de contribución de los taxa de fitoplancton a la disimilitud entre los grupos de nutrientes sobre el biovolumen del fitoplancton.	<b>25</b>
<b>9</b>	- Análisis de similitud para los tratamientos con exclusión de zooplancton sobre el biovolumen del fitoplancton.	<b>26</b>
<b>10</b>	- Test pareado entre los niveles de zooplancton, mostrando diferencias significativas en agosto y noviembre de 2005.	<b>26</b>
<b>11</b>	- Porcentaje de contribución de los taxa de fitoplancton a la disimilitud entre los grupos de zooplancton en noviembre de 2005.	<b>29</b>

## LISTA DE FIGURAS

<b>N°</b>	<b>Contenido</b>	<b>Pág.</b>
<b>1</b>	- Mapa de ubicación geográfica y perfil altitudinal del lago Chungará en la Reserva de la Biosfera Lauca, Norte de Chile (18°14' S; 69°09' O).	<b>7</b>
<b>2</b>	- Diseño factorial de experimento combinando adición de nutrientes y exclusión de zooplancton.	<b>9</b>
<b>3</b>	- Concentración natural de zooplancton en los meses de agosto (2005), noviembre (2005), febrero (2006) y mayo (2006).	<b>10</b>
<b>4</b>	- Concentración natural de nutrientes (NT, PT) y concentraciones utilizadas en cada tratamiento.	<b>12</b>
<b>5</b>	- NMD-S sobre la matriz de similitud de Bray-Curtis, de los tratamientos con adición de nutrientes sobre la densidad fitoplanctónica.	<b>18</b>
<b>6</b>	- NMD-S sobre la matriz de similitud de Bray-Curtis, de los tratamientos con exclusión de zooplancton sobre la densidad fitoplanctónica.	<b>21</b>
<b>7</b>	- NMD-S sobre la matriz de similitud de Bray-Curtis, de los tratamientos con adición de nutrientes sobre el biovolumen del fitoplancton.	<b>23</b>
<b>8</b>	- NMD-S sobre la matriz de similitud de Bray-Curtis, de los tratamientos con exclusión de zooplancton sobre el biovolumen del fitoplancton.	<b>27</b>
<b>9</b>	- Variaciones en los principales grupos de fitoplancton en relación a la disponibilidad de nutrientes y zooplancton.	<b>37</b>

## INTRODUCCIÓN

En todo sistema acuático coexiste una gran cantidad de organismos que interactúan entre sí y con su medio, siendo la producción primaria fitoplanctónica la que provee la base sobre la cual se sustentan las cadenas tróficas acuáticas (Reynolds 2006). Las especies del fitoplancton varían en tamaño, forma, adaptaciones evolutivas y posiciones filogenéticas, demandas de nutrientes y energía y sensibilidad a diferentes procesos de pérdida como sedimentación y depredación (Padisák 2004). Estos atributos particulares de los organismos fitoplanctónicos pueden ser agrupados dentro de rasgos fisiológicos (e.g. tasas de incorporación de nutrientes), morfológicos (e.g. relación superficie/volumen) y fenológico-ecológicos (e.g. defensas inducidas frente a depredadores, distribución en la columna de agua), y determinan sus requerimientos y restricciones ambientales, vale decir su nicho ecológico (Padisák 2004, Reynolds 2006, Violle y col. 2007).

En un contexto comunitario, la estructura y organización de un ensamble fitoplanctónico en un lago particular, queda determinada por las propiedades del medio físico y químico, así como por las interacciones tróficas (principalmente, depredación y competencia), y por las propiedades fisiológicas del organismo (Reynolds 1988, Lampert & Sommer 2007, Violle y col. 2007). En este sentido, la disponibilidad de nutrientes y la depredación por zooplancton se encuentran entre los principales

mecanismos reguladores de la composición de especies en las comunidades fitoplanctónicas, así como también de la productividad primaria (Vanni 1987, McQueen 1989, Elser & Goldman 1991, Brett y Goldman 1997, Meybeck y col. 2006, Rückert & Giani 2008). Por ejemplo, debido a su capacidad para fijar nitrógeno, las cianobacterias pueden ser dominantes en ambientes con bajas relaciones de N:P (Vanni 1987) y, del mismo modo, la relación Si:P puede determinar la presencia de ciertas especies de diatomeas.

Por otro lado, evidencia robusta sugiere que la depredación por zooplancton afecta la composición taxonómica de los ensamblajes de presas y, sobre todo, la estructura comunitaria de sus presas, a través de interacciones directas e indirectas con ciertas especies (Meybeck y col. 2006, Rückert & Giani 2008). Un tipo de interacción directa es la depredación selectiva, que se fundamenta en las diferentes capacidades de captura y selección de presas observadas en grupos de zooplancton (Sommer y col. 2001, Sommer & Sommer 2006, Lampert & Sommer 2007). Por ejemplo, algas de gran tamaño pueden impedir la depredación (Padisák 2004); de esta forma, el zooplancton puede reducir la abundancia de algas edibles por más vulnerables a la depredación, y al mismo tiempo, favorecer la abundancia de algas grandes o de aquellas que poseen vainas mucilaginosas u otras estructuras que la hacen menos susceptibles a la depredación (Vanni, 1987). Sumado a lo anterior, también es posible observar un crecimiento compensatorio del fitoplancton no edible vía ingreso de nutrientes, principalmente fósforo, por excreción de zooplancton (Carpenter & Kitchell 1993, Sommer & Sommer 2006).

Los efectos de un control por depredadores o por el contrario, recursos, sobre atributos del fitoplancton han sido discutidos de una manera extensiva en el marco de

hipótesis relacionadas con los fenómenos de regulación descendente (“top-down”) y ascendente (“bottom-up”) (Hairston y col. 1960, Carpenter y col. 1985, McQueen y col. 1989, Brett y Goldman 1997, Gliwicz 2002, Lampert & Sommer 2007). En general, el debate sobre control descendente en contraste con el control ascendente se centra en si la abundancia, biomasa o diversidad en niveles tróficos inferiores depende del efecto de consumidores, como en una cascada trófica, o de factores que actúan desde niveles tróficos inferiores, tales como la concentración de nutrientes (Begon 2006). Brett & Goldman (1997), comprobaron que ambos controles están presentes en las comunidades planctónicas, actuando conjuntamente; pero, la magnitud de ambos controles depende de la posición trófica del nivel trófico sometido a regulación. Esta hipótesis fue predicha por McQueen y col. (1986), quienes señalaron que un control “bottom-up” es más fuerte en la base de cadenas tróficas y un control “top-down” es más fuerte a niveles tróficos superiores. Así, mientras el zooplancton podría ser más fuertemente controlado por peces zooplanctívoros que por nutrientes, el fitoplancton podría estar principalmente controlado por la disponibilidad de nutrientes y en menor grado por niveles tróficos superiores (McQueen y col. 1986).

Se han reportado diversos experimentos para evaluar el efecto del enriquecimiento de nutrientes y de la presión por herbivoría sobre comunidades fitoplanctónicas (Bergquist y col. 1985, Vanni 1987, Elser & Goldman, 1991, Cottingham y col., 1997; González, 2000, Cottingham & Schindler, 2000; Rückert & Giani 2008), y varios de ellos concuerdan con las hipótesis de McQueen y col. (1986), al demostrar que un control por recurso es más importante que un control por depredadores en regular las comunidades fitoplanctónicas. No obstante, la mayoría de estos trabajos

evalúan las respuestas comunitarias en términos de biomasa (cl *a*), siendo muy pocos los trabajos que evalúan respuestas a nivel de estructura comunitaria (Bergquist y col. 1985, Vanni 1987).

Con excepción del lago Titicaca y de algunos lagos africanos, los procesos que regulan las comunidades biológicas en lagos de altura son sólo parcialmente conocidos (Vila & Mühlhauser 1987; Vincent y col. 1992). En estos lagos, las comunidades fitoplanctónicas están adaptadas para vivir en áreas con irradiación total incidente alta, bajos rangos térmicos y baja concentración de fósforo disuelto (Vila & Mühlhauser 1987). En Chile, el lago Chungará es el más austral y de mayor altitud de los lagos altoandinos, se encuentra ubicado a 4.520 m.s.n.m. en el altiplano chileno. Lago Chungará, muestra valores de P-PO<sub>4</sub> correspondientes a valores de sistemas eutróficos (Dorador y col. 2003), pero baja abundancia de algas, razón por la cual el zooplancton ejercería un mayor control sobre la composición fitoplanctónica de este sistema. Efectivamente, Pardo (2009), evaluó el efecto de la adición de nutrientes y de la exclusión de zooplancton sobre la biomasa, medida como Cl *a*, y encontró que está principalmente regulada por mecanismos “top-down”. Sin embargo, la acción de los fenómenos de regulación no es clara a nivel de la estructura comunitaria en el lago Chungará y los antecedentes bibliográficos son insuficientes como para establecer que tanto la biomasa como la estructura comunitaria responden de igual forma a mecanismos “top-down” y “bottom-up”.

## **Hipótesis**

**Ho:** No se encontrarán diferencias significativas en la composición y abundancia relativa de las especies del fitoplancton frente a los tratamientos con adición de nutrientes y exclusión de zooplancton.

**H1:** Se espera encontrar mayores efectos de un control descendente (exclusión de zooplancton) por sobre los de un control ascendente (adición de nutrientes), sobre la composición y abundancia relativa de especies del fitoplancton.

## **Objetivo general**

Evaluar a través de un experimento de mesocosmos el efecto de la adición de nutrientes y de la exclusión de zooplancton sobre la estructura comunitaria del fitoplancton del lago Chungará.

## **Objetivos específicos**

1. Caracterizar la composición microfitoplanctónica del lago Chungará.
2. Analizar cambios en la estructura comunitaria del microfitoplancton en el lago Chungará, frente a la adición de nutrientes.
3. Analizar cambios en la estructura comunitaria del microfitoplancton en el lago Chungará, frente a la exclusión de zooplancton.

## MATERIALES Y METODOS

### *Área de estudio*

El lago Chungará es el más austral ( $18^{\circ}14'S$  y  $69^{\circ}09'O$ ) y el de mayor altitud (4520 m.s.n.m.) de los lagos altiplánicos (Figura 1). Es un lago polimíctico-frío, con origen tectónico-volcánico y como sistema endorreico, presenta alto contenido salino (Dorador y col. 2003). Por esta misma razón, cambios en el balance entre precipitación y evaporación son los determinantes del volumen de agua acumulado y por lo tanto, del nivel del lago; así, las principales pérdidas de agua se producen por evaporación (1200 mm/año) (Aceituno 1997).

Los efectos de la altura determinan fuertemente las condiciones climáticas de este sistema lacustre, siendo típicas de un lago tropical de altura, con temperaturas que en superficie pueden fluctuar entre  $3,0^{\circ}C$  en julio y  $13,5^{\circ}C$  en marzo (Mühlhauser y col. 1995). El máximo de radiación ocurre entre septiembre y diciembre alcanzando  $554,45$  Ly por día y disminuye al inicio del verano austral (diciembre a marzo) debido a la estación lluviosa, patrón conocido como “Invierno altiplánico”, donde se registran las mayores precipitaciones (Rundel & Palma 2000). El oxígeno disuelto muestra altas concentraciones entre julio y septiembre, y menores concentraciones entre enero y febrero, fluctuando entre 3 a  $6,3\text{ mg L}^{-1}$  (Mühlhauser y col. 1995). Dorador y col. (2003) reportan valores de P- $\text{PO}_4$  entre 584 y  $872\text{ ug L}^{-1}$  correspondiendo a valores de sistemas

eutróficos (Ryding & Rast 1992). Los valores de clorofila *a* reportados para este lago, pueden fluctuar entre  $0,34 \text{ mg L}^{-1}$  y  $8,74 \text{ mg L}^{-1}$  (Dorador y col. 2003), dejando al lago en el rango de la oligomesotrofia (Ryding & Rast 1992).

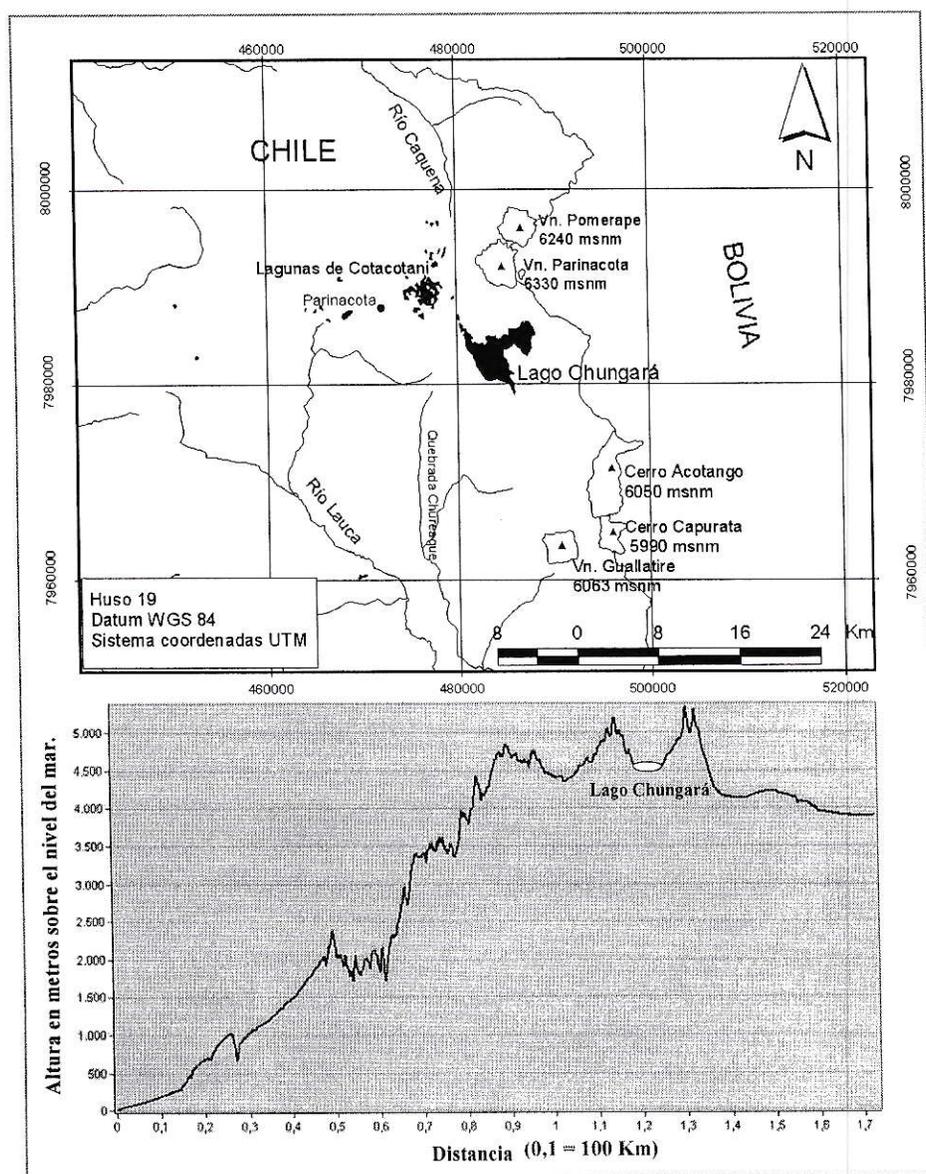


Figura 1. Mapa de ubicación geográfica y perfil altitudinal del Lago Chungará ubicado en la reserva de la Biosfera Lauca, Norte de Chile ( $18^{\circ}14' \text{ S}$ ;  $69^{\circ}09' \text{ O}$ ).

### *Comunidades acuáticas presentes en el lago Chungará*

Los principales representantes de las comunidades acuáticas del lago Chungará son macrófitas litorales representadas por *Myriophyllum elatinoides*, *Potamogeton filifolius*, *Nostoc sp.* y *Cladophora sp.* (Vargas 2000). La comunidad de peces está representada por *Orestias chungarensis* (Vila & Pardo 2006), siendo recientemente reportada la presencia de un salmonídeo introducido, *Oncorhynchus mykiss*. El zooplancton está dominado por copépodos herbívoros, principalmente del género *Boeckella* con las especies *B. occidentalis* y *B. gracilipes*, representando esta última el 86,5% de los individuos encontrados en el lago (Andrew y col. 1989, Pardo 2009).

La comunidad fitoplanctónica del lago Chungará, muestra un predominio de clorofíceas y diatomeas (Mühlhauser y col. 1995, Dorador y col. 2003). De las clorofíceas las especies más abundantes son *Botryococcus braunii*, *Closterium acutum*, *Schroederia setigera* y *Coelastrum microporum* y entre las diatomeas, las especies más abundantes son *Stephanodiscus astraea*, *S. agassizensis* (Rivera y col. 2002), *Cocconeis placentula*, *Cyclotella stelligera* (Anexo 1). Las diatomeas fueron el grupo más abundante durante el mes de agosto de 1998, mientras que las clorófitas presentaron mayores abundancias durante abril de 1980, enero de 1999, mayo de 1999 y septiembre de 1999 (Dorador y col. 2003).

## Diseño experimental

Se diseñó un experimento “in situ” para evaluar el efecto de la adición de nutrientes y de la exclusión de zooplancton sobre la estructura comunitaria (composición y abundancia de especies) del fitoplancton en el lago Chungará que, adicionalmente, permitió evaluar los efectos de ambos tratamientos sobre la biomasa fitoplanctónica (medida como *Cl a*) y que fueron reportados por Pardo (2009). El diseño experimental fue de tipo factorial completo, combinando dos niveles de nutrientes (con y sin adición de nutrientes) con tres niveles de concentración de zooplancton (concentración natural,  $\frac{1}{2}$  de la concentración natural y sin zooplancton) (Figura 2). El experimento fue replicado siguiendo el período de lluvias en el Altiplano, en agosto y noviembre del 2005, y febrero y mayo del 2006

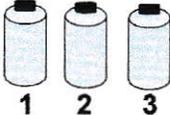
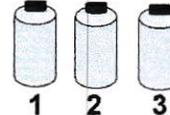
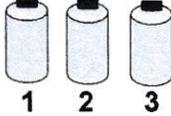
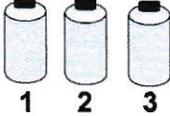
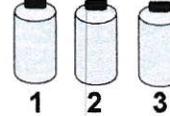
TRATAMIENTOS		ZOOPLANCTON		
		Sin zooplancton	$\frac{1}{2}$ de la concentración natural de zooplancton	Concentración natural de zooplancton
N U T R I E N T E S	Concentración natural de nutrientes			
	Doble de la concentración natural de nutrientes			

Figura 2. Diseño factorial del experimento, mostrando la combinación de niveles para los tratamientos con adición de nutrientes y exclusión de herbívoros (Pardo 2009).

Los experimentos fueron montados “in situ” en botellas de polipropileno (Falcon<sup>MR</sup>) de dos litros llenadas con agua del lago previamente filtrada (filtro de 55  $\mu\text{m}$ ) para eliminar el zooplancton presente, a las cuales se les agregó la combinación de nutrientes y zooplancton necesarias para los diferentes tratamientos. Para alcanzar la densidad de zooplancton (principalmente *Boeckella gracilipis*), a cada botella se le agregó un determinado volumen de concentrado de zooplancton. Este concentrado fue obtenido a partir del zooplancton filtrado desde muestras de agua previamente sacadas del lago. El zooplancton extraído fue mantenido en un contenedor de 25 litros para su aclimatación (1 hora antes de comenzar el experimento) y fue concentrado en 1 litro de agua para después ser agregado a los tratamientos (tratamiento 1: sin zooplancton, tratamiento 2: 23 org/L, tratamiento 3: 54 org/L) (Figura 3).

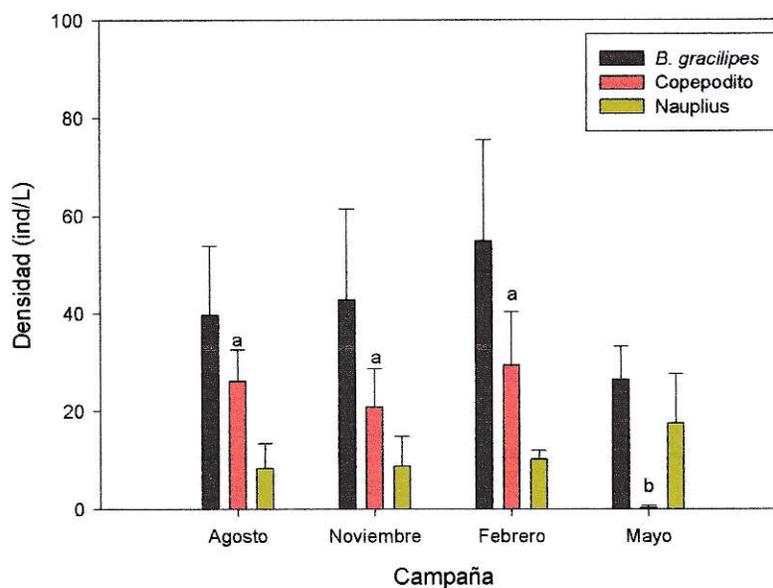


Figura 3. Concentración natural de zooplancton en los meses de agosto (2005), noviembre (2005), febrero (2006) y mayo (2006). Las letras representan diferencias significativas encontradas para copepodito (Obtenido de Pardo 2009).

Los tratamientos con adición de nutrientes consistieron, primero en medir la concentración natural de nitrógeno y fósforo en el lago, y luego duplicar estas concentraciones y agregarlas a los tratamientos en forma de  $\text{NH}_4\text{Cl}$  y  $\text{K}_2\text{HPO}_4$  (Figura 4).

Se utilizaron un total de 72 botellas, 18 de las cuales (6 tratamientos y 3 réplicas cada uno) fueron extraídas el primer día para registrar las condiciones iniciales del experimento (tratamiento control). Las restantes 54 botellas fueron incubadas a una profundidad de 7 metros, de las cuales 18 botellas (6 tratamientos y 3 réplicas cada uno) se extrajeron pasadas las 24 horas, otras 18 después de 48 horas y las restantes después de 72 horas de incubación. Desde cada una de estas botellas con tratamiento, se tomaron muestras de 150 ml para los recuentos de fitoplancton.

La respuesta del fitoplancton a los tratamientos con adición de nutrientes y exclusión de fitoplancton, fue cuantificada en términos de la concentración de organismos y del biovolumen.

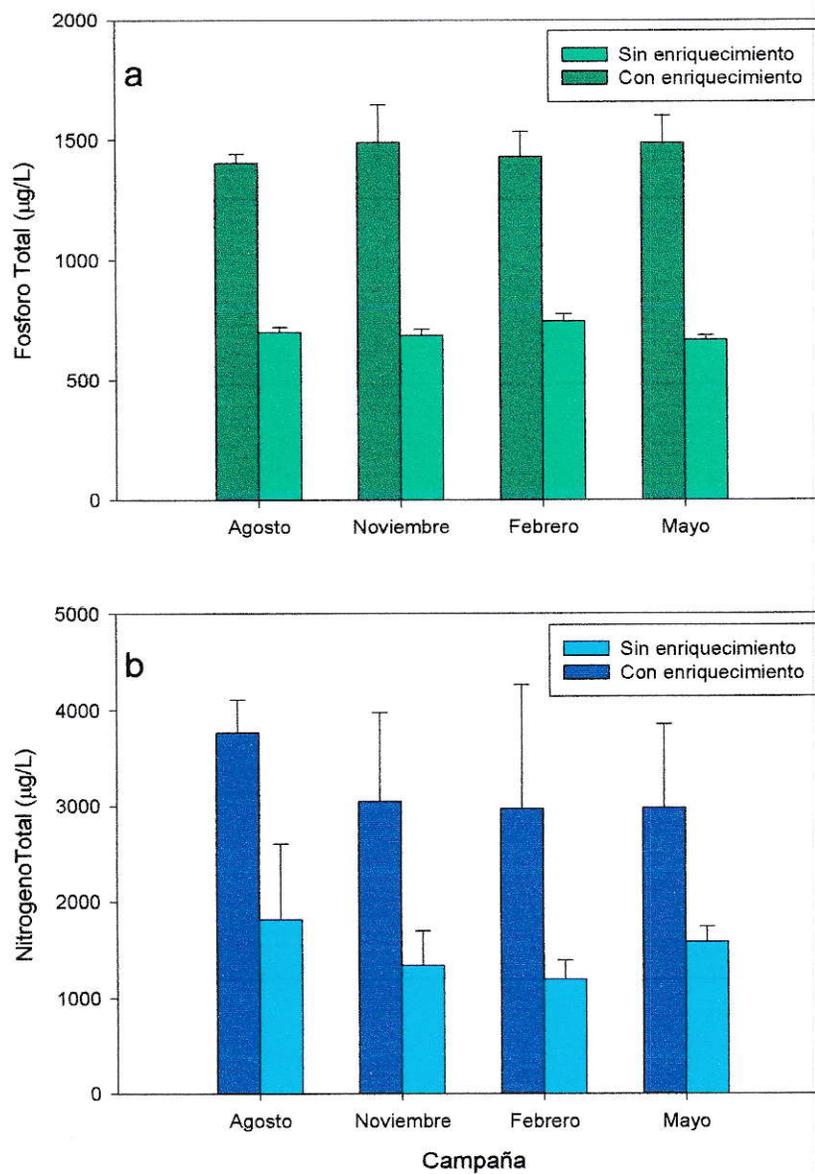


Figura 4. Concentración natural de NT y PT (sin enriquecimiento) y concentraciones duplicadas de NT y PT, correspondientes a tratamientos con adición de nutrientes (Pardo 2009).

## **Análisis de fitoplancton**

Una vez tomadas las muestras fueron fijadas “in situ” con solución ácida de lugol para su análisis en laboratorio. El análisis de fitoplancton se realizó siguiendo la metodología de Ütermohl en cámaras de sedimentación de 25 ml, en un microscopio óptico invertido modelo Zeiss a un aumento de 40X.

La densidad de organismos (N) en org ml<sup>-1</sup> se obtuvo según:  $N = CA / aSV$ , donde C es el número de organismos contados, A el área del fondo de la cámara y a el área de la banda o campo contado (mm<sup>2</sup>), S el número de bandas o campos contados y V el volumen de muestra (ml) (Arocena & Conde 1999).

En tanto, la identificación taxonómica se realizó en un microscopio óptico a 100X, según fuera necesario, y siguiendo las descripciones de Smith (1950); Prescott (1978); Parra y col. (1982a, 1982b, 1982c, 1983); Rivera y col. (1982); Liberman & Miranda (1987), Parra & Bicudo (1995) y Cadima y col. (2005).

El biovolumen fue medido de forma individual y luego promediado entre 10 especies de cada tratamiento (Anexo 1). Para esto, se midieron las dimensiones de cada individuo (largo máximo lineal, diámetro y profundidad) a un aumento de 100X., de acuerdo a las fórmulas determinadas por Hillebrand y col. (1999) y Sun & Liu (2003). Posteriormente, el volumen calculado se multiplicó por la abundancia estimada para cada especie en los diferentes tratamientos (Booth 1993).

## **Análisis estadísticos**

El efecto de los tratamientos sobre la densidad y biovolumen del microfitoplancton fue evaluado utilizando un análisis de similitud (ANOSIM). El análisis de similitud, verifica la hipótesis de que grupos de muestras comunitarias son diferentes entre sí usando métodos de permutación sobre una matriz de semejanza y la diferencia entre los grupos es medida por un estadístico R que fluctúa entre  $-1.0$  y  $1.0$ , donde un  $R \leq 0$  indica que no hay diferencias entre los grupos y un  $R > 0$  indica que los grupos difieren en su composición taxonómica (Clarke & Gorley 2006). El nivel de significancia estadística utilizado para rechazar la hipótesis nula fue de  $0,05$ .

Previo a los análisis del efecto de los tratamientos se verificó que condiciones iniciales de los tratamientos fueran homogéneas (sin diferencias estadísticamente significativas). Además, para satisfacer los requerimientos de homogeneidad de varianza y normalidad, los datos fueron transformados con  $\text{Log}(x+1)$  (Zar 1999).

El método de ordenación utilizado para representar gráficamente las similitudes y/o disimilitudes entre muestras fue un Ajuste Dimensional no-métrico (Non-metric Multi-Dimensional Scaling NMDS), usando el índice de asociación de Similitud de Bray-Curtis (Clarke & Gorley 2006). Además, se realizó un análisis SIMPER (Porcentaje de similaridad), que determina el porcentaje de las especies que contribuyen al promedio de similitud dentro de los factores establecidos (nutrientes y zooplancton) y el promedio de disimilitud entre estos. El porcentaje de corte fue establecido a  $70\%$ . Todos los análisis fueron realizados en el Programa PRIMER versión 6.1.7. (Clarke & Gorley 2006).

## RESULTADOS

### Composición taxonómica del microfitoplancton en el lago Chungará

Se registró un total de 30 taxa de fitoplancton, los que corresponden a cinco divisiones taxonómicas (Cyanophyta, Pyrrophyta, Euglenophyta, Chromophyta y Chlorophyta), siendo las clorófitas el grupo más importante tanto en presencia como en abundancia relativa (Tabla 1).

Entre las cianófitas, las especies más abundantes fueron *Gloeocapsa sp.* (5,5% en febrero de 2006) y *Anabaena sp.* (1,7% en febrero de 2006). Entre las clorófitas, las especies más abundantes fueron *Schroederia setigera* (34,1% en febrero de 2006), *Oocystis marsonii* (10,8% en febrero de 2006), *Closterium acutum* (6,3% en agosto de 2005) y *Botryococcus braunii* (4,7% en febrero de 2006). Del grupo de las Pyrrofitas, la especie más abundante fue *Chroomonas sp.*, alcanzando abundancias relativas de 74,7% y 93,6%, en noviembre de 2005 y mayo de 2006 respectivamente. Entre las diatomeas, las especies más abundantes fueron *Stephanodiscus agassizensis* (17,1% en agosto de 2005) y *Cocconeis placentula* (10,1% en febrero de 2006). La mayor riqueza de especies fue encontrada en febrero (24 taxa) y agosto (22 taxa), mientras que la menor riqueza fue encontrada en noviembre (18 taxa) y mayo (16 taxa) (Tabla 1).

Tabla 1. Abundancia (%) de los taxa de fitoplancton encontrados en el lago Chungará, en los meses de realización del experimento.

DIVISIÓN	CLASE	GÉNERO	2005		2006	
			AGO	NOV	FEB	MAY
Cyanophyta	Cyanophyceae	<i>Anabaena sp.</i>	0,4	1,0	1,7	0,8
		<i>Chroococcus sp.</i>	0,1	0,1	0,6	0,5
		<i>Coelasphaerium sp.</i>	0,2			
		<i>Gloeocapsa sp.</i>	0,3	0,1	5,5	2,6
		<i>Microcystis aeruginosa</i>	0,3			
Pyrrophyta	Cryptophyceae	<i>Chroomonas sp.</i>	38,1	74,7	8,3	93,6
		<i>Cryptomonas sp.</i>	3,5	1,7	3,5	11,3
Euglenophyta	Euglenophyceae	<i>Euglena sp.</i>			0,1	
Chromophyta	Diatomophyceae	<i>Navicula sp.</i>	0,5	0,3	1,8	
		<i>Cymbella sp.</i>			0,2	
		<i>Synedra acus</i>	5,6		0,4	
		<i>Nitzschia sp.</i>		1,4	0,1	
		<i>Stephanodiscus agassizensis</i>	17,1	1,5	3,4	3,8
		<i>Cyclotella sp.</i>	1,6	0,1	6,4	
		<i>Cocconeis placentula</i>	7,4	1,3	10,1	4,1
Chlorophyta	Euchlorophyceae	<i>Tribonema sp.</i>		1,1	0,2	
		<i>Chlorella sp.</i>	0,1	0,3	0,8	1,0
		<i>Nephrochlamys subsolitaria</i>	0,2			
		<i>Oocystis marsonii</i>	2,2		10,8	2,8
		<i>Ankyra judai</i>				0,1
		<i>Schroederia setigera</i>	11,7	14,5	34,1	15,7
		<i>Tetraedron minimum</i>	0,3			
		<i>Botryococcus braunii</i>	1,4	0,1	4,7	1,0
		<i>Dictyosphaerium pulchellum</i>	1,4	0,4	0,3	0,9
		<i>Coelastrum microporum</i>	0,1	0,1	0,8	0,3
		<i>Scenedesmus ecornis</i>			0,4	
		<i>Gloeocystis sp.</i>	1,5		0,1	
		<i>Chlamydomonas sp.</i>		0,2		
		Zigophyceae	<i>Closterium acutum</i>	6,3	1,0	5,8
		<i>Cosmarium sp.</i>			0,1	0,2
<b>Riqueza</b>			<b>22</b>	<b>18</b>	<b>24</b>	<b>16</b>

## Efecto de los tratamientos sobre la densidad del fitoplancton

### *a. Homogeneidad de las condiciones iniciales*

El análisis de similitud (ANOSIM) mostró que no existen diferencias estadísticamente significativas ( $p > 0,05$ ) entre los tratamientos al inicio del experimento (Tabla 2).

Tabla 2. Análisis de similitud (ANOSIM) para las condiciones iniciales de los tratamientos sobre la densidad fitoplanctónica.

<b>Pruebas para diferencias entre grupos de nutrientes</b>				
<b>Test Global</b>	<b>Ago-05</b>	<b>Nov-05</b>	<b>Feb-06</b>	<b>May-06</b>
R Global	0,086	0,16	0,173	-0,012
Nivel de significancia	0,264	0,119	0,104	0,489
<b>Pruebas para diferencias entre grupos de zooplancton</b>				
<b>Test Global</b>	<b>Ago-05</b>	<b>Nov-05</b>	<b>Feb-06</b>	<b>May-06</b>
R Global	0,093	0,144	0,074	0,189
Nivel de significancia	0,241	0,710	0,291	0,118

### *b. Efecto de la adición de nutrientes sobre la densidad del fitoplancton*

El análisis de similitud de dos vías-cruzado mostró efectos estadísticamente significativos de los tratamientos con adición de nutrientes sobre la densidad del fitoplancton en noviembre ( $p = 0,02$ ), febrero ( $p = 0,02$ ) y mayo ( $p = 0,035$ ) (Tabla 3). Estos resultados fueron verificados por valores de R positivos (noviembre: 0,457; febrero: 0,593 y mayo: 0,432), y fueron representados gráficamente en el análisis de

ordenación N-MDS (Figura 5), donde se observa una clara separación de las densidades de fitoplancton entre los dos niveles de nutrientes en noviembre, febrero y mayo.

Tabla 3. Análisis de similitud (ANOSIM) entre los niveles de tratamientos con adición de nutrientes sobre la densidad fitoplanctónica en el lago Chungará.

Pruebas para diferencias entre grupos de nutrientes				
Test Global	Ago-05	Nov-05	Feb-06	May-06
R Global	-0,122	0,457	0,593	0,432
Nivel de significancia	0,767	0,02	0,02	0,035

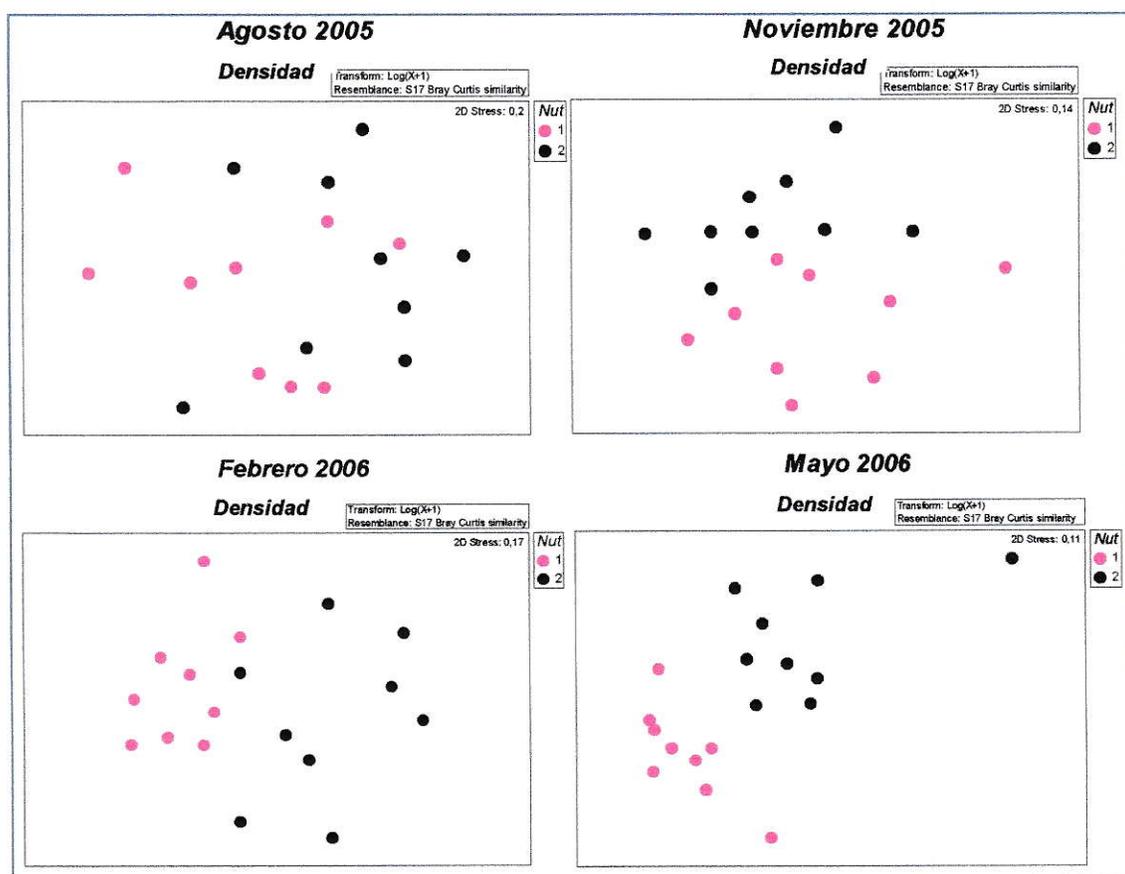


Figura 5. Análisis de Escalamiento Multidimensional no-métrico (N-MDS) sobre la matriz de similitud de Bray-Curtis, mostrando las diferencias significativas entre los tratamientos con adición de nutrientes sobre la densidad fitoplanctónica en noviembre (2005), febrero (2006) y mayo (2006).

Los resultados del análisis SIMPER (porcentaje de similitud) son mostrados en la Tabla 4, e indican la contribución de las especies de fitoplancton a las diferencias significativas encontradas entre los grupos de nutrientes (Grupo I, sin adición de nutrientes y Grupo II, con adición de nutrientes) en noviembre (2005), febrero (2006) y mayo (2006).

En el mes de noviembre, el promedio de disimilitud de Bray-Curtis entre las densidades de fitoplancton según los niveles de nutrientes fue de 28,55, y las especies que contribuyeron a esta disimilitud son: *Chroomonas sp.*, con 17,83%, *Closterium acutum* con 15,63%, *Anabaena sp.* con 15,55% y *Stephanodiscus agassizensis* con 15,28%. En febrero, el promedio de disimilitud de Bray-Curtis entre las densidades de fitoplancton según los niveles de nutrientes fue de 29,35. Las especies que más contribuyen a esta disimilitud son *Ankyra sp.* (7,79%), *Nephroclamys subsolitaria* (7,46%), *Chlorella sp.* (6,49%), *Cryptomonas sp.* (6,15%), *Chroomonas sp.* (6,15%) y *Cosmarium sp.* (5,88%).

Por su parte, el promedio de disimilitud de Bray-Curtis entre las densidades de fitoplancton según los niveles de nutrientes en mayo fue de 21,30, y las especies que más contribuyen a esta disimilitud fueron *Scenedesmus sp.* (8,91%), *Cyclotella stelligera* (8,87%), *Navicula sp.* (8,73%), *Nephroclamys subsolitaria* (7,95%) que solo se registró en el grupo II, *Chroococcus sp.* (7,87%), *Cryptomonas sp.* (6,18%) y *Anabaena sp.* (6,04%).

Tabla 4. Porcentaje de contribución de las especies de fitoplancton a la disimilitud entre los grupos de nutrientes sobre la densidad fitoplanctónica. Para cada mes se presenta el promedio de abundancia por grupo y el promedio de disimilitud de Bray-Curtis.

<b>Noviembre 2005</b>		<b>Promedio de disimilitud de Bray-Curtis: 28,55.</b>		
Especies	Abund.Media Grupo I	Abund.Media Grupo II	Disim. Prom.	Contrib.%
<i>Chroomonas sp.</i>	7,53	10,21	5,09	17,83
<i>Closterium acutum</i>	4,11	2,88	4,46	15,63
<i>Anabaena sp.</i>	2,2	0,99	4,44	15,55
<i>Stephanodiscus agassizensis</i>	3,07	4,06	4,36	15,28
<b>Febrero 2006</b>		<b>Promedio de disimilitud de Bray-Curtis: 29,35.</b>		
Especies	Abund.Media Grupo I	Abund.Media Grupo II	Disim. Prom.	Contrib.%
<i>Ankyra sp.</i>	0,69	3,59	2,29	7,79
<i>Nephroclamys subsolitaria</i>	0,28	3,04	2,19	7,46
<i>Chlorella sp.</i>	1,95	3,72	1,9	6,49
<i>Cryptomonas sp.</i>	0,64	2,35	1,81	6,15
<i>Chroomonas sp.</i>	1,04	3,13	1,79	6,1
<i>Cosmarium sp.</i>	1,09	3,18	1,72	5,88
<i>Botryochloris sp.</i>	0,79	2,65	1,72	5,87
<i>Anabena sp.</i>	2,38	3,9	1,69	5,75
<i>Euglena sp.</i>	0,64	2,45	1,57	5,36
<i>Coelastrum microporum</i>	1,53	2,93	1,47	5
<i>Microcystis aeruginosa</i>	1,1	1,73	1,43	4,88
<b>Mayo 2006</b>		<b>Promedio de disimilitud de Bray-Curtis: 21,30.</b>		
Especies	Abund.Media Grupo I	Abund.Media Grupo II	Disim. Prom.	Contrib.%
<i>Scenedesmus sp.</i>	0	2,74	1,9	8,91
<i>Cyclotella stelligera</i>	1,99	3,57	1,89	8,87
<i>Navicula sp.</i>	1,23	2,14	1,86	8,73
<i>Nephroclamys subsolitaria</i>	0	2,47	1,69	7,95
<i>Chroococcus sp.</i>	2,82	3,88	1,68	7,87
<i>Cryptomonas sp.</i>	6,38	4,54	1,32	6,18
<i>Anabaena sp.</i>	1,11	1,75	1,29	6,04
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i>	2,98	3,13	1,22	5,74
<i>Chlorella sp.</i>	4	5,37	1,14	5,36

*c. Efecto de la exclusión de zooplancton sobre la densidad del fitoplancton*

El análisis de similitud de dos vías-cruzado no entregó efectos estadísticamente significativos de los tratamientos con exclusión de zooplancton sobre la densidad del fitoplancton (Tabla 5).

Tabla 5. Análisis de similitud (ANOSIM) de dos vías-cruzado para los tratamientos con exclusión de zooplancton sobre la densidad del fitoplancton.

Pruebas para diferencias entre grupos de zooplancton				
Test Global	Ago-05	Nov-05	Feb-06	May-06
R Global	-0,053	0,053	-0,099	0,123
Nivel de significancia	0,609	0,321	0,79	0,123

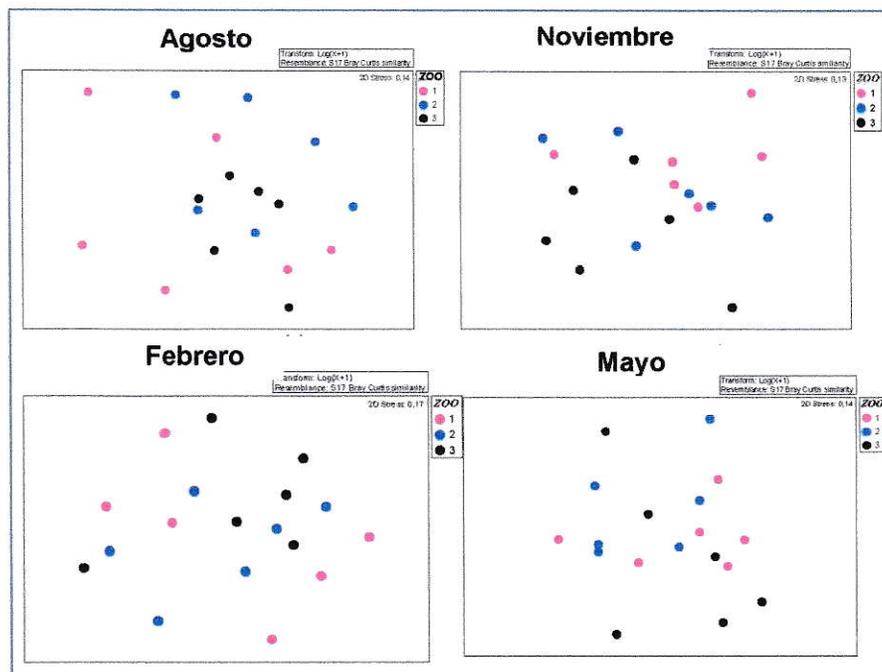


Figura 6. Análisis N-MDS sobre la matriz de similitud de Bray-Curtis, mostrando la ordenación de los niveles de zooplancton sobre la densidad fitoplanctónica.

## Efecto de los tratamientos sobre el biovolumen del fitoplancton

### *a. Homogeneidad de las condiciones iniciales*

El análisis de similitud (ANOSIM) indicó que no existen diferencias estadísticamente significativas entre los tratamientos y sus combinaciones (Tabla 6).

Tabla 6. Análisis de similitud para las condiciones iniciales de los tratamientos sobre el biovolumen del fitoplancton.

<b>Pruebas para diferencias entre grupos de nutrientes</b>				
<b>Test Global</b>	<b>Ago-05</b>	<b>Nov-05</b>	<b>Feb-06</b>	<b>May-06</b>
R Global	0,074	0,123	0,049	0,185
Nivel de significancia	0,364	0,20	0,39	0,106
<b>Pruebas para diferencias entre grupos de zooplancton</b>				
<b>Test Global</b>	<b>Ago-05</b>	<b>Nov-05</b>	<b>Feb-06</b>	<b>May-06</b>
R Global	0,095	0,128	0,037	0,214
Nivel de significancia	0,243	0,18	0,364	0,72

### *b. Efecto de la adición de nutrientes sobre el biovolumen del fitoplancton*

El análisis de similitud de dos vías-cruzado mostró efectos estadísticamente significativos de los tratamientos con adición de nutrientes sobre el biovolumen del fitoplancton en los meses de noviembre, febrero y mayo (Tabla 7). El análisis de ordenación N-MDS (Figura 7), mostró una clara separación de los biovolúmenes asociados a los dos niveles de nutrientes en noviembre, febrero y mayo.

Tabla 7. Análisis de similitud de dos vías-cruzado para los tratamientos con adición de nutrientes sobre el biovolumen del fitoplancton.

Pruebas para diferencias entre grupos de nutrientes				
Test Global	Ago-05	Nov-05	Feb-06	May-06
R Global	0,259	0,531	0,395	0,765
Nivel de significancia	0,073	<b>0,03</b>	<b>0,03</b>	<b>0,01</b>

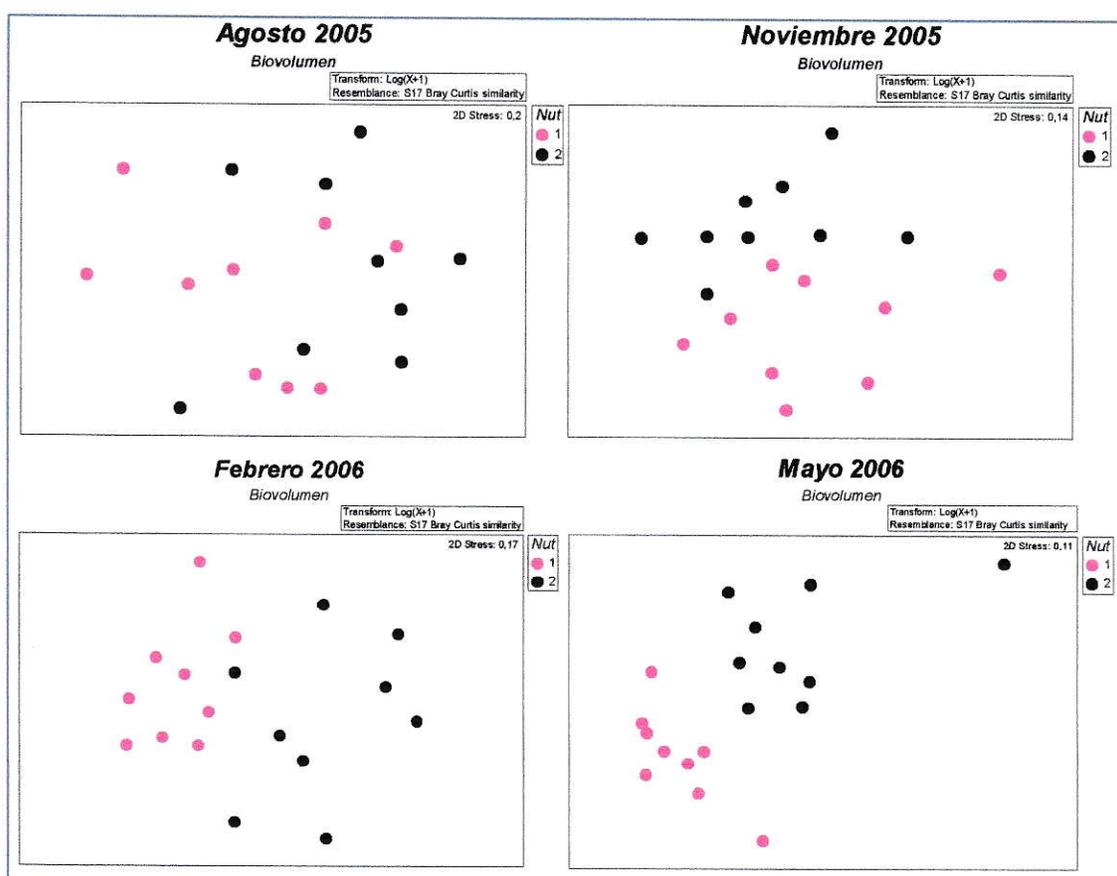


Figura 7. Análisis de Escalamiento Multidimensional no-métrico (N-MDS) sobre la matriz de similitud de Bray-Curtis, mostrando la separación de los biovolúmenes asociados a los niveles de nutrientes en noviembre (2005), febrero (2006) y mayo (2006).

Los resultados del análisis SIMPER (porcentaje de similitud) son mostrados en la Tabla 8, e indican la contribución de las especies de fitoplancton a la disimilitud entre los biovolúmenes asociados a los tratamientos de nutrientes (Grupo I: sin adición de nutrientes y Grupo II: con adición de nutrientes), en noviembre, febrero y mayo.

El análisis entregó para noviembre un promedio de disimilitud de Bray-Curtis de 38,51, y las especies que más contribuyen a esta disimilitud fueron: *Stephanodiscus agassizensis* (12,33%), *Closterium acutum* (11,22%), *Anabaena sp.* (10,66%), *Tribonema sp.* (10,18%) y *Nitzschia sp.* (9,84%). En febrero, el promedio de disimilitud de Bray-Curtis entre el Grupo I y II, fue de 27,31. Las especies que más contribuyen a esta disimilitud fueron *Euglena sp.* (7,81%), *Ankyra sp.* (7,75%), *Gloeobotrys sp.* (7,4%), *Cryptomonas sp.* (7,23%), *Microcystis aeruginosa* (7,05%) y *Nephroclamys subsolitaria* (6,67%).

Por su parte, la disimilitud promedio de Bray-Curtis para mayo fue de 35,40 y las especies que más contribuyen a esta disimilitud, fueron *Gloeocapsa sp.* (9,87%), *Gloeocystis sp.* (9,17%), *Botryococcus braunii* (5,81%), *Ankyra sp.* (7,72%), que solo estuvo presente en el Grupo II, *Botryococcus braunii* (5,91%) y *Cyclotella stelligera* (5,38%) (Tabla 8).

Tabla 8. Porcentaje de contribución de las especies de fitoplancton a la disimilitud entre los grupos de nutrientes sobre el biovolumen. Para cada mes se presenta el promedio de abundancia por grupo y el promedio de disimilitud de Bray-Curtis.

<b>Noviembre 2005</b>				
<b>Promedio de disimilitud de Bray-Curtis: 38,51.</b>				
Especies	Abund.Media Grupo I	Abund.Media Grupo II	Disim. Prom.	Contrib.%
<i>Stephanodiscus agazissensis</i>	10,44	9,3	4,75	12,33
<i>Closterium acutum</i>	5,99	9,08	4,32	11,22
<i>Anabaena sp.</i>	1,95	5,06	4,1	10,66
<i>Tribonema sp</i>	3,93	2,48	3,92	10,18
<i>Nitzschia sp.</i>	2,63	4,5	3,79	9,84
<i>Cryptomonas sp.</i>	4,8	1,04	3,46	8,99
<i>Chlamydomonas sp.</i>	3,48	0	2,61	6,78
<b>Febrero 2006</b>				
<b>Promedio de disimilitud de Bray-Curtis: 27,31.</b>				
Especies	Abund.Media Grupo I	Abund.Media Grupo II	Disim. Prom.	Contrib.%
<i>Euglena sp.</i>	7,86	2,19	2,13	7,81
<i>Ankyra sp.</i>	7,6	1,68	2,12	7,75
<i>Gloeobotrys sp.</i>	7,42	2,15	2,02	7,4
<i>Cryptomonas sp.</i>	5,9	1,82	1,97	7,23
<i>Microcystis aeruginosa</i>	5,82	3,56	1,92	7,05
<i>Nephroclamys subsolitaria</i>	5,71	0,61	1,82	6,67
<i>Cosmarium sp.</i>	8,07	2,92	1,79	6,55
<i>Coelastrum sp.</i>	8,45	4	1,69	6,18
<i>Chlorella sp.</i>	6,96	4,25	1,45	5,29
<i>Anabaena sp.</i>	7,75	5,25	1,32	4,83
<b>Mayo 2006</b>				
<b>Promedio de disimilitud de Bray-Curtis: 35,40.</b>				
Especies	Abund.Media Grupo I	Abund.Media Grupo II	Disim. Prom.	Contrib.%
<i>Gloeocapsa sp.</i>	11,42	1,29	3,49	9,87
<i>Gloeocystis sp.</i>	2,05	11,75	3,25	9,17
<i>Ankyra sp.</i>	0	8,09	2,73	7,72
<i>Botryococcus braunii</i>	10,64	8,05	2,09	5,91
<i>Cyclotella stelligera</i>	7,35	2,72	1,9	5,38
<i>Navicula sp.</i>	4,35	2,56	1,72	4,87
<i>Chroococcus sp.</i>	6,06	4,49	1,56	4,41
<i>Cryptomonas sp.</i>	7,69	11,98	1,55	4,38
<i>Scenedesmus</i>	4,76	0	1,54	4,34
<i>Nephroclamys subsolitaria</i>	4,15	0	1,36	3,84
<i>Chlorella sp.</i>	11,02	7,88	1,3	3,67
<i>Anabaena sp.</i>	3,62	2,24	1,23	3,47

*c. Efecto de la exclusión de zooplancton sobre el biovolumen del fitoplancton*

El análisis de similitud mostró diferencias estadísticamente significativas de la exclusión de zooplancton en noviembre ( $p = 0,03$ ) y marginalmente en agosto ( $p = 0,053$ ) (Tabla 9). Estos resultados fueron verificados por un test pareado (Pairwise Test) en la Tabla 10 y representados gráficamente en un análisis de ordenación N-MDS en la Figura 8.

Tabla 9. Análisis de similitud (ANOSIM) de dos vías-cruzado para los tratamientos con exclusión de zooplancton sobre el biovolumen del fitoplancton.

<b>Pruebas para diferencias entre grupos de zooplancton</b>				
<b>Test Global</b>	<b>Ago-05</b>	<b>Nov-05</b>	<b>Feb-05</b>	<b>May-06</b>
R Global	0,255	0,333	-0,202	0,053
Nivel de significancia	<b>0,053</b>	<b>0,03</b>	0,943	0,274

Tabla 10. Test pareado entre los niveles de zooplancton, mostrando diferencias significativas en agosto y noviembre de 2005 (nivel de significancia  $\leq 5\%$ ).

<b>Test pareado entre niveles de zooplancton</b>				
<b>Grupos</b>	<b>Agosto 2005</b>		<b>Noviembre 2005</b>	
	<b>Estadístico R</b>	<b>Nivel %</b>	<b>Estadístico R</b>	<b>Nivel %</b>
<b>1-2</b>	0,037	48%	0,241	13%
<b>1-3</b>	0,278	6%	0,5	<b>4%</b>
<b>2-3</b>	0,407	<b>4%</b>	0,352	<b>3%</b>

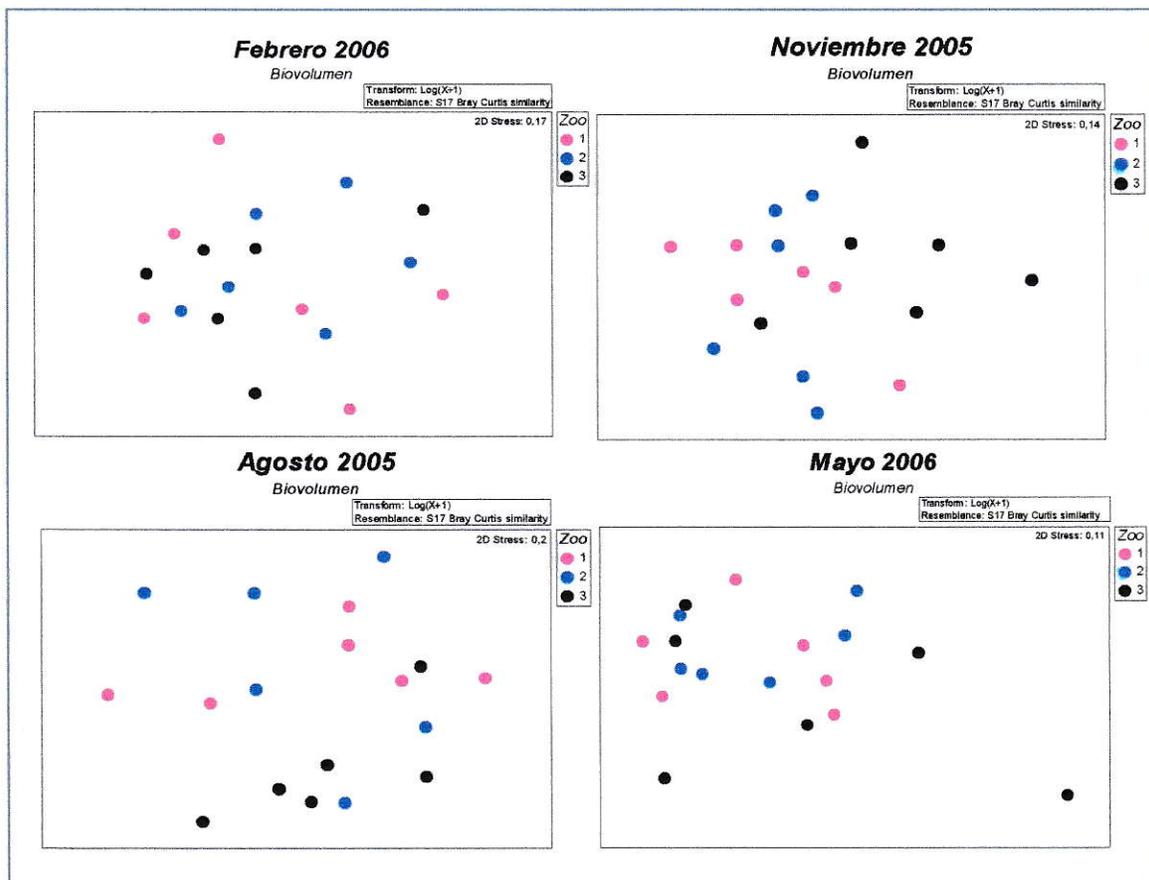


Figura 8. Análisis de Escalamiento Multidimensional no-métrico (N-MDS) sobre la matriz de similitud de Bray-Curtis, mostrando la ordenación entre los biovolúmenes de fitoplancton en relación con los grupos de tratamientos de zooplancton en agosto y noviembre de 2005.

En la Tabla 11, se entrega el porcentaje de contribución de las especies del fitoplancton a la disimilitud encontrada entre los grupos de zooplancton (Grupo I: sin zooplancton, Grupo II:  $\frac{1}{2}$  de la concentración natural de zooplancton y Grupo III: concentración natural de zooplancton) en noviembre de 2005. El promedio de disimilitud de Bray-Curtis entre los grupos I y II fue de 28,26. Las especies que más contribuyen con esta disimilitud fueron: *Tribonema sp.* (17,16%), *Nitzschia sp.* (12,57%), *Anabaena sp.* (12,32%), *Cryptomonas sp.* (8,12%) y *Cocconeis placentula* (8,06%). Entre el grupo I y el grupo II existen ocho especies en común. El promedio de disimilitud de Bray-Curtis entre los grupos I y III fue de 39,14 y las especies que contribuyen con esta disimilitud fueron *Closterium acutum* (11,96%), *Tribonema sp.* (11,6%), *Nitzschia sp.* (11,6%), *Anabaena sp.* (11,46%) y *Cryptomonas sp.* (10,58%), que sólo se encontró en el Grupo I, y *Stephanodiscus agazzisensis* (10,41%).

Entre el grupo II y III, el promedio de disimilitud de Bray-Curtis fue de 34,94 y las especies que más contribuyen a esta diferencia son: *Closterium acutum* (13,6%), *Stephanodiscus agassizensis* (13,41%), *Nitzschia sp.* (13,06%) y *Cryptomonas sp.* (10,35%), que no fue encontrada en el grupo III al igual que *Chlamydomonas sp.*, que mostró un porcentaje de contribución de 8,23%.

Tabla 11. Porcentaje de contribución de las especies a la disimilitud entre los grupos (niveles) de zooplankton en noviembre de 2005 sobre el bivolumen. Para cada nivel se presenta el promedio de abundancia por grupo y el promedio de disimilitud.

<b>a) Promedio de disimilitud de Bray-Curtis: 28,26.</b>				
Especies	Abund.Media		Disim. Prom.	Contrib.%
	Grupo I	Grupo II		
<i>Tribonema sp.</i>	4,76	3,67	4,85	17,16
<i>Nitzschia sp.</i>	4,21	5,31	3,55	12,57
<i>Anabaena sp.</i>	5,21	4,03	3,48	12,32
<i>Cryptomonas sp.</i>	4,55	4,21	2,29	8,11
<i>Stephanodiscus agassizensis</i>	11,84	9,78	2,28	8,08
<i>Cocconeis placentula</i>	1,18	2,79	2,28	8,06
<i>Chlamydomonas sp.</i>	1,68	3,54	2,2	7,77
<i>Closterium acutum</i>	8,71	8,84	2,15	7,59
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i>	1,43	0	1,04	3,67
<i>Cosmarium sp.</i>	1,34	0	0,97	3,44
<i>Chlorella sp.</i>	1,22	0	0,89	3,14

<b>b) Promedio de disimilitud de Bray-Curtis: 39,14</b>				
Especies	Abund.Media		Disim. Prom.	Contrib.%
	Grupo I	Grupo III		
<i>Closterium acutum</i>	8,71	5,05	4,68	11,96
<i>Tribonema sp.</i>	4,76	1,18	4,54	11,6
<i>Nitzschia sp.</i>	4,21	1,18	4,54	11,6
<i>Anabaena sp.</i>	5,21	1,28	4,48	11,46
<i>Cryptomonas sp.</i>	4,55	0	4,14	10,58
<i>Stephanodiscus agassizensis</i>	11,84	8	4,07	10,41

<b>c) Promedio de disimilitud de Bray-Curtis: 34,94</b>				
Especies	Abund.Media		Disim. Prom.	Contrib.%
	Grupo II	Grupo III		
<i>Closterium acutum</i>	8,84	5,05	4,75	13,6
<i>Stephanodiscus agassizensis</i>	9,78	8	4,69	13,41
<i>Nitzschia sp.</i>	5,31	1,18	4,56	13,06
<i>Cryptomonas sp.</i>	4,21	0	3,62	10,35
<i>Anabaena sp.</i>	4,03	1,28	2,9	8,3
<i>Chlamydomonas sp.</i>	3,54	0	2,88	8,23

## DISCUSIÓN

### **Composición taxonómica del microfitoplancton en el lago Chungará**

El estudio de la comunidad microfitoplanctónica del lago Chungará realizado en este trabajo, en muestras obtenidas en un experimento de mesocosmos, permitió caracterizar la comunidad en dos aspectos fundamentales. En primer lugar, resalta la baja concentración de organismos registrados en el lago durante los cuatro meses de realización del experimento, y en segundo lugar, se observó que el grupo taxonómico más abundante del microfitoplancton fueron las clorófitas.

En relación a la concentración de organismos del microfitoplancton, ésta, rara vez superó las 20 células por mililitro. De acuerdo a Wetzel (2001), la concentración de organismos citada para lagos oligotróficos de latitudes medias se encuentra entre 10 y 100 células por mililitro y en lagos eutróficos entre 100 a 10.000 células por mililitro. Por lo tanto, durante los períodos muestreados, lago Chungará presenta densidades fitoplanctónicas, sólo comparables a lagos oligotróficos e incluso, ultraoligotróficos. Esta baja concentración de organismos se puede explicar por las condiciones extremas de temperatura e irradiación determinadas por la altitud del lago Chungará, que permitiría la adaptación de unos pocos taxa (Vila & Muhlhauser 1987, Dorador y col. 2003).

Salvo el bajo número de constituyentes de la flora algal, la composición fitoplanctónica del lago Chungará es bastante similar a la descrita para otro lago tropical de altura, el lago Titicaca. En este lago, las clorófitas también representan el grupo dominante, constituyendo aproximadamente un 70,9% de la flora, seguidas por cianófitas (18,4%), euglenófitas (6,2%) y pirrófitas (4,5%) (Iltis 1993). Así mismo, se ha reportado la dominancia de clorófitas en otros lagos tropicales de altura en Ecuador (Gunkel & Casallas 2002) y en México (Banderas 1997). En este último estudio, realizado en un lago tropical a 4.170 m.s.n.m., las clorófitas estuvieron representadas en 66%, las cianófitas en 20% y las diatomeas en 7%. Como se mencionó anteriormente, en el lago Chungará el grupo taxonómico más importante en presencia y abundancia fueron las clorófitas (43%), seguidas por pirrófitas (38%), diatomeas (14%) y cianófitas (6%). Las especies de clorófitas más abundantes fueron *Schroederia setigera*, *Oocystis marsonii*, *Closterium acutum* y *Botryococcus braunii*. Entre las pirrófitas, la especie más abundante fue *Chroomonas sp.*, principalmente durante noviembre y mayo, y de las diatomeas, *Stephanodiscus agassizensis* y *Cocconeis placentula* (Tabla 1).

Padisák (2004), menciona que las algas verdes por lo general poseen coeficientes de saturación de la luz ( $I_k$ ) más altos que muchas cianobacterias y diatomeas, en consecuencia, su particular actividad fotosintética llega a ser inhibida sólo a intensidades de luz muy altas. Esto explicaría que este grupo sea abundante en lagos tropicales de altura sometidos a alta irradiación como el lago Chungará y el lago Titicaca, entre otros.

En comparación a la abundancia relativa de microalgas descritas para los años 1998 y 1999 por Dorador y col. (2003; Anexo 2), resalta principalmente la ausencia de *Chroomonas sp.* Las especies de este grupo son consideradas estrategias “c” del

fitoplancton, de pequeño tamaño, colonizadoras y oportunistas ante un aumento de nutrientes; además, los individuos de este grupo pueden fotosintetizar a bajas condiciones de luz y temperatura (Reynolds 1997). De este modo, las características ecológicas de *Chroomonas sp*, permiten establecer sus mayores abundancias durante noviembre y mayo, cuando los nutrientes están concentrados sólo de forma moderada (Figura 4), factor que sería promotor de competencia por recursos entre las especies, favoreciéndose así a especies colonizadoras como *Chroomonas sp*.

Por su parte, durante el mes de febrero se observó la mayor riqueza de especies con un predominio de clorófitas, corroborando lo señalado por Dorador y col. (2003), quienes reportan un aumento sostenido de la temperatura en el lago Chungará, que provocaría un aumento en la riqueza específica del fitoplancton en este lago. En relación a ello, varias investigaciones han dado cuenta de las consecuencias que tendría un aumento de la temperatura en las comunidades fitoplanctónicas, mostrando mayores tasas de crecimiento y abundancia de cianobacterias en lagos eutróficos (De Senerpont y col. 2007) y cambios taxonómicos en algas e invertebrados debido a nuevos hábitat y nutrientes disponibles (Smol y col. 2005). Sin embargo, el efecto de un aumento en la temperatura sobre comunidades fitoplanctónicas en lagos tropicales de altura es aún poco conocido.

### **Validez de un control ascendente**

El análisis de similitud, mostró diferencias significativas para los tratamientos con adición de nutrientes sobre la densidad y biovolumen en los meses de noviembre,

febrero y mayo (Tabla 3 y 7), y efectos significativos de los tratamientos con exclusión de zooplancton sobre el biovolumen en noviembre y marginalmente en agosto (Tabla 9). Por otra parte, Pardo (2009), quien evaluó el efecto de ambos tratamientos sobre la biomasa fitoplanctónica, observó efectos significativos de la exclusión de zooplancton en el mes de agosto, argumentando que el principal mecanismo de control de la biomasa del fitoplancton sería de tipo “top-down”.

Si bien, el lago Chungará mostró altas concentraciones de nutrientes durante el desarrollo del experimento (Figura 4), los efectos significativos de la adición de nutrientes estarían relacionados a variaciones en el medio físico, asociadas a períodos transicionales o ciclos pre y post lluvias en el Altiplano. Estos cambios en el medio físico y químico, afectarían las características fisiológicas y aptitudes competitivas de las especies, además de la interacción con depredadores. Ciertamente, en febrero, donde Pardo (2009) registró la temperatura más alta (11,4°C), se cuantificó la mayor riqueza de especies (Tabla 1) con un predominio de clorófitas, como *Ankyra judai*, *Nephroclamys subsolitaria*, *Chlorella sp.*, *Cosmarium sp.* y *Botrychloris sp.*, las cuales aumentaron en densidad pero disminuyeron en biovolumen con la adición de nutrientes. En relación a ello, Vadrucchi y col. (2007), afirman que el volumen celular del fitoplancton puede variar según la estación, ciclos de vida, factores ambientales y características fisiológicas de los organismos. Por otra parte, en mayo, período post-lluvias, *Scenedesmus sp.*, *Cyclotella stelligera*, *Navicula sp.*, *Gloeocystis sp.* y *Chroococcus sp.*, aumentaron tanto en densidad (Tabla 4) como en biovolumen (Tabla 8) al incorporar nutrientes al medio. En su mayoría, estas especies pueden ser consideradas estrategias “s”, tolerantes al stress ambiental y a condiciones variables en nutrientes, luz y temperatura (Reynolds 2006).

### Validez de un control descendente

Como ya se mencionó, el análisis de similitud mostró efectos significativos de la exclusión de zooplancton sobre el biovolumen en los meses de agosto y noviembre, observándose aumento significativos en la abundancia de *Anabaena sp.*, *Stephanodiscus agassizensis*, *Closterium acutum*, *Nitzschia sp.*, *Dictyosphaeirum pulchellum*, *Cosmarium sp.*, *Chlorella sp.* y *Chlamydomonas sp.* (Tabla 11). La mayoría de estas especies son consideradas estrategias “c”, competidoras de pequeño tamaño y favorecidas cuando hay un alto suministro de nutrientes y el zooplancton es escaso, dado su alta susceptibilidad a la depredación (Reynolds 2006). No así, *S. agassizensis*, diatomea de mayor tamaño y con mayor resistencia a la depredación, pero que también se benefició al adicionar nutrientes. Esto sería coherente con lo señalado por Sommer & Sommer (2006), ya que al no existir un control por depredación, el fitoplancton pequeño aumentaría su biomasa más rápido que el fitoplancton de mayor tamaño.

Los resultados del presente trabajo muestran que tanto la densidad fitoplanctónica (org/L) como el biovolumen fitoplanctónico del lago Chungará, estarían principalmente controlados por nutrientes (“bottom-up”). Estos resultados concuerdan con las hipótesis de McQueen y col. (1986), quienes infirieron que el fitoplancton está principalmente controlado por la disponibilidad de nutrientes y en menor grado por los niveles tróficos superiores. No obstante, estos autores aclaran que la magnitud de ambos mecanismos puede variar en relación al estado trófico de los sistemas. Así, la presión por zooplancton puede ser menos importante en lagos con alta concentración de nutrientes, particularmente porque los lagos ricos en nutrientes a menudo son dominados

por cianófitas que tienen bajo valor nutricional en términos de ingestabilidad y digestibilidad para el zooplancton (Lampert & Sommer 2007). Esta situación pareciera no ocurrir en lago Chungará, ya que como se mencionó anteriormente, la comunidad fitoplanctónica es dominada por clorófitas y pirrófitas, algas muy susceptibles a la depredación (Makino & Ban 2000). Más aún, el zooplancton del lago Chungará, es dominado por el copépodo *Boeckella gracilipes* y efectivamente, este copépodo es capaz de ingerir no sólo por tamaño sobre ciertas algas (Carpenter & Kitchell 1993) sino que también puede depredar selectivamente en algas con mayor movilidad, como *Rhodomonas* y *Chroomonas* (Balseira y col. 2001).

Por otro lado, Rückert & Giani (2008) señalan que cuando hay un alto stock de recursos para el fitoplancton, las tasas de crecimiento se mantienen altas y los probables efectos de una presión por herbivoría se vuelven indetectables. Bajo estas condiciones, agregan los autores, la abundancia del fitoplancton total disponible se encuentra sobre el umbral de concentración mínima o cantidad mínima de alimento necesaria a la cual el crecimiento de zooplancton es cero. Esta explicación parece ajustarse más a los resultados reportados en la presente tesis para el lago Chungará, ya que se cuantificaron altas concentraciones de nutrientes en los meses de realización del experimento (Figura 4). No obstante, la presión por herbivoría no sería del todo irrelevante, ya que también se registraron efectos significativos de la exclusión de zooplancton sobre el biovolumen del fitoplancton en agosto y noviembre del 2005 (Tabla 9).

En base a los resultados encontrados en el presente trabajo, se sugiere el siguiente escenario de regulación fitoplanctónica en el lago Chungará (Figura 9). De esta forma, en agosto, mes más frío en el altiplano, el fitoplancton mostraría poca densidad y

existiría un control descendente. En noviembre, la comunidad fitoplanctónica estaría dominada por pirrófitas (principalmente *Chroomonas sp.*), algas de pequeño tamaño adaptadas a condiciones mas frías pero muy susceptibles a la depredación, por lo cual mostrarían altas tasas de crecimiento que sobrepasarían a las del zooplancton. En febrero, las condiciones ambientales más favorables en temperatura e irradiación, cambiaría la estructura comunitaria del fitoplancton y dominarían las clorófitas, cuyas tasas de crecimiento sobrepasarían a las del zooplancton y un control descendente perdería importancia, al igual que el mes anterior, por lo cual, en estas condiciones un control ascendente por nutrientes sería más importante. En mayo, la comunidad fitoplanctónica estaría dominada por *Chroomonas sp*, dada la alta disponibilidad de nutrientes por dilución y aporte de cuencas asociado al período post-lluvias en el altiplano. En este período se sugiere que existiría un equilibrio entre crecimiento de fitoplancton y consumo por zooplancton.

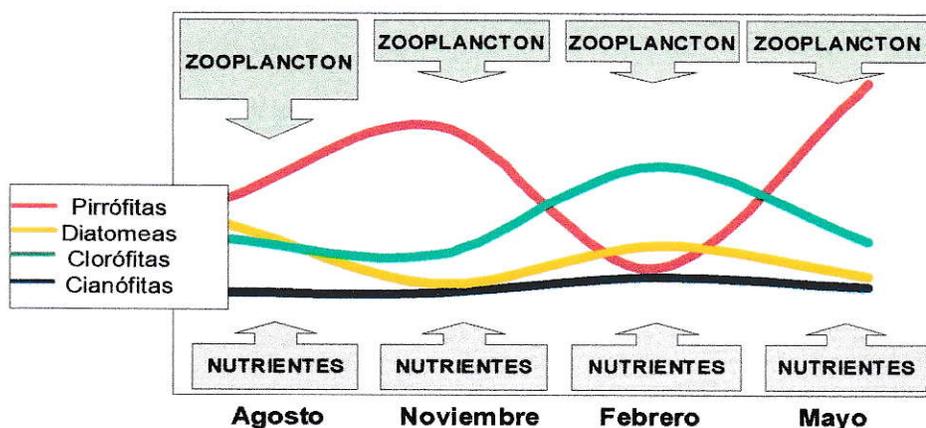


Figura 9. Variaciones en los principales grupos del fitoplancton en relación a la disponibilidad de nutrientes y zooplancton en el lago Chungará.

En la literatura, no existen antecedentes que señalen que la biomasa y la estructura comunitaria responden de forma distinta a mecanismos “top-down” y “bottom-up”. Por el contrario, los resultados reportados en esta tesis muestran que ambos parámetros deben ser evaluados en conjunto. De igual forma, esto verifica lo señalado por Bergquist y col. (1985), quienes predicen que “el volumen es uno de los caracteres más efectivos para determinar la respuesta de las algas al zooplancton”. La importancia de evaluar efectos de nutrientes y zooplancton sobre caracteres morfológicos y de abundancia, radica en las implicancias que tiene el tamaño corporal, por ejemplo, en la eficiencia de captura de los depredadores (Sommer y col. 2001), en el desempeño fisiológico del individuo y en la susceptibilidad a la depredación (Padisák 2004).

En relación a la hipótesis planteada, en la cual se esperaba encontrar un control descendente por sobre un control ascendente, ésta es rechazada, ya que si bien ambos mecanismos están presentes en el lago Chungará, los resultados muestran que la comunidad fitoplanctónica estaría principalmente regulada por mecanismos ascendentes (“bottom-up”). Como investigación futura, se propone la realización de experimentos que evalúen la respuesta del fitoplancton a la presencia de zooplancton bajo condiciones ambientales variables de temperatura e irradiación, tanto a nivel de biomasa como de estructura comunitaria. Además de definir la interacción fitoplancton y zooplancton a nivel de estructura de tamaño de ambos componentes, para establecer los factores que regulan la eficiencia a la cual la producción primaria es convertida a biomasa de zooplancton.

## CONCLUSIONES

- Las clorófitas responden más rápido a la adición de nutrientes en condiciones climáticas más favorables, mientras que *Chroomonas sp.*, domina en los meses más fríos y con alta disponibilidad de nutrientes, períodos en los cuales el zooplancton ejerce una interacción negativa sobre el microfitoplancton, dado el tamaño adecuado para una mayor filtración.
- La composición comunitaria (biovolumen y abundancia relativa) del fitoplancton, estaría siendo regulada primordialmente por un control “bottom-up”.
- No obstante, las altas concentraciones de nutrientes registradas en lago Chungará durante la realización del experimento, pequeñas variaciones en la disponibilidad de nutrientes provocarían cambios importantes en la abundancia y composición taxonómica del microfitoplancton.
- En base a los resultados encontrados en la presente tesis, tanto un control “top-down” como un control “bottom-up” estarían presentes en el lago Chungará, pero la magnitud de cada mecanismo dependería por una lado del parámetro evaluado (biomasa o estructura comunitaria) y por otro, de las variaciones en las características abióticas del lago Chungará.

- El zooplancton ejercería un efecto negativo sobre la densidad del microfitoplancton en períodos de menor temperatura donde las especies tengan menores tasas de crecimiento y el tamaño del organismo permita una mayor filtración.
- Los resultados encontrados afirman la importancia de evaluar efectos de control ascendente y descendente sobre el fitoplancton, tanto a nivel de biomasa como de composición comunitaria, para obtener una respuesta más completa de la comunidad microfitoplanctónica a los mecanismos reguladores en lagos de altura.
- Finalmente, este trabajo contribuyó a comprender la respuesta de las especies del microfitoplancton a variables bióticas y abióticas, lo que constituye una aproximación al funcionamiento del ecosistema en el lago Chungará.

## BIBLIOGRAFÍA

- Aceituno, P. 1997. Aspectos generales del clima en el altiplano sudamericano. En: Charrier R, P Aceituno, M Castro, A Llanos & LA Raggi (eds) El Altiplano: ciencia y conciencia de Los Andes: 63-69. Actas del Segundo Simposio Internacional de Estudios Altiplánicos, Santiago, Chile.
- Andrew, T., S. Cabrera Y V. Montecino. 1989. Diurnal changes in zooplankton respiration rates and the phytoplankton activity in two Chilean lakes. *Hydrobiologia* 175: 121-135.
- Arocena, R. Y D. Conde. 1999. Métodos en Ecología de Aguas Continentales. Universidad de la República, Montevideo, Uruguay. 233 pp.
- Balseira, E., B. Modenutti Y C. Queimaliños. 2001. Feeding of *Boeckella gracilipes* (Copépoda, Calanoidea) on ciliates and phytoflagellates in an ultraoligotrophic Andean lake. *Journal of Plankton Research* 23:849-857.
- Banderas, T. 1997. Phycoflora of the Tropical high mountain lake El Sol, Central Mexico and some Biogeographical relationships. *Hydrobiología* 354: 17-40.
- Begon, M., C. Towsned Y J. Harper. 2006. Ecology. Fourth Edition. Blackwell Publishing 714 pp.
- Bergquist, A., S. Carpenter Y J. Latino. 1985. Shifts in phytoplankton size structure and community composition during grazing by contrasting zooplankton assemblages. *Limnology & Oceanography* 30: 1037-1045.
- Booth, B.C. 1993. Estimating cell concentration and biomasa of autotrophic plankton using microscopy. En Kemp P y col. (Eds.) Handbook of methods in aquatic microbial ecology. Lewis Publ. London: 199-205.
- Brett, M. Y Ch. Goldman. 1997. Consumer versus Resource Control in Freshwater Pelagic Food Webs. *Science* 275: 384-386.

- Cadima, M., Fernández, E. Y L. López. 2005. Algas de Bolivia con énfasis en el Fitoplancton: Importancia, Ecología, Aplicaciones y Distribución de Géneros. Editorial: Centro de Ecología Simón I. Patiño. Santa Cruz, Bolivia. 396 p.
- Carpenter, S. Y J. Kitchell. 1993. The trophic cascade in lakes. Cambridge University Press, New York, USA.
- Carpenter, S., J. Kitchell Y J. Hodgson. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *Bioscience* 35: 634-639.
- Clarke, K. Y R. Gorley. 2006. PRIMER V6: User manual/tutorial, PRIMER-E, Plymouth, UK, 172 pp.
- Cottingham, K., S. Knight, S. Carpenter, J. Cole, M. Pace Y E Wagner. 1997. Response of phytoplankton and bacteria to nutrients and zooplankton: a mesocosm experiment. *Journal of Plankton Research* 19: 995-1010.
- Cottingham, K. Y D. Schindler. 2000. Effects of grazer community structure on phytoplankton response to nutrient pulses. *Ecology* 81: 183-200.
- De Senerpont L., W. Mooij Y J. Huisman. 2007. Climate-induced shifts in an experimental phytoplankton community: a mechanistic approach. *Hidrobiología* 584: 403-413.
- Dorador, C., R. Pardo Y I. Vila. 2003. Variaciones temporales de parámetros físicos, químicos y biológicos de un lago de altura: el caso del lago Chungará. *Revista Chilena de Historia Natural* 76: 15-22.
- Elser, J. Y C. Goldman. 1991. Zooplankton effects on phytoplankton in lakes of contrasting trophic status. *Limnology and Oceanography* 36: 64-90.
- Gliwicz, Z. 2002. On the different nature of top-down and bottom-up effects in pelagic food webs. *Freshwater Biology* 47: 2296-2312.
- González, E. 2000. Nutrient enrichment and zooplankton effects on the phytoplankton community in microcosms from El Andino reservoir (Venezuela). *Hydrobiologia* 434: 81-96.
- Gunkel, G. Y J. Casallas. 2002. Limnology of an equatorial high mountain lakes-lago San Pablo, Ecuador. The significance of deep diurnal mixing for lake productivity. *Limnológica* 32: 33-43.
- Hairston, N., Smith, F. Y L. Slobodkin. 1960. Community structure, population control and competition. *Am. Nat.* 94: 421-425.

- Hillebrand, H. C. Durselen, U. Kirschtel, T. Pollinger Y T. Zohary. 1999. Biovolume calculation for pelagic and benthic microalgae. *Journal of Phycology* 35: 403-424.
- Iltis A. 1993. Estudio florístico general. En: Dejoux C & A Iltis (eds) El lago Titicaca: Síntesis del conocimiento limnológico actual: 139-209. Orstom/Hisbol, La paz, Bolivia.
- Lampert, W. Y U. Sommer. 2007. *Limnoecology: The Ecology of Zooplankton Communities*. The University Press of New England, Hanover, NH.
- Lieberman, M. Y C. Miranda. 1987. Contribución al conocimiento del fitoplancton del lago Titicaca. OLDEPESCA, Documento de pesca No. 003, Lima, Perú. 82 pp.
- Makino W. Y S. Ban. 2000. Response of life history traits to food conditions in a cyclopoid copepod from an oligotrophic environmental. *Limnology & Oceanography* 45: 396-401.
- McQueen, D., Post, J. Y E. Mills. 1986. Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems. *Canadian Journal Of Fish and Aquatic Sciences* 43:1571-1581.
- McQueen, D., M. Johannes Y J. Post. 1989. Bottom-up and top-down impacts on freshwater pelagic community structure. *Ecological Monographs* 59: 289-309.
- Meybeck M, N. Peters Y D. Chapman. 2006. *Water Quality and Biogeochemistry*. In: *Encyclopedia of Hydrological Sciences*. John Wiley & Sons, Ltd.
- Mühlhauser, H., N. Hrepic, P. Mladinic, V. Montecino Y S. Cabrera. 1995. Water quality and limnological features of high altitude Andean lake, Chungará, in northern Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 68: 341-349.
- Pardo, R. 2009. Regulación de la biomasa fitoplanctónica en el lago Chungará. Control de la eutrofización mediante pastoreo de copépodos. Tesis de Doctorado en Ecología y Biología Evolutiva. Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Chile. 76 pp.
- Parra, O., M, González, V. Dellarossa, P. Rivera Y M. Orellana. 1982. Manual taxonómico del fitoplancton de aguas continentales. Vol. I. Cyanophyceae. Ediciones Universidad de Concepción, 70 pp.
- Parra, O., M, González, V. Dellarossa, P. Rivera Y M. Orellana. 1982. Manual taxonómico del fitoplancton de aguas continentales. Vol. II. Chrysophyceae – Xanthophyceae. Ediciones Universidad de Concepción, 82 pp.
- Parra, O., M, González, V. Dellarossa, P. Rivera Y M. Orellana. 1982. Manual taxonómico del fitoplancton de aguas continentales. Vol. III. Cryptophyceae – Dinophyceae – Euglenophyceae. Ediciones Universidad de Concepción, 98 pp.

- Parra, O., M. González Y V. Dellarossa. 1983. Manual taxonómico del fitoplancton de aguas continentales. Vol. V. Chlorophyceae. Ediciones Universidad de Concepción. 351 pp.
- Parra, O. Y C. Bicudo. 1995. Introducción a la biología y sistemática de las algas de aguas continentales. Ediciones Universidad de Concepción, Concepción, Chile. 268 pp.
- Prescott, G. 1978. How to know the Freshwater algae. Third Edition. The Pictured Key Nature Series. 293 pp.
- Reynolds C. 2006. The Ecology of Freshwater Phytoplankton. Cambridge University Press, Cambridge. 365 pp.
- Reynolds, C. 1988. Functional morphology and adaptive strategies of freshwater phytoplankton. Growth and Survival Strategies of Freshwater Phytoplankton (ed. C.D. Sandgren), pp. 348-433. Cambridge University Press, Cambridge.
- Reynolds, C. 1997. Vegetation processes in the pelagic: a model for ecosystem theory. Ecology Institute, Oldenforf, 371 pp.
- Ryding, S. Y W. Rast. 1992. El control de la eutrofización en lagos y pantanos. UNESCO, The Partenón Publishing Group, París, Francia. 375 pp.
- Rivera, P., O. Parra, M. González, V. Dellarossa Y M. Orellana. 1982. Manual taxonómico del fitoplancton de aguas continentales. Bacillariophyceae. Ediciones Universidad de Concepción. 97 pp.
- Rivera, P., F. Cruces Y I. Vila. 2002. Primera cita de *Stephanodiscus agassizensis* Hakansson & Kling (Bacillariophyceae) en Chile. Gayana Botánica 59: 79-86.
- Rückert, G. Y A. Giani. 2008. Biological interactions in the plankton community of a tropical eutrophic reservoir: is the phytoplankton controlled by zooplankton?. Journal of Plankton Research 30: 1157-1168.
- Smith, G. 1950. The freshwater algae of the United States. McGraw-Hill, New York. 719 pp.
- Smol, J., A. Wolfe, J. Birks Y M. Douglas. 2005. Climate-driven regime shifts in the biological communities of arctic lakes. PNAS 102: 4397-4402.
- Sommer, U., Sommer F. Y B. Santer B. (2001). Complementary impact of copepods and cladocerans on phytoplankton. Ecology letters 4: 545-550.
- Sommer, U. Y F. Sommer. 2006. Cladocerans versus copepods: the cause of contrasting top-down controls on freshwater and marine phytoplankton. Oecología 147: 183-194.

- Sun, J. Y D. Liu. 2003. Geometric models for calculating cell biovolume and surface area for phytoplankton. *Journal of Plankton Research* 25: 1331-1346.
- Vanni, M. 1987. Effects of nutrients and zooplankton size on the structure of a phytoplankton community.
- Vadrucci, M, M Cabrini Y A. Basset. 2007. Biovolume determination of phytoplankton guilds in transitional water ecosystems of Mediterranean Ecoregion. *Transitional Waters Bulletin* 2: 83-102.
- Vargas, C. 2000. Trama trófica en el lago Chungará: análisis comunitario como instrumento de manejo para la conservación biológica. Tesis para grado de Biólogo con mención en Medio Ambiente. Facultad de Ciencias, Universidad de Chile, Santiago. 112 pp.
- Vila, I. Y H Mühlhauser. 1987. Dinámica de lagos de altura, perspectivas de investigación. *Archivos de Biología y Medicina Experimentales (Chile)* 20: 95-103.
- Vila I Y R Pardo. 2006. Peces límnicos. En: CONAMA (ed). *Biodiversidad de Chile: Patrimonio y desafíos*, pp. 306-311. Ocho Libros Editores, Santiago de Chile.
- Violle, C, M. Navas, D. Vile, E. Kazakov, C. Fortunel, I., Hummel Y E. Garnier. 2007. Let the Concept of trait be functional. *Oikos* 116: 882-892.
- Vincent, W, W. Wurtsbaugh, C. Vincent Y P. Richerson. 1992. Seasonal dynamics of nutrient limitation in a tropical high-altitude lake (Lake Titicaca, Peru-Bolivia): application of physiological bioassays. *Limnology 6 Oceanography* 29: 540-552.
- Wetzel, R. 2001. *Limnology: Lake and River Ecosystems*, Third Edition. Academic Press, California.
- Zar, J. 1999. *Biostatistical Análisis*. Cuarta Edición. Prentice Hell. New Yersey. 663 pp.

**Anexo 1:** Lista de especies registradas durante la realización del experimento y su biovolumen calculado.

<b>Taxa</b>	<b>Biovolumen (<math>\mu\text{m}^3</math>)</b>
<i>Anabaenas sp.</i>	30,8
<i>Ankyra judai.</i>	92,7
<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	25,5
<i>Aulacoseira granulata</i>	1334,2
<i>Botryochloris sp.</i>	16,3
<i>Botryococcus braunii</i>	2907,7
<i>Chlamydomonas sp.</i>	141,3
<i>Chlorella</i>	286,2
<i>Chroococcus sp.</i>	49,9
<i>Chroomonas sp.</i>	10,9
<i>Closterium acutum</i>	177,2
<i>Cocconeis placentula</i>	465,1
<i>Coelasphaerium sp.</i>	211,9
<i>Coelastrum microporum</i>	189,2
<i>Cosmarium sp.</i>	252,5
<i>Crucigenia sp.</i>	211,1
<i>Cryptomonas sp.</i>	209,3
<i>Cyclotella sp.</i>	71,7
<i>Cymbella sp.</i>	478,1
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i>	339,3
<i>Euglena sp.</i>	1105,3
<i>Ephitemia adnata</i>	599,7
<i>Gloeocapsa sp.</i>	624,4
<i>Gloecystis sp.</i>	570,3
<i>Microcystis aeruginosa</i>	1669,1
<i>Navicula sp.</i>	54,5
<i>Nephroclamys subsolitaria</i>	20,9
<i>Nitzschia sp.</i>	139,2
<i>Oocystis crassa</i>	279,5
<i>Scenedesmus ecornis</i>	89,1
<i>Schroederia setigera</i>	26,1
<i>Staurastrum gracile</i>	655,7
<i>Stephanodiscus agassizensi</i>	290,1
<i>Synedra sp.</i>	29,6
<i>Tetraedron minimum</i>	25,6
<i>Tribonema sp.</i>	47,8

**Anexo 2:** Abundancia relativa de microalgas (%) durante abril de 1980, agosto de 1998, y enero, mayo y septiembre de 1999 (Dorador y col. 2003).

Especie	Abr-80	Ago-98	Ene-99	May-99	Sep-99
<i>Anabaena sp.</i>	0.00	0.15	2.51	0.00	0.98
<i>Ankistrodesmus falcatus</i>	0.00	0.33	0.00	0.00	0.00
<i>Aulacoseira granulata</i>	0.00	0.91	6.67	0.06	2.11
<i>Botryococcus braunii</i>	90.57	0.16	6.15	43.63	1.96
<i>Chroococcus sp.</i>	0.00	0.00	2.04	0.33	0.22
<i>Closterium acutum</i>	0.02	7.34	0.05	2.03	8.69
<i>Cocconeis placentula</i>	0.34	1.91	0.98	0.45	2.23
<i>Coelastrum microporum</i>	0.00	5.96	19.32	16.62	41.23
<i>Coscinodiscus sp.</i>	0.00	0.03	0.00	0.15	0.00
<i>Cosmarium sp.</i>	0.00	0.00	0.05	0.01	0.00
<i>Crucigenia sp.</i>	0.00	0.00	0.01	0.00	0.00
<i>Cryptomonas sp.</i>	0.00	1.62	0.00	1.30	0.00
<i>Cyclotella stelligera</i>	0.00	7.04	12.09	3.34	8.32
<i>Desmidium swartzii</i>	0.00	0.00	0.00	0.03	0.00
<i>Dictiosphaerium pulchellum</i>	0.00	0.00	0.09	0.26	0.08
<i>Dunaliella sp.</i>	0.00	0.03	0.00	0.00	0.00
<i>Elakatothrix viridis</i>	0.00	0.03	0.00	0.00	0.20
<i>Epithemia sp.</i>	0.00	0.07	0.20	0.00	0.04
<i>Fragilaria crotonensis</i>	0.00	0.00	0.00	0.19	0.62
<i>Gleocystis sp.</i>	0.00	0.00	0.00	0.11	0.00
<i>Gloeocapsa sp.</i>	0.00	0.00	4.86	0.03	1.59
<i>Lagynion sp.</i>	1.47	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Lyngbia sp.</i>	0.00	0.35	0.00	0.00	0.00
<i>Merismopedia sp.</i>	0.00	0.00	0.00	0.38	0.00
<i>Microcystis aeruginosa</i>	0.00	0.00	4.64	0.00	0.00
<i>Mougeotia sp.</i>	0.00	0.07	0.00	0.00	13.51
<i>Navicula sp.</i>	0.00	0.34	0.19	0.03	0.42
<i>Nephroclamys subsolitaria</i>	1.02	0.00	0.03	0.12	0.00
<i>Oocystis sp.</i>	0.14	0.83	15.66	0.19	3.75
<i>Oscillatoria sp.</i>	0.00	0.61	3.30	0.05	0.97
<i>Pediastrum duplex</i>	0.00	2.19	0.00	0.00	0.00
<i>Rhoicosphenia sp.</i>	0.00	0.07	0.00	0.00	0.00
<i>Scenedesmus ecornis</i>	0.00	0.05	0.00	0.00	0.35
<i>Schroederia setigera</i>	0.30	0.35	13.91	0.58	2.34
<i>Sphaerocystis schroeteri</i>	1.89	1.87	2.26	0.42	0.35
<i>Staurastrum gracile</i>	0.00	0.10	0.00	0.00	0.00
<i>Stephanodiscus astraea</i>	3.95	67.56	4.98	29.66	10.06
<i>Synedra ulna</i>	0.30	0.00	0.00	0.00	0.00
<i>Tetraedron minimum</i>	0.00	0.03	0.01	0.03	0.00