

UCH-FC
MAG-EBE
A189
C.1

**EFFECTOS DE LA DEPREDACION DE PECES Y ADICION
DE NUTRIENTES EN LAS COMUNIDADES PLANCTONICAS:
UN EXPERIMENTO DE MESOCOSMOS**

Tesis

Entregada a la

Universidad de Chile

En cumplimiento parcial de los requisitos

Para optar al grado de

Magíster en Ciencias Biológicas con mención en Ecología y Biología Evolutiva

Facultad de Ciencias

Por

Patricio Andrés Acuña González

Noviembre, 2005

Director de Tesis MSc.

Irma Vila Pinto

FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION

TESIS DE MAGISTER

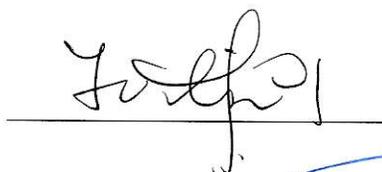
Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la tesis de Magíster presentada por el candidato.

PATRICIO ANDRES ACUÑA GONZALEZ

Ha sido aprobada por la Comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Magíster en Ciencias Biológicas con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa de Tesis rendido el día 05 del mes de agosto del año 2005.

Director de Tesis:

MSc. Irma Vila Pinto

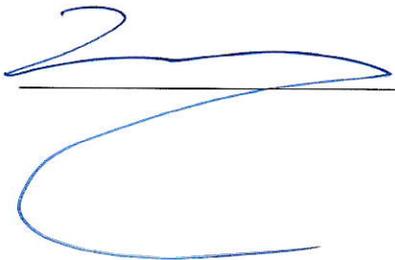


Comisión de Evaluación de la Tesis:

Dr. Víctor H. Marín



Dr. Rodrigo Ramos



A mis seres queridos

AGRADECIMIENTOS

A mis padres Patricio y María Isabel, y a mis hermanas les agradezco su apoyo incondicional que me han entregado en esta nueva etapa académica.

A la profesora Irma, por apoyarme en mi desarrollo tanto profesional como personal, además de apoyarme en el desarrollo de esta tesis. Mis compañeros e integrantes del laboratorio Rodrigo, Sergio, Vilma, Martita y Carolina quienes me acompañaron y apoyaron tanto en terreno como en el laboratorio. A los profesores Víctor M. Y Rodrigo R. por sus beneficiosos aportes en la realización de este escrito.

A mis amigos y amigas que de alguna forma u otra han estado siempre a mi lado.

Y a la empresa de servicios sanitarios de Valparaíso ESVAL S.A. por su apoyo logístico en el embalse Peñuelas.

INDICE DE MATERIAS

Lista de Tablas	vi
Lista de Figuras	vi
Lista de Anexos	xi
Resumen	xiii
Abstract	xiv
Introducción	1
Materiales y Métodos	6
Resultados	12
Discusión	38
Bibliografía	45
Anexos	53

LISTA DE TABLAS

página

Tabla 1. Modelo mixto de análisis de varianza anidado, en la determinación de abundancia de <i>Synedra</i> sp. Análisis utilizado para estimar los componentes de la varianza en los diferentes pasos analíticos	12
---	-----------

LISTA DE FIGURAS

Figura 1. Esquema de los sucesivos pasos para determinar la abundancia fitoplanctónica	7
Figura 2. Esquema del diseño experimental de los encierros montados en Peñuelas	8
Figura 3. Eficiencia estadística relativa de un diseño experimental alternativo	13
Figura 4. Promedio y error estándar del porcentaje de saturación de oxígeno entre los 0 a 17 días de experimentación para todos los tratamientos. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; —Δ— : presencia de zooplancton y fitoplancton;O..... : presencia de fitoplancton	14
Figura 5. Valores promedio y error estándar de nitrógeno Kjeldahl para todos los tratamientos entre los 0 a 17 días de experimentación. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; —Δ— : presencia de zooplancton y fitoplancton;O..... : presencia de fitoplancton	15
Figura 6. Valores promedio y error estándar de amonio para todos los tratamientos entre los 0 a 17 días de experimentación. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; —Δ— : presencia de zooplancton y fitoplancton;O..... : presencia de fitoplancton	16

Figura 7. Valores promedio y error estándar de nitrato para todos los tratamientos entre los 0 a 17 días de experimentación. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; --Δ-- : presencia de zooplancton y fitoplancton;O..... : presencia de fitoplancton 16

Figura 8. Valores promedio y error estándar de fósforo total en todos los tratamientos entre los 0 a 17 días de experimentación. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; --Δ-- : presencia de zooplancton y fitoplancton;O..... : presencia de fitoplancton 17

Figura 9. Valores promedio y error estándar de ortofosfato en todos los tratamientos entre los 0 a 17 días de experimentación. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; --Δ-- : presencia de zooplancton y fitoplancton;O..... : presencia de fitoplancton 18

Figura 10. Promedio y error estándar de la concentración de clorofila *a* entre los 0 a 17 días de experimentación de los tratamientos y el control. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; --Δ-- : presencia de zooplancton y fitoplancton;O..... : presencia de fitoplancton 19

Figura 11. Promedio y error estándar de la tasa *per capita* de incremento poblacional estimada como clorofila *a* entre los 0 a 17 días de experimentación de los tratamientos y el control. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; --Δ-- : presencia de zooplancton y fitoplancton;O..... : presencia de fitoplancton 20

Figura 12. Índice de diversidad de Simpson entre los 0 a 17 días de experimentación para todos los tratamientos (promedio y error estándar). Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; - -Δ- - : presencia de zooplancton y fitoplancton;O..... : presencia de fitoplancton

21

Figura 13. Gráfica de las medias del índice de diversidad de Simpson entre tratamientos. Barras grises: con adición de N y P; barras blancas: sin adición de N y P

22

Figura 14. Promedio y error estándar de la abundancia total de individuos fitoplanctónicos entre los 0 a 17 días de experimentación en los tratamientos y el control. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; - -Δ- - : presencia de zooplancton y fitoplancton;O..... : presencia de fitoplancton

23

Figura 15. Promedio y error estándar de la tasa *per capita* de incremento poblacional del total de individuos fitoplanctónicos entre los 0 a 17 días de experimentación en los tratamientos y el control. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; - -Δ- - : presencia de zooplancton y fitoplancton;O..... : presencia de fitoplancton

24

Figura 16. Abundancia de *Scenedesmus quadricauda* expresado como promedio y error estándar entre los 0 a 17 días de experimentación en los tratamientos y el control. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; - -Δ- - : presencia de zooplancton y fitoplancton;O..... : presencia de fitoplancton

26

Figura 17. Tasa *per capita* de incremento poblacional de *Scenedesmus quadricauda* expresado como promedio y error estándar entre los 0 a 17 días de experimentación en los tratamientos y el control. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; —Δ— : presencia de zooplancton y fitoplancton;O..... : presencia de fitoplancton

26

Figura 18. Promedio y error estándar en la abundancia de *Tetraedron minimum* entre los 0 a 17 días de experimentación de los tratamientos y el control. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; —Δ— : presencia de zooplancton y fitoplancton;O..... : presencia de fitoplancton

27

Figura 19. Promedio y error estándar de la tasa *per capita* de incremento poblacional de *Tetraedron minimum* entre los 0 a 17 días de experimentación de los tratamientos y el control. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; —Δ— : presencia de zooplancton y fitoplancton;O..... : presencia de fitoplancton

28

Figura 20. Promedio y error estándar en la abundancia de *Synedra* sp.entre los 0 a 17 días de experimentación de los tratamientos y el control. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; —Δ— : presencia de zooplancton y fitoplancton;O..... : presencia de fitoplancton

29

Figura 21. Promedio y error estándar de la tasa *per capita* de incremento poblacional de *Synedra* sp.entre los 0 a 17 días de experimentación de los tratamientos y el control. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; —Δ— : presencia de zooplancton y fitoplancton;O..... : presencia de fitoplancton

30

- Figura 22.** Promedio y error estándar de abundancia de *Brachionus* sp. entre los 0 a 17 días de experimentación en los tratamientos. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; - -Δ- - : presencia de zooplancton y fitoplancton 31
- Figura 23.** Grafica de las medias y error estándar de la abundancia de *Brachionus* sp. en los tratamientos. Barras grises: con adición de N y P; barras blanca: sin adición de N y P 32
- Figura 24.** Promedio y error estándar de abundancia del grupo de los cladóceros entre los 0 a 17 días de experimentación de los tratamientos. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; - —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; - -Δ- - : presencia de zooplancton y fitoplancton 33
- Figura 25.** Promedio y error estándar de la abundancia de *Ceriodaphnia dubia* entre los 0 a 17 días de experimentación de los tratamientos. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; - —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; - -Δ- - : presencia de zooplancton y fitoplancton 34
- Figura 26.** Promedio y error estándar de la abundancia de *Bosmina longirostris* entre los 0 a 17 días de experimentación de los tratamientos. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; - —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; - -Δ- - : presencia de zooplancton y fitoplancton 34
- Figura 27.** Promedio y error estándar de abundancia de *Keratella* sp. entre los 0 a 17 días de experimentación de los tratamientos. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; - -Δ- - : presencia de zooplancton y fitoplancton 35

Figura 28. Promedio y error estándar de abundancia de *Polyarthra* sp. entre los 0 a 17 días de experimentación de los tratamientos. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; - -Δ- - : presencia de zooplancton y fitoplancton 36

Figura 29. Modelo conceptual de los efectos de los diferentes componentes del plancton en Peñuelas. Las líneas continuas indican efectos significativos ($p < 0,05$) y las líneas discontinuas indican efectos posibles 37

ANEXO I

Tabla I. Modelo mixto de análisis de varianza anidado, en la determinación de abundancia de *Scenedesmus quadricauda*. Análisis utilizado para estimar los componentes de la varianza en los diferentes pasos analíticos 53

Tabla II. Modelo mixto de análisis de varianza anidado, en la determinación de abundancia de *Tetraedron minimum*. Análisis utilizado para estimar los componentes de la varianza en los diferentes pasos analíticos 53

ANEXO II

Figura 1. Promedio y error estándar de la temperatura dentro de los encierros entre los 0 a 17 días de experimentación en todos los tratamientos 54

Figura 2. Promedio y error estándar de la conductividad en todos los tratamientos entre los 0 a 17 días de experimentación. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; - -Δ- - : presencia de zooplancton y fitoplancton;O..... : presencia de fitoplancton 54

Figura 3. Promedio y error estándar del pH en todos los tratamientos entre los 0 a 17 días de experimentación. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; - -Δ- - : presencia de zooplancton y fitoplancton;O..... : presencia de fitoplancton

55

ANEXO III

Tabla I. Longitud promedio y desviación estándar (mm) de los diferentes taxa de zooplancton encontrados en Peñuelas durante el período de estudio

56

RESUMEN

La regulación de la abundancia y biomasa de los organismos en la trama trófica de sistemas pelágicos ha sido un área de importante investigación y debate, centrándose éste en si las comunidades son reguladas por recurso (control ascendente) o por consumidores (control descendente). McQueen y col. (1986) postularon un modelo ascendente/descendente, el cual predice un fuerte control por recurso en la base de la trama trófica, que decrece a medida que se asciende de un nivel trófico a otro; y un fuerte control descendente en los niveles tróficos superiores, realizado por los depredadores tope sobre los consumidores. Con el fin de evaluar el efecto de los nutrientes y la presencia de peces zooplanctívoros en la biomasa fitoplanctónica, se realizó un experimento de mesocosmos de diseño factorial en el embalse Peñuelas (33°04'S-71°39'W) en el cual se manipuló la presencia de peces y zooplancton, y adición de nutrientes. La abundancia y biomasa fitoplanctónica aumentó en los tratamientos con adición de nutrientes, sin cambios en la abundancia de zooplancton. A su vez la presencia de peces afectó la abundancia del zooplancton de mayor tamaño, como cladóceros y el rotífero *Brachionus* sp., pero no se detectó efecto en el fitoplancton. Los resultados concuerdan con el modelo ascendente/descendente de McQueen y col. 1986 aumentando la biomasa fitoplanctónica con la adición de nitrógeno y fósforo a los encierros. La presencia de peces zooplanctívoros, no afectó la biomasa fitoplanctónica, sin embargo, disminuyó la abundancia de las especies zooplanctónicas de mayor tamaño en presencia de peces.

ABSTRACT

Abundance and biomass regulation of organisms in pelagic food webs have been subject of important research and discussion, this has mainly focused on: are communities controlled by resource (bottom-up) or by predators (top-down)?. McQuinn et al. (1986) postulated a bottom-up/top-down model, predicting a strong regulation for resources at the base of the food web, weakening its effect at increasing the trophic levels; and a strong top-down regulation at the top of food, webs mediated by top predator in zooplankton. To evaluate the effects of nutrients enrichment and fish predation on phytoplankton biomass, a factorial mesocosm experiment was designed at Peñuelas reservoir (33°04'S-71°39'W), manipulating fish and zooplankton presence, and nutrients enrichment. Phytoplankton abundance and biomass increased in the experiments where nutrients were added, but the zooplankton did not changed. Fish presence affects the abundance of larger zooplankton such as cladocerans and the rotifer *Brachionus* sp. but it does not affect the phytoplankton biomass. The results agree with the bottom-up/top-down model, in which phytoplankton biomass increases with the addition of nitrogen and phosphorus to enclosures, and zooplanktivorous fishes causes a decrease of large zooplankton but do not increase phytoplankton biomass.

INTRODUCCION

La biomasa fitoplanctónica límnic es regulada por factores bióticos y abióticos, entre los cuales los más importantes son los nutrientes, luz, herbivoría por zooplancton y bivalvos filtradores, asentamiento de las microalgas y pérdidas por extracciones de grandes volúmenes de agua, en el caso de los embalses. (Scheffer, 1998; Wetzel, 2001).

La regulación de la biomasa de productores primarios y consumidores ha sido un área activa de la investigación ecológica, especialmente a partir del trabajo de Hairston y col. (1960). De este trabajo proviene el supuesto de que la biomasa de los niveles tróficos es regulada por la cantidad y calidad del recurso, denominada como control de la trama trófica ascendente o *bottom-up* (Hairston y col. 1960; Slobodkin y col. 1967). Posteriormente, Carpenter y col. 1985 proponen que la biomasa de los diferentes niveles tróficos sería regulada a través de los depredadores, control de la trama trófica descendente o *top-down*. Ambas hipótesis por separado tienen soporte empírico (Brett y Goldman, 1997; Lampert y Sommer, 1997). Esto ha llevado a pensar que ambos controles podrían funcionar al mismo tiempo, por lo que McQueen y col. (1986) unieron ambas visiones en un modelo ascendente/descendente. El modelo propuesto predice un fuerte control por recurso en la base de la trama trófica (productores primarios), control que decrece a medida que se asciende de un nivel trófico a otro; y un fuerte control descendente en los niveles tróficos superiores, realizado por los depredadores tope sobre los consumidores. Además al incluir el estado trófico del sistema, predice que los efectos descendentes tendrían un impacto significativo en los productores primarios de sistemas oligotróficos, mientras que en un sistema eutrófico, el efecto de los depredadores no

sería de importancia en su regulación. De hecho, el estudio de Brett y Goldmann (1997) concluye que los dos controles estarían actuando simultáneamente en el control de la biomasa fitoplanctónica, aún cuando el control por nutrientes sería mayor que el control descendente.

Los peces zooplanctívoros afectan la distribución de tamaño del zooplancton, produciendo una predominancia de especies de menor tamaño, debido a la depredación selectiva de individuos de mayor tamaño (Brooks y Dodson, 1965). Los peces afectarían indirectamente a la biomasa fitoplanctónica al disminuir la tasa de herbivoría, debido a que ésta se relaciona con el tamaño corporal del zooplancton (Wetzel, 2001). Además, los peces pueden influenciar directamente a la biomasa fitoplanctónica, al excretar nutrientes que son asimilados por los productores primarios, lo que sería de mayor importancia en sistemas que poseen bajas concentraciones de nutrientes (Schindler y Eby, 1997).

Las teorías anteriores acerca de las interacciones tróficas de la zona pelágica de los sistemas límnicos se han construido fundamentalmente sobre la base de datos obtenidos en lagos templados ubicados en el hemisferio norte. Estos lagos difieren en sus características físicas respecto a los sistemas del cono sur, los que poseen mayor influencia oceánica, con una estratificación térmica durante el período anual, a diferencia de los lagos en el hemisferio norte, que poseen dos estratificaciones térmicas anuales. (Horne y Goldman, 1994; Matveev, 2003). Además, difieren en la composición biótica, principalmente en los ensambles ícticos y zooplanctónicos. Los sistemas chilenos se caracterizan por poseer una mayor riqueza de peces zooplanctívoros y menor riqueza de especies de peces piscívoros, en comparación con la fauna del hemisferio

norte (Soto y Zúñiga, 1991). Asimismo, poseen una menor riqueza de especies zooplanctónicas, con dominancia de copépodos calanoideos, particularmente del género *Boeckella* que representan cerca del 50% del total de microcrustáceos en la mayoría de los sistemas lacustres (Anderson, 1974; Dodson, 1991; Patalas, 1975; Soto y Zúñiga, 1991; Zúñiga, 1988).

Durante los últimos años el trabajo experimental ha permitido complementar la información acerca de las interacciones tróficas entre los diferentes componentes planctónicos. Los experimentos de perturbación consisten en la alteración experimental de la abundancia de algunas especies en una comunidad, determinando cambios en las densidades o comportamientos de otras especies. Bender y col. (1984) hacen una distinción entre dos tipos de perturbaciones: de *pulso* y de *presión*. En la primera, la densidad de las especies es alterada, permitiendo su recuperación. En los de *presión* la densidad de las especies es alterada, manteniéndose en un nuevo equilibrio. Los experimentos de *pulso* entregan respuestas a corto plazo, de interacciones directas, a diferencia de los experimentos de *presión* que revelan respuestas a largo plazo de la comunidad, debido a efectos directos e indirectos (Bender y col., 1984; Yodzis, 1995).

En un experimento de mesocosmos las condiciones naturales de un sistema, son aisladas por medio de barreras artificiales, dentro de los cuales se manipulan las interacciones de los componentes del ecosistema que se desean estudiar. Los mesocosmos son expuestos a variaciones naturales de temperatura, luz y condiciones de viento, sin embargo el efecto de la manipulación puede ser evaluado al comparar los mesocosmos manipulados y no manipulados (Carpenter y Kitchell, 1993; Lampert y Sommer, 1997)

El embalse Peñuelas está ubicado aproximadamente a 14 km de la ciudad de Valparaíso. Es un lago de represa con forma dendrítica, con una mezcla permanente de sus aguas durante todo el año, construido a fines del siglo XIX con el propósito de abastecer a esta zona de agua potable y por lo tanto tiene una baja intervención antrópica (Schmid-Araya y Zúñiga, 1992). El embalse es clasificado según el índice de estado trófico como mesotrófico (Carlson, 1977), con valores de nutrientes que oscilan de 9,18 a 73,3 $\mu\text{g L}^{-1}$ de fósforo total, 316 a 725 $\mu\text{g L}^{-1}$ de nitrógeno total y 9,23 a 24,57 $\mu\text{g L}^{-1}$ de clorofila *a* (Vila y col. 2005).

Históricamente, debido a los ciclos de precipitaciones y sequías el embalse modifica significativamente su volumen, con lo cual cambia la trofia, de un estado mesotrófico a un estado eutrófico, debido a un aumento de las concentraciones de nitrógeno total, fósforo total y clorofila *a* cuando disminuye a volúmenes mínimos (Carlson, 1977; M.O.P., 1993; Ryding y Rast, 1989; Vila y col. 2005) y tiene presencia permanente de peces zooplanctívoros como *Cheirodon interruptus* (Jenyns) y *Odontesthes bonariensis* Valenciennes, 1833 (Burbidge y col., 1974; Campos, 1982).

Hipótesis

Debido a que la concentración de nutrientes se considera limitante para la producción fitoplanctónica (control ascendente), se esperaría un aumento de la biomasa fitoplanctónica en respuesta al incremento de estos.

Conjuntamente, la presencia de peces zooplanctívoros disminuiría la abundancia del zooplancton, aumentando de esta manera la biomasa fitoplanctónica, debido a la

disminución en la presión de herbivoría (control descendente), lo cual se reflejaría en un aumento de la biomasa fitoplanctónica.

Objetivo General

- Someter a prueba la hipótesis mediante experimentos de mesocosmos en el embalse Peñuelas.

Objetivos específicos

- Evaluar cambios en la abundancia y biomasa fitoplanctónica al adicionar nutrientes.
- Evaluar cambios en la abundancia y biomasa fitoplanctónica, en presencia y ausencia de peces y zooplancton.
- Evaluar cambios de abundancia de zooplancton en presencia y ausencia de peces.

MATERIALES Y METODOS

Mediante experimentos de mesocosmos se evaluaron los cambios en el fitoplancton por adición de nutrientes y presencia de peces. Los encierros o limnocorrales se montaron en el embalse Peñuelas, en la zona de represa, lugar donde se registra la mayor profundidad. Los encierros fueron construidos con mangas de polietileno de 0,1 mm de espesor, con un largo de 2 m y 0,7 m de diámetro, conteniendo un volumen aproximado de 0,77 m³. Se sujetaron a un marco flotante de PVC el cual sobresalía 30 cm de la superficie con el fin de evitar el ingreso de agua hacia los encierros.

Se realizó un diseño experimental anidado, con el cual se estimó el error en cada paso del diseño experimental del esquema empleado para la determinación de la abundancia fitoplanctónica de los encierros (Figura 1). Los sucesivos pasos del diseño experimental y sus respectivas réplicas fueron los siguientes: 6 réplicas por tratamiento, 2 muestras de cada encierro de 500 mL, 3 asentamientos mediante la técnica de Utermöhl de cada muestra de 500 mL y 2 recuentos realizados de cada asentamiento (Marin y col. 1986; Sokal y Rohlf, 1981; Venrick, 1978).

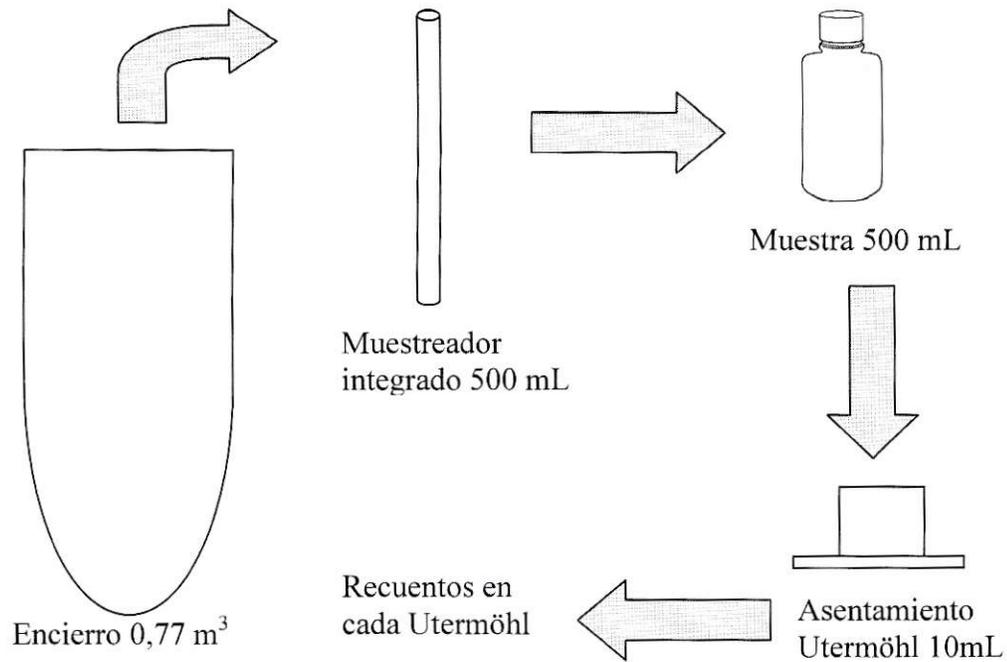


Figura 1. Esquema de los sucesivos pasos para determinar la abundancia fitoplanctónica.

Se realizó un experimento de diseño factorial siendo los factores la presencia de peces, adición de nutrientes y presencia de zooplancton. El experimento constó de un control con densidades naturales de fitoplancton obtenidas al filtrar agua del embalse con una motobomba, a la cual se le adosó en el extremo de la manguera de salida una red termofusionada de 64 μm de abertura, con el fin de excluir el zooplancton de mayor tamaño y evitar el ingreso de larvas de peces. A cada encierro se agregaron cantidades similares de agua, con el fin de hacerlos lo más homogéneos posibles entre ellos, en cuanto a composición fitoplanctónica y variables físicas y químicas. Mientras se realizó el llenado de los encierros, se agregó 1,649 g de NH_4Cl p.a. y 0,0738 g de $\text{H}_2\text{KO}_4\text{P}$ p.a. a

cada encierro de los tratamientos con adición de nutrientes, lo que correspondió a duplicar la concentración natural.

Se colectó zooplancton del embalse mediante una red de 60 μm , realizando sucesivos arrastres verticales, concentrándose los organismos del zooplancton en un recipiente donde se homogenizaron suavemente y dividieron para ser agregados a cada tratamiento que incluyó presencia de zooplancton (Figura 2), una concentración de individuos similar a lo encontrado en Peñuelas para la fecha.

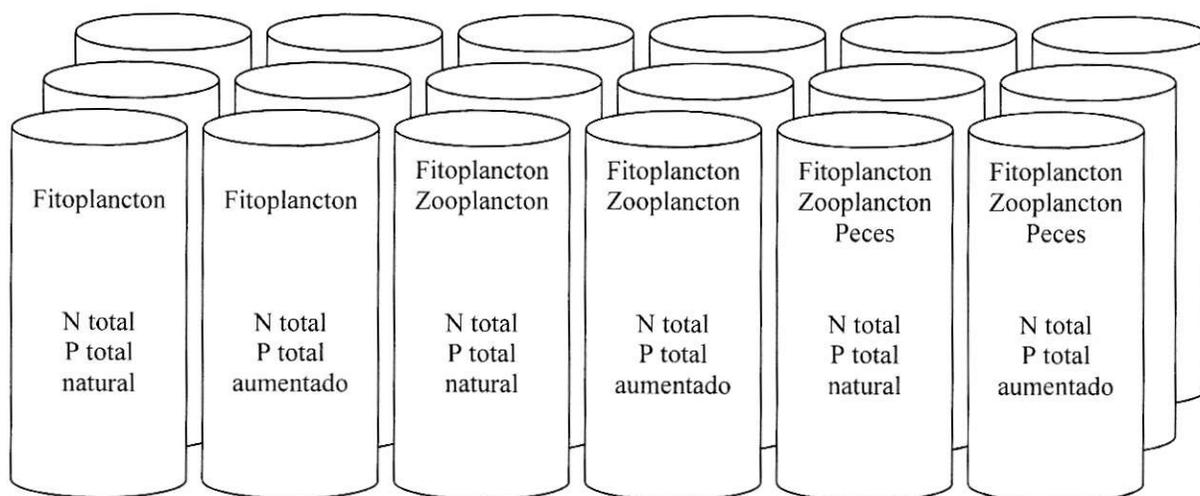


Figura 2. Esquema del diseño experimental de los encierros montados en Peñuelas.

En los tratamientos que contenían peces, se agregaron tres individuos de *C. interruptus* dentro de cada encierro, obteniéndose una biomasa aproximada de 7 g m^{-3} que correspondería a una biomasa íctica natural para un sistema de similares características (Vila y col. 1986). Los peces fueron recolectados desde el embalse dos días antes de comenzar el experimento, eligiéndose individuos de similares características de tamaño, una actividad natatoria normal y sin daños corporales

aparentes. Durante el transcurso del experimento, en dos encierros diferentes, se encontró un pez muerto al octavo día de experimentación, los cuales fueron reemplazados por un ejemplar de similares características.

El experimento se inició el día de llenado de los encierros, adicionándose nitrógeno y fósforo, y manipulando la presencia de peces y zooplancton. En cada uno de éstos se registró temperatura, conductividad, pH y oxígeno disuelto.

El fitoplancton se colectó mediante un muestreador integrado (Hanazato y col. 1990), el cual consiste en un tubo de PVC de 2 cm de diámetro y 134 cm de largo, con un sistema de cierre manual en el fondo del tubo. Se obtuvo 500 mL de agua de cada encierro, la cual fue fijada, con una solución de Lugol, para determinar la abundancia fitoplanctónica mediante recuento en un microscopio invertido por la técnica de Utermöhl. (Utermöhl, 1958; Wetzel y Likens, 1991).

El zooplancton se obtuvo utilizando un muestreador integrado (Elliott y col. 1983; Hanazato y col. 1990), filtrando dos litros de agua con una red de 70 μm , el cual fue fijado con una solución de sucrosa-formaldehído 10% para ser cuantificado e identificado en el laboratorio (Araya y Zúñiga, 1985; Haney y Hall, 1973). Al zooplancton de un tamaño menor a 150 μm de longitud total, se denominó zooplancton de menor tamaño, por consiguiente, el zooplancton de mayor tamaño corresponde a los que poseen una longitud total mayor a 150 μm .

De cada limnocorral se colectaron, mediante el muestreador integrado 1000 mL de agua para medir clorofila *a* según la metodología descrita por Montecino y Cabrera (1982) y 500 mL de agua para medir fósforo total y disuelto, nitrógeno Kjeldahl, nitrito,

nitrate y amonio en el laboratorio, mediante la metodología descrita por Mühlhauser y col. (1986).

Se controlaron los limnocorales cada cuatro días, de acuerdo a resultados preliminares de experimentos de mesocosmos montados en el embalse, tiempo mínimo en el cual se encontraron diferencias significativas entre tratamientos. De la experiencia preliminar se encontraron efectos de herbivoría a los catorce días de experimentación, por lo que el experimento tuvo una duración de diecisiete días.

La tasa *per capita* de incremento poblacional de fitoplancton se calculó basándose en la estimación de abundancia mediante la técnica de Utermöhl, para cada especie y la totalidad de individuos.

La diversidad fitoplanctónica fue estimada mediante el índice de diversidad de Simpson, debido a que este índice es más sensible a cambios en las especies más abundantes, a diferencia de los otros índices que son más sensibles a cambios en las especies raras (Krebs, 1999; Simpson, 1949).

Las diferencias de abundancia fitoplanctónica, tasa *per capita* de incremento poblacional y diversidad entre los tratamientos fueron evaluadas mediante un análisis de varianza con medidas repetidas de dos factores. Los datos de abundancia y tasa *per capita* de incremento poblacional fueron transformados a $\log(X)$ cuando no cumplieron alguno de los supuestos del análisis de varianza. Se utilizó la prueba de Tukey como análisis "a posteriori" para determinar las diferencias significativas entre tratamientos (Sokal y Rohlf, 1981; Zar, 1999). Para el análisis del zooplancton, se realizó el mismo procedimiento descrito anteriormente.

La experimentación en el Lago Peñuelas comenzó el 07 de mayo de 2004, realizándose el muestreo de fitoplancton, zooplancton y variables físicas y químicas los días 4, 8, 12 y 17 luego de iniciado el experimento.

El análisis de varianza de medidas repetidas se hizo con los datos de fitoplancton obtenidos hasta el octavo día, debido a que posteriormente disminuyeron los nutrientes adicionados y el crecimiento fitoplanctónico. El zooplancton se analizó hasta los 17 días debido a que su respuesta requiere de más tiempo que el del fitoplancton.

RESULTADOS

Análisis de las fuentes de variabilidad

En el experimento preliminar realizado en febrero de 2004, el análisis anidado mostró que la mayor fuente de variabilidad estuvo en los recuentos en cada asentamiento de la cámara Utermöhl, tanto para *Synedra* sp. (Tabla I) como para el resto de las especies fitoplanctónicas analizadas (Anexo I).

Tabla I. Modelo mixto de análisis de varianza anidado, en la determinación de abundancia de *Synedra* sp. Análisis utilizado para estimar los componentes de la varianza en los diferentes pasos analíticos.

	gl	SS	CM	F	p	Componente de la varianza
Entre grupos (encierros)	5	59439	11888	0,32	>0,05	
Entre subgrupos dentro grupos (muestras 500 ml)	6	221091	36849	1,29	>0,05	5,3 %
Entre subsubgrupos dentro grupos (asentamientos)	24	687631	28651	1,42	>0,05	16,3 %
Dentro de subsubgrupos (Error; recuentos)	36	728567	20238			78,4 %
Total	71	1696728				

Un incremento en el número de recuentos dentro de cada asentamiento en la cámara Utermöhl, incrementa asintóticamente la eficiencia del diseño experimental (Figura 3). Por consiguiente, se aumentó al doble la cantidad de campos contados, contándose 30 campos en cada asentamiento, para la estimación de abundancia fitoplanctónica en el experimento final.

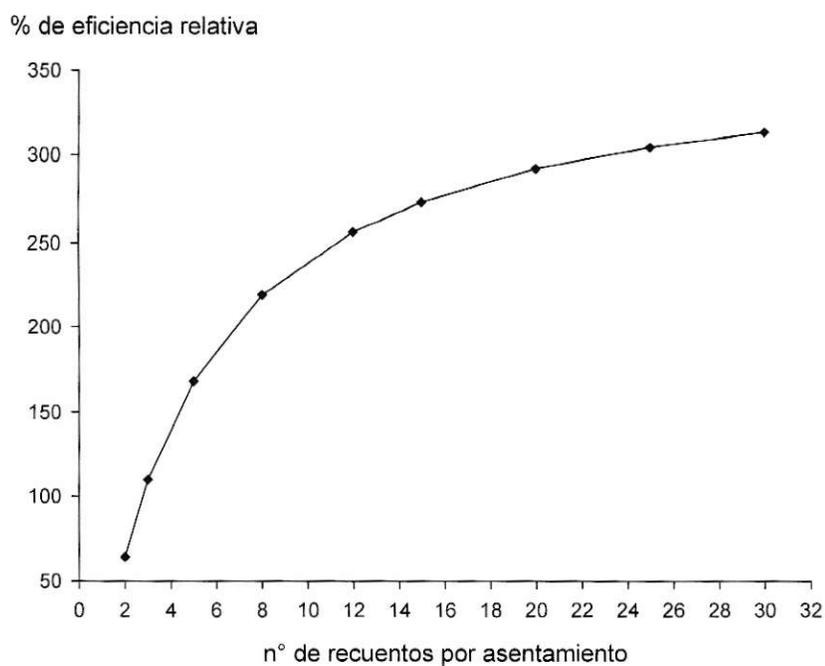


Figura 3. Eficiencia estadística relativa de un diseño experimental alternativo

Variables Físicas y Químicas

La concentración de oxígeno aumentó en todos los tratamientos durante el transcurso de la experimentación, comenzando con valores cercanos a un 90% de saturación y alcanzando el 100% en los tratamientos donde no se adicionaron nutrientes. La saturación, en los tratamientos a los cuales se adicionó nutrientes, estuvo sobre el 110% durante todo el período de experimentación, alcanzando sus mayores valores después del octavo día (Figura 4).

El pH al comienzo del experimento fue básico, aumentando luego de los ocho días, a valores sobre 10,0 en los tratamientos con adición de nutrientes, a diferencia de los tratamientos sin adición de nutrientes, donde el pH aumentó hasta llegar a valores cercanos a los 9,5 (Anexo II).

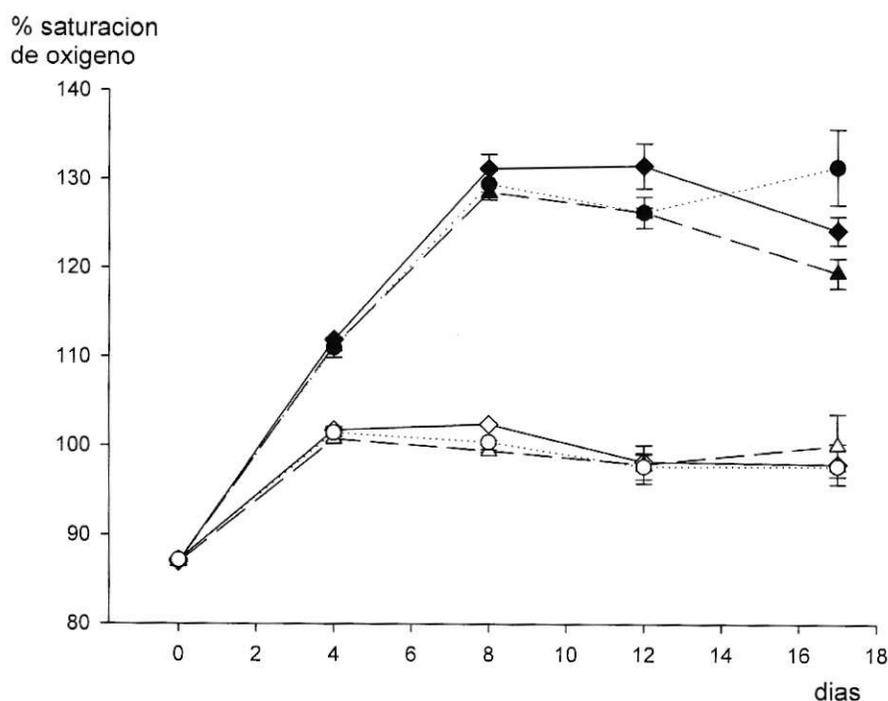


Figura 4. Promedio y error estándar del porcentaje de saturación de oxígeno entre los 0 a 17 días de experimentación para todos los tratamientos. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplankton y fitoplancton; - -△- - : presencia de zooplankton y fitoplancton;○..... : presencia de fitoplancton.

La temperatura de los encierros fue homogénea para todos los tratamientos durante el período de experimentación, variando de 17,8 °C al comienzo del experimento a 14,5 °C en el final el experimento (Anexo II).

La conductividad fue mayor al comienzo del experimento en los tratamientos a los cuales se adicionaron nutrientes, manteniéndose con valores sobre los 130 $\mu\text{S cm}^2$ a

diferencia de los tratamientos que no tuvieron adición de nutrientes (Anexo II), los cuales tuvieron valores cercanos a los $125 \mu\text{S cm}^{-2}$ durante el transcurso del experimento.

El nitrógeno Kjeldahl y amoniacal (Figuras 5 y 6) presentaron mayores concentraciones en los encierros con adición de nutrientes y luego sus valores son similares a los de los encierros sin adición de nutrientes. En contraste, el nitrato mantuvo concentraciones similares en todos los tratamientos durante todo el período de experimentación (Figura 7).

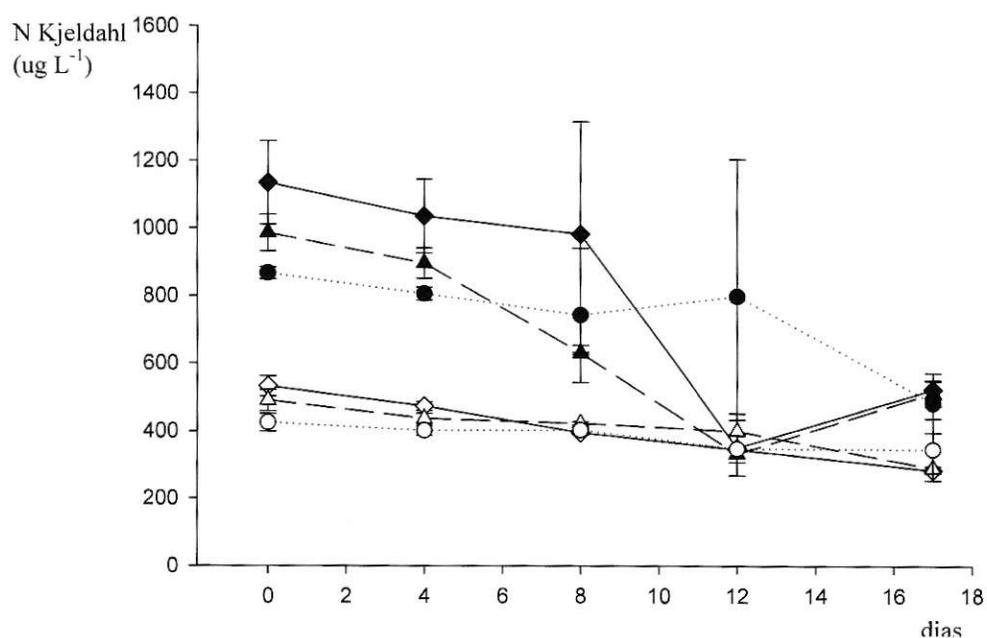


Figura 5. Valores promedio y error estándar de nitrógeno Kjeldahl para todos los tratamientos entre los 0 a 17 días de experimentación. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; -Δ- : presencia de zooplancton y fitoplancton;O..... : presencia de fitoplancton.

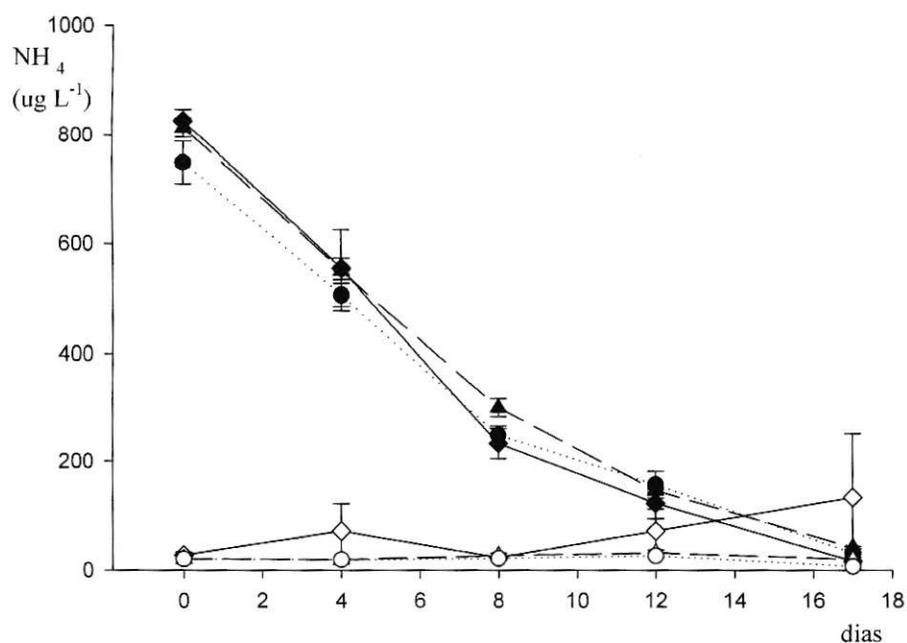


Figura 6. Valores promedio y error estándar de amonio para todos los tratamientos entre los 0 a 17 días de experimentación. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; --△-- : presencia de zooplancton y fitoplancton;O..... : presencia de fitoplancton.

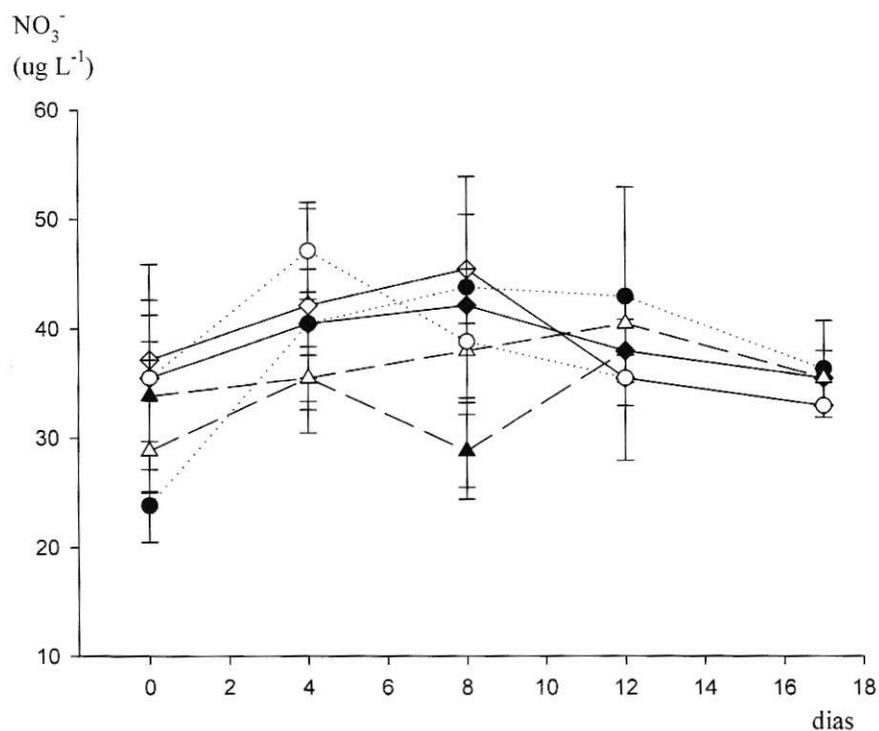


Figura 7. Valores promedio y error estándar de nitrato para todos los tratamientos entre los 0 a 17 días de experimentación. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; --△-- : presencia de zooplancton y fitoplancton;O..... : presencia de fitoplancton.

El fósforo total y ortofosfato fue mayor al comienzo del experimento en los tratamientos con adición de nutrientes, manteniéndose en valores bajo los $70 \mu\text{g L}^{-1}$ de fósforo total en todos los tratamientos (Figura 8).

El ortofosfato disminuyó casi a la mitad del valor inicial a los cuatro días de experimentación, en los tratamientos donde fue adicionado (Figura 9) encontrándose en concentraciones cercanas a los $20 \mu\text{g L}^{-1}$ en los tratamientos con y sin adición de nutrientes luego de los cuatro días de experimentación.

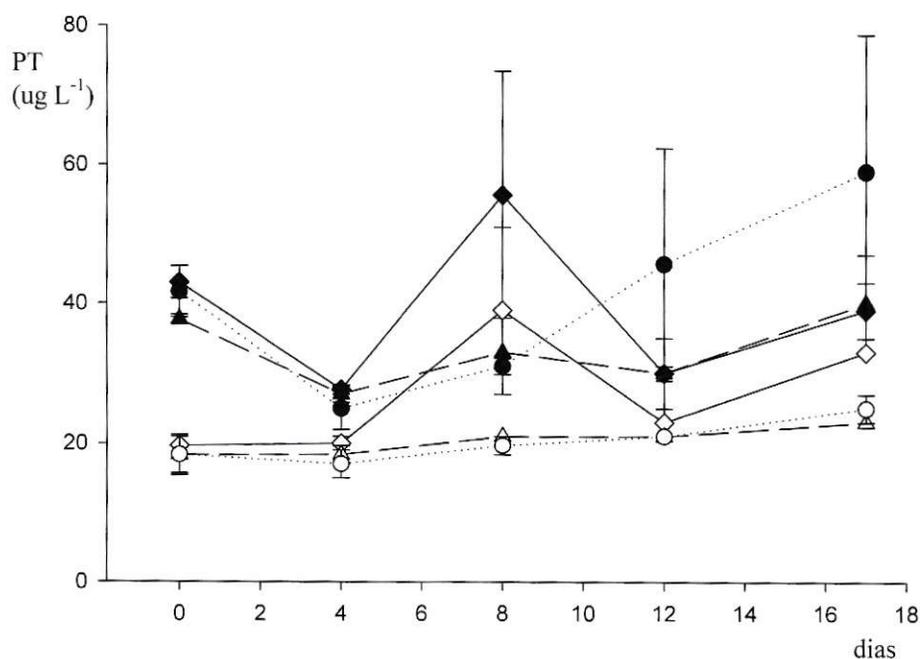


Figura 8. Valores promedio y error estándar de fósforo total en todos los tratamientos entre los 0 a 17 días de experimentación. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplankton y fitoplancton; --△-- : presencia de zooplankton y fitoplancton;◊..... : presencia de fitoplancton.

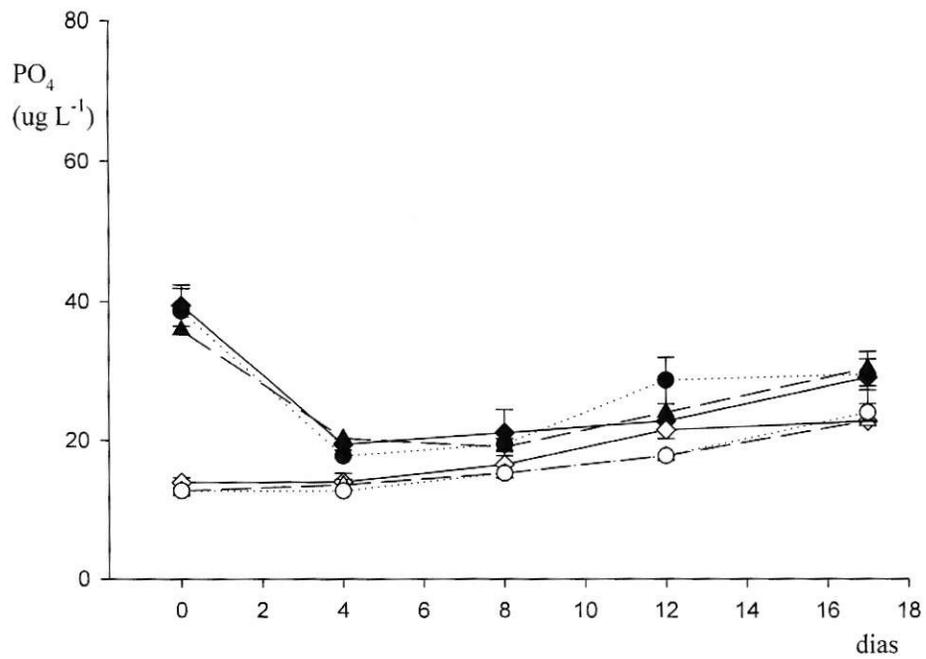


Figura 9. Valores promedio y error estándar de ortofosfato en todos los tratamientos entre los 0 a 17 días de experimentación. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplankton y fitoplancton; --Δ-- : presencia de zooplankton y fitoplancton;O..... : presencia de fitoplancton.

Clorofila *a*

Se encontraron diferencias en la biomasa fitoplanctónica, estimada como clorofila *a*, entre los tratamientos con y sin adición de nutrientes ($F= 332,02$; $p< 0,01$) y entre los días de experimentación ($F= 72,32$; $p< 0,01$). La interacción entre los factores nutrientes y tiempo fue significativa ($F= 141,13$; $p< 0,01$). La adición de nutrientes en los encierros tuvo un efecto positivo en la concentración de clorofila *a* aumentando de $8,52$ a $18,98 \mu\text{g L}^{-1}$ en los primeros cuatro días de experimentación, a diferencia de los encierros en los que no se adicionaron nutrientes, donde la clorofila *a* disminuyó a $5,71 \mu\text{g L}^{-1}$ dentro de los primeros cuatro días (Figura 10).

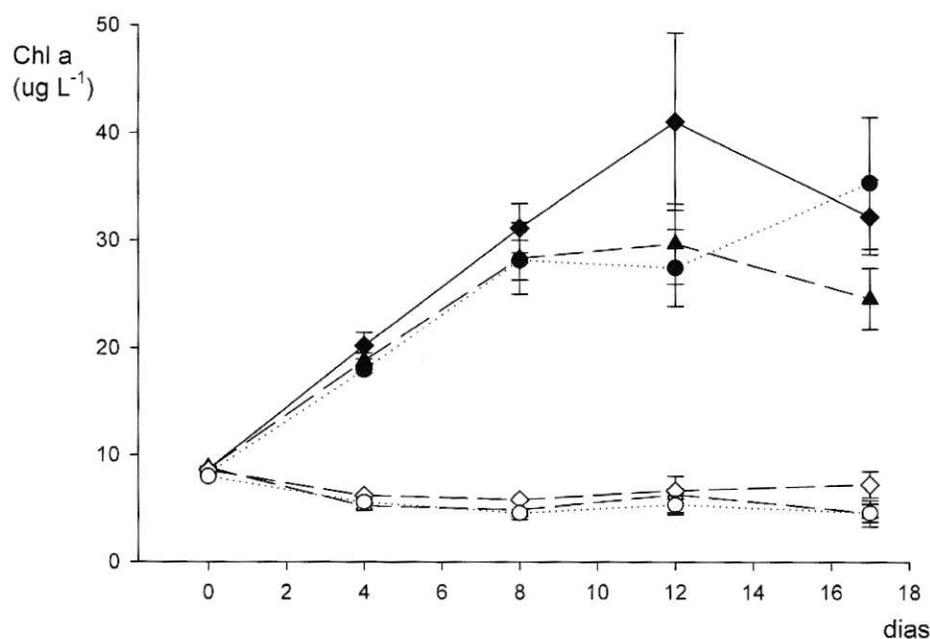


Figura 10. Promedio y error estándar de la concentración de clorofila *a* entre los 0 a 17 días de experimentación de los tratamientos y el control. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplankton y fitoplancton; -△- : presencia de zooplankton y fitoplancton;○..... : presencia de fitoplancton.

La presencia de peces o zooplancton dentro de los mesocosmos con adición de nutrientes y sin adición de nutrientes, no tuvo efecto en la concentración de clorofila *a* ($F= 1,42$; $p> 0,05$). Similares resultados se obtuvieron al analizar la tasa *per capita* de incremento poblacional calculada con los valores de clorofila *a* (Figura 11).

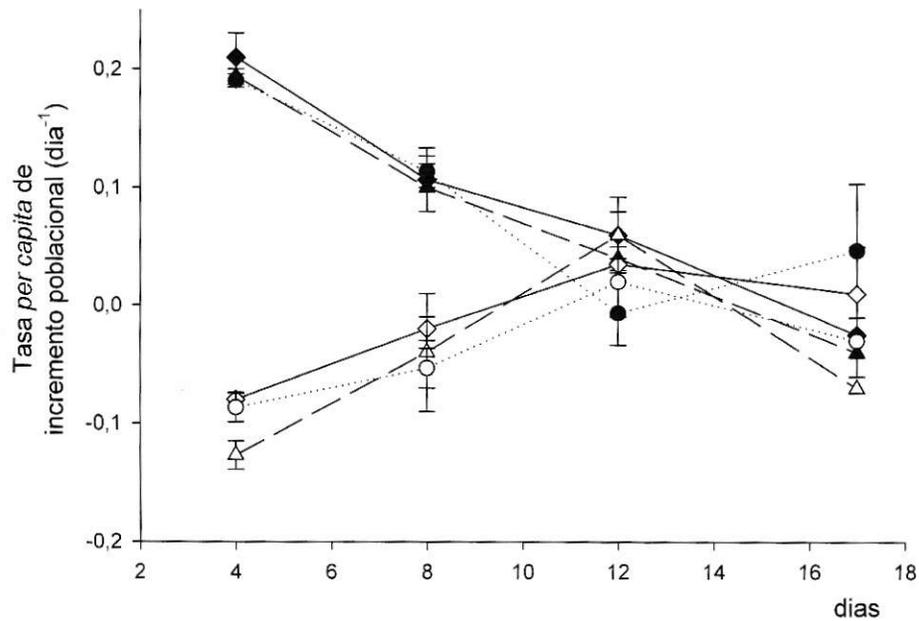


Figura 11. Promedio y error estándar de la tasa *per capita* de incremento poblacional estimada como clorofila *a* entre los 0 a 17 días de experimentación de los tratamientos y el control. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; -Δ- : presencia de zooplancton y fitoplancton;O..... : presencia de fitoplancton.

Diversidad fitoplanctónica

Al comienzo del experimento el índice de diversidad de Simpson fue de $0,731 \pm 0,026$ nits individuo⁻¹ en todos los encierros, el cual aumentó al cuarto día de experimentación para todos los tratamientos. Al octavo día hubo una disminución de la diversidad del fitoplancton en todos los tratamientos con adición de nutrientes, a diferencia de los tratamientos sin adición de nutrientes donde mantuvo valores cercanos a los 0,8 nits individuo⁻¹ durante el transcurso de la experimentación (Figura 12).

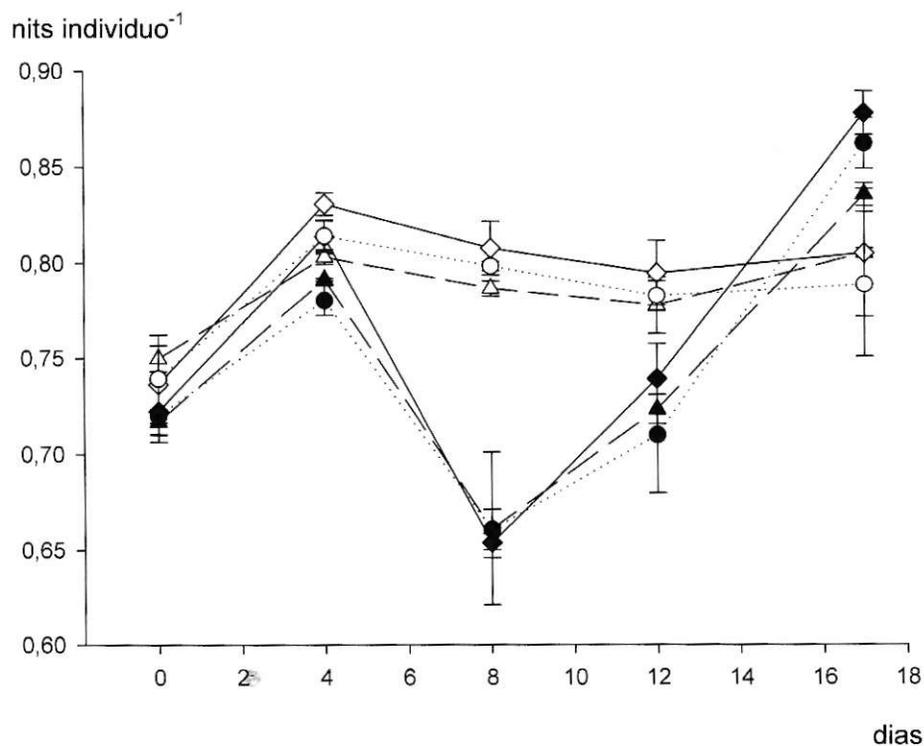


Figura 12. Índice de diversidad de Simpson entre los 0 a 17 días de experimentación para todos los tratamientos (promedio y error estándar). Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; --Δ-- : presencia de zooplancton y fitoplancton;O..... : presencia de fitoplancton.

La diversidad fitoplanctónica fue menor en los encierros a los cuales se adicionaron nutrientes ($F= 88,06$; $p <0,01$). También hubo un cambio en los valores de diversidad a lo largo del experimento ($F= 47,94$; $p <0,01$). Sin embargo la diversidad fitoplanctónica no fue afectada por la presencia o ausencia de peces o zooplancton (Figura 13). Se encontró una interacción significativa entre los nutrientes y el tiempo de experimentación ($F= 26,46$; $p <0,01$).

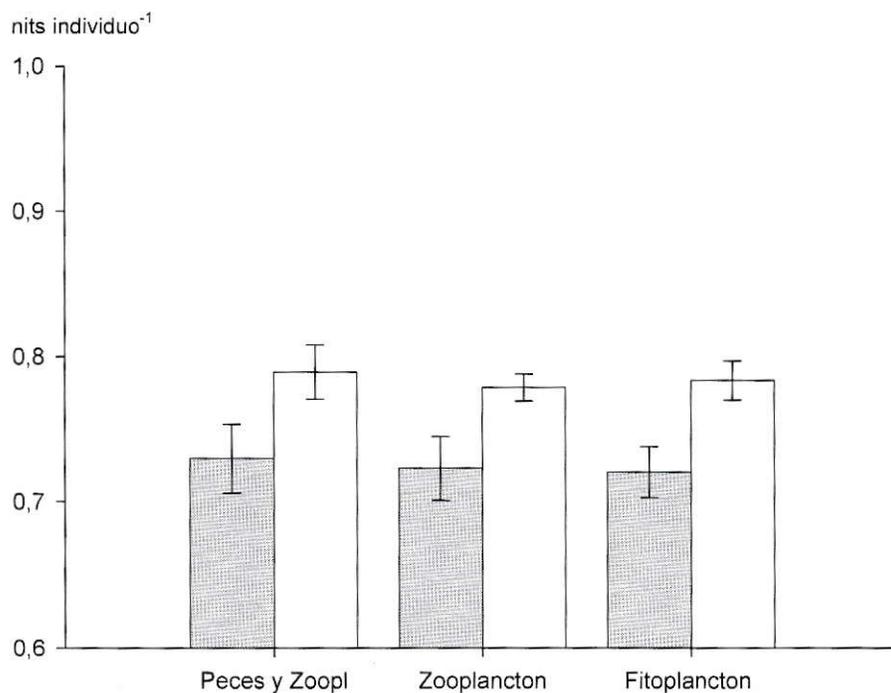


Figura 13. Gráfica de las medias del índice de diversidad de Simpson entre tratamientos. Barras grises: con adición de N y P; barras blancas: sin adición de N y P.

Fitoplancton

La abundancia total de individuos de fitoplancton fue mayor en los tratamientos a los cuales se adicionaron nutrientes (Figura 14), en comparación con los que no tuvieron adición de nutrientes ($F= 183,16$; $p< 0,01$). La presencia de peces y/o zooplancton no afectaron la abundancia fitoplanctónica entre tratamientos con nutrientes. El mismo resultado se obtuvo en los tratamientos sin nutrientes, en los cuales no hubo diferencias de abundancia entre tratamientos con presencia o ausencia de peces o zooplancton. La interacción entre los factores nutrientes y tiempo fue significativa ($F= 175,11$; $p< 0,01$).

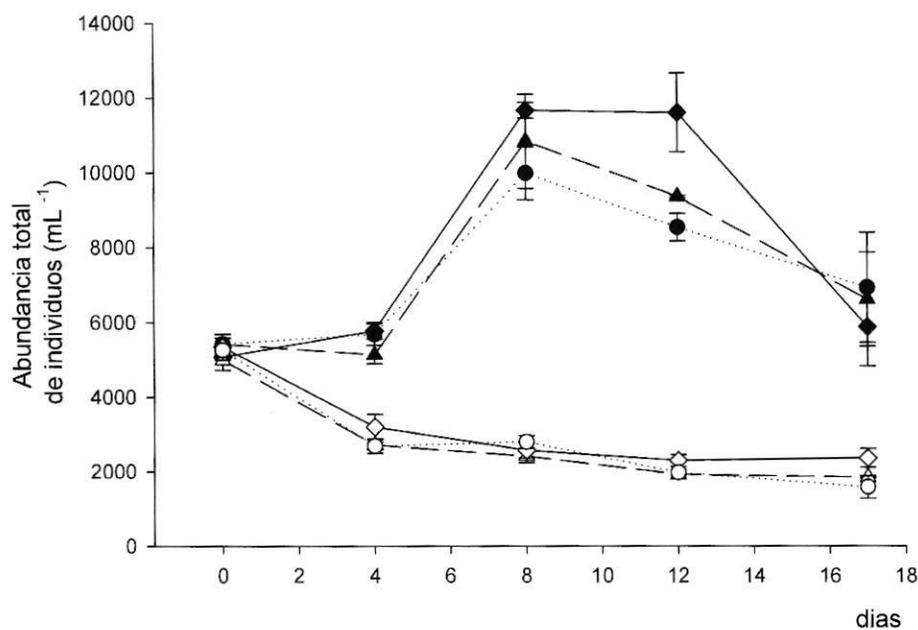


Figura 14. Promedio y error estándar de la abundancia total de individuos fitoplanctónicos entre los 0 a 17 días de experimentación en los tratamientos y el control. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; --△-- : presencia de zooplancton y fitoplancton;O..... : presencia de fitoplancton.

Una máxima tasa *per capita* de incremento poblacional del fitoplancton se obtuvo al octavo día, en los tratamientos con adición de nutrientes, para luego decaer a valores negativos. En los tratamientos sin adición de nutrientes, la tasa *per capita* de incremento poblacional alcanza su máximo valor al octavo día, manteniéndose constante el resto del experimento con valores negativos (Figura 15). La tasa *per capita* de incremento poblacional es mayor en los tratamientos con adición de nutrientes, en comparación con los tratamientos sin adición de nutrientes ($F= 439,51$; $p< 0,01$). La interacción entre los factores nutrientes, tiempo y peces/zooplancton fue significativa ($F= 5,23$; $p< 0,05$).

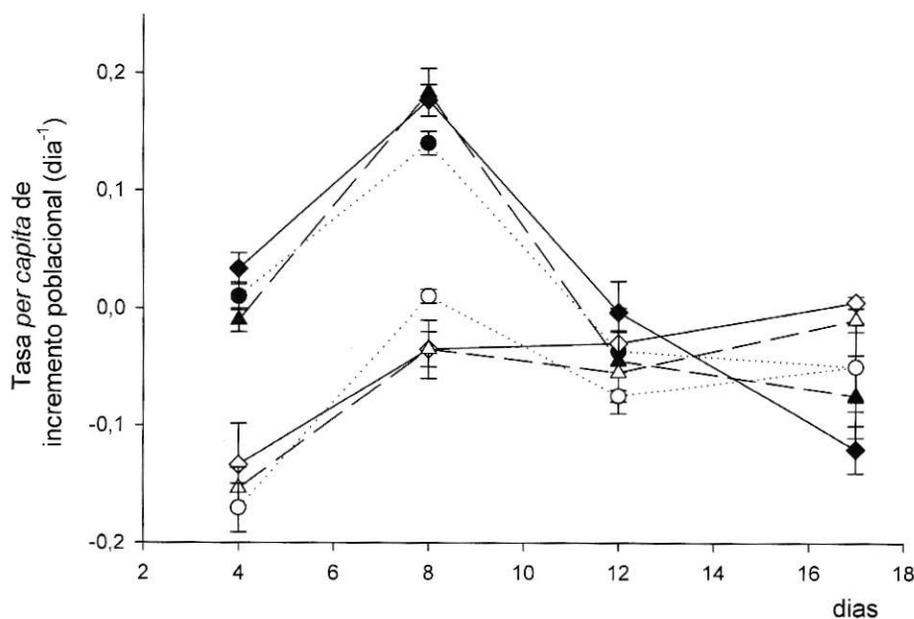


Figura 15. Promedio y error estándar de la tasa *per capita* de incremento poblacional del total de individuos fitoplanctónicos entre los 0 a 17 días de experimentación en los tratamientos y el control. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◆— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; --Δ-- : presencia de zooplancton y fitoplancton;○..... : presencia de fitoplancton.

De un total de cuarenta especies encontradas durante la realización del experimento, la especie predominante en la comunidad fitoplanctónica al comienzo del experimento fue *Scenedesmus quadricauda* (Turpin) Brébisson, con $46,77 \pm 3,08$ % de abundancia relativa, *Tetraedron minimum* (A. Braun) Hansgirg, representó el $17,06 \pm 1,78$ % y *Synedra* sp. el $10,89 \pm 2,12$ % de abundancia relativa del fitoplancton. Debido a que estas tres especies fitoplanctónicas fueron las más abundantes en el comienzo y durante el transcurso del experimento, se analizaron de forma independiente con el propósito de determinar si hay cambios en sus abundancias y tasa *per capita* de incremento poblacional.

El alga Chlorophyceae *S. quadricauda* fue más abundante en los tratamientos con adición de nutrientes ($F= 69,09$; $p < 0,01$), no obstante, su abundancia decreció en el transcurso del experimento en todos los tratamientos ($F= 342,18$; $p < 0,01$), disminuyendo abruptamente durante los primeros cuatro días de experimentación en todos los tratamientos (Figura 16). Solo la interacción entre los factores nutrientes y tiempo fue significativa ($F= 56,56$; $p < 0,01$).

La tasa *per capita* de incremento poblacional fue negativa en todos los tratamientos (Figura 17), sin embargo esta fue mayor en los tratamientos con adición de nutrientes ($F= 87,78$; $p < 0,01$). No se encontró significancia, en las interacciones de los diferentes factores.

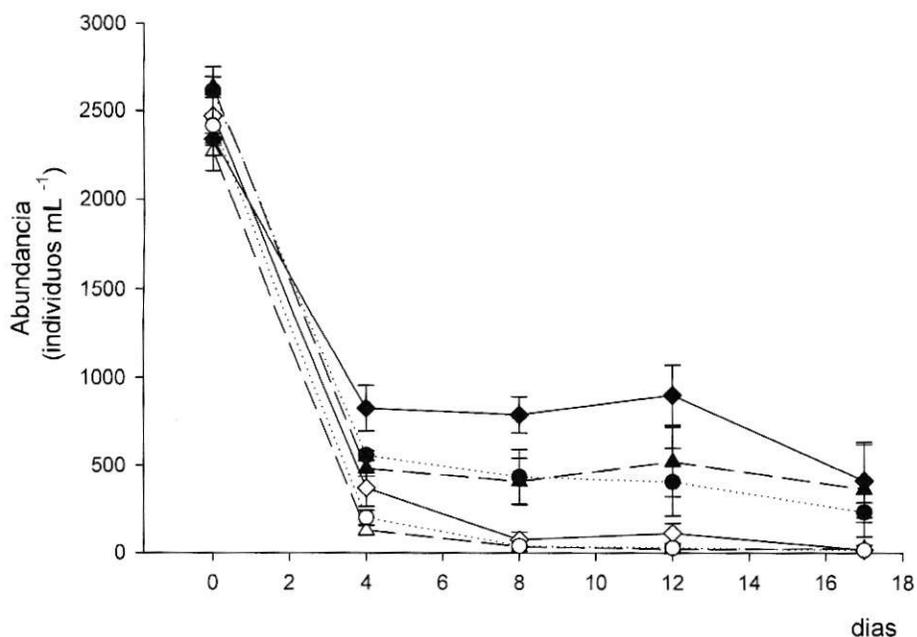


Figura 16. Abundancia de *Scenedesmus quadricauda* expresado como promedio y error estándar entre los 0 a 17 días de experimentación en los tratamientos y el control. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; - -△- - : presencia de zooplancton y fitoplancton;O..... : presencia de fitoplancton.

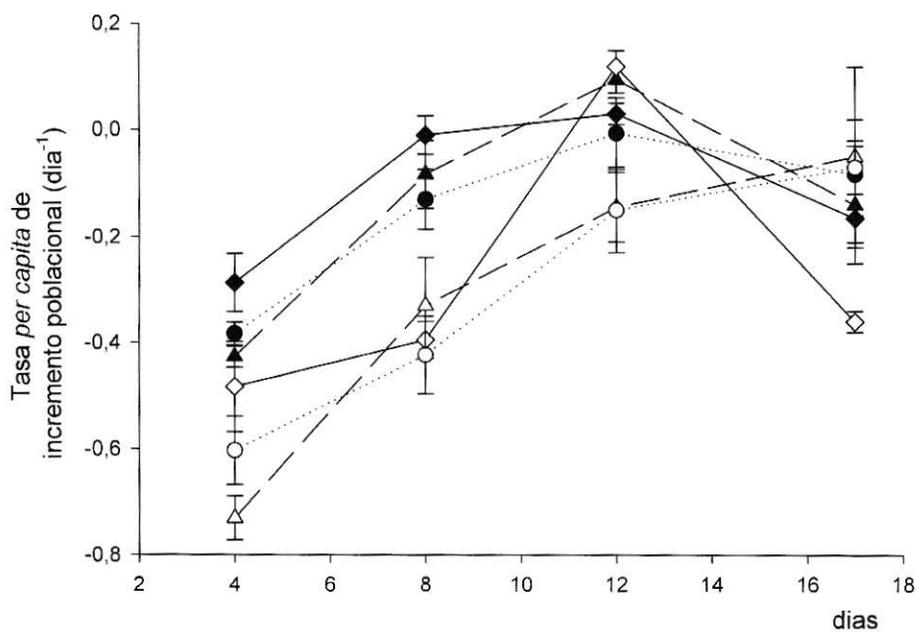


Figura 17. Tasa *per capita* de incremento poblacional de *Scenedesmus quadricauda* expresado como promedio y error estándar entre los 0 a 17 días de experimentación en los tratamientos y el control. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; - -△- - : presencia de zooplancton y fitoplancton;O..... : presencia de fitoplancton.

La segunda especie algal más abundante al comienzo del experimento, fue el alga Chlorophyceae *T. minimum*, la que tuvo una mayor abundancia en los tratamientos donde fueron adicionados nutrientes ($F= 9,45$; $p< 0,05$) que en los tratamientos sin adición de nutrientes (Figura 18). No se registraron cambios en su abundancia durante los primeros ocho días de la experimentación ($F= 1,32$; $p> 0,05$) al igual que no hubo diferencias en presencia o ausencia de peces o zooplancton ($F= 1,87$; $p>0,05$).

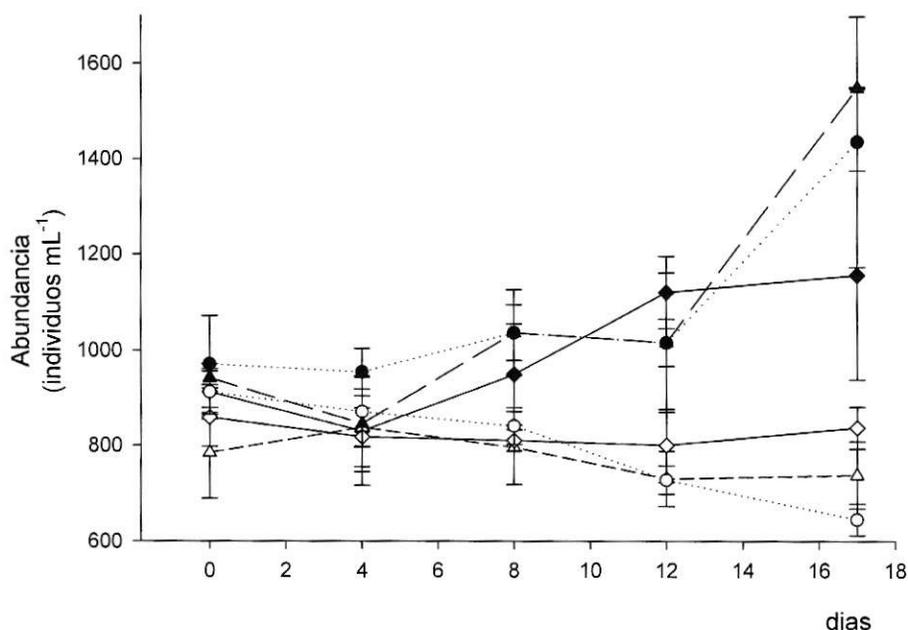


Figura 18. Promedio y error estándar en la abundancia de *Tetraedron minimum* entre los 0 a 17 días de experimentación de los tratamientos y el control. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; --△-- : presencia de zooplancton y fitoplancton;○..... : presencia de fitoplancton.

Al comparar la tasa *per capita* de incremento poblacional (Figura 19), no se encontraron diferencias entre los tratamientos con adición de nutrientes y sin adición de nutrientes ($F= 0,75$; $p> 0,05$). Tampoco se encontraron diferencias entre los tratamientos

con presencia o ausencia de peces o zooplancton ($F= 0,44$; $p> 0,05$), o cambios en la tasa *per capita* de incremento poblacional en el tiempo ($F= 3,87$; $p> 0,05$).

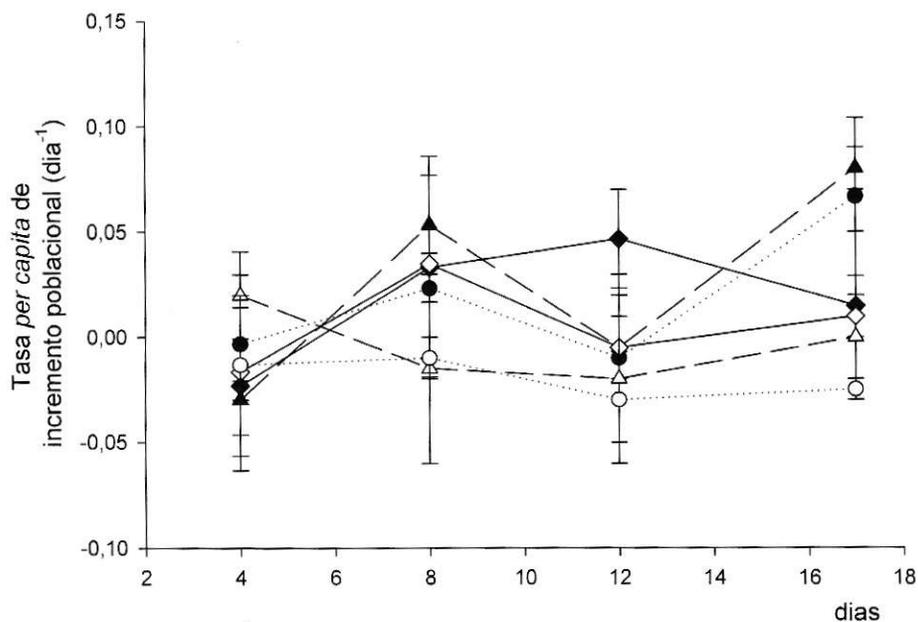


Figura 19. Promedio y error estándar de la tasa *per capita* de incremento poblacional de *Tetraedron minimum* entre los 0 a 17 días de experimentación de los tratamientos y el control. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; —△— : presencia de zooplancton y fitoplancton;O..... : presencia de fitoplancton.

La abundancia de la diatomea *Synedra* sp., fue mayor en los tratamientos con adición de nutrientes, en comparación con los tratamientos a los cuales no se agregaron nutrientes ($F= 289,81$; $p< 0,001$). La presencia de peces o zooplancton no tuvo efecto en la abundancia de esta alga ($F= 0,79$; $p> 0,05$). Su abundancia aumentó hasta el octavo día en todos los tratamientos con adición de nutrientes, decayendo posteriormente a

medida que transcurrió el experimento (Figura 20). La interacción entre los factores nutrientes y tiempo fue significativa ($F= 157,68$; $p< 0,01$).

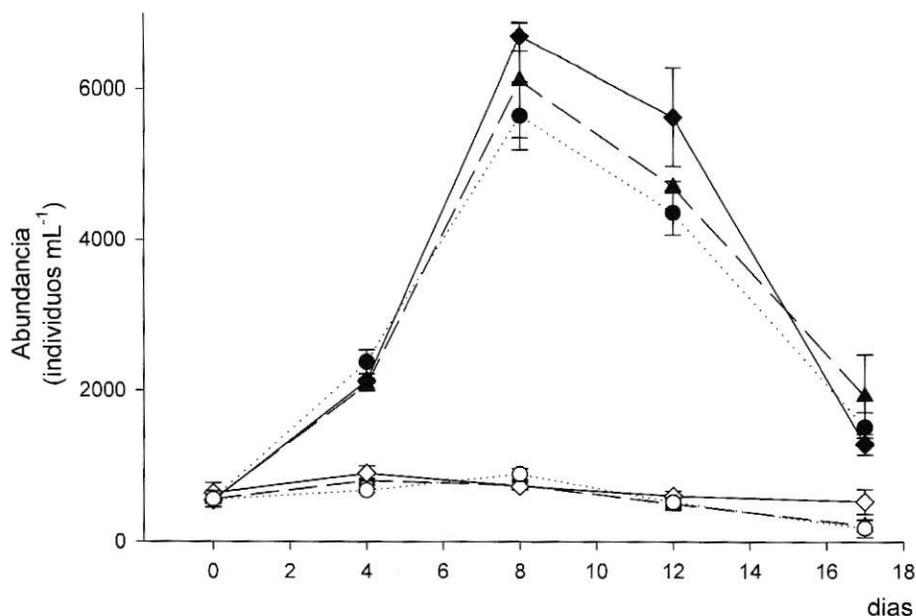


Figura 20. Promedio y error estándar en la abundancia de *Synedra* sp. entre los 0 a 17 días de experimentación de los tratamientos y el control. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplankton y fitoplancton; - -Δ- - : presencia de zooplankton y fitoplancton;O..... : presencia de fitoplancton.

La tasa *per capita* de incremento poblacional de *Synedra* sp. es mayor en los tratamientos con adición de nutrientes, en comparación con los tratamientos sin adición de nutrientes ($F= 182,26$; $p< 0,01$), con valores positivos al comienzo del experimento, sin embargo, disminuye a medida que avanza la experimentación entre los cuatro y ocho días ($F= 31,62$; $p<0,01$) (Figura 21). La interacción entre los factores nutrientes, tiempo y presencia de peces/zooplankton fue significativa ($F= 5,23$; $p< 0,05$).

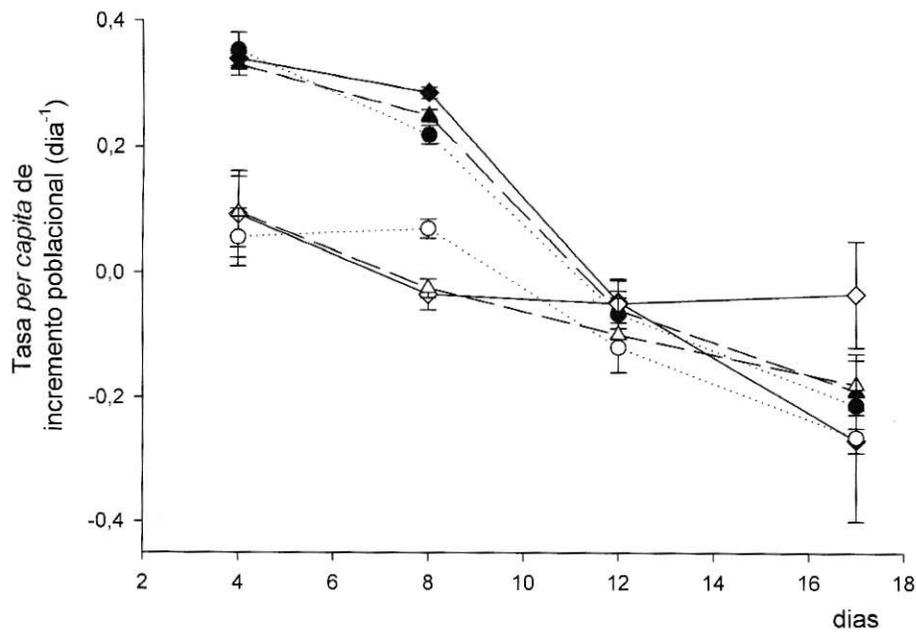


Figura 21. Promedio y error estándar de la tasa *per capita* de incremento poblacional de *Synedra* sp. entre los 0 a 17 días de experimentación de los tratamientos y el control. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; --△-- : presencia de zooplancton y fitoplancton;O..... : presencia de fitoplancton.

Zooplancton

En el comienzo del experimento, la composición del zooplancton de mayor tamaño estuvo dominada por el grupo de los rotíferos, donde *Brachionus* sp. representó el 56% de la abundancia total del zooplancton. Los cladóceros *Bosmina longirostris* (O.F. Müller) 1785 y *Ceriodaphnia dubia* Richard, 1895 contribuyeron con cerca del 30 % de la abundancia total.

Brachionus sp. (Figura 22) fue más abundante en los tratamientos a los cuales se adicionaron nutrientes ($F= 53,06$; $p< 0,01$). Su abundancia fue menor en los tratamientos con presencia de peces ($F= 15,36$; $p< 0,05$), aumentando su abundancia en el tiempo ($F= 44,05$; $p< 0,01$). Fueron significativas las interacciones entre los factores nutrientes y peces ($F= 13,22$; $p< 0,05$), tiempo y nutrientes ($F= 45,04$; $p< 0,01$), tiempo y peces ($F= 17,20$; $p< 0,01$), nutrientes, tiempo y presencia de peces ($F= 17,63$; $p< 0,01$).

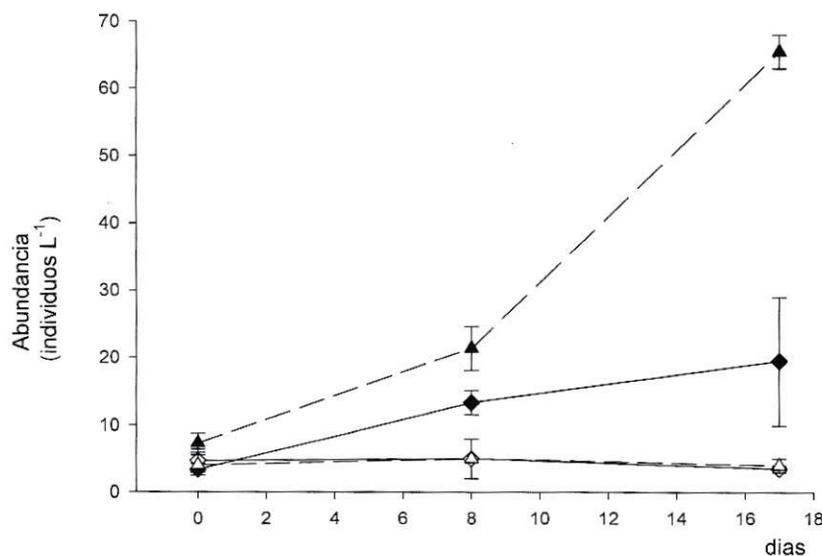


Figura 22. Promedio y error estándar de abundancia de *Brachionus* sp. entre los 0 a 17 días de experimentación en los tratamientos. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; --△-- : presencia de zooplancton y fitoplancton.

La mayor abundancia se encontró en el tratamiento con adición de nutrientes y ausencia de peces, en el resto de los tratamientos no se encontraron diferencias entre ellos (Figura 23).

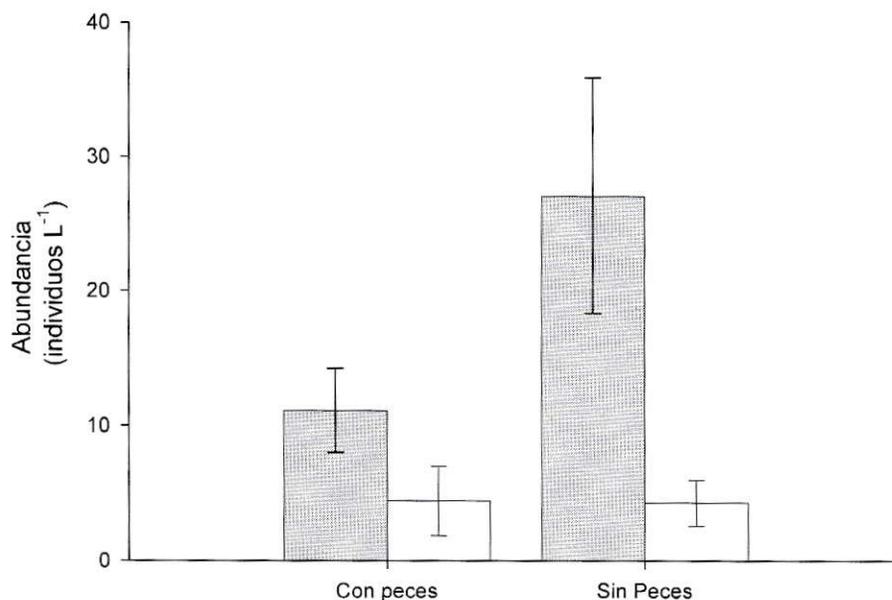


Figura 23. Grafica de las medias y error estándar de la abundancia de *Brachionus* sp. en los tratamientos. Barras grises: con adición de N y P; barras blanca: sin adición de N y P.

No se encontraron diferencias en la abundancia del grupo de los cladóceros, por la adición de nutrientes ($F= 0,02$; $p> 0,05$). Sin embargo, la presencia de peces disminuyó su abundancia en los tratamientos donde se encontraban presentes ($F= 7,81$; $p< 0,05$), acrecentándose esta diferencia al final de la experimentación (Figura 24). También hubo un aumento de abundancia en el tiempo ($F= 13,56$; $p< 0,01$). Solo la interacción entre los factores peces y tiempo fue significativa ($F= 9,69$; $p< 0,01$).

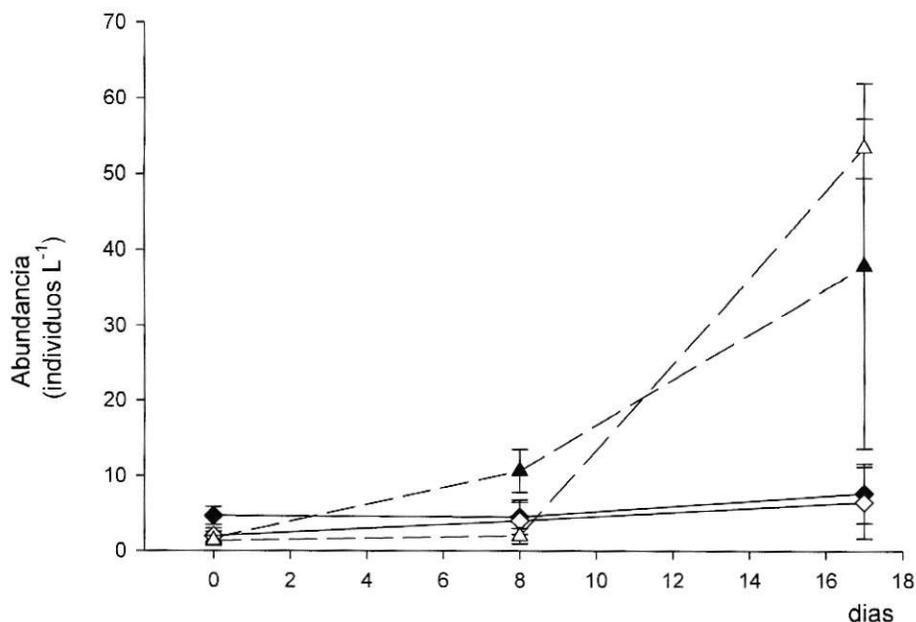


Figura 24. Promedio y error estándar de abundancia del grupo de los cladóceros entre los 0 a 17 días de experimentación de los tratamientos. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; —△— : presencia de zooplancton y fitoplancton.

La composición de los cladóceros estuvo dominada en el comienzo del experimento, por las especies *B. longirostris* y *C. dubia*. Estos zooplanctontes tuvieron similares cambios en sus abundancias durante el transcurso del experimento (Figuras 25 y 26).

Además, se encontraron en menor abundancia los cladóceros *Daphnia* sp., *Moina* sp. y *Diaphanosoma* sp. También se encontraron en baja abundancia copépodos Calanoida y Cyclopoida.

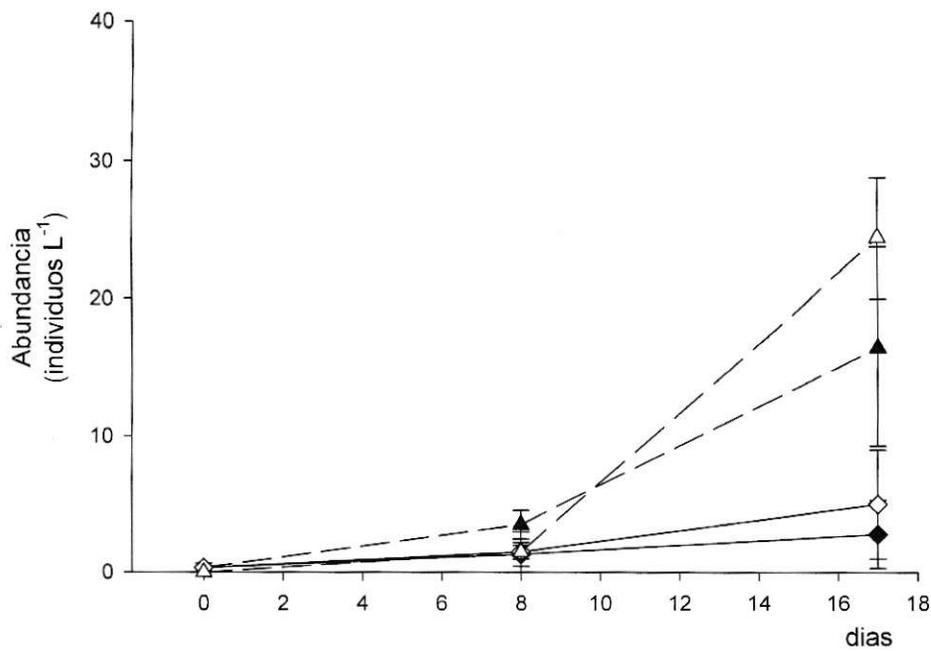


Figura 25. Promedio y error estándar de la abundancia de *Ceriodaphnia dubia* entre los 0 a 17 días de experimentación de los tratamientos. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; --△-- : presencia de zooplancton y fitoplancton.

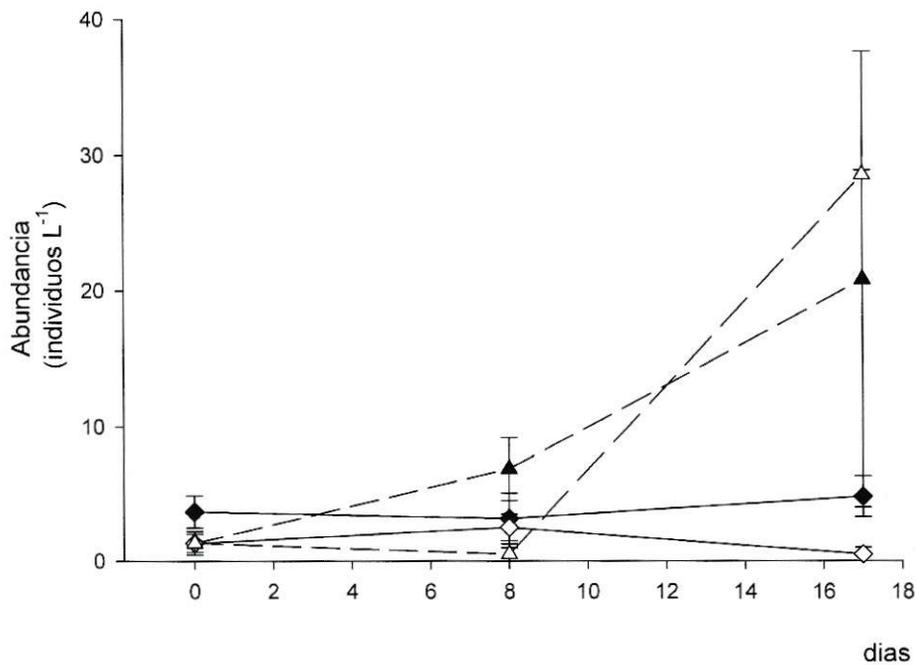


Figura 26. Promedio y error estándar de la abundancia de *Bosmina longirostris* entre los 0 a 17 días de experimentación de los tratamientos. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; --△-- : presencia de zooplancton y fitoplancton.

En el zooplancton de menor tamaño, que correspondió a rotíferos de pequeño tamaño, *Keratella* sp. fue la más abundante con un 75% de la abundancia total al inicio del experimento, *Polyarthra* sp. contribuyó con cerca de un 25 % de la abundancia total.

No hubo diferencias en la abundancia de *Keratella* sp. entre los tratamientos con y sin adición de nutrientes ($F= 1,03$; $p>0,05$) o la presencia de peces ($F= 0,99$; $p> 0,05$), sin embargo, hubo un aumento en la abundancia a los 17 días en todos los tratamientos ($F= 15,36$; $p< 0,01$) (Figura 27). La interacción entre los factores peces y tiempo fue significativa ($F= 5,2$; $p< 0,05$).

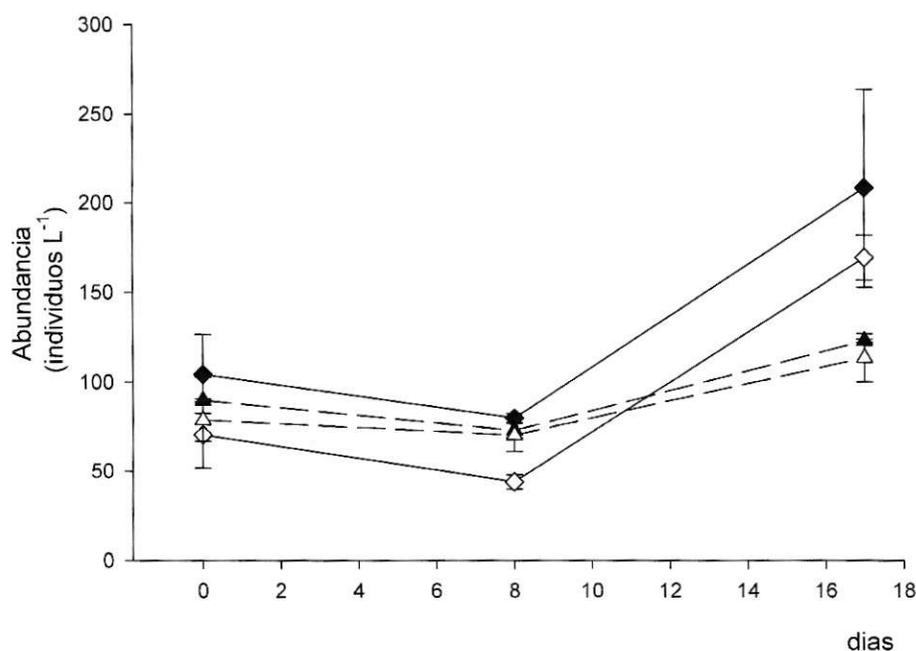


Figura 27. Promedio y error estándar de abundancia de *Keratella* sp. entre los 0 a 17 días de experimentación de los tratamientos. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; --Δ-- : presencia de zooplancton y fitoplancton.

La abundancia del rotífero *Polyarthra* sp. (Figura 28) fue mayor en los tratamientos sin adición de nutrientes ($F= 48,06$; $p< 0,05$). La presencia de peces no afectó su abundancia ($F= 0,18$; $p> 0,05$). La interacción entre los nutrientes y el tiempo fue significativa ($F= 31,13$; $p< 0,01$).

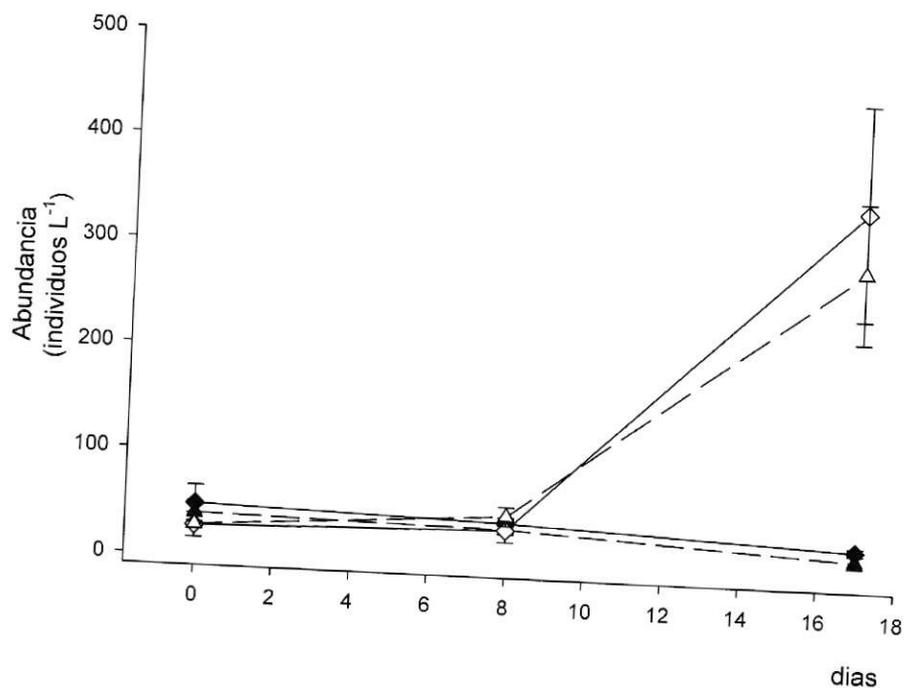


Figura 28. Promedio y error estándar de abundancia de *Polyarthra* sp. entre los 0 a 17 días de experimentación de los tratamientos. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; —△— : presencia de zooplancton y fitoplancton.

Modelo Conceptual

Con los resultados obtenidos se desarrollo un modelo conceptual de las interacciones entre los diferentes componentes de la trama trófica pelágica de Peñuelas (Figura 29) donde los efectos positivos y negativos significativos ($p < 0,05$) en la abundancia de cada componente son presentados con una línea continua. Las líneas discontinuas señalan efectos posibles.

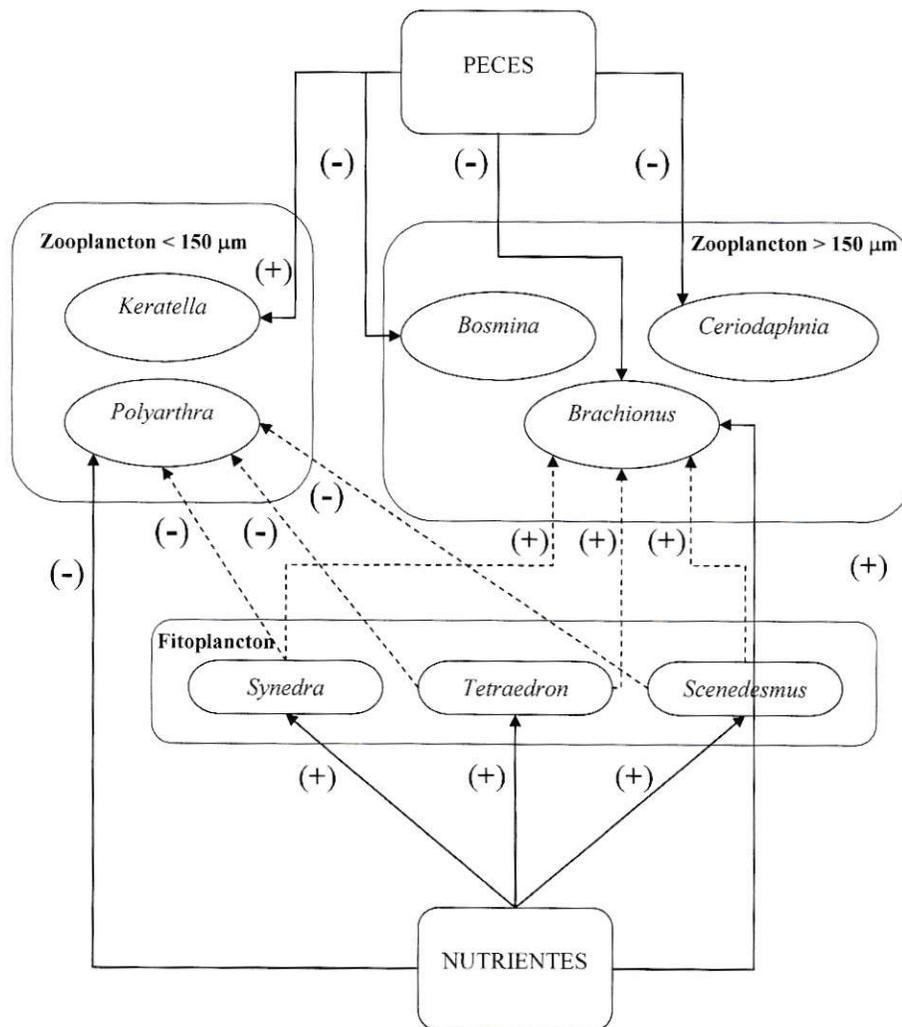


Figura 29. Modelo conceptual de los efectos de los diferentes componentes del plancton en Peñuelas. Las líneas continuas indican efectos significativos ($p < 0,05$) y las líneas discontinuas indican efectos posibles.

DISCUSION

El ingreso de agua al embalse Peñuelas depende solo de las precipitaciones, y por ello su volumen fluctúa de acuerdo a las condiciones climáticas. Consecuentemente, en ciclos de sequía se han registrado los menores volúmenes. Aunado con la disminución del volumen, se incrementan las concentraciones de clorofila *a* y de fósforo total (Vila y col. 2005), cambiando la trofia de un estado mesotrófico a uno eutrófico. Durante el período de realización de los experimentos, la cubeta contenía un volumen aproximado de 37 millones m³ con valores de clorofila *a* de 12,8 µg L⁻¹ y fósforo total de 17,89 µg L⁻¹ que corresponden a un sistema con características mesotróficas, estimado mediante el índice de estado trófico de Carlson (1977).

En los encierros a los cuales se agregaron nitrógeno y fósforo, aumentó la concentración de oxígeno disuelto, pH, clorofila *a* y abundancia del fitoplancton, en comparación con los que no tuvieron adición de nutrientes, lo cual se debería a un aumento en la fotosíntesis realizada por las microalgas. También la conductividad fue mayor en los encierros enriquecidos con nutrientes debido a que se agregaron sales de amonio y ortofosfato, las que debieran producir un aumento en la concentración de iones disueltos y por consiguiente un incremento de la conductividad.

El amonio y ortofosfato disminuyeron su concentración en el transcurso del experimento en los tratamientos a los cuales fueron adicionados, lo cual se explicaría porque aquellas son las formas disponibles de nitrógeno y fósforo que generalmente son asimiladas por las microalgas (Lampert y Sommer, 1997).

La adición de nitrógeno y fósforo a un sistema acuático puede conducir a diferentes resultados, dependiendo de las interacciones entre los componentes de la comunidad (Lynch y Shapiro, 1981). En sistemas meso y eutróficos se ha descrito que al aumentar las concentraciones de nutrientes los resultados obtenidos pueden ser los siguientes: sin cambios en la biomasa fitoplanctónica pero sí en la composición algal (Lynch y Shapiro, 1981); solo un aumento de la biomasa fitoplanctónica (Drenner y col. 1990; Elser y col. 1990; Persson y col. 2001; Camacho y col. 2003) y ocurrir ambas situaciones por separado, en diferentes períodos estacionales en el mismo sistema acuático, dependiendo de cuando se realice la manipulación (Faafeng y col. 1990). En este trabajo realizado en otoño, la adición de nutrientes tuvo un efecto positivo en el aumento de la biomasa fitoplanctónica. La abundancia de individuos fitoplanctónicos y la concentración de clorofila *a* se duplicó en los primeros ocho días de experimentación, al aumentar al doble la concentración natural de nitrógeno y fósforo. La presencia de peces no incrementó la biomasa fitoplanctónica estimada como abundancia de individuos fitoplanctónicos y clorofila *a* tanto en los tratamientos con adición de nutrientes como en los que no se adicionaron nutrientes. Estos resultados sugieren que en el embalse Peñuelas habría un fuerte efecto ascendente en la regulación de la biomasa fitoplanctónica.

La disminución de la abundancia de *S. quadricauda* en todos los tratamientos, siendo significativamente menor en los tratamientos sin enriquecimiento, podría ser atribuida a la disminución de la turbulencia producida por el encierro. La disminución de la temperatura en el período de estudio no influiría en este decrecimiento, debido a que la abundancia relativa de *S. quadricauda* en el embalse, en los primeros dos metros, se

mantuvo en un 43 ± 2 % durante el período de abril a junio, época en la cual se registró una disminución la temperatura en cerca de 4 °C, al igual que en los encierros (Vila y col. 2005).

Los resultados concuerdan con el modelo ascendente/descendente de McQueen y col. 1986 el cual predice que la biomasa fitoplanctónica sería afectada significativamente por recursos, como la adición de nitrógeno y fósforo a los encierros. Los efectos descendentes, en este caso, la presencia de peces zooplanctívoros, no tuvieron efectos significativos en la biomasa fitoplanctónica. Sin embargo, los efectos descendentes como los peces zooplanctívoros, afectaron negativamente la abundancia de las especies zooplanctónicas de mayor tamaño como los cladóceros *C. dubia* y *B. longirostris* y el rotífero *Brachionus* sp., cumpliéndose también la hipótesis de eficiencia de tamaño de presa de Brooks y Dodson (1965), con un aumento en la abundancia del rotífero de pequeño tamaño *Keratella* sp. en presencia de peces, dado por la interacción entre peces y tiempo (Threlkeld, 1987; Carpenter and Kitchell, 1993; Matthews, 1998).

La adición de nutrientes disminuyó la diversidad fitoplanctónica, sin embargo la presencia de peces no afectó la diversidad. Al comienzo del experimento aumentó la diversidad fitoplanctónica en todos los tratamientos, lo cual es debido a la disminución de la mayor abundancia de *S. quadricauda*. Las diferencias de diversidad fitoplanctónica entre los tratamientos con adición de nutrientes y sin adición de nutrientes se deben principalmente al aumento en la abundancia de *Synedra* sp, que es la especie dominante durante gran parte del experimento en los tratamientos con enriquecimiento, produciendo una disminución en el índice de diversidad de Simpson en estos

tratamientos. Los tratamientos sin enriquecimiento con nutrientes, aumentan la diversidad fitoplanctónica debido a la disminución de *S. quadricauda*, dominando *T. minimum* y *Synedra* sp. durante el transcurso del experimento. Romo y col. (2004) encontraron resultados similares trabajando en experimentos de mesocosmos en un sistema poco profundo de la costa este mediterránea española, de similares características químicas que Peñuelas, predominando en la comunidad pocas especies fitoplanctónicas, que se caracterizan por asimilar más rápidamente los nutrientes disponibles y poseen menores tiempos generacionales, como sería el alga *Synedra* sp. en el embalse Peñuelas. No obstante, al depletar la concentración de nutrientes, disminuye su tasa de crecimiento.

Los resultados obtenidos en Peñuelas difieren de los encontrados por diferentes autores que trabajaron en sistemas con similares características de trofia que Peñuelas, donde la presencia de peces tuvo un efecto positivo en la abundancia y biomasa de fitoplancton tanto en sistemas del hemisferio norte, (Christoffersen y col. 1993; Romare y col. 1999; Attayde y Hansson 2001a, 2001b) como en los del hemisferio sur (Quirós, 1990; Jeppesen y col. 2000; Boveri y Quirós 2002; Matveev, 2003). Efectos positivos de los peces en la biomasa fitoplanctónica son causados al depredar sobre los herbívoros y especialmente en cladóceros de gran tamaño, los que poseen una mayor tasa de filtración que las especies de menor tamaño, llegando a producir fases de aguas claras, en ciertos períodos del año al disminuir la biomasa fitoplanctónica (Lampert y Sommer, 1997; Scheffer, 1998; Wetzel, 2001).

La ausencia de un efecto negativo de los herbívoros en la abundancia fitoplanctónica podría deberse a la composición zooplanctónica de Peñuelas en el

período de otoño de 2004. Matveev y Matveeva (1997) al igual que Quirós (1990) sugieren que el pastoreo realizado por el zooplancton en los sistemas acuáticos del hemisferio sur, específicamente en Australia y Argentina respectivamente, sería significativo en la reducción de la biomasa fitoplanctónica. Sin embargo Peñuelas difiere de los sistemas australianos debido a que en esos sistemas predomina el cladócero *Daphnia carinata*, el cual posee un gran tamaño, alcanzando una longitud de 3,5 mm. Además de su gran tamaño, este cladócero sería el responsable de la reducción en la biomasa fitoplanctónica en los experimentos realizados por Matveev y Matveeva (1997), debido a su mayor tasa de filtración, en comparación con el resto de los zooplanctones estudiados (*Boeckella*, *Diaphanosoma*, *Ceriodaphnia* y *Moina*). Además, este rasgo le permitiría evitar la depredación realizada por peces de pequeño tamaño que habitan aquellos sistemas, siendo la especie dominante en el zooplancton. Sin embargo, la dominancia de *D. carinata*, no es predictora de efectos de herbivoría sobre el fitoplancton, debido a que en sistemas donde predominaron en el fitoplancton colonias de *Volvox* ó largos filamentos de *Anabaena*, este cladócero no fue capaz de disminuir la biomasa fitoplanctónica pese a su alta tasa de filtración (Kobayashi y col. 1998; Matveev y col. 2000).

Boveri y Quirós (2002) trabajando en un sistema límnic argentino, encontraron un aumento de clorofila *a* desde los seis días de experimentación en presencia de diferentes densidades de juveniles de *O. bonariensis*, con una composición zooplanctónica dominada por copépodos y cladóceros *Ceriodaphnia* sp., y *Daphnia* sp. a diferencia de los resultados encontrados en Peñuelas, donde predominaron en el zooplancton, durante la realización del experimento el rotífero *Brachionus* sp. y los

cladóceros *C. dubia* y *B. longirostris*, micro crustáceos de pequeño tamaño (Anexo III) y con una menor tasa de filtración en comparación con lo descrito para el género *Daphnia* (Sommer, 1989) y por lo tanto, no serían capaces de disminuir la biomasa fitoplanctónica tanto en los encierros con adición de nutrientes, de características eutróficas, como en los tratamientos sin adición de nutrientes y de menor trofia.

El modelo conceptual desarrollado con la información obtenida por los resultados del análisis estadístico, indica un efecto negativo significativo de los peces solo sobre el zooplancton de mayor tamaño, y un efecto positivo en *Keratella* sp. cambiando a una dominancia de individuos de menor tamaño en los tratamientos con presencia de peces (Brooks y Dodson, 1965).

La adición de nutrientes afectó positivamente la abundancia de fitoplancton y del rotífero *Brachionus* sp. Debido a que este rotífero es herbívoro, se infiere que el enriquecimiento con nutrientes aumenta su abundancia, por un aumento en la abundancia de su recurso, que son las microalgas.

La menor abundancia del herbívoro *Polyarthra* sp. en los encierros con enriquecimiento, podría deberse tanto a cambios en las variables biológicas, como en las físicas y químicas que estarían actuando en conjunto sobre la abundancia de este rotífero. Un cambio en pH, conductividad, u oxígeno disuelto podría estar afectando la abundancia de *Polyarthra* sp. puesto que ha sido descrito que los rotíferos son sensibles a los cambios en estas variables (Devetter, 1998; Frost y col. 1998; Hutchinson, 1967; Wetzel, 2001), las cuales en su mayoría son debido al aumento de la fotosíntesis realizada por un mayor número de microalgas. Además, se ha descrito que este rotífero es especialista en el consumo de microalgas, alimentándose de *Cryptomonas*,

Chlamydomonas y *Euglena* (Bogdan y Gilbert, 1982; Costa y Miyashiro, 2005; Makarewicz y Likens, 1975) por lo que el cambio en composición fitoplanctónica, podría estar afectando la abundancia de las microalgas que son ingeridas por *Polyarthra* sp. con una mayor abundancia de este rotífero en los tratamientos que poseen mayor diversidad fitoplanctónica y manteniendo baja su abundancia en los tratamientos con enriquecimiento de nutrientes, donde se encontró una menor diversidad fitoplanctónica y mayores abundancia de *S. quadricauda*, *T. minimum* y *Synedra* sp.

Pese a las diferencias en las características físicas y en la composición íctica y zooplanctónica entre el hemisferio norte y sur, la hipótesis de eficiencia de tamaño de presa de Brooks y Dodson (1965) y el modelo de McQueen y col., 1986 se cumplirían en el caso del embalse Peñuelas.

Los resultados obtenidos en los experimentos de mesocosmos realizados en Peñuelas durante el período de mayo de 2004 son manipulaciones de corto plazo, por lo que los resultados de las interacciones directas en el sistema pelágico, entre nutrientes y fitoplancton, peces y zooplancton son también interacciones de corto plazo, las cuales serían extrapolables a lagos cálidos templados del país con características físicas, químicas y planctónicas similares a Peñuelas o de mayor trofia, a semejantes condiciones espaciales y temporales (Carpenter y Kitchell, 1993; Frost y col. 1988).

Según Frost y col. (1988) se pueden realizar extrapolaciones de un pequeño encierro a la dinámica de la comunidad del lago, utilizando modelos matemáticos para validar las interacciones. La extrapolación requiere que la dinámica del encierro sea modelada como los modelos de parche de bosques, basados en la dispersión de varios tipos de organismos del lago.

BIBLIOGRAFIA

- Anderson, R. S. 1974. Crustacean plankton communities of 340 lakes and ponds in and near national parks of the Canadian Rocky Mountains. J. Fish. Res. Board of Canada. 31: 855-869.
- Araya, J. M. y Zúñiga, L. R. 1985. Manual taxonómico del zooplancton lacustre de Chile. Instituto de Zoología. Universidad Austral de Chile. 110 pp.
- Attayde, J. L. y Hansson, L. A. 2001a. Fish-mediated nutrient recycling and the trophic cascade in lakes. Can. J. Fish. Aquat. Sci. 58: 1924-1931.
- Attayde, J. L. y Hansson, L. A. 2001b. The relative importance of fish predation and excretion effects on planktonic communities. Limnol. Oceanogr. 46: 1001-1012.
- Bender, E. A., Case, T. J. y Gilpin, M. E. 1984. Perturbation experiments in community ecology: theory and practice. Ecology 65: 1-13.
- Bogdan, K. G. y Gilbert, J. J. 1982. Seasonal patterns of feeding by natural populations of *Keratella*, *Polyarthra* and *Bosmina*. Clearance rates, selectivities, and contributions to community grazing. Limnol. Oceanogr. 27: 918-934.
- Boveri, M. B. y Quirós, R. 2002. Trophic interactions in pampean shallow lakes: evaluation of silverside predatory effects in mesocosm experiments. Verh. Internat. Verein. Limnol. 28: 1274-1278.
- Brett, M. T. y Goldman, C. R. 1997. Consumer versus resource control in freshwater pelagic food webs. Science 275: 384-386.

- Brooks, J. L. y Dodson, S. I. 1965. Predation, body size, and composition of plankton. *Science* 150: 28-35.
- Burbidge, R. G., Carrasco, M. C. y Brown, P. A. 1974. Age, growth, length-weight relationship, sex ratio and food habits of the Argentine pejerrey, *Basilichthys bonariensis* (Cuv: and Val.), from lake Peñuelas, Valparaíso, Chile. *J. Fish. Biol.* 6: 299-305.
- Camacho, A., Wurtsbaugh, W. A., Miracle, M. R., Armengol, X. y Vicente, E. 2003. Nitrogen limitation of phytoplankton in a Spanish karst lake with a deep chlorophyll maximum: a nutrient enrichment bioassay approach. *J. Plankton Res.* 25: 397-404.
- Campos, H. 1982. Sistemática del género *Cheirodon* (Pisces: Characidae) en Chile con descripción de una nueva especie. Análisis de multivarianza. *Stud. Neotrop. Fauna E.* 17:129-162.
- Carlson, R. E. 1977. A trophic state index for lakes. *Limnol. Oceanogr.* 22: 361-369.
- Carpenter, S. R., Kitchell, J. F. y Hodgson, J. R. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *Bioscience* 35: 634-639.
- Carpenter, S.R. y Kitchell, J. F. 1993. The trophic cascade in lakes. Cambridge University Press, Cambridge, U.K. 385 pp.
- Christoffersen, K., Riemann, B., Klysner, J. y Sondergaard, M. 1993. Potential role of fish predation and natural populations of zooplankton in structuring a plankton community in eutrophic lake water. *Limnol. Oceanogr.* 38: 561-573.

- Costa, C. y Miyashiro, A. 2005. Relationships between rotifers, phytoplankton and bacterioplankton in the Corumbá reservoir, Goiás State, Brazil. *Hydrobiologia* 546: 415-421.
- Devetter, M. 1998. Influence of environmental factors on the rotifer assemblage in an artificial lake. *Hydrobiologia* 387/388: 171-178.
- Dodson, S. 1991. Species richness of crustacean zooplankton in European lakes of different sizes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 24: 1223-1229.
- Drenner, R. W., Smith, J. D., Mummert, J. R. y Lancaster, H. F. 1990. Responses of a eutrophic pond community to separate and combined effects of N:P supply and planktivorous fish: a mesocosm experiment. *Hydrobiologia* 208: 161-167.
- Elliot, E. T., Castañares, L. G., Perlmutter, D. y Porter, K. G. 1983. Trophic-level control of production and nutrient dynamics in an experimental planktonic community. *Oikos* 41: 7-19.
- Elser, J. J., Marzolf, E. R. y Goldman Ch. R. 1990. Phosphorus and nitrogen limitation of phytoplankton growth in the freshwaters of North America: a review and critique of experimental enrichments. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 47: 1468-1477.
- Faafeng, B. A., Hessen, D. O., Brabrand, A. y Nilssen, J. P. 1990. Biomanipulation and food-web dynamics – the importance of seasonal stability. *Hydrobiologia* 200/201: 119-128.
- Frost, T. M., De Angelis, D. L., Bartell, S. M., Hall, D. J. y Hurlbert, S. H. 1988. Scale in the design and interpretation of aquatic community research. *En: S. R. Carpenter (eds.), Complex interactions in lake communities.* pp. 229-258. Springer-Verlag, New York, U. S. A.

- Frost, T. M., Montz, P. K., Gonzalez, M. J., Sanderson, B. L. y Arnott, S. E. 1998. Rotifer responses to increased acidity: long-term patterns during the experimental manipulation of Little Rock Lake. *Hydrobiologia* 387/388: 141-152.
- Hairston, N. G., Smith, F. E. y Slobodkin, L. B. 1960. Community structure, population control, and competition. *Am. Nat.* 94: 421-425.
- Hanazato, T., Iwakuma, T. y Hayashi, H. 1990. Impact of whitefish on an enclosure ecosystem in a shallow eutrophic lake: selective feeding of fish and predation effects on the zooplankton communities. *Hydrobiologia* 200/201: 129-140.
- Haney, J. F. y Hall, D. J. 1973. Sugar-coated *Daphnia*: a preservation technique for Cladocera. *Limnol. Oceanogr.* 18: 331-333.
- Horne, A. J. y Goldman C. R. 1994. *Limnology*. Mc Graw-Hill, New York, U. S. A. 576 pp.
- Hutchinson, G. E. 1967. *A treatise on limnology. II. Introduction to lake biology and the limnoplankton*. John Wiley & Son, New York. 1115 pp.
- Jeppesen, E., Lauridsen, T. L., Mitchell, S. F., Christoffersen K. y Burns, C. W. 2000. Trophic structure in the pelagial of 25 shallow New Zealand lakes: changes along nutrient and fish gradients. *J. Plankton Res.* 22: 951-968.
- Kobayashi, T., Church, A., Hardiman, S. y Gallagher, L. 1998. Grazing by a resident macrozooplankton community and non-resident *Daphnia carinata* King: A preliminary *in situ* incubation study. *Lakes Res.* 3: 193-203.
- Krebs, C. J. 1999. *Ecological Methodology*. Benjamin/Cummings, Addison Wesley, Menlo Park, California. 620 pp.

- Lampert, W. y Sommer, U. 1997. Limnoecology: The ecology of lakes and streams. Oxford University Press, New York, Oxford. 382 pp.
- Lynch, M. y Shapiro, J. 1981. Predation, enrichment, and phytoplankton community structure. *Limnol. Oceanogr.* 26: 86-102.
- M.O.P. 1993. Operación parcial de la red nacional mínima de control de lagos. Estudio limnológico del embalse Peñuelas, V región. 101 pp.
- Makarewicz, J. C. y Likens, G. E. 1975. Niche analysis of a zooplankton community. *Science* 190: 1000-1003.
- Marin, V., Huntley, M. E. y Frost, B. 1986. Measuring feeding rates of pelagic herbivores: analysis of experimental design and methods. *Mar. Biol.* 93: 49-58.
- Matthews W. J. 1998. Patterns in freshwaters fish ecology. Chapman and Hill. New York. pp. 565-616.
- Matveev, V. 2003. Testing predictions of the lake food web theory on pelagic communities of australian reservoirs. *Oikos* 100: 149-161.
- Matveev, V. y Matveeva, L. 1997. Grazer control and nutrient limitation of phytoplankton biomass in two Australian reservoirs. *Freshwater Biol.* 38: 49-65.
- Matveev, V., Matveeva, L. y Jones, G. J. 2000. Relative impacts of *Daphnia* grazing and direct stimulation by fish on phytoplankton abundance in mesocosm communities. *Freshwater Biol.* 44: 375-385.
- McQueen, D. J., Post, J. R. y Mills, E. L. 1986. Trophic relationships in freshwater pelagic ecosystems. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 43: 1571-1581.

- Montecino, V. y Cabrera, S. 1982. Phytoplankton activity and standing crop in an impoundment of central Chile. *J. Plankton Res.* 4: 943-950.
- Mühlhauser, H., Soto, L. y Zahradnik, P. 1986. Improvement of the Kjeldahl method for total nitrogen including acid-hidrolizable phosphorous determinations in freshwater ecosystem. *Internat. J. Environ. Anal. Chem.* 28: 1-12.
- Patalas, K. 1975. The crustacean communities of fourteen North American great lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.* 19: 504-511.
- Persson, A., Hansson L. A., Brönmark, Ch., Lundberg, P., Pettersson, L. B., Greeberg, L., Nilsson, P. A., Nystrom, P., Romare, P. y Tranvik L. 2001. Effects of enrichment on simple aquatic food webs. *Am. Nat.* 157: 654-669.
- Quirós, R. 1990. Factors related to variance of residuals in chlorophyll-total phosphorus regressions in lake and reservoirs of Argentina. *Hydrobiologia* 200/201: 343-355.
- Romare, P., Bergman, E. y Hansson, L. A. 1999. The impact of larval and juvenile fish on zooplankton and algal dynamics. *Limnol. Oceanogr.* 44: 1655-1666.
- Romo, S., Miracle, M. R., Villena, M., Rueda, J., Ferriol, C. y Vicente, E. 2004. Mesocosm experiments on nutrient and fish effects on shallow lake food webs in a Mediterranean climate. *Freshwater Biol.* 49: 1593-1607.
- Ryding, S. O. y Rast, W. 1989. The control of eutrophication of lakes and reservoirs. *Man and the biosphere series Vol. I.* Published by UNESCO & The Partenón Publishing Group. 314 pp.
- Scheffer, M. 1998. *Ecology of shallow lakes.* Kluwer Academic Publishers. Dordrecht, Netherlands. 357 pp.

- Schindler, D. E. y Eby, L. A. 1997. Stoichiometry of fishes and their prey: implications for nutrient recycling. *Ecology* 78: 1816-1831.
- Schmid-Araya, J. M. y Zuñiga, L. R. 1992. Zooplankton community structure in two Chilean reservoirs. *Arch. Hydrobiol.* 123: 305-335.
- Simpson, E. H. 1949. Measurement of diversity. *Nature* 163: 688.
- Slobodkin, L. B., Smith, F. E. y Hairston, N. G. 1967. Regulation in terrestrial ecosystem, and the implied balance of nature. *Am. Nat.* 101: 109-124.
- Sokal, R. R. y Rohlf, F. J. 1981. *Biometry. The Principles and Practice of Statistics in Biological Research. Second Edition.* W. H. Freeman and Company. 859 pp.
- Sommer, U. 1989. *Plankton Ecology: Succession in Plankton Communities.* Springer-Verlag, New York, U.S.A. 369 pp.
- Soto, D. y Zuñiga, L. 1991. Zooplankton assemblages of Chilean temperate lakes: a comparison with north American counterparts. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 64: 569-581.
- Threlkeld, S.T. 1987. Experimental evaluation of trophic-cascade and nutrient-mediated effects of planktivorous fish on plankton community structure. *En* W. C. Keerfoot y A. Sih. (eds.), *Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities.* pp 161-173. University Press of New England, Hanover, N.H.
- Utermöhl, H. 1958. Zur vervollkommnung der quantitativen phytoplankton-methodik. *Mitt. Int. Ver. Limnol.* 9. 38 pp.
- Venrick, E. L. 1978. Concentrating phytoplankton. The implications of subsampling. *In:* *Phytoplankton manual.* UNESCO. Edited by A. Sournia. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris pp. 75-87.

- Vila, I., Acuña, P. y Pardo, R. 2005. *En prensa*. Cambios tróficos en un embalse temperado: lago Peñuelas, Chile. Reuniao eutrofização na América do sul.
- Vila, I., Mühlhauser, H. y Comte, S. 1986. Alternativas de manejo de embalses: Rapel un caso en estudio. 2ª encuentro científico sobre el medio ambiente. Versiones abreviadas. Tomo I: 359-364.
- Wetzel, R. G. 2001. *Limnology. Lake and River Ecosystems*. Third Edition. Academic Press, San Diego, California, USA. 1006 pp.
- Wetzel, R. G. y Likens, G. E. 1991. *Limnological analyses*. Second edition. Springer, New York, New York, USA. 391 pp.
- Yodzis, P. 1995. Food webs and perturbation experiments: theory and practice. *In Food Webs: integration of patterns and dynamics*. pp. 192-200. Edited by G. A. Polis and K. O. Winemiller. Chapman and Hall, New York.
- Zar, J. H. 1999. *Biostatistical analysis*. Fourth edition. Prentice Hall, New Jersey. 663 pp.
- Zuñiga, L. 1988. Taxocenosis de entomostracos limnéticos de lagos del norte de la Patagonia. *An. Mus. Hist. Nat. Valp.* 19: 5-14.

ANEXO I

Tabla I. Modelo mixto de análisis de varianza anidado, en la determinación de abundancia de *Scenedesmus quadricauda*. Análisis utilizado para estimar los componentes de la varianza en los diferentes pasos analíticos.

	gl	SS	CM	F	p	Componente de la varianza
Entre grupos (encierros)	5	398725	79745	1,48	>0,05	
Entre subgrupos dentro grupos (muestras 500 ml)	6	324104	54017	0,70	>0,05	-7,2 %
Entre subsubgrupos dentro grupos (asentamientos)	24	1855246	77302	2,03	<0,05	36,5 %
Dentro de subsubgrupos (Error; recuentos)	36	1370063	38057			70,7 %
Total	71	3948138				

Tabla II. Modelo mixto de análisis de varianza anidado, en la determinación de abundancia de *Tetraedron minimum*. Análisis utilizado para estimar los componentes de la varianza en los diferentes pasos analíticos.

	gl	SS	CM	F	p	Componente de la varianza
Entre grupos (encierros)	5	116479	23296	1,81	>0,05	
Entre subgrupos dentro grupos (muestras 500 ml)	6	77252	12875	0,66	>0,05	-5,9
Entre subsubgrupos dentro grupos (asentamientos)	24	465793	19408	0,99	>0,05	-0,6
Dentro de subsubgrupos (Error; recuentos)	36	706701	19631			106,5
Total	71	1366226				

ANEXO II

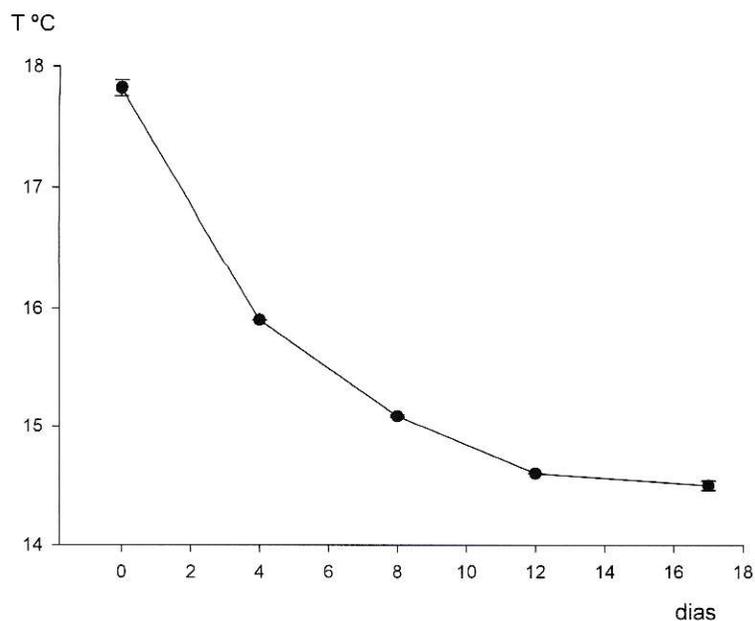


Figura 1. Promedio y error estándar de la temperatura dentro de los encierros entre los 0 a 17 días de experimentación en todos los tratamientos.

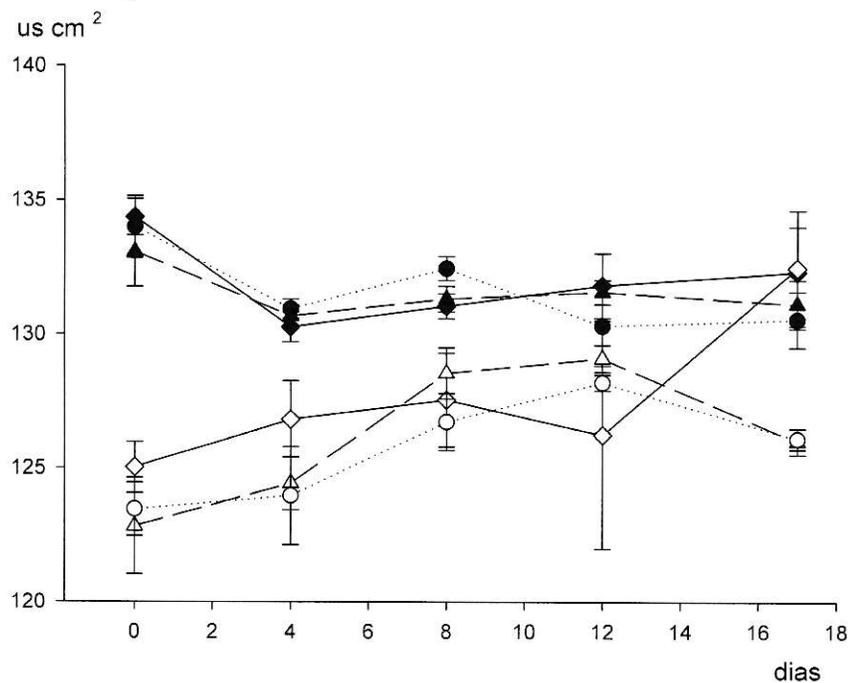


Figura 2. Promedio y error estándar de la conductividad en todos los tratamientos entre los 0 a 17 días de experimentación. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplancton y fitoplancton; --△-- : presencia de zooplancton y fitoplancton;○..... : presencia de fitoplancton.

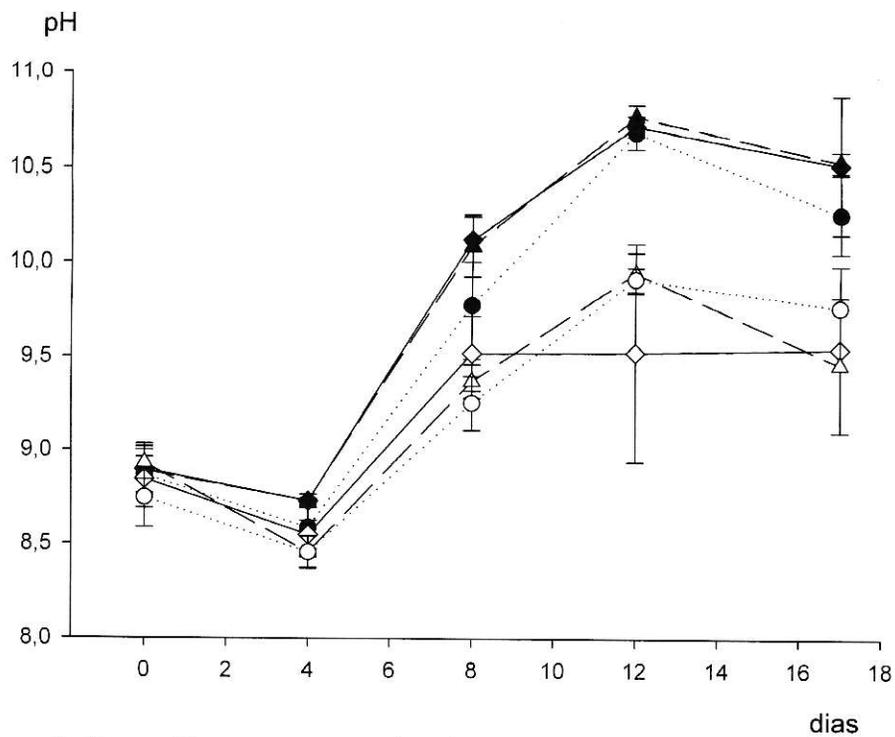


Figura 3. Promedio y error estándar del pH en todos los tratamientos entre los 0 a 17 días de experimentación. Figuras negras: adición de N y P; figuras blancas: sin adición de N y P; —◇— : presencia de peces, zooplankton y fitoplancton; ---Δ--- : presencia de zooplankton y fitoplancton;O..... : presencia de fitoplancton.

ANEXO III

Tabla I. Longitud promedio y desviación estándar (mm) de los diferentes taxa de zooplancton encontrados en Peñuelas durante el período de estudio.

	Promedio y desviación estándar
Cladóceros	
<i>Bosmina</i>	0,362 ± 0,051
<i>Ceriodaphnia</i>	0,517 ± 0,085
<i>Daphnia</i>	0,703 ± 0,099
<i>Diaphanosoma</i>	0,658 ± 0,106
Copépodo	
<i>Diaptomus</i>	1,381 ± 0,228
Rotíferos	
<i>Brachionus</i>	0,315 ± 0,035
<i>Keratella</i>	0,114 ± 0,010
<i>Polyarthra</i>	0,120 ± 0,009