

UCH-FC
DOC-EBE
P226
CA

**REGULACIÓN DE LA BIOMASA
FITOPLANCTÓNICA EN EL LAGO CHUNGARÁ:
CONTROL DE LA EUTROFICACIÓN MEDIANTE
PASTOREO DE COPÉPODOS**

Tesis

**Entregada a La
Universidad De Chile
En Cumplimiento Parcial De Los Requisitos
Para Optar Al Grado De**

**Doctor en Ciencias con Mención en Ecología Y
Biología Evolutiva**

Facultad De Ciencias

Por

Rodrigo Hernán Pardo Luksic

Octubre, 2009

Directores de Tesis:

Prof. Víctor Marín Briano

Y

Prof. Irma Vila Pinto



FACULTAD DE CIENCIAS

UNIVERSIDAD DE CHILE

INFORME DE APROBACION

TESIS DE DOCTORADO

Se informa a la Escuela de Postgrado de la Facultad de Ciencias que la Tesis de Doctorado presentada por el candidato.

Rodrigo Hernán Pardo Luksic

Ha sido aprobada por la comisión de Evaluación de la tesis como requisito para optar al grado de Doctor en Ciencias con mención en Ecología y Biología Evolutiva, en el examen de Defensa de Tesis rendido el 06, de Mayo de 2009.

Director de Tesis:

Prof. Víctor Marín Briano *

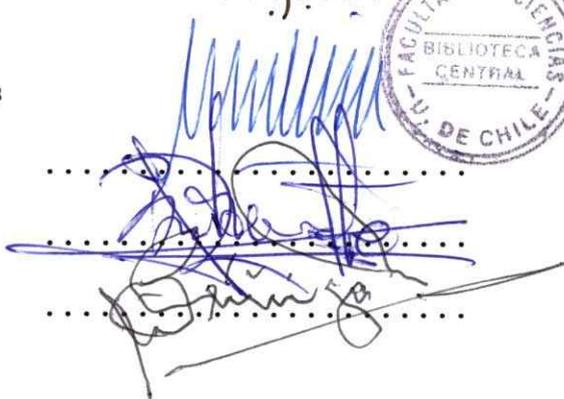
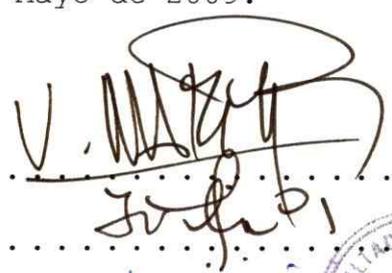
Prof. Irma Vila Pinto

Comisión de Evaluación de la Tesis

Dra. Vivian Montecino

Dr. Ramiro Bustamante *

Dr. Luis Zúñiga



A mis padres, por sembrar en mí la vocación por la búsqueda de la Verdad.



"No sé cómo puedo ser visto por el mundo, pero en mi opinión, me he comportado como un niño que juega al borde del mar, y que se divierte buscando de vez en cuando una piedra más pulida y una concha más bonita de lo normal, mientras que el gran océano de la verdad se exponía ante mí completamente desconocido."

Sir Isaac Newton



Rodrigo Pardo Luksic nace el 4 de diciembre de 1971 en la ciudad de Santiago, Chile. Su padre fue Sergio Pardo egresado de Biología Marina de la Universidad Austral de Valdivia, militante del MIR, detenido desaparecido desde el 16 de junio de 1976. Su madre Nora Luksic se hizo cargo de él y su hermana, de su madre hereda una visión de la vida sin rencores o resentimientos y la necesidad de encontrar respuestas a las cosas.

Obtiene el grado de Licenciado en Ciencias del Mar de la Universidad del Norte; luego el Magister en Ciencias Biológicas, mención Ecología y Biología Evolutiva de la Universidad de Chile. En su desarrollo académico ha participado en proyectos en las áreas de ecología acuática, conservación y biodiversidad de fauna íctica y de modelación aplicada a lagos y ríos. Ha dictado cátedra de Ecología y Modelación Aplicada a las carreras de Ecología y Biogeoquímica de la U. de Chile. Complementariamente a su trabajo académico se ha desempeñado en numerosos estudios de impacto ambiental como especialista en sistemas acuáticos. Posee publicaciones en el área de ecología, eutrofización y salinización de lagos, en especial lagos de altura; biología y ecología de fauna íctica y biodiversidad.

Agradecimientos

Esta tesis doctoral, es el resultado final de un proceso que no hubiese sido posible sin la participación directa e indirecta de varias personas, que aportaron desinteresadamente a su desarrollo.

Un agradecimiento especial a mis tutores: los profesores Víctor Marín e Irma Vila, quienes con su paciencia y sabiduría me permitieron crecer como investigador independiente. Asimismo quiero agradecerle a la comisión de evaluación, por sus valorables sugerencias al proyecto y al manuscrito, que contribuyeron al mejoramiento y ordenamiento de esta tesis.

Gracias también a mis queridos compañeros y colegas, que me apoyaron de distintas formas: Patricio Acuña y Cristian González, que me acompañaron en terreno en esos largos días de trabajo en el altiplano; Vilma Barrera, que gracias a su apoyo técnico me aclaró la forma de abordar los experimentos y además realizó los análisis químicos.

Quiero agradecer la invaluable ayuda recibida de la Dirección de Obras Hidráulicas y de CONAF de Arica, quienes me permitieron desarrollar esta tesis en sus instalaciones, y en especial a su personal que me apoyo más allá de lo esperado, sobre todo a José Tapia que en más de una ocasión me salvó de perder campañas de muestreo.

En general quisiera agradecer a todas y cada una de las personas que han vivido conmigo la realización de esta tesis doctoral, con sus altos y bajos.



ÍNDICE DE MATERIAS



INTRODUCCIÓN.....	1
1.1 <i>Eutrofización, causas y consecuencias</i>	2
1.2 <i>Control de la biomasa fitoplanctónica en lagos</i>	5
1.3 <i>Estados múltiples en sistemas límnicos</i>	11
1.4 <i>Características del altiplano</i>	14
1.5 <i>Área de estudio</i>	17
MATERIALES Y MÉTODOS.....	22
2.1 Experimento de campo.....	23
2.1.1 <i>Variabilidad estacional</i>	23
2.1.2 <i>Diseño experimental</i>	24
2.1.3 <i>Tasas de crecimiento de clorofila a</i>	29
2.1.4 <i>Análisis estadístico</i>	30
2.2 Experimento natural.....	31
2.2.1 <i>Caracterización del lago Chungará</i>	31
2.2.2 <i>Análisis estadístico</i>	33

RESULTADOS.....	34
3.1 Análisis experimental.....	34
3.1.1 Condición inicial.....	34
3.1.2 Agosto.....	39
3.1.3 Noviembre.....	41
3.1.4 Febrero.....	43
3.1.5 Mayo.....	45
3.1.6 Tasas de crecimiento.....	47
3.2 Análisis histórico.....	50
3.2.1 Análisis integrado.....	53
3.3 Modelo conceptual.....	55
DISCUSIÓN.....	58
Proyecciones para el lago Chungará.....	62
Efecto del cambio global.....	63
Efecto de las Truchas.....	65
CONCLUSIONES.....	67
LITERATURA CITADA.....	69





LISTA DE TABLAS

- Tabla I.-** Resultados del análisis de varianza de una vía, de la concentración inicial de clorofila a, entre los tratamientos y niveles.....34
- Tabla II.-** Resultados del análisis de varianza de una vía, de la concentración inicial de nutrientes, entre los tratamientos de concentración de zooplancton.....37
- Tabla III.-** Resultados del análisis de regresión logística, utilizando como variable respuesta el crecimiento significativo y las tasas neutras. Se indica con un asterisco los efectos significativos.....49
- Tabla IV.-** Resultados del análisis de regresión logística, utilizando como variable respuesta el decrecimiento significativo y las tasas neutras. Se indica con un asterisco los efectos significativos.....49

LISTA DE FIGURAS

- Figura 1.**-Representación gráfica de los posibles mecanismos de control. (C) Consumo, ascendente y (P) Depredación, descendente.....6
- Figura 2.**- Modelo de Vollenweider (OECD 1982), que relaciona la concentración de fósforo total (P) con la clorofila (Chl) de un lago.....7
- Figura 3.**- Concentración inicial de clorofila a, en las campañas (agosto 2005 - mayo 2006). Las letras diferentes indican diferencias significativas (HSD Tuckey $<0,05$).....35
- Figura 4.**- Densidad inicial de herbívoros en el tratamiento experimental 1Zoo. Las letras diferentes indican diferencias significativas (HSD Tuckey $<0,05$).....36
- Figura 5.**- Concentración inicial de (a) fósforo total y (b) nitrógeno total.....38
- Figura 6.**- a) Variación diaria en la concentración de clorofila a en la campaña de agosto; b) clorofila a en los tratamientos de abundancia de herbívoros. Los círculos indican el promedio y las barras la desviación estándar...40
- Figura 7.**- Variación diaria en la concentración de clorofila a en la campaña de agosto; en los tratamientos con y sin enriquecimiento con nutrientes y en los tratamientos de abundancia de herbívoros. Los círculos indican el promedio y las barras la desviación estándar...40
- Figura 8.**- a) Variación diaria en la concentración de clorofila a en la campaña de noviembre; b) clorofila a en los tratamientos de abundancia de herbívoros. Los círculos indican el promedio y las barras la desviación estándar...42
- Figura 9.**- Variación diaria en la concentración de clorofila a en la campaña de noviembre; en los tratamientos con y sin enriquecimiento con nutrientes y en los tratamientos de abundancia de herbívoros. Los círculos indican el promedio y las barras la desviación estándar...42

- Figura 10.-** a) variación diaria en la concentración de clorofila a en la campaña de febrero; b) clorofila a en los tratamientos de abundancia de herbívoros. Los círculos indican el promedio y las barras la desviación estándar...44
- Figura 11.-** Variación diaria en la concentración de clorofila a en la campaña de febrero; en los tratamientos con y sin enriquecimiento con nutrientes y en los tratamientos de abundancia de herbívoros. Los círculos indican el promedio y las barras la desviación estándar...44
- Figura 12.-** a) variación diaria en la concentración de clorofila a en la campaña de mayo; b) clorofila a en los tratamientos de abundancia de herbívoros. Los círculos indican el promedio y las barras la desviación estándar...46
- Figura 13.-** Variación diaria en la concentración de clorofila a en la campaña de mayo; en los tratamientos con y sin enriquecimiento con nutrientes y en los tratamientos de abundancia de herbívoros. Los círculos indican el promedio y las barras la desviación estándar.....46
- Figura 14.-** Tasa de cambio de la clorofila a ($\text{Chl } a/\text{Chl } a/\text{día}$), Variación diaria en la concentración de clorofila a. Los asteriscos indican valores estadísticamente distintos de cero.....48
- Figura 15.-** Temperatura y conductividad eléctrica en las campañas realizadas en el lago Chungará. Se destaca que entre diciembre y febrero esta el invierno altiplánico.....51
- Figura 16.-** Clorofila a en las campañas realizadas en el lago Chungará. Se destaca que entre diciembre y febrero esta el invierno altiplánico.....52
- Figura 17.-** Modelo conceptual de los posibles controles que actúan sobre la producción primaria, en el lago Chungará. (r_{Chl}) tasa intrínseca de crecimiento de la clorofila; (H) Pastoreo; (K) capacidad de carga de clorofila; (-) efecto negativo en la clorofila; (+) efecto positivo en la clorofila y (NS) efecto no significativo.57

RESUMEN

El lago Chungará ubicado en el Altiplano chileno a 4.500 msnm, ha presentado históricamente alta abundancia de zooplancton y alta concentración de nutrientes, sin que se haya observado una respuesta biológica en términos de la clorofila a; basado en esto se postuló que el control de la biomasa fitoplanctónica estaría regulada en mayor medida por efectos descendentes (Pastoreo). Esta hipótesis se evaluó determinando la magnitud de los efectos ascendentes y descendentes en distintos periodos del año en el lago Chungará. Además, para evaluar los posibles cambios estacionales se caracterizó durante un año, la distribución y abundancia de fitoplancton y zooplancton en el lago Chungará, junto con la variación térmica del lago. Finalmente, con esta información se establecieron las relaciones empíricas que explicarían la biomasa de fitoplancton.

De las variables analizadas, la temperatura resulto ser el factor principal en la regulación de la biomasa de fitoplancton del lago; debido a que la tasa de crecimiento del fitoplancton estuvo directamente relacionada con la

temperatura; el control descendente ejercido por los copépodos pastoreadores se verificó sólo cuando la temperatura del agua fue inferior a $10,2^{\circ}\text{C}$; mientras que no se registró control ascendente por nutrientes, lo que puede ser atribuido a que existe alta disponibilidad de nutrientes, y por lo tanto el fitoplancton no sería capaz de responder a cambios en la concentración de fósforo y/o nitrógeno. El rol de los nutrientes en el lago, estaría restringido al establecimiento del valor máximo que puede alcanzar la biomasa de fitoplancton (Capacidad de carga), y actuaría cuando la temperatura es mayor a $10,2^{\circ}\text{C}$, y la relación entre crecimiento y pastoreo permite el crecimiento del fitoplancton.

La estrecha dependencia entre la biomasa de fitoplancton y la temperatura, hacen suponer que éste respondería abruptamente al cambio climático global. Por lo que el lago Chungará y específicamente la concentración de clorofila en el lago, podrían ser utilizados como sensores de cambio climático en el altiplano.

ABSTRACT

Chungará lake located on the Chilean Altiplano at 4,500 masl, show historically high abundance of zooplankton and high concentration of nutrients, without a biological response in terms of chlorophyll; based on this a grazing mediated top-down control of the phytoplankton biomass was postulated. This hypothesis was tested by determining the magnitude of the top-down and bottom-up effects in different periods of the year in Chungará lake. In addition, to assess possible seasonal changes during a year, the distribution and abundance of phytoplankton and zooplankton in the Lake Chungará was evaluated, together with the thermal variation of the Lake. Finally, this information was used to establish empirical relations that can explain phytoplankton biomass.

Of the analyzed variables, temperature was the principal factor in the regulation of the lake phytoplankton biomass; because phytoplankton growth rate was directly related to temperature; the top-down control exert by grazing copepods was verified only when the water temperature was below 10.2 °C; while bottom-up control by

nutrients was not observed, that can be attributed to high availability of nutrients, and therefore phytoplankton would not be able to respond to changes in the concentration of phosphorus and/or nitrogen; then the role of nutrients in the Lake, would be restricted to the establishment of the maximum value that can reach the biomass of phytoplankton (carrying capacity) and act when temperature is greater than 10.2 °C and the relationship between growth and grazing lets phytoplankton growth.

The close dependency between of phytoplankton biomass and temperature, suggest that it can abruptly respond to global climate change. So Chungará lake and specifically the concentration of chlorophyll in Lake, could be used as sensors of climate change in the Altiplano.

INTRODUCCIÓN

Desde el comienzo de los debates que surgieron como consecuencia de los problemas de eutrofización a principios de la década del 60, la comprensión de los factores que determinan la biomasa del fitoplancton ha sido uno de los principales objetivos de la ecología acuática (Vollenweider 1968; Hutchinson 1969). Desde un principio se consideró que el balance de nutrientes del sistema es uno de los factores más importantes en la regulación de la biomasa del fitoplancton (Edmondson 1961; Beeton y Edmondson 1972), siendo la concentración de nutrientes y consecuentemente la producción primaria de los lagos un reflejo de factores externos al ecosistema, como cambios en el uso del suelo, en el clima o en la cantidad de nutrientes provenientes de las zonas pobladas; y de posteriores transformaciones como consecuencia de interacciones biológicas dentro del ecosistema acuático (Modenutti y col. 1998). Con la finalidad de mantener la diversidad biológica y la calidad del agua para sus diferentes usos, se han desarrollado modelos empíricos y de simulación dirigidos al estudio de la eutrofización (Ryding y Rast 1992). Sin embargo, estos modelos se han basado, principalmente, en los conocimientos

adquiridos en lagos profundos del hemisferio norte, ubicados a latitudes templadas con las consecuentes limitaciones para su aplicación a otros sistemas límnicos (Weinstein 2002; Pardo y Vila 2006), como los lagos altiplánicos, que constituyen sistemas extremos de alto valor debido a su potencial para el desarrollo científico y para la conservación de especies (Myers y col. 2000).

1.1 Eutrofización, causas y consecuencias

La eutrofización de los sistemas lacustres, es considerada como la principal causa del deterioro de la calidad del agua a nivel mundial (Hosper 1997). La palabra "eutrofización" proviene del griego eutros y significa bien alimentado. Este proceso consiste en el aumento excesivo de nutrientes en el agua, provocando un crecimiento rápido del fitoplancton y plantas superiores que recubren la superficie del agua e impiden el paso de luz solar a las capas inferiores del sistema (Wetzel 1983; Ryding y Rast 1992; Wetzel 2001). En la mayoría de los casos, la eutrofización es causada por el aporte de materia orgánica de los servicios de saneamiento o de la industria, el uso

de fertilizantes y/o la utilización de detergentes (Scasso y Mazzeo 2000). Sin embargo, existen lagos que presentan altas concentraciones de nutrientes en forma natural (Dorador y col.2003).

El aumento de la biomasa de fitoplancton produce una disminución de la transparencia y/o cambios en la coloración del agua, así como, la disminución de la concentración de oxígeno en la interfase agua - sedimento y la generación de malos olores producto de la descomposición anaeróbica de la materia orgánica (Ryding y Rast 1992; Zalewski y col. 1995). Además, un síntoma común en los lagos eutrofizados es la aparición de floraciones de cianobacterias como *Microcystis*, *Anabaena*, *Oscillatoria*, *Nodularia*, *Nostoc*, etc. (Skulberg y col. 1984; Codd y col. 1989; Carmichael 1992), que en algunos caso secretan toxinas de bajo peso molecular, nocivas para animales acuáticos y para otras especies de microalgas (Phillips y col. 1985; Rabergh y col. 1991), por lo que pueden causar la muerte de peces y otros organismos (Freedman 1995). El estado eutrófico se considera como un estado no deseado del ecosistema, debido a que los lagos son utilizados, principalmente, como fuente de agua potable y para

propósitos recreacionales, usos que son más compatibles con características oligotróficas o mesotróficas (Wetzel 2001).

En el caso de los lagos altiplánicos, la concentración de nutrientes y de sales minerales en general se ha visto acentuada debido a las altas pérdidas de agua por evapotranspiración y las escasas lluvias, lo que ha provocado un déficit hídrico en la zona, generando menores volúmenes de agua y por ende un proceso de concentración de nutrientes en los sistemas (Salazar y col. 2001; Dorador y col. 2003).

1.2 Control de la biomasa fitoplanctónica en lagos

En la columna de agua de lagos y embalses, el fitoplancton constituye la base esencial de las tramas tróficas (Lacroix, 1992); la biomasa y composición de especies de poblaciones presa en ambientes acuáticos y terrestres puede ser regulada por diversos factores bióticos y abióticos como los nutrientes, la luz, los herbívoros y la tasa de sedimentación (Thornton y col. 1990; Wetzel 2001). Esta conceptualización de un control multifactorial se ha concebido en base a un conjunto de hipótesis sobre los mecanismos que controlan la biomasa en los diferentes niveles tróficos (Hairston y col. 1960; Porter 1977; Paine 1980), de los que nacen dos puntos de vista inicialmente contradictorios, el primero supone que la biomasa de un determinado nivel trófico está controlada por la disponibilidad de recursos (control ascendente), mientras que su contraparte sostiene que son los mecanismos bióticos como la depredación o la infección viral (control descendente) (**Figura 1**).

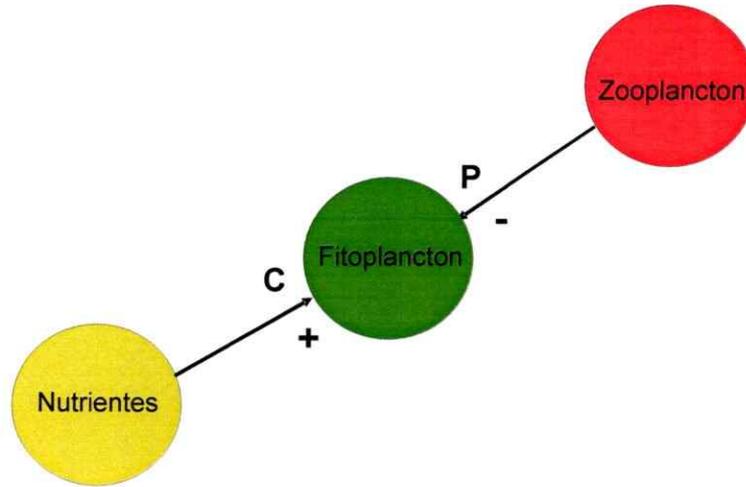


Figura 1.—Representación gráfica de los posibles mecanismos de control. (C) Consumo, ascendente y (P) Depredación, descendente.

En los sistemas límnicos el control ascendente se basa en numerosos trabajos, la mayoría empíricos, que han identificado al fósforo como el determinante principal de la biomasa de fitoplancton, y tienen como precursor el trabajo de Vollenweider (1968), cuyo modelo explica más del 80% de la variabilidad de la clorofila *a*, con la concentración de fósforo (**Figura 2**), por lo que se considera que en la mayoría de los lagos la concentración de fósforo total establece el límite superior que puede alcanzar la biomasa del fitoplancton (Schindler 1977; Schindler 1978).

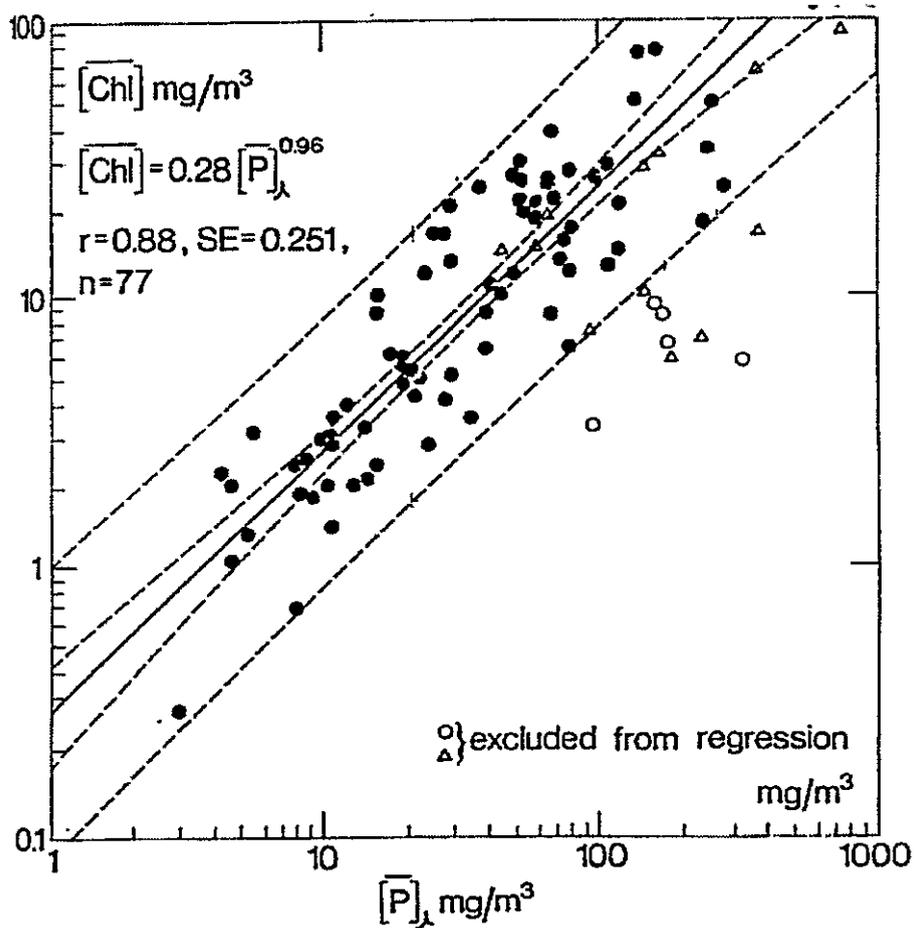


Figura 2.- Modelo de Vollenweider (OECD 1982), que relaciona la concentración de fósforo total (P) con la clorofila (Chl) de un lago.

Por otro lado, el control ascendente se sustenta en teorías como la de "Biomaniplulación Trófica" (Shapiro y col. 1975), que sostiene que pastoreadores eficientes como los cladóceros pueden controlar la biomasa de fitoplancton, mediante el pastoreo directo y el secuestro de nutrientes.

Una visión combinada de las dos fuerzas controladoras, nace a partir del análisis de la varianza residual del modelo de Vollenweider (**Figura 2**), donde se observa que la biomasa del fitoplancton puede diferir en un orden de magnitud entre lagos con el mismo nivel de fósforo total (Andersen 1977); postulándose a las interacciones tróficas como los posibles factores que explicarían esta varianza residual (Mc Queen y col. 1986; Carpenter 1987; Quirós 1990). Pudiendo actuar incluso como una "Cascada Trófica" (Carpenter y col. 1985), en la cual la depredación por selección de tamaño en los distintos niveles tróficos influiría en la competencia por nutrientes entre las especies de fitoplancton.

La teoría de la "Cascada Trófica" en ecosistemas acuáticos mantiene gran parte de la conceptualización propuesta para ecosistemas terrestres por Hairston y colaboradores (1960), quienes proponen que los patrones de vegetación están determinados por el consumo de animales; sugiriendo que los productores primarios estaría limitada por los recursos y la competencia, mientras que los herbívoros son regulados por los carnívoros, las pestes y

los patógenos (**Figura 3**). Sin esta regulación el impacto de los herbívoros sobre la vegetación explotaría y el mundo dejaría de ser verde, por lo que esta perspectiva se denomina "mundo verde".

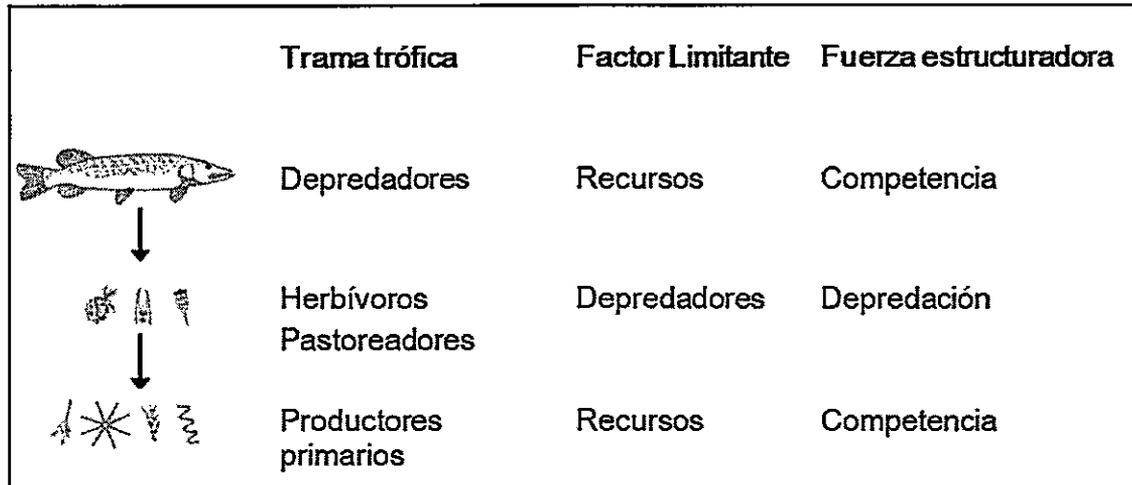


Figura 3.- Hipótesis de funcionamiento trófico (Hairston y col. 1960).

Sin embargo, Polis (1999) refuta la perspectiva del "mundo verde", argumentando que la vegetación terrestre estaría determinada principalmente por el clima, modificada localmente por los nutrientes del suelo, con algunos casos de control por los consumidores acotada en tiempo y espacio.

El control jerárquico dominado por el clima propuesto por Polis (1999), no ha sido incorporado al análisis de los

sistemas límnicos, donde según Brett y Goldman (1997), las fuerzas de control ascendente y descendente actúan simultáneamente, pero el control del fitoplancton por nutrientes es sustancialmente mayor. Mientras que, la importancia relativa del control ascendente (e.i. Predadores, Carpenter y col. 1987) ha sido fuente de arduos debates en diversos ecosistemas (Loeuille y Loreau 2004). Sin embargo, debe tomarse en cuenta, como ya ha sido expuesto, que aún cuando los nutrientes determinan la respuesta biótica de los lagos, el resultado final depende fuertemente de la estructura de la comunidad biótica (Izaguirre y col. 2003; Carpenter y col. 1987; Shapiro 1980).

No obstante lo anterior, la mayor parte de la investigación de la regulación de la producción primaria en lagos, se ha llevado a cabo bajo el paradigma de dependencia, casi exclusiva, de las entradas de nutrientes, principalmente fósforo y nitrógeno. Estas teorías que explican la eutrofización de lagos y embalses se sustentan, principalmente, en experiencias en lagos profundos. En estos, la zona litoral ocupa una pequeña fracción del área del lago y existe un gran número de partículas que

sedimentan arrastrando, adsorbidas a ellas, partículas de fósforo a las zonas más profundas del lago, de donde estos nutrientes no son fácilmente retornados a la zona eufótica (Bachmann y col. 1999; Sas 1989).

1.3 Estados múltiples en sistemas límnicos

Estudios realizados en la última década reconocen que en algunos casos los lagos, y especialmente los lagos someros, pueden cambiar entre un estado de aguas claras, con alta transparencia en la columna de agua y dominado por plantas superiores, a uno de aguas turbias, con poca o nula transparencia en la columna de agua y dominado por el fitoplancton, sin necesidad de cambios en las entradas de nutrientes (Scheffer 1998; Scheffer y col. 1993; Scheffer y col. 2001; Blindow y col. 1993), siendo el estado prístino de la mayoría de los lagos someros el de aguas claras asociado a una vegetación acuática abundante. A diferencia del cambio estacional entre la fase de aguas claras y turbias, propuesto para lagos eutróficos en el modelo PEG (Plankton Ecology Group; Sommer y col. 1986), cada uno de los estados alternativos es estable y se mantendría mediante mecanismos de retroalimentación, hasta que eventos

mayores lo cambiaran al otro estado (Sheffer 1998; Moss y col. 1996). Según Word y Duffy (2003) las interacciones tróficas representarían la clase más importante de fenómenos de retroalimentación en los ecosistemas. En los ecosistemas lacustres podrían ser los efectos indirectos entre herbívoros, fitoplancton y algas bentónicas, mediados por la turbidez del agua, los que mantendrían los estados estables alternativos (Scheffer 1998). En este sentido, los herbívoros actuarían como especies claves del ecosistema, produciendo un efecto desproporcionado sobre su medio ambiente en relación con su abundancia (Power y col. 1996; Paine 1969). Otros mecanismos ecológicos involucrados en la mantención de estos estados, parecen depender de la interacción entre la vegetación bentónica y la turbidez (**Figura 4**); la vegetación tiende a incrementar la transparencia del agua, mientras que una alta turbidez inhibe el crecimiento de vegetación sumergida (Carpenter y Lodge 1986). De esta forma, si el ecosistema se encuentra inicialmente en el estado de aguas claras y producto del proceso de eutrofización cambia la condición del sistema, aumentando los nutrientes y la turbiedad, no se observarían cambios significativos en el estado del ecosistema hasta alcanzar el punto de bifurcación F_1 , donde el ecosistema

cambiará del estado de aguas claras al de aguas turbias. Posteriormente, si se intenta volver al estado de aguas claras no será suficiente el revertir la condición del sistema (nutrientes y turbiedad) al estado anterior del cambio de estado, puesto que será necesario disminuir la condición hasta el punto de bifurcación F_2 , para volver al estado de aguas claras.

Esta alternancia entre diferentes estados de equilibrio estables en los sistemas límnicos, tiene implicaciones importantes, debido a que estos eventos de histéresis, es decir, cambios abruptos y no predecibles a través del tiempo y del espacio, que provocan respuestas no lineales dificultando la predicción y el manejo de estos ecosistemas.

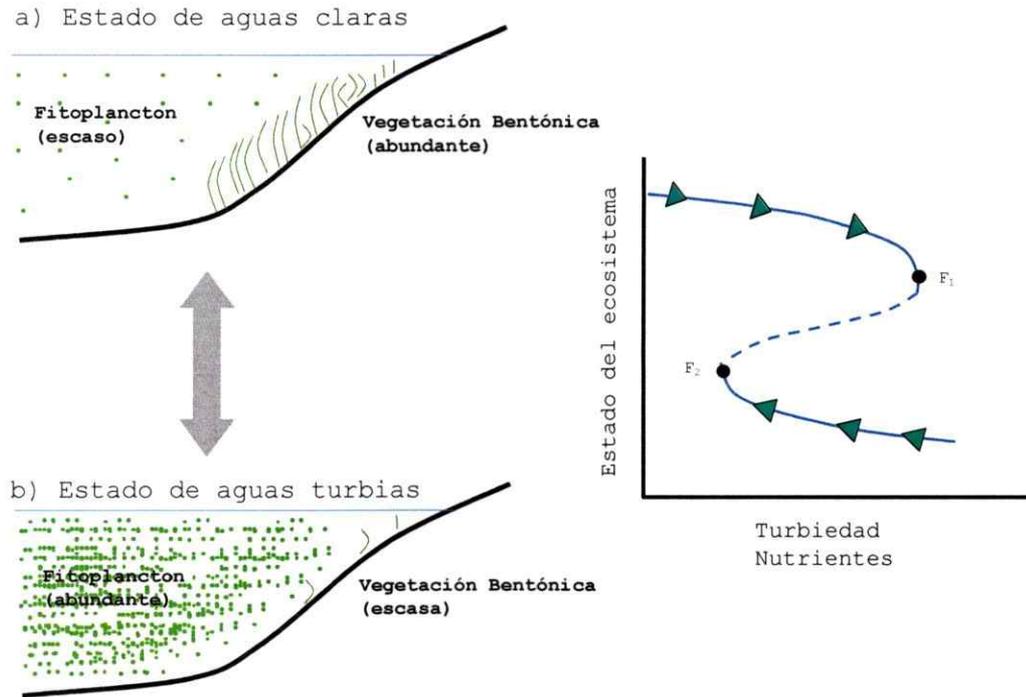


Figura 4.- Posibles cambios de régimen en los lagos. a) estado de aguas claras y b) estado de aguas turbias (Basado en Schaeffer y Carpenter 2003).

1.4 Características del altiplano

La meseta de altura conocida como altiplano se extiende entre los 17° y 27° S, en la cordillera de los Andes sobre los 3000 m.s.n.m. En él se observa el desarrollo de una gran diversidad de cuencas endorreicas (lagos, lagunas salinas y salares), generadas durante el Terciario y el Cuaternario, período en el cual la región experimentó una intensa actividad volcánica y sedimentaria (Vila 2002).

Las características climáticas del altiplano, son únicas a nivel nacional y están condicionadas por la altura en la que se desarrolla, las cuales sólo tienen un equivalente en las tierras altas del Tibet (Aceituno 1996). El clima que predomina en el altiplano es el de estepa de altura, el cual se caracteriza por ser árido-frío, con diferencias muy agudas en la temperatura y precipitación. En el Altiplano la temperatura media junto a la superficie es relativamente baja, no sobrepasando el promedio diario de 5°C, con amplias variaciones, las que pueden alcanzar los 30°C, lo que constituye un importante factor limitante en el desarrollo de la vegetación (Aceituno 1996). La humedad relativa es baja, con precipitaciones que, principalmente, se desarrollan durante la estación de verano (**Figura 5**). Estas últimas son de origen convectivo y se producen cuando desde la cuenca amazónica avanzan nubes cargadas de humedad que luego suben por el lado oriente de las montañas andinas. Este fenómeno es conocido como invierno boliviano o altiplánico y sus precipitaciones pueden superar los 400 mm anuales.

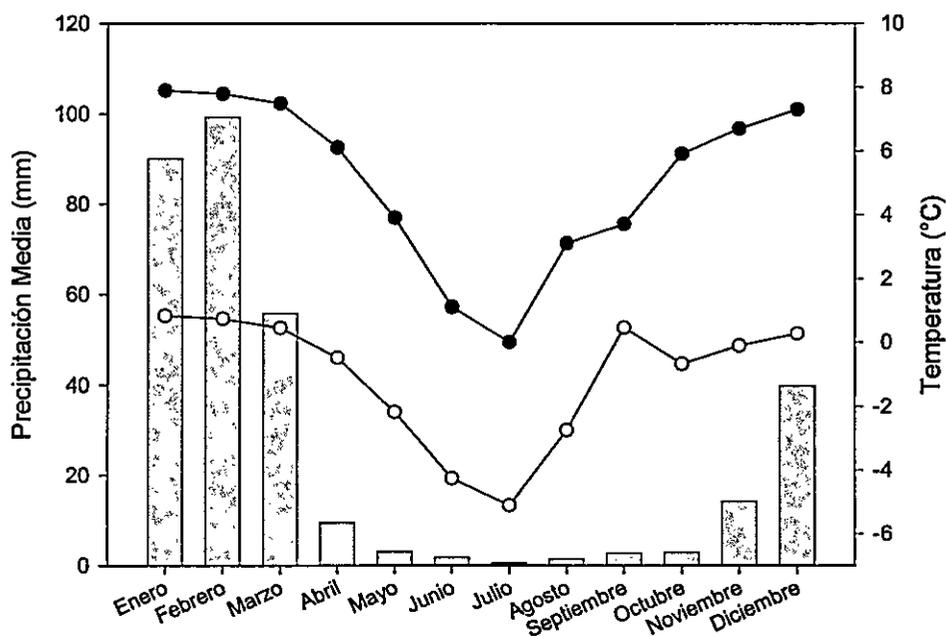


Figura 5.- Variables climáticas del altiplano. Barras, precipitación; puntos negros, temperatura máxima y puntos blancos, temperatura mínima (Fuente: Rundel y Palma 2000).

Los lagos ubicados en el altiplano poseen un alto valor en términos científicos y de conservación (Myers y col. 2000), las primeras descripciones de la distribución, ecología y zoogeografía de estos sistemas fueron realizadas por Humboldt (1817), Hutchinson y Löffler (1956), Löffler (1961), y Troll (1960). Estos autores enfatizaron las características peculiares de los lagos tropicales de altura.

1.5 Área de estudio

El lago Chungará, es el de mayor altura de los lagos andinos, se encuentra ubicado a 4520 m.s.n.m., en el Parque Nacional Lauca (**Figura 6**). Es un lago polimíctico frío de origen tectónico volcánico, con profundidades máximas que han variado históricamente entre 30 y 34 m (Dorador y col. 2003; Villwock y col. 1985; Muhlhauser y col. 1995).

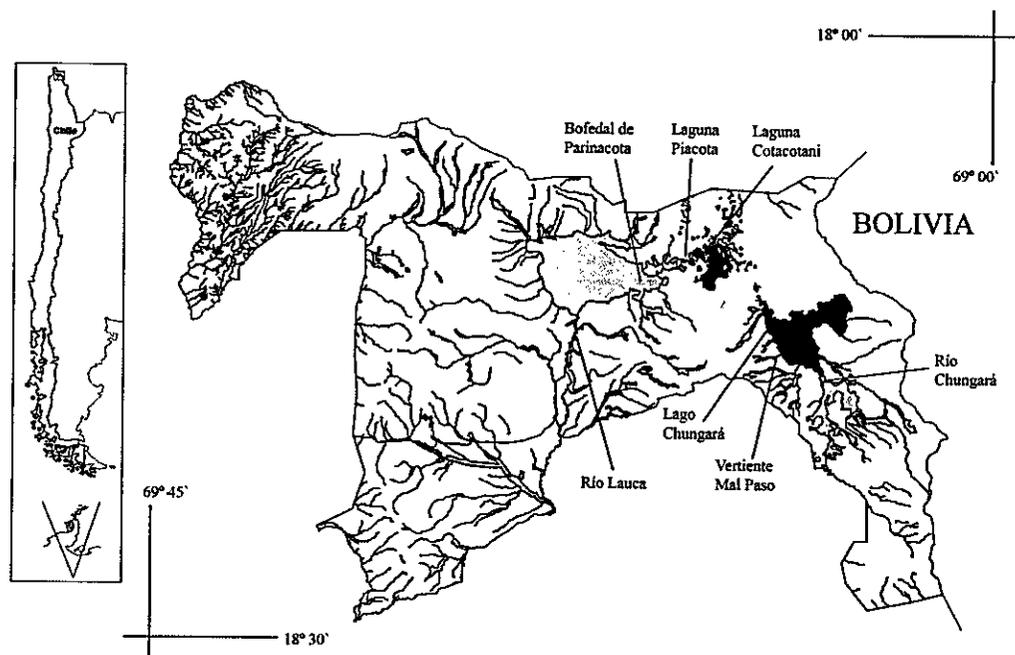


Figura 6.- Parque Nacional Lauca, con sus principales sistemas de humedales y el Lago Chungará.

La clorofila *a* en el lago Chungará se caracteriza por presentar valores en el rango de oligotrofia a mesotrofia, entre los 0,3 y 8,7 μgL^{-1} (Andrew y col. 1989, Dorador y col. 2003). Estos bajos niveles no se correlacionan con la concentración de fosfatos del lago, que es superior a los 500 μgL^{-1} (Dorador y col. 2003) y que corresponde a valores de sistemas eutróficos (Ryding y Rast 1992). Además, estudios de productividad primaria, indican una productividad específica máxima (PB_{max}) de 5,8 $\text{mgC} (\text{mg Chl } a)^{-1}\text{h}^{-1}$, que es considerablemente mayor a la reportada para sistemas eutróficos como el lago Rapel (Andrew y col. 1989). Con esta información se podría esperar que el lago fuese potencialmente más productivo de lo que se mide al analizar la clorofila *a*, y, por lo tanto, que existiesen mecanismos que reprimieran la biomasa del fitoplancton, manteniendo el estado de aguas claras.

El lago Chungará presenta una comunidad zooplanctónica abundante, dominada por copépodos (Santana y Thoman 1985). El género *Boeckella* es el más importante, donde *B. gracilipes* Daday 1901, representa el 86,5% de los individuos encontrados en el lago (Andrew y col. 1989), la presencia de estas altas abundancias de zooplancton podría

estar relacionada con la ausencia de peces zooplanctívoros en el lago, siendo *Orestias chungarensis* el único pez nativo descrito en el lago, habitando sólo en las orillas someras (Vila y Pardo 2006). Por ello, se postula que serían estos organismos los que ejercen una fuerte represión de pastoreo sobre el fitoplancton, manteniendo bajos niveles de clorofila *a*, conservando de esta forma el estado de aguas claras.

A semejanza de la mayoría de los lagos, las investigaciones realizadas en lago Chungará se han enfocado principalmente en las relaciones pelágicas, obviando la dinámica del bentos y las interacciones entre éste y el pelagos (Vadeboncoeur y col. 2002). Aun cuando, no se dispone de estudios de la vegetación bentónica en el lago, observaciones de campo muestran la existencia de una gran abundancia de *Nostoc* sp, el que una vez muerto se puede encontrar flotando en las orillas del lago, donde es recolectado por las comunidades altoandinas, las que utilizan esta microalga como alimento (Villagran y col. 2003). La productividad del *Nostoc* en el lago Chungará podría ser alta, debido a que en ése lago se ha reportado una zona fótica de 17 m (Andrew 1989), con la mayor parte

del fondo dentro de la zona eufótica (Muhlhauser y col. 1995), por esto de acuerdo con Scheffer (1998) el lago Chungará podría definirse como un lago somero debido a que la transparencia de sus aguas permite el paso de la luz hasta sus sedimentos, permitiendo la fotosíntesis de estas cianobacterias en gran parte del lago.

Tomando en cuenta los antecedentes antes expuestos y basados en la alta abundancia de zooplancton y la alta concentración de nutrientes que se han reportado en lago Chungará, sin que se haya observado una respuesta biológica en términos de la clorofila *a*, se postula que la baja producción fitoplanctónica y consecuentemente el estado de aguas claras que exhibe el lago Chungará, es la respuesta al pastoreo que ejerce el zooplancton sobre la biomasa de fitoplancton (control descendente), reprimiendo de esta forma la concentración de clorofila *a*. Por lo tanto, se espera que la biomasa de fitoplancton aumente en respuesta a la disminución en la abundancia de zooplancton, mientras que la adición de nutrientes (control ascendente) no tendría un efecto significativo. Para poner a prueba estas hipótesis se realizaron experimentos que evaluaron el control ascendente y descendente de forma conjunta,

mediante incubación *in situ* en distintas estaciones del año; evaluando de esta manera las posibles variaciones que pudiera exhibir el control por pastoreo.

Para contrastar la hipótesis que el control de la biomasa fitoplanctónica del lago Chungará, estaría regulada en mayor medida por efectos descendentes (Pastoreo), se planteó el objetivo de determinar la magnitud de los efectos ascendentes y descendentes en distintos periodos del año en el lago Chungará. Secundariamente, para evaluar los posibles cambios estacionales se caracterizó la distribución y abundancia de fitoplancton y zooplancton en el lago Chungará, durante el año.

MATERIALES Y MÉTODOS

El diseño de esta investigación posee dos niveles de experimentación y análisis. La primera es un experimento de campo con mesocosmos, que analiza la variabilidad estacional de la regulación de los controles ascendentes y descendentes que podría actuar sobre la producción de fitoplancton en el lago Chungará. La otra es un experimento natural, en el que se tomaron en cuenta las variables ambientales que podrían estar determinando la producción de fitoplancton en el lago. En este sentido se incorporaron al análisis la información recopilada en trabajos anteriores, especialmente el realizado por Dorador y col. (2003), el que cuenta con perfiles en profundidad de variables como conductividad, temperatura y clorofila a. realizados en dos periodos anuales, incorporando la variabilidad estacional en términos semejantes al de este estudio.

2.1 Experimento de campo

2.1.1 Variabilidad estacional

El clima del altiplano, presenta marcadas variaciones estacionales, asociadas principalmente al invierno altiplánico, que produce abundantes lluvias y aumento de la temperatura del aire. Estas influyen sobre una variedad de procesos ecológicos, a través de de parámetros locales como temperatura, viento, lluvia, nieve, e interacciones entre ellos (Stenseth y col. 2002). Por tanto, se decidió incorporar la variabilidad estacional en el diseño experimental. Las campañas de muestreo y experimentación se realizaron cuatro veces en un periodo anual, desde agosto de 2005 a mayo de 2006, tomando en cuenta la distribución de lluvias como la variable climática más importante en el altiplano (**Figura 5**).

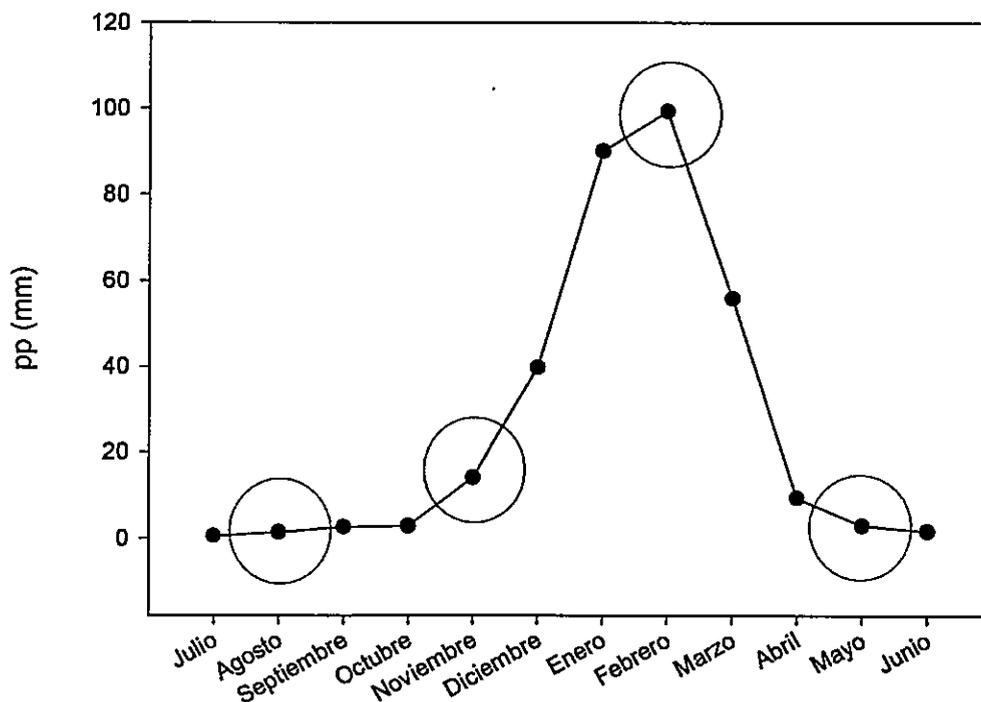


Figura 5.- Diagrama de precipitación media mensual en el Parque Nacional Lauca. Los círculos indican los meses en los que se realizaron las campañas (2005-2006).

2.1.2 Diseño experimental

Para evaluar los efectos del control ascendente y descendente se utilizó un diseño experimental de tipo factorial completo, con medida repetida. De esta forma se evaluaron conjuntamente los efectos de la adición de nutrientes (control *ascendente*) y la densidad de herbívoros (control *descendente*). El experimento utilizó la

aproximación de mesocosmos, instalando una serie de incubaciones *in situ*, con botellas de polipropileno de dos litros, previamente lavadas con ácido, estas botellas son producidas por Falcon^{MR} para la incubación de material biológico.

Para estudiar el control ascendente se evaluó el efecto de la adición de nutrientes combinados (fósforo y nitrógeno). Cabe destacar, que se optó por utilizar nutrientes combinados por sobre nutrientes independientes, debido a que según Brett y Goldman (1997), de esta forma se maximiza la probabilidad de encontrar efectos ascendentes. El tratamiento de nutrientes se realizó con dos niveles y tres replicas cada uno. En uno se agregó nitrógeno (NH_4Cl) y fósforo (K_2HPO_4), de tal forma de duplicar la concentración de estos dos nutrientes en las botellas; el segundo nivel representó el control experimental y no se le agregó nutrientes.

El control descendente se evaluó mediante un gradiente de densidad de herbívoros (principalmente *Bockella gracilipes*). El tratamiento de densidad de herbívoros se realizó con tres niveles con tres replicas cada uno. Un

tratamiento sin zooplancton (0 Zoo), el segundo con el 50% de la densidad natural de zooplancton (1/2 Zoo) y el último representó al control experimental con la densidad natural de zooplancton en el lago (1 Zoo). Para los encierros se utilizó agua colectada en el lago, a una profundidad de siete metros usando una botella Van Dorn; el agua obtenida fue filtrada con un filtro de 55 μ m para extraer el zooplancton presente. Posteriormente, se obtuvo el zooplancton utilizando una trampa Schindler-Patalas con una red de 55 μ m, el zooplancton vivo obtenido de esta forma fue limpiado con agua del lago previamente filtrada y fueron mantenidos en un contenedor de 25 litros con agua filtrada del lago, para su aclimatación por una hora antes de comenzar el experimento, luego fue concentrado hasta llegar a un volumen de un litro. A cada botella se le agregó el volumen de concentrado de zooplancton necesario para alcanzar la densidad de cada tratamiento. El zooplancton fue añadido a las botellas con una pipeta de boca ancha, para disminuir los daños de manipulación.

Como se observa en la **Figura 6**, se utilizaron 72 botellas de incubación, abarcado cuatro tiempos de muestreo (t_0 a t_{72}); en cada uno de los tiempos se ocuparon 18

botellas, divididas en el tratamiento de control ascendente, con dos niveles (Con y Sin adición de nutrientes) y el de control descendente, con tres niveles (0 Zoo, 1/2 Zoo y 1 Zoo). Además, cada uno de los tratamientos incluyó tres replicas. Al inicio del experimento se extrajeron 18 botellas (tres replicas por cada tratamiento y nivel), las que fueron analizadas el primer día, para cuantificar la homogeneidad de las condiciones iniciales de los tratamientos experimentales. Las restantes 54 botellas se incubaron a una profundidad de siete metros, que correspondería a la profundidad de mayor productividad primaria (Andrew y col. 1989). Pasadas 24 h, se extrajeron 18 botellas (tres replicas por cada tratamiento y nivel), otras doce después de 48 h y las restantes después de 72 h de incubación.

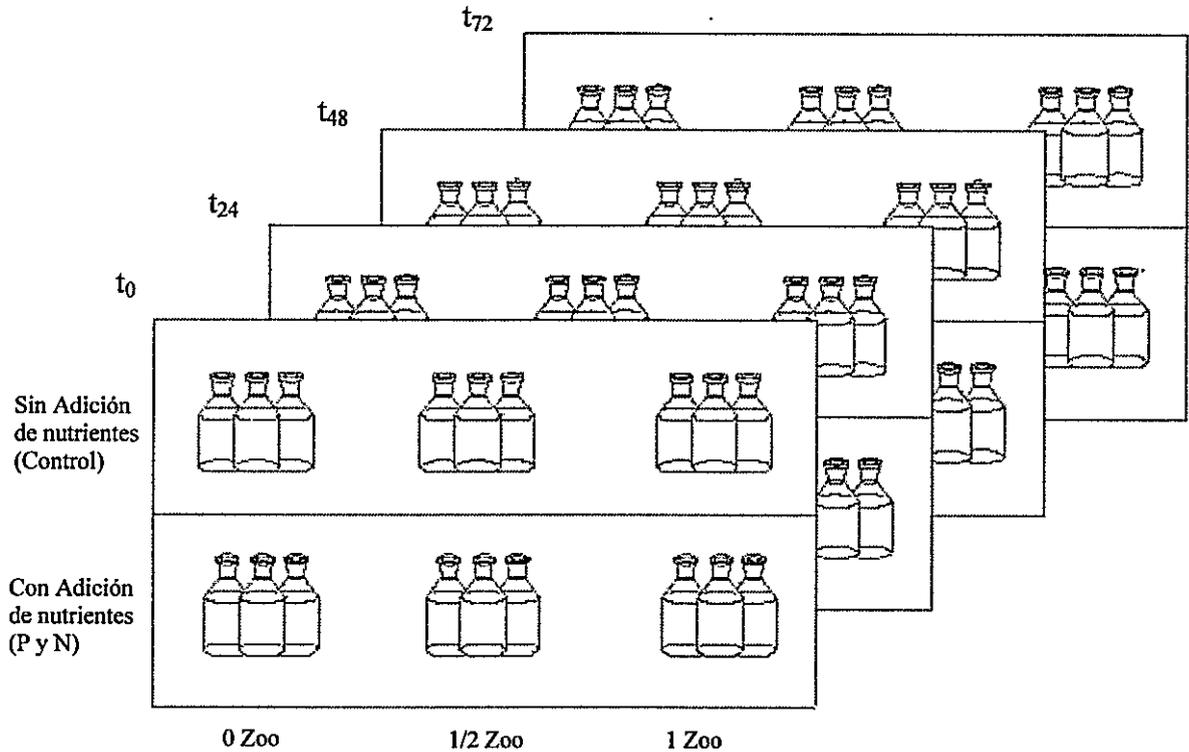


Figura 6.- Diseño experimental de mesocosmos, utilizado para evaluar la fuerza de los controles ascendente y descendente.

Una vez extraídas del lago, el agua de cada botella se filtró, con una malla de 55 μm para extraer el zooplancton. Posteriormente, se filtró un litro de agua con un filtro GF/F, el que se utilizó para cuantificar la concentración de clorofila *a*. Los filtros fueron mantenidos en nitrógeno líquido, para su posterior extracción, en frío con acetona 90%, en el laboratorio de limnología de la Universidad de Chile, con metodología APHA (2005). Complementariamente, se extrajeron 250 ml de cada botella, para determinar la

concentración de fósforo total (PT) mediante el método de Zahradnik (1981) y la concentración de nitrógeno total (NT) de acuerdo a Muhlhauser y col. (1987).

2.1.3 Tasas de crecimiento de clorofila a

Con los datos de clorofila obtenidos en cada día de experimentación, se calculó la tasa de crecimiento de la clorofila, para cada una de las campañas realizadas. Con este fin, se utilizó el modelo de crecimiento exponencial:

$$N_{(t)} = N_{(t_0)} e^{rt}$$

Donde $N_{(t)}$ es el valor en el tiempo t (0, 24, 48 y 72 hrs), de la biomasa de organismos fitoplanctónicos, medida como clorofila a, y r es su tasa de crecimiento en el tiempo de experimentación. La tasa de crecimiento en cada condición, se calculó como la pendiente de la recta de regresión lineal para los datos de clorofila a, transformados con $\ln(x)$.

2.1.4 Análisis estadístico

La homogeneidad de las condiciones iniciales de todos los tratamientos se analizó con ANDEVAs para la variable respuesta (Clorofila *a*). El efecto del control ascendente y descendente sobre el fitoplancton, se midió como los cambios en la concentración de clorofila *a*, y se analizó con un ANDEVA de dos factores de medida repetida. Los datos fueron transformados previamente con $\ln(x+1)$, para satisfacer los requerimientos de homogeneidad de varianza y normalidad (Zar 1999).

Complementariamente, para evaluar las posibles diferencias en las tasas de crecimiento de clorofila *a*, se realizó un análisis de regresión logística (Zar 1999), tomando como variables predictivas: la temperatura del agua a la profundidad en la que se realizó el experimento (temperatura 7m) y la abundancia de *B. gracilipes* (en estado adulto, Copepodito y Nauplius). Para este análisis a las tasa neutras (las que no fueron estadísticamente distintas de cero), se les asignó el valor 0. A las tasas crecimiento (las que fueron estadísticamente distintas de cero y presentaron valor positivo), se les asignó el

valor 1. A las tasas decrecientes (las que fueron estadísticamente distintas de cero y presentaron valor negativo), se les asignó el valor -1.

2.2 Experimento natural

2.2.1 *Caracterización del lago Chungará*

En cada campaña se realizó una caracterización general del lago Chungará, incluyendo las variables básicas que dan cuenta de la eutrofización del sistema acuático. Esto se desarrolló mediante la obtención de muestras en un perfil de profundidad del lago Chungará, en el sector del muelle de propiedad de Dirección de Obras Hidráulicas (DOH).

Ambiente abiótico

Como primera medida del estado del lago se midió la penetración de la luz, con un disco Secchi. Esta variable resulta de vital importancia debido a que puede ser utilizada para determinar la zona eufótica. Posteriormente,

en cada una de las campañas realizadas, se obtuvieron seis muestras con una botella Van Dorn, las que se distribuyeron equidistantes en profundidad a 0, 2, 4, 6, 8 y 10m. Estas profundidades se ajustaron a la información histórica disponible (Dorador y col. 2003) y a la profundidad de mayor producción del fitoplancton (Andrew y col. 1989).

Para cada una de las profundidades, antes descritas, se midió la temperatura, conductividad, pH y se obtuvieron muestras de agua para cuantificar los nutrientes. La determinación de la concentración de fósforo total (PT) se realizó mediante el método propuesto por Zahradnik (1981) y la determinación de la concentración de nitrógeno total (NT) se cuantificó de acuerdo a Muhlhauser y colaboradores (1987).

Ambiente biótico

En las mismas profundidades que se estudiaron las variables abióticas se tomaron muestras de agua con una botella Van Dorn, para estimar la cantidad de clorofila a. Las muestras fueron filtradas y a continuación fueron conservadas en

nitrógeno líquido, para su posterior extracción en el laboratorio, en frío con acetona 90% con metodología , APHA 2005.

2.2.2 *Análisis estadístico*

El análisis del experimento natural se realizó considerando las muestras obtenidas en este estudio en conjunto con la información registrada en estudios previos publicados. Para se hicieron ANDEVAs de dos vías sin replica (Zar 1996), tomando los factores tiempo y profundidad, para las variables respuesta: temperatura del lago, conductividad y clorofila a.

RESULTADOS

3.1 Análisis experimental

3.1.1 Condición inicial

En cada campaña se analizaron las posibles diferencias en la concentración inicial de clorofila *a*, sin que se registraran diferencias estadísticamente significativas entre todas las combinaciones de tratamientos y sus respectivos niveles (**Tabla I**). Por lo que se considerarían homogéneas las concentraciones iniciales de clorofila *a*, y las diferencias temporales dentro de cada campaña serían atribuibles a los tratamientos.

Tabla I.- Resultados del análisis de varianza de una vía, de la concentración inicial de clorofila *a*, entre los tratamientos y niveles.

	Clorofila <i>a</i>	
	F	p
Agosto 2005	0,550	0,736
Noviembre 2005	0,341	0,878
Febrero 2006	0,277	0,917
Mayo 2006	0,174	0,967

No obstante la concentración inicial de clorofila *a* dentro de cada campaña no mostró diferencias significativas, se encontró que su variación entre campañas se diferenció significativamente (ANDEVA de una vía, $F_{(3,68)}=133,88$; $p<<0,001$). Como se observa en la **Figura 7**, estas diferencias fueron determinadas por el mayor valor de clorofila *a* registrado en la campaña de febrero de 2006 ($2,05\pm 0,193$ $\mu\text{g/L}$), mientras que las otras campañas no se diferenciaron entre sí, agosto de 2005 ($1,11\pm 0,141$ $\mu\text{g/L}$); noviembre de 2005 ($1,21\pm 0,134$ $\mu\text{g/L}$) y mayo de 2006 ($1,20\pm 0,174$ $\mu\text{g/L}$).

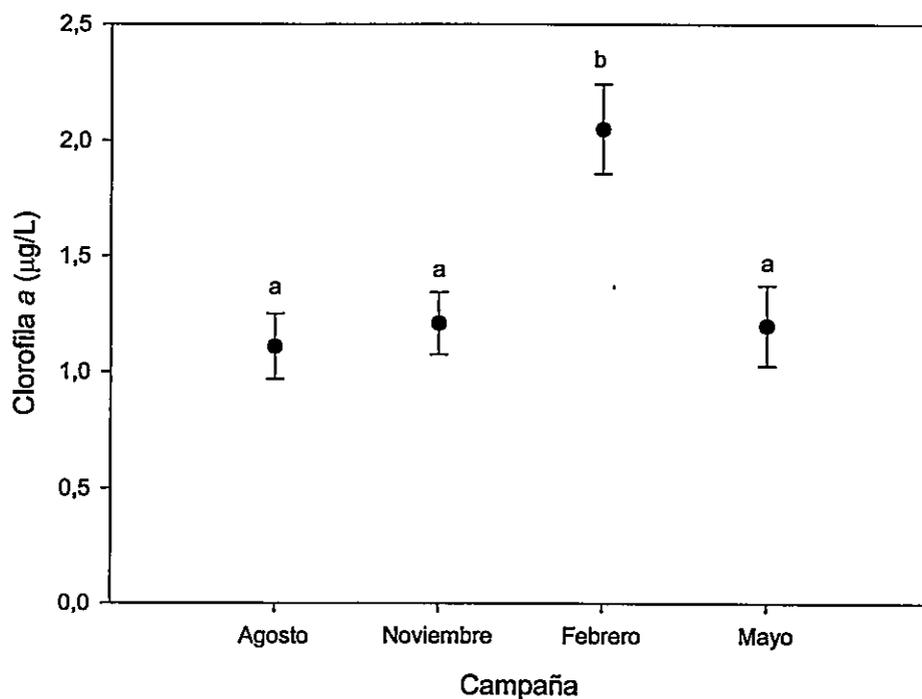


Figura 3.- Concentración inicial de clorofila *a*, en las campañas (agosto 2005 - mayo 2006). Las letras diferentes indican diferencias significativas (HSD Tuckey $<0,05$).

El zooplancton, en los tratamientos con la densidad natural en las campañas de muestreo (**Tabla I** del Anexo y **Figura 8**), mostró gran homogeneidad en las densidades totales registradas. De la misma forma, sólo se encontraron diferencias en la densidad del estado Copepodito (ANDEVA de una vía, $F_{(3,20)}=12,29$; $p<<0,001$), debido al bajo número de individuos de este estado registrados en la campaña de mayo.

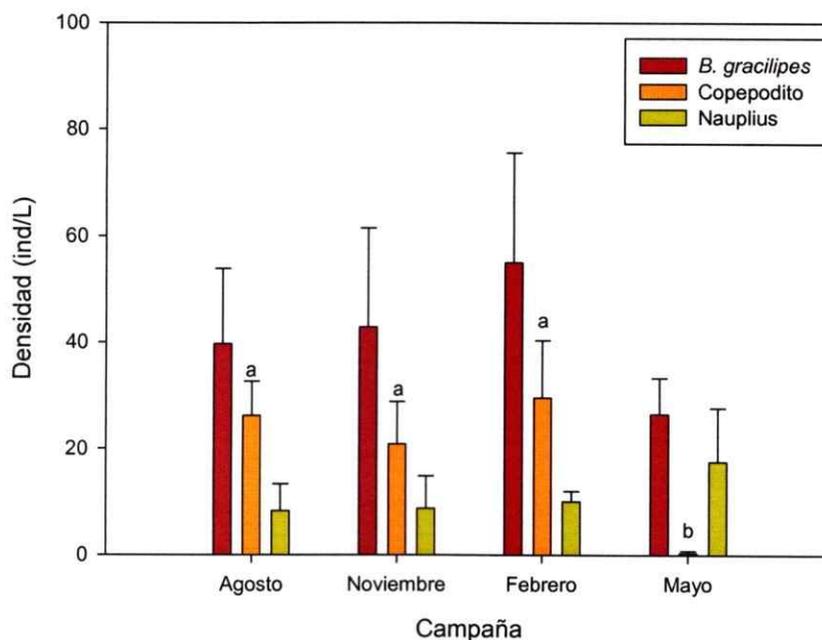


Figura 4.- Densidad inicial de herbívoros en el tratamiento experimental 1Zoo. Las letras diferentes indican diferencias significativas (HSD Tuckey $<0,05$).

Los valores de nutrientes iniciales no mostraron diferencias significativas en la concentración de fósforo total y nitrógeno total, entre los tratamientos de concentración de zooplancton (**Tabla II**). De la misma forma, como se observa en la **Figura 9** no se registraron diferencias significativas entre las campañas, en la concentración de nitrógeno total (ANDEVA de una vía, $F_{(3,32)}=1,166$; $p=0,338$) y fósforo total (ANDEVA de una vía, $F_{(3,32)}=1,574$; $p=0,215$).

Tabla II.- Resultados del análisis de varianza de una vía, de la concentración inicial de nutrientes, entre los tratamientos de concentración de zooplancton.

	Nitrógeno		Fósforo	
	F	p	F	p
Agosto 2005	2,474	0,165	1,639	0,271
Noviembre 2005	0,565	0,596	0,452	0,656
Febrero 2006	0,373	0,704	0,476	0,643
Mayo 2006	1,543	0,288	0,765	0,506

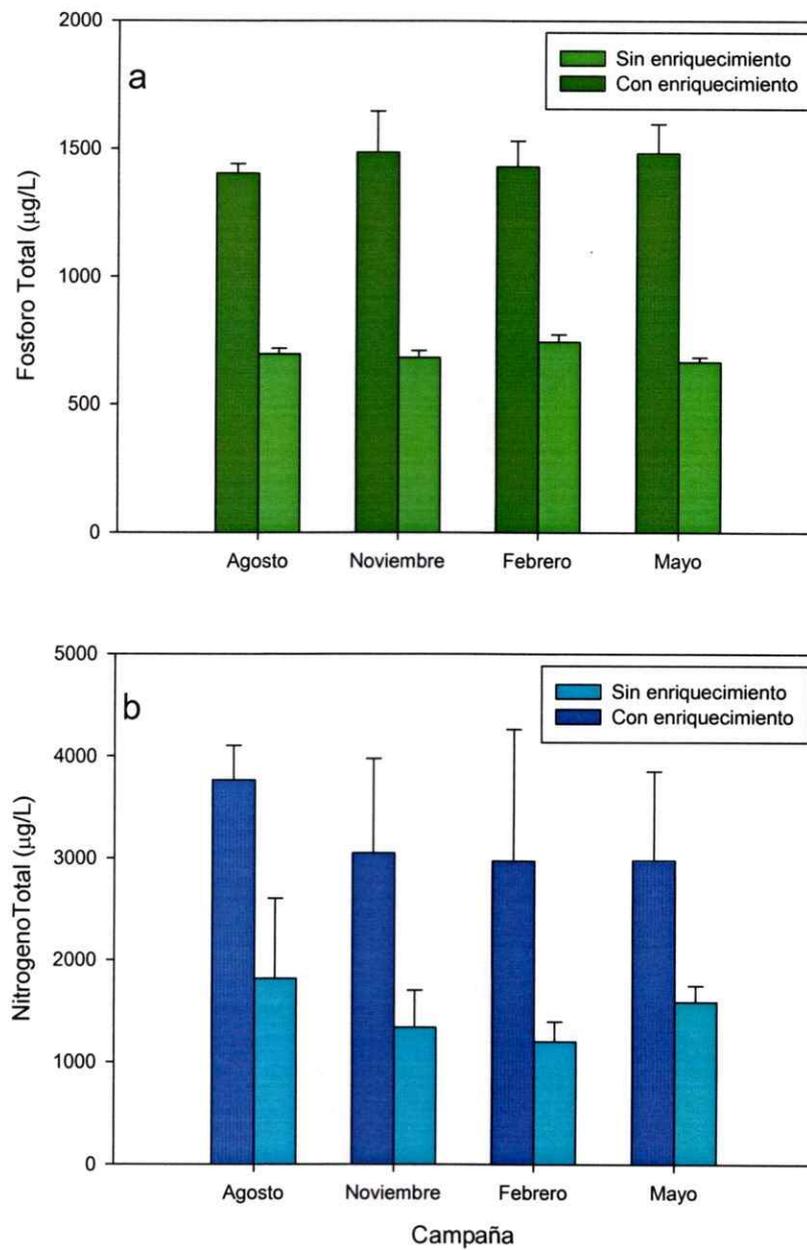


Figura 5.- Concentración inicial de (a) fósforo total y (b) nitrógeno total.

3.1.2 Agosto

El experimento realizado en la campaña de agosto muestra un decaimiento en la concentración de clorofila *a*, entre días de experimentación (ANDEVA de medida repetida y dos vías, $F_{(3,36)}=14,776$; $p<<0,001$), determinado por diferencias secuenciales entre días (**Figura 10a**). Se encontraron diferencias estadísticamente significativas en la clorofila *a*, entre las tres abundancias de herbívoros analizadas (ANDEVA de medida repetida y dos vías, $F_{(2,12)}=6,804$; $p<0,01$). La prueba *a posteriori* reveló que sólo se diferenció el tratamiento con la abundancia natural (Zoo 1) de los dos tratamientos con abundancia disminuida (Zoo 0 y Zoo 1/2), presentando estos dos últimos valores mayores de clorofila *a* (**Figura 10b**). Por otro lado, como se observa en la **Figura 11**, no se registraron evidencias de control ascendente en esta campaña, no encontrándose diferencias significativas entre el tratamiento con adición de nutrientes y el control (ANDEVA de medida repetida y dos vías, $F_{(1,12)}=2,368$; $p=0,130$), y se observó interacción entre el control ascendente y el descendente ($F_{(2,36)}=4,722$; $p=0,031$).

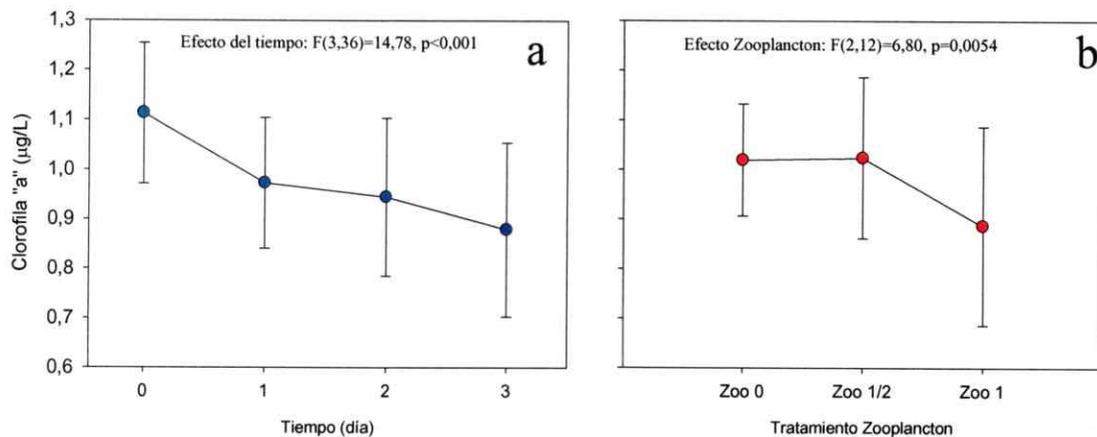


Figura 6.- a) Variación diaria en la concentración de clorofila a en la campaña de agosto; b) clorofila a en los tratamientos de abundancia de herbívoros. Los círculos indican el promedio y las barras la desviación estándar.

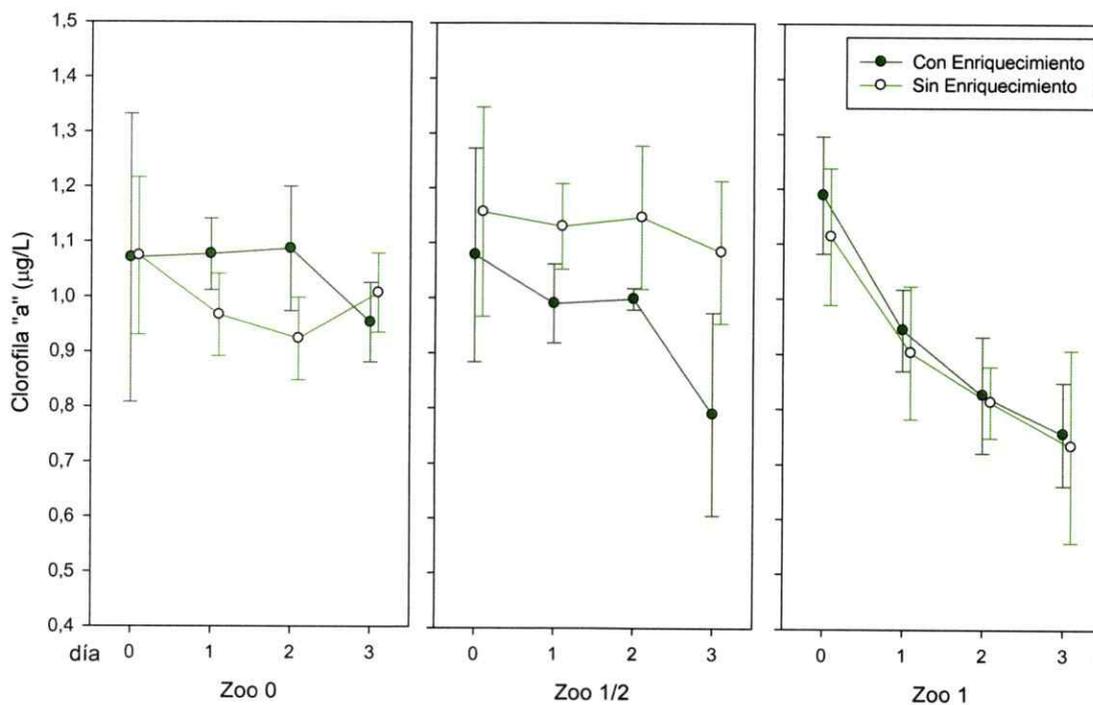


Figura 7.- Variación diaria en la concentración de clorofila a en la campaña de agosto; en los tratamientos con y sin enriquecimiento con nutrientes y en los tratamientos de abundancia de herbívoros. Los círculos indican el promedio y las barras la desviación estándar.

3.1.3 Noviembre

Contrariamente a lo ocurrido en el experimento realizado en agosto, en noviembre la clorofila *a*, mostró crecimiento en el período de experimentación (ANDEVA de medida repetida y dos vías, $F_{(3,36)}=4,020$; $p=0,014$). Estas diferencias estuvieron determinadas por el aumento entre el día de inicio y los dos últimos días (**Figura 12a**). Se encontraron diferencias estadísticamente significativas en la clorofila *a*, entre las abundancias de herbívoros analizadas (ANDEVA de medida repetida y dos vías, $F_{(2,12)}=11,341$; $p<0,003$). La prueba *a posteriori* mostró que el tratamiento sin herbívoros (Zoo0), presentó una concentración de clorofila *a*, significativamente mayor a la registrada en los dos tratamientos con zooplancton (**Figura 12b**). Al igual que lo observado en la campaña de agosto, no se registraron evidencias de control ascendente en esta campaña, no encontrándose diferencias significativas entre el tratamiento con adición de nutrientes y el control (**Figura 13**; ANDEVA de medida repetida y dos vías, $F_{(1,12)}=0,081$; $p=0,781$), y no se observó interacción entre el control ascendente y el descendente ($F_{(2,36)}=0,171$; $p=0,845$).

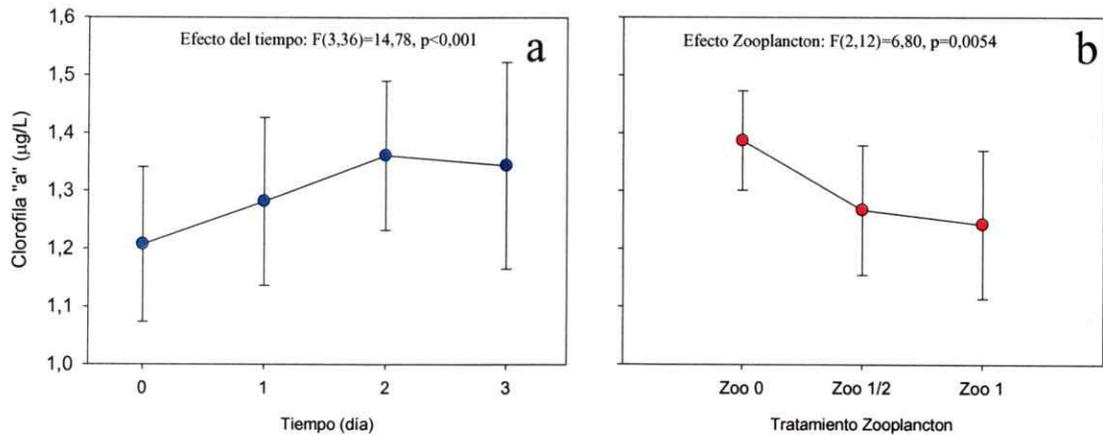


Figura 8.- a) Variación diaria en la concentración de clorofila *a* en la campaña de noviembre; b) clorofila *a* en los tratamientos de abundancia de herbívoros. Los círculos indican el promedio y las barras la desviación estándar.

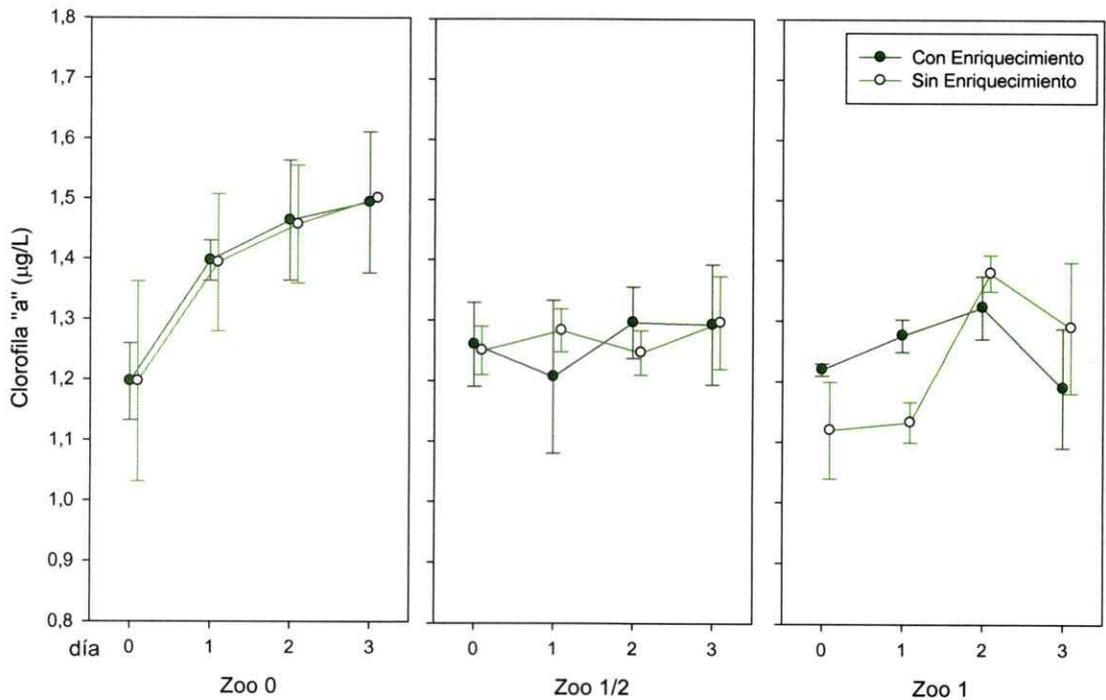


Figura 9.- Variación diaria en la concentración de clorofila *a* en la campaña de noviembre; en los tratamientos con y sin enriquecimiento con nutrientes y en los tratamientos de abundancia de herbívoros. Los círculos indican el promedio y las barras la desviación estándar.

3.1.4 Febrero

En esta campaña la clorofila *a*, aumentó durante el periodo de experimentación (ANDEVA de medida repetida y dos vías, $F_{(3,36)}=16,647$; $p < 0,001$), determinada por una tendencia al aumento en la concentración de clorofila entre los días de muestreo (**Figura 14a**). Se observa un patrón similar al registrado en agosto, con diferencias estadísticamente significativas en la clorofila *a*, entre las abundancias de herbívoros analizadas (ANDEVA de medida repetida y dos vías, $F_{(2,12)}=6,715$; $p < 0,011$). La prueba *a posteriori* mostró que el tratamiento sin herbívoros (Zoo0), presentó una concentración de clorofila *a*, significativamente mayor a la registrada en los dos tratamientos con zooplancton (**Figura 14b**). Al igual que lo observado en las campañas anteriores, no se registraron diferencias significativas entre el tratamiento con adición de nutrientes y el control (**Figura 15**; ANDEVA de medida repetida y dos vías, $F_{(1,12)}=0,264$; $p=0,618$), y no se observó interacción entre el control ascendente y el descendente ($F_{(2,36)}=1,925$; $p=0,188$).

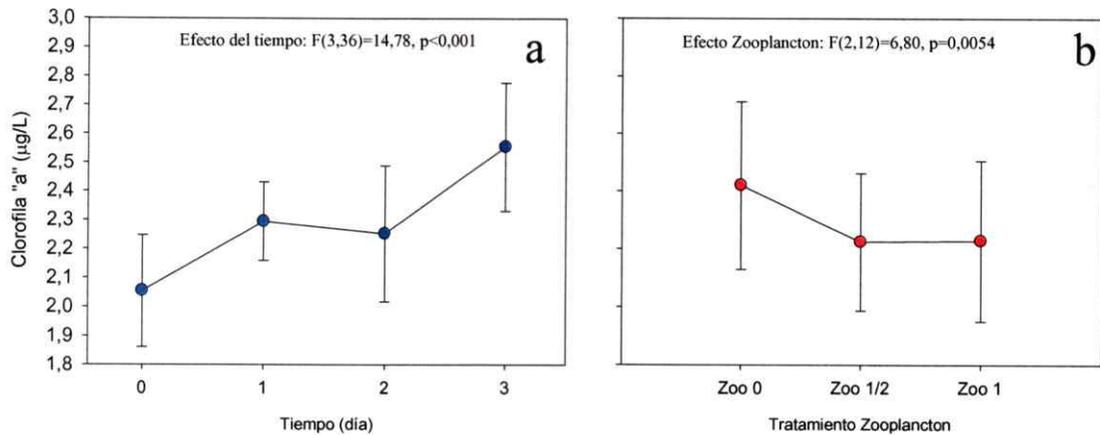


Figura 10.- a) variación diaria en la concentración de clorofila a en la campaña de febrero; b) clorofila a en los tratamientos de abundancia de herbívoros. Los círculos indican el promedio y las barras la desviación estándar.

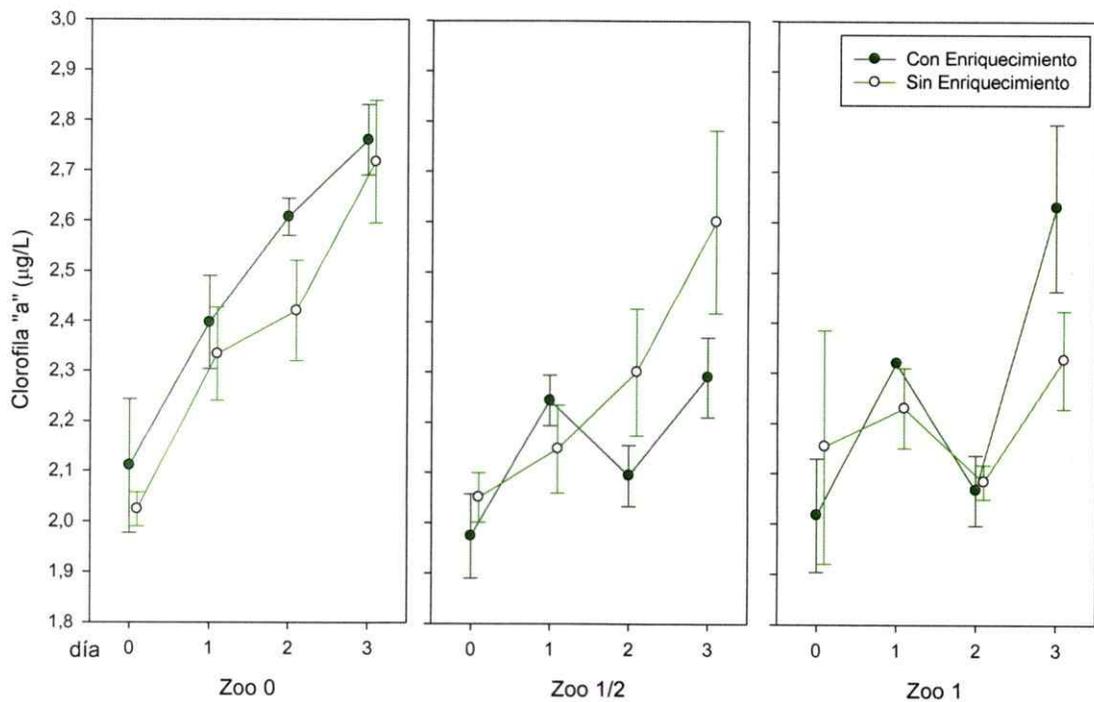


Figura 11.- Variación diaria en la concentración de clorofila a en la campaña de febrero; en los tratamientos con y sin enriquecimiento con nutrientes y en los tratamientos de abundancia de herbívoros. Los círculos indican el promedio y las barras la desviación estándar.

3.1.5 Mayo

En esta campaña la clorofila *a*, no muestra un patrón temporal definido durante el periodo de experimentación (**Figura 16a**, ANDEVA de medida repetida y dos vías, $F_{(3,36)}=0,655$; $p=0,585$). De la misma manera, no se observa efecto atribuible al control descendente, sin que se registren diferencias significativas en la clorofila *a*, entre las abundancias de herbívoros analizadas (**Figura 16b**, ANDEVA de medida repetida y dos vías, $F_{(2,12)}=0,938$; $p=0,398$). Al igual que lo observado en las campañas anteriores, no se encontraron diferencias significativas entre el tratamiento con adición de nutrientes y el control (**Figura 17**; ANDEVA de medida repetida y dos vías, $F_{(1,12)}=2,420$; $p=0,146$), y no se observó interacción entre el control ascendente y el descendente ($F_{(2,36)}=0,638$; $p=0,546$).

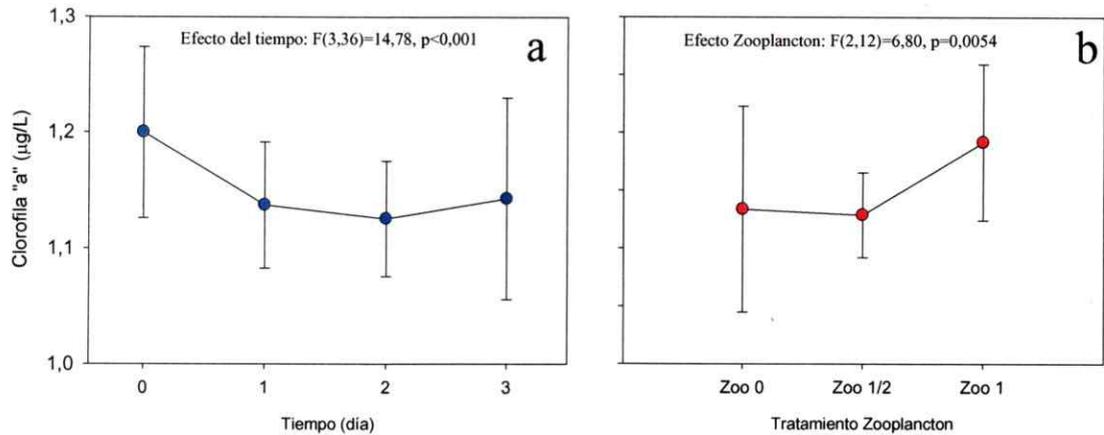


Figura 12.- a) variación diaria en la concentración de clorofila a en la campaña de mayo; b) clorofila a en los tratamientos de abundancia de herbívoros. Los círculos indican el promedio y las barras la desviación estándar.

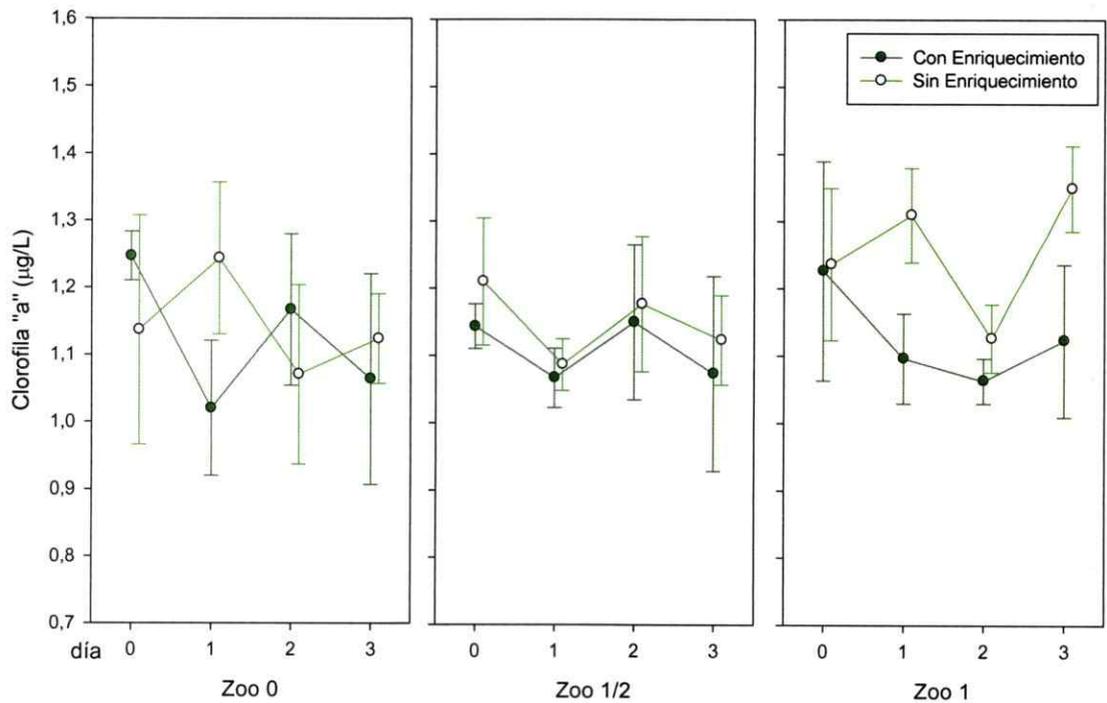


Figura 13.- Variación diaria en la concentración de clorofila a en la campaña de mayo; en los tratamientos con y sin enriquecimiento con nutrientes y en los tratamientos de abundancia de herbívoros. Los círculos indican el promedio y las barras la desviación estándar.

3.1.6 Tasas de crecimiento

Las tasas de cambio de la clorofila *a* calculadas para los distintos tratamientos y campañas (**Tabla II** del Anexo y **Figura 18**), muestra en la campaña de agosto un decrecimiento significativo en los tratamientos con la densidad natural de herbívoros (Zool), independiente de la adición de nutrientes. De la misma forma el tratamiento con la mitad de la densidad de herbívoros y con adición de nutrientes, mostró decrecimiento en biomasa de la comunidad fitoplanctónica.

En las campañas de noviembre y febrero la situación cambió, observándose un incremento significativo, en la comunidad de fitoplancton de los tratamientos sin herbívoros, independientemente de la adición de nutrientes. De la misma forma el tratamiento con la mitad de herbívoros y sin enriquecimiento de nutrientes en la campaña de febrero, presentó aumento poblacional. Por otro lado, en la campaña de mayo no se registraron tasas de crecimiento o decrecimiento significativas.

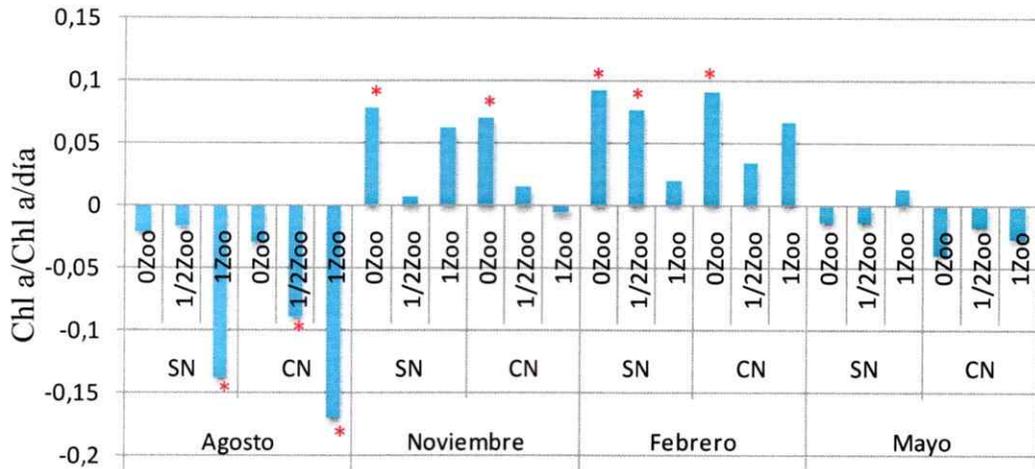


Figura 14.- Tasa de cambio de la clorofila *a* (Chl *a*/Chl *a*/día), Variación diaria en la concentración de clorofila *a*. Los asteriscos indican valores estadísticamente distintos de cero.

El análisis de regresión logística realizado con las tasas de cambio poblacional de la clorofila *a*, indicó que el crecimiento de clorofila estuvo relacionado, significativamente, con la temperatura en la que se realizó el experimento y con la abundancia de copépodos del estado larval nauplius (**Tabla III**). Con los coeficientes estimados se calculó el valor crítico en el cual se logra el cambio de estado de las tasas desde neutro a crecimiento, resultando en una temperatura de 10,2°C y la presencia de larvas nauplius en densidades superiores a 0,2 ind/L.

Tabla III.- Resultados del análisis de regresión logística, utilizando como variable respuesta el crecimiento significativo y las tasas neutras. Se indica con un asterisco los efectos significativos.

Variable	Odds ratio	P(0,5)	Coef.	χ^2	p
Constante			-136,773	17,865	0,003 *
Temperatura 7m	3,19E+09	10,2	2,19E+01	6,883	0,008 *
<i>B.gracilipes</i>	1,007	-	0,0068	1,169	0,279
Nauplius	0,319	0,2	-1,1438	4,174	0,041 *
Copepodito	1,180	-	0,1654	0,027	0,867

Por otro lado, se registró que el decrecimiento de la clorofila estuvo relacionado significativamente sólo con la temperatura en la que se realizó el experimento (**Tabla IV**). El cálculo del valor crítico en el cual se logra el cambio de estado de las tasas desde neutro a decrecimiento, indicó que este cambio ocurre a una temperatura de 5,1°C.

Tabla IV.- Resultados del análisis de regresión logística, utilizando como variable respuesta el decrecimiento significativo y las tasas neutras. Se indica con un asterisco los efectos significativos.

Variable	Odds ratio	P(0,5)	Coef.	χ^2	p
Constante			-23,2804	15,77	0,003 *
Temperatura 7m	1172,963	5,1	7,067	7,902	0,005 *
<i>B.gracilipes</i>	0,206	-	-1,579	1,354	0,244
Nauplius	2,901	-	1,065	0,007	0,931
Copepodito	3,624	-	1,288	3,083	0,079

3.2 Análisis histórico

Se analizaron las variaciones en la temperatura, conductividad eléctrica y su posible efecto en la producción primaria en el lago Chungará, en un tiempo aproximado de 10 años, contabilizando tres períodos de estudios: 1986-1987; 1998-1999 y 2005-2006.

La temperatura del lago Chungará en los tres períodos analizados, muestra marcadas oscilaciones relacionadas con la estacionalidad (**Figura 19**), donde los mayores valores de temperatura se registran entre diciembre y febrero, patrón que estaría relacionado con los aumentos de temperatura y precipitaciones durante el invierno altiplánico (Aceituno y Montecinos 1993). De forma consistente con lo descrito por Dorador y col. (2003), se observa una tendencia al aumento de la temperatura en el lago entre los períodos analizados, con los mayores valores en febrero de 2006 ($11,4 \pm 1,3^{\circ}\text{C}$). Por otro lado, la conductividad mostró un patrón distinto, sin que se aprecie una estacionalidad marcada en los períodos 1986-1987 y 2005-2006. Mientras que durante 1998-1999, se observan variaciones estacionales con un marcado aumento en mayo de 1999 (**Figura 19**).

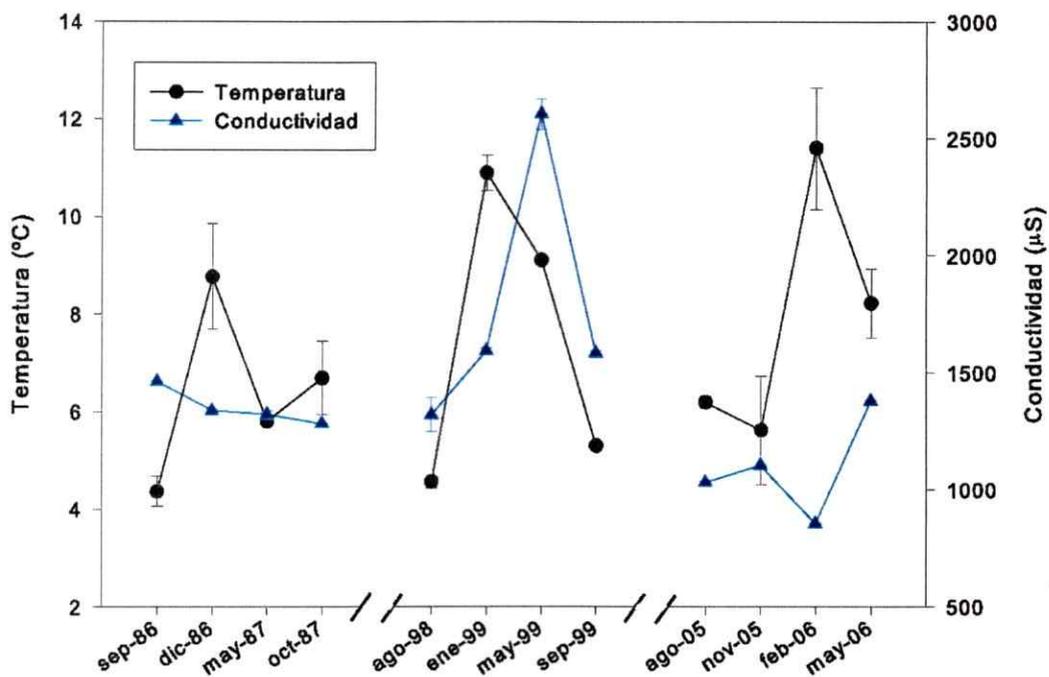


Figura 15.- Temperatura y conductividad eléctrica en las campañas realizadas en el lago Chungará. Se destaca que entre diciembre y febrero esta el invierno altiplánico.

Por otro lado, la clorofila *a* en el período analizado (**Figura 20**), exhibió un aumento exponencial en las campañas de 2005-2006, con el valor máximo registrado en la superficie (0m) de febrero de 2006, con 155,07 µg/L de clorofila *a*. Este valor es cercano a los 166,8 µg/L de clorofila *a* que es el estimado a partir del valor promedio de fósforo total del lago Chungará y la fórmula propuesta por la OECD (1982):

$$\text{Clorofila } a = 0,28 \text{ PT}^{0,96} \quad (\text{Figura 2})$$

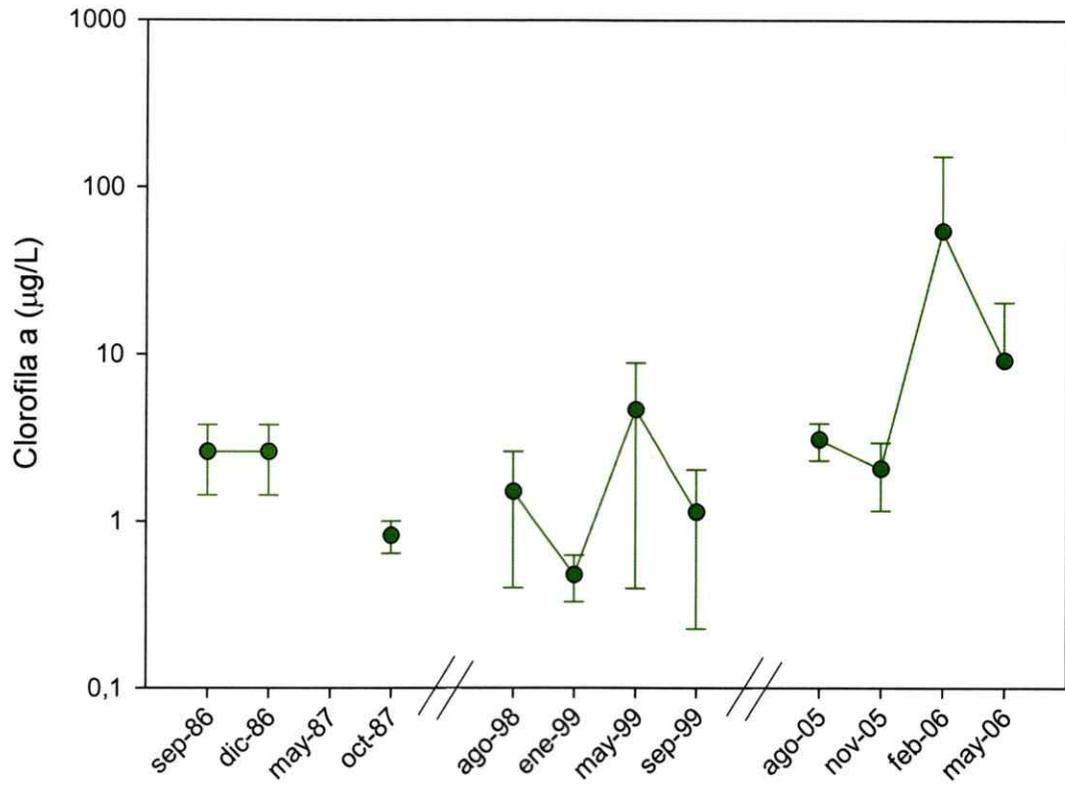


Figura 16.- Clorofila a en las campañas realizadas en el lago Chungará. Se destaca que entre diciembre y febrero esta el invierno altiplánico.

3.2.1 *Análisis integrado*

Control ascendente

Debido a que en todas las campañas realizadas se registro ausencia de control ascendente, se puede concluir que en el lago Chungará la biomasa de la comunidad de fitoplancton, medida como clorofila *a*, es resistente a la adición de nutrientes, manteniendo bajas concentraciones clorofila *a* independientemente de las altas concentraciones de fósforo y nitrógeno (**Figura 9**). Sin embargo, el aumento de clorofila en el lago durante la campaña de febrero de 2006 (**Figura 20**), que alcanzó niveles equivalentes al esperado por la concentración de fósforo del lago, indicaría que los nutrientes se encuentran biodisponibles y por lo tanto la comunidad del fitoplancton tiene el potencial de responder a la concentración de nutrientes, pero es limitada por factores ambientales, como la temperatura y la luz.

En este sentido, la temperatura en el lago ha aumentado en la última década, lo que es especialmente visible en la dinámica de los valores registrados en verano (**Figura 19**), que ha pasado de temperaturas de $8,8 \pm 1,08^{\circ}\text{C}$ en

diciembre de 1986, a $10,9 \pm 0,36^{\circ}\text{C}$ en enero de 1999, sin que este cambio afectara la biomasa de la comunidad de fitoplancton (Dorador y col. 2003). Pero las temperaturas registradas en febrero de 2006 ($11,4 \pm 1,25^{\circ}\text{C}$), podrían haber gatillado el aumento explosivo de clorofila a del alga (Figura 20).

Control descendente

Los copépodos herbívoros presentes en el lago, son capaces de controlar la producción primaria del lago la mayor parte del año, registrándose efectos de disminución de clorofila a, atribuible al pastoreo, en los experimentos de agosto, noviembre y febrero. Cabe destacar que estos efectos tienen magnitudes distintas, debido a que en agosto el potencial de crecimiento de la biomasa de fitoplancton estaría reprimido, posiblemente por el control térmico, por lo que el efecto de los herbívoros se observó en el tratamiento con la abundancia natural del lago. Por otro lado, en noviembre y febrero la situación es distinta, las microalgas presentan crecimiento y al disminuir la presión ejercida por los herbívoros, aumentó su biomasa.

3.3 Modelo conceptual

En base a los resultados obtenidos del análisis de regresión logística (**Capítulo 3.1.6**), se puede afirmar que de las variables analizadas, la temperatura es el factor principal en la regulación de la biomasa de fitoplancton en el lago. Consecuentemente, dependiendo de la temperatura del agua, la dinámica de la producción primaria del lago puede presentar tres condiciones (**Figura 21**). Cuando la temperatura del lago es menor a $5,4^{\circ}\text{C}$, la tasa de crecimiento del fitoplancton es inferior a la tasa de pastoreo, observándose un decrecimiento de la concentración de clorofila, en esta condición los nutrientes no tendrían un rol regulador, debido a que el fitoplancton no podría alcanzar la capacidad de carga predicha por nutrientes.

Entre $5,4$ y $10,2^{\circ}\text{C}$ de temperatura del agua, se igualan la tasa de crecimiento del fitoplancton y las pérdidas por pastoreo, manteniéndose la concentración de clorofila. Al igual que en la condición anterior los nutrientes no tendrían un rol significativo en la regulación del fitoplancton.

Cuando la temperatura del agua supera los 10,2°C, la tasa de crecimiento del fitoplancton supera las pérdidas por pastoreo, por lo que se observa un aumento en la concentración de clorofila. Sólo en este caso los nutrientes tendrían un rol controlador de la producción primaria, estableciendo el valor máximo que podría alcanzar la concentración de clorofila, determinada por la relación fósforo/clorofila. Este proceso sería concordante con el florecimiento de microalgas registrado en febrero de 2006, el cual alcanza valores de clorofila a similares al esperado únicamente por fósforo.

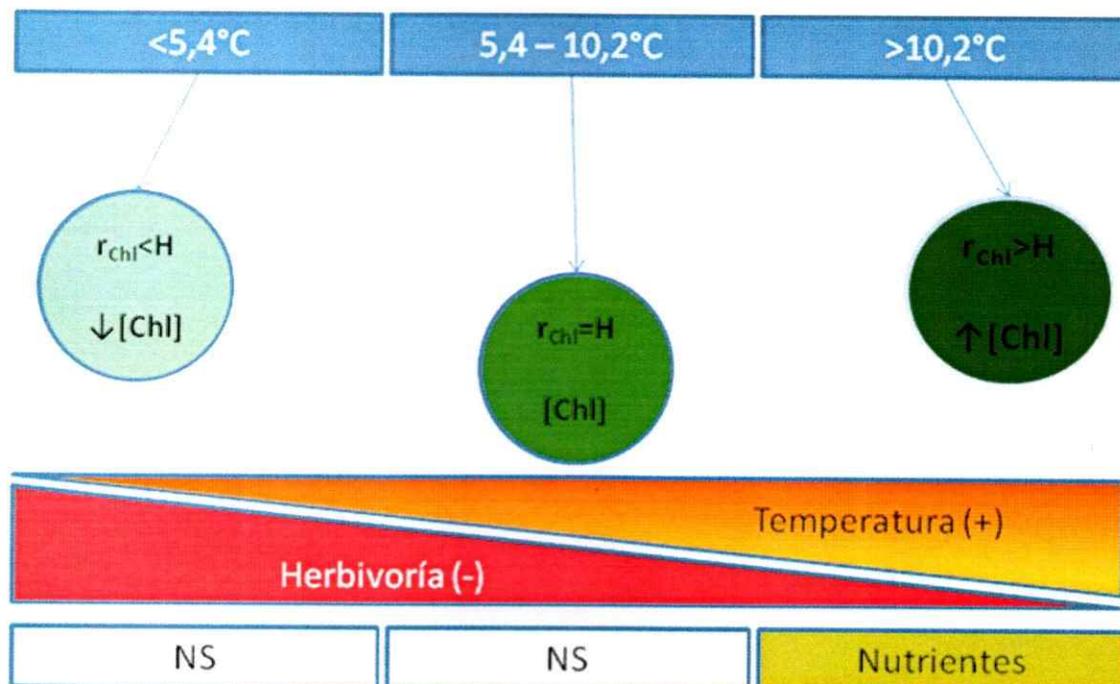


Figura 17.- Modelo conceptual de los posibles controles que actúan sobre la producción primaria, en el lago Chungará. (r_{chl}) tasa intrínseca de crecimiento de la clorofila; (H) Pastoreo; (K) capacidad de carga de clorofila; (-) efecto negativo en la clorofila; (+) efecto positivo en la clorofila y (NS) efecto no significativo.

DISCUSIÓN

La abundancia de fitoplancton en los mesocosmos experimentales, no presentó efectos atribuibles a la adición de nutrientes (*control ascendente*), en todas las estaciones del año en las que se evaluó este control. Por otro lado, se observaron efectos significativos producto de la manipulación de la densidad de pastoreadores (*control descendente*), además, se observaron variaciones estacionales en la intensidad del control descendente, las que podrían ser atribuidas a las variaciones estacionales del efecto de la temperatura sobre las tasas de crecimiento de la comunidad de fitoplancton. De esta forma, la baja producción de fitoplancton del lago, estaría explicada en parte por la represión ejercida por los herbívoros. Sin embargo, el aumento explosivo de clorofila planctónica en febrero de 2006, indica que según las condiciones térmicas, el fitoplancton puede presentar tasas de crecimiento superiores a las pérdidas por pastoreo, disminuyendo el impacto del control descendente.

La ausencia de control ascendente, puede ser atribuida a la alta concentración de nutrientes en el lago (Dorador y

col. 2003), esta característica particular del lago Chungará lo diferencia del común de los sistemas límnicos de Chile, los que se caracterizan por presentar control por nutrientes nitrogenados, siendo resistentes a los aumentos de fósforo (Soto y col. 1994; Pardo y Vila 2006), al igual que algunos sistemas tropicales (Lewis 1996; Talling y Lemoalle 1998). De la misma forma, el lago Chungará se diferenciaría de la mayoría de los sistemas tropicales, que tienden a ser limitados en su mayoría por el fósforo (Henry y Tundisi 1982, Tundisi y Henry 1986, Henry y col. 1987, Henry y Simão 1988, Henry 1990).

Por otro lado, el fitoplancton es afectado negativamente por la densidad de copéodos (*Boeckella gracilipes*), lo que indicaría una presión significativa por pastoreo, que es coincidente con otros trabajos que han mostrado como los copéodos del género *Boeckella* son capaces de ejercer control descendente sobre el fitoplancton, independientemente de su estado de desarrollo (Almada y col. 2004). En el lago Chungará se registraron efectos atribuibles al control descendente en agosto, noviembre y febrero. En agosto, la biomasa de fitoplancton estaría reprimida por temperatura (bajo crecimiento

poblacional), por lo que el efecto de los herbívoros se observa en el tratamiento con la abundancia natural del lago. En noviembre y febrero la situación es distinta, las microalgas presentan crecimiento y al disminuir la presión ejercida por los herbívoros, aumentan en biomasa. En mayo la situación es particular, registrándose la única campaña en la que no se observó control descendente, lo que puede ser atribuido a un balance entre producción y consumo, en este periodo (McQuenn y col. 1986).

Según estos resultados, los nutrientes en el lago están disponibles para el desarrollo del fitoplancton, pudiendo alcanzar la relación esperada de nutrientes con producción. Sin embargo, la baja biomasa fitoplanctónica que exhibe el lago sería la respuesta a otros factores que estarían controlándola. El controlador principal sería la temperatura del lago, debido a que ésta corresponde a una de las variables relacionadas con la disponibilidad de energía en el ecosistema (Brylinsky y Mann 1973; Schindler 1978). Las variaciones en la temperatura pueden ser un factor reestructurador de la trama trófica (Hofmann y Ambler 1988) y pueden determinar la producción primaria del ecosistema (Talling 1955; Eppley 1972; Priscu y Goldman

1984). Sin embargo, la mayoría de las veces esta variable ha sido tratada como un factor covariante junto a otros factores, y su importancia como controlador directo de la biomasa de microalgas no ha sido considerada (Daly y Smith 1993). Este sesgo hacia controles químicos y biológicos, en el análisis de los factores controladores de la biomasa de los productores primarios en los sistemas acuáticos se debe, entre otras causas, a que se ha reportado que algunas especies de microalgas pueden mantener tasas de crecimiento altas a pesar de las bajas temperaturas ambientales (Reynolds 1983) y por lo tanto la temperatura no sería un factor regulador importante para la producción primaria, al menos en los sistemas templados. A pesar de esto, Reynolds (1984) indica que el estudio del fitoplancton de los sistemas tropicales de altura, como el lago Chungará, sería de gran importancia debido a la particular combinación de alta radiación solar y bajas temperaturas. Además, debido a que al menos en febrero se cumple la relación entre fósforo y clorofila (OECD 1982), los nutrientes se encontrarían disponibles para el desarrollo de las microalgas, pero las bajas temperaturas que registra el lago durante la mayor parte del año, estarían limitando la tasa de crecimiento

poblacional del fitoplancton, como ha sido demostrado para otros sistemas (Eppley 1972).

Proyecciones para el lago Chungará

Finalmente, los humedales alto andinos son considerados ecosistemas estratégicos, tanto por su diversidad biológica y endemismo como por los servicios ambientales que ofrecen directa o indirectamente. Por sus características, la ecoregión de la Puna, a la cual estos ecosistemas pertenecen, ha sido catalogada por el Biodiversity Support Program y col. (1995) y por Dinerstein y col. (1995) como vulnerable, y de la más alta prioridad para la conservación. Para mantener la diversidad biológica y la calidad del agua es necesario encontrar las relaciones que presentan la producción fitoplanctónica con las variables físicas y químicas de cada lago, con la finalidad de predecir los cambios futuros de estos ecosistemas, como herramienta en el manejo actualizado de los ecosistemas (Pardo y Vila 2006). En este sentido debe tomarse especial cuidado a que cada sistema posee controles propios los que deben ser evaluados y que existe una jerarquización en los controles empezando por las variables físicas, seguidas por

las químicas y en último lugar se encontrarían las biológicas, con la posibilidad de variar en la intensidad y predominio de los controles, generando sucesiones temporales. En el caso del lago Chungará la temperatura parece ser el controlador principal, afectando el desarrollo del fitoplancton lo que haría a este sistema acuático, altamente sensible al calentamiento global. En efecto, este podría presentar un cambio de régimen desde su estado actual, de aguas claras, a uno de aguas turbias permanente (Scheffer y col. 2001; Scheffer y van Nes 2007).

Efecto del cambio global

El aumento en la temperatura producto del calentamiento global es considerado como uno de los factores más importantes que podrían modificar los sistemas límnicos en la próxima década (Roessig y col. 2004; Gooseff y col. 2005; Ficke y col. 2007). Estos cambios podrían tener una magnitud mayor en los sistemas de altura, debido a que se espera que el aumento en temperatura sea mayor en los sistemas de alta montaña respecto a elevaciones menores (Bradley y col. 2004), proyectándose un aumento de $0,11^{\circ}\text{C}/\text{década}$ en los andes tropicales (Bradley y col.

2006). Este aumento significará que el valor crítico de temperatura de 10,2°C será sobrepasado con mayor frecuencia y por lo tanto la producción de microalgas planctónicas se mantendrá en niveles altos acordes a la concentración de nutrientes en el lago. Además, el aumento en la temperatura del lago puede conllevar altas biomásas de cianobacterias planctónicas como ha sido registrado en los estudios de Adrian y col. (1995) y Weyhenmeyer (2001).

El aumento de la producción primaria planctónica en el lago y la mantención del estado de aguas turbias por largos periodos, disminuirá la transparencia del lago limitando la fotosíntesis de la vegetación asociada al fondo del lago, lo que las llevará a la muerte. Los individuos muertos, macrófitos y colonias de *Nostoc*, liberarán los nutrientes capturados en ellos, que aumentará la concentración de nutrientes en el lago, ocasionando una retroalimentación positiva que mantendrá el estado de aguas turbias (Scheffer y van Nes 2007), con la consecuente transformación del ecosistema y el deterioro paisajístico del Parque Nacional Lauca.

Efecto de las Truchas

La trucha arcoíris (*Oncorhynchus mykiss* Walbaum) es una especie de pez zooplanctívoro (Hembre y Megard 2005), que fue introducido en Chile durante 1905 (Basulto, 2003). Debido a su alto potencial reproductivo y al interés de los pescadores deportivos, actualmente ha colonizado gran parte de los sistemas límnicos del territorio nacional (McCrimmon, 1971; Wetzlar, 1979; Campos, 1985) y recientemente se ha reportado su introducción en el lago Chungará (Vila y Pardo 2006).

Debido a que se ha reportado que las truchas arcoíris depredan preferentemente sobre zooplancton grande (Taylor y Gerking 1980; Wang y col. 1996), se podría suponer que las truchas depredarán activamente sobre los copépodos del género *Boeckella* presentes en el lago Chungará, que según esta tesis son los que controlan por pastoreo la producción primaria en algunos periodos del año. Por lo que se desencadenaría una dinámica del tipo "Cascada Trófica" (Carpenter y col. 1985), propiciando un aumento explosivo de la biomasa de fitoplancton, con la consecuente disminución en transparencia del agua del lago. Sin

embargo, debido a que la producción primaria en el lago, está regulada principalmente por la temperatura no se esperaría un efecto significativo en la producción fitoplanctónica.

Por otro lado, el efecto sinérgico del calentamiento global y de la disminución de los copépodos producto de la depredación, podría traer como resultado un rápido aumento en la cantidad de microalgas y una disminución de la transparencia del lago (Shapiro y Wright 1984; Lampert y col. 1986 Carpenter y col. 1987).

CONCLUSIONES

- El lago Chungará muestra características particulares que lo distinguen del resto de los lagos del territorio nacional, debido a que presenta baja producción de fitoplancton a pesar de las altas concentraciones de nutrientes.
- La temperatura sería el factor principal en la regulación de la producción primaria, dependencia que se fundamenta en la fuerte relación entre la temperatura y la tasa de crecimiento del fitoplancton. Además, no se observa control ascendente (por nutrientes) y el control descendente (por pastoreo), sólo es efectivo a temperaturas menores a 10,2°C.
- El lago Chungará sería un sistema extremadamente sensible a cambios térmicos. En consecuencia el cambio climático podría traer como resultado un rápido aumento en la cantidad de microalgas y una disminución de la transparencia del lago.

- En este sentido el lago Chungará, debido a su localización en un área protegida, sumado a la alta cantidad de nutrientes disponibles y la respuesta térmica de la clorofila, podría ser utilizado como sensor de cambio climático en el altiplano.

LITERATURA CITADA

(OECD) Vollenweider, R.A., and Kerekes, J. 1982. Eutrophication of waters. Monitoring, assessment and control. OECD Cooperative programme on monitoring of inland waters (Eutrophication control), Environment Directorate, OECD, Paris. 154 p.

Aceituno, P. Y Montecinos, A. 1993: Circulation anomalies associated with dry and wet periods in the South American Altiplano. Fourth International Conference on Southern Hemisphere Meteorology and Oceanography, American Meteorological Society, 330-31.

Adrian R, Deneke R, Mischke U, Stellmacher R, Lederer P (1995) A long term study of the Heiligensee (1975-1992). Evidence for effects of climatic change on the dynamics of eutrophied lake ecosystems. Archiv fu" r Hydrobiologie, 133, 315-337.

Almada P, Allende, L. Tell, G. E Izaguirre, I. 2004. Experimental evidence of the grazing impact of *Boeckella poppei* on phytoplankton in a maritime Antarctic lake. Polar biology 24: 39-46.

American Public Health Association (APHA). 2005. Standards Methods for Examination of Water and Waste water. 21^{va} edición. Washington D.C

Andrew, T.E. Cabrera, S. Y Montecino, V. 1989. Diurnal change in zooplankton respiration rates and the phytoplankton activity in two Chilean lakes. *Hydrobiologia* 175: 121-135.

Bachmann, R. Hoyer, M. y Canfield, Jr D.1999. The restoration of lake Apopka in relation to alternative stable states. *Hydrobiologia* 394: 219-232.

Basulto, S. 2003. El largo viaje de los salmones: una crónica olvidada, Propagación y cultivo de especies acuáticas en Chile. Maval Limitada Editores, Santiago, Chile. 102 pp.

Beeton, A y W. Edmondson. 1972. The eutrophication problem. *J. Fish. Res. Bd. Can.* 29: 673- 682.

Bhylinsky M. Y Mann, K. H.1973. An analysis of factors governing productivity in lakes and reservoirs. *Limnology and Oceanography* 18: 1-14.

Biodiversity Support Program, Conservation International, The Nature Conservancy, Wildlife Conservation Society, World Resources Institute & World Wildlife Fund. (1995). A regional analysis of geographic priorities for biodiversity conservation in Latin America and the Caribbean. Biodiversity Support Program, Washington, D.C., USA.

Blindow, I. Andersson, G. Hargeby, A. Y Johansson, S. 1993. Long-term pattern of alternative stable states in two shallow eutrophic lakes. *Freshwater Biology* 30: 159-167.

Bradley, R.S. Keimig, F. Y Díaz, H.F. 2004. Projected temperature changes along the American cordillera and the planned GCOS network. *Geophysical Research Letters* 31, L16210.

Bradley, R.S. Vuille, M. Díaz, H.F. Y Vergara, W. 2006. Threats to water supplies in the tropical Andes. *Science* 312: 1755-1756.

Brett, M. Y Goldman, C. 1997. Consumer Versus Resource control in freshwater pelagic food webs. *Science* 275: 384-386.

Campos, H. 1985. Distribution of fishes in the Andean rivers in the South of Chile. *Archiv fur Hydrobiologie* 104: 169-191.

Carmichael, W. 1992. Cyanobacteria secondary metabolites - the cyanotoxins. *Journal of Applied Bacteriology* 72, 445-459.

Carpenter, S. 1987. Complex interactions in lake communities. Springer Verlag. New York. 283.

Carpenter, S. R. Kitchell, J. F. Hodgson, J. R. Cochran, P. A. Elser, J. J. Lodge, D. M. Kretchmer, D. He, X. y von Ende C. N. 1987. Regulation of lake primary productivity by food web structure. *Ecology* 68:1863-1876.

Carpenter, S. y Lodge, D. 1986. Effects of sumersed macrophytes on ecosystem processes. *Aquatic Botany* 26: 341-370.

Carpenter, S., Kitchell, J y J. Hodgson. 1985. Cascading trophic interactions and lake productivity. *Bio-Science* 35: 634-639.

Codd, G., W. Brooks, L. Lawton y K. Beattie. 1989. Cyanobacterial toxins in European waters: occurrence, properties, problems and requirements. In 'Watershed' 89. The Future for Water Quality in Europe. Vol. 2 (Wheeler, D., Richardson, M. J. & Bridges, J., eds.), 211-220. Oxford: Pergamon Press.

Daly, K. L. y Smith Jr, W O. 1993. Physical-Biological Interactions Influencing Marine Plankton Production. Annual 24: 555-585.

Dinerstein, E. Olson, D.M. Graham, D.J. Webster, A.L. Pimm S.A. Bookbinder, M.P. y Ledec, G. 1995. A conservation assessment of the terrestrial ecoregions of Latin America and the Caribbean. The World Bank, Washington, D.C. 151 p.

Dorador, C. Pardo R. y Vila I. 2003. Variaciones de parámetros físicos, químicos y biológicos de un lago de altura: el caso del lago Chungará. Revista Chilena de Historia Natural 76: 15-22.

Edmondson, W. 1961. Changes in Lake Washington following an increase in the nutrient income. Int. Ver. Theor. Angew. Limnol. Verh. 14: 167-175.

Eppley, R.W. 1972. Temperature and phytoplankton growth in the sea. Fisheries Bulletin. 70, 1063-1085.

Ficke, A.D. Myrick, C.A. Y Hansen, L.J. 2007. Potential impacts of global climate change on freshwater fisheries. Rev Fish Biol Fish 17:581-613

Freedman, B. 1995. Environmental Ecology. The ecological effects of pollution, disturbance and other stresses. Academic Press. San Diego.

Gooseff, M.N. Strzepek, K. Y Chapra, S.C. 2005. Modeling the potential effects of climate change on water temperature downstream of a shallow reservoir, lower Madison River, MT. Climate Change 68:331-353.

Hembre, L.K. y Megard, R.O. 2005. Timing of predation by rainbow trout controls Daphnia demography and the trophic status of a Minnesota lake. Freshwater Biology. 50:1064-1080.

Henry, R. 1990. ¿Amônia ou fosfato como agente estimulador do crescimento do fitoplâncton na represa de Jurumirim (Rio Paranapanema, SP)? Revista Brasileira de Biologia 50:883-892.

Henry, R. IBÁÑEZ, M. S.R. Tundisi, J. G. y CALIJURI, M. C. 1987. Addition of phosphate and ammonia and its effects on the surface phytoplankton in two lakes of Rio Doce Valley Park. En: Y. Saijo (ed.), Limnological Studies in Rio Doce Valley lakes and Pantanal wetland, Brazil (2nd report). Water Research Institute, Nagoya University.

Henry, R. Y Simao, C.A. 1988. Aspectos sazonais da limitação potencial por N, P e Fe no fitoplâncton da represa de Barra Bonita (Rio Tietê, SP). Revista Brasileira de Biologia 48:1-14.

Henry, R. Y Tundisi, J.G. 1982. Responses of the Phytoplankton Community of a Tropical Reservoir (São Paulo, Brazil) to the Enrichment with Nitrate, Phosphate and EDTA. Internationale Revue der gesamten Hydrobiologie und Hydrographie 68:853 - 862.

Hofmann, E. Y Ambler, J. 1988. Plankton dynamics on the outer southeastern U.S. continental shelf. Part II: A time-dependent biological model. J. Mar. Res. 46:883-917.

Hosper, H. 1997. Clearing Lakes: an ecosystem approach to the restoration and management of shallow lakes in the Netherlands. Ministry of Transport, Public Works and Water Management. Institute of Inland Water Management and Waste Water Treatment (RIZA). Lelystad.

Hutchinson, G. 1969. Eutrophication, past and present, p. 17-25. En Eutrophication: Causes, consequences, correctives. Natl. Acad. Sci. Publ. 1700.

Izaguirre, I. Allende, L. Y Marione, M. C. 2003. Comparative study of the planktonic communities of three lakes of contrasting trophic status at Hope Bay (Antarctic Peninsula). Journal of Plankton Research 25: 1079-1097.

Lampert, W. Fleckner, W. Rai, H. Y Taylor, B.E. 1986. Phytoplankton control by grazing zooplankton: A study on the spring clear-water phase. Limnol. Oceanogr. 31: 478-490.

Lewis, W. M. Jr. 1996. Tropical lakes: how latitude makes a difference. Págs 43-64 en: F. Schiemer & K.T. Boland (eds.), Perspectives in tropical limnology. SBP Academic Publishers, Amsterdam.

Loeuille, N. Y Loreau, M. 2004. Nutrient enrichment and food chains: can evolution buffer top-down control?. *Theoretical Population Biology* 65: 285-298.

McCrimmon, H. 1971. World distribution of rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 28: 663-704.

McQueen, D. J. Post, J. R. Y Milla E.L. 1986. Trophic relationships in freshwater pelagic. *Can. J. Fish. Aquat.Sci* 43: 1571-1581

Modenutti, B. Balseiro, E. Queimaliños, C. Añon Suárez D. Diéguez, M. Y Albariño, R. 1998. Structure and dynamics of food webs in Andean lakes. *Lakes & Reservoirs: Research and Management* 3: 179-186.

Moss, B. Stanfield, J. Irvine, K. Perrow, M. Y Phillips, G. 1996. Progressive restoration of a shallow lake: a 12-year experiment in isolation, sediment removal and biomanipulation. *Journal of Applied Ecology* 33: 71-86.

Muhlhauser, H. Hrepic, N. Mladinic, P. Montecino, V. Y Cabrera, S. 1995. Water quality and limnological features of a high altitude Andean lake, Chungará, in northern Chile. *Revista Chilena de Historia Natural* 68: 341-349.

Muhlhauser, H. Soto, L. Y Zahradnik, P. 1987. Improvement of the Kjeldahl method for total nitrogen including acid hydrolyzable phosphorus determinations in freshwater ecosystems. *International Journal of Environmental Analytical Chemistry* 28: 215-226.

Myers, N., R. Mittermeier, C. Mittermeier, G. da Fonseca y J. Kent. 2000. Biodiversity hotspots for conservation priorities. *Nature*, 403, 853-858.

Paine, R.T. 1969. A note on trophic complexity and community stability. *American Naturalist* 103: 91-93.

Pardo, R Y Vila I. 2006. Causas que podrían determinar la eutrofización en los lagos Chilenos. En: *Eutrofizacao na America do Sul: Causas, consecuencias e tecnologías de gerenzamento e controle*, 197-208.

Phillips, M., R. Roberts, J. Stewart y G. Codd. 1985. The toxicity of the cyanobacterium *Microcystis aeruginosa* to rainbow trout *Salmo gairdneri* Richardson. *Journal of Fish diseases* 8, 399-344.

Power, M. Tilman, D. Estes, J. Menge, B. Bond, W. Mills, L.S. Daily, G. Castilla, J.C. Lubchenco, J. y Paine, R. 1996. Challenges in the quest for keystones. *BioSciences* 46: 609-620.

Priscou, J. Y Goldman, C. 1984. The effect of temperature on photosynthetic and respiratory electron transport system activity in the shallow and deep-living phytoplankton of a subalpine lake. *Freshwater Biology* (1984) 14:143-155.

Rabergh, C., G. Bylund y J. Eriksson. 1991. Histopathological effects of microcystin-LR, a cyclic peptide toxin from the cyanobacterium (blue-green alga) *Microcystis aeruginosa*, on common carp. *Aquatic Toxicology* 20, 131-146.

Reynolds, C.S. 1983. *The Ecology of Freshwater Phytoplankton*. Cambridge University Press.

Reynolds, C.S. 1984. Phytoplankton periodicity: the interactions of form, function and environmental variability. *Freshwater Biology* 14: 111-142.

Roessig, J.M. Woodley, C.M. Cech Jr J.J. Y Hansen, L.J. 2004. Effects of global climate change on marine and estuarine fishes and fisheries. *Rev Fish Biol Fish* 14:251-275.

Rundel, P. Y Palma, B. 2000. "Preserving a Unique Puna Ecosystems of the Andean Altiplano. A descriptive Account of Lauca National Park, Chile". *Mountain Research and Development* 20: 262-271.

Ryding, S. Y Rast ,W. 1992. El control de la eutrofización en lagos y pantanos. UNESCO, The Partenon Publishing Group, Paris, Francia. 375 pp.

Ryding, S. y W. RAST. 1989. The control of eutrofication of Lakes and Reservoirs. Unesco. 375 pp.

Salazar. C, Rojas, L. Y Lillo, A. 2001. Estimación de requerimientos hídricos de humedales del norte de Chile. En III Encuentro de Las Aguas, Dirección General de Aguas. Santiago. Chile.

Sanzana, J. Y Thoman, R. 1985. Estudio limnológico en el lago Chungará. Departamento de Investigación y Desarrollo Científico, Universidad de Tarapacá. 21 pp.

Sas, H. 1989. Lake restoration by reduction of nutrient loading: Expectations, experiences, extrapolations. Academic Verlag. Richarz. 497 pp.

Scasso, F. Y Mazzeo, N. 2000. Ambientes acuáticos urbanos. pp. 205-218. En: A.D.y.R.G. Prieto (ed.) Perfil Ambiental del Uruguay/2000., Editorial Nordan-Comunidad, Montevideo.

Scheffer, M. Carpenter, S. Foley, J. Folke, C. Y Walker, B. 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. Nature 413: 591-596.

Scheffer, M. Hosper, S.H. Meijer, M. Y Moss, B. 1993. Alternative equilibria in shallow lakes. Trends in Ecology and Evolution 8: 275-279.

Scheffer, M. Y Carpenter S.R. 2003. Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. Trends Ecol. Evol., 18 (12), 648-656.

Scheffer, M. y Van Nes, E.H. 2007. Shallow lakes theory revisited: various alternative regimes driven by climate, nutrients, depth and lake size. *Hydrobiologia* 584:455 - 466.

Scheffer, M. 1998. Ecology of shallow lakes. Kluwer Academic Publishers. Netherlands. 357 pp.

Schindler, D. 1978. Factors regulating phytoplankton production and standing crop in the world's freshwaters. *Limnology and Oceanography* 23: 478-486.

Shapiro, J. 1980. The importance of trophic-level interactions to the abundance and species composition of algae in lakes. *Develop. Hydrobiol.* 2 105-116.

Shapiro, J. y Wright, D. I. 1984. Lake restoration by manipulation. Round Lake- the first two years. *Freshwater Biol.* 14: 371-383.

Shapiro, J. 1980. The importance of trophic-level interactions to the abundance and composition of algae in lakes In Hypertrophic Ecosystems. Barrica, J. & L. Moore. Eds. Junk Publisher. The Hague.

Skulberg, O., G. Codd y W. Carmichael. 1984. Toxic blue-green algal bloom in Europe : a grazing problem. *Ambio* 13, 244-247.

Smith, V.H. Tilman, G.D. Y Nekola, J.C. 1999. Eutrophication: impacts of excess nutrient inputs on freshwater, marine, and terrestrial ecosystems. *Environmental Pollution* 100: 179±196.

Soto, D. Campos, H. Parra, O. Zuñiga L. Y Steffen, W. 1994. The Torres del Paine Lakedistrict (Chilean Patagonia): a case of pristine N-limited lakes and ponds. *Archifür Hydrobiologie*. 99:181-197.

Stenseth, N. C. Mysterud, A. Ottersen, G. Hurrell, J. W. Chan, K.-S. Y Lima, M. 2002 Ecological effects of climate fluctuations. *Science* 297, 1292-1296.

Talling, J.F. 1955. The relative growth rates of three plankton diatoms in relation to underwater radiation and temperature. *Annals of Botany and Natural Sciences*, 19, 329-341.

Talling, J.F. y Lemoalle, J. 1998. *Ecological Dynamics of Tropical Inland Waters*. Cambridge University Press, Cambridge: 441 pp.

Taylor, J.W. y Gerking S.D. 1980. Population dynamics of *Daphnia pulex* and predation by the rainbow trout (*Salmo gairdneri*). *Hydrobiologia*, 71, 277-287.

Thornton, K.W. Kimmel B.L. & F Payne.E.. 1990. *Reservoir limnology: Ecological perspectives*. Wiley, Nueva York, Nueva York, EEUU. 245 p.

Tundisi, J. G. y HENRY, R. 1986. Effects of enrichment on the summer surface phytoplanktonic community in a stratified tropical lake (Lake Donm Helvécio-Parque Florestal do Rio Doce, Minas Gerais). *Revista Brasileira de Biologia* 46: 231-237.

Vadeboncoeur, Y. Vander Zanden, M. y Lodge, D. 2002. Putting the lake back together: Reintegrating benthic pathways into lake food web models. *BioScience* 52: 44-54.

Vila, I. 2002. El agua en Iberoamérica; de la escasez a la desertificación. Edit. Alicia Fernández Cirelli y Elèna Abraham. Publ. por CYTED XVII, CETA y Fac. Cs. Veterinarias UBA. 63-72.

Vila, I. Y Pardo R. 2006. Peces Límnicos en Biodiversidad de Chile Patrimonio y Desafíos. Comisión Nacional del Medio Ambiente 306-311 p.

Villagran, C. Romo, M. y Castro, V. 2003. Etnobótanica del sur de los Andes de la primera región de Chile: Un enlace entre las culturas altiplánicas y las quebradas altas del Loa superior. *Chungará* 35: 73-124.

Villwock, W. Kies L. Thiedig, F. y Thomann, R. 1985. Geologisch-okologische Untersuchungen am Lago Chungará/Nord Chile: Zielsetzungen und erste Ergebnisse. *IDESIA (Chile)* 9: 21-34.

Vollenweider, R. 1968. Scientific Fundamentals of the Eutrophication of Lakes and Flowing Waters, with special reference to Nitrogen and Phosphorus. OECD Report, Paris. 159 pp.

Wang, L. Zimmer, K. Diedrich, P. y Williams, S. 1996. The two-story rainbow trout fishery and its effect on the zooplankton community in a Minnesota lake. *Journal of Freshwater Biology* 11:67-80.

Weinstein, P. 2002. Modelos predictivos de nutrientes y clorofila "a" en lagos chilenos. Tesis de Magister en Ciencias de la Ingeniería, Facultad de Ingeniería, Pontificia Universidad Católica de Chile, Santiago, Chile. 137 pp.

Wetzel, R. 2001. *Limnology: Lake and river ecosystems*. Academic Press 850 pp.

Wetzlar, H. 1979. Beiträge zur Biologie und bewirtschaftung von Forellen (*Salmo gairdneri* und *S. trutta*) in Chile. Dissertation zur Erlangung des Doctoergrades vorgelegt der Fakultät für Biologie der Albert-Ludwings-Universität in Freiburg/Br. 264 pp.

Weyhenmeyer, G.A. 2001. Warmer winters: Are planktonic algal populations in Sweden's largest lakes affected? *Ambio* 30: 565-571.

Worm, B. & Duffy, J.E. 2003. Biodiversity, productivity and stability in real food webs. *Trends Ecol. Evol.* 18:628-632.

Zahradnik, P. 1981. Methods for chemical analysis of inland water. Lecture notes for the International Graduate Training Course on Limnology. Limnologisches Institut. Osterreichische Akademie der Wissenschaften. Viena, Leaflet 44 pp.

Zalewski, M. 1995. Freshwater Habitat Management and Restoration in the Face of Global Changes. In: N.B. Armantrout (ed.) Condition of the world's aquatic habitats. Proceedings of the World Fisheries Congress, theme 1. Oxford & IBH Publishing Co. Pvt. Ltd., New Delhi, 170-194.

Zar, J. 1999. Biostatistical Analysis. Cuarta Edición. Prentice Hall. New Jersey. 663 pp.