

Algunos aspectos limnológicos de un lago altoandino: el lago San Pablo, Ecuador.

Jorge E. Casallas G. y Günter Gunkel

Technical University of Berlin, Dept. of Water Quality Control, Sekr. KF 4, Strasse des 17. Juni 135, 10623 Berlin, Germany. jorgfkgi@linux.zrz.tu-berlin.de/ gunkel@itu206.ut.tu-berlin.de

RESUMEN

Entre Enero de 1998 y Diciembre de 1999 se llevaron a cabo estudios limnológicos en el Lago San Pablo, Ecuador. Se presentan aquí los resultados obtenidos a partir de los cuales se ha podido establecer el carácter monomictico del lago, con un período de completa circulación durante la época de fuertes vientos en los meses de verano (entre Junio y Agosto). Durante el resto del año se presenta una estratificación térmica de baja estabilidad, debida a una diferencia de temperatura de máximo 4.5 °C entre las diferentes capas de agua. Además, debido al descenso de temperatura durante las horas de la noche, se presentan procesos nocturnos de mezcla.

La actividad agrícola y la erosión en la cuenca del lago, así como la inexistencia de tratamiento de las aguas residuales, que en parte son vertidas en él, han llevado a un proceso de eutrofización. A pesar de esto se ha podido determinar una baja productividad, ya que al parecer el nitrógeno actúa como factor limitante. El número de especies planctónicas es bajo, así mismo su abundancia. El fitoplancton está representado principalmente por la diatomea filamentosa *Aulacoseira granulata*, así como por la Clorofita *Scenedesmus linearis* y la Euglenofita *Trachelomonas volvocina*. La comunidad de zooplancton es pobre y está representada por *Daphnia pulicaria*, *Metacyclops mendocinus*, y por los rotíferos *Keratella tropica*, *Trichocercasimilis*, *Anuraeopsis fissa* y *Asplanchna sp.*

Palabras clave: limnología tropical, lagos altoandinos, Ecuador, Lago San Pablo, fitoplancton, zooplancton

ABSTRACT

*The limnology of Lake San Pablo (Ecuador) was followed from January 1998 to December 1999. The monomictic character of the lake was established. A period of full mixing occurred during summer (i.e. between June and August). During the rest of the year the water column was thermally stratified, albeit stratification was of low stability because of small temperature differences down the water column (i.e. max. 4.5 °C). Furthermore, at night convective heat loss takes place, lowering water temperature. Intensive agricultural activities, land erosion at the catchment area and the inflow of untreated wastewater into the lake have contributed to its actual eutrophic state. However; the lake is relatively unproductive, apparently because nitrogen is a limiting nutrient. Few species of both phytoplankton and zooplankton were found, and densities were low. The phytoplankton was represented primarily by the filamentous diatom *Aulacoseira granulata*, the green algae *Scenedesmus linearis* and the Euglenophyceae *Trachelomonas volvocina*. The zooplankton was poor and is represented by *Daphnia pulicaria*, *Metacyclops mendocinus* and the rotatoria *Keratella tropica*, *Trichocerca similis*, *Anuraeopsis fissa* and *Asplanchna sp.**

Keywords: tropical limnology, high mountain lakes, Ecuador, Lago San Pablo, phytoplankton, zooplankton

INTRODUCCIÓN

La mayoría de los trabajos limnológicos realizados hasta el momento han sido llevados a cabo en las zonas templadas. Comparativamente, son pocos los estudios que hasta ahora se han desarrollado en sistemas acuáticos de zonas tropicales, a pesar de la importancia económica (entre otros, como

fuentes de agua potable y de generación de energía eléctrica) y sociocultural que dichos sistemas pueden representar en estas regiones. El conocimiento actual sobre los lagos y embalses tropicales se debe en gran parte a los estudios que se han desarrollado en las últimas décadas, especialmente en zonas bajas del trópico (Lewis, 1973; Nilsen, 1984; Payne, 1986; Melack, 1996).

Una de las características más sobresalientes de las zonas tropicales es la poca variación que presenta la temperatura a lo largo del año (List, 1971 en Osborne, 2000), con variaciones determinadas por la altura en metros sobre el nivel del mar (msnm), originando así pisos térmicos con rangos de temperatura estable (Holdridge, 1978). Este hecho a su vez determina que en los lagos de estas zonas las fases de circulación y estratificación no necesariamente sigan un ritmo anual, tal como ocurre en las zonas templadas, sino que varían de acuerdo a las condiciones locales. En términos generales, la estratificación térmica que se presenta en estos sistemas lacustres está ante todo determinada por las variaciones de temperatura entre el día y la noche (Löffler, 1964; Ducharme, 1975; Powell *et al.*, 1984; Gunkel & Casallas, 2001). Ya que de darse una estratificación esta es poco estable y de corta duración -sin formación de termoclina-, la designación de epilimnio, metalimnio e hipolimnio no es del todo correcta desde el punto de vista térmico, siendo más conveniente definir una zona fótica o trofogenica y otra zona afótica o trofolítica (Roldán, 1992).

Los lagos tropicales de montaña están localizados entre los 2000 y 4000 msnm, siendo el lago Titicaca uno de los representantes más conocidos. Debido a la altitud y a las consecuentes condiciones climáticas imperantes, la dinámica de estos lagos y embalses se aparta considerablemente de la que presentan los sistemas en las zonas bajas del trópico. Investigaciones realizadas en algunos lagos de alta montaña han contribuido al conocimiento del régimen térmico de estos, siendo en general clasificados como oligotérmicos con circulaciones frecuentes (nunca se estratifican), por lo cual han sido llamados polimicticos fríos (Hutchinson & Loeffler, 1956; Rodán, 1992). Características adicionales de estos lagos son el aislamiento geográfico, el presentar temperaturas medias por debajo de 20 °C, valores de saturación de oxígeno bajos (< 7mg/l), y a diferencia de los lagos de zonas bajas, ser por lo general más profundos.

Los trabajos limnológicos desarrollados hasta ahora en Ecuador son muy pocos y el cono-

cimiento que se tiene sobre los sistemas acuáticos es escaso. Steinitz-Kannan *et al.* (1983) hacen referencia a los primeros trabajos y a los resultados obtenidos en sus investigaciones realizadas a partir de 1966 en algunos lagos ecuatorianos. Miller *et al.* (1984) presentan los primeros datos de productividad para algunos lagos ecuatorianos, incluido el lago San Pablo, y hacen referencia al impacto de las actividades humanas sobre la productividad en algunos de ellos. Se han realizado en el país además algunos trabajos taxonómicos relacionados con el fitoplancton (Rott, 1981a), los rotíferos (Koste & Bottger, 1989, 1992), los ostrácodos y copepodos (Löffler, 1963) y sobre el valor bioindicador de las macrofitas en los lagos de montaña (Kiersch *et al.*, 2001). Gunkel (2000) presenta una recopilación de datos disponibles acerca del lago San Pablo, y Gunkel & Casallas (2001) hacen una primera evaluación de la limitación de la productividad causada por mezcla diaria en el lago.

El objetivo principal del presente trabajo ha sido realizar para el lago San Pablo una evaluación a mediano plazo, con el fin de establecer el estado de las comunidades biológicas y la relación espacio-temporal de las variables físico-químicas que determinan tanto el comportamiento hidrodinámico como el suministro y la distribución de nutrientes, factores que son determinantes en el establecimiento y desarrollo de las especies que lo habitan.

AREA DE ESTUDIO

El lago San Pablo está localizado a 100 km al norte de la ciudad de Quito, capital del Ecuador, a los 0°13' N y 78°14' W. Situado a una altura de 2660 msnm, con una superficie de 6.7 km², profundidad máxima de 35 m, y media de 24.6 m, es el segundo lago más grande del país. El lago presenta forma circular, ocupando al parecer una antigua cubeta sobre el piso de una meseta interandina. Las aguas del lago son por lo general tranquilas durante la noche y la mañana, desarrollando fuerte oleaje en las horas de la tarde, especialmente durante la época seca

(Steinitz-Kannan *et al.*, 1983; Gunkel & Casallas, 2001). La época lluviosa está comprendida entre los meses de Octubre y Mayo y la época seca entre Junio y Septiembre (INAMHI). Las temperaturas medias del aire varían entre 8.3 °C (nocturna) y 22.7 °C (diurna). La precipitación media anual puede llegar a los 1000 mm y es algo mayor que la evaporación, la cual llega a 858 mm.

El principal afluente del lago es el río Itambi, el cual contribuye aproximadamente con el 90 % de los aportes de agua, y el principal efluente es el llamado "Desaguadero"; el tiempo de residencia ha sido estimado en 3.2 años (Galarraga *et al.*, 1992). La cuenca de captación del río Itambi comprende un área montañosa de 121.33 km², con áreas de cultivos que llegan por encima de los 3400 msnm (Paredes, 1994). La vegetación natural ha desaparecido totalmente, siendo remplazada por cultivos agrícolas y algunas áreas de bosque secundario, con lo cual se ha intensificado el riesgo de erosión.

En la cuenca del lago está asentada una población de aproximadamente 20 000 habitantes, la cual ejerce una fuerte presión sobre los recursos hídricos. Actualmente el lago San Pablo presenta problemas de eutrofización debidos a la entrada permanente de aguas residuales con alto contenido de nutrientes provenientes de la agricultura intensiva, de los asentamientos humanos presentes en su cuenca y de una incipiente infraestructura turística asentada en sus orillas.

MATERIALES Y MÉTODOS

Parámetros físico-químicos

Entre Enero de 1998 y Diciembre de 1999 se llevaron a cabo muestreos quincenales (1998) y mensuales (1999) en la zona más profunda del lago (00°21'36" N y 78°22'39" W). En cada ocasión se realizaron perfiles de temperatura y conductividad (sonda WTW, LF 196) y se estableció la transparencia con un disco de Secchi (Hydro-Bios 443590). También se tomaron

muestras de agua a diferentes profundidades (3, 6, 9, 14, 20, 25, y 29.5 m) con una botella muestreadora de dos litros de capacidad (Hydro-Bios 436-132) para análisis de nutrientes, determinando *in situ* el pH (sonda WTW, 530) y el oxígeno disuelto (sonda WTW, 320).

En el año 1998 se instaló un sistema de registro automático de temperatura (multiLogger mL de 8 canales con sensores tipo Pt 100, ecoTech®) en una zona cercana a la orilla del lago, donde la profundidad es de 28 m. Con este equipo se registraron tanto la temperatura del ambiente como a seis diferentes profundidades (0.5, 1.0, 3.0, 9.0, 15.0 y 20 m). Durante todo el período de muestreo se tomaron datos climatológicos con una estación de registro automático (ecoTech®).

Análisis de nutrientes

Una fracción de cada una de las muestras tomadas fue filtrada (filtros de acetato de celulosa, 0,45 μm tipo GF/F Whatman) y junto con las muestras sin filtrar fueron mantenidas en refrigeración a 4 °C hasta su evaluación. Los análisis químicos fueron realizados en la Subsecretaría de Saneamiento Ambiental en Quito (Ecuador), siguiendo los procedimientos dados por la American Public Health Association (1989). Se determinaron los valores de fósforo reactivo soluble (SRP, muestras filtradas, método del ácido ascórbico), fósforo total (PT, muestras no filtradas, método del ácido ascórbico previa digestión con ácido nítrico y sulfúrico), nitrógeno inorgánico disuelto (DIN, muestras filtradas; para nitrato se utilizó el método de reducción con cadmio y diazotización; para nitrito, diazotización; para amonio, Nesslerización) y nitrógeno orgánico (muestras no filtradas, método Micro-Kjeldahl). Los valores de nitrógeno total (NT) se obtuvieron de la suma de los valores de nitrógeno inorgánico disuelto y nitrógeno orgánico.

Aspectos biológicos

Tanto para el análisis del fitoplancton como para la determinación de clorofila *a* (Chl. *a*) las mues-

tras fueron tomadas a las profundidades arriba mencionadas, con muestras adicionales a 0.5, 11 y 16 m. Las muestras para determinación de fitoplancton fueron fijadas con solución de Lugol (Schwoerbel, 1986) y llevadas a Berlin (Alemania) para su análisis. Estas muestras fueron separadas en tres grupos de acuerdo a la profundidad a la cual fueron tomadas (zona superficial: 0.5 a 9 m; zona media: 11 a 16 m; zona profunda: 20 a 29.5 m) y se elaboraron muestras integradas tomando alicuotas de 30 ml. Estas muestras se examinaron de acuerdo a la metodología propuesta por Lund *et al.* (1958). Para ello se utilizó un microscopio invertido (Zeiss, IM 35) y cámaras de sedimentación de 10 y 25 ml de capacidad tipo Utermohl (Hydro-Bios), donde las muestras se dejaron sedimentar durante 24 horas. En cada caso se observaron tantos campos como fueron necesarios para el conteo de por lo menos 100 ejemplares de cada especie, determinando el área barrida. Relacionando esta última con la superficie y el volumen de la cámara, se calculó la abundancia de cada especie en ind/ml. Para la estimación del biovolumen se determinaron las dimensiones geométricas de cada especie ($n=20$), y la forma

de cada una de ellas se representó por un cuerpo geométrico cuyo volumen se calculó a continuación (Rott, 1981b).

Para la valoración de Chl. *a* las muestras fueron filtradas (filtros de fibra de vidrio, Schleicher & Schuell GF 52) con bombas manuales dentro de las 12 horas siguientes al muestreo, registrando en cada caso el volumen filtrado, el cual siempre fue superior a 1.5 l. Los filtros fueron marcados y preservados a $-20\text{ }^{\circ}\text{C}$ hasta el momento de la extracción y cuantificación, para lo cual se siguió la metodología propuesta por Nusch (1980). En este método la extracción se realiza con etanol (90%) a $80\text{ }^{\circ}\text{C}$ y luego se lleva a cabo una doble lectura espectrofotométrica de las muestras (muestras acidificadas y sin acidificar), para determinar tanto la clorofila *a* como la feofitina *a*.

Para el estudio del zooplancton se realizaron capturas verticales (0-10 m, 10-20 m, 20-30 m aprox.) con una red para capturas cuantitativas (Hydro-Bios 438040, apertura de entrada 17 cm de diámetro, poro de red de $55\text{ }\mu\text{m}$). El volumen filtrado se calculó para cada captura, teniendo en cuenta la longitud de arrastre, la cual se midió en cada caso. Las muestras de zooplancton fueron

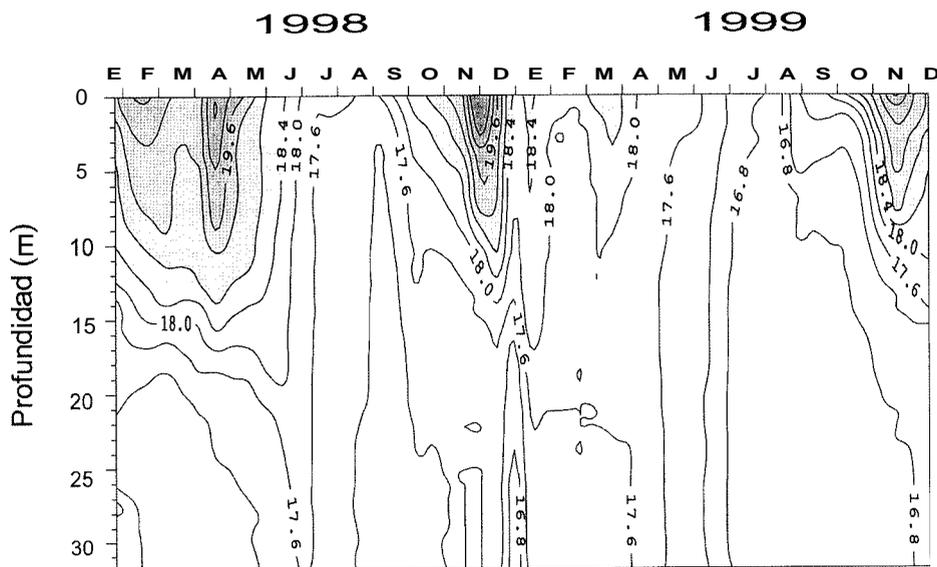


Figura 1. Isopletras de temperatura ($^{\circ}\text{C}$) del agua en el Lago San Pablo durante 1998 y 1999. *Water temperature isophlets ($^{\circ}\text{C}$) in Lake San Pablo (1998-1999).*

fijadas a continuación con solución Haney & Hall (1973). Tanto las determinaciones taxonomicas como las correspondientes determinaciones de abundancia de organismos presentes fueron realizadas en la Universidad Técnica de Berlin. Esta valoración se realizó igualmente con microscopio invertido y cámaras volumétricas, siguiendo la metodología propuesta por McCauley (1984) según la cual la densidad del zooplacton puede ser estimada -dentro de límites estadísticos- por conteo total de varias submuestras tomadas con una pipeta volumétrica (tipo Hansen-Stempel, 1 ml de capacidad, Hidro-Bios 435093). En los casos en que por simple observación la cantidad de zooplancton en la muestra original era baja, se realizó un conteo total de la muestra.

Para la captura de las especies icticas presentes en el lago se contó con la colaboración de los pobladores de sus riveras.

RESULTADOS

Parametros fisico-quimicos

Transparencia

Los valores de transparencia varian entre 2.1 y 4.2 m, con un valor medio de 3.0 m. Las mediciones máximas se registraron durante los periodos de estratificación, con valores bajos durante los periodos de mezcla.

Régimen térmico

En la figura 1 se presentan las isotermas de la columna de agua durante los años 1998 y 1999. Tal como se aprecia, se presenta un período de mezcla hacia mediados del año, con periodos de estratificación entre Septiembre y Mayo aproximadamente. Durante los dos años de muestreo se determinó una diferencia máxima de temperatura de apenas 4.5 °C entre la temperatura mínima (16.5 °C) y máxima (21 °C) de la columna de agua. La máxima diferencia dentro de un mismo muestreo fue de 4.1 °C.

Las fases de estratificación y mezcla presentan variaciones tanto en el momento de su inicio

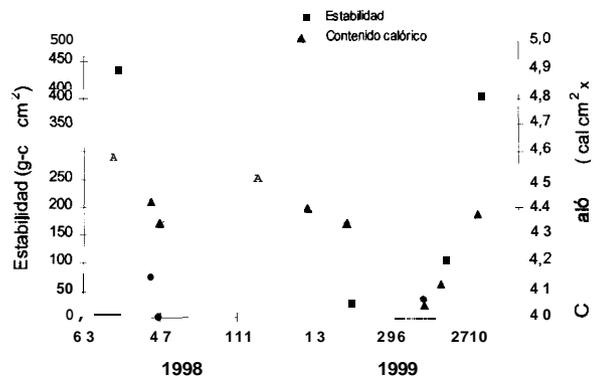


Figura 2. Estabilidad de la estratificación y contenido de calor en el lago San Pablo durante días representativos de la estratificación y de la mezcla. *Stratification stability and amount of heat in Lake San Pablo during representative days of the stratification and mixing periods.*

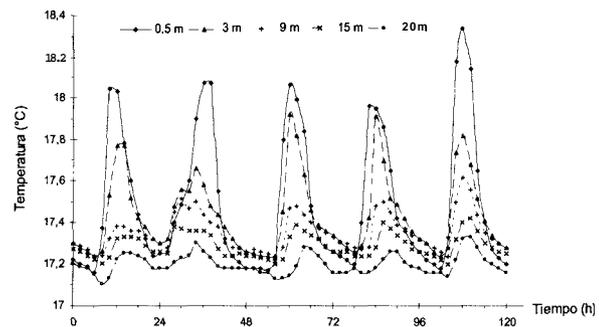


Figura 3. Temperaturas registradas (cada dos horas) a cinco profundidades entre el 15 y el 19 de Junio de 1999, durante la temporada de estratificación. Se observa la inversión térmica que ocurre durante la noche. *Temperature changes between 15 and 19 June, 1999, at five depths during stratification. Temperature was recorded every two hours. Thermal inversion at night was apparent.*

como en su duración, de acuerdo a las condiciones climáticas imperantes en cada año. Es así como el año 1998 inicia con una estratificación térmica que va hasta finales de Junio, dando paso a un período de mezcla desde principios de Julio hasta finales de Agosto. A partir de Septiembre se inicia nuevamente el proceso de estratificación, el cual se prolonga hasta Abril del año 1999. A finales de este mes comienza ya un nuevo período de mezcla, el cual va hasta fines de Agosto.

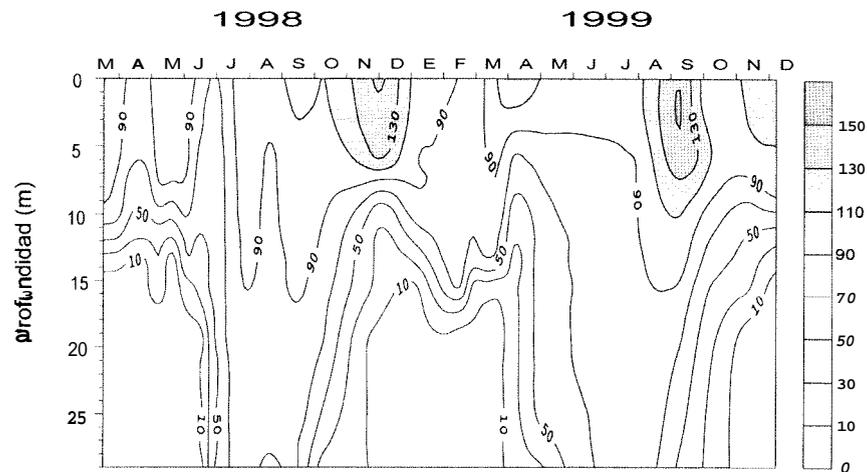


Figura 4. Isopletas de oxígeno disuelto en el Lago San Pablo durante 1998 y 1999. Los valores están dados como porcentaje de saturación de oxígeno. La saturación se alcanza a una concentración de 6.4 mg l^{-1} a 20°C . *Isopleths of oxygen percent from saturation in Lake San Pablo (1998-1999). Saturation is reached at a concentration of dissolved oxygen of 6.4 mg l^{-1} at 20°C .*

Table 1. Valores de concentración de clorofila *a* (Chl *a*), fosforo reactivo soluble (SRP), fosforo total (TP), nitrógeno inorgánico disuelto (DIN), nitrógeno total (TN), así como valores de la relación entre nutrientes. El valor medio se calculó a partir de los valores encontrados a diferentes profundidades durante dos años de muestreo. Los otros valores corresponden al mínimo y máximo registrado durante este mismo periodo. *Chlorophyll a, soluble reactive phosphorus (SRP), total phosphorus (TP) and total nitrogen (TN) concentrations, and relationships between nutrients. Means are calculated from values at different depths over the two years of sampling. Other values plotted are the minimum and maximum value found for each variable.*

	Chl. a ($\mu\text{g/l}$)	SRP (mg/l)	TP (mg/l)	DIN (mg/l)	NT (mg/l)	DIN:SRP	TN:TP
Promedio	9.36	0.12	0.22	0.33	1.11	2.71	5.68
Máximo	32.28	0.29	0.63	1.19	3.2	20.29	16.32
Mínimo	0.1	0.01	0.064	0.002	0.27	0.03	0.52

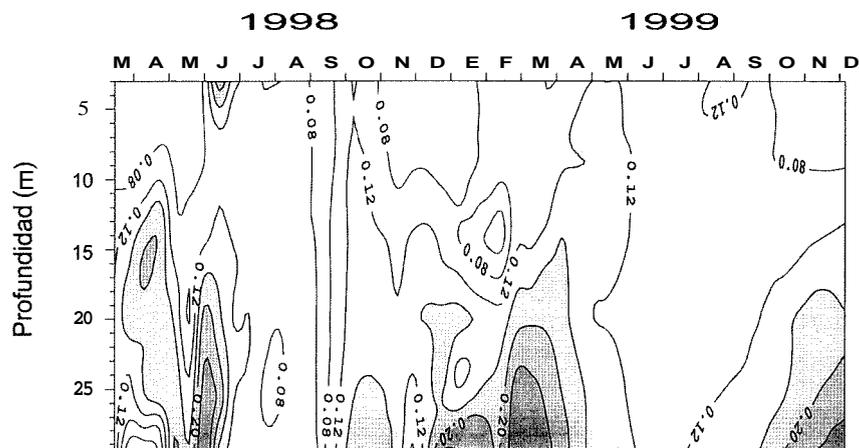


Figura 5. Distribución vertical de fosforo reactivo soluble (SRP, mg l^{-1}) durante el tiempo de estudio. *Vertical distribution of soluble reactive phosphorus concentrations (SRP, in mg l^{-1}) during the study period.*

Durante este último año el periodo de circulación fue más prolongado, pudiéndose observar una disminución en la temperatura de la columna de agua desde 17.7° C -registrada en Abril- a 16.7° C alcanzada a finales de Agosto.

Con base en los perfiles de temperatura obtenidos durante los dos años de registros y la batimetría del lago, se calcularon los valores correspondientes a la estabilidad de la estratificación (Idso, 1973) y el contenido de calor (Scott, 1964) para algunos días representativos tanto de la estratificación como de la mezcla (Fig. 2). La mayor estabilidad se alcanza durante los periodos de máxima estratificación, cuando el contenido de calor presenta igualmente sus valores más altos. Con la llegada de la época seca y los fuertes vientos vespertinos se inicia el periodo de mezcla, el cual está asociado directamente con la disminución de la estabilidad. El muestreo del 2 de Julio de 1998 coincide con un momento de absoluta isotermita, con una temperatura de 17.7 °C a lo largo de la columna de agua, llegando a anularse totalmente la estabilidad. En este momento se alcanza también el valor más bajo en el contenido de calor para este año. Para el año siguiente, si bien el patrón de comportamiento de estas dos variables es similar, hay un cambio en su magnitud. En el año 1999 no se detectó una isotermita absoluta durante la circulación, y la diferencia de temperatura en la columna de agua durante este mismo periodo llegó a ser de máximo medio grado. Si bien la estabilidad es baja, no llega a anularse, siendo el contenido calorífico menor que el encontrado un año atrás. Como se anotó antes, el periodo de circulación durante el año 1999 fue más extenso, debido a que la época de vientos se prolongó y la velocidad de estos fue mayor (datos sin publicar). Este último hecho incide en el contenido calorífico del lago y determina que la temperatura durante la mezcla este un grado centígrado por debajo de la del año 1998.

En la figura 3 se representan las temperaturas registradas a cinco diferentes profundidades entre el 15 y el 19 de Junio de 1999, días comprendidos dentro de la temporada de circulación. Este diagrama se realizó a partir de los registros con-

tinuos de temperatura, con valores tomados cada dos horas. Como se puede observar, se presentan estratificaciones diurnas e inversiones térmicas nocturnas con variaciones en intensidad y duración dependiendo de la radiación solar, de la velocidad y duración de los vientos, de la nubosidad y del descenso nocturno de la temperatura ambiente.

Química del agua

Las aguas del lago presentaron valores de pH entre 7.6 y 9.0, con los valores más altos hacia las capas superficiales y tendencia a la homogeneidad durante la circulación.

La conductividad mostró uniformidad a lo largo del año, con valores entre 280 y 337 $\mu\text{S}/\text{cm}$, siendo estos característicos de lagos ecuatoriales y de montaña donde la mineralización es deficiente (Payne, 1986; Donato, 1991).

La estratificación y la mezcla del cuerpo de agua determinan también el comportamiento de algunos parámetros químicos, afectando así la recirculación y distribución de nutrientes y el contenido y distribución de oxígeno. En la figura 4 están representadas las isoplethas de oxígeno disuelto como porcentaje de saturación. La saturación en las aguas del lago es alcanzada a una concentración de 6.4 mg/l de oxígeno a 20 °C. Se observa que la distribución de oxígeno sigue el mismo patrón observado para la temperatura, con valores de 70 % durante la mezcla y de sobresaturación en los estratos superiores durante la etapa de estratificación. Durante esta última se presenta un déficit efectivo de oxígeno en las aguas profundas, hecho que está relacionado con el incremento en la concentración de fósforo reactivo soluble (SRP).

Los valores medios, máximos y mínimos de Chl. *a*, de las concentraciones de nitrógeno y fósforo, y de las relaciones entre estos nutrientes se presentan en la Tabla 1. En lo referente al SRP, se determinó una alta concentración con los valores más bajos en las capas superficiales (0.05 - 0.12 mg/l P) y concentraciones mayores en la zona profunda (< 0.3 mg/l P). Como se aprecia en la figura 5, la mayor concentración de SRP se detectó durante las épocas de estratificación, cuan-

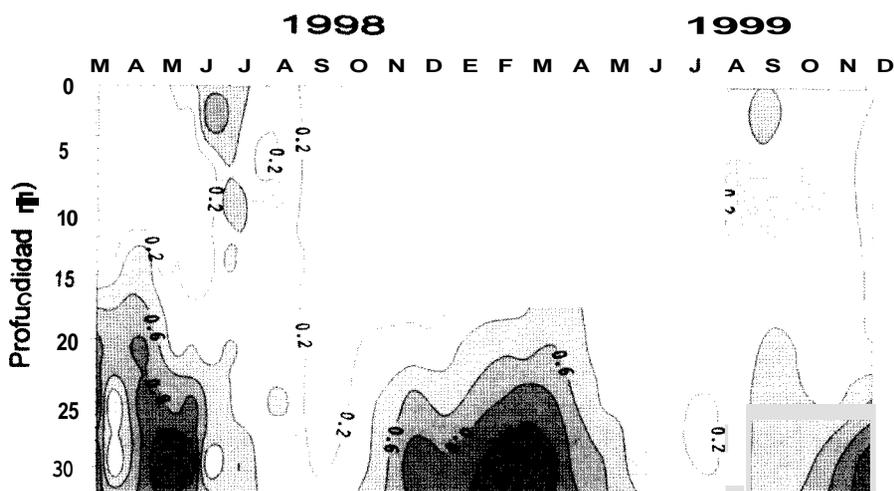


Figura 6. Distribución vertical de nitrógeno inorgánico disuelto (DIN, mg/l) durante el tiempo de estudio. *Vertical distribution of dissolved inorganic nitrogen (DIN, in mg/l) during the study period.*

do se presentan condiciones anoxicas en los sedimentos, lo cual favorece la liberación de fósforo (Bostrom et al., 1982; Bostrom et al., 1988). La concentración de fósforo total en la zona fótica llega normalmente a estar por encima de 0.2 mg/l y solamente en muy pocas ocasiones alcanza valores mayores de 0.6 mg/l.

Las concentraciones de nitrógeno inorgánico disuelto representadas en la figura 6 son bajas y, de acuerdo a estudios realizados para las zonas templadas, características de lagos oligo-mesotróficos (Vollenweider, 1986). Estas concentraciones presentaron sus picos máximos en la zona trofótica y los valores mínimos en la zona trofógena durante las épocas de estratificación. Es importante anotar que el amonio es la forma química de mayor peso dentro de esta fracción. En términos generales, este representa más del 90 % durante la estratificación, pudiendo llegar a menos del 20 % durante la mezcla.

Las concentraciones de nitrógeno total son elevadas y se encuentran entre 0.27 y 3.2 mg/l, con un promedio de 1.11 mg/l. No obstante, estos niveles se pueden considerar de baja magnitud con respecto a los niveles de fósforo, ya que la relación NT:PT (en peso) se encuentra durante la mayor parte del ciclo hidrológico por debajo de

10, lo que indicaría una limitación potencial de la productividad a causa del nitrógeno. Esta relación está influenciada por la presencia de las fracciones orgánicas, las cuales no están disponibles biológicamente, por lo cual se ha calculado la relación DIN:SRP, que proporciona información útil y puntual sobre las deficiencias de nutrientes, ya que la productividad en un momento dado puede estar marcada por las especies químicas en solución (Payne, 1986; Wurtsbaugh, et al., 1992). En promedio se determinó una relación DIN:SRP de 2.7, con valores muy bajos en la zona fótica (0.18 como valor medio hasta 9 m de profundidad) y algo más altos hacia los estratos profundos (1.27, entre 14 y 30 metros), lo cual confirmaría una limitación a causa del nitrógeno.

Parámetros biológicos

Fitoplancton

Las especies fitoplanctónicas encontradas, así como su permanencia y abundancia, se presentan en la Tabla 2. El número de especies es bajo para un sistema de las características del lago San Pablo, aunque hay que señalar que otros autores

Table 2. Presencia y abundancia de las especies fitoplanctónicas encontradas. El índice de presencia se estableció en base al porcentaje de muestreos en los cuales se encontró la especie: r=rara (0-25%), e=esporádica (25-50%), f=frecuente (50-75%), p=permanente (75-100%). El índice de abundancia se estableció en base al número de organismos de cada especie encontrado durante los dos años de estudio con respecto al total de organismos: mb=muy baja, b=baja, m=media, a=alta. *Presence/absence list and abundances of phytoplankton species recorded*. The presence/absence index is calculated from the percentage of sampling occasions when the given species was found. r is rare (0-25 % of sampling occasions); e is sporadic (25-50 %), f-frequent (50-75%) and p-permanent (75-100 %). The abundance index was calculated as the number of individuals of each species over total abundance. mb is very low; b- low; m - medium abundance and a is high abundance.

Especie	Presencia	Abundancia
Cyanophyceae		
<i>Microcystis aeruginosa</i> Kützing 1833	e	b
Cryptophyceae		
<i>Cryptomonas ovata</i> . EHRENBERG	f	b
<i>Cryptomonas</i> sp. EHRENBERG 1838	r	b
<i>Chroomonas acuta</i> HANSGIRG 1895	r	mb
Euglenophyceae		
<i>Euglena</i> sp. EHRENBERG 1830	r	mb
<i>Trachelomonas volvocina</i> EHRENBERG 1833	f	a
Chlorococcales		
<i>Scenedesmus linearis</i> Kom. 1974	P	a
<i>Ankyrajudayi</i> (G.M. Smith) FOTT 1957	f	b
<i>Pediastrum boryanum</i> var. <i>boryanum</i> (TURP.) MENEGH.	P	m
<i>Lagerheimia</i> sp. CHODAT 1895	e	b
<i>Oocystis marssonii</i> LEMM 1898	e	b
<i>Oocystis naegelii</i> A. BR. 1855	f	b
<i>Nephrocytium schilleri</i> (KAMM.) COMAS 1980	e	b
<i>Neglectella</i> sp. VODENICAROV & BENDERLIEV 1971	P	b
<i>Planktosphaeria gelatinosa</i> G. M. SMITH 1918	e	b
<i>Sphaerocystis schroeteri</i> CHOD 1897	r	mb
<i>Golenkinia radiata</i> CHOD 1894	r	mb
<i>Monoraphidium komarkovae</i> KOMARKOVA-LEGNEROVA 1969	r	mb
<i>Elakatothrix gelatinosa</i> (SNOW) PRINTZ sensu SKUJA 1948	r	b
Peridinales		
<i>Peridinium</i> sp. EHRENBERG 1838	r	b
<i>Gymnodinium</i> sp. Stein 1878	r	mb
Conjugatophyceae		
<i>Cosmarium</i> sp. CORDA EX RALFS 1848t	r	mb
Diatomeae		
<i>Aulacoseira granulata</i> (EHRENBERG) SIMONSEN 1979	P	a
<i>Fragilaria ulna</i> (Nitzsch) LANGE-BERTALOT 1980 var. <i>ulna</i> (sensu lato)	r	mb
<i>Nitzschia</i> sp. HASSALL 1845 nom. cons.	r	mb
<i>Cocconeis</i> sp. AGARDH 1830	r	mb
<i>Gyrosigma</i> sp. HASSAL 1843	r	mb

han reportado especies que en el presente estudio no han sido encontradas (Rott, 1981a; Steinitz-Kannan *et al.* 1983). La comunidad está dominada por la Clorofita *Scenedesmus linearis*, así como por la Euglenofita *Trachelomonas volvocina* y la diatomea filamentosa *Aulacoseira granulata*, especies con alta abundancia relativa y permanencia estable en el lago. Otras especies

que se encuentran durante casi todo el año pero en menor abundancia son *Pediastrum boryanum* y *Neglectella* sp. La presencia de cianobacterias es esporádica e igualmente de baja abundancia. Únicamente entre Julio y Diciembre del año 1998 se encontró *Microcystis aeruginosa*.

El número de células determinado para la zona trofogenica (0.5 - 9 m de profundidad) está entre

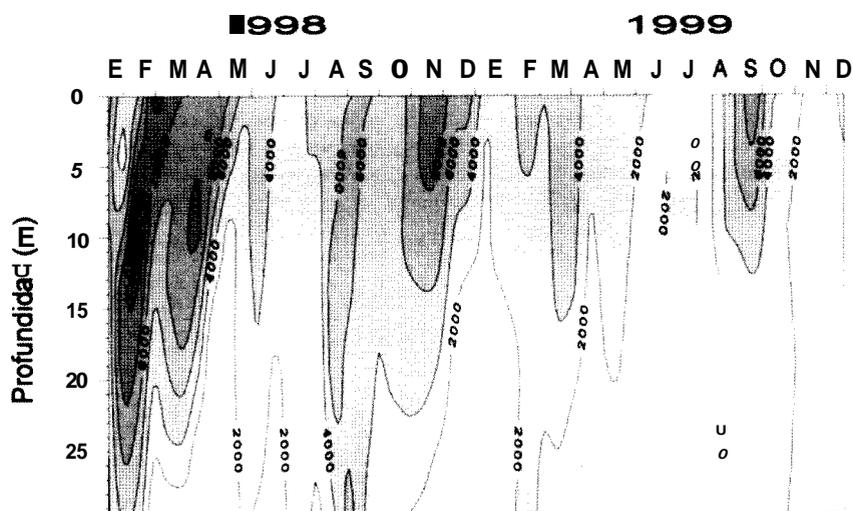


Figura 7. Distribución de abundancia fitoplanctonica (ind l^{-1}) durante el tiempo de estudio. Vertical distribution of phytoplankton abundance (cells l^{-1}) during the study period.

1000 y 12 000 ind/ml y para la zona trofotilica (11 - 29.5 m de profundidad) entre 200 y 7500 ind/ml . En la figura 7 se muestran estos valores en forma de isocóncas de igual concentración. La mayor abundancia se encontró durante la estratificación térmica en los primeros meses del año 1998, cuando la transparencia en la columna de agua es mayor. Durante el período de

mezcla se presentan los valores más bajos. Este patrón se repite durante el año 1999 pero con valores menores. Las concentraciones están marcadas fundamentalmente por la alta abundancia de *S. linearis*, aunque también son de importancia *P. boryanum*, *A. granulata* y *T. volvocina*. El biovolumen se encuentra entre 70×10^3 y $6000 \times 10^3 \mu\text{m}^3/\text{ml}$ (Fig. 8). Contrario a 10

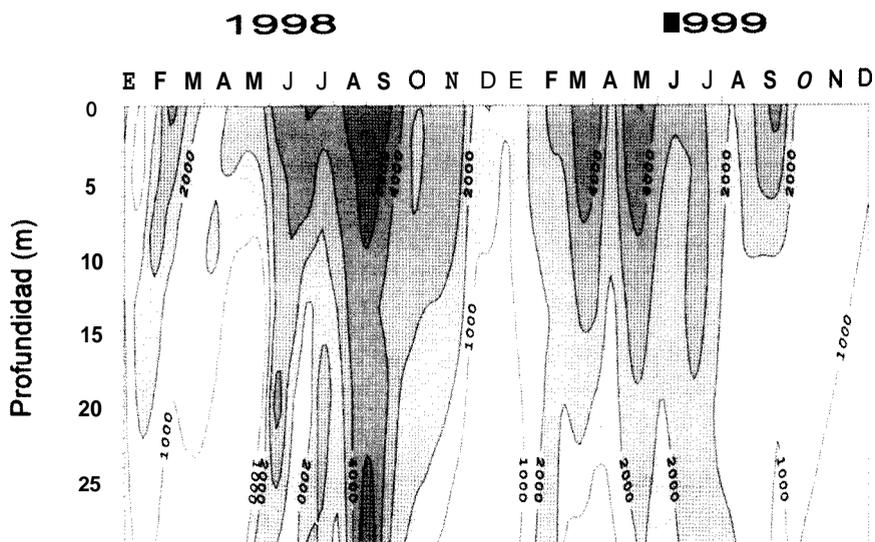


Figura 8. Isopleletas de biovolumen de fitoplancton ($\mu\text{m}^3 \text{ml}^{-1} \times 10$). Phytoplankton biovolume isoplelets ($\mu\text{m}^3 \text{ml}^{-1} \times 10$)

Table 3. Especies zooplanctónicas encontradas en el lago San Pablo. *Zooplankton species recorded in Lake San Pablo from January 1998 to December 1999.*

Cladocera	<i>Daphnia pulicaria</i>
Copepoda	<i>Metacyclops mendocinus</i>
Rotífera	<i>Anuraeopsis fissa</i>
	<i>Asplanchna sp.</i>
	<i>Euchlanis sp.</i>
	<i>Keratella cochlearis</i>
	<i>Keratella tropica</i>
	<i>Lecane bulla</i>
	<i>Lecane luna</i>
	<i>Polyarthra sp.</i>
	<i>Pompholyx complanata</i>
	<i>Trichocerca similis</i>

descrito para la abundancia, los valores máximos se detectaron durante y después de los periodos de mezcla. Estos datos se confirman con los obtenidos para la Chl. *a*, la cual alcanza los valores más altos durante esta misma fase (máxima concentración determinada: 32.8 µg/l a finales de Junio de 1999), con concentraciones menores durante los periodos de estratificación (Fig. 9). Esta aparente contradicción entre la abundancia y el biovolumen está explicada por la presencia de *Trachelomonas volvocina*

durante la mezcla, cuyo volumen celular puede llegar a ser 10 veces mayor al de los otros representantes del fitoplancton.

Zooplankton

En la tabla 3 se relacionan las especies zooplanctónicas encontradas. Esta comunidad es extremadamente pobre, constituida por poblaciones poco abundantes de especies cosmopolitas. En el lago se encuentran solamente dos especies de crustáceos: *Daphnia pulicaria* y *Metacyclops mendocinus*, un ciclopoideo carnívoro. Los rotíferos están representados por diez especies, de las cuales solo cinco llegan a ser permanentes y moderadamente abundantes: *Anuraeopsis fissa*, *Keratella tropica*, *Polyarthra vulgaris*, *Trichocerca similis* y *Asplanchna sp.* En la figura 10 se muestran los valores de abundancia determinados para el año 1998, donde los rotíferos se presentan como la suma de las 5 especies más abundantes. Este grupo representó el 75.9% de la abundancia total de organismos, mostrando la mayor variación en los valores de abundancia debido sobre todo al incremento en la población de *A.fissa* durante Septiembre.

Daphnia pulicaria fue encontrada durante todo el año, con una abundancia máxima de 12 ind/l en

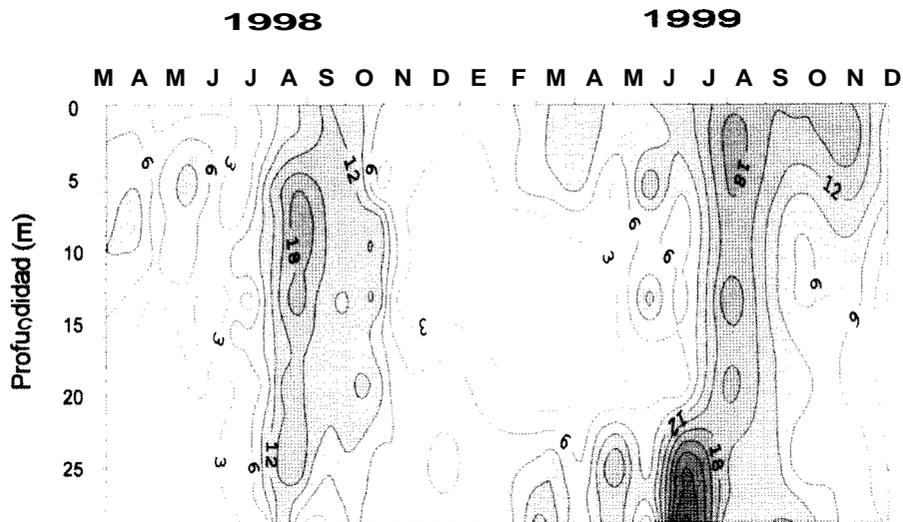


Figura 9. Distribución vertical de clorofila *a* (µg l⁻¹) durante el tiempo de estudio. *Vertical distribution of chlorophyll a (µg l⁻¹) during the study period.*

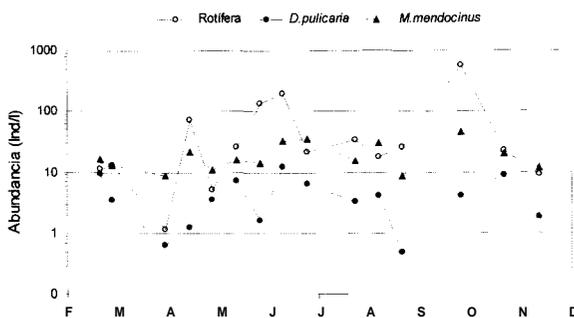


Figura 10. Abundancia del zooplancton durante el año 1998. Los rotíferos están representados como la suma de las cinco especies más frecuentes. *M. mendocinus* corresponde a la suma de copepoditos avanzados y adultos. Zooplankton abundance during 1998. Rotifers plotted are the sum of the five most frequent species. *M. mendocinus* are advanced copepodites plus adults.

Julio y mínima de 0.5 ind./l en Septiembre. Su abundancia relativa fue de 4.5%.

Metacyclops mendocinus es una especie de amplia distribución en América Central y del Sur (Löffler, 1963; Reid, 1985; Valdivia, 1988; Reid *et al.*, 1990). También se le encuentra en las Islas Azores y en algunas regiones de Europa (Defaye & Dussart, 1991). Los valores representados en la figura 10 corresponden a la suma de adultos y de copepoditos avanzados, ya que son estos estadios los que se consideran carnívoros. La abundancia durante 1998 estuvo entre 9 y 44 ind./l., con una abundancia relativa del 19.5%. Los valores máximos se encontraron durante y después del periodo de circulación. A pesar de que la variación anual en la abundancia de *M. mendocinus* no es muy marcada, se observa una correspondencia entre esta y las variaciones encontradas en los rotíferos y en *D. pulicaria*, lo cual puede indicar la interacción depredador-presa.

Peces

Las especies encontradas fueron identificadas como *Micropterus salmoides* y *Carassius carassius* x *C. auratus*, introducidas hace ya varias décadas. Estas especies son capturadas esporádicamente y en bajo número, correspondiendo la mayoría a *A4 salmoides*. Los pobladores de la zona reportan la presencia en décadas pasadas de

la trucha arco iris (*Oncorhynchus mykiss*), especie introducida en varios países andinos, la cual al parecer ha sido desplazada totalmente por *M. salmoides*, ya que no se observó durante el tiempo de estudio y tampoco existen reportes actuales sobre su presencia.

DISCUSIÓN

El comportamiento térmico que se presenta en el lago San Pablo a lo largo del ciclo hidrológico está caracterizado por un periodo de estratificación que coincide con la temporada de lluvia, y un periodo de mezcla durante la época seca. La estratificación está marcada por una baja diferencia de temperaturas a lo largo de la columna de agua, por lo cual se puede considerar débil.

El inicio de la época seca hacia mediados del año -el llamado verano- y la consecuente aparición de fuertes vientos vespertinos suministra la energía necesaria para romper la estratificación generada durante el invierno y dar inicio a un periodo de circulación de las masas de agua. En este proceso la intensidad y la duración de los vientos es decisiva en el balance energético, determinando la duración del periodo de mezcla y la temperatura de la columna de agua durante esta época. Otro hecho relevante es la estratificación diaria que es generada durante las horas de mayor radiación. Al amainar los vientos hacia las 18:00 horas, es el descenso de la temperatura ambiental el que ocasiona pérdidas de calor en las capas superficiales de la columna de agua, causando incluso inversiones térmicas. Estos bruscos cambios de temperatura pueden generar corrientes de convección, produciendo mezclas nocturnas que pueden llegar hasta los 20 m de profundidad. Este fenómeno fue también observado durante las épocas de estratificación, pero no se presenta todas las noches, ya que depende de las condiciones climáticas imperantes cada día (Gunkel & Casallas, 2001).

De acuerdo a todo lo anterior, el lago San Pablo podría ser clasificado como monomítico cálido, ya que presenta un solo periodo de mezcla a lo largo del año con temperaturas por encima de

16° C. La formación de una estratificación diaria durante gran parte del año indicaría a su vez un régimen de tipo polimictico, lo cual se considera característico de los lagos de alta montaña (Lewis, 1987; Roldan, 1992). Por la altura a la cual se encuentra el lago y las características encontradas, este representaría un tipo intermedio o de transición entre los lagos cálidos tropicales de zonas bajas y los lagos de alta montaña o paramo, demostrando la complejidad del régimen térmico en estos sistemas. A este respecto Lewis (2000) hace una referencia sobre el sistema de clasificación, indicando la confusión que existe sobre la tipología de los lagos tropicales basada en las descripciones de Hutchinson y Lofler (1956), a la cual considera básicamente incorrecta cuando se aplica en las regiones tropicales. El mismo autor afirma que los lagos tropicales son fundamentalmente monomicticos, con variaciones hacia la polimixis o la meromixis dependiendo de su profundidad. Como anota Steinitz-Kannan *et al.* (1983), la generalización sobre la polimixis de los lagos altos de las zonas tropicales de África y América es ampliamente aceptada, a pesar de que no es totalmente satisfactoria cuando es aplicada a los lagos ecuatorianos, ya que todos se estratifican de vez en cuando y la mayoría pueden mezclarse como consecuencia de lluvias y vientos, especialmente durante la noche, tal como se comprobó en el lago San Pablo.

En los procesos descritos, tanto la morfometría del lago como el clima regional -y en especial el régimen de vientos- juegan un papel preponderante. Los valores de estabilidad y de contenido de calor demuestran como dichos elementos son decisivos en el balance energético, ya que determinan las ganancias, las transferencias y las pérdidas de calor, lo que al final establece el ritmo de circulación y mezcla. Otro aspecto climático de gran influencia en la definición de patrones estacionales es el régimen de lluvias, el cual determina incrementos en el aporte de aguas con material suspendido y nutrientes disueltos. Esta dependencia ha sido observada en lagos cálidos tropicales (Melack, 1979; Payne, 1986; Masundire, 1994) y altoandinos (Donato, 1991;

Mora & Tellez, 1991), donde la máxima productividad coincide con la época de lluvias y la mínima con el período seco, temporadas estas que corresponden a la circulación y a la estratificación respectivamente. En el caso del lago San Pablo, si bien se mantiene el patrón de productividad durante y después de la circulación, este período no corresponde con el régimen de lluvias. Esto significa que los aportes externos generados durante esta estación tienen otra dinámica, pudiendo ser en parte utilizados por los productores primarios y en parte acumulados en los sedimentos hasta la llegada del verano. Tal como anota Nilssen (1984), el viento es el factor determinante en la circulación de muchos tipos de lagos tropicales, teniendo mayor influencia en este proceso que las fluctuaciones estacionales de la radiación y de la temperatura atmosférica.

Como se pudo constatar en el presente estudio, las fases de estratificación y de circulación determinan a su vez la distribución y la concentración de las especies químicas en el agua (SRP, DIN) y el suministro de oxígeno hacia las capas inferiores. La interacción de estos procesos determina las temporadas y la magnitud en que se presentan los mayores valores de biomasa fitoplanctónica, estimados mediante el biovolumen y la Chl. *a*. El desarrollo de la biomasa está marcado así por los períodos de mezcla durante la época de fuertes vientos, cuando hay una oxigenación de las capas profundas y los nutrientes acumulados durante la estratificación son puestos nuevamente a disposición de los productores primarios, alcanzándose durante y después de estas temporadas los picos de Chl. *a*. Sin embargo, y de acuerdo a las concentraciones de nutrientes encontradas, se puede afirmar que el desarrollo del fitoplancton es bajo. Es un hecho que la relación NT:PT establece durante gran parte del año una limitación potencial debida al nitrógeno, siendo esta limitación más evidente cuando se considera la relación DIN:SRP. Esta limitación por nitrógeno se ha encontrado ya en algunos lagos altoandinos (Wurtsbaugh *et al.*, 1985; Payne, 1986; Donato, 1991; Roldan, 1992). Esta circunstancia establecería una ventaja competitiva para las cianobacterias fijadoras de nitrógeno,

con 10 que se esperaría un aumento considerable en su abundancia, hecho que sin embargo no se presenta. El bajo desarrollo de las cianobacterias en sistemas deficientes en nitrógeno ha sido ya reportado en algunos lagos tropicales (Henry *et al.*, 1978; Richerson *et al.*, 1986; Lewis & Weibezahn, 1987) y esta relacionado con la alta intensidad luminica, la cual inhibe la fijación de nitrógeno atmosférico (Fogg, 1971).

Los bajos valores de abundancia fitoplanctónica encontrados en San Pablo, así como el bajo número de especies presentes, pueden estar influenciados por varios factores, entre los cuales se puede mencionar el efecto de la alta intensidad luminica (Richerson *et al.*, 1992), la radiación ultravioleta (Löffler, 1964; Hader, 1995; Hessen *et al.*, 1997; Kinzie, 1998; Hader, 1999), la herbivoria (Carpenter *et al.*, 1993; Cruz-Pizarro *et al.*, 1994) y la posible pérdida de biomasa hacia las zonas profundas (Lewis, 1974; Knoechel & Kalff, 1975; Imberger, 1985; Gunkel & Casallas, 2001). La predominancia en el lago San Pablo de formas de vida propias de sistemas turbulentos (Margalef, 1978) observada ya en otros lagos altoandinos (Iltis, 1992; Donato, 1991; Mora & Tellez, 1991), así como los altos valores de Chl. *a* encontrados a 29.5 m, pueden ser un indicio de la validez de esta última hipótesis. Todos estos aspectos tendrán que ser analizados en futuras investigaciones para establecer su efecto sobre la comunidad.

Establecer las relaciones tróficas entre productores y consumidores está más allá de las metas del presente trabajo; sin embargo, se pueden hacer algunas observaciones a este respecto. A la luz de los resultados obtenidos, parece no existir un patrón definido en la relación productores y consumidores. Es sabido que el fitoplancton constituye la base alimenticia del zooplancton herbívoro, si bien aquel no siempre cubre las necesidades nutricionales de este (Gonzales de Infante, 1988). En muchos sistemas se ha establecido una correlación directa entre las variaciones estacionales de estas dos comunidades, influenciada por la entrada de nutrientes durante el invierno (Infante, 1982; Payne, 1986; Cisneros & Mangas, 1991). No obstante, también se han encontrado casos donde florecimientos fitoplanc-

tónicos tienen un efecto negativo sobre el desarrollo de especies de *Daphnia* (Gasiunaite & Olenina, 1998). Si se considera la baja abundancia de *D. pulicaria* y la variación observada durante 1998, no se puede definir una tendencia que pueda relacionarse con el desarrollo del fitoplancton. A partir de Marzo se observa un descenso en su abundancia (Fig. 10), a pesar de los altos valores de biomasa fitoplanctónica. Si bien se aprecia un ligero aumento al inicio del verano, a este le sigue un descenso hasta alcanzar el valor más bajo en Agosto, cuando los valores de Chl. *a* son más elevados. Cruz-Pizarro, *et al.* (1994) encontraron en un lago oligotrófico de alta montaña, donde *D. pulicaria* constituye el 98% de la biomasa heterotrófica y su abundancia es comparable a la encontrada en San Pablo, que la oferta alimenticia no supe las necesidades nutricionales de esta especie. De manera análoga, el bajo desarrollo del fitoplancton en el lago San Pablo, así como el efecto de la predación por parte de *M. mendocinus*, podrían estar limitando el desarrollo de *D. pulicaria*. Es de anotar que la presencia de estas dos especies de crustáceos, relativamente grandes, puede ser un indicativo de la ausencia o de la baja presencia de depredadores pelágicos de mayor tamaño. Según se observó, las especies de peces presentes ocupan preferencialmente las zonas litorales donde la oferta alimentaria es mayor.

En 10 referente a los rotíferos, se observó un aumento en su abundancia durante el período seco, 10 que seguramente tiene que ver con un aumento en el material suspendido debido a la circulación de la columna de agua. En los lagos tropicales se ha observado que los rotíferos planctónicos pueden encontrarse en cualquier ambiente sin presentar una relación precisa con el estado trófico (Esteves, 1988). En su desarrollo no solo la disponibilidad de alimento es importante, ya que las asociaciones de rotíferos características de los trópicos están ampliamente determinadas por la temperatura y la salinidad, al igual que por la altitud y el tamaño de los cuerpos de agua (Green, 1994).

Por último, el estimar el estado trófico actual del lago con base en las variables analizadas y a

partir de los modelos existentes resulta algo complejo, ya que conforme a las pautas establecidas por la OECD (1982) y el CEPIS (1990), los valores de Chl. *a* indicarían un estado mesotrófico, a la vez que las concentraciones de nitrógeno total encontradas clasificarían al lago como moderadamente eutrofico. No obstante, los altos niveles de fósforo total indicarían un estado altamente eutrofico. Es evidente que la deforestación, la actividad agrícola, los procesos de erosión y la falta de tratamiento de aguas residuales han producido alteraciones en el equilibrio del sistema, afectando la productividad y las cadenas tróficas, llevando al lago a un proceso de eutrofización.

Por las características expuestas, los sistemas acuáticos tropicales de montaña no pueden ser explicados con los modelos que se han desarrollado para los lagos tropicales de zonas bajas (CEPIS, 1990) ni con aquellos desarrollados para los lagos de zonas templadas (Vollenweider, 1968; Lewis, 1987; Baigun & Marinone, 1995). Ya que los lagos y embalses tropicales presentan una mayor susceptibilidad a la eutrofización (Lewis, 2000), es evidente la necesidad de ampliar los conocimientos sobre estos sistemas para definir modelos propios que permitan hacer diagnósticos acerca de la evolución de los mismos, con el fin de tomar medidas apropiadas de mitigación y control.

AGRADECIMIENTOS

Esta investigación ha sido financiada por la Asociación de Investigación Alemana (Deutsche Forschungsgemeinschaft, DFG) y el Ministerio Alemán de Cooperación Técnica y Desarrollo (Bundesministerium für wirtschaftliche Zusammenarbeit und Entwicklung, BMZ), a quienes agradecemos por su apoyo.

Agradecemos igualmente al Departamento de Medio Ambiente (Facultad de Ingeniería Civil) de la Escuela Politécnica Nacional del Ecuador, por su colaboración en el trabajo de campo.

BIBLIOGRAFÍA

- APHA. 1989. *Standard Methods for the Examination of Water and Wastewater*. American Public Health Association, Washington, D.C. 17th Ed. 1550 pp.
- BAIGUN, C. & M. MARINONE. C.1995. Cold-temperate lakes of South America: Do they fit northern hemisphere models? *Archiv Hydrobiol.*, 135: 23-51.
- BOSTRÖM, B., M. JANSSON & C. FORSBERG. 1982. Phosphorus release from lake sediments. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limnol.*, 18: 5-59.
- BOSTROM, B., J. M. ANDERSEN, S. FLEISCHER & M. JANSSON. 1988. Exchange of phosphorus across the sediment-water interface. *Hydrobiologia*, 170: 229-244.
- CARPENTER, S. R., J. A. MORRICE, J. J. ELSER, A. S. AMAND & N. A. MACKAY. 1993. Phytoplankton community dynamics. En: *The trophic cascade in lakes*. Carpenter, S. R. & Kitchell, J. F. (eds.): 116-152. Cambridge University Press, Cambridge.
- CEPIS. 1990. *Metodologías simplificadas para la evaluación de eutrofización en lagos cálidos tropicales*. Centro Panamericano de Ingeniería Sanitaria y Ciencias del Ambiente. Organización mundial de la Salud. 39 pp.
- CISNEROS, R. O. & I. MANGAS. 1991. Zooplankton studies in a tropical lake (Lake Xolotlán, Nicaragua). *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 24: 1167-1170.
- CRUZ-PIZARRO, L.; I. RECHE & P. CARRILLO. 1994. Plankton dynamics in a high mountain lake (Las Yeguas, Sierra Nevada, Spain). Indirect evidence of ciliates as food source for zooplankton. *Hydrobiologia*, 274: 29-35.
- DEFAYE, D. & B. DUSSART. 1991. Sur les Crustacés Copépodes des Açores. *Annls Limnol.*, 287: 119-132.
- DONATO, J. C. 1991. Fitoplancton y aspectos físicos y químicos de la laguna de Chingaza (Una laguna tropical de alta montaña). *Cuad. Divulg.*, 11:1-18.
- DUCHARME, A. 1975. *Estudio físicoquímico y biológico del lago de Tota*. Revisión bibliográfica de la Empresa de Acueducto y Alcantarillado de Bogotá.
- ESTEVEZ, F. A. 1988. *Fundamentos de Limnología*. Editora Interciencia Ltda., Rio de Janeiro.
- FOGG, G. E. 1971. Nitrogen fixation in lakes. *Plant and Soil. Special vol.*:393-401
- GALARRAGA, E.; O. ZEVALLOS, P. TOLEDO, C. CRIOLLO, N. ROBELY & J. RUALES. 1992. *Estudio para la Recuperación y Protección de la*

- Zona Turística de los Lagos de la Provincia de Imbabura con fines de Equilibrio Ecológico y Promoción Turística*. Ministerio de Relaciones Exteriores, República del Ecuador.
- GASIUNAITE, Z. R. & I. OLENINA. 1998. Zooplankton-phytoplankton interactions: a possible explanation of the seasonal succession in the Kursiu Marios lagoon. *Hydrobiol.*, 363: 333-339.
- GONZALEZ DE INFANTE, A. 1988. *El Plancton de las Aguas Continentales*. Secretaria General de la Organización de Estados Americanos. Programa Regional de Desarrollo Científico y Tecnológico. Washington, D.C. 130 pp.
- GREEN, J. 1994. The temperate-tropical gradient of planktonic Protozoa and Rotifera. *Hydrobiologia*, 272: 13-26.
- GUNKEL, G. 2000. Limnology of an Equatorial Mountain Lake in Ecuador, Lago San Pablo. *Limnologica*, 30: 113-120.
- GUNKEL, G. & J. CASALLAS. 2001. *Limnology of an Equatorial High Mountain Lake, Lago San Pablo, Ecuador: Limitation of Lake Productivity by Deep Diurnal Mixing*. Proceedings of the international Association of Theoretical and Applied Limnology. (en prensa).
- HADER, D. 1995. Influence of ultraviolet radiation on phytoplankton ecosystems. In: *Algae, Environment and Human Affairs*. Wiessner, W., Schnepf, E. & Starr, R.C. (eds.): 41-55. Biopress Ltd., Bristol.
- HADER, D. 1999. Effects of solar UV-B radiation on aquatic ecosystems. *Verhandlungen der Gesellschaft für Ökologie*, 29: 463-471.
- HANEY, J. F. & D. J. HALL. 1973. A preservation technique for Cladocera. *Limnol. Oceanogr.* 18: 331-333.
- HENRY, R., E. M. PELLEGRINI CARAMASHI & J. G. TUNDUSI. 1978. Survey of ecological factors in a shallow tropical reservoir. *Rev. Bras. Biol.*, 38: 171-175.
- HESSEN, D. O., H. J. DE LANGE & E. VAN DONK. 1997. UV- induced changes in phytoplankton cells and its effects on grazers. *Freshwat. Biol.*, 38: 513-524.
- HOLDRIGE, L. 1978. *Ecología basada en las zonas de vida*. Instituto Interamericano de Ciencias Agrícolas. San Jose, Costa Rica.
- HUTCHINSON, G. E. & H. LOFLER. 1956. The thermal classification of lakes. *Pro. Nat. Acad. Sci.*, 42: 84 - 86.
- IDSO, S. B. 1973. On the concept of lake stability. *Limnol. Oceanogr.*, 18: 681-683.
- ILTS, A. 1992. *Lake Titicaca. A Synthesis of Limnological Knowledge*. Kluwer Academic Publishers Dordrecht, The Netherlands. 573 pp.
- IMBERGER, J. 1985. The diurnal mixed layer. *Limnol. Oceanogr.*, 30: 737-770.
- INAMHI, Instituto Nacional de Meteorología e Hidrología Centro Nacional de Análisis y Pronóstico. *Boletines Meteorológicos*. Quito, Ecuador.
- INFANTE, A. 1982. Annual variation in abundance of zooplankton in Lake Valencia (Venezuela). *Arch. Hydrobiol.*, 93: 194-208.
- KIERSCH, B., R. MUHLECK & G. GUNKEL. 2001. Las macrofitas de algunos lagos altoandinos del Ecuador y su posible utilización como bioindicadores de eutrofización. *Revista de Biología Tropical*, (en prensa).
- KINZIE III RA, A. A. BANASZAK, M. P. LESSER. 1998. Effects of ultraviolet radiation on primary productivity in a high altitude tropical lake. *Hydrobiologia*, 385: 23-32.
- KNOECHEL, R. & KALFF, J. 1975. Algal sedimentation: The cause of a Diatom-blue-green succession. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19: 745-754.
- KOSTE, W. & K. BOTTGER. 1989. Rotatorien aus Gewässern Ecuadors. *Amazoniana*, 10 (4): 407-438.
- KOSTE, W. & K. BOTTGER. 1992. Rotatorien aus Gewässern Ecuadors II. *Amazoniana*, 12 (2): 263-303.
- LEWIS, W. M. Jr. 1973. The thermal regime of lake Lanao (Philippines) and its theoretical implications for tropical lakes. *Limnol. Oceanogr.*, 18(2): 200-217.
- LEWIS, W. M. Jr. 1974. Primary production in the plankton community of a tropical lake. *Ecological Monographs*, 44: 377-409.
- LEWIS, W. M. Jr. 1987. Tropical limnology. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 18: 159-184.
- LEWIS, W. M. Jr. 2000. Basis for the protection and management of tropical lakes. *Lakes & Reservoirs. Research and Management*, 5: 35-48.
- LEWIS, S. M. & H. F. WEIBEZAHN. 1987. Chemistry, energy flow, and community structure in some Venezuelan fresh-waters. *Verein. Limnol.*, (2/3): 145-207.
- LOFFLER, H. 1963. Zur Ostrakoden- und Copepodenfauna Ekuadors. *Arch. Hydrobiol.*, 59: 196-234.
- LOFFLER, H. 1964. The limnology of tropical high-mountain lakes. *Verh. Interant. Verein. Limnol.*, 15: 176-193.

- LUND, J. W. G., C. KIPLING & E. D. LE CREN. 1958. The Inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. *Hydrobiologia*, 11: 143-170.
- McCAULEY, E. 1984. The estimation of the abundance and biomass of zooplankton in samples. En: *A manual on methods for the assesment of secondary productivity infresh water. IBP Hand Book 17*. J.A. Downing & F. Rigler (eds.): 228-265. Blackwell Scientific Publ, London.
- MARGALEF, R. 1978. Life forms of phytoplankton as survival alternatives in an unstable environment. *Oceanol. Acta*, 1: 493-509,
- MASUNDIRE, H. M. 1994. Seasonal trends in zooplankton densities in Sanyati basin, Lake Kariba: multivariate analysis. *Hydrobiologia*, 272: 211-230.
- MELACK, J. M. 1979. Temporal variability of phytoplankton in tropical lakes. *Oecologia*, 44: 1-7
- MELACK, J. M. 1996. Recent developments in tropical limnology. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 26: 211-217.
- MILLER, A., M. KANNAN & P. A. COLINVAUX. 1984. Limnology and primary productivity of Andean and Amazonian tropical lakes of Ecuador. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22: 1264-1270.
- MORA M., G. & L. S. TELLEZ . 1991. *Estudio limnológico del lago de Tota (Boyacá - Colombia)*. Tesis de grado, Biología. Universidad Nacional de Colombia, Bogotá. 105 pp.
- NILSSEN, J. P. 1984. Tropical Lakes - Functional ecology and future development: The need for a process oriented approach. *Hydrobiologia*, 113: 231-242.
- NUSCH, E. A. 1980. Comparison of different methods for chlorophyll and phaeopigment determination. *Arch. Hydrobiol. Beih. Ergebn. Limniol.*, 14: 14-36.
- OECD. 1982. *Eutrophication of waters - monitoring, assessment and control*. OECD Paris, 154 pp.
- OSBORNE, P. L. 2000. *Tropical Ecosystems and Ecological Concepts*. 1st ed. Cambridge University Press, Cambridge. 464 pp.
- PAREDES CASTILLO, D. 1994. *Rehabilitación ambiental y aprovechamiento sustentable de los lagos de San Pablo, Yaguarcochay Cuicocha en la provincia de Imbabura*. Consultoria Socio-economica y Planificacion. Quito. Primer borrador. 25 pp
- PAYNE, A. I. 1986. *The ecology of tropical lakes and rivers*. John Wiley & Sons, Manchester. 301 pp.
- POWELL, T., M. H. KIRKISH, P. J. NEALE, & P. J. RICHERSON. 1984. The diurnal cycle of stratification in Lake Titicaca: Eddy diffusion. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22: 1237-1243.
- REID, J. W. 1985. Chave de identificação e lista e referencias bibliograficas para as especies continentales sulamericanas de vida libre da orden Cyclopoida (Crustacea, Copepoda). *Bolm. Zool. Univ. S. Paulo*, 9: 17-143.
- REID, J. W., J. A. MOLINA. & M. M. FUKUSCHIMA. 1990. *Metacyclops leptopus totensis*, new subspecies (Crustacea, Copepoda) from Lago de Tota, Colombia. *Proc. Biol. Soc. Washington*, 103: 674-680.
- RICHERSON, P. J., P. J. NEALE *et al.* 1986. Patterns of temporal variation in lake Titicaca. A high altitude tropical lake. I. Background physical and chemical processes and primary production. *Hidrobiologia*, 138: 205-220.
- RICHERSON, P. J. 1992. *Lake Titicaca. A Synthesis of Limnological Knowledge*. Kluwer Academic Publishers
- ROLDAN, G. 1992. *Fundamentos de Limnología Neotropical*. Editorial Universidad de Antioquia, Medellin. 529 pp.
- ROTT, E. 1981a. Ein Beitrag zur Algenflora andiner Hochlandseen Ecuadors (Sudamerika). *Ber. nat.-med. Ver. Innsbruck*, 68: 13-29.
- ROTT, E. 1981b. Some results from phytoplankton intercalibrations. *Schweiz. Z. Hydrol.*, 43: 34-62.
- SCHWOERBEL, J. 1986. *Methoden der Hydrobiologie - Süßwasserbiologie*. Gustav Fisher Verlag, Stuttgart. 369 pp.
- SCOTT, J. T. 1964. *A comparison of the heat balance of lakes in winter*. Tech. Rep. 13. Dept. of Meteorol., Univ. of Wisconsin, Madison. 138 pp.
- STEINITZ-KANNAN, M., P. A. COLINVAUX & R. KANNAN. 1983. Limnological Studies in Ecuador I. A Survey of chemical and physical properties of Ecuadorian lakes. *Archiv Hydrobiol. Supplement* 65: 61-105.
- VALDIVIA, R. S. 1988: Lista de Cladoceros dulceacuicolas del Peru. *Amazoniana*, 10: 283-297.
- VOLLENWEIDER, R. A. 1968. *Scientific Fundamentals of the Eutrophication of Lakes and Flowing Waters, with Particular Reference to Nitrogen and Phosphorus as Factors in Eutrophication*. OECD Reporte DASiCSli68.27. 192 pp.
- WURTSBAUGH, W. A., W. F. VINCENT, C. L. VINCENT, H. J. CARNEY, P. J. RICHERSON & R. ALFARO. 1992. Nutrients and nutrient limitation of phytoplankton V.6. En: *Lake Titicaca. A*

- Synthesis of Limnological Knowledge*. Dejoux & A. Iltis (eds): 147-160. Kluwer Academic Publishers.
- WURTSBAUCH, W. A., W. F. VINCENT, R. ALFARO TAPIA, C. L. VINCENT & P. J. RICH-
ERSON. 1985. Nutrient limitation of algal growth and nitrogen fixation in a tropical alpine lake, Lake Titicaca (Perú/Bolivia). *Freshwat. Biol.*, 15: 185-195.