

# Dinámica de lagos de altura, perspectivas de investigación

Dynamic of High Mountain Lakes. Research Perspectives

IRMA VILA P. y HERMANN A. MÜHLHAUSER

Departamento de Ciencias Ecológicas, Facultad de Ciencias,  
Universidad de Chile, Casilla 653, Santiago - Chile

High mountain lakes are located over 3.000 m of altitude and have mainly been described at the Andean range, Central America, East Africa, Asia and Europe. Due to their glacial, tectonic and/or volcanic origins, these lakes usually display low ionic contents. They are cold and polymictic and exhibit periodical circulation of the total water column.

The study of the flora and fauna of these lakes shows the presence of cosmopolitan and endemic organisms. Because of the continuity of the Andean range, its lakes have subantarctic and tropical fauna. On the other hand, Central American and African lakes are considered to be climatic islands. In spite of the interesting characteristics of high mountain lakes, and the ecological importance of their biota, they have been partially studied. They represent a challenge to descriptive and experimental limnological research.

“Los lagos semejan entidades permanentes en el transcurso de los años de la vida humana. Pero son geológicamente transitorios, generalmente se originan por fenómenos catastróficos, para madurar y morir tranquila e imperceptiblemente” (Hutchinson, 1957).

Se consideran lagos de altura aquellos ubicados sobre 3.000 m del nivel del mar. Se denominan también lagos de montaña, pues se encuentran en cordones montañosos, que se extienden entre las latitudes tropicales y subpolares. Estos lagos están sujetos al más alto nivel de irradiación solar y la atmósfera que los rodea presenta baja humedad y bajo contenido de ozono. Reciben, además, gran cantidad de material aloctóno arrastrado por el viento. Tradicionalmente, los lagos de altura han sido clasificados según el origen de la cuenca que los formó, creándose por efecto de las glaciaciones, de movimientos tectónicos, de volcanismo o de combinaciones de estos fenómenos. Según la calidad del suelo de las cuencas que los drenan se han establecido categorías de lagos semejantes, pero manteniendo sus características individuales. El grupo de lagos altoandino ha sido parcialmente estudiado.

La definición clásica de lago (Hutchinson, 1957; Margalef, 1983) considera que éstos deben presentar un volumen de agua

con una profundidad mínima tal que la luz se vea impedida de alcanzar el fondo. Este criterio no puede aplicarse “sensu lato”, en el caso de los lagos de altura, pues en éstos la alta irradiación solar incidente permite el desarrollo de comunidades de algas bentónicas como *Nostoc* y *Nitella* y de algas epífitas que fotosintetizan a gran profundidad.

En general, los cambios estacionales de temperatura en las zonas templadas, o el efecto dependiente de la densidad del agua en las regiones subpolares, determina una estratificación térmica de la masa de agua en tres zonas bien definidas: epilimnio, metalimnio e hipolimnio.

En los lagos de altura el régimen térmico depende de la latitud y altitud. La mayoría de estos lagos son polimícticos, con frecuentes períodos de mezcla total; o amícticos, permanentemente estratificados. La compartamentalización conocida para los lagos templados o fríos, como producto de la estratificación térmica, tampoco es aplicable a los lagos de altura que sólo tienen períodos cortos de estratificación. Es posible que la luz y la temperatura no desempeñen el mismo rol en la distribución de las comunidades acuáticas. Sin embargo, la distribución vertical irregular de las especies fitoplanctónicas permite postular, en lagos de altura, la presencia de compar-

timientos lumínicos que desempeñarían un rol importante en la distribución y productividad de esas comunidades.

La producción en estos lagos estaría limitada por la baja disponibilidad de fósforo disuelto (Löffler 1960). Los rangos de  $O_2$  disuelto son normales, presentando una distribución ortógrada. Por efecto de la menor presión atmosférica, el porcentaje de saturación no supera el 95%. Como la concentración de  $O_2$  se mantiene elevada hasta el fondo, esta condición contribuye a desplazar continuamente parte del fósforo disuelto hacia los sedimentos.

Las características anteriores, junto con el hallazgo de "fósiles vivos" en lagos de altura, permiten postular que sus comunidades son altamente estables en el tiempo geológico. Los organismos están adaptados para resistir oscilaciones térmicas breves, alta turbulencia y alta irradiación solar, manteniendo junto con las características límnicas, escasas fluctuaciones año a año.

#### *Distribución geográfica y caracterización de lagos tropicales de altura*

La mayoría de los lagos tropicales, que superan 3.000 m de altura, se hallan en la Cordillera de los Andes. La Cordillera de los Andes, a diferencia de otros sistemas montañosos, es continua en toda su extensión entre Venezuela y Chile. Por esto, presenta cierta continuidad ecológica y ha facilitado la migración de la flora y fauna austral y neotropical. (Di Castri, 1968).

En cambio, América Central (Costa Rica, Guatemala y la parte sur de México), los cordones montañosos africanos (Kiliman-yaro, Mount Kenya, Aberdere, Mount Elgon) y algunas montañas etíopes (Fig. 1) son considerados más bien como sectores "islas" de clima frío (Löffler, 1964).

La región andina ecuatorial, con exposición hacia el Este, se caracteriza por poseer zonas húmedas con variaciones térmicas absolutas relativamente bajas

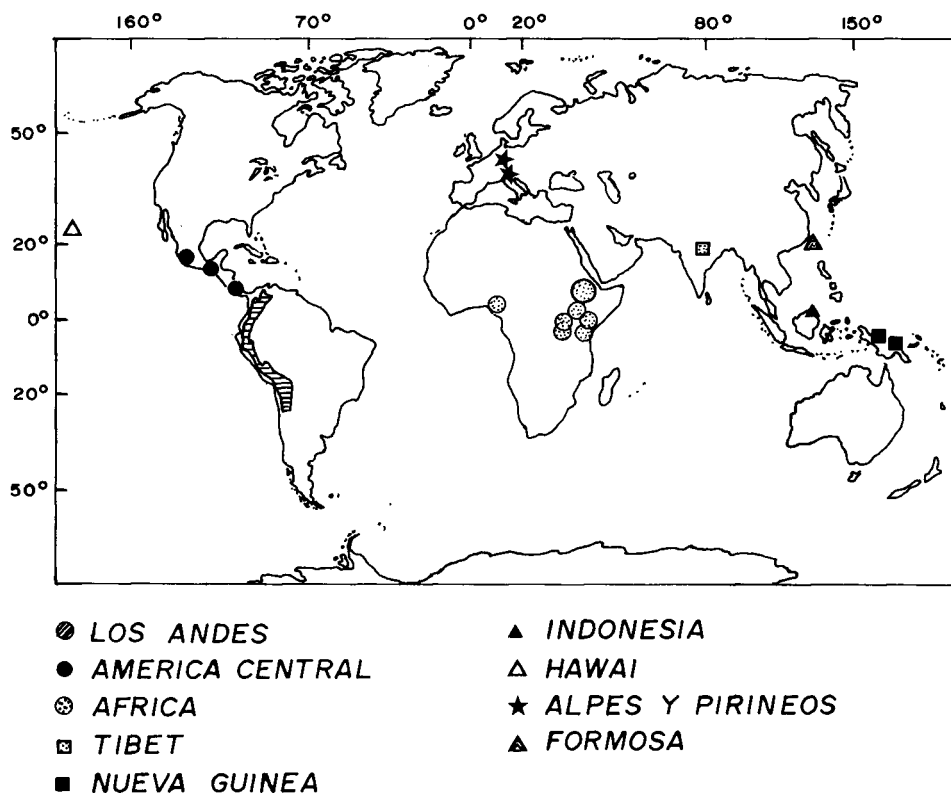


Fig. 1: Distribución geográfica de lagos de altura.

(entre 3,5<sup>o</sup> y 2,0<sup>o</sup> C) y ha sido denominada "páramo" (Löffler, 1964, 1968). En esta zona los lagos polimícticos fríos han sido considerados como tales, por presentar circulación frecuente en un rango término más bien estrecho. Su balance térmico anual es bajo, ya que la pérdida y/o ganancia de calor es pequeña. Al Sur de los Andes tropicales y de algunas montañas mexicanas se halla una zona seca llamada "puna". En esta región las oscilaciones térmicas diarias son muy grandes (hasta 50°C de diferencia entre día y noche). (Di Castri, 1968). El régimen pluvial se caracteriza por lluvias estacionales fuertes.

Los lagos tropicales andinos son en su mayoría de origen glacial, datan del Pleistoceno hasta épocas recientes, ocupando principalmente cuencas rocosas cerradas por morrenas. Algunos lagos, como el Titicaca, se han formado por movimientos tectónicos que han influido en sus características químicas.

#### *Aspectos químicos*

Por lo general, la composición del agua en lagos de altura está muy asociada con la naturaleza de la roca presente en sus regiones de drenaje (Hutchinson, 1957; Löffler, 1960, 1964, 1968, 1972; Margalef, 1983). Siguiendo este razonamiento se puede destacar que, de acuerdo con estos mismos autores, en la mayoría de los Andes la concentración iónica del agua es relativamente baja y comparable con la de lagos de alta montaña europeos. Sin embargo, hay excepciones como en el caso de los lagos de la cordillera Huayhuash del Perú. Según Margalef (*op. cit.*) los valores más altos podrían ser resultado de la influencia de materiales volcánicos recientes. Podría ser esta la explicación para el alto contenido de sodio en el lago Chungará, cuyos valores promedios son de  $147,8 \pm 1,7 \text{ mg l}^{-1}$  (Mladinic, 1985). Estos valores son hasta 10 veces mayores que los encontrados en otros lagos altoandinos, con excepción del "Quelle Jahua-cocha" en la cordillera Huayhuash del Perú (Löffler, 1960).

Por lo general, los lagos andinos y los del Monte Everest tienen alto contenido de carbonatos. En los lagos de altura africanos (Mount Kenya y Kilimanyaro) predominan los feldespatos alcalinos como  $\text{KAlSi}_3\text{O}_8$  y  $\text{NaAlSi}_3\text{O}_8$ . Esto contribuye a hacerlos más semejantes a los lagos andinos de altura por la concentración de  $\text{Na}^+$ . En cambio, en los lagos del Himalaya el  $\text{Na}^+$  se encuentra en tercer lugar de abundancia después del  $\text{Ca}^{++}$  y el  $\text{K}^+$ .

De acuerdo con Löffler (1964, 1968), el contenido de electrolitos en lagos andinos de altura por lo general se incrementa desde los "páramos" húmedos de las regiones ecuatoriales hasta la "puna" seca del altiplano de Chile, Perú y Bolivia.

Es interesante destacar que en estudios anuales realizados en lagos de altura, el  $\text{O}_2$  disuelto presenta curvas ortógradas y sólo en algunas ocasiones clinógrada con el  $\text{O}_2$  en leve disminución hacia el fondo. Por efecto de la menor presión atmosférica sus más altos valores de saturación no superan el 95% (Löffler, 1960; Lazzaro, 1981; Mladinic, 1985; Richerson *et al.*, 1977). Aun en casos de estratificación, el  $\text{O}_2$  no es inferior a 35% de saturación. Este es un factor importante de migración del P hacia los sedimentos, al precipitar como  $\text{FePO}_4$  (Fig. 2).

Por lo general, las concentraciones de nutrientes solubles en lagos de altura son, con pocas excepciones, relativamente más pequeñas comparadas con lagos de altitudes menores (Hutchinson, 1957).

Los rangos de concentración de diversos electrolitos en lagos de altura se indican en la Tabla I.

#### *Comunidades biológicas*

Tutin (1940), Löffler (1964, 1968, 1972), Lazzaro (1981), Montecino *et al.* (1982) y Sanzana y Thomann (1985) concuerdan en que las asociaciones fitoplanctónicas de los lagos andinos de altura se asemejan más a los lagos templados y fríos que a los lagos tropicales. En los lagos altoandinos predominan especies cosmopolitas. Estudios en los lagos Titicaca y Chungará (Richerson *et al.*, *op. cit.*; Lazzaro *op.*

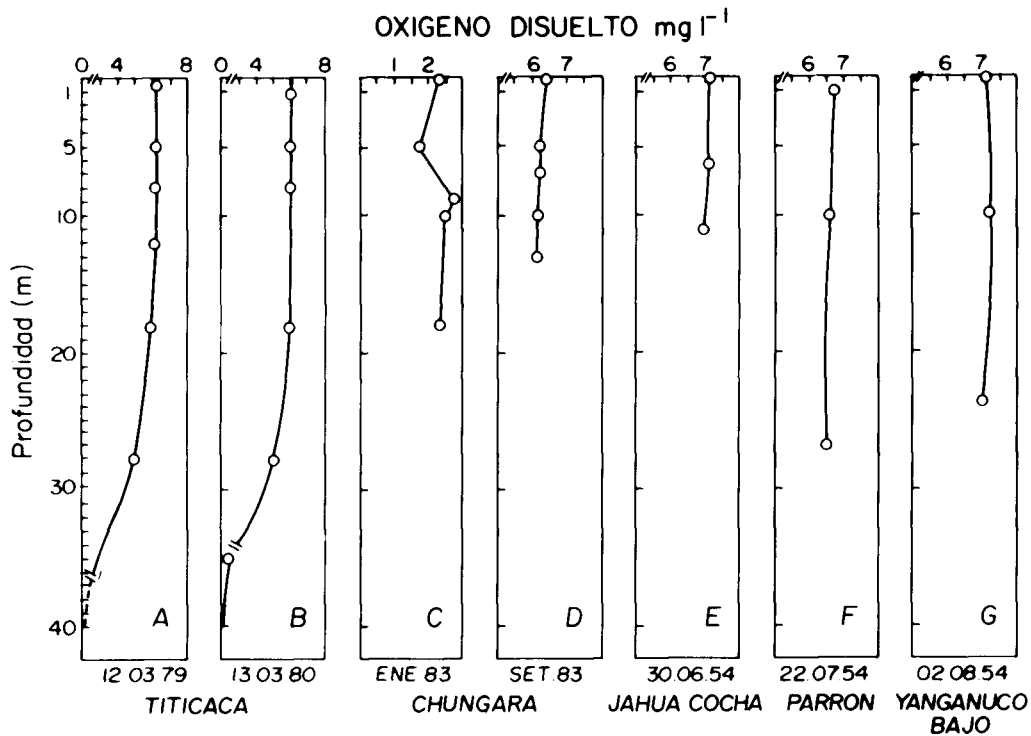


Fig. 2: Concentración de oxígeno disuelto en el agua de lagos de altura: Titicaca (A, 12.03.79; B, 13.03.80); Lazzaro, 1981. Chungará (C, 0.1.1983; D, 09.1983), Mladinic, 1985; Jahua Cocha (E, 30.06.45); Parron (F, 22.07.54); Yanganuco bajo (G, 02.08.54); Löffler, 1960.

TABLA I

Rangos de concentración de algunos electrolitos en lagos de altura ( $\text{mg l}^{-1}$ )

Lago	País y altitud	$\text{Ca}^{2+}$	$\text{Na}^+$	$\text{Mg}^{2+}$ $\text{mg l}^{-1}$	$\text{SiO}_2$	$\text{N-NO}_3$	$\text{P-PO}_4$
Jahua Cocha (Löffler, 1960)	Perú, 4.066 m	26,7	3,5	3,5	5,5	—	8-9
Jahua Quelle (Löffler, 1960)	Perú, 4.066 m	228	200	136,5	40-45	—	25
Toluca (Löffler, 1972)	México, 4.150 m	0,08*	0,02*	0,02*	1,45	0,00	2,8**
Laguna Guaches (Löffler, 1972)	Venezuela, 3.750 m	0,24*	0,03*	0,08*	1,99	0,00	0,6**
Lago Changará (Mladinic, 1985)	Chile, 4.520 m	32-59	144,6-151,1	80-104,1	0,55-3,26	0,018-0,311	2,05-3,34
Lago Titicaca (Richerson <i>et al.</i> , 1977)	Perú-Bolivia, 3.803 m	64	—	36	0,07-2,50	0,040-0,24	0,007-0,065
Lago Titicaca (Carmouze <i>et al.</i> , 1981)	Perú-Bolivia, 3.803 m	52,13-61,77	171,3-207	34,02-42,5	0,14-0,50***	0,001-0,009 <sup>b</sup>	0,001-0,005 <sup>b</sup>

\* mval; b. Datos de Lazzaro, 1981.

\*\* P-total.

\*\*\*  $\text{SiO}_4\text{H}_4$ .

*cit.*; Sanzana y Thomann *op. cit.*) demuestran la pobreza de especies en estos cuerpos de agua. *Botryococcus brauni* y *Sphaerocystes* sp. son los taxa predominantes en el lago Chungará y en lagos similares del Perú, Venezuela, México y Colombia. Estos taxa son también abundantes en los lagos de altura europeos y africanos. Es interesante la predominancia de Chlorophyceae sobre las diatomeas, cuyo número es reducido.

En los lagos de páramos con *Sphagnum* hay alta representatividad de Désmidos. A pesar de no encontrar planctontes típicos para lagos de altura, se puede citar las asociaciones de *Botryococcus-Sphaerocystes* y Désmidos -Chlorococcales en el Titicaca. Estos taxa son típicos para lagos oligotróficos y están adaptados para vivir en áreas con irradiación total, incidente alta, bajos rangos térmicos, alta turbulencia y baja concentración de P disuelto. La alta irradiación solar, junto con las características físicas, las bruscas variaciones térmicas diarias y las lluvias estivales de la región probablemente influyen en la distribución vertical y esta-

cional de la comunidad fitoplanctónica. Desafortunadamente, sobre esta materia no se dispone de suficiente información. Además, es importante mencionar que de acuerdo con la biomasa de algas, contabilizada como células o colonias  $l^{-1}$ , estos lagos podrían clasificarse como meso o eutróficos ( $1.050 \times 10^3$  cel.  $l^{-1}$ , Sanzana y Thomann, 1985, en el verano de 1982 en el lago Chungará). En cambio, de acuerdo con los valores de productividad primaria (Fig. 3) se considerarían oligotróficos (Löffler *op. cit.*, Lazzaro *op. cit.*, Cabrera y Montecino, comunicación personal). La eficiencia fotosintética estimada por Lazzaro (*op. cit.*) en el lago Titicaca es baja y fluctúa entre 0,05 y 0,20%. En ambos lagos la inhibición producida por la luz en la actividad fotosintética es fuerte y la máxima producción primaria se alcanza a 8 m de profundidad. Además, se ha constatado productividad primaria hasta 20 m de profundidad. En muchos casos se observa gran cantidad de colonias de *Nostoc pruniforme* que alcanzan alrededor de 20 cm de diámetro. Estas algas, junto con los macrófitos

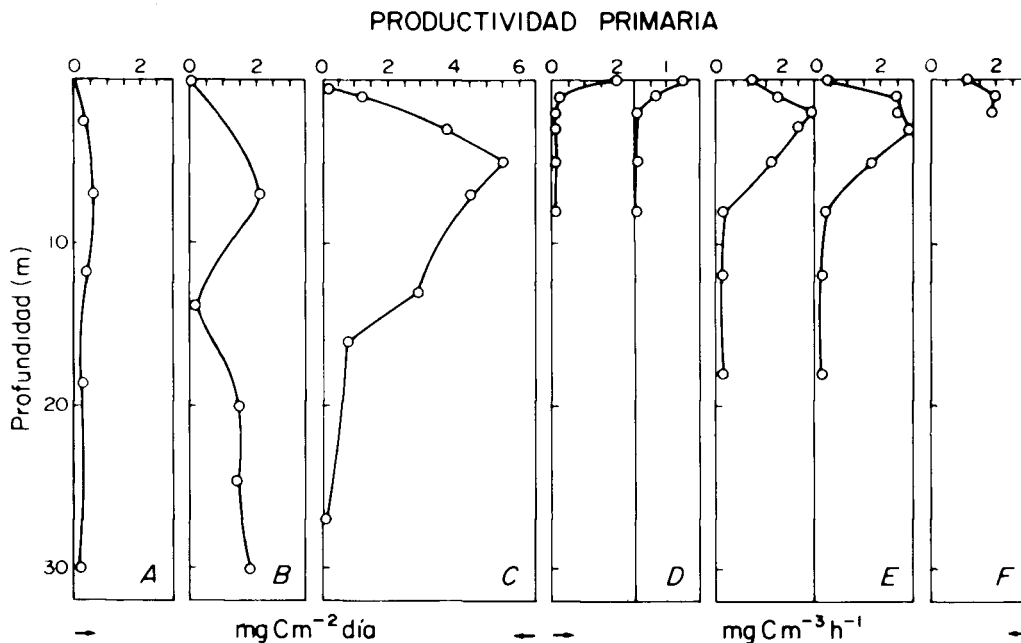


Fig. 3: Productividad primaria en lagos de altura. A: Laguna Negra, Chile. B: Lago Chungará, Chile (Cabrera, Montecino, comunicación personal). C: Lago Titicaca (Lazzaro, 1981); D: Lago Tsola Tsa. E: See 16. F: See 17, Himalaya (Löffler, 1968).

sumergidos, pueden alcanzar alta densidad en las riberas de estos lagos. A pesar de su gran importancia ecológica, han sido poco estudiadas.

La fauna de los lagos de altura presenta endemismos regionales más claros. A diferencia del fitoplancton, las especies del zooplancton de los lagos andinos de altura constituye un indicador biogeográfico. Sus características taxonómicas y su distribución actual así lo demuestran. Este hecho refleja la importancia de la Cordillera de los Andes, que desde Venezuela a la Antártica ha servido como puente de migraciones faunísticas. A diferencia de los lagos africanos, el zooplancton de los lagos andinos tiene una mayor riqueza de especies con abundantes Copépodos, Calanoídeos, Cladóceros y Rotíferos. Todas estas especies son de origen tropical y subantártico (Löffler, 1964, 1968; Richerson, 1977; Araya y Zúñiga, 1985) (Tabla II).

Es interesante destacar la gran variedad de Boeckelidos (Löffler, 1972). Como lo señala detalladamente Löffler (*op. cit.*) *Boeckella gracilipes*, una de las especies más importantes en Chile es politípica.

El zooplancton de los lagos centroamericanos no tiene representantes típicos de la región Centroamericana y su riqueza en especies es baja. No se han encontrado Copépodos Diaptómidos y los Calanoídeos provienen tanto del norte como del sur. Löffler (1972) piensa que esta baja representatividad de zooplancton se debería al aislamiento geográfico temprano de la región. El zooplancton africano es pobre en especies. Hay pocos Rotíferos, sólo un Copépodo: *Lovenula falcifera* y baja representatividad de Cladóceros (Löffler, 1964, 1972). (Tabla II). Esto se atribuye a la estructura actual de las montañas que son cordones montañosos aislados de clima frío.

La fauna bentónica de los lagos de altura ha sido poco estudiada, los trabajos se refieren a aspectos taxonómicos sobre grupos específicos. Sin embargo, tiene enorme importancia paleoecológica por su antigüedad, endemismo y multiplicidad de formas. Tal es el caso de seis especies de Anfípodos del género *Hyalella*

descritas para el lago Titicaca, las cuales podrían ser especies "enjambres" (Löffler, 1964). Se ha descrito la abundancia de Tardígrados, Nemátodos y Moluscos para los Andes y Africa. A semejanza de lo que ocurre con el fitoplancton, llama la atención la presencia de los mismos géneros en ambos lugares.

Es importante destacar aquí los estudios geomorfológicos realizados por Ochsenius (1974) en la zona andina de Tarapacá y Antofagasta, en la reconstrucción geológica de los sistemas lacustres del Pleistoceno. Entre los indicadores bioestratigráficos destaca la presencia de moluscos y peces. Su especiación debió originarse ya en el Pleistoceno, como lo sugieren las evidencias fósiles de *Pigidium*, *Taphius* y *Sphaerium*. Estas especies siguen siendo componentes abundantes del bentos de la zona litoral de los lagos andinos y africanos.

La fauna íctica es escasa en los lagos de altura andinos y está ausente en los africanos. En el lago Titicaca y en los riachuelos tributarios del lago Chungará se citan especies "enjambres" del ciprino-dontido *Orestias* con 19 especies descritas por Villwock (1977). Según Parenti (1984), las especies de este género serían 43 para toda la región altiplánica. También se cita la presencia de "bagres" del género *Trichomycterus* (Arratia, 1982). A pesar del gran interés evolutivo y ecológico de estas especies, poco se sabe de ellas. La evidencia fósil de abundantes peces del género *Orestias*, en la zona altiplánica, demuestra el claro endemismo alcanzado por estos peces. La alta especiación de *Orestias* en el lago Titicaca debería encontrarse en otros lagos altiplánicos, como el Chungará. Esto se explicaría por los cambios de volumen que han experimentado estos lagos y que los han separado en cuencas diferentes o bien han formado pequeños lagos periféricos aislados, con su reincorporación ulterior (Brooks, 1957).

#### *Lagos fríos de altura*

En los Alpes centrales europeos y en los Pirineos se encuentran lagos entre 2.900

TABLA II

Especies de crustáceos y rotíferos presentes en el zooplancton de lagos de altura

Chungará*	Titicaca**	Lagos africanos***	Pirineos****	Alpes****
Crustáceos	Crustáceos	Crustáceos	Crustáceos	Crustáceos
<i>Alona pulchella</i> <i>Alonella excisa</i> <i>Daphnia pulex</i> <i>Eubosmina hagmani</i> <i>Macrotrix palearis</i>	<i>Bosmina aff. Hagmani</i> <i>Ceriodaphnia quadrangula</i> <i>Daphnia pulex</i>	<i>Daphnia</i> sp. <i>Macrotrix</i> sp. <i>Maralnobotus brucei</i> <i>Maralnobotus insignipes</i>	<i>Alona affinis</i> <i>Alona quadrangularis</i> <i>Alonella excisa</i> <i>Chydorus sphaericus</i> <i>Daphnia longispina</i> <i>Eurycercus lamellatus</i> <i>Holopedium gibberum</i> <i>Scapholeberis mucronata</i>	<i>Alona affinis</i> <i>Alona guttata</i> <i>Alona quadrangularis</i> <i>Alonella excisa</i> <i>Chydorus sphaericus</i> <i>Daphnia longispina</i> <i>Macrotrix hirsuticornis</i>
<i>Boeckella gracillipes</i> <i>Boeckella occidentalis</i> <i>Diacyclops bisetosus</i>	<i>Boeckella occidentalis</i> <i>Boeckella titicacae</i> <i>Microcyclops leptopus</i>	<i>Lovenula falcifera</i> <i>Eucypris</i> <i>Cypriodopsis</i>	<i>Acanthocyclops vernalis</i> <i>Cyclops abyssorum</i> <i>Diaptomus castaneti</i> <i>Diaptomus cyaneus</i> <i>Eucyclops serrulatus</i> <i>Eudiaptomus vulgaris</i> <i>Mixodiaptomus laciniatus</i> <i>Macrocyclops fuscus</i>	<i>Acanthodiptomus dentiscornis</i> <i>Acanthocyclops vernalis</i> <i>Arctodiaptomus bacilifer</i> <i>Clyclops aff. abyssorum</i> <i>Eucyclops serrulatus</i> <i>Eudiaptomus vulgaris</i> <i>Mixodiaptomus tatricus</i>
Rotíferos		Rotíferos	Rotíferos	Rotíferos
<i>Keratella quadrata</i>	<i>Asplanchna</i> sp. <i>Keratella quadrata</i>	<i>Brachionus angularis</i> <i>Keratella valga tropica</i> <i>Trichocerca</i> sp.	<i>Ascomorpha ovalis</i> <i>Asplanchna priodonta</i> <i>Euchlanis dilatata</i> <i>Kellicottia longispina</i> <i>Keratella quadrata</i> <i>Polyarthra vulgaris</i>	<i>Asplanchna priodonta</i> <i>Conochilus unicornis</i> <i>Euchlanis dilatata</i> <i>Keratella quadrata</i> <i>Lecane luna</i> <i>Polyarthra vulgaris</i>

\* Araya y Zúñiga (1985).  
 \*\* Richerson *et al.* (1977).  
 \*\*\* Löffler (1964, 1972).  
 \*\*\*\* Margalef (1983).

y 4.800 m de altura (Margalef, 1983), con un régimen térmico monomítico frío. Su origen glacial determina un bajo contenido iónico. Sus orillas rocosas, sin macrófitas, influyen en la baja productividad de la fauna litoral bentónica. Pequeños lagos de altura en los Pirineos presentan un régimen térmico estable durante el año, pero con enormes diferencias de temperatura entre día y noche (entre 15°C a 20°C), a semejanza de los lagos de la puna americana.

El ciclo diurno mezcla las aguas superficiales, pero con frecuencia se manifiesta una inflexión térmica entre 6 y 10 m de profundidad (Margalef, 1983). Se desconocen las consecuencias de este régimen térmico sobre la vida de los lagos. La composición fitoplanctónica es también cosmopolita, la mayoría de las especies son las mismas descritas para lagos de altura tropicales. En cambio, Miracle (1978), Tabla II, al estudiar los lagos en los Pirineos reconoce comunidades características en ellos. Margalef (1983) cita la existencia de especies relictas de distribución borealpina, tales como *Kellicotia longispina* y *Holopedium*.

#### CONCLUSIONES

Con excepción del lago Titicaca y de algunos lagos africanos, las características límnicas de los lagos de altura han sido sólo parcial y esporádicamente estudiadas. La biota de los lagos de altura presenta interesantes relaciones biogeográficas y adaptaciones a la altura, como resultado de las peculiares características de estos lagos: intensa irradiación solar, frecuentes períodos de estratificación y mezcla por alta turbulencia y baja cantidad de gases e iones en solución.

Las adaptaciones de la biota límnic a resistir fluctuaciones ambientales y su capacidad de dispersión son probablemente responsables del relativo cosmopolitismo, especialmente en la comunidad fitoplanctónica. A pesar de esto, se encuentran frecuentemente diferencias locales en las poblaciones. Los microcrustáceos, tal vez por haber sido mejor estudiados que

otros grupos, se usan como ejemplo de organismos en los cuales a pesar de los intercambios y la dispersión mantienen una distribución muy dependiente de la historia, conexiones zoogeográficas y características límnicas del pasado.

Frecuentemente se hace referencia a estos lagos en relación con fenómenos de especiación geográfica, tanto intra como extralacustre. Estudios estratigráficos más complejos y su relación con la fauna actual ayudarían a conocer mejor las relaciones biogeográficas y avalar las actuales hipótesis acerca de los centros de dispersión de especies.

Junto con las descripciones de la biota, sería importante conocer las sucesiones estacionales del fito y zooplancton y compararlas a las de otros sistemas lacustres. Además, sería de enorme importancia ecológica el poder estimar y predecir las variaciones y frecuencia de cambios a largo plazo, producidos por efecto de la intervención humana en los lagos de altura.

Un hecho interesante de destacar en estos lagos es la baja eficiencia del proceso de fotosíntesis, a pesar de la biomasa producida por los fitoplanctones. El estudio y análisis de los ciclos diarios producidos por los drásticos cambios térmicos ambientales, conjuntamente con la dinámica diaria del CO<sub>2</sub> y O<sub>2</sub> disuelto en el agua, tal vez podrían explicar mejor el funcionamiento de estos ecosistemas.

Asimismo, el estudio de la fauna bentónica, junto con aspectos alimentarios de vertebrados acuáticos tales como anfibios, peces y aves, permitirían esclarecer la trama trófica de estos lagos y conocer flujo energético en estos peculiares ecosistemas acuáticos.

#### AGRADECIMIENTOS

Nuestros agradecimientos a los auspiciadores de este evento, Universidad de Chile y Universidad de Tarapacá. Al Programa UNESCO MAB-5 y al Departamento de Investigación y Bibliotecas de Universidad de Chile Proyecto N-1577.

Al profesor Nivaldo Bahamonde por su crítica y estímulo. A Cecilia Fernández, quien confeccionó las figuras, y Ana Valdés y Titina Cerda por la mecanografía.



## REFERENCIAS

- ARRATIA, G. Peces del altiplano de Chile. En: El Ambiente Natural y las Poblaciones Humanas de los Andes del Norte Grande de Chile (Arica, Lat. 18°28'S) (Velooso, A. y Bustos, E., Eds.). Rostlac, Montevideo, 1987, pp. 93-123.
- ARAYA, J.; ZUÑIGA, L. (1985) Manual taxonómico del plancton lacustre de Chile. *Bol. Inf. Limnol.* 8: 1-110.
- BROOKS, J.L. (1957) Speciation in Ancient Lakes. *Quart. Rev. Biol.* 25: 131-176.
- CARMOUZE, J.; ARCE, C.; QUINTANILLA, J. (1981) Régulation hydrochimique du lac Titicaca et l'Hydrochimie de ses tributaries. *Rev. Hydrobiol. trop.* 14, 4: 329-343.
- DI CASTRI, F. (1968) Biologie de L'Amerique Australe. Editions du Centre National de la Recherche Scientifique. Etudes sur la faune du sol, Documents biogéographiques. Vol. 4.
- HUTCHINSON, G.E. (1957) *A Treatise in Limnology. I. Geography Physics, and Chemistry.* Wiley. N.Y. 1015 p.
- LAZZARO, C. (1981) Biomasses, peuplements phyto-plantoniques et production primaire du lac Titicaca. *Rev. Hydrobiol. trop.* 14, 4: 349-379.
- LOFFLER, H. (1960) Limnologische Untersuchungen an chilenischen und peruanischen Binnengewässern. 1. Die physikalisch-chemischen Verhältnisse. *Ark. Geofys.* 3: 155-254.
- LOFFLER, H. (1964) The Limnology of Tropical High-mountain Lakes. *Verh. Int. Ver. Limnol.* 15: 176-193.
- LOFFLER, H. (1968) Tropical high-mountain lakes. Their distribution ecology and zoogeographic importance. Proc. UNESCO Mexico Symp. 1966. *Coll. Geogr.* 9: 57-76.
- LOFFLER, M. (1972) Contribution to the Limnology of High-Mountain Lakes in Central America. *Int. Revue ges. Hydrobiol.*, 57, 3: 397-408.
- MARGALEF, R. (1983) *Limnología.* Ediciones Omega, 1.000 p.
- MLADINIC, P. (1985) Proyecto estudio limnológico en el lago Chungará. Publicación ocasional. Departamento de Investigación y Desarrollo Científico, Universidad de Tarapacá. Arica, Chile, p. 21.
- MIRACLE, R. (1978). Composición específica de las comunidades zooplanctónicas de 153 lagos de los Pirineos y su interés biogeográfico. *Oecol. Acuata.* (Barcelona) 3: 167-212.
- MONTECINO, V.; CABRERA, V.; PINTO, S.; VILA, I (1982) Taxocenosis de algas en un lago altiplánico chileno. Res. IV Reunión Nacional de Botánica, Santiago, p. 140.
- OCHSENIUS, C. (1974) Relaciones paleobiogeográficas y paleoecológicas entre los ambientes lénticos de la puna de Atacama y Altiplano boliviano, Trópico de Capricornio. *Bol. Prehist. Chile*, N° 7-8, año 6-7, 99-138.
- PARENTI, L. (1984) A taxonomic revision of the Andean killfish genus *Orestias*. (Cyprinodontiformes, Cyprinodontidae). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.* 178: 107-214.
- RICHERSON, P.J.; WIDMER, C.; KITTEL, T. (1977) The limnology of lake Titicaca (Perú-Bolivia), a large, high altitude Tropical Lake. *Inst. Ecol. Publis.* N° 14, pp. 78.
- SANZANA, J.; THOMANN, R. (1985) Estudio limnológico en el lago Chungará. Departamento de Investigación y Desarrollo Científico, Universidad de Tarapacá, pp. 21.
- TUTIN, T.G. (1940) The algae. Report N° 11. In: *Report of the Percy Sladen Trust Expedition*, H.C. Gilson (ed.). *Trans. Limn. Soc. Lond.* 1 (Ser. 3): 191-202.
- VILLWOCK, E. (1977) Die Gattung *Orestias* (Pisces, Microcyprini) und die Frage der intralakustrischen speziation im Titicacaseengebiet. *Verh. Dt. Zool. Ges. Wien*, 1962. *Zool. Anz. Suppl.* 26: 610-624.