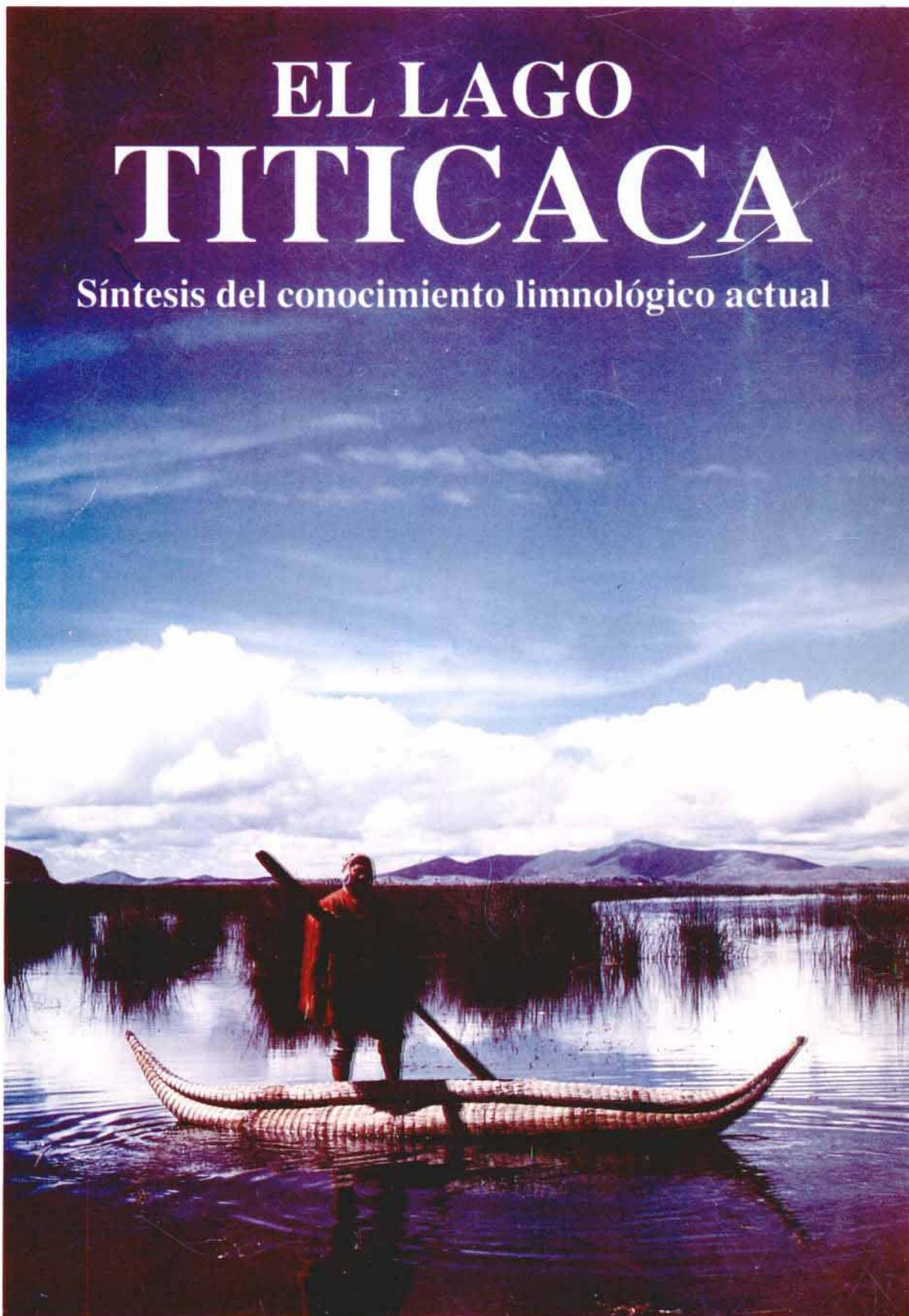


*Claude Dejoux y André Iltis*  
editores

# EL LAGO TITICACA

Síntesis del conocimiento limnológico actual



ORSTOM

HISBOL

*Claude Dejoux y André Iltis*  
editores

# EL LAGO TITICACA

Síntesis del conocimiento limnológico actual

**ORSTOM**



**HISBOL**

Este libro es una co-edición de:

ORSTOM, Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération.

Mission ORSTOM en Bolivie: Calle Estados Unidos, 1487. Casilla 8714, La Paz.

Direction Générale: 213, Rue La Fayette 75480, Paris. Cedex 10.

e

HISBOL, Instituto de Historia Social Boliviana

Casilla 12154. La Paz.

1991

© ORSTOM

D.L.: 4-1-779-91

Edición de 500 ejemplares

Impreso en los Talleres Gráficos *hisbol*

La Paz - Bolivia

## SUMARIO

-	Sumario .....	1
-	Lista de los autores.....	4
-	Nota de los editores.....	6
-	Prólogo (P.R. SANCHEZ) .....	9
-	Introducción (C. DEJOUX - A. ILTIS).....	11
I. Génesis		
I.1	Formación geológica y evolución (A. LAVENU) .....	19
II. Geomorfología y sedimentación		
II.1	Morfología y batimetría (D. WIRRMANN) .....	31 —
II.2	Aspecto general de la sedimentación actual (L.A. RODRIGO, D. WIRRMANN).....	39 —
II.3	Patrones de sedimentación temporal en la zona litoral del Huiñaimarca (M. W. BINFORD, M. BRENNER, D.R. ENGSTRÖM).....	47
III. Paleohidrología		
III.1	Una evaluación paleohidrológica de 20.000 años (D. WIRRMANN, J.P. YBERT, P. MOURGUIART).....	61 —
III.2	Los paisajes lacustres antiguos según el análisis palinológico (J.P. YBERT).....	69
IV. Clima e hidrología actual		
IV.1	Climatología e hidrología de la cuenca del lago Titicaca (M.A. ROCHE, J. BOURGES, J. CORTES, R. MATTOS).....	83 —
V. Físico-química		
V.1	Características físico-químicas del agua (A. ILTIS, J.P. CARMOUZE, J. LEMOALLE).....	107 —
V.2	La regulación hidroquímica del lago y la hidroquímica de sus tributarios (C. ARZE, J. QUINTANILLA) .....	115
V.3	Los flujos de materias disueltas y en suspensión en algunos tributarios y en el río Desaguadero (J.L. GUYOT, J.G. WASSON, J. QUINTANILLA, H. CALLE).....	127 —
V.4	Los movimientos verticales del agua y sus consecuencias sobre la distribución de algunos elementos disueltos (J. QUINTANILLA, C. ARZE).....	133
V.5	El régimen de estratificación termal (P. J. RICHERSON) .....	139
V.6	El balance energético (J.P. CARMOUZE).....	149 —

V.7	Nutrientes y su limitación del crecimiento del fitoplancton (W.A. WURTSBAUGH, W.F. VINCENT, C.L. VINCENT, H.J. CARNEY, P.J. RICHERSON, X. LAZZARO, R. ALFARO TAPIA) .....	161
-----	---	-----

## VI. Comunidades biológicas

### VI.1 El fitoplancton

a)	Las diatomeas (S. SERVANT-VILDARY).....	181 ✓
b)	Estudio florístico (A. ILTIS).....	193 ✓
c)	Aspecto cuantitativo y poblaciones (A. ILTIS).....	199 ✓
d)	Producción planctónica primaria y biomasa algal (P.J. RICHERSON, P.J. NEALE, R. ALFARO, X. LAZZARO, W. VINCENT, W. WURTSBAUGH).....	211

### VI.2 Las macrofitas

a)	Las plantas superiores (A. RAYNAL-ROQUES).....	233
b)	Las carofíceas (M. GUERLESQUIN).....	241
c)	Repartición y biomásas (A. ILTIS, M. MOURGUIART) .....	251 ✓

### VI.3 El zooplancton

a)	Los cladóceros (J. REY).....	265
b)	Distribución del zooplancton en la parte boliviana del lago (J. PINTO) .....	277
c)	Variaciones temporales y estacionales en el Lago Grande (A. PAWLEY).....	285
d)	Nota sobre la alimentación del zooplancton (Los editores) .....	293

### VI.4 La fauna béntica

a)	Los briozoarios y los celenterados (C. DEJOUX).....	299 ✓
b)	Las esponjas (BOURY-ESNAULT, VOLKMER-RIBEIRO).....	305
c)	Los oligoquetos bénticos (M. LAFONT, J. JUGET) .....	311
d)	Los tricládidos y los hirudíneos (C. DEJOUX).....	317 ✓
e)	Los moluscos (C. DEJOUX).....	321 ✓
f)	Los ostracodos (P. MOURGUIART).....	345
g)	Los anfípodos (C. DEJOUX).....	353 ✓
h)	Los hidroacáridos (C. DEJOUX) .....	363 ✓
i)	Los insectos (C. DEJOUX).....	371 ✓
j)	Distribución y variaciones anuales de las comunidades bénticas (C. DEJOUX) .....	387 ✓

### VI.5 La ictiofauna

a)	Especies nativas. Los <i>Orestias</i> (L. LAUZANNE).....	409 ✓
b)	Especies introducidas	
	- <i>Salmo gairdneri</i> (trucha arco iris) (G. LOUBENS).....	425
	- <i>Basilichthys bonariensis</i> (pejerrey) (G. LOUBENS, F. OSORIO).....	431

## VI.6 Comunidades asociadas

a) Los batracios (J. VELLARD).....	453
b) Los ofidios (J. VELLARD).....	463
c) La avifauna (C. DEJOUX).....	465

## VII. Explotación económica del lago

## VII.1 Etnología y socio-economía

a) Poblaciones humanas antiguas y actuales (T. BOUYASSE-CASSAGNE).....	481
b) La práctica antigua de la pesca en el lago (J. VELLARD).....	499
c) Aspectos sociales y económicos de la pesca (B. ORLOVE, D. LEVIEIL, H. TREVIÑO).....	505
d) Importancia socio-económica de las macrofitas (D. LEVIEIL, B. ORLOVE).....	509
e) Influencia del lago en la agricultura litoral (J. VACHER, E. BRASIER DE THUY, M. LIBERMAN).....	517

## VII.2 El potencial hidrológico

a) El potencial hídrico del lago (J. BOURGES, J. CORTES, E. SALAS).....	533
--	-----

## VII.3 El potencial ictiológico

a) El potencial ictiológico (H. TREVIÑO, J. TORRES, M. RONCAL).....	549
--	-----

## VII.4 Contaminación

a) Eutrofización y problemas de polución (T. NORTHCOTE).....	563
---	-----

## INDICES

Indice temático.....	575
Indice taxonómico.....	578

## LISTA DE LOS AUTORES

- ALFARO TAPIA René. Instituto del Mar del Perú, Apartado 292, Puno, Perú.
- ARZE L. Carlos. Instituto de Investigaciones Químicas, Universidad Mayor de San Andrés, Casilla 303, La Paz, Bolivia.
- BINFORD Michael W. Graduate School of Design, Harvard University, 48 Quincy Street, Cambridge, MA 02138, USA.
- BOURY-ESNAULT Nicole. Centre d'Océanologie de Marseille, Station Marine d'Endoume - Luminy, rue de la Batterie des Lions, F. 13007, Marseille, France.
- BOURGES Jacques. ORSTOM, Laboratoire d'Hydrologie, 2051 Avenue du Val de Montferrand, B.P 5045, F. 34032, Montpellier, France.
- BOUYASSE-CASSAGNE Thérèse. Institut des Hautes Etudes de l'Amérique Latine, Sorbonne Nouvelle, 28 rue Saint-Guillaume, F. 75007, Paris, France.
- BRASIER DE THUY Emmanuel. ORSTOM, C.P. 9214, La Paz, Bolivia.
- BRENNER Mark. Florida Museum of Natural History, University of Florida, Gainesville, FL 32611, USA.
- CALLE Héctor. SENAMHI, C.P. 996, La Paz, Bolivia.
- CARMOUZE Jean-Pierre. Instituto de Química Morro de Valouguinho, 24220, Niteroi RJ, Brasil.
- CARNEY Heath J. Division of Environmental studies, University of California-Davis, Davis, CA 95616, USA.
- CORTES José. SENAMHI, C.P. 996, La Paz, Bolivia.
- DEJOUX Claude. ORSTOM, 213 rue La Fayette, F. 75480, Paris Cedex 10, France.
- ENGSTROM Daniel R. Limnological Research Center. 220 Pillsbury Hall, 310 Pillsbury Drive S.E., Minneapolis, MN 55455, USA.
- GUERLESQUIN Micheline. Institut de Recherche Fondamentale et Appliquée, Laboratoire de Biologie Végétale et de Phytogéographie. 3, Place André-Leroy, B.P. 808, F. 49005, Angers Cedex 01, France.
- GUYOT Jean-Louis. ORSTOM, Laboratoire d'Hydrologie, 2051 Avenue du Val de Montferrand, B.P. 5045, F. 34032, Montpellier, France.
- ILTIS André. ORSTOM, 213 rue La Fayette, F.75480, Paris Cedex 10, France.
- JUGET Jacques. Université C. Bernard, Lyon I, Laboratoire d'Ecologie des Eaux Douces, 43 Bd du 11 novembre 1918, F. 69622, Villeurbanne Cedex, France.
- LAFONT Michel. CEMAGREF, Laboratoire d'Ecologie des Invertébrés Aquatiques, 3 quai Chauveau, F. 69336, Lyon Cedex 09, France.
- LAUZANNE Laurent. ORSTOM, 213 rue La Fayette, F. 75480, Paris Cedex 10, France.
- LAVENU Alain. Université de Pau et des pays de l'Adour, Laboratoire de Géodynamique et Modélisation des bassins sédimentaires, Avenue de l'Université, F. 64000, Pau, France.
- LAZZARO Xavier. Department of Zoology, Ohio State University, Columbus, Ohio, USA.
- LEMOALLE Jacques. ORSTOM, Laboratoire d'Hydrologie, 2051 Avenue du Val de Montferrand, B.P 5045, F. 34032, Montpellier, France.
- LEVIEIL Dominique P. Comité Central des Pêches Maritimes, 42 rue des trois Fontanot, F. Nanterre, France.
- LIBERMAN Máximo C. Instituto de Ecología UMSA, C.P. 10077, La Paz, Bolivia.
- LOUBENS Gérard. 12 rue de l'espérance, F. 33400, Talence, France.

- MATTOS Roger. IHH-UMSA, C.P. 303, La Paz, Bolivia.
- MOURGUIART Philippe. ORSTOM, 213 rue La Fayette, F. 75480, Paris Cedex 10, France.
- NEALE Patrick J. Division of Molecular Plant Biology, University of California-Berkeley, Berkeley, California, USA.
- NORTHCOTE Thomas G. The University of British Columbia, Westwater Research Centre, Vancouver, B.C., Canada, V6T 1W5.
- ORLOVE Benjamin S. Division of Environmental Studies, University of California-Davis, Davis, CA 95616, USA.
- PAWLEY Anitra. Division of Environmental Studies, University of California-Davis, Davis, CA 95616, USA.
- PINTO Julio J. Instituto de Ecología, Universidad Mayor de San Andrés, Casilla 10077, La Paz, Bolivia.
- QUINTANILLA Jorge A. Instituto de Investigaciones Químicas, Universidad Mayor de San Andrés, Casilla 303, La Paz, Bolivia.
- RAYNAL-ROQUES Aline. Muséum national d'Histoire naturelle, Laboratoire de Phanérogamie, 36 rue de Buffon, F. 75005, Paris, France.
- REY Jeanne. Laboratoire d'Hydrobiologie, Université Paul Sabatier, 118 route de Narbonne, F. 31062, Toulouse Cedex, France.
- RICHERSON Peter J. Institute of Ecology, University of California-Davis, 95616 Davis, California, USA.
- ROCHE Michel A. ORSTOM, Laboratoire d'Hydrologie, 2051 Avenue du Val de Montferrand, BP 5045, F. 34032, Montpellier, France.
- RODRIGO Luis A. Instituto de Geodinámica y Limnología, UMSA, La Paz, Bolivia.
- RONCAL GUTIERREZ María. Instituto del Mar del Perú, Apartado 292, Puno, Perú.
- SALAS Edgar. IHH-UMSA, C.P. 303, La Paz, Bolivia.
- SERVANT-VILDARY Simone. ORSTOM, Laboratoire de Géologie, 70-74 Route d'Aulnay, F. 93140, Bondy, France.
- TORRES CALDERON Julián. Instituto del Mar del Perú, Apartado 292, Puno, Perú.
- TREVIÑO Hugo P. Instituto del Mar del Perú, Apartado 292, Puno, Perú.
- VELLARD Jean. Esmeralda 1255, Buenos Aires 1007, Argentina.
- VINCENT Warwick. Taupo Research Laboratory, Division of Marine and Freshwater Studies, DSIR, Taupo, New Zealand.
- VINCENT Connie L. Taupo Research Laboratory, Division of Marine and Freshwater Studies, DSIR, Taupo, New Zealand.
- VOLKMER-RIBEIRO Cecilia. Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul, CP 1188, 90000, Porto Alegre, RS (Brasil).
- WASSON Jean-Gabriel. CEMAGREF, Laboratoire d'Ecologie des Invertébrés Aquatiques, 3 quai Chauveau, F. 69336, Lyon Cedex 09, France.
- WIRRMANN Denis. ORSTOM, Laboratoire de Géologie, 70-74 Route d'Aulnay, F. 93140, Bondy, France.
- WURTSBAUGH Wayne. Department of Fisheries and Wildlife, Utah State University, Logan, Utah, USA.
- YBERT Jean-Pierre. Universidade de Sao Paulo, Instituto de Geociências, Cidade Universitária, Caixa Postal 20899, CEP. 01498, Sao Paulo, Brasil.

## NOTA DE LOS EDITORES

El presente libro es una compilación de más de un siglo de trabajos de limnología relativos al lago Titicaca, a los cuales se agregan numerosos datos originales obtenidos estos últimos años.

Hemos deseado que esta compilación sea lo más exhaustiva posible con el fin de reunir en un solo trabajo una suma de conocimientos dispersos y generalmente de acceso difícil. Es posible que algunos documentos, imposibles de encontrar o habiendo pasado desapercibidos durante las investigaciones bibliográficas, no hayan sido tomados en cuenta. Presentamos nuestras excusas tanto a los lectores como a los autores. Empero, estimamos contar, directa o indirectamente, con la casi totalidad de la información científica existente actualmente sobre este lago.

La redacción de cada capítulo ha sido efectuada bajo la entera responsabilidad científica de su(s) autor(es) y las modificaciones que aportamos algunas veces se refieren solamente a la forma o a la longitud de los textos, con el fin de dar más consistencia y homogeneidad al conjunto del libro. Sobre este último aspecto, sin embargo, dejamos a los autores la responsabilidad de la utilización de la toponimia de su elección, la ortografía de algunos lugares geográficos variando según las fuentes de referencia. Por esta razón, algunas veces se encontrará, por ejemplo, Río Suchez escrito con una z, y también con una s (Suches) aun cuando se trata del mismo río. Se encontrará igualmente en sinonimia: Huiñaimarca, Lago Pequeño, Lago Menor o Lesser Lake así como Chucuito, Lago Grande, Lago Mayor o Great Lake. La denominación se refiere en todos los casos de dos regiones del lago Titicaca: la cuenca sur, pequeña y poco profunda y por otro lado la cuenca norte, extensa y profunda. En algunos capítulos se citan lugares geográficos sin mapas específicos para localizarlos. Rogamos al lector remitirse para eso al mapa general del lago presentado al final de esta nota.

Asimismo el lector podrá encontrar, en el curso de los capítulos, leves diferencias en las altitudes del nivel de agua, su superficie, su profundidad máxima... Es evidente que éstos son parámetros variables en el curso del tiempo y desafortunadamente no ha sido siempre posible a los autores acompañar estos datos con una fecha precisa de referencia. Sólo los capítulos tratando específicamente de estos parámetros asocian sistemáticamente las fechas de observación a los valores mencionados.

La versión original de este libro es en idioma inglés. La traducción libre realizada en español está principalmente destinada a los dos países latinoamericanos que comparten este lago. Los textos originales que sirvieron de base a esta síntesis fueron redactados sea en inglés, sea en español, sea en francés. La traducción global en español fue realizada por la señora Rina Risacher, la de inglés por el señor Bob Britton. Nuestros colegas norteamericanos, y en particular Heath Carney, nos aportaron amablemente su ayuda para algunos textos muy técnicos.

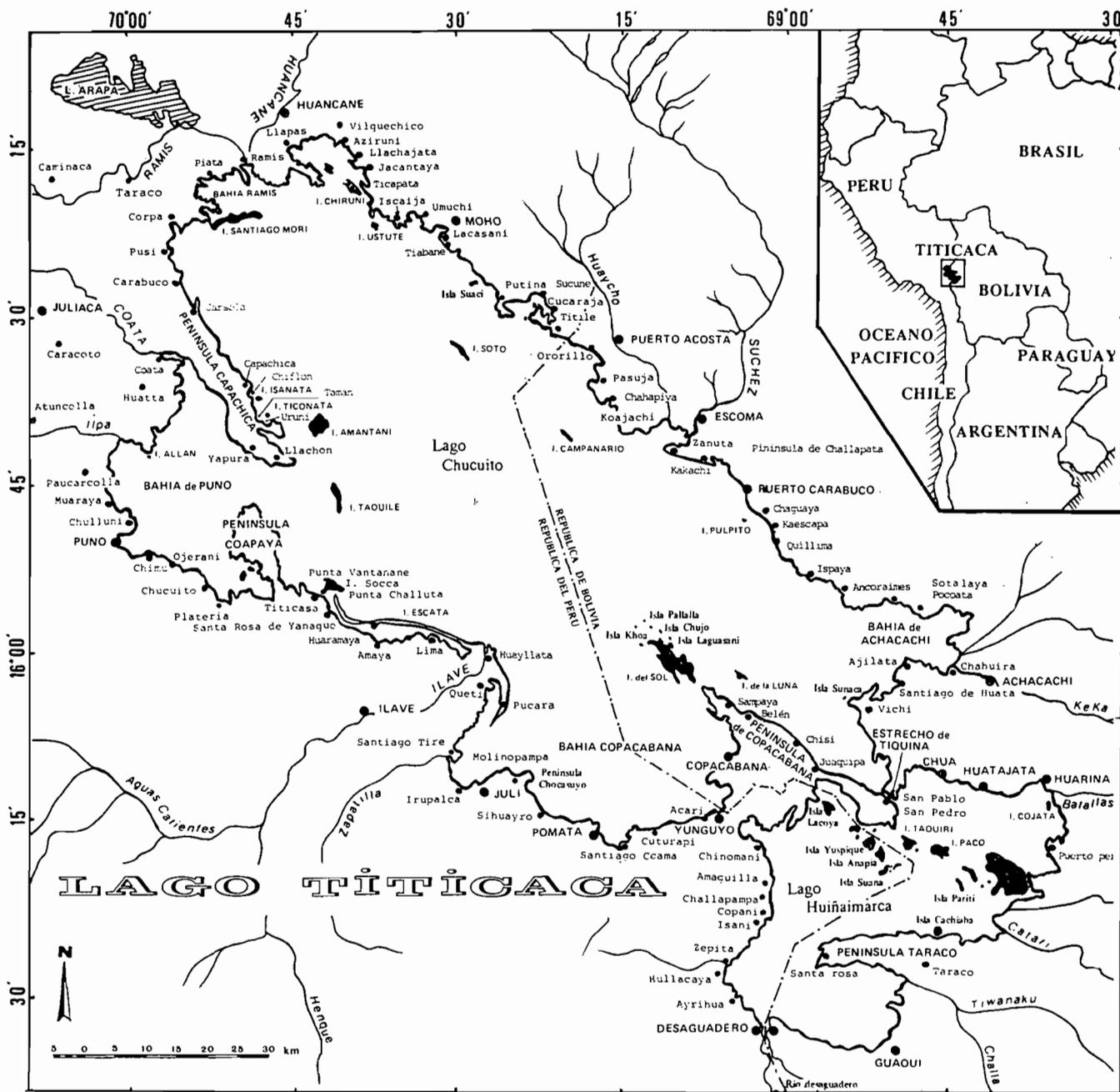
Por último, quisieramos agradecer aquí a todos los autores que aceptaron participar en esta síntesis al redactar los capítulos resumiendo sus conocimientos acerca del Titicaca en sus respectivas especialidades. Nuestros agradecimientos van también al señor Rector de la Universidad Mayor de San Andrés de La Paz (UMSA) que aceptó presentar el prólogo y al Director General del ORSTOM, cuyo instituto ayudó en la financiación de este libro.

Agradecemos igualmente a los responsables de los departamentos de Geología y de Biología de la UMSA en La Paz quienes, en el marco del convenio firmado entre la UMSA y el ORSTOM, dieron la oportunidad al personal de este instituto de descubrir y trabajar sobre un lago tropical de altitud que puede clasificarse indiscutiblemente entre los más originales y más bellos del mundo.

C. DEJOUX

A. ILTIS

\* Institut Français de Recherche Scientifique pour le Développement en Coopération; antes : Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer.



Mapa general del lago Titicaca



## PROLOGO

Las investigaciones sobre el lago Titicaca son indispensables para la preservación y desarrollo del ecosistema en todo el Altiplano boliviano. La influencia del Titicaca no se circunscribe a la zona ribereña, sino que abarca una extensa región donde la vida animal y vegetal depende de las condiciones climáticas influidas en gran medida por la relación entre el agua y la atmósfera en toda la superficie del lago.

La fuerte concentración poblacional en sus riberas demuestra que es una de las principales fuentes naturales de vida. La economía de las comunidades aledañas es la más próspera entre las que viven en el Altiplano. De otra parte, la belleza de los paisajes hace que constituya uno de los mayores atractivos para el turismo interno y externo. Por todo esto, el lago Titicaca forma parte del patrimonio más valioso de la República de Bolivia, compartido con la hermana República del Perú.

Sin embargo, a medida que surge el conocimiento sistemático, a partir de investigaciones rigurosas y de gran alcance, se pone en evidencia la fragilidad del ecosistema altiplánico. Por eso mismo, no se puede utilizar las potencialidades económicas de una masa de agua tan grande, si no se adoptan las medidas precautorias indispensables para preservar ese frágil equilibrio.

Hace algunas décadas, cuando el conocimiento acumulado era escaso, se creía que las potencialidades de riego, eran prácticamente ilimitadas y que su aprovechamiento dependía de la construcción de obras de infraestructura capaces de transportar el agua a cientos de kilómetros de distancia. Ahora la opinión es distinta, pues se ha llegado a la conclusión, científicamente fundamentada, de que esas posibilidades son reducidas. Se conoce, con precisión, los terribles efectos que ocasionaría una disminución acelerada del nivel de las aguas. No es exagerado sostener que una disminución del cuerpo de agua en no más del diez por ciento podría provocar una rápida desertización del Altiplano y un cambio climático sumamente adverso a la vida animal y vegetal.

De modo que al avanzar las investigaciones y surgir nuevos conocimientos, la importancia del lago se acrecienta. Paralelamente crece la necesidad de adoptar políticas orientadas a un manejo preciso y riguroso de toda la cuenca. Los errores humanos pueden causar irreversibles daños, en muy corto tiempo.

Para esta toma de conciencia, el libro **EL LAGO TITICACA**, es de gran utilidad. Los investigadores Claude Dejoux y André Iltis, han recopilado los principales trabajos científicos recientemente elaborados sobre diversos tópicos de tan importante fuente de vida. Por eso mismo, constituye un valioso patrimonio intelectual que enriquece al pueblo de Bolivia.

Es de destacar que durante largo tiempo, estudiosos franceses y bolivianos trabajaron con esmero, observando y analizando los diversos detalles de lo que es el lago. Al leer el libro se verifica a plenitud que los resultados son de alto valor y constituirán una referencia obligada para los investigadores que en el futuro pretendan avanzar en el develamiento de sus secretos. Podemos decir, con certeza, que éste es el estado actual de los conocimientos sobre el lago Titicaca y que tenemos entre las manos los frutos más avanzados del trabajo investigativo sobre el tema.

Es sabido que la tarea científica no tiene punto de llegada. Lo que vemos ahora es la culminación de una etapa; pero, vendrán otras que representarán una continuación y un progreso con respecto al saber actual. Sin embargo, quienes quieran avanzar, tendrán que analizar necesariamente lo que contiene este libro. Asimismo, los conductores de la política económica y social deberán basarse en sus conclusiones al diseñar y ejecutar acciones que comprometan cualquiera de las esferas de influencia del lago Titicaca.

La Universidad Mayor de San Andrés agradece al ORSTOM (Instituto Francés de Investigación Científica para el Desarrollo en Cooperación), por haber contribuido en forma tan eficaz al estudio del lago Titicaca. Los investigadores de la ORSTOM han dejado y están dejando profunda huella en el quehacer científico de la UMSA y del país todo. Lo más importante de su actividad es que se lleva a cabo en forma coordinada y complementaria con los investigadores bolivianos, lo que contribuye a consolidar la capacidad nacional para crear nuevos conocimientos.

Deseo felicitar a Claude Dejoux y André Iltis por este importante aporte a la cultura boliviana y, al mismo tiempo, agradecerles por la oportunidad de escribir estas líneas, en las que se traduce el sentir de los docentes, investigadores y estudiantes de la Universidad Mayor de San Andrés, cuya mejor intención consiste en conocer cada vez más profundamente la realidad nacional.

Lic. Pablo Ramos Sánchez  
R E C T O R  
Universidad Mayor de San Andrés  
LA PAZ

## INTRODUCCION

CLAUDE DEJOUX, ANDRE ILTIS

En la latitud 14° sur, la cadena de los Andes se separa en dos cordilleras que delimitan entre ellas una altiplanicie de aproximadamente 200.000 km<sup>2</sup>, el Altiplano, situado entre 3.600 y 4.500 m.s.n.m.

El lago Titicaca ocupa la parte septentrional de esta planicie. Tanto por su extensión como por su profundidad, es calificado como el lago navegable más alto del mundo.

Está dividido en dos cuencas lacustres : el "Lago Menor" (o Huiñaimarca) y el "Lago Mayor", llamado también Chucuito. Estas dos partes se unen por el estrecho de Tiquina, de 800 m de ancho. La profundidad máxima del Lago Mayor es de 285 m mientras que la del Lago Menor sólo alcanza 40 m. Más de los dos tercios del primero tienen una profundidad superior a 150 m en tanto que el segundo tiene solamente una profundidad de 5 a 10 metros en la mayor parte de su extensión.

Por su ubicación geográfica, el lago está sometido a condiciones climáticas propias de la zona intertropical, principalmente por la relativa estabilidad de la iluminación durante el año. Por su altitud, está influenciado por condiciones características de los climas de montaña (intensidad luminosa elevada, temperaturas bajas, desecación del aire) que interfieren con los parámetros ligados con la tropicalidad. A eso hay que agregar la morfometría particular de la cuenca lacustre en la cual coexisten grandes zonas poco profundas (Lago Menor, grandes bahías de Puno, del Ramis y de Achacachi) generalmente mal relacionadas con zonas profundas características de los lagos de tipo alpino.

El conjunto del sistema hidrológico del Altiplano es endorreico, con todas las consecuencias que tal situación puede crear sobre los componentes biológicos del medio. El lago mismo funciona casi como un sistema cerrado, evacuando su único emisario, en la situación hidrológica actual, menos del 5 % de las pérdidas totales de agua. Sometidas a una fuerte evaporación, y con una tasa de residencia media de 63 años, las aguas poseen un contenido en sales disueltas de cerca de un gramo por litro, lo que las distingue de las aguas mucho más dulces de la mayoría de los lagos de montaña andinos.

Se debe también observar que el lago está situado en el centro de dos medios geográficos bien distintos, la franja desértica de la costa del Pacífico al oeste y la inmensa selva amazónica que se extiende hasta el Atlántico al este.

Además de estas características limnológicas originales, el lago Titicaca representa en la mitología inca el lugar de los orígenes del hombre, de donde nacieron el sol, la luna y las estrellas, según la voluntad de Viracocha, creador del mundo. Fue ahí, después del gran Diluvio que destruyó la tierra, que la humanidad hizo sus primeros pasos... Lugar sagrado de los Incas quienes veían aquí los límites de la tierra, el lago era para ellos el punto de encuentro donde se articulaba la noción del tiempo y del espacio.

Aun cuando los españoles ya habían recorrido durante años el Altiplano, fue probablemente un francés, Alcide d'Orbigny, uno de los primeros científicos que se interesó sobre el lago Titicaca durante uno de sus viajes a América del Sur entre 1826 y 1833 llevando algunas colecciones de organismos a Europa. De hecho las primeras descripciones de moluscos provienen de sus muestreos.

Por la misma época, J. B. Pentland, otro científico entonces cónsul de Gran Bretaña en Bolivia, estudia este original medio acuático durante dos viajes efectuados a diez años de intervalo (1827-28; 1837-38). Este geógrafo realiza los primeros mapas precisos del lago y de su región y al mismo tiempo colecta material biológico que envía a Europa, particularmente peces que servirán a Cuvier y Valenciennes para describir las primeras especies de *Orestias*. Después de las visitas de Castelnau y Weddel (1843-47) otras colecciones de organismos llegan a Europa. Posteriormente otros investigadores no le dan mucha importancia al estudio efectivo del lago (Squier, 1870; Orton, 1873; Marcoy, 1877; Puente, 1892; Tovar, 1892; Basadre, 1894). Empero, en 1875, Agassiz y Garman realizan en menos de 2 meses el primer estudio coordinado de este medio, al efectuar conjuntamente registros batimétricos, hidrográficos y biológicos, cuyos resultados son publicados en 1876 y 1877.

Hay que esperar hasta principios del siglo veinte para que expediciones más estructuradas se organicen, principalmente la de Créqui-Monfort y Sénéchal de la Grange (1903), a la cuál participa el zoólogo Neveu-Lemaire. A este último se deben los primeros inventarios faunísticos de gran amplitud que confirman, después del estudio del material colectado, la poca diversidad específica ya señalada por Agassiz y Garman (1876).

En 1937, bajo la dirección de H.C. Gilson, se organiza la primera expedición cuyo objetivo es, además de completar las colecciones de organismos realizadas anteriormente, poner en evidencia las relaciones existentes entre la fauna y la flora. Sin embargo, esta visión ecológica de los diferentes ecosistemas estudiados, y muy particularmente del lago Titicaca, sólo es detallada muy parcialmente en los diferentes trabajos que resultarán de las muestras de esta expedición inglesa. En la mayoría de los casos, las publicaciones se limitan a asociar a los complementos de inventarios una descripción sucinta de los lugares de muestreo. La "Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca" tiene, no obstante, el mérito de agrupar un hidrólogo, un químico, tres zoólogos, un entomólogo y un botánico, y sus trabajos, tan amplios como minuciosos, son aún actualmente de suma importancia; representan en muchos campos uno de los principales parámetros de referencia de la presente síntesis.

Después de una interrupción de casi diez años debida a la segunda guerra mundial, se efectuaron estudios puntuales cuyos resultados van a agregarse a los ya adquiridos para completar los conocimientos relativos a la biología del lago (Vellard, 1951 a 1954; Niethammer, 1953; Brundin, 1956; Ueno, 1967) y a su geología, físico-química o limnología general (Newell, 1945; Schindler, 1955; Monheim, 1956; Löffler, 1960; Derkosch y Löffler, 1961).

Se deberá esperar hasta 1972, año de la instalación del laboratorio del Instituto del Mar del Perú (IMARPE) en Puno, para que estudios coordinados se realicen nuevamente. A partir de 1973, la Universidad de Davis (California) emprende, en cooperación con este instituto, un programa de observaciones regulares en la bahía de Puno y en la parte peruana del Lago Mayor. En 1974, la Universidad Mayor de San Andrés (UMSA) de La Paz y el ORSTOM, ex-Office de la Recherche Scientifique et Technique Outre-Mer, y posteriormente Institut français de Recherche scientifique et technique pour le Développement en Coopération, inician un programa común de investigaciones limnológicas en la parte boliviana, primero en el Huiñaimarca, luego en el Lago Mayor. Se empieza por estudios morfométricos y sedimentológicos antes de tomar en cuenta el campo biológico.

A pesar de la instalación de sistemas de investigación en cooperación y de la relativa facilidad de acceso a los Andes y a sus medios acuáticos, las expediciones científicas continúan. Así, en junio-julio 1978, investigadores norteamericanos organizan un viaje científico conocido con el nombre de "Catherwood Bolivian-Peruvian Altiplano Expedition" agrupando dos zoólogos, un entomólogo, un algólogo y un botánico. Sus principales resultados se publican algunos años más tarde (Roback *et al.*, 1980; Roback y Coffman, 1983) y representan una importante contribución al conocimiento de los insectos acuáticos de esta región de América Latina.

De 1983 a 1985, se realizó un programa peruano-boliviano de evaluación de los recursos del Titicaca con los auspicios del SELA (Sistema Económico Latino-Americano) y de OLDEPESCA (Organización Latinoamericana de Desarrollo Pesquero). La Universidad de La Paz desarrolla entonces investigaciones sobre las variaciones espacio-temporales de las características físico-químicas y del plancton durante los años 1984-1985. Por su parte el Instituto del Mar del Perú en Puno orienta sus trabajos hacia la estimación de las poblaciones piscícolas existentes.

Por otro lado, debemos mencionar la instalación en 1988, en el marco de la cooperación económica entre Japón y Bolivia, de una estación experimental de piscicultura situada a orillas del Lago Menor cerca del estrecho de Tiquina. Está orientada particularmente a la producción de alevinos de truchas y al estudio de la biología de esta especie en el lago.

Es muy probable que sean necesarios en los próximos años conocimientos cada vez más amplios sobre el Titicaca, sobre todo si se toma en cuenta que diversos proyectos de desarrollo presentes y futuros, de tipo regional, están programados para esta zona. Por esta razón, nos ha parecido indispensable hacer un balance, en un trabajo de síntesis, de los datos adquiridos sobre esta cuenca lacustre desde hace más de un siglo, al encontrarse los resultados de los numerosos estudios efectuados hasta la fecha muy divididos, incompletos y diseminados entre diversos países.

De este modo, hemos intentado realizar el más exhaustivo estado posible de los conocimientos actuales a partir de la documentación existente y de los resultados de observaciones más recientes, con el objetivo de constituir algo así como un banco de datos sobre este ecosistema original. Esta síntesis que evidencia las deficiencias e imperfecciones existentes debería permitir orientar las futuras investigaciones. Estas deberán completar la parte descriptiva de este trabajo y, más adelante, desarrollar el estudio dinámico de las relaciones de las diversas comunidades entre sí y con el medio, aspecto que apenas ha sido enfocado hasta ahora.

Los capítulos siguientes describen poblaciones biológicas lacustres cuyo importante endemismo ha sido frecuentemente mencionado en la literatura. En realidad, esta noción debe moderarse y debe ser considerada con cierta restricción puesto que, en realidad, el endemismo sólo afecta a algunos grupos. Se manifiesta sobre todo en los moluscos, de los cuales la mayoría de las especies (con excepción de *Taphius montanus*) solamente se conocen en el Titicaca. Sucede lo mismo para los anfípodos donde sólo *Hyaella inermis* se encuentra en otros medios del Altiplano. Los peces originarios del lago presentan también un fuerte endemismo, señalándose también sólo algunas raras especies de *Orestias* y del género *Trichomycterus* en otros medios acuáticos vecinos del lago.

Para la mayoría de los otros grupos taxonómicos, nos encontramos con una flora o una fauna cosmopolita a nivel sea de los Andes, sea del nuevo continente e incluso a nivel mundial. Aun cuando algunas especies nuevas son actualmente conocidas sólo en el Titicaca, es muy probable que prospecciones más intensivas y más amplias permitan aumentar su área de distribución.

En realidad, los elementos más vágiles encontrados en el Titicaca han colonizado generalmente otros medios circumlacustres, mientras que, por el contrario, los elementos faunísticos que viven en los medios acuáticos vecinos no se adaptan necesariamente a las aguas un poco saladas del lago, lo que es particularmente evidente para la entomofauna.

Considerando un aspecto más dinámico, los antiguos datos son muy puntuales y muy reducidos para poder permitir bosquejar un esquema evolutivo en el tiempo de la fauna o de la flora del lago. No obstante, algunas especies anteriormente señaladas como dominantes sólo son esporádicas actualmente (algunos moluscos y anfípodos), mientras que otros taxones han desaparecido. Si en este último caso, se puede evocar el azar de los muestreos, es indudable que los cambios en las predominancias tienen razones más complejas. Excepto para la fauna ictiológica que ha sido, y continúa, muy influenciada por la pesca y por las introducciones de especies, es poco probable que acciones antrópicas originen directamente cambios radicales de los grupos específicos.

Quizás deba evocarse algunos ritmos internos propios al lago Titicaca, aunque, para numerosos grupos, sea difícil evidenciar ciclos estacionales marcados, particularmente para la escala intraanual. Para un nivel interanual, escasos estudios abarcando por lo menos dos años ponen en evidencia variaciones a menudo acíclicas que parecen ser más particularmente la consecuencia directa de la variabilidad de los factores abióticos que de grandes ritmos de naturaleza biológica.

En el campo aplicado, tres puntos merecen ser estudiados más minuciosamente, el primero de ellos siendo el problema de principios de polución; efectivamente, aun si la interrupción en razón de la no rentabilidad de la mayoría de las explotaciones mineras de la cuenca es un hecho positivo en este aspecto, el aumento de los pobladores ribereños, constatado estos últimos años, ya está ocasionando contaminaciones en algunas bahías casi cerradas.

En segundo lugar, la evolución hidrológica del lago es un parámetro que se debe estudiar con mucha atención. Varios proyectos de explotación prevén extracciones de agua más o menos importantes en este medio, por lo que es importante conocer con precisión las variaciones del potencial hídrico disponible dependientes de los riesgos climáticos.

Finalmente, las estimaciones de la producción piscícola global y de sus variaciones son todavía, sino inexistentes, por lo menos muy aproximativas para un sistema que provee una parte importante de la alimentación de poblaciones de las regiones circundantes. La dinámica de las poblaciones de truchas y de pejerreyes, desde su introducción en este medio hace más de cuarenta años, es prácticamente desconocida para el conjunto del lago así como para las poblaciones de especies indígenas. Por lo tanto, los elementos para la gestión más racional de los recursos piscícolas deben ser colectados en los plazos más breves.

Despertar el interés para un mejor desarrollo de las investigaciones sobre este lago tan particular es asimismo una de las metas de este libro y deseamos profundamente lograr este objetivo.

## Referencias

- AGASSIZ (A.), GARMAN (S.W.), 1876. – Exploration of Lake Titicaca. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, Harvard, 3 : 273–349.
- BASADRE (M.), 1894. – Los lagos de Titicaca. *Bol. Soc. Geogr.*, Lima, 3.
- BRUNDIN (L.), 1956. – Die bodenfaunistischen Seetypen und ihre Anwendbarkeit auf die Sudhalbkugel. Zugleich ein Theorie der produktionsbiologischen Bedeutung der glazialen Erosion. *Rep. Inst. Freshw. Res.*, Drottningholm, 37 : 186–235.
- CASTELNAU (F. de), 1855. – Expédition dans les parties centrales de l'Amérique du Sud, de Rio de Janeiro à Lima et de Lima au Para. Paris, 6 vol.
- CREQUI-MONTFORT (G. de), SENECHAL DE LA GRANGE (E.), 1904. – Rapport sur une mission scientifique en Amérique du Sud (Bolivie, République Argentine, Chili, Pérou). *Nouvelles Arch. des Missions Scientifiques*, 12, 81.
- DERKOSCH (I.), LÖFFLER (H.), 1960. – Spektrochemische Spurenanalyse Südamerikanischer Binnengewässer. *Ark. Geofysik*, 3 : 337–345.
- D'ORBIGNY (A.), 1835–47. – Voyages dans l'Amérique méridionale. Pitois-Levrault et Cie., Paris, 7 tomes, 11 volumes.
- GILSON (H.), 1939–40. – The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937. *Trans. Linn. Soc. London*, ser. 3, 1 : 1–357.
- LÖFFLER (H.), 1960. – Limnologische Untersuchungen an Chilenischen und Peruanischen Binnengewässern. *Ark. Geofysik*, 3 : 155–254.
- MARCOY (P.), 1877. – Voyage dans la région du Titicaca et dans les vallées de l'est du Bas-Pérou. *Le Tour du Monde*, 257 p.
- MONHEIM ( ), 1956. – Beiträge zur Klimatologie und Hydrologie des Titicacabeckens. *Selbstverl. d. Geograph. Heidelberg*, 1 : 1–152.
- NEVEU-LEMAIRE (M.), 1906. – Les lacs des hauts plateaux de l'Amérique du Sud. Imprimerie Nationale, Paris, 197 p.
- NEWELL (N.D.), 1945. – Geology of the Lake Titicaca region. Geological Society of America, Mem. 36, 111 p.
- NIETHAMMER (G.), 1953. – Vogelleben am Titicaca See. *Natur. V. Volk.*, 83 : 409–416.
- ORTON (J.), 1873. – The Andes and the Amazon. New York, 645 p.
- PENTLAND (J.B.), 1948. – The Laguna of Titicaca and the valleys of Yukai, Collao and Desaguadero in Peru and Bolivia from geodesic and astronomic observations made in the years of 1827 and 1828, 1837 and 1838. *British Admiralty Chart*, n° 1268, London.
- PUNTE (I. la), 1892. – Estudio monográfico del lago Titicaca bajo su aspecto físico y histórico. *Bol. Soc. Geogr.*, Lima, 1 : 363.
- ROBACK (S.S.), COFFMAN (W.P.), 1983. – Results of the Catherwood Bolivian-Peruvian Altiplano Expedition. Part 2 : Aquatic Diptera including montane Diamesinae and Orthoclaadiinae (Chironomidae) from Venezuela. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, 135 : 9–79.
- ROBACK (S.S.), BERNER (L.), FLINT (O.S.), NIESER (N.), SPRANGLER (P.J.), 1980. – Results of the Catherwood Bolivian-Peruvian Altiplano Expedition. Part 1. Aquatic insects except Diptera. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, 132 : 176–217.
- SCHINDLER (O.), 1955. – Limnologische Studien im Titicacasee. *Arch. Hydrobiol.*, 51 (1) : 42–53.
- SQUIER (E.G.), 1870. – On the basin of Lake Titicaca. *Rep. Brit. Ass., Trans. of Sections* : 175.
- TOVAR (A.), 1892. – Lago Titicaca. Observaciones sobre la disminución progresiva de sus aguas. *Bol. Soc. Geogr.*, Lima, 1 : 163–167.
- UENO (M.), 1967. – Zooplankton of Lake Titicaca on the Bolivian side. *Hydrobiologia*, 29 : 547–568.

- VALENCIENNES (A.), 1839. – Rapport sur quelques poissons d'Amérique rapportés par M. Pentland. *L'Institut*, 7 : 118.
- VALENCIENNES (A.), 1846. – Des *Orestias*. In : Histoire naturelle des poissons. Cuvier et Valenciennes 18; Bertrand, Paris : 221–244.
- VELLARD (J.), 1951. – Estudios sobre batracios andinos. 1 : El grupo *Telmatobius* y formas afines. *Memor. Mus. Hist. Nat. Javier Prado*, Lima, 1 : 90 p.
- WEDDEL (H.A.), 1852. – Aperçu d'un voyage dans le nord de la Bolivie et dans les parties voisines du Pérou. L. Martinet, Paris, 28 p.

# I

## *GENESIS*



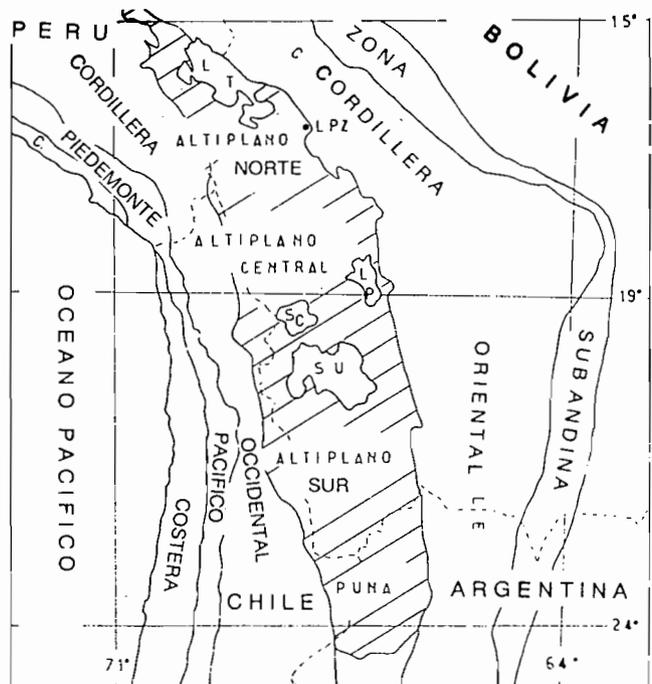
# I.1 Formación geológica y evolución

ALAIN LAVENU

El Altiplano es una gran cuenca intramontañosa de los Andes centrales del Perú, de Bolivia y Argentina, situada entre las Cordilleras Occidental y Oriental (fig. 1). Se extiende sobre 2.000 km de largo y 200 km de ancho aproximadamente, a una altitud variando de 3.700 a 4.600 metros. Su drenaje es endorreico. El norte y el centro del Altiplano están ocupados por dos grandes lagos permanentes : los lagos Titicaca y Poopó. La parte sud es más árida ; es el dominio de los "salares"\* : Coipasa, Uyuni.

Desde principios del Cuaternario, el Altiplano ha sido ocupado por lagos que no han tenido siempre la extensión de los lagos actuales. El estudio de los sedimentos lacustres antiguos permite reconstituir la historia de esta cuenca (MOON, 1939; NEWELL, 1949; AHLFELD y BRANISA, 1960).

Fig. 1. - Localización del Altiplano en la Cordillera de los Andes centrales (según LAVENU *et al.*, 1984). C : Cochabamba ; CR : Crucero ; LP : Lago Poopó ; LPZ : La Paz ; LT : Lago Titicaca ; SC : salar de Coipasa ; SU : salar de Uyuni.



Mientras que el Plioceno se caracteriza por depósitos fluviales y lacustres correspondiendo a un medio relativamente caliente, el paso al Cuaternario es marcado por un cambio climático importante. El clima sufre un brusco enfriamiento y aparecen glaciaciones hacia 3 millones de años (3 Ma). Se desarrollan durante el Cuaternario y este cambio climático ocasiona modificaciones profundas en el tipo de los depósitos. En efecto, los sedimentos del Cuaternario del Altiplano se presentan bajo facies particulares de altitud : glaciares e interglaciares en las cordilleras y en el piedemonte, fluviales hasta torrenciales en el piedemonte y en la altiplanicie, lacustres hasta evaporíticos en el centro de la cuenca.

El estudio de estos paleolagos y el que fue realizado sobre los estados glaciares principales de la Cordillera Oriental han permitido establecer relaciones entre las tres formaciones lacustres y los tres estados de recesión glacial más recientes (SERVANT, 1977 ; SERVANT y FONTES, 1978) (fig. 2). Más recientemente el descubrimiento en el norte del Altiplano de dos episodios lacustres antiguos ha permitido establecer las mismas relaciones entre estos niveles lacustres y las dos primeras glaciaciones cuaternarias (LAVENU *et al.*, 1984) (fig. 3).

\* Extensas costras de sal más o menos espesas, ocupando el fondo de depresiones, pudiendo estar, localmente o episódicamente, cubiertas por una delgada capa de agua.

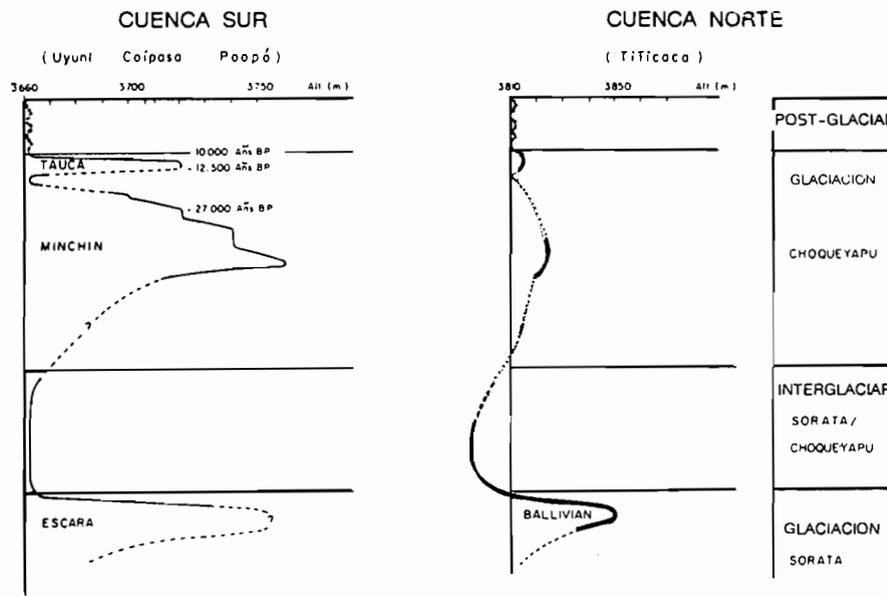


Fig. 2. - Correlaciones entre las formaciones glaciares y lacustres del Pleistoceno del norte del Altiplano (según SERVANT y FONTES, 1978).

EDAD (Ma)*	EPOCA	SUPERFICIES	EVENTOS LACUSTRES	EVENTOS GLACIAR E INTERGLACIAR	EVENTOS TECTONICOS
0.01	ACTUAL	10	TITICACA	Morenas	
	HOLOCENO	11	TAUCA	CHOQUEYAPU II	
	PLEISTOCENO SUPERIOR	12	MINCHIN	CHOQUEYAPU I	
0.5		13	BALLIVIAN (ULLOMAF.)	SORATA	EXTENSION N S
1.6	PLEISTOCENO INFERIOR	54	CABANA	KALUYO	
		55	MATARO	Purapurani F. (1.6 Ma) CALVARIO	
	PLIOCENO	56	FORMACION tuff Chijini (2.8 Ma) LA PAZ	PATAPATANI	COMPRESION N S COMPRESION E W

\* según Berggren et al., 1985

Fig. 3. - Relaciones estratigráficas, morfológicas y tectónicas durante el Pleistoceno.

Así, las extensiones lacustres máximas corresponden al final de una glaciación o de un estado glaciario y se deben al deshielo de los glaciares (SERVANT y FONTES, 1978). Las discontinuidades entre los diferentes estados están marcadas por superficies de ablación que corresponden al final de la evolución morfológica de cada estado interglaciario.

El Cuaternario es posterior a una superficie de ablación poligénica S6 cuya evolución es compleja. En el piedemonte de la Cordillera Oriental, es posterior a un nivel volcánico (tuf Chijini) datado en 2.8 Ma (LAVENU et al., 1989).

La extensión y los límites de estas capas de agua están directamente ligadas a las modificaciones climáticas y a la tectónica. Por estas razones, se constata que los diferentes depósitos lacustres no están superpuestos sino encajonados unos dentro de los otros. El estudio de los niveles lacustres se hará según el orden cronológico, del más antiguo al más reciente.

### El Pleistoceno antiguo

La existencia de los dos niveles lacustres más antiguos está claramente demostrada al noroeste del lago Titicaca, tanto en el Perú como en Bolivia (LAVENU *et al.*, 1984). Los afloramientos están marcados por depósitos gruesos (torrenciales y fluviales) al pie de los márgenes de la cuenca y por depósitos finos (lacustres) hacia el centro de la cuenca.

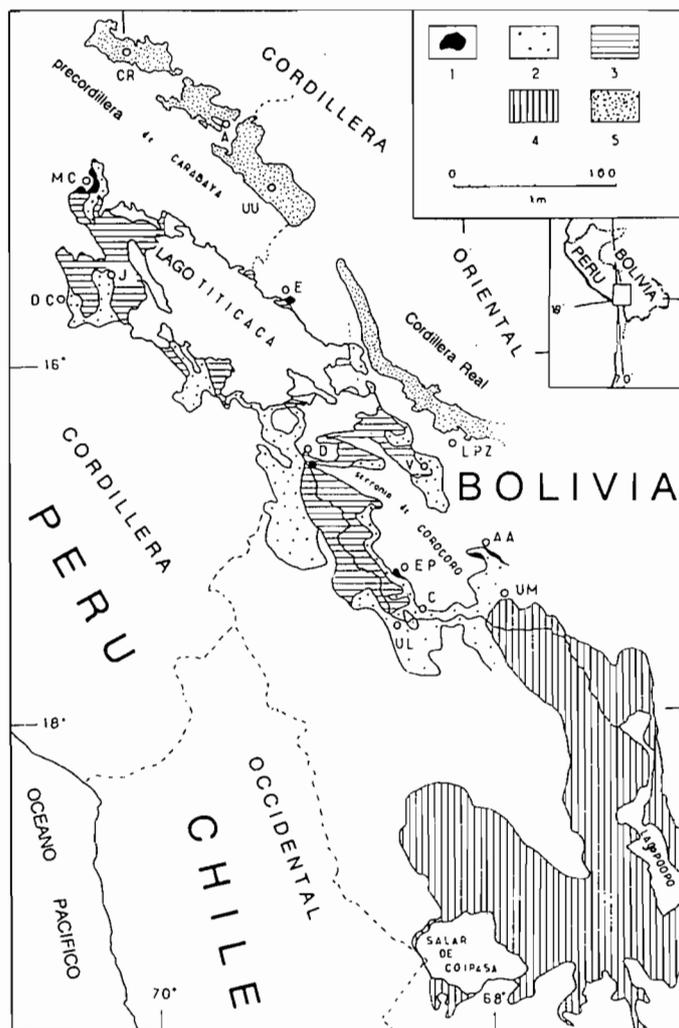


Fig. 4. - Las extensiones lacustres en el norte y el centro del Altiplano (según LAVENU *et al.*, 1984).  
 1 : lago Mataro; 2 : lago Cabana; 3 : lago Ballivián (formaciones Ulloma y Azángaro); 4 : lago Minchín; 5 : Formaciones glaciares y fluvio-glaciares del piedemonte de la Cordillera Oriental. A : Ananea; AA : Ayo Ayo; C : Callapa; CR : Crucero; D : Desaguadero; DC : Deustua-Cabana; E : Escoma; EP : Estación Pando; J : Juliaca; LPZ : La Paz; MC : Mataro Chico; UL : Ulloma; UM : Umala; UU : Ulla Ulla; V : Viacha. Los lagos Escara y Tauca no fueron representados. En las regiones del lago Poopó y del salar de Coipasa, los límites del lago Tauca están incluidos en los límites del lago Minchín. En el norte, los límites de los lagos Minchín y Tauca son sensiblemente los mismos que los del lago Titicaca actual.

El depósito más antiguo, llamado Mataro (fig. 4), se presenta bajo la forma de una serie detrítica fluvial mostrando una alternancia de bancos arcillo-arenosos de color ocre y de arenas y gravas. La serie, incompleta, aflora sobre aproximadamente 50 metros de espesor. Un asta de cérvido fósil indica una edad cuaternaria indiferenciada. La cima del nivel Mataro corresponde a una superficie de ablación que se desarrolla a una altitud actual de 3.950 metros alrededor de la paleo-cuenca (superficie S5) (fig. 5). Este lago posee su máximo de extensión después de la glaciación Calvario (DOBROVOLNY, 1962) posterior a 2.8 Ma (LAVENU *et al.*, 1989). Es el equivalente de la Formación Purapurani de la cuenca de La Paz, datada del Pleistoceno inferior a 1.6 Ma (LAVENU *et al.*; 1989) y el equivalente de los sedimentos del Pleistoceno inferior de Ayo Ayo, más al sur (HOFFSTETTER *et al.*, 1971).

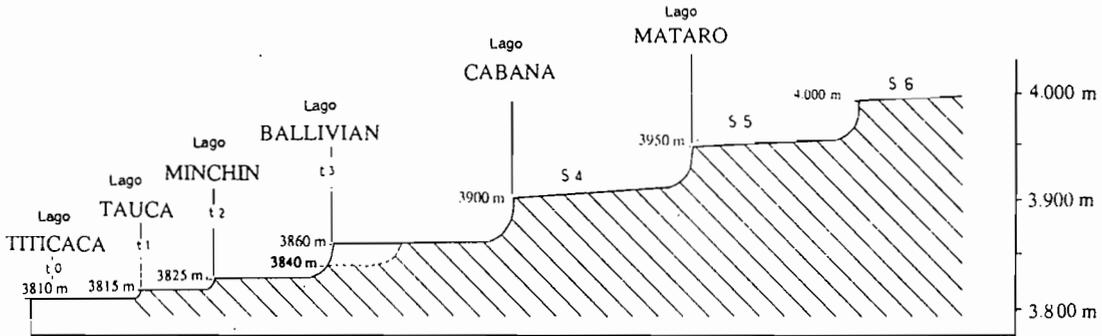


Fig. 5. - Encajonamiento de los diferentes niveles lacustres en el norte del Altiplano (según LAVENU *et al.*, 1984).

La unidad Cabana, que se forma después de la glaciación Kaluyo (SERVANT, 1977) se encajona en la serie precedente. Este encajonamiento muestra que la capa de agua Cabana tiene una superficie y un volumen reducidos con relación a lo anterior. Los depósitos lacustres, que aún poseen indicios, fluviales, afloran sobre unos cincuenta metros de espesor.

Esta unidad está recortada por la superficie S4 que se encuentra a una altitud de 3.900 metros.

Generalmente, en el piedemonte y en la Cordillera, las superficies S5 y S4 dominan de varias decenas de metros el fondo de los valles de los ríos actuales. La existencia de estas dos superficies, en el norte y el centro del Altiplano, permite pensar que el paso Ulloma-Callapa, gollizo entallado por el río Desaguadero, no debía existir en el Pleistoceno inferior : los dos lagos Mataro, luego Cabana, solamente formaban un solo plano de agua en el Altiplano (fig. 6).

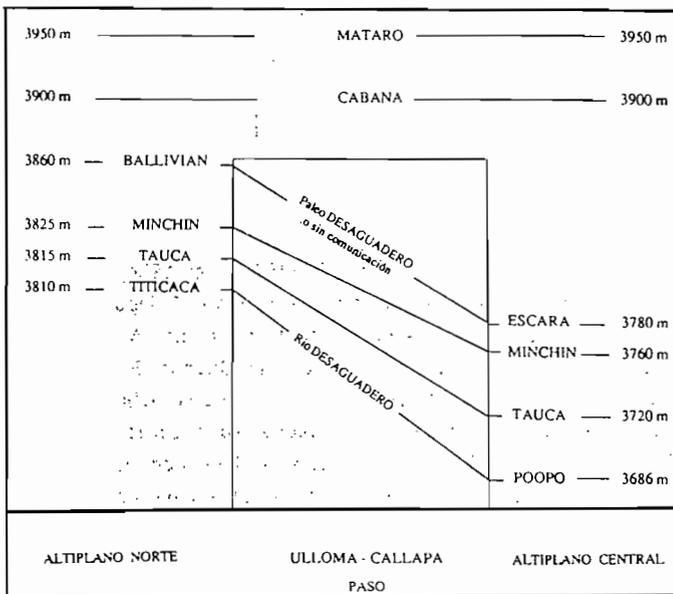


Fig. 6. - Comunicaciones entre las cuencas norte y centro-sur a nivel del paso Ulloma (según LAVENU *et al.*, 1984).

## ***El Pleistoceno superior***

Posteriormente a la glaciación Sorata, los niveles lacustres del lago Ballivián (Formación Ulloma en Bolivia, Formación Azángaro en el Perú) (BOWMAN, 1909) se encajonan en los depósitos Cabana.

Estos depósitos son muy fosilíferos y recientes trabajos permiten atribuirles una edad Pleistocena antigua, Ensenadense o Lujanense inferior en la cronología sudamericana (HOFFSTETTER, 1986 ; MARSHALL *et al.*, 1991 ; MARSHALL y SALINAS, 1991). Una fauna comparable existe en la cuenca de Tarija, en el sud de Bolivia, donde un nivel volcánico dió una edad Ensenadense de 0.7 Ma (McFADDEN *et al.*, 1983). Los sedimentos del lago Ballivián corresponden a un plano de agua situado a 3.860 metros de altitud actual. Al pie de los relieves y en las cordilleras, las superficies de ablación que le corresponden, pasan a terrazas aluviales (t3) donde están ampliamente desarrolladas. Estas terrazas se encuentran generalmente a 5 ó 6 metros por encima de los ríos actuales.

Alrededor del lago Titicaca, algunos índices de terrazas lacustres a una altitud de 3.840 metros podrían corresponder a un episodio postglaciar de un primer estado Choqueyapu.

En el sud del Altiplano, los niveles lacustres de la Formación Escara pueden corresponder a los del lago Ballivián (SERVANT, 1977). Estos niveles están a una altitud actual más baja (3.780 metros) y demuestran la existencia del paso Ulloma-Callapa.

La cima del Pleistoceno está marcada por los depósitos del lago Minchín que se encajonan en los sedimentos del lago Ballivián. Este plano de agua se caracteriza por una superficie de ablación y por terrazas (t2) situadas a 3.825 metros de altitud, entre 10 y 15 metros por encima del nivel actual del lago Titicaca. Estas terrazas del Altiplano corresponden, río arriba, a terrazas aluviales, situadas 3 a 4 metros por encima de los ríos actuales.

Este lago, dividido en dos capas de agua por el paso Ulloma-Callapa, es muy reducido en el norte del Altiplano, mientras que su extensión es aún grande en el sur. Fósiles incompletos, permiten asignarle una edad Lujanense indiferenciada (LAVENU, 1984 ; MARSHALL y SEMPERE, 1991 ; MARSHALL *et al.*, 1991). En el sur, una terraza lacustre intermediaria ha sido datada a 27.000 años BP (SERVANT y FONTES, 1978).

## ***El Holoceno***

El Holoceno del Altiplano está caracterizado por el lago Tauca (SERVANT, 1977). Está también dividido en dos capas de agua por el paso Ulloma-Callapa. Su superficie ha sido reducida con relación al lago Minchín (STEINMANN, 1929). En los alrededores de este paleolago, se nota la presencia de terrazas aluviales bajas, turbosas, sobre el conjunto del Altiplano y en las cordilleras. Es el sistema t1 ; se sitúa a un metro por encima de los talwegs. En el centro del Altiplano, SERVANT y FONTES (1978) le asignan una edad comprendida entre 12.500 y 10.000 años B.P.

Los lagos Minchín y Tauca están ligados a los deshielos de los glaciares de la glaciación Choqueyapu que consta de dos estados principales (TROLL, 1927; TROLL y FINSTERWALDER), Choqueyapu I antes de Minchín y Choqueyapu II antes de Tauca.

El lago Tauca se ha estabilizado a 5 metros por encima del nivel del lago Titicaca actual. En el norte del Altiplano, se encontraba a una altitud de 3.815 metros, y a una altitud de 3.720 metros en el sur. La superficie del lago puede estimarse a aproximadamente 52.000 km<sup>2</sup> mínimo. SERVANT y FONTES (1978) le atribuyen 43.000 km<sup>2</sup> en el sud del Altiplano y en el norte, al emplazamiento del Titicaca, la capa de agua Tauca debía ocupar 9.000 km<sup>2</sup> aproximadamente. Estas capas de agua se redujeron y, actualmente, sólo queda el lago Titicaca (8.560 km<sup>2</sup>) a 3.810 metros de altitud en el norte del Altiplano, el lago Poopó (3.686 m) en el centro y los "salares" (3.650 m) en el sur. Al mismo tiempo, los glaciares disminuyeron también de volumen y de superficie.

## ***La Neotectónica***

En el Plioceno, la Cordillera de los Andes adquirió prácticamente su altitud actual. Entre 2 y 3 Ma, los depósitos de edad pliocena superior fueron afectados por una tectónica en compresión. Este acortamiento, de dirección NE-SW a E-W, es responsable de pliegues y de fallas inversas (LAVENU, 1988 ; LAVENU y MERCIER, 1991). En el Cuaternario antiguo, una segunda deformación

compresiva, menor, afecta los depósitos de edad pliocena superior a cuaternaria antigua. Corresponde a fallas inversas resultando de un acortamiento N-S.

Posteriormente a estos eventos compresivos, el Altiplano y sobre todo los piedemontes de las Cordilleras Occidental y Oriental, son afectados por una tectónica en extensión de dirección N-S a N20°E. Esta deformación, que interesa a todo el Cuaternario hasta el período actual, se debe a un efecto de alta topografía. Este estado de tensión particular está descrito en los Andes centrales del Perú por SEBRIER *et al.* (1985).

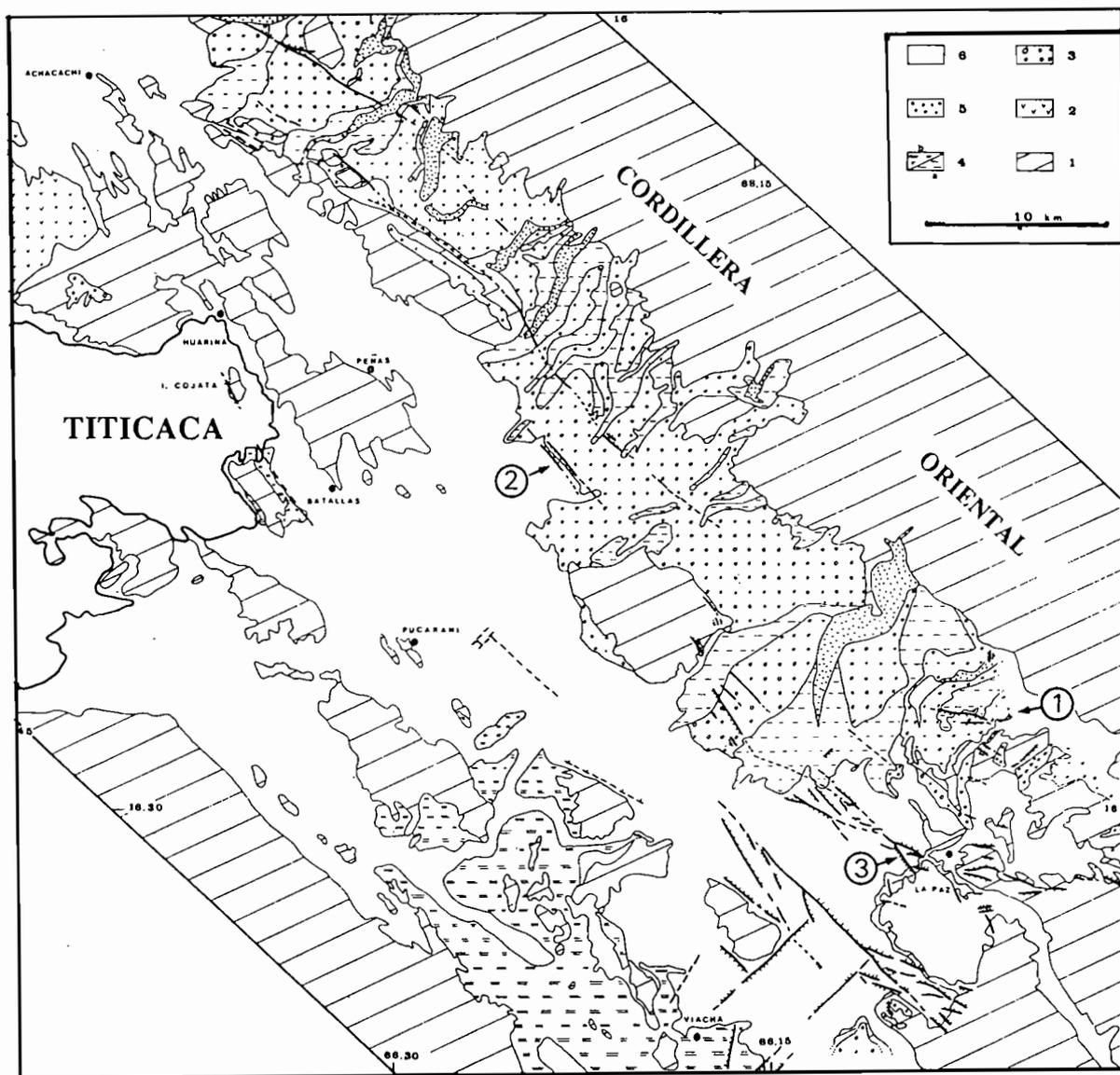


Fig. 7. - Esquema estructural del piedemonte de la Cordillera Oriental entre La Paz y el lago Titicaca (según LAVENU, 1981). 1 : formaciones indiferenciadas ante-Pleistoceno; 2 : volcanismo cuaternario; 3 : formaciones glaciares ante Sorata; 4 : (a) morenas Sorata, (b) Formación Ulloma; 5 : morenas Choqueyapu; 6 : Cuaternario reciente.

Estas deformaciones frágiles son la causa de una importante fracturación de la cuenca plio-cuaternaria entre el lago Titicaca y La Paz. Las fallas normales tienen una dirección WNW-ESE a NW-SE (fig. 7).

Después de la elaboración de las superficies S6 y S5 y la acumulación de los depósitos interglaciares Purapurani datados a 1.6 Ma (LAVENU *et al.*, 1989), la deformación en extensión de dirección N-S afecta los depósitos pleistocenos antiguos (fig. 8). En la región de La Paz, observaciones de campo permiten evidenciar un primer período de extensión pleistoceno (ante S6 o S5). En La Paz, el rechazo vertical de algunas fallas normales, de dirección N125°E, alcanza 400 metros (fig. 9 ; puntos 1 y 2 en la fig. 7). Sucede lo mismo en la orilla del lago, al oeste de Huarina, al pie de la Cordillera Oriental, donde los depósitos de edad pliocena son llevados a altitudes anormalmente elevadas. En la orilla nordeste del lago, en Escoma, la superficie S4 está situada a altitudes comprendidas entre 3.900 y 3.960 metros (fig. 10). Los desniveles, respectivamente de 200 metros entre S5 y S4 y de 100 metros entre S5 y S6 son, aquí también, anormalmente fuertes comparados a los del centro del Altiplano donde sólo alcanzan 50 metros.

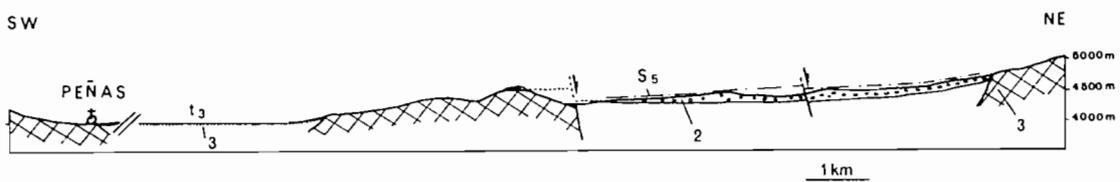


Fig. 8. - Corte del piedemonte de la Cordillera Oriental al nordeste de Peñas. Fallas cuaternarias con rechazo hectométrico (según LAVENU, 1981). 1 : formaciones indiferenciadas ante-Pleistoceno; 2 : formaciones del Pleistoceno antiguo; 3 : Cuaternario reciente.

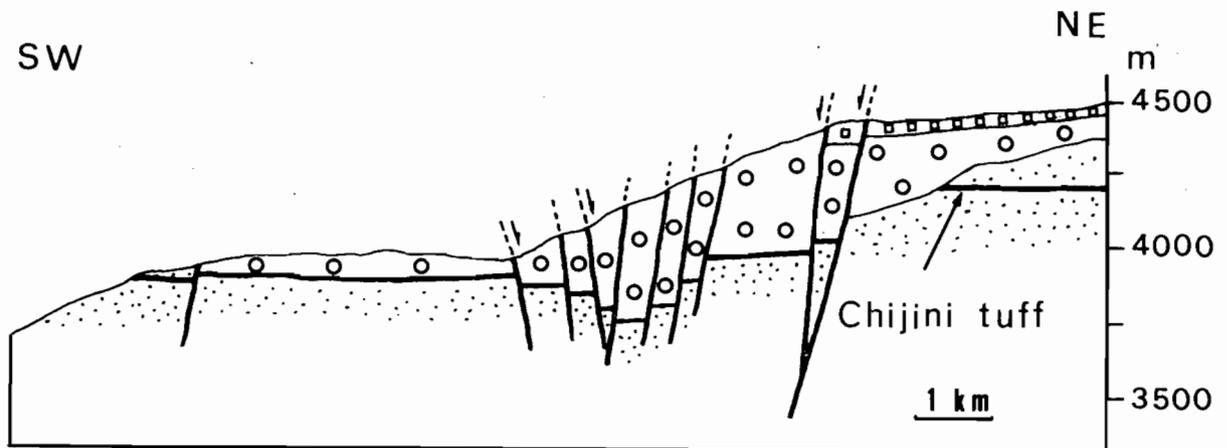


Fig. 9. - Corte de la Quebrada Minasa (punto 1, fig. 7) (según LAVENU, 1988).

Así, al pie de la Cordillera Oriental, antes del desarrollo de S4, se produce una deformación tectónica en extensión que provoca el levantamiento relativo de la Cordillera con relación al Altiplano. Esta deformación en extensión facilita, por hundimiento, la instalación de los lagos Mataro y Cabana. Es ciertamente en esta época que se crea realmente la fosa donde se encontrará el lago Titicaca, el punto más bajo del Altiplano. La profundidad del lago actual alcanza 284 metros cerca de la isla Soto en el Perú (BOULANGE y AQUIZE, 1981).

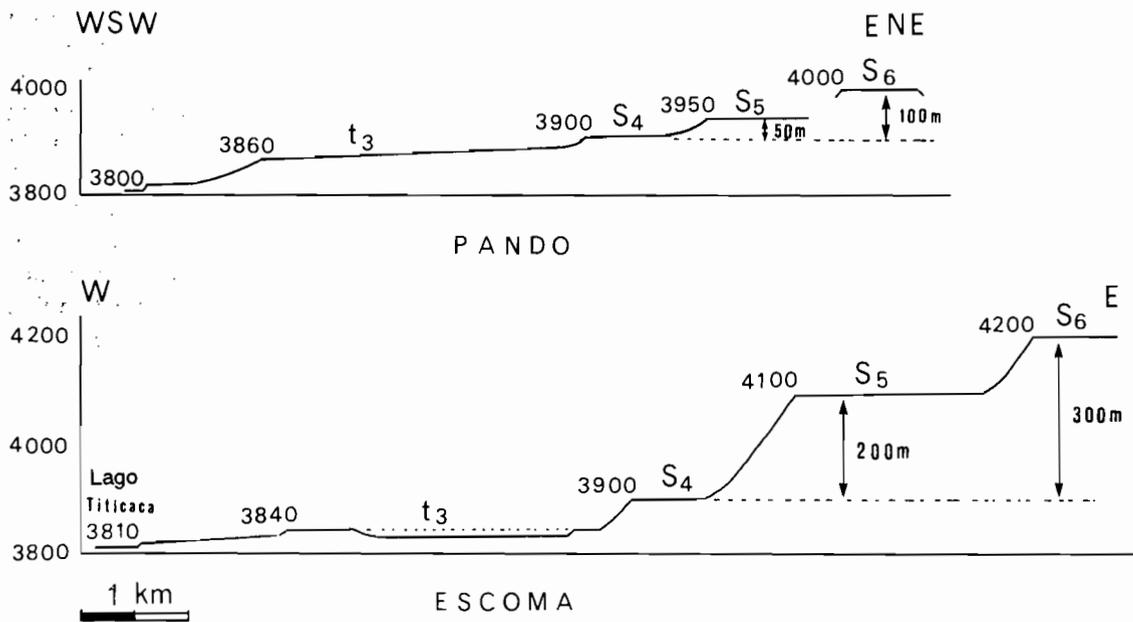


Fig. 10. - Encajonamiento de las superficies de ablación en el centro del Altiplano (Pando) y en la orilla oriental del lago Titicaca (Escoma) (según LAVENU *et al.*, 1984).

Una nueva deformación tectónica en extensión afecta la superficie S4. En la Cordillera Oriental, las morenas de la glaciación Sorata entallan profundamente los valles, otro indicio del levantamiento relativo de la Cordillera con relación al Altiplano.

Las deformaciones en extensión del Pleistoceno superior y del Holoceno son más débiles y los rechazos morfológicos menos importantes. Sin embargo, numerosos indicios muestran que esta extensión N-S es continua: en Llojeta (punto 3 en la fig. 7) la superficie S3 que representa la superficie topográfica del Altiplano está decajada verticalmente de cerca de un metro; al este de Peñas, las morenas Choqueyapu están recortadas por fallas normales; en la isla Cojata, el lacustre Minchín llega, por falla, a más de 17 metros por encima del nivel actual del lago.

## Conclusión

El sistema lacustre actual del Altiplano es el resultado de la evolución de un sistema más antiguo que comienza desde el Pleistoceno inferior con la transición, al fin del Plioceno, de un clima relativamente caliente a un clima frío y húmedo.

La existencia y el tamaño de los lagos están directamente ligados a la recesión de los glaciares a principio de los períodos interglaciares. Como para los glaciares, la superficie de las capas lacustres sucesivas disminuye considerablemente en el transcurso del Cuaternario.

Deformaciones tectónicas plio-cuaternarias fracturan el piedemonte de la Cordillera. Una actividad neotectónica en extensión, de dirección N-S, caracteriza todo el Cuaternario. Es en el Pleistoceno inferior, posteriormente al lago Cabana y antes del lago Ballivián, que se crea la fosa tectónica que va a ser ocupada por el lago Titicaca actual.

## Referencias

- AHLFELD (F.), BRANISA (L.), 1960. – Geología de Bolivia. Instituto Boliviano del Petróleo. Ed. Don Bosco, La Paz, 245 p.
- BERGGREN (W.A.), KENT (D.V.), FLYNN (J.J.), 1985. – Cenozoic geochronology. *Geol. Soc. Amer. Bull.*, 96 : 1407–1418.
- BOWMAN (I.), 1909. – Physiography of the Central Andes. *Amer. Journ. Sci.*, ser. 4–28, 197–217 : 373–402.
- DOBROVOLNY (E.), 1962. – Geología del valle de La Paz. Departamento Nacional de Geología, Bolivia, 3 : 153 p.
- HOFFSTETTER (R.), 1986. – High Andean mammalian faunas during the Plio–Pleistocene. In : High altitude tropical biogeography, Vuilleumier and Monasterio eds., Oxford Univ. Press : 278–345.
- HOFFSTETTER (R.), MARTINEZ (C.), MUÑOZ-REYES (J.), TOMASI (P.), 1971. – Le gisement d'Ayo-Ayo (Bolivie), une succession stratigraphique Pliocène–Pléistocène datée par des mammifères. *C. R. Acad. Sciences, Paris*, 273 : 2472–2475.
- LAVENU (A.), 1984. – Age pliocène de la Formation Remedios dans l'Altiplano bolivien. Caractères de la tectonique Pliocène. *C. R. Acad. Sciences, Paris*, 299 : 1051–1054.
- LAVENU (A.), 1988. – Etude tectonique et néotectonique de l'Altiplano et de la Cordillère Orientale des Andes boliviennes. *Travaux et Documents Microfichés, ORSTOM, Paris*, 28 : 420 p.
- LAVENU (A.), BONHOMME (M.G.), VATIN-PERIGON (N.), DEPACHTERE (P.), 1989. – Neogene magmatism in the Bolivian Andes between 16°S and 18°S : Stratigraphy and K/Ar geochronology. *Journal of South American Earth Sciences*, 2 (1) : 35–47.
- LAVENU (A.), FORNARI (M.), SEBRIER (M.), 1984. – Existence de deux nouveaux épisodes lacustres quaternaires dans l'Altiplano péruvo-bolivien. *Cah. ORSTOM, sér. Géol.*, 14 (1) : 103–114.
- McFADDEN (B.J.), SILES (O.), ZEITLER (P.), JOHNSON (N.M.), CAMPBELL (K.E. Jr.), 1983. – Magnetic polarity stratigraphy of the Middle Pleistocene (Ensenadan) Tarija Formation of Southern Bolivia. *Quat. Res.*, 19 : 172–187.
- MARSHALL (L.G.), SALINAS (P.), 1991. – The Lorenzo Sundt collection of Pleistocene mammals from Ulloma, Bolivia in the Museo Nacional de Historia Natural, Santiago, Chile (in press).
- MARSHALL (L.G.), SEMPERE (T.), 1991. – The Eocene to Pleistocene vertebrates of Bolivia and their stratigraphic context : a review (in press).
- MARSHALL (L.G.), SWISHER (C.), LAVENU (A.), HOFFSTETTER (R.), CURTIS (G.), 1991. – Geochronology of the mammal-bearing Late Cenozoic on the northern Altiplano, Bolivia. *Journal of Geology* (in press).
- MOON (H.P.), 1939. – 3. The geology and physiography at the Altiplano of Peru and Bolivia. In : The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937. *Trans. Linn. Soc. London*, ser. 3, 1 (1) : 27–43.
- NEWELL (N.D.), 1945. – Geology of the Lake Titicaca region. Geological Society of America, Mem. 36, 111 p.
- SEBRIER (M.), MERCIER (J.L.), MEGARD (F.), LAUBACHER (G.), CAREY-GAILHARDIS (E.), 1985. – Quaternary normal and reverse faulting and the state of stress in the Central Peru. *Tectonics*, 4 (7) : 739–780.
- SERVANT (M.), 1977. – Le cadre stratigraphique du Plio–Quaternaire de l'Altiplano des Andes tropicales en Bolivie. *Bulletin AFEQ, Recherches françaises sur le Quaternaire, INQUA*, 1, 50 : 323–327.
- SERVANT (M.), FONTES (J.C.), 1978. – Les lacs quaternaires des hauts plateaux des Andes boliviennes. Premières interprétations paléoclimatiques. *Cah. ORSTOM, sér. Géol.*, 10 (1) : 9–23.
- STEINMANN (G.), 1929. – Geologie von Peru. Karl Winter, Heidelberg, 448 p.
- TROLL (C.), 1927. – Forschungsreisen in den zentralen Anden von Bolivia und Peru. *Peterm. Mitt.*, 73 : 41–43 ; 218–222.
- TROLL (C.), FINSTERWALDER (R.), 1935. – Die Karten der Cordillera Real und des Talkessels von La Paz. *Peterm. Mitt.*, 81 : 393–399 ; 454–455.



# II

*GEOMORFOLOGIA Y  
SEDIMENTACION*



## II.1 Morfología y batimetría

DENIS WIRRMANN

El lago Titicaca, cuenca lacustre septentrional del Altiplano, planicie endorreica peruano-boliviana de altura elevada, es la superficie navegable más alta del mundo ubicada a 3.809 metros sobre el nivel del mar.

Después de las descripciones someras de los cronistas españoles, las primeras observaciones científicas fueron realizadas por A. d'ORBIGNY en el curso de su viaje a Sudamérica (1826-1833). Hasta principios del siglo, el documento cartográfico disponible considerado como el más fiable fue aquél establecido por el inglés PENTLAND después de dos viajes al lago (1827-28/1837-38). Luego se realizaron otras expediciones puntuales o multidisciplinarias, particularmente aquélla de AGASSIZ y GARMAN (1876); la de CREQUI DE MONTFORT y SENECHAL de la GRANGE presentada por NEVEU-LEMAIRE en 1906, cada una de ellas dedicándose a presentar con un éxito regular un cuadro geográfico preciso. La última gran expedición multidisciplinaria se remonta a 1936-39 (Percy Sladen Trust Expedition); fue seguida de estudios más especializados.

En este capítulo de síntesis, sólo los datos más recientes han sido tomados en cuenta, teniendo como referencia principal el trabajo de BOULANGE y AQUIZE JAEN (1981) y utilizando como fondos cartográficos los 5 mapas al 1/100.000 editados en 1978 por los Servicios Hidrológicos del Perú y de Bolivia (referencia Hidronav) establecidos a partir de 7.000 puntos de sondeo expresados en metros y decímetros sobre la base del promedio de las medidas correspondientes a 41 años de observaciones.

### *La cuenca vertiente*

Está compartida desigualmente entre las repúblicas del Perú y de Bolivia, según una orientación N:NW - S:SE y tiene por coordenadas extremas los puntos siguientes (fig. 1):

14°09'06" - 17°08'29" de latitud Sud  
68°03'34" - 71°01'42" de longitud Oeste

Al norte, la cuenca vertiente está limitada por la Cordillera Vilcanota culminando a 5.480 m, nudo de unión de las Cordilleras Occidental y Oriental que delimitan el Altiplano.

El borde oriental sigue la línea de crestas de las Cordilleras Carabaya y Aricoma (altitudes superiores a 4.800 m), luego se encorva hacia el Sud para continuar por la Cordillera Apolobamba cuya altura general desciende hasta 4.800 m.

Más allá, el límite de la cuenca se aproxima hasta 10 km de las orillas del lago y la altura es del orden de 4.500 m. Este estrechamiento de la cuenca vertiente está ligado a la fuerte erosión regresiva del lado amazónico por el río Beni que penetra en la Cordillera hasta el pie del Illampu (punto culminante de la cuenca vertiente, 6.322 m), entre las Cordilleras Apolobamba y Real. El

ORSTOM Fonds Documentaire

N° : 36605, et 2

Cote : A

borde oriental continúa a lo largo de la Cordillera Real para bordear cerca de La Paz el límite del Altiplano (4.000 m de altura).

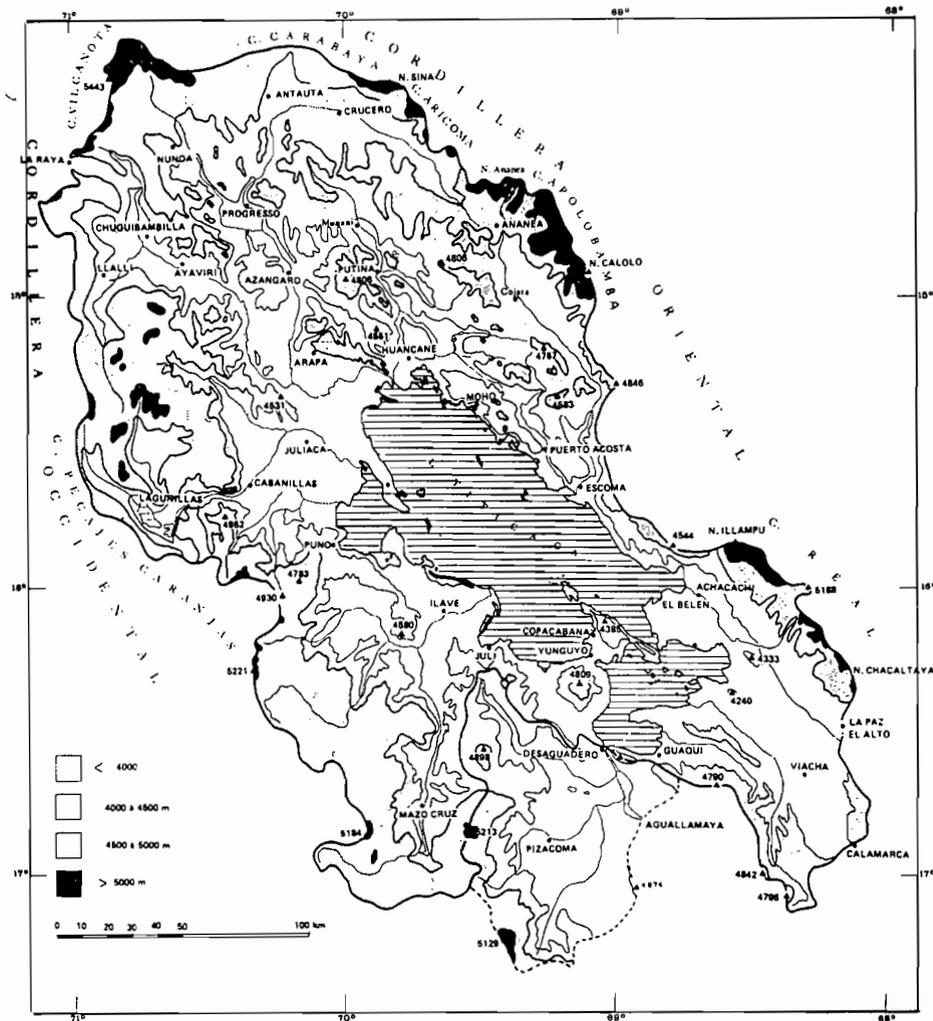


Fig. 1. - La cuenca vertiente del lago Titicaca, adaptada según BOULANGE y AQUIZE JAEN (1981).

El lado meridional de la cuenca vertiente se apoya en cimas cuya altura varía entre 4.500 y 4.800 m y está abierto al único exutorio del lago, en Desaguadero, que marca también el límite septentrional de la cuenca vertiente del lago Poopó.

El borde occidental está articulado al noroeste y sudeste de la Cordillera Occidental, cuyas cimas no sobrepasan 5.000 m.

### *La cuenca lacustre*

La hoyada del lago Titicaca, con la misma orientación que la de la cuenca vertiente, se divide en dos sub-cuencas (fig. 2):

- al norte, el Lago Mayor o Lago Chucuito,
- al sur, el Lago Menor o Lago Huiñaimarca,

Reunidas por el estrecho de Tiquina, con un ancho de aproximadamente 850 metros y con una profundidad mínima de 21 metros.

Los límites geográficos del lago son los siguientes:  $15^{\circ}13'19''$  -  $16^{\circ}35'37''$  de latitud Sud y  $68^{\circ}33'36''$  -  $70^{\circ}02'13''$  de longitud Oeste.

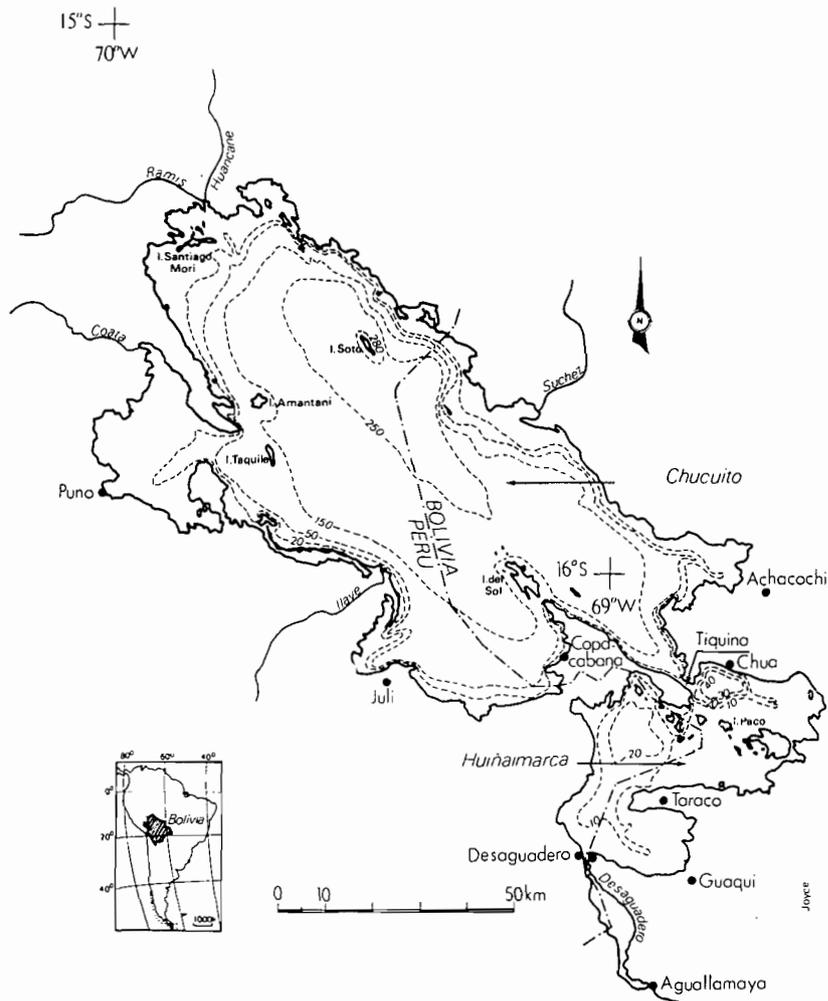


Fig. 2. - Batimetría del lago Titicaca, adaptada según BOULANGE y AQUIZE JAEN (1981).

El borde costero, de una longitud de 915 km, está mal definido al norte y al oeste, sus límites confundiendo con los de las planicies de inundaciones de los principales afluentes. Por el contrario, el límite oriental está mejor individualizado porque sigue a una línea de fallas.

La distancia máxima en agua, medida entre los dos puntos más alejados según una línea N.NW-S.SE, que pasa por el estrecho de Tiquina, es de 178 km para una anchura máxima, según una perpendicular de este eje, de 69 km para el Lago Mayor y de 41 km para el Lago Menor.

En función de los métodos de cálculo empleados - planimetría (Cuadros 1 y 2) o cálculo por tratamiento matemático de los datos de los mapas Hidronav (Cuadro 3) - la evaluación de la superficie y del volumen del lago Titicaca difiere levemente. Estas variaciones conducen a estimaciones que no son incoherentes entre sí, conociendo que con relación al nivel actual del plan de agua (3.809 sobre el nivel del mar) un descenso del orden de un metro ocasiona una disminución de la superficie de agua de 1.000 km<sup>2</sup> y una disminución del volumen de 8 km<sup>3</sup> aproximadamente.

De esta manera según el cálculo directo a partir de los datos cartográficos, la superficie total del lago es de 8.562 km<sup>2</sup> para un volumen de agua de 903 km<sup>3</sup>, la superficie de las islas siendo insignificante (1.3 % del total).

	Lago Mayor	Bahía de Puno	Total	Lago Menor	Lago Titicaca
A km <sup>2</sup> .....	6542	589	7131	1428	8559
A <sub>i</sub> km <sup>2</sup> .....	49	1	50	61	111
A <sub>i</sub> / A % .....	0.7	0.1	0.7	4.2	1.3
A <sub>E</sub> km <sup>2</sup> .....	6493	588	7081	1367	8448
L km .....	151	41		62	178
l <sub>M</sub> .....	69	30		41	69
l <sub>m</sub> .....	43	14	47	23	48
Z <sub>M</sub> .....	284	51		42	284
Z <sub>m</sub> .....	135	8	125	9	105
Z <sub>m</sub> / Z <sub>M</sub> .....	0.47	0.16	0.44	0.21	0.37
C km .....	455	155	610	305	915
DC = C / √π · A	1.59	1.80	2.04	2.28	2.79
V x 10 <sup>9</sup> m <sup>3</sup>	878.7	4.8	883.5	12.36	895.86

Cuadro 1. - Parámetros morfométricos del lago (según BOULANGE y AQUIZE JAEN, 1981).

A : superficie total -- A<sub>i</sub> : superficie de las islas -- A<sub>E</sub> : superficie en agua -- L : longitud -- l<sub>M</sub> : ancho -- l<sub>m</sub> : ancho medio -- Z<sub>M</sub> : profundidad máxima -- Z<sub>m</sub> : profundidad media -- C : línea de borde -- DC : desarrollo de la línea de borde -- V : volumen.

Lago Mayor y Bahía de Puno				
Profundidad en m	Superficie en agua		Volumen	
	km <sup>2</sup>	%	m <sup>3</sup> x 10 <sup>9</sup>	%
0	6493	100	124.5	14.1
20	5407	76.3	153.3	17.4
50	4816	68	217.2	24.6
100	3886	54.8	180.3	20.4
150	3332	47	130.5	14.8
200	1948	27.5	66.6	7.5
250	800	11.3	11.1	1.2
284				
			883.5	100
Bahía de Puno				
0	588	100	1.95	40.3
5	221	37.6	0.91	18.8
10	146	24.8	1.09	22.5
20	75	12.8	0.89	18.4
50	2	0.3	0.002	0
52				
			4.84	100
Lago Menor				
0	1367	100	5.27	42.7
5	768	56.2	2.97	24.0
10	434	31.7	2.90	23.5
20	167	12.2	0.98	7.9
30	44	3.2	0.20	1.6
40	4	0.3	0.04	0.3
42				
			12.36	100

Lago Titicaca				
Profundidad en m	Superficie		Volumen	
	km <sup>2</sup>	%	m <sup>3</sup> x 10 <sup>9</sup>	%
0	8562.7	100	903.7	100
1	7541.5	88	896.2	99
2	7304.7	85	888.9	98
3	7052.7	82	881.8	97.5
4	6889.5	80	875	97
5	6754	79	868.2	96
10	6269.5	73	836	92.5
15	5963	70	805.5	89
20	5714	67	776.5	86
25	5606.5	65	748.2	83
30	5500.7	64	720.5	80
35	5411.2	63	693.3	77
40	5320.7	62	666.5	74
45	5249.2	61	640.1	71
50	5167.2	60	614.1	68

Cuadro 3. - Relaciones superficie-profundidad y volumen-profundidad según el cálculo directo (tratamiento informático).

Cuadro 2. - Relaciones superficie-profundidad y volumen-profundidad (según BOULANGE y AQUIZE JAEN, 1981).

### A) El Lago Mayor

Los bloques diagramas realizados a partir de los puntos de sondeo permiten diferenciar 4 zonas batimétricas en el Lago Chucuito (figs. 2 y 3) :

- una zona de grandes profundidades, más de 200 metros de agua; correspondiente a la parte central del lago; el punto más profundo, medido por BOULANGE y AQUIZE JAEN (1981), situado cerca de la isla Soto corresponde al nivel -284 m ;

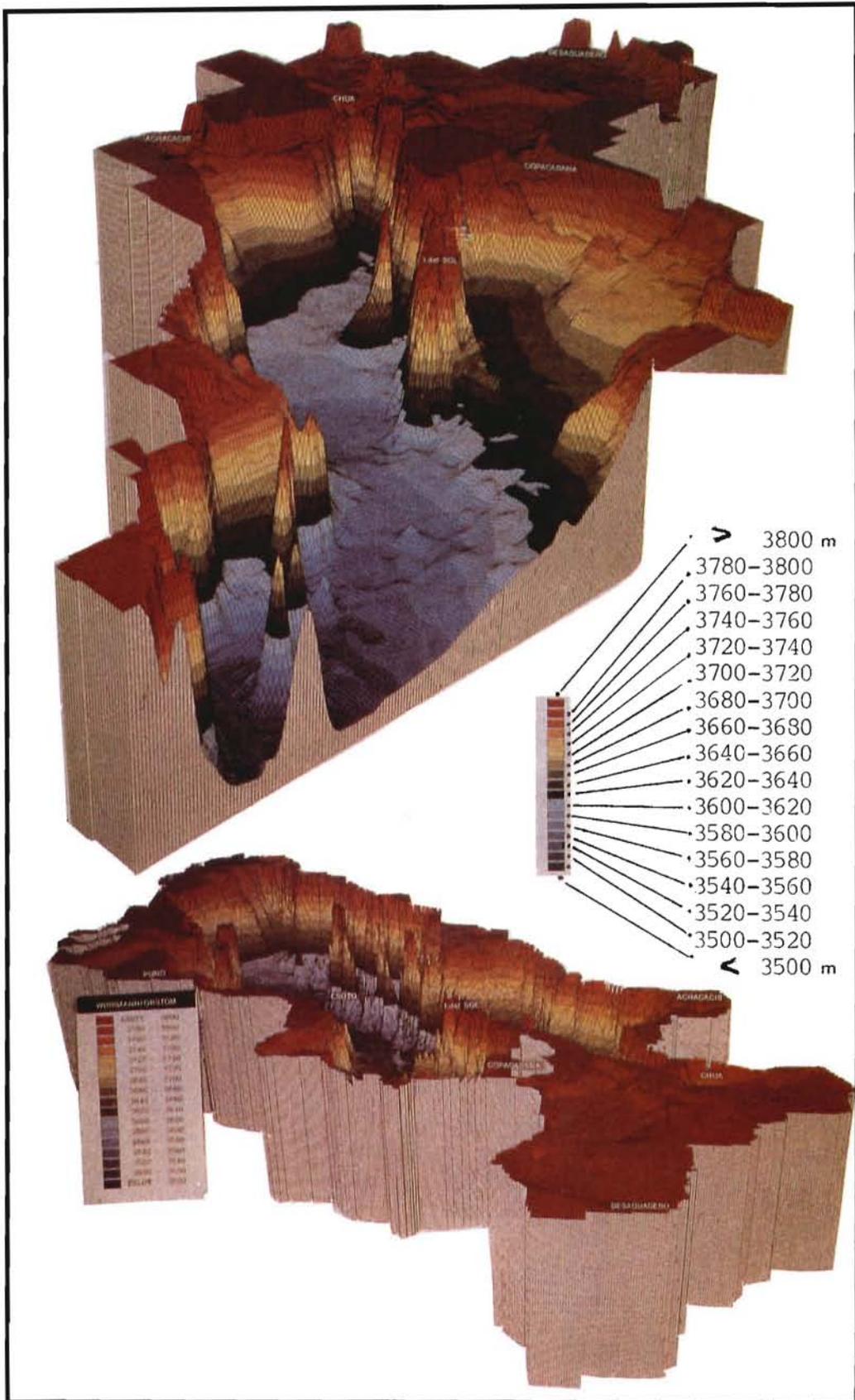


Fig. 3. - Bloques diagramas del lago Titicaca



- una zona de profundidades medias, entre 100 y 200 metros de agua, mejor desarrollada en el borde occidental del Lago Mayor;
- zonas de profundidades intermediarias, entre 100 y 20 metros de agua, que corresponden en parte a las bahías de Puno y Achacachi;
- y finalmente el borde litoral, menos de 20 metros de agua, muy estrecho a lo largo de la orilla oriental aunque bien individualizado en las bahías de Puno, del río Ramis y de Achacachi.

De manera general, el Lago Chucuito se caracteriza por pendientes muy fuertes a medida que uno se aleja de la orilla y su profundidad media es de 135 metros.

Las islas representan menos de 1 % de su superficie total, la cual corresponde a alrededor de 84 % de la superficie del lago Titicaca, o sea 7.132 km<sup>2</sup>. El Lago Chucuito representa 98.5 % del volumen total del agua, o sea 889 km<sup>3</sup>.

### ***B) El Lago Menor***

Teniendo en cuenta las cifras anteriores, el Lago Huiñaimarca interviene muy poco en cuanto al volumen total de agua, aunque su superficie - aproximadamente 1.470 km<sup>2</sup> - representa 16 % de la superficie del lago Titicaca. Esto resalta su baja profundidad media (9 m) y la superficie importante correspondiente a una profundidad de agua inferior a 5 metros, del orden de 56 %.

Se diferencian tres sectores batimétricos (figs. 2 y 3) :

- al norte se sitúa la zona más profunda, 41 metros, o fosa de Chúa,
- al centro-oeste, más allá de la línea de las islas, existe una hondonada central con una profundidad máxima de 20 metros,
- alrededor y entre estas dos unidades se extienden zonas de bajas profundidades, con una profundidad mínima de aproximadamente 7 metros entre la fosa de Chúa y la depresión central.

Globalmente, con excepción del borde oriental de la fosa de Chúa, las pendientes son muy leves. El exutorio del río Desaguadero no es un corte sino una zona de mínima profundidad (-5 metros) y por consiguiente es únicamente sobre el nivel de 3.804 m que el lago y el curso superior del Desaguadero estarán en relación. A la salida del Lago Huiñaimarca, la corriente es baja, algunas veces incluso invertida (CARMOUZE y AQUIZE JAEN, 1981), el verdadero exutorio estando situado más al Sud, en Aguallamaya (fig. 2).

El estrecho de Tiquina en su desembocadura al Lago Menor presenta un límite correspondiente a una profundidad de 21 m. El Lago Huiñaimarca se presenta así como una cuenca que en el curso de su historia ha podido funcionar como una entidad lacustre independiente del Lago Mayor y en el cual dos hondonadas han podido individualizarse (ver cap. III).



## II.2 Aspecto general de la sedimentación actual

LUIS A. RODRIGO, DENIS WIRRMANN

Los dos parámetros principales que controlan la distribución de los sedimentos en el lago son, por una parte, la relación entre elementos alóctonos de origen detrítico y elementos autóctonos de origen biogeoquímico y, por otra parte, la naturaleza de la sedimentación biogeoquímica. Por consiguiente las diferentes facies de los depósitos actuales serán definidas en función de los contenidos en carbonatos – determinados por calcimetría Bernard –, en materia orgánica medidos por calcinación y en residuos insolubles después del ataque ácido.

Esta síntesis es un resumen de los resultados presentados por BOULANGE *et al.* (1981). Estos autores analizaron unas veinte muestras obtenidas en la desembocadura de los principales tributarios del lago y en algunos de sus afluentes aguas arriba, así como de sedimentos superficiales (hasta 20 cm de profundidad) extraídos por draga Ekman en fondos de menos de 40 metros y por dragado en fondos más profundos. Se realizaron muestreos en un total de 100 estaciones repartidas entre el Lago Menor y el Lago Mayor.

### *Aportes fluviales*

Han sido definidos tratando de tomar en cuenta la homogeneidad del origen de las fuentes de los aportes (fig. 1); se diferencian cuatro grupos de arenas :

- Las arenas de origen volcánico : tres especies minerales, repartidas en proporciones variables predominan : piroxeno monoclinico, hiperstena y hornablendas verdes y marrones; el porcentaje ponderal en minerales pesados es siempre superior a 1 % (muestras 21, 7, 5). La fracción liviana está compuesta de cuarzo, labrador y de trazas de micas.

- Las arenas de formaciones devónicas se caracterizan por un fuerte porcentaje de turmalina y zircón usados asociados a minerales metamórficos, hornablenda y andalusita (muestra 9). El cuarzo, dominante en la fracción liviana está asociado a bajas cantidades de plagioclasas, caolinita y esmectitas.

- Las arenas de formaciones carboníferas tienen por característica principal la presencia de bellas andalusitas límpidas, no usadas, de pleocroismo rosado salmón (muestras 2, 11, 13). La fracción liviana contiene cuarzo asociado a trazas de micas, plagioclasas, caolinita y esmectitas.

- Las arenas de formaciones cretácicas se caracterizan por la abundancia de zircones y turmalinas muy usadas (muestras 10, 19) asociadas algunas veces a la augita titanífera (muestra 14); la fracción liviana contiene cuarzo y trazas de plagioclasas y esmectitas.

A nivel de los tributarios lacustres, sólo el carácter dominante de la cuenca de drenaje se reconocerá :

ORSTOM Fonds Documentaire

N°

36608, ex 2

Cote

A

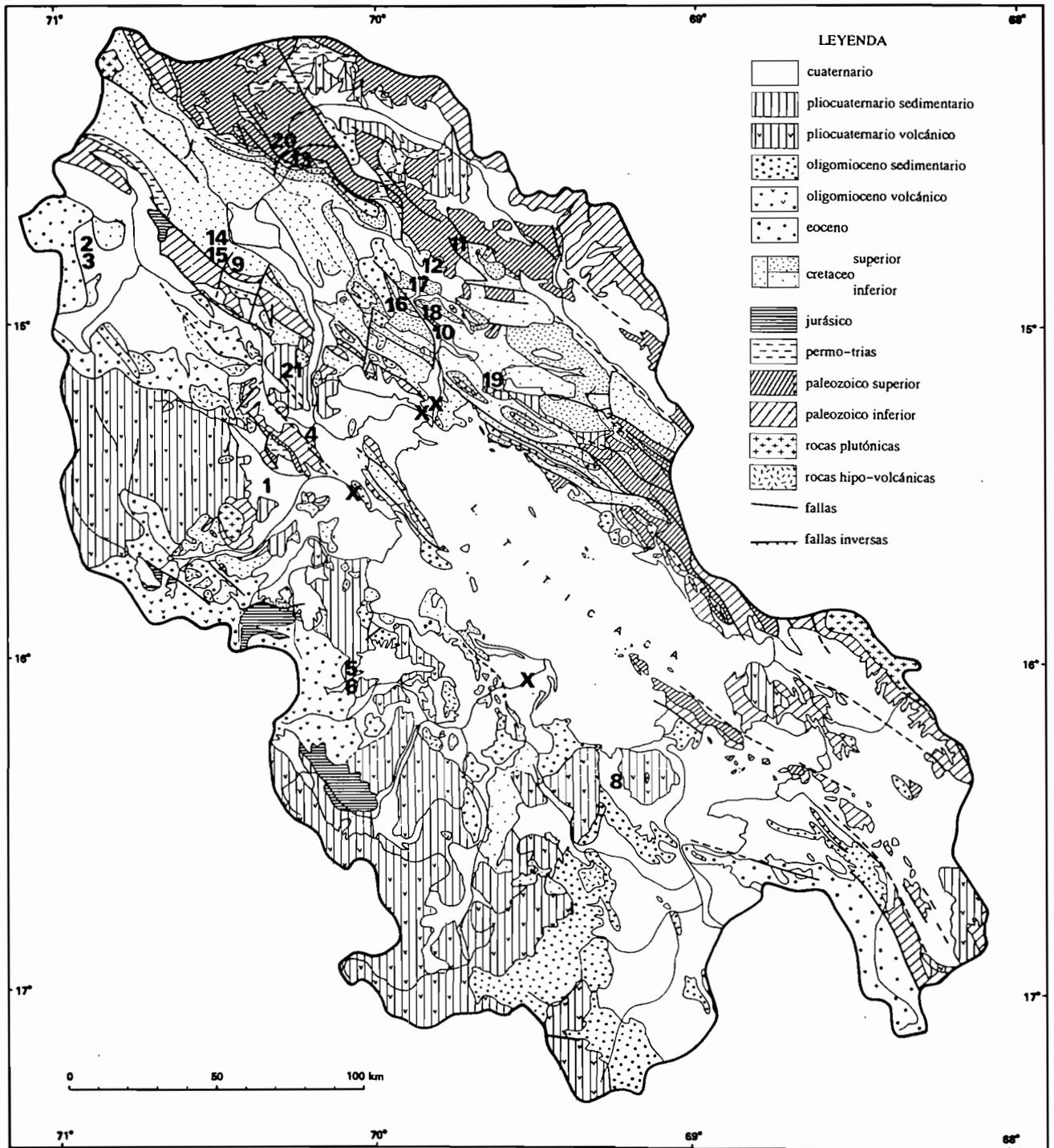


Fig. 1. - Geología de la cuenca vertiente del lago Titicaca y ubicación de los puntos de muestreo en los afluentes, según BOULANGE *et al.* (1981).

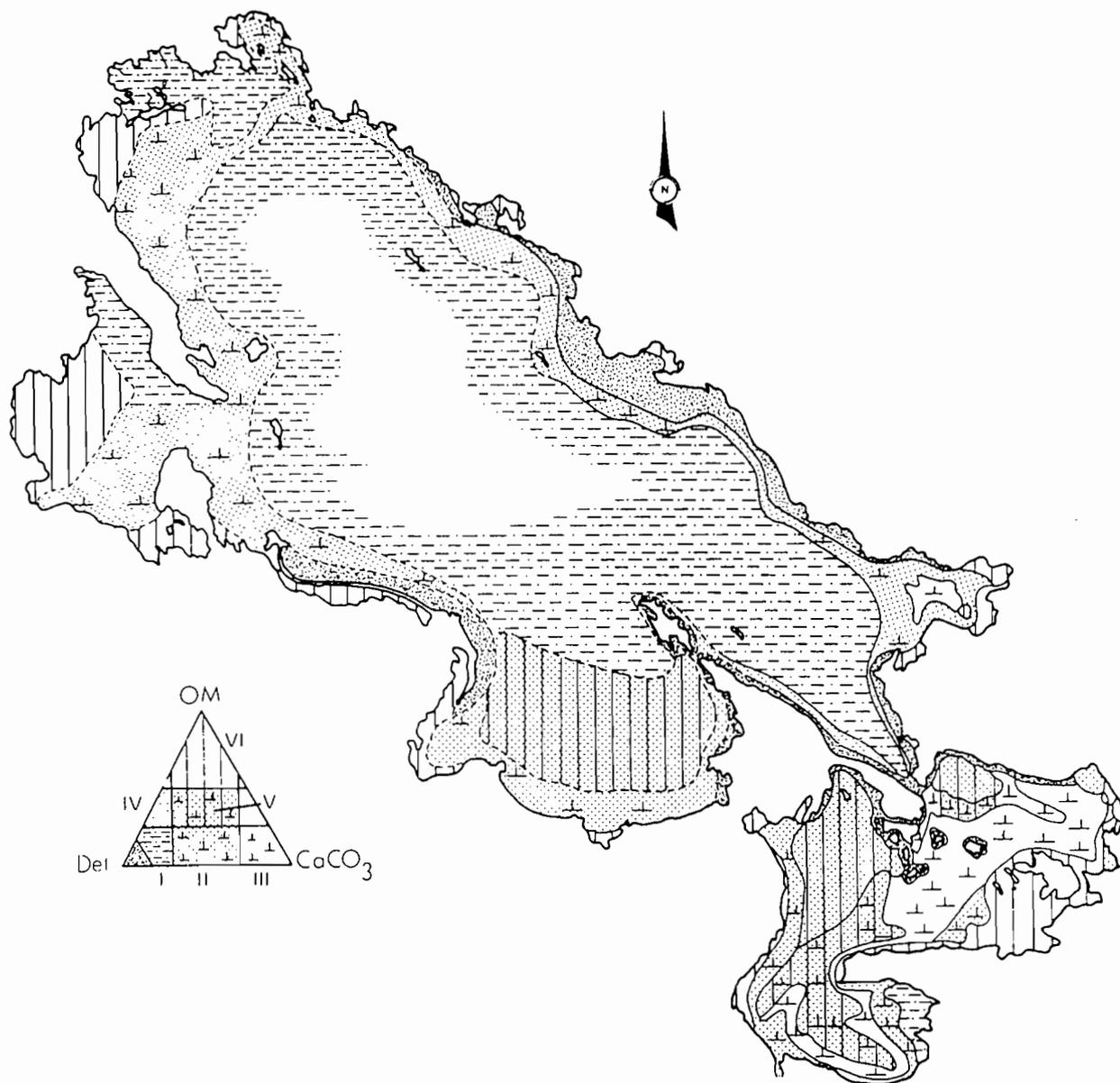


Fig. 2. - Mapa de repartición de las facies sedimentarias superficiales, adaptada según BOULANGE *et al.* (1981).

- El río Ramis y sus afluentes drenan las cuatro formaciones descritas precedentemente, pero son las formaciones volcánicas que van a marcar las arenas;
- El río Huancané posee una cuenca vertiente relativamente homogénea drenando los terrenos cretácicos;
- Los ríos Ilave y Coata transportan las arenas características de las formaciones volcánicas con una fracción arcillosa dominada por montmorillonita asociada a un poco de illita.
- El río Suhez aporta al lago una fracción arenosa formada principalmente de cuarzo (presencia de dunas eolianas pegadas a lo largo de sus orillas); la fracción en suspensión está dominada por la illita asociada a un poco de montmorillonita y a trazas de caolinita.

## ***La sedimentación lacustre***

Seis facies sedimentarias fueron definidas (fig. 2) en función de los contenidos en residuo insoluble, en carbonatos y en materia orgánica.

### ***- Facies detrítica (I)***

Son sedimentos conteniendo más de 70 % de elementos detríticos, menos de 25 % de materia orgánica y muy pocos carbonatos. Están repartidos a lo largo de la orilla lacustre, en la desembocadura de los afluentes así como en la zona profunda del Lago Mayor, con diferenciaciones granulométricas locales.

Globalmente, los más gruesos corresponden a cantos rodados de areniscas, de cuarcita o de rocas volcánicas provenientes directamente de formaciones plio-cuaternarias ribereñas del lago y depositadas en las playas próximas a estos afloramientos (fig. 1). Las playas de arenas están localizadas a lo largo de la costa oeste del Lago Menor y en el Lago Mayor en la desembocadura de los ríos Ilave y Suhez. En este último caso, los fondos arenosos se extienden sobre 5 km y alcanzan una profundidad de 50 m. Los cienos limonosos forman depósitos homogéneos y compactos, de color marrón debido a la presencia de hematita. Se los encuentra en la desembocadura de los afluentes, y forman en el Lago Mayor dos grandes vertederos en las bahías del río Ramis y de Puno (río Coata). Los depósitos detríticos más finos o cienos limono-arcillosos, corresponden a sedimentos superficiales de la hoyada central del Lago Mayor.

### ***- Facies detrítica carbonatada (II)***

Los depósitos correspondientes contienen menos de 25 % de materia orgánica y 20 a 70 % de carbonatos. Se localizan en los bordes, siguiendo a las facies detríticas (I) y orgánicas (VI). A pesar de una semejanza de facies entre el Lago Mayor y el Lago Menor, habría que señalar las siguientes diferencias :

- Como resultado de la importante vegetación acuática ligada al bajo nivel de agua, los contenidos en materia orgánica son más elevados en el Lago Menor (en promedio 17 % en vez de 12 %), así como los contenidos de  $\text{CaCO}_3$  (44 % en promedio en vez de 34 %);
- La fracción residual, más arenosa, es más importante en el Lago Mayor.

### ***- Facies carbonatada (III)***

Son sedimentos que contienen más de 60 % de carbonatos (calcita y aragonita) y menos de 25 % de materia orgánica originada por la descomposición planctónica. Estos depósitos, fluidos y homogéneos, contienen restos de macrofitas y conchas (moluscos y crustáceos). La fracción limono-arcillosa, alrededor de 80 % del sedimento total, está formada mayormente por granos carbonatados asociados a una baja proporción de illita y de montmorillonita. Esta facies, localizada más particularmente en la zona de desarrollo de las Carofíceas, es decir por debajo de 4 a 10 metros de agua, está mejor representada en el Lago Menor.

### ***- Facies organo-detrítica (IV)***

Caracterizada por contenidos en materia orgánica comprendidos entre 25 y 50 % y por menos de 15 % de carbonatos, esta facies se encuentra en las zonas profundas del Lago Menor (entre 20 y 40 metros) y entre 80-100 m en el Lago Mayor. Son cienos oscuros, gelatinosos, con fuerte olor de hidrógeno sulfurado y conteniendo muy pocas conchas.

### - *Facies organo-detrítica carbonatada (V)*

También son cienos gelatinosos, formados de 95 % de limos y arcillas, conteniendo algunas conchas y restos de plantas, cuyos contenidos en materia orgánica y en carbonatos varían respectivamente entre 25-50 % y 15-50 %. Se trata de una facies intermediaria entre las facies carbonatada (III) y organo-detrítica (IV) que sólo ha sido reconocida en el Lago Menor en fondos planos, entre 10 y 20 m de profundidad.

### - *Facies orgánica (VI)*

Corresponde a los depósitos del fondo de la bahía en zonas poco profundas (menos de 2 metros) donde las totoras son abundantes. Los contenidos en materia orgánica sobrepasan los 50 % y hay muy pocos carbonatos. La fracción detrítica (25 a 45 %) está formada por arenas medias y finas, por limos y por una fuerte proporción de arcillas.

La distribución espacial de estas facies está ligada a la batimetría ya que ésta dirige en realidad la repartición de la vegetación acuática que juega un papel importante de filtro para los aportes alóctonos. Así, en el Lago Menor, al ir de la orilla hacia el centro de la fosa, se observa la sucesión siguiente : para las zonas poco profundas (<2 m) ya sea una facies detrítica (I) si se encuentra en la proximidad de un afluente, o una facies orgánica (VI); luego entre 2 y 4 metros, los sedimentos son del tipo detrítico carbonatado (II), pasando a facies carbonatadas (III) en la zona de desarrollo máximo de las Carofíceas. Entre 10 y 20 metros de fondo, los depósitos superficiales son organo-detríticos carbonatados (V). Más allá de la zona colonizada por los vegetales acuáticos, los sedimentos son organo-detríticos (IV), la fase detrítica siendo de granulometría más fina que en los bordes del lago.

En el caso del Lago Mayor, esta repartición se encuentra en las principales bahías, pero para la hoyada propiamente dicha la secuencia más común corresponde al esquema siguiente :

- una zona de sedimentos de origen detrítico, pudiendo llegar hasta 50 metros de profundidad según la pendiente, presentando la siguiente distribución granulométrica : las arenas más finas en el borde y las arenas medias entre 20 y 50 metros.

- sedimentos detríticos carbonatados (u organo-detríticos) entre 50 y 100 metros de fondo y más allá depósitos detríticos finos.

La dinámica sedimentaria es aún mal conocida y las velocidades de sedimentación no son constantes según las facies y según se las encuentre en el Lago Menor o en el Lago Mayor. De esta manera, en el caso de los depósitos carbonatados (III), BOULANGE *et al.* (1981) dan una velocidad de sedimentación de 0.5 mm por año para el Lago Mayor mientras que en el Lago Menor, esta velocidad es 10 veces superior (WIRRMANN *et al.*, 1988). De acuerdo a estos mismos autores, la velocidad de sedimentación para la facies organo-detrítica en el Lago Menor sería del orden de 0.2 mm por año.

Arriba : el levantamiento de la cadena andina creó relieves muy accidentados situados a la altura del Titicaca en forma de islas elevadas o de riberas muy abruptas, como aquí a la orilla del Lago Mayor.

Centro : estrecho de Tiquina con vista hacia el sudeste, en dirección del Huiñaimarca y de las islas Taquiri y Paco.

Abajo : en verano, la región del lago recibe precipitaciones generalmente muy localizadas y de fuerte intensidad. Lluvias y granizadas son frecuentes en tanto que, pese a la altitud , nieva muy raramente.

(Fotos : C. DEJOUX)



1000

## II.3 Patrones de sedimentación temporal en la zona litoral del Huiñaimarca

MICHAEL W. BINFORD, MARK BRENNER, DANIEL R. ENGSTROM

Estudios estratigráficos de cilindros de sedimento lacustre cuya edad se conoce proveen medidas del cambio en el ritmo (tasa) al cual materiales de la vertiente se han acumulado en la cuenca al paso del tiempo (BINFORD *et al.*, 1987). En algunos lagos, amplias zonas litorales existen entre el margen y el área de aguas profundas donde las columnas de sedimento generalmente se colectan. Una vez que materiales alóctonos arriban a la zona litoral son sometidos a procesos físicos (como la retención de partículas) y biológicos (como la absorción de nutrientes en solución por las macrofitas) cuya actividad promueve el estancamiento de dichos materiales en esta zona. En zonas litorales densamente cubiertas de macrofitas, dichas plantas contribuyen a regular el funcionamiento total del ecosistema lacustre (WETZEL, 1983) en parte debido a la influencia que ejercen en el desplazamiento de nutrientes (C, N, P) y sedimentos cuando éstos pasan de la vertiente hacia las partes profundas del lago (HOWARD-WILLIAMS, 1985; HOWARD-WILLIAMS y LENTON, 1975). El retenimiento de materiales en la zona litoral puede, por lo tanto, afectar las inferencias ecológicas basadas en estudios de sedimentos colectados en sitios profundos alejados del margen. Una pequeña cuenca al sureste del lago Titicaca (conocida como Lago Titicaca Pequeño, Lago Titicaca Menor y Lago Huiñaimarca) cuenta con una vasta zona litoral que sin duda controla el flujo de materiales transferidos del medio terrestre al lacustre, así como su desplazamiento ulterior desde la zona litoral hacia los sedimentos profundos. El lago Titicaca Menor cubre un área de 1.430 km<sup>2</sup>, un 70 % de la cual contiene aguas someras de baja profundidad (< 10 m). Poco más de la mitad (58 %) de la cuenca está cubierta de macrofitas (COLLOT *et al.*, 1983). Esta comunidad, asociada con colonias de clorofitas filamentosas, está dominada por *Schoenoplectus tatora*, *Potamogeton*, *Myriophyllum*, *Elodea* y *Chara*. (Nota: los datos batimétricos se basan en un mapa trazado a una escala de 1: 100,000 hecho por la Dirección de Hidrografía de la Marina de Bolivia y el Instituto Geográfico Militar del Perú).

Los sedimentos acumulados en la zona litoral de este lago constituyen una parte esencial de la cantidad total depositada en el sistema. Por tal motivo, al estudiar el efecto de cambios climáticos o el impacto de actividades humanas en la ecología del lago, es necesario considerar las tasas de sedimentación del área litoral. La acumulación neta de nutrientes y sedimentos en zonas marginales de aguas bajas viene a representar materiales interceptados que de otra manera pudieran haberse depositado en áreas más profundas.

ORSTOM Fonds Documentaire

N° : 36607, ex 2

Cote : A

En este estudio se reportan cambios en el ritmo de sedimentación en la zona litoral del Huiñamarca durante los últimos 150 años. La columna de sedimento estudiada mide 98 cm de longitud (contando desde la transición entre el agua y el fango hacia abajo) y fue colectada en una pequeña bahía cercana al sitio arqueológico Lukurmata, ubicado en la parte norte de la península de Taraco (Fig. 1). Los resultados incluyen fechamiento de los depósitos con  $^{210}\text{Pb}$  y datos de varios análisis químicos. En nuestra discusión comparamos las tasas de sedimentación obtenidas para la zona litoral del Huiñamarca con valores registrados en otros lagos tropicales y subtropicales. También se discuten los efectos que la acumulación de sedimentos en la zona litoral pueda tener en los procesos ecológicos que ocurren en sitios distantes del margen.

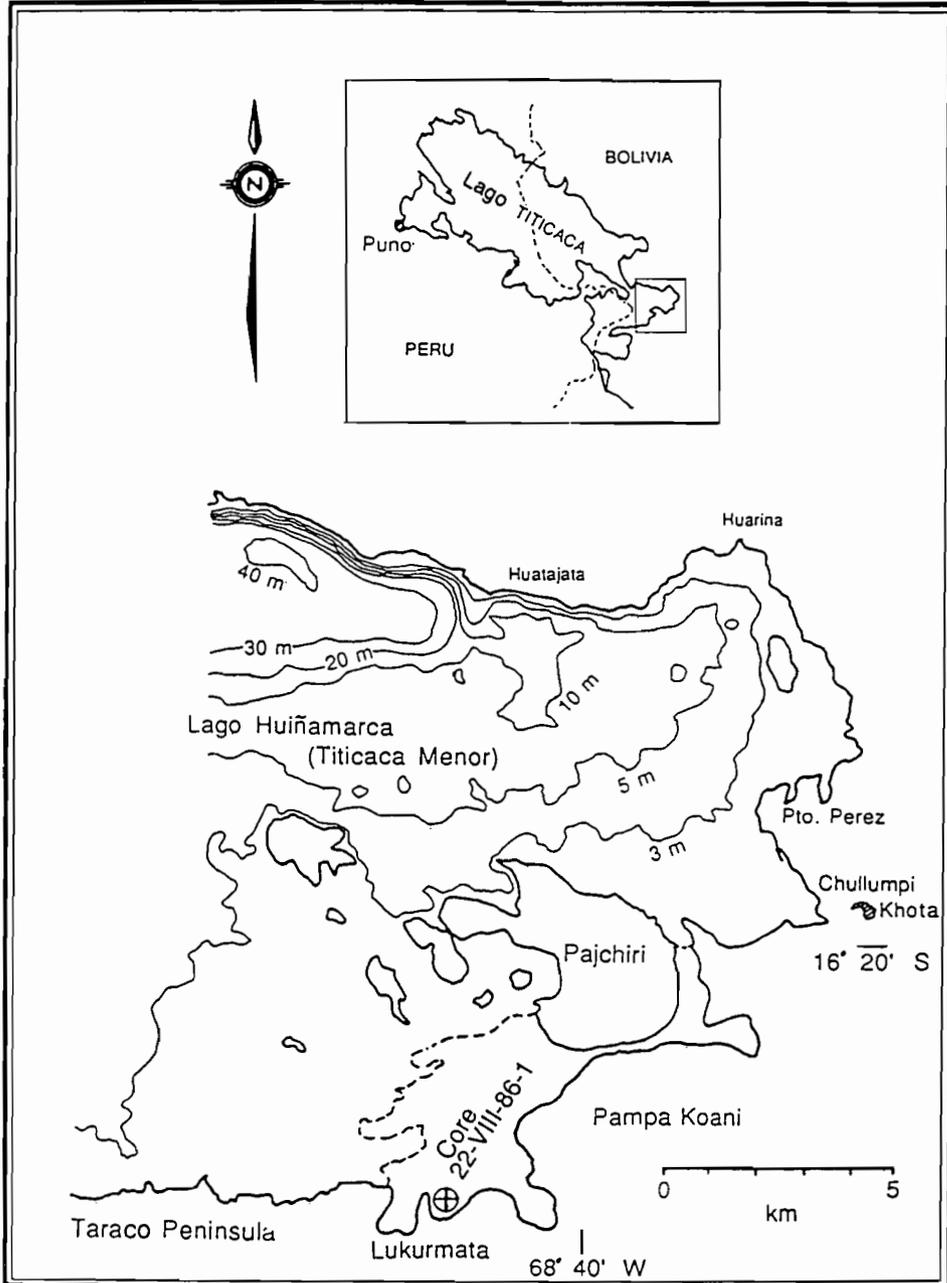


Figura 1. Mapa del Lago Titicaca Menor. Se muestra la ubicación del sitio Lukurmata, al lado norte de la península de Taraco, donde se colectó la columna de sedimento 22-VIII-86-1.

## ***Materiales y Métodos***

El cilindro de sedimento utilizado para este estudio se identifica como Lukurmata 22-VIII-86-1, y se colectó con un muestreador de pistón ensamblado a un tubo plástico que mide 1.9 m de largo y 4 cm de diámetro. Inmediatamente después de colectarse, la columna de sedimento se extrajo del tubo de plástico y fue cortada en secciones (muestras) de diverso grosor. Los cortes transversales se hicieron a cada 2 cm en la parte superior del cilindro (0-10 cm), a cada 1 cm en la parte media (10-30 cm), y a cada 4 cm en la porción inferior (30-98 cm). Las muestras se tomaron conforme el cilindro de sedimento se fue extrayendo del tubo. En el laboratorio, muestras más pequeñas (1 ó 2 cm<sup>3</sup>) se secaron por 24 horas a una temperatura de 105°C para determinar su peso seco y contenido de agua. Una vez deshidratadas, las muestras se sometieron a una temperatura de 550°C por 2 horas para determinar el contenido orgánico (HÅKANSON y JANSSON, 1983). Las cenizas originadas durante este proceso fueron luego digeridas con una solución de 1 N HCl y la solución resultante fue utilizada para medir el P total (ANDERSEN, 1976), S total, y los cationes. El P total se midió en un espectrofotómetro Coleman Modelo 14. Antes de poner las muestras en el espectrofotómetro, se agregó un reactivo consistente en ácido ascórbico y molibdato de amonio a las muestras hasta que éstas cambiaron de incoloras a un tono azul (APHA, 1975). El S total también se determinó espectrofotométricamente, pero usando un método turbidimétrico (APHA, 1975). El contenido catiónico se determinó en un analizador llamado Jarrell-Ash ICP 9000. El N total se determinó en un autoanalizador después que las muestras fueron digeridas usando una versión modificada del método de digestión Kjeldahl (NELSON y SOMMERS, 1975). El carbono total y el inorgánico fueron medidos en un aparato llamado Coulometro Modelo 5011 de la compañía Coulometrics Inc. Para determinar el C total las muestras se incineraron a 950°C en un accesorio llamado "Sistema 120" ensamblado al coulometro. Un accesorio diferente llamado "Sistema 140" se ensambló al coulometro para medir el carbono inorgánico, en este caso mediante la emisión de CO<sub>2</sub> liberado al disolver las muestras con 2N HClO<sub>4</sub>. De las muestras disponibles sólo algunas fueron seleccionadas para determinar el C inorgánico.

La secuencia de pasos para la determinación (indirecta) de <sup>210</sup>Pb en los sedimentos es como sigue: a) destilación para extraer el radionúclido <sup>210</sup>Po, que viene a ser un "nieto" del <sup>210</sup>Pb cuando éste se desintegra, b) disolución del concentrado de <sup>210</sup>Po en una solución diluida de HCl, y c) adhesión del <sup>210</sup>Po a una plaquita de plata que luego se sometió a espectrometría para medir la emisión de partículas alfa (siguiendo una modificación del método sugerido por EAKINS y MORRISON, 1978). A cada muestra se agregó una cantidad conocida de <sup>208</sup>Po con el propósito de medir y corroborar el rendimiento radioactivo del <sup>210</sup>Po. El cálculo de las edades de los sedimentos por medio de su contenido de <sup>210</sup>Pb se basó en un modelo conocido como Ritmo Constante de Abastecimiento (Constant Rate of Supply o CRS Model de APPLEBY y OLDFIELD, 1978).

## ***Resultados***

Las características físicas y químicas de la columna de sedimento Lukurmata 22-VIII-86-1 se muestran en la figura 2. Tanto la densidad del sedimento ( $\rho = \text{peso seco cm}^{-3}$  hidratado) como el porcentaje de peso seco son más altos en los depósitos comprendidos entre la base y 30 cm; arriba de este nivel ambos valores gradualmente declinan. El contenido orgánico comprende de 23.6 % a 51.2 % del peso seco y se correlaciona con el C total ( $r = 0.96$ ,  $P < 0.001$ ).

# LAGO TITICACA

## LUKURMATA M.W. INT. CORE 22-VIII-86-1

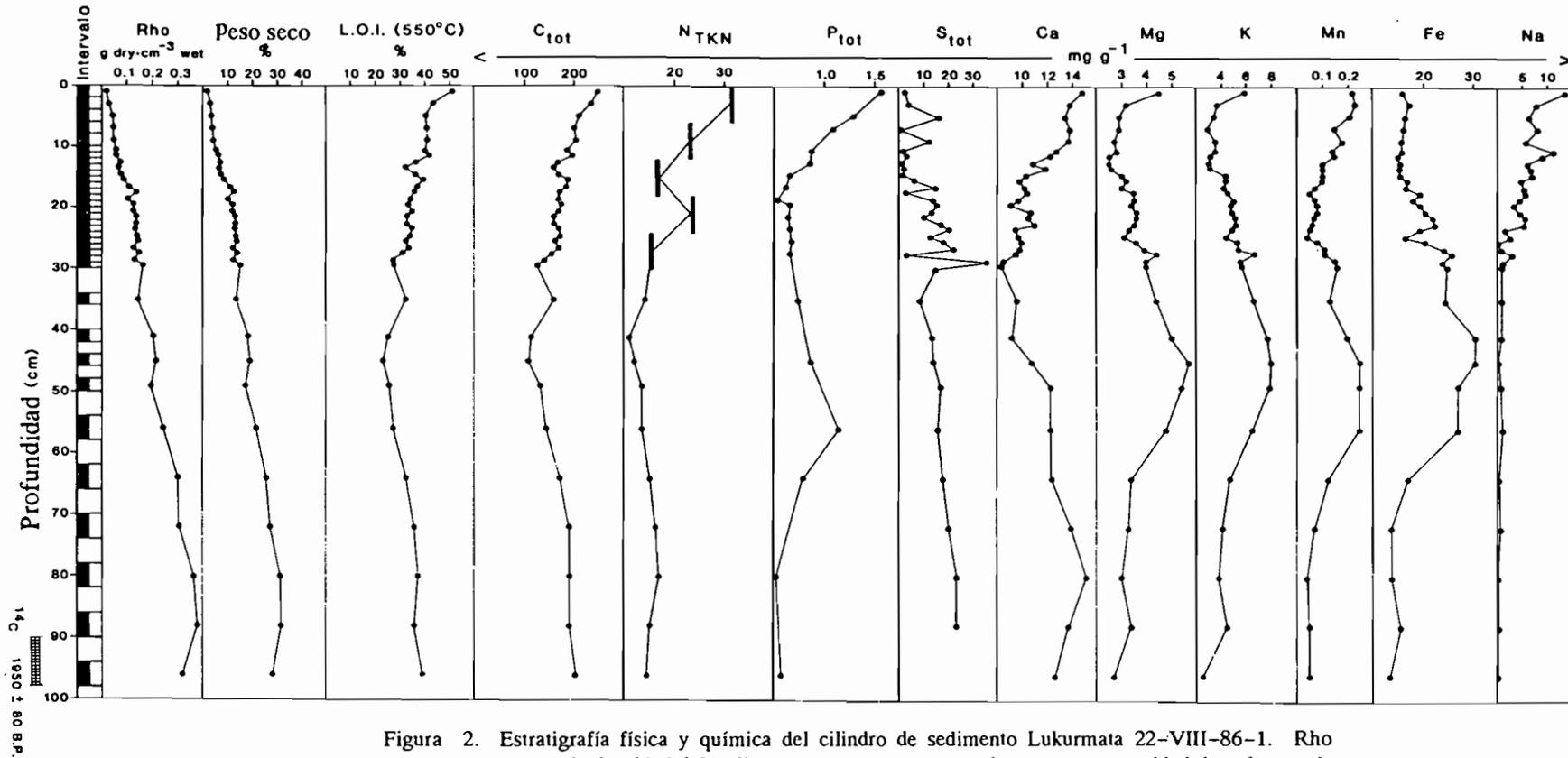


Figura 2. Estratigrafía física y química del cilindro de sedimento Lukurmata 22-VIII-86-1. Rho representa la densidad del sedimento y se expresa como el peso seco por unidad de volumen de sedimento hidratado ( $g\ cm^{-3}$ ). El porcentaje de peso seco es igual a :

$$\frac{1 - \text{peso perdido al deshidratar a } 105^{\circ}C \times 100}{\text{peso original del sedimento hidratado}}$$

Se puede decir con certeza que casi todo el carbono es de origen orgánico ya que sólo se detectaron cantidades inapreciables de carbonatos (fuentes de C inorgánico). Las concentraciones de N en los sedimentos ( $11.2\text{--}31.4\text{ mg g}^{-1}$ ) son mucho más altas que en los suelos de las tierras altas circunvecinas, los cuales cuentan con  $2.0\text{ mg g}^{-1}$  (de acuerdo a datos sin publicar obtenidos por M. Brenner). En contraste, el contenido promedio de P en los depósitos lacustres ( $0.82 \pm 0.28$ ,  $n = 19$ ) es similar al de los suelos ( $1.10 \pm 0.24$ ,  $n = 9$ ). El contenido de S es muy variable en los sedimentos ( $1.3\text{--}35.9\text{ mg g}^{-1}$ ) y carece de correlación con el C total ( $r = -0.31$ ,  $P < 0.05$ ). El Ca varía de 8.4 a 15.1 y el Na de 0.2 a  $13.4\text{ mg g}^{-1}$ . Tanto el Ca como el Na se correlacionan con el contenido orgánico ( $r = 0.58$ ,  $P < 0.001$  y  $r = 0.80$ ,  $P < 0.0001$ , respectivamente). Las concentraciones de Mg, K, Mn y Fe se correlacionan entre sí y es muy posible que en su mayoría estos cationes estén ligados a las arcillas.

Bajo las premisas del modelo de fechamiento conocido como Ritmo Constante de Abastecimiento (Constant Rate of Supply o CRS), la relación entre el logaritmo de la radioactividad del  $^{210}\text{Pb}$  y la profundidad a lo largo de la columna de sedimento es lineal si: 1) el flujo de  $^{210}\text{Pb}$  atmosférico hacia los sedimentos ha permanecido constante durante los pasados 150 años, 2) no ha habido movilización del  $^{210}\text{Pb}$  después de su deposición, 3) los sedimentos no han sido mezclados por procesos físicos o de otra naturaleza, 4) los sedimentos se han acumulado a un ritmo constante en los últimos 150 años, y 5) la densidad del sedimento (Rho) es constante a lo largo de toda la columna. No hay evidencia de que el flujo de  $^{210}\text{Pb}$  atmosférico haya fluctuado en el pasado reciente. Migración de  $^{210}\text{Pb}$  después de su asentamiento en el fondo del lago es poco probable ya que a un alto pH, como el que caracteriza las aguas y lodos del lago Titicaca, éste se adhiere a las partículas sedimentadas. Las concentraciones de compuestos químicos muestran variaciones estratigráficas bien definidas a lo largo del cilindro, incluyendo su parte superior (ver la figura 2 y el trabajo de BINFORD *et al.*, 1988). Esta estratigrafía sugiere que los sedimentos lacustres no han sufrido mezclamiento (homogeneización) después de depositarse en la cuenca.

## LUKURMATA CORE 22-VIII-86-1

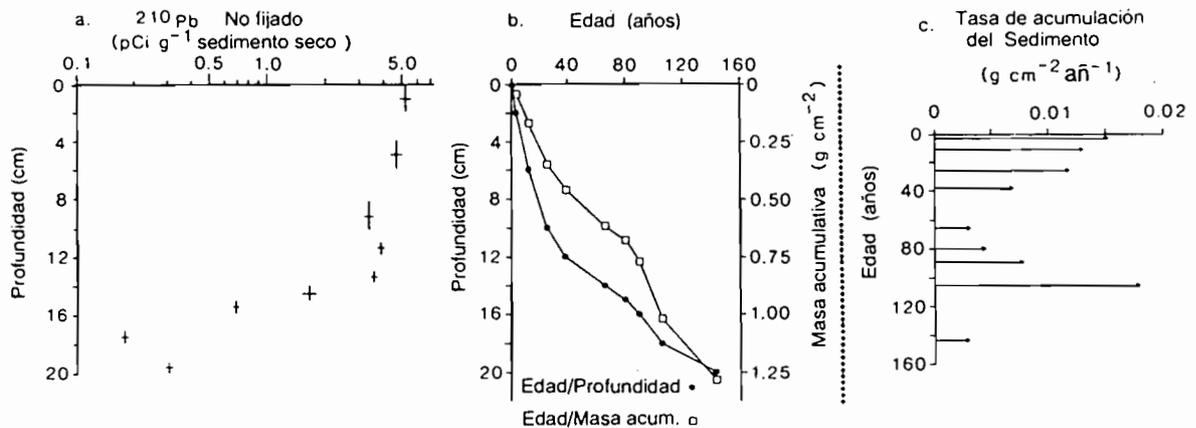


Figura 3a. Radioactividad del  $^{210}\text{Pb}$  atmosférico medida a lo largo de la columna de sedimento. Las barras verticales representan la radioactividad del  $^{210}\text{Pb}$  dentro de un intervalo analizado, y las horizontales el error del conteo. 3b. Esta figura incluye dos gráficas: una titulada "edad/longitud" que muestra la edad de los sedimentos a varios niveles de la columna, y otra titulada "edad/masa seca acumulativa" que indica la cantidad de masa seca acumulada por unidad de área ( $\text{g cm}^{-2}$ ) en los pasados 150 años. Las edades fueron calculadas mediante interpolación de la radioactividad del  $^{210}\text{Pb}$  medida en los intervalos analizados. 3c. Ritmo de acumulación de sedimentos. Los valores fueron trazados en la fecha en que cada intervalo fechado se inició.

Después de descartar estos factores (1 al 3) se considera que las desviaciones con respecto a la línea recta indicada en la figura 3a son debidas a cambios en la densidad del sedimento (Rho, Figura 2) y a cambios en el ritmo de acumulación de sedimentos (figura 3c). Estos dos factores también determinan la configuración del perfil que muestra la relación entre edad y longitud (de la columna de sedimento) en la figura 3b. En la misma figura se incluye otro perfil, edad/masa seca acumulativa, el cual ilustra la variabilidad en ritmos de sedimentación.

La sección de sedimento fechada con  $^{210}\text{Pb}$  muestra dos episodios, uno que empezó hace 143.2 años y el otro hace 64.6 años, en los cuales se registra el ritmo de sedimentación más bajo:  $0.0032 \text{ g cm}^{-2} \text{ a}^{-1}$  (Figura 3c). Con la excepción de este valor, las tasas de sedimentación han sido variables y más altas en el último siglo después de haber alcanzado una máxima de  $0.0180 \text{ g cm}^{-2} \text{ a}^{-1}$  hace 105.6 años. En promedio, los sedimentos se han acumulado a un ritmo de  $0.009 \text{ g cm}^{-2} \text{ a}^{-1}$  en los últimos 143 años y a un ritmo de  $0.0152 \text{ g cm}^{-2} \text{ a}^{-1}$  durante el período de 1984 a 1986. Parte del  $^{210}\text{Pb}$  originalmente precipitado de la atmósfera se integra a los sedimentos lacustres. Se estima que la acumulación total de  $^{210}\text{Pb}$  en los depósitos del sitio muestreado es igual a  $2.76 \text{ pCi cm}^{-2}$ . Esta acumulación equivale a un flujo de  $^{210}\text{Pb}$ , de la atmósfera hacia los sedimentos, de  $0.09 \text{ pCi cm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ . Fechamiento de los sedimentos basales del cilindro con radicarbono indica que éstos tienen una edad de  $1950 \pm 80 \text{ A.P.}$  (muestra GX-13052). Basándose en esta edad, la tasa media de sedimentación en los últimos dos mil años es de  $0.011 \text{ g cm}^{-2} \text{ a}^{-1}$  (BINFORD y BRENNER, 1989).

## Discusión

Los cienos superficiales de la columna de sedimento Lukurmata 22-VIII-86-1 son ricos en materia orgánica y se asemejan en composición a los lodos superficiales que yacen en el margen norte de la península de Taraco. La distribución y características de estos yacimientos litorales fueron estudiadas por BOULANGE *et al.* (1981). La mayoría del material orgánico probablemente representa restos de macrofitas y algas que habitaron cerca del área muestreada. El resto del sedimento carece de carbonatos y consiste de arcillas y otras partículas inorgánicas de mayor tamaño.

El ritmo de acumulación de  $^{210}\text{Pb}$  en el lago Titicaca,  $0.09 \text{ pCi cm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ , es muy bajo comparado con valores de menos de  $0.6 \text{ pCi cm}^{-2} \text{ a}^{-1}$  registrados en varios sitios del hemisferio norte, los cuales parecen emitir mayores cantidades de  $^{222}\text{Rn}$  (un predecesor del  $^{210}\text{Pb}$ ) hacia la atmósfera (EL-DAOUSHY, 1988). Bajas tasas de acumulación de  $^{210}\text{Pb}$  en otros lagos tropicales (ejemplos: Lago de Miragoane, Haití =  $0.09 \text{ pCi cm}^{-2} \text{ a}^{-1}$  [BRENNER y BINFORD, 1988]; Lagos Chilonche and Chimaj, Guatemala =  $0.134 \text{ pCi cm}^{-2} \text{ a}^{-1}$  y  $0.085 \text{ pCi cm}^{-2} \text{ a}^{-1}$ , respectivamente [BRENNER *et al.*, en revisión]) se atribuyen a la poca emisión de  $^{222}\text{Rn}$  por parte de las superficies marinas cercanas a las cuencas. En el sitio Lukurmata, la baja acumulación de  $^{210}\text{Pb}$  puede ser consecuencia de varios factores. Entre ellos, la baja emisión de radón proveniente de la superficie del lago y sus tierras circunvecinas, pérdida de sedimentos (y del  $^{210}\text{Pb}$  asociado de ellos) después de depositarse, o una interrupción en el proceso de sedimentación. Es posible que durante períodos recientes de bajo nivel de agua el sitio muestreado se haya secado. El desecamiento no sólo interrumpiría la acumulación de sedimentos y  $^{210}\text{Pb}$ , sino que también resultaría en una pérdida de materiales previamente acumulados. Secamiento de la localidad muestreada pudo haber ocurrido cuando el lago sostuvo bajos niveles durante la década de 1910 a 1920, o quizá cuando el nivel

bajó nuevamente a mediados de 1940. Más recientemente, entre 1972 y 1974, el nivel del lago declinó casi 3 m y en estas condiciones el sitio Lukurmata apenas si quedaría cubierto de agua. Como a pesar de las posibilidades de desecamiento no hay discontinuidades aparentes en la sedimentación (Figuras 2 y 3), la poca acumulación de <sup>210</sup>Pb en los sedimentos se atribuye a un bajo ritmo de precipitación de <sup>210</sup>Pb atmosférico.

Tasas netas de acumulación de sedimentos son influenciadas por muchos factores, tales como la proporción del tamaño de vertiente con respecto al lago, geología del terreno, suelos, morfometría de la vertiente y del lago, vegetación, actividades humanas, productividad del lago, descomposición de los sedimentos, ubicación del área muestreada, etc. En la Tabla 1 se comparan los ritmos de sedimentación a largo plazo calculados para el lago Titicaca con valores obtenidos en otros seis lagos tropicales. Aunque el ritmo de sedimentación más bajo se midió en el Titicaca (9.0 mg cm<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup> en los pasados 143 años), el valor es similar a las medidas en los lagos Miragoane, Quexil y Chimaj (11.0, 16.0 y 15.0 mg cm<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>, respectivamente).

En la Tabla 2 se compara la tasa de sedimentación reciente (1984 a 1986) en el lago Titicaca con el promedio de sedimentación moderna (últimos 2 a 10 años) en varios lagos de Florida, E.U.A. Los datos indican que los sedimentos de Lukurmata se han acumulado a un ritmo mucho más lento. De la misma manera, la acumulación de materia orgánica, carbono, fósforo y nitrógeno ocurre más lentamente en Lukurmata que en los lagos de Florida (Tabla 2).

El ritmo de sedimentación en el sitio Lukurmata ha variado en los últimos 143 años (Figs. 3c y 4). La magnitud de estos cambios excede la magnitud de los cambios observados en las concentraciones de materia orgánica y nutrientes (C, N, P). Las concentraciones de material orgánico, C, N y P aumentan hacia la parte superior del cilindro (20-0 cm) donde el ritmo de sedimentación también aumenta. Por tal motivo, los perfiles que muestran los cambios en el ritmo de acumulación de materia orgánica y elementos (Fig. 4), así como el que muestra los cambios en sedimentación (Fig. 3c), son estratigráficamente similares.

### Tasas de acumulación

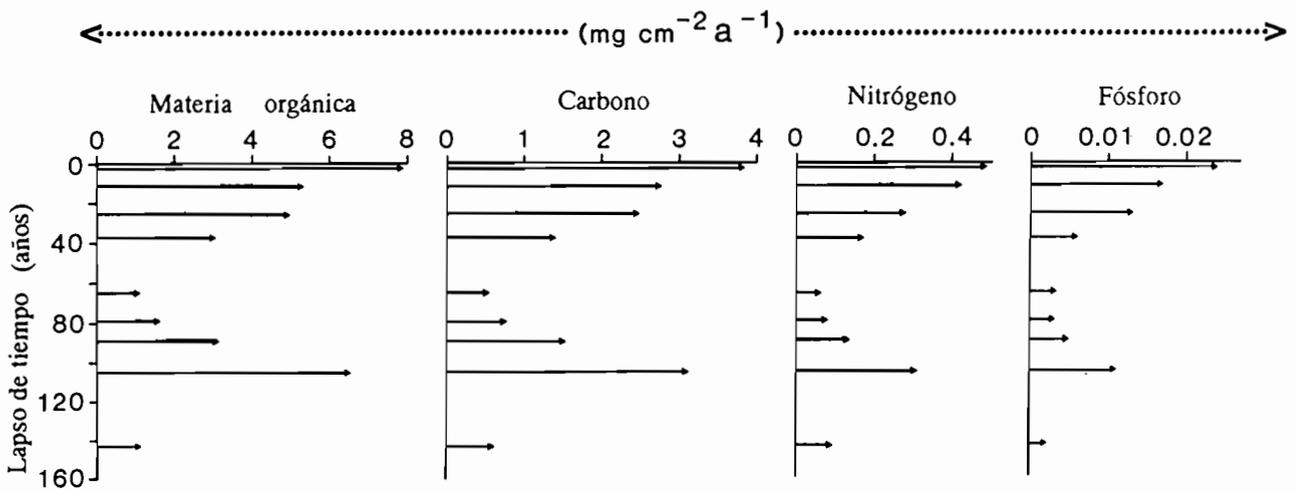


Figura 4. Ritmos de acumulación de materia orgánica, C, N y P. Los valores fueron trazados en la fecha en que cada intervalo fechado se inició. La siguiente fórmula fue utilizada: ritmo de acumulación = ritmo de acumulación de sedimento seco en cada intervalo x el porcentaje de cada compuesto dentro de ese intervalo. En aquellos intervalos fechados cuyas concentraciones de compuestos fueron desconocidas, se tomó como valor el promedio resultante de las concentraciones de dos intervalos contiguos.

	Sedimento seco	Materia orgánica	Carbono	Nitrógeno	Fósforo
Titicaca	15.2	7.8	3.8	0.48	0.024
Florida					
promedio	234	39.8	20.0	1.83	0.171
desviación standard (s)	407	19.3	10.3	1.07	0.134
min-máx	32-2080	15.3-88.9	6.9-46.7	0.56-4.42	0.024-0.586

Tabla 1. Ritmos promedio de acumulación de sedimento seco en el Lago Titicaca (Lukurmata Core 22-VIII-86-1) y otros lagos tropicales.

Fuentes de información : 1. Este reporte. 2. BINFORD y BRENNER (1989). 3. BRENNER y BINFORD (1988). 4-6. DEEVEY *et al.*, 1979. 7-8. BRENNER *et al.*, en revisión.

Lago	País	Ritmo de acumulación (mg cm <sup>-2</sup> a <sup>-1</sup> )	Lapso de tiempo (años)	Método de fechamiento
1. Titicaca	Bolivia	9.0	143	210Pb
2. Titicaca	Bolivia	10.7	1950	14C
3. Miragoane	Haití	11.0	129	210Pb
4. Yaxha	Guatemala	38.0	420	polen
5. Sacnab	Guatemala	45.0	420	polen
6. Quexil	Guatemala	16.0	420	polen
7. Chimaj	Guatemala	15.0	146	210Pb
8. Chilonche	Guatemala	47.0	153	210Pb

Tabla 2. Ritmos recientes de acumulación de sedimento seco y nutrientes (mg cm<sup>-2</sup> a<sup>-1</sup>) en el lago Titicaca (Lukurmata 22-86-VIII-1) y 34 lagos subtropicales de Florida, E.U.A. Los datos de Florida se basan en muestras superficiales de sedimento colectadas en la parte central más profunda de cada lago. En cada caso, el ritmo de sedimentación calculado para el área muestreada representa el promedio de sedimentación moderna (últimos 2 a 10 años) a través de la cuenca entera. La sedimentación media de cada lago se usó para estimar el promedio general reportado en la tabla. Los ritmos de acumulación reciente (1984-1986) reportados para el lago Titicaca corresponden a una área específica: la zona litoral del sitio Lukurmata.

Durante el siglo pasado los ritmos de sedimentación han fluctuado en dos direcciones. Comenzando con un alto valor hace 106 años, la tasa de sedimentación declinó durante las siguientes cuatro décadas. Más tarde, después de una baja registrada alrededor de 1920 la sedimentación comenzó a aumentar a partir de 1950. Las causas que aceleraron la sedimentación en la zona litoral del Titicaca no son muy claras, pero quizá se relacionan con varios factores. Dos eventos importantes, uno en el medio terrestre y otro en el lacustre, coinciden con los aumentos en sedimentación que han ocurrido desde mediados de 1940. Primeramente se considera que la reforma agraria introducida en la década de los cincuenta (PONCE SANGINES, 1989) pudo haber conducido a cambios en el uso de la tierra que rodea Lukurmata. Si las actividades de agroingeniería se intensificaron en la localidad, entonces habría de esperarse un aumento en la cantidad de materiales derivados de la vertiente perturbada. Un segundo factor que pudo haber incrementado la sedimentación litoral es la fluctuación en los niveles de agua. Después de un bajo nivel alcanzado a mediados de 1940, el nivel del lago permaneció alto hasta mediados de 1980, excepto en dos ocasiones (a fines de los años cincuenta y principios de los setenta) en que el nivel bajó ligeramente. El nivel más alto registrado en este siglo (3811.5 m.s.n.m.; PONCE SANGINES, 1989) se alcanzó entre 1985 y 1986. Las etapas de alto nivel de agua coinciden con episodios más lluviosos y con mayores descargas de agua provenientes del canal que rodea el Cerro Wilakollu. Es muy probable que al aumentar el descargue de este afluente (durante años lluviosos) también se acelere el transporte de materiales hacia la zona litoral donde este desemboca.

Resultados preliminares de la columna de sedimento Lukurmata 22-VIII-86-1 demuestran que sedimentos ricos en materia orgánica se han acumulado en la zona litoral de este sitio por casi dos mil años (BINFORD *et al.*, 1989). Los incrementos en tasas de sedimentación y acumulación de nutrientes en los últimos 40 años se relacionan con fluctuaciones en el nivel de agua y con cambios en el uso de las tierras adyacentes. Sin embargo, para hacer una evaluación cuantitativa del impacto que estos eventos pudieron haber tenido en la sedimentación litoral, es necesario contar con datos históricos sobre el manejo de la tierra y tener un mejor entendimiento de los efectos inducidos por cambios en los niveles de agua.

Los datos del sitio Lukurmata sugieren que las extensas poblaciones de macrofitas y algas de la zona litoral utilizan nutrientes disueltos e interceptan sedimentos. Mediante estos procesos, las comunidades litorales favorecen el almacenamiento de materiales en solución o suspensión en estas áreas marginales. Es posible que la retención de nutrientes en la zona litoral limite las cantidades destinadas a las partes centrales más profundas del lago y por eso éstas mantienen poco fitoplancton y son más transparentes. La transparencia del agua en el centro del lago se midió con el disco Secchi, y varía de 2 a 7 m en profundidad (LAZZARO, 1985). En este lago tropical las macrofitas crecen todo el año y por lo tanto no hay, como en las zonas templadas, una estación en que éstas mueren y liberan sus reservas de nutrientes (CARPENTER y LODGE, 1986). Cambios en el nivel del lago y cosecha de plantas por los habitantes locales probablemente estimulan el crecimiento continuo de la comunidad macrofítica (*sensu* BORMANN y LIKENS, 1979; VITOUSEK y REINERS, 1975; GORHAM *et al.*, 1979), es decir que porciones de la comunidad adulta son continuamente reemplazadas por nuevas plantas. Bajo estas condiciones, la vegetación acuática convierte la zona litoral en un sitio de almacenamiento neto de los nutrientes que arriban al lago infiltrados del suelo o transportados por corrientes.

Datos preliminares de cilindros de sedimento fechados, colectados en aguas profundas del lago Titicaca indican que los ritmos de sedimentación (en  $\text{cm a}^{-1}$ ) en estos sitios son del mismo orden

de magnitud que los de la zona litoral. Una columna de sedimento colectada cerca de Huatajata bajo 8.5 m de agua, mide 8.36 m de largo y tiene un ritmo de sedimentación de  $0.22 \text{ cm a}^{-1}$  (edad a 7.55 m = 3430 años A.P.). Otra más corta colectada cerca de Guaqui a una profundidad de 8.3 m, mide 3.27 m de longitud y tiene un ritmo de sedimentación de  $0.10 \text{ cm a}^{-1}$  (edad a 3.20 m = 3160 años A.P.). En Lukurmata, 20 cm de sedimento se acumularon en 143 años (a un ritmo de  $0.14 \text{ cm a}^{-1}$ ) mientras que 96 cm se han acumulado en 1950 años (a un ritmo de  $0.05 \text{ cm a}^{-1}$ ).

Los datos del sitio Lukurmata revelan la importancia que la zona litoral del lago Titicaca tiene sobre el funcionamiento del sistema lacustre, ya que ésta contribuye a controlar la productividad y los procesos de sedimentación que acontecen en áreas alejadas del margen. En trabajos futuros intentaremos comparar los resultados del sitio Lukurmata con datos de otras columnas de sedimento colectadas en zonas litorales. También planeamos obtener varios cilindros de sedimento a través de la cuenca del Huiñaimarca con el propósito de investigar los patrones de sedimentación del sistema completo.

### *Agradecimientos*

Agradecemos la ayuda de campo brindada por ALAN KOLATA y OSWALDO RIVERA. Este proyecto fue financiado por la NSF mediante dos becas (BNS 86-07541 y BNS 88-05490) otorgadas a ALAN KOLATA.

Agradecemos a la señora ANTONIA HIGUERA-GUNDY por la traducción del texto en castellano (original en inglés).

## Referencias

- AGASSIZ (A.), GARMAN (S.W.), 1876. – Exploration of Lake Titicaca. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, Harvard, 3 : 273–349.
- ANDERSEN (J.M.), 1976. – An ignition method for determination of total phosphorus in lake sediments. *Wat. Res.*, 10: 329–331.
- Anon., 1975. – Standard methods for the examination of water and wastewater. APHA (American Public Health Association). 14th ed.
- Anon., 1978. – Lago Titicaca. Mapas al 1/100.000, PERU-BOLIVIA, HIDRONAV N° 3100 – 3200 – 3300 – 3400 – 3500. *Instituto Geográfico Militar*, Lima, Perú.
- APPLEBY (P.G.), OLDFIELD (F.), 1978. – The calculation of lead-210 dates assuming a constant rate of supply of unsupported  $^{210}\text{Pb}$  to the sediment. *Catena*, 5: 1–8.
- BINFORD (M.W.), BRENNER (M.), 1986. – Dilution of  $^{210}\text{Pb}$  by organic sedimentation in lakes of different trophic states, and application to studies of sediment–water interactions. *Limnol. Oceanogr.*, 31 : 584–595.
- BINFORD (M.W.), BRENNER (M.), 1989. – Resultados de estudios de limnología en los ecosistemas de Tiwanaku. *In* : Arqueología de Lukurmata, Alan Kolata ed., Vol. 2. Instituto Nacional de Arqueología y Producciones Pumapunku, La Paz, Bolivia : 213–236.
- BINFORD (M.W.), BRENNER (M.), WHITMORE, (T.J.), HIGUERA–GUNDY (A.), DEEVEY (E.S.), LEYDEN (B.), 1987. – Ecosystems, paleoecology and human disturbance in subtropical and tropical America. *Quat. Sci. Rev.*, 6: 115–128.
- BINFORD (M.W.), BRENNER (M.), LEYDEN (B.), 1988. – Paleolimnology of Tiwanaku ecosystems: results of second-year studies. Unpubl. report, 47 p.
- BORMANN (F.H.), LIKENS (G.E.), 1979. – Pattern and Process in a Forested Ecosystem. Springer Verlag, New York, 253 p.
- BOULANGE (B.), VARGAS (C.), RODRIGO (L.A.), 1981. – La sédimentation actuelle dans le lac Titicaca. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (4) : 299–309.
- BOULANGE (B.), AQUIZE JAEN (E.), 1981. – Morphologie, hydrographie et climatologie du lac Titicaca et de son bassin versant. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (4) : 269–287.
- BRENNER (M.), BINFORD (M.W.), 1988. – A sedimentary record of human disturbance from Lake Miragoane, Haiti. *J. Paleolimnol.*, 1 : 85–97.
- BRENNER (M.), LEYDEN (B.), BINFORD (M.W.), 1990. – Recent sedimentary histories of shallow lakes in the Guatemalan savannas. *J. Paleolimnol.*, 4 : 239–252.
- CARMOUZE (J.P.), AQUIZE JAEN (E.), 1981. – La régulation hydrique du lac Titicaca et l'hydrologie de ses tributaires. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (4) : 311–328.
- CARPENTER (S.R.), LODGE (D.M.), 1986. – Effects of submerged macrophytes on ecosystem processes. *Aquatic Botany*, 24: 341–370.
- COLLOT (D.), KORIYAMA (F.), GARCIA (E.), 1983. – Répartitions, biomasses et productions des macrophytes du lac Titicaca. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 16 (3) : 211–318.
- DEEVEY (E.S.), RICE (D.S.), RICE (P.M.), VAUGHAN (H.H.), BRENNER (M.), FLANNERY (M.S.). – Mayan urbanism : impact on a tropical karst environment. *Science*, 206 : 298–306.

- D'ORBIGNY (A.), 1835–1847. – Voyage dans l'Amérique méridionale. Pitois–Levrault et Cie., Paris, 7 tomes, 11 vol.
- EAKINS (J.D.), MORRISON (R.T.), 1978. – A new procedure for the determination of lead-210 in lake and marine sediments. *Int. J. appl. Radiat. Isotopes*, 29 : 531–536.
- EL-DAOUSHY (F.), 1988. – A summary on the Lead-210 cycle in nature and related applications in Scandinavia. *Envir. Int.*, 14 : 305–319.
- GILSON (H.C.), 1939–1940–1955. – The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937. *Trans. Linn. Soc. London*, 1 : 357 p.
- GORHAM (E.), VITOUSEK (P.), REINERS (W.), 1979. – Ecosystem succession and nutrient retention. *Annu. Rev. Ecol. and System.*, 10 : 53–84.
- HÅKANSON (L.), JANSSON (M.), 1983. – Principles of lake sedimentology. Springer Verlag, New York, 316 p.
- HOWARD-WILLIAMS (C.), 1985. – Cycling and retention of nitrogen and phosphorus in wetlands: a theoretical and applied perspective. *Freshw. Biol.*, 15 : 391–431.
- HOWARD-WILLIAMS (C.), LENTON (G.M.), 1975. – The role of the littoral zone in the functioning of a shallow tropical lake system. *Freshw. Biol.*, 5 : 445–459.
- HUFFMAN (E.W.D., Jr.), 1977. – Performance of a new automatic carbon dioxide analyzer. *Microchemical Journal*, 22 : 567–573.
- LAZZARO (X.), 1985. – Poblaciones, biomazas y producciones fitoplanctónicas del Lago Titicaca. *Rev. Inst. Ecol., La Paz*, 7 : 23–64.
- NELSON (D.W.), SOMMERS (L.E.), 1972. – A simple digestion procedure for estimation of total nitrogen in soils and sediments. *J. Environ. Qual.*, 1 : 423–425.
- NEVEU-LEMAIRE (M.), 1906. – Les lacs des hauts-plateaux de l'Amérique du Sud. Imprimerie Nationale, Paris, 197 p.
- PENTLAND (J.B.), 1838. – The laguna of Titicaca and the valleys of Yukai, Collao and Desaguadero in Peru and Bolivia, from geodesic and astronomic observations made in the years of 1827 and 1828, 1837 and 1838. British Admiralty Chart, n° 1268. London.
- PONCE SANGINES (C.), 1989. – Lukurmata: investigaciones arqueológicas en un asentamiento urbano de la cultura Tiwanaku. Ensayo de historiación del avance científico (1895–1988). In: *Arqueología de Lukurmata*, Alan Kolata ed., Vol. 1. Instituto Nacional de Arqueología y Producciones Pumapunku, La Paz, Bolivia : 11–85.
- VITOUSEK (P.L.), REINERS (W.M.), 1975. – Ecosystem succession and nutrient retention: a hypothesis. *Bioscience*, 25 : 376–381.
- WETZEL (R.G.), 1983. – Limnology (2nd ed.). W.B. Saunders Company, Philadelphia, 767 p.
- WIRRMANN (D.), MOURGUIART (P.), de OLIVEIRA ALMEIDA (F.), 1988. – Holocene sedimentology and ostracodes repartition in Lake Titicaca. Paleohydrological interpretations. In : *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, Rabassa ed., A.A. Balkema, 6 : 89–127.

# III

*PALEOHIDROLOGIA*



## III.1 Una evaluación paleohidrológica de 20.000 años

DENIS WIRRMANN, JEAN-PIERRE YBERT, PHILIPPE MOURGUIART

El Altiplano boliviano es una cuenca endorreica que se extiende entre 16° y 20° de latitud sud y entre 65° y 69° de longitud oeste, con altitudes escalonadas entre 3.500 y 4.500 metros, abarcando 200.000 km<sup>2</sup> entre las cordilleras oeste y este, que culminan a 6.500 metros (fig. 1). Del norte al sur, se pueden distinguir tres zonas lacustres en esta altiplanicie :

- el lago Titicaca, a 3.809 metros sobre el nivel del mar, abarcando 8.562 km<sup>2</sup>,
- el lago Poopó, a una altitud de 3.686 metros, abarcando 2.530 km<sup>2</sup>,
- un grupo de lagos salados (Coipasa-Uyuni), abarcando 11.000 km<sup>2</sup>, a una altitud de 3.653 metros.

Desde hace 1.800.000 años estas cuencas han registrado episodios de gran extensión. Según LAVENU *et al.* (1984) y SERVANT y FONTES (1978, 1984), las fluctuaciones de nivel del lago Titicaca pueden resumirse de la siguiente manera.

- A principios del Pleistoceno se establece el paleolago MATARO, a unos 140 metros sobre el nivel actual. Esta fase se relaciona con el fin de la glaciación Calvario (SERVANT, 1977), y los depósitos correspondientes se reconocen principalmente al límite N.O. de la cuenca.

- El paleolago CABANA se instala durante el Pleistoceno medio, con un nivel de agua de 90 metros sobre el del Titicaca. Los sedimentos asociados a esta fase están presentes en las orillas este y oeste de la cuenca.

- Luego, en relación con la regresión de la glaciación Sorata (SERVANT, 1977), la fase BALLIVIAN se caracteriza por un paleolago cuyo nivel se sitúa a 50 metros sobre el actual. Sus depósitos se localizan en las orillas sud y oeste de la cuenca.

- Una terraza lacustre situada a 15 metros sobre el nivel del actual lago Titicaca es atribuida al paleolago MINCHIN (Pleistoceno superior, entre 27.000 y 21.000 B.P.), según correlaciones establecidas con el Altiplano central.

- El último episodio lacustre del Pleistoceno, situado aproximadamente alrededor de los años 10.500 B.P., corresponde a la fase TAUCA, originando un paleolago ligeramente más extenso que el lago Titicaca. Según HASTENRATH y KUTZBACH (1985) y KESSLER (1985), esta fase se debería a un aumento de 50 a 30 % de las lluvias que caen en el Altiplano.

En las siguientes líneas, analizaremos las oscilaciones del nivel del lago Titicaca durante el Holoceno y la última fase del Pleistoceno superior. Se han obtenido estos resultados en el marco del programa GEOCIT (Geodinámica del Clima Intertropical) desarrollado por el ORSTOM y realizado en Bolivia, en colaboración con la Universidad Mayor de San Andrés (UMSA) de La Paz.

### Material y metodología

En relación con las variaciones batimétricas y las diferentes zonas reconocidas en los lagos Chucuito y Huiñaimarca (cap. II.1), varias muestras fueron colectadas utilizando diferentes tipos de sacatestigos (fig. 2).

ORSTOM Fonds Documentaire

N° : 36628, ex 2

Cote : A

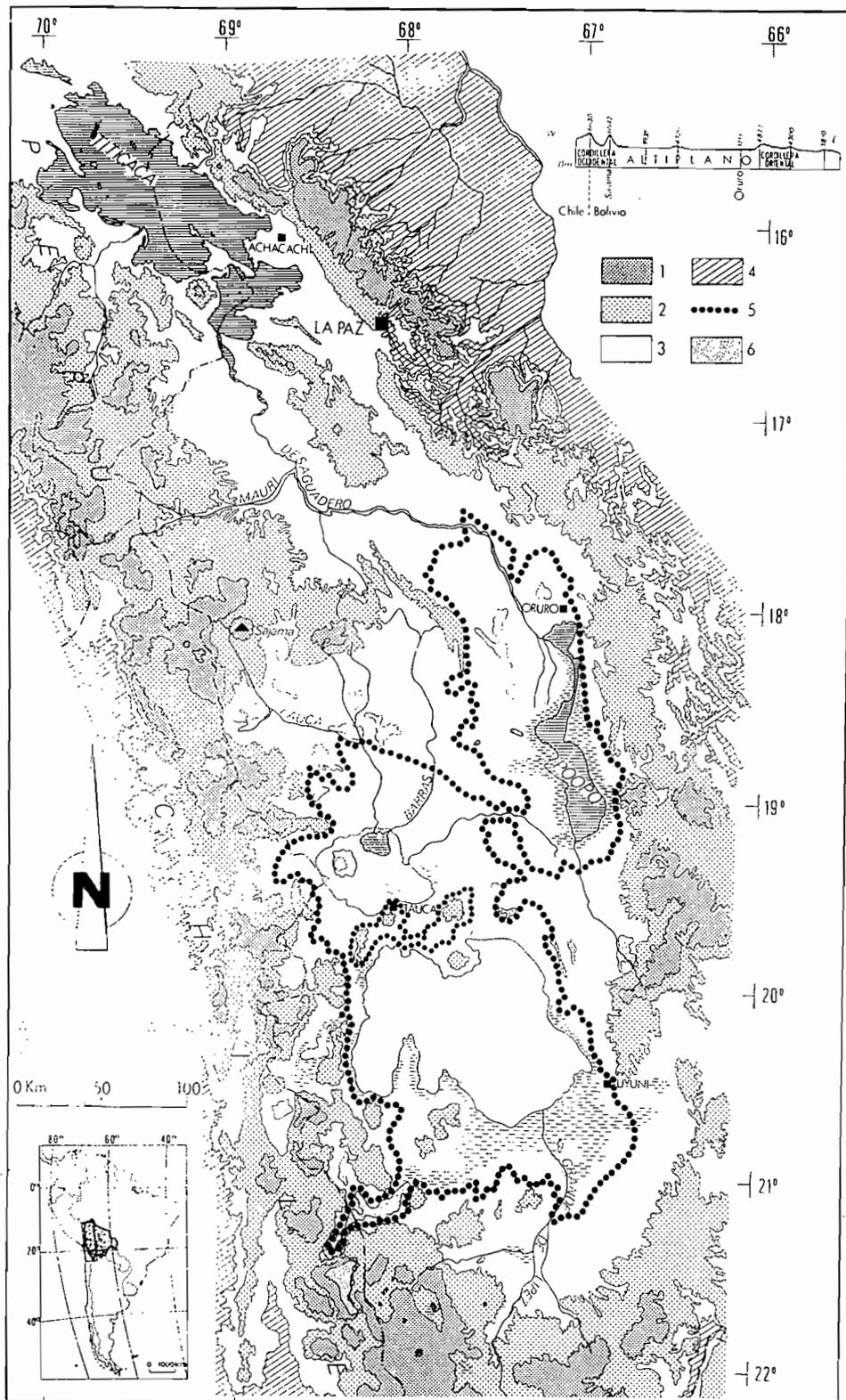


Fig. 1. - El Altiplano boliviano y la extensión de la fase lacustre TAUCA (modificado según SERVANT y FONTES, 1978) :

1 - sobre 4.500 m

3 - 3.500 - 4.000 m

5 - Extensión TAUCA

2 - 4.000 - 5.000 m

4 - debajo de 3.500 m

6 - Lagos salados desecados

Primeramente, diferentes transectas han sido estudiadas utilizando un sacatestigo Züllig (longitud máxima de los testigos 180 cm, con un diámetro de más de 33 mm). En función de los resultados preliminares (VARGAS, 1982 ; WIRRMANN, 1982), 17 muestras fueron luego colectadas utilizando un sacatestigo Mackereth de 6 metros (BARTON y BURDEN, 1979), con el fin de obtener un material sedimentológico que cubra un período de tiempo más largo. Posteriormente, una caracterización de la distribución actual de la fauna de Ostrácodos (véanse también cap. VI-5), así como también de los polenes de sedimentos superficiales y de la interfase agua-sedimento (YBERT, 1988 ; y en preparación) fueron obtenidos por análisis de muestras colectadas con el sacatestigo Mondsee (longitud máxima 80 cm, diámetro 60 mm). Un total de 56 testigos fueron así colectados en 1981-1983 y 1986-1988.

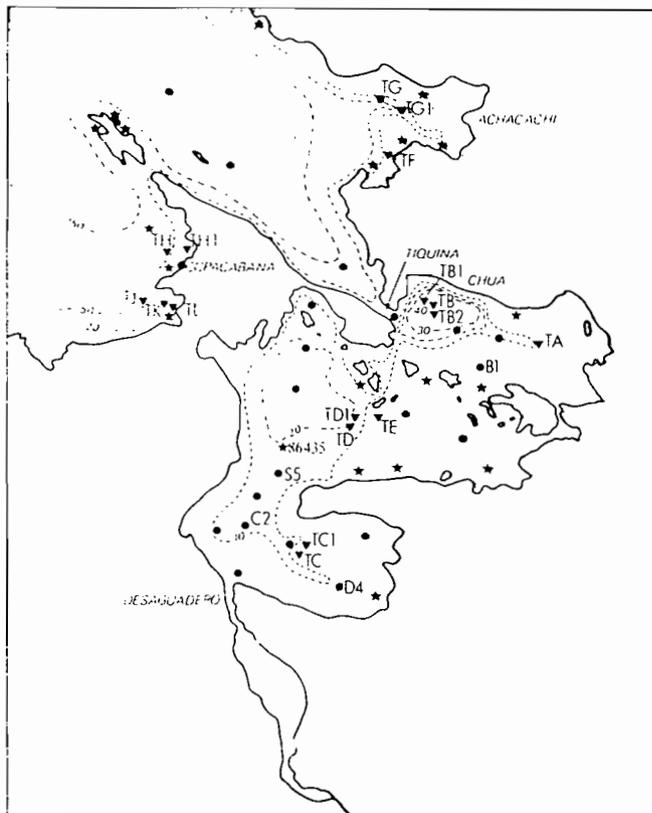


Fig. 2. - Localización de los testigos en el lago Titicaca.

Testigos obtenidos con el sacatestigo Mackereth : ▼

Testigos obtenidos con el sacatestigo Züllig : ●

Testigos obtenidos con el sacatestigo Mondsee : \*

Los resultados del análisis sedimentológico se basan en una descripción litológica minuciosa de las diferentes secciones de los testigos (textura, color según las tablas de color de suelos de MUNSELL, edición 1975 ; contenidos faunísticos) y sobre una determinación cuantitativa y/o cualitativa de los principales constituyentes (geoquímica, rayos X, microgranulometría, observaciones con lupa binocular o con microscopio). Una descripción exhaustiva de las muestras estudiadas es disponible en ALMEIDA (1986), WIRRMANN (1987) y WIRRMANN *et al.* (1988).

Los datos paleontológicos relativos a las faunas de Ostrácodos son dadas en el trabajo de MOURGUILART (1987) y los datos concerniendo la distribución de los polenes en dos muestras colectadas con ayuda del sacatestigo Mackereth (TD y TD1) están detallados en YBERT (1988).

Las interpretaciones paleoambientales se efectuaron por referencia a los cambios cualitativos en las muestras de sedimentos, la composición de las faunas de Ostrácodos y de polenes, y por comparación con la distribución actual de estos elementos.

Presentamos aquí datos paleohidrológicos remontando a 20.000 años B.P., basándonos en una radiocronología obtenida por datación de la materia orgánica total, o de las valvas de Ostrácodos (método del  $C^{14}$  en espectrometría de masa acelerada), o del sedimento completo (método clásico al  $C^{14}$ ).

## Resultados

El análisis comparativo de los datos sedimentológicos y paleontológicos de esta cronología, con el postulado de la ausencia de perturbaciones internas de los testigos, permite proponer la interpretación gráfica de las siguientes variaciones del nivel del lago (fig. 3).

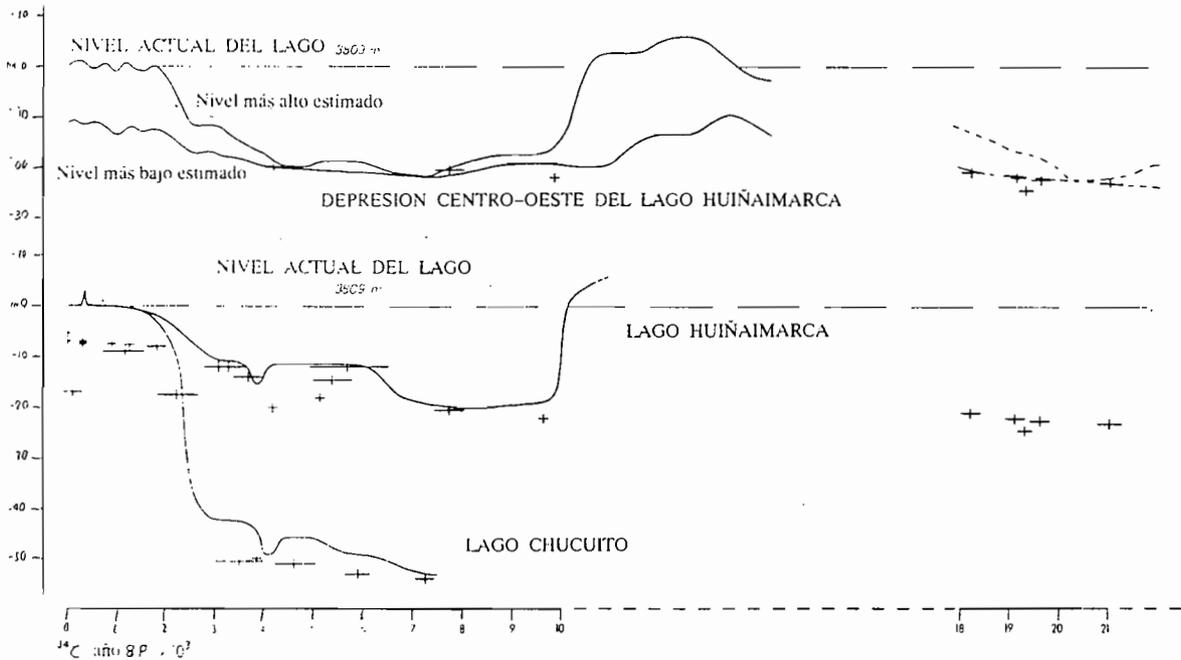


Fig. 3. - Curvas sintéticas de las fluctuaciones del nivel del lago. De la superficie al fondo :  
 - Según la palinología para la depresión del centro oeste del Lago Menor ; los valores extremos empíricos del nivel del agua están marcados.  
 - Según la sedimentología y las asociaciones de ostrácodos para el Lago Menor y el Lago Mayor.  
 - Dataciones al  $C^{14}$  con intervalo de error : ±

### El Pleistoceno Superior

Sólo el testigo TD1 permite una radiocronología parcial para este período. Las edades obtenidas se extienden en un intervalo de tiempo comprendido entre 18.000 y 21.000 años B.P. (WIRRMANN, 1991), pero la base del testigo puede corresponder muy aproximadamente a una edad estimada a 24.000 años B.P., si se considera un índice de sedimentación regular.

El contenido palinológico atestigua un nivel lacustre muy bajo comparado al nivel actual.

- Antes de 21.000 años B.P. los polenes son equivalentes a los de la zona con Isoetas de los lagos glaciales de altura del valle de Hichu Khota (ver el siguiente capítulo). Corresponden a una batimetría comprendida entre 0,4 y 4 metros.

- De 21.000 a 20.000 años B.P. aproximadamente se establece una fase de agua poco profunda (menos de 0,2 m), como lo indican las cantidades muy bajas de algas presentes.

- De 19.100 a 18.000 años B.P. aproximadamente, la profundidad del agua se estima entre 3 y 15 metros.

La evolución global de los sedimentos (i.e. depósitos muy finos con 71 a 47 % de arcilla, azoicos hasta 18.000 años B.P., conteniendo algunos granos de vivianita, greigita y pirita framboidal, desde la base del testigo hasta el tope de esta sección y con un contenido medio de carbonatos de 10 %), no permite identificar variaciones del nivel del lago durante este intervalo de tiempo. Además estos depósitos no tienen equivalentes actuales en el lago Titicaca o en los lagos glaciales. La ausencia de evaporitas durante la fase de nivel lacustre muy bajo, que significa que la efluencia por el Desaguadero no funcionaba, no se explica aún. De todas maneras es muy difícil explicar con precisión el ambiente paleobatimétrico por la sedimentología.

Entre 18.185 años B.P. y 7.700 años B.P., ninguna cronología se revela en el análisis del testigo TD1. Las características palinológicas de la sección de muestra correspondiente (solamente 54 cm de largo) atestiguan en favor de un nivel lacustre más alto que durante el período precedente, pero más bajo que el nivel actual, y luego más alto. La presencia de diatomeas de agua dulce y de medio profundo (SERVANT-VILDARY, comun. pers.) en la parte superior de esta sección confirma el nivel elevado del lago al final de esta fase. Según las correlaciones efectuadas con cuencas lacustres del Altiplano central, este período se atribuye a la fase TAUCA. Pese a la ausencia de aberraciones litológicas un hiato de sedimentación parece observarse. Sólo una cronología más detallada permitirá precisar la fecha exacta de este evento.

La base del testigo TD (porción de muestra yendo de 300 a 483 cm) corresponde al final del Pleistoceno Superior, según la edad obtenida para el nivel 291,5 - 195,5 cm. Estos sedimentos arcillosos, azoicos y no carbonatados, conteniendo pirita framboidal, son atribuidos a un nivel lacustre establecido entre 5 y 10 metros para la sección 483-420 m, luego casi similar al actual y levemente más alto desde 380 cm, de acuerdo con el estudio palinológico. El tope de esta sección de testigo puede representar la fase lacustre TAUCA que es definida con más precisión en el Altiplano central, sin estar totalmente relacionada (SERVANT y FONTES, 1978, 1984).

Los testigos TB y TB2, extraídos de la fosa de Chúa, en el Huíñaimarca, registraron este período al nivel de su litología, pero no han proporcionado resultados radiocronológicos hasta ahora. Desafortunadamente, sus condiciones específicas ambientales en el Lago Menor vuelven difícil proponer correlaciones sedimentológicas con los testigos TD y TD1. En este caso también, más dataciones al C<sup>14</sup> serían necesarias para clarificar la cronología de la evolución paleobatimétrica.

### *El Holoceno*

Para este período, la cronología está documentada con más precisión : 8 edades se distinguen para el Lago Mayor y 16 edades para el Lago Menor. Cinco estados principales son definidos.

- Desde hace aproximadamente 10.500 B.P. hasta 7.700 B.P.; un período de descenso lacustre se establece, sucediendo al episodio TAUCA. El lago Titicaca registra una fuerte baja de nivel, al principio de manera progresiva y luego volviéndose cada vez más intenso. Esta disminución está bien indicada en el testigo TD ; a 9.600 años B.P., el nivel de agua se establecía a cerca de 15

metros debajo del nivel actual (contenidos elevados en polenes de ambientes terrestres o pantanosos, así como algas diversas con pocos *Pediastrum* y *Botryococcus*). Los sedimentos se vuelven más gruesos y más ricos en materia orgánica.

- De 7.700 a 7.250 años B.P., la disminución del nivel del lago alcanza por lo menos 50 metros en el Lago Mayor, como lo prueban las evaporitas de la base del testigo TJ. La precipitación de yeso ocurre también en el Lago Menor y se lo nota en las porciones más bajas de los testigos TB2, TC, TC1, TE y en los testigos TD y TD1. El Titicaca se caracterizaba entonces por cuencas individualizadas muy poco profundas, pequeñas y espaciadas en el Huiñaimarca (fosa de Chúa, depresión del centro oeste) y alrededor de la depresión central del lago Chucuito. La consecuencia de este período de sequía es una reducción de 42 % de la superficie en agua del lago y una pérdida de 30 % de su volumen de agua (fig. 4). La comunicación entre el Lago Mayor y el Lago Menor y entre la fosa de Chúa y la depresión del centro oeste estaban cortadas.

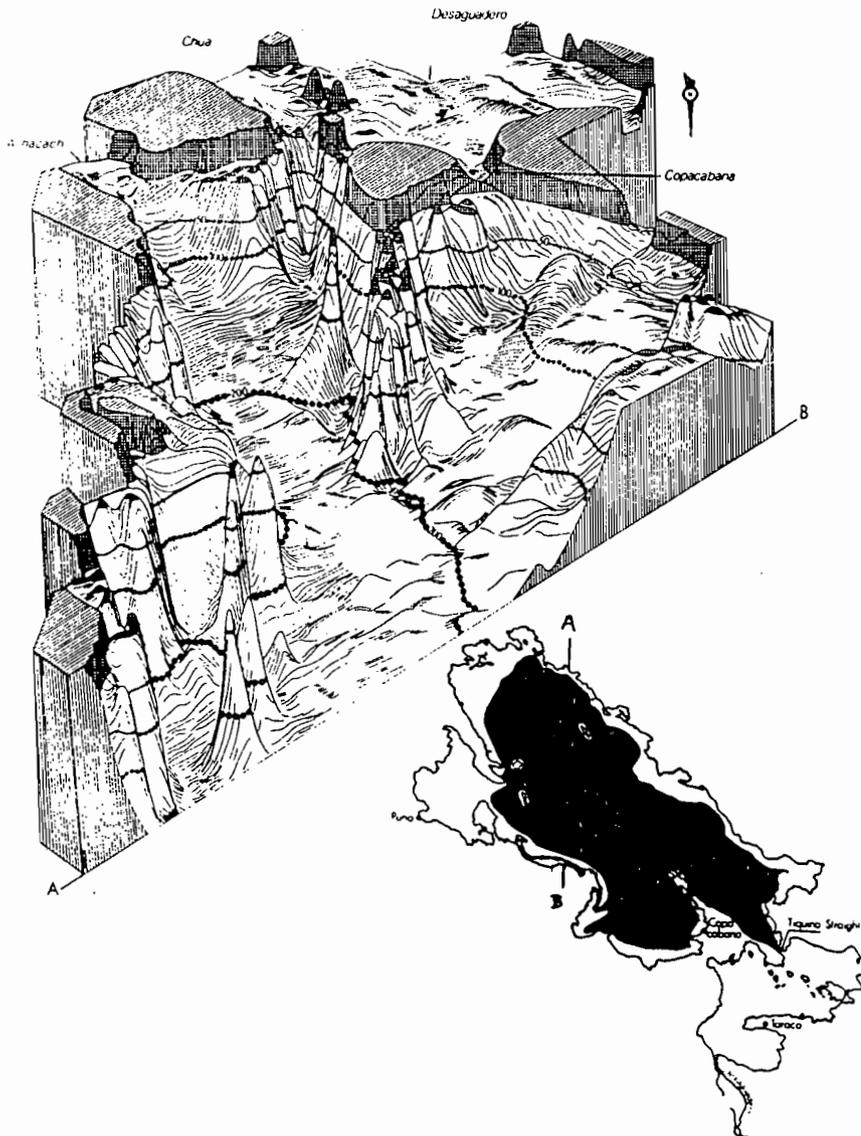


Fig. 4. - Bloque diagrama de la cuenca actual del lago Titicaca mostrando las tierras emergidas (•••••), el nivel del agua en la época de nivel más bajo (...50...) y la superficie de agua correspondiente (según WIRRMANN, 1987 y WIRRMANN *et al.*, 1988).

- De 7.250 años B.P. a 4.000 años B.P. se establece un período de nivel lacustre muy bajo, entre 10 y 45 metros por debajo del nivel actual, con el mantenimiento de cuencas individualizadas que acabamos de ver. Primeramente la concentración en sales se eleva hasta más de  $40 \text{ g l}^{-1}$  en la depresión del centro oeste del Lago Menor, si se juzga por la fauna de los Ostrácodos y por las asociaciones de diatomeas. Posteriormente, la presencia de especies de Ostrácodos oligohalinos o de agua dulce, así como los contenidos polínicos, traducen un aumento lento y progresivo del nivel de agua. Los sedimentos pertenecen al facies carbonatado, incluyendo cantidades más o menos importantes de conchas de moluscos y de restos de Characeas. En el Lago Mayor, así como en la fosa de Chúa, las aguas eran oligohalinas.

- De 4.000 años B.P. a 2.000 B.P. aproximadamente, después de una fase de disminución de nivel corta pero notable, ocurre una fase de aumento progresivo y el nivel se establece a alrededor de 10 metros debajo del actual. Se notan aportes notables de aguas enriquecidas en  $\text{NA}^+$  y  $\text{Cl}^-$ , pero las aguas son dulces desde hace 3.600 años B.P.. La comunicación entre el Lago Mayor y el Lago Menor se restablece al final de este período.

- Después de 2.000 años B.P. y antes de 1.000 años B.P., el lago Titicaca adquiere su estado actual y el Desaguadero tiene su rol de efluente. Se notan oscilaciones de nivel de 5 a 10 metros. Alrededor de 350 años B.P., según las crónicas históricas (RAMOS GALIVAN, 1621) un leve aumento del nivel tuvo lugar. Este evento no está marcado en todas las muestras colectadas con el sacatestigos Mackereth, ya que la mayoría fueron colectados por debajo de la profundidad que permite el registro de tales fluctuaciones interanuales de nivel. Es solamente en 4 de ellos (TC, TC1, TE y TF) y en dos muestras con el sacatestigo Züllig (B1 y D4) que este evento se reconoce.



## III.2 Los paisajes lacustres antiguos según el análisis palinológico

JEAN-PIERRE YBERT

Los estudios efectuados en los dos testigos TD y TD1 del lago Huinamarca (cf. cap. III.1) hacen resaltar grandes variaciones en el contenido palinológico de los sedimentos y revelan la presencia, en los niveles inferiores, de importantes cantidades de *Isoetes*, helecho acuático actualmente desconocido en el lago Titicaca pero abundante en los valles altos de Bolivia, entre 4.250 y 4.750 m de altitud (COLLOT, 1980).

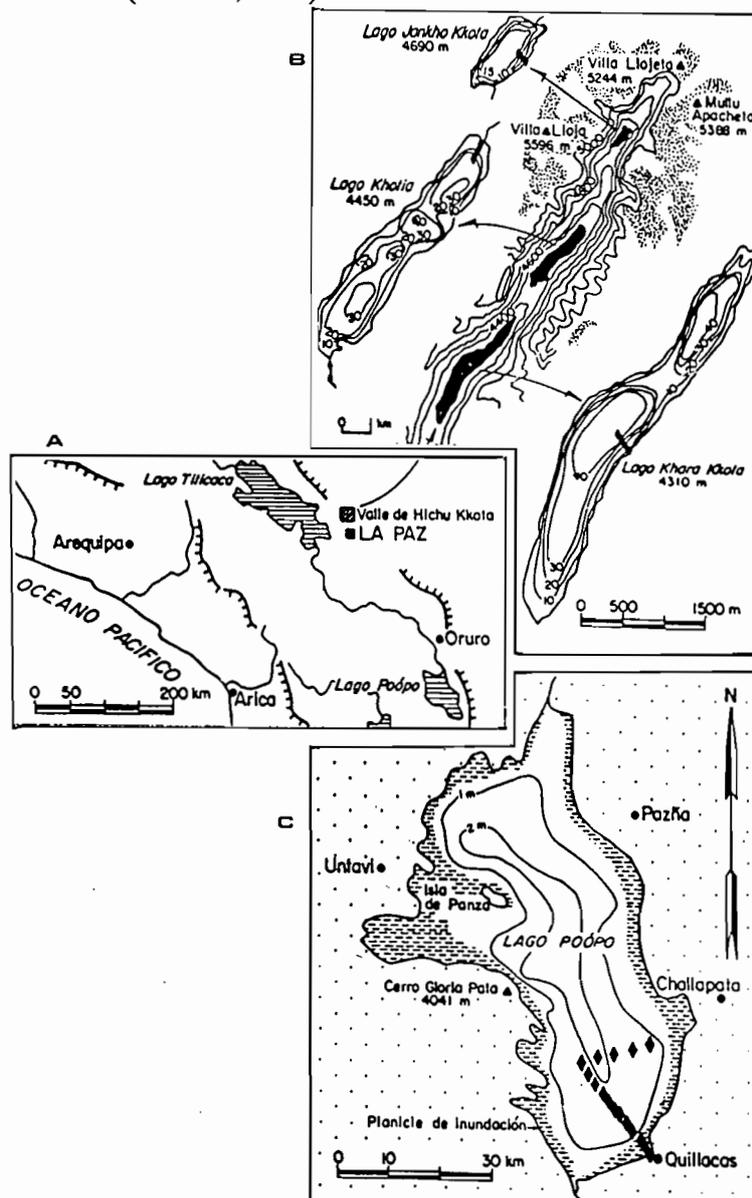


Fig. 1. - Mapa de localización de los lagos estudiados.

ORSTOM Fonds Documentaire

N° 36609, ex 2

Cote A

Para interpretar los espectros fósiles desde el punto de vista de la paleoclimatología, se reveló necesario conocer la sedimentación palinológica actual en lagos cuyo medio ambiente parecía corresponder más a aquéllos que el Titicaca había conocido en el pasado. Los lagos escogidos para este estudio son, por una parte, los del valle de Hichu Kkota, cerca del lago Titicaca y situados en un ambiente botánico de altitud (fig. 1 A y B), y por otra parte, el lago Poopó caracterizado por una flora halófila (fig. 1 A y C).

Las interpretaciones paleobotimétricas resultan de la comparación con los espectros actuales obtenidos por el análisis de muestras de superficie colectadas a lo largo de transectas radiales efectuadas en estos lagos, así como en el lago Titicaca (figs. 1 y 2).

Las muestras fósiles analizadas fueron sacadas siguiendo una malla de 10 cm, en los testigos TD y TDI y luego tratados según las siguientes etapas : ataque por HCl 10 %, por KOH 15 % con ebullición, acetólisis, separación densimétrica por el bromoformo a  $D = 2$ , montaje en gelatina glicerinada.

Los palinomorfos identificados en el curso de los análisis fueron agrupados en 4 grandes conjuntos en función de su origen ecológico dominante : medios terrestres, medios húmedos (pantanos, turberas, zonas de inundación bordeando los lagos), o de su origen biológico : macrofitas acuáticas o elementos planctónicos.

Los taxones que componen estos conjuntos están indicados en la leyenda de los diagramas palinológicos.

### ***Localización de las transectas de colección de muestras actuales y medios ambientes correspondientes***

El valle de Hichu Kkota, situado al este del lago Titicaca, pertenece a la región de puna, provincia alto-andina o "Puna Brava" que se caracteriza por una vegetación muy escasa con dominancia de gramíneas en matas. La temperatura anual media es de 5,4°C a 4.310 m de altitud, el gradiente térmico es del orden de 0,53°C para 100 metros (OSTRIA, 1987). Las precipitaciones anuales, centradas en enero-febrero, son en promedio de 834 mm.

C. OSTRIA (1987) y D. COLLOT (1980) estudiaron la vegetación de este valle y establecieron la repartición altitudinal de las diferentes especies de plantas. Entre los taxones reconocidos en las preparaciones palinológicas podemos citar :

- Nototriche violacea*, encontrada por encima de 4.900 m ;
- Valeriana*, presente entre 4.650 y 4.750 m en las zonas secas ;
- Las Cariofiláceas y las compuestas ligulifloras, sobre todo abundantes a más de 4.500 m ;
- Gentiana*, presente entre 4.300 y 4.800 m, pero más abundante cerca de 4.500 m ;
- Las Juncáceas que forman lo esencial de la vegetación de las turberas (o bofedales) más allá de 4.550 m, donde están asociadas a numerosos musgos y hepáticos ;
- Plantago*, abundante debajo de 4.500 m en los fondos de valles húmedos ;
- Elodea*, *Myriophyllum* y *Lilaeopsis*, *Ruppia*, *Schoenoplectus tatora*, cuyos límites superiores de desarrollo son respectivamente 4.700, 4.500, 4.400 y 4.300 m ;
- Isoetes*, presente en todos los lagos entre 4.250 y 4.750 m.

El fitoplancton (ILTIS, 1984) está representado por *Botryococcus braunii*, *Spirogyra*, *Zygnema*, *Staurastrum*, *Mougeotia* y *Pediastrum*, para citar solamente los taxones reconocidos en nuestras preparaciones. Sin embargo, hay que notar que *Pediastrum* es ausente del lago más alto, Jankho Kkota.

Una transecta fue estudiada para cada uno de los 3 principales lagos del valle (fig. 1) : Khara Kkota (4.310 m), Khotia (4.450 m) y Jankho Kkota (4.690 m), lagos que presentan temperaturas medias del agua de respectivamente 9,6°C, 8,8°C y 7°C (ILTIS, 1988).

El lago Titicaca está situado en la provincia de puna *sensu stricto*, a una altitud media de 3.810 m; queda sometido a un clima de tipo frío y semi-árido con una temperatura anual media de 8°C y

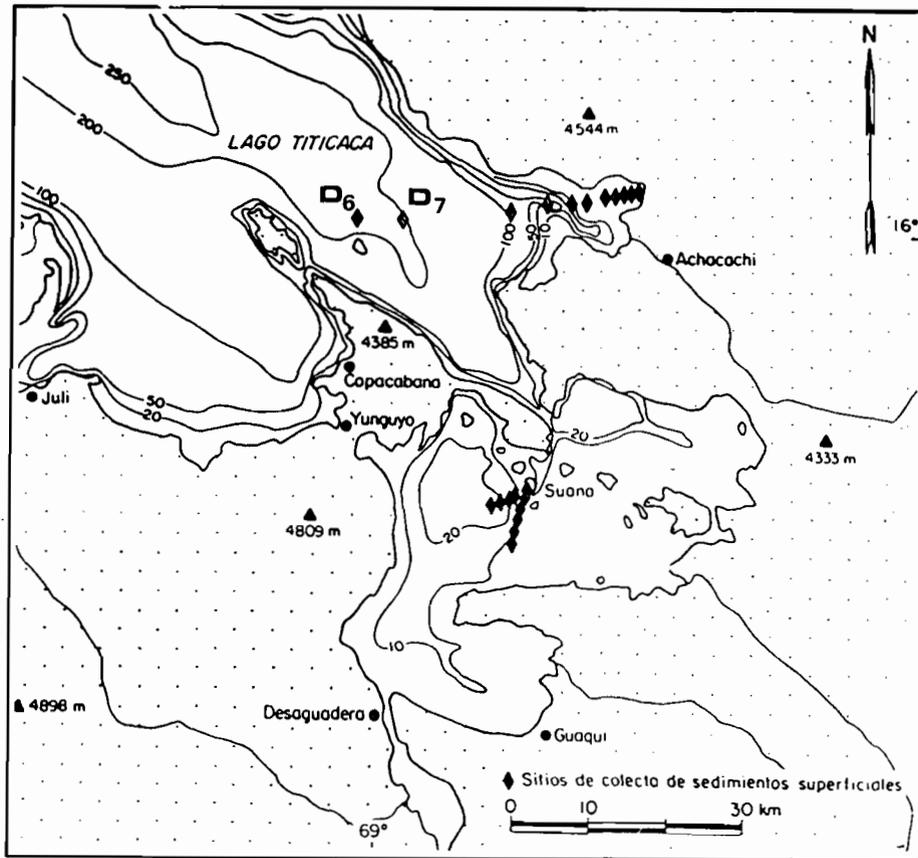


Fig. 2. - Plan de localización de las transectas en el lago Titicaca.

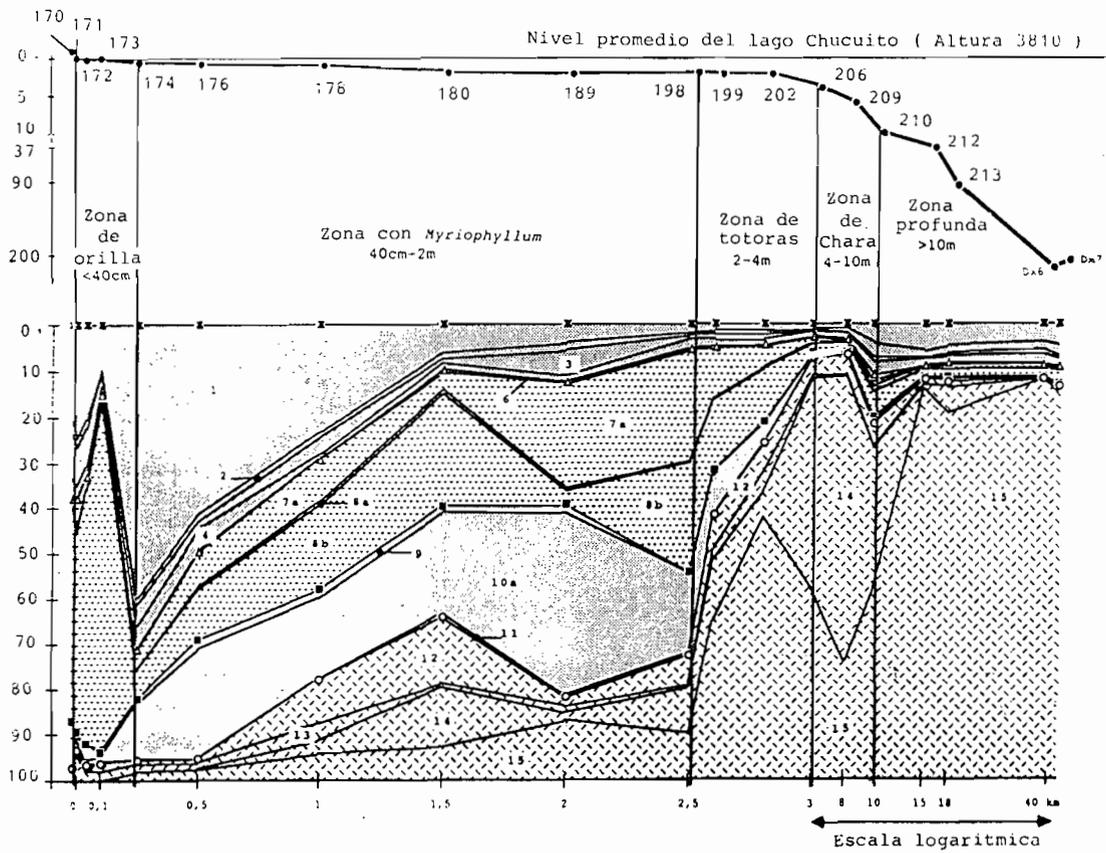


Fig. 3. - Diagrama palinológico sintético de la transecta del lago Chucuito.

con precipitaciones comprendidas entre 790 y 950 mm por año. La vegetación, de tipo herbácea, está dominada por las gramíneas, pero las compuestas y las chenopodiáceas están también bien representadas. Los árboles son poco numerosos; se trata esencialmente de *Polylepis tomentella*, *Buddleia incana*, *Cantua dependens* y *Eucalyptus sp.* introducido en el último siglo.

Las macrofitas acuáticas reconocidas en nuestras preparaciones son *Lilaeopsis*, *Hydrocotyle*, *Myriophyllum*, *Elodea*, *Schoenoplectus tatora*, *Potamogeton* y algunas *Ruppia*. Cabe notar que *Lilaeopsis* que florece regularmente en los lagos Khara Kkota y Khotia, no ha sido nunca encontrada en floración en el Titicaca.

El fitoplancton se compone esencialmente, según nuestras preparaciones, por *Botryococcus braunii*, *Pediastrum*, *Ankistrodesmus*, *Spirogyra*, *Mougeotia*, *Zygnema* y *Staurastrum*.

La temperatura media del agua de superficie es de 12 a 14°C para el Chucuito y de 10 a 16°C para el Huiñaimarca (ILTIS, 1987).

Tres transectas han sido estudiadas (fig. 2), la primera en el Chucuito desde la bahía de Achacachi en dirección de la isla del Sol; las dos otras en el Huiñaimarca, desde la isla Suana, en dirección del sud y del sudoeste respectivamente. Las muestras más profundas, Dx6 y Dx7 fueron obtenidas con ayuda de una draga de tipo Züllig (figs. 2 y 3).

El lago Poopó, situado a 3.690 m de altitud, pertenece igualmente a la provincia de puna *sensu stricto*, pero se sitúa en una zona de clima más frío y más seco que el lago Titicaca. La temperatura media anual es de 6 a 8°C, las precipitaciones están comprendidas entre 300 y 400 mm por año.

La vegetación de orilla es una estepa de montaña dominada por las gramíneas y las compuestas, los cactus siendo frecuentes en los lugares rocosos. Debido a la salinidad del suelo, las praderas alrededor del lago están ocupadas esencialmente por las chenopodiáceas.

Las aguas son habitualmente saladas (hasta 50 g/l), por lo que *Myriophyllum* y *Schoenoplectus* son raros. La planta acuática más abundante es *Ruppia*, que llega a cubrir más del 60 % de la superficie.

El fitoplancton está dominado por los géneros *Nodularia*, *Oscillatoria*, *Dictyosphaerium*, *Peridinium* y *Cyclotella* (ILTIS *et al.*, 1990).

Una transecta fue estudiada en la parte sur del lago, desde Quillacas en dirección noroeste (fig. 1).

### **Repartición actual de los palinomorfos en función de la batimetría y del medio ambiente**

El análisis de las muestras de superficie (YBERT, en preparación) ha permitido evidenciar una relación directa entre la repartición de los grupos de palinomorfos y la zonación de las macrofitas acuáticas, la cual está ligada a la batimetría (COLLOT, 1980).

Los rasgos mayores de esta repartición, bien marcados en la transecta del lago Chucuito (fig. 3), pueden resumirse de la siguiente manera :

- los taxones de medio terrestre en su conjunto son abundantes (15 a 35 %) de la orilla hasta 1 m de profundidad, con un máximo de 60 a 80 % hacia los 40 cm. Su proporción disminuye después rápidamente hasta 5 a 15 % entre 1 y 2 m, luego se mantiene alrededor de 5 % hasta 8 a 10 m de profundidad. Después de 10 m aumenta nuevamente (10 %) debido al aporte de elementos alóctonos y de taxones transportados por el viento ;

- los taxones de medios húmedos son muy abundantes en la zona costera donde las esporas de hongos dominan. Se mantienen abundantes (15 a 35 %) de 40 cm hasta 2 m de profundidad, estando constituidos sobre todo de esporas de hongos y de polenes de ciperáceas. Luego disminuyen rápidamente hasta representar solamente 2 a 5 % del espectro palinológico a partir de 4 m ;

- las macrofitas acuáticas están presentes en menos de 4 % de la zona costera (entre 0 y 40 cm de profundidad), aumentan hasta 15 a 40 % en la zona de *Myriophyllum* (entre 40 cm y 2 m), y luego disminuyen rápidamente para desaparecer casi totalmente a partir de 4 m de profundidad ;

- las algas están débilmente representadas hasta 40 cm de profundidad (5 %) donde se encuentra esencialmente *Spirogyra*. Los *Botryococcus* aparecen entre 0 y 20 cm, aumentan levemente (3 a 10 %) hasta 2 m y luego se vuelven dominantes (80 a 90 %) después de 10 m. Los *Pediastrum* aparecen alrededor de los 60 cm, se mantienen en índices comprendidos entre 2 y 10 % hasta los 4 m, se vuelven dominantes entre 4 y 10 m (50 a 70 %) y disminuyen después (< 5 %). Los *Ankistrodesmus* son importantes (10 a 15 %) en la zona de *Myriophyllum* y poco abundantes en otros lugares.

Esta repartición se encuentra globalmente casi idéntica en todas las transectas estudiadas; sin embargo, la composición de los 4 grandes conjuntos de palinomorfos varía en función del medio ambiente y caracteriza algunos factores abióticos.

Así, el factor altitudinal (fig. 4) se caracteriza por :

- porcentajes de *Valeriana* netamente más elevados en Jankho Kkota (2 %) que en Khotia (< 0,2 %);
- porcentajes que aumentan progresivamente del lago Titicaca hasta el lago Jankho Kkota para las amarantáceas-cariofiláceas (0,1 a 0,4 %), las compuestas ligulifloras (< 0,1 a 1 %) y las juncáceas;
- la ausencia de *Valeriana*, *Gentiana* y juncáceas en los sedimentos superficiales del lago Titicaca;
- índices de 2 a 4 % de *Gentiana* en Khotia, inferiores a 1 % en Jankho Kkota y Khara Kkota;
- porcentajes elevados de *Isoëtes* en Khara Kkota (21 % en promedio para el conjunto de los espectros, 80 % entre 0,1 y 3,5 m de profundidad) más bajos en Khotia y Jankho Kkota (respectivamente 2 y 10 %) y más bajos en el Titicaca (< 0,2 %);

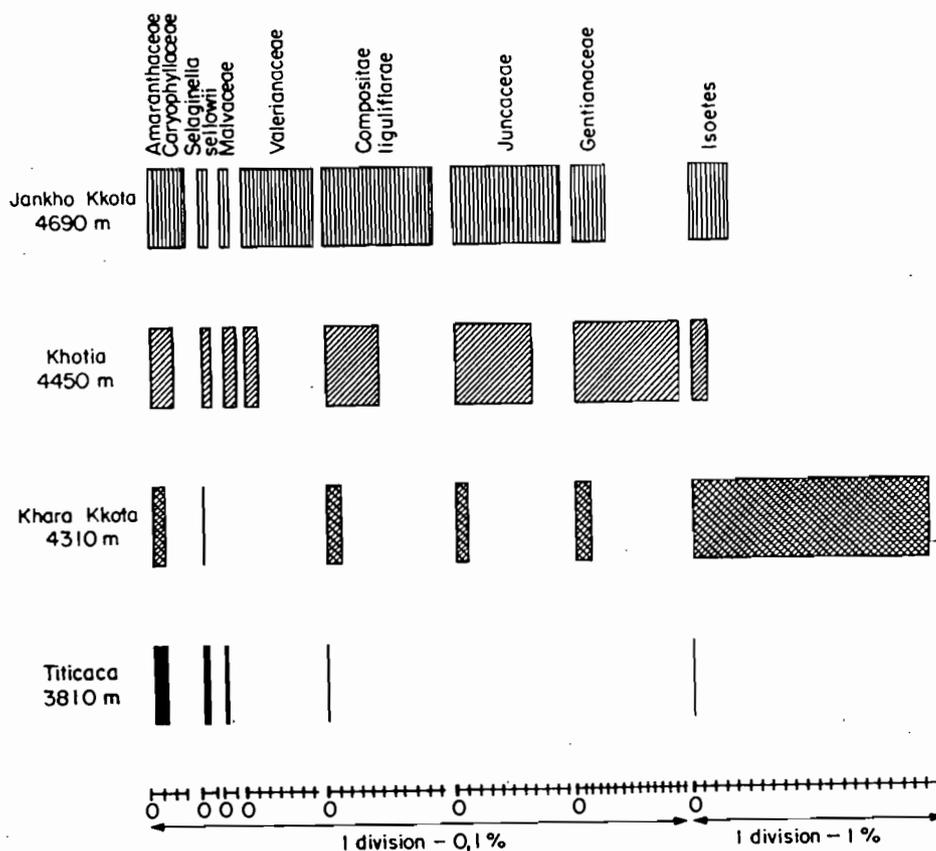


Fig. 4. - Histograma de los palinomorfos de altitud.

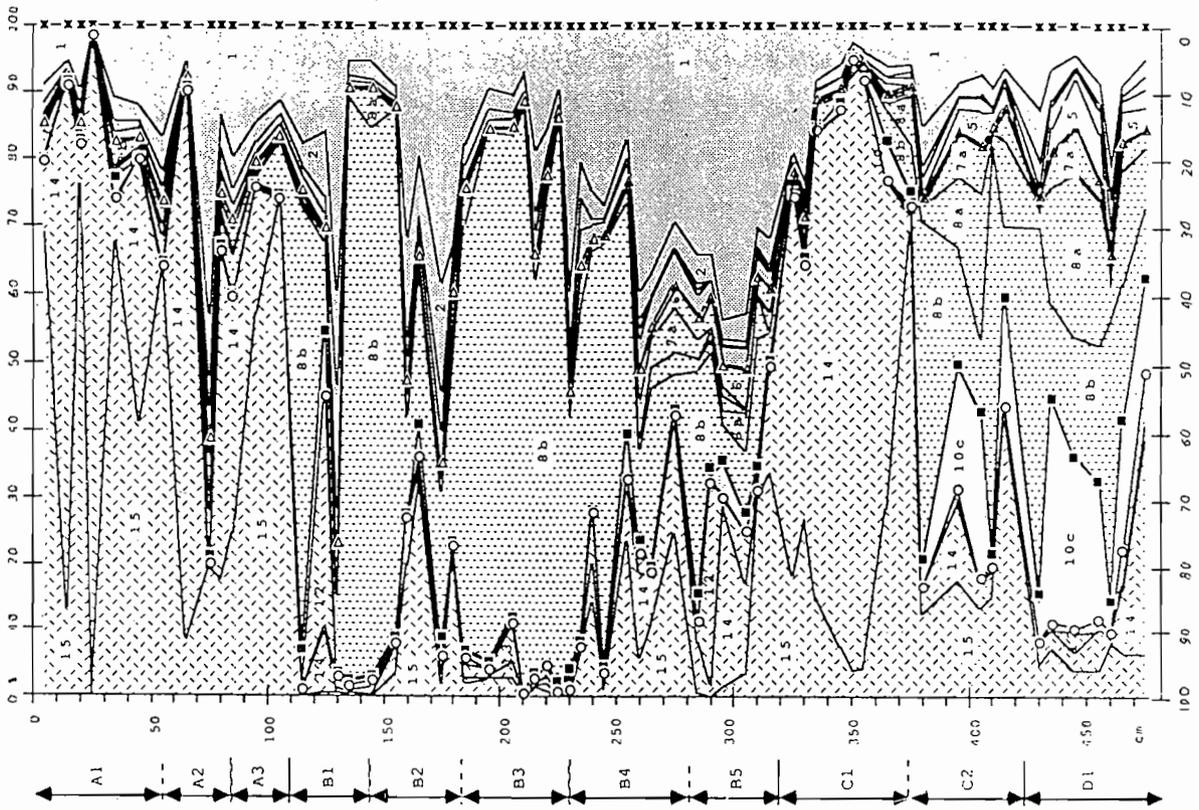


Fig. 5. - Diagrama palinológico sintético del testigo TD.

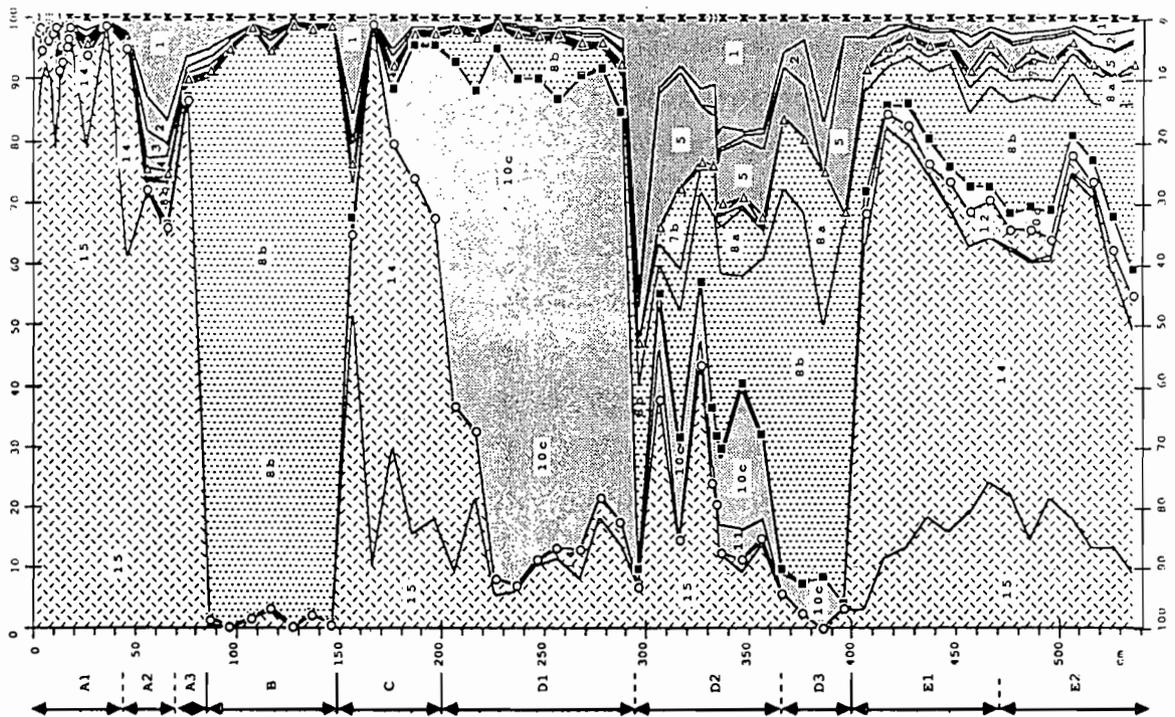
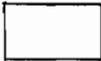


Fig. 6. - Diagrama palinológico sintético del testigo TD1.

Leyenda de los diagramas palinológicos

o	—	170	Muestras analizadas
x			Curva de los elementos terrestres
△			Curva de los elementos de medios húmedos
■			Curva de las macrofitas acuáticas
o			Curva de las algas
			 Polenes de plantas terrestres
1			Gramineas
2			Compuestas
3			Periporados (Chenopodiáceas, Cariofiláceas, Amarantáceas)
4			Terrestres de altitud ( <i>Nototriche</i> , <i>Valeriana</i> , <i>Gentiana</i> )
5			Terrestres diversos (familias presentes episódicamente y polenes de plantas alóctonas : <i>Alnus</i> , <i>Podocarpus</i> ...)
			 Polenes y esporas de plantas de medios húmedos
6			<i>Plantago</i>
7a			Ciperáceas (incluido la Totora)
7b			Juncáceas
8a			Pteridófitas (excepto <i>Isoëtes</i> ), Musgos, Hepáticas <i>Fungi</i> , <i>Incertae sedis</i>
			 Polenes y esporas de plantas acuáticas
9			Umbelíferas
10a			<i>Myriophyllum</i>
10b			<i>Ruppia</i>
10c			<i>Isoëtes</i>
11			Acuáticas diversas ( <i>Ranunculus</i> , <i>Potamogeton</i> , <i>Elodea</i> : ...)
			 Algas
12			Algas diversas ( <i>Ankistrodesmus</i> , <i>Zygnema</i> , <i>Mougeotia</i> ...)
13			<i>Spirogyra</i>
14			<i>Pediastrum</i>
15			<i>Botryococcus</i>

- porcentajes elevados de *Plantago* en las muestras poco profundas de Khara Kkota (33 %) y de Khotia (20 %), más bajos en Jankho Kkota (< 1 %) y en el Titicaca (< 2 %);
- porcentajes elevados (> 25 %) de ciperáceas entre 1,8 y 4 m de profundidad en el Titicaca, inferiores a 5 % en Khara Kkota y Khotia y a 1 % en Jankho Kkota;
- la ausencia de *Pediastrum* en Jankho Kkota, con porcentajes inferiores a 3 % en Khotia y Khara Kkota y superiores a 20 % en el Titicaca.

El factor salinidad se caracteriza por :

- porcentajes elevados de *Ruppia* en el lago Poopó (10 a 20 %), inferiores a 0,2 % en el Titicaca y nulos en los lagos de altitud;
- porcentajes elevados de chenopodiáceas en el lago Poopó (hasta 70 %), cerca de 10 % en el Titicaca e inferiores a 2 % en el valle de Hichu Kkota;
- porcentajes de *Myriophyllum* sobrepasando 40 % en la bahía de Achacachi (Titicaca), inferiores a 0,2 % en el lago Poopó;
- porcentajes de *Pediastrum* inferiores a 0,6 % en el Poopó, pudiendo exceder 60 % en el Titicaca.

### ***Deducciones respecto al medio ambiente del lago Titicaca en el curso de los últimos 20 milenarios***

La interpretación de los diagramas palinológicos de los testigos TD y TD1 (figs. 5 y 6), por comparación a los datos actuales que acaban de ser resumidos, permite proponer la siguiente sucesión de paisajes en la depresión centro-oeste del lago Huiñaimarca :

#### **Zona palinológica E, base del testigo TD1, antes de 21.000 BP**

La presencia de *Valeriana*, *Gentiana*, *Isoëtes* y juncáceas, atestiguan un medio de puna brava, con una temperatura semejante a la que reina actualmente a los 4.500 m de altitud, o sea inferior a la actual de 3 a 5°C.

El lago era entonces poco profundo y las zonas húmedas de sus orillas probablemente ocupadas por "bofedales"\* idénticos a los que se encuentran en el valle de Hichu Kkota sobre 4.500 m. Las aguas estaban pobladas de *Isoëtes* y no de totoras como sucede actualmente (fotos 1 y 2).

#### **Zona palinológica D, base del testigo TD, 400-200 cm de TD1, entre 21.000 y 17.500 años BP aproximadamente**

El paisaje es globalmente el mismo, pero se observa primeramente un descenso del nivel del lago (sub-zona D3), luego un aumento progresivo de 3 a 15 metros.

La presencia de *Valeriana* y de juncáceas, al mismo tiempo que una ausencia total de *Pediastrum* en la sub-zona D2, indican un medio ambiente comparable al del lago Jankho Kkota. La temperatura era entonces inferior a la actual de 5 a 7°C, luego de 2 a 5°C en D1 ;

#### **Zona palinológica C, 425-320 cm para TD, 200-150 cm para TD1, entre 17.500 y 11.000 años BP aproximadamente**

Los *Isoëtes* son aún numerosos en la sub-zona C2 pero se nota la presencia de *Pediastrum* y de *Plantago* así como la desaparición de *Valeriana* y de juncáceas. Esta asociación corresponde a la de los sedimentos superficiales del lago Khara Kkota. La temperatura aumenta levemente para

\* Son zonas de débil pendiente, de vegetación inundada y con aspecto de turbera.

alcanzar valores cercanos a los actuales, al mismo tiempo que el lago sube sensiblemente de 2 a 10 m debajo del nivel actual. En el contorno, los "bofedales" de Juncáceas desaparecen y son reemplazados por praderas de *Plantago*.

En el curso del período correspondiente a la sub-zona C1, se observa la desaparición completa de *Isoëtes*, el aumento de *Pediastrum* y la desaparición casi total de los elementos de medios húmedos. El paisaje lacustre se vuelve comparable al actual, con temperaturas equivalentes o ligeramente superiores y un nivel de las aguas más elevado de aproximadamente 5 metros.

Luego se nota un principio de descenso de temperatura y de nivel lacustre a partir de 12.000 o 11.500 años BP (correspondiente a la cima de la zona C).

#### **Zona palinológica B, 320–110 cm para TD, 150–85 cm para TD1, entre 11.000 y 4.100 años BP aproximadamente**

El descenso del nivel iniciado en C1 se acentúa y, a partir de 10.500 años BP aproximadamente, la profundidad del lago disminuye rápidamente hasta no ser más que del orden de 2 a 5 m. Esta profundidad disminuye aún posteriormente y oscila entre 0 y 1 m, los niveles más bajos situándose entre 7.700 y 6.500 BP aproximadamente, luego alrededor de 4.500 años BP.

La temperatura era entonces inferior a la actual de 1 a 3°C durante el período correspondiente a la sub-zona B5 (11.000–9.500 años BP aproximadamente), temperatura semejante de la que conocemos entre 9.500 y 5.500 años BP, con leves enfriamientos hacia los 8.700 y 6.500 años BP, luego nuevamente más fría de 1 a 2°C a partir de 5.000 años BP aproximadamente.

La importancia de las esporas de hongos, de *Spirogyra* y de polenes de chenopodiáceas, la presencia de *Ruppia* así como la rareza de *Myriophyllum* y de *Pediastrum* indican un medio salado comparable al del lago Poopó.

#### **Zona palinológica A, cima de TD y de TD1, a partir de 4.100 años BP aproximadamente**

Esta zona está marcada por un aumento rápido de los porcentajes de algas y la desaparición casi total de los palinomorfos de medios húmedos, lo que indica un aumento sensible del nivel lacustre.

El plano de agua se situaba 10 a 15 m por debajo del nivel actual entre 3.000 y 2.000 años BP aproximadamente, luego al mismo nivel a partir de 2.000 a 1.500 años BP. Se nota una disminución bien marcada a los 2.500 años BP así como oscilaciones de una amplitud de alrededor de 5 m marcadas por aumentos bruscos de los porcentajes de *Pediastrum*.

Las temperaturas son vecinas de las actuales pero enfriamientos de baja amplitud debieron producirse a los 3.000, 1.200 y 600 años BP.

La ausencia de *Pediastrum* durante la primera mitad del período correspondiente a la sub-zona A3 (antes de 3.600 años BP) indica que las aguas eran aún saladas. Los índices de ciperáceas aumentan luego a comienzos de la sub-zona A2 y es solamente a partir de esta época, 3.000 años BP aproximadamente, que las totoras han debido desarrollarse, dando al lago Titicaca el aspecto que conocemos hoy día.

## Referencias

- BARTON (C.E.), BURDEN (F.R.), 1979. – Modification to the Mackereth corer. *Limnol. Oceanogr.*, 24 : 977–983.
- COLLOT (D.), 1980. – Les macrophytes de quelques lacs andins (lac Titicaca, lac Poopo, lacs des vallées d'Hichu Kkota et d'Ovejhujo). ORSTOM, La Paz : 115 p., multigr.
- HASTENRATH (S.), KUTZBACH (J.), 1985. – Late Pleistocene climate and water budget of the South American Altiplano. *Quat. Res.*, 24 : 249–256.
- ILTIS (A.), 1984. – Algues du lac Titicaca et des lacs de la vallée d'Hichu Kkota (Bolivie). *Cryptogamie, Algologie*, 5 (2–3) : 85–108.
- ILTIS (A.), 1987. – Datos sobre la temperatura, el pH, la conductibilidad eléctrica y la transparencia de las aguas de superficie del lago Titicaca boliviano (1985–1986). UMSA. ORSTOM, La Paz, Informe 3 : 19 p., multigr.
- ILTIS (A.), 1988. – Datos sobre las lagunas de altura de la región de La Paz (Bolivia). UMSA. ORSTOM, La Paz, Informe 4 : 50 p., multigr.
- ILTIS (A.), DEJOUX (C.), WASSON (J.G.), 1990. – Datos hidrobiológicos referentes al lago Poopó (Bolivia). UMSA. ORSTOM, La Paz, Informe 21 : 19 p., multigr.
- KESSLER (A.), 1985. – Zur Rekonstruktion von spätglazialem Klima und Wasserhaushalt auf dem peruanisch-bolivianischen Altiplano. *Zeitsch. für Gletscherkunde und Glazialgeologie*, 21 : 107–114.
- LAVENU (A.), FORNARI (M.), SEBRIER (M.), 1984. – Existence de deux nouveaux épisodes lacustres dans l'Altiplano péruano-bolivien. *Cah. ORSTOM, sér. Géol.*, 14 (1) : 103–114.
- MOURGULART (P.), 1987. – Les Ostracodes lacustres de l'Altiplano bolivien. Le polymorphisme, son intérêt dans les reconstitutions paléohydrologiques et paléoclimatiques de l'Holocène. Thèse Univ. Bordeaux 1, 263 p.
- OLIVEIRA ALMEIDA (L.F. de), 1986. – Estudio sedimentológico de testigos del lago Titicaca. Implicaciones paleoclimáticas. Tesis UMSA, La Paz : 136 p.
- OSTRIA (C.), 1987. – Phytoécologie et paléoécologie de la vallée alto-andine de Hichu Kkota (Cordillère orientale, Bolivie). Thèse Univ. Paris 6, 180 p.
- RAMOS GAVILAN (Fray A.), 1621 (1976). – Historia de Nuestra Señora de Copacabana. La Paz, Academia Boliviana de la Historia.
- SERVANT (M.), 1977. – Le cadre stratigraphique du Plio-Quaternaire de l'Altiplano des Andes tropicales en Bolivie. *Suppl. Bull. AFEQ*, 1, 50 : 323–327.
- SERVANT (M.), FONTES (J.C.), 1978. – Les lacs quaternaires des hauts plateaux des Andes boliviennes. Premières interprétations paléoclimatiques. *Cah. ORSTOM, sér. Géol.*, 10 (1) : 9–23.
- SERVANT (M.), FONTES (J.C.), 1984. – Les basses terrasses fluviales du Quaternaire récent des Andes boliviennes. Datations par le  $^{14}\text{C}$ . Interprétation paléoclimatique. *Cah. ORSTOM, sér. Géol.*, 14 (1) : 15–28.
- VARGAS (C.), 1982. – La sédimentation subactuelle d'un bassin intramontagneux : le lac Titicaca (Partie lac Huiñaimarca, Bolivie). Thèse Univ. Bordeaux 1, 91 p.
- WIRRMANN (D.), 1982. – Primeros resultados sobre el estudio de los testigos del lago Huiñaimarca. ORSTOM, La Paz : 34 p., multigr.
- WIRRMANN (D.), 1987. – El lago Titicaca : sedimentología y paleohidrología durante el Holoceno (10.000 años B.P. – Actual). UMSA. ORSTOM, La Paz, Informe 6 : 61 p.
- WIRRMANN (D.), 1990. – The Lake Titicaca. Bolivia–Peru. In : "Global Geological Record of Lake Basins" Kelts and Gierlowski – Kordesch eds., Cambridge Univ. Press, Cambridge (in press).
- WIRRMANN (D.), MOURGULART (P.), OLIVEIRA ALMEIDA (L.F. de), 1988. – Holocene sedimentology and ostracodes repartition in Lake Titicaca. Paleohydrological interpretations. In : *Quaternary of South America and Antarctic Peninsula*, Rabassa ed., A.A. Balkema, 6 : 89–127.

- YBERT (J.P.), 1988. – Apports de la palynologie à la connaissance de l'histoire du lac Titicaca (Bolivie-Pérou) au cours du Quaternaire récent. *Inst. fr. Pondichery, Trav. sec. sci. techn.*, 25 : 139-150.
- YBERT (J.P.) – Sédimentation palynologique actuelle dans les lacs d'altitude de Bolivie. Relations avec la bathymétrie et avec l'altitude. (en préparation).
- YBERT (J.P.) – Evolution bathymétrique du lac Titicaca au cours des vingt derniers millénaires d'après les données palynologiques (en préparation).



# IV

*CLIMA E*

*HIDROLOGIA ACTUAL*



## IV.1 Climatología e hidrología de la cuenca del lago Titicaca

MICHEL A. ROCHE, JACQUES BOURGES, JOSE CORTES, ROGER MATTOS

Dos sistemas hidrológicos activos y separados se distinguen en la cuenca endorreica del Altiplano : el lago Titicaca (3.809,5 m) que se vierte en el lago Poopó (3.686 m) por intermedio del río Desaguadero, el que a su vez desagua en el salar de Coipasa (3.657 m) durante los períodos de aguas altas y el salar de Uyuni (3.653 m) que recibe el río Grande del Lipez (fig. 1). Las posibilidades de comunicación entre estos dos sistemas se presentan para niveles de agua superiores a los que fueron observados en 1986. El lago Titicaca es, actualmente, la única extensión de agua superficial importante realmente perenne.

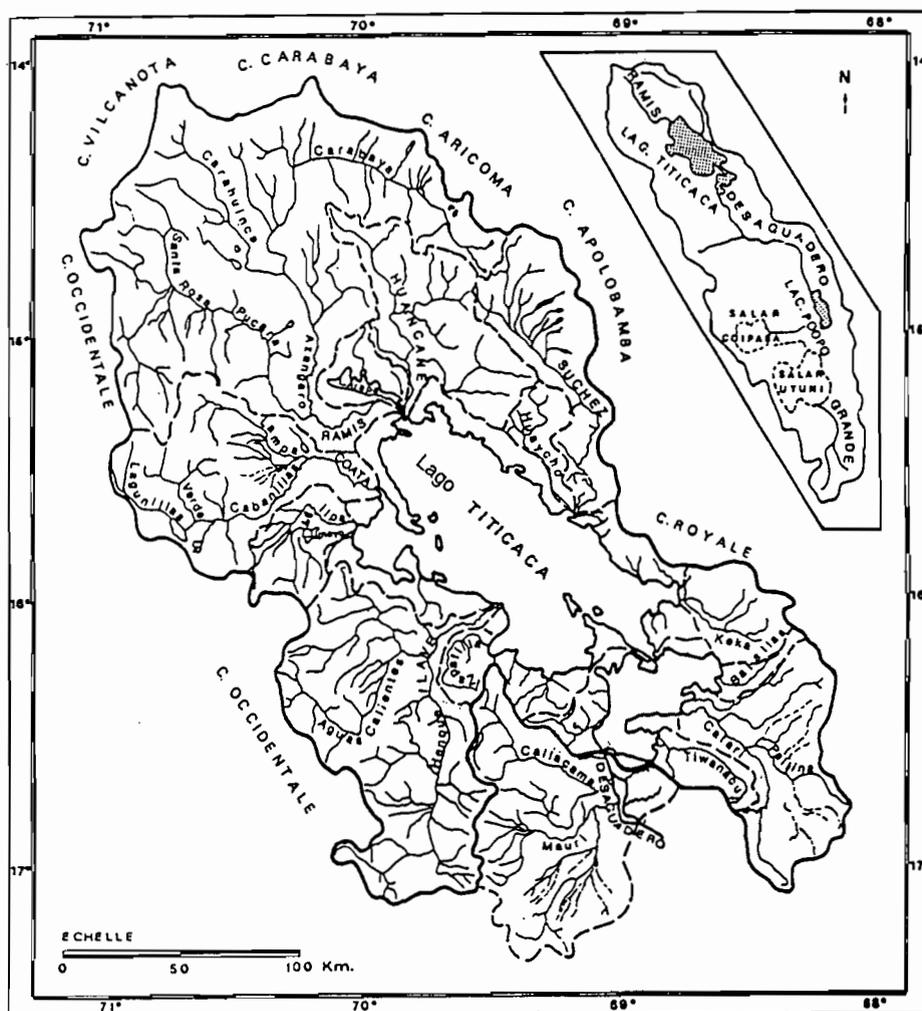


Fig. 1. - Sistemas hidrológicos del Altiplano boliviano-peruano. Hidrografía de la hondonada del lago Titicaca.

ORSTOM Fonds Documentaire  
 N° 36610, ex 2  
 Cote A

La superficie total de la hondonada del lago Titicaca, hasta el comienzo del Desaguadero es de 57.500 km<sup>2</sup>, incluidas las aguas superficiales, 1/4 de las cuales están en Bolivia y 3/4 en el Perú.

La superficie de la cuenca de drenaje es de 49.010 km<sup>2</sup>, o sea 85 % de la cuenca total, 1/5 de la cual situada en Bolivia y 4/5 en el Perú. Las tres cuartas partes de la cuenca vertiente del lago están drenadas por seis ríos (cuadro I) : los ríos Ramis (31 %), Ilave (15 %), Coata (11 %), Catari (7 %), Huancané (7 %) y Suchez (6 %).

Una proporción del 4 % de la hondonada está situada a una altitud comprendida entre 5.000 y 6.400 m. La planicie del Altiplano representa 28 %, en tanto que el lago mismo se extiende sobre 15 % de la superficie. La pendiente media de los tributarios puede variar de 35 m km<sup>-1</sup>, en la parte superior de la cuenca, a 0,8 m km<sup>-1</sup> en su curso inferior. La longitud de los principales ríos está comprendida entre 120 y 180 km, con excepción del río Ramis que mide 283 km.

El perímetro del lago es de 915 km. Si se supone una fluctuación máxima interanual repartida sobre todo su contorno de  $\pm 200$  m alrededor de una posición media de la orilla, y tomando en cuenta una superficie de 8.490 km<sup>2</sup>, la variación de superficie correspondiente sería de  $\pm 2,0$  % para el período 1968–1987. No se ha podido aplicar esta corrección en los cálculos relativos a la hidrología del lago por su incertidumbre y ausencia de calibración.

### ***Funcionamiento y balance hidrológico del lago Titicaca***

El nivel del lago Titicaca, además de una fluctuación anual, tiene también variaciones a la escala plurianual. Desde 1914, el intervalo de variación es de 6,37 metros.

El lago es alimentado por los aportes de los ríos de su contorno y por las lluvias que caen directamente en su superficie. Las pérdidas se deben a la evaporación y al desagüe superficial que sale por el Desaguadero. Algunos autores (CARMOUZE y AQUIZE JAEN, 1981 ; LOZADA, 1985) conciben una infiltración de las aguas por el fondo del lago, la cual contribuiría a la evacuación de las sales disueltas, en complemento de la evacuación superficial por el río Desaguadero y de la sedimentación físico-química y bioquímica en el lago mismo. Sin embargo, en la orilla, las capas freáticas están en carga con relación al nivel de agua libre (GUYOT *et al.*, 1990) y así contribuyen a la alimentación del lago.

Las variaciones plurianuales de las precipitaciones en la hoya, y la evaporación, determinan así las variaciones del plano de agua. Las pérdidas están también reguladas por los fondos elevados ubicados entre el principio del río Desaguadero (Puente Internacional) y la extremidad inferior de la laguna Lucuchala que corresponde al ensanchamiento de este río hasta unos 30 km del lago (Aguallamaya). A la salida del lago, la sección del exutorio es un paso de forma aproximadamente triangular cuyo fondo está a una altitud de 3.803 m. No constituye siempre el paso de control hidráulico del escurrimiento que puede situarse río abajo. Las aguas vertidas por el lago toman el curso del Desaguadero que drena también hacia el sur otras cuencas vertientes del Altiplano. El sistema hidráulico de pasos y de planos de agua que controla la salida de las aguas del lago resulta complejo, particularmente en período de niveles bajos.

Si los aportes pluviales y fluviales hacen entonces subir el nivel de la laguna Lucuchala más rápidamente que el nivel del lago, se produce un escurrimiento a las dos extremidades, por una parte hacia aguas abajo del Desaguadero, y por otra parte hacia el lago. Esta alimentación del lago se prosigue hasta que su nivel permite el equilibrio hidráulico. La corriente se invierte entonces y el Desaguadero vuelve a su curso normal. Cabe subrayar que esta inversión de corriente es un fenómeno raro y breve que afecta solamente volúmenes de agua relativamente bajos respecto a los valores medios y a los balances.

El balance hídrico del lago Titicaca se escribe :

$$P + Qt + Qn = E + Qd + Qi + Qe + \Delta H$$

donde

- P = Precipitaciones sobre el lago,  
 Qt = Aportes de los tributarios al lago, con  $Qt = Pt - Et - Qef + \Delta n$ , donde :  
 Pt : es la precipitación sobre las cuencas de los tributarios,  
 Et : la evapotranspiración real,  
 Qef : la exportación artificial eventual fuera de la cuenca, a partir de los ríos,  
 n : la variación algébrica del almacenamiento de la capa freática.

- $Q_n$  = Aportes de las capas freáticas al lago,  
 $E$  = Evaporación de las aguas superficiales del lago,  
 $Q_d$  = Pérdidas superficiales por el exutorio que constituye el río Desaguadero,  
 $Q_i$  = Infiltraciones profundas del lago, si es que existen,  
 $Q_e$  = Exportación artificial eventual fuera de la cuenca, a partir del lago,  
 $\Delta H$  = Variación algébrica del almacenamiento en el lago.

### *Clima del lago Titicaca*

La climatología del lago Titicaca ha sido estudiada previamente por diversos autores entre los cuales ARCE (1966), DAVILA (1957), MONHEIM (1974), TAYLOR y AQUIZE (1983).

Todos los datos utilizados, tanto para las interpretaciones climáticas como hidrológicas, provienen de los Servicios Nacionales de Hidrología y de Meteorología (SENAMHI), de la Paz y Puno, quienes efectuaron las colecciones.

### *Temperaturas del aire*

#### *Temperaturas medias anuales*

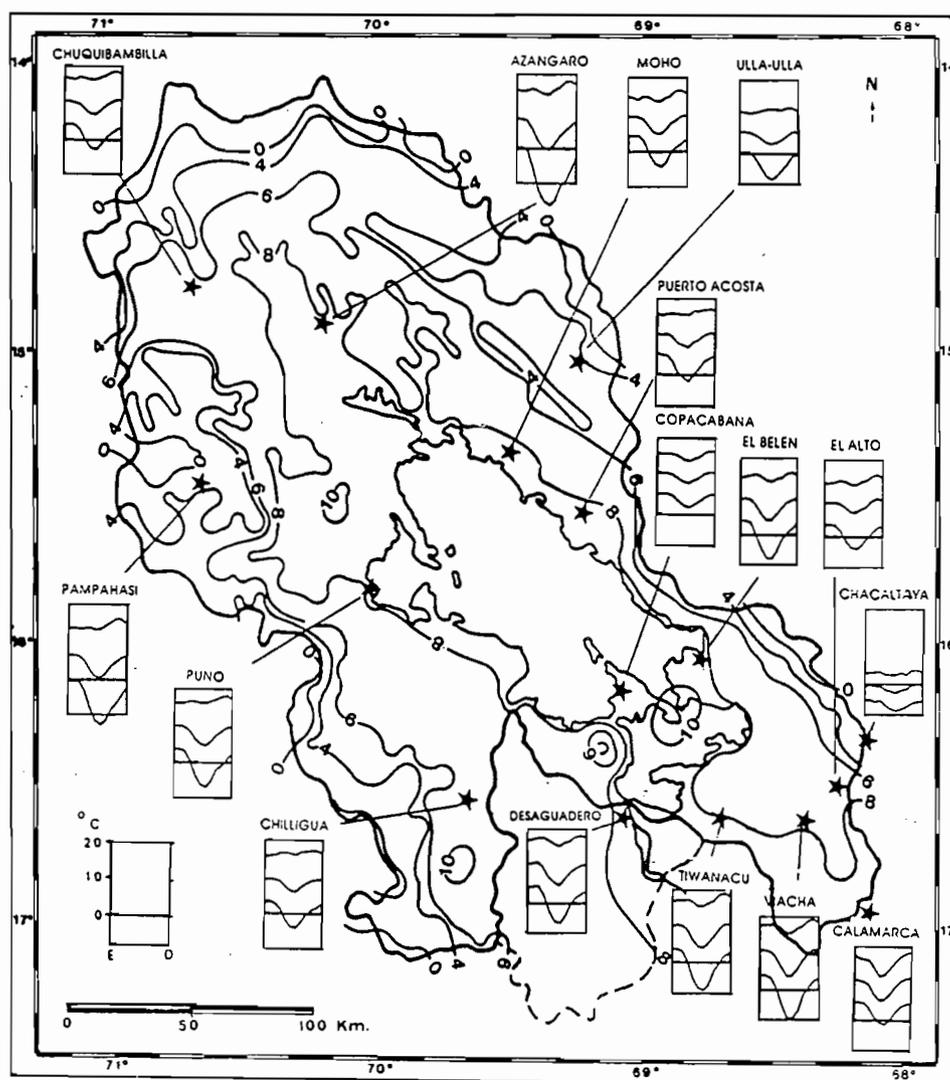


Fig. 2. - Mapas de las temperaturas medias interanuales ( $^{\circ}\text{C}$ ) en la hondonada del lago Titicaca. Variación de las temperaturas mensuales medias, máximas, enero a diciembre.

En las zonas de altitud inferior a 4.000 m, las temperaturas medias anuales varían entre 7 y 10°C. Alrededor del lago mismo, las temperaturas son sin embargo superiores a 8°C. BOULANGE y AQUIZE (1981) evalúan que la temperatura media anual a nivel del lago debería ser de 0°C y atribuyen la diferencia de temperatura al efecto térmico de la masa de agua. No obstante, el mapa de las temperaturas medias anuales de Bolivia (ROCHE *et al.*, 1990) muestra también valores próximos a 8°C en toda la mitad este del Altiplano boliviano (7,3°C en Uyuni) y en el lago Poopó de influencia térmica más reducida. Se debe también notar que estaciones comprendidas entre 3.900 y 4.000 m, en los extremos sur y norte de la región del lago, tienen temperaturas del orden de 7°C. El lago tempera el clima sobre todo disminuyendo la amplitud de las temperaturas, pero no parece ocasionar en su contorno un aumento de la temperatura media anual superior a 2°C.

El mapa de curvas isotermas de la hoyada (fig. 2) fue trazado con la correlación establecida entre temperatura y altitud, y a partir del mapa de curvas de nivel. Los datos de algunas estaciones situadas fuera de la cuenca fueron también tomados en consideración para obtener una escala de altitudes la más amplia posible. El gradiente térmico es de 0,76°C 100 m<sup>-1</sup>.

Para la zona comprendida entre 3.800 y 4.000 m, la dispersión de las temperaturas es grande debido a los efectos de exposición, de abrigo y de distancia al lago. En las cimas más altas que delimitan la cuenca, la temperatura media anual desciende bajo cero alrededor de 5.100 m.

En toda la cuenca, las temperaturas medias más bajas tienen lugar en julio, en pleno invierno, mientras que las más elevadas se sitúan de diciembre a marzo, generalmente centradas en febrero (fig. 2).

### ***Temperaturas máximas y mínimas medias y amplitudes***

La figura 2 muestra la variación de las temperaturas mensuales medias, máximas y mínimas en el curso del año en diferentes estaciones de la cuenca, ilustrando así la amplitud de temperatura sobre el conjunto de la cuenca.

La temperatura mínima media mensual se produce en julio. Por ejemplo, se nota valores de 1,8°C en Copacabana (3.810 m, a orillas del lago), y -11,8°C en Charaña (4.069 m, muy alejado del lago).

La temperatura máxima media mensual es respectivamente de 15,3°C y 3,6°C en estas dos estaciones. Se establece en octubre o noviembre ya que la nebulosidad es entonces menos fuerte que en pleno verano cuando se produce el máximo de precipitaciones. Por esta misma razón, un máximo secundario se observa en marzo-abril. En cambio, la temperatura mínima está centrada en el invierno ya que se produce de noche y depende así poco del tiempo de insolación.

Las amplitudes aumentan desde el lago, donde los valores mínimos son de 10,7°C, hacia las planicies.

### ***Humedad relativa***

La humedad relativa media anual en el contorno del lago varía de 50 a 65 %, para temperaturas de 8 a 10°C. Los valores más bajos, de 50 a 45 % se observan en el sur de la cuenca. De manera general, aumentan con la altitud, con un valor máximo de 83 % en Chacaltaya (5.200 m). La variación anual sigue la de las precipitaciones, con un máximo en enero o febrero, y un mínimo en julio. En Copacabana, estos dos valores son respectivamente de 70 % y 52 %.

Los vientos dominantes, de fuerza moderada, generalmente perturbados por brisas locales, son de sectores nordeste durante la época de lluvias y de sector oeste a sudoeste el resto del año.

### ***Tiempo de insolación***

La insolación a proximidad del lago es de 2.915 h año<sup>-1</sup> en Belén y de 3.000 h año<sup>-1</sup> en Puno. Se observan valores mínimos de respectivamente 167 y 180 h en enero y febrero, durante el máximo de las precipitaciones, mientras que valores máximos de 298 y 296 h se notan a mediados del invierno. La radiación solar global medida en el Altiplano en Viacha y Patacamaya tiene un valor medio de 8,8 mm día<sup>-1</sup> (VACHER *et al.*, 1989).

## Precipitaciones

El conjunto de la información pluviométrica ha sido homogeneizado mensualmente y anualmente por el método del vector espacio-temporal (VECSPAT, Logicial CLIMAR2, ROCHE, 1988), que consiste en un tratamiento matricial, basado en la pseudo-proporcionalidad de los datos (HIEZ, 1972 ; ROCHE, 1988). Este método informatizado permite adquirir automáticamente datos completados, estimando los datos que faltan, o enteramente calculados.

El período común de homogeneización retenido para el establecimiento del balance hídrico es 1968-1987, las estaciones climatológicas siendo poco numerosas antes de 1968.

## Repartición espacial y mecanismos de las precipitaciones

El mapa de las isohietas interanuales muestra la distribución espacial de las precipitaciones (fig. 3).

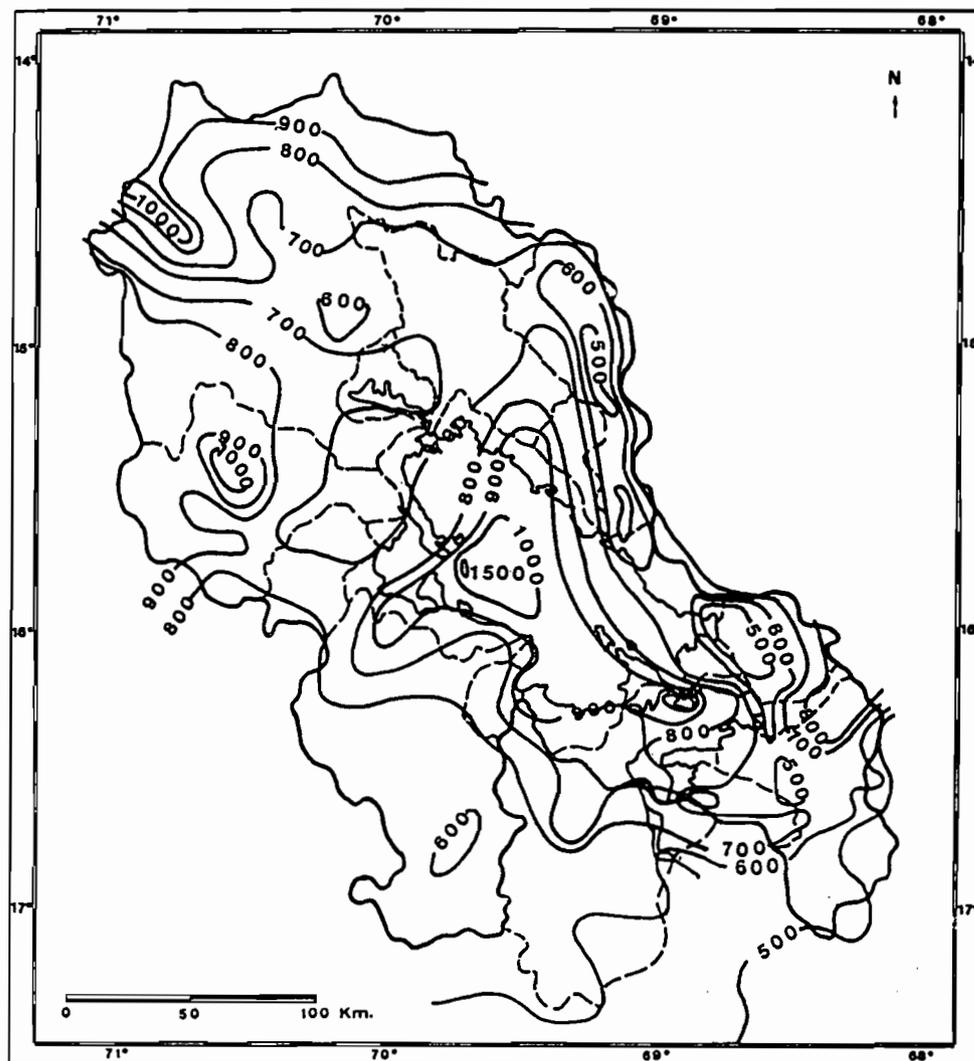


Fig. 3. - Precipitaciones medias anuales (mm) en la hondonada del lago Titicaca (período 1968-1987).

Las isohietas son globalmente concéntricas al lago, al centro del cual se observan precipitaciones superiores a 1.000 mm. Las lluvias tienden a disminuir cuando la distancia al lago aumenta, hasta mínimos de 600 a 500 mm. Luego nuevamente aumentan hacia las cimas de la

Cordillera Oriental donde los valores extremos pueden ser superiores a 800 mm, así como hacia el oeste, hasta las cimas del masivo de Pecajes Caranjas donde los máximos pueden sobrepasar los 1.000 mm.

Esta distribución espacial está determinada por la circulación regional de las masas de aire, y por la influencia de la orografía y de la importante masa de agua que representa el lago.

El aire amazónico húmedo desborda episódicamente de las cimas de la Cordillera Oriental situadas entre 4.500 m y más de 6.400 m, esencialmente en época de lluvias. Los alisios de sector nordeste llevan así el agua al sistema hidrológico, aunque en cantidad menor sobre la vertiente del Altiplano que sobre el flanco amazónico. Cuando la altitud disminuye en dirección del lago, la presión y la temperatura del aire aumentan, permitiendo una disminución de la humedad relativa; las precipitaciones disminuyen también.

Es particularmente notorio el efecto de pantalla y de abrigo bajo el viento, asegurado por las cimas más altas. La masa de aire húmedo amazónico se encuentra bloqueada frecuentemente detrás de las cimas, pudiendo pasar generalmente las crestas menos elevadas del resto de la cuenca. La zona del río Suchez, abrigada por la Cordillera de Apolobamba cuya altitud sobrepasa los 6.000 m, recibe así pocas precipitaciones. Los mínimos de precipitación sobre la cuenca tienen lugar al sudoeste del Illampu y de la Cordillera de Apolobamba (Escoma : 507 mm, Belén : 452 mm).

La influencia del lago es consecuencia de su extensa superficie ligada a un volumen importante debido a las grandes profundidades. La fuerte capacidad de absorción de las radiaciones solares induce temperaturas de las aguas (10 a 14°C) netamente más elevadas que las del aire de las tierras circundantes. La restitución térmica por la masa de agua es entonces progresiva. Pasando por el lago, el aire se calienta enriqueciéndose al mismo tiempo en vapor de agua. Sufre entonces una ascensión, más fuerte durante la noche ya que el contraste de temperatura se acentúa entonces. Esta convección provoca tormentas más frecuentes sobre el lago que sobre las tierras, con un total superior a 800 mm, y pudiendo alcanzar más de 1.000 mm en el centro del lago. El máximo es observado sobre la isla de Taquili con 1.535 mm. Este valor único en la cuenca parece elevado, y se debe notar que el valor calculado es sólo de 1.272 mm. El aire húmedo del Lago Mayor puede atravesar el istmo de Yunguyo-Copacabana o el estrecho de Tiquina, para pasar al Lago Menor, provocando precipitaciones aún elevadas sobre la parte oeste de este último, en Desaguadero (797 mm) o en Tiquina (1.050 mm). En cambio, en la parte sudeste del lago, los vientos procedentes del NE afectan insuficientemente el Lago Mayor. En efecto, son desviados parcialmente por el masivo del Illampu o sufren una subsidencia sobre su flanco oeste. Asimismo, las partes sudeste del Lago Mayor y del Lago Menor son relativamente secas.

### *Precipitaciones medias ponderadas sobre las cuencas y sobre el lago Titicaca*

Las alturas de lluvias medias mensuales, anuales, e interanuales fueron calculadas automáticamente ponderando las lluvias de las estaciones por las áreas de influencia de las estaciones (polígonos de Thiessen). Esto fue realizado para un período de 20 años (1968-1987), para 82 cuencas elementales, principales y agrupadas, a partir de los valores homogeneizados, completados por una parte y enteramente calculados por otra parte. Sólo son mencionados en detalle los valores completados.

La pluviometría interanual más baja de este conjunto alcanza 585 mm año<sup>-1</sup> en la cuenca del río Keka. La precipitación interanual más elevada es de 811 mm año<sup>-1</sup> en la cuenca del río Coata, y de 889 mm año<sup>-1</sup> en el Lago Mayor. Las precipitaciones medias interanuales (mm) en las cuencas principales están indicadas en el cuadro 1.

El conjunto de la cuenca recibe una precipitación de 758 mm año<sup>-1</sup>, o sea un volumen de 43,6 x 10<sup>9</sup> m<sup>3</sup>. La lluvia media interanual sobre la totalidad del lago es de 880 mm año<sup>-1</sup>, o sea un volumen de agua de 7,47 x 10<sup>9</sup> m<sup>3</sup> año<sup>-1</sup>, equivaliendo a un caudal de 236,7 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup>. El Lago Mayor recibe interanualmente 889 mm año<sup>-1</sup> de lluvia y el Lago Menor, con menores precipitaciones, 829 mm año<sup>-1</sup>. Traducidas en volumen, éstos valores (6,42 x 10<sup>9</sup> y 1,05 x 10<sup>9</sup> m<sup>3</sup> año<sup>-1</sup>) corresponden a 86 % y 14 % de la alimentación pluvial del conjunto del lago.

Precipita  $664 \text{ mm año}^{-1}$  sobre la parte boliviana de la cuenca, de los cuales  $635 \text{ mm año}^{-1}$  sobre las cuencas y  $753 \text{ mm año}^{-1}$  sobre el lago boliviano. Asimismo, la parte peruana recibe  $786 \text{ mm año}^{-1}$ , de los cuales  $762 \text{ mm año}^{-1}$  sobre las cuencas y  $964 \text{ mm año}^{-1}$  sobre el lago peruano. Expresadas en volumen, estos valores equivalen respectivamente a  $9,01 \times 10^9 \text{ m}^3$ ,  $6,48 \times 10^9 \text{ m}^3$ ,  $2,54 \times 10^9 \text{ m}^3$ , para Bolivia, y  $34,5 \times 10^9$ ,  $29,4 \times 10^9$ ,  $4,94 \times 10^9 \text{ m}^3 \text{ año}^{-1}$  para el Perú. Se observa así que las partes boliviana y peruana del lago reciben en alimentación directa, respectivamente 34 % y 66 % de la cantidad de lluvia caída en el conjunto del plano de agua.

Las cinco cuencas peruanas para las cuales se observaron los caudales, reciben juntas una precipitación media interanual de  $769 \text{ mm año}^{-1}$ , mientras que el resto de la cuenca recibe  $682 \text{ mm año}^{-1}$ .

### *Distribución temporal de las precipitaciones*

La época de lluvias está centrada en enero (fig. 4). Comienza generalmente en diciembre para terminarse en marzo. La época seca, centrada en junio, se escalona de mayo a agosto. Dos períodos de transición separan estas dos épocas, uno en abril y el otro de septiembre a noviembre.

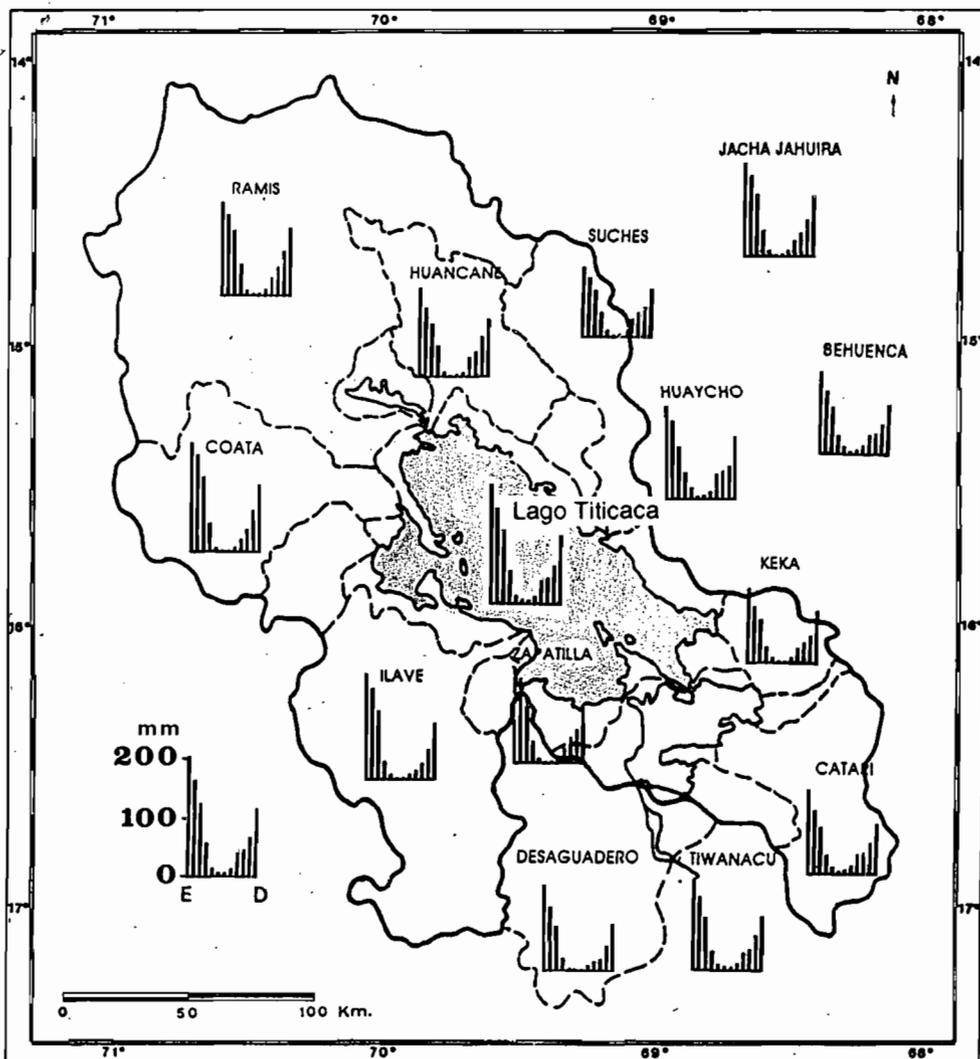


Fig. 4. - Distribución mensual media de las precipitaciones en la hondonada del lago Titicaca (período 1968-1987).

La figura 4 muestra, para las principales cuencas, la variación mensual de las precipitaciones interanuales. El régimen pluviométrico para el conjunto del sistema aparece homogéneo. Según las cuencas, 65 a 78 % de la precipitación anual se acumulan durante los cuatro meses de la época de

lluvias, mientras que solamente 3 a 8 % intervienen durante la época seca. Los dos períodos intermediarios corresponden a una participación de 18 a 29 %. Para el conjunto de la cuenca costera, estos valores respectivos son de 70 %, 5 % y 25 %. Son los mismos en el lago y por consiguiente sobre el conjunto de la cuenca del Titicaca.

La lluvia mensual máxima observada sobre el lago alcanzó valores de 300 a 450 mm, según las estaciones, con un promedio ponderado de 353 mm, en enero de 1984, período particularmente lluvioso.

## Hidrología de la cuenca del lago Titicaca

La hidrología del lago Titicaca, y particularmente los términos de entrada y de salida de su balance hidrológico medio anual han sido estudiados anteriormente por diversos autores (MONHEIM, 1956 ; BAZOBERY, 1969 ; KESSLER, 1970 ; RICHEISON *et al.*, 1977 y CARMOUZE *et al.*, 1977; CARMOUZE y AQUIZE, 1981). Las evaluaciones pueden conducir a resultados sensiblemente diferentes según la precisión de los tratamientos de datos y los períodos tomados en consideración.

### Caudales de los tributarios

#### Repartición espacial de los aportes fluviales al lago

En el Perú, los caudales medios mensuales han sido registrados para siete estaciones hidrométricas, cinco de las cuales permiten evaluar los aportes fluviales directos al lago. Se trata de los ríos Ramis, Ilave, Huancané en Puente Carretera, del río Coata en Maravillas, y del río Zapatilla en Puente Carretera (fig. 5). Los cuatro primeros controlan ríos que están entre los más

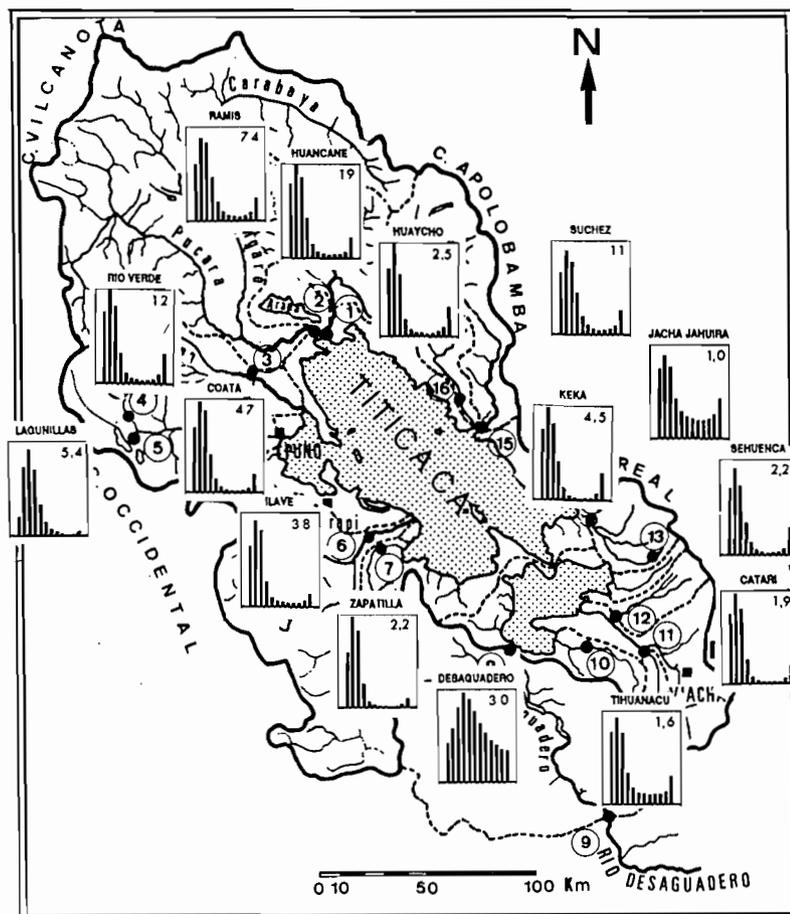


Fig. 5. - Red hidrográfica de la cuenca del lago Titicaca y ubicación de las estaciones hidrométricas. Variación de los caudales medios mensuales interanuales para cada estación.

importantes del sistema. Dos estaciones, incluidas en la cuenca de Coata, están instaladas cerca de los ríos Lagunillas en Lagunillas y Verde en Verde. Las proporciones de superficie de estas cuencas observadas con relación a la superficie total de las cuencas peruanas es de 80,3 %, y con relación al conjunto de la cuenca total del lago, de 63,5 %. El período de observación comienza generalmente en 1956.

En Bolivia, siete cuencas fueron tomadas en consideración : el río Suhez en Escoma, el Huaycho en Puerto Acosta, el Keka en Achacachi, el Catari en Tambillo, el Sehuenca en Villa Iquiaca, el Jacha Jahuirra en Hichu-Kkota, y el Tiwanacu en Tiwanacu (fig. 5). Estos datos abarcan períodos más cortos que los de los datos del Perú. En estas estaciones, Bolivia observa 6.470 km<sup>2</sup> de cuenca vertiente, de la cual 1.630 km<sup>2</sup> están situados en el Perú. Bolivia asegura así el control de 47,4 % de su propia cuenca y 13,3 % de la cuenca vertiente total del lago. Los caudales se observan finalmente sobre 76 % de la cuenca de drenaje binacional.

En la superficie restante, no observada, 4.400 km<sup>2</sup> son representados por cuencas (Pallina, Batallas, etc...) de características similares, y 7.100 km<sup>2</sup> están constituidos de pequeñas cuencas para las cuales se calculó el escurrimiento a partir de la pluviometría. Según este modo de cálculo, el volumen anual de aportes al lago, entre 1968 y 1987, varía de 3,11 x 10<sup>9</sup> m<sup>3</sup> en 1983 a 15,78 x 10<sup>9</sup> m<sup>3</sup> en 1986, el promedio situándose alrededor de 8,90 x 10<sup>9</sup> m<sup>3</sup>. Sobre la base de los caudales observados para las cinco grandes cuencas, el promedio de los aportes para el período 1956-1987 sería de 8,09 x 10<sup>9</sup> m<sup>3</sup>, correspondiendo a un módulo de 256 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup>.

Ha sido también aplicado otro modo de evaluación. Después de la homogeneización de los datos por el método VECSPAT, los caudales desconocidos son evaluados automáticamente a partir de los del grupo de cuencas peruanas observadas, tomando en cuenta las relaciones de las superficies (caudales específicos), de las lluvias y de los coeficientes de escurrimiento anuales determinados. Los valores obtenidos con un coeficiente de escurrimiento medio (KE) de 22 % para las cuencas no observadas, fueron retenidos. Para el período 1968-1987, los aportes anuales medios son de 8,51 x 10<sup>9</sup> m<sup>3</sup> o sea 270 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup>, valor próximo de la evaluación anterior. Este aporte fluvial, relacionado con la superficie del lago equivale a una lámina de agua de 1.002 mm. La proporción de los caudales observados representa entonces 71 % del total. Los resultados del cuadro I, comparables con los del cuadro II, fueron así obtenidos por diferentes conjuntos de cuencas. Los caudales estimados, con coeficientes de arroyos de 15 a 25 % para el complemento de cuenca no observada, varían de 250 a 290 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup>, equivaliendo a láminas de agua en el lago de 930 a 1.080 mm.

	SUPERFICIE km <sup>2</sup>	LLUVIAS mm	MODULO			KE			DE mm
			m <sup>3</sup> s <sup>-1</sup>	10 <sup>6</sup> m <sup>3</sup>	%	mm	l s <sup>-1</sup> km <sup>-2</sup>	%	
Ramis*	15.060	795,4	78,1	2464,1	29,0	163,6	5,2	22,2	632
Coata*	4.650	885,5	46,6	1470,9	17,3	316,4	10,0	35,7	569
Ilave*	7.290	699,6	42,7	1346,2	15,8	184,8	5,9	26,4	515
Huancané*	3.580	714,4	20,8	655,7	7,7	183,3	5,8	25,7	531
Zapatilla*	440	823,2	2,3	71,3	0,9	161,7	5,2	19,6	661
Cuenca Perú*	31.010	769,0	190,4	6007,3	70,6	193,7	6,1	25,2	575
Complemento	18.000	628,4	79,3	2501,1	29,4	139,0	4,4	22,0	489
Total cuenca	49.010	736,2	269,7	8508,4	100,0	173,6	5,5	23,6	563

\* observado

Cuadro 1. - Balances hídricos de las cuencas tributarias del lago Titicaca (1968-1987)

### *Coefficientes de escurrimiento y caudales específicos*

Para el conjunto de las cuencas peruanas observadas, el coeficiente de escurrimiento medio es de 25,2 %, con, un máximo, por cuenca elemental, de 38,3 % (Coata) y un mínimo de 19,6 % (Zapatilla). Según las evaluaciones precedentes, el coeficiente de escurrimiento medio del conjunto de la cuenca del lago es de 23,6 %.

Los caudales específicos se reparten en dos zonas :

- El norte y el oeste donde los caudales específicos medios son próximos a  $5,5 \text{ l s}^{-1} \text{ km}^{-2}$ , con excepción del Coata que presenta un caudal específico de  $10 \text{ l s}^{-1} \text{ km}^{-2}$ .
- El sur y el este que cubren principalmente el territorio boliviano donde los caudales específicos son de 3 a  $4 \text{ l s}^{-1} \text{ km}^{-2}$ , con excepción del Sehuencas que alcanza  $6 \text{ l s}^{-1} \text{ km}^{-2}$ .

Los aportes más bajos provienen de las zonas menos lluviosas, situadas en la franja oriental, y de las cuencas situadas en el Altiplano donde los bajos relieves perjudican el escurrimiento en beneficio de la infiltración y de la evapotranspiración. En las zonas de fuerte pluviosidad y de relieve acentuado, los caudales específicos son de  $15 \text{ l s}^{-1} \text{ km}^{-2}$ . Sin embargo, en cuencas de altitud también elevada como la de la cuenca del Suchez ( $3,7 \text{ l s}^{-1} \text{ km}^{-2}$ ), estos caudales pueden ser relativamente bajos debido a las débiles precipitaciones y de la fuerte retención de las aguas por los terrenos fluvio-morénicos o por las turberas. La influencia de los relieves, tanto por la pendiente que crean como por su rol de pozo de agua, es pues evidente sobre el escurrimiento, lo que explica que el caudal específico del río Sehuencas, que desciende directamente de la cordillera para desembocar en el lago, sea más elevado que el del río Keka que se pierde parcialmente en la planicie.

Pese al relieve, los caudales máximos diarios no son muy elevados. Se sitúan para el año medio entre 20 y  $60 \text{ l s}^{-1} \text{ km}^{-2}$ . La repartición espacial de estos caudales es idéntica a la de los módulos.

### *Variación temporal de los caudales*

El histograma de los caudales mensuales interanuales (fig. 6) muestra un máximo de caudal en febrero, excepto para el río Ramis donde una leve superioridad aparece para el mes de marzo. Existe una diferencia de 1 a 2 meses en relación a las precipitaciones. Un total de 80 % de los aportes anuales llega al lago de enero a abril. Las lluvias tardías o precoces no tienen prácticamente influencia sobre el escurrimiento.

APORTE MENSUAL DE LAS 5 GRANDES CUENCAS  
( 1958 - 1987 )

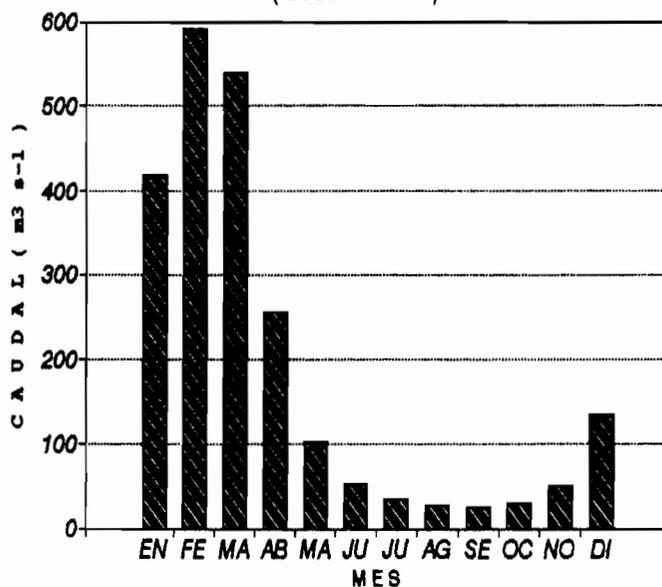


Fig. 6. - Variación de la suma de los caudales medios mensuales interanuales agrupados de los ríos Ramis, Huancané, Coata, Ilave y Suchez.

La variación temporal de los módulos resalta los bajos valores de los períodos 1956-1958, 1964-1967, y sobre todo de 1983, año afectado por la excepcional corriente El Niño (fig. 7). Asimismo, se distinguen módulos elevados para los años 1962-1963, 1974-1976 y 1984-1986,

durante los cuales los aportes son de 1,5 a 2 veces superiores al promedio. En concordancia con la importancia de los aportes pluviales al lago, estos aportes fluviales débiles o fuertes tienen influencia directa sobre las variaciones plurianuales del nivel del lago. El período 1956-1987 comprende un ciclo seco hasta 1974 seguido de un ciclo mucho más húmedo, particularmente de 1984 a 1986.

El análisis estadístico de la distribución de los módulos para el período 1956-1987, proporciona valores de diversas recurrencias (cuadro 2).

	Ramis	Ilave	Coata	Huancané	Suchez
Superficie (km <sup>2</sup> )	15.060	7.290	4.650	3.580	3.170
Mínimo	25	10	11	5	4
Medio	74	38	47	19	11
Máximo	121	90	99	40	20
Cincuenta seco	36	13	15	8	6
Mediano	70	37	36	19	12
Cincuenta húmedo	140	100	90	42	24

Cuadro 2. - Módulos anuales observados y ajustados (m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup>) ; período 1956-1987.

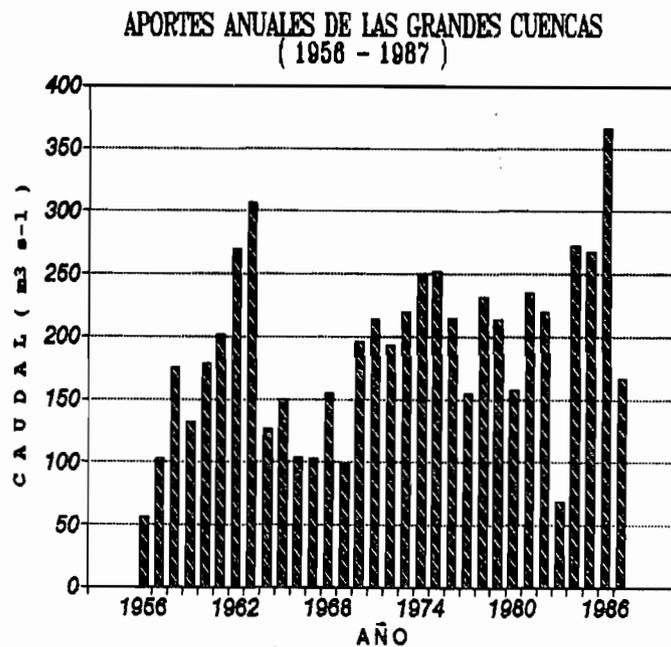


Fig. 7. - Caudal medio anual total de los ríos Ramis, Huancané, Coata, Ilave y Suchez.

El estudio de la distribución estadística de los caudales medios diarios máximos anuales da una indicación de los caudales excepcionales (cuadro 3) y muestra que, en el caso del Ilave y del Ramis, para un mismo caudal mediano, el caudal de recurrencia centenal puede ser dos veces más fuerte, mientras que la superficie de la cuenca es dos veces menor.

	Ramis	Ilave	Coata	Huancané	Suchez
Mediano	350	350	270	130	60
20 años	550	800	580	240	140
100 años	660	1.130	810	320	220

Cuadro 3. - Frecuencia de retorno de los caudales diarios máximos ( $m^3 s^{-1}$ ). Período 1956-1987.

### Caudales del exutorio del lago Titicaca

Los caudales del Desaguadero, medidos en Puente Internacional a la salida del lago, muestran lagunas que han sido completadas por interpolación. El módulo así evaluado es de  $30,6 m^3 s^{-1}$  para el período 1968-1987.

Estos caudales han sido relacionados a los niveles del lago en Puno, para el período 1957-1988, luego reconstituidos en función de estos últimos valores, para reducir la fuerte heterogeneidad que aparece según los períodos. El módulo obtenido sobre la base de esta correlación es de  $48,5 m^3 s^{-1}$ , para el período 1968-1987.

Por otra parte, con el fin de paliar la incertidumbre sobre los caudales medidos en esta estación, los caudales fueron también estimados según aquéllos medidos en Calacoto, situado a 150 km río abajo, deducción hecha de la estimación de los aportes por la cuenca intermedia. El módulo es de  $37,5 m^3 s^{-1}$  para este mismo período.

Se debe apreciar que el módulo puede variar del simple al doble entre los valores medidos a la salida del lago y los que son reconstituidos por uno u otro de los métodos precedentes.

La figura 8 ilustra la variación de los módulos anuales vertidos por el lago de 1956 a 1987.

DESAGUADERO EN PUENTE INTERNACIONAL  
CAUDALES MEDIOS ANUALES CALCULADOS

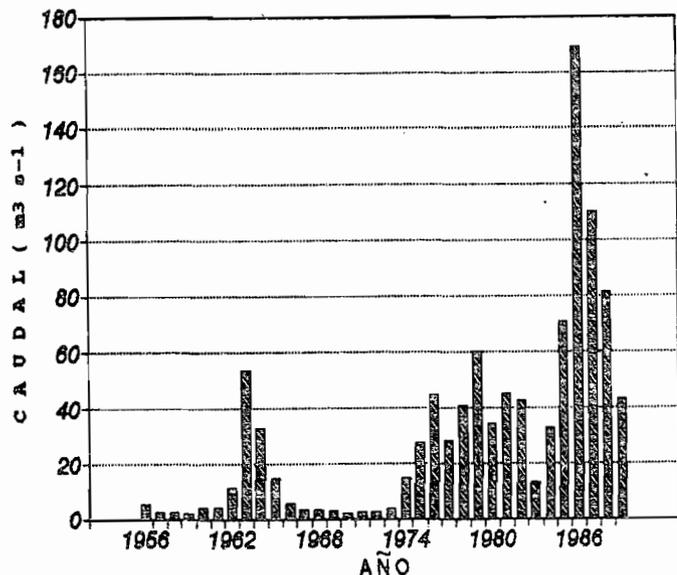


Fig. 8. - Variación de los caudales anuales calculados del río Desaguadero a la salida del lago Titicaca (1956-1989).

Para todo el período observado, se constata que los desagües anuales del lago aumentan por ciclos sucesivos, hasta el módulo máximo de  $169 m^3 s^{-1}$  en 1986. El caudal diario máximo observado, de  $250 m^3 s^{-1}$ , tiene lugar en abril de este mismo año. El módulo vertido es muy variable ya que algunos años es casi nulo a "negativo" (1971-1973), mientras

que otros años (1986-1987) puede sobrepasar  $100 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ , en período de niveles altos del lago. El promedio tiene pues una significación relativa puesto que si se saca de esta serie los cuatro años más fuertes, de 1985 a 1988, su valor se reduce a  $19,5 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ .

El período 1956-1989 corresponde a un ciclo húmedo, sobre todo a partir de 1974, en comparación al conjunto del período observado que comienza en 1916 y que abarca particularmente los años más secos de 1935 a 1945. Para el primer período, la mediana es de  $15 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  mientras que disminuiría a menos de  $5 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  para el conjunto de la serie. El caudal medio anual de  $10 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  se alcanzaría sólo un año sobre tres. El ajuste estadístico de los módulos indica  $250 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  para valor de recurrencia centenal. Para los caudales medios diarios máximos, el valor correspondiente de igual frecuencia sería de  $350 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ .

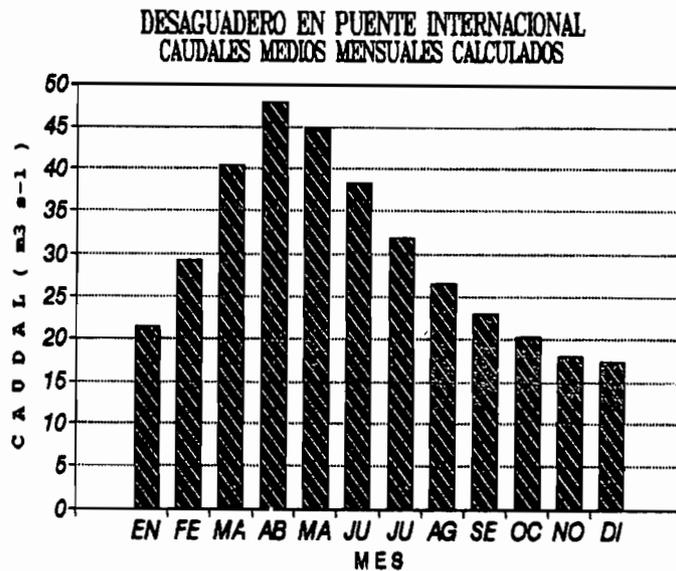


Fig. 9. - Variación de los caudales medios mensuales del río Desaguadero a la salida del lago Titicaca, para el período 1956-1989.

Debido a la inercia del lago, y a las condiciones climáticas, se observa el caudal mensual máximo a la salida en abril (fig. 9), mes del nivel anual más alto del lago, en tanto que los aportes de la cuenca vertiente son más importantes en febrero. La decrecida es luego más progresiva, a tal punto que los volúmenes evacuados en mayo son más abundantes que los de marzo. A causa de este efecto regulador del lago, solamente 60 % del volumen anual es vertido en el Desaguadero de enero a junio mientras que los aportes fluviales del conjunto de la cuenca equivalen a más de 85 % para el mismo período.

### *Niveles del lago Titicaca*

La figura 10 muestra la variación de las alturas diarias en Puno, de 1914 a 1989. La altitud del cero de la escala limnigráfica es de 3.809,93 m.

La fluctuación anual es determinada por el juego de los aportes y de las pérdidas en agua. El máximo anual de altura está generalmente centrado en abril, al final del período de lluvias y del aporte elevado de los tributarios. El mínimo interviene generalmente en diciembre, justo antes de las lluvias importantes del año.

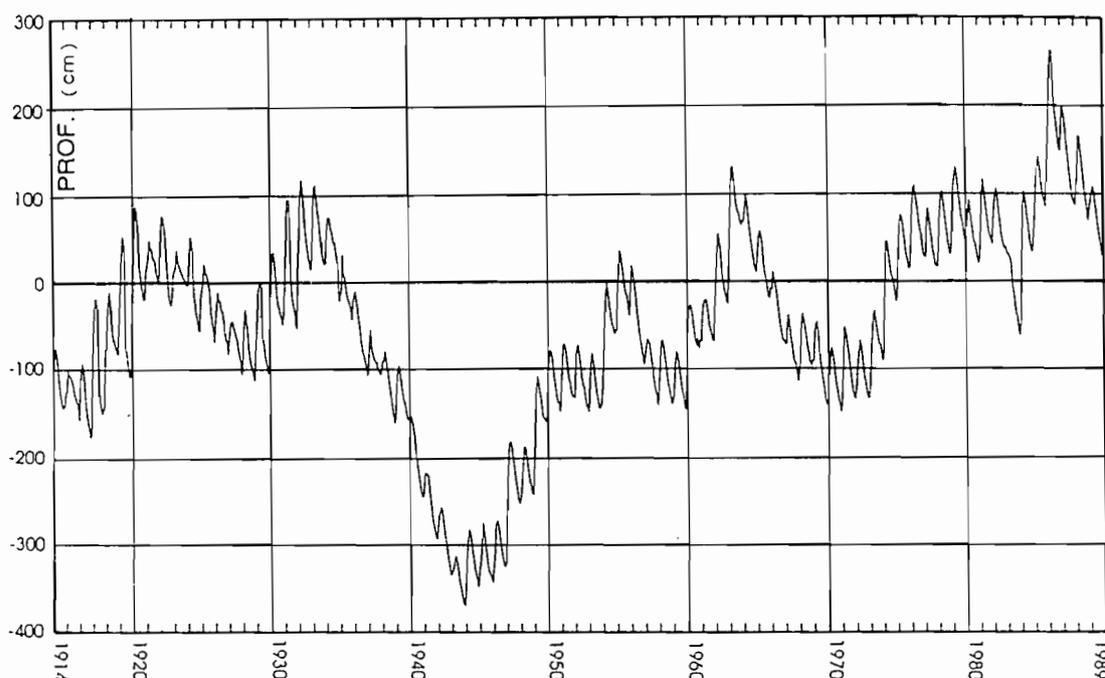


Fig. 10. - Variación de los niveles del lago Titicaca en Puno.

Para este mismo período, la amplitud interanual de variación del nivel fue de 6,37 m, con un mínimo minimorum de -3,72 m en diciembre de 1943 y un máximo maximorum de 2,65 m en abril de 1986, con relación al cero de la escala limnimétrica.

Las amplitudes de ciclo anual variaron entre 1,80 m (en 1986) y 0,04 m (en 1983).

Las diferencias de nivel en el curso de un mes son, en general, máximas en febrero, con un valor medio de 0,26 m. Corresponden entonces al fuerte ascenso de las aguas provocado por el máximo de los aportes globales de las lluvias y de los tributarios. Las diferencias mensuales mínimas de nivel tienen lugar generalmente en diciembre y abril, correspondiendo a los escalonamientos de los niveles mínimo y máximo anuales. El ascenso es más acentuado que el descenso debido al aporte concentrado esencialmente sobre 5 meses mientras que las pérdidas por evaporación están más regularmente repartidas a lo largo del año.

### *Volúmenes de agua del lago Titicaca*

BOULANGE y AQUIZE (1981) estiman el volumen del lago en  $895,9 \times 10^9 \text{ m}^3$  para el período 1964-1979 durante el cual el nivel de las aguas fue, en promedio, más bajo de 0,46 m que el del período 1968-1987. El aumento correspondiente es de  $3,89 \times 10^9 \text{ m}^3$ . Se retiene así para este último período, un volumen del lago de  $900 \times 10^9 \text{ m}^3$ . Teniendo en cuenta los aportes medios, el índice de renovación de las aguas es de 1,79 %, o sea un tiempo de residencia medio de 55,8 años. Los volúmenes del Lago Mayor, de  $887,5 \times 10^9 \text{ m}^3$ , y del Lago Menor, de  $12,5 \times 10^9 \text{ m}^3$ , son muy desiguales.

### *Establecimiento del balance hídrico, de la evapotranspiración de las cuencas y de la evaporación del lago Titicaca*

La evapotranspiración y la evaporación reales son generalmente los términos del ciclo del agua que son los más difíciles de medir. Es el caso para el lago Titicaca y su cuenca, para los cuales hay

una incertidumbre sobre sus valores. En efecto, la medida o la evaluación puntual de estos términos, así como la extensión regional de los valores obtenidos, son muy delicados. Uno de los intereses del cálculo del balance hídrico es el de permitir la estimación de las pérdidas, que no salen por evacuación superficial de la hondonada, y que se considera como un valor aproximado de la evaporación. Según la ecuación del balance (párrafo 2), éstas equivalen a la suma algébrica de los otros términos.

En el caso del lago Titicaca y de su cuenca, el interés aumenta aún puesto que se trata de la evaluación regional de la evaporación real de un extenso plano de agua, y de la evapotranspiración real de un complejo terreno-cobertura de montaña de elevada altitud, en zona intertropical.

Los caudales que salen eventualmente por infiltración a través de los fondos del lago, así como aquéllos que entran por descarga de las capas en el lago, podrían ser integrados sin ninguna dificultad al balance si sus valores antagonistas fueran conocidos. No es el caso ya que estos fenómenos son mal comprendidos, aunque se pueda pensar que los aportes subterráneos, tales como los de las capas freáticas de orilla, que se manifiestan por fuentes y terrenos húmedos, son superiores a las eventuales pérdidas profundas del lago, bajo el Desaguadero, en dirección del lago Poopó. Estas ganancias o pérdidas eventuales no fueron pues consideradas en los cálculos. Se debe saber que un aporte de las capas freáticas tiende a ocasionar una subestimación de las pérdidas globales, y así del valor aproximado de la evaporación. Lo contrario es válido para las infiltraciones.

De este modo, diferentes tentativas de evaluación de la evaporación sobre el Altiplano fueron realizadas según diversos métodos. Entre éstos, CARMOUZE y AQUIZE JAEN (1981) evalúan por balance hídrico las pérdidas globales a  $1.880 \text{ mm año}^{-1}$  y, después de haber estimado las infiltraciones en  $160 \text{ mm año}^{-1}$  a partir del balance del cloro disuelto, calculan una evaporación de  $1.720 \text{ mm año}^{-1}$ . Con el balance térmico del lago, CARMOUZE *et al.* (1983) obtienen una evaporación de  $1.720 \text{ mm año}^{-1}$ . En cambio, VACHER (1989, comun. pers.) evalúan la evapotranspiración potencial sobre el Altiplano, por la fórmula de Penman, después de haber medido los términos del balance radiativo, en  $1.300 \text{ mm año}^{-1}$  en Belén y  $1.350 \text{ mm año}^{-1}$  en Patacamaya. Estos valores son más bajos que los precedentes en razón de la debilidad de la radiación neta.

MARIACA (1985) presenta valores de  $1.860 \text{ mm año}^{-1}$  y  $1.955 \text{ mm año}^{-1}$ , obtenidos en cubeta de clase A, respectivamente en Desaguadero (Perú) y en Patacamaya. Estos valores se reducen a  $1.490 \text{ mm año}^{-1}$  y  $1.565 \text{ mm año}^{-1}$  por aplicación de un coeficiente de cubeta de 0,8. En Belén, la evaporación es mínima en junio, con un valor de 110 mm. Es máxima en octubre con 154 mm. El total anual es de 1.692 mm. En la isla del Sol, en el lago mismo, pero a una altura de 150 m encima del plano de agua, el valor anual es 1.606 mm. Después de aplicación del coeficiente de cubeta, estos dos últimos valores se vuelven  $1.355 \text{ mm}$  y  $1.285 \text{ mm}$ .

### ***La evapotranspiración real de las cuencas vertientes del lago Titicaca***

La cuenca vertiente total del lago recibe  $736 \text{ mm año}^{-1}$  de lluvia, o sea un volumen de  $36,1 \times 10^9 \text{ m}^3 \text{ año}^{-1}$  (cuadro 2). El escurrimiento sólo representa  $174 \text{ mm año}^{-1}$  ó  $8,5 \times 10^9 \text{ m}^3 \text{ año}^{-1}$ .

La evapotranspiración real (ETR) sobre las cuencas, considerada para un largo período, equivale al déficit de escurrimiento (DE) que sale del balance lluvia-caudal. En el presente caso, una incertidumbre subsiste sin embargo ya que convendría tomar en cuenta la variación de las reservas de las capas freáticas de la cuenca. De la misma manera que en el lago, se puede pensar que el almacenamiento aumentó al final del período considerado, como consecuencia del fuerte episodio húmedo de los años 1984-1986. La evapotranspiración calculada por el balance hídrico sería entonces sobrestimada. La evapotranspiración real varía entre  $490$  y  $660 \text{ mm año}^{-1}$  según las grandes cuencas, con un valor de  $563 \text{ mm}$  para el conjunto de la cuenca costera del lago (cuadro 2). Esta lámina de agua representa un volumen de  $27,6 \times 10^9 \text{ m}^3 \text{ año}^{-1}$ , o sea una pérdida de 76,4 %, la componente más elevada de las pérdidas de la hondonada.

### ***Los términos del balance hídrico y la evaporación real del lago Titicaca***

Como ya se ha expuesto en los párrafos anteriores, diversos métodos fueron utilizados para evaluar cada término del balance, que dieron lugar a resultados sensiblemente diferentes. Es interesante mencionarlos a la escala plurianual, ya que este procedimiento de estimación, utilizado por primera vez, ofrece una evaluación del margen de incertidumbre que pueden tener los valores finales retenidos.

- Dos valores de la precipitación media sobre el lago fueron obtenidos utilizando el método Vecspat :  $7,47 \times 10^9 \text{ m}^3$  con estimación de las lagunas, y  $7,07 \times 10^9 \text{ m}^3$  con los valores calculados.
- Dos valores son presentados para los aportes fluviales : por un lado  $8,90 \times 10^9 \text{ m}^3$ , basándose en los resultados observados completados por correlación, por otro lado  $8,51 \times 10^9 \text{ m}^3$  con las lagunas estimadas por Vecspat y un coeficiente de escurrimiento de 22 % para las cuencas no observadas. Los caudales calculados por Vecspat concluyen en los mismos resultados globales. Los valores varían de  $7,86 \times 10^9 \text{ m}^3 \text{ año}^{-1}$  a  $9,11 \times 10^9 \text{ m}^3 \text{ año}^{-1}$ , si se adopta una escala de coeficientes de escurrimiento de 15 a 25 % para la parte no observada.
- Los volúmenes saliendo por el Desaguadero son de  $0,965 \times 10^9 \text{ m}^3$  según los datos brutos completados por interpolación,  $1,53 \times 10^9 \text{ m}^3$  según la correlación con los niveles del lago, y  $1,18 \times 10^9 \text{ m}^3$  según las estimaciones basadas sobre los caudales en la estación de Calacoto (BOURGES *et al.*, in press).
- La variación del nivel de agua, según los promedios móviles de las alturas del lago sobre 5 días, corresponde a una ganancia media anual de volumen de  $0,802 \times 10^9 \text{ m}^3$ , o sea 95 mm por año para el período de 20 años tomado en consideración.

De esta manera, diferentes combinaciones de los resultados precedentes pueden ser aplicados al cálculo de las pérdidas globales que resultan del balance.

Un mínimo de pérdidas globales de  $12,6 \times 10^9 \text{ m}^3$ , o sea 1.485 mm es evaluado tomando los valores mínimos de los aportes y máximos del caudal del Desaguadero. Viceversa, un máximo de  $14,8 \times 10^9 \text{ m}^3$  o sea 1.745 mm es calculado. El promedio de los dos valores es de 1.615 mm, con una diferencia de  $\pm 8 \%$ .

Dos estimaciones, basadas sobre la mediana y el promedio de los valores disponibles de cada término, establecen pérdidas globales respectivas de  $14,0 \times 10^9 \text{ m}^3$  y  $13,9 \times 10^9 \text{ m}^3$ , o sea 1.650 mm y 1.630 mm.

Basadas en los valores obtenidos por Vecspat y los caudales del exutorio deducidos de la correlación con los niveles del lago, las pérdidas globales, estimadas a partir de los resultados completados de las precipitaciones son de  $13,6 \times 10^9 \text{ m}^3$ , o sea 1.610 mm, en tanto que son de  $13,2 \times 10^9 \text{ m}^3$ , o sea 1.560 mm según los valores calculados, el promedio de los dos tipos de valores siendo de 1.585 mm.

Según los valores de caudales medidos y completados por correlaciones, de caudales al exutorio evaluados en función de los caudales en Calacoto, y de las lluvias completadas por Vecspat, las pérdidas globales son evaluadas a  $14,4 \times 10^9 \text{ m}^3$ , o sea 1.695 mm. La misma evaluación, tomando en cuenta las lluvias calculadas por Vecspat, concluye en pérdidas globales de  $14,0 \times 10^9 \text{ m}^3$ , o sea 1.645 mm.

Si hay que retener un solo valor de los términos del balance hídrico, se adoptarán las lluvias y caudales completados por Vecspat, y el promedio de los dos valores de caudales reconstituidos para el Desaguadero (cuadro 4). Para las pérdidas globales que no sean las que salen por el Desaguadero, se propone un volumen de  $13,8 \times 10^9 \text{ m}^3 \text{ año}^{-1}$ , o sea una lámina de 1.630 mm  $\text{año}^{-1}$ . Tomando un margen de incertidumbre de  $\pm 3 \%$ , se obtiene una evaluación aproximada de la evaporación real que cubre la mayoría de las estimaciones.

Unidades	Pluvial	Fluvial	Efluente	Evaporación	Almacenamiento lago
Lámina mm	880	1.002	160	1.628	94
Volumen $10^9$ m <sup>3</sup>	7,47	8,51	1,36	13,82	0,80
%	46,8	53,2	8,9	91,1	

Cuadro 4. - Balance hídrico del lago Titicaca.

### *El balance hídrico global de la hondonada*

En conformidad con los valores evaluados para las cuencas costeras y el lago, la precipitación total en la hondonada fue de  $43,6 \times 10^9$  m<sup>3</sup> año<sup>-1</sup>. Un volumen de  $0,80 \times 10^9$  m<sup>3</sup> año<sup>-1</sup> fue almacenado en el lago, mientras que  $41,4 \times 10^9$  m<sup>3</sup> año<sup>-1</sup> se evaporó. La exportación fuera de la hondonada por el Desaguadero, en dirección del lago Poopó, fue de  $1,36 \times 10^9$  m<sup>3</sup> año<sup>-1</sup>. La evaporación y la evapotranspiración representan así el 96,8 % de las pérdidas hídricas de la hondonada en tanto que la evacuación superficial sólo participa con el 3,2 %.

### *Conclusión*

El clima de la cuenca del lago Titicaca, templado el día y frío la noche debido a la altitud, es el de una región de alta montaña sometida por su situación geográfica a un régimen tropical. La influencia de la imponente masa de agua se hace sentir por una reducción de las amplitudes de temperaturas y, en menor medida, sobre los valores de las temperaturas medias con relación a lo que deberían ser a tales altitudes. El lago, con aguas más calientes que el aire circundante, influencia también las precipitaciones que son máximas en su centro. Estas son esencialmente de diciembre a marzo, pudiendo presentar totales del simple al doble según los años.

Así, el régimen hidrológico es tropical, pero, sin embargo, con un escalonamiento del escurrimiento más pronunciado en las cuencas orientales donde los glaciares cubren las altas cimas. Los módulos pueden variar del simple al triple según los años, repercutiendo de manera amplificada la irregularidad interanual de las precipitaciones. El máximo de aportes fluviales, en retraso de uno a dos meses sobre las precipitaciones, tiene lugar durante la segunda mitad del verano, el 80 %virtiéndose en 4 meses.

La irregularidad interanual de las lluvias sobre el lago y de los aportes fluviales, frente a una regularidad relativa de la evaporación y a la modesta evacuación superficial por el exutorio, son las causas de las grandes variaciones observadas. Desde 1914, la variación de  $\pm 3,18$  m observada generó una variación de volumen del lago de  $\pm 3$  %. Dada la fuerte diferencia de volumen, esta variación es de  $\pm 2,6$  %, para el Lago Mayor, y de  $\pm 33$  % para el Lago Menor. La estabilidad del medio lacustre es pues muy variable según las zonas.

Las precipitaciones aportan al lago 880 mm, o sea  $7,47 \times 10^9$  m<sup>3</sup> año<sup>-1</sup>, mientras que los ríos vierten la equivalencia de 1.002 mm, o sea  $8,51 \times 10^9$  m<sup>3</sup> año<sup>-1</sup>. La evaporación (incluyendo los aportes o las pérdidas desconocidos en aguas subterráneas) substraee 1.630 mm  $\pm 3$  %, sea  $13,8 \times 10^9$  m<sup>3</sup> año<sup>-1</sup>, mientras que el Desaguadero evacúa superficialmente 160 mm año<sup>-1</sup>, o sea  $1,36 \times 10^9$  m<sup>3</sup> año<sup>-1</sup>. La alimentación del lago proviene así de las lluvias por 47 % y de sus tributarios por 53 %. La evaporación, asegura 91 % de las pérdidas totales, mientras que las evacuaciones por el Desaguadero sólo representan 9 % de aquéllas. La originalidad del método de tratamiento de datos pluviométricos e hidrológicos, enteramente informatizado, garantiza una buena precisión de los resultados. Es seguro que el período 1968-1987, más lluvioso que los que habían sido tomados en cuenta anteriormente por otros autores, conduce a modificar los valores relativos del balance aumentando la parte de los tributarios y la del Desaguadero, en detrimento de la de las lluvias y de la evaporación. En comparación, CARMOUZE (1982) mencionó para el período 1956-1978, más seco que el de 1968 a 1987, pérdidas del lago de 1.720 mm por evaporación y de  $0,22 \times 10^9$  m<sup>3</sup> año<sup>-1</sup> por desagüe en el Desaguadero.

El lago Titicaca, por su superficie y su volumen, y por su situación de altitud elevada en zona intertropical, es una originalidad hidrológica en el mundo.

## Referencias

- AMBROGGY (R.), 1965. – Cuencas acuíferas del lago Titicaca. *In* : Hidrología del Altiplano de Bolivia. La Paz. Min. Agric. : 11 p.
- Anon., 1955. – Estudio del lago Titicaca. Ingenieros Ejecutivos S.A., Lima, multigr.
- Anon., 1956. – Segundo Informe sobre la instalación de estaciones meteorológicas y de aforos en la cuenca del lago Titicaca. Ingenieros Ejecutivos S.A., Lima, multigr.
- Anon., 1965. – Programa de inventario y evaluación de los recursos naturales del Departamento de Puno. Sector de Prioridad I ; Cap. 2 : Climatología ; Cap. 3 : Geología y Rec. Mineros ; Cap. 4 : Hidrología, vol. 2 ; Cap. 5 : Suelos, vol. 3 ; Cap. 6 : Ecología y Agrostología, vol. 4 ; Cap. 7 : Diagnóstico Económico, vol. 5. INP/ONERN/CORPUNO, Lima.
- Anon., 1971. – Informe sobre estudio físico-químico realizado en el lago Titicaca. Dic. 1969. Of. de Investig. Min. Marina. n° 124, Lima : 10 p.
- Anon., 1972. – El Altiplano de Puno. Estudios agroclimáticos por cuencas. Dir. Agrometeorología. SENAMHI. Lima. Climatología, multigr.
- Anon., 1973 a. – Estudio de las sequías en la Hoya del Titicaca. Dir. Agrometeorología ; 1 y 2 : Climatología, Hidrología, SENAMHI., Lima : 42 p.
- Anon., 1973 b. – Evaluación agroclimática del Departamento de Puno. Dir. Agrometeorología, SENAMHI., Lima, multigr.
- Anon., 1981. – Estudio de la cuenca del río Ilpa. Min. Agric., Puno PGAS Proy. Manejo de cuencas. Tomo 1 : diagnóstico de la cuenca, 114 p. Tomo 2 : plan de manejo de la cuenca, 102 p.
- AQUIZE JAEN (E.), 1980. – Clima de la cuenca del lago Titicaca. UNTA, Puno.
- AQUIZE JAEN (E.), 1983. – La sequía en Puno. Alternativas Institucionales, Tecnológicas y Populares : El lago Titicaca, Inundaciones y Sequías. IISDA, Convenio UNTA. NUFFIC, Puno.
- ARCE (B.), 1966. – El clima de la cuenca del Titicaca y su influencia en la producción agrícola. Tesis UNSAA, Cuzco.
- BAZOBERRY (A.), 1969 a. – Anteproyectos y alternativas sobre la utilización de las aguas del lago Titicaca, Desaguadero y Poopó con fines de energía e irrigación. Imp. Artist., La Paz : 50 p.
- BAZOBERRY (A.), 1969 b. – Balance hídrico del lago Titicaca. Dir. Irrig. Minist. Fom., Lima, multigr.
- BAZOBERRY (A.), 1971. – Aprovechamiento de las aguas del lago Titicaca : Proyecto conjunto Bolivia-Perú. Imp. Artist., La Paz : 63 p.
- BOULANGE (B.), AQUIZE JAEN (E.), 1981. – Morphologie, hydrographie et climatologie du lac Titicaca et de son bassin versant. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (4) : 269-287.
- BOULANGE (B.), VARGAS (C.), RODRIGO (L.A.), 1981. – La sédimentation actuelle dans le lac Titicaca. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (4) : 299-309.
- BOURGES (J.), CARRASCO (M.), CORTES (J.), 1991. – El lago Titicaca. Aportes en aguas superficiales y desagüe. PHICAB, La Paz (in press).
- CAMPOS (R.), 1977. – Evaluación del potencial eólico en la Hoya del lago Titicaca. Tesis Prog. Ciencia, UNA - La Molina, Lima : 150 p.
- CANAZA MAMANI (V.), 1988. – Análisis de consistencia de datos hidrometeorológicos de la cuenca del río Ramis. Tesis UNTA, Puno : 127 p.
- CARI (A.), 1977. – Caracterización hidrológica de la cuenca del río Ilave. Tesis Ing. Agron. UNTA, Puno : 106 p.
- CARO (M.), 1980. – Determinación de la evotranspiración potencial a gran altitud. Tesis Ing. Agron. UNA - La Molina, Lima : 77 p.

- CARMOUZE (J.P.), AQUIZE JAEN (E.), 1981. - La régulation hydrique du lac Titicaca et l'hydrologie de ses tributaires. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (4) : 311-328.
- CARMOUZE (J.P.), ARZE (C.), QUINTANILLA (J.), 1977. - La régulation hydrique des lacs Titicaca et Poopó. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 11 (4) : 269-283.
- CARMOUZE (J.P.), ARZE (C.), QUINTANILLA (J.), 1978. - Circulación de materia (aguas, sales disueltas) a través del sistema fluvio-lacustre del Altiplano. *Cah. ORSTOM, sér. Géol.*, 10 (1) : 49-68.
- CARMOUZE (J.P.), ARZE (C.), QUINTANILLA (J.), 1981. - Régulation hydrochimique du lac Titicaca et l'hydrochimie de ses tributaires. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (4) : 329-348.
- CARMOUZE (J.P.), ARZE (C.), QUINTANILLA (J.), MIRANDA (J.), 1978. - Estudio de la regulación hídrica del sistema fluvio-lacustre del Altiplano. *Rev. Boliviana de Química*, 2 (1) : 2-22.
- CARMOUZE (J.P.), MIRANDA (L.), 1978. - Estudio de los factores de control de los carbonatos disueltos en las aguas del lago Titicaca. Proceso de precipitación de calcita. *Rev. Boliviana de Química*, 2 (1) : 57-67.
- CARMOUZE (J.P.), AQUIZE JAEN (E.), ARZE (C.), QUINTANILLA (J.), 1983. - Le bilan énergétique du lac Titicaca. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 16 (2) : 135-144.
- CASTRO (M.), 1970. - El lago Titicaca. *Rev. de Marina*, Lima, 4 (326) : 371-382.
- CEHAK (K.), KESSLER (A.), 1976. - Varianzspektrumanalyse der seespiggelschwankungen des Titicaca Sees (Sudamerica). *Arch. Met. Geoph. Biokl.*, ser. B, 24 : 201-208.
- CHOQUEHUANCA CORNEJO (P.), 1978. - Calidad de agua de los principales afluentes del río Ramis (1978). Tesis Ing. Agron. UNTA, Puno : 66 p.
- CHURATA (J.), 1977. - Caracterización hidrológica del río Ramis. Tesis Ing. Agron. UNTA, Puno.
- CHURATA SALLUCA (J.), MAMANI HUANCA (L.A.), 1977. - Hidrología de la cuenca del río Ramis. Tesis Ing. Agron. UNTA, Puno : 173 p.
- COLQUE ROJAS (Z.S.), 1983. - Primera evaluación de la radiación solar en Puno. Tesis Ing. Agron. UNTA, Puno : 82 p.
- CUTIPA LUQUE (J.), 1973. - Predicción de sequías e inundaciones en base a precipitaciones pluviales a través del análisis ondulatorio hasta el año 2000 en el distrito de Puno. Tesis Ing. Agron. UNA - La Molina, Lima : 30 p.
- DAVILA (R.), 1957. - Problemas meteorológicos e hidrológicos del lago Titicaca. 1. Algunas sugerencias sobre observaciones de circulaciones terciarias y problemas de tiempo en la cuenca del Titicaca. 2. Algunas consideraciones sobre el balance hidrológico del Titicaca. *Rev. Inst. Geogr. Lima*, 3 : 6-25.
- DEL CASTILLO (A.), 1977. - Ciclos del lago Titicaca en función de manchas solares y desplazamiento del centro de alta del Pacífico. Carta no publicada. Inst. Mar Perú, Puno.
- FERNANDEZ JAUREGUI (C.A.), ROCHE (M.A.), ALIAGA (A.), PEÑA (J.), 1987. - Los recursos hídricos en Bolivia. PHICAB, CONAPHI, IHU.UMSA, ORSTOM, SENAMHI, La Paz : 20 p., multigr.
- FONTES (J.), BOULANGE (B.), CARNIYGE (J.), FLOROWSKI (T.), 1979. - Preliminary oxygen-18 and deuterium study of the dynamics of Lake Titicaca. In : Meeting International Atomic Energy Agency, AIEA, Vienna : 145-150.
- FUSE (J.), 1964. - Informe sobre radiación solar total que debe incidir en la Bahía de Tamán del lago Titicaca. Instit. Geofís. Univ. S. Agustín, Arequipa.
- GILSON (H.), 1939. - The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937. *Trans. Linn. Soc. London*, ser. 3, 1 : 1-357.
- GILSON (H.), 1964. - Lake Titicaca. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 15 : 112-127.
- GILSON (H.), HOLMES (P.), 1939. - 2. Meteorology. In : The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937. *Trans. Linn. Soc. London*, ser. 3, 1 (1) : 21-26.
- GOMEZ (J.), 1972. - Estudio del lago Titicaca para aprovechamiento de sus aguas. Tesis Ing. Agron. UNA. - La Molina, Lima : 118 p.
- GOMEZ BRAVO (J.A.), 1979. - Calidad de los recursos hídricos de la cuenca de Pamacanchi. Tesis UNTA, Puno : 138 p.

- GONZALES GONZALES (V.A.), 1985. – Capacidad erosiva de las precipitaciones en la localidad de Juli. Tesis UNTA, Puno : 51 p.
- GUEVARA (A.), 1953. – El clima de Puno. Boletín de la Direc. Gral de Agric., Lima : 78–87.
- GUYOT (J.L.), GUMIEL (D.), 1990. – Premières données sur l'hydrogéologie et l'hydrogéochimie du nord de l'Altiplano bolivien. *Hydrogéologie*, 3 : 159–164.
- GUYOT (J.L.), ROCHE (M.A.), NORIEGA (L.), CALLE (H.), QUINTANILLA (J.), 1990. – Salinities and sediment transport in the bolivian highlands. *J. Hydrol.*, 113 : 147–162.
- GUYOT (J.L.), ROCHE (M.A.), QUINTANILLA (J.), CALLICONDE (M.), NORIEGA (L.), CALLE (H.), CORTES (J.), 1989. – Cargas en suspensión, salinidades y transportes de materia sobre el Altiplano boliviano. PHICAB, IIQ.UMSA, ORSTOM, SENAMHI, La Paz : 20 p., multigr.
- HANN (J.), 1903. – Zum Klima des Hochlandes von Peru and Bolivia. *Peterm. Geogr. Mitteil*, 49 (5) : 280–282.
- HIEZ (G.), 1977. – L'homogénéité des données pluviométriques. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrol.*, 14 (2) : 129–172.
- HOLLOWAY (A.), 1957. – Reporte de un reconocimiento del agua dulce del Perú. Lago Titicaca. SCIPA, Lima : 77 p.
- HUTCHINSON (G.E.), 1957. – A treatise on Limnology. I. Geography, Physics, and Chemistry. John Wiley & Sons, New York, 1015 p.
- JIMENEZ (A.), 1967. – El plan nacional de agua potable rural en Puno, estudio de fuentes. Tesis UNI, Lima.
- KESSLER (A.), 1947. – Atmosphärische Zirkulationsanomalien und Spiegelschwankungen des Titicaca Sees. *Klimat. Forsch.*, 17 : 361–372.
- KESSLER (A.), 1963. – Über Klima und Wasserhaushalt des Altiplano (Bolivien–Peru) während des Hochstandes der letzten Vereisung. *Erdkunde, Arch. für Wissenschaft. Geogr.*, Bonn, 17 : 165–173.
- KESSLER (A.), 1966. – Junge Laufaderung des Desaguadero und die Entstehung des Uru Sees (bolivianischer Altiplano). *Erdkunde, Arch. für Wissenschaft. Geogr.*, Bonn, 20 : 194–204.
- KESSLER (A.), 1970. – Über den Jahresgang der potentiellen Verdunstung im Titicaca Becken. *Arch. Met. Geoph. Biokl.*, Ser. B, 18 : 239–252.
- KESSLER (A.), MONHEIM (F.), 1967. – El balance hidrológico del lago Titicaca, una contribución al aprovechamiento de sus aguas. Serv. Nac. Planif. Coord., La Paz : 6 p.
- KESSLER (A.), MONHEIM (F.), 1968. – Der Wasserhaushalt des Titicaca Sees nach neueren Messergebnissen. *Erdkunde, Arch. für Wissenschaft. Geogr.*, Bonn, 22 (4) : 275–283.
- KIRKISH (M.), TAYLOR (M.), 1978. – Micrometeorological Measurements at Lake Titicaca (Peru–Bolivia). *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 20 : 1203–1209.
- LA PUENTE (I.), 1982. – Estudio monográfico del lago Titicaca. *Bol. Soc. Geogr.* Lima, 1 : 263–391.
- LOZA ANCCO (C.F.), 1983. – Determinación de la precipitación efectiva en la cuenca del río Ramis. UNTA, Puno : 38 p.
- LOZADA (G.A.), 1985. – Balance hídrico superficial de la cuenca del lago Poopó y los salares de Uyuni y Coipasa, Bolivia. PHICAB, IHH.UMSA, ORSTOM, SENAMHI, La Paz : 158 p., multigr.
- MARCA AROCUPITA (P.), 1984. – Curvas escala – gastos de los ríos Ramis y Huancané. Tesis UNTA, Puno : 109 p.
- MARCOY (P.), 1877. – Voyage dans la région du Titicaca et dans les vallées de l'est du Bas Pérou. *Le Tour du Monde*, 257 p.
- MARIACA (J.J.), 1985. – Balance hídrico superficial de la cuenca del lago Poopó y los salares de Uyuni y Coipasa, Bolivia. PHICAB, IHH.UMSA, ORSTOM, SENAMHI, La Paz : 203 p., multigr.
- MERCADO (R.), (no dated). – Clima y agua del Titicaca. Dir. Irrigación, Min. Agric., Lima, 4 p., multigr.
- MEYBECK (M.), 1979. – Concentrations des eaux fluviales en éléments majeurs et apports en solution aux océans. *Rev. Géol. Dynam. et Géogr. Phys.*, 21 (3) : 215–246.

- MONHEIM (F.), 1955. – Bericht über Forschungen in den zentralen Anden insbesondere im Titicaca Becken. *Erdkunde, Arch. für Wissenschaft. Geogr.*, Bonn, 9 : 204–216.
- MONHEIM (F.), 1956 a. – Beiträge zur Klimatologie und Hydrologie des Titicacabeckens. *Selbstverl. d. Geograph. Heidelberg*, 1 : 1–152.
- MONHEIM (F.), 1956 b. – Contribución a la climatología e hidrología de la cuenca del lago Titicaca. Traducción Carlos Pecka, UNTA, Puno : 232 p.
- MORLON (P.), 1979. – Apuntes sobre el problema agronómico de las heladas. El aspecto meteorológico. CIDA.Min. Agric. Alim., Puno : 54 p., multigr.
- MORLON (P.), BANEGAS (M.), 1980. – Evapotranspiración y aridez. Estudio agroclimatológico de la cuenca del lago Titicaca. CIDA.Min. Agric. Alim., proyecto colza y cereales, región 10, Puno, multigr.
- NEVEU-LEMAIRE (M.), 1906. – Les lacs des hauts plateaux de l'Amérique du Sud. Imprimerie Nationale, Paris, 197 p.
- ORTEGA BAILON (G.F.), 1974. – Determinación de la evotranspiración y balance hidrológico en el altiplano. Tesis Ing. Agron. UNTA, Puno : 68 p.
- PALOMINO (P.), 1983. – La sequía en Puno. Alternativas institucionales tecnológicas y populares : cultura popular y predicciones de sequía. IIDSA, Convenio UNTA.NUFFIC. Puno.
- PAUCAR PACHECO (A.), 1977. – Frecuencia de sequías del Altiplano. Tesis UNTA, Puno : 35 p.
- PEGUY (C.P.), 1970. – Précis de Climatologie. Masson, Paris, 468 p.
- PONCE VILCAPAZA (D.B.), 1982. – Hidrograma unitario sintético de la cuenca del río Ilave. Tesis UNTA, Puno : 54 p.
- POSNANSKY (A.), 1911. – El clima del Altiplano y la extensión del lago Titicaca, con relación a Tihuanacu en épocas prehistóricas. Tipografía comercial de Ismael Argote, La Paz, 29 p.
- POSNANSKY (A.), 1928. – La remoción del ángulo climático en el Altiplano de los Andes como factor del despueblo de la gente interandina. 23<sup>th</sup> Inter. Congr. of Americanist, New York, S. 235, 246 p.
- QUINTANILLA (J.), CALLICONDE (J.), GUYOT (J.L.), ROCHE (M.A.), NORIEGA (L.), CALLE (H.), CORTES (J.), 1989. – Cargas en suspensión, salinidades y transportes de materia sobre el Altiplano boliviano. *Rev. Ingeniería Sanitaria*, 4 (5) : 54–59.
- QUINTANILLA (J.), GUMIEL (D.), GUYOT (J.L.), 1991. – Evaluación preliminar de la hidrogeología en hidrogeoquímica del Norte del Altiplano boliviano. Congreso boliviano de Química, La Paz, August 1990 (in press).
- QUISPE ZAPARA (L.L.), AMANQUI AMANQUI (A.A.), 1978. – Caracterización hidrológica de la cuenca del río Coata. Tesis Ing. Agron. UNTA, Puno : 143 p.
- RICHERSON (P.J.), WIDMER (C.), KITTEL (T.), 1977. – The limnology of Lake Titicaca (Peru-Bolivia). Univ. California, Davis, Inst. Ecology, 14 : 78 p., multigr.
- ROCHE (M.A.), 1986. – Distribuciones espacio-temporales de los parámetros climatológicos sobre Bolivia. Premier Symposium de la Recherche française en Bolivie, La Paz, Sept. 1986 : 29–32, multigr.
- ROCHE (M.A.), 1987. – Les bilans hydriques des Andes et de l'Amazonie, Bolivia. Symp. Paléolacs et Paléoclimats en Amérique latine et en Afrique, ORSTOM, Bondy, Janvier 1987. *Géodynamique*, 2 (2) : 97–98.
- ROCHE (M.A.), 1988. – CLIMAR 2, logiciel d'exploitation de données pour l'étude des variations climatologiques spatio-temporelles. PHICAB.ORSTOM, La Paz, 76 p., multigr.
- ROCHE (M.A.), 1989. – Présentation générale des études sur la physicochimie des eaux à l'ORSTOM. Quatrième Journées hydrologiques de l'ORSTOM, Montpellier, Septembre 1988 : 3–9.
- ROCHE (M.A.), FERNANDEZ JAUREGUI (C.), 1986. – Los balances hídricos de Bolivia. Premier Symposium de la Recherche française en Bolivie, La Paz, Sept. 1986 : 44–47, multigr.
- ROCHE (M.A.), ROCHA (N.), 1985. – Mapa pluviométrico de Bolivia y regiones vecinas, 1/4.000.000. PHICAB, ORSTOM, SENAMHI, La Paz.
- ROCHE (M.A.), FERNANDEZ JAUREGUI (C.), ABASTO (N.), ALIAGA (A.), 1989. – Mapa de temperaturas anuales de Bolivia. 1/5.000.000. PHICAB, ORSTOM, SENHAMI, La Paz.

- SERVANT (M.), VILLARROEL (R.), 1979. - Le problème paléoclimatique des Andes boliviennes et de leurs piedmonts amazoniens au Quaternaire. *C.R. Acad. Sciences*, Paris, 288 : 665-668.
- STENZ (E.), 1950. - Condiciones climatológicas del Altiplano de Bolivia. *Nimbus, Soc. Met. Bolivia*, 2 (6-7) : 24-53.
- TAYLOR (M.), AQUIZE JAEN (E.), 1984. - A climatological energy budget of Lake Titicaca (Peru-Bolivia). *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22 : 1246-1251.
- TEJADA CARI (A.), 1977. - Caracterización hidrológica de la cuenca del río Ilave. Tesis Ing. Agron. UNTA, Puno : 104 p.
- TEJADA CARI (J.R.), 1980. - Caracterización hidrológica de la cuenca del río Huancané. Tesis Ing. Agron. UNTA, Puno : 101 p.
- TERRY (B.), 1966. - Estudio de la precipitación pluvial, de la temperatura y las manchas solares en el Dpto. de Puno. Tesis Ing. Agron. UNA - La Molina, Lima.
- VACHER (J.), 1989. - Third International Conference in Southern Hemisphere. *Meteorology and Oceanography*. Buenos Aires. Abstracts : 169-172.
- VEGA (L.), 1968. - Primera aproximación del balance hidrológico del lago Titicaca con fines de futuros aprovechamientos de sus aguas. Dir. Irrig. Min. Fom. Obr. Públ., Lima, multigr.
- VEGA (L.), 1970. - Estudio de niveles del lago Titicaca. 5° Seminario Latinoamericano de Irrigación en Caracas, Venezuela, 1968. SENAMHI, 1 (1), Lima.
- WASSON (J.G.), GUYOT (J.L.), DEJOUX (C.), ROCHE (M.A.), 1989. - Régimen térmico de los ríos de Bolivia. PHICAB, ORSTOM, SENAMHI, UMSA, La Paz : 35 p., multigr.
- YEPES (J.), 1950. - Definición de ambientes naturales en el Altiplano. *Nimbus, Soc. Met. Bolivia*, 2 (6-7) : 3-23.

# V

*FISICO-QUIMICA*



# V.I Características físico-químicas del agua

ANDRE ILTIS, JEAN-PIERRE CARMOUZE, JACQUES LEMOALLE

Las características físicas y químicas del agua del Titicaca han sido objeto de observaciones puntuales en el curso de expediciones científicas y, posteriormente, de datos sobre períodos mucho más amplios. Se pueden citar entre otros los trabajos de GILSON (1939-40 y 1964), MONHEIM (1956), LÖFFLER (1960), KESSLER y MONHEIM (1968), WIDMER *et al.* (1975), RICHERSON *et al.* (1975 y 1977), HEGEWALD *et al.* (1976), LAZZARO (1981), HEGEWALD y RUNKEL (1981), CARMOUZE *et al.* (1981, 1983, 1984), RICHERSON *et al.* (1986), ILTIS (1987) y QUINTANILLA *et al.* (1987).

Si los datos de estos autores sobre el hidroclima permiten una información válida de las variaciones espaciales y estacionales, la ausencia de un control regular a largo plazo no permite, por ahora, apreciar una eventual variabilidad plurianual.

La temperatura del agua, el contenido en oxígeno y la transparencia son los tres parámetros para los cuales se tienen actualmente las medidas más numerosas. El conjunto de datos obtenidos muestra una individualización bastante marcada de las grandes regiones morfológicas del lago. Se puede pues distinguir por una parte, el Lago Menor, de una baja profundidad media al cual se debe asociar las grandes bahías poco profundas del Lago Mayor así como las de Puno y de Achacachi y, por otra parte, el Lago Mayor caracterizado por una estratificación estacional y una mayor inercia térmica.

## Temperatura del agua

### Variaciones estacionales en superficie

Las temperaturas medias mensuales de superficie medidas en el Lago Mayor entre 1977 y 1979 (CARMOUZE *et al.*, 1983) varían entre 11,25 y 14,35°C, la más baja siendo en agosto y la más elevada en marzo (cuadro 1). La temperatura media anual (1977-1979) es de 13,0°C.

Medidas ocasionales (GILSON, 1964 ; ILTIS, 1987) realizadas en el Lago Mayor indican valores mínimos de 10,9°C (fin de julio) y máximos de 17,0°C (febrero) mientras que en el Lago Menor, los valores extremos observados son 8,5°C (junio) y 18,5°C (febrero).

La amplitud anual de variación es pues, para el Lago Mayor, de 3,1 K en promedios mensuales, la diferencia máxima observada siendo del orden de 6 K. En el Lago Menor donde faltan los datos sobre los promedios mensuales, la diferencia máxima observada es de 10 K.

Los factores susceptibles de intervenir en las variaciones de la temperatura del agua en el curso del año son la temperatura del aire, la fuerza del viento y la radiación global incidente (fig. 1). Medidas efectuadas en Puno muestran que las temperaturas medias del aire varían entre 5,07°C en julio y 10,15°C en diciembre. La fuerza del viento es relativamente débil todo el año y varía en promedio entre 0,95 m.s<sup>-1</sup> en abril y 1,42 m.s<sup>-1</sup> en octubre, pudiendo considerarse el invierno como el período de agitación máxima. La insolación diaria fluctúa entre 9,7 en julio y 5,8 h.j<sup>-1</sup> en enero y febrero, la radiación diaria variando entre 2.420 en noviembre y 1.860 J.cm<sup>-2</sup>.j<sup>-1</sup> en julio (LAZZARO, 1981). De donde resulta que si la acción del viento puede considerarse despreciable, en cambio, la temperatura del aire y la radiación incidente son los dos factores que intervienen más en las variaciones de la temperatura del agua.

ORSTOM Fonds Documentaire

N° :

36641, ex 2

Cote :

A

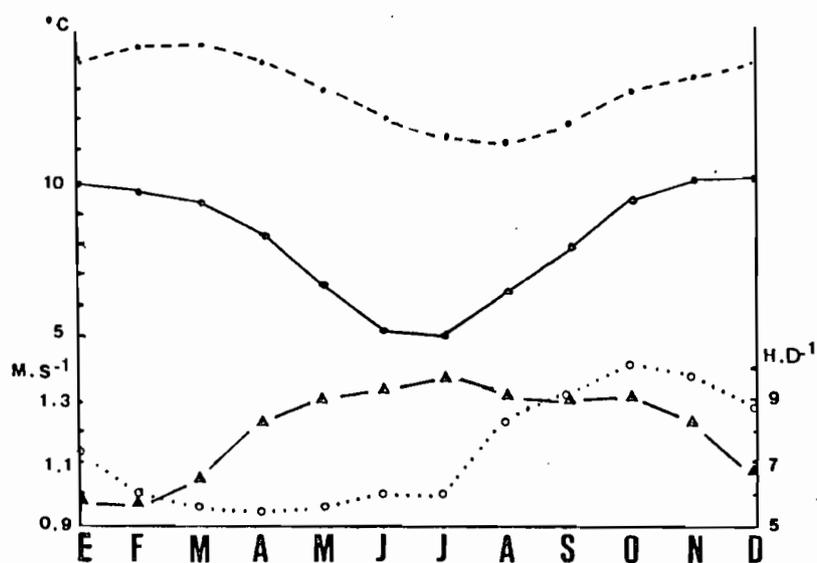


Fig. 1. - Arriba, variaciones anuales, de la temperatura del aire en Puno (línea) y del agua superficial en el Lago Mayor (guiones); abajo, variaciones anuales del tiempo de insolación (línea) y de la fuerza del viento a 2 m del suelo en Puno (puntos) (según CARMOUZE *et al.*, 1983).

La amplitud de las variaciones estacionales en superficie es más próxima de la del aire para las zonas menos profundas, y particularmente para el Lago Menor, del hecho de una inercia menor ligada a una menor profundidad.

Si la amplitud y la variación según la estación están bien correlacionadas a la del aire, el hecho de que la temperatura media anual sea de 13°C para los Lagos Mayor y Menor, cuando la temperatura media del aire en Puno (1964-1978) es sólo del orden de 8,1°C, implica intercambios y un funcionamiento térmico que no se encuentra en condiciones climáticas o de altitud más clásicas.

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Prom.
Temp. aire	9,95	9,77	9,33	8,44	6,71	5,26	5,07	6,43	7,90	9,40	10,10	10,15	8,21
Temp. agua	13,85	14,30	14,35	13,85	13,0	12,0	11,5	11,25	11,75	12,9	13,35	13,85	13,0
Vel.viento	1,14	1,03	0,96	0,95	0,97	1,08	1,06	1,23	1,32	1,42	1,39	1,28	1,15
Tiempo sol	5,8	5,8	6,6	8,5	9,1	9,4	9,7	9,1	9,0	9,2	8,5	6,8	8,12
Radiación	2.144	2.065	2.006	2.190	1.969	1.940	1.860	2.195	2.320	2.412	2.420	2.307	2.152

Cuadro 1. - Variaciones anuales de la temperatura del aire, de la temperatura del agua superficial en el Lago Mayor, de la velocidad del viento a 2 m del suelo en metros por segundo (CARMOUZE *et al.*, 1983), del tiempo de insolación diaria en h.j<sup>-1</sup> (BOULANGE y AQUIZE-JAEN, 1981) y de radiación global incidente diaria en J.cm<sup>2</sup>.j<sup>-1</sup> (LAZZARO, 1981). Con excepción de las temperaturas del agua medidas en el Lago Mayor, las observaciones provienen de la estación meteorológica de Puno (Perú)

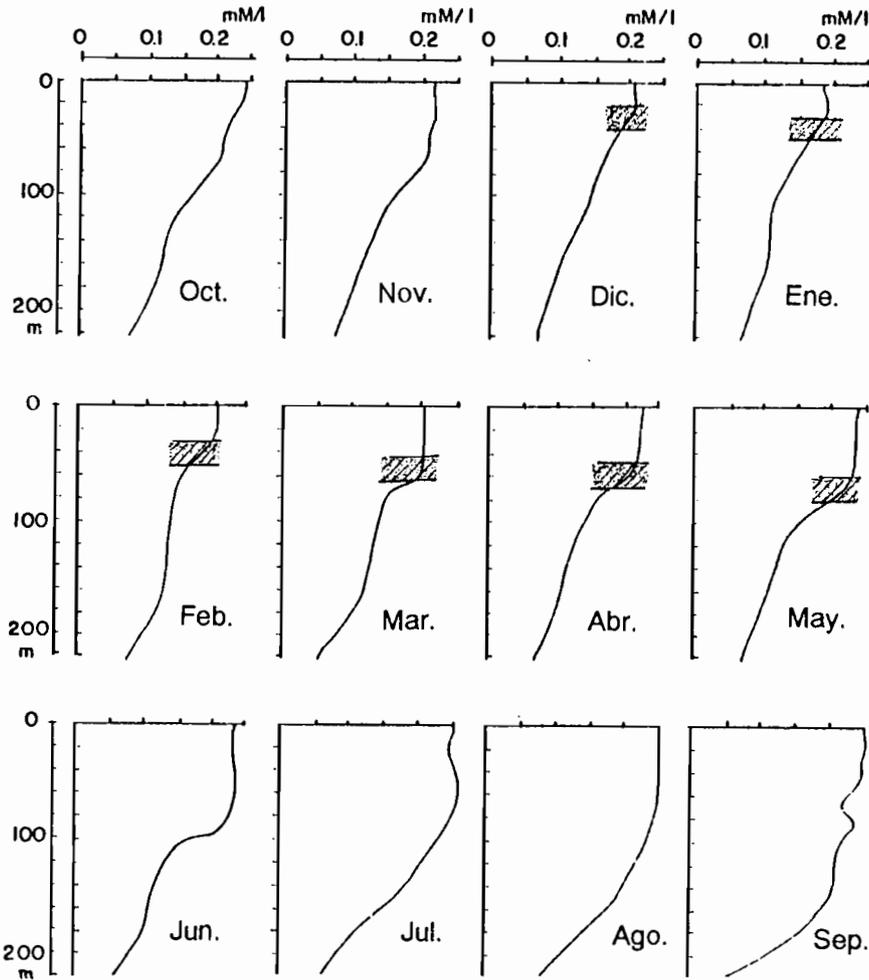


Fig. 2. - Perfiles verticales medios mensuales de las concentraciones en oxígeno disuelto de las aguas. La zona rayada indica la posición de la termoclina (CARMOUZE *et al.*, 1984).

**Variaciones horizontales**

La diferencia de amplitud de variación de las temperaturas de superficie se traduce por variaciones horizontales : el Lago Menor es más frío que el Lago Mayor en invierno y más caliente en verano. Entre 1985 y 1987, por ejemplo, cinco series de observaciones cubriendo 47 estaciones del conjunto de la parte boliviana del lago (ILTIS, 1987) permitieron establecer que la temperatura media en la superficie era de 1 K más elevada en verano y 1,5 K más fría en invierno en el Lago Menor con relación al Lago Mayor. Estas diferencias se anulan evidentemente en los períodos de transición (abril y septiembre-octubre).

**Variaciones verticales**

En el Lago Mayor, un calentamiento de las aguas se produce a partir de octubre en la superficie y se propaga progresivamente hacia las capas más profundas con establecimiento de una termoclina bien marcada a partir de diciembre. Luego esta termoclina permanece hasta el mes de mayo para desaparecer de junio a septiembre (fig. 2). Los datos publicados tratan de los primeros cien metros durante el período 1976-1978 (CARMOUZE *et al.*, 1984). Sin embargo parece que la mezcla no es total hasta el fondo o, por lo menos, que la circulación es más reducida : para una

temperatura de 11°C, el porcentaje de saturación en oxígeno no sobrepasa los 70 % a 180 metros al final del período de circulación (septiembre).

Teniendo en cuenta los datos disponibles, el lago Titicaca puede colocarse en la categoría de los lagos monomícticos calientes de la clasificación de HUTCHINSON (1957), la mayor parte del Lago Menor y las bahías poco profundas (= a 20 m) siendo de tipo polimíctico.

### Contenido en oxígeno disuelto

Los primeros factores de control de la concentración en oxígeno disuelto son la presión atmosférica y la temperatura.

A la altitud del lago Titicaca, la presión media es de 646 hPa (para aproximadamente 1.020 hPa al nivel del mar). La temperatura relativamente baja de las aguas compensa en parte este efecto de presión y se tiene así una concentración de saturación del orden de 7 mg.l<sup>-1</sup>. Una curva de saturación para la gama de temperaturas encontradas en el lago, calculada según MONTGOMERY *et al.* (1964), está representada en la figura 3.

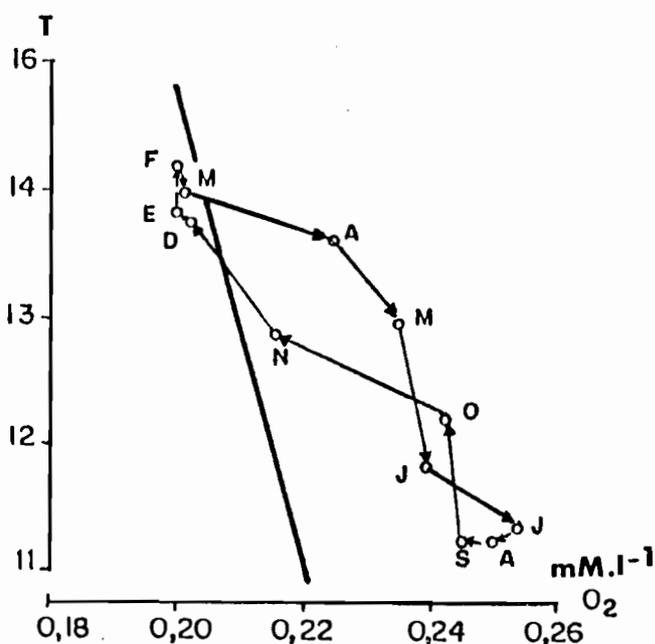


Fig. 3. - Relación en las aguas de superficie entre las concentraciones medias mensuales en O<sub>2</sub> disuelto expresadas en mM.l<sup>-1</sup> y las temperaturas correspondientes expresadas en grados Celsius. El segmento de la derecha delimita respectivamente a la derecha y a la izquierda los campos de sobre-saturación y de sub-saturación de las aguas en oxígeno (CARMOUZE *et al.*, 1984).

En el Lago Menor, las aguas superficiales tienen concentraciones próximas a las que corresponden al equilibrio durante todo el año (> 95 % de saturación). Los valores más altos registrados en invierno se deben al aumento de solubilidad del oxígeno que acompaña la disminución de la temperatura de las aguas. En la fosa de Chúa, durante la estratificación estival, el hipolimnio, privado de intercambios, sólo contiene 1 a 2 mg.l<sup>-1</sup> (LAZZARO, 1981) con anoxia en el fondo en marzo de 1979 y 1980.

En el Lago Mayor, los datos publicados para el período 1976-78 (CARMOUZE *et al.*, 1984) indican una evolución original (fig. 3) del porcentaje de saturación en oxígeno en el curso del tiempo para las aguas de superficie : el grado de saturación es sensiblemente más elevado en

período de circulación vertical que en período de estratificación. La inversa se produce generalmente para los lagos templados donde el período frío corresponde frecuentemente al período lluvioso. Aquí, por el contrario, lo esencial de las precipitaciones tiene lugar entre diciembre y marzo. Sin embargo, esta eventual correlación no explica la sobresaturación en julio-agosto-septiembre.

Los perfiles verticales de oxígeno disuelto, de tipo ortógrado, indican un déficit relativo en el hipolimnio durante el período de estratificación del Lago Mayor. En el curso del período 1976-78 (CARMOUZE *et al.*, 1984), la circulación vertical de julio a septiembre no basta para reoxigenar completamente las capas profundas. Es posible que la variación interanual de los principales factores climáticos se traduzca por una inversión más o menos eficaz de la masa de agua.

## **Transparencia**

La transparencia medida con el disco de Secchi es más importante en el Lago Mayor que en el Lago Menor. En estos dos medios, sin embargo, la variabilidad espacial o temporal es importante.

En el Lago Menor, los valores extremos observados son 1,2 y 9 metros (LAZZARO, 1981 ; ILTIS, 1987) con transparencias más débiles en verano-otoño y más fuertes en invierno. A manera de ejemplo, cinco series de medidas efectuadas en 28 estaciones del Lago Menor muestran promedios de 4,7 m en junio de 1985, 4,5 m en diciembre de 1985, 5,6 m en abril de 1986, 5,4 m en octubre de 1986 y 3,2 m en febrero de 1987.

La relación entre la transparencia al disco de Secchi ( $S ; m$ ) y el coeficiente  $K$  de atenuación vertical (PAR, base Ln, captor plan) es  $K.S = 1,12$ .

Excepto en las zonas más profundas del Lago Menor (fosa de Chúa), la zona eufótica (euphotic depth) está frecuentemente limitada por el fondo. En Chúa, la atenuación de la luz depende estrechamente de la concentración en fitoplancton. En las otras estaciones, principalmente por la proximidad del fondo, otras partículas en suspensión juegan un rol importante (LAZZARO, 1981).

En el Lago Mayor, RICHERSON *et al.* (1977) citan valores variando entre 4,5 y 10,5 m. Observaciones hechas en 1982 indican un máximo de 13,3 m mientras que, en 1984-85, el promedio era de 15,7 m (ALFARO y RONCAL, unpublished data). En la parte boliviana del Lago Mayor, cinco series de medidas, cubriendo cada una 19 estaciones, muestran un promedio de 11,8 m en junio de 1985, 11,9 en diciembre de 1985, 13,2 en abril de 1986, 12,4 en octubre de 1986 y 13,9 en febrero de 1987, los valores extremos siendo 7,5 y 18,5 m (ILTIS, 1987). Estos valores concuerdan con los de las 4 series de observaciones (QUINTANILLA *et al.*, 1987) realizadas entre agosto de 1984 y mayo de 1985 donde los promedios se situaban entre 11,3 y 14,6 metros.

## **Características químicas**

### **pH**

Los valores del pH en superficie son relativamente estables. En el Lago Menor, LAZZARO (1981) señala valores comprendidos entre 8,55 y 8,65 (1979-80). Entre 1985 y 1987, se ha observado en 28 estaciones valores medios de 8,68 en diciembre de 1985, 8,40 en abril de 1986, 8,38 en octubre de 1986 y 8,31 en febrero de 1987 ; los valores extremos observados eran 8,06 y 9,38 (ILTIS, 1987).

En la parte peruana del Lago Mayor, RICHERSON *et al.* (1977) señalan para 1973 unos pH de 8,6 en período estratificado y de 8,5 en período de isoterma. Los promedios observados en 19 estaciones de la parte boliviana son de 8,48 en diciembre de 1985, 8,30 en abril de 1986, 8,31 en octubre de 1986 y 8,20 en febrero de 1987 (ILTIS, *ibid.*).

Los pH son en promedio un poco más elevados en el Lago Menor que en el Lago Mayor, posiblemente debido a una actividad fotosintética más alta del fitoplancton y de las muy abundantes macrofitas bénticas.

### Contenido global en sales disueltas

Fue medido por intermedio de la conductividad eléctrica a 25°C. En el Lago Menor, el promedio de 16 medidas efectuadas en abril de 1985 se eleva a 1.343  $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ . Series de 28 medidas indican luego los siguientes valores : 1.521 en diciembre de 1985, 1.368 en abril de 1986, 1.490 en octubre de 1986 y 1.366 en febrero de 1987. En la parte boliviana del Lago Mayor, el promedio de 19 medidas es de 1.501  $\mu\text{S}$  en diciembre de 1985, 1.448 en abril de 1986, 1.490 en octubre de 1986 y 1.409 en febrero de 1987 (ILTIS, *ibid.*).

Así como para la temperatura, los promedios encontrados para cada una de las dos cuencas lacustres presentan variaciones más marcadas en el Lago Menor donde la desaladura en el momento de la época de lluvias y la concentración en sales durante la época seca son más acentuadas que en el Lago Mayor. En épocas intermediarias, como por ejemplo en octubre de 1986, la conductividad es idéntica en los dos medios. Las estaciones situadas a proximidad de la desembocadura de los ríos Catari, Tiwanaku y Suhez presentan conductividades inferiores de 100 a 300  $\mu\text{S}$  a las de las otras estaciones.

Las mineralizaciones en sales disueltas señaladas para el Titicaca varían según los autores entre 1,2 (LAZZARO, 1981), 1,03 (HEGEWALD *et al.*, 1976) y 0,78  $\text{g}\cdot\text{l}^{-1}$  (RICHERSON *et al.*, 1977).

### Composición química de las aguas

Ha sido analizada por diferentes autores : NEVEU-LEMAIRE (1906), POSNANSKY (1911), GILSON (1964), LÖFFLER (1960), RICHERSON *et al.* (1977), HEGEWALD *et al.* (1976-1980) y CARMOUZE *et al.* (1981) (cuadro 2). Las aguas presentan una facies cloro-sulfatada sódica ; la clasificación de los cationes se efectúa de la siguiente manera :  $\text{Na}>\text{Ca}>\text{Mg}>\text{K}$ .

	NEVEU- LEMAIRE 1903	POSNANSKY 1908	GILSON 1937	LÖFFLER 1954	RICHERSON <i>et al.</i> 1973	HEGEWALD <i>et al.</i> 1974-77	CARMOUZE <i>et al.</i> 1977
Ca	64,6	68,7	65,4	54,3	64,0	62,0	65,2
Mg	18	16	34,5	41	36	36,4	35
Na	261	240	167,7	176	-	205,0	178,9
K	8	4	14,9	14	-	21,7	15,4
SO <sub>4</sub>	392	285	246,2	251	282	265,7	253,4
Cl	287	339	247	244	260	272,0	253,8

Cuadro 2. - Composición iónica (en  $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$ ) de las aguas del Titicaca según las dosificaciones publicadas por diferentes autores (la fecha mencionada es la del año de muestreo).

Nitratos y fosfatos son objeto de un sub-capítulo especial (*cf. infra*).

Respecto a la sílice, la mayoría de los valores publicados están comprendidos entre 0 y 2,6  $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$  con un promedio representativo de 1,8  $\text{mg}$  (CARMOUZE *et al.*, 1981).

En el Lago Menor, las concentraciones en sílice varían entre 0,2 y 1,8  $\text{mg}\cdot\text{l}^{-1}$  en el curso del ciclo anual en los primeros cinco metros. Los valores máximos son obtenidos durante la mezcla

invernal, en las estaciones profundas. En los lugares donde la profundidad es inferior a 5 metros, los contenidos son débiles durante todo el año.

LÖFFLER (1960) indica contenidos variando entre 0,5 y 1 mg de  $\text{SiO}_2$  en la bahía de Puno. Según RICHERSON *et al.* (1977), como resultado de observaciones sobre un solo ciclo anual, el contenido en sílice en el epilimnio varía en la parte peruana del Lago Mayor entre 0,49 y 1,18  $\text{mg.l}^{-1}$  de enero a fines de mayo, luego disminuye rápidamente ( $= 0,18 \text{ mg.l}^{-1}$ ). En el hipolimnio, durante toda esta época (enero a 15 de junio), los contenidos varían entre 1,82 y 2,60 mg. En julio, en el momento de la uniformización térmica, la concentración en sílice de las aguas de superficie se sitúa entre 0,28 y 0,46  $\text{mg.l}^{-1}$ , mientras que la de las aguas profundas desciende a 0,34  $\text{mg.l}^{-1}$ . De septiembre a fines de año, el contenido en sílice se eleva lentamente en la capa superior y más rápidamente en profundidad donde el valor más alto (3,7  $\text{mg.l}^{-1}$ ) se observa a 150 metros a fines de año.

Entre los elementos-trazas, DERKOSH y LÖFFLER (1961) citan la presencia de boro, de hierro y de plomo, de trazas de cromo, de manganeso, de aluminio y de arsénico. Están ausentes el cobalto, níquel y vanadio. GILSON (1964) señala la presencia de litio (0,9  $\text{mg.l}^{-1}$ ) y de aluminio (0,4  $\text{mg.l}^{-1}$ ). HEGEWALD *et al.* (1976) y HEGEWALD y RUNKEL (1981) indican, en el agua de la bahía de Puno, trazas de hierro, de cobre, de zinc y 0,26  $\text{mg.l}^{-1}$  de aluminio.

## Conclusiones

El análisis de las características físico-químicas de las aguas del Titicaca revela, en el curso del año, una variabilidad reducida de los diferentes parámetros del medio lacustre que puede considerarse por este hecho prácticamente estable.

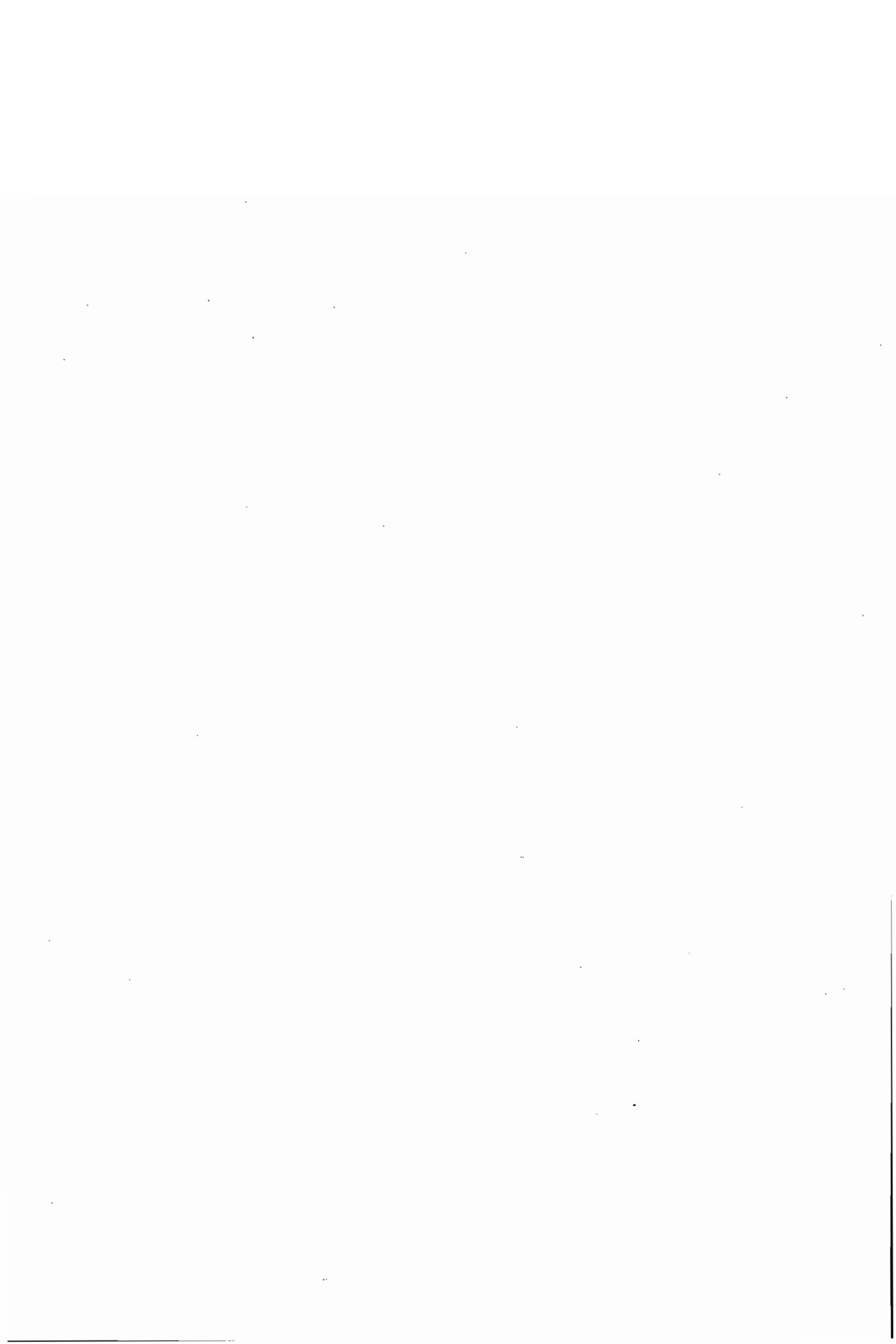
La amplitud de variación de las temperaturas de superficie en el curso del año es relativamente débil (3 K) con respecto a la observada en los lagos africanos a la misma latitud (TALLING, 1969). Esto se explica parcialmente por la altitud, pero también por el clima: el período de lluvias interviene en el curso del verano y la insolación invernal compensa pues en parte la disminución de temperatura del aire.

Las zonas profundas (Lago Mayor, fosa de Chúa) tienen un comportamiento monomítico caliente mientras que las zonas menos profundas (Lago Menor, bahía de Puno) pueden ser asimiladas a medios relativamente individualizados con régimen polimítico y con variaciones estacionales más marcadas.

Respecto al índice de oxigenación en el fondo del Lago Mayor (y en Chúa en el Lago Menor), los datos se extienden raramente a más de un año. Las variaciones interanuales de los contenidos en oxígeno del fondo, tanto en período de estratificación como en período de circulación, no son conocidas.

El contenido en sales disueltas, relativamente elevado, es atribuido a la fuerte erosión de la cuenca vertiente. Su estabilidad está asegurada por un tiempo de permanencia importante de las aguas en el lago.

En las extensas zonas poco profundas que representan el Huiñaimarca o la bahía de Puno, y que son relativamente aisladas de la masa central del Lago Mayor, las variaciones de algunos parámetros pueden alcanzar amplitudes más elevadas ya que estas regiones están influenciadas por condiciones locales particulares (desembocaduras de ríos, presencia o ausencia de macrofitas inmersas...) que las vuelven heterogéneas. Resulta que la mayoría de las variables estudiadas presentan diferencias más grandes, en relación a los valores medios, que en el Lago Mayor.



## V.2 La regulación hidroquímica del lago y la hidroquímica de sus tributarios

CARLOS ARZE, JORGE QUINTANILLA

Los primeros resultados sobre la composición química del lago Titicaca en elementos mayores disueltos, son de principios de siglo (NEVEU LEMAIRE, 1906 ; POSNANSKY, 1911), y más tarde los de la expedición Percy Sladen en 1937 (GILSON, 1939-1940, 1964). Posteriormente, en 1977, se realizaron estudios más completos sobre el Lago Mayor (RICHERSON *et al.*) y sobre todo el lago (CARMOUZE *et al.*).

En 1977 (CARMOUZE *et al.*), se efectuó un primer balance aproximado de los principales elementos disueltos para establecer las líneas generales de la regulación hidroquímica. Sin embargo, se ha establecido un balance más preciso (CARMOUZE *et al.*, 1981), gracias a nuevos datos sobre la hidrología fluvial y lacustre (CARMOUZE y AQUIZE JAEN, 1981) y sobre la hidroquímica fluvial, la que, por lo poco conocida hasta esa época (GILSON, 1964 ; CARMOUZE *et al.*, 1977), fue objeto de un estudio continuo de 1976 a 1979, cuyos resultados presentamos antes de tratar la regulación hidroquímica, a la que sirven de base.

### La hidroquímica fluvial

A continuación se presentan las características químicas de las aguas de los ríos principales en sus cauces inferiores (Ramis, Coata, Ilave, Huancané y Suchez) y de los ríos secundarios (Pallina, Catari, Tiwanacu, Challa y otros), determinadas entre 1976 y 1979 (fig. 1).

#### Ríos principales.

En la Tabla I, se han agrupado los datos correspondientes a los ríos principales y la variación de la composición química en diferentes épocas del año está presentada en la figura 2.

Ríos	Ramis	Coata	Ilave	Huancané	Suchez
Salin. global media (mM/l)	5,52	6,10	5,50	10,95	1,66
HCO <sub>3</sub> (%)	28,4	14,6	21,2	16,0	88,5
SO <sub>4</sub> (%)	13,9	6,35	8,6	11,7	15,1
Cl (%)	11,6	30,5	22,4	26,1	1,5
Na (%)	18,5	30,7	21,5	25,7	11,4
K (%)	1,2	1,9	1,8	1,0	1,9
Ca (%)	18,5	10,3	15,3	14,2	18,3
Mg (%)	5,7	1,4	4,3	4,4	9,6
SiO <sub>4</sub> H <sub>4</sub> (%)	2,1	3,0	4,2	0,8	3,6

Tabla I. - Datos de salinidad de los principales ríos de la cuenca del lago Titicaca (CARMOUZE *et al.*, 1981).

ORSTOM Fonds Documentaire

N° : 3662, et 2

Cote : A

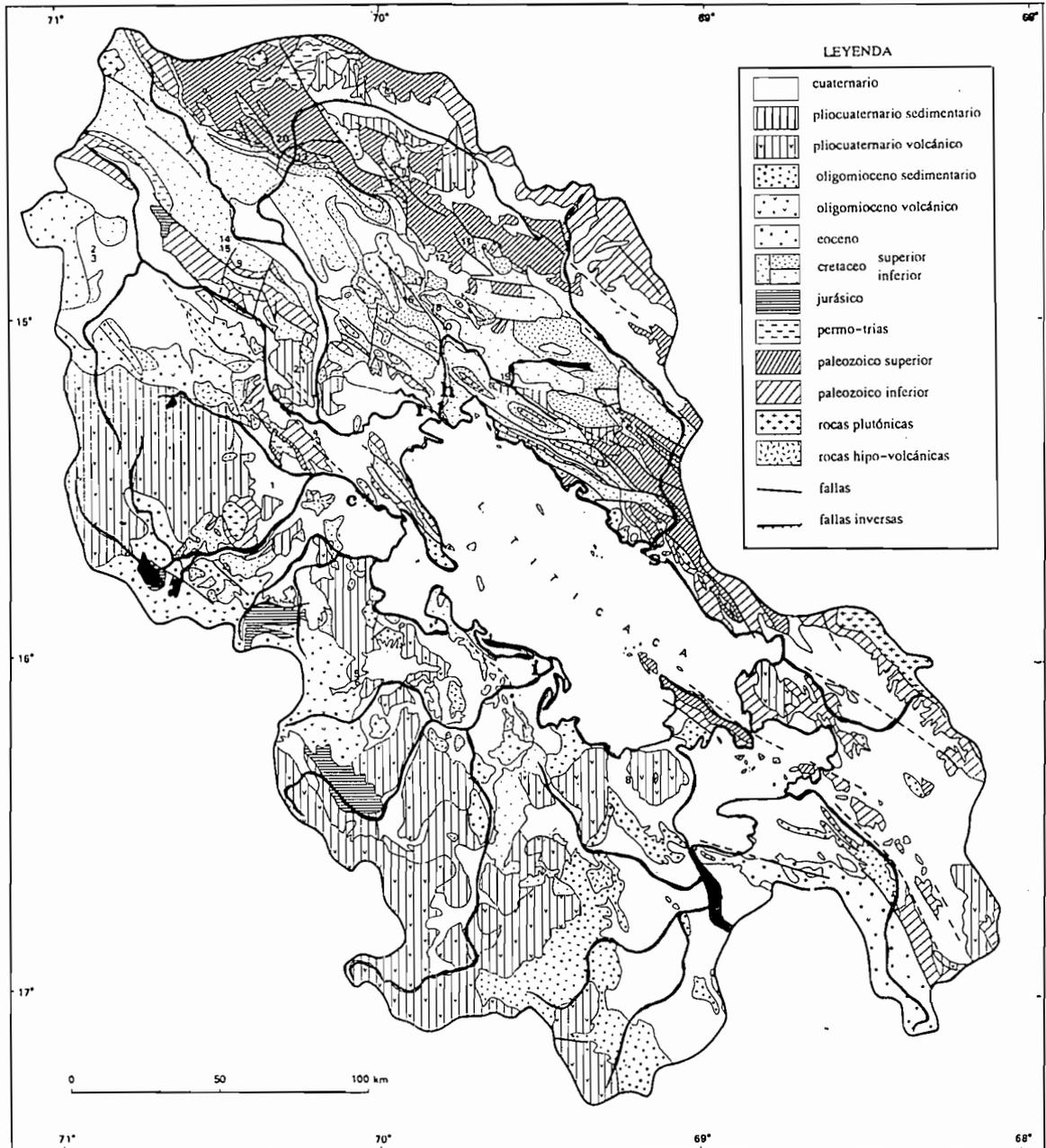


Fig. 1. - Formaciones geológicas de la cuenca del lago Titicaca (BOULANGE, AQUIZE, 1981), y localización de los puntos de muestreo (r = Ramis ; h = Huancané ; c = Coata ; i = Ilave ; s = Suchez) (CARMOUZE *et al.*, 1981).

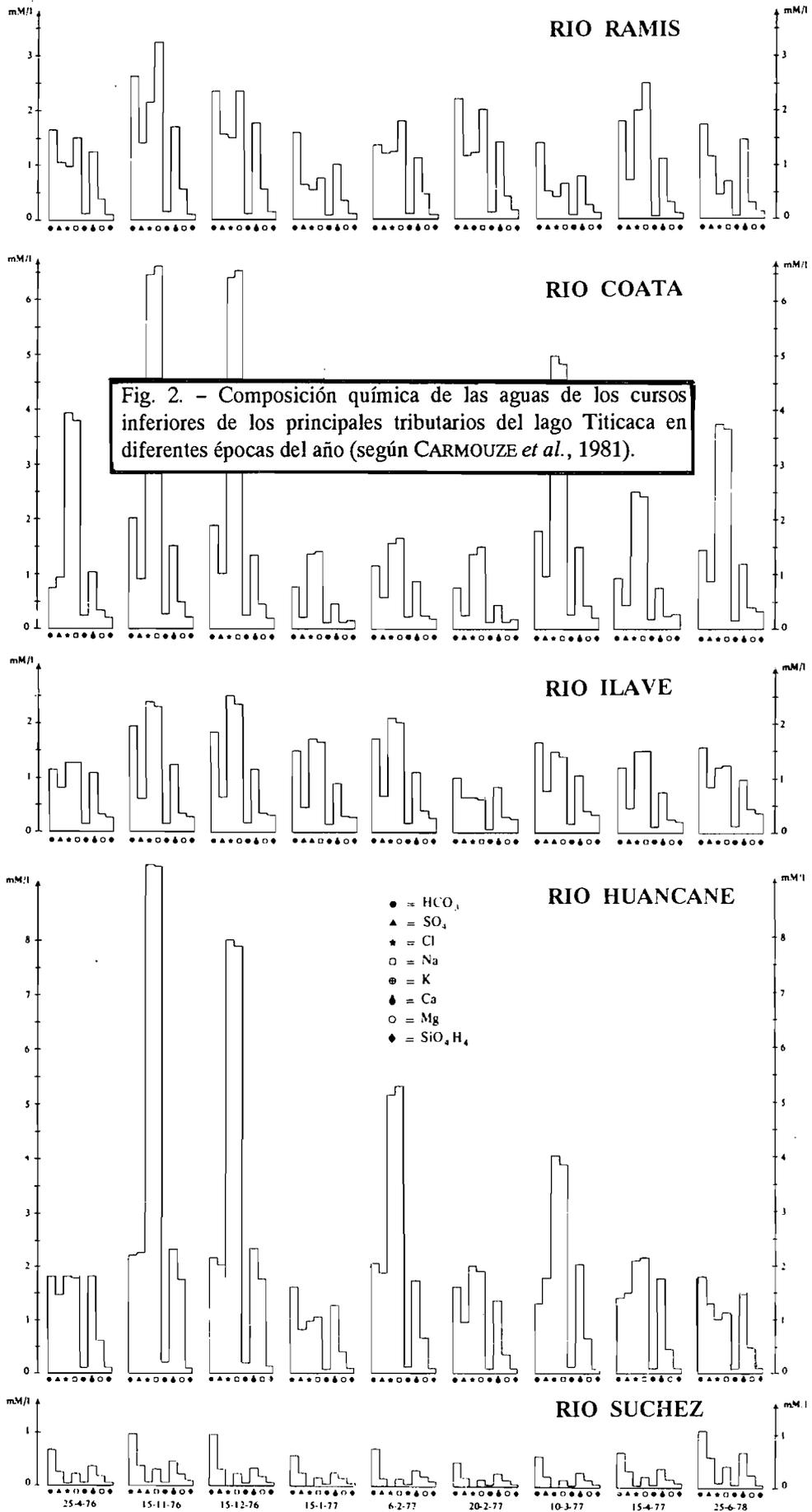


Fig. 2. - Composición química de las aguas de los cursos inferiores de los principales tributarios del lago Titicaca en diferentes épocas del año (según CARMOUZE *et al.*, 1981).

De los datos obtenidos (CARMOUZE *et al.*, 1981) se desprenden algunos comentarios.

- **Ramis** : la salinidad global está marcada por variaciones estacionales : la mineralización es mayor al inicio de crecidas (10,43 mM/l) con doble perfil dominante en bicarbonato-cálcico y cloruro-sódico, y es menor en la época de crecidas (1,27 mM/l) con un solo perfil dominante en bicarbonato-cálcico.

- **Coata** : el perfil dominante es cloruro-sódico. Las variaciones de la salinidad son muy marcadas durante el año. Al inicio de crecidas la salinidad alcanza 18,4 mM/l y en época de crecidas 4,55 mM/l. Estas variaciones se acentúan de un año a otro, en una misma época (18,4 mM/l el 15/11/76 a 7,55 mM/l el 26/11/78).

- **Ilave** : presenta un perfil doble bicarbonato-cálcico y cloruro-sódico. Las variaciones estacionales son relativamente atenuadas. Las aguas al inicio de crecidas tienen una salinidad de 9,5 mM/l, con un perfil cloruro-sódico ligeramente dominante y las de crecida máxima, 4,35 mM/l, con un perfil bicarbonato-cálcico más marcado.

- **Huancané** : sus aguas tienen un perfil cloruro-sódico dominante. Las variaciones estacionales son muy importantes. Al inicio de crecidas la salinidad alcanza 26,84 mM/l, la de época de crecida es tres veces menor : 8,45 mM/l. Las variaciones pueden ser muy marcadas de un año a otro para una misma época, debido a las irregularidades del régimen hidrológico (26,8 mM/l en noviembre de 1976 frente a 10,3 mM/l en noviembre de 1978).

- **Suchez** : sus aguas son poco mineralizadas. Predomina el perfil bicarbonato-cálcico. Las variaciones estacionales son poco marcadas. Las aguas al inicio de crecidas son menos de dos veces más saladas que las de crecida máxima (2,5 mM/l frente a 1,40 mM/l).

### Ríos secundarios.

Los datos correspondientes a los ríos secundarios son menos completos. La variación de composición química de las aguas de algunos de ellos está representada en la figura 3.

- **Zapatilla** : sólo se dispuso de dos relevamientos según los cuales se establece una composición química altamente variable durante el año. A fines de diciembre de 1976 presentaba una salinidad de 7,95 mM/l, a principios de febrero de 1977 de 19,95 mM/l. En época de crecidas, los perfiles de carbonato, cloruro y sulfato son aproximadamente iguales. En época de estiaje, el perfil cloruro-sódico domina ampliamente.

- **Challa Jahuira y Chilla** : ambos ríos presentan composiciones similares y perfiles bicarbonato-cálcicos dominantes. La salinidad del primero es de 4,61 mM/l, la del segundo 5,55 mM/l.

- **Tiwanaku** : sus aguas varían químicamente poco durante el año. La salinidad en época de crecientes es de 4,75 mM/l y en estiaje de 9,05 mM/l, con un perfil cloruro-sódico dominante en toda época.

- **Pallina y Catari** : tienen aguas relativamente mineralizadas. En época de estiaje, la salinidad del río Pallina es de 23,9 mM/l, la del río Catari 9,55 mM/l. Presentan un perfil cloruro-sódico dominante.

- **Batallas Chica y Keka** : sus aguas son muy poco mineralizadas (0,925 mM/l y 1,05 mM/l). Los bicarbonatos predominan, mientras que los cloruros son pocos o inexistentes.

- **Huaycho** : sus aguas tienen una salinidad de 4,7 a 6,2 mM/l con contenidos en cloruros y sulfatos importantes.

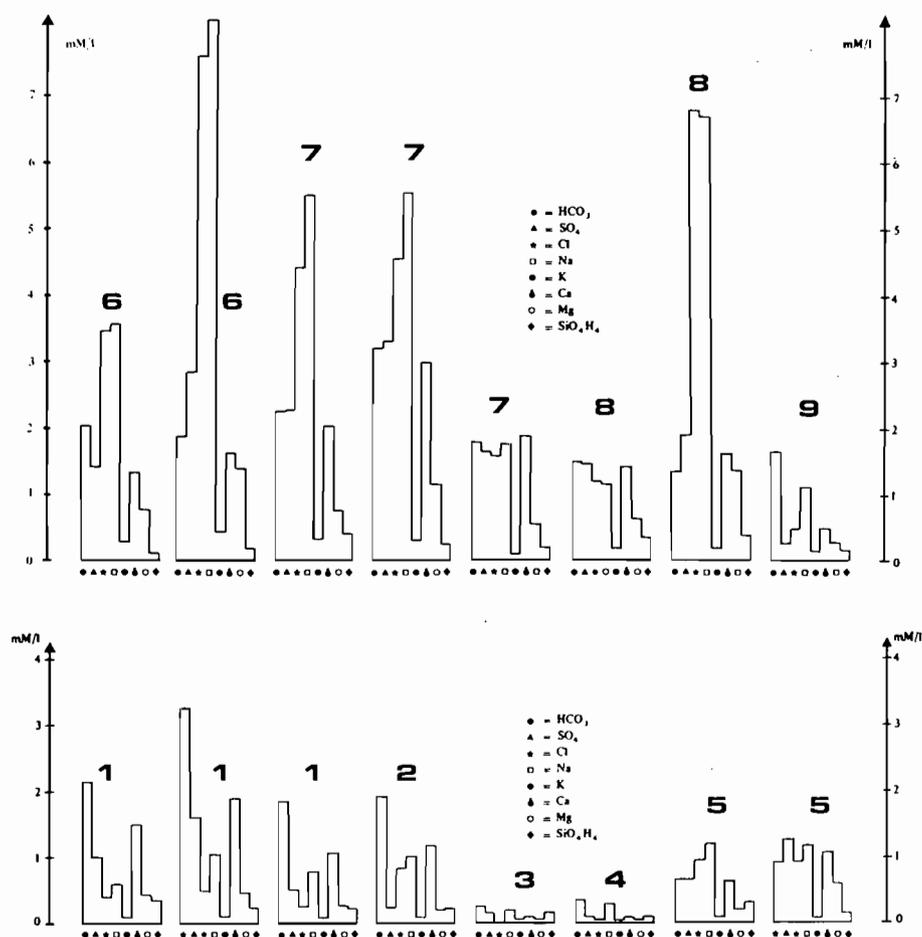


Fig. 3. - Composición química de las aguas de diferentes ríos secundarios vertidas directamente al lago (según CARMOUZE *et al.*, 1981)

1- Río Tiwanaku ; 2- Río Chilla ; 3- Río Batallas Chica ; 4- Río Keka ; 5- Río Huaycho ; 6- Río Pallina ; 7- Río Catari ; 8- Río Zapatilla ; 9- Río Challa Jahuirá.

### Consideraciones generales sobre el aporte en elementos disueltos de las aguas de los ríos.

El problema del origen de los elementos disueltos en las aguas de la cuenca del lago Titicaca es relativamente complejo, ya que la geología del medio comprende un número grande de formaciones a las que están asociados también varios medios petrográficos distintos. Este problema ha sido abordado de una manera sucinta, haciendo muestreos de agua al pie de las principales formaciones (siluro devoniano, carbonífero inferior, cretáceo inferior medio y superior, terciario inferior y medio, pleistoceno). Las dos últimas formaciones son de naturaleza volcánica, mientras que las otras son de naturaleza sedimentaria. La interpretación es delicada porque no se dispone, para un río, de una formación dada, ni de un número de muestras de agua mayor a una o dos. Por esta razón, podemos hacer únicamente consideraciones generales.

Los ríos que provienen de masivos graníticos y atraviesan planicies, como Suhez, Keka, Batallas Chica, tienen aguas débilmente mineralizadas (1 a 2 mM/l). Los cloruros son poco o no significativos.

Los ríos de la cuenca del Ramis situada sobre los 4.000 m, cruzan formaciones del paleozoico siluro-devoniano y carbonífero de naturaleza sedimentaria, con poco o nada de cloruros. Empero, las aguas del Ramis que penetran en el lago, contienen un porcentaje de cloruros igual al de bicarbonatos y sulfatos, por lo que existe un enriquecimiento de estas aguas en cloruros en el curso inferior de este río.

Los ríos que forman el Huancané provienen en gran parte de formaciones del cretáceo. Sus salinidades no sobrepasan los 6,2 mM/l y se caracterizan por un perfil bicarbonato-cálcico. Por el contrario, la salinidad de las aguas del Huancané es siempre superior a este valor (entre 8,5 y 27 mM/l) y presenta un perfil cloruro-sódico muy marcado. Se produce un enriquecimiento de las aguas en cloruro de sodio en las regiones bajas. Además, existe en la parte oriental de la cuenca una serie de pequeños lagos que juegan el rol de recipientes de concentración diferencial en sales disueltas.

La parte que comprende los ríos Coata e llave son formaciones del terciario inferior sedimentario, del terciario medio volcánico y del pleistoceno volcánico. Los perfiles de las aguas de una misma formación son muy variables. En efecto, parece que las aguas son más pobres en cloruros mientras más cerca se encuentren de estas formaciones y se puede concluir que se produce un enriquecimiento rápido de las aguas en cloruros en las zonas cuaternarias de pendiente.

### ***La regulación hidroquímica del lago Titicaca***

Las aguas de aporte al lago Titicaca tienen la composición química siguiente, expresada en mM/l :

$$| \text{HCO}_3/\text{CO}_3 |_{\text{F}} = 1,31 \quad | \text{SO}_4 |_{\text{F}} = 0,76 \quad | \text{Cl} |_{\text{F}} = 1,51 \quad | \text{Na} |_{\text{F}} = 1,65$$

$$| \text{K} |_{\text{F}} = 0,11 \quad | \text{Ca} |_{\text{F}} = 0,98 \quad | \text{Mg} |_{\text{F}} = 0,34 \quad | \text{SiO}_4\text{H}_4 | = 0,16$$

mientras que las aguas del lago tienen la composición siguiente :

$$| \text{HCO}_3/\text{CO}_3 |_{\text{L}} = 2,19 \quad | \text{SO}_4 |_{\text{L}} = 2,64 \quad | \text{Cl} |_{\text{L}} = 7,11 \quad | \text{Na} |_{\text{L}} = 7,78$$

$$| \text{K} |_{\text{L}} = 0,395 \quad | \text{Ca} |_{\text{L}} = 1,63 \quad | \text{Mg} |_{\text{L}} = 1,44 \quad | \text{SiO}_4\text{H}_4 |_{\text{L}} = 0,03$$

Se constata que, por ejemplo, en el lago, el contenido en sodio aumenta en un factor de 4,7 y el de calcio de 1,7, mientras que el contenido en sílice disuelta disminuye en un factor de 5,3. Para comprender la evolución de la concentración de cada elemento disuelto en el lago, se debe precisar, para cada uno de ellos, el valor de las diferentes corrientes establecidas en los límites del lago. Se trata de corrientes asociadas a corrientes hídricas (aportes y pérdidas fluviales, infiltraciones, etc.) y biogeoquímicas, que varían en espacio y tiempo, lo que conduce a heterogeneidades y fluctuaciones temporales, por lo que se han introducido dos aproximaciones :

- para reducir las modificaciones espaciales, se ha dividido al lago (L) en dos medios de menor heterogeneidad : el Lago Mayor (LM) y el Lago Menor (Lm), que representan dos entidades distintas :

- considerando un gran período de tiempo, el estado hidroquímico del lago oscila alrededor de un estado medio, ya que los "ingresos" y "egresos" de sales disueltas se equilibran aproximadamente.

Se ha considerado el período más largo posible, en función de los datos disponibles (1964-1978), para establecer el balance medio anual de cada uno de los elementos disueltos.

Los términos del balance anual son los siguientes :

- para el L :  $(i)_F = (i)_I + (i)_S + (i)_D + \delta(i)^L$  ;
- para el LM :  $(i)_{F^{LM}} = (i)_{I^{LM}} + (i)_{S^{LM}} + (i)_T + \delta(i)^{LM}$  ;
- para el Lm :  $(i)_{F^{Lm}} + (i)_T = (i)_{I^{Lm}} + (i)_{S^{Lm}} + (i)_D + \delta(i)^{Lm}$  ;

donde :

- $(i)_F, (i)_{F^{LM}}, (i)_{F^{Lm}}$  : aportes fluviales en i al L, al LM y al Lm.
- $(i)_I, (i)_{I^{LM}}, (i)_{I^{Lm}}$  : pérdidas en i por infiltración en L, LM y Lm.
- $(i)_S, (i)_{S^{LM}}, (i)_{S^{Lm}}$  : pérdidas en i por sedimentación en L, LM y Lm.
- $(i)_D, (i)_{D^{LM}}, (i)_{D^{Lm}}$  : pérdidas en i por el Desaguadero.
- $(i)_T$  : cantidad de i que pasa de LM a Lm por el estrecho de Tiquina.
- $\delta(i)^L, \delta(i)^{LM}, \delta(i)^{Lm}$  : variaciones de la reserva de i en L, LM y Lm.

#### Aportes en sales disueltas por los ríos.

Para el cálculo de los aportes medios anuales en sales disueltas al lago, se ha establecido la composición química anual de las aguas, en cada una de las regiones hidrológicas, luego han sido estimados en base a la ponderación hecha en función de los flujos medios de agua proporcionados por CARMOUZE y AQUIZE, 1981. Para ciertos ríos, por falta de datos, se han hecho aproximaciones. Así para las aguas de las zonas que se indican, la misma composición química que las de las aguas de los ríos correspondientes :

- litoral Huancané = río Huancané ;
- litoral Arapa-Capachica = río Ramis ;
- litoral Puno-Tiquina = intermedia de los ríos de la región ;
- litoral Desaguadero-Guaqui = intermedia entre los ríos Challa Jahuirá y Chilla ;
- litoral Taraco = río Tiwanaku ;
- litoral Huatajata-Tiquina = río Ramis ;
- litoral Tiquina-Achacachi-Escoma = río Keka.

Los aportes al lago (L), al Lago Mayor (LM) y al Lago Menor (Lm), se han calculado en promedio anual sobre el período 1964-1978, utilizando los volúmenes de agua medios anuales de los diferentes aportes fluviales entre 1964 y 1978 (Tabla II). El Lago Mayor recibe cerca a un 85 % de los aportes, mientras que el Lago Menor recibe el 15 %.

	Lago	Lago Mayor	Lago Menor
HCO <sub>3</sub>	11,04	9,50	1,54
SO <sub>4</sub>	6,43	5,17	1,26
Cl	12,69	11,20	1,46
Na	13,93	12,20	1,72
K	0,90	0,74	0,15
Ca	8,23	6,88	1,35
Mg	2,84	2,38	0,47
SiO <sub>4</sub> H <sub>4</sub>	1,37	1,20	0,17

Tabla II. - Aportes en sales disueltas al lago en su conjunto, al LM y al Lm en moles x 10<sup>9</sup> (CARMOUZE *et al.*, 1981).

### Pérdidas en sales disueltas por el Desaguadero.

El estudio hidrológico (CARMOUZE y AQUIZE, *op. cit.*) ha mostrado que algunos años, durante los meses de enero y febrero, el Desaguadero se convierte en afluente. Las aguas que ingresan al lago tienen una composición química vecina a las del lago en esta región, ya que son de origen lacustre y son revertidas de la planicie de inundación adyacente. Se puede evaluar, entonces, con una precisión satisfactoria, las pérdidas netas en sales disueltas por el Desaguadero, considerando la composición química media de las aguas lacustres cercanas al Desaguadero y el volumen neto vertido en promedio anual en el período considerado (1964-1978) de  $0,217 \times 10^9 \text{ m}^3$ . Estas son, en moles  $\times 10^9$  :

$$\begin{aligned} (\text{HCO}_3/\text{CO}_3)_D &= 0,41 & (\text{SO}_4)_D &= 0,57 & (\text{Cl})_D &= 1,72 & (\text{Na})_D &= 1,86 \\ (\text{SiO}_4\text{H}_4)_D &= 0,003 & (\text{K})_D &= 0,095 & (\text{Ca})_D &= 0,33 & (\text{Mg})_D &= 0,32 \end{aligned}$$

Los aportes fluviales en promedio anual (1964-1978) alcanzan a  $46,5 \times 10^9$  moles, mientras que las pérdidas fluviales a  $5,3 \times 10^9$  moles. El Desaguadero evacúa entonces, sólo el 11,4 % de los aportes fluviales, el resto es eliminado por infiltración y sedimentación biogeoquímica o almacenado en el medio.

### Pérdidas por infiltración.

Se ha supuesto que las aguas que se infiltran tienen una composición química media cercana a la de las aguas lacustres (Tabla III). El volumen medio de las aguas que se infiltran ha sido estimado a partir del balance de Cl (CARMOUZE y AQUIZE, *op. cit.*) :  $1,36 \times 10^9 \text{ m}^3/\text{año}$  para el L,  $0,93 \times 10^9 \text{ m}^3/\text{año}$  para el LM y  $0,44 \times 10^9 \text{ m}^3/\text{año}$  para el Lm, de donde las pérdidas por infiltración son las que se encuentran en la Tabla IV.

### Pérdidas por sedimentación biogeoquímica.

Han sido obtenidas por diferencia a partir de las ecuaciones :

- para L :  $(i)_s^L = (i)_F^L - (i)_I^L - (i)_D^L - \delta(i)^L$  ;
- para LM :  $(i)_s^{LM} = (i)_F^{LM} - (i)_I^{LM} - (i)_T^{LM} - \delta(i)^{LM}$  ;
- para Lm :  $(i)_s^{Lm} = (i)_F^{Lm} + (i)_T^{Lm} - (i)_I^{Lm} - (i)_D^{LM} - \delta(i)^{Lm}$ .

Previamente, se debe calcular  $(i)_T$ ,  $\delta(i)^L$ ,  $\delta(i)^{LM}$  y  $\delta(i)^{Lm}$ . Las cantidades de sales disueltas que pasan por Tiquina son iguales a :  $(i)_T = (v)_T \times |i|^{LM}$  ;  $(v)_T$  = volumen de agua que pasa por Tiquina =  $0,515 \times 10^9 \text{ m}^3/\text{año}$  (CARMOUZE y AQUIZE, *op. cit.*) (Tabla III).

	i   L	i   LM	i   Lm	i   D	(i) <sup>T</sup>	δ(i) <sup>L</sup>	δ(i) <sup>LM</sup>	δ(i) <sup>Lm</sup>
HCO <sub>3</sub> /CO <sub>3</sub>	2,19	2,21	1,97	1,90	0,41	0,39	0,33	0,06
SO <sub>4</sub>	2,64	2,64	2,80	2,65	0,57	0,47	0,40	0,08
Cl	7,11	7,10	7,60	7,95	1,72	1,28	1,06	0,22
Na	7,78	7,76	8,40	8,55	1,85	1,40	1,16	0,25
K	0,39	0,39	0,43	0,44	0,10	0,07	0,06	0,01
Ca	1,63	1,64	1,54	1,53	0,33	0,29	0,25	0,05
Mg	1,44	1,44	1,53	1,50	0,32	0,26	0,22	0,05
SiO <sub>4</sub> H <sub>4</sub>	0,03	0,03	0,03	0,01	0,003	0,005	0,004	0,009

Tabla III. - Composición química de las aguas del Lago | i | L, del Lago Mayor | i | LM, del Lago Menor | i | Lm, y del Desaguadero | i | D en mM/l. Variación de las reservas salinas medias anuales (1964-1978) en el lago δ(i)<sup>L</sup>, el LM δ(i)<sup>LM</sup> y el Lm δ(i)<sup>Lm</sup> en moles  $\times 10^9$ . Tránsito de sales disueltas en Tiquina, (i)<sup>T</sup>, en moles  $\times 10^9/\text{año}$  (CARMOUZE *et al.*, 1981).

Las variaciones de las reservas en  $i$  en el lago, LM y Lm son :

$$\delta(i)^L = \delta(v)^{LX} | i |^L; \delta(i)^{LM} = \delta(v)^{LMX} | i |^{LM}; \delta(i)^{Lm} = \delta(v)^{LmX} | i |^{Lm};$$

donde  $\delta(v)$  representan las variaciones del volumen de L, LM y Lm y son iguales a  $0,18 \times 10^9$ ,  $0,15 \times 10^9$  y  $0,03 \times 10^9$  m<sup>3</sup>. Se puede, entonces, calcular  $(i)^L$ ,  $(i)^{LM}$  y  $(i)^{Lm}$  (Tabla V).

Por hipótesis se ha admitido que Cl no sedimenta. La sedimentación reportada para Na no es significativa frente a la incertidumbre introducida en el balance. Las pérdidas por sedimentación en HCO<sub>3</sub>/CO<sub>3</sub>, SO<sub>4</sub>, K, Ca, Mg y SiO<sub>4</sub>H<sub>4</sub>, representan 65,6 %, 27,7 %, 21,6 %, 67,8 %, 10,2 % y 96,3 %, respectivamente, de los aportes fluviales. La sedimentación de SiO<sub>4</sub>H<sub>4</sub>, HCO<sub>3</sub>/CO<sub>3</sub>, Ca, K y SO<sub>4</sub> son respectivamente 7,7 ; 5,3 ; 4,6 ; 2,9 y 2,25 veces más importantes en LM que en el Lm, mientras que la de Mg es dos veces mayores en el Lm que en el LM. Globalmente, las pérdidas por sedimentación representan 28,5 % de los aportes fluviales, 77,5 % se llevan a cabo en el LM y 22,5 % en el Lm.

	$(i)^L$	$(i)^{LM}$	$(i)^{Lm}$
HCO <sub>3</sub> /CO <sub>3</sub>	2,19	2,01	1,08
SO <sub>4</sub>	2,64	2,40	1,18
Cl	7,11	6,48	3,19
Na	7,78	7,08	3,53
K	0,39	0,35	0,18
Ca	1,63	1,50	0,65
Mg	1,44	1,31	0,64
SiO <sub>4</sub> H <sub>4</sub>	0,03	0,03	0,001

Tabla IV. - Pérdidas por infiltración en el lago  $(i)^L$ , en el Lago Mayor  $(i)^{LM}$  y en el Lago Menor  $(i)^{Lm}$  en moles  $\times 10^9$  (CARMOUZE *et al.*, 1981).

	Lago	Lago Mayor	Lago Menor
HCO <sub>3</sub> /CO <sub>3</sub>	7,22	6,02	1,38
SO <sub>4</sub>	1,78	1,01	0,78
Cl	0,0	0,0	0,0
Na	0,07	0,03	0,07
K	0,19	0,13	0,06
Ca	5,38	4,29	1,16
Mg	0,29	0,11	0,20
SiO <sub>4</sub> H <sub>4</sub>	1,32	1,15	0,17

Tabla V. - Pérdidas por sedimentación biogeoquímica en el lago  $(i)^L$ , en el LM  $(i)^{LM}$  y en el Lm  $(i)^{Lm}$ , en moles  $\times 10^9$  (CARMOUZE *et al.*, 1981).

### Las reservas en sales disueltas en el lago, tasa de renovación y tiempo de residencia.

Las reservas en sales disueltas en el lago se renuevan continuamente, sus tasas de renovación anual son iguales al cociente entre las cantidades de sales disueltas aportadas anualmente,  $(i)_A$ , o eliminadas,  $(i)_P$ , y las reservas correspondientes,  $(i)$ . El inverso de este parámetro,  $T$ , indica el tiempo de residencia media de los elementos disueltos (Tabla VI). Es otra manera de dar una idea de la circulación de materia a través del sistema :

Para L :  $(i)^L = (v)^L \times |i|^L$ ;  $R_i^L = (i)_A^L / (i)^L = (i)_P^L / (i)^L$ ;  $T_i^L = 1/R_i^L$

Para LM :  $(i)^{LM} = (v)^{LM} \times |i|^{LM}$ ;  $R_i^{LM} = (i)_A^{LM} / (i)^{LM} = (i)_P^{LM} / (i)^{LM}$ ;  $T_i^{LM} = 1/R_i^{LM}$

Para Lm :  $(i)^{Lm} = (v)^{Lm} \times |i|^{Lm}$ ;  $R_i^{Lm} = (i)_A^{Lm} / (i)^{Lm} = (i)_P^{Lm} / (i)^{Lm}$ ;  $T_i^{Lm} = 1/R_i^{Lm}$

	HCO <sub>3</sub> /CO <sub>3</sub>	SO <sub>4</sub>	Cl	Na	K	Ca	Mg	SiO <sub>4</sub> H <sub>4</sub>
$(i)^L$	1964	2365	6370	6970	355	1460	1290	27
$(i)_A^L$	11,60	6,65	13,30	14,60	0,93	8,37	2,97	1,37
$R_i^L$ (%)	0,59	0,28	0,21	0,21	0,26	0,57	0,23	5,10
$T_i^L$ (años)	169	355	479	479	382	174	435	20
$(i)^{LM}$	1940	2330	6275	6865	348	1441	1271	20
$(i)_A^{LM}$	9,66	5,36	11,73	12,78	0,77	7,00	2,49	1,20
$R_i^{LM}$	0,49	0,23	0,19	0,19	0,22	0,48	0,20	0,16
$T_i^{LM}$	200	435	537	537	452	206	510	6
$(i)^{Lm}$	24	35	95	105	5,5	19	19	0,10
$(i)_A^{Lm}$	1,57	1,30	1,57	1,84	0,15	1,37	0,49	0,17
$R_i^{Lm}$	6,5	3,7	1,6	1,7	2,7	7,2	2,6	170
$T_i^{Lm}$	15	27	60	57	37	14	39	0,6

Tabla VI. - Reservas en elementos disueltos  $(i)$ , aportes (o pérdidas) medias anuales  $(i)_A$  en moles  $\times 10^9$ . Tasa de renovación anual  $R_i$  y tiempo de residencia  $T_i$  en L, LM y Lm (CARMOUZE *et al.*, 1981).

Las tasas de renovación media anual de sales disueltas son débiles en LM (entre 0,5 y 0,2 %) para todas las sales, con excepción de SiO<sub>4</sub>H<sub>4</sub> (16 %). Estas tasas son de 10 a 12 veces más cortas en Lm. El tiempo de residencia es de 30 años en Lm y de 350 años en LM.

### Fluctuaciones interanuales de la composición química de las aguas.

Comparando los datos de la composición química de las aguas del lago, reportados por los autores citados, a principios de siglo, se constata que no son significativamente diferentes, por lo que las crecientes (1978) y decrecientes (1971) del lago no afectan la composición química de las aguas, lo que se verifica por un cálculo aproximado. Comparando sucesivamente el lago en ambas situaciones con relación a la situación media (1967), se tiene :

- **Fase decreciente.** De 1967 a 1971, el lago pasó de una situación media ( $896 \times 10^9 \text{ m}^3$ ) a una decreciente ( $887 \times 10^9$ ). Las reservas en sales disueltas (Tabla VII) disminuyeron aproximadamente en una cantidad igual al producto del déficit de los aportes fluviales para este período ( $4,5 \times 10^9$ ) por la composición química de las aguas fluviales.

- **Fase creciente.** De 1967 a 1978, el volumen del lago pasó de  $896 \times 10^9 \text{ m}^3$  a  $904 \times 10^9 \text{ m}^3$ . Los aportes fluviales presentaron un excedente de  $4,0 \times 10^9 \text{ m}^3$ . Las reservas en sales disueltas y sus concentraciones se encuentran en la Tabla VII. Según estos resultados, la composición química de las aguas varía muy poco en el LM, y no sobrepasa el 2 %. Sin embargo, en el Lm, considerando únicamente las fluctuaciones del volumen de agua, la variación debe alcanzar del 10 al 15 %.

	(i) <sub>d</sub>	i   <sub>d</sub>	(i) <sub>c</sub>	i   <sub>c</sub>
HCO <sub>3</sub> /CO <sub>3</sub>	1958	2,21	1970	2,18
SO <sub>4</sub>	2360	2,66	2369	2,62
Cl	6359	7,17	6380	7,06
Na	6958	7,84	6980	7,72
K	354	0,40	356	0,39
Ca	1455	1,64	1464	1,62
Mg	1288	1,45	1292	1,43
SiO <sub>4</sub> H <sub>4</sub>	26,3	0,03	27,6	0,04

Tabla VII. - Reservas en sales disueltas en época decreciente (i)<sub>d</sub> y creciente (i)<sub>c</sub>, en moles  $\times 10^9$ , y las concentraciones | i |<sub>d</sub> y | i |<sub>c</sub>, en mM/l, correspondientes (CARMOUZE *et al.*, 1981).

## Conclusiones

La salinidad de las aguas de los afluentes del lago está comprendida entre 5 y 10 mM/l, relativamente alta si se la compara a otras aguas continentales (2 mM/l) (MEYBECK, 1979), lo que revela una fuerte erosión química. La mayoría de las aguas proviene de formaciones volcánicas y sedimentarias; su salinidad varía entre 5 y 20 mM/l con fuertes variaciones estacionales, pudiendo variar de uno a tres entre las aguas de crecida y las de estiaje. Sus contenidos en HCO<sub>3</sub>, SO<sub>4</sub> y Cl, son aproximadamente iguales, por lo que no presentan un perfil dominante. Sin embargo, en época de estiaje o de inicio de crecida, las aguas pueden tener un perfil cloruro-sódico por un enriquecimiento de las aguas en Cl y en Na en los cursos inferiores de los ríos. El régimen hidrológico del lago es tal, que las aguas fluviales deberían, en promedio, concentrarse en un factor de 4,7, lo que es cierto para Na y Cl, pero no para los otros elementos disueltos, para los que el factor es más débil, debido a la sedimentación química. Globalmente, las pérdidas por sedimentación representan 28,5 % de los aportes fluviales, 77,5 % en el Lago Mayor y 22,5 % en el Lago Menor. Las pérdidas por infiltración representan 40 %, 68 % en el Lago Mayor, 32 % en el Lago Menor. El Desaguadero evacúa solamente el 11,4 % de los aportes fluviales. La renovación anual de las reservas en sales disueltas es débil en el Lago Mayor, para los elementos mayores varía entre 0,20 (Na y Cl) y 0,50 % (HCO<sub>3</sub>/CO<sub>3</sub> y Ca). Es mucho más importante en el Lago Menor, donde varía entre 1,6 a 1,7 (Na y Cl) y 6,5 a 7,2 % (HCO<sub>3</sub>/CO<sub>3</sub> y Ca). Por lo tanto, el lago Titicaca es un medio muy estable y la irregularidad de los aportes en agua y en sales disueltas no modifica de manera notable la composición química de sus aguas, por lo menos en el Lago Mayor.



## V.3 Los flujos de materias disueltas y en suspensión en algunos tributarios y en el río Desaguadero

JEAN-LOUIS GUYOT, JEAN-GABRIEL WASSON,  
JORGE QUINTANILLA, HECTOR CALLE

La hidrología y la hidroquímica del lago Titicaca y de sus principales tributarios han sido objeto de diversos estudios, y un primer balance de los aportes del lago en materias disueltas ha sido establecido a partir de una decena de campañas de muestreo realizadas de 1976 a 1979 (CARMOUZE *et al.*, 1978, 1981). Si se conoce por medio de estudios sedimentológicos la tasa de sedimentación actual en el Lago Menor (cf. cap. II.3), los aportes directos en sedimentos fluviales sólo han sido objeto de estudios cualitativos (BOULANGE *et al.*, 1981) y la evolución estacional de estos flujos (soluciones y sedimentos) es mal conocida.

Un estudio reciente sobre la tipología de los ríos de la región de La Paz, basado en un enfoque por región ecológica, (WASSON y MARIN, 1988) ha permitido obtener una serie de datos sobre la hidrología, la hidroquímica y las materias en suspensión de dos pequeños afluentes bolivianos del lago Titicaca, los ríos Tiwanaku y Jacha Jahaira (o Keka). Estos dos ríos cuyos módulos anuales son próximos a  $1 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ , provienen de cuencas vertientes con características muy diferentes, ya que el primero (TI) está situado enteramente en el Altiplano, mientras que el segundo (JJ) se extiende hasta un valle glacial de la Cordillera Oriental. Unos cuarenta muestreos fueron realizados en cada río, sobre la base de un espacio de tiempo de diez días. Se analizaron análisis químicos sobre los iones mayores y sobre las materias en suspensiones, dosificados por filtración de 1.000 ml de agua sobre filtro Whatman GF/C secado a  $105^\circ\text{C}$  durante 2 horas.

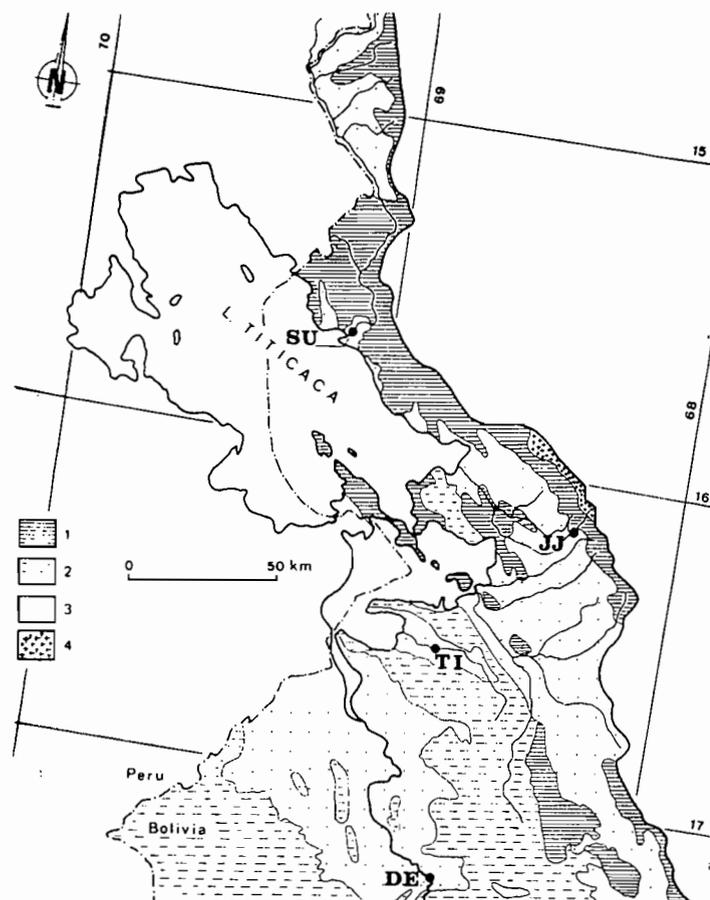


Fig. 1. - Mapa hidrográfico y geológico simplificado de la cuenca vertiente boliviana del lago Titicaca, según el mapa geológico de Bolivia al 1/1.000.000 (YFPF-GEOBOL, 1978).

- 1 : Paleozoico
- 2 : Cenozoico
- 3 : Cuaternario
- 4 : Macizos graníticos

Ver clave de las estaciones en el cuadro 1.

ORSTOM Fonds Documentaire

N° : 36613, 42

Cote : A

Estos datos llevan una información nueva sobre la variabilidad espacio-temporal de los aportes disueltos y en suspensión en el lago Titicaca, según la naturaleza de las cuencas vertientes y de las estaciones hidrológicas. Están completadas por observaciones sobre los ríos Suhez y Desaguadero (GUYOT *et al.*, 1990), con el fin de precisar los regímenes y los balances de los flujos de materias llegando al lago, y luego exportados por el río Desaguadero (fig. 1).

## Los regímenes de materias

### - Hidrología

Bajo la influencia de un régimen idéntico de precipitaciones, caracterizado por una época de lluvias bien marcada de diciembre a marzo, los afluentes del lago Titicaca presentan generalmente un período de aguas altas de enero a marzo (fig. 2A). En cambio, en el río Desaguadero, cuyo caudal está directamente influenciado por el nivel del agua en el lago Titicaca, las aguas altas se prolongan hasta el mes de mayo debido a la inercia ligada al volumen del lago (GUYOT *et al.*, 1990).

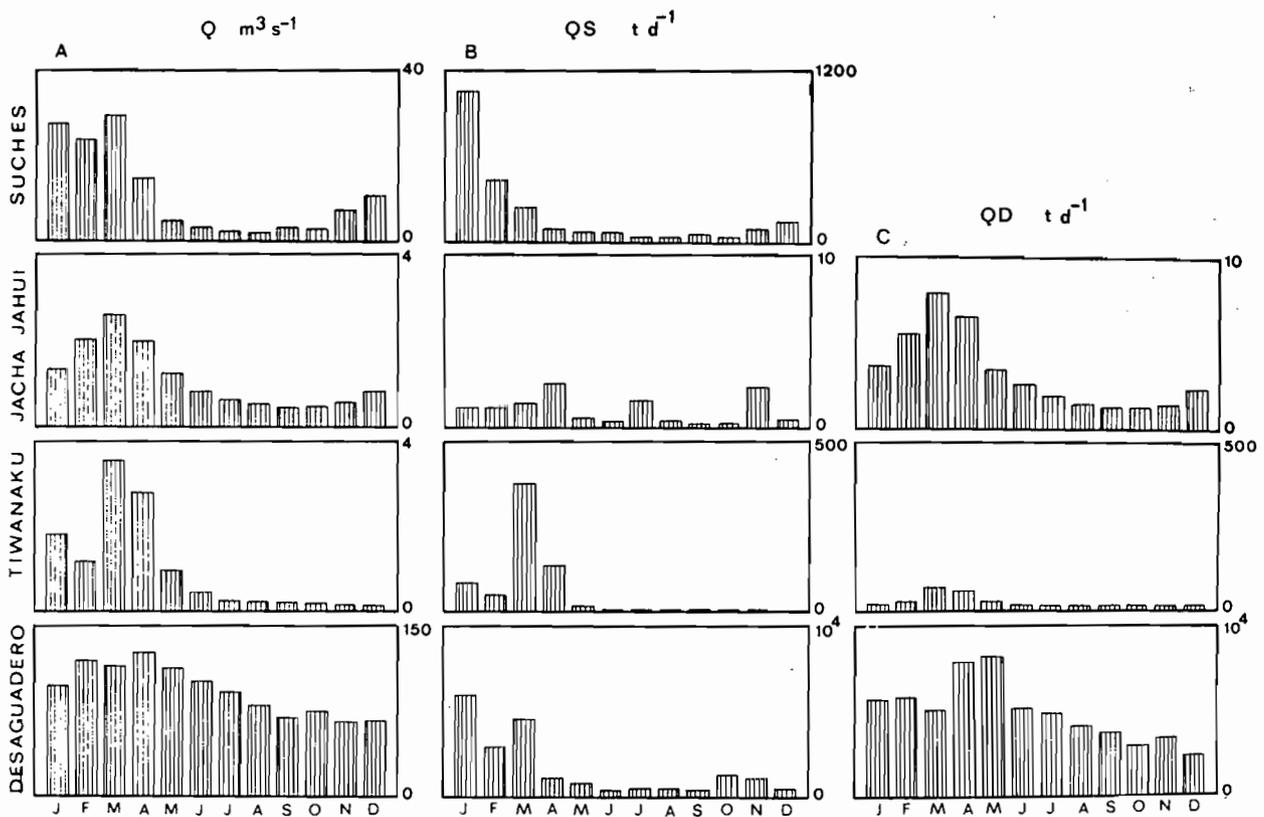


Fig. 2. - Los regímenes hidrológicos, de materias en suspensión y de materia disuelta, de enero a diciembre.

2A : caudales medios mensuales ( $Q$ , en  $m^{-3} s^{-1}$ ).

2B : flujos medios mensuales de materias en suspensión  
( $QS$ , en toneladas por día).

2C : flujos medios mensuales de materia disuelta  
( $QD$ , en toneladas por día).

- Concentraciones

Los contenidos en materias disueltas y en suspensión evolucionan de manera muy diferente en los ríos Tiwanaku y Jacha Jahuira. En el primero, la evolución de los caudales ocasiona grandes variaciones en los contenidos en solución y en suspensión, mientras que en el segundo, los contenidos permanecen más bajos y notablemente estables en el curso del ciclo hidrológico.

Estas diferencias se deben relacionar a las características geológicas y geomorfológicas de las cuencas vertientes. Para el río Jacha Jahuira, la presencia exclusiva de series del Paleozoico dominadas por los relieves graníticos de la cordillera explica los contenidos más bajos en elementos disueltos. El perfil en gradas del valle, que determina la presencia de una serie de lagos río arriba de la estación de medida, contribuye a disminuir los contenidos en sedimentos transportados. Por el contrario, el río Tiwanaku arrastra los sedimentos cuaternarios del Altiplano, puestos más fácilmente en movimiento durante las crecidas (fig. 3).

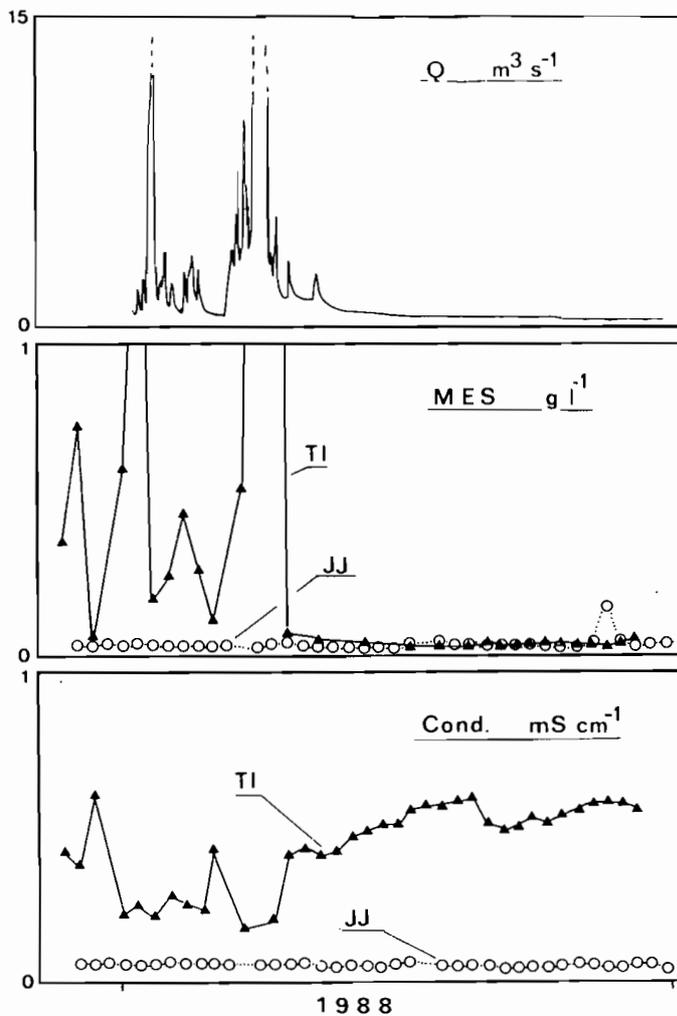


Fig. 3. - Ciclo hidrológico 1987-1988. Evolución de los caudales en Tiwanaku (Q, en  $m^3 s^{-1}$ ), de las materias en suspensión (MES, en  $g l^{-1}$ ) y de la conductividad eléctrica (Cond., en  $mS cm^{-1}$  a  $25^{\circ}C$ ) en Tiwanaku (TI) e Hichu Kkota (JJ).

- Flujos

En consecuencia, los regímenes de flujos de materias disueltas y en suspensión son muy diferentes en estos dos ríos. En el río Jacha Jahuira, el caudal sólido presenta fluctuaciones poco significativas, y el caudal disuelto sigue la evolución del régimen hidrológico. En cambio, en el río Tiwanaku, el caudal sólido es muy elevado durante los cuatro meses de aguas altas, y casi nulo en época seca. Las variaciones del caudal disuelto son mucho menos fuertes, debido a una cierta dilución durante las crecidas (fig. 3).

Los regímenes de las materias en suspensión (MES) de los ríos Suchez (estación de Escoma) y Desaguadero (estación de Calacoto) presentan, así como el del río Tiwanaku, una característica común: lo esencial del transporte sólido se efectúa durante las aguas altas (fig. 2B). Esto no es sorprendente para el río Desaguadero cuyas MES provienen de los afluentes situados entre el lago Titicaca y la estación de medición, y que drenan cuencas vertientes del Altiplano del mismo tipo que la del río Tiwanaku. Para el río Suchez, eso significa que las series sedimentarias del Cenozoico y del Cuaternario atravesados por este río, después de las formaciones paleozoicas, tendrían una influencia significativa sobre el régimen de las MES.

### ***El balance de los transportes de materias***

A partir de los datos disponibles, un balance de los flujos de materias transportadas (caudal x contenidos, con un espacio de tiempo diario) ha sido calculado (cuadro 1).

En lo que se refiere a la estación de Hichu Kkota (JJ) para la cual los datos hidrológicos provienen de observaciones más antiguas (S.N.D.C.-G.T.Z., 1981), los cálculos han sido efectuados a partir de promedios mensuales correspondiendo a períodos diferentes, debido a la ausencia de crónicas de caudal. En este caso particular, este método no presenta inconveniente mayor en vista de la estabilidad de las concentraciones medidas. En cambio, en el caso de ríos como el río Tiwanaku, donde variaciones importantes de los contenidos son observadas en el curso del ciclo hidrológico, un cálculo del balance a partir de los promedios anuales (caudal y concentración) se traduciría por una subestimación notable de los flujos de sedimentos y una sobreestimación de los flujos de materias disueltas.

Los resultados consignados en el cuadro 1 resaltan la uniformidad aparente de los índices de erosión químicas (soluciones), calculados con corrección de los aportes atmosféricos (bicarbonatos en solución). Son del orden de  $10 \text{ t km}^{-2} \text{ año}^{-1}$  en los tres tributarios del lago estudiados pese a la disparidad de sus situaciones geográficas.

A la inversa, los índices de erosión mecánica son muy variables en función de la localización de las cuencas vertientes en el Altiplano o en la cordillera. Así, en el río Jacha Jahuira, el flujo de materias disueltas es aproximadamente dos veces superior al flujo de sedimentos, y el índice de erosión mecánica ( $5 \text{ t km}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) figura entre los más bajos observados en los Andes bolivianos (GUYOT *et al.*, 1988 et 1990 ; GUYOT *et al.*, en impresión). El del río Suchez, cuatro veces superior, es aún relativamente modesto. Al contrario, en el río Tiwanaku, aunque los contenidos medios de MES son del mismo orden de magnitud que los de las materias disueltas, el flujo de MES es cinco veces superior al flujo disuelto debido a la fuerte variabilidad temporal de las concentraciones. El índice de erosión mecánica de este río es de  $110 \text{ t km}^{-2} \text{ año}^{-1}$  y el del río Desaguadero es alrededor de la mitad.

Esta región del Altiplano parece pues caracterizada por un índice de erosión global (soluciones + suspensiones) del orden de 60 a  $120 \text{ t km}^{-2} \text{ año}^{-1}$ , mientras que los resultados obtenidos en los ríos Suchez y Jacha Jahuira conducen a índices cuatro veces menos elevados (de 14 a  $30 \text{ t km}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) para la vertiente oeste de la Cordillera Oriental.

### ***Consecuencias para el lago Titicaca***

Estos datos permiten por primera vez precisar la variabilidad espacio-temporal de los regímenes de materias disueltas y particulares entrando o saliendo del lago Titicaca.

Respecto a la exportación de materias por el río Desaguadero, análisis efectuados a lo largo de este río han mostrado que la mineralización en Calacoto corresponde a la del lago Titicaca (GUYOT *et al.*, 1990) ; esta estación de aforo puede ser utilizada válidamente para el balance del lago. Evidentemente, sólo el flujo de materias disueltas ( $1.800 \times 10^3 \text{ t año}^{-1}$ ), directamente ligado al caudal, debe tomarse en consideración. En complemento, un flujo saliendo de carbono orgánico total, principalmente bajo forma disuelta, ha sido evaluado a  $18 \times 10^3 \text{ t año}^{-1}$  para el período 1976-1982 (WASSON *et al.*, en impresión).

Características de las estaciones					Hidrología		
Claves	Ríos	Estaciones	Altitudes de las estaciones (m)	Superficies de las cuencas vertientes (km <sup>2</sup> )	Períodos de observación	Caudales medios anuales (m <sup>-3</sup> s <sup>-1</sup> )	Caudales específicos (l.s <sup>-1</sup> .km <sup>-2</sup> )
SU	Suchez	Escoma	3.850	3.100	1976-1982	10	3.4
JJ	Jacha Jahuira	Hichu Kkota	4.320	63	1945-1975	1.1	17
TI	Tiwanaku	Tiwanaku	3.850	320	1987-1988	1.2	3.8
DE	Desaguadero	Calacoto	3.790	9.800 + SL*	1976-1982	52	-

SL\* = cuenca vertiente del lago Titicaca (57.100 km<sup>2</sup>)

Materias en suspensión						Materias en solución				
Claves	Períodos de observación	N° muestra	Contenidos (mg l <sup>-1</sup> )	Caudales sólidos (10 <sup>3</sup> t año <sup>-1</sup> )	Indices de erosión (t km <sup>-2</sup> año <sup>-1</sup> )	Períodos de observación	N° muestra	Contenidos (mg l <sup>-1</sup> )	Caudales disueltos (10 <sup>3</sup> t.año <sup>-1</sup> )	Indices de erosión (t km <sup>-2</sup> año <sup>-1</sup> )
SU	1976-82	52	180	65	21	1983-88	5	60	30	9
JJ	1987-88	39	9	0.3	5	1987-88	39	34	1.2	9
TI	1987-88	40	330	34	110	1987-88	40	280	6.6	10
DE	1976-82	100	250	580	59	1983-88	788	670	1800	-

**Cuadro 1. - Características de las estaciones y balances de materias.**

La evaluación de los flujos que entran constituye un problema mucho más complejo, ya que tomar en cuenta la variabilidad que ha sido puesta en evidencia es fundamental para el establecimiento de los balances de materias. Los ríos que drenan las series sedimentarias del Terciario y del Cuaternario presentan grandes variaciones en sus concentraciones en sales y sobre todo en MES en el curso del ciclo hidrológico.

Un enfoque regionalizado por tipo de cuenca vertiente, y a partir de crónicas de medidas en número suficiente, parece indispensable para llegar a evaluaciones precisas, particularmente respecto a los flujos de sedimentos. Actualmente, la ausencia de datos concerniendo las MES de los otros afluentes del Titicaca impide establecer un balance global (soluciones + suspensiones) de los flujos de materias entrando en el lago. Los resultados presentados aquí constituyen una primera aproximación en esta dirección, e interesan en este aspecto los estudios sobre la sedimentación actual en el lago Titicaca. Se inscriben igualmente en un estudio más global de los transportes de materias y de la erosión en los Andes de Bolivia.

## *V.4 Los movimientos verticales del agua y sus consecuencias sobre la distribución de algunos elementos disueltos*

JORGE QUINTANILLA, CARLOS ARZE

Las variaciones espaciales si bien pueden ser horizontales o verticales, en un lago de las características como el Lago Mayor, que se encuentra estratificado en la mayoría de los meses del año y que, por lo general, se mezcla más o menos completamente por un corto período durante el invierno, sin dejar de reconocer que existen ciertas variaciones horizontales en las concentraciones de algunos elementos disueltos de acuerdo a las características particulares de los lugares de muestreo (por ejemplo, cerca a la desembocadura de los ríos), son de mucho mayor interés. A nivel general, conocer las variaciones y movimientos verticales de los nutrientes que se producen en el transcurso de las estaciones anuales, en razón de la existencia, localización, modificación y destrucción de la termoclina en el metalimnio del lago es importante. Esta termoclina, actuando como una barrera, limita la homogeneización y disponibilidad de los nutrientes para su utilización por los productores primarios en la zona trofógena, la única donde existen condiciones de iluminación suficientes para la realización de la fotosíntesis. En relación con lo mencionado, es asimismo importante estudiar los procesos o mecanismos que influyen en la magnitud de estos movimientos verticales y en la concentración de estos nutrientes.

### *Estratificación física de las aguas*

La regulación hídrica indica que las transferencias anuales de las aguas en el Titicaca son muy débiles en relación a su volumen, es por esta razón que no se puede esperar movimientos longitudinales (horizontales) importantes, en cambio, en un lago tan grande existen movimientos verticales de gran amplitud.

La mezcla de las aguas está controlada por 2 factores :

- los vientos, que provocan directa e indirectamente las corrientes de turbulencias ;
- la estratificación térmica de las aguas durante un gran período del año.

Los vientos provocan directamente desplazamientos de las aguas superficiales y luego, cuando cesan, engendran oscilaciones internas de grandes amplitudes (SEICHES). En este último caso las corrientes cambian de dirección rítmicamente (vaivén) y tienen una capacidad o poder de mezcla vertical muy importante, sin embargo la acción de los vientos sobre el eje de la profundidad se atenúa relativamente rápido en forma más o menos exponencial.

La estratificación térmica, que controla las mezclas verticales, tiene un efecto negativo. Proviene de las variaciones del calor proporcionado por las radiaciones solares durante el año. Estas radiaciones solares mantienen una reserva media anual de calor en el lago, pero según sus variaciones anuales hay en el medio acumulación o disipación de calor. Lo que se concreta por las variaciones de temperatura de las aguas y, por consiguiente, de sus densidades.

ORSTOM Fonus Documentaire  
 N° : 36614, et 2  
 Cote : A

Luego la densidad del agua aumenta cuando baja la temperatura y viceversa (hay compresión de las aguas). En consecuencia, las aguas más frías, que son las más pesadas, tienen tendencia a descender. Entonces en un lago de gran profundidad, las aguas del fondo tienen generalmente una temperatura más o menos igual a la temperatura más baja que pueden alcanzar las aguas superficiales en época fría.

Estas aguas son poco afectadas por el recalentamiento en época cálida porque el calor en el interior del lago se disipa en forma exponencial, en otras palabras, su propagación se atenúa muy rápidamente, por lo tanto, los cambios de calor se limitan a una capa superior dentro de la cual las aguas sufren modificaciones de densidad, la misma que es inferior o igual a la de las aguas profundas. En esta zona, al final del invierno, las aguas se recalientan y sus densidades vuelven a ser menores cuanto más cerca estén de la superficie.

Esta estratificación por densidad ofrece una resistencia a la mezcla de las aguas provocada por los vientos, resistencia que se puede calificar como térmica debido a su origen. Por otro lado, el efecto de la turbulencia de los vientos favorece enormemente la propagación del calor en el interior del lago.

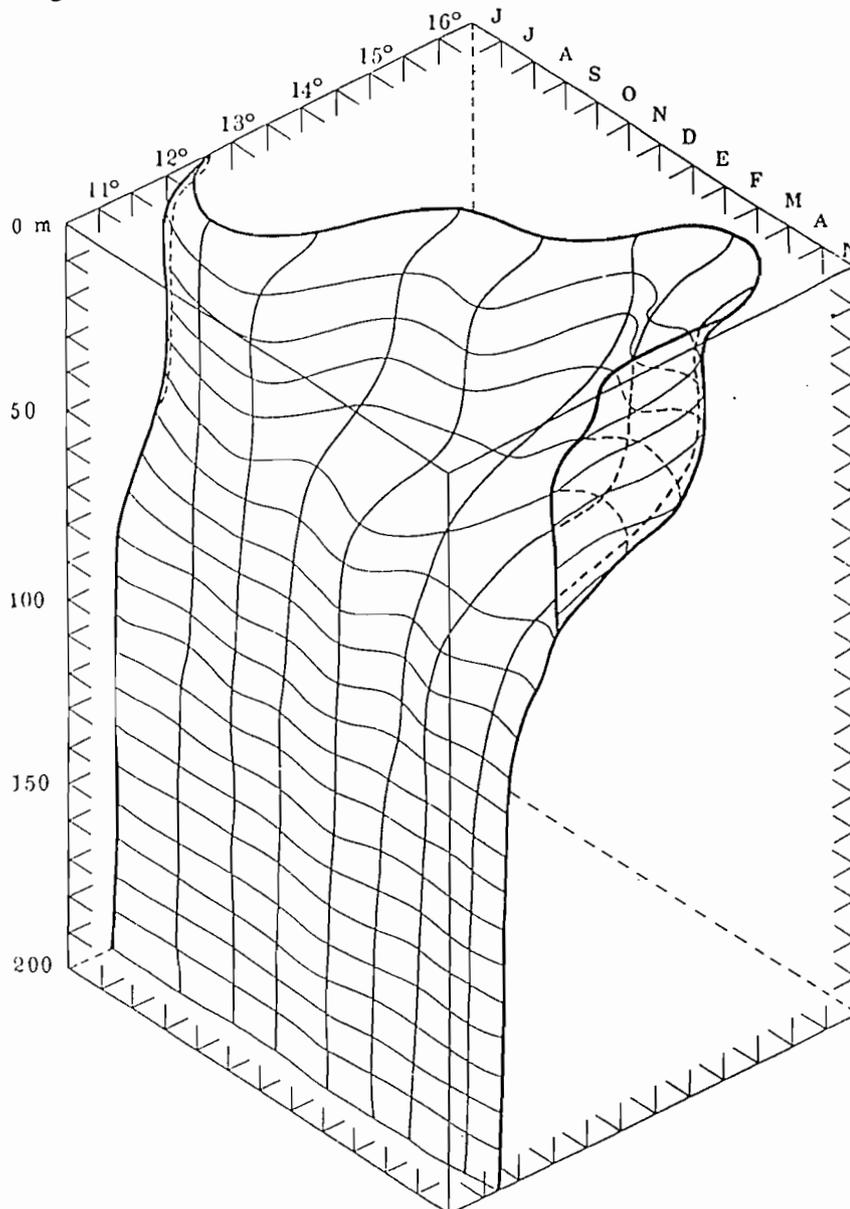


Fig. 1. - Perfiles verticales de temperaturas durante el año en la zona profunda del Lago Mayor.

Estos 2 efectos : la acción turbulenta de los vientos y la resistencia térmica encontrada, se reflejan en los perfiles verticales de temperatura (fig. 1 ; ver también capítulo V-4). Por la variación de temperatura hay entonces cambios en la densidad, esta estratificación ocasiona una barrera a la mezcla de las aguas, lo que juega un papel importante en la distribución estacional de algunos elementos químicos disueltos.

### *Estratificación química de las aguas*

Es importante conocer las consecuencias de la estratificación térmica sobre los elementos disueltos (Oxígeno ;  $\text{CO}_2$  y Sílice, principalmente), cuyas concentraciones varían de manera estacional en relación con la actividad biológica. Por un lado, las concentraciones de  $\text{O}_2$  y  $\text{CO}_2$  están reguladas respectivamente por la presión parcial atmosférica de  $\text{O}_2$  y  $\text{CO}_2$  ; por otro, por los procesos de producción de materia orgánica proveniente de la actividad fotosintética del plancton y de la degradación de la materia orgánica debido a las bacterias, existiendo consumo de  $\text{CO}_2$  y producción de  $\text{O}_2$  en el primer proceso, ocurriendo lo contrario en el segundo.

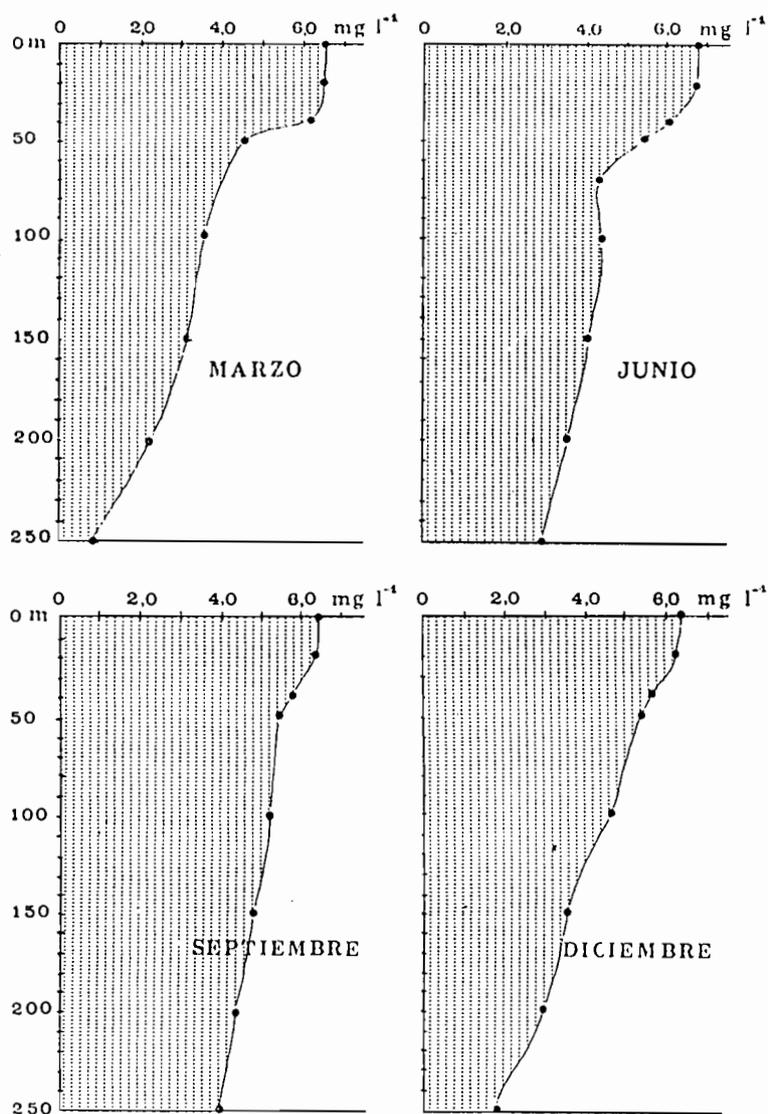


Fig. 2. - Perfiles verticales de  $\text{O}_2$  en la zona profunda del Lago Mayor.

Así, se nota que de diciembre a enero (fig. 2) en los primeros 40 m, existe un incremento de  $O_2$ , el cual puede provenir de un aumento de la fotosíntesis, pero es más lógico pensar que proviene de la mezcla de las aguas. Este aumento se vuelve más importante en marzo. En cambio a los 50 m, donde hay una fuerte barrera térmica, la caída de  $O_2$  es brusca y viene del hecho de que una parte del plancton muere y se sedimenta parcialmente a este nivel cuya mineralización está acompañada de un fuerte consumo de  $O_2$ . El resto del plancton baja hasta el fondo, durante su descenso continúa el proceso de descomposición, lo que explica la disminución del  $O_2$  de acuerdo con la profundidad, desde diciembre a marzo.

En junio, la barrera térmica ha bajado hasta 60–70 m, encontrándose a este nivel una brusca caída de  $O_2$  por las mismas razones que acabamos de explicar para el mes de marzo.

El efecto de la turbulencia de los vientos aumenta en profundidad y la difusión de  $O_2$  hacia las aguas profundas, es así favorecida grandemente. Este fenómeno se acentúa enormemente entre agosto–septiembre cuando las turbulencias son máximas.

Para el análisis de la distribución del  $CO_2$  disuelto de la superficie hacia el fondo, en el Lago Grande, se dispone actualmente de sólo 2 épocas : septiembre y diciembre, apreciándose fácilmente que su concentración presenta variaciones inversas a las del  $O_2$  (fig. 3). Así, en diciembre hay un incremento de  $CO_2$  proveniente de la acumulación del plancton muerto a nivel de la termoclina, luego la concentración crece con la profundidad.

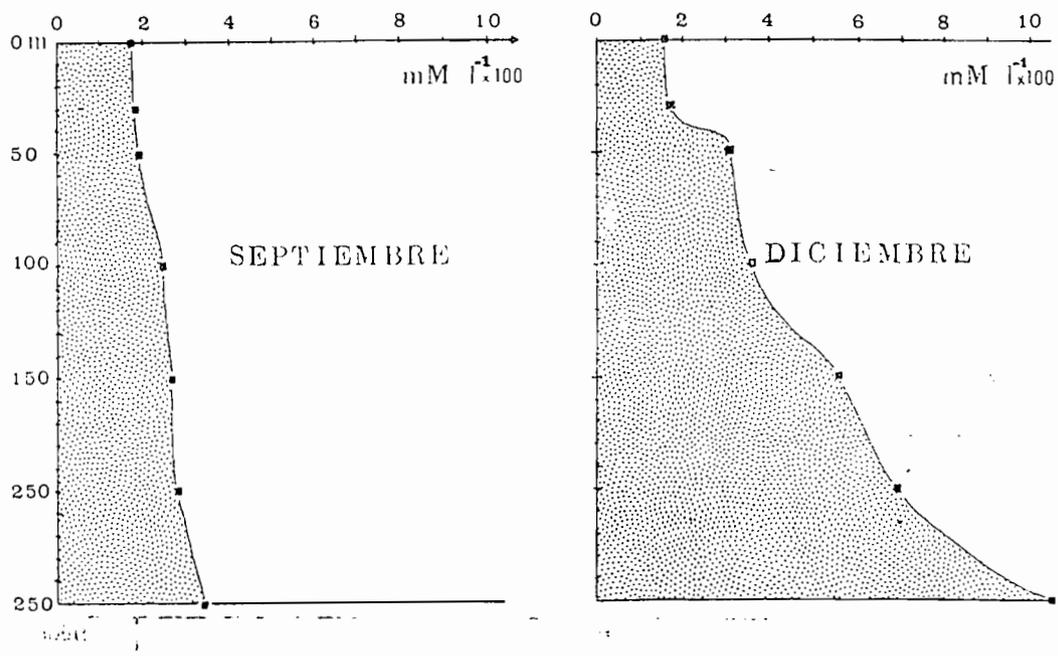


Fig. 3. - Perfiles verticales de  $CO_2$  disuelto en la zona profunda del Lago Mayor.

En septiembre, época de máxima mezcla de las aguas, la difusión de  $CO_2$  hacia la superficie es considerablemente acelerada, atenuándose el cambio de concentración según la profundidad.

En el caso de la sílice disuelta (fig. 4), se sabe que la regulación de este elemento en el Titicaca proviene de un consumo por las diatomeas, pero una parte de ésta se disuelve de nuevo cuando ellas mueren.

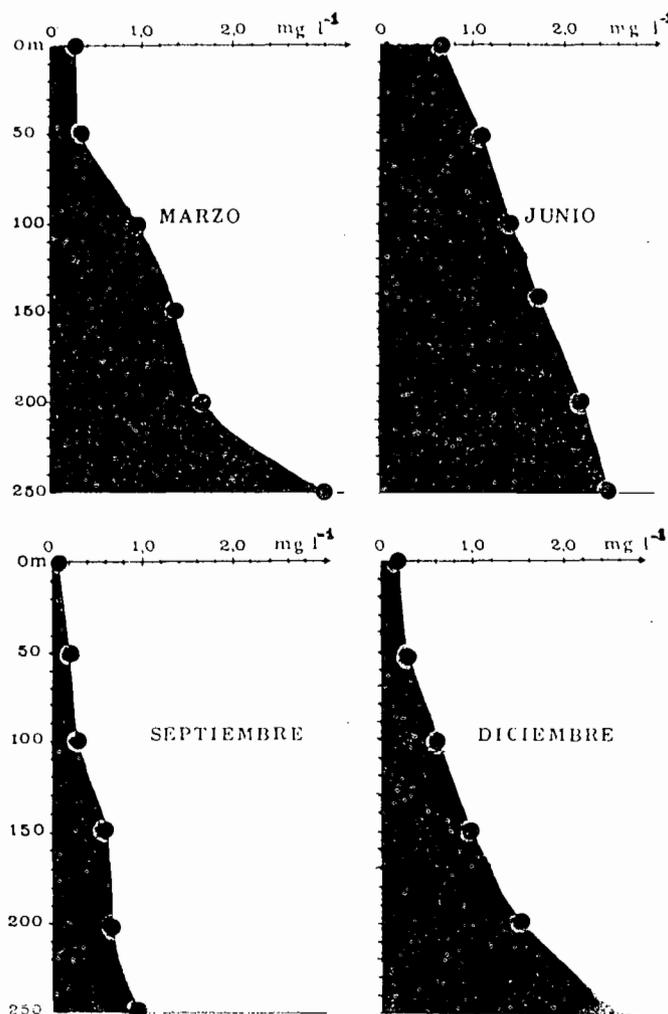


Fig. 4. - Perfiles verticales de  $\text{Si O}_4 \text{H}_4$  en la zona profunda del Lago Mayor.

En diciembre, la concentración de sílice disuelta disminuye desde el fondo hacia la superficie de manera más o menos exponencial, esto proviene de la disolución en el fondo de los esqueletos silicosos de las diatomeas.

En marzo, este proceso continúa por simple difusión al no haber turbulencia en la zona profunda, en cambio, se nota que la barrera de los 50 m impide, parcialmente, la difusión hacia la superficie.

En junio, prosigue la difusión acentuándose por el hecho de que la barrera se vuelve más delgada, además porque en esta época la turbulencia aumenta favoreciendo la difusión.

RICHERSON *et al.* (1977) han demostrado que en julio y agosto hay una verdadera explosión del crecimiento de las diatomeas, las que consumen sílice disuelta, especialmente en la capa superior, creando un gradiente más acentuado de sílice del fondo hacia la superficie, favoreciendo la difusión hacia arriba.

La distribución de la concentración de sílice disuelta en septiembre ilustra bien este fenómeno de fuerte consumo.

## *Conclusiones*

Se precisa la importancia de la mezcla de las aguas durante el año con la ayuda de los perfiles verticales de temperatura y sus consecuencias sobre la actividad biológica del plancton, mediante la distribución del  $O_2$  y  $CO_2$ ; y, sobre la actividad de las diatomeas por la distribución de la sílice disuelta. Aparece también que la mezcla de las aguas es activa en agosto y septiembre, favoreciendo enormemente la difusión de los elementos disueltos, y presentando un gradiente vertical de concentración. De esta manera, todo el medio acuoso permanece oxigenado, por lo tanto la mineralización de la materia orgánica es más completa en presencia de  $O_2$ , que en su ausencia (en este caso último, habría una descomposición de la materia orgánica incompleta por fermentación).

El reciclaje de las sales nutritivas es total favoreciendo una mejor producción de materia orgánica en el medio lacustre. Lo mismo ocurre con la sílice, su rápida difusión del fondo hacia la superficie, por la disolución de los esqueletos silicosos, aumenta la posibilidad de desarrollo de las diatomeas.

El metabolismo del lago aparece finalmente bueno por dos razones principales. La existencia de estratificación térmica durante gran parte del año, constituye una barrera sobre la cual sedimenta el plancton muerto. Luego, a este nivel existe una mayor mineralización y consumo de  $O_2$ ; por lo tanto, el resto del plancton muerto que cae hasta el fondo, necesita para su mineralización una cantidad de  $O_2$  menor a la utilizada a nivel de la termoclina. Como la reoxigenación de las capas superiores es más fácil que en las profundas y como la mineralización se efectúa principalmente en la termoclina, la reoxigenación global del lago es más eficaz.

Por otro lado, esta barrera es muy débil debido al hecho de que la estratificación térmica o, en otras palabras, la resistencia térmica no es muy pronunciada porque la diferencia de temperatura entre el epilimnio y el hipolimnio es muy reducida (2-3 Grados Centígrados), ya que por lo general en otros lagos ella es mayor; eso favorece la circulación de los elementos químicos disueltos.

## *V.5 El régimen de estratificación termal*

PETER J. RICHERSON

La estratificación térmica en los lagos crea diferencias de densidad que tienen un papel importante en la regulación de la mezcla vertical. La mezcla vertical a su vez regula la distribución de los iones químicos y de las partículas en suspensión, incluido el fitoplancton, con respecto a la profundidad. Debido a la atenuación relativamente rápida de la luz en profundidad, la fotosíntesis se realiza solamente en las aguas superficiales. En períodos de estratificación, las partículas que se hunden transportan iones nutritivos de la zona fotosintética eufótica hacia el hipolimnio y su reciclaje es limitado debido a la reducida mezcla vertical. En períodos sin estratificación, las sales nutritivas retornan a la superficie, pero las poblaciones planctónicas pueden mezclarse tan profundamente que quedan limitadas por los bajos niveles de luz. Normalmente, la producción es más elevada en períodos de estratificación baja o justo después de un período de mezcla importante cuando se restablece la estratificación. De esta manera, el régimen de estratificación térmica es el factor hidroclimatológico más importante que dirige los procesos biológicos en los ecosistemas lacustres.

La estratificación se rige por el balance térmico (CARMOUZE, en este volumen). Durante los períodos de radiaciones solares bajas y de fuerte evaporación los lagos se enfrían. Cuando el aporte calorífico se eleva como consecuencia de fuertes radiaciones solares y de evaporación más baja, la mayor parte de este calor se almacena en la superficie, debido a la transparencia baja del agua. Si el almacenamiento del calor es más rápido que su mezcla en profundidad por el viento, entonces se forma una capa epilimnica caliente y liviana con un fuerte gradiente de densidad y de temperatura entre el epilimnio y el hipolimnio más frío. En este gradiente, las tendencias para mantenerse en la superficie se oponen a la tendencia para la difusión turbulenta de las aguas del lago. Turbulencias de aguas calientes, movidas por el viento, no pueden penetrar en el hipolimnio porque las aguas subyacentes más densas las obligan a volver a subir (CSANADY, 1973).

Hay cuatro escalas principales de tiempo en las variaciones de la estratificación que son importantes en los lagos : interanuales, anuales, intra-anuales polimícticas y diurnas. Cada una de ellas es influenciada por diferentes estados de las variables climáticas y meteorológicas existentes.

ORSTOM Fonds Documentaire

N° :

36615, et 2

Cote :

A

Clásicamente, la escala de tiempo estacionaria ha recibido la mayor atención de parte de los limnólogos, pero las condiciones especiales existentes en los lagos tropicales pueden volver más importantes las escalas de tiempo más largas o más cortas. Esto se debe a que los lagos situados en latitudes más bajas como el Titicaca tienen variaciones anuales de su balance térmico relativamente pequeñas debido a variaciones anuales relativamente bajas de las radiaciones solares, de la temperatura del aire y de la evaporación en zonas tropicales. HUTCHINSON y LOFFLER (1956) preveían que el bajo balance térmico anual de los lagos tropicales los volverían, en numerosos casos oligomíxicos (mezcla en períodos de tiempo más largos que un año) a baja altura y polimíxicos (mezcla frecuente en el transcurso de un año) a alturas elevadas. En realidad, la mayoría de lagos tropicales de profundidad moderada son normalmente de tipo monomíctico caliente; se mezclan más o menos completamente una vez al año durante la época más fría (TALLING, 1969; BAXTER *et al.*, 1965).

Sin embargo, el valor bajo del balance térmico anual otorga relativamente más importancia a las otras escalas de variaciones de tiempo. LEWIS (1973), KITTEL y RICHERSON (1978) y, TAYLOR y AQUISE (1984) muestran que las ganancias o las pérdidas térmicas, y por consiguiente la intensidad de la estratificación, varían considerablemente en la escala de tiempo polimíctico. En lagos profundos como el Titicaca las variaciones interanuales del grado de mezcla son importantes (ver más abajo) aunque no es seguro que se diferencien significativamente de las de los lagos templados profundos como el lago Tahoe (GOLDMAN, 1981; GOLDMAN *et al.*, 1989), contrariamente a la hipótesis de KITTEL y RICHERSON (1978), quienes opinan que las variaciones del bajo balance térmico de los lagos tropicales ocasionarían diferencias cualitativas de la estratificación según los años. No obstante como resultado del corto período típico de isoterminia en lagos tropicales, una tendencia más significativa hacia el oligomixismo en las zonas tropicales puede ser ahora demostrado.

La cantidad relativamente fuerte de radiaciones solares existentes en las zonas tropicales tiende a favorecer el establecimiento de una estratificación diurna bastante marcada. En cada ciclo diurno, unos cuantos metros bajo la superficie ganan un fuerte calor durante el día que deben perder en su mayor parte durante la noche. Este mismo fenómeno es también importante durante los veranos templados. Aun en el caso de un océano bastante mezclado, se observa a menudo una estratificación diurna (HOWE y TAIT, 1969).

## Métodos

Las medidas de temperatura fueron realizadas en el Lago Mayor durante los años 1973-1976 y 1981-1982 con ayuda de un termistor (ocasionalmente con una botella de extracción provista de un termómetro). Todos los termómetros eran calibrados con termómetros de laboratorio (1973-1976) o con termómetros marinos invertidos probados en cajones (1981-1982). En el estudio de 1973-1976, los datos fueron recolectados en una estación situada a 7 km al este del pueblo de Capachica, a una profundidad de 175 a 200 m. En 1981-1982, las medidas fueron realizadas en una estación más profunda, a 20 km al este de Capachica. En 1981-1982, también se hicieron medidas en una estación situada al centro de la bahía de Puno donde la profundidad era de 24-25 m. Se efectuaron estudios puntuales sobre la estratificación diurna en 1981-1982 con ayuda de un termistor, en estaciones situadas cerca de la isla de Taquile en el Lago Mayor y en la principal estación del centro del lago. CARMOUZE *et al.* (1984), realizaron un estudio similar en 1979, midiendo la estratificación térmica, mensualmente, en una estación profunda del Lago Mayor. El estudio de LAZZARO (1981) trata de la estratificación en la Fosa de Chúa, en el Lago Menor. En las publicaciones señaladas más abajo se dan más detalles sobre los métodos.

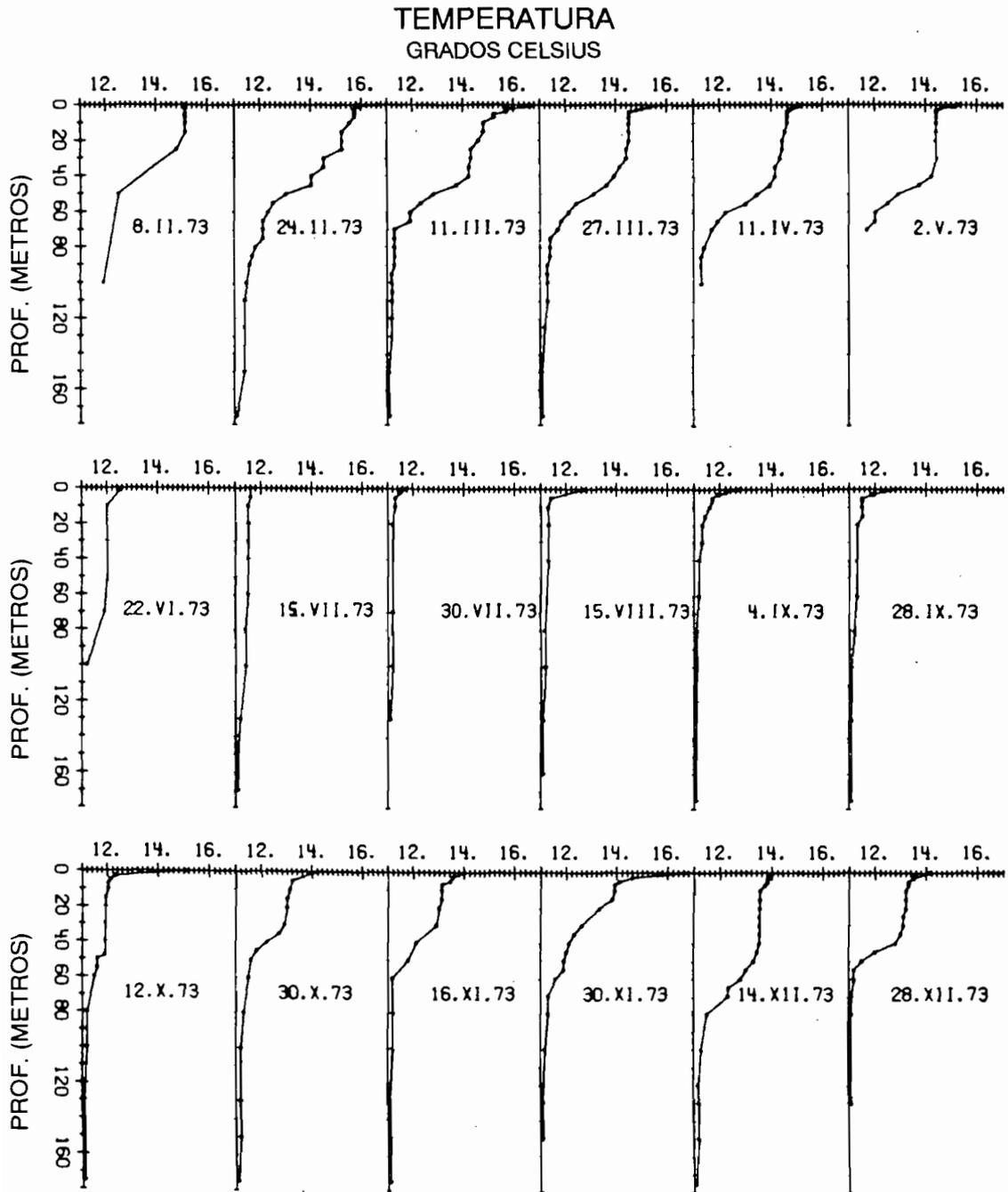


Figura 1.- Perfiles de temperatura del lago Titicaca (RICHESON *et al.*, 1977).

### Ciclo anual de estratificación en el Lago Mayor

El tipo monomítico de estratificación en el lago Titicaca para el año 1973 se representa en la figura 1. Todos los años estudiados hasta la fecha, tanto en el Lago Mayor como en el Lago Menor, presentan cualitativamente las mismas características. Hay una estratificación excepto durante un breve período de casi-isotermia en julio, durante el máximo del período seco. En el principal período de estratificación, las temperaturas del epilimnion son de aproximadamente 13–15°C y las del hipolimnion de alrededor 11.1°C. En lagos templados, las diferencias de temperatura entre epilimnion e hipolimnion excederían típicamente los 10°C.

La figura 2 representa las variaciones de la estratificación para un período de 39 meses, de 1973 a 1976. El tipo de estratificación es muy regularmente monomítico (ver también RICHERSON *et al.*, en este libro) con un breve período de isotermia en julio–agosto. Una termoclina significativa se forma en agosto y septiembre y se hunde hasta alrededor de 50 m en diciembre. De fines de diciembre hasta fines de abril o principios de mayo, el lago permanece estratificado con temperaturas de superficie de 13°C o más. La termoclina desciende y se atenúa durante la llegada del período frío en mayo–junio.

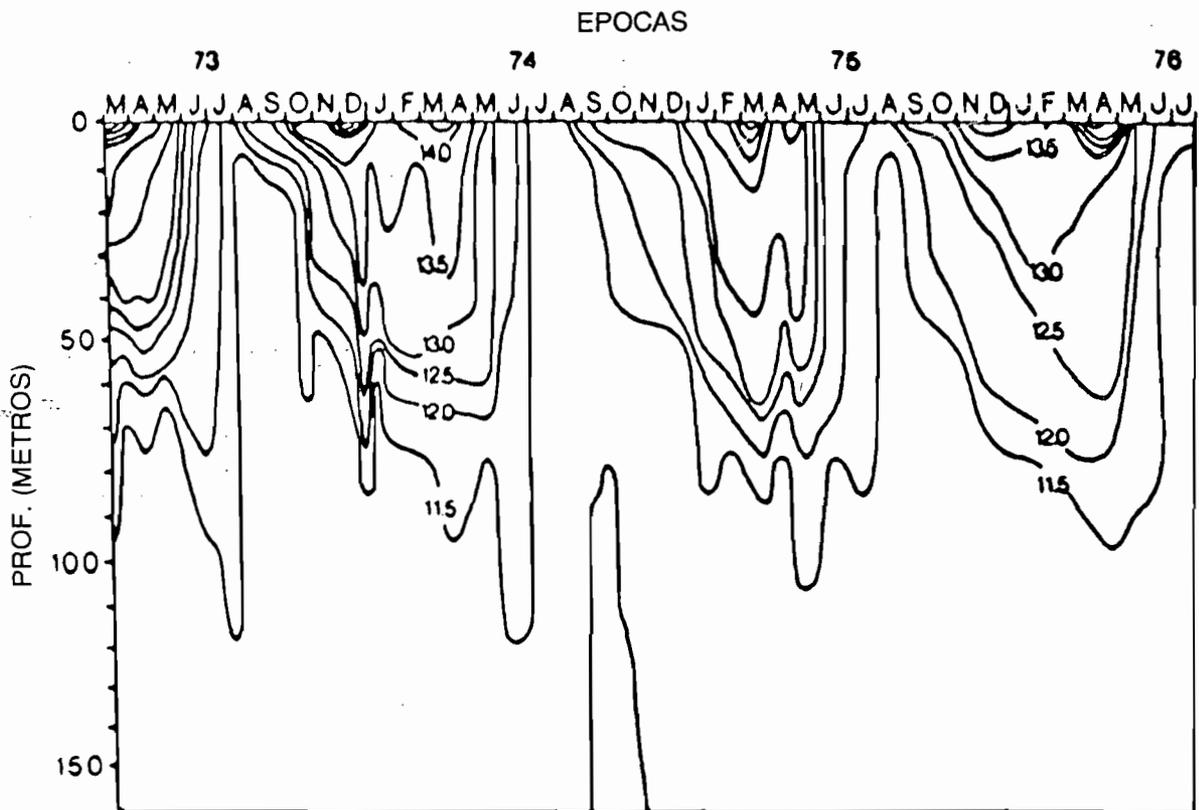


Fig. 2. – Curvas isotermas en °C a profundidades fijas durante 1973–1976. Observar la diferencia significativa en la estructura térmica entre los períodos de calentamiento de 1973–74, 1974–75 y 1975–76.

El trabajo de LAZZARO (1981) muestra que la Fosa de Chúa de 40 m de profundidad, en el Lago Menor (Huiñaimarca) presenta también una estratificación de tipo monomíctico caliente. Durante la estación de lluvias en la época de estratificación más marcada, el nivel más alto de la termoclina en el Lago Menor está situado solamente a alrededor de la mitad de la profundidad alcanzada en el Lago Mayor.

La mezcla profunda está a menudo incompleta en el Lago Mayor. Podemos observar en la figura 1 que todos los perfiles en julio y agosto muestran una leve estratificación a profundidades de 60–100 m. Los perfiles de oxígeno disuelto (RICHERSON *et al.*, 1975) de 1973 muestran una ausencia de mezcla por encima de 100 m. También la mezcla estaba incompleta en 1980 y 1981. Hubo una discontinuidad de temperatura de 0.1°C a 110 m a principios de 1981. Los perfiles de temperatura y oxígeno obtenidos por CARMOUZE *et al.* (1984) en 1979 sugieren también la presencia de una mezcla incompleta. La figura 3 indica los niveles de oxígeno disuelto a tres profundidades en 1981–1982, y la figura 4 muestra la disminución progresiva del contenido de oxígeno en profundidad, como resultado de la mezcla incompleta ocurrida en junio y julio de 1979. El contenido anormalmente reducido en oxígeno disuelto, a 150 m, hasta el período de isotermita, de 1981, confirma que la mezcla debió haber sido incompleta el año anterior. Durante la primera mitad de 1981, el Lago Mayor estuvo anóxico por debajo de 200–210 m. Tal nivel de déficit en oxígeno no había sido observado en el transcurso de ningún otro año y podría resultar de una mezcla incompleta en 1979, como fue observado por CARMOUZE *et al.* (1984), así como en 1980. El volumen de agua anóxica o de bajo contenido en oxígeno era suficientemente grande para impedir la buena oxigenación de las aguas profundas durante el período de isotermita de 1981, y un pequeño volumen de aguas por debajo de 250 m permaneció anóxico hasta el período de mezcla de 1982 (ver VINCENT *et al.*, 1985; WURTSBAUGH *et al.*, en este volumen, y RICHERSON *et al.*, en este volumen, para discusiones sobre las consecuencias de esta ausencia de mezcla profunda).

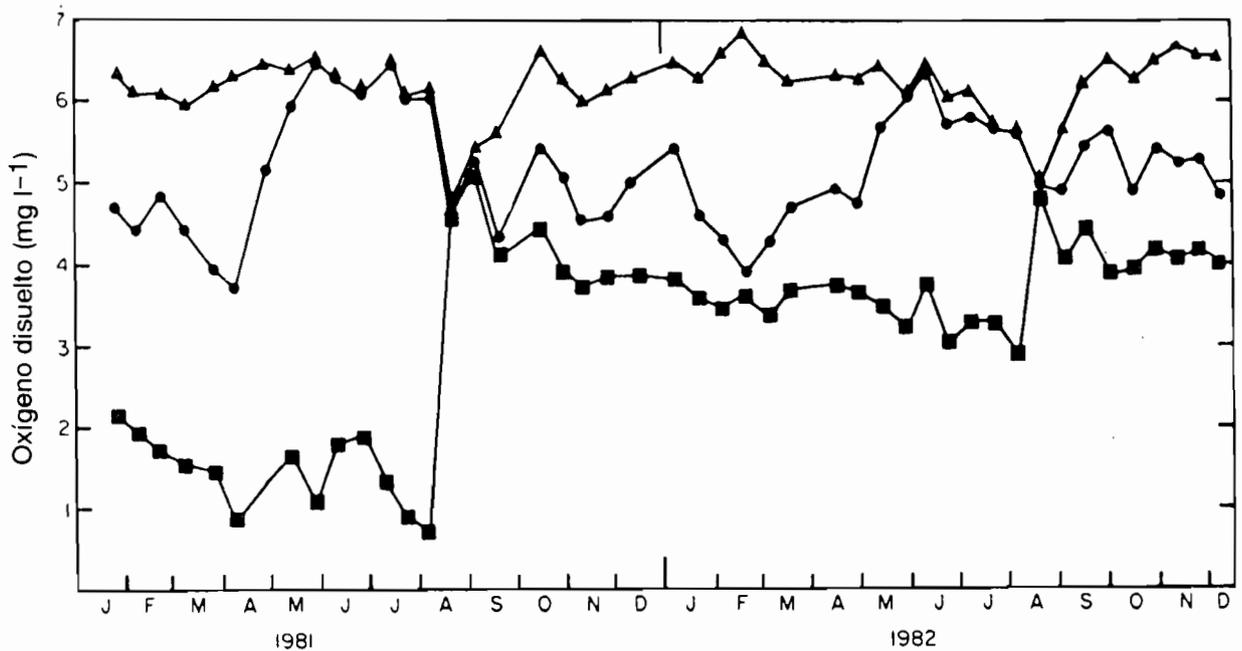


Fig. 3. – Concentraciones de oxígeno disuelto en tres profundidades en el Lago Mayor. 20 m : ▲ ; 50 m : ● ; 150 m : ■ .

CARMOUZE *et al.* (1984) calcularon la resistencia térmica relativa a la mezcla para los perfiles establecidos en 1979. Este cálculo expresa la diferencia de densidad entre lo alto y lo bajo de la columna de agua (10 metros de espesor en este caso preciso) con respecto a la diferencia de densidad entre 4 y 5°C, cambio de temperatura para el cual el cambio de densidad es mínimo. La figura 5 presenta el resultado de este cálculo. La resistencia a la mezcla está, por supuesto, más estrechamente relacionada a las diferencias de densidades que de temperaturas. Nótese la relativa rapidez de formación y de destrucción de la capa de estratificación de densidad así como su relativa estabilidad durante la época de estratificación. También hay que notar que un período bastante largo con bajos gradientes de densidad (junio–septiembre) no fue suficiente para llegar a una mezcla completa.

CARMOUZE *et al.* (1984) estimaron las consecuencias de la estratificación para el reciclaje de materiales biológicamente importantes utilizando cálculos basados en los balances del oxígeno y del CO<sub>2</sub> disueltos. La producción primaria evaluada por RICHERSON *et al.* (1977), para el año 1973, era de 1.5 gC·m<sup>-2</sup>·día<sup>-1</sup>, o sea 300·10<sup>9</sup> M C·año<sup>-1</sup> para el conjunto del Lago Mayor. Utilizando un coeficiente de respiración de 0.87, estos autores calcularon que solamente 35·10<sup>9</sup> M C·año<sup>-1</sup> de CO<sub>2</sub> eran producidos en el hipolimnion. Así, casi 90 % de la respiración y del reciclaje del carbono y de otras sales nutritivas han tenido lugar en el epilimnion (o, si ocurrieron en el hipolimnion, ocasionaron la difusión del oxígeno hacia abajo y seguramente la de los nutrientes hacia arriba). La cantidad de carbono perdido por el epilimnion es fuerte en términos de stock fitoplanctónico, siendo este último de aproximadamente 3 gC·m<sup>-2</sup> ó 1.5·10<sup>9</sup> M. De este modo, el equivalente de aproximadamente veinte veces la reserva instantánea de biomasa de carbono epilimnion se mineraliza debajo del hipolimnion. Si la relación C/N es de 7 en la biomasa, la pérdida potencial de nitrógeno del epilimnion, debida al establecimiento de organismos o materiales teniendo una relación C/N similar, debería ser del orden de 20 μM N·l<sup>-1</sup>·año<sup>-1</sup>. Esta cifra es más bien elevada teniendo en cuenta que excede 3 a 4 veces las concentraciones de nitrógeno disponibles N (NO<sub>3</sub> + NH<sub>4</sub>) del hipolimnion (VINCENT *et al.*, 1985). Durante el período anual de desestratificación, la zona eufótica ha de comenzar con un contenido en nitrógeno asimilable de aproximadamente 5 a 7 μM. Parece probable que el reciclaje del nitrógeno es aún más eficaz que el del carbono, aunque las cianobacterias fijadoras de nitrógeno podrían suministrar alrededor de 4 a 10 μM N·l<sup>-1</sup>·año<sup>-1</sup> (WURTSBAUGH *et al.*, cap. V, 7). Es bastante posible que la relación C/N de los detritos que se hunden en el fondo aumente con la profundidad y que la profundidad media de mineralización del nitrógeno sea menor que la del carbono. Por lo tanto el nitrógeno tiene más tendencia a mineralizarse en el epilimnion o justo debajo, por comparación al carbono.

### ***Tipos polimícticos de estratificación de la bahía de Puno y del Lago Mayor***

La bahía de Puno tiene una profundidad media de 14 m con un máximo de 37 m. Dado que la termoclina en el Lago Mayor se sitúa a 50 m durante la época de estratificación más intensa, es difícil que se forme una termoclina tan marcada y tan permanente como la del lago principal. Aun si los intercambios por diferencias de densidades entre el Lago Mayor y la bahía de Puno eran bajos, esperábamos encontrar el máximo de la termoclina estacional a alrededor de 25 m, como en el Lago Menor. En realidad la bahía de Puno es muy poco profunda en la mayor parte de su extensión para mostrar un ciclo anual de estratificación. Sin embargo, un tipo bien marcado de estratificación más efímera tiene un papel importante en la bahía. La figura 6 muestra este tipo. La bahía tiene frecuentemente un gradiente de temperatura que va de algunas décimas de grados a 2°C. En nuestra estación la profundidad del gradiente máximo se escalonaba desde una zona situada cerca del fondo, hasta menos de 10 metros de profundidad. Durante los dos años para los

cuales tenemos datos, las más persistentes instalaciones de la termoclina se produjeron durante la principal fase de almacenamiento térmico del ciclo anual, de octubre a diciembre. A mediados de la época más caliente, episodios de estratificación marcada fueron interrumpidos por mezclas completas. El período principal de pérdidas térmicas, en abril y mayo, conduce a una mezcla por convección impidiendo la estratificación, y la época fría, período de cambios moderados del balance térmico, culmina en episodios de baja estratificación, especialmente en 1982. En cada episodio de estratificación, hubo una tendencia de la termoclina de aparecer cerca del fondo, elevarse hasta niveles poco profundos durante el período de estratificación, y volver a descender hasta el fondo.

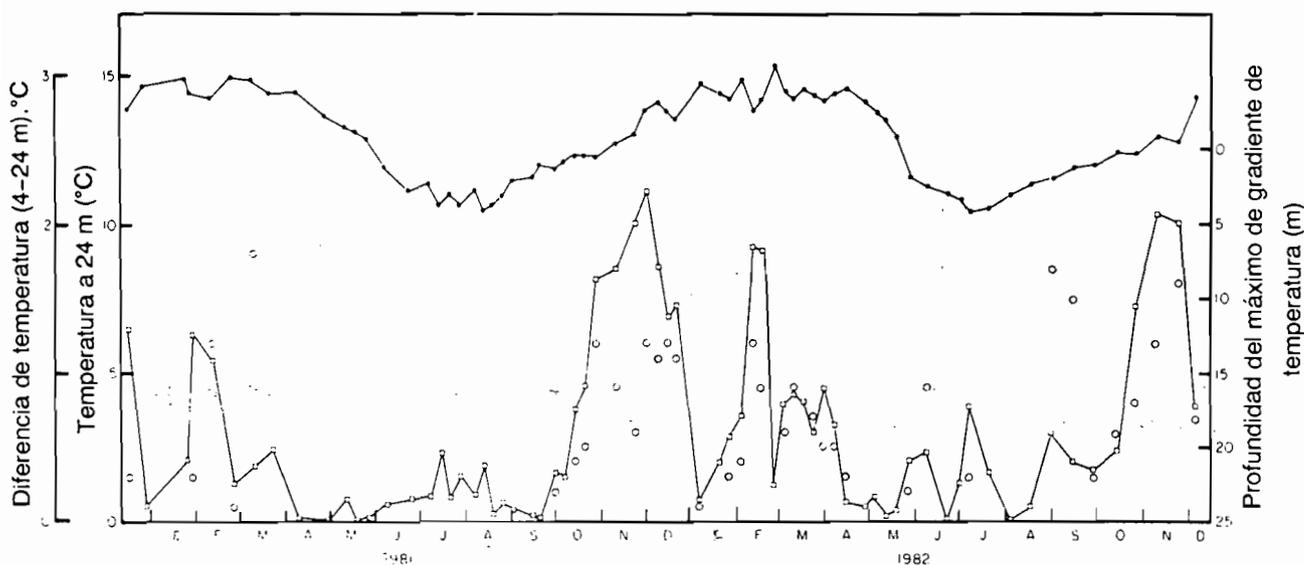


Fig. 6. - Temperatura y estratificación en la bahía de Puno. Temperatura del fondo (24 m): ● ; diferencia de temperatura entre 4 m (por debajo de la termoclina diaria) y 24 m: ◻ ; profundidad del gradiente máximo de temperatura: ○ .

En el Lago Mayor, aparece algunas veces un tipo de subdivisión compleja del epilimnion, a la escala de tiempo poliméctica. Puede verse en la figura 1 una subestratificación temporal de este género, particularmente el 24 de febrero y el 30 de noviembre. Algunos episodios complejos de cambio de profundidad de la termoclina y de variaciones de estructura interna se ven en la figura 2. LEWIS (1973) ha descrito un tipo de evolución similar en el lago Lanao y ha llamado este proceso atelomixis. TAYLOR y AQUISE (1984) han establecido una medida no-dimensional de la variabilidad del flujo térmico,  $S^*$  donde

$$S^* = \frac{\sigma_s}{(B/T)},$$

$\sigma_s$  es la desviación estandar de los flujos térmicos mensuales medios sobre el promedio anual, B es el balance térmico Birgian (HUTCHINSON; 1957), y T es el intervalo de tiempo entre el

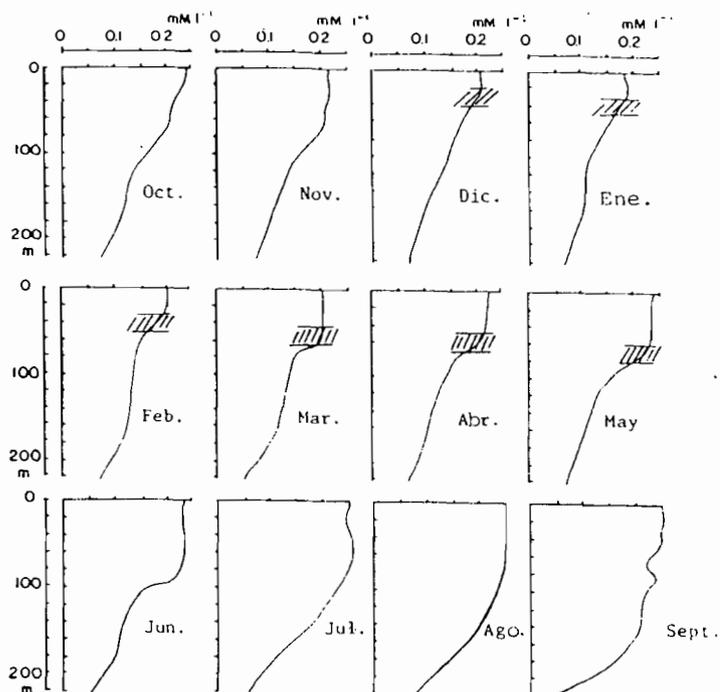


Fig. 4. - Perfiles verticales de distribución del oxígeno disuelto en el Lago Mayor en 1979. La zona con rayas indica la posición de la termoclina (según CARMOUZE *et al.*, 1984).

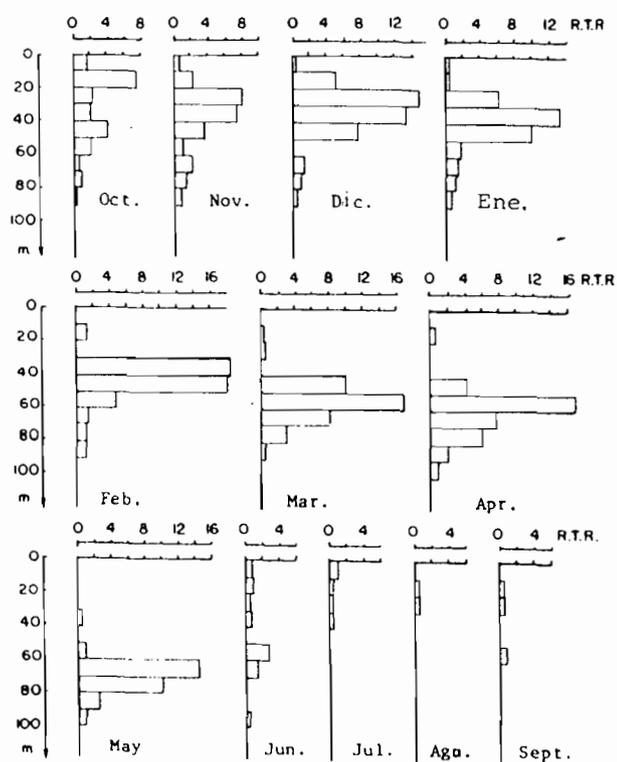


Fig. 5. - Perfiles verticales de la estratificación física de la columna de agua, expresados en unidades de resistencia térmica relativa (definido en el texto, CARMOUZE *et al.*, 1984).

almacenamiento mínimo estacional del lago y su máximo. Ellos han comparado los valores de  $S^*$  para cinco lagos templados y dos tropicales. El valor para el Titicaca era considerablemente más elevado que el de los lagos templados y el valor encontrado para el lago Valencia (LEWIS, 1983) era considerablemente más alto que para el del lago Titicaca. Es probable que los bajos balances térmicos y las estratificaciones menos marcadas de los lagos tropicales deben exagerar indudablemente la importancia de incidentes en la escala de tiempo polimítico.

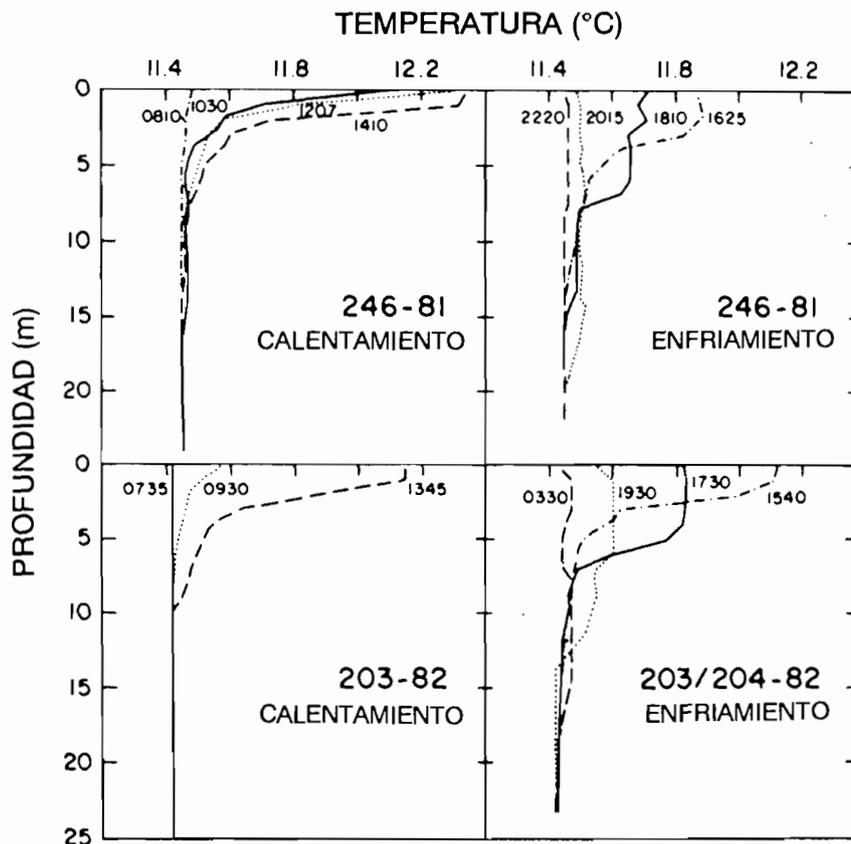


Fig. 7. - Ciclo diario de calentamiento y enfriamiento a nivel de la superficie durante dos días en el lago Titicaca. Las fechas son el 3 de septiembre de 1981 (246-81) y 22-23 de julio de 1982 (203-82/204-82). El tiempo en el que se obtuvo el perfil está indicado cerca de cada curva.

### *Estratificación diurna*

POWELL *et al.* (1984) han estudiado la formación y la desaparición de la termoclina diurna en el lago Titicaca. En la figura 7 se representan dos ejemplos de ciclo diario. Durante la noche, la mezcla debido al viento y a las corrientes de convección vuelven habitualmente al epilimnion isoterma hasta profundidades importantes, normalmente hasta la parte superior de la termoclina estacional. Rápidamente después de la salida del sol, algunos metros de aguas superficiales empiezan a calentarse, con temperaturas máximas y gradientes de temperatura justo en la superficie. Las temperaturas de la película superficial se vuelven por ejemplo 1°C más calientes

que las del epilimnion subyacente, a 10–15 m. A comienzos de la tarde, una capa mezclada diurna comienza a formarse. A la puesta del sol, la capa mezclada alcanza 5–7 m de profundidad con temperaturas superiores de 0.3 a 0.4°C a las del epilimnion más profundo. El calentamiento diurno detectable llega hasta alrededor de 10 m de profundidad en este punto. Al anochecer, la pérdida de calor es bastante rápida y a medianoche, se llega a la casi isotermita. NEALE y RICHERSON (1987) han realizado observaciones detalladas de diez ejemplos de estratificación diurna en el Lago Mayor. El aumento de temperatura en la película superficial se situaba entre 0.06 y 2.41°C (promedio 1.08°C). En la tarde, la profundidad de la capa de agua mezclada variaba entre 1.5 y 9.5 m (promedio 4.7 m) mientras que la profundidad de penetración de una termoclina diaria detectable variaba entre 5 y 13 m (promedio 8.6 m).

POWELL *et al.* (1984) han calculado los coeficientes de difusión por turbulencia vertical para dos períodos durante la fase de pérdida de calor de la tarde y de la noche, a partir de los datos de la figura 7. El cálculo se basa en la medida de la velocidad a la cual la difusión por turbulencia transmite el calor hacia abajo, de capa en capa, después de corregir los efectos directos del calentamiento por absorción de la radiación solar. Las difusiones mínimas en las zonas de estratificación diurna máxima eran aproximadamente 10 veces más bajas que en profundidades menores o más grandes pero levemente estratificadas. De esta manera la mezcla del epilimnion es muy perturbada por la estratificación diurna y tiene efectos bastante substanciales sobre la fotosíntesis (ver RICHERSON *et al.*, en este libro).

## Conclusiones

A pesar de la altura elevada y de sus bajas temperaturas medias, los modos de estratificación en el lago Titicaca son típicos de lagos tropicales grandes y profundos. Las diferencias entre las temperaturas del epilimnion y del hipolimnion son bajas (ca. 3°C), pero persisten durante la mayor parte del año en el Lago Mayor. El Lago Mayor es un lago monomítico caliente según la clasificación de HUTCHINSON (1957), con un corto período de isotermita o de casi-isotermita en julio y agosto. La estratificación relativamente poco marcada en la escala anual vuelve los modos de estratificación más evidentes a otra escala de tiempo. Hay una clara variación en la intensidad de la mezcla profunda durante el período isotermita anual que causa diferencias mayores en la química del lago de un año a otro. En el Lago Mayor existe variaciones irregulares de la intensidad de estratificación y de la profundidad de libre mezcla durante el período estratificado, y un tipo de circulación polimítica en la poco profunda bahía de Puno. Se establece siempre una fuerte estratificación diurna y una mezcla nocturna, excepto en los días más nublados o más ventosos.

## Agradecimientos

Agradecemos a todos los científicos que trabajaron para recolectar el conjunto de datos utilizados aquí, especialmente a nuestros colegas peruanos que trabajaron con tanta dedicación a pesar de las dificultades logísticas y financieras. Los que contribuyeron particularmente a este artículo son RENE ALFARO, ALEJANDRO ARDILES, EUFRACIO BUSTAMANTE, EDGAR FARFAN, TIM KITTEL, PAT NEALE, HUGO TREVIÑO, MARCUS TAYLOR, WARWICK y CONNIE VINCENT, y WAYNE WURTSBAUGH. JOSE VERA, LUIS GONZALES-MUGABURU, ELMER WILHELM, ANTONIO LANDA, y sus equipos fueron de enorme asistencia en numerosas ocasiones. Este trabajo fue financiado por la National Geographic Society, la National Science Foundation, la Estación de Agricultura Experimental de la Universidad de California y el Instituto del Mar del Perú.

Dedicamos este artículo a la memoria de CARL WIDMER que comenzó el estudio moderno de la limnología del lago Titicaca en 1973, y nos presentó este lago de gran fascinación. Agradecimientos especiales también a VICTORIA WIDMER VALCARCEL que nos ayudó de tantas maneras.

## V.6 El balance energético

JEAN-PIERRE CARMOUZE

El lago Titicaca es un ejemplo único de un gran lago profundo situado en zona tropical (entre 16°35 y 15°25 de latitud Sud) y a 3.810 m de altitud. Se puede pensar a priori que esta posición elevada le confiere una regulación térmica particular. Se han realizado diversos estudios sobre este tema (KESSLER, 1970; RICHERSON *et al.*, 1977; CARMOUZE *et al.*, 1983 y TAYLOR y AQUIZE, 1984), que permiten, en primer lugar, comprender mejor el microclima creado por este lago en la región circundante, en segundo lugar, determinar los factores que controlan la temperatura del lago y su estratificación térmica, y por último, evaluar el índice de evaporación que es un factor de la regulación hídrica.

El balance energético al nivel del espejo de agua comprende dos términos que se equilibran. El primero corresponde a la suma algébrica de dos componentes : el balance de la radiación de longitudes de onda corta,  $Q_s$ , y el de las radiaciones de longitudes de onda larga,  $Q_t$ . El segundo representa los intercambios por conducción en la masa de agua,  $Q_l$ , por convección en la interfase agua-atmósfera,  $Q_c$ , y por evaporación  $Q_e$ .

El balance total se escribe :  $Q_s + Q_t = Q_c + Q_e + Q_l$ .

El calor aportado por los aportes meteóricos y fluviales, por los fenómenos térmicos que acompañan las reacciones biogeoquímicas y por la convección a través del fondo del calor interno del globo son desechados.

Estos diferentes flujos son estrechamente dependientes los unos de los otros. El balance térmico está sujeto a las condiciones exteriores impuestas, o sea la radiación solar y el estado atmosférico (temperatura, humedad del aire, nebulosidad, velocidad del viento...), este último estando modulado, en reacción, por la respuesta térmica del medio mismo, es decir por el microclima que crea. En último lugar, es la temperatura del agua (o mejor la reserva calorífica del lago) que toma un valor tal que la suma de los términos del balance energético tiende a volverse nula. La temperatura representa uno de los principales parámetros de reajustamiento que interviene en la radiación de gran longitud de onda emitido por el lago, la evaporación y la convección térmica.

Puesto que la radiación solar y el estado atmosférico varían continuamente a la escala del día, de la estación y del año, se encuentra una sucesión de equilibrios energéticos que tienden a establecerse en la interfase agua-atmósfera y dentro de la masa de agua. Las variaciones de los aportes y las pérdidas de energía a este nivel tienen por efecto proveer o sacar energía del medio, lo que ocasiona variaciones de la cantidad de calor almacenada y de su distribución dentro del lago.

Vamos a tratar aquí de los intercambios en la interfase agua-atmósfera y su consecuencia sobre la evolución de la reserva calorífica del lago. La distribución vertical de aquella reserva que explica la estratificación térmica se encuentra en el capítulo precedente (RICHERSON, cap. V.5).

Todo balance de la masa o de la energía caracteriza en primer lugar el período escogido. El balance que se va a presentar se basa en datos meteorológicos registrados en Puno (Perú) entre 1954 y 1978 y en datos de temperatura del Lago Mayor colectados entre 1976 y 1979. Cabe precisar que la estación meteorológica está expuesta a vientos dominantes (fig. 1). En su conjunto estos datos son insuficientemente próximos en el tiempo para que sean tomadas las variaciones diurnas, y tratan sobre un período demasiado corto para que sean evaluadas las fluctuaciones anuales de las corrientes de energía. Sin embargo, es aún posible establecer para el año un balance energético mensual.

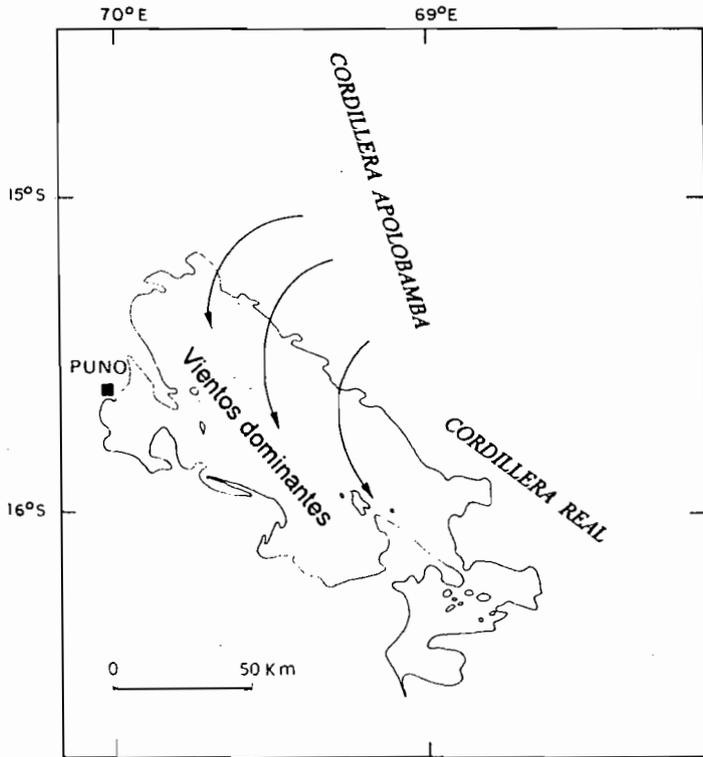


Fig. 1. - Localización del lago Titicaca y de la estación meteorológica de Puno. Indicaciones sobre la dirección de los vientos dominantes.

**El balance radiativo a nivel del lago**

**La radiación solar absorbida de longitudes de ondas cortas**

La radiación solar global que corresponde a la iluminación energética de una superficie horizontal por la radiación solar directa y difusa, puede ser calculada fácilmente y de manera satisfactoria en función de la latitud del lugar observado y del estado de la capa atmosférica adyacente.

Hemos escogido el método de cálculo desarrollado por PERRIN de BRICHAMBAUT y LAMBOLEY (1968). Estos autores, al utilizar promedios mensuales de las sumas diarias de la radiación solar extraterrestre,  $G_0$ , calculan la radiación solar global al suelo por buen tiempo,  $G_{m\acute{a}x}$ . Este cálculo necesita cierto número de hipótesis relativas a la altitud, al coeficiente de desorden, al espesor de agua condensable y al espesor del ozono. Las hipótesis retenidas para el cálculo de  $G_{m\acute{a}x}$  son las siguientes : presión atmosférica,  $p = 1.000$  mb ; espesor de agua condensable,  $w = 2$  cm ; coeficiente de turbieza atmosférica  $B = 0,07$ .

A 15° Sud, latitud del Titicaca y al nivel del mar, los valores en  $J\ cm^{-2}\ j^{-1}$  de la radiación global son :

Mes	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
$G_{m\acute{a}x}$	3.200	3.125	2.950	2.650	2.250	2.075	2.125	2.375	2.750	3.050	3.200	3.250

Deben introducirse correcciones para tener cuenta de las condiciones reales del medio. A la altitud del lago (3.810 m) la radiación global debe aumentar de 4 % por el solo hecho de la difusión molecular (1 % por 1.000 m de elevación). El espesor de agua condensable,  $w$ , es determinado a partir de la tensión de vapor de agua en la superficie del lago,  $f_a$ , según la fórmula de Hann :

$$w\ (cm) = 0,17 \times f_a\ (mb)$$

Así como  $f_a$  es en promedio igual a 5,8 mb, w se aproxima a 1 cm. Para este valor, hay que introducir una corrección de + 3 %. El coeficiente de turbieza,  $\beta$ , que define la cantidad de aerosoles contenidos en la masa atmosférica unidad a la vertical del lugar observado es del orden de 0,025 para cielo puro. Este parámetro decrece con la altitud según la fórmula  $\beta_p = \beta \times P / 1.000$ , P = presión en mb. En el Titicaca, debe ser cercano de 0,015. La influencia de  $\beta$  sobre  $G_{m\acute{a}x}$  permanece débil, ya que la disminución de la radiación directa está parcialmente compensada por el aumento de la radiación difusa. Sin embargo como resultado del efecto de redifusión por el espejo de agua de la radiación solar, esta influencia aumenta indirectamente. Para el albedo del agua cercano de 0,07 y  $\beta = 0,015$ , hay que prever, según PERRIN de BRICHAMBAUT y LAMBOLEY, una corrección de  $G_{m\acute{a}x}$  de + 6 %. En total, para el Titicaca, los valores de  $G_{m\acute{a}x}$  deben ser sobrestimados de 13 %.

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Prom. anual
$\theta_a$ máx en °C	14,5	14,2	14,1	14,3	13,7	13,2	13,0	13,8	14,3	15,6	15,9	15,1	—
$\theta_a$ mín en °C	5,0	5,2	4,8	3,4	1,0	0,9	1,3	0,2	2,0	3,2	4,0	4,8	—
$\theta_a$ prom. en °C (1)	9,95	9,77	9,33	8,44	6,71	5,26	5,07	6,43	7,90	9,4	10,10	10,15	8,21
$\theta_e$ en °C	13,85	14,3	14,35	13,85	13,0	12,0	11,5	11,25	11,75	12,9	13,35	13,85	13,0
$f_a$ en núm.	7,5	7,9	7,7	6,5	4,9	4,0	4,0	4,6	5,4	5,5	5,9	6,8	5,89
$F_e$ en núm.	15,90	16,34	16,40	15,90	15,02	14,06	13,60	13,38	13,82	14,06	15,34	15,90	15,05
P en núm.	646	646,1	646,7	647,1	647,1	646,7	646,5	646,3	646,3	645,7	645,4	645,4	646,2
S en %	44	45	54	72	80	83	85	80	75	74	66	52	67,5
$S_{m\acute{a}x}$													
N en octets	6,9	6,7	6,0	4,4	3,1	2,5	2,4	3,0	4,0	4,6	5,4	6,3	4,5
U en m s <sup>-1</sup>	1,14	1,03	0,96	0,95	0,97	1,08	1,06	1,23	1,32	1,42	1,39	1,28	1,15

(1)  $\theta_a$  prom fue estimado a partir de  $\theta_a$  máx y de  $\theta_a$  mín y teniendo en cuenta las desigualdades de los tiempos días/noches en el curso del año.

Cuadro 1. - Valores medios máximos y mínimos mensuales de la temperatura del aire cerca del espejo de agua:  $\theta_a$  prom,  $\theta_a$  máx,  $\theta_a$  mín; de la temperatura del agua de superficie del lago:  $\theta_L$ ; de la tensión de vapor de agua a 1 m del plano de agua:  $f_a$ ; de la tensión máxima de vapor de agua a la temperatura 0:  $F_e$ ; de la presión atmosférica: P; de la fracción de insolación: S/S<sub>máx</sub>; de la nebulosidad N y de la velocidad del viento a 2 m del suelo, U, a partir de datos diarios registrados en Puno entre 1964 y 1978, con excepción de  $\theta_e$  que proviene de medidas efectuadas en el Lago Mayor de 1977 a 1979.

La radiación global media se calcula a partir de los valores de  $G_{m\acute{a}x}$  corregidos y del tiempo de insolación. PERRIN de BRICHAMBAUT y LAMBOLEY establecieron una tabla de correspondencia entre la fracción de insolación (o sea la relación entre el tiempo de insolación media medida S y el tiempo máximo medio,  $S_{m\acute{a}x}$ , por buen tiempo) y la relación  $G/G_{m\acute{a}x}$ , esto a partir de la fórmula de Angström:  $G/G_{m\acute{a}x} = 0,76 \times S/S_{m\acute{a}x} + 0,24$

S/S <sub>máx</sub>	0	0,2	0,4	0,5	0,6	0,8	1,0
G/G <sub>máx</sub>	0,24	0,42	0,58	0,65	0,73	0,86	1,0

G fue calculado según los valores mensuales de insolación registrados en Puno (cuadro 1).

Una fracción de la radiación solar,  $G$ , es enviada en todas las direcciones por reflexión-difusión por el espejo de agua. Esta fracción o albedo es, en el caso de un lago, aproximada a 0,07. Consecuentemente la energía absorbida por el lago Titicaca en forma de radiaciones de longitudes de onda corta se torna igual a  $Q_s = G (1 - 0,07)$ .

Los valores obtenidos están comprendidos entre  $2.628 \text{ J cm}^{-2} \text{ j}^{-1}$  en octubre y  $1.864 \text{ J cm}^{-2} \text{ j}^{-1}$  en junio; el valor medio anual siendo de  $2.190 \text{ J cm}^{-2} \text{ j}^{-1}$  (fig. 2).

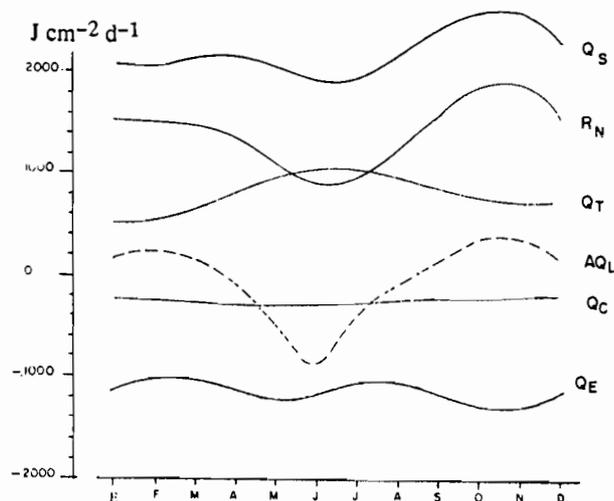


Fig. 2. - Evoluciones medias mensuales de los componentes del balance energético del Titicaca expresados en Joules por  $\text{cm}^2$  et por día.

$Q_s$  = radiación solar absorbida de longitudes de onda corta

$Q_T$  = balance de radiación de longitudes de onda larga a nivel del lago

$Q_N = Q_s - Q_T$  = balance radiativo

$Q_E$  = pérdidas por evaporación

$Q_C$  = pérdidas por conducción

Evoluciones medias mensuales de las variaciones de calor almacenadas por el lago, expresadas en Joules por  $\text{cm}^2$  y por día :

$\Delta Q_L$

### *La radiación terrestre de longitudes de onda larga*

Esta radiación comprende dos componentes de longitudes de onda larga, una que corresponde a la radiación emitida por el espejo de agua, y la otra a la radiación emitida por la atmósfera en dirección del lago; su balance corresponde a una pérdida de energía para el lago.

#### *- La emisión del lago*

El agua tiene un comportamiento similar al de un cuerpo negro. La energía emitida por el lago, o la emisión energética del lago,  $M_l$ , está estimada a partir de la ecuación de Stephan y Boltzman :

$$M_l = \epsilon \times \sigma \times T_e^4 \quad (2)$$

$\epsilon$  = coeficiente de emisividad del agua 0,97 ;  $\sigma$  = constante de Stephan et Boltzman =  $4,9 \cdot 10^8 \text{ J cm}^{-2} \text{ K}^{-4} \text{ j}^{-1}$  ;  $T_e$  = temperatura del agua de superficie en ° Kelvin.

Los valores medios mensuales de  $M_l$  calculados a partir de los valores de  $\theta_e$ , sacados del cuadro 1, están comprendidos entre  $-3.240 \text{ J cm}^{-2} \text{ j}^{-1}$  en marzo y  $-3.102 \text{ J cm}^{-2} \text{ j}^{-1}$  en agosto; el valor medio siendo de  $-3.181 \text{ J cm}^{-2} \text{ j}^{-1}$ .

#### *- La radiación de la atmósfera por cielo claro*

Este parámetro del balance radiativo es el más difícil de estimar. Entre los diversos ábacos y fórmulas establecidas para este propósito, escogimos la fórmula de Brunt, estadísticamente válida para los casos de cielo claro. Esta fórmula reduce la emisión de la atmósfera a la de un cuerpo negro que se supone a la temperatura del aire al nivel del suelo, con corrección por un factor teniendo en cuenta la tensión de vapor de agua existente cerca del suelo, dado que esta última juega un rol primordial en la absorción y la reemisión de la radiación terrestre.

$$M_a = \epsilon \times \sigma \times T_a^4 (a + b \times \sqrt{f_a}) \quad (3)$$

$M_a$  = emisión energética de la atmósfera hacia el lago en  $J\ cm^{-2}\ j^{-1}$ ;  $\epsilon$  = emisividad de la atmósfera;  $\sigma$  constante de Stefan Botzmann;  $T_a$  = temperatura absoluta del aire cerca del suelo;  $f_a$  = tensión de vapor de agua cerca del suelo en mb. Las constantes a y b son un poco inseguras. Retuvimos las preconizadas por BERLIANDE y BERLIANDE *in* IVANOFF (1975) : a = 0,61 y b = 0,051.

Los valores medios mensuales de M fueron así calculados a partir de los datos de  $\theta_a$  y de  $f_a$  del cuadro 1.  $M_a$  está comprendido entre  $-2.288\ J\ cm^{-2}\ j^{-1}$  en febrero,  $-2.021\ J\ cm^{-2}\ j^{-1}$  en julio. El valor medio es de  $-2.179\ J\ cm^{-2}\ j^{-1}$  (cuadro 2).

**- El balance de la radiación terrestre de longitudes de onda larga**

En tiempo claro, el balance de radiación terrestre,  $Q_{T0}$  es igual a  $M_a - M_c$ . Este valor se reduce por tiempo cubierto ya que la radiación atmosférica crece sobre todo cuando la nebulosidad es importante y que las nubes están próximas a la superficie del lago.

Entre las diversas fórmulas empíricas propuestas uniendo el valor medio de la radiación terrestre por cielo cubierto,  $Q_T$ , a su valor medio  $Q_{T0}$  por cielo claro y al valor de la nebulosidad N, retuvimos la de BERLIANDE y BERLIANDE (*in* IVANOFF, 1975) :  $Q_T = Q_{T0} (1 - c.Nm)$ , tomando  $m = 1,75$  y  $c = 0,57$  (valor adoptado para  $15^\circ$ Sud). Las nebulosidades (N), tomadas del cuadro 1 son expresadas en "octets" y reducidas a valores comprendidos entre 0 y 1.

El balance de las radiaciones de longitudes de onda larga calculado según este método de mes en mes, revela una pérdida de energía cuyo máximo se sitúa en junio ( $-1.025\ J\ cm^{-2}\ j^{-1}$ ) y el mínimo en enero ( $-518\ J\ cm^{-2}\ j^{-1}$ ); la pérdida media para el año corresponde a  $-782\ J\ cm^{-2}\ j^{-1}$  (cuadro 2, fig. 2).

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D	Prom. anual
$Q_s$ .....	2.070	2.046	2.132	2.171	2.025	1.864	1.947	2.142	2.399	2.628	2.581	2.296	2.190
$M_L$ .....	-3.215	-3.236	-3.240	-3.215	-3.177	-3.135	-3.114	-3.102	-3.122	-3.148	-3.194	-3.215	-3.181
$M_a$ .....	2.290	2.288	2.267	2.203	2.100	2.027	2.021	2.083	2.155	2.206	2.243	2.268	2.179
$Q_T$ .....	-518	-552	-637	-809	-956	-1.025	-1.016	-914	-803	-737	-678	-741	-782
$R_n$ .....	1.552	1.494	1.494	1.361	1.065	839	930	1.228	1.596	1.890	1.903	1.554	1.409
$\Delta Q_L$ .....	190	232	182	-53	-478	-667	-399	-73	169	378	349	182	-
B.....	0,192	0,226	0,243	0,241	0,259	0,258	0,282	0,227	0,190	0,155	0,145	0,168	0,215
$Q_E$ .....	-1.142	-1.029	-1.055	-1.139	-1.225	-1.197	-1.036	-1.060	-1.199	-1.309	-1.357	-1.174	-1.160
$Q_C$ .....	-219	-232	-256	-274	-317	-309	-292	-240	-228	-203	-197	-197	-248

Cuadro 2. - Los componentes de los balances energéticos medios mensuales al nivel del Lago Mayor. Los resultados son expresados en  $J\ cm^{-2}\ j^{-1}$   $Q_s$  = energía solar absorbida;  $M_L$  = emisión energética de la superficie del lago;  $M_a$  = emisión energética de la atmósfera hacia el lago por tiempo claro;  $Q_T$  = cantidades de calor perdidas por radiación terrestre;  $R_n$  = balance radiativo;  $\Delta Q_L$  = variaciones de la reserva calorífica del lago.  $Q_E$  = calor perdido por evaporación;  $Q_C$  = calor perdido por convección turbulenta. B = relación de Bowen.

**El balance de las radiaciones**

El balance de las radiaciones,  $R_n$ , que corresponde a la cantidad de energía disponible, es igual a la diferencia entre  $Q_s$  y  $Q_T$ . Varía de  $839\ J\ cm^{-2}\ j^{-1}$  en junio a  $1.903\ J\ cm^{-2}\ j^{-1}$  en noviembre; el valor medio para un año es de  $1.409\ J\ cm^{-2}\ j^{-1}$  (fig. 2).

## ***El volante térmico del lago, evaporación, conducción***

La cantidad de energía en forma de radiación disponible a nivel del lago determina los intercambios energéticos entre el agua y la atmósfera por evaporación,  $Q_E$ , y por convección térmica,  $Q_C$ , y en el seno mismo del agua por variación de la energía almacenada en el lago,  $\Delta Q_L$ . Se tiene :  $R = \Delta Q_L + Q_C + Q_E$ .

Calcularemos sucesivamente estos diferentes parámetros, las tasas de evaporación mensual,  $E$ , a partir de  $Q_E$  y propondremos una fórmula de estimación semi-empírica de  $E$ .

### ***Variaciones del calor almacenado en el lago***

El calor almacenado en un lago, relacionado a la unidad de superficie, está evaluado de la siguiente manera : el lago está dividido en estratos de espesores iguales en los cuales se evalúa la cantidad de calor. Esta es igual al producto de la fracción que representa la superficie media de cada capa relativamente a la superficie total de agua por el espesor de cada una de estas capas y de su temperatura correspondiente. La suma de estos datos da la cantidad total de calor contenida en el lago (DUSSART, 1966).

El cálculo fue efectuado a partir de perfiles de temperatura que realizamos de 1977 a 1979 en el Lago Mayor y de la curva hipsométrica de este medio establecida por BOULANGE y AQUIZE (1982).

Después de la estimación de las cantidades de calor almacenadas mes por mes en el lago,  $Q_L$ , se calcula las variaciones mensuales,  $\Delta Q_L$  (cuadro 2 y 3, fig. 3). El lago registra una pérdida máxima de calor durante el mes de junio que representa  $667 \text{ J cm}^{-2} \text{ j}^{-1}$  y un aumento máximo en el curso del mes de octubre equivalente a  $378 \text{ J cm}^{-2} \text{ j}^{-1}$ . Notamos que la variación máxima de la reserva del lago en calor es del orden de  $50 \cdot 10^3 \text{ J mes}^{-1}$  y sólo representa 8 % del valor medio anual de esta reserva.

Las comparaciones de un lago a otro de las variaciones de calor almacenadas en el curso del año no son simples debido a que estas últimas dependen no solamente de las condiciones climáticas de la región sino también de las características morfométricas del lago y de su cuenca asociada. Para evitar esta dificultad, TAYLOR y AQUIZE (1986) introdujeron un índice a-dimensional,  $S$ , al que nombran flujo térmico de acumulación.

$$S = \sigma_s / \beta / T$$

$\sigma_s$  = variación standard de las variaciones mensuales de calores almacenados.

$\beta$  = la diferencia entre los valores mensuales máximos y mínimos de calores almacenados.

$T$  = la duración (en meses) entre los meses de reserva calorífica más baja y más alta.

Según los datos del cuadro 3 :

	E	F	M	A	M	J	J	A	S	O	N	D
$Q_L$	613.310	619.205	625.750	631.395	629.815	615.015	595.015	582.650	580.400	585.475	597.190	607.665
$\Delta Q_L$	5.895	6.545	5.645	-1.580	-14.800	-20.000	-12.370	-2.250	5.075	11.715	10.475	5.645

Cuadro 3. - Calor almacenado en el Lago Mayor, el 1° de cada mes,  $Q_L$ , y sus variaciones medias mensuales,  $\Delta Q_L$ . Los resultados se expresan en  $\text{J cm}^{-2}$  (Nótese que los valores mensuales de  $\Delta Q_L$  son expresados en el cuadro 2 en valor medio diario, mes por mes).

$$\sigma_s = 10.417 \text{ J cm}^{-2} ; \beta = 50.995 \text{ J cm}^{-2} \text{ y } T = 8 \text{ meses; de donde } S = 1,63.$$

TAYLOR y AQUIZE (1986), según sus propios datos y los de RICHERSON *et al.* (1984), calcularon respectivamente 1,45 y 1,54 y observaron que los valores frecuentemente encontrados en medios lacustres de zona templada son más bajos, del orden de 1,15, subrayando así la amplitud más grande de las variaciones de calor almacenado en los lagos tropicales.

### ***Los intercambios por evaporación y convección***

Los intercambios, tanto por evaporación como por convección, son difíciles de evaluar. Existen diversas fórmulas semi-empíricas. Pero una de las mejores maneras de estimarlos es deduciendo su suma a partir del balance energético, luego calcularlos separadamente, al utilizar la relación de Bowen (B), que traduce el hecho de que los coeficientes de traslados de vapor de agua y de calor en la interfase agua-atmósfera son muy próximos el uno del otro.

$$B = Q_c / Q_E = C_p \cdot P / 0,621 L \cdot (\theta_e - \theta_a) / (F_e - f_a) \quad (4)$$

$\theta_a$  = temperatura del aire;  $\theta_e$  = temperatura del agua;  $C_p$  = calor de la masa del aire a la presión atmosférica = 1.005 J g<sup>-1</sup>; L = calor latente de vaporización del agua en J g<sup>-1</sup>. Es función de la temperatura del agua de superficie  $\theta_e$  ( $L = 2.495 - 2,38 \theta_e$ ); P = presión atmosférica  $F_e$  = tensión de vapor de agua a saturación y a la temperatura  $\theta_e$ ,  $f_e$  = tensión real de vapor de agua del aire cerca de la superficie del lago.

Así, se calcula valores medios mensuales de  $Q_E + Q_c$  a partir de la ecuación (1) y valores medios mensuales de B según los datos extraídos del cuadro 1 y de la ecuación (4) y se obtiene separadamente  $Q_E$  y  $Q_c$  (cuadro 2).

Las pérdidas por evaporación están comprendidas entre -1.357 J cm<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup> en noviembre y -1.029 J cm<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup> en febrero, aquéllas por convección turbulenta entre -309 J cm<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup> en junio y -197 J cm<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup> en noviembre (fig. 2).

### ***Tasas de evaporación deducidas del balance de energía, fórmulas semi-empíricas***

La tasa de evaporación media mensual, E, se deduce de la relación  $E = Q_E / L$ ; E está expresado en cm j<sup>-1</sup>;  $Q_E$  en J cm<sup>-2</sup> y L, calor latente de vaporización en J g<sup>-1</sup>.

Los resultados (fig. 3) muestran que las tasas de evaporación están comprendidas entre 4,2 y 5,3 mm j<sup>-1</sup>, el mínimo siendo registrado en mayo, el máximo en noviembre. La tasa media anual es de 1.720 mm. Este valor es muy similar al obtenido a partir del balance hídrico del Lago Mayor (1.740 mm año<sup>-1</sup>) por CARMOUZE y AQUIZE (1985).

KESSLER (1970) y RICHERSON *et al.* (1984) calcularon también por balance térmico respectivamente tasas de 1.714 y de 1.900 mm año<sup>-1</sup> y por balance hídrico tasas de 1.480 y 1.334 mm año<sup>-1</sup>. La estimación más reciente realizada por TAYLOR y AQUIZE (1986) a partir del balance térmico es de 1.350 mm año<sup>-1</sup>.

Las fórmulas semi-empíricas que permiten el cálculo de la tasa de evaporación son en su mayoría derivadas de la expresión aproximada de este parámetro establecida según el método aerodinámico global:

$$E = D_a / A_a \cdot C_z \cdot 0,622 / P \cdot (F_e - f_a) U_z \quad (5)$$

$D_a$  = coeficiente de difusión turbulenta de la atmósfera a la vertical;  $A_a$  = coeficiente de viscosidad turbulenta de la atmósfera a la vertical;  $C_z$  = coeficiente de frote a la distancia Z en la cual se mide la velocidad del viento,  $U_z$ . Son parámetros difíciles de evaluar.

JACOBS (1951) escogió determinar un valor medio de este grupo de parámetros al combinar el método del balance energético dando  $Q_E$  y la ecuación (5) :

$$E = Q_E / L = k (F_e - f_a) U_{6m} \quad (6)$$

Considerando 4 regiones oceánicas, obtuvo valores de  $k$  comprendidos entre los valores extremos 0,11 y 0,20 ( $E$  es expresado en  $\text{mm j}^{-1}$ ,  $F$  y  $f$  en  $\text{mb}$  y  $U$  en  $\text{m s}^{-1}$  a 6 m del espejo de agua). Procediendo de la misma forma para el Titicaca, se obtiene para  $k$  un valor medio por año de 0,447. Notemos que estos valores de  $k$  no son directamente comparables, ya que en el caso del Titicaca,  $U$  está medido a 2 m del suelo. La ecuación (6) se vuelve :

$$E = 0,447 (F_e - f_a) U_{2m} \quad (7)$$

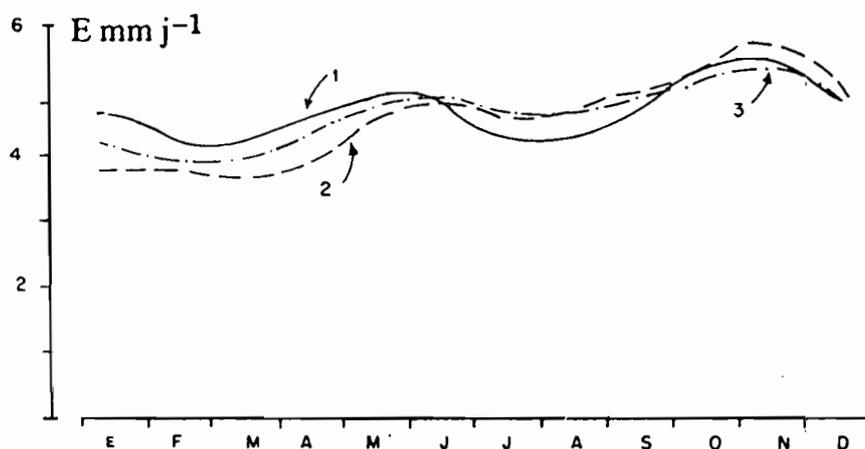


Fig. 3. - Variaciones medias mensuales de los índices de evaporación del lago Titicaca expresados en  $\text{mm}$  por día.

(1) curva según el balance energético

(2) curva según la fórmula  $E = 0,447 (F_e - f_a) \cdot U_{2m}$

(3) curva según la fórmula  $E = 0,17 + 0,30 U_m (F_e - f_a)$

$E$  siendo el índice de evaporación medio mensual en  $\text{mm j}^{-1}$ ,  $F_e - f_a$ , el déficit higrométrico en  $\text{hPa}$  y  $U_{2m}$ , la velocidad del viento a 2 m del suelo en  $\text{m s}^{-1}$ .

A partir de esta ecuación se calcularon los índices de evaporación medios mensuales, utilizando los datos del cuadro 1. La curva obtenida presenta diferencias notables con la curva resultante del balance energético (fig. 3). Las diferencias provienen en su mayor parte del parámetro  $U$  ya que la forma de la curva de evaporación mensual dada por el balance (fig. 3) se aproxima a la de  $F_e - f_a$  y es diferente de la de  $U$  (fig. 4). Se trata pues de tomar, para una mejor concordancia, una fórmula acordando menos importancia al factor viento, así como :  $E = (k_1 + k_2 \cdot U_{2m}) (F_e - f_a)$ . Un ajuste satisfactorio ha sido obtenido al tomar para  $k_1$  y  $k_2$  los siguientes valores :  $k_1 = 0,17$ ,  $k_2 = 0,30$ ,

de donde :

$$E = (0,17 + 0,30 U_{2m}) (F - f) \quad (8) \text{ (fig. 3)}$$

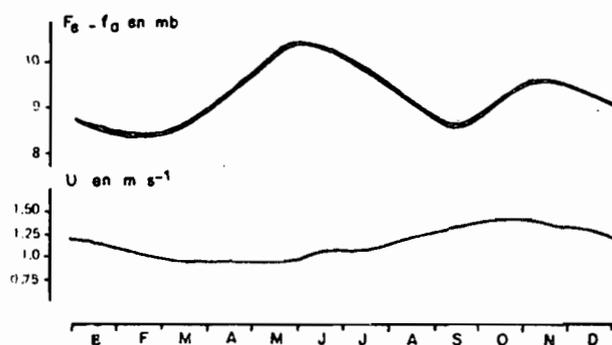


Fig. 4. - Variaciones mensuales del déficit higrométrico del aire,  $F_e - f_a$ , en la estación de Puno y de la velocidad del viento a 2 m del suelo.

Cabe notar que LAEASTU (*in* IVANOFF, 1975) utilizó en medios oceánicos  $k = 0,26$  y  $k = 0,077$ . Sus valores son diferentes de los nuestros, pero él consideró la velocidad del viento a 10 m del plano de agua en vez de 2 m en nuestro caso. Debido a esto, es probable que la utilización de datos meteorológicos provenientes de otra estación del lago nos conduciría a revisar los valores de  $k_1$  y  $k_2$ .

### Originalidad del balance energético

- El Titicaca, por su altitud, recibe una radiación solar de 13 % superior a la que recibiría si estuviera situado al nivel del mar, en buen tiempo. En cambio, su insolación no es muy fuerte: 245 h mes<sup>-1</sup>; en la misma latitud, se puede encontrar valores más elevados, tal como la del lago Tchad situado a 13°N que es de 288 h mes<sup>-1</sup>. Sin embargo, a este aumento de insolación de 43 h mes<sup>-1</sup> sólo corresponde una energía solar suplementaria de 3 a 4 %. En suma, la radiación solar recibida por el Titicaca, que es de 2.190 J cm<sup>-2</sup> j<sup>-1</sup> en valor medio anual, es superior a la recibida por otros medios situados en latitudes parecidas.

Las variaciones estacionales de la radiación solar son atenuadas en parte por el hecho de que es cuando la radiación solar alcanzando la atmósfera es la más baja, o sea en junio-julio-agosto, que la nebulosidad es la más baja. Las variaciones mensuales de la radiación, que representarían 42 % del valor medio por tiempo claro, son reducidas a 32 % debido a la repartición variable de las nubes en el curso del año.

- Las pérdidas por radiación terrestre de longitudes de onda larga,  $Q_T$  al nivel de un lago, son tanto más importantes cuanto la diferencia entre las temperaturas del agua de superficie,  $\theta_c$ , y del aire adyacente,  $\theta_e$ , son bajas. Ahora bien, en el caso del lago Titicaca, la diferencia entre  $\theta_c$  y  $\theta_a$  (expresadas en promedio diario) está comprendida entre 3,5°C y 5°C a lo largo del año. Notamos que si la temperatura del agua fuera igual a la del aire, las pérdidas serían 20 % más bajas. Además,  $\theta_c$  y  $\theta_a$  son en promedio inferiores de 10 a 15°C a aquéllas correspondiendo al nivel del mar bajo la misma latitud. A las condiciones reinantes a baja altitud, las pérdidas por radiación terrestre serían reducidas de 10 a 15 %.

En resumen, el lago Titicaca, siempre debido a su posición elevada, es el lugar de pérdidas por radiación de longitudes de onda larga de 30 a 35 % superiores a las que estaría sujeto si se encontrara al nivel del mar. Las variaciones estacionales de la radiación terrestre son bien marcadas; los valores extremos se alejan de + 32 % del valor medio anual. Sin embargo, estas variaciones son atenuadas por el hecho de que las diferencias de temperatura del agua y del aire son máximas cuando la tensión de vapor de agua es mínima en el invierno austral, mientras que lo contrario se produce en verano. Estas variaciones estacionales son muy inferiores a las variaciones nictemerales (que no se examinaron aquí), debido a las grandes diferencias de  $\theta_c$  y sobre todo de  $\theta_a$  en el transcurso de 24 h.

- El balance radiativo expresa la energía disponible al nivel del espejo de agua. En el caso del Titicaca, se observa que a 3.800 m el aumento de las ganancias por radiación de las longitudes de onda corta (10 % aproximadamente) es casi compensado por el aumento de las pérdidas por radiación de longitudes de onda larga (30 a 35 % aproximadamente). Esto significa que la suma de las pérdidas por evaporación y conducción es del mismo orden de magnitud que las registradas en lagos de altitudes bajas.

- Las pérdidas por evaporación, que de  $1.180 \text{ J cm}^{-2} \text{ j}^{-1}$  en promedio para un año, corresponden a una tasa de evaporación igual a  $1.720 \text{ mm año}^{-1}$ . Este valor es del mismo orden de magnitud que aquél registrado en los otros lagos tropicales. Recordemos que la evaporación es principalmente función del déficit de tensión de vapor de agua,  $F_a - f_e$ , y de la velocidad del viento;  $U \cdot F_a - f_e$  es en promedio de 9,16 hPa. Es un valor relativamente elevado, aunque se trate de bajas temperaturas del aire y del agua comparadas a las que reinan a baja altitud. Este valor se explica por el débil grado higrométrico, es decir un valor débil de  $f_e$  (50 % en promedio anual) y por el hecho que la temperatura del agua es siempre superior de 4 a  $5^\circ\text{C}$  a la del aire en promedio diario. Un simple cálculo muestra en efecto que, si la temperatura del agua fuera reducida a la del aire, el déficit de tensión de vapor de agua,  $F_a - f_e$ , sería de 5,15 hPa, valor que según la fórmula (8) provocaría una disminución del índice de evaporación de 40 a 45 %. La velocidad del viento que, en promedio, no es muy elevada ( $1,15 \text{ m s}^{-1}$  a 2 m del suelo) tiene, sin embargo, una acción eficaz sobre la renovación de las masas de aire que tienden a saturarse al contacto del agua, ya que el gradiente térmico en la superficie del espejo de agua es tal que induce una estratificación, inestable la mayor parte del tiempo, de la capa atmosférica adyacente.

La evolución de las pérdidas por evaporación en el curso del año es paralela a la del déficit higrométrico,  $F_a - f_e$ , las velocidades del viento jugando un rol poco importante. No obstante, los vientos que son más débiles en mayo-junio, tienen por efecto de atenuar el aumento de la tasa de evaporación favorecida en esta época por un fuerte déficit higrométrico.

- Los intercambios por convección térmica corresponden todo el año a pérdidas de calor del lago, si se toma el día como unidad de tiempo.

La relación de Bowen (B), es inversamente proporcional a la presión atmosférica (cf. la ecuación 4). Ahora bien, a 3.800 m, ésta es de 640 hPa, el valor de B es pues 36 % inferior a lo que sería bajo la presión normal de 1.000 hPa. Pero las temperaturas del aire y del agua, que son relativamente bajas, tienen un efecto contrario. Efectivamente, en el caso de un lago tropical de baja altitud que registra la misma diferencia media de temperatura entre el agua y el aire que la del Titicaca, o sea  $4,5^\circ\text{C}$ , pero alrededor de los valores aproximados de  $26^\circ\text{C}$  y a un grado higrométrico equivalente (50 %), se comprueba según (4) que B disminuye de 40 %. En suma, el factor altitud, por sí mismo, no favorece sistemáticamente los intercambios de calor por evaporación en detrimento de aquéllos por convección térmica en la superficie de un lago.

- El último parámetro del balance energético que se debe analizar está constituido por las variaciones de la reserva calorífica del lago provocadas por la repartición desigual de la energía solar en el curso del año. Estas variaciones ( $631.500 \text{ J cm}^{-2}$  a fines de marzo, contra  $580.500 \text{ J cm}^{-2}$  a fines de agosto) representan el volante térmico del lago puesto que resultan de la absorción del excedente de energía solar en verano y su restitución en período de déficit invernal, lo que atenúa así las fluctuaciones inducidas sobre los otros flujos de energía.

El volante térmico es función de la amplitud de las variaciones estacionales de la radiación solar, es decir de la latitud del lugar, pero también de la capacidad propia del lago de intercambiar energía calorífica con la atmósfera. Esta capacidad se expresa por el espesor de la capa de agua

concernida por los intercambios estacionales de calor. En los lagos profundos, la propagación de calor en profundidad depende de la intensidad de las mezclas verticales, mientras que en los lagos de bajas profundidades, esta intensidad queda limitada por la profundidad del medio mismo. Así, a la misma latitud, los lagos profundos tienen un volante térmico superior. La intensidad de las mezclas verticales es función de la combinación de un gran número de factores : morfometría del medio, velocidad y radio de acción del viento, circulación horizontal de las aguas, fuerza de coriolis, resistencias a las mezclas cuando hay gradiente vertical de densidad (estratificación térmica y/o halina). No analizaremos aquí estos factores, pero siempre con la finalidad de determinar la originalidad del lago Titicaca, es interesante evidenciar el hecho que, en las mismas condiciones, un lago tropical de altura elevada tiene un volante térmico superior al de un lago tropical de baja altitud. En efecto, si se tiene en cuenta los gradientes de densidad de las aguas creados por los gradientes térmicos, se necesita dos veces más energía mecánica para mezclar dos masas de agua a 24 y 26°C (temperaturas de aguas características de medios tropicales de baja altitud) que para mezclar dos masas de agua a 11°5 y 13°5 C (temperaturas de aguas del Titicaca). Dicho de otro modo, todos los demás factores siendo los mismos, la resistencia a la difusión térmica creada por el frente de penetración del calor mismo es dos veces menos fuerte en el Titicaca que a nivel del mar a la misma latitud; el volante térmico es así aumentado y el microclima creado por el lago es reforzado.

## Conclusiones

El análisis de los diferentes términos del balance energético del lago Titicaca nos permite evidenciar los siguientes puntos :

- la altitud tiene por efecto de aumentar la radiación solar de 10 a 15 % y provocar una disminución tanto del coeficiente de perturbación atmosférica, como de la difusión molecular y del espesor de agua condensable. Por este hecho, la radiación emitida por la atmósfera se encuentra reducida, lo que aumenta las pérdidas de energía de longitudes de onda larga de 30 a 35 %. En suma, debido a estos efectos opuestos, el balance radiativo del lago Titicaca, es decir la energía disponible a nivel del espejo de agua, es del mismo orden de magnitud que el de otros lagos situados bajo latitudes semejantes en baja altitud ( $1.400$  a  $1.450 \text{ J cm}^{-2} \text{ j}^{-1}$ );

- los intercambios térmicos entre el lago y la atmósfera por convección y evaporación son a la escala anual aproximadamente iguales al balance radiativo. En consecuencia, tienen la misma importancia que aquéllos registrados a nivel del mar a la misma latitud (en valor medio,  $1.160 \text{ J cm}^{-2} \text{ j}^{-1}$  para la evaporación,  $248 \text{ J cm}^{-2} \text{ j}^{-1}$  para la convección térmica). Dada la altitud, se debería esperar una disminución de las pérdidas por evaporación ya que, para un mismo grado higrométrico, el déficit de tensión de vapor de agua, al cual la evaporación es proporcional, decrece con la temperatura del aire y del agua, así como a una disminución de las pérdidas por convección térmica puesto que ésta es directamente proporcional a la presión atmosférica. En realidad, es gracias a la importante diferencia entre la temperatura del aire y del agua (4 a 5°C), que mantiene durante una gran parte del año la circulación atmosférica local (la predominancia de vientos fríos provenientes de la cordillera Real), que existen intercambios térmicos comparables a la escala del año a los registrados a nivel del mar a la misma latitud ;

- las variaciones en el curso del año del calor almacenado por el lago Titicaca, que resultan de los desequilibrios estacionales entre los aportes y las pérdidas energéticas al nivel del espejo de agua, son muy marcadas; esto, como ya lo hemos visto, debido a la gran profundidad (100 m en promedio) y a las bajas temperaturas de las aguas para un lago tropical (11-14°C).

Las ganancias de calor son máximas en octubre y noviembre (respectivamente  $378$  y  $349 \text{ J cm}^{-2} \text{ j}^{-1}$ ), mientras que las pérdidas son máximas en junio ( $-667 \text{ J cm}^{-2} \text{ j}^{-1}$ ). Dado su tamaño ( $8.448 \text{ km}^2$ ), el lago restituye  $16,9 \times 10^{17} \text{ J}$  en período de enfriamiento en el curso del mes de junio solo; absorbe  $18,7 \times 10^{17} \text{ J}$  en período de recalentamiento entre octubre y noviembre. Estas cifras, que dan cuenta del volante térmico del lago, dan una idea de la importancia del rol termoregulador que tiene el Titicaca en el medio ambiental (BOULANGE y AQUIZE, 1981). Estos autores muestran que la temperatura media anual del aire es tanto más baja y sus valores máximos y mínimos más fuertes cuanto que más lejos de las orillas del lago. A manera de ejemplo, cabe notar que la temperatura media anual es de  $8,5^\circ\text{C}$  en Puno situado a orillas del lago contra  $6,5^\circ\text{C}$  en Chuquibambilla situado a  $60 \text{ km}$  al noroeste del lago mientras que la amplitud anual es de  $12^\circ\text{C}$  en Puno contra  $18^\circ\text{C}$  en Chuquibambilla.

## V.7 Nutrientes y su limitación del crecimiento del fitoplancton

WAYNE A. WURTSBAUGH, WARWICK F. VINCENT, CONNIE L. VINCENT,  
HEATH J. CARNEY, PETER J. RICHERSON, XAVIER LAZZARO,  
RENE ALFARO TAPIA

Aunque los factores físicos y los herbívoros pueden afectar el crecimiento de las poblaciones fitoplanctónicas en los ecosistemas acuáticos, la producción algal está a menudo limitada por la cantidad de sales nutritivas disponibles (PAERL, 1982). Esta conclusión está respaldada por numerosos estudios mostrando la correlación estrecha entre la cantidad total de fósforo o de nitrógeno en los lagos, y la producción algal (SMITH, 1983). También se encuentran buenas correlaciones entre el índice de abastecimiento de sales nutritivas que entran en los lagos (carga) y la abundancia del fitoplancton en estos ecosistemas (VOLLENWEIDER, 1976). Una prueba adicional para la hipótesis de que las sales nutritivas controlan la productividad primaria en los lagos proviene de los experimentos de laboratorio y de campo mostrando que la producción algal aumenta cuando se agregan nutrientes al agua.

La comprensión de los factores que controlan el crecimiento algal nos permite prever cómo los cambios del medio ambiente cambiarán la productividad lacustre. Por ejemplo, el modelo de carga en sales nutritivas de VOLLENWEIDER (1976) ha sido ampliamente empleado para comprender y controlar la eutrofización cultural cuando exceso de nutrientes es introducido en un lago. Asimismo, si deseamos comprender los cambios estacionales e interanuales de la productividad primaria en un lago (cf. cap. VI.1d), debemos comprender cómo los nutrientes y otros factores controlan el crecimiento del fitoplancton.

El fósforo es a menudo citado como el nutriente más importante en el control del fitoplancton de los lagos. Esta conclusión, no obstante, deriva mayormente de estudios en regiones templadas de América del Norte y de Europa. A pesar de opiniones contradictorias proveniente de esta región geográfica (ELSER, MARZOLF y GOLDMAN, 1990), se ha desarrollado la idea simplista de que el crecimiento algal quedará limitado por el fósforo en la mayoría de los lagos. Puesto que el aprovisionamiento en nutrientes en un lago quedará afectado por la biogeoquímica de la cuenca de drenaje, por los contaminantes de origen ribereño y atmosférico y por los procesos lacustres, es irrealista esperar que todos los lagos estén limitados por el mismo nutriente. En realidad, algunos estudios sugieren que los lagos en las regiones tropicales están más frecuentemente limitados por el nitrógeno que por el fósforo (véanse VINCENT *et al.*, 1984).

Revisamos aquí la información de que los nutrientes controlan la producción algal en el lago Titicaca, un lago tropical de altura elevada de América del Sur. En primer lugar, examinaremos las características del lago desde el punto de vista de los nutrientes insistiendo en las fuentes, los compuestos y la repartición del nitrógeno. A principios de 1980, diversos tipos de bio-ensayos (ensayos biológicos) fueron aplicados para evaluar la limitación en nutrientes de este ecosistema. La mayor parte de los análisis fue realizada a partir del agua recogida : 1) cerca del centro de la bahía de Puno, 2) veinte kilómetros al este de la península de Capachica en el Lago Mayor y, 3) en diferentes estaciones del Lago Menor (Huiñaimarca). Estos resultados nos llevan a pensar que los contenidos en nitrógeno, más que el fósforo, controlan el crecimiento algal en este lago.

ORSTOM Fonds Documentaire  
N° : 36 616, ex 2  
Cote : A

## Resultados

### Fuentes de los nutrientes y pérdidas

Cinco de los más importantes afluentes (Ramis, Coata, llave, Huancané y Suhez, que constituyen el 68 % de los aportes de los ríos) y las precipitaciones en una zona del centro del lago (Rocas Misteriosas) fueron muestreados y analizados para el nitrógeno y el fósforo en 7 a 15 ocasiones en 1981-82. Estos análisis permitieron dar una estimación de primer orden de las entradas de nitrógeno y de fósforo externos en el lago (cuadro 1). Dos veces más de nitrógeno total y 16 veces más de fósforo total entraban en el lago por los aportes de los afluentes que por las lluvias anuales. La relación global de N:P era de 4,3:1 (en peso), muy por debajo de lo que necesita el crecimiento del fitoplancton, que es alrededor de 10 : 1. Los datos sobre las lluvias y los ríos subrayaban también el ritmo estacional de los aportes de nutrientes en el lago Titicaca. Más de 50 % de las lluvias y de sus nutrientes caen en el lago en un período de tres meses : diciembre, enero y febrero. Asimismo, el 75 % del nitrógeno total y el 85 % del fósforo total que entran en el lago cada año por los ríos lo hacen durante el período de caudal máximo en enero, febrero y marzo.

Los reducidos aportes de nitrógeno de origen externo en el lago pueden ser substancialmente aumentados por la fijación de nitrógeno. Aunque las cianobacterias fijadoras de  $N_2$  raramente sobrepasan el 20 % de la biomasa fitoplanctónica, nuestros ensayos por reducción al acetileno nos llevan a pensar que cantidades mucho más grandes de nitrógeno pueden ser potencialmente fijadas por estos organismos que las que entran en el lago por los otros mecanismos (cuadro 1). Sin embargo, la magnitud de la fijación de nitrógeno varía enormemente según los años y la estación, y probablemente ha causado en la bahía de Puno, la mayor parte de las variaciones de biomasa fitoplanctónica y de fotosíntesis durante el período 81-82 (VINCENT *et al.*, 1986). En el lago Titicaca, la desnitrificación debe ser un proceso importante de pérdida de nitrógeno y, al igual que la fijación de  $N_2$ , varía considerablemente con la estación y según los años (VINCENT *et al.*, 1985). La magnitud de las pérdidas en nitratos del Lago Mayor por este mecanismo parece ser extremadamente dependiente de la extensión de la anoxia hipolimnica que, a su vez, varía de un año al otro. En 1981, una capa de agua relativamente extensa del hipolimnion profundo (200-275 m) era anóxica y desprovista de nitrato mensurable. Se ha calculado que la actividad de desnitrificación asociada a este proceso era del mismo orden que el aporte anual en nitrógeno de todas las fuentes, incluida la fijación de nitrógeno. Esta zona anóxica se redujo considerablemente durante la mezcla profunda en agosto de 1981 y, en 1982, la mezcla invernal llevó aguas oxigenadas al fondo del lago. La pérdida neta de nitrógeno por desnitrificación en la columna de agua fue probablemente mucho menos importante en estos períodos.

	Nitrógeno	Fósforo
Ríos	3.70	1.22
Precipitación	1.81	0.07
Total externo	5.51	1.27
Fijación $N_2$	12.91	

Cuadro 1. - Carga en nutrientes de los aportes de los ríos y precipitaciones (VINCENT *et al.*, sin publicar) y de la fijación de nitrógeno (WURTSBAUGH *et al.*, sin publicar) en el lago Titicaca. Las estimaciones son para el nitrógeno total y el fósforo total en  $10^3$  toneladas por año.

### Concentración en sales nutritivas

Las concentraciones en nitrógeno inorgánico disuelto ( $DIN = NO_3^- + NO_2^- + NH_4^+$ ) son a menudo bajas en el lago Titicaca respecto a las cantidades de fósforo soluble reactivo (SRP) disponible para el crecimiento del fitoplancton. Tanto el nitrato como el amonio en las aguas de superficie del Lago Mayor y de la bahía de Puno estaban habitualmente debajo de los límites de detección ( $3,5$  y  $2,5 \mu g N l^{-1}$ , respectivamente) excepto durante o enseguida después de los periodos de mezcla. Las concentraciones en SRP, sin embargo, variaban entre cerca de  $3 \mu g P l^{-1}$  durante el período de estratificación y cerca de  $24 \mu g P l^{-1}$  en el Lago Mayor durante la mezcla profunda (Fig. 3, VINCENT *et al.*, 1984). En la bahía de Puno, el SRP permanecía entre  $1,5$  y  $6 \mu g l^{-1}$  durante la mayor parte de 1981-82 pero con máximos hasta  $11 \mu g l^{-1}$  (VINCENT *et al.*, 1986). La relación DIN:SRP puede dar una indicación útil de la deficiencia en sales nutritivas de las algas; en el lago Titicaca, este valor estaba habitualmente bien por debajo de 10:1, lo que sugiere fuertemente una limitación en nitrógeno.

Las relaciones DIN:SRP en las capas mezcladas del Lago Mayor durante 1982 eran siempre inferiores a 3:1 (VINCENT *et al.*, 1984). Las relaciones DIN:SRP en el hipolimnion profundo, donde la mineralización se presumía completa, era aquí también baja, estableciéndose en promedio a 5:1 (datos no publicados de los autores; VINCENT *et al.*, 1985). El análisis de los datos recogidos por LAZZARO (1981, 1985), en ocho estaciones del Lago Menor, muestra que las concentraciones medias estacionales de SRP varían entre  $4$  y  $8 \mu g N l^{-1}$  mientras que los contenidos en  $NO_3^-$  variaban entre  $4$  y  $8 \mu g N l^{-1}$ , dando relaciones  $NO_3^-$ :SRP siempre inferiores a 1,3:1.

La relación nitrógeno total sobre fósforo total da también un índice del déficit relativo de estos dos nutrientes (cuadro 2). Sin embargo, la relación está afectada por la gran contribución del nitrógeno orgánico disuelto (DON), que en su mayor parte no está disponible biológicamente (PICK y LEAN, 1987). En el lago Titicaca, el DON constituía 65 a 100 % del contenido en nitrógeno total disuelto (TDN) y en los afluentes esta fracción se elevaba a 79-90 % del TDN (VINCENT *et al.*, sin publicar). El promedio de la relación TN:TP para las aguas de superficie del Titicaca era de 11,4:1, lo que es bajo en relación a muchos de los lagos limitados por fósforo de la zona templada (e.g. PICK y LEAN, 1987).

Zona	n	TN:TP	CV (%)
Lago Grande <sup>a</sup>	5	11.4	40.4
Precipitación <sup>b</sup>	6	40.9	73.1
Ríos <sup>c</sup> :			
Ilave	7	4.7	84.8
Ramis	13	12.1	96.4
Coata	10	6.6	69.8

a : muestra a 0 m, 24 de junio a 11 de noviembre de 1982.

b : muestras colectadas el 15 de septiembre - 6 de diciembre 1982, Rocas Misteriosas

c : estos tres ríos contribuyen con el 58 % a los aportes en el lago Titicaca (CARMOUZE y AQUIZE JAEN, 1981). Las muestras fueron colectadas del 18 de febrero de 1981 al 18 noviembre de 1982.

Cuadro 2. - Relaciones medias de nitrógeno total (TN) y de fósforo total (TP) (en peso) en las aguas de la cuenca del lago Titicaca. n= número de periodos de muestreo, CV = coeficiente de variación.

En el lago Titicaca, las concentraciones en sílice reactiva soluble, nutriente que puede limitar el crecimiento de las diatomeas o de otras algas silicosas, bajan a veces hasta contenidos que se aproximan a las concentraciones límites ( $400\text{--}800 \mu\text{g Si (OH)}_4 \text{ l}^{-1}$ , REYNOLDS, 1984). Las concentraciones señaladas en el Lago Menor y en la bahía de Puno varían de  $200$  a  $1.000 \mu\text{g l}^{-1}$  (VINCENT *et al.*, 1984; VINCENT *et al.*, 1986; WURTSBAUGH *et al.*, 1985). En el Lago Menor, las concentraciones medias según las estaciones varían de  $375$  a  $550 \mu\text{g l}^{-1}$  durante las diferentes estaciones (LAZZARO, 1981).

### Experimentos de bio-ensayos

Un apoyo adicional a la hipótesis de una limitación por nitrógeno en el lago Titicaca se obtuvo de bio-ensayos en el curso de los cuales diferentes nutrientes fueron agregados a cultivos de algas del lago. CARNEY (1984) ha medido cómo la adición de nitrógeno, de fósforo, de sílice o de una mezcla de micronutrientes afectaba el crecimiento del fitoplancton en cuatro experimentos de laboratorio semi-continuos. En cada uno de los cuatro experimentos - dos con agua de la bahía de Puno y dos con agua del Lago Mayor -  $\text{NH}_4^+$  aumentaba significativamente la producción de clorofila mientras que adiciones de  $\text{PO}_4^{3-}$  no lo hacían (fig. 1). Sin embargo, cuando se agregaba una mezcla de  $\text{NH}_4^+$  y  $\text{PO}_4^{3-}$ , la clorofila aumentaba todavía más que cuando se agregaba  $\text{NH}_4^+$  solo. Así, si las algas obtenían suficiente nitrógeno, el fósforo se volvía limitante.

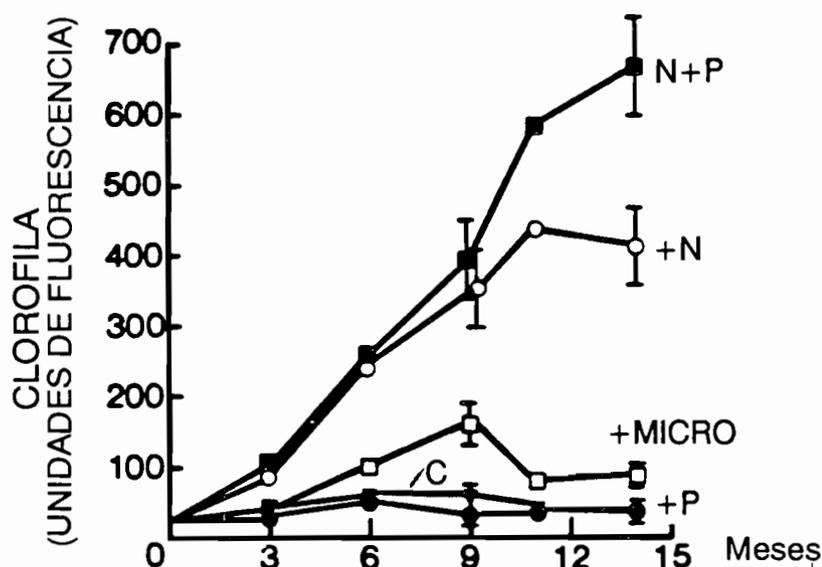


Fig. 1. - Efectos de la adición de los nutrientes sobre el crecimiento algal en un cultivo de plancton natural de la bahía de Puno (29 de octubre-12 de noviembre de 1982). El crecimiento algal estaba controlado por medición de la fluorescencia de la clorofila. Las barras de error indican  $\pm 2$  de error estandar para 4 botellas en cada tratamiento. Las adiciones de nutrientes eran:  $\text{NH}_4^+$ ,  $25 \mu\text{g N l}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ;  $\text{PO}_4^{3-}$ ,  $7 \mu\text{g P l}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ; y una mezcla de micronutrientes con Cu ( $0,3 \mu\text{g l}^{-1}$ ), Mn ( $2,2 \mu\text{g l}^{-1}$ ), Mo ( $1,9 \mu\text{g l}^{-1}$ ), Zn ( $1,3 \mu\text{g l}^{-1}$ ), Co  $58,9 \mu\text{g l}^{-1}$ ) y  $8 \mu\text{g-atom EDTA}$ . Las adiciones de N, N + P y de micronutrientes aumentaban todos significativamente las concentraciones en clorofila (Análisis de varianza;  $p < 0,05$ ). Adaptado de CARNEY (1984).

El nitrógeno era también el principal nutriente limitante en los bio-ensayos efectuados por WURTSBAUGH *et al.* (1985) en 1981. En sus experimentos el agua del Lago Mayor o de la bahía de Puno era incubada *in situ* en grandes bolsas de polietileno. En seis experimentos, el nitrógeno estimuló de manera significativa la fijación del carbono en cuatro ocasiones (fig. 2) y la producción de clorofila en cinco ocasiones. En cambio, las adiciones de fósforo sólo estimularon la fijación de carbono en una ocasión.

Los resultados de los bio-ensayos indicaron que las concentraciones en sílice no limitaban la producción algal en el lago Titicaca. En los diez experimentos en los cuales fue probada, la sílice no estimuló nunca ni la fotosíntesis ni la fijación del carbono (fig. 2 : WURTSBAUGH *et al.*, 1985 ; CARNEY, 1984).

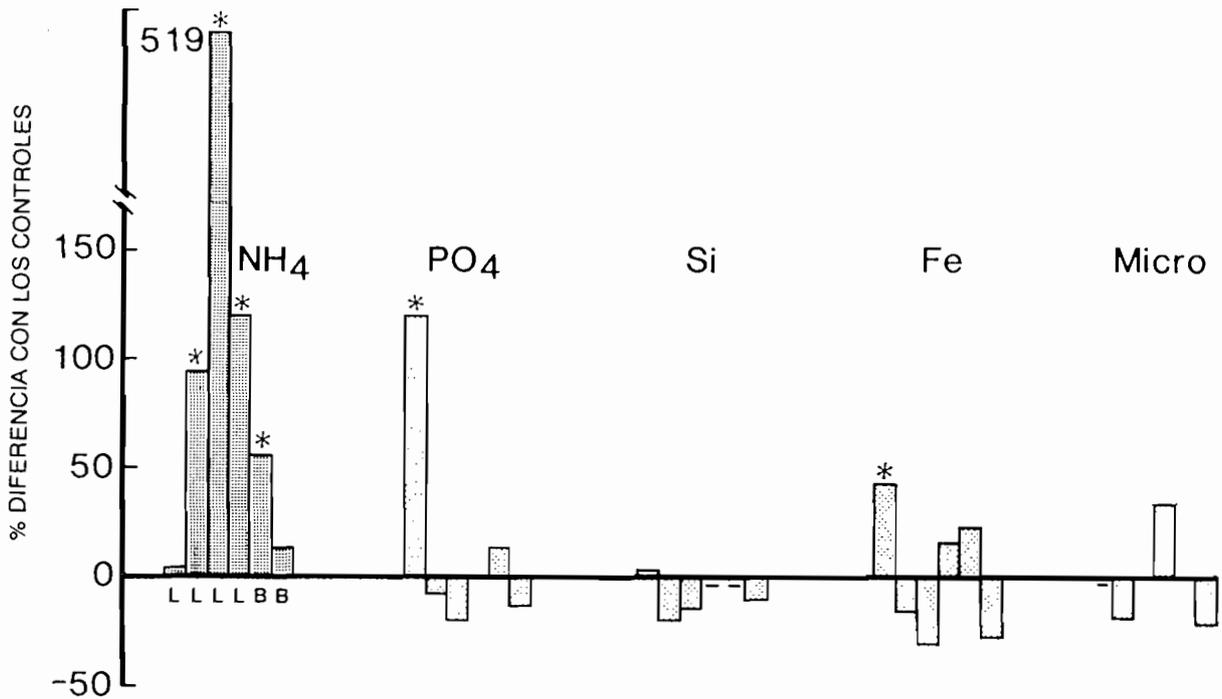


Fig. 2. - Respuesta relativa de la fotosíntesis algal (absorción de  $^{14}\text{C}$ ) a las adiciones de  $\text{NH}_4^+$  o  $\text{NH}_3^-$ ,  $70 \mu\text{g N l}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ;  $\text{PO}_4^{3-}$   $62 \mu\text{g P l}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ; Si,  $280 \mu\text{g Si l}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ;  $\text{FeCl}_2$ ,  $112 \mu\text{g Fe l}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ; y de una mezcla de micronutrientes conteniendo Cu, Mn, Mo, Zn y Co. Los cultivos eran analizados después de incubaciones de 5-6 días y su respuesta calculada con relación a los cultivos de control. \* indica tratamientos significativamente diferentes de los controles ( $p < 0,05$ ; ANOVA seguido por ensayo de Dunnett para comparar cada tratamiento con los controles). L = Lago Mayor; B = bahía de Puno. Los histogramas, de izquierda a derecha, muestran las experiencias realizadas el 19 de marzo, 9 de junio, 17 de septiembre, 26 de noviembre, 19 de mayo y 2 de octubre de 1981. Los experimentos realizados en 1982 no mostraban resultados significativos debido a la varianza elevada entre las replicas y no se muestran aquí. Adaptado de WURTSBAUGH *et al.* (1985).

Los micronutrientes pueden limitar también el crecimiento del fitoplancton en ciertas épocas en el lago Titicaca. CARNEY (1984) ha establecido que una mezcla de micronutrientes estimula la producción de clorofila del agua de la bahía de Puno (fig. 1) pero no la del agua del Lago Mayor. WURTSBAUGH *et al.* (1985) indican que el hierro estimulaba la fotosíntesis en el agua del Lago Mayor en un experimento, pero no en los otros siete (fig. 2). Una mezcla de los micronutrientes sin hierro nunca aumentaba la fotosíntesis.

### Variaciones temporales de la limitación por nutrientes : pruebas fisiológicas

Aunque los bio-ensayos descritos arriba indican que el nitrógeno es un importante nutriente limitante en el lago Titicaca, numerosas pruebas fisiológicas sobre el fitoplancton nos conducen a una mejor comprensión de las variaciones temporales de los factores que controlan el crecimiento algal. En el Lago Mayor, experiencias de enriquecimiento en amonio han demostrado que el fitoplancton era deficiente en nitrógeno durante una gran parte del año, pero con particular intensidad hacia el final de la estratificación térmica (fig. 3). Con la llegada de la mezcla invernal en mayo, el nitrógeno es transportado a la zona fótica (fig. 3A) y la carencia en nitrógeno se reduce casi a cero. Permaneció baja hasta después de establecida la estratificación cuando se agotó el nitrato en el epilimnion (octubre). Así, el fitoplancton en el Lago Mayor resultaba limitado por el nitrógeno durante la mayor parte del período de estratificación, pero no durante el período de mezcla profunda. En la bahía de Puno, no obstante, experiencias de enriquecimiento en amonio indicaban un déficit permanente en nitrógeno en el fitoplancton durante 1982 (VINCENT *et al.*, 1985).

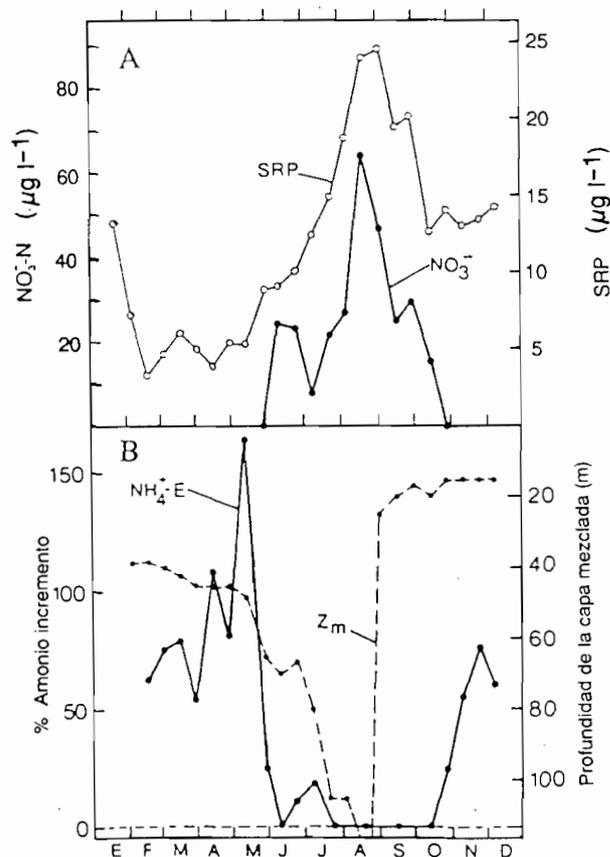


Fig. 3. - Variaciones estacionales de la profundidad de mezcla de los nutrientes disponibles y del déficit en nitrógeno algal en el lago Titicaca en 1982. A : variaciones temporales del fósforo soluble reactivo (SRP) y del  $\text{NO}_3^-$  en el agua de superficie del Lago Mayor ; B : cambios en profundidad del epilimnion ( $Z_m$ ) y déficit en nitrógeno del fitoplancton en las aguas de superficie ( $\text{NH}_4^+\text{-E}$ ). El déficit en nitrógeno era dosificado agregando  $\text{NH}_4^+$  a las muestras de agua y midiendo el aumento relativo sobre controles en incubaciones de absorción de  $\text{C}^{14}$  al abrigo de la luz durante una incubación de 4 horas. El enriquecimiento en amonio de la absorción de carbono al abrigo de la luz se produce solamente cuando el fitoplancton es deficiente en nitrógeno. Adaptado de VINCENT *et al.* (1985).

La importancia de la absorción para almacenaje [luxury uptake], por varios grupos de plancton natural, del nitrógeno inorgánico y del fósforo agregados varía también de manera estacional. Cuando el lago estaba en período de mezcla, o brevemente después de la estratificación, el plancton no acumulaba cantidades significativas del  $\text{NH}_4^+$  o  $\text{PO}_4^{3-}$  agregados (Fig. 4). En cambio, durante el medio o al final de la estratificación, el nitrógeno, y a un menor nivel el fósforo, eran absorbidos rápidamente y almacenados por el plancton, indicando un déficit en nutrientes en esta época.

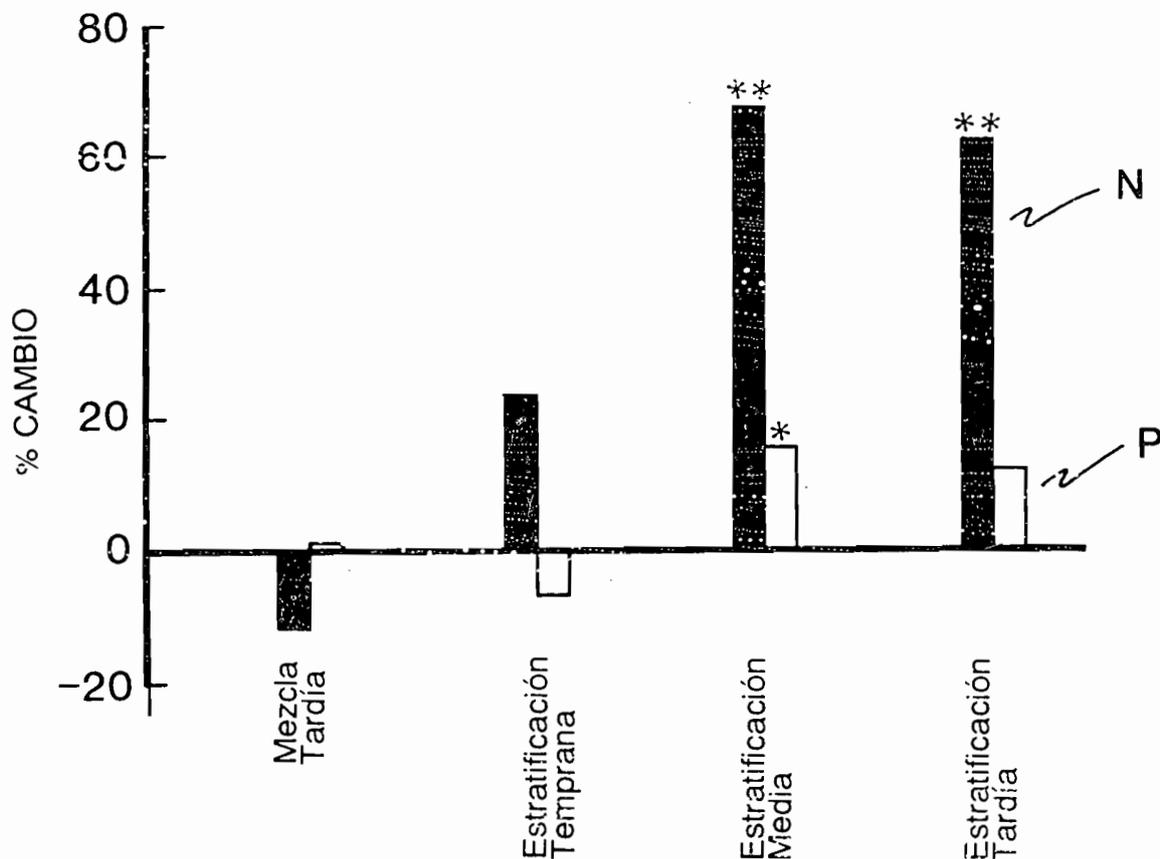


Fig. 4. - Absorción para almacenaje [luxury uptake] de nitrógeno y de fósforo por el seston en el Lago Mayor durante cuatro períodos del ciclo de mezcla en 1982. El plancton se incubaba dos horas en el laboratorio con adición de  $\text{NH}_4^+$  y  $\text{PO}_4^{3-}$ . La cantidad de N y de P en las células era entonces comparada con los controles que no habían recibido nutrientes. Finales de mezcla, 5 de agosto ; primera estratificación, 15 de octubre ; a mitad de la estratificación, 18 de febrero ; finales de estratificación, 11 de abril. Análisis estadístico, Prueba F de comparación ortogonal de ANOVA, \*\*  $p < 0.005$ , \*  $p < 0.05$ . Adaptado de VINCENT *et al.* (1985).

Ensayos sobre la absorción del  $^{32}\text{PO}_4$  han mostrado que existía variaciones estacionales en las reservas en fósforo del fitoplancton lacustre, pero que era poco probable que este nutriente fuera limitante (cuadro 3). Durante la mezcla invernal, o brevemente después cuando las concentraciones en SRP eran elevadas en las aguas de superficie, tanto en el Lago Mayor como en la bahía de Funo, las tasas de renovación del fósforo eran siempre inferiores a  $0,008 \text{ \% min}^{-1}$ . Durante los períodos de estratificación, cuando las concentraciones en SRP caen por debajo de  $9 \mu\text{g P l}^{-1}$ , las tasas de renovación se elevan entre  $0,01$  y  $1,7 \text{ \% min}^{-1}$ . Sin embargo, estas tasas de renovación más rápidas sugieren que las algas estaban relativamente llenas de fósforo, ya que tasas de  $3-10 \text{ \% min}^{-1}$  son características del fitoplancton limitado por fósforo (WETZEL, 1983).

	Lago Grande			Bahía de Puno		
	Absorción (%/min.)	T/R (min.)	FSR ( $\mu\text{g l}^{-1}$ )	Absorción (%/min.)	T/R (min.)	FSR ( $\mu\text{g l}^{-1}$ )
20 Feb.	0.017	$5.9 \times 10^3$	4.0	1.667	$6.0 \times 10^1$	-
18 Mar.	0.036	$2.8 \times 10^3$	5.9	0.108	$9.3 \times 10^2$	11.2
20 May.	0.011	$8.9 \times 10^3$	9.0	0.077	$1.3 \times 10^3$	8.4
17 Jul.	0.001	$8.7 \times 10^4$	13.6	0.008	$1.2 \times 10^4$	-
25 Sep.	<.001	$> 10^5$	19.5	<.001	$> 10^5$	17.1
7 Dic.	<.001	$> 10^5$	14.6	0.001	$8.2 \times 10^4$	-

Cuadro 3. - Índice de absorción de  $^{32}\text{PO}_4$ , tiempo de renovación (T/R) y concentraciones en fósforo soluble reactivo (SRP) en las aguas de superficie del Lago Mayor y de la bahía de Puno en 1982. Los índices de absorción fueron medidos inyectando  $^{32}\text{PO}_4$  en muestras de agua del lago y midiendo su acumulación en el seston después de periodos de 2, 4, 8, 16, 30 y 60 minutos. Los índices eran calculados según las regresiones log-normales de los datos de absorción sobre el período de tiempo. El tiempo de renovación es el período de tiempo necesario a  $\text{PO}_4$  para renovarse completamente en el medio. Adaptado según VINCENT *et al.* (1985).

## Discusión

Los datos sobre los nutrientes disueltos, los resultados de los ensayos fisiológicos y de los bio-ensayos mencionados aquí muestran que el fitoplancton en el lago Titicaca era habitualmente deficiente en nitrógeno, excepto durante el período de mezcla. Los resultados de los bio-ensayos sugerían que el fósforo limitaría a menudo la producción algal si el déficit en nitrógeno era superado. No obstante, variaciones temporales en la disponibilidad y la demanda de diferentes nutrientes pueden haber hecho que nutrientes diferentes del nitrógeno fueran limitantes. Por ejemplo, cuando las concentraciones de fósforo en el lago Titicaca cayeron a niveles muy bajos después de la prolongada estratificación térmica de 1981, el fósforo fue el principal elemento limitante de la fotosíntesis (fig. 2 ; WURTSBAUGH *et al.*, 1985). Micronutrientes tales como el hierro o el molibdeno pueden haber limitado también la productividad en algunos momentos (figs. 1, 2). Sin embargo, el nitrógeno parece limitar la producción la mayor parte del año, por lo menos durante los dos años para los cuales tenemos suficientes datos.

En algunos lagos, el déficit en nitrógeno es reducido cuando las cianobacterias se vuelven abundantes y fijan  $\text{N}_2$  atmosférico (SCHINDLER, 1977 ; HECKY y KILHAM, 1988). Aunque las algas verdes y las diatomeas dominan en los diferentes tipos de plancton del lago Titicaca, las cianobacterias son también abundantes (CARNEY *et al.*, 1987 ; LAZZARO, 1981, 1985). La fijación del nitrógeno en el lago era importante con índices anuales variando entre 2 y  $4 \text{ g Nm}^{-2}$  en el Lago Mayor (WURTSBAUGH *et al.*, datos no publicados). Sin embargo, la persistencia, medida experimentalmente, de una limitación en nitrógeno conduce a pensar que la fijación del nitrógeno era incapaz de compensar el déficit.

¿ Qué es lo que limitaba entonces la fijación del nitrógeno en el lago ? Los resultados de los bio-ensayos con el agua del Lago Mayor y de la bahía de Puno mostraban que tanto adiciones de fósforo como de hierro estimulaban la fijación del nitrógeno (fig. 5 ; WURTSBAUGH *et al.*, 1985). En otros lagos, se ha mostrado que estos dos nutrientes limitaban la fijación de nitrógeno (véanse HECKY y KILHAM , 1988 ; WURTSBAUGH y HORNE, 1983). Los contenidos en SRP en el lago Titicaca (fig. 3) fluctúan alrededor de  $10 \mu\text{g l}^{-1}$ , contenido que según algunos autores es necesario para que se desarrollen cianobacterias fijadoras de nitrógeno (PICK y LEAN, 1987 ; MARGALEF, 1983). En consecuencia, aunque los contenidos en fósforo puedan haber permitido alguna fijación de nitrógeno, pueden haber limitado las cianobacterias de tal manera que éstas no podían compensar completamente el déficit en nitrógeno. Un enriquecimiento en fósforo (o en hierro) podría aumentar las poblaciones de cianobacterias fijadoras de nitrógeno y aumentar así la productividad total del lago Titicaca. La relación TN:TP moderada del agua del lago (11,4:1) sugiere también que el fósforo puede limitar la producción en el lago Titicaca. Además del fósforo, otros factores tales como la estabilidad de la columna de agua, la temperatura y la limitación del hierro antes mencionada, podrían regular también la abundancia de las cianobacterias y la fijación de nitrógeno en el ecosistema (VINCENT , 1989). Son necesarios muchos más trabajos sobre el lago Titicaca, y en otras partes, para comprender bien los factores limitando la fijación de  $\text{N}_2$  por las cianobacterias y cómo éstos conducen a déficits en nitrógeno en los ecosistemas acuáticos.

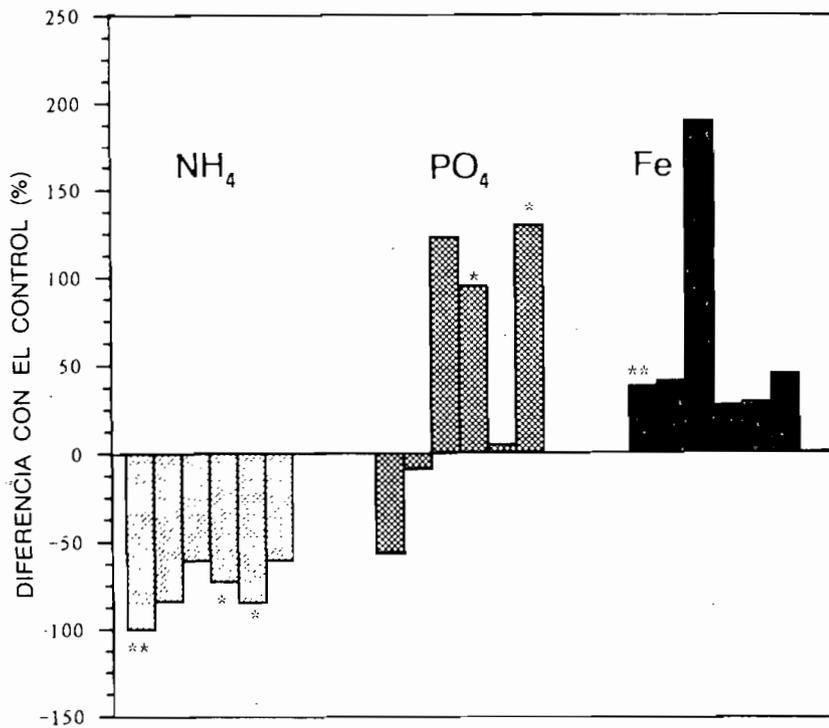


Fig. 5. - Efectos de las adiciones de nutrientes sobre los índices de fijación del nitrógeno en las cianobacterias (algas verde-azules) en el lago Titicaca. Muestras naturales del lago eran incubadas 5-6 días en los cultivos experimentales y luego dosificadas con la técnica de la reducción del acetileno para medir los índices de fijación. Una adición de micronutrientes disminuía significativamente la fijación durante una sola experiencia mientras que la sílice no tenía efecto significativo (no mostrado). Las concentraciones de nutrientes agregados son las mismas que las indicadas para la fig. 2. Cada grupo de histogramas, de izquierda a derecha, indica las siguientes experiencias : Lago Mayor, 26 nov. 1981, 4 feb. 1982, 19 feb. 1982 ; bahía de Puno, 19 may. 1981, 2 oct. 1981, 26 ene. 1982. Análisis estadístico ANOVA seguido por prueba de Dunnett ; \*  $p < 0,05$ , \*\*  $p < 0,01$ . Adaptado de WURTSBAUGH *et al.* (1985).

Varios factores biogeoquímicos pueden favorecer la limitación por nitrógeno en el lago Titicaca. En primer lugar, la desnitrificación del hipolimnion puede retirar del ecosistema grandes cantidades de  $\text{NO}_3^-$  durante los períodos de anoxia hipolimnionica y disminuir así la relación N:P (VINCENT *et al.*, 1985). En segundo lugar, el elevado índice de erosión de las rocas sedimentarias marinas ricas en fósforo de la cuenca vertiente puede causar una carga en P relativamente elevada (WURTSBAUGH *et al.*, 1985). Además, WURTSBAUGH *et al.* (1985) sugieren que la fijación de nitrógeno puede ser baja en los medios terrestres rodeando el Titicaca y que ésta puede contribuir a la relativa pobreza en nitratos del agua de los ríos que llegan al lago. Por último, los contenidos de  $\text{NO}_3^-$  y  $\text{NH}_4^+$  de origen antrópico en la atmósfera pueden ser relativamente bajos en relación a los de las regiones industrializadas del mundo donde las lluvias ácidas pueden elevar la carga en nitrógeno (HEIL *et al.*, 1988).

### ***Agradecimientos***

Este programa no hubiera sido posible sin el apoyo administrativo de E. BUSTAMANTE, J. VERA RIVAS-PLATA y sus colaboradores del Instituto del Mar del Perú. Agradecemos especialmente C. RONCAL, P. NEALE, A. PAWLEY, M. HALLORAN, T. SOMMERS y E. MORENO por su valiosa asistencia en los trabajos de laboratorio. P. CASTILLO, P. FLORES, T. FLORES, V. ANGLAS, J. QUISPE, V. VILLEGAS y A. APARICIO nos ayudaron en los trabajos de campo del programa. J. L. Riera Rey asistió en la traducción del manuscrito a castellano. El estudio fue financiado por la National Science Foundation Grants DEB 7921933, y por créditos procedentes del Instituto del Mar del Perú y de la Universidad de California en Davis.

## Referencias

- BAXTER (R.M.), PROSSER (M.V.), TALLING (J.F.), WOOD (R.R.), 1965. – Stratification in tropical African lakes at moderate altitudes (1,500 to 2,000 m). *Limnol. Oceanogr.*, 10 : 510–520.
- BAZOBERRY (Q.), 1968. – Balance hídrico del Lago Titicaca. Dir. de Irrig. Min. Fom., Lima.
- BOULANGE (B.), AQUIZE JAEN (E.), 1981. – Morphologie, hydrographie et climatologie du lac Titicaca et de son bassin versant. *Revue Hydrobiol. trop.*, 14 (4) : 269–287.
- BOULANGE (B.), VARGAS (C.), RODRIGO (L.A.), 1981. – La sédimentation actuelle dans le lac Titicaca. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (4) : 299–309.
- CARMOUZE (J. P.), AQUIZE JAEN (E.), 1981. – La régulation hydrique du lac Titicaca et l'hydrologie de ses tributaires. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (4) : 311–328.
- CARMOUZE (J. P.), MIRANDA (I.), 1978. – Estudio de los factores de control de los carbonatos disueltos en las aguas del lago Titicaca. Proceso de precipitación de calcita. *Rev. Boliviana de Química*, 2 (1) : 57–67.
- CARMOUZE (J. P.), ARZE (C.), QUINTANILLA (J.), 1977. – Circulación de materia (agua, sales disueltas) a través del sistema fluvio-lacustre del Altiplano. *Cah. ORSTOM, sér. Géol.*, 10 (1) : 49–68.
- CARMOUZE (J. P.), ARZE (C.), QUINTANILLA (J.), 1977. – La régulation hydrique des lacs Titicaca et Poopó. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 11 (1) : 269–283.
- CARMOUZE (J. P.), ARZE (C.), QUINTANILLA (J.), 1981. – Régulation hydrochimique du lac Titicaca et l'hydrochimie de ses tributaires. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (4) : 329–348.
- CARMOUZE (J. P.), ARZE (C.), QUINTANILLA (J.), 1984. – Le lac Titicaca : stratification physique et métabolisme associé. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 17 (1) : 3–12.
- CARMOUZE (J. P.), AQUIZE JAEN (E.), ARZE (C.), QUINTANILLA (J.), 1983. – Le bilan énergétique du lac Titicaca. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 16 (2) : 135–144.
- CARNEY (H.J.), 1984. – Productivity, population growth and physiological responses to nutrient enrichments by phytoplankton of Lake Titicaca, Peru-Bolivia. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22 : 1253–1257.
- CARNEY (H.J.), RICHESON (P.J.), ELORANTA (P.), 1987. – Lake Titicaca (Peru/Bolivia) phytoplankton : Species composition and structural comparison with other tropical and temperate lakes. *Arch. Hydrobiol.*, 110 : 365–385.
- CHURUTA SALLUGA (J.), MAMANI HUANCA (L.A.), 1977. – Hidrología de la cuenca del río Ramis. Tesis Ing. Agron. UNTA, Puno : 173 p.
- CSANADY (G.T.), 1973. – Turbulent diffusion in the environment. Reidel, Dordrecht, 248 p.
- DERKOSCH (I.), LÖFFLER (H.), 1960. – Spektrochemische Spurenanalyse Südamerikanischer Binnengewässer. *Ark. Geofysik*, 3 : 337–345.
- DUSSART (B.), 1966. – Limnologie. L'étude des eaux continentales. Gauthiers-Villars, Paris, 677 p.
- ELSER (J.J.), MARZOLF (E.R.), GOLDMAN (C.R.), 1990. – Phosphorus and nitrogen limitation of phytoplankton growth in freshwaters of North America : a review and critique of experimental enrichments. *Can. J. Fish and Aquat. Sci.*, 47 : 1468–1477.

- GILSON (H.), 1939-40. – The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937. *Trans. Linn. Soc. London*, ser. 3, 1 : 1-357.
- GILSON (H.), 1964. – Lake Titicaca. *Verh. Internat. Verein Limnol.*, 15 : 112-127.
- GOLDMAN (C.R.), 1981. – Lake Tahoe : two decades of change in a nitrogen deficient oligotrophic lake. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 21 : 45-70.
- GOLDMAN (C.R.), JASSBY (A.), POWELL (T.), 1989. – Interannual fluctuations in primary production: meteorological forcing at two subalpine lakes. *Limnol. Oceanogr.*, 34: 310-323.
- GOLTERMAN (H.L.), 1975. – *Physiological limnology*. Elsevier Scientific, Amsterdam, 489 p.
- GUYOT (J.L.), BOURGES (J.), HOORELBECKE (R.), ROCHE (M.A.), CALLE (H.), CORTES (J.), BARRAGAN (M.C.), 1988. – Exportation de matières en suspension des Andes vers l'Amazonie par le Rio Béni, Bolivie. Proc. Porto Alegre Symposium, December 1988. IAHS, n° 174 : 443-451.
- GUYOT (J.L.), CALLE (H.), CORTES (J.), PEREIRA (M.), 1990. – Transport de matières dissoutes et particulaires des Andes vers le Rio de La Plata par les tributaires boliviens (rios Pilcomayo et Bermejo) du Rio Paraguay. *J. Sci. Hydrol.*, 35 (6) : 653-665.
- GUYOT (J.L.), ROCHE (M.A.), NORIEGA (L.), CALLE (H.), QUINTANILLA (J.), 1990. – Salinities and sediment loads on the Bolivian Highlands. *J. Hydrol.*, 113 : 147-162.
- GUYOT (J.L.), BOURGES (J.), CALLE (H.), CORTES (J.), HOORELBECKE (R.), ROCHE (M.A.), 1991. – Transport of suspended sediments to the Amazon by an andean river : the River Mamore, Bolivia. Fourth Internat. Symposium on River Sedimentation, Beijing, November 1989 (in press).
- HECKY (R.E.), KILHAM (P.), 1988. – Nutrient limitation of phytoplankton in freshwater and marine environments : A review of recent evidence on the effects of enrichment. *Limnol. Oceanogr.*, 33 : 796-822.
- HEGEWALD (E.), ALDAVE (A.), HAKULI (T.), 1976. – Investigations on the lakes of Peru and their phytoplankton. 1 : Review of literature, description of the investigated waters and chemical data. *Arch. Hydrobiol.*, 78 (4) : 494-506.
- HEGEWALD (E.), RUNKEL (K.H.), 1981. – Investigations on the lakes of Peru and their phytoplankton. 6 : Additional chemical analyses. *Arch. Hydrobiol.*, 92 (1) : 31-43.
- HEIL (G.W.), WERGER (M.J.A.), de MOL (W.), van DAM (D.), HEIJNE (B.), 1988. – Capture of atmospheric ammonium by grassland canopies. *Science*, 239 : 764-765.
- HOWE (M.R.), TAIT (R.I.), 1969. – Some observations of the diurnal heat wave in the ocean. *Limnol. Oceanogr.*, 14: 16-22.
- HUTCHINSON (G.E.), 1957. – *A treatise on Limnology. I. Geography, Physics, and Chemistry*. John Wiley & Sons, New York, 1015 p.
- HUTCHINSON (G.E.), LÖFFLER (H.), 1956. – The thermal classification of lakes. *Proc. Nat. Acad. Sci. USA*, 42: 84-86.
- ILTIS (A.), 1987. – Datos sobre la temperatura, el pH, la conductibilidad eléctrica y la transparencia de las aguas de superficie del lago Titicaca boliviano (1985-1986). UMSA-ORSTOM, La Paz, Informe 3 : 19 p., multigr.
- IVANOFF (A.), 1975. – *Introduction à l'Océanographie. Tome II*. Vuibert. Paris, 340 p.

- JACOBS (W.C.), 1951. – The energy exchange between sea and atmosphere and some of its consequences. *Bull. Scrips Inst. of Oceanogr. Tech. Ser. Univ. of Calif.*, 6 : 27–122.
- KESSLER (A.), 1970. – Über den Jahresgang des potentiellen Verdunstung im Titicaca-Becken. *Arch. Met. Geoph. Biokl.*, Ser. B, 18 : 239–252.
- KESSLER (A.), MONHEIM (F.), 1968. – Der Wasserhaushalt Titicacasees nach neueren Messergebnissen. *Erkunde, Arch. für Wissenschaft. Geogr.*, Bonn, 22 (4) : 275–283.
- KITTEL (T.), RICHERSON (P.J.), 1978. – The heat budget of a large tropical lake, Lake Titicaca (Perú-Bolivia). *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 20: 1203–1209.
- LAZZARO (X.), 1981. – Biomasses, peuplements phytoplantoniques et production primaire du lac Titicaca. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14: 349–380.
- LAZZARO (X.), 1985. – Poblaciones, biomasa y producciones fitoplanctónicas del Lago Titicaca. *Rev. Inst. Ecol.*, La Paz, 7 : 23–64.
- LEWIS (M.W., Jr.), 1973. – The thermal regime of Lake Lanao (Philippines) and its theoretical implications for tropical lakes. *Limnol. Oceanogr.*, 18: 200–217.
- LEWIS (M. W., Jr.), 1983. – Temperature, heat and mixing in Lake Valencia, Venezuela. *Limnol. Oceanogr.*, 28 : 273–286.
- LÖFFLER (H.), 1960. – Limnologische Untersuchungen an Chilenischen und Peruanischen Binnengewässern. *Ark. Geofysik*, 3 : 155–254.
- MEYBECK (M.), 1979. – Concentrations des eaux fluviales en éléments majeurs et apports en solution aux océans. *Rev. Géol. Dynam. et Géogr. Phys.*, 21 (3) : 215–216.
- MONHEIM (F.), 1956. – Beiträge zur Klimatologie und Hydrologie des Titicacabeckens. *Selbstverl. d. Geograph. Heidelberg* : 152 p.
- MONTGOMERY (H.A.C.), THOM (N.S.), COKBURN (A.), 1964. – Determination of dissolved oxygen by the Winkler method and the solubility of oxygen in pure water and sea water. *J. Appl. Chem.*, 14 : 280–296.
- NEALE (P.J.), RICHERSON (P.J.), 1987. – Photoinhibition and the diurnal variation of phytoplankton photosynthesis – I. Development of a photosynthesis-irradiance model from studies of *in situ* responses. *J. Plank. Res.*, 9: 167–193.
- NEVEU-LEMAIRE (M.), 1906. – Les lacs des hauts-plateaux de l'Amérique du Sud. Imprimerie nationale, Paris, 197 p.
- PAERL (H.W.), 1982. – Factors limiting productivity of freshwater ecosystems. *In* : Advances in microbial ecology, Marshall ed.; Plenum Press, New York, 6 : 75–110.
- PERRIN de BRICHAMBAUT (C.), LAMBOLEY (G.), 1968. – Le rayonnement solaire au sol et ses mesures. Cahiers de l'AFEDES : 111 p.
- PICK (F.), LEAN (D.R.S.), 1987. – The role of macronutrients (C, N, P) in controlling cyanobacterial dominance in temperate lakes. *New Zeal. J. Mar. Freshw. Res.*, 21 : 425–434.
- POSNANSKY (A.), 1911. – El clima del Altiplano y la extensión del Lago Titicaca con relación a Tihuanacu en épocas prehistóricas. Tipografía comercial de Ismael Argote, La Paz, 29 p.

- POWELL (T.), KIRKISH (M.H.), NEALE (P.J.), RICHEISON (P.J.), 1984. – The diurnal cycle of stratification in Lake Titicaca: eddy diffusion. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22 : 1237–1242.
- QUINTANILLA (J.), CALLICONDE (M.), CRESPO (P.), 1987. – La química del lago Titicaca y su relación con el plancton. Documento de pesca 004, Oldepesca, Lima, 321 p., multigr.
- QUISPE ZAPARA (L.L.), AMANQUI AMANQUI (A.A.), 1978. – Caracterización hidrológica de la cuenca del río Coata. Tesis Ing. Agron. UNTA, Puno : 143 p.
- REYNOLDS (C.S.), 1984. – The ecology of freshwater phytoplankton. Cambridge University Press, Cambridge, 384 p.
- RICHEISON (P.J.), WIDMER (C.), KITTEL (T.), 1977. – The limnology of lake Titicaca (Peru–Bolivia). Univ. California, Davis. *Inst. Ecology*, 14, 78 p., multigr.
- RICHEISON (P.J.), WIDMER (C.), KITTEL (T.), LANDA (A.), 1975. – A survey of the physical and chemical limnology of lake Titicaca. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19 : 1498–1503.
- RICHEISON (P.J.), NEALE (P.J.), WURTSBAUGH (W.A.), ALFARO (R.), VINCENT (W.F.), 1986. – Patterns of temporal variation in Lake Titicaca, a high altitude tropical lake. 1 : Background, physical and chemical processes and primary production. *Hydrobiologia*, 138 : 205–220.
- SCHINDLER (D.W.), 1977. – The evolution of phosphorus limitation in lakes. *Science*, 195 : 260–262.
- SMITH (V.H.), 1982. – The nitrogen and phosphorus dependence of algal biomass in lakes : an empirical and theoretical analysis. *Limnol. Oceanogr.*, 27 : 1101–1112.
- SMITH (V.H.), 1983. – Nutrient dependence of primary productivity in lakes. *Limnol. Oceanogr.*, 28 : 1051–1064.
- S.N.D.C. – G.T.Z., 1981. – Programa de irrigación Altiplano/valles. Estudio de factibilidad Huarina. Salzgitter Consult GmbH, La Paz, multigr.
- TALLING (J.F.), 1969. – The incidence of vertical mixing and some biological and chemical consequences in tropical African lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 17 : 998–1012.
- TALLING (J.F.), 1969. – The annual cycle of stratification and phytoplankton growth in Lake Victoria (East Africa). *Internat. Rev. ges. Hydrobiol.*, 51 : 545–621.
- TAYLOR (M.), AQUIZE JAEN (E.), 1984. – A climatological energy budget of Lake Titicaca (Peru/Bolivia). *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22 : 1246–1251.
- TEJADA CARI (A.), 1977. – Caracterización hidrológica de la cuenca del río Ilave. Tesis Ing. Agron. UNTA, Puno, 104 p.
- VALLENTYNE (J.R.), 1957. – Principles of modern limnology. *American Scientist*, 45 (3) : 218–244.
- VINCENT (W.F.), 1989. – Cyanobacterial growth and dominance in two eutrophic lakes : review and synthesis. *Arch. Hydrobiol.*, 32 : 239–254.
- VINCENT (W.F.), WURTSBAUGH (W.A.), VINCENT (C.L.), RICHEISON (P.J.), 1984. – Seasonal dynamics of nutrient limitation in a tropical high–altitude lake (Lake Titicaca, Peru–Bolivia) : application of physiological bioassays. *Limnol. Oceanogr.*, 29 : 540–552.

- VINCENT (W.F.), VINCENT (C.L.), DOWNES (M.T.), RICHERSON (P.J.), 1985. – Nitrate cycling in Lake Titicaca (Peru-Bolivia): the effects of high-altitude and tropicality. *Freshw. Biol.*, 15: 31-42.
- VINCENT (W.F.), WURTSBAUGH (W.A.), NEALE (P.J.), RICHERSON (P.J.), 1986. – Polymixis and algal production : latitudinal effects on the seasonality of photosynthesis. *Freshw. Biol.*, 16: 781-803.
- VOLLENWEIDER (R.A.), 1976. – Advances in defining critical loading levels for phosphorus in lake eutrophication. *Mem. Ist. Ital. Idrobiol.*, 33 : 53-83.
- WASSON (J.G.), GUYOT (J.L.), SANEJOUAND (H.), 1991 – Premières données concernant le carbone organique transporté par le Rio Desaguadero (Altiplano bolivien). *Rev. Fr. Sci. Eau* (in press).
- WASSON (J.G.), MARIN (R.), 1988. – Tipología y potencialidades biológicas de los ríos de altura en la región de La Paz (Bolivia). Congreso Iberoamericano y del Caribe sobre la Pesca y la Acuicultura, Isla Margarita, Venezuela, 8-14 Mayo 1988 : p. 120, multigr.
- WETZEL (R.G.), 1983. – Limnology. Saunders College Publishing, Philadelphia, 767 p.
- WIDMER (C.), KITTEL (T.), RICHERSON (P.J.), 1975. – A survey of the biological limnology of Lake Titicaca. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19 : 1501-1510.
- WURTSBAUGH (W.A.), HORNE (A.J.), 1983. – Iron in eutrophic Clear Lake, California : its importance for algal nitrogen fixation and growth. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.*, 40 : 1419-1429.
- WURTSBAUGH (W.A.), VINCENT (W.F.), ALFARO TAPIA (R.), VINCENT (C.L.), RICHERSON (P.J.), 1985. – Nutrient limitation of algal growth and nitrogen fixation in a tropical alpine lake, Lake Titicaca (Peru/Bolivia). *Freshwat. Biol.*, 15 : 185-195.



# VI

*COMUNIDADES  
BIOLOGICAS*



## *VI.1 EL FITOPLANCTON*



## VI.1 a Las diatomeas

SIMONE SERVANT-VILDARY

Las diatomeas del lago Titicaca son conocidas hasta la fecha solamente por los trabajos de FRENGUELLI (1939), RICHERSON *et al.* (1986) y CARNEY *et al.* (1987), sobre muestras en la parte peruana del lago, y por LIBERMAN y MIRANDA (1987) en la parte boliviana.

La flora descrita aquí fue establecida a partir de recolecciones efectuadas en once estaciones de la parte boliviana del lago. Este trabajo, como aquéllos citados más arriba, dan sin embargo una imagen instantánea y limitada en el espacio de este componente de la flora. Las condiciones físico-químicas del medio presentan cierta variabilidad horaria y diaria que resulta de la altura elevada del lago, la reacción de la flora a estos cambios es muy rápida. Por eso es difícil, sin medidas y muestreos regulares en el curso del día y sobre un largo período, establecer un inventario representativo y exhaustivo del potencial florístico de este medio.

### Métodos

Las diatomeas estudiadas fueron fijadas con formol y los plastos fueron observados primeramente en material no preparado. Las muestras fueron después tratadas y lavadas con el fin de eliminar la materia orgánica para tener una mejor observación de los frústulos con el microscopio óptico.

Los días y horas de recolección están indicados en las líneas 2 y 4 del cuadro 1, para 11 estaciones localizadas en la fig. 1. Las diatomeas se extrajeron con redes para plancton en las aguas superficiales; solamente la muestra 10 es un lavado de characeas procedente de las estaciones 1 y 10. Hemos agrupado en este mismo cuadro cierto número de valores de parámetros físico-químicos medidos en el momento de las recolecciones, o calculados a partir de unas cincuenta medidas efectuadas ya sea en el lago Menor, o en el lago Mayor, en los mismos meses que las pescas (ILTIS, 1987).

### La flora de las diatomeas

Como ya lo han señalado los autores citados a comienzos de este capítulo, la flora diatómica pelágica del lago Titicaca parece poco variada. Hemos determinado 101 taxones entre los cuales solamente 38 son abundantes, lo que es muy poco para un medio de agua dulce de esta extensión. El número de especies planctónicas verdaderas es bajo, comparado con el número de especies de agua poco profunda ya que las estaciones están situadas en su mayoría cerca de las orillas, donde se desarrollan las especies bénticas, epifitas o planctónicas facultativas (cf. cuadro 2). Los géneros más variados son *Navicula*, *Nitzschia*, *Fragilaria* y *Cyclotella*, y los más abundantes son

ORSTOM Fonds Documentaire

N° : 36617, ex 2

Cote : A

*Cyclotella* y *Fragilaria*. FRENGUELLI (1939) había determinado 118 taxones en 7 estaciones, pero este autor consideraba que solamente 38 especies realmente estaban presentes en el lago. CARNEY *et al.* en un estudio realizado en 1987 señalan 50 especies de las cuales 25 son abundantes.

El análisis de nuestros muestreos permite, en función de la naturaleza de las poblaciones encontradas, distinguir seis grupos taxonómicos.

1. (Estaciones 44 y 48). Este grupo está dominado por los *Cyclotella* esteligeroides planctónicos. La estación 44, diferente por sus aguas turbias, está caracterizada por una mayor variedad específica, esencialmente ligada al desarrollo de los epifitas como ser los *Achnanthes delicatula* y *Amphora pediculus*.

2. (Estación 27). Se distingue de todas las otras por la abundancia de *Cocconeis*, entre los cuales está *C. titicacaensis*, y además *Nitzschia admissoides* y *Fragilaria capucina*. Esta flora puede depender de la baja conductividad medida en esta estación o simplemente ser representativa de un medio poco profundo, colonizado por plantas acuáticas, medio ambiente preferencial de los *Cocconeis*.

3. (Estaciones 1 y 39). La población se distingue por la presencia casi exclusiva de *Cyclotella andina*. Estas dos estaciones son muy diferentes por la profundidad (80 y 3.5 m) y la temperatura (12.6 y 8.9°C), y sólo tienen en común el hecho de haber sido muestreadas en junio de 1985. THERIOT *et al.* (1985) señalan también que las densidades de *C. andina* aumentan en dos estaciones también de diferente profundidad (147 m y 14 m), pero recolectadas entre los meses de mayo y agosto. Es en esta época del año que se sitúa, según los autores, una ruptura de la estratificación térmica, que se acompaña de un aumento de las sales nutritivas en el lago Mayor. La abundancia de esta especie en las estaciones estudiadas a esta época del año, podría explicarse por este factor.

4. (Estaciones 5, 6 y 51). Este grupo sólo contiene escasas *C. andina*, pero se caracteriza por el desarrollo de *Fragilaria crotonensis*. Estas estaciones están ubicadas en zona profunda, respectivamente a 25, 40 y 150 m. *F. crotonensis* que se presenta en largas cadenas (figs. 22 - 23) sería aquí netamente planctónica. Hay que señalar la presencia no explicada, conociendo sus preferencias ecológicas habituales (meso a euhalobia) de *Entomoneis paludosa* var. *salina* en la estación 5. Esta especie no ha sido muestreada en ninguna otra parte del lago Titicaca.

5. (Estaciones 4 y 10, consideradas como una sola estación). Los grupos presentes en estas dos poblaciones son parecidos debido a la presencia de *Fragilaria ulna*, *Mastoglia smithii* y *M. atacamae* que no se encuentra, o sólo muy aislada, en otras estaciones. Asociadas a estos taxones, se encuentran especies que pueden, como las dos últimas, adaptarse a aguas relativamente cargadas en sales disueltas como ser *Nitzschia denticula* y *Nitzschia palea debilis* (SERVANT-VILDARY y ROUX, en impresión).

6. (Estaciones 9). Este último grupo es parecido al anterior, pero se diferencia por la abundancia de *Navicula pseudolanceolata*. No se explica el desarrollo de esta especie sólo en la estación 9, puesto que las estaciones 4, 9 y 10 se encuentran muy próximas las unas de las otras y localizadas en la parte norte del lago Menor..

### ***Observaciones sobre la morfología de algunos taxones***

Hemos considerado aquí sólo las especies abundantes o características, la lista completa de los taxones recolectados está dada en el cuadro 2.

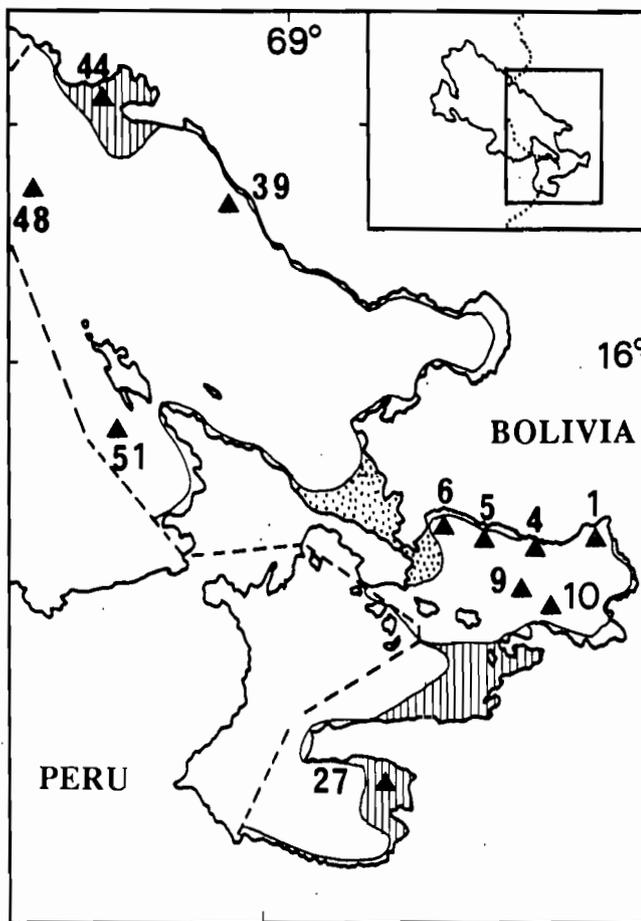


Fig. 1. - Ubicación de los puntos de muestreo en la parte boliviana del lago Titicaca.

	Lago Mayor (este)				Lago Menor (sud)	Lago Menor (norte)					Characeas
1)	48	51	39	44	27	6	5	4	9	1	10
2)	17/10/86	17/12/86	27/6/85	17/10/86	9/12/85	24/4/86	14/12/88	11/12/85	9/12/86	27/6/85	24/2/87
3a)	14-18	9-11	26-29/	14-18/	-	21-23/	-	-	9-11/	26-29/	-
3b)	10/86	12/86	6/85	10/86	-	4/86	-	12/85	12/86	6/85	-
4)	9.25	12.40	17.25	7.25	12.12	16.55	14.45	7	7.30	9	10.50
5)	140	150	80	6	3	25	40	10	6	3.5	3
6)	11.5	13	10.5	5	3	5.5	5.5	-	4.5	3.5	3
7)	12.39	11.94	11.77	12.39	-	5.63	-	4	4.45	4.66	-
8)	12.1	13.5	12.6	12.3	16.3	14.6	15.1	-	14.5	8.9	15
9)	12.8	13.7	12.6	12.8	-	14.7	-	14.1	15.3	10.7	-
10)	-	8.22	-	-	9	8.28	8.42	-	8.4	-	8.4
11)	8.31	8.48	-	8.31	-	8.40	-	8.31	8.68	-	-
12)	1500	1500	1700	1450	960	1450	1500	-	1525	1610	1400
13)	-	1501	-	1490	-	1368	-	1500	1521	-	-

Cuadro 1. - Características físico-químicas de las estaciones estudiadas.

1) Estaciones.- 2) Fechas de los muestreos y medidas de temperatura, pH, transparencia y conductividad.- 3) Fechas de las medidas que sirvieron a los cálculos de los promedios. - 3a): días, 3b): meses y años.- 4) Horas de los muestreos.- 5) Profundidad en metros de la capa de agua, en el lugar del muestreo.- 6) Transparencia en el momento del muestreo.- 7) Transparencia media.- 8) Temperatura en °C del agua superficial, en el momento del muestreo.- 9) Promedio de las temperaturas.- 10) pH del agua superficial en el momento del muestreo.- 11) pH medio.- 12) Conductividad en  $\mu\text{S cm}^{-1}$  en 25°C en el momento del muestreo.- 13) Conductividad media. (Los valores medios se obtuvieron con unas cincuenta medidas efectuadas durante los días indicados en la línea 3a).

	44	48	39	51	6	4	1	9	27	5	10
Achnanthes delicatula Kützing	3	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Achnanthes hungarica Grunow	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.
Achnanthes lanceolata Brebisson	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Achnanthes minutissima Grunow	1	.	.	.	1	2	.	1	.	.	.
Achnanthes saccula Carter	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Amphora inariensis Krammer	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.
Amphora lybica Ehrenberg	1	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.
Amphora pediculus (Kütz.)Grunow	3	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.
Amphora veneta Kützing	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	1
Anomooneis serians (Breb.)Cleve	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Caloneis bacillum (Grun.)Cleve	1	1	.	.	.	.	.	.	.	1	.
Caloneis molaris (Grun.)Krammer	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.
Cocconeis placentula Ehrenberg	2	1	.	.	.	3	.	.	2	.	1
Cocconeis titicacaensis Frenguelli	.	.	.	.	.	.	.	.	4	.	2
Cyclotella andina Theriot Carney & Richerson	3	1	6	.	1	1	6	.	.	2	.
Cyclotella atomus Hustedt	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Cyclotella iris Brun & Heribaud	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Cyclotella kützingiana Thwaites	1	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Cyclotella meneghiniana Kützing	.	.	.	.	1	2	.	.	.	1	.
Cyclotella stelligera Cleve & Grunow	6	6	1	.	2	2	.	.	1	1	.
Cyclotella s. var. glomerata (Bach.)Haworth & Hurley	1	3	.	.	.	.	.	.	1	.	.
Cyclotella s. var. pseudostelligera (Hust.)Haworth & Hurley	3	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Cyatopieura solea (Breb.)W.Smith	1	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.
Cymbella cistula (Ehr.) Kirchner	.	.	.	.	.	1	.	.	1	.	1
Cymbella c. var. maculata (Kütz.)Van Heurck	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.
Cymbella cymbiformis Agardh	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.
Cymbella falaisiensis (Grun.)Krammer & Lange-Bertalot	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	2
Cymbella gracilis (Ehr.) Kützing	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.
Cymbella microcephala Grunow	.	.	.	.	.	2	.	2	.	1	.
Cymbella minuta Hilse	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Cymbella pusilla Grunow	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.
Denticula elegans Kützing	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	1
Entomoneis paludosa var. subsalina (Cl.)Krammer	.	.	.	.	.	.	.	.	.	5	.
Epithemia sorex Kützing	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.
Epithemia zebra (Ehr.)Kützing	1	1	.	.	.	1	.	.	.	1	4
Fragilaria brevistriata Grunow	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.
Fragilaria capucina Desmazzières	.	.	.	.	.	4	.	.	2	.	1
Fragilaria c. var. vaucheriae Lange-Bertalot	2	.	.	.	.	.	.	.	6	.	.
Fragilaria construens (Ehr.)Grunow	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.
Fragilaria c. subrotundata Mayer	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Fragilaria crotonensis Kitton	.	.	1	.	6	.	.	.	.	6	1
Fragilaria famelica Lange-Bertalot	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.
Fragilaria lapponica Grunow	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.
Fragilaria pinnata Ehrenberg	.	.	.	.	.	1	3	.	.	1	.
Fragilaria p. var. lancetula (Schum.)Hustedt	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.
Fragilaria tabulata Lange-Bertalot	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Fragilaria ulna Lange-Bertalot	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	3
Frustulia vulgaris Thwaites	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Gomphonema acuminatum var. coronata (Ehr.)W.Smith	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Gomphonema angustatum (Kütz.)Rabenhorst	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.
Gomphonema parvulum (Kütz.) Kützing	.	.	.	.	.	1	.	.	2	.	.
Gomphonema valentinica Wik	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	1
Gyrosigae acuminatum (Kütz.)Rabenhorst	1	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.
Hantzschia amphioxys (Ehr.)Grunow	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.
Hantzschia atacamae Hustedt	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Hantzschia smithii Thwaites	.	.	.	.	.	2	.	.	.	.	6
Navicula anglica Ralfs	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Navicula behusienensis (Grun.)Grunow	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

	44	48	39	51	6	4	1	9	27	5	10
Navicula capitata var. hungarica (Grun.)Koss	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.
Navicula c. var. capitata Ehrenberg	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Navicula cohnii (Hil.)Lange-Bertalot	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.
Navicula cryptotenella Lange-Bertalot	.	.	.	.	.	.	2	.	2	.	3
Navicula cuspidata (Kütz.)Kützing	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.
Navicula halophila (Grun.)Cleve	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	1
Navicula kotschyi Grunow	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Navicula margalithii Lange-Bertalot	.	.	.	.	.	.	1	.	1	.	.
Navicula minuscula var. muralis (Grun.)Lange-Bertalot	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Navicula mutica Kützing	.	.	.	.	.	.	1	.	1	.	.
Navicula pseudoanglica Lange-Bertalot	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Navicula pseudolanceolata var. denselineolata Lange-Bertalot	.	.	.	.	.	.	.	.	6	.	1
Navicula pupula var. pupula Kützing	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.
Navicula radiosa Kützing	.	.	.	.	.	.	3	.	2	.	1
Navicula rhynchocephala Kützing	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Navicula subrotundata Hustedt	1	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Navicula tenera Hustedt	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Navicula tripunctata (O.Mull.)Bory	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
Navicula viridula (Kütz.)Ehrenberg	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Navicula vulpina Kützing	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.
Nitzschia acidoclinata Lange-Bertalot	.	.	.	.	.	.	6	.	1	.	1
Nitzschia admissoides Cholnoky	.	.	.	.	.	.	.	.	.	6	.
Nitzschia amphibia Grunow	1	.	.	.	.	.	1	.	.	3	.
Nitzschia denticula Grunow	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	5
Nitzschia dissipata (Kütz.)Grunow	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Nitzschia eglei Lange-Bertalot	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.
Nitzschia frustulum Kützing	.	.	.	.	.	.	1	.	1	.	.
Nitzschia gracilis Hantzsch	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.
Nitzschia hantzschiana Rabenhorst	1	.	.	.	.	.	4	.	.	.	2
Nitzschia hungarica Grunow	1	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.
Nitzschia intermedia Hantzsch	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Nitzschia mediocris Hustedt	1	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.
Nitzschia microcephala Grunow	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Nitzschia palea (Kütz.) W.Smith	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.
Nitzschia p. var. debilis (Kütz.)Grunow	1	.	.	.	.	.	5	.	.	.	.
Nitzschia recta Hantzsch	2	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.
Nitzschia sp.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.	2
Nitzschia valdestriata Aleem & Hustedt	1	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.
Pinnularia borealis Ehrenberg	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.
Pinnularia divergentissima (Grun.)Cleve	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Rhicosphenia abbreviata (Ag.)Lange-Bertalot	1	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.
Stephanodiscus dubius (Fr.)Hustedt	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.
Stephanodiscus hantzschii Grunow	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.

Cuadro 2. - Lista por orden alfabético de las diatomeas encontradas en las once estaciones estudiadas. Evaluación semi-cuantitativa de la abundancia de cada taxón; 6 : muy abundante; 5 : abundante; 4 : frecuente; 3 : raro; 2 : muy raro; 1 : presente; 0 : ausente.

- *Amphora pediculus* (Kutz.) Grunow

Esta especie es abundante en la estación 44 y escasa en la estación 4. A pesar de su pequeño tamaño, se puede observar fácilmente la puntuación de las estrías. La forma predominante es idéntica a la descrita por KRAMMER (1980, lám. 6, fig. 42). Formas más alargadas y más estrechas, en las cuales la puntuación de las estrías es menos gruesa, son más raras. Esta especie vive en aguas corrientes bien oxigenadas y su presencia en esta estación puede explicarse por la proximidad de la desembocadura del río Suhez. En la estación 4, algunas formas más alargadas, con poros menos gruesos, podrían pertenecer a la especie *A. inariensis* KRAMMER (1980) la señala en aguas dulces, ligeramente ácidas (pH = 6.8). Aquí se encuentra en aguas de pH elevado (8.1). Sería una especie noralpina, pero es escasa.

- *Cocconeis titicacaensis* Frenguelli

Descubierta por FRENGUELLI en el lago Titicaca, no parece haber sido señalada hasta ahora en otros lugares y sería por lo tanto una de las raras especies endémicas "americanas". FRENGUELLI la señala muy abundante cerca de Puerto Guaqui y escasa en el lago Mayor. En nuestros muestreos, aparece también muy abundante en la estación 27 cerca de Guaqui, pero está presente también en los lavados de characeas proveniente de las estaciones 1 y 10 situadas en la parte norte del lago Menor. Observamos, así como FRENGUELLI, que las formas más pequeñas son redondeadas y el número de estrías de la valva inferior es elevado (25-30 en 10  $\mu\text{m}$ ) (fig. 20). Las formas más grandes son ovaladas y el número de estrías más bajo (entre 20 y 24). El espacio hialino de la valva inferior, que está situado a media distancia entre el rafe y el borde marginal, puede prolongarse según FRENGUELLI, más allá de los poros terminales del rafe por un espacio lineal hasta los ápices. Este carácter no ha podido ser puesto en evidencia a pesar del gran número de individuos observados (fig. 21). Por el contrario, hemos notado la presencia de refuerzos, repartidos irregularmente, de los espacios interestriados que forman como costillas cortas en el interior de la hipovalva.

- *Cyclotella andina* Theriot, Carney & Richerson

Los numerosos especímenes observados, precedentes de la parte boliviana del lago Titicaca, son morfológicamente próximos de aquéllos descritos por THERIOT *et al.*, 1985. Insistiremos solamente en tres diferencias. 1) - No existe anillo de sílice (fig. 9) en la base de las costillas del lado interno (THERIOT, fig. 13). 2) - El proceso labiado está efectivamente situado en la misma costilla que un proceso reforzado, pero no tiene la misma forma; según THERIOT (fig. 14) es un tubo alargado, un poco separado del proceso reforzado, mientras que es redondeado y parece estar unido a la costilla por unas especies de "rayos" (fig. 8). 3) - El cingulum (THERIOT, fig. 11) está compuesto de varias bandas cingulares (figs. 1 a 3). Algunos individuos poseen una estructura provista de ocho pedúnculos; sólo se ve 4 en la fig. 5. Esta estructura es desconocida y no sabemos si se trata de una especialización del manto, de una modificación del cingulum, o si se trata de otra estructura que estaría situada bajo el cingulum y por consecuencia invisible la mayor parte del tiempo.

Como lo indica THERIOT *et al.* (1985), sus dimensiones son muy variables, pero en la estación 1 donde representa 100 % de la flora diatómica, las formas de tamaño grande son las más frecuentes.

- El grupo de *Cyclotella esteligeroides*. Haworth y Hurley, 1986.

El género *Cyclotella* es el género más variado y el más abundante de la flora pelágica del lago Titicaca. El grupo de los esteligeroides está particularmente bien representado en las estaciones 44 y 48.

Estamos de acuerdo con HAWORTH y HURLEY (1986) que existe una continuidad en este grupo. Por lo tanto seguiremos a este autor que propone agrupar estos taxones en la especie *stelligera*, conservando las variedades siguientes para no perder informaciones ecológicas : *C. stelligera* var. *stelligera*, *C. stelligera* var. *glomerata*, *C. stelligera* var. *pseudostelligera*. Todas estas variedades pertenecen al tipo 1 definido por SERVANT-VILDARY (1986) y caracterizado por cámaras simples (*C. s.* var. *stelligera*) o surcos alveolares (*C. s.* var. *pseudostelligera*) abiertos ampliamente hacia el interior.

Estas variedades están presentes juntas en las estaciones 44 y 48, pero parece sin embargo que *C. s. stelligera* (fig. 10) es predominante; ésta se desarrollaría mejor, según HAWORTH y HURLEY (1986), en aguas de alto contenido en sílice, mientras que *C. s. pseudostelligera* se contentaría de aguas pobres en sílice.

#### - *Cymbella cistula* var. *maculata* (Kütz.) H. van Heurck

Primeramente señalada por FRENGUELLI (1939) en el lago Titicaca, fue luego encontrada por MANGUIN (1964) en turberas de altura en el Perú, luego por PIERRE y WIRRMANN (1986) en los lagos de altura de Bolivia. Basándose en la figura 11 de este autor, esta variedad pertenecería al grupo de *Cymbella cistula* sin papillae (LANGE-BERTALOT, 1986). Pero como lo hace observar este autor, el criterio de separación de la variedad con relación a la especie, basándose solamente en la ausencia de estigma, es muy ínfimo para poder conservarse. No obstante, las formas de Bolivia presentan una morfología bastante particular. Mucho más cortas que la especie tipo, son también mucho más arqueadas (con extremidades subrostradas) que las variedades presentadas por HUSTEDT (1930) y VAN LANDINGHAM (1964). Con estas particularidades tal vez no sea inútil conservar esta diferenciación, por lo menos para las formas andinas, ya que podría indicar afinidades ecológicas particulares, posiblemente en relación con la temperatura.

#### - *Entomoneis paludosa* var. *subsalina* Cleve

La atribución a esta especie de preferencia a *E. alata* se basa en el número elevado de estrias en 10  $\mu$ m. Las estrias de la carena y de la célula están igualmente puntuadas por una línea de poros simples, que no son desviados por la línea de unión entre la carena y la célula; esta línea es levemente sinuosa (figs. 13-15).

En la estación 5, ella ocupa el segundo lugar de abundancia después de *Fragilaria crotonensis* (fig. 15). No ha sido encontrada en otra estación. Presenta aquí un esqueleto particularmente frágil y se encuentra a menudo fragmentado; dada su frecuencia, parece no haber sido transportada. La especie es cosmopolita y se encuentra en aguas de conductividad media, la variedad *subsalina* en aguas más ricas en sales disueltas. Su presencia exclusiva en la estación 5 es inexplicable.

#### - El género *Fragilaria* Lyngbye

Este género está abundantemente representado en el lago Titicaca donde presenta una gran variedad específica. Convendremos utilizar la nomenclatura de LANGE-BERTALOT (1980) que permite una agrupación de las especies y variedades de este género con aquéllas del género *Synedra*. La lista de sinónimos es sin embargo suministrada para mostrar la variedad de las formas que puede encontrarse en estos medios; nos referiremos a las figuras publicadas por LANGE-BERTALOT (1980) mencionadas seguidamente para una información más amplia.

1) *Fragilaria capucina vaucheriae* incluye: *Fragilaria intermedia* (L-B, figs. 35-38, *Exilaria vaucheriae* (L-B, fig. 31), en la estación 27.

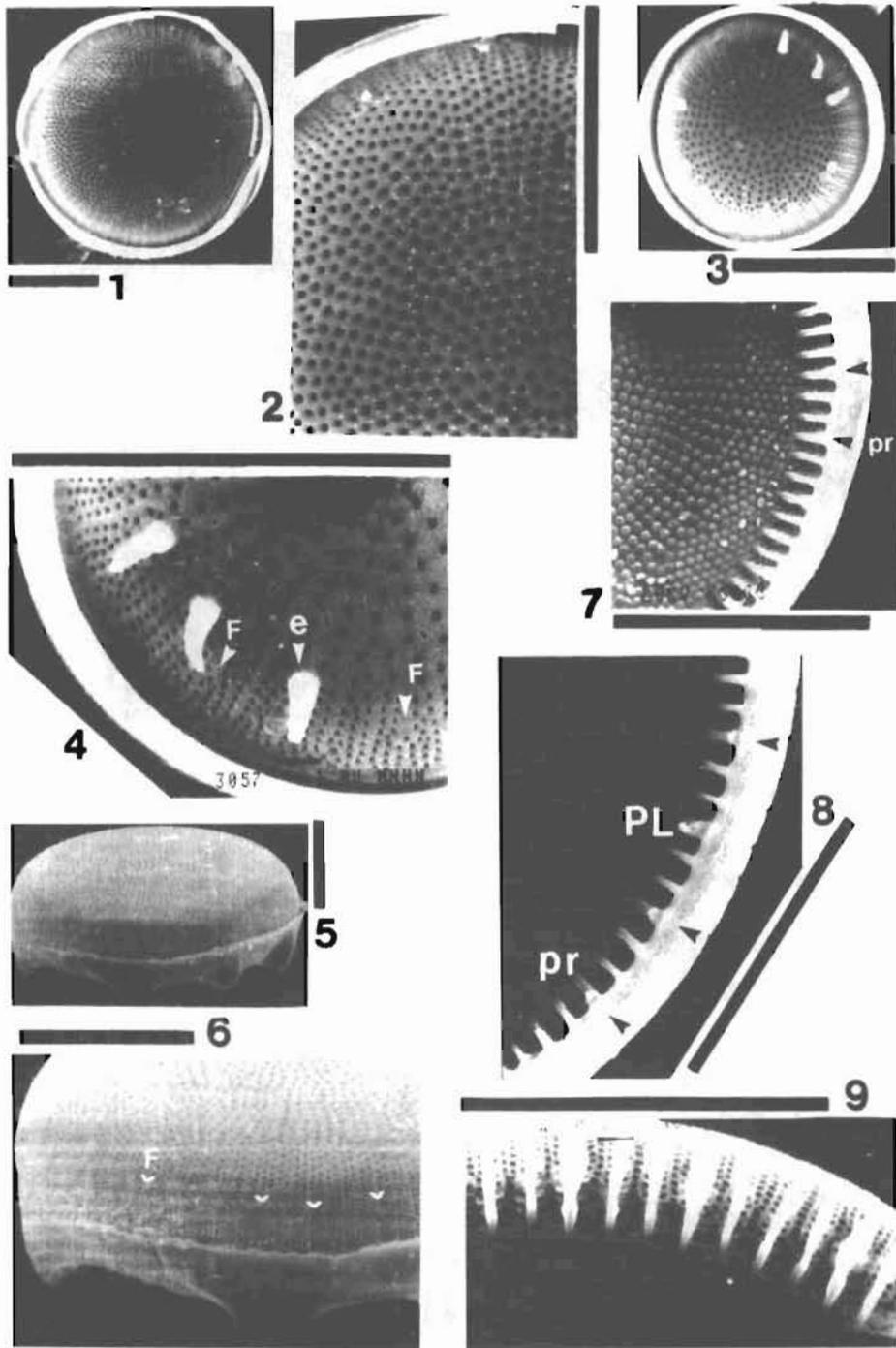


Lámina 1

Figs. 1 a 9. - *Cyclotella andina*

Figs. 1 y 2 (Estación 44). - Vista valvar externa. Diámetro 27  $\mu\text{m}$ , 15-16 aureolas en 10  $\mu\text{m}$ .

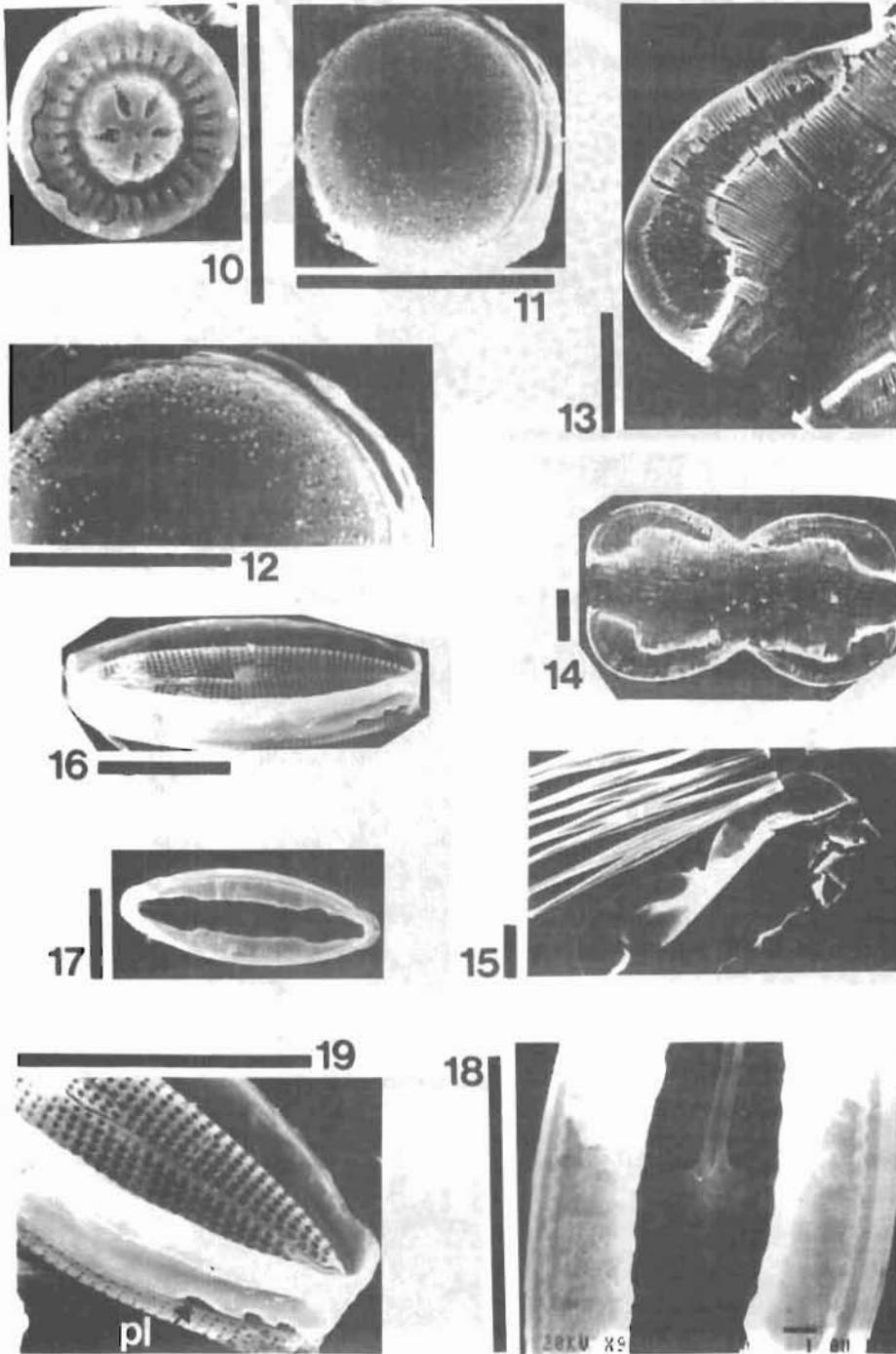
Figs. 3 y 4 (Estación 44). - Vista valvar externa. Diámetro 15  $\mu\text{m}$ , 20 aureolas en 10  $\mu\text{m}$ . f: foramen externo de los procesos reforzados marginales muy levemente sobreelevados. e: las espinas son grandes, irregularmente espaciadas.

Figs. 5 y 6 (Estación 5). - Vista latero-valvar externa. Diámetro 33  $\mu\text{m}$ . Estructura desconocida, provista en la base de 8 "pedúnculos".

Fig. 7. (Estación 1). - Vista valvar interna. Los procesos reforzados marginales (flechas) se localizan en la base de la hoja marginal interna, espaciados cada 2 ó 3 costillas; poseen 2 poros satélites. Interiormente, las aureolas están cubiertas de una hoja acribillada.

Fig. 8 (Estación 1). - El proceso labiado se sitúa justo por debajo del proceso reforzado; es de forma compleja.

Fig. 9 (Estación 1). - Bajo la hoja marginal interna erosionada, se distingue las estrías del manto, (4 ó 5 entre cada costilla) compuestas de pequeñas aureolas sin criba. Las aureolas situadas fuera de los alveolos (2 líneas) en el borde de la valva tienen la misma estructura que las aureolas grandes del lado valvar.



## Lámina 2

Fig. 10. - *Cyclotella stelligera*. (Estación 48). Diámetro  $7 \mu\text{m}$ .

Fig. 11. - *Cyclotella* sp. (Estación 44). Diámetro  $8 \mu\text{m}$ .

Figs. 13-14-15. - *Entomoneis paludosa* var. *subsalina* (Estación 5). L:  $73 \mu\text{m}$ , l en el centro  $25 \mu\text{m}$ , ancho con la carena:  $40 \mu\text{m}$ . 23 estrías y 38 aureolas en  $10 \mu\text{m}$ .

Figs. 16-17-18-19. - *Mastoglia smithii* (Estaciones 1 y 10). L:  $26 \mu\text{m}$ , l:  $8 \mu\text{m}$ , 16 estrías en  $10 \mu\text{m}$ .

2) *Fragilaria capucina* incluye : *Synedra sumpens* var. *familiaris* (L-B, fig. 50) en la estación 44. *Synedra rumpens rumpens* (L-B, figs. 61-62) en la estación 27. *Synedra vaucheriae* (L-B, figs. 121-116) y *Synedra rumpens* (L-B, fig. 42) en la estación 4.

3) *Fragilaria tabulata* incluye : *Fragilaria fonticola* (L-B, fig. 157), *Synedra tabulata* (L-B, figs. 160, 167, 168, 173) en la estación 44.

4) *Fragilaria ulna* incluye : *Synedra acus angustissima* (L-B, fig. 194) en la estación 4; *Fragilaria construens oregona* (L-B, fig. 193) en las estaciones 4 y 10.

#### - *Fragilaria capucina* Desm.

Hay que observar (figs. 24-25) la presencia de una estructura en forma de sierra que corresponde al borde interno de la valvocópula. Esta estructura recuerda aquélla descrita por KOBAYASI (1979) para *F. pseudogaillonii* (fig. 9); y es también muy parecida a la estructura encontrada en el género *Diploneis* en Charaña por SERVANT-VILDARY y BLANCO (1984), (lám. 1, fig. 9 y lám. 5, figs. 2 y 3) y por IDEI y KOBAYASI (1986), fig. 19. El espesamiento interno situado en la extremidad de la valva que se discierne sobre el espécimen central de la figura 24, podría estar asimilado a la lígula, descrita por IDEI y KOBAYASI (1968) en *Diploneis parma*. Estudios más minuciosos serían necesarios para describir esta estructura aún poco señalada en el género *Fragilaria*.

#### - *Fragilaria crotonensis* Kitton

Ningún carácter morfológico particular la distingue de las especies de otras regiones del mundo. Esta especie se presenta en cadenas largas (fig. 15). Abultado al centro en vista valvar, la conexión entre las células se efectúa sólo en este nivel (fig. 22), gracias a una adaptación morfológica de los dientes. Estos se ensanchan y toman la forma de una pala en el centro del frústulo, mientras que son pequeños, cortos y estrechos hacia las extremidades del frústulo (fig. 23) donde no representan un papel de cohesión entre los individuos.

Es extremadamente abundante en las estaciones 6 y 5 situadas al borde de la fosa de Chúa. Pudiendo vivir en zonas poco profundas, cerca de plantas acuáticas, también puede ser arrastrada a zonas de gran profundidad y flotar en la superficie de las aguas gracias a la formación de colonias.

#### - *Gomphonema* cf. *valentinica* Nik

De tamaño muy pequeño, estrecha y afilada, casi isopolar con vista valvar, esta especie presenta estrías muy gruesas. Pegada a las plantas por un tubo mucilaginoso particularmente resistente, su modo de fijación bien seguro la protege de la acción de depredadores. Su presencia en la muestra 10 indica que vive fijada a las characeas. La atribución a esta especie merecerá un estudio más detallado ya que algunos individuos no presentan el área hialina cuadrática que la caracteriza.

#### - *Mastoglia atacamae* Hustedt

Presente pero escasa en los lavados de characeas (estaciones 1 y 10), está asociada a *Mastoglia smithii* que predomina (figs. 16 a 19).

Esta especie pertenece al grupo de *M. elliptica* pero se diferencia por un número de estrías más elevado, muy oblicuas y por una diferenciación del área central más grande, caracterizada por la presencia de estrías alternativamente largas y cortas y por un número de cámaras más elevado.

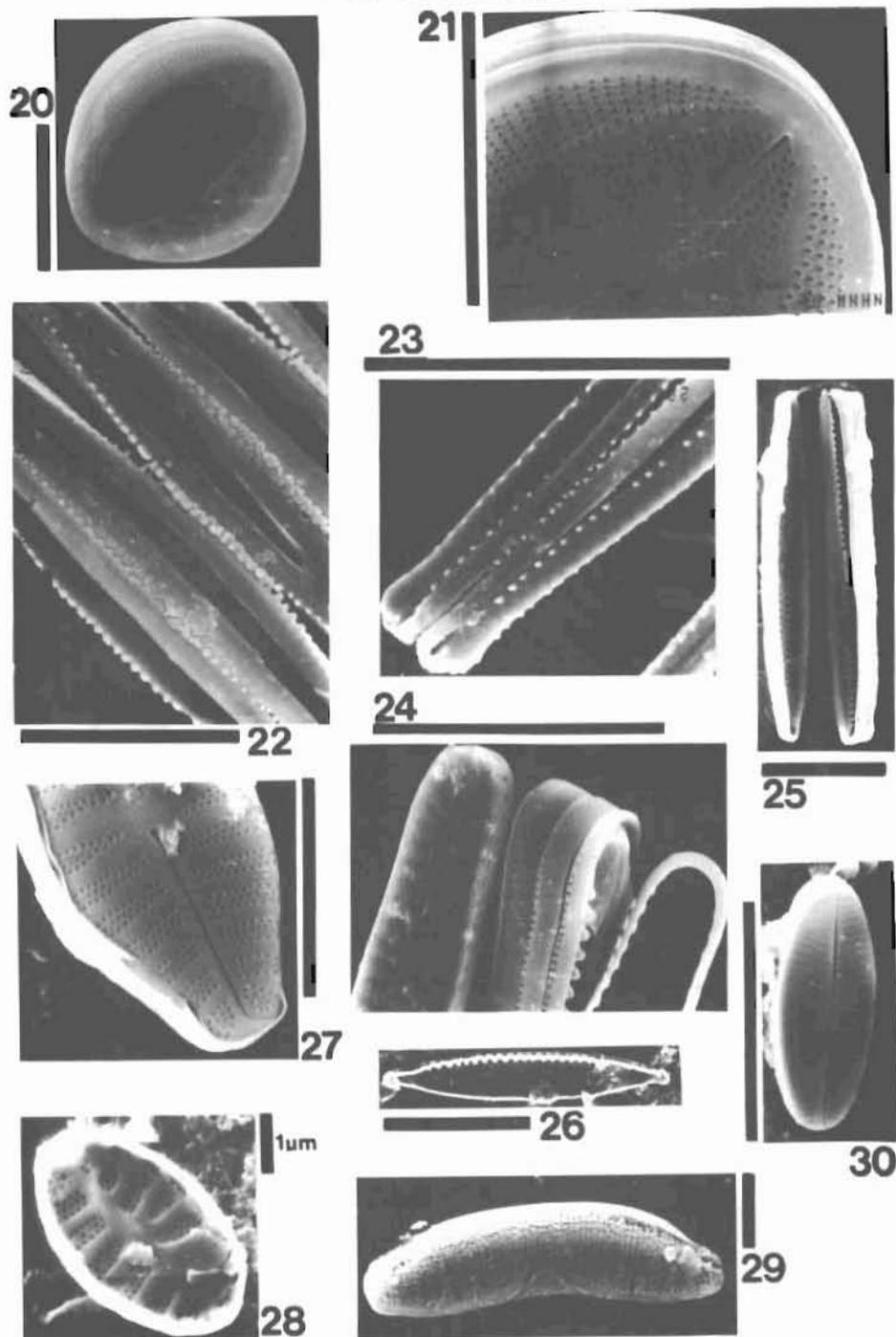


Lámina 3

Figs. 20–21. – *Cocconeis titicacaensis* (Estación 27). L: 16  $\mu\text{m}$ , l: 15  $\mu\text{m}$ . 24 estrías, 20–25 poros en 10  $\mu\text{m}$ .

Figs. 22–23. – *Fragilaria crotonensis* (Estación 5).

Fig. 22. – Zona central: modificación de la forma y de las dimensiones de los dientes a fin de unir los frústulos para formar cadenas.

Fig. 23. – Extremidades: los dientes son cortos y estrechos.

Figs. 24–25. – *Fragilaria capucina* (Estación 10). L: 28  $\mu\text{m}$ , l: 3.5  $\mu\text{m}$ , 16 estrías en 10  $\mu\text{m}$ .

Fig. 24. – A la izquierda vista valvar externa; a la derecha, vista lateral, con 2 pleuros, una valvocópula, y la "ligula".

Fig. 25. – Vista interna de la valvocópula con una diferenciación interna de la valvocópula, en forma de sierra.

Fig. 26. – *Nitzschia palea debilis* (Estación 44). L: 20  $\mu\text{m}$ , l: 3  $\mu\text{m}$ , 16 fíbulas y 30 estrías en 10  $\mu\text{m}$ .

Fig. 27. – *Achnanthes delicatula* (spp. *hauckiana*). Hipovalva inferior externa (Estación 44). L: 23  $\mu\text{m}$ , l: 10  $\mu\text{m}$ , 7 estrías en 10  $\mu\text{m}$ .

Fig. 28. – *Achnanthes delicatula* (spp. *delicatula*). Epivalva interna (Estación 44). L: 5  $\mu\text{m}$ , l: 2.5  $\mu\text{m}$ , 15 estrías en 10  $\mu\text{m}$ .

Fig. 29. – *Epithemia zebra* (Estación 44). L: 50  $\mu\text{m}$ , l: 12  $\mu\text{m}$ , 19 estrías y 16 aureolas en 10  $\mu\text{m}$ .

Fig. 30. – *Navicula subrotundata* (Estación 44). L: 10  $\mu\text{m}$ , l: 4  $\mu\text{m}$ , 30 estrías en 10  $\mu\text{m}$ .

Ha sido encontrada al estado fósil (SERVANT-VILDARY, 1984) en la formación Charaña de edad presunta Plioceno terminal, en un paleoambiente de fuerte concentración salina. HUSTEDT (1927) la describió en la formación Loa asociada a numerosas especies de medios ricos en sales disueltas. La presencia de esta especie en aguas relativamente dulces indica así que, como muchas especies del género *Mastoglia*, *M. atacamae* se adaptaría a concentraciones en sales muy diferentes.

## Conclusiones

Además de la pobreza relativa de la flora en el número de taxones presentes ya señalada más arriba, la composición de la flora diatómica del Titicaca se caracteriza por una fuerte tasa de cosmopolitismo. Con la excepción de tres taxones (*Cocconeis titicacaensis*, *Cyclotella andina*, *Mastoglia atacamae*), que pueden ser considerados hasta la fecha como endémicos, todos los otros tienen una extensa repartición geográfica. Por ahora no podemos comparar esta florula con aquella que se desarrolla en otros medios acuáticos de Bolivia; los principales estudios realizados hasta ahora sobre este grupo algal en este país han tratado sobre sedimentos superficiales o cuaternarios de turberas de montaña o de lagos salados del sur del Altiplano; estos medios que sólo tienen una fina capa de agua son más favorables a las diatomeas "Pennatae" de agua poco profunda que a las especies pelágicas. No obstante, gracias a sondeos en algunos lagos profundos de altura de la cordillera boliviana, PIERRE y WIRRMANN (1986) han mostrado que estos lagos presentaban en el cuaternario reciente una flora caracterizada por la alternancia de poblaciones de *Cyclotella stelligera* o de *Fragilaria construens* y *F. pinnata*, especies que pertenecen a los dos géneros más abundantes actualmente en el lago Titicaca.

Las observaciones parciales efectuadas en este estudio, además, evidencian una variedad bastante grande de poblaciones según su repartición espacial. Los escasos elementos disponibles sobre las condiciones del medio a la época de los muestreos como ser la química de las aguas, pH, temperatura, conductividad eléctrica no permiten interpretar las variaciones observadas particularmente con una densidad tan reducida de recolecciones. Sin embargo es posible suponer que la profundidad, la presencia o la ausencia de vegetación acuática enraizada, el nivel de la transparencia relacionado a la proximidad de la desembocadura de los afluentes están entre los elementos que más intervienen en la composición de los diferentes conjuntos diatómicos existentes.



## VI.1 b Estudio florístico general

ANDRE ILTIS

Los primeros trabajos sobre la flora algal del lago Titicaca fueron realizados por FRENGUELLI (1939) sobre las Diatomeas de la zona litoral y por TUTIN (1940) sobre las algas colectadas durante la expedición Percy Sladen en 1937. Más tarde, diversos autores efectuaron observaciones parciales sobre la composición del plancton vegetal, particularmente THOMASSON, 1956 ; GILSON, 1964 ; UENO, 1967 ; HEGEWALD *et al.*, 1976 ; REYSSAC y DAO, 1977. En 1977, RICHERSON *et al.* dan una lista de 33 taxones con indicaciones sobre su abundancia. Posteriormente vienen los trabajos de ACOSTA y PONCE (1979) y LAZZARO (1981), seguidos de los inventarios de ILTIS (1984) quien señala 58 taxones en el lago y 69 en los lagos de la cordillera situados río arriba del Titicaca, las diatomeas no siendo tomadas en cuenta en este estudio. En 1985, THERIOT *et al.* describen una nueva diatomea céntrica de la parte peruana del Lago Mayor. En 1987, la Organización Latinoamericana de Desarrollo Pesquero publicó un inventario ilustrado de 62 especies fitoplanctónicas del lago (LIBERMAN *et MIRANDA*) así como un repertorio de 168 taxones señalados en el lago por diversos autores ; el mismo año aparece una lista de 172 taxones de CARNEY *et al.* haciendo comparaciones con la flora de cierto número de lagos tropicales y temperados. Finalmente, para la realización de este trabajo hacemos un inventario complementario al de 1984 y SERVANT-VILDARY realiza una lista de diatomeas presentes, o sea un conjunto de 259 taxones, según las muestras colectadas entre 1985 y 1989 en la parte boliviana del lago.

### Composición de la flora

Para el análisis de las características de la flora, sólo tres de los inventarios existentes (FRENGUELLI, 1939 ; TUTIN, 1940 ; CARNEY *et al.*, 1987) así como los de SERVANT-VILDARY (cf. supra) y de ILTIS (en impresión) fueron tomados en cuenta debido a su relativa amplitud (cuadro 1 y fig. 1).

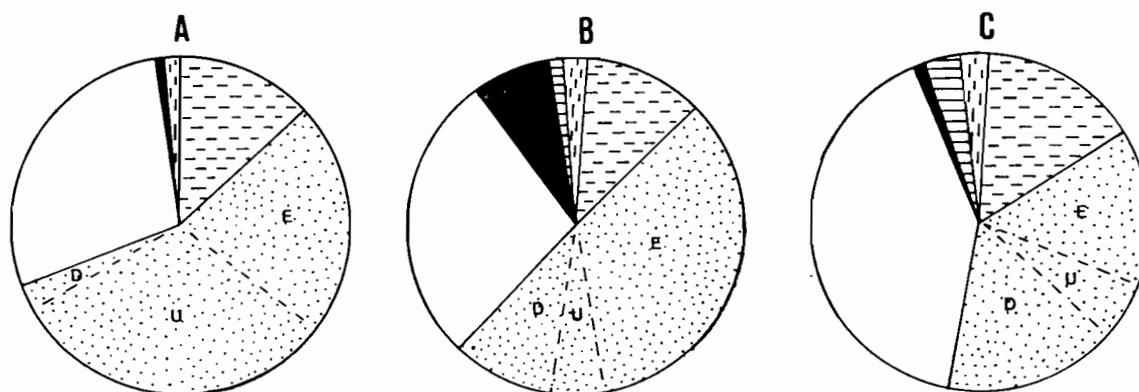


Fig. 1. - Representación gráfica de las proporciones de los diferentes grupos de algas en la flora algal del lago Titicaca. A : según FRENGUELLI (1939) y TUTIN (1940) ; B : según CARNEY *et al.* (1987) ; C : según SERVANT-VILDARY e ILTIS. Con rayas, las Cianofíceas ; con puntos, las Clorofíceas (E, Euclorofíceas ; U, Ulotricofíceas ; D, Desmidiás) ; en blanco, las Diatomofíceas ; en negro, las Pirrófitas ; con líneas horizontales, las Euglenofíceas y con rayas verticales, Xantofíceas y Crisofíceas.

ORSTOM Fonds Documentaire

N° : 36618, ex 2

Cote : A

Lo que resalta de estos inventarios es que tres grupos constituyen alrededor del 90 % de la flora : cianofíceas, clorofíceas y diatomeas. Las euglenofitas, las pirrofitas, las xantofíceas y las crisofíceas presentan en todos los inventarios sólo un número limitado de taxones. Los porcentajes observados son relativamente homogéneos pese a la diversidad de autores, de períodos de muestreo y de lugares de colección. Las cianofíceas constituyen aproximadamente 10 a 12 % de la flora, las diatomeas 27 a 39 % y las clorofíceas 43 a 57 %. En este último grupo, se notará el fuerte porcentaje de euclorofíceas, las clorococales formando generalmente a nivel de los taxones el grupo más abundante : 48 % del conjunto de las clorofíceas para el inventario más reciente y 58 % en la lista de CARNEY *et al.* Sólo el inventario de TUTIN (1940) señala un porcentaje relativamente bajo para este grupo, las algas filamentosas (ulotricales, caetoforales, oedogoniales, zignematáceas) habiendo sido analizadas, según este autor, más detalladamente. Las desmidias representan alrededor del 10 a 20 % del conjunto de los taxones de la flora.

	FRENGUELLI, 1939 TUTIN, 1940		CARNEY, RICHESON, ELORANTA, 1987		SERVANT-VILDARY ILTIS (en impresión)	
	N taxones	%	N taxones	%	N taxones	%
Cianofíceas	17	12,5	19	11,0	26	10,0
Clorofíceas	78	57,3	86	50,0	112	43,3
- Euclorofíceas	31	22,8	60	34,9	58	22,4
- Ulotricofíceas	43	31,6	8	4,6	9	3,5
- Desmidias	4	2,9	18	10,5	45	17,4
Euglenofitas	0	0,0	2	1,2	9	3,5
Pirrofitas	1	0,8	14	8,1	7	2,7
Xanto + Crisof..	2	1,5	4	2,3	4	1,5
Diatomeas	38	27,9	47	27,4	101	39,0
	136	100	172	100	259	100

Cuadro 1. - Número de taxones y proporciones de los diferentes grupos de algas inventoriados en la flora algal del lago Titicaca.

En las diatomofíceas, la relación centrales-penales es de 0,05 en el inventario de FRENGUELLI, de 0,19 en el de CARNEY *et al.* y de 0,08 en el de SERVANT-VILDARY.

Pese a la situación geográfica intertropical del lago Titicaca, las proporciones de los taxones pantropicales o subtropicales en relación a las formas cosmopolitas son bajas ; no sobrepasan el 5 % en los inventarios efectuados, aun si cierta imprecisión subsiste por el hecho de que varias formas estériles, principalmente filamentosas, pudieron determinarse solamente a nivel del género. Sucede lo mismo para las formas americanas que representan un máximo de 4,5 % de los taxones inventoriados.

Considerándose las desmidias como buenas indicadores de la repartición geográfica, los índices empíricos propuestos por BOURRELLY (1957) presentando el porcentaje, por una parte de los taxones de *Pleurotaenium*, más las desmidias filamentosas, sobre el total de las desmidias y por otra parte de *Pleurotaenium*, más *Euastrum* más las desmidias filamentosas sobre el total de las desmidias, fueron calculados a partir de los dos últimos inventarios. Estos porcentajes se elevan a 5,5 y 11,1 % para CARNEY *et al.* y 25,5 y 31,9 % para ILTIS. Las elevadas proporciones en este último inventario se deben a la presencia de once taxones de desmidias filamentosas. El cálculo de estos índices no fue efectuado para el estudio de TUTIN (*ibid.*), habiendo señalado este autor que el análisis de las desmidias estaba incompleto.

## Comparación con otras floras

Los conocimientos sobre las floras algales de los lagos u otros medios sudamericanos son aún poco extensos y difícilmente permiten evidenciar afinidades o diferencias bien netas entre ellas. CARNEY *et al.* (ibid.) utilizan un método adaptado por LEWIS (1978) para estimar las afinidades entre las floras; este método consiste en comparar las listas de taxones que intervienen más a nivel cuantitativo en las poblaciones y establecer el porcentaje de los géneros comunes entre los dos medios que comparar. De esta manera la lista genérica de las algas del Titicaca se pone en paralelo en su conjunto, luego por grupos principales con la de los 35 lagos repartidos en el mundo. De eso resulta que la flora es diferente a la de los 18 lagos tropicales (en promedio 53 % de géneros comunes) y aún más alejada a la de los 13 lagos templados tomados como ejemplo (en promedio solamente 50 % de los géneros comunes). En cambio posee afinidades más marcadas con las de los cuatro lagos de la cordillera de los Andes (en promedio 67,5 % de géneros comunes).

La comparación que efectuamos a continuación es con inventarios recientes, por una parte, de medios tropicales tales como las aguas dulces de la Amazonia boliviana (THEREZIEN, 1985, 1986a, 1986b, 1987, 1989) y, por otra parte, de lagos de montaña, ya sea peruanos situados a 3.600 m de altitud en el departamento de Cuzco (HEGEWALD *et al.*, 1980), ya sea alpinos de la Vanoise en Francia (MARTINOT *et RIVET*, 1985), ya sea bolivianos (lagos de Hichu Kkota entre 4.300 y 4.900 metros) de la Cordillera Oriental (ILTIS, 1984). Los porcentajes de los diferentes grupos de algas fueron calculados sin tomar en cuenta las diatomeas (cuadro 2 y fig. 2).

	Amazonia boliviana (Thérézien)	Lagos Perú (Hegewald <i>et al.</i> )	Lagos alpinos (Martinot y Rivet)	Lagos andinos (Ilitis)	Lago Titicaca (Carney <i>et al.</i> )	Lago Titicaca (Ilitis)
Número de taxones	642	65	199	69	125	158
Composición relativa en %						
Cianofíceas	3,1	24,6	3,5	14,3	15,2	16,4
Clorofíceas	76,0	64,6	87,4	81,4	68,8	70,9
Euclorofíceas	15,6	44,6	21,6	13,1	48,0	36,7
Ulotricofíceas	5,3	4,6	0,5	10,1	6,4	5,7
Desmidias	55,1	15,4	65,3	58,2	14,4	28,5
Pirrofitas	1,5	6,2	7,5	1,4	11,2	4,5
Euglenofitas	15,4	3,1	0,0	0,0	1,6	5,7
% Xanto. Crisof.	4,0	1,5	1,6	2,9	3,2	2,5
% de formas pantropicales	6,7	0,0	0,0	0,0	2,4	4,4
Pleurot.+desm.filam.						
Total desm.	13,3	0	3,8	7,5	5,5	26,7
Pleurot.+Euastr.+D.filam.						
Total desm.	23,4	0	12,3	12,5	11,1	31,1
% de géneros comunes con el lago Titicaca						
Cianofíceas	26,3	62,5	11,1	50,0	-	-
Clorofíceas	42,6	29,9	31,0	35,9	-	-
Total (excepto diatomeas)	36,1	36,1	24,2	33,3	-	-

Cuadro 2. - Proporciones de los diferentes grupos de algas en la flora del lago Titicaca y, por comparación, en diferentes medios recientemente estudiados. Las diatomeas no se tomaron en cuenta en este estudio.

El porcentaje de los taxones del grupo de las cianofíceas es más elevado en los lagos andinos peruanos (cerca de 25 %) y bolivianos (14 a 16 %) que en lagos alpinos de zona templada o en las aguas de la Amazonia boliviana (3 a 4 %). Las clorofitas están siempre presentes en proporciones elevadas, el grupo predominante entre éstas siendo las euclorofíceas en el lago Titicaca y en los lagos estudiados del Perú, las desmídias en los lagos de altura andinos, alpinos y en aguas calientes de la Amazonia boliviana. Las pirrofitas, euglenofitas, crisofitas y xantofíceas se encuentran en todos los casos en proporciones bajas, aunque hay que señalar que el porcentaje de pirrofitas es generalmente más fuerte en los lagos de montaña mientras que el de las euglenofitas es más elevado en las aguas tropicales a baja altura. Los taxones clasificados hasta el momento como característicos de la zona intertropical pueden alcanzar 7 % en la Amazonia boliviana y solamente un poco más de 4 % en el Titicaca y están ausentes en los lagos de montaña de los Andes y de otros lugares. Los índices de tropicalidad de BOURRELLY (1957) tienen valores muy variables : nulos en los lagos del Perú, son de 4 y 12 % en los lagos alpinos, 7,5 y 12,5 % en los lagos de altura elevada, 13 y 23 % en las planicies bolivianas, pero de 5 y 11 % (inventario 1987) y 27 y 31 % (inventario 1990) en el Titicaca. En cuanto a los porcentajes de los géneros comunes en estas diferentes flóculas con las señaladas en el último inventario algal del Titicaca, son los más elevados para los lagos de montaña peruanos y bolivianos, un poco menos fuertes para la Amazonia boliviana y bajos para los lagos alpinos de zona temperada.

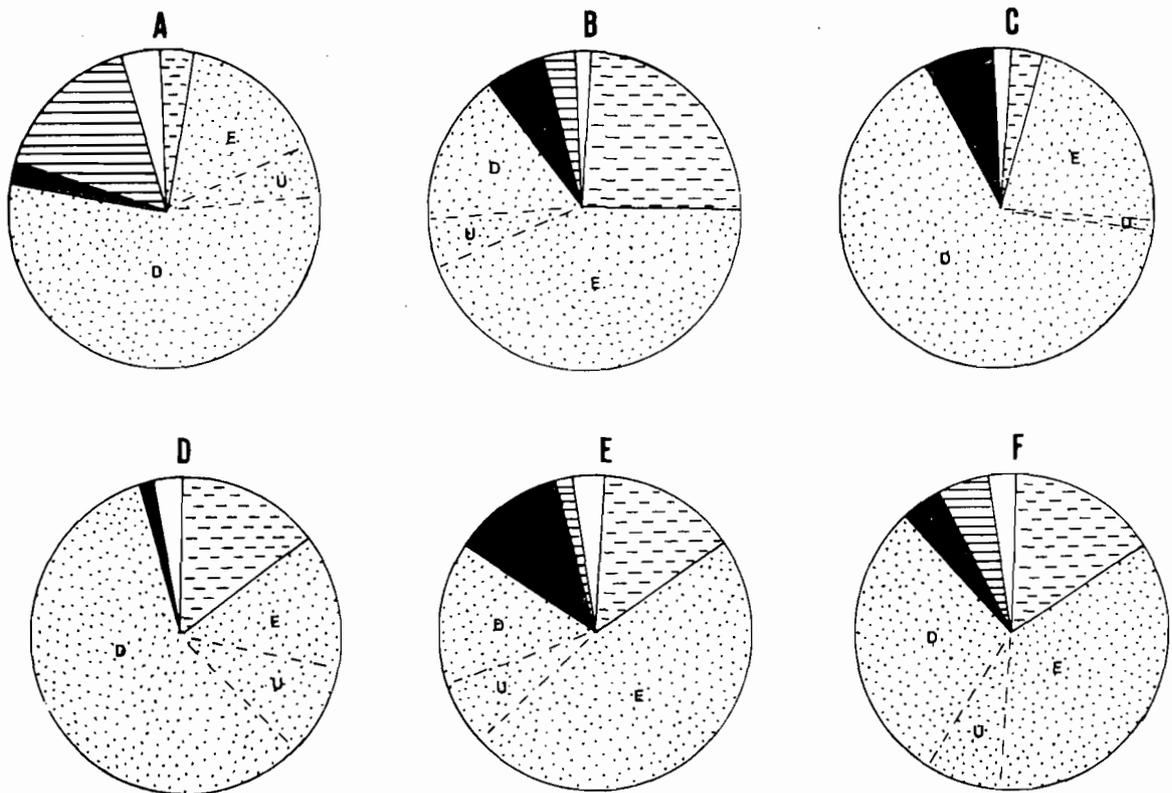


Fig. 2. - Representación gráfica de las proporciones de los diferentes grupos de algas, excepto las diatomeas, en la flora algal inventariada. A : en la Amazonia boliviana (THEREZJEN), B : en dos lagos del Perú (HEGEWALD *et al.*), C : en los lagos alpinos de la Vanoise (MARTINOT y RIVET), D : en lagos de altura de la región de La Paz (ILTIS), E y F : en el lago Titicaca (CARNEY *et al.*) (ILTIS). Con rayas, las Cianofíceas ; con puntos, las Clorofíceas (E, Euclorofíceas ; U, Ulotricofíceas ; D, Desmídias) ; en negro, las Pirrofitas ; con líneas horizontales, las Euglenofíceas ; en blanco, Xantofíceas y Crisofíceas.

Del conjunto de estos análisis, se puede apreciar que es la flora algal de los lagos peruanos situados sensiblemente a la misma altura (3.600 metros) que el Titicaca que parece tener más afinidades con la flora de este último lago. La flora de los lagos bolivianos de altura elevada se diferencia por un fuerte porcentaje de desmicias así como las de la Amazonia y de los lagos alpinos donde, además, el porcentaje de las cianofíceas es particularmente bajo.

## Conclusiones

Aunque el estudio de la flora algal del Titicaca no pueda considerarse, en su estado actual, como exhaustivo, es posible resaltar algunas características mayores de los inventarios efectuados hasta la fecha.

En primer lugar hay que señalar el número relativamente limitado de los constituyentes de la flora. Aun cuando es cierto que las zonas pelágicas parecen haber sido hasta ahora más prospectadas que las orillas muy poco profundas (los totorales por ejemplo) y el dominio perifítico propiamente dicho, ninguno de los inventarios existentes sobrepasa los 260 taxones, lo que es poco para un ecosistema de esta extensión que además presenta biotopos bastante variados.

En segundo lugar, hay que observar la predominancia de las clorofitas, las clorococales siendo generalmente el orden mejor representado en las muestras. Este último carácter diferencia la flora del Titicaca, por una parte de las floras de las regiones tropicales donde las desmicias constituyen el grupo más importante, por otra parte de las flóruas de los lagos bolivianos situados en los Andes entre 4.300 y 4.900 metros (ILTIS, 1984) y de los lagos alpinos (MARTINOT y RIVET, 1985) donde aquí también las desmicias predominan.

Luego hay que apreciar el carácter cosmopolita de los elementos constitutivos de la flora algal : el porcentaje de las formas tropicales representa solamente un poco menos del 5 %. Las especies que podrían considerarse endémicas son muy bajas, solamente se han señalado : cuatro taxones de diatomeas (FRENGUELLI, 1939), siete especies descritas por TUTIN (1940) que no parecen haberse vuelto a encontrar hasta la fecha, un taxón de *Peridiniopsis* (ILTIS y COUTE, 1984) y una especie de *Cyclotella* (THERIOT *et al.*, 1985). El endorreísmo de la cuenca del Altiplano y las condiciones ecológicas particulares propias al lago Titicaca no parecen pues manifestarse en la zona algal para un endemismo marcado como es el caso para ciertos grupos animales.

Finalmente, las comparaciones efectuadas con diferentes floras inventoriadas tanto en las regiones templadas como tropicales, en altura o en planicies, nos llevan a concluir que el lago Titicaca posee una flora algal que tiene pocas similitudes con la de los lagos de planicie o de montaña de las regiones templadas, las afinidades siendo más marcadas con la flora de las zonas tropicales de Sudamérica, por ejemplo la Amazonia boliviana. CARNEY *et al.* (*Ibid.*) analizando las similitudes de los géneros encontrados en el Titicaca y en cuatro lagos del Perú y Ecuador (HEGEWALD *et al.*, 1978, 1980 ; STEINITZ-KANNAN *et al.*, 1982) sugieren la existencia posible de una región biogeográfica característica de los Andes centrales. La caracterización y la delimitación eventual de tal zona necesitaría inventarios algológicos más completos de los medios prospectados hasta el momento y un estudio detallado de las flóruas algales de los lagos andinos aún poco o no estudiados.



## VI.1 c Aspecto cuantitativo y poblaciones

ANDRE ILTIS

Las primeras estimaciones cuantitativas del fitoplancton del lago Titicaca fueron efectuadas por TUTIN (1940) sobre muestras obtenidas en diferentes puntos del lago por la expedición Percy Sladen en 1937. El número de organismos por litro colectados con redes se da para los taxones dominantes, con excepción de *Botryococcus braunii* que existe en grandes cantidades difíciles de estimar.

En 1977, RICHERSON *et al.* proporcionan indicaciones sobre las biomásas expresadas en miligramos de carbono por metro cúbico en el curso del año 1973, a partir del número de células de cada especie dominante por unidad de volumen. REYSSAC y DAO (1977) indican las densidades algales por número de células por litro, en ocho puntos repartidos sobre el conjunto del lago, durante la primera quincena de diciembre de 1976. LAZZARO (1981) estudia las variaciones estacionales de la biomasa algal expresada en peso húmedo, en clorofila total y en peso de carbono, para diferentes estaciones del Lago Menor en 1979-1980. CARNEY *et al.* (1987) señalan para 1981-1982 los valores extremos de la biomasa, en peso húmedo por metro cúbico, en la parte peruana del Lago Mayor. ILTIS (1988) indica la repartición de las biomásas algales en peso húmedo, durante seis períodos diferentes comprendidos entre marzo de 1985 y febrero de 1987 para el conjunto de la parte boliviana del lago.

### *Biomásas y densidades algales observadas*

Después de algunas estimaciones parciales dadas por diferentes autores referentes a cierto número de taxones dominantes, los primeros valores de densidad fitoplanctónica total y de biomasa general son dados por LAZZARO (1981) : los valores extremos son entonces de 300.000 y 1.600.000 células por litro para el conjunto del Lago Menor, excepto a la altura de Chúa, el punto más profundo del Huiñaimarca, donde la densidad fluctúa entre 200.000 y 8 millones de células por litro. Las biomásas en peso húmedo se escalonan entonces entre 250 y 800 mg por metro cúbico en el conjunto del Lago Menor. Los contenidos en carbono en dos estaciones del Lago Menor varían entre 60 y 180 mgC.m<sup>-3</sup> por una parte, 30 y 90 mgC.m<sup>-3</sup> por otra parte, mientras que los contenidos en clorofila total se escalonan de 0,5 mg.chl.m<sup>-3</sup> en invierno hasta un poco más de 4 mg.chl.m<sup>-3</sup> en otoño.

Más tarde, RICHERSON *et al.* (1986) indican una concentración en clorofila media de 1,5 mg.m<sup>-3</sup> para el lago y CARNEY *et al.* (1987) señalan para el peso húmedo de algas entre 1981 y 1982 valores que se escalonan entre 122 y 1.310 mg m<sup>-3</sup> con un promedio de 511 mg.m<sup>-3</sup> ; los contenidos en clorofila a variaban entonces en la superficie de 0,6 a 5,9 mg.m<sup>-3</sup> con un promedio de 2,6 para 22 medidas. Finalmente, ILTIS (1988) observa, en la capa superficial, pesos húmedos escalonándose entre 28 mg.m<sup>-3</sup> (cerca de la desembocadura del río Tiwanaku) y 4.054 mg.m<sup>-3</sup> en el Lago Menor, siendo el promedio de 1.071 para las seis series de muestreos efectuadas entre 1985 y 1987. En la parte boliviana del Lago Mayor, los valores se reparten en cambio entre 3 mg.m<sup>-3</sup> (cerca de la desembocadura del río Suhez) y 263 mg.m<sup>-3</sup>, siendo el promedio de 60.

ORSTOM Fonds Documentaire

N° : 36619, ex 2

Cote : A

## ***Composición de la biomasa***

### ***Composición por tamaño***

Se escogieron cuatro tamaños para clasificar los organismos presentes en la biomasa, las colonias, los cenobios y los filamentos siendo tomados en cuenta en su volumen total : las pequeñas formas de menos de  $350 \mu^3$ , las formas medianas de  $350$  a  $3.500 \mu^3$ , los organismos grandes entre  $3.500$  y  $10.000 \mu^3$  y las formas más grandes de más de  $10.000 \mu^3$ .

Según las observaciones realizadas en seis ocasiones en 28 estaciones del Lago Menor y 19 del Lago Mayor, lado boliviano, entre 1985 y 1987, las formas pequeñas de menos de  $350 \mu^3$  representan raramente porcentajes elevados en el plancton superficial del Titicaca. Las formas medianas y grandes constituyen generalmente la mayoría de las poblaciones del Lago Menor en todas las estaciones. En el Lago Mayor, estas formas medianas o grandes representan 50 a 70 % de la biomasa sólo en algunas estaciones. Los organismos de más de  $10.000 \mu^3$ , que prácticamente nunca dominan en el Lago Menor, constituyen en casi todo el Lago Mayor más del 70 % de la biomasa, de marzo de 1985 hasta mediados de 1986.

En conclusión, se puede notar que sobre 155 muestras del Lago Menor estudiadas, las formas medianas dominaban en 60 % de los casos, las formas grandes en 26 %, las formas pequeñas en 8 % y los organismos más grandes en 6 % de los casos. En el Lago Mayor, sobre 107 muestras tomadas en cuenta, los organismos más grandes dominaban en 51 % de los casos, las formas grandes en 36 %, las formas medianas en 12 % y las formas pequeñas en 1 % de los casos.

### ***Composición por grupos de algas***

La biomasa fitoplanctónica del lago se reparte entre cinco grupos de algas : clorofitas, pirrofitas, cianofíceas, diatomofíceas, y euglenofíceas, este último siendo el menos representado. La importancia de cada uno de estos diferentes componentes parece variar levemente desde el principio de las observaciones en este medio. En 1937, TUTIN (1940) señala un plancton ampliamente dominado por las clorofitas ; las pirrofitas son bastante abundantes en tanto que las diatomofíceas y las cianofíceas son raras. En este último grupo, el autor indica el género *Nodularia* como "fairly frequent" pero menciona por error las cianofíceas como totalmente ausentes. En 1973, RICHESON *et al.* (1977) indican cuatro grandes grupos que componen la biomasa : clorofitas, pirrofitas, cianofíceas y diatomofíceas. Esta composición está confirmada para 1976 por REYSSAC y DAO (1977). LAZZARO, estudiando en 1979-1980 diferentes estaciones del Lago Menor, nota por una parte la fuerte proporción de clorofitas, seguidas por las dinofíceas y las diatomofíceas y por otra parte, el porcentaje relativamente bajo de las cianofíceas.

Entre 1985 y 1987, ILTIS (1988) indica los porcentajes medios observados en diferentes puntos de la parte boliviana del lago (cuadro 1). Esta se subdivide en 3 partes, Lago Menor norte (16 estaciones), Lago Menor sud (12 estaciones) y Lago Mayor (19 estaciones).

Las euglenofitas se encontraban solamente en cantidades apreciables en seis muestras entre las seis series de observaciones efectuadas, el porcentaje máximo estimado era de 4 % en el Lago Mayor, cerca de la bahía de Escoma, en octubre de 1986.

Las clorofíceas y las cianofíceas son los dos grupos que predominan alternativamente según las épocas en las biomazas algales del Lago Mayor y de la parte norte del Lago Menor. En la parte sur del Huiñaimarca, las clorofíceas predominan en todas las épocas estudiadas. Las pirrofitas no son nunca dominantes en la biomasa; presentan las proporciones más elevadas (hasta 31,8 %) en el

sud del Lago Menor, principalmente en las zonas próximas de la desembocadura de los afluentes. Las diatomeas están generalmente presentes en bajas proporciones ; sobrepasan raramente 10 % en las muestras, con excepción de las del período invernal, por ejemplo en junio de 1985 cuando se observó un promedio de más del 15 % en el norte del Lago Menor y 19 % en el Lago Mayor. Este desarrollo puede relacionarse a la puesta en circulación de la sílice de las capas profundas en el momento de la desaparición de la estratificación térmica estival. Hay que señalar que desarrollos masivos y muy localizados de *Cyclotella* sp. pueden producirse durante breves períodos, como ha sido observado en una estación al nordeste del Lago Menor en diciembre de 1985 (más del 53 % de diatomeas), aunque este fenómeno sólo se produjo una vez durante nuestras observaciones.

	Abril 1985	Junio 1985	Diciembre 1985	Abril 1986	Octubre 1986	Febrero 1987	Promedio
<b>Lago Menor norte</b>	%	%	%	%	%	%	%
Cianofíceas	1,3	36,3	29,1	61,1	60,5	30,3	36,4
Clorofíceas	94,8	34,5	33,3	31,4	30,0	63,7	48,0
Pirrofítas	3,9	13,5	24,5	6,4	6,9	4,0	9,9
Diatomofíceas	0,0	15,7	12,9	1,1	2,5	2,2	6,0
<b>Lago Menor sud</b>							
Cianofíceas	1,3	14,0	9,0	15,6	19,5	11,6	11,8
Clorofíceas	94,8	63,1	67,0	63,7	45,8	55,2	64,9
Pirrofítas	3,9	19,5	20,0	19,8	30,0	31,8	20,8
Diatomofíceas	0,0	3,4	4,0	0,9	4,7	1,3	2,4
<b>Lago Mayor</b>							
Cianofíceas	41,4	30,1	83,2	64,8	20,6	78,3	53,1
Clorofíceas	57,1	48,4	15,3	30,2	60,1	20,1	38,5
Pirrofítas	1,0	2,4	1,3	0,2	11,9	1,6	3,1
Diatomofíceas	0,5	19,4	0,1	4,7	7,2	0,0	5,3

Cuadro 1. - Porcentajes medios de los diferentes grupos de algas en el conjunto de la parte boliviana del lago. Los porcentajes fueron calculados según los biovolúmenes celulares y no según el número de individuos.

### *Composición específica*

Las primeras observaciones efectuadas sobre el plancton vegetal (TUTIN, *ibid.*) evidenciaban la predominancia de *Botryococcus braunii* Kutzing asociado en el Lago Mayor a *Dictyosphaerium ehrenbergianum* Nägeli, *Staurastrum paradoxum* Meyen, *Ankistrodesmus longissimus* (Lemmerm.) Wille, *Ulothrix subtilissima* Rabenhorst y *Peridinium* sp. En 1973, RICHESON *et al.* (1977) señalan como dominantes *Lyngbya vacuolifera* Skuja, *Anabaena sphaerica* var. *attenuata* Bharadwaja, *Ulothrix subtilissima* Rabenhorst, *Oocystis borgei* Snow, *Mougeotia* cf. *viridis* (Kutz.) Wittrock et *Stephanodiscus astraeta* var. *minutula* (Kutz.) Grunow. LAZZARO (1981) indica las siguientes especies planctónicas mayores en el Lago Menor : *Monoraphidium* sp., *Cosmarium phaseolus* Brebisson, *Closterium kuetzingii* Brebisson, *Mougeotia* sp. et *Peridinium* sp. En 1981-

1982, RICHERSON *et al.* (1986) señalan como dominantes *Anabaena spiroïdes* Klebahn, *A. affinis* Lemmerm., *Planctonema lauterbornii* Schmidle, *Gloeotilopsis planctonica* Iyengar y Philip, *Oocystis* sp., *Staurastrum manfeldtii* Delponte, *Cryptomonas ovata* Ehrenberg y *Cyclotella andina* Thériot *et al.*

Entre 1985 y 1987, las clorofitas son las que intervienen con la mayor variedad en la biomasa. En una muestra dada, este grupo es el más frecuentemente representado por 7 a 10 taxones mientras que cada uno de los otros grupos de algas está generalmente representado sólo por uno o dos. Las siguientes especies son las más comúnmente encontradas en la parte boliviana del lago : *Oocystis* sp., *Sphaerocystis schroeteri* Chodat, *Dictyosphaerium pulchellum* Wood, *Botryococcus braunii* Kutzing, *Chlorhormidium subtile* (Kutzing) Fott, *Mougeotia* sp., *Closterium aciculare* T. West, *Staurastrum gracile* Ralfs. Las cianofíceas que intervienen más en la biomasa pertenecen a las especies *Gomphosphaeria pusilla* (Van Goor) Komarek y *Nodularia harveyana* var. *sphaerocarpa* (Bornet y Flahault) Elenkin. Para el grupo de las pirrofitas, hay que señalar *Cryptomonas* sp., *Gymnodinium* sp. y *Peridinium willei* Huitfeld-Kaas. Por último *Synedra ulna* (Nitzsch) Ehr. *Fragilaria crotonensis* Kitton y sobre todo *Cyclotella andina* Thériot *et al.* son las diatomeas más abundantes en las poblaciones.

### *Diversidad específica*

Las primeras indicaciones sobre la diversidad específica estimada para el año 1973 según los valores del índice de Shannon (RICHERSON *et al.*, 1977) resaltan variaciones en el curso del año entre 2 y 3,5 bits para los biovolúmenes y 1,2 y 3,7 bits para el número de individuos. La diversidad es relativamente elevada y estable durante el otoño e invierno (abril a noviembre); es más baja durante el período estival (diciembre a marzo). En 1979-1980, el índice de diversidad varía en dos estaciones del Lago Menor (LAZZARO, 1981) entre 1,5 y 3,5 bits.célula<sup>-1</sup> ; presenta dos máximos, uno en marzo, el otro de octubre a diciembre.

Entre 1985 y 1987 en el Lago Menor, el mínimo observado es de 0,251 bit.mg<sup>-1</sup> en abril de 1985, el máximo siendo de 3,075 bits en diciembre de 1985. En el Lago Mayor, el mínimo es 0,222 bit en diciembre de 1985 y el máximo es 3,094 bits en octubre de 1986. Del conjunto de las medidas efectuadas (cuadro 2), se puede observar que las poblaciones del Lago Mayor son menos diversificadas que las del Lago Menor, excepto en marzo-abril de 1985 y en febrero de 1987. Sin embargo el nivel actual de los conocimientos sobre la diversidad específica y sus variaciones no permite dar informaciones sobre la presencia de ciclos en la evolución de las biocenosis algales del lago.

Promedio de las muestras	Marzo Abril 1985	Junio 1985	Diciembre 1985	Abril 1986	Octubre 1986	Febrero 1987	Promedio general
Lago Menor norte	0,524	2,648	2,628	1,844	1,710	1,774	1,855
Lago Menor sud	1,437	2,233	2,003	2,261	2,177	2,291	2,067
Lago Mayor	1,707	2,142	0,815	1,523	2,524	1,122	1,639

Cuadro 2. - Valores medios del índice de diversidad de Shannon observados en el curso de seis salidas realizadas en el lado boliviano del Lago Titicaca.

## *Distribución general del plancton vegetal*

### *Repartición vertical*

Los primeros estudios realizados por TUTIN (1940) describen una composición homogénea del plancton en la capa de agua que va desde la superficie hasta 50 metros de profundidad. Posteriormente, RICHERSON *et al.* (1977) indican la repartición de la biomasa fitoplanctónica expresada en miligramos de carbono, durante los diferentes meses del año 1973, en el Lago Mayor. La zona fitoplanctónica, mucho más profunda que la zona eufótica teórica, alcanza 100 metros de profundidad, principalmente durante los períodos de mezcla.

LAZZARO (1981) presenta numerosos perfiles hasta 25 metros de profundidad de la repartición vertical de la biomasa fitoplanctónica expresada en carbono en el punto más profundo del Lago Menor. Mientras que en período estratificado (febrero-marzo) la mayor parte de la biomasa está concentrada en los quince primeros metros de profundidad, las disminuciones de temperatura en mayo producen una mezcla de la masa de agua con presencia de biomasa importantes (superiores a 150 mg C.m<sup>-3</sup>) a más de 20 metros de profundidad. Las bajas biomasa invernales se caracterizan por perfiles rectilíneos.

En 1988, se efectuaron perfiles de biomasa en peso húmedo en dos estaciones del Lago Menor (estación 12, Sukuta y estación 5, Chúa) y dos del Lago Mayor (cerca de la isla de la Luna y lejos de la orilla de la isla del Sol), en período de mezcla (julio de 1988) y en período de estratificación (diciembre de 1988).

En los gráficos (fig. 1) donde se reportan las biomasa algales observadas, la repartición aparece uniforme en toda la columna de agua en todas las estaciones en los medios poco profundos. Así es para la estación menos profunda estudiada (6 m de profundidad), muy probablemente representativa del conjunto del Lago Menor donde la profundidad no sobrepasa generalmente los 20 metros. En la fosa de Chúa, único punto del Lago Menor donde el fondo está a 40 metros, el plancton presenta en período de estratificación (diciembre) una disminución bien nítida entre 22 y 30 metros. En un espacio de 4 a 5 metros, la biomasa algal por unidad de volumen se divide por 5. En julio, el plancton vegetal se reparte en toda la columna de agua.

En el Lago Mayor, el esquema de la repartición de la biomasa aparece diferente. En período de estratificación, el máximo de biomasa fitoplanctónica se sitúa entre 5 y 8 metros; en período de mezcla, este máximo aparece entre 12 y 18 metros en la estación próxima de la isla del Sol mientras que bajo la superficie se sitúa entre uno y dos metros, cerca de la isla de la Luna. Como lo mostraron VINCENT *et al.* (1984), la forma del tope de la curva de repartición del fitoplancton en la capa de agua epilimnica es función de la agitación de la zona de superficie: el muestreo cerca de la isla de la Luna fue efectuado por tiempo muy tranquilo mientras que los otros tres fueron realizados cuando la superficie estaba agitada por olas. El fenómeno de inhibición de superficie aparece pues en los cuatro casos en el Lago Mayor, pero más o menos modificado por la agitación del medio. Se puede señalar así que una serie de muestreos efectuada en febrero de 1987 sobre el conjunto de la parte boliviana del lago, superficialmente por una parte, y a cuatro metros de profundidad por otra parte, evidenció un aumento de biomasa media a cuatro metros de 11,6 % para las 28 estaciones del Lago Menor y de 21,8 % para las 19 estaciones del Lago Mayor. El nivel de la termoclina situado entre 20 y 30 metros, así como en la zona más profunda del Lago Menor, no está marcado por una disminución neta de la biomasa algal presente; un desarrollo local importante de pirrofitas aparece incluso a 30 metros en la estación próxima de la isla de la Luna en diciembre. Se puede señalar solamente que las poblaciones algales densas se extienden más profundamente en período de mezcla que en período de estratificación térmica.

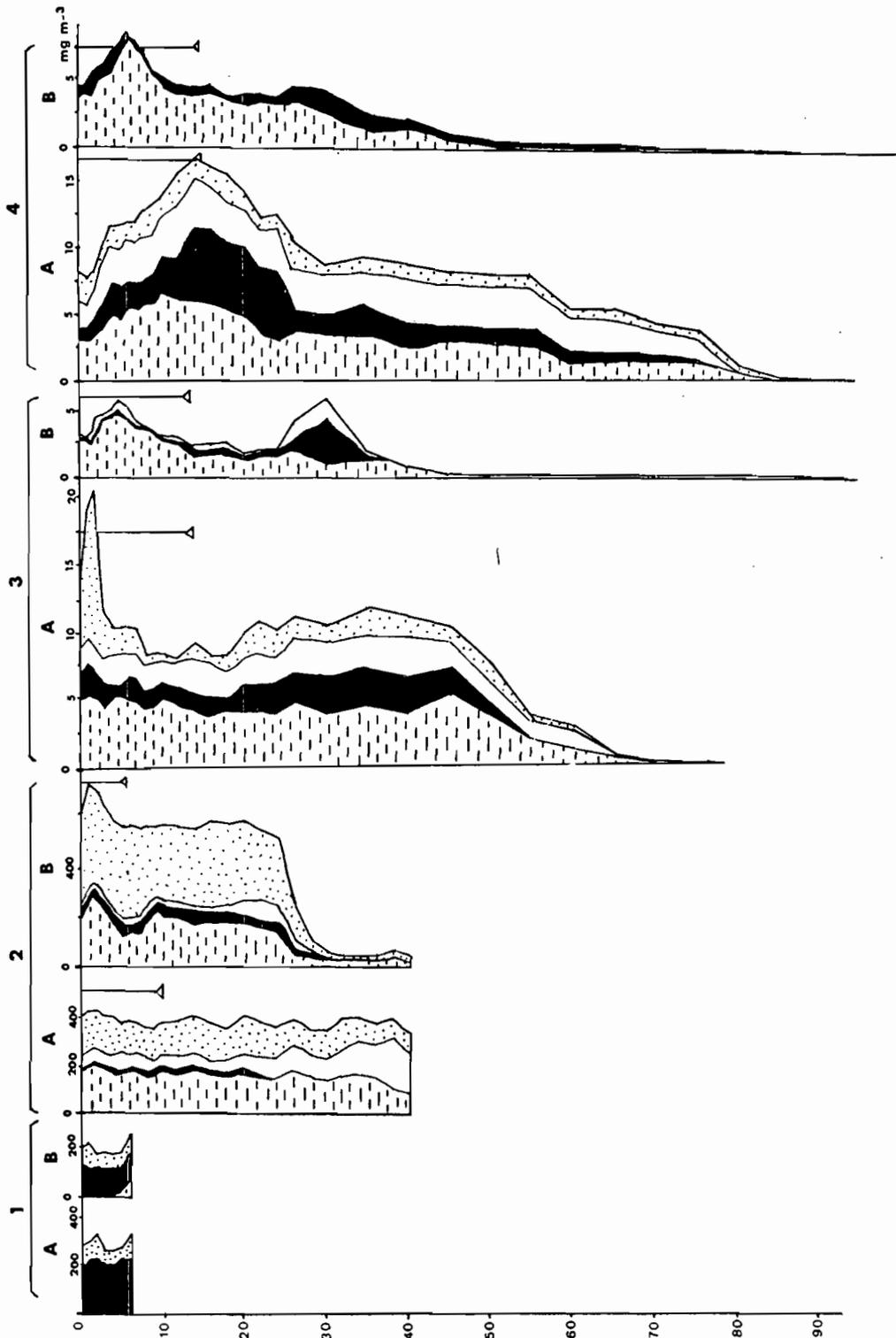


Fig. 1. - Distribución de la biomasa algal en profundidad en el Lago Menor (izquierda) y en el Lago Mayor (derecha). 1 : en una zona poco profunda del Lago Menor, 2 : en la fosa de Chúa, 3 : en el Lago Mayor cerca de la isla de la Luna, 4 : cerca de la isla del Sol; A : en período de mezcla (13.15-07-1988), B : en período de estratificación (14.16-12-1988). A la derecha de cada gráfico, excepto en la primera estación donde no pudo medirse, se indica profundidad de desaparición del disco de Secchi. Con rayas, las Cianofíceas; en negro, las Pirofítas; en blanco, las Diátomofíceas; con puntos, las Clorofíceas.

El espesor de la capa fitoplanctónica es del orden de 5 a 5,5 veces la profundidad de desaparición del disco de Secchi, tal como fue medida en el mismo lugar. Se nota pues que la fuerte disminución de biomasa fitoplanctónica observada en la parte más profunda del Lago Menor, entre 22 y 30 metros, corresponde al límite inferior de la capa eufótica real y consecuentemente, la desaparición de las algas debajo de esta profundidad es más el hecho de la falta de luz ("self shading effect") que de la presencia de la termoclina en este nivel, no estando marcado este último en el Lago Mayor por ninguna disminución neta de la biomasa.

### ***Repartición horizontal***

Fue estudiada solamente en la parte boliviana del lago. Las poblaciones fitoplanctónicas inventoriadas en 28 estaciones del Lago Menor y 19 estaciones del Lago Mayor fueron comparadas entre sí con el fin de evidenciar las afinidades entre las estaciones. Se escogieron dos períodos del año : junio de 1985 y febrero de 1987, como épocas representativas respectivamente del invierno y del verano austral. Se calcularon las correlaciones entre las lecturas con ayuda de una matriz de distancias, para agrupar entre sí las estaciones teniendo el mismo tipo de poblaciones y delimitar las zonas donde el plancton algal es relativamente homogéneo (fig. 2).

En junio de 1985, tres estaciones aparecen sin relación con las otras poblaciones de la parte boliviana del lago : son las estaciones 26 y 27 situadas en la desembocadura del río Tiwanaku y la estación 46 en el Lago Mayor donde en esa época se producía un desarrollo importante y muy localizado de *Botryococcus*. El conjunto de las otras estaciones se divide en dos grupos, el del Lago Mayor con niveles de correlaciones bastante elevados (estaciones 30 a 52) y el del Lago Menor (estaciones 1 a 25 y estación 28), este último grupo subdividiéndose claramente en dos asociaciones. La primera (estaciones 1 a 15) engloba toda la parte norte del Lago Menor e incluso los puntos 14, 15 y 19 más centrales. La segunda comprende las estaciones del sud del Lago Menor (con excepción de la desembocadura del río Tiwanaku) y las estaciones del límite sudeste (17, 18 y 20); la estación 10 situada en la zona límite de la parte norte se encuentra también incluida de manera bastante anormal en este grupo.

En febrero de 1987, las estaciones del Lago Mayor aparecen bien unidas entre sí (estaciones 30 a 52), con excepción de las estaciones 41 y 50. Diez estaciones de la parte norte del Lago Menor tienen grandes afinidades entre sí, los puntos del límite sudeste (2, 10, 11 y 12) no estando incluidos en este conjunto. Las otras estaciones del Lago Menor (partes central y sud y límite sudeste) presentan poblaciones mal unidas entre sí, las estaciones 22, 24, 25 y 28 de la bahía de Guaqui apareciendo solas con afinidades entre ellas relativamente marcadas. Las poblaciones algales de esta parte central y sudeste del Lago Menor son pues muy heterogéneas en época de lluvias : se supone que los aportes de los ríos Tiwanaku, Catari, Keka y Batallas Chica llegando a esta zona, donde la profundidad varía entre algunas decenas de centímetros y diez metros, impiden la formación de poblaciones estables y homogéneas en toda esta parte de la cuenca lacustre mientras que sólo tendrían una influencia muy limitada sobre el plancton vegetal en zonas muy profundas.

Basándose en las afinidades entre poblamientos algales, es posible delimitar en la parte boliviana del lago tres grandes zonas ecológicas (fig. 3). La primera comprende la parte norte del Lago Mayor, delimitada aproximativamente por las estaciones 1 a 15, con excepción de la estación 7 próxima al estrecho de Tiquina y de la estación 13 situada cerca de la desembocadura del río Catari. Las poblaciones fitoplanctónicas de esta zona se caracterizan por biomasa elevada; es aquí que se observan las densidades más fuertes de algas por unidad de volumen. Los grupos dominantes son sea las clorofitas (abril y diciembre de 1985, febrero de 1987) sea las cianofíceas (junio de 1985, abril y octubre de 1986). El porcentaje de las diatomeas es generalmente bajo, pero en todas las estaciones puede alcanzar un promedio de 15,7 % en junio de 1985 y 12,9 % en diciembre del mismo año. Las proporciones de pirrofitas son generalmente de 4 a 7 %; pueden alcanzar 13,5 % (junio de 1985) o 24,5 % (diciembre de 1985) como promedio para todas las estaciones.

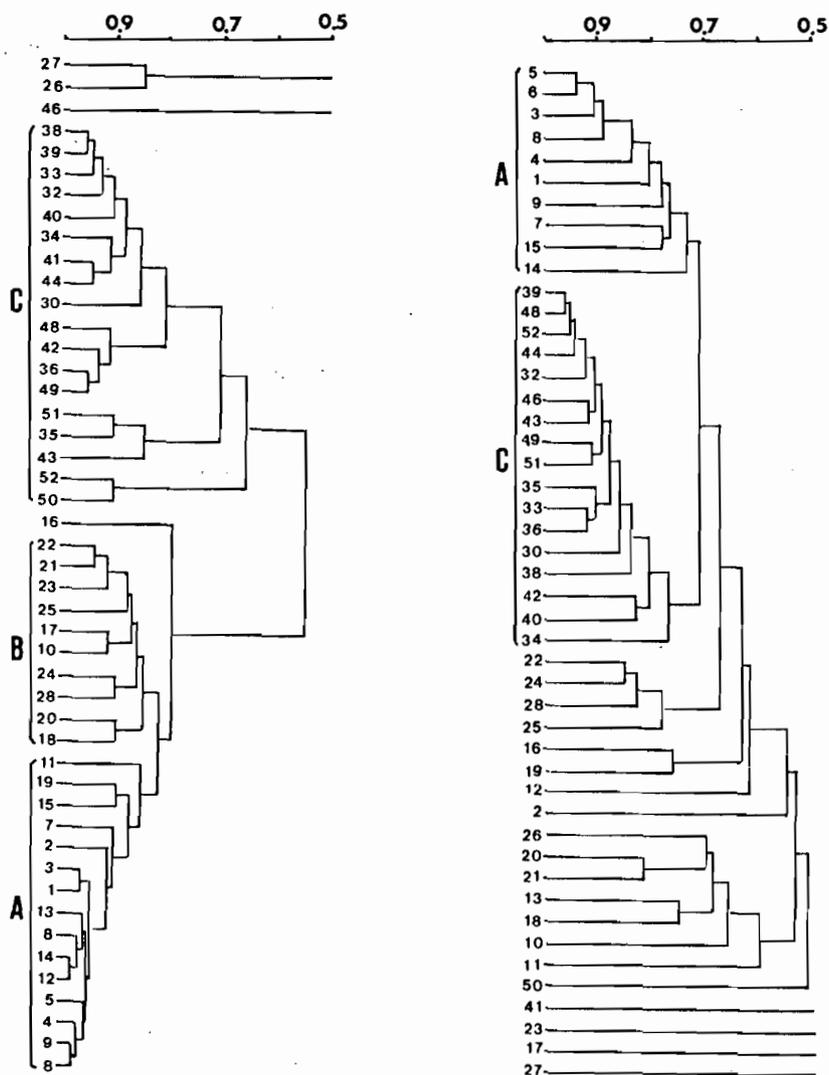


Fig. 2. - Agrupamiento de las estaciones de la parte boliviana del lago. A la izquierda, en época seca (junio de 1985), A : Lago Menor norte, B : Lago Menor sud, C : Lago mayor. Las estaciones 26 y 27 están situadas a proximidad de la desembocadura del río Tiwanaku. A la derecha, en época de lluvias (febrero de 1987), A : Lago Menor norte, C : Lago Mayor. Además, cuatro estaciones de la bahía de Guaqui (22, 24, 25, 28) al sur del Lago Menor, aparecen relativamente bien agrupadas.

La segunda zona comprende las partes central y sud del Lago Menor (estaciones 19 a 28), con excepción de las estaciones 26 y 27 situadas en la desembocadura del río Tiwanaku. Las biomazas son un poco más débiles que en la zona anterior. Las clorofíceas son aún dominantes, luego vienen las cianofíceas o las pirrofitas; las diatomeas son siempre en proporciones bajas (4 a 5 % para el promedio de todas las estaciones). Esta zona tiene en época de lluvias un plancton vegetal particularmente heterogéneo.

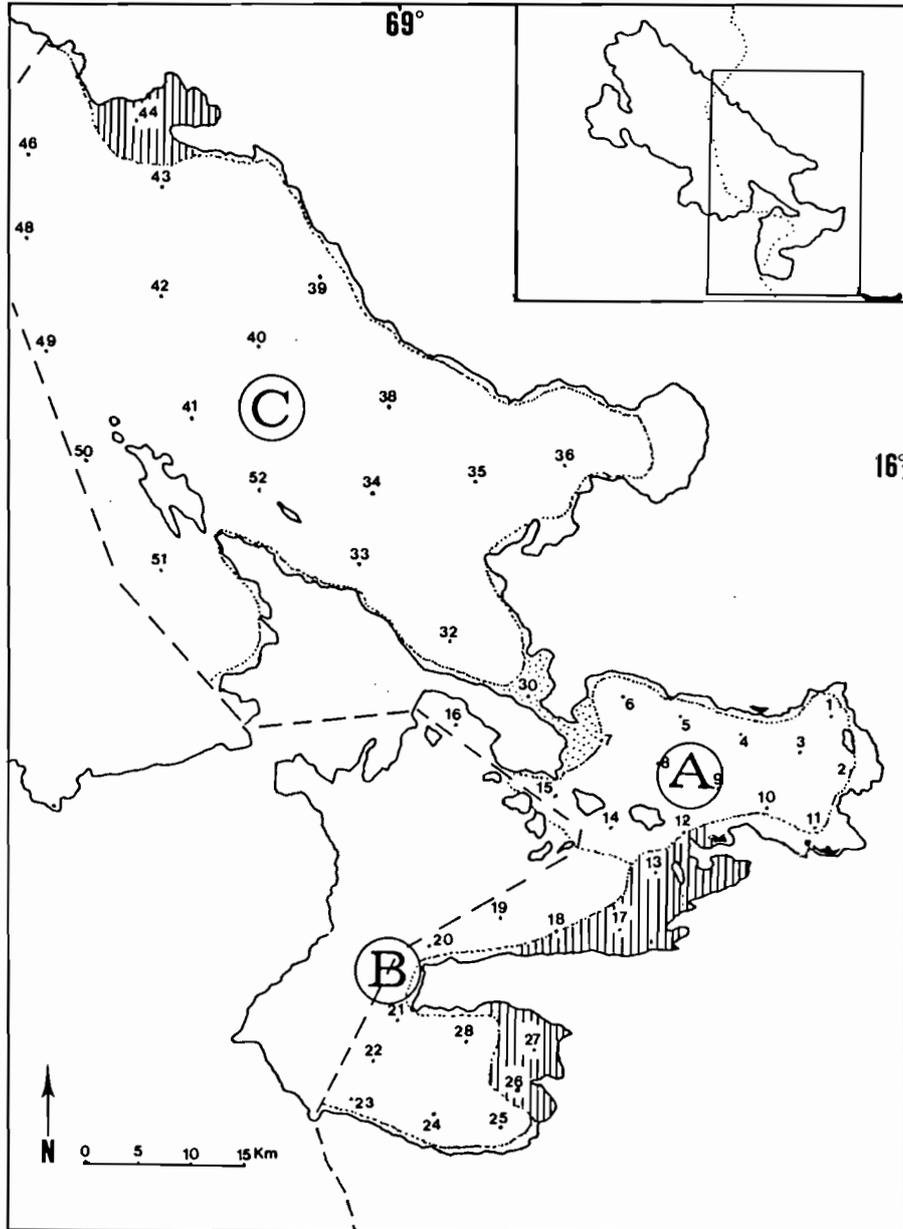


Fig. 3. - Zonación ecológica de la parte boliviana del lago Titicaca establecida según el plancton vegetal. A : Lago Menor norte, B : Lago Menor sud, C : Lago Mayor. Con puntos, la región de transición entre las dos cuencas lacustres; con líneas verticales, las regiones perideltáicas; en blanco, a lo largo de la orilla, las regiones fronterizas.

Por último la tercera zona comprende el conjunto de la parte boliviana del Lago Mayor con excepción de la desembocadura del Río Suchez. En esta zona las biomásas son mucho más débiles ( $12$  a  $135 \text{ mg.m}^{-3}$  en promedio) que en las otras dos. Las clorofitas dominan en las poblaciones en abril y junio de 1985, y en octubre de 1986. Las cianofíceas dominan en diciembre de 1985, abril de 1986 y febrero de 1987, o sea durante la época de verano. Las pirrofitas están siempre muy poco representadas ( $1$  a  $3 \%$  en promedio), excepto en octubre de 1986 donde el porcentaje medio de este grupo en las diferentes estaciones es de  $12 \%$ . Las proporciones de las diatomofíceas sólo son importantes en periodo de desaparición de la termoclina ( $19,4 \%$  en promedio en junio de 1985).

A estas tres grandes zonas, hay que agregar algunas regiones de superficie mucho más reducida que presentan características particulares y que están repartidas en las zonas definidas anteriormente. Así se puede distinguir :

- Una región de transición entre Lago Menor y Lago Mayor situada a proximidad del estrecho de Tiquina. La biomasa algal es intermediaria entre la de cada una de las dos cuencas lacustres vecinas.

- Las regiones perideltáicas situadas en el Lago Menor en las orillas sudeste donde desembocan varios ríos (Batallas, Keka, Catari, Tiwanaku) y en el Lago Mayor en la desembocadura del río Suhez. Generalmente, estas regiones presentan en período de crecida un fitoplancton más pobre que las estaciones vecinas y en época seca, un plancton más rico. Las proporciones de los diversos grupos algales son diferentes, los porcentajes de las pirrofitas siendo generalmente más elevados que en las zonas vecinas, este grupo pudiendo incluso dominar a ciertas épocas.

- Los herbarios del límite costero, principalmente de totoras, que ocupan extensas superficies en el Lago Menor y ciertas bahías del Lago Mayor. El plancton, y más especialmente el perifiton, son aún mal conocidos y necesitarían estudios particulares.

### 3. *Variaciones estacionales*

En principio, en los medios tropicales donde la profundidad es suficiente para que una estratificación se instale y donde el volumen de agua es bastante importante para que el efecto de los aportes de los afluentes en época de lluvias sea relativamente moderado, las variaciones estacionales son mucho menos marcadas que en las zonas templadas, la insolación siendo relativamente constante durante el año. RICHESON *et al.* (1986) dan un análisis de estos diferentes tipos de variaciones y proponen el término de "casi estacionales" para las fluctuaciones mal unidas a un ciclo anual, por oposición a variaciones estrechamente unidas al ciclo época seca-época de lluvias como por ejemplo en el lago Tchad (CARMOUZE *et al.*, 1983) o al ciclo estacional de temperatura como en los lagos templados.

En el lago Titicaca, conviene distinguir el caso del Lago Menor por una parte, y el del Lago Mayor por otra parte. El primero se caracteriza por una baja profundidad, la ausencia de termoclina, la presencia de una vegetación inmersa abundante, una transparencia reducida y una amplitud más fuerte del gradiente térmico y de las variaciones del contenido en sales disueltas (ILTIS, 1987). LAZZARO (1981) señala en 1979 máximos fitoplanctónicos en abril-mayo y, en un menor grado, en noviembre-diciembre, el invierno (julio a septiembre) estando marcado por valores más bajos (fig. 4). Según observaciones puntuales hechas los años siguientes (ILTIS, 1988), un máximo bien neto aparece a principios de abril de 1985 y en febrero de 1987, de acuerdo con observaciones anteriores. Sin embargo, abril de 1986 está caracterizado por biomasa algales bajas probablemente relacionadas con el máximo de la crecida lacustre excepcional que se produjo ese año.

En el Lago Mayor, donde los datos son más escasos, existe en la parte boliviana un máximo debido al desarrollo de las Diatomofíceas (hasta 41 % de la biomasa celular total en una estación del centro del Lago Mayor) en la época de la desaparición de la termoclina (junio). Este fenómeno se debe relacionar a «un aumento brusco de sílice disuelta desde el fondo, cuando desaparece la estratificación física» (CARMOUZE *et al.*, 1984). La biomasa media es entonces 2,5 a 12 veces más elevada, según las estaciones, que en los otros meses del año, excepto diciembre. Un segundo máximo menos marcado aparece en diciembre, debido al desarrollo de las cianofíceas - *Gomphosphaeria pusilla* en particular - (hasta 97 % de la biomasa celular en una estación del centro del Lago Mayor) en el período de insolación máxima del medio.

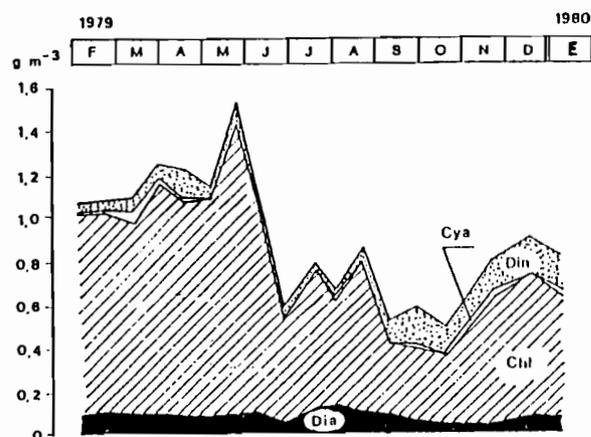


Fig. 4. - Biomásas fitoplanctónicas totales, acumuladas por clases, a una profundidad de 5 metros, de la estación de Chúa en el Lago Menor. Din. : Dinofíceas, Cl. : Clorofíceas, Dia. : Diatomofíceas, Cia. : Cianofíceas (LAZZARO, 1981).

Se destaca entonces, de estas observaciones fragmentarias, que el plancton vegetal del conjunto de las zonas relativamente poco profundas (bahía de Puno, Lago Menor) y el de la zona profunda del Lago Mayor evolucionan de manera independiente, el período invernal correspondiendo por ejemplo a un período de mínimo de biomasa en el Lago Menor, de máximo en el Lago Mayor. Evidentemente, estudios sobre períodos extensos faltan para revelar y evaluar un eventual ritmo estacional anual así como para evidenciar y estimar variaciones interanuales que podrían ser, según la hipótesis emitida por RICHESON *et al.* (1977, 1986), de una amplitud superior a la de las variaciones estacionales.

## Conclusiones

Se pueden realizar las siguientes observaciones sobre las características del plancton vegetal tales como son conocidas actualmente :

- La composición del fitoplancton, durante la segunda parte del decenio 1980, se caracteriza por la abundancia de las clorofíceas y cianofíceas. El incremento del porcentaje de este último grupo desde las primeras observaciones efectuadas es un punto que se debe subrayar. TUTIN (1940) señala la ausencia de este grupo en las muestras colectadas en 1937. LAZZARO (1981) encuentra en 1979-80, en el Lago Menor, solamente bajos porcentajes, las Clorofíceas dominando en todas las estaciones estudiadas durante todo el año, con las Pirofitas como segundo grupo importante. En cambio, entre 1985 y 1987, según seis series de observaciones, las Cianofíceas dominan o codominan en el Lago Mayor y en toda la mitad norte del Huiñaimarca. Las observaciones en el futuro deberán pues verificar si este incremento de las Cianofíceas se integra en las fluctuaciones normales del fitoplancton lacustre o si se trata de una evolución pudiendo, por ejemplo, ser asimilada a un fenómeno de eutrofización susceptible de extenderse a todas las zonas del lago.

- Un ritmo estacional general bien neto no pudo definirse. Es probable que las variaciones estacionales, poco marcadas, tienen una amplitud y modalidades diferentes según las zonas ecológicas tomadas en consideración.

- La luz aparece como el principal factor que rige la distribución del plancton vegetal. El fenómeno de inhibición de superficie, causado por la elevada radiación solar incidente debido a la altitud, aparece bien marcado. En el Lago Mayor, se observa la presencia de una población algal hasta 80 e incluso 100 metros de profundidad, o sea un espesor igual a 5 a 6 veces la profundidad de desaparición del disco de Secchi. La influencia de la termoclina aparece muy débil por su poca importancia (2 a 3°C) y por su duración limitada en el ciclo anual. Nos acercamos así a las conclusiones de BRYLINSKI y MANN (1973) respecto a la producción primaria según las cuales la iluminación juega un papel más importante para el desarrollo algal que la repartición de los nutrientes en relación con la presencia de una termoclina.

- El análisis de la repartición horizontal del fitoplancton, según el estudio realizado en la parte boliviana del lago, pone en relieve las diferencias existiendo entre Lago Menor y Lago Mayor y, por analogía, entre grandes bahías poco profundas y el Lago Mayor. Si las especies presentes son idénticas en los dos tipos de medio, los niveles de biomásas y las proporciones de los diversos grupos algales son en cambio diferentes. Así las biomásas en el Lago Menor entre 1985 y 1987 resultaron 5 a 36 veces más elevadas, según los puntos de muestreo, que en el Lago Mayor, la diferencia mínima siendo observada en junio de 1985, que correspondía a un período de máximo en el Lago Mayor y de mínimo en el Lago Menor. En este último, las pirrofitas tienen un porcentaje más fuerte que en el Lago Mayor. El análisis de las poblaciones algales existentes muestra además una heterogeneidad más grande tanto a nivel cualitativo como cuantitativo en las zonas poco profundas. Es probable que, en el Lago Menor y en las bahías poco profundas, la proximidad del fondo y la inestabilidad permanente de la estructura térmica favorecen la circulación de la materia orgánica mineralizada a nivel del fondo y, de ahí, los desarrollos de algas (LAZZARO, *ibid.*), sobre todo cuando la luz es disponible sobre el conjunto de la capa de agua debido a la baja profundidad; por último, la influencia de los afluentes es ahí mucho menos amortiguada.

Como resultado de las estimaciones efectuadas en el Lago Menor (LAZZARO, *ibid.*) y en el Lago Mayor (RICHERSON *et al.*, 1977), y según la clasificación establecida por RODHE (1960) sobre la base de la producción primaria anual por unidad de superficie, el Lago Menor podría clasificarse en los medios oligotrofos en tanto que el Lago Mayor podría considerarse como moderadamente eutrofo. Esta clasificación fundada sobre las estimaciones de producción primaria ha sido sin embargo criticada y juzgada inadaptada en ciertos casos. VOLLENWEIDER (1968) propuso, seguido entre otros por MUNAWAR y MUNAWAR (1976, 1982), utilizar el nivel de las biomásas existentes para clasificar diferentes lagos o partes de lago. Según los límites dados para estos diversos niveles de trofía, el Lago Mayor se clasificaría según su limnoplankton en los medios ultraoligotrofos y el Lago Menor en los medios mesotrofos. Este segundo tipo de clasificación, con resultados inversos al anterior, aparece más próximo de la realidad sobre todo porque las biomásas y producciones del perifiton, del fitobentos y de las macrofitas acuáticas particularmente abundantes en el Lago Menor y prácticamente ausentes o limitados a una franja estrecha en el Lago Mayor, no fueron tomados en cuenta en este estudio. De este hecho, una estimación global tomando en cuenta el conjunto del nivel vegetal en el Lago Menor pondría en evidencia una producción bien superior a la del Lago Mayor y colocaría probablemente el Huiñaimarca entre los lagos eutrofos. En el estado actual de los estudios, ésta es sólo una suposición ya avanzada por LAZZARO (*ibid.*) que necesitaría ser confirmada por estudios futuros.

## *VI.1 d Producción planctónica primaria y biomasa algal*

PETER J. RICHERSON, PATRICK J. NEALE, RENE ALFARO,  
XAVIER LAZZARO, WARWICK VINCENT, WAYNE WURTSBAUGH

Cada uno de los procesos físicos y biológicos pueden ser importantes para controlar los niveles medios y las fluctuaciones de la producción primaria y de la biomasa algal. Los factores climáticos pueden influir directamente en la variación de la producción (e.g. por fluctuaciones de iluminación), o indirectamente por intermedio del régimen de estratificación (RICHERSON, en este volumen). Los procesos biológicos como los herbívoros del fitoplancton y la competición interespecífica afectan la biomasa, su composición y potencialmente las tasas globales de producción primaria. Los efectos biológicos afectan muy particularmente las tasas globales de producción en un ecosistema limitado en nitrógeno como el lago Titicaca (WURTSBAUGH *et al.*, en este volumen), si es que afectan el potencial de reproducción de las cianobacterias fijadoras de nitrógeno. La importancia relativa del control de la producción primaria fitoplanctónica por los factores físicos y bióticos ha sido discutida recientemente de una manera extensiva en el marco de las hipótesis llamadas "top down" (aspecto biótico) o al contrario "bottom up" (aspectos físicos y químicos) (CARPENTER y KITCHELL, 1984; HARRIS, 1986). Los lagos tropicales deberían así mostrar relativamente más efectos de control "top down" que los lagos situados en latitudes más elevadas ya que su ciclo estacional, disminuido en los trópicos, reduce la variación de los importantes factores físicos responsables de las variaciones del fitoplancton, que comprenden la iluminación, la temperatura y los refuerzos de estratificación.

### *Descripción de los estudios y métodos*

Se efectuaron tres estudios de la producción primaria y de la biomasa fitoplanctónica, de una duración de un año o más, en las diferentes cuencas del lago Titicaca. RICHERSON *et al.* (1977) realizaron el primero de estos estudios en el Lago Mayor en 1973. Este programa de trabajo fue prolongado un año para el estudio de la producción fitoplanctónica y un tiempo más largo para el control de otros parámetros, efectuado por los investigadores del Instituto del Mar del Perú.

LAZZARO (1981, 1982) realizó un estudio similar en el Lago Menor (Huiñaimarca) en 1979-80. En 1981-1982, RICHERSON *et al.* (1986) y VINCENT *et al.* (1986) efectuaron estudios paralelos de variación de producción y de biomasa en el Lago Mayor y en la bahía polimíctica y poco profunda de Puno. Todos estos estudios estimaron la biomasa de carbono fitoplanctónico aplicando la ecuación de regresión de MULLIN *et al.* (1966) a las evaluaciones del volumen de células (a partir de enumeraciones) y utilizando las medidas de producción primaria por el método *in situ* al  $^{14}\text{C}$ . Con excepción de estimaciones de deficiencias en nitrógeno y fósforo, en 1973, estos tres estudios dieron también lugar a la medida de una serie relativamente completa de factores físicos y químicos, utilizando métodos estándar. Los detalles de los trabajos se encuentran en las publicaciones de origen.

Por lo tanto nuestra comprensión de los procesos de variación de la producción fitoplanctónica en el lago Titicaca se limita a 4 años para el Lago Mayor y mucho menos para la bahía de Puno y el Lago Menor. Algunos datos suplementarios existen para el Lago Mayor y para los años 1984-85 (ALFARO y RONCAL, comun. pers.) y para el período 1985-88 (ILTIS, en este volumen).

ORSTOM Fonds Documentaire

N° : 36620, ex 2

Cote : A

## El Lago Mayor

La figura 1 presenta los perfiles de producción primaria para el año 1973. El cuadro 1 presenta los parámetros estadísticos de base describiendo la fotosíntesis en el Lago Mayor, en 1973 (promedios anuales; para más detalles véanse RICHERSON *et al.*, 1977). La figura 2 muestra el nivel de producción primaria para los años 1973-75 y 1981-82.

La productividad del Lago Mayor era moderadamente elevada durante estos años, alcanzando en promedio un poco más de  $1 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . El epilimnio de este gran lago siendo más profundo que la zona eufótica, la producción de fitoplancton se diluye en un gran volumen de agua. Debido a esto, la producción por unidad de volumen de agua es relativamente baja ( $5 - 30 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$ ) y la profundidad del máximo de fotosíntesis es relativamente elevada ( $3 - 10 \text{ m}$ ).

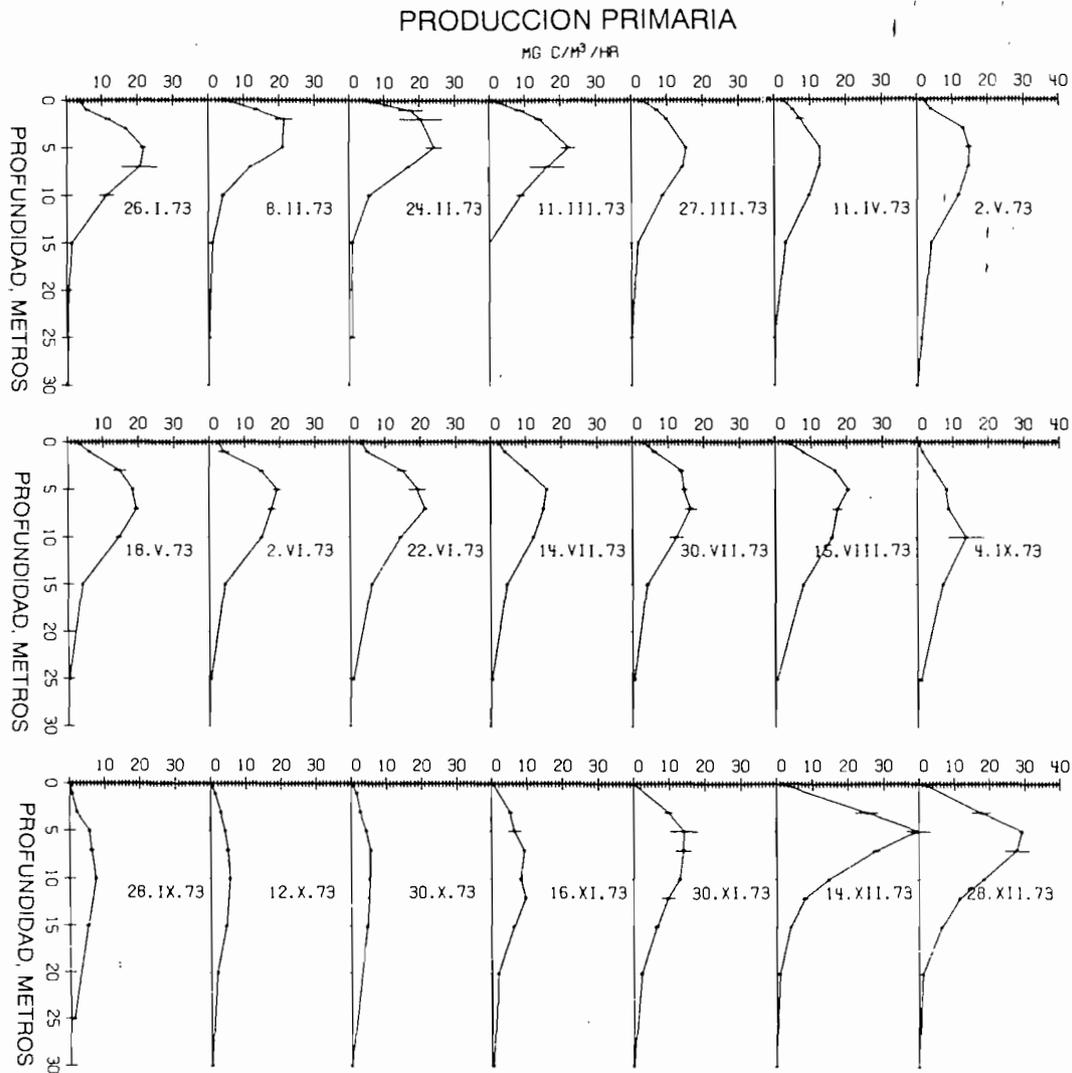


Fig. 1. - Perfiles verticales de asimilación diaria neta de  $^{14}\text{C}$  estimando la fotosíntesis en el Lago Mayor en 1973 (botella clara menos botella negra). Las barras indican las variaciones entre las dos botellas claras utilizadas (RICHERSON *et al.*, 1977).

PROMEDIOS ANUALES									
Producción (P) gC m <sup>-2</sup> día <sup>-1</sup>	Biomasa (B) C m <sup>-2</sup>	P/B día <sup>-1</sup>	$\theta$ hr <sup>-1</sup>	Radiación Incidente(R) kcal m <sup>-2</sup> día <sup>-1</sup>	P/B/R X10 <sup>-3</sup> m <sup>2</sup> kcal <sup>-1</sup>	P <sub>cal</sub> /R %	Z <sub>opt</sub> m	Z <sub>mezc</sub> m	Z <sub>eu</sub> m
Lago Grande (1973)									
1.45	2.97	0.51	0.13	5086	0.10	0.29	6	50	17.7
Lago Pequeño (1979-80)									
0.56	2.52	0.22			0.19		5.3	24	25.2

Cuadro 1. - Parámetros estadísticos describiendo la producción primaria en el lago Titicaca.  $\theta$  es la tasa de fotosíntesis en Z<sub>opt</sub> (promedio de tres profundidades máximas). Z<sub>mezc</sub> es la profundidad hasta el máximo de la termoclina principal. Z<sub>eu</sub> es la última profundidad en la cual la asimilación de <sup>14</sup>C a la luz es superior a su valor en la obscuridad. Las biomasa fueron calculadas a partir de la suma de algas utilizando el método de MULLIN *et al.*, 1986. R fue medido en el Lago Mayor con un solarígrafo Belfort, pero con un sensor PAR (n = 8 solamente), en el Lago Menor. P<sub>cal</sub> fue calculado tomando 10 Kcal g C<sup>-1</sup>.

La variación de producción anual es modesta comparada a los lagos templados, pero el tipo de variación de producción durante todo el año es muy variable (véanse más adelante el análisis estadístico). Dada la regularidad de variación del proceso de estratificación y la variación relativamente regular de los parámetros físico-químicos visibles en la figura 2, se podía esperar un proceso estacional de producción primaria más previsible. Creemos que estas variaciones irregulares a lo largo del año tienen diversas razones. Primeramente la variación de la insolación es bastante modesta, por lo que esta variable no puede generar un fuerte efecto estacional. En segundo lugar, la fotosíntesis está normalmente limitada por los contenidos en nitrógeno (VINCENT *et al.*, 1984; WURTSBAUGH *et al.*, 1985; CARNEY, 1984; WURTSBAUGH *et al.*, este volumen). Esta limitación ocasiona una influencia extremadamente variable de las cianobacterias fijadoras de nitrógeno, durante el período de estratificación, que producen picos de producción imprevisibles, como en diciembre de 1973. En otras ocasiones, la fijación menos intensa de nitrógeno por las cianobacterias provocó largas líneas planas en el nivel de producción, como durante el período de febrero a mayo de 1982. Cuando tales poblaciones cianobacterianas están ausentes, el período de estratificación presenta generalmente una producción mínima muy pronunciada como en octubre de 1973, enero y febrero de 1981, y durante los 5 últimos meses del año 1982. No se tiene explicación para estas variaciones de las poblaciones de cianobacterias; están ausentes generalmente durante largos períodos, incluso cuando la limitación de los contenidos en nitrógeno es intensa (WURTSBAUGH *et al.*, este volumen). Episodios de intensa desnitrificación, como los que observamos en 1981 (VINCENT *et al.*, 1985) pueden también inducir una variación considerable de la producción cuando la mezcla de las aguas durante el período de isoterminia es incompleta. En tercer lugar, el impacto del hundimiento de la termoclina y de la isoterminia durante la época seca tienen solamente una influencia moderada y variable en las tasas de producción. Los picos de producción aparecen generalmente en este período, pero los efectos de una adición de nutrientes tienden a ser anulados por la degradación del ambiente luminoso resultante de la mezcla profunda de la producción de fitoplancton.

## LAGO TITICACA

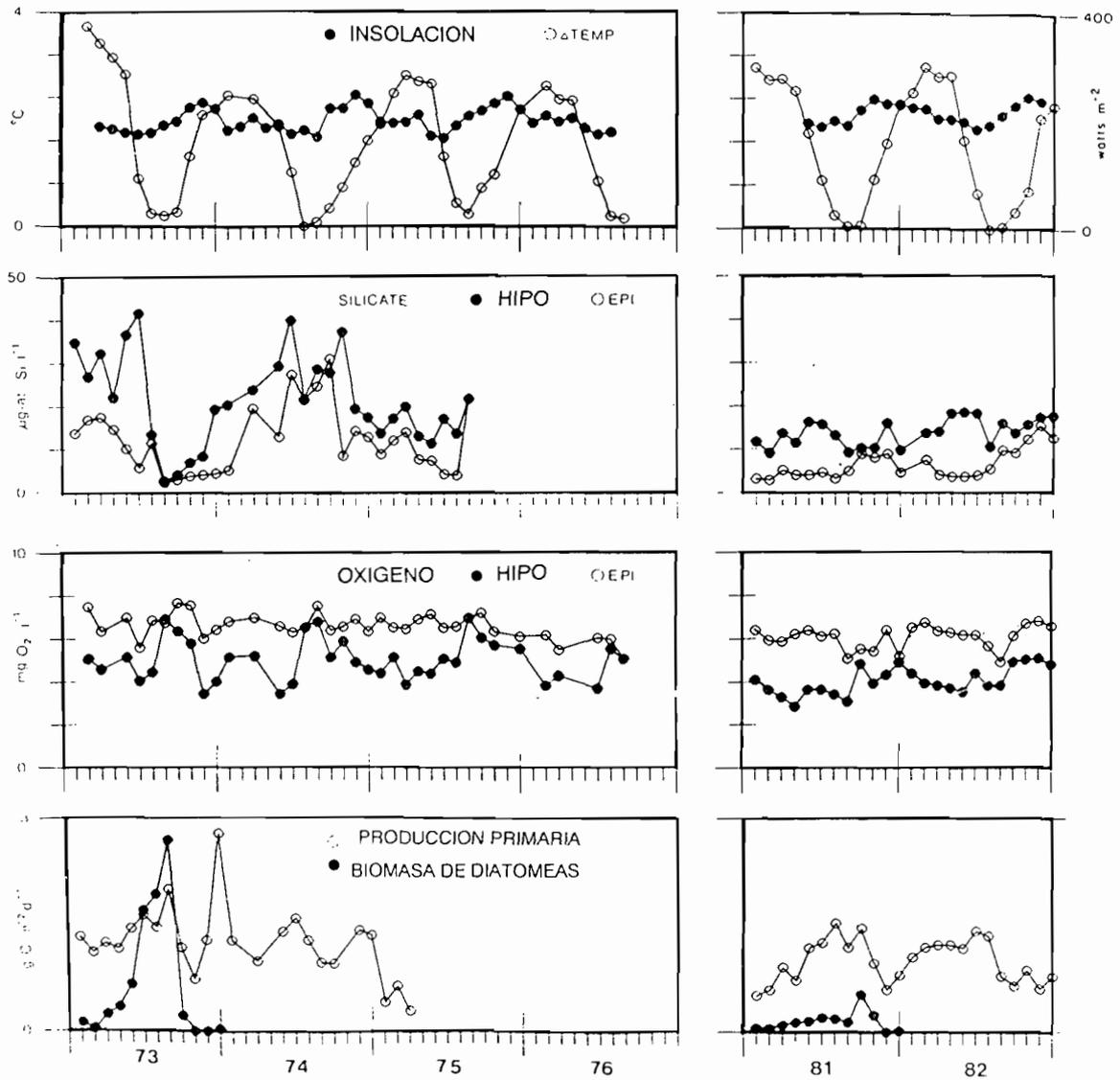


Fig. 2. - Series de promedios mensuales de datos limnológicos básicos del lago Titicaca.  $\Delta$  temp. es la diferencia entre la temperatura a 10 metros de profundidad y las temperaturas del hipolimnio profundo, a 150 m (RICHESON *et al.*, 1986).

### *El Lago Menor*

La figura 3 presenta los perfiles verticales de producción primaria obtenidos a cuarenta metros de profundidad en la fosa de Chúa y la figura 4 presenta los mismos datos para la estación de Sukuta a 6 metros de profundidad. La figura 5 muestra los tipos de variación obtenidos por la producción primaria en estas dos estaciones, en función de diversos parámetros y durante el transcurso del estudio. El cuadro 2 proporciona la lista de parámetros estadísticos medios que describen la producción en la fosa de Chúa.

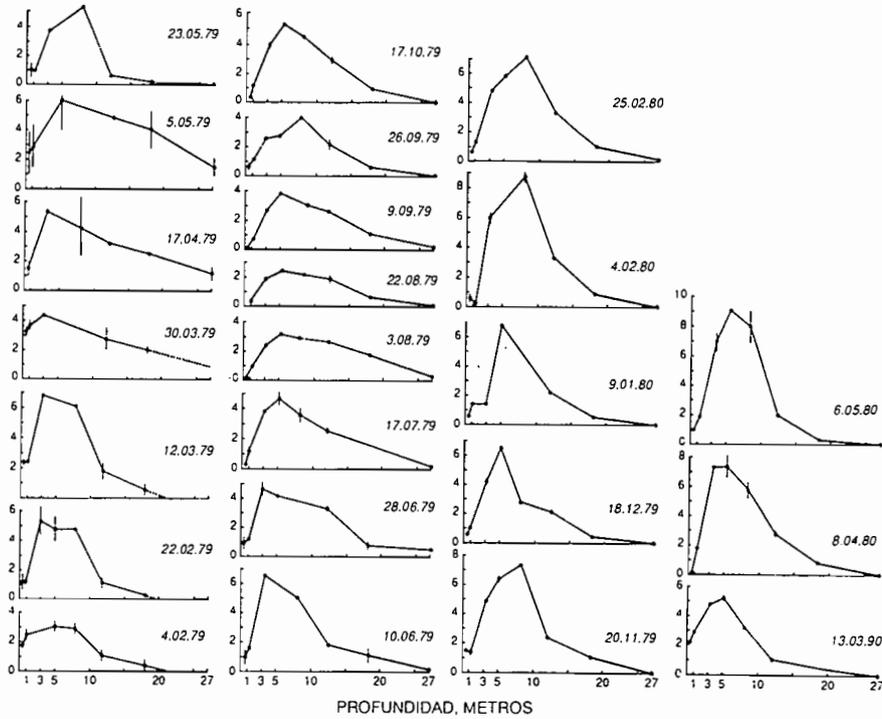


Fig. 3. - Perfiles de las estimaciones de fotosíntesis, como en la figura 1, para la estación fosa de Chúa, en el Lago Menor (LAZZARO, 1981).

Profundidad de producción óptima y transparencia medida con disco de Secchi ( $Z_e$ ), ajustamiento visual

$$Z_{opt} = 1.06 Z_e \text{ (Fosa de Chúa, } n = 22)$$

$$Z_{opt} = 0.45 Z_e \text{ (Sukuta } n = 8)$$

Concentración de clorofila ( $B_{clo}$ ) y producción a la profundidad óptima ( $P_{opt}$ )

$$\log P_{opt} = 0.46 \log B_{clo} + .54 \text{ (Chúa + Sukuta, } n = 26, r = .68, p < .001)$$

Producción específica óptima ( $C_{opt} = P_{opt}/B_{clo}$ ) y  $B_{clo}$

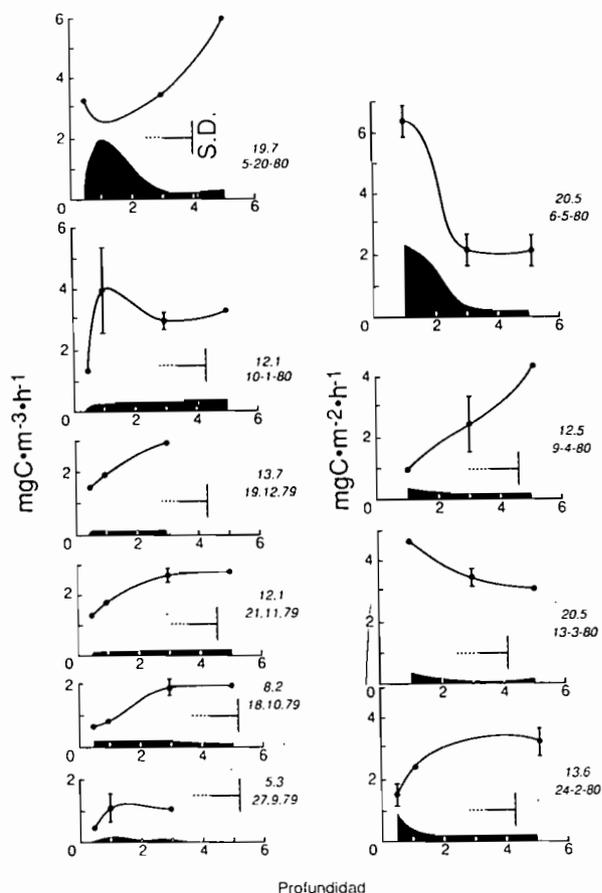
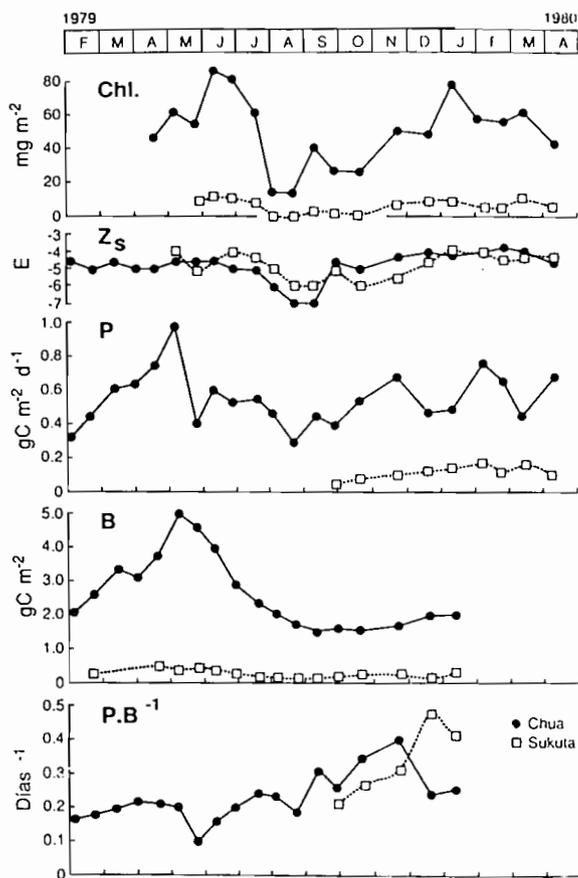
$$\log C_{opt} = -0.53 \log B_{clo} + 0.54 \text{ (Chúa + Sukuta, } n = 26, r = .73, p < .001)$$

Dispersión vertical de la fotosíntesis ( $Z_i = \text{Producción por hora}/P_{opt}$ ), transparencia con disco de Secchi y coeficiente de extinción ( $E$ )

$$\log Z_i = 0.62 \log Z_e + 0.64 \text{ (Chúa, } n = 21, r = .42, p < .05)$$

$$Z_i = -76.8 E + 31 \text{ (Chúa, } n = 5, r = -.93, p < .001)$$

Cuadro 2. - Relaciones estadísticas entre la producción primaria y algunos parámetros físicos en el Lago Menor.

**A****B**

A - Fig. 4. - Perfiles verticales de las estimaciones de la fotosíntesis en la estación poco profunda de Sukuta, en el Lago Menor. La asimilación en las botellas oscuras está marcada con negro (LAZZARO, 1981).

B - Fig. 5. - Variaciones en el tiempo de parámetros limnológicos importantes en las estaciones de Chúa y de Sukuta, en el Lago Menor. Chl. es la cantidad de Clorofila determinada por espectrofotometría.  $Z_s$  es la transparencia medida con el disco de Secchi (LAZZARO, 1981).

LAZZARO (1982) analizó la relación existente en el Lago Menor entre numerosas medidas de la fotosíntesis y los parámetros físicos. El cuadro 2 resume sus resultados. Estos datos pueden utilizarse para verificar la validez del modelo de producción de TALLING (1957) en un sistema verticalmente bien mezclado. En este modelo,  $Z_i$  debería estimar la profundidad donde la producción es la mitad de  $Z_{opt}$ . El promedio y el intervalo de confianza de 95 % para esta relación es  $1,07 \pm 0,27$ , que indican un buen ajuste. Si se tiene en cuenta que el modelo está bien ajustado, puede estimarse  $I_k$ , pendiente inicial de la curva de irradianza fotosintética. Los datos de irradianza de superficie (porción fotosintéticamente activa del espectro) existen sólo para cuatro fechas, el intervalo de confianza de 95 % para  $I_k$  es bastante amplio ( $1,59 < I_k < 5,48 \text{ J cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$ ).

Existen contrastes interesantes entre los datos del Lago Menor y los del Lago Mayor (cuadro 1). La producción primaria media es mucho más débil en el Lago Menor, alcanzando en promedio sólo 0,56 g C m<sup>-2</sup> d<sup>-1</sup> en la estación profunda de Chúa que es la más comparable al Lago Mayor, mientras que la biomasa (promedio = 2,52 g C m<sup>-2</sup>) difiere poco del Lago Mayor. De donde resulta que la relación P/B en Chúa es menos de la mitad de su valor en el Lago Mayor (0,22 d<sup>-1</sup>). La producción era incluso más baja en la estación menos profunda de Sukuta, pero la relación P/B era casi la misma, mostrando condiciones de crecimiento del fitoplancton globalmente similares. La forma de los perfiles verticales de producción primaria son muy parecidas en ambos lagos.

Cierto número de hipótesis pueden explicar la débil y relativa producción en el Lago Menor. Grandes zonas de esta sub-cuenca poco profunda están cubiertas de macrofitas (cf. cap. VI.2), que pueden entrar en competición con el fitoplancton para la utilización de los nutrientes. La sub-cuenca puede recibir también menores aportes en nutrientes, debido a su balance hidrológico dominado por los aportes de agua superficial del Lago Mayor (cf. cap. IV). Sin embargo, la biomasa de fitoplancton comparable en las dos sub-cuenchas muestra niveles de nutrientes totales relativamente idénticos. La ausencia de cianobacterias fijadoras de nitrógeno durante el período de nuestro estudio, a pesar de una relación N/P relativamente débil en el hipolimnio de la fosa de Chúa, sólo significa quizás que el período 1979-80 estudiado por LAZZARO fue un período de producción anormalmente bajo. Nuestro conocimiento limitado de las variaciones que existen en el Lago Mayor (ver más adelante) nos hace pensar que en este lugar pueden existir años con una producción tan baja como la mitad del promedio indicado en el cuadro 3. Finalmente, la columna de agua poco profunda y bien iluminada que caracteriza al Lago Menor puede privar al zooplancton herbívoro de una protección de la depredación diurna, protección de la que en cambio disponen los elementos planctónicos migradores en el Lago Mayor. Las tasas de pastoreo más bajas en el Lago Menor pueden provocar una renovación de la biomasa inferior, y así una relación P/B más débil. Es evidente que se necesitan trabajos complementarios para resolver este problema.

Lago	Latitud	N	df Meses	Años	Varianza % años	% meses	Total	K/X Años	Meses	Promedio global
<i>George</i>	0°									
1) Clorofila a		36	11	3	14	40	9581	0.09	0.15	411.5 mg Clz m <sup>-2</sup>
<i>Titicaca</i>	16°S									
1) Radiación		41	11	3	13**	76**	1101	0.05	0.10	251.8 watts m <sup>-2</sup>
2) Diferencia de temperatura		62	11	5	3	92**	0.131	0.11	0.67	1.55°C
3) Silicato en el epilimnio		54	11	4	39**	8	45.8	0.43	0.20	9.69 µg-at l <sup>-1</sup>
4) Silicato en el hipolimnio		54	11	4	31**	19	78.9	0.27	0.21	18.14 µg-at l <sup>-1</sup>
5) Oxígeno en el epilimnio		60	11	5	39**	13	0.300	0.06	0.03	6.38 mg l <sup>-1</sup>
6) Oxígeno en el hipolimnio		60	11	5	26**	31*	0.97	0.11	0.12	4.62 mg l <sup>-1</sup>
7) Producción primaria		49	11	5	29**	26	0.182	0.20	0.19	1.13 g C m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup>
8) Biomasa de Diatomeas		25	11	2	17*	49*	0.101	0.41	0.82	0.256 ml m <sup>-3</sup>
<i>Tahoe</i>	39°N									
1) Producción primaria		116	11	9	49**	22**	0.0046	0.24	0.16	0.196 g C m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup>
<i>Washington</i>	48°N									
1) Radiación		102	11	8	4	73**	7057	0.11	0.56	126 watts m <sup>-2</sup>
2) Clorofila a		102	11	8	23**	47**	109.5	0.41	0.59	12.2 µg l <sup>-1</sup>
3) Producción primaria		102	11	8	18**	63**	2.77	0.34	0.64	2.07 g C m <sup>-2</sup> d <sup>-1</sup>
<i>Leven</i>	56°N									
1) Producción primaria		43	11	3	9*	66*	13.48	0.28	0.76	4.82 g O <sub>2</sub> m <sup>-2</sup>

Cuadro 3. - Resultado de un análisis de varianza de series de datos del Lago Mayor y algunas comparaciones con lagos templados y tropicales. Un asterisco quiere decir que el tratamiento es significativo en el nivel 0,05 y dos asteriscos que es significativo en el nivel 0,01. K/X es el coeficiente de variación de los promedios del tratamiento (RICHERSON *et al.*, 1986).

## Bahía de Puno

La figura 6 muestra el tipo de producción observado en la bahía de Puno en 1981-82. La producción media para este período de dos años fue de  $0,82 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , similar a la de  $1,02 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$  registrada durante el mismo período en el Lago Mayor. Los perfiles verticales de producción primaria son muy similares de aquéllos obtenidos para la fosa de Chúa y el Lago Mayor con una inhibición superficial siempre presente, un máximo establecido a profundidades moderadas (3 a 7 metros) y una limitación de la luz aumentando notablemente por debajo de  $Z_{\text{opt}}$ . Como se muestra en la figura 6, las tasas fotosintéticas cerca del fondo varían de 0 a 40 % del máximo, en función de la transparencia. La bahía de Puno es polimíctica (cf. cap. V.5), y en ocasiones se encuentra estratificada en el interior de la zona eufótica. VINCENT *et al.* (1986), mostraron que la estratificación ocasionaba algunas veces la formación de un máximo de clorofila en profundidad, en el interior y debajo de la capa estratificada, así como una producción más fuerte en la región de iluminación limitada que en condiciones de ausencia de estratificación. En ciertos períodos de fines de 1982, la curva de producción fue bimodal. Estas condiciones de aguas relativamente claras se reflejan en la figura 6 por la fuerte producción existente a 24 metros de profundidad, de septiembre a noviembre de 1982.

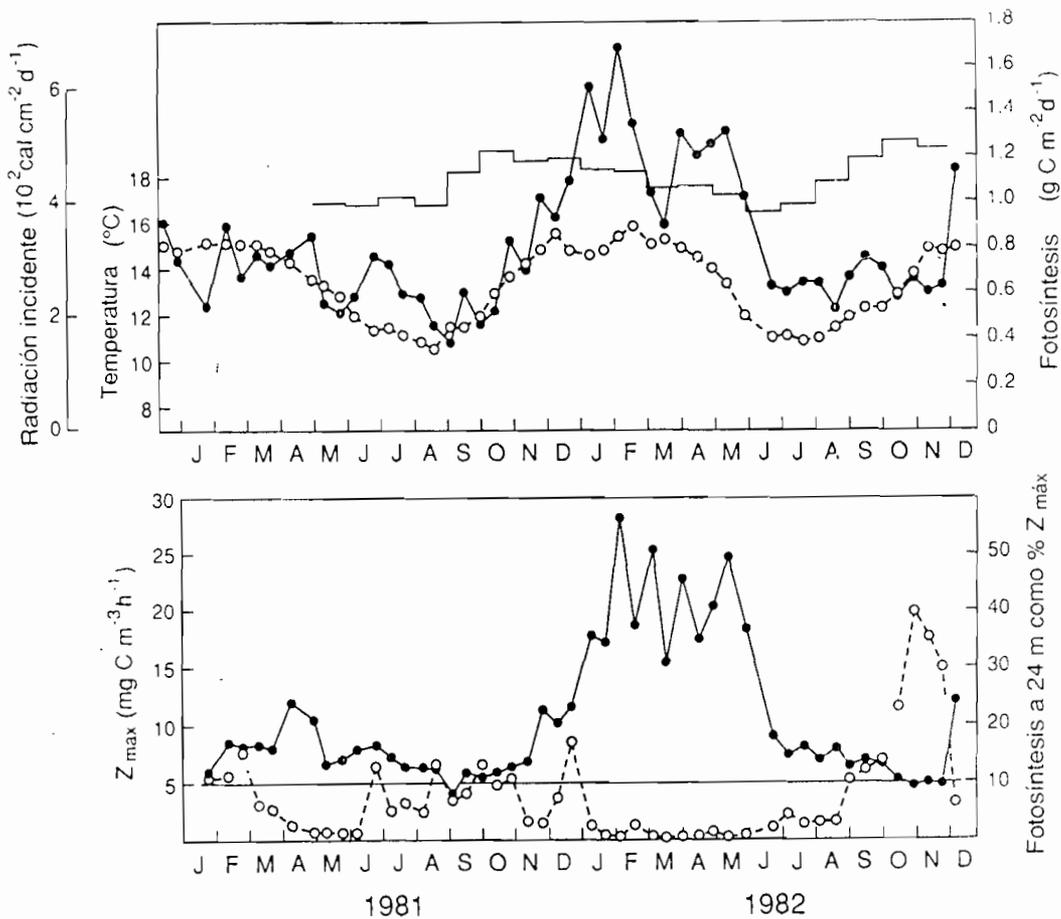


Fig. 6. - Fotosíntesis y otras variables limnológicas importantes en la bahía de Puno. (a) Producción diaria (círculos negros), temperaturas a 4 m (círculos claros) y promedio mensual de la radiación incidente (línea fina). (b) Tasa de fotosíntesis máxima ( $F_{\text{máx}}$ , círculos negros) y fotosíntesis a 24 m, en porcentaje de  $F_{\text{máx}}$  (círculos claros). La línea horizontal está trazada a 10 % de  $F_{\text{máx}}$  (VINCENT *et al.*, 1986).

VINCENT *et al.* (1986) examinaron los controles ejercidos sobre la fotosíntesis por los nutrientes y la luz, en la bahía de Puno. Las relaciones N/P eran inferiores a 10/1 durante el período de estudio, y, experiencias realizadas, en el Lago Mayor, con aportes en nutrientes (CARNEY, 1984; WURTSBAUGH *et al.*, 1985) así como con medidas fisiológicas de limitación de nutrientes (VINCENT *et al.*, 1984 a), mostraron de una manera general que la fotosíntesis estaba limitada por el nitrógeno (cf. cap. V.7). De acuerdo con este resultado experimental, el máximo de fotosíntesis y su valor total por unidad de superficie correspondían exactamente a un período de fijación de nitrógeno (diciembre de 1981-junio de 1982). Durante este período, la producción dobló con relación a los valores medidos anteriormente, durante la mayor parte de 1981 y el segundo semestre de 1982. Como la figura 6 lo indica, la producción por unidad de superficie estaba estrechamente correlacionada con la intensidad de luz en la superficie, en 1981 ( $r = +0,85$ ;  $p < 0,01$ , un mes de intervalo), pero la relación no fue significativa en 1982 debido al pico de fijación del nitrógeno. Nada indica que la circulación de la época seca en el Lago Mayor tenga de un año al otro algún efecto sobre la producción en la bahía de Puno.

### ***Análisis comparado de los tipos de variación de la producción y de las variables de las cuales depende***

Las tres sub-cuencas del lago tienen un comportamiento bastante independiente. El Lago Menor está unido al Lago Mayor solamente por el estrecho de Tiquina y presenta una composición en iones mayores bastante diferente (LAZZARO, 1981; CARMOUZE, cap. V.6). La conexión entre el Lago Mayor y la bahía de Puno es relativamente ancha, y no hay diferencias marcadas en la composición química del agua. A pesar de eso, los tipos de producción en los dos últimos sistemas, a 0, 1 y 2 meses de intervalo, no están correlacionados (VINCENT *et al.*, 1986). El pico de producción de 1982 debido a la fijación del nitrógeno por las cianobacterias existía en los dos lagos, pero con una cronología un poco diferente. La producción en el Lago Mayor resulta de la circulación profunda en esta cuenca durante varios años, pero aparentemente la bahía de Puno no recibió suficientes nutrientes de la cuenca principal por advección o difusión, para que la producción haya sido estimulada en 1981 ó 1982.

RICHERSON *et al.* (1986), RICHERSON y CARNEY (1988) y VINCENT *et al.* (1986) examinaron los tipos de variaciones estacionales e interanuales de la producción primaria así como otras variables, en el Lago Mayor y en la bahía de Puno, con diferentes aproximaciones estadísticas. Estos estudios compararon los tipos de variaciones en el Titicaca con los de otros lagos templados y tropicales. VINCENT *et al.* (1986) examinaron la relación entre la variación de la intensidad luminosa y la variación de la producción primaria en 12 sistemas tropicales y 11 templados. Los sistemas tropicales tenían una variabilidad mucho más fuerte de su producción con relación a las variaciones de la luz, que los lagos templados. Muchos lagos tropicales, incluyendo la bahía de Puno y el Lago Mayor, tenían una variabilidad de la producción primaria más elevada que la de la radiación solar incidente (alcanzando en promedio 14,44). Los lagos templados mostraban una gama de variación más limitada, alcanzando esta relación 1,8 como promedio. Además, la correlación general entre la radiación solar incidente mensual y la producción primaria mensual (escalonada por el promedio anual en cada lago) era grande y significativa para todos los lagos templados ( $n = 160$ ,  $r = +0,57$ ,  $p < 0,01$ ), mientras que era pequeña y no significativa para los sistemas tropicales ( $n = 150$ ,  $r = +0,57$ ,  $p > 0,05$ ). Un examen más detallado de los datos confirmó este resultado general. De 13 años de datos sobre los lagos tropicales, cinco años mostraron correlaciones significativas ( $p < 0,05$ ) a intervalos de cero, uno o dos meses. Sin embargo, las correlaciones eran positivas para solamente dos de estos años (incluyendo la bahía de Puno en 1981, como mencionado anteriormente). En cambio, once de los catorce años relativos a los lagos templados mostraron correlaciones significativas, por lo menos para un intervalo, y sólo una de ellas era negativa. En los lagos más templados, la producción primaria está fuertemente marcada por el ciclo estacional, pero como la amplitud de este ciclo disminuye en los trópicos, este efecto tiende a desaparecer.

RICHERSON *et al.* (1986) y RICHERSON y CARNEY (1988) examinaron la hipótesis de una débil distribución estacional, con datos físicos, químicos y biológicos del Lago Mayor que abarcaban series multianuales (fig. 2). Los conjuntos de datos multianuales fueron agrupados, para comparación, con cuatro juegos de datos provenientes de otros lagos templados y tropicales (lagos George, Leven, Washington y Tahoe). Se analizaron los datos medios mensuales utilizando un análisis de varianza a dos vías (ANOVA), para estimar la variabilidad entre los meses (estacionalidad) y los efectos interanuales. RICHERSON y sus colaboradores evaluaron también las funciones de autocorrelación para estas series temporales. Los resultados son bastante decepcionantes. En el análisis ANOVA (cuadro 3), el Lago Mayor muestra una gran distribución estacional de su condición física, con efectos mensuales dominantes. En contraste, las variables químicas y biológicas (con excepción de la biomasa de las diatomeas) variaban mucho menos en función de las estaciones y la mayoría de las veces de manera no significativa. Empero, la variación entre los años es grande para tales variables (nuevamente con excepción de las diatomeas). RICHERSON y CARNEY (1988) extendieron este análisis a la biomasa, a la diversidad y a las medidas de tasas de sucesión. Los esquemas eran idénticos; todas las variables mostraron una gran y significativa variación entre los años. Sólo la diversidad mostró un efecto anual fijo, significativo, como resultado de una tendencia a una débil diversidad durante el período medio de estratificación producido durante los tres años de observación. RICHERSON (datos no publicados) examinó también los otros grupos mayores de algas, y las diatomeas son el único grupo para el cual el ANOVA detecta un efecto mensual significativo. Los datos biológicos provenientes de la comparación de los lagos templados (cuadro 3) muestran efectos mensuales notablemente significativos, más elevados que los efectos interanuales, con excepción de Tahoe donde la eutrofización, ligada tanto a los cultivos ribereños como a los inviernos relativamente asoleados, reduce el efecto de estacionalidad.

Los análisis de autocorrelación confirman estos resultados (fig. 7). En las series temporales con fuerte estacionalidad, la función de autocorrelación es significativamente negativa con intervalos de 6 meses (invierno y verano son muy diferentes), mientras que existe un pico significativamente positivo en el intervalo de 12 meses (un año es muy parecido al otro). Las variables físicas del Lago Mayor muestran un ritmo fuertemente estacional, como sucede clásicamente con las variables biológicas en los lagos templados como por ejemplo el Loch Leven. En cambio, la producción en el Lago Mayor y la clorofila en el lago George no muestran ningún signo estadísticamente significativo de estacionalidad, aunque existe el indicio de la existencia de un ciclo de 6 meses en cada uno de los dos sistemas. Para el Lago Mayor, un ciclo de 6 meses puede estar relacionado con la pequeña tendencia de la producción en presentar un pico durante el máximo de estratificación (debido a la fijación de nitrógeno que ocurre en esa época), o durante el período de mínimo de estratificación (debido al reciclaje de los nutrientes desde el hipolimnio).

En el Lago Mayor, una proporción relativamente grande de la variación no puede ser explicada ni por efectos mensuales, ni por efectos anuales en el ANOVA, y se revela como autocorrelaciones significativas, a uno o dos meses de intervalo. En los dos lagos templados más típicos mencionados en la comparación de RICHERSON *et al.*, los efectos estacionales e interanuales representan una gran proporción de la variación en todas las series. Esto refleja la tendencia presentada por las variaciones biológicas y químicas que surgen como eventos "pseudo-estacionales" de una duración de uno a tres meses. Para cada año tomado individualmente, esto se presenta en ocasiones bajo la forma de ciclos estacionales clásicos de la zona templada, pero estos esquemas evolutivos no se repiten de un año al otro.

Por otro lado, deseamos terminar estas observaciones con una advertencia. A partir de datos no publicados e incompletos procedentes de otros años, es obvio que el lago varía al sobrepasar los límites de los datos que acabamos de analizar. ALFARO y RONCAL así como ILTIS (comunicaciones personales) observaron un largo episodio de baja producción y de biomazas débiles, asociadas a una fuerte transparencia, en el Lago Mayor durante los años 1984 a 1988. Cada uno de ellos presenta un gran número de mediciones de transparencias con el disco de Secchi, que sobrepasaban los diez metros, con un máximo de casi 20 metros, mientras que en los estudios

anteriores transparencias de más de 10 metros eran raramente señaladas. La producción y la biomasa del fitoplancton eran entonces sólo una fracción de los valores medios presentados en este artículo. Nuestra comprensión de la variabilidad interanual de los lagos temperados, así como también de los tropicales, es aún muy incompleta. Sería urgente obtener series de datos más largos y más completos a partir de lagos como el Titicaca, tanto para ayudar a la explotación de los recursos locales como para responder preguntas básicas en relación a los efectos del cambio de clima y fenómenos similares.

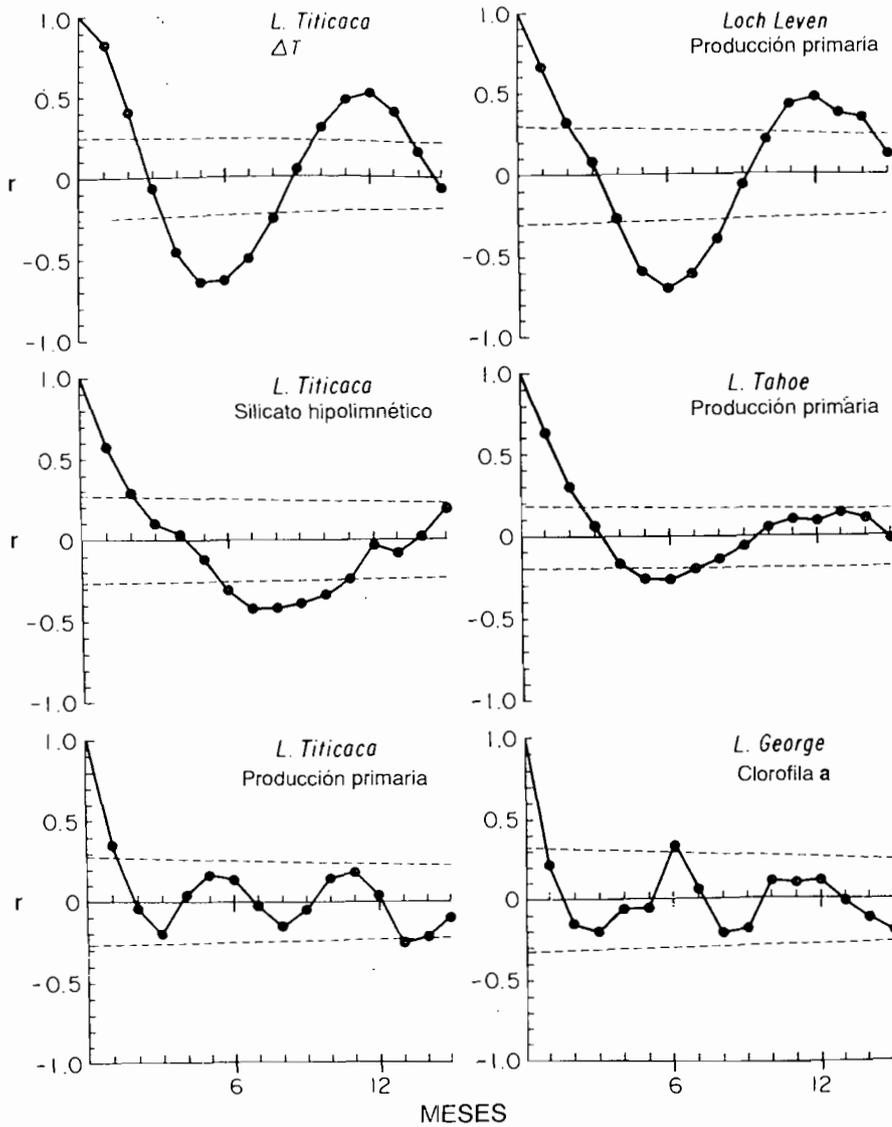


Fig. 7. - Funciones de auto-correlación para series de datos relativos al Lago Mayor y comparación con lagos tropicales y temperados. El eje vertical da el valor de la autocorrelación ( $r$ ) en función de los intervalos mensuales, sobre el eje horizontal. Las líneas discontinuas delimitan la zona en la cual deben situarse el 95 % de las autocorrelaciones de cada serie de datos, a partir de series tomadas al azar (RICHERSON *et al.*, 1986).

## Inhibición superficial de la fotosíntesis

Como se muestra en los perfiles presentados en los párrafos anteriores, la producción primaria en todas las sub-cuencas del lago Titicaca se caracteriza normalmente por una inhibición superficial, un máximo de producción en los alrededores de 5 metros y una disminución exponencial por debajo de esta profundidad. Un problema planteado por los perfiles de este tipo es relativo a la significación y a la realidad de la superficie de inhibición, encima de  $Z_{\text{máx}}$ . Este efecto, llamado foto-inhibición, es el resultado de fuertes intensidades luminosas. La foto-inhibición toma un poco de tiempo para desarrollarse y en las experiencias con botellas móviles concebidas para reproducir la mezcla en el hipolimnio de los lagos, ella es eliminada o notablemente reducida (JEWSON y WOOD, 1975; MARRA, 1978). Además, como ha sido mencionado por RICHERSON en este volumen, la estratificación diurna en la parte superior de los metros de la columna de agua, debida a las mismas fuertes intensidades luminosas que causan la foto-inhibición en las experiencias en botellas fijas, reduce también la mezcla a bajas profundidades durante las horas diurnas.

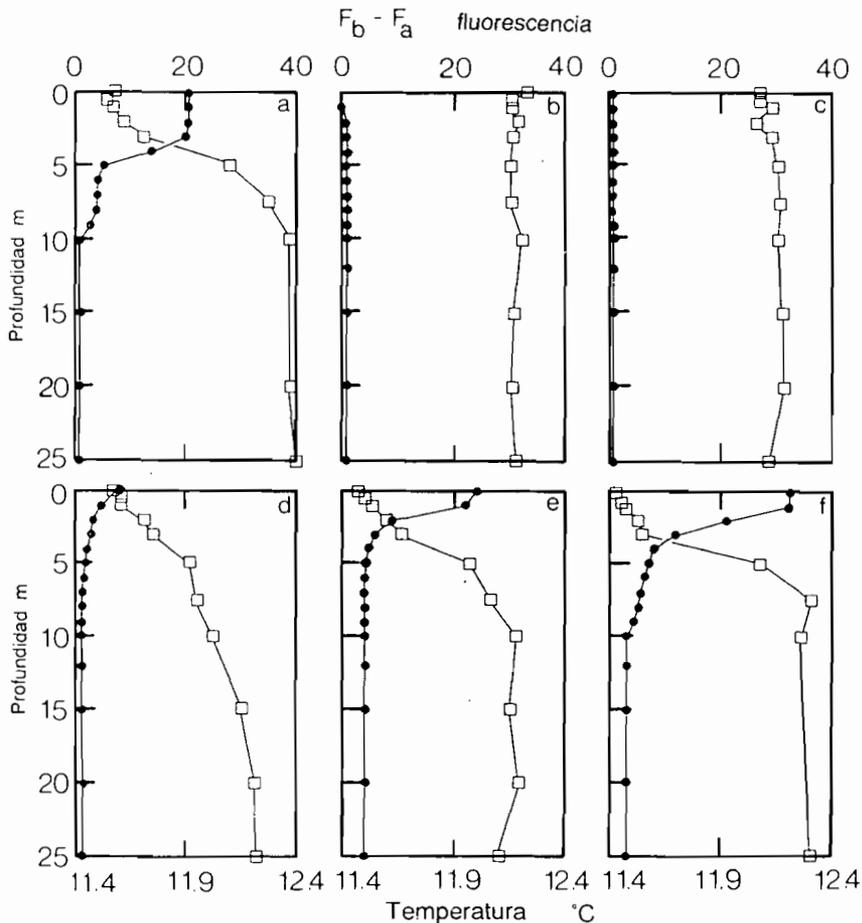


Fig. 8. - Ciclo de temperaturas y disminución de la fluorescencia, el 21 y 22 de julio de 1982, en el Lago Mayor. a) A las 16:30 el 21 de julio; b a f) el 22 de julio; b) 05:30, c) 07:30, d) 09:30, e) 11:30, f) 13:30. Cuadrados :  $F_{\text{desp}} - F_{\text{ant}}$  ; círculos negros : temperatura (VINCENT *et al.*, 1984).

VINCENT *et al.* (1984 b) y NEALE y RICHERSON (1987) utilizaron el veneno DCMU, que bloquea la reoxidación de los intermediarios del Fotosistema II (PS II), como medio de medida fisiológica del estado de las células algales. Cuando se administra el DCMU, la luz no puede ser utilizada para producir electrones en el centro de reacción, y en consecuencia es perdida por la fluorescencia de la clorofila. Luego, el DCMU aumenta la fluorescencia de las células vivas. Sin embargo, el centro de reacción del PS II está inactivo durante la fotoinhibición, no produce electrones, y el DCMU cesa de aumentar la emisión de fluorescencia. En el lago Titicaca, hay un aumento mínimo de la fluorescencia *in vivo* en las poblaciones algales situadas cerca de la superficie, después de la adición de DCMU, pero las poblaciones próximas de  $Z_{\text{máx}}$  muestran un aumento máximo de la fluorescencia bajo efecto del DCMU. De esta manera, en la superficie, el DCMU no aumenta mucho la fluorescencia debido a la fotoinhibición, como sucedió en el caso de una inactivación del PS II. La figura 8 muestra un ejemplo del ciclo diario de inhibición y recuperación, medido por la diferencia entre la fluorescencia antes ( $F_{\text{ant.}}$ ) y después ( $F_{\text{desp.}}$ ) de usar el DCMU. NEALE y RICHERSON realizaron una serie de experimentaciones con el fin de cuantificar la dinámica de la inhibición y de la recuperación durante un ciclo diurno, en el Lago Mayor. Para 8 días de experimentación diferentes, fueron realizadas incubaciones experimentales a corto plazo, en las cuales algas procedentes de la parte poco profunda (3 a 5 m) y profunda (15 a 20 m) de la zona eufótica fueron incubadas a diversas intensidades de luz. Estas experimentaciones mostraron que la inhibición de la asimilación del  $^{14}\text{C}$  seguía de manera muy paralela la reducción del aumento de fluorescencia por el DCMU. El proceso de inhibición es bastante rápido, con un lapso de tiempo de algunos minutos, mientras que la reconstitución es lenta, necesitando horas. Luego, la capacidad fotosintética de una célula algal disminuye hasta un nivel determinado por la más fuerte intensidad luminosa a la cual está expuesta durante el ciclo diario, y no recupera significativamente después de la llegada de la obscuridad.

Estos resultados muestran que la estratificación diurna, por lo menos en el lago Titicaca, aunque probablemente también en muchos otros sistemas sometidos a condiciones de iluminación intensa, es suficientemente fuerte para exponer las poblaciones fitoplanctónicas poco profundas a intensidades luminosas inhibitorias. La experimentación tradicional con una botella fija es aún válida, para evidenciar los efectos de la fotoinhibición. Se puede suponer que las poblaciones algales se adaptan a las fuertes intensidades luminosas y eliminan el efecto de la fotoinhibición. La mezcla nocturna (cf. cap. V.5) impide a la comunidad de separarse en formas adaptadas sea a las fuertes o a las débiles luminosidades, como sucede con el sol y con la sombra para las hojas de las plantas terrestres. Por lo tanto, la fotoinhibición del plancton es quizás un compromiso inevitable causado por la necesidad para los medios planctónicos en adaptarse a las débiles condiciones medias de luz.

## Conclusión

El lago Titicaca presenta un nivel y un tipo de producción primaria prácticamente tropical, a pesar de las modificaciones propias a su altitud. BRYLINSKY y MANN (1973) estimaron las ecuaciones de regresión que describen las características de la producción global en los lagos. Su más simple ecuación, basada solamente en la latitud y en la altitud, vaticina ( $R^2 = 0,49$ ;  $n = 93$ ) que la producción del lago Titicaca debería ser de  $0,90 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . Una segunda ecuación basada en la latitud, la altitud, la radiación incidente visible, la escala de duración del día, la temperatura del aire y las precipitaciones ( $R^2 = 0,58$ ;  $n = 84$ ) predice un valor de  $1,26 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ . Los valores medidos del Lago Mayor ( $1,13 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ , promedio de 4 años según el cuadro 3), del Lago Menor ( $0,56 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) y de la bahía de Puno ( $0,82 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ ) son relativamente próximos de estas predicciones. Incluso el valor para el Lago Menor no es tan alejado si se considera las inevitables incertidumbres inherentes a una comparación tan amplia. El lago podría

describirse como moderadamente eutrófico basándose en su producción anual total, comparado a otros lagos a nivel mundial. Además, su posición cerca a la recta de regresión dada su situación física (particularmente la larga época tropical de crecimiento), sugiere que la designación como "mesotrófica" es más apropiada.

El tipo de variación en el tiempo de la producción primaria del lago Titicaca es extraño, particularmente cuando cesa de ser típico de los grandes lagos tropicales profundos. A pesar de las variaciones estacionales de los factores físicos, la reducida variación física global del lago que resulta parece que no ocasiona ningún ciclo estacional marcado de los procesos biológicos. Contrariamente a lo que ocurre en los lagos de altura elevada, la distribución estacional en el sentido de un ciclo bien marcado de 12 meses está totalmente ausente. Comparando con los lagos templados, la variación total es un poco reducida, la variación interanual es comparable, y la parte de las variaciones que no pueden ser explicadas por los factores analizados en el presente trabajo es netamente más fuerte. Se deberían comprobar en futuros estudios dos hipótesis. (1) Sutiles mecanismos físicos y químicos pueden controlar las variaciones de producción primaria y otros factores biológicos. (2) Interacciones biológicas tales como la relación presas-depredadores y los procesos de competición pueden generar variaciones endógenas, posiblemente de tipo caótico. Estas ideas están estrechamente relacionadas con las hipótesis llamadas "top down" (de la superficie de la cadena trófica hacia el fondo) asociadas a los procesos biológicos, con relación a las llamadas "bottom up" (del fondo hacia la superficie), asociadas a los procesos físicos. Estas hipótesis conciernen los factores más importantes que rigen los procesos de regulación del plancton, estudiados de manera regular e intensiva por los limnólogos de zonas templadas (CARPENTER *et al.*, 1985; HARRIS, 1986). RICHERSON y CARNEY (1988) emiten la hipótesis que dinámicas complejas (por ejemplo de tipo caótico) podrían ser responsables, en el lago Titicaca, de variaciones acíclicas intra e interanuales. El lago Titicaca es el lugar ideal para estudiar tales efectos. Tiene tres cuencas contrastadas que sirven de comparación, y sus temperaturas medias son muy similares a las de los lagos más estudiados de zonas templadas. Posee efectos físicos violentos fácilmente detectables, pero que aparentemente no representan una señal suficientemente fuerte para dominar los procesos biológicos y químicos. Si en este lago los procesos biológicos tienen sus propias dinámicas, que generan sus propias variaciones, éstas deben estar absolutamente disociadas de todo control por fenómenos físicos. Hay que alentar la colección de datos, a largo plazo que serían muy útiles para verificar estas hipótesis u otras similares.

Es también de suma importancia comprender las causas de variación en el lago Titicaca para fines aplicados. Con toda evidencia el lago Titicaca es menos variable que los lagos templados, por el simple hecho de que presenta una distribución estacional menos previsible. Sin embargo, es lógico pensar que, de un año al otro, las variaciones son bastante importantes para tener una incidencia sobre la explotación de los recursos bióticos. Nuestros datos sólo abarcan algunos años y no reflejan las variaciones a largo plazo que pueden, por ejemplo, ser inducidas por los cambios de nivel y por otros fenómenos parecidos. Es sabido que algunos años presentan valores de transparencia, de producción y de biomasa fitoplanctónica diferentes de las series de datos analizadas aquí.

## ***Agradecimientos***

Agradecemos a todas las personas que nos ayudaron en los diferentes proyectos de estudio limnológico que permitieron realizar este capítulo. Los que contribuyeron particularmente a esta redacción son : A. ARDILES, E. BUSTAMANTE, E. FARFAN, T. KITTEL, H. TREVIÑO, C. WIDMER, T. SOMMER y M. TAYLOR. J. VERA, L. GONZALES-MUGABURU, E. WILHELM, A. LANDA y su personal fueron de una gran ayuda en numerosas ocasiones. Agradecemos especialmente al personal de campo que nos ayudó en el lago : P. CASTILLO, P. FLORES, V. ANGELES, J. QUISPE, V. VILLEGAS y A. APARICIO. Este trabajo fue financiado por la National Geographic Society, la National Science Foundation, la Estación de Agricultura Experimental de la Universidad de California y el Instituto del Mar del Perú.

## Referencias

- ACOSTA POLO (J.), PONCE HERRERA (A.), 1979. – Las algas superficiales del Lago Titicaca (Departamento de Puno, Perú). Univ. Nac. Federico Villarreal. Centro Invest. Pesq. Lima, 1 : 5–40.
- BOURRELLY (P.), 1957. – Algues d'eau douce du Soudan français, région du Macina (A.O.F.). *Bull. IFAN*, sér. A, 19 (4) : 1047–1102, 21 lám.
- BOURRELLY (P.), 1970–1972–1980. – Les algues d'eau douce. I. Algues vertes, II. Algues jaunes et brunes, III. Algues bleues et rouges. Boubée, Paris, 572 p., 517 p. y 512 p.
- BRYLINSKY (M.), MANN (K.H.), 1973. – An analysis of factors governing productivity in lakes and reservoirs. *Limnol. Oceanogr.*, 18 : 1–14.
- CARMOUZE (J.P.), AQUIZE JAEN (E.), 1981. – La régulation hydrique du lac Titicaca et l'hydrologie de ses tributaires. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (4) : 311–328.
- CARMOUZE (J.P.), DURAND (J.R.), LEVEQUE (C.), 1983. – Lake Chad. *Monographiae biologicae* n° 53, Junk. The Hague, 575 p.
- CARMOUZE (J.P.), AQUIZE JAEN (E.), ARZE (C.), QUINTANILLA (J.), 1983. – Le bilan énergétique du lac Titicaca. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 16 (2) : 135–144.
- CARMOUZE (J.P.), ARZE (C.), QUINTANILLA (J.), 1984. – Le lac Titicaca : stratification physique et métabolisme associé. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 17 (1) : 3–12.
- CARNEY (H.J.), 1984. – Productivity, population growth and physiological responses to nutrient enrichments by phytoplankton of Lake Titicaca. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22 : 1253–1257.
- CARNEY (H.J.), RICHERSON (P.J.), ELORANTA (P.), 1987. – Lake Titicaca (Peru/Bolivia) phytoplankton: Species composition and structural comparison with other tropical and temperate lakes. *Arch. Hydrobiol.*, 110 (3) : 365–385.
- CARPENTER (S.R.), KITCHELL (J.F.), 1984. – Plankton community structure and limnetic primary production. *Amer. Nat.*, 124 : 159–172.
- CARPENTER (S.R.), KITCHELL (J.F.), HODGSON (J.R.), 1985. – Cascading trophic interactions and lake productivity. *Bioscience*, 35 : 634–639.
- COMPÈRE (P.), ILTIS (A.), 1983. – The phytoplankton. In : Lake Tchad. Carmouze, Durand, Lévêque eds., *Monographiae Biologicae* n° 53, Junk. The Hague : 145–197.
- COUTE (A.), THEREZIEN (Y.), 1985. – Première contribution à l'étude des *Trachelomonas* (Algae, Euglénophyta) de l'Amazonie bolivienne. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 18 (2) : 111–131.
- COUTE (A.), ILTIS (A.), 1988. – Etude en microscopie électronique à balayage de quelques Desmidiacées (Algae, Chlorophyta, Zygothyceae) des lacs andins boliviens. *Cryptogamie, Algologie*, 9 (1) : 13–26.
- FRENGUELLI (J.), 1939. – Diatomeas del Lago Titicaca. *Notas Mus. La Plata*, 4 : 175–196.
- GERMAIN (H.), 1981. – Flore des diatomées. Faunes et flores actuelles, Boubée, Paris, 444 p.
- GILSON (H.), 1939. – The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937. *Trans. Linn. Soc. London*, ser. 3, 1 (1) : 1–116.
- GILSON (H.), 1964. – Lake Titicaca. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 15 : 112–127.
- GUERLESQUIN (M.), 1984. – Contribution à la connaissance des Characées d'Amérique du Sud (Bolivie, Equateur, Guyane française). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (4) : 381–404.
- HARRIS (G.P.), 1986. – Phytoplankton ecology : structure, function, and fluctuation. Chapman and Hall, London, 384 p.
- HAWORTH (E.Y.), HURLEY (M.A.), 1986. – Comparison of the Stelligeroid taxa of the Centric diatom Genus *Cyclotella*. In : Proceedings of the Eighth International Diatom Symposium, 1984, Ricard ed.; Koeltz, Koenigstein : 43–58.

- HEGEWALD (E.), ALDAVE (A.), HAKULI (T.), 1976. – Investigations on the lakes of Peru and their phytoplankton. 1. Review of literature, description of the investigated waters and chemical data. *Arch. Hydrobiol.*, 78 (4) : 494–506.
- HEGEWALD (E.), SCHNEPF (E.), ALDAVE (A.), 1978. – Investigations on the lakes of Peru and their phytoplankton 4: The algae of Laguna Paca with special reference to *Chodatella subsalsa* and *Scenedesmus ellipticus*. *Arch. Hydrobiol.*, suppl. 51 (Algological Studies 21) : 384–392.
- HEGEWALD (E.), SCHNEPF (E.), ALDAVE (A.), 1980. – Investigations on the lakes of Peru and their phytoplankton. 5: The algae of Laguna Piuray and Laguna Huaypo, Cuzco, with special reference to *Franceia*, *Oocystis* and *Scenedesmus*. *Arch. Hydrobiol.*, suppl. 56 (Algological Studies 25) : 387–420.
- HUSTEDT (F.), 1927. – Fossile Bacillariaceen aus dem Loa-Becken in der Atacama-Wüste, Chile. *Archiv. Hydrobiol.*, 18 : 224–251.
- HUSTEDT (F.), 1930. – Die Süßwasser-Flora Mitteleuropas. 10 : Bacillariophyta (Diatomeae). Fischer, Jena, 466 p.
- HUTCHINSON (G.E.), 1967. – A treatise on Limnology. 2 : Introduction to lake biology and the limnoplankton. John Wileys and Sons, New York, 1115 p.
- IDEI (M.), KOBAYASI (H.), 1986. – Observations on the valve structure of freshwater *Diploneis* (Bacillariophyceae), *D. oculata* (Breb.) Cleve and *D. minuta* Petersen. *Söruï, Jap. J. Phycol.*, 34 (2) : 87–93.
- IDEI (M.), KOBAYASI (H.), 1988. – Examination of the Type Specimens of *Diploneis parma* Cl. In : Proceedings of the Ninth International Diatom Symposium, 1986, Round ed. : 397–403.
- ILTIS (A.), 1984. – Algues du lac Titicaca et des lacs de la vallée d'Hichu Kkota (Bolivie). *Cryptogamie, Algologie*, 5 (2–3) : 85–108.
- ILTIS (A.), 1987. – Datos sobre la temperatura, el pH, la conductibilidad eléctrica y la transparencia de las aguas de superficie del lago Titicaca boliviano (1985–1986). UMSA.ORSTOM, La Paz, Informe 3 : 19 p., multigr.
- ILTIS (A.), 1988. – Biomasas fitoplanctónicas del lago Titicaca boliviano. UMSA.ORSTOM, La Paz, Informe 10 : 30 p., multigr.
- ILTIS (A.), 1988. – Datos sobre las lagunas de altura de la región de La Paz (Bolivia). UMSA.ORSTOM, La Paz, Informe 14 : 50 p., multigr.
- ILTIS (A.), 1991. – Algues du lac Titicaca bolivien. *Cryptogamie, Algologie*, 12 (3) : 1–18.
- ILTIS (A.), COUTE (A.), 1984. – Péridiniales (Algae, Pyrrophyta) de Bolivie. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 17 (4) : 279–286.
- ILTIS (A.), RISACHER (F.), SERVANT-VILDARY (S.), 1984. – Contribution à l'étude hydrobiologique des lacs salés du sud de l'Altiplano bolivien. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 17 (3) : 259–273.
- JEWSON (D.H.), WOOD (R.B.), 1975. – Some effects on integral photosynthesis of artificial circulation of phytoplankton through light gradients. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19 : 1037–1044.
- KITTEL (T.), RICHERSON (P.J.), 1978. – The heat budget of a large tropical lake, Lake Titicaca (Peru–Bolivia). *Vehr. Internat. Verein. Limnol.*, 20 : 1203–1209.
- KOBAYASI (H.), IDEI (M.), 1979. – *Fragilaria pseudogaillonii* sp. nov., a freshwater pennate diatom from Japanese river. *Söruï, Jap. J. Phycol.*, 26 (4) : 193–199.
- KRAMMER (K.), 1980. – Morphologic and taxonomic investigations of some freshwater species of the diatom Genus – *Amphora* Ehr. *Bacillaria*, 3 : 197–225.
- KRAMMER (K.), LANGE-BERTALOT (H.), 1986. – Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bacillariophyceae. 1. Naviculaceae. Fischer, Jena, 876 p.
- LANGE-BERTALOT (H.), 1980. – Zur systematischen Bewertung der bandförmigen Kolonien bei *Navicula* und *Fragilaria*. *Nova Hedwigia*, 33 : 723–788.
- LANGE-BERTALOT (H.), KRAMMER (K.), 1987. – Bacillariaceae. Epithemiaceae. Surirellaceae. *Bibliotheca diatomologica*, 15, 289 p.
- LAZZARO (X.), 1981. – Biomasses, peuplements phytoplanctoniques et production primaire du lac Titicaca. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (4) : 349–380.

- LEWIS (W.M. Jr.), 1978. – A compositional phytogeographical and elementary structural analysis of the phytoplankton in a tropical lake. *J. Ecol.*, 66 : 213–226.
- LIBERMAN (M.), MIRANDA (C.), 1987. – Contribución al conocimiento del fitoplancton del Lago Titicaca. Documento de pesca 003, Oldepesca, Lima, 82 p., multigr.
- LÖFFLER (H.), 1960. – Limnologische Untersuchungen an Chilenischen und Peruanischen Binnengewässern. *Ark. Geofysik*, 3 : 155–254.
- LÖFFLER (H.), 1964. – The limnology of tropical high–mountain lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 15 : 176–193.
- LOWE-McCONNELL (R.H.), 1987. – Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge University Press, Cambridge, 382 p.
- MANGUIN (E.), 1964. – Contribution à la connaissance des diatomées des Andes du Pérou. *Mem. Mus. Nat. Hist. nat.*, nouvelle série, B, 12 (2) : 4–98.
- MARGALEF (R.), 1983. – Limnología. Omega, Barcelona, 1010 p.
- MARRA (J.), 1978. – Phytoplankton photosynthetic response to vertical movement in a mixed layer. *Mar. Biol.*, 46 : 203–208.
- MARTINOT (J.P.), RIVET (A.), 1985. – Typologie écologique des lacs de haute altitude du parc national de la Vanoise en vue de leur gestion. Parc National de la Vanoise. Min. Environn., 78 p., multigr.
- MEDLIN (L.K.), 1981. – Effects of grazers in epiphytic diatom communities. *In* : Proceedings of the Sixth Symposium on recent and fossil Diatoms 1980, Ross ed., Koeltz, Koenigstein : 399–412.
- MONHEIM (F.), 1956. – Beiträge zur Klimatologie und Hydrologie des Titicaca beckens. *Selbstverl. d. Geograph. Heidelberg*, 1 : 1–152.
- MULLIN (M.M.), SLOAN (P.R.), EPPLEY (R.W.), 1966. – Relationship between carbon content, cell volume and area in phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 11 : 307–311.
- MUNAWAR (M.), MUNAWAR (I.F.), 1976. – A lakewide study of phytoplankton biomass and its species composition in Lake Erie, April–December 1970. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 33 (3) : 581–600.
- MUNAWAR (M.), MUNAWAR (I.F.), 1982. – Phycological studies in Lake Ontario, Erie, Huron and Superior. *Can. J. Bot.*, 60 : 1837–1858.
- NEALE (P.J.), RICHESON (P.J.), 1987. – Photoinhibition and the diurnal variation of phytoplankton photosynthesis – I. Development of a photosynthesis–irradiance model from studies of *in situ* responses. *J. Plank. Res.*, 9 : 167–193.
- OSADA (K.), KOBAYASI (H.), 1985. – Fine structure of the brackish water pennate diatom *Entomoneis alata* (Ehr.) Ehr. var. *japonica* (Cl.) comb. nov. *Sorui, Jap. J. Phycol.*, 33 (3) : 215–224.
- PADDOCK (T.B.B.), SIMS (P.A.), 1981. – A morphological study of keels of various raphe–bearing diatoms. *Bacillaria*, 3 : 177–222.
- PATRICK (R.), REIMER (C.W.), 1975. – The diatoms of the United States. Monogr. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 13, 2 (1) : 213 p.
- PIERRE (J.F.), WIRRMANN (D.), 1986. – Diatomées et sédiments holocènes du lac Khara Kkota (Bolivie). *Géodynamique*, 1 (2) : 135–145.
- REYSSAC (J.), DAO (N.T.), 1977. – Sur quelques pêches de phytoplancton effectuées dans le lac Titicaca (Bolivie–Pérou) en décembre 1976. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 11 (4) : 285–289.
- RICHESON (P.J.), CARNEY (H.J.), 1988. – Patterns of temporal variation in Lake Titicaca, a high altitude tropical lake. 2. Succession rate and diversity of the phytoplankton. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 23 : 734–738.
- RICHESON (P.J.), WIDMER (C.), KITTEL (T.), 1977. – The limnology of Lake Titicaca (Peru–Bolivia), a large high altitude tropical lake. Univ. California, Davis, Inst. Ecology, 14 : 78 p., multigr.
- RICHESON (P.J.), WIDMER (C.), KITTEL (T.), LANDA (A.), 1975. – A survey of the physical and chemical limnology of Lake Titicaca. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19 : 1498–1503.

- RICHERSON (P.J.), NEALE (P.J.), WURSTBAUGH (W.A.), ALFARO TAPIA (R.), VINCENT (W.F.), 1986. – Patterns of temporal variation in Lake Titicaca. A high altitude tropical lake. I. Background, physical and chemical processes, and primary production. *Hydrobiologia*, 138 : 205–220.
- RODHE (W.), 1958. – Primärproduktion und Seetypen. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 10 : 377–386.
- RODHE (W.), 1969. – Crystallisation of eutrophication concepts in Northern Europe. *In* : Eutrophication : Causes, consequences, correctives. An international symposium on eutrophication ; University of Wisconsin, Madison, 1967, National Academy of Sciences, Washington : 50–64.
- ROUX (M.), SERVANT-VILDARY (S.), SERVANT (M.), 1991. – Inferred ionic composition and salinity of a Bolivian Quaternary lake, as estimated from fossil diatoms in the sediments. *Hydrobiologia*, 210 : 3–18.
- SCHOEMAN (F.R.), ARCHIBALD (R.E.M.), 1976. – The diatom flora of southern Africa. CSIR, Wat 50, Pretoria.
- SERVANT-VILDARY (S.), 1978. – Les Diatomées des dépôts lacustres quaternaires de l'Altiplano bolivien. *Cah. ORSTOM, sér. Géol.*, 11 (1) : 25–35.
- SERVANT-VILDARY (S.), 1984. – Les Diatomées des lacs sursalés boliviens. *Cah. ORSTOM, sér. Géol.*, 14 (1) : 35–53.
- SERVANT-VILDARY (S.), 1986. – Les Diatomées actuelles des Andes de Bolivie (Taxinomie, écologie). *Cah. de Micropaléontologie*, 1 (3–4) : 99–124, 14 lám.
- SERVANT-VILDARY (S.), 1986. – Fossil *Cyclotella* Species from Miocene lacustrine deposit of Spain. *In* : Proceedings of the Eighth International Diatom Symposium, 1984, Ricard ed., Koeltz, Koenigstein : 495–512.
- SERVANT-VILDARY (S.), BLANCO (M.), 1984. – Les Diatomées fluvio-lacustres plio-pléistocènes de la Formation Charaña (Cordillère occidentale des Andes, Bolivie). *Cah. ORSTOM, sér. Géol.*, 14 (1) : 55–102.
- SERVANT-VILDARY (S.), ROUX (M.), 1990. – Multivariate analysis of diatoms and water chemistry in Bolivian saline lakes. *Hydrobiologia*, 197 : 267–290.
- STEINITZ-KANNAN (M.), NIENABER (M.), RIEDINGER (M.), PETTY-HARELL (L.), MILLER (M.), 1982. – Estudios limnológicos en la Laguna de San Marcos con descripciones de las especies principales de Diatomeas. *Publ. Mus. Ecuat. Ci. Nat.*, 3 (3) : 39–65.
- TALLING (J.F.), 1957. – Photosynthetic characteristics of some freshwater plankton diatoms in relation to underwater radiation. *New Phytol.*, 56 : 29–50.
- THEREZIEN (Y.), 1985. – Contribution à l'étude des algues d'eau douce de la Bolivie. Les Desmidiées. *Nova Hedwigia*, 41 : 505–576, 22 lám.
- THEREZIEN (Y.), 1986. – Nouvelle contribution à l'étude des algues d'eau douce de la partie amazonienne de la Bolivie. 1<sup>ère</sup> partie : Chlorophycées (sauf Desmidiées). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 19 (3–4) : 177–188, 4 lám.
- THEREZIEN (Y.), 1986. – Nouvelle contribution à l'étude des algues d'eau douce de la partie amazonienne de la Bolivie. 2<sup>ème</sup> Partie : Desmidiées. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 19 (3–4) : 189–205.
- THEREZIEN (Y.), 1987. – Contribution à l'étude des algues d'eau douce de la partie amazonienne de la Bolivie : Xanthophycées. *Cryptogamie, Algologie*, 8 (2) : 143–152.
- THEREZIEN (Y.), 1989. – Algues d'eau douce de la partie amazonienne de la Bolivie. 1: Cyanophycées, Euglénophycées, Chrysophycées, Xanthophycées, Dinophycées. 2 : Chlorophytes: troisième contribution. *Bibliotheca phycologica*, 82 : 124 p.
- THERIOT (E.), CARNEY (H.J.), RICHERSON (P.J.), 1985. – Morphology, ecology and systematics of *Cyclotella andina* sp. nov. (Bacillariophyceae) from Lake Titicaca, Peru-Bolivia. *Phycologia*, 24 (4) : 381–387.
- THOMASSON (K.), 1956. – Reflections on arctic and alpine lakes. *Oikos*, 7 (1) : 117–143.
- TUTIN (T.G.), 1940. – The Algae. *In* : Reports of the Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937. *Trans. Linn. Soc. London*, ser. 3, 1 (11) : 191–202.
- UENO (M.), 1967. – Zooplankton of Lake Titicaca on the Bolivian side. *Hydrobiologia*, 29 : 547–568.
- VAN LANDINGHAM (S.L.), 1964. – Miocene non-marine diatoms from the Yakima region in south central Washington. *Nova Hedwigia*, 14 : 78 p.

- VINCENT (W.F.), NEALE (P.J.), RICHERSON (P.J.), 1984. – Photoinhibition : algal responses to bright light during diel stratification and mixing in a tropical alpine lake. *J. Phycol.*, 20 : 201–211.
- VINCENT (W.F.), VINCENT (C.L.), DOWNES (M.T.), RICHERSON (P.J.), 1985. – Nitrate cycling in Lake Titicaca (Peru–Bolivia) : the effects of high altitude and tropicality. *Freshw. Biol.*, 15 : 31–42.
- VINCENT (W.F.), WURTSBAUGH (W.A.), NEALE (P.J.), RICHERSON (P.J.), 1986. – Polymixis and algal production in a tropical lake : latitudinal effects on the seasonality of photosynthesis. *Freshw. Biol.*, 16 : 781–803.
- VINCENT (W.F.), WURTSBAUGH (W.A.), VINCENT (C.L.), RICHERSON (P.J.), 1984. – Seasonal dynamics of nutrient limitation in a tropical high–altitude lake (Lake Titicaca, Peru–Bolivia) : application of physiological bioassays. *Limnol. Oceanogr.*, 29 : 540–552.
- VOLLENWEIDER (R.A.), 1968, 1970, 1971. – Les bases scientifiques de l'eutrophisation des lacs et des eaux courantes sous l'aspect particulier du phosphore et de l'azote comme facteurs d'eutrophisation. O.C.D.E. Paris : 182 p.
- WIDMER (C.), KITTEL (T.), RICHERSON (P.J.), 1975. – A survey of the biological limnology of Lake Titicaca. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19 : 1504–1510.
- WURTSBAUGH (W.A.), VINCENT (W.F.), ALFARO (R.), VINCENT (C.L.), RICHERSON (P.J.), 1985. – Nutrient limitation of algal growth and nitrogen fixation in a tropical alpine lake, Lake Titicaca (Peru–Bolivia). *Freshw. Biol.*, 15 : 185–195.



## *VI.2 LAS MACROFITAS*



## VI.2 a *Las plantas superiores*

ALINE RAYNAL-ROQUES

Las plantas superiores están representadas por un número muy pequeño de especies en las aguas del lago Titicaca ; esta pobreza es particularmente evidente si se compara esta flora a aquélla, nitidamente más diversificada, de los pequeños lagos de la cordillera, aguas arriba del Titicaca. Esas plantas se reparten en la zona litoral del lago que colonizan hasta una profundidad de 8 a 10 m.

### *Modo de vida*

A primera vista, la vegetación se manifiesta en forma de una aureola de grandes totoras (*Schoenoplectus tatora*) erigidas fuera del agua, creciendo a poca distancia de la orilla; esta ciperácea se desarrolla a una profundidad de 2 a 4,50 m aproximadamente.

Entre la orilla y el cinturón de totora, el agua, cuya profundidad no sobrepasa los 2 a 2,50 m, está poblada por una flora sumergida a la que se superponen en unos sitios algunas especies flotantes. Cerca de la orilla, en una zona de inundación inconstante donde el agua es muy poco profunda, se encuentran poblaciones dispersas de pequeñas hierbas, a menudo parcialmente emergidas, o también hierbas litorales excepcionalmente y temporalmente sumergidas.

Más allá del cinturón de totora, se encuentra una vegetación sumergida, enraizada en el fondo, que la transparencia del agua permite alcanzar una profundidad importante, del orden de una decena de metros.

Las especies sumergidas, enraizadas en el fondo, producen tallos largos que se desarrollan y se ramifican en agua libre; las hojas, repartidas regularmente en los tallos, están siempre sumergidas, su metabolismo se efectúa siempre en el medio acuático. La floración es la única función biológica que se realiza fuera del agua ; según los casos, la flor sola emerge, flotante en la superficie (*Elodea*), o la punta de un tallo se yergue fuera del agua, llevando hojas (diferentes de las sumergidas) que axilan las flores (*Myriophyllum*). Algunas (*Potamogeton*) sólo producen sus espigas de flores si el agua no es demasiado profunda ; en profundidad, no florecen, o presentan, muy raramente, una floración sumergida.

Las especies flotantes viven libremente, sin ningún anclaje, extendidas en la superficie del agua ; la profundidad no las afecta directamente. Sin embargo, su modo de vida pasivamente móvil las expone a ser eliminadas de zonas bastante profundas por la agitación de las olas; solamente se las encuentra en zonas poco profundas, protegidas por la barrera de totoras.

Pese a su implantación en una zona relativamente profunda, *Schoenoplectus tatora* está sumergida sólo en su estado juvenil; en cuanto su crecimiento se lo permite, sus tallos, muy altos, emergen, erguidos; la mayoría de ellos no florecen : la floración no está ligada a la emergencia. Aunque crece en 2 a 4 m de agua, el funcionamiento metabólico de esta especie es esencialmente aéreo.

El conjunto de esta vegetación suministra a los habitantes recursos naturales de una gran importancia. (cf. cap. VII.1d).

### *Compendio taxonómico*

Los taxones que constituyen esta vegetación acuática pertenecen a grupos sistemáticos diversos.

ORSTOM Fonds Documentaire

N° 36621, ex 2  
Cote A

**Pteridofitas.** Helechos en un sentido amplio, son plantas vasculares cuya reproducción implica la alternancia de individuos diploides y haploides.

La familia de las Azoláceas comprende un solo género (*Azolla*), que cuenta 6 especies. Son pequeños helechos acuáticos cuyos tallos, echados en el agua, llevan hojas minúsculas, en escamas verdes, agrupadas de dos en dos en cada nudo, y aplicadas en el lado superior del ramo. En su lado inferior, raíces (provenientes del tejido foliar primordial) cuelgan en el agua. No están nunca enraizadas en el suelo, excepto antes de su desaparición en caso de desecación del biotopo.

La planta vive en simbiosis con una alga azul (procariotas, cianofíceas), *Anabaena azollae* que sintetiza el amoniaco a partir del nitrógeno atmosférico : por este hecho, el conjunto es rico en componentes nitrogenados.

Las esporas están contenidas en los esporocarpos colgados en el lado inferior y sumergido del ramo. Algunas producen protalos femeninos flotantes, otras, protalos masculinos agrupados y rodeados de pelos curvados ; estos últimos se juntan y ambos se hunden en el fondo, donde tiene lugar la fecundación.

**Angiospermas.** Plantas con flores verdaderas, comprenden aproximadamente 250.000 especies repartidas en 380 familias entre las cuales las plantas acuáticas son sólo una pequeña minoría. La organización de los vegetales acuáticos implica estructuras anatómicas y morfológicas muy particulares. Sucede a menudo que éstas no corresponden a la descripción general que se da del grupo al cual pertenecen, representan así casos de excepción.

- Las Dicotiledóneas constituyen el grupo más vasto y más diversificado de las Angiospermas con cerca de 315 familias ; solamente 3 son presentes en el lago.

- Las Renonculáceas cuentan alrededor de 1.750 especies, todas tóxicas y en su mayoría no acuáticas, agrupadas en 58 géneros. Los órganos florales están escalonados a lo largo de un receptáculo alargado ; el gineceo está formado de numerosos carpelos libres que se transforman en aquenios. El género *Ranunculus* (250 especies) está constituido de hierbas con flores regulares ; 5 sépalos y 5 pétalos ; estamíneos y carpelos, en número indefinido, están insertados en orden espiral. Los *Ranunculus* acuáticos con flores blancas constituyen el sub-género *Batrachium* al cual pertenece la única especie presente en el lago.

- Las Haloraguidáceas, familia de 9 géneros y 120 especies, comprenden un alto contingente acuático. Las floras minúsculas, dialipetalas y regulares, tienen un pequeño ovario infero. Las 40 especies del género *Myriophyllum*, todas acuáticas, tienen hojas sumergidas con una fina división pennada ; las flores, agrupadas en espigas erguidas encima del agua, están acompañadas de pequeñas hojas nítidamente menos divididas que las sumergidas ; el polen, producido por las estamíneas con hilillo largo flexible, es transportado por el viento.

- Las Umbelíferas, con más de 3.000 especies en 420 géneros, sólo cuentan con algunos pequeños grupos acuáticos cuyos representantes difieren profundamente del resto de la familia. Si las Umbelíferas tienen normalmente hojas con limbo finamente compuesto llevado por una vaina foliar muy desarrollada, no es el caso para las especies del lago. La inflorescencia en umbela característica de la familia es aquí muy reducida y difícilmente reconocible, pero las pequeñas flores hermafroditas pentameras, con ovario infero bicarpelado, se observan bien en los dos géneros que nos conciernen. Los dos carpelos del fruto, unidos por un lado, se separan cuando maduran.

- Las *Hydrocotyle* (alrededor de 75 especies) son todas hierbas acuáticas o de medios húmedos. Su tallo rastrero, delgado, lleva hojas alternas con limbo redondeado y peltado y con un largo peciolo erguido. En la especie presente aquí, las flores, sostenidas por un pedicelo

más corto que el peciolo de las hojas, se abren justo a ras del agua. El género *Lilaeopsis* (una quincena de especies) es típicamente acuático. Un rizoma blanco, espeso, carnudo y aerífero, lleva rosetas de pequeñas hojas cilíndricas, atenuadas en punta, erguidas en el agua. Estas hojas, huecas y llenas de aire, un poco dilatadas, tienen algunos tabiques transversales a nivel de las cuales están ligeramente constreñidas. Las inflorescencias minúsculas comprenden sólo algunas flores ; están sostenidas por un pedicelo filiforme y flexible, más largo que las hojas, y se abren al ras del agua.

- Las Monocotiledóneas agrupan en total sólo 64 familias, pero están mejor representadas que las Dicotiledóneas en los medios acuáticos.

- La centena de especies que cuenta la familia de las Hidrocaritáceas es enteramente acuática, la mayoría de ellas viven aún sumergidas y algunas son marinas. Las pequeñas flores frágiles y efímeras afloran solas en la superficie del agua. Las 12 especies del género *Elodea* son hierbas sumergidas con largos tallos cubiertos de pequeñas hojas lineales ; su multiplicación vegetativa es intensa. Las plantas son dioicas ; las flores minúsculas y unisexuadas, son sostenidas por pedicelos capilares y flexibles que las llevan a la superficie del agua donde tiene lugar la fecundación.

- Las Potamogetonáceas comprenden cerca de 90 especies, todas acuáticas, con un aparato subterráneo bien desarrollado y vascularizado. Las hojas, dispersas a lo largo del tallo, son sea lineales y sumergidas, sea ovaladas-alargadas y flotantes en la superficie del agua. Las plantas con hojas de superficie pasan primero por un estado juvenil con hojas lineales sumergidas. Las flores, pequeñas, hermafroditas y tetrameras, están agrupadas densamente en espigas más o menos carnosas, erguidas encima del agua. Además de *Potamogeton*, la familia comprende sólo un otro género, monoespecífico.

- Las Rupíáceas muy próximas a las anteriores, se distinguen por la ausencia de vascularización en sus raíces. Su inflorescencia comprende solamente 2 flores simplificadas, reducidas a 2 estamíneas y 4 carpelos. Los frutos están generalmente sostenidos por un pedicelo acrecentante en el curso de la fructificación y enrollado en espiral. La floración y la fecundación se producen a menudo en el agua. Unico género de la familia, *Ruppia* se encuentra en aguas salobres o saladas. Algunos autores han distinguido hasta 7 especies de *Ruppia*, pero nosotros lo consideraremos, con otros numerosos autores, como monoespecífico.

- Las Zannichelliaceas, con sus 7 especies agrupadas en 4 géneros, son también plantas enteramente sumergidas ; la vascularización de su rizoma no contiene vasos lignificados. Como en las dos familias anteriores, las hojas sostenidas por ramos no alargados, pueden aparecer agrupadas en ramos laterales de 2, 3 ó 4. Las flores, minúsculas, tienen una organización muy simplificada. El género monoespecífico *Zannichellia* se encuentra en las aguas dulces o saladas ; sus flores son unisexuadas y los dos sexos se encuentran lado a lado, reunidos en la misma inflorescencia sésil y axilar. Los carpelos llevan un pequeño estigma delicado en forma de embudo ; la fecundación tiene lugar en el agua. El fruto es un pequeño aquenio alargado, arqueado, llevando denticulaciones en su región dorsal.

- Las Lemnáceas (una treintena de especies agrupadas en 6 géneros) se singularizan por su aparato vegetativo sumamente reducido ; está constituido por un órgano taloide, sin tallo ni hojas reconocibles, llevando algunas veces una o algunas raíces en su lado inferior ; sus capullos están incluidos en 2 bolsas generalmente laterales. Las flores, de una extrema pequeñez, aparecen raramente ; están agrupadas (una flor femenina y 2 ó 3 flores masculinas) en una inflorescencia contenida en una de las bolsas ; la flor masculina está reducida a un estambre, la femenina, a un carpelo. Las Lemnáceas son todas capaces de una multiplicación vegetativa muy eficaz por brote a nivel de las bolsas marginales y por liberación de los tallos-hijos. Las especies del género *Lemna* son a menudo flotantes en la superficie de aguas dulces ; son láminas achatadas o carnosas-

lenticulares, no excediendo algunos milímetros de diámetro, brillosas en el lado superior (exondado), y llevando una raíz única insertada en el centro de su lado inferior.

- Las Ciperáceas, una gran familia con sus 115 géneros y más de 3.600 especies, está constituida en su mayoría por plantas terrestres. Son hierbas escabrosas (ya que están incrustadas de cristales de sílice), cuyas hojas, dispuestas en 3 líneas verticales, forman en su base una vaina cerrada rodeando el tallo. Las flores, muy reducidas y enmarcadas de escamas acarinadas (glumas), están agrupadas en inflorescencias complejas constituidas de espiguillas diversamente dispuestas entre sí. Los frutos son pequeños aquenios a menudo triangulares en sección. Los *Schoenoplectus*, a veces incluidos en el género *Scirpus*, son hierbas acuáticas o de pantanos cuyos tallos erguidos, junquiformes, aseguran la función fotosintética. Llevan en su cima una inflorescencia ramificada, curvada en un lado por el desarrollo de una bráctea rígida y erguida en la prolongación del tallo. Frecuentemente, la inflorescencia no se desarrolla y el tallo sólo tiene un rol asimilador. Las hojas están reducidas a cortas vainas rojizas rodeando la base de los tallos, a su salida sobre el rizoma (se observa sólo hojas desarrolladas y verdes durante una breve fase juvenil). Los ramos de inflorescencia sostienen espigas ovoides más o menos alargadas.

### *Clave de determinación.*

1 - Hierbas enraizadas en el fondo del agua ; plantas de tamaño elevado : no miden nunca menos de algunos centímetros, y son generalmente mucho más grandes ..... **2**

- Hierbas no ancladas en el suelo, flotando libremente, extendidas en la superficie del agua ; plantas muy pequeñas, midiendo de 0,3 a 3 cm ..... **10**

2 - Tallos alargados, sumergidos, erguidos o corriendo en el agua, llevando hojas regularmente espaciadas ..... **3**

- Organos cilíndricos erguidos (tallos o hojas según los casos, pero de aspecto bastante parecido), desprovistos de apéndices verdes evocando hojas, agrupados en matas, y creciendo a partir de raíces..... **9**

3 - Limbo a menudo emergido, con contorno redondeado, profundamente 5-lobulado, los lóbulos mismos dentados en la punta. Hojas de peciolo largo, insertadas en un tallo blanco enraizado en el fondo ; planta de aguas poco profundas ..... *Hydrocotyle ranunculoides* L.f.

- Limbo con bordes paralelos, entero o dividido (sus segmentos son en este último caso siempre de bordes paralelos), plano o filiforme. Hojas pecioladas o no, insertadas en un tallo más o menos verde y flotante en el agua ..... **4**

4 - Hojas sésiles con limbo plano, entero, verde vivo translúcido, alcanzando 20 mm de longitud y 4 mm de ancho ; son verticeladas por 3 (excepcionalmente por 4). Flores muy pequeñas (5 mm de diámetro), unisexuadas, blanco rosado, flotantes en la superficie a la extremidad de un largo pedicelo capilar y flexible ; la especie es dioica, cada individuo tiene un solo sexo.....  
..... *Elodea potamogeton* (Bert.) Espin.

- Hojas pecioladas o no, con limbo filiforme (su ancho no llega jamás a 2 mm), entero o dividido, generalmente nítidamente más largo ; son alternas o verticeladas ..... **5**

5 - Hojas muy simples, sésiles, muy estrechas, o en filamentos nunca divididos ni ramificados. De varios centímetros de largo (generalmente 8 a 12 cm), están alternas, aisladas o agrupadas a lo largo del tallo ..... **7**

- Hojas divididas, constituidas de filamentos ramificados ; están alternas o verticeladas y su longitud no excede los 3 cm..... 6

6 - Hojas alternas a lo largo del tallo ; pecíolo tan largo como los filamentos del limbo ; éste está constituido por segmentos filiformes, ramificados en abanico. Flores aisladas, axilares, flotantes en la superficie del agua, con pequeños pétalos blancos rápidamente caducos .....  
..... *Ranunculus trichophyllus* Chaix

- Hojas sésiles, verticeladas por 3 o 4 ; cada hoja está dividida-pennada (como una espina de pez) ; espigas floríferas terminando los tallos, erguidas fuera del agua ; pequeñas flores marrón-rosado, mezcladas de pequeñas hojas (brácteas) poco recortadas .....  
..... *Myriophyllum elatinoides* Gaudich.

7 - Hojas muy angostas (su ancho no excede 2,5 m) o filiformes, alargadas en su base en una vaina bien visible, translúcida, hendida, que rodea el tallo sobre una altura de 1 cm o más. Pequeños frutos ovoides o globulosos, agrupados en inflorescencias pediceladas..... 8

- Hojas filiformes-capilares, desarrolladas en su base en una vaina muy reducida y difícil de distinguir. Pequeños frutos sésiles, achatados, con pico arqueado-erguido, con denticulaciones en el borde opuesto de su inserción ; están agrupados en la axila de las hojas .....  
..... *Zannichellia palustris* L.

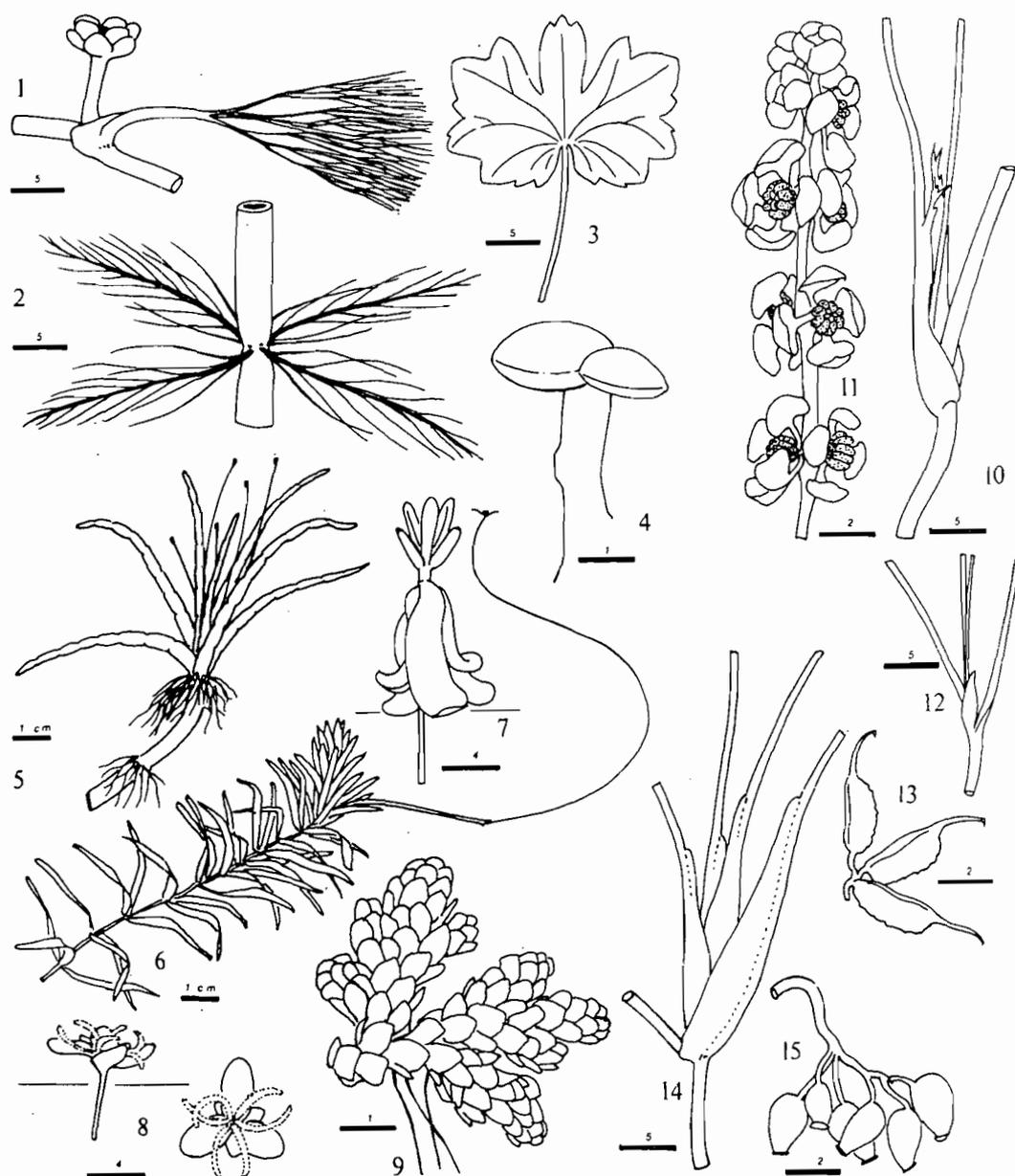
8 - Inflorescencias insertadas en la axila de las hojas ; no están nunca erguidas encima del agua, aun en el momento de la floración ; su pedicelo se arquea o se enrolla en espiral durante la maduración de los frutos. Pequeños frutos pedicelados o sésiles. Planta fina con tallo tenue.....  
..... *Ruppia maritima* L.

- Inflorescencia terminando el tallo ; flores en espiga erguida encima del agua en la floración (salvo caso excepcional : planta floreciendo enteramente sumergida, en agua muy profunda) ; están agrupadas en glomérulos formando pisos sucesivos a lo largo de la espiga ; la fructificación tiene lugar en el agua, pero el pedicelo de la espiga permanece derecho. Pequeños frutos siempre sésiles. Planta más robusta, con hojas muy angostas pero planas, y tallo espeso de por lo menos 1 mm.....  
..... *Potamogeton strictus* Ruiz & Pavon

9 - Tallos altos cilíndricos, salido de un grueso rizoma firme que corre en el suelo sumergido. Firmes y esponjosos en el interior, los tallos pueden superar fácilmente los 3 metros de altura desde el fondo (la parte emergida se eleva de 1 a 2 m encima del agua). No tienen hojas desarrolladas, salvo algunas pequeñas brácteas firmes en la punta del tallo. Los tallos floríferos se terminan en un ramo de espigas pardas, ovoides, cortas, pediceladas, alabeadas en un lado por la primera bráctea, erguida en el prolongamiento del tallo .....  
..... *Schoenoplectus tatora* (Kunth) Palla

- Pequeñas matas de hojas cilíndricas, afiladas, huecas y tabicadas interiormente. Su altura no excede una veintena de centímetros (no exceden a menudo 5 cm). Están sostenidas por un rizoma blanco, de unos mm de espesor, tierno y frágil. Las pequeñas inflorescencias paucifloras, sostenidas por un pedicelo capilar insertado en el rizoma, alcanzan o no la superficie del agua .....  
..... *Lilaeopsis andina* A.W.Hill

10 - Plantas constituidas de pequeñísimos tallos ramosos, cubiertos de hojas minúsculas, triangulares, de un verde rojizo (a veces rojo sangre), que flotan tendidas en la superficie. Llevan ramos de raíces negras que cuelgan en el agua ..... *Azolla filiculoides* Lam.



## LAMINA I

Fig. 1 : *Ranunculus trichophyllus*; hoja (inmersa) y flor axilar (emergida). Fig. 2 : *Myriophyllum elatinoides* ; verticilo de hojas (inmersas). Fig. 3 : *Hydrocotyle ranunculoides* ; hoja. Fig. 4 : *Lemna gibba* ; talos flotantes. Fig. 5 : *Lilaeopsis andina* ; planta florida, sumergida. Fig. 6 : *Elodea potamogeton* ; tallo florido, sumergido sin flor. Fig. 7 : *id.*, flor masculina. Fig. 8 : *id.*, flor femenina, de frente y de perfil. Fig. 9 : *Azolla filiculoides* ; planta entera, flotante. Fig. 10 : *Potamogeton strictus* ; inserción de una hoja en el tallo (sumergido). Fig. 11 : *id.*, espiga de flores (emergida). Fig. 12 : *Zannichellia palustris* ; inserción de una hoja en el tallo (inmersa). Fig. 13 : *id.*, frutos (inmersos). Fig. 14 : *Ruppia maritima* ; base de hojas (inmersas). Fig. 15 : *id.*, ramo de frutos (inmersos).

Observaciones (figs. 10 a 14) : la hoja de *Zannichellia* no está ensanchada en su base en una vaina; la vaina foliar de *Potamogeton* se prolonga en una lígula denticulada aguda, la de *Ruppia* se termina en 2 pequeñas aurículas redondeadas translúcidas. El mm es la escala figurada, excepto en algunos casos.

- Pequeños corpúsculos ovalados, verde claro, extendidos en la superficie, en brotes ; cada uno está provisto de una pequeña raíz blanca, no ramificada, insertada en medio de su lado inferior ..... 11

11 - Corpúsculos generalmente muy dilatados en su lado superior, con un espesor casi igual al diámetro. Lado superior muy brillante, de aspecto ceroso ..... *Lemna gibba* L.

- Corpúsculos apenas abombados, en forma de lenteja achatada. Lado superior menos brillante ..... *Lemna cf. aequinoctialis*

## Biogeografía

La flora del lago Titicaca presenta una yuxtaposición de especies con reparticiones geográficas muy diversas. Si algunas (*Schoenoplectus tatora*, *Elodea potamogeton*, *Myriophyllum elatinoides*, *Lilaeopsis andina*) son típicamente especies de las altas planicies andinas, un buen número de otras tienen por el contrario una distribución más amplia. *Lemna gibba*, *Ruppia maritima*, *Zannichellia palustris*, *Ranunculus trichophyllus*, *Hydrocotyle ranunculoides* son cosmopolitas ; *Azolla filiculoides*, planta originaria de zonas calientes del continente americano, está ahora diseminada en todos los otros continentes con excepción de las regiones frías.

El lago presenta pues un alto contingente de especies ampliamente distribuidas en el mundo, y su vegetación podría parecer banal si *Schoenoplectus*, *Elodea* y *Myriophyllum*, por su abundancia, no proporcionarían al paisaje vegetal una fisionomía característica.

## Conclusión

Se ha censado actualmente en el lago Titicaca sólo una docena de especies acuáticas, número muy bajo si se toma en cuenta su extensión. Prospecciones más intensivas en todo su contorno probablemente podrían permitir agregar un pequeño contingente de especies a nuestra lista, pero la homogeneidad florística de los biotopos visitados así como las leves variaciones ecológicas observadas de un biotopo al otro, nos autoriza a suponer que las especies aún por descubrir serán poco numerosas.

Pese a esta pobreza florística, se debe admitir que estas plantas son todavía insuficientemente conocidas en cuanto a su variabilidad intraespecífica, su extensión ecológica y geográfica, su biología. Algunas son sólo conocidas por un pequeño número de muestras fenológicamente mediocres, y su determinación es susceptible de ser discutida después de futuras cosechas más representativas (*Lilaeopsis*, *Lemna*, *Potamogeton*). Es útil recordar, además, que estos taxones pertenecen a grupos cuyo conocimiento sistemático es insuficiente y para los cuales nuevas revisiones, permitiendo una mejor definición de las especies y su determinación, son necesarias.

La flora acuática de los altos valles andinos comprende un buen número de especies ausentes del Altiplano, y por consiguiente del lago (así como *Ranunculus mandonianus* o *Isoetes herzogii*), pero la flora acuática de los estanques, pantanos y riachuelos del Altiplano es igualmente más rica que la del lago (se encuentran *Callitriche*, *Crassula*, *Eleocharis*, *Rorippa*...). La población florística del lago parece empobrecida en especies por la exclusión por una parte de plantas de los valles de altitud más elevada, y por otra parte de plantas de aguas tranquilas y poco profundas de los alrededores del lago. Aun cuando sólo unas pocas especies aceptando las condiciones ecológicas de un extenso cuerpo de agua se encuentran en el lago, éstas constituyen poblaciones densas y bien estructuradas que vuelven aún más improbable la presencia, aquí o allá, cerca de las orillas del lago, de plantas de los pequeños riachuelos tranquilos del Altiplano. Como se observa generalmente en los grandes lagos cuyas características generales son parecidas a las de una extensión marina, la vegetación fanerogámica es pauciespecífica pero muy bien implantada y organizada.



## VI.2 b Las carofíceas

MICHELINE GUERLESQUIN

Las tres principales publicaciones complementarias (TUTIN, 1940; ALLEN, 1940; COLLOT *et al.*, 1983) sobre macrófitos del lago Titicaca claramente evidencian el lugar preponderante de las poblaciones de *Characeae* en el conjunto de los vegetales emergidos y sumergidos.

COLLOT *et al.* (1983) evalúan las superficies ocupadas por *Characeae* en 436 km<sup>2</sup> en el Lago Menor, o sea más del 60 % de la superficie ocupada por la vegetación, y 198 km<sup>2</sup> sólo en la bahía de Puno (Lago Mayor), o sea aproximadamente una tercera parte de la "superficie vegetal". Por ejemplo, una línea transversal entre la isla de Cojata y la punta de Taraco permite recorrer más de 40 km encima de un fondo cubierto de *Chara* (fig. 1). Así pues, el grupo vegetal de *Characeae* es el más abundante del lago Titicaca y las tres *Chara* predominantes se encuentran ya mezcladas, ya por separado.

Sin embargo, las dimensiones de esta enorme cuenca lacustre, como es el lago Titicaca, no permiten el estudio exhaustivo de la vegetación inmersa. A continuación se bosquejan los principales rasgos.

### Zonas de *Characeae*

De forma general, las orillas bajas anegables, las playas de arena y cantos rodados dispersos son las más propicias al desarrollo de *Characeae*. Las facies organo-detríticas carbonatadas del Lago Menor con fondos planos entre 10 y 20 m por una parte, y las facies carbonatadas del Lago Mayor (bahías de Puno y de Achacachi) y del Lago Menor (profundidad de 4 a 10 m) por otra parte, son también favorables a una abundante cobertura de *Characeae* fijadoras de calcio (BOULANGE *et al.*, 1981). En la fracción de arenas medias se encuentran las "semillas" de *Characeae*.

Según ALLEN (1940), el grupo de *Charophyta* es el elemento vegetal dominante en dos regiones del lago Titicaca : la bahía de Puno al oeste y el Huiñaimarca, cuya concentración en sal es un tanto más elevada.

Debido a la elevación del nivel del lago durante los últimos decenios, las zonaciones de vegetación publicadas en 1940 (TUTIN, ALLEN) y 1983 (COLLOT *et al.*) ofrecen una leve diferencia (cuadro 1). Las variaciones en las poblaciones de *Characeae* - cuya zona de desarrollo se sitúa habitualmente entre la asociación superior de *Myriophyllum-Elodea* y la inferior de *Sciaromium* - las explica TUTIN (1940) por la naturaleza del sustrato y la influencia de la intensidad luminosa. También pueden implantarse *Chara* donde las totoras acaban de ser segadas o donde la densidad de las mismas es baja.

ORSTOM Fonds Documentaire

N° e 36 622, 242

Cote B A

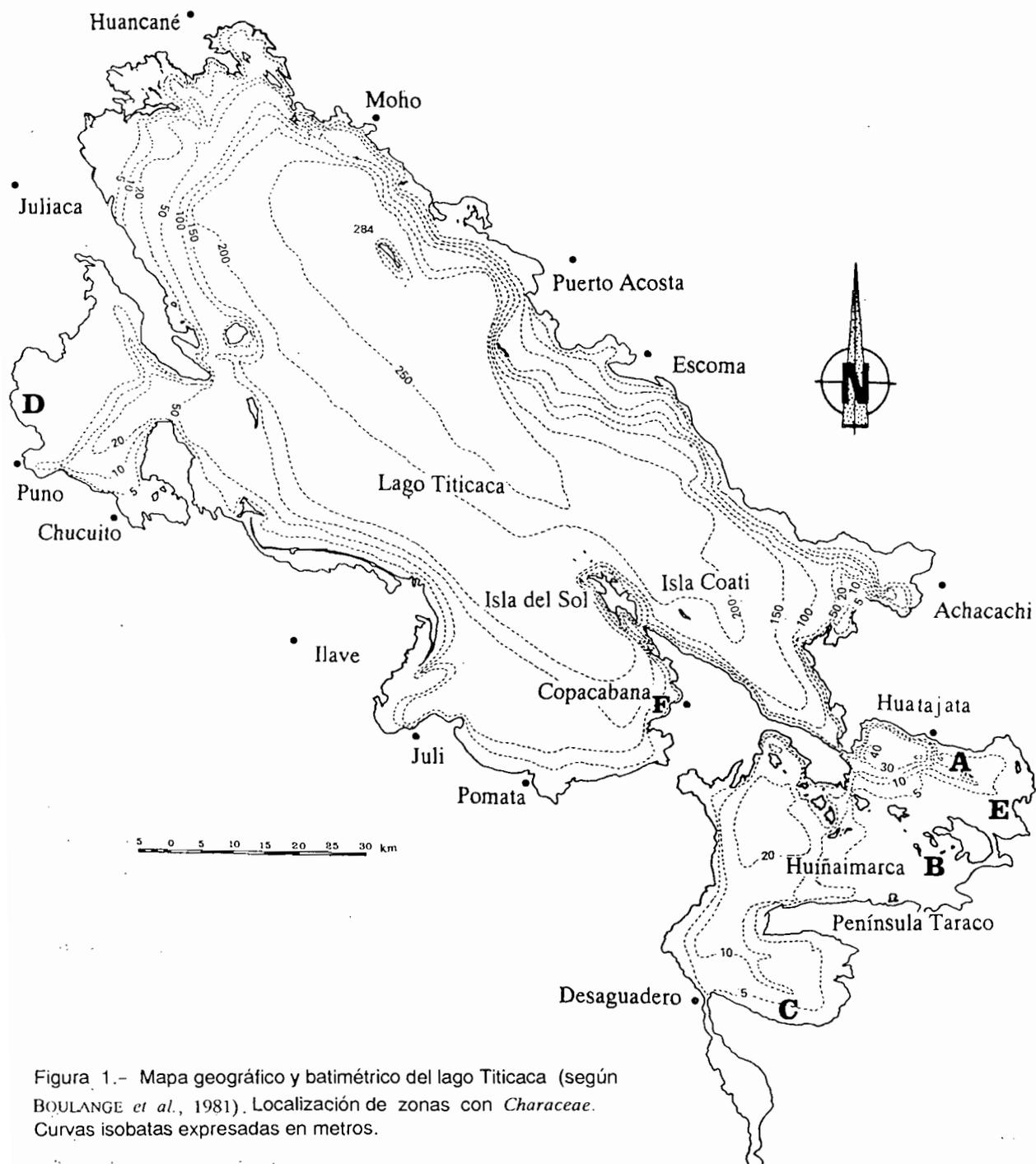
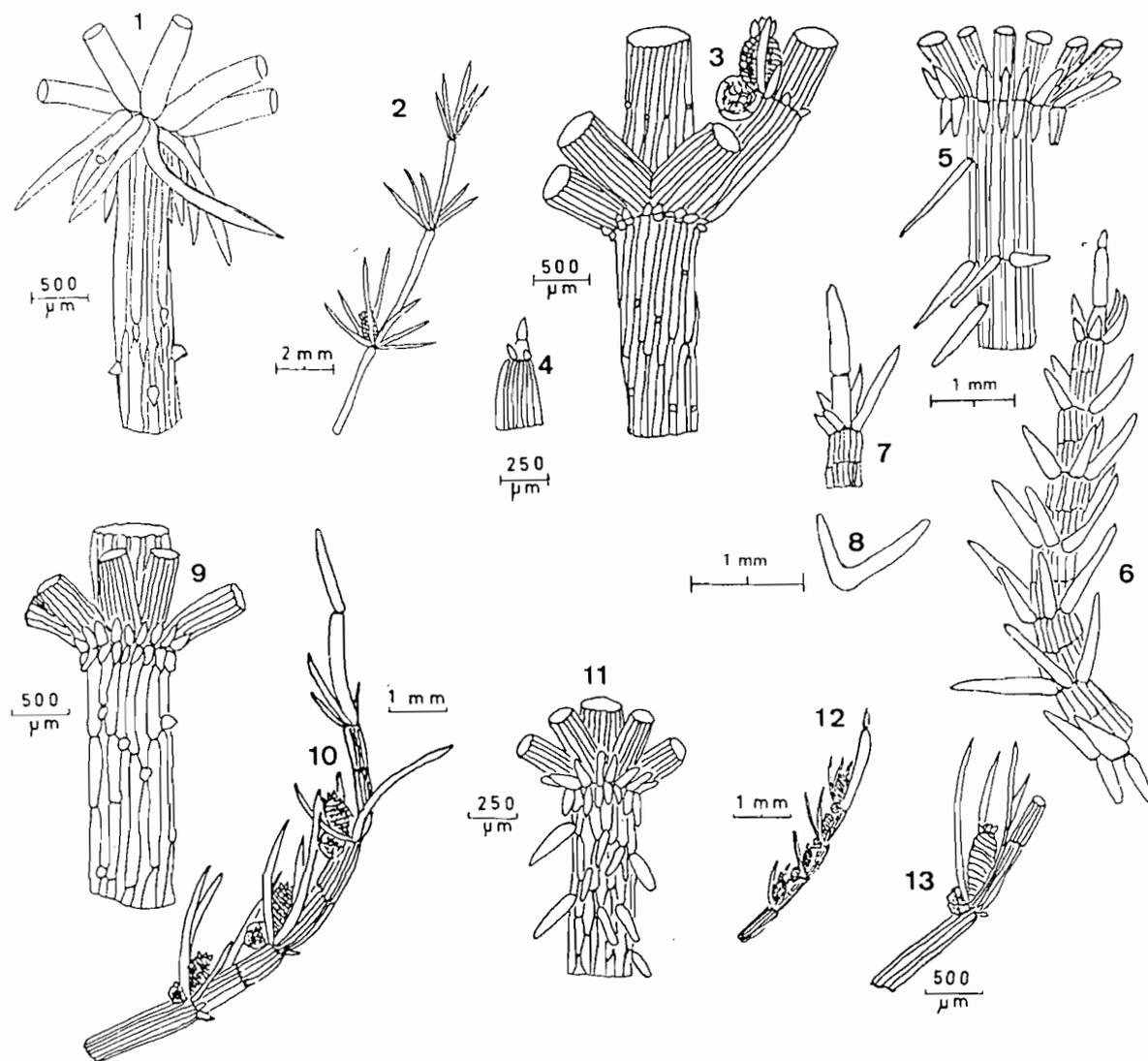


Figura 1.- Mapa geográfico y batimétrico del lago Titicaca (según BOULANGE *et al.*, 1981). Localización de zonas con *Characeae*. Curvas isobatas expresadas en metros.

Cuadro 2. Clave de identificación de las CHARACEAE del lago Titicaca

1a ● Aparato vegetativo sin corticación .....	8
b ● Aparato vegetativo (eje y filoides) corticado total o parcialmente .....	2
2a ● Estípulas en un solo verticilo .....	<i>Chara fibrosa</i>
b ● Estípulas en 2 verticilos superpuestos.....	3
3a ● Corticación del eje diplóstica normal .....	4
b ● Corticación del eje diplóstica rudimentaria o ausente.....	7
c ● Corticación del eje triplóstica .....	<i>Chara globularis</i>
4a ● Acículas solitarias o geminadas, bien desarrolladas Estípulas iguales o más largas que el diámetro del eje .....	5
b ● Acículas solitarias o raramente geminadas, a menudo muy pequeñas y dispersas Estípulas más cortas que el diámetro del eje.....	6
5a ● Brácteas posteriores desarrolladas. Especie no o poco incrustada .....	<i>Chara baltica</i> var. <i>andina</i>
b ● Brácteas posteriores reducidas. Especie incrustada.....	<i>Chara papillosa</i>
6a ● Corticación del eje isóstica o aulacanta.....	<i>Chara vulgaris</i>
b ● Corticación del eje a menudo fuertemente tilacanta.....	<i>Chara contraria</i>
7a ● Ejes regularmente corticados, filoides acortados.....	<i>Chara gymnophylla</i>
b ● Ejes y filoides de corticación rudimentaria o ausente .....	<i>Chara denudata</i>
8a ● Filoides simples de más de 3 segmentos que producen en los nudos células-bracteadas. Anteridio situado encima o al lado del oogonio .....	<i>Lamprothamnium succinctum</i>
b ● Filoides una o varias veces ramificados Coronula del oogonio, pequeña y formada de 2 niveles de 5 células superpuestas .....	9
9a ● Anteridio terminal y 1-3 oogonios laterales situados en el punto de ramificación del filode. Oóspora comprimida lateralmente.....	<i>Nitella clavata</i>
b ● Anteridio lateral rodeado de 2-5 oogonios situados en los nudos del filode. Oóspora subglobulosa, no aplanada .....	<i>Tolypella</i> grupo <i>nidifica</i>



## LAMINA I

*Chara fibrosa* Ag. ex Bruz. - Fig. 1 : nudo axial, una corona de estípulas, eje diplóstico con pequeñas acículas puntiagudas; fig. 2 : filoide con un oogonio (según WOOD e IMAHORI, 1964).

*Chara globularis* Thuill. - Fig. 3 : nudo axial, doble corona de estípulas, eje triplóstico, acículas pequeñas y segmento basal tricortado de un filoide con gametangios unidos; fig. 4 : apex de un filoide (según WOOD e IMAHORI, 1964).

*Chara baltica* Bruz. var. *andina* A. Br. - Fig. 5 : eje de corticación diplóstica lleno de largas acículas simples, nudo con corona doble de estípulas desarrolladas; fig. 6 : filoide estéril corticado con los dos pares de estípulas en la base; fig. 7 : apex bicelular del filoide; fig. 8 : acícula bifida. Original.

*Chara vulgaris* L. - Fig. 9 : nudo axial, doble corona de estípulas, eje diplóstico con pequeñas acículas aisladas; fig. 10 : filoide compuesto de 5 segmentos, bractéolas y brácteas anteriores largas, brácteas posteriores reducidas, gametangios unidos. Segmento terminal bicelular (según WOOD e IMAHORI, 1964).

*Chara contraria* A. Br. ex Kütz. - Fig. 11 : nudo axial con doble corona de estípulas bien desarrolladas, eje diplóstico lleno de acículas; fig. 12 : filoide de 4 segmentos corticados y apex bicelular; fig. 13 : nudo fértil con gametangios masculinos y femeninos unidos (según WOOD e IMAHORI, 1964).

Zonas y localizaciones en el mapa	Modo de exposición	Profundidad de las zonas con <i>Characeae</i>	Especies	Autores (literatura, herbarios)
<b>A) Lago Mayor</b>				
Perú : Península de Capachica			<i>Chara denudata</i>	ALLEN
Perú : Tamán	tranquilo	1.50 - 9 - (12) m 1.50 m 1.70 m	<i>Chara papillosa</i> <i>Chara denudata</i> <i>Chara globularis</i>	ALLEN, TUTIN ALLEN ALLEN
Perú : bahía de Uruni	poco expuesto	10 - 12 m	-	ALLEN, TUTIN
Perú : Desembocadura de la bahía de Sucuné	más expuesto	10 - 14 m	-	ALLEN, TUTIN
Perú : bahía de Sucuné	más protegido	2.90 m 5 m 11.80 m	<i>Chara papillosa</i> <i>Chara globularis</i> <i>Chara denudata</i>	ALLEN ALLEN, GRIFFIN ALLEN
Perú : Isla Campanaria de Ceotos orilla hacia el continente	protegido	0.70 - 1.30 m	<i>Chara papillosa</i>	ALLEN, TUTIN
Perú : bahía de Puno	bien protegido	común o predominando en aguas profundas		ALLEN, TUTIN
Perú : bahía de Puno		(0.50) - 4.50 - 7.50 - 15 m	<i>Chara</i> sp. pl.	COLLOT <i>et al.</i>
Perú : bahía de Puno (D)* segundo canal		la zona menos profunda	<i>Nitella clavata</i>	COLLOT <i>et al.</i> , GRIFFIN
Perú : canal de Capachica			<i>Nitella clavata</i>	ALLEN
Bolivia : vecindad de Achacachi cerca de Pocoata			<i>Chara baltica</i> var. <i>andina</i>	MANDON
<b>B) Lago Menor</b>	más protegido	aguas poco profundas	<i>Chara denudata</i> y <i>Chara papillosa</i>	ALLEN
Bolivia : Huatajata (A)*		3 - 9.50 m	<i>Chara</i> sp. pl. <i>Chara globularis</i>	COLLOT <i>et al.</i> RAYNAL
Bolivia : Huacullu (B)*		3 m	<i>Chara</i> sp. pl.	COLLOT <i>et al.</i>
Bolivia : Guaqui (C)*		3 m	<i>Chara</i> sp. pl.	COLLOT <i>et al.</i>
Bolivia : Bahía de Guaqui		2.10 - 2.50 m	<i>Chara papillosa</i>	ALLEN
Bolivia : Punta de Taraco		3.30 m - 8.60 m	<i>Chara papillosa</i>	ALLEN
Bolivia : Tiwanaku			<i>Chara contraria</i> <i>Chara gymnophylla</i> <i>Tolypella</i> sp.	RAYNAL RAYNAL RAYNAL
Bolivia : Copacabana (F)*		0.30 m	<i>Chara contraria</i>	GRELON
Bolivia : estación 4 (E)*		10 m	<i>Tolypella</i> sp. <i>Lamprothamnium succinctum</i>	LAUZANNE LAUZANNE

\* Véase el mapa (fig. 1).

Además, han sido señaladas, sin precisión, las siguientes especies :

*Chara contraria*, lago Titicaca, Perú, TUTIN; *Chara vulgaris*, sin nombre de colector ni de lugar, sin fecha;

*Chara fibrosa*, pozo cerca del lago Titicaca, Bolivia, BECK, 1973;

*Chara baltica*, *Chara papillosa*, *Chara vulgaris* f. *andina*, COLLOT.

Cuadro 1.- Datos bio-ecológicos referentes a las especies de *Characeae* señaladas en el lago Titicaca.

## ***Estudio sistemático sumario***

El conjunto de datos actuales (literatura, herbarios) confirma la presencia de once taxones de *Characeae* en el lago Titicaca y en la correspondiente zona de inundación. El cuadro 2 presenta una clave de identificación de estas diferentes especies y sus principales caracteres se describen a continuación.

### 1. ***Chara fibrosa* Ag. ex Bruz. (1) (Lám. I, figs. 1 y 2)**

Especie incrustada con corticación diplóstica en el eje, pero no en los filoides. Una corona de estípulas desarrolladas; dos en la base de cada filoide. También hay acículas rudimentarias y dispersas. Es especie tropical recolectada por BECK en un pozo cerca del lago (1979).

### 2. ***Chara globularis* Thuill. (Lám. I, figs. 3 y 4)**

Corticación triplóstica isóstica del eje. Estípulas y acículas muy pequeñas. Filoides completamente corticados con excepción de 1-2 células terminales. Especie monoica de gametangios reunidos en 1-3-(4) nudos inferiores de los filoides. Especie cosmopolita señalada en el Perú : Tamán (ALLEN, profundidad 1,70 m, 09.06.1937) y bahía de Sucuné (ALLEN, profundidad 5 m, 13.07.1937; GRIFFIN, 1968); en Bolivia, cerca de Huatajata en una población poco densa de *Schoenoplectus tatora* (RAYNAL, profundidad 1,50 m, 14.08.1979).

### 3. ***Chara baltica* Bruz. var. *andina* A. Br. (Lám. I, figs. 5, 6 y 7).**

Especie no o poco incrustada. Corticación diplóstica del eje. Doble corona de estípulas bien desarrolladas. Acículas solitarias o geminadas, largas. Especie monoica con gametangios reunidos en 1-3 nudos inferiores de los filoides. Bolivia : en la vecindad de Achacachi, cerca de Pocoata, provincia de Omasuyos (MANDON, 03.06.1859; COLLOT DC 28).

### 4. ***Chara papillosa* Kütz.**

Planta grande muy variable, semejante a *C. contraria* y *C. baltica*, caracterizada por la corticación diplóstica tilacanta, acículas largas, solitarias o en grupos de 2-3, brácteas posteriores visibles. Especie notablemente incrustada. Según ALLEN (1940) es la más común del lago Titicaca, señalándose en varias zonas: en el Perú, Isla Campanaria de Ceotos a 1,30 m de profundidad (09.07.1937), Tamán entre 1,50 y 9 m de profundidad (08.07.1937), bahía de Sucuné a 2,90 m (13.07.1937), punta de Taraco entre 3,30 m y 8,60 m (29.07.1937); y en Bolivia, bahía de Guaqui entre 2,10 m y 2,50 m (29.07.1937).

Este taxón de gran dimensión y muy polimorfo, se asemeja a *C. contraria*, cuyas acículas solitarias y brácteas posteriores son rudimentarias o poco desarrolladas, y a *C. polyacantha* A. Br., que tiene numerosas acículas fasciculadas en el eje y brácteas posteriores largas. Finalmente, el principal carácter que la diferencia de *C. baltica* es la notable incrustación de su aparato vegetativo.

(1) Para sinónimos y descripción completa, véanse las publicaciones de WOOD e IMAHORI (1964 y 1965), CORILLION (1975) y GUERLESQUIN (1981).

Otra duda viene de la interpretación dada por WOOD e IMAHORI (1965) quienes, bajo el binomio *C. vulgaris* f. *andina*, agrupan dos especímenes de MANDON (*sub C. baltica* var. *andina*) y uno de TUTIN (Isla Campanaria de Ceotos, a 1,30 m de profundidad, 09.07.1937 *sub C. papillosa*). Además señalan que ALLEN da una lista de 8 recolecciones procedentes del lago Titicaca, pero que no se ha publicado figura alguna.

Parece conveniente reestudiar los herbarios y examinar los especímenes (frescos o conservados en medio líquido) de *Chara* diplóstica de apariencia "espinescente" debida al desarrollo de acículas, estípulas y brácteas, y recolectados en diferentes zonas del lago.

5. *Chara vulgaris* L. (Lám. I, figs. 9 y 10)

Especie cosmopolita cuyo aparato vegetativo es muy variable. Las muestras de herbario carecen de indicaciones (lugar, fecha, colector).

6. *Chara contraria* A. Br. ex Kütz. (Lám. I, figs. 11, 12 y 13).

Difiere de la anterior por la corticación axial diplóstica tilacanta (filamentos corticados primarios mayores que los secundarios), las estípulas más largas y oósporas maduras menos negras. Especie cosmopolita señalada en el lago, en el Perú, por TUTIN (1940), sin precisión, y recolectada por GRELON en Bolivia, cerca de Copacabana, al lado del embarcadero del estrecho, a 0,30 m de profundidad (julio 1988).

7. *Chara gymnophylla* A. Br. (Lám. II, figs. 1 y 2)

Parecida a *C. vulgaris*, se diferencia particularmente por la ausencia de corticación en los segmentos de filoides; solamente 1-2 segmentos inferiores aislados pueden ser corticados. Los gametangios, masculinos y femeninos, algunas veces disociados, se hallan en nudos de segmentos lisos o corticados.

Fue recolectada por RAYNAL (18.08.1979) en Bolivia, en un riachuelo afluente del lago, a 0,20 m de profundidad cerca de Tiwanaku (3.900 m de altitud).

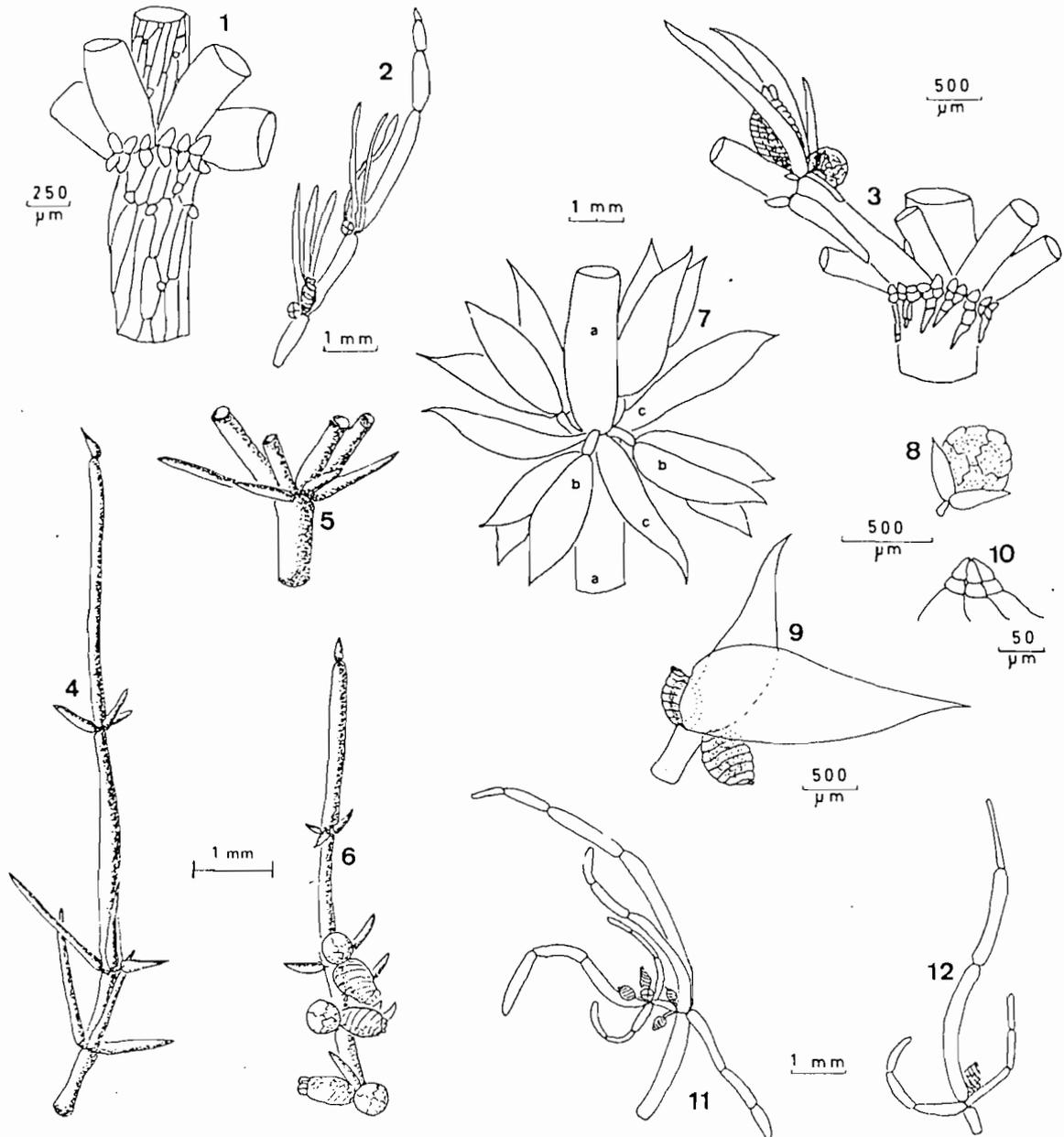
8. *Chara denudata* A. Br. (Lám. II, fig. 3)

Se caracteriza por su corticación muy variable en el eje y filoides, siempre imperfecta o rudimentaria. ALLEN (1940) señala que se halla a gran profundidad, lo que contribuye sin duda a darle su aspecto "no desarrollado". Recolectada en la bahía de Sucuné a 11,80 m de profundidad y en Tamán a 1,50 m, en el Perú. Según TUTIN (1940), la comunidad de *Characeae* está compuesta de densas masas de *C. papillosa* y *C. denudata*, que crecen en grupos separados y así dominan localmente. De forma general, no parece haber predominancia categórica de una u otra especie.

9. *Lamprothamnium succinctum* A. Br. in Asch. (Lám. II, figs. 4, 5 y 6)

Especie sin corticación cuyas estípulas forman una sola corona irregular bajo cada filoide. Gametangios, masculinos y femeninos, en los nudos y base de los filoides. Anteridio situado encima o al lado del oogonio.

Desconocida en América, esta especie tropical fue recolectada por LAUZANNE (08.12.1976) en una parte del lago con aguas fuertemente cargadas en sales disueltas.



## LAMINA II

*Chara gymnophylla* A. Br. – Fig. 1 : nudo axial con doble corona de estípulas, acículas aisladas globulosas y eje diplóstico; fig. 2 : filoide de 3 segmentos no corticados y gametangios unidos en los nudos inferiores (según WOOD e IMAHORI, 1964).

*Chara denudata* A. Br. – Fig. 3 : nudo axial con doble corona de estípulas pequeñas, corticación diplóstica del eje y de los filoides rudimentarios (según WOOD e IMAHORI, 1964).

*Lamprothamnium succinctum* (A. Br. in Asch.) R.D.W. – Fig. 4 : filoide estéril; fig. 5 : eje y base de un verticilo de filoides en el que se puede ver 4 estípulas bien desarrolladas; fig. 6 : filoide con 2 nudos fértiles y gametangios masculino y femenino situados en su base. Original.

*Nitella clavata* Kütz. – Fig. 7 : eje (a) sin corticación. Verticilo de filoides compuesto de filoides simples (c) alternando con filoides ramificados (b); fig. 8 : nudo de un filoide llevando un anteridio; fig. 9 : nudo de un filoide con oogonios geminados; fig. 10 : coronula del oogonio (según WOOD e IMAHORI, 1964).

*Tolypella nidifica* (O. Müll.) A. Br. – Fig. 11 : filoide fértil compuesto de 5 segmentos. Nudo basal del filoide llevando 3 filoides pluricelulares laterales (2 estériles y 1 fértil); fig. 12 : filoide fértil con 1 oogonio y 2 filoides laterales estériles en el nudo basal (según WOOD e IMAHORI, 1964).

10. *Nitella clavata* Kütz. (Lám. II, figs. 7 a 10)

Especie cuyos dactiles unicelulares (células terminales del filoide) tienen una extremidad alargada. Los filoideos forman dos filas en los nudos del eje, alternando los superiores ramificados con los inferiores simples. ALLEN (1940) señala que todos los especímenes han sido encontrados en el lago y canales al noroeste (Perú): canal de Capachica en la parte superior desecada en invierno, bahía de Puno (GRIFFIN, 1968) y parte menos profunda del segundo canal de la bahía de Puno (COLLOT *et al.*, 1983).

11. *Tolypella* grupo *nidifica* (O. Müll.) A. Br. (Lám. II, figs. 11 y 12)

Pequeña planta delgada. La célula apical de los filoideos, más corta que la anterior, es alargada, estrecha, redondeada-obtusa en su parte superior.

Recolectada por LAUZANNE a una decena de metros de profundidad en aguas de conductividad elevada (1200  $\mu$ mhos) a 10–15°C (08.12.1976). Temperatura baja y gran profundidad son inhabituales para *Tolypella*, género poco frecuente en América Latina.

Las *Characeae*, familia de pocos géneros (seis) y pocas especies (alrededor de 440) a escala mundial, forman el grupo de macrófitos más abundante del lago Titicaca : un tercio de los fondos recubiertos de vegetación está colonizado por *Chara*. Constituyen una parte importante de la biomasa vegetal total (más del 60 % en el Lago Menor, un 35 % en la bahía de Puno). Asimismo, su productividad es la más elevada : un 60 % de la producción en el Lago Menor, el 47 % en la bahía de Puno (veáanse al respecto los capítulos VI.2 c y VII.1 d).

Finalmente, tres especies raras son presentes en el lago Titicaca : *Nitella clavata*, *Lamprothamnium succinctum* y *Tolypella*, mereciendo ésta un estudio detallado.



## VI.2 c *Repartición y biomosas*

ANDRE ILTIS y PHILIPPE MOURGUIART

Las primeras observaciones sobre la vegetación acuática fueron realizadas por la Expedición Percy Sladen en 1937 (TUTIN, 1940 ; ALLEN, 1940 ; GILSON, 1964). En esa época, se identificaron seis fanerógamas, un musgo y dos carofíceas, los cuales fueron agrupados en cuatro asociaciones.

Algunos años más tarde, de 1978 a 1980, COLLOT (1980, 1982 a, 1982 b, 1983) describió el estado de la vegetación acuática. Los principales resultados de su estudio forman la base de este capítulo. Extensos herbarios existían entonces en la bahía del Ramis, del Huancané, de Achacachi y sobre todo en la bahía de Puno y en el Lago Menor ; para estos dos últimos medios, se trazaron mapas de repartición y se efectuó una estimación de las biomosas existentes.

Observaciones ocasionales realizadas estos últimos años permiten precisar la evolución de las poblaciones vegetales después de las recientes variaciones del nivel lacustre.

### *Repartición de las especies*

Las superficies ocupadas en estas dos partes del lago por las principales especies fueron estimadas a partir de observaciones efectuadas en numerosos radiales (cuadro 1). En el Lago Menor, casi un tercio del fondo estaba colonizado por *Chara*. El género *Potamogeton*, bien representado, ocupaba el 23 % de los fondos. En la bahía de Puno, *Potamogeton* cubría casi el 50 % de los fondos, *Myriophyllum* y *Schoenoplectus* el 38 a 39 % (figs. 1 y 2). Se podían definir seis asociaciones en relación con la batimetría y el alejamiento con relación a la costa :

#### - Grupo de orilla *Lilaeopsis* + *Hydrocotyle* (0 - 0,2 m)

Una pequeña Umbelífera, *Lilaeopsis*, se desarrollaba en zonas protegidas de pendiente débil, en sedimentos de tipo arenoso o arcilloso. Agrupada con ésta o aislada en superficies grandes, otra Umbelífera, *Hydrocotyle*, colonizaba las orillas del lago. *Ranunculus* podía encontrarse esporádicamente en esta zona. Este grupo es ausente cuando la costa es rocosa o pedregosa.

#### - Grupo *Myriophyllum*-*Elodea* (0,2 - 2,5 m)

Se desarrollaba particularmente bien en zonas pobladas por los *Schoenoplectus*. En la bahía de Puno, *Myriophyllum* ocupaba superficies importantes desde las orillas hasta el límite de totoras así como, de manera menos densa, hasta el límite sud de esta zona y en la bahía de Chucuito. En el Lago Menor, es igualmente entre las orillas y las totoras que *Myriophyllum* se desarrolla, y algunas veces incluso en un medio de poblaciones de totoras. La profundidad ideal para su crecimiento parece situarse entre 1 y 2 metros, aunque esta especie coloniza también las zonas recientemente inundadas menos profundas.

ORSTOM Fonds Documentaire

N° e 36 623, ex 2

Cote 8 A

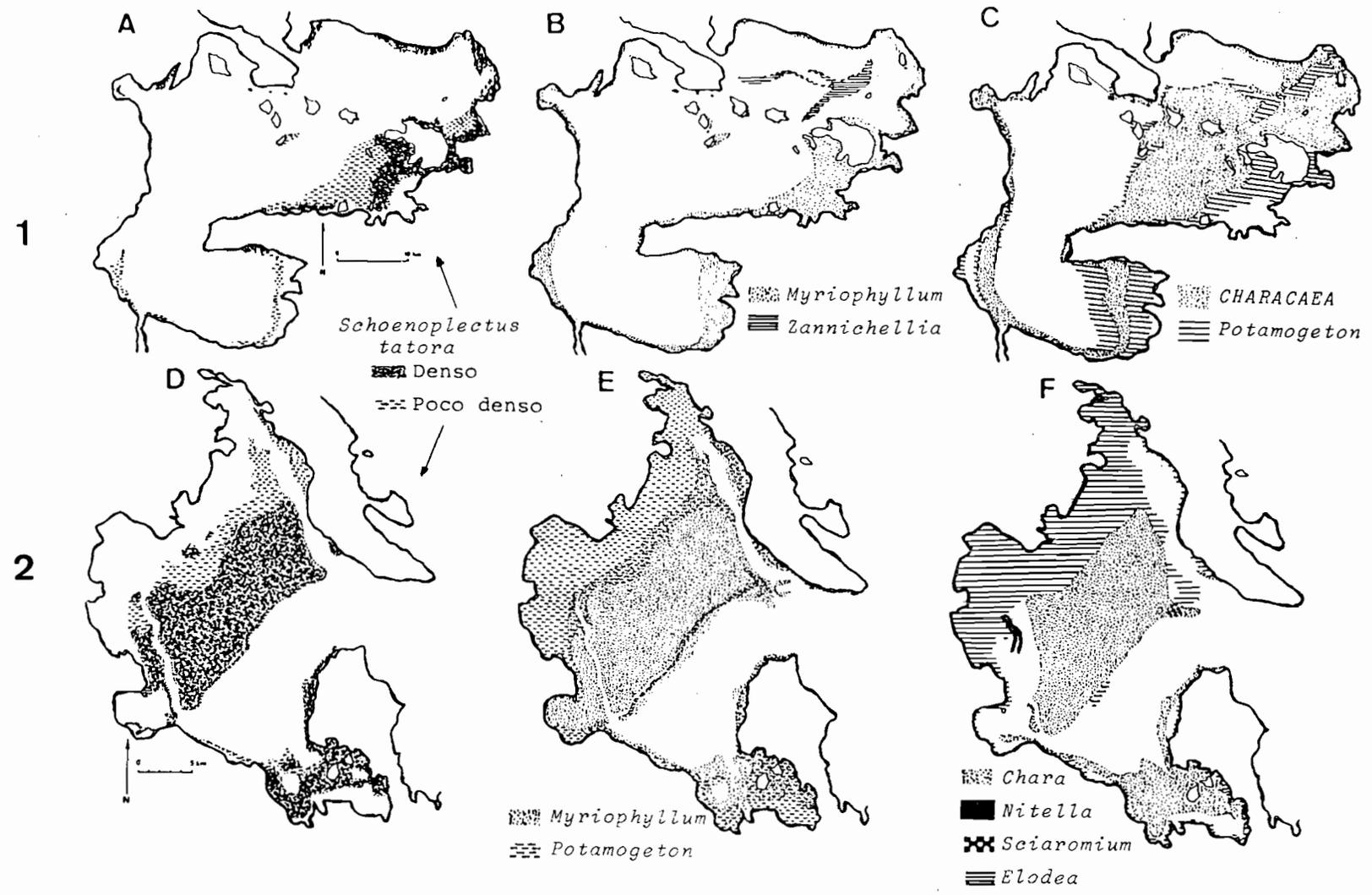


Fig. 1. - Mapas de repartición de la vegetación en el Lago Menor (COLLOT *et al.*, 1983).

Fig. 2. - Mapas de repartición de la vegetación en la bahía de Puno (COLLOT *et al.*, 1983).

**A. Lago Menor**

Especies	Superficies (km <sup>2</sup> )	% de la superficie en vegetación	% de la superficie en agua
<i>Elodea</i>	222	29	16
<i>Myriophyllum</i>	222	29	16
<i>Potamogeton</i>	308	41	23
cerca de la costa	172	23	13
en profundidad	136	18	10
<i>Schoenoplectus</i>	185	24	13
poco abundante	116	15	8
muy abundante	69	9	5
<i>Chara</i>	436	58	32
Superficie con vegetación	758	-	56
Superficie sin vegetación	607	-	44

**B. Bahía de Puno**

<i>Elodea</i>	185	39	31
<i>Myriophyllum</i>	227	48	38
<i>Potamogeton</i>	261	59	47
cerca de la costa	269	57	46
en profundidad	12	2	1
<i>Schoenoplectus</i>	238	50	39
poco abundante	69	14	1
muy abundante	169	36	26
<i>Chara</i>	196	41	33
<i>Nitella</i>	2	0,5	0,3
Superficie con vegetación	476	-	79
Superficie sin vegetación	126	-	21

Cuadro 1. - Superficies ocupadas por las principales especies (COLLOT *et al.*, 1983).

Debajo de *Myriophyllum*, se encontraba *Elodea* que ocupaba sensiblemente las mismas zonas en el Lago Menor y en la bahía de Puno, aunque en esta última su repartición es más restringida cerca de Chucuito. *Elodea* colonizaba el fondo y sólo las flores alcanzaban la superficie al extremo de un filamento largo y frágil.

Además de estas dos especies, otras cuatro plantas se encuentran frecuentemente : *Potamogeton*, *Zannichellia*, *Ruppia* y *Sciaromium*. La primera es abundante, más bien en matas dispersas, con los miriofilos y las elodeas y sólo florece cuando la profundidad no sobrepasa 1,5 m. Debajo de este nivel, la reproducción es únicamente vegetativa. *Zannichellia* y *Ruppia*, especies muy semejantes a *Potamogeton*, se encontraban igualmente mezcladas con este último o en matas aisladas. Finalmente, algunas veces se encontraba mezclada a todas estas especies, en baja cantidad, un musgo del género *Sciaromium* ; éste era particularmente abundante cerca de la entrada de la bahía de Puno.

### - Grupo de *Schoenoplectus tatora* (2,5 - 4,5 m)

Esta ciperácea comúnmente llamada "totora" ocupaba la mitad de la superficie cubierta por las macrofitas en la bahía de Puno y cerca del 30 % de la del Lago Menor. Se la encuentra hasta 5,5 metros de profundidad, pero es muy abundante solamente hasta los 3 metros. Alcanza frecuentemente los 4 metros de altura y se han observado ejemplares de más de 6 metros. Era particularmente abundante en la parte nordeste de la bahía de Puno donde su límite sudoeste-nordeste era prácticamente infranqueable. En el Lago Menor, los totorales eran particularmente desarrollados en la parte este, y mucho más densos alejándose de la costa.

Según la densidad de las totoras, dos tipos de grupo fueron evidenciados. Si los tallos eran muy densos (más de 50 tallos por metro cuadrado), *Potamogeton* podía desarrollarse gracias a su porte alargado con hojas filiformes. Igualmente se encontraban algunos pies de *Elodea* y algunas matas de *Sciaromium*, pero de manera reducida. Cuando las totoras eran menos densas, las Characeae crecían entonces a su pie. Cuando el totoral era intensamente explotado, las *Chara* se implantaban y el rebrote de las totoras era débil, incluso nulo. Se ha observado que en la bahía de Puno, las zonas muy explotadas han sido colonizadas por las *Chara* que eran casi siempre las únicas a ocupar el medio, aún si la profundidad podía permitir normalmente el desarrollo de otras especies.

### - Grupo de plantas flotantes : *Lemna* + *Azolla*

Estas plantas eran comunes a los tres grupos anteriores y se encontraban al borde de las orillas, en las zonas bien protegidas y muy particularmente en el puerto de Puno. Igualmente se las encontraba en los totorales muy densos. En condiciones ideales de protección, podían constituir una capa estratificada de 0,5 a un centímetro de espesor. Más generalmente, las especies estaban dispuestas en un solo espesor y algunas veces ya mezcladas, ya por separado.

### - Grupo de Characeae (4,50 - 7,50 m)

A partir del límite interno de las totoras, o desde la costa, cuando las totoras eran poco densas o ausentes, o a partir del límite externo de éstas, las *Chara* podían observarse hasta más de 15 metros de profundidad, la zona de desarrollo máximo situándose entre 4,5 y 7,5 metros donde ellas solas cubrían inmensas superficies. De esta manera Characeae constituía el grupo más abundante del Titicaca. En la bahía de Puno, ocupaban los vacíos ocupados por los totorales. En el Lago Menor, abarcaban aproximadamente 436 kilómetros cuadrados, sea más del 60 % de la superficie ocupada por la vegetación.

### - Grupo de *Potamogeton* de mayor profundidad (7,5 - 9,5 m)

En la bahía de Puno como en el Lago Menor, existía, generalmente en profundidades de 7,5 a 9,5 metros, una zona de la misma especie de *Potamogeton* que la de cerca de las orillas. Esta especie estaba algunas veces asociada a *Zannichellia* como en la parte norte del Lago Menor. *Potamogeton* no florecía nunca y se reproducía vegetativamente a esta profundidad mientras que *Zannichellia* florecía y fructificaba.

En resumen, se podía esquematizar la sucesión de las poblaciones vegetales desde la costa hacia el centro del lago de la siguiente manera (fig. 3) : cuando las orillas tienen una leve pendiente (tipo "fin de pradera"), estaban colonizadas por *Lilaeopsis* o *Hydrocotyle*. Si la zona es particularmente bien protegida, igualmente se encontraba *Lemna* y *Azolla*. Si las orillas son rocosas y más abruptas, se encontraba directamente el grupo *Myriophyllum-Elodea*. Generalmente, este último grupo era característico de las orillas hasta el límite de *Schoenoplectus tatora* situado cerca de los 2,5 metros de profundidad, con *Potamogeton*, *Ruppia*, *Zannichellia*,

*Sciaromium* como plantas acompañadoras. En la zona de totoras y según su densidad, se desarrollaba ya sea *Potamogeton*, o *Chara*. En el límite externo de *Schoenoplectus*, las Characeae colonizaban los fondos hasta cerca de 7,5 metros ; luego si la pendiente era leve, se volvía a encontrar nuevamente *Potamogeton*, algunas veces agrupado con *Zannichellia* hasta los 9 metros. No se encontraba más vegetación más allá de esta profundidad.

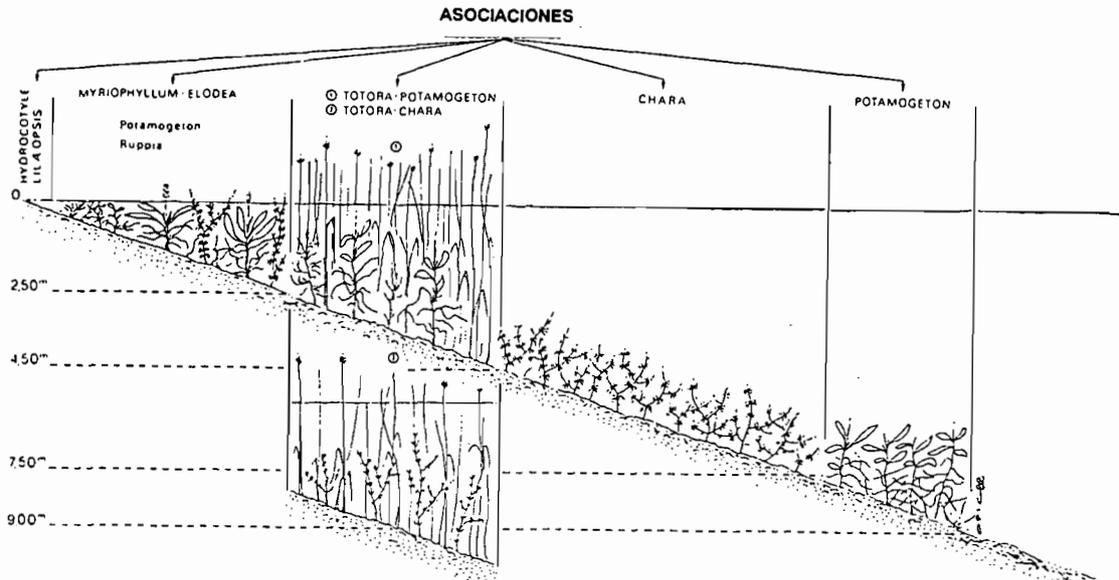


Fig. 3. - Esquema de las diferentes asociaciones vegetales de las orillas del lago Titicaca (COLLOT *et al.*, 1983).

### ***Biomasa presentes***

Fueron estimadas por colecciones efectuadas a intervalos regulares en cada una de las tres zonas de vegetación representativas del Titicaca : grupos de *Myriophyllum-Elodea*, de *Schoenoplectus* y de *Chara*. La técnica utilizada consistía en recolectar todas las plantas, incluyendo las raíces, presentes en un cuadrado de superficie conocida ( $0,5 \text{ m}^{-2}$ ), luego se determinaba los pesos de materia fresca (MF), de materia seca (MS), de ceniza (C) y de materia orgánica (MO) correspondientes.

#### **- *Chara***

Fueron objeto de medidas globales sin distinción de especies. En el curso del período de estudio, el peso de materias secas por unidad de superficie podía considerarse como relativamente constante ( $1031 \pm 83 \text{ g.MS.m}^{-2}$ ) ; las variaciones observadas eran más bien debidas a los riesgos del muestreo.

Con 36,36 % de MO, las *Chara* presentan una fuerte proporción de cenizas debida a la abundancia de los compuestos cálcicos. Dado que la superficie ocupada por las characeas era del orden de  $436 \text{ km}^2$  en el Lago Menor y  $196 \text{ km}^2$  en la bahía de Puno, se puede deducir de manera aproximativa que las biomasa en cada uno de estos dos medios eran respectivamente de 450.000 y 202.000 toneladas de MS (cuadro 2).

#### **- *Myriophyllum-Elodea***

La biomasa media de la asociación era estimada a  $470 \pm 134 \text{ g.MS.m}^{-2}$ , repartida igualmente

entre las dos especies. La biomasa total de *Myriophyllum* era de aproximadamente 52.200 toneladas de MS en el Lago Menor y 53.300 en la bahía de Puno ; la de *Elodea* era prácticamente idéntica en el Lago Menor y de 43.300 en la bahía de Puno.

#### - *Potamogeton, Azolla et Ruppia*

Estas plantas estaban dispersas en diferentes tipos de grupos y las biomásas por metro cuadrado muy variables.

Plantas	Lago Menor	Bahía de Puno
<i>Chara</i>	450.000	202.000
<i>Schoenoplectus</i>		
zona muy densa	105.000	260.000
zona poco densa	6.700	15.900
Total	131.700	275.900
<i>Myriophyllum</i>	52.200	53.300
<i>Elodea</i>	52.200	43.300
Asociación	104.400	96.800
<i>Potamogeton</i>		
0,00 - 2,50	4.600	7.300
7,50 - 9,00 m	36.300	3.200
Total	40.900	10.500
<b>Total</b>	<b>727.000</b>	<b>585.200</b>

Cuadro 2. - Evaluación en toneladas de materias secas de las biomásas de plantas en el Lago Menor y en la bahía de Puno (COLLOT *et al.*, 1983).

#### - *Schoenoplectus*

En la estación estudiada, un valor medio de  $1522 \pm 636$  g.MS.m<sup>-2</sup> con  $165 \pm 29$  tallos.m<sup>-2</sup> fue obtenido como valor representativo de las zonas de totoras densas. En las zonas poco densas ( $25 \pm 20$  tallos por metro cuadrado), la biomasa media fue estimada en  $230 \pm 96$  g.MS.m<sup>-2</sup>. Las biomásas globales eran, a partir de estas bases, de aproximadamente 131.700 toneladas de MS en el Lago Menor y de 275.900 toneladas en la bahía de Puno.

La biomasa de los potamots, cuando estaban en asociación, tenía un valor del orden de 27 g.MS.m<sup>-2</sup>. Fuera de toda asociación, en ciertas zonas más profundas del Lago Menor, la densidad era por lo menos diez veces más elevada, o sea en promedio 267 g.MS.m<sup>-2</sup>. La biomasa total, teniendo en cuenta estas diferencias de densidad y de superficie colonizada, fue estimada en aproximadamente 40.900 toneladas de MS en el Lago Menor y 10.500 toneladas en la bahía de Puno.

De manera indicativa, las biomásas de *Azolla* y de *Ruppia* llegaban respectivamente a 56 y 267 g.MS.m<sup>-2</sup> cuando colonizaban solos una superficie ; representaban pues para estas especies los valores máximos de biomasa que podían presentar.

En conclusión, la comparación de las biomásas globales en el Lago Menor y en la bahía de Puno resaltaba la parte importante ocupada entonces por las *Chara* en la biomasa total : 62 % en el Lago Menor y 35 % en la bahía de Puno, los fondos propicios para la implantación de las *Chara* (entre 4,5 y 7,5 metros) ocupando una superficie más reducida en esta última. La biomasa de *Schoenoplectus* era más importante en la bahía de Puno : 47 % contra 18 % en el Lago Menor. Estos dos grupos representaban en los dos casos más del 80 % de la biomasa total. El grupo *Myriophyllum-Elodea* se colocaba en la tercera posición con biomásas sensiblemente iguales para cada una de estas dos especies.

*Potamogeton* tenía un área de repartición importante pero, su densidad siendo menor, su participación en la biomasa global era baja (6 % en el Lago Menor, 2 % en la bahía de Puno).

### ***Almacenamiento y consumo de las sales minerales***

Muestras de plantas secadas fueron analizadas con el fin de conocer las cantidades de sales minerales contenidas en los vegetales (cuadro 3). Estos análisis evidenciaron :

- la abundancia del calcio en *Chara* (25,67 % del peso de MS). A menudo *Myriophyllum*, *Elodea* y *Ruppia* presentaban también contenidos elevados de este elemento debido a sus hojas impregnadas de calcáreo.

- *Elodea* aparecía como la planta más rica en elementos minerales (sílice, fósforo, fierro, cobre, manganeso, zinc).

- en lo referente a los contenidos en Na, K, Ca y Mg, se podían distinguir tres grupos de plantas : el primero con calcio muy abundante (*Chara*) ; el segundo con potasio muy abundante (*Schoenoplectus*, *Potamogeton*) ; el tercero con calcio muy abundante y con potasio abundante (*Myriophyllum*, *Elodea*, *Ruppia*).

- las proporciones relativas de los cationes en las plantas eran diferentes de las del agua ; la clasificación se efectuaba de la siguiente manera :  $K > Ca > Mg > Na$  excepto para *Schoenoplectus* donde el orden estaba ligeramente modificado (inversión de Na y Mg).

PLANTAS	K	Na	Ca	Mg	SiO <sub>2</sub>	S	P	C	N	Fe	Cu	Mn	Zn	B
<i>Chara</i>	0,76	0,28	25,67	0,70	0,83	0,42	0,10	21,3	0,84	925	7,0	32	10,0	210
<i>Schoenoplectus</i>	5,85	2,50	0,90	0,19	1,07	0,77	0,20	39,7	1,88	950	5,5	97	14,5	160
<i>Myriophyllum</i>	1,77	1,03	16,25	0,50	1,02	0,35	0,20	31,3	1,46	940	6,0	170	20,0	345
<i>Elodea</i>	3,15	0,71	15,40	0,48	2,94	0,71	0,20	29,5	1,53	3290	7,5	422	17,0	370
<i>Potamogeton</i>	5,20	0,81	2,80	0,33	0,54	1,11	0,20	40,5	1,83	350	3,5	62	10,0	1225
<i>Ruppia</i>	1,98	0,41	13,68	0,54	1,32	0,28	0,14	32,8	1,39	658	5,0	282	15,0	560

Cuadro 3. - Composición química de las plantas del lago Titicaca ; para los nueve elementos de la izquierda, en porcentaje de la materia seca ; para los cinco elementos de la derecha, en p.p.m. de la materia seca (COLLOT, 1980).

A partir de los resultados de los análisis y de las biomásas globales estimadas para cada planta, se determinaron las cantidades de sales minerales que estaban almacenadas para las macrofitas en el Lago Menor y en la bahía de Puno. Los resultados mostraron que el calcio era el elemento almacenado más importante (más de 200.000 toneladas para el conjunto Huiñaimarca-bahía de Puno) ; seguían el potasio con más de 35.000 toneladas, el sodio y la sílice con aproximadamente 14.000 toneladas, el azufre y el magnesio con aproximadamente 7.000 toneladas (cuadro 4).

Con ayuda de la estimación de la producción de materia vegetal efectuada para cada especie, COLLOT (1980) evaluó aproximadamente el consumo diario de sales minerales (cuadro 4). A manera de ejemplo, el consumo diario en el Lago Menor y en la bahía de Puno era, para el calcio, del orden de 2.500 toneladas, para el potasio de 360 toneladas, para la sílice de 200 toneladas y para el sodio y el magnesio de 80 toneladas.

LAGO MENOR														
PLANTAS	C	N	P	S	Ca	Na	K	Mg	SiO <sub>2</sub>	Fe	Cu	Mn	Zn	B
<i>Chara</i>	95.850	3.780	450	1.890	115.515	1.260	3.420	3.150	3.735	416	3	14	42	95
<i>Schoenoplectus</i>	52.285	2.476	263	1.015	1.185	3.293	7.705	251	1.410	125	1	13	2	21
<i>Myriophyllum</i>	16.339	762	104	183	8.483	538	924	261	532	49	0,3	9	1	18
<i>Elodea</i>	15.399	799	104	371	6.995	371	1.644	251	1.535	172	0,1	22	1	19
<i>Potamogeton</i>	16.765	748	82	454	1.145	331	2.127	135	221	15	0,1	2	0,4	50
Total	196.638	8.565	1.003	3.913	133.325	5.793	15.820	4.048	7.433	777	4,5	60	46,4	203
BAHIA DE PUNO														
<i>Chara</i>	43.026	1.697	202	848	51.853	566	1.535	1.414	1.677	187	1	6	2	42
<i>Schoenoplectus</i>	109.532	5.187	552	2.124	2.483	6.898	16.140	524	2.952	262	1	27	4	45
<i>Myriophyllum</i>	16.683	778	107	187	8.661	549	943	267	544	50	0,3	9	1	20
<i>Elodea</i>	12.833	666	87	309	5.829	309	1.370	209	1.279	143	0,3	18	1	53
<i>Potamogeton</i>	4.253	193	21	117	294	85	546	35	56	4	0,0	1	0,1	13
Total	186.327	8.521	969	3.585	69.120	8.407	20.534	2.449	6.508	646	2,6	61	8,1	175
Consumo diario														
Lago Menor	2.441	109	12	55	1651	48	197	52	118	13	0,1	1	0,1	4
Bahía de Puno	1.743	80	10	40	883	38	167	30	85	9	0,0	1	0,1	4

Cuadro 4. – Almacenamiento y consumo diario de diversos elementos minerales expresados en toneladas para las macrofitas del lago Titicaca (Lago Menor y bahía de Puno) (según COLLOT, 1980).

### ***Evolución de las poblaciones vegetales entre 1986 y 1989***

Entre 1983 y 1986, el nivel medio del lago Titicaca subió cerca de 3 metros y más de 85.000 hectáreas fueron así inundadas. Después de este período, el nivel descendió nuevamente. Era pues interesante examinar las incidencias de tales variaciones sobre el comportamiento y la evolución de las diferentes formaciones vegetales. Las observaciones realizadas en 1986 (máximo de la crecida) y en 1989 (fase de decrecida) hacen notar las múltiples respuestas de las diferentes asociaciones vegetales consideradas (cuadro 5).

SITUACION EN EL LAGO MENOR			SITUACION EN EL LAGO MAYOR
Año 1980 Alt. 3808,50 m	Año 1986 Alt. 3810,75 m	Año 1989 Alt. 3809,75 m	Año 1989 Alt. 3809,75 m
Hydrocotyle 0,2 m	Hydrocotyle 0,2 m	Hydrocotyle 0,2 m	Hydrocotyle 0,2 m
Elodea 2,5 m	Elodea 2,5 m	Elodea 0,9 m	Elodea 1,3 m
Totoras 4,5 m	Totoras 4,5 m	Totoras 2,0 m	Totoras 2,5 m
		Elodea 3,5 m	Elodea 5,75 m
Chara 7,5 m	Chara 7,5 m	Chara 7,5 m	Chara 14,5 m
Potamogeton 9 m	?	?	?
Briofitas ?	Briofitas ?	Briofitas 12 m	Briofitas 30 m
***** *****			
LIMITE DE LA VEGETACION FIJADA			

Cuadro 5. - Evolución de las poblaciones vegetales en el curso de un ciclo crecida-decrecida entre 1980 y 1989. Playas de profundidad de repartición de las principales especies.

- El grupo *Myriophyllum-Elodea* desarrolla una estrategia oportunista, colonizando muy rápidamente los nuevos espacios o los dejados vacantes por la desaparición de otros herbarios, particularmente de las totoras.

- El grupo de *Schoenoplectus tatora*, en 1986, ocupaba una zona batimétrica (2,5 - 4,5 metros) correspondiente a su preferendum de vida. En 1989, el totoral se encontraba entre 0,8 y 2,5 metros. Son las mismas plantas (las de 1986) que resistieron al descenso de las aguas y se encuentran

desde entonces en posición anormal en relación a su preferendum. En ciertas zonas (alrededores de Huatajata y de Achacachi), incluso se las encuentra a menos de 40 centímetros de agua, pero esta situación resulta más de una acción antrópica que de una evolución natural, ya que los campesinos practican en este lugar el trasplante de nuevos brotes.

- El grupo de Characeae, con el fuerte aumento de las aguas, no se mantiene más allá de 7,5 metros de profundidad en el Lago Menor. En abril 1986, en el máximo de la crecida del lago, grandes superficies pobladas de *Chara* se observan con principios de descomposición, fenómeno que llega a su máximo de intensidad a fines del mismo año. En el Lago Mayor, en cambio parecen haberse mantenido los herbarios profundos de 1986. Una turbidez menor de las aguas en esta parte del lago, y por consiguiente una penetración mejor de la luz, explican bien esta diferencia entre las dos grandes cuencas.

- El grupo de *Potamogeton* de zonas profundas parece actualmente haber completamente desaparecido, o al menos, nosotros no hemos encontrado traza alguna. COLLOT (1980) sugería además que este herbario podría desaparecer en una crecida.

El esquema de repartición de las macrofitas establecido por COLLOT (1980), COLLOT *et al.* (1983), que representamos aquí (figs. 1 a 3), es en realidad sólo una imagen correspondiente a un estado de estabilidad del nivel de agua. No da cuenta de la evolución natural de las poblaciones vegetales que sufren la consecuencia de las variaciones plurianuales del nivel de agua. La salinización de las aguas puede por ejemplo jugar un rol de factor limitante, como debió haber sido el caso durante la fuerte sequía de 1943 (favoreciendo muy probablemente el crecimiento de especies particulares como *Ruppia*). Al contrario, un aumento rápido de las aguas ocasiona, particularmente en el Huiñaimarca, fuertes mortalidades de los vegetales que vivían anteriormente en su límite inferior de profundidad. Esta mortalidad, y luego la descomposición, ocasiona ella misma una anoxia local más o menos importante que se repercute en la supervivencia de los organismos bénticos.

## Conclusiones

Las comunidades de macrofitas acuáticas del lago Titicaca se caracterizan por su densidad y su extensión ; ocupan todas las zonas poco profundas, ya sea la parte más grande del Lago Menor y las bahías poco profundas del Lago Mayor. En cambio, el número de especies presentes es relativamente limitado frente a las extensiones cubiertas por esta vegetación. Esta pobreza relativa está tal vez ligada a las variaciones frecuentes del nivel del lago, tanto a la escala estacional (en período normal, la amplitud es de aproximadamente 0,70 m) como a una escala plurianual, estas últimas variaciones siendo, en algunas épocas, mucho más fuertes (más de 3 m por ejemplo entre 1983 y 1986). De este hecho, las superficies relativas de las asociaciones vegetales se modifican, los grupos se reparten en superficies nuevas según los preferendums de las especies dominantes, la luz disponible para su desarrollo apareciendo, a primera vista, como el elemento principal que interviene en esta dinámica. Algunas asociaciones pueden incluso desaparecer completamente cuando la altura del agua se vuelve muy elevada y limita la penetración de las radiaciones luminosas. Además, acciones antrópicas intervienen y modifican el equilibrio natural de las poblaciones establecidas, ya sea que se trate de la cosecha en masa de algunas especies útiles o por el contrario de su trasplante para el mantenimiento de una producción suficiente.

Esta última es de todas maneras extremadamente elevada. Según las estimaciones de COLLOT *et al.* (1983) efectuadas entre 1978 y 1980 mediante el método de cortes, las *Chara* tienen una producción media del orden de 11,6 gramos de materia seca por metro cuadrado y por día, lo que representaba a esta época aproximadamente 5.000 toneladas de materia seca en el Lago Menor y

2.200 en la bahía de Puno. La producción de totoras varía entre 1,5 y 0,2 gramo según su densidad, de donde resulta una estimación de la producción de 120 toneladas diarias de materia seca en el Lago Menor y 265 toneladas en la bahía de Puno. El grupo *Myriophyllum-Elodea*, con 0,8 y 10 gramos respectivamente de materia seca de producción diaria por metro cuadrado, alcanzaba producciones globales de 175 toneladas para la primera especie, 2.200 toneladas para la segunda en el Lago Menor y de 180 y 1.850 toneladas en la bahía de Puno. Finalmente, *Potamogeton* con 5 gramos por metro cuadrado de producción diaria, lograba una producción global de 770 toneladas de materia seca por día en el Huiñaimarca y de 200 toneladas en la bahía de Puno.

Aunque el autor de estas estimaciones cree que, debido a la metodología empleada, probablemente éstas son sobreestimadas, estas aproximaciones evidencian la fuerte producción vegetal de este medio. Así podemos concluir que las condiciones ecológicas que reinan para la vegetación en el Titicaca no son particularmente desfavorables, a pesar de las bajas temperaturas y del déficit en oxígeno debidos a la altitud.

Por último, debemos señalar la importancia de *Chara* en los ecosistemas lacustres de la cuenca del Titicaca : siendo los vegetales más abundantes en biomasa en el lago mismo, son también, y muy netamente, los más productivos ; invaden así las superficies dejadas vacías por la explotación de las totoras. Forman zonas costeras en numerosos lagos de altura situados río arriba en la cordillera. Capaces de adaptarse a niveles de salinidad bastante elevados, tapizan extensas superficies en el fondo del lago Poopó, rebalse del Titicaca cuya salinidad es actualmente alrededor de 10 a 12 gramos por litro.

## Referencias

- ACLETO OSORIO (C.), ZUÑIGA (R.), MONTOYA (H.), MORON (S.), SAMAMEZ (I.), TAVARA (C.), 1978. – Algas continentales del Perú. 1. Bibliografía y lista de géneros y especies. Univ. Nac. Mayor S. Marcos, Museo Hist. Nat. "Javier Prado", depart. Bot., Lima, ser. divulgación 9 : 53–54.
- ALLEN (G.O.), 1938. – The Charophyte collecting tours of Thomas Bates Blow. *Jour. Bot.*, 76 : 295–298.
- ALLEN (G.O.), 1940. – 9. *Charophyta*. In : The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937. *Trans. Linn. Soc. London*, ser. 3, 1(2) : 155–160.
- ASPLUND (E.), 1926. – Contribution to the flora of the Bolivian Andes. I. *Pteridophyta. Gymnospermae. Helobiae*. *Ark Bot.*, 20 A (7) : 1–38.
- BOULANGE (B.), AQUIZE JAEN (E.), 1981. – Morphologie, hydrographie et climatologie du lac Titicaca et de son bassin versant. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (4) : 269–287.
- BRAUN (A.), 1882. – Fragmente einer Monographie der Characeen. Nach den hinterlassenen Manuscripten A. Braun's, herausgegeben von Dr O. Nordstedt. *Abh. Kön. Ak. Wiss. Berlin aus dem J.* : 211 p.
- COLLOT (D.), 1980. – Les macrophytes de quelques lacs andins (lac Titicaca, lac Poopo, lacs des vallées d'Hichu Kkota et d'Ovejhuayo). ORSTOM, La Paz : 115 p., multigr.
- COLLOT (D.), 1982 a. – Vegetación acuática del lago Poopó. *Rev. Inst. Ecol.*, La Paz, 1 : 47–55.
- COLLOT (D.), 1982 b. – Mapa de vegetación de la Bahía de Puno. *Rev. Inst. Ecol.*, La Paz, 2 : 49–65.
- COLLOT (D.), KORIYAMA (F.), GARCIA (E.), 1983. – Répartitions, biomasses et productions des macrophytes du lac Titicaca. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 16 (3) : 241–261.
- COOK (C.D.K.), 1966. – A monographic study of *Ranunculus* subgen. *Batrachium* (DC.) A. Gray, *Mitt. Bot. Staatssamml. München*, 6 : 47–237.
- COOK (C.D.K.), GUT (B.J.), RIX (E.M.), SCHNELLER (J.), SEITZ (M.), 1974. – Water plants of the world. Junk, The Hague : 561 p.
- CORILLION (R.), 1975. – Flore des Charophytes (Characées) du Massif armoricain et des contrées voisines d'Europe occidentale. In : Flore et végétation du massif armoricain. Jouve. Paris, 4 : 214 p.
- FOSTER (R.C.), 1958. – A catalogue of the ferns and flowering plants of Bolivia. *Contr. Gray Herb., Harv.*, 184 : 223 p.
- GILSON (H.C.), 1939. – 1. Description of the expedition. In : The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937. *Trans. Linn. Soc. London*, ser. 3, 1 : 1–20.
- GILSON (H.C.), 1964. – Lake Titicaca. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 15 : 112–127.
- GRIFFIN (D.), 1988. – Sumario de nuestro conocimiento de las *Charophyta* del Perú. Publ. Museo Hist. Nat. "Javier Prado", Univ. Nac. Mayor S. Marcos, ser. B, Bot., Lima, 22 : 1–32.
- GUERLESQUIN (M.), 1981. – Contribution à la connaissance des Characées d'Amérique du Sud (Bolivie, Equateur, Guyane française). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (4) : 381–404.
- HILL (A.W.), 1927. – *Lilaeopsis (Umbelliferae)*. *J. Linn. Soc., London, Bot.*, 47 : 525–551.
- HORN af RANTZIEN (H.), 1950. – *Charophyta* reported from Latin America. *Arkiv Bot.*, 1 (8) : 355–411.
- LANDOLT (E.), 1986. – Biosystematic investigations in the family of duckweeds (Lemnaceae), 2. *Veroff. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel, Zürich*, 71, 566 p.
- OSTRIA (C.), 1987. – Phytoécologie et paléoécologie de la vallée alto-andine de Hichu Kkota (Cordillère orientale, Bolivie). Thèse Univ. Paris 6, 180 p.
- SHELDON (R.B.), BOYLEN (C.W.), 1978. – An underwater survey for estimating submerged macrophyte population density and biomass. *Aquatic Botany*, 4 : 65–72.
- TUTIN (M.A.), 1940. – 10. The macrophytic vegetation of the Lake Titicaca. In : The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937. *Trans. Linn. Soc. London, Bot.*, ser. 3, 1 (2) : 161–189.
- WOOD (R.D.), IMAHORI (K.), 1964–1965. – A revision of the *Characeae*. 1 : Monograph, 1965, 904 p. ; 2 : Iconograph, 1964, 394 lám.; Cramer. Weinheim.

## *VI.3 EL ZOOPLANCTON*



## VI.3 a Los cladóceros

JEANNE REY

Los datos disponibles actualmente sobre la población de Cladóceros del lago Titicaca se deben a los trabajos de MONIEZ (1889), BREHM (1936, 1957), HARDING (1955), UENO (1967) y, más recientemente, VALDIVIA-VILLAR (1988).

El análisis de las 14 muestras efectuado en 1985-1986 en la parte boliviana del lago (3 estaciones localizadas en el Lago Mayor : 39, 40, 44 y 9 estaciones localizadas en el Huiñaimarca : 9, 10, 16, 17, 18, 19, 23, 24, 27, cf. Cap. VI.1.b) presenta elementos complementarios para el conocimiento de la fauna de los Cladóceros en este medio.

### Aspectos faunísticos y taxonómicos

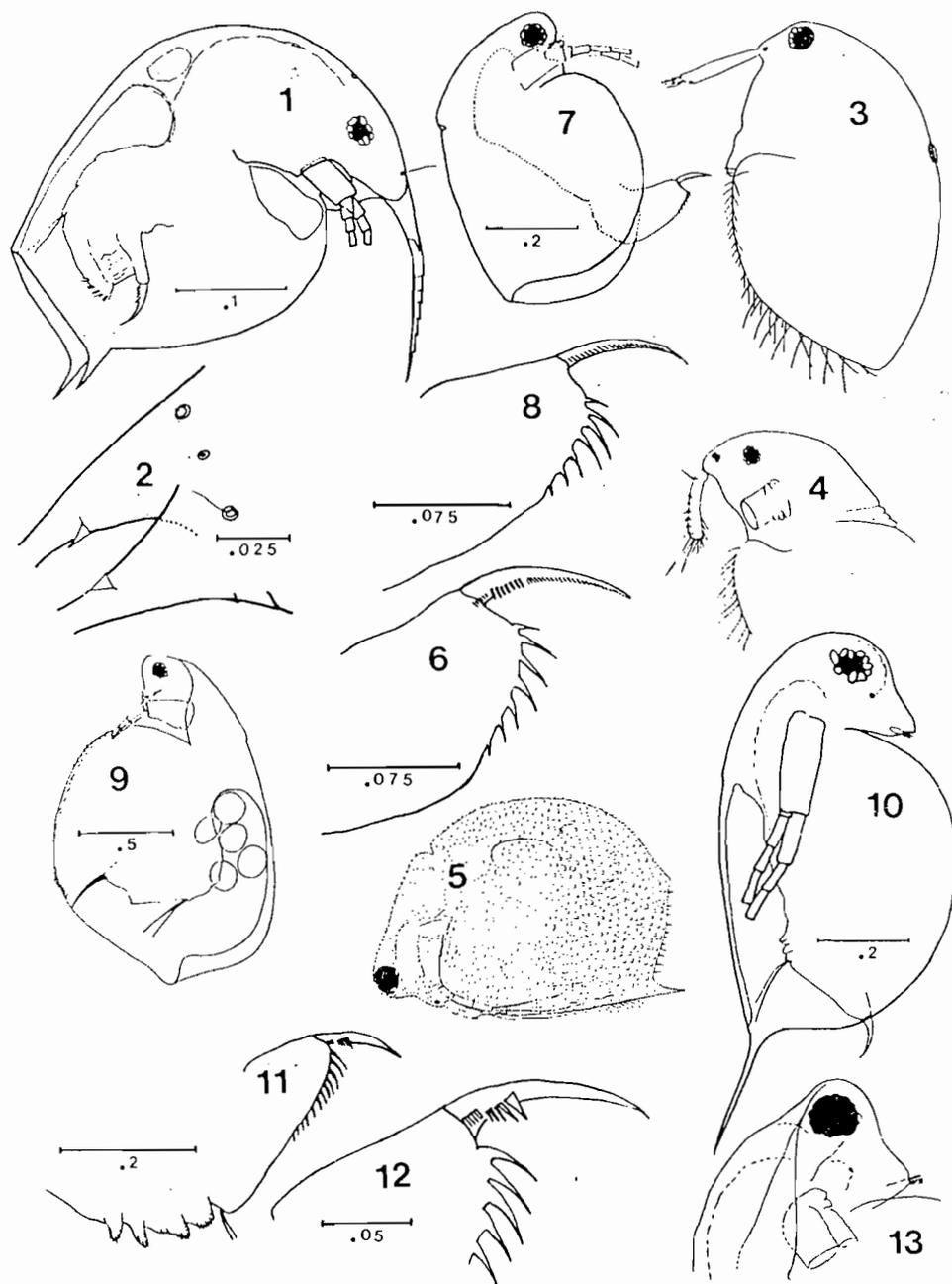
#### Lista sistemática de las especies :

La lista de las especies señaladas hasta ahora en el lago Titicaca comprende 31 taxones. El cuadro 1 integra los datos de la literatura y los que resultan de este estudio.

<p>BOSMINIDAE</p> <p><u>Bosmina huaronensis</u> (Delachaux, 1918) (3) (5) (6) (7)</p> <p>DAPHNIIDAE</p> <p><u>Ceriodaphnia quadrangula</u> O.F. Müller, 1785 (1) a (7)</p> <p><u>Ceriodaphnia dubia</u> Richard, 1894 (7)</p> <p><u>Daphnia pulex</u> Leydig, 1860 (3) (5) (6) (7)</p> <p><u>Daphnia peruviana</u> Harding, 1955 (6)</p> <p><u>Simocephalus vetulus</u> O.F. Müller, 1776 (1) (2) (3) (4) (6)</p> <p><u>Scapholeberis spinifera</u> (Nicolet, 1849) (6)</p> <p>MACROTHRICIDAE</p> <p><u>Echinisca palearis</u> (Harding, 1955) (3) (4) (6)</p> <p><u>Macrothrix montana</u> Birge, 1904 (6)</p> <p><u>Macrothrix nirsuticornis</u> Norman et Brady, 1867 (6)</p> <p>CHYDORIDAE</p> <p>CHYDORINAE</p> <p><u>Alonella nana</u> (Baird, 1843) (4)</p> <p><u>Pleuroxus caca</u> Harding, 1955 (6)</p> <p><u>Pleuroxus piger</u> (Sars, 1862) (4)</p> <p><u>Pleuroxus similis</u> Vavra, 1900 (7)</p>	<p>CHYDORINAE</p> <p><u>Pleuroxus aduncus</u> Jurine, 1820 (3) (4) (6) (7)</p> <p><u>Pleuroxus trigonellus</u> (O.F. Müller, 1785) (6)</p> <p><u>Pseudochydorus globosus</u> (Baird, 1850) (7)</p> <p><u>Dunhevedia crassa</u> King, 1853 (7)</p> <p><u>Dunhevedia odontoplax</u> Sars, 1901 (6)</p> <p><u>Ephemeroporus acanthodes</u> Frey, 1982 (3 ?) (7)</p> <p><u>Ephemeroporus poppei</u> (Richard, 1897) (6)</p> <p><u>Chydorus sphaericus</u> O.F. Müller, 1776 (1) (3) (6)</p> <p><u>Chydorus eurynotus</u> Sars, 1901 (3) (7)</p> <p><u>Chydorus brevilabris</u> Frey, 1980 (7)</p> <p>ALONINAE</p> <p><u>Leydigia ciliata</u> (Gauthier, 1939) (3) (6)</p> <p><u>Alonopsis titi</u> Harding, 1955 (6)</p> <p><u>Camptocercus aloniceps</u> Ekman, 1900 (7)</p> <p><u>Alona poppei</u> Richard, 1897 (6)</p> <p><u>Alona diaphana</u> King, 1853 (3) (4) (7)</p> <p><u>Alona cambouei</u> Guerne et Richard, 1893 (3) (4) (6) (7)</p> <p><u>Alona cf. fasciculata</u> Daday, 1905 (6)</p>
--	---

Cuadro 1. - Lista sistemática de las especies de Cladóceros señaladas hasta la fecha en el lago Titicaca. (1) : MONIEZ (1889) ; (2) : BREHM (1936) ; (3) : HARDING (1955) ; (4) : BREHM (1957) ; (5) : UENO (1967) ; (6) : VALDIVIA-VILLAR (1988) ; (7) : este artículo.

ORSTOM Fonds Documentaire  
 N° : 36624, ex 2  
 Cote : A



## Lámina 1

Figs. 1-2. *Bosmina huaronensis*. 1 : hembra partenogénica ; 2 : poro cefálico frontal y sedas rostrales. - Fig. 3. *Echinisca palearis* : hembra partenogénica. - Fig. 4. *Macrothrix montana* : cabeza y seno cervical. - Fig. 5. *Scapholeberis spinifera* : hembra partenogénica. - Fig. 6. *Ceriodaphnia dubia* : garra terminal del postabdómen. - Figs. 7-8. *Ceriodaphnia quadrangula*. 7 : hembra partenogénica ; 8 : garra del postabdómen. - Fig. 9. *Simocephalus vetulus* : hembra partenogénica. - Figs. 10 a 12. *Daphnia pulex*. 10 : hembra partenogénica ; 11 : procesos abdominales y postabdómen ; 12 : garra terminal. - Fig. 13. *Daphnia peruviana* : cabeza y rostro. (Escala en mm). (Figs. 3 y 13, según HARDING, 1955 ; fig. 4, según PENNAK, 1989 ; fig. 5, según RICHARD, 1897).

## **Observaciones taxonómicas sobre las especies censadas en el curso de este estudio**

### ***Bosmina huaronensis* (Delachaux) (Figs. 1 y 2)**

Especie presente en todas las muestras analizadas.

Material : ♀♀ partenogenéticas no ovígeras y ovígeras ; 280 a 450  $\mu$ .

Descrita en el lago Huarón (Andes peruanos) por DELACHAUX (1918) como una nueva variedad de *Bosmina longispina*, este taxón ha sido recientemente elevado al rango específico por PAGGI (1979). Señalada en el Titicaca por HARDING (1955) y UENO (1967) bajo la denominación respectiva de *Bosmina coregoni obtusirostris* y *B. cf. hagemanni* (sinonimia establecida in PAGGI, *op. cit.*), *B. huaronensis* ha sido mencionada recientemente de nuevo en este medio por VALDIVIA-VILLAR (1988).

Abundantemente y regularmente observada en todas las muestras analizadas, esta especie es una de las componentes de la comunidad pelágica de los Cladóceros del lago Titicaca. Todos los individuos examinados presentan los caracteres específicos redefinidos por PAGGI (1979), particularmente el rostro y la anténula formando un arco casi continuo, el poro cefálico frontal mediano situado entre las sedas rostrales, los mucrones lisos, sin trazas de indentación.

Especie endémica sudamericana, el área de repartición de *B. huaronensis* cubre Argentina y se extiende hasta el Perú.

### ***Ceriodaphnia dubia* Richard (Fig. 6)**

Especie presente en todas las muestras analizadas.

Material : ♀♀ partenogenéticas no ovígeras y ovígeras ; 450 a 675  $\mu$ .

La identidad de *C. dubia* Richard 1894 y de *Ceriodaphnia affinis* Lilljeborg 1900 es generalmente admitida por los autores. Ambas especies se caracterizan por la presencia, en la garra del postabdómen, de una hilera de sedas más fuertes y más largas que el resto de la ciliatura.

*C. dubia* ha sido observada en todas las muestras, asociada a *Ceriodaphnia quadrangula* (figs. 7 y 8) de la cual difiere esencialmente por el peine proximal, ausente de la garra terminal de *C. quadrangula*. Más o menos marcado según las poblaciones de esta forma cosmopolita (cf. HARDING, 1955), este peine es también variable dentro de la población del Titicaca. *C. dubia* no había sido señalada en el Titicaca (HARDING, *op. cit.*, cita la especie de una región cercana del lago). Sin embargo, aparece bien instalada en el medio ya que numerosos ejemplares han sido observados regularmente en todas las muestras estudiadas.

*C. dubia* es una forma considerada como cosmopolita. En Sudamérica, ella es conocida, bajo seudónimos diversos, en Patagonia (EKMAN, 1900), Brasil (SARS, 1901), Paraguay (DADAY, 1905), Colombia (STINGELIN, 1913), Perú (DELACHAUX, 1918 ; HARDING, 1955), Guatemala (BREHM, 1939), Bolivia (este trabajo).

### ***Daphnia pulex* Leydig (Figs. 10 a 12)**

Especie presente en todas las muestras analizadas.

Material : ♀♀ partenogenéticas no ovígeras y ovígeras; 600 a 1.250  $\mu$  (longitud del borde cefálico anterior - base de espina del caparazón).

Anteriormente señalada por HARDING (1955), UENO (1967) y VALDIVIA-VILLAR (1988) y encontrada regularmente en este estudio, *D. pulex* representa con *Bosmina huaronensis*, *Ceriodaphnia quadrangula* y *C. dubia*, la comunidad pelágica de los Cladóceros del lago Titicaca.

Las características de la región cefálica de los individuos examinados (cabeza poco elevada, con borde anterior redondeado y borde ventral cóncavo; vesícula óptica, ojo y ocelo bien desarrollados; A1 no insertada en una protuberancia), valvas del caparazón (ausencia de una hilera

de sedas en la región mediana del borde ventral interno de las valvas) y de la garra del postabdómen (peine proximal de 5 a 7 espínulas cortas y finas, peine mediano de 4 a 6 dientes de tamaño creciente distalmente) están conformes con los de *D. pulex* según SCOURFIELD (1942) y BROOKS (1957). La sola discordancia concierne los procesos abdominales que son claramente más cortos que en la forma típica, observación que se acerca a las efectuadas por UENO (1967 : p. 552, figs. 4, 5, 6) sobre las poblaciones de este mismo medio.

Forma holártica, etiopiana y oriental, *D. pulex* había sido señalada anteriormente en América del Sur, en Argentina (WIERZEJSKI, 1893) y en Guatemala (BIRGE, 1908) (*in* HARDING, 1955).

### ***Pleuroxus similis* Vavra (Figs. 17 a 21)**

Material : oo partenogenéticas no ovígeras y ovígeras; 425 a 600  $\mu$  (St. 27).

Entre los especímenes de *Pleuroxus* examinados, numerosos individuos se relacionan con *Pleuroxus similis* descrita en Chile por VAVRA (1900), descrita de nuevo y figurada en Argentina por SARS (1901).

Se caracterizan por anténulas cortas y gruesas, desprovistas de tobillo basal, un ojo de tamaño bien superior al del ocelo, un postabdómen relativamente angosto y alargado, truncado distalmente y armado con numerosos y largos denticulos marginales. La única diferencia observada concierne el ángulo postero-ventral de las valvas, inerte en los individuos del Titicaca, mientras que presenta uno o dos dientes en los especímenes estudiados por SARS y VAVRA. Sin embargo, se trata aquí de un carácter cuya variabilidad ha sido frecuentemente señalada para otras especies del mismo género y en particular por HARDING (1955) para los ejemplares del lago Titicaca.

*P. similis* se encuentra en Australia, Caucaso, región de Tashkent (*in* SMIRNOV, 1971). En América del Sur, la especie es citada en Chile (VAVRA, 1900), Argentina (SARS, 1901), Colombia (STINGELIN, 1913 : var. *fuhrmanni*), Perú (DELACHAUX, 1918 : var. *fuhrmanni*), Bolivia (este trabajo).

### ***Pleuroxus aduncus* Jurine (Figs. 22 a 25)**

Material : oo partenogenéticas no ovígeras y ovígeras ; 350 a 500  $\mu$  (St. 27).

Todos los especímenes identificados en este trabajo como *P. aduncus* presentan un tobillo característico en la base de las anténulas. Estas, delgadas y alargadas, alcanzan casi la extremidad del rostro.

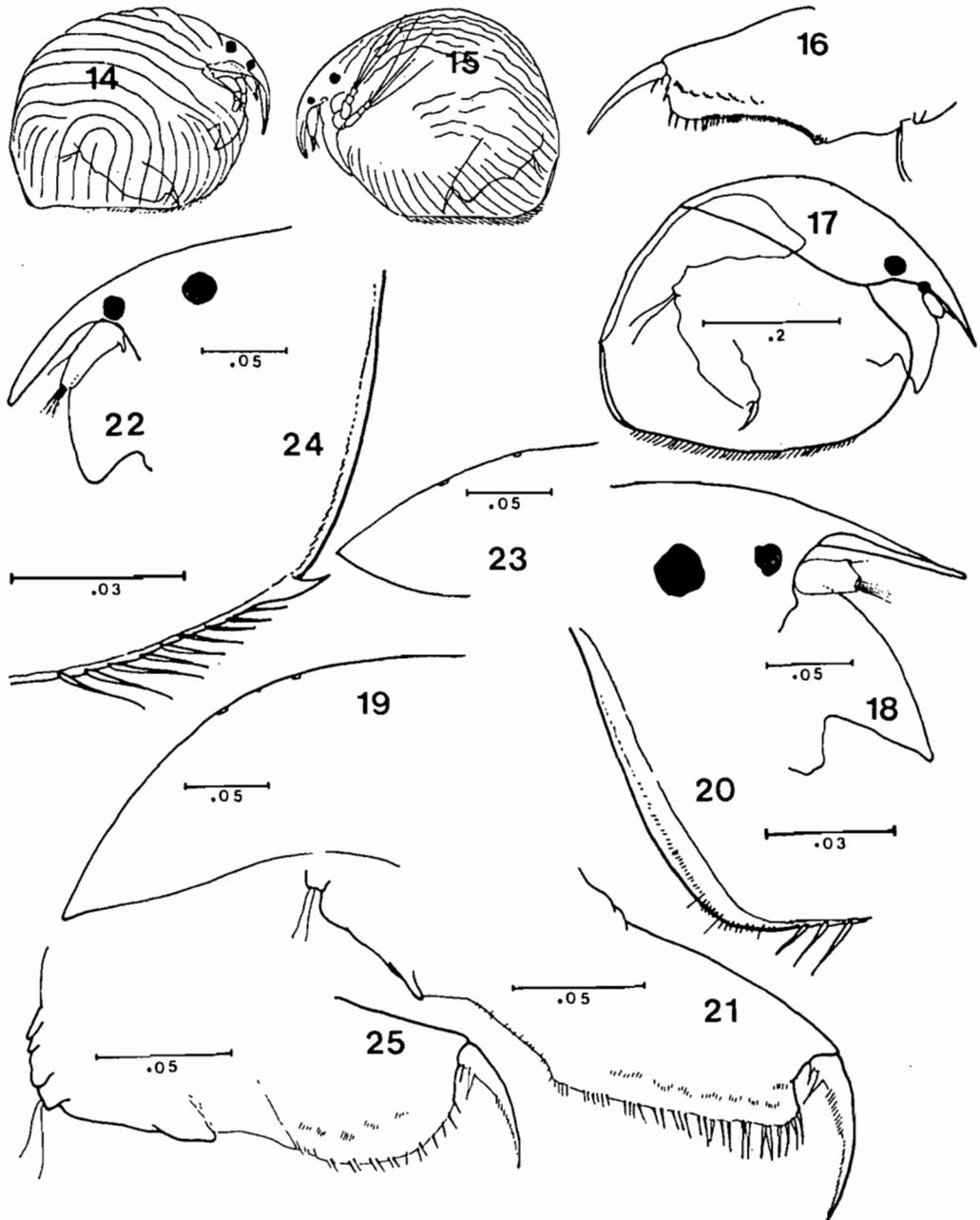
El postabdómen, corto y redondeado distalmente, está armado de espínulas marginales irregularmente dispuestas. El número de dientes del ángulo postero-ventral varía de 1 a 2 según los especímenes, pero también de una valva a otra en un mismo individuo. Además de estos individuos típicos, diversos fenotipos intermediarios entre *P. aduncus* y *P. similis* (labro más o menos puntiagudo y alargado, postabdómen más o menos largo y flexuoso, denticulos marginales más o menos numerosos y desarrollados) han sido observados, representando tal vez una hibridación interespecífica.

Considerada como una forma cosmopolita, *P. aduncus* es conocida en América del Sur, en Patagonia (EKMAN, 1900 : *P. scopuliferus* . DADAY, 1902 : *P. scopulifer*), Perú (DELACHAUX, 1919 : *P. inermis* ; HARDING, 1955), Bolivia (este trabajo).

### ***Pseudochydorus globosus* (Baird) (Figs. 26 y 27)**

Material : 1 o partenogenética no ovígera ; 530  $\mu$  (St. 27).

Los caracteres del caparazón de este único ejemplar, de la distribución de sedas de las valvas, de la región cefálica (rostro largo, encorvado ventralmente ; labro desprovisto de proceso anterior achatado) y del postabdómen (largo, estrecho, de anchura uniforme, armado con 25 denticulos marginales y de sedas cortas laterales), no ofrecen nada particular comparativamente con la forma típica.



## Lámina 2

Fig. 14. *Pleuroxus caca* : hembra partenogenética. - Figs. 15-16. *Pleuroxus piger*. 15 : hembra partenogenética ; 16 : postabdomen. - Figs. 17 a 21. *Pleuroxus similis*. 17 : hembra partenogenética ; 18 : región cefálica anterior ; 19 : región posterior del escudo cefálico ; 20 : ángulo postero-ventral, valva izquierda, lado interno ; 21 : postabdomen. - Figs. 22 a 25. *Pleuroxus aduncus*. 22 : región cefálica anterior ; 23 : borde posterior del escudo cefálico ; 24 : ángulo postero-ventral, valva derecha, lado interno ; 25 : postabdomen. (Escala en mm) (Figs. 14 a 16, según HARDING, 1955).

Especie holártica, conocida en las regiones etiopiana, indo-malasiana y australiana (in SMIRNOV, 1971), *P. globosus* es señalada por primera vez en América del Sur.

### *Dunhevedia crassa* King (Fig. 28)

Material : 2 ♀♀ partenogénicas no ovígeras; 425  $\mu$ , 450  $\mu$  (St. 27).

Los individuos examinados presentan el labro con borde anterior liso, sin indentación, característico de *D. crassa*. Este carácter separa de golpe esta última especie de las otras especies del género, esencialmente conocida en América del Sur por la forma neotropical *D. odontoplax*.

Especie holártica, también citada en las regiones etiopiana, indo-malasiana y australiana, *D. crassa* ha sido recientemente señalada por primera vez en América del Sur (Venezuela : REY & VASQUEZ, 1986). Su presencia en los Andes bolivianos confirma la distribución de la especie en el continente sudamericano.

### *Ephemeroporus acanthodes* Frey (Figs. 29 a 32)

Material : 1 ♂ partenogénica no ovígera; 365  $\mu$  (St. 19).

El borde anterior del labro con un solo diente bien desarrollado, el ángulo postero-ventral del caparazón sin indentaciones, las sedas ventrales de las valvas seguidas de sedas espiniformes insertadas submarginalmente, las 8 estrías encorvadas paralelamente en el borde anterior de las valvas y unidas por anastomosis sueltas, los denticulos postabdominales del grupo distal de mismo tamaño, relacionan este único ejemplar de Chydoridae a *Ephemeroporus acanthodes*, género y especie recientemente creados por FREY (1982) en un estudio de los miembros del complejo *barroisi*. Sólo el tamaño del ejemplar del Titicaca, 365  $\mu$ , es ligeramente superior al de los especímenes estudiados por FREY (0,20 a 0,34 mm).

Recientemente, *E. acanthodes* ha sido señalado en diversas lagunas peruanas de los alrededores de Puno (VALDIVIA-VILLAR, 1988). Los especímenes de *Chydorus poppei* estudiados y figurados por HARDING (1955 : p. 351, fig. 99), provenientes de diferentes zonas de la región del Titicaca, pertenecen probablemente a este taxón.

Distribuida en Luisiana, Texas, Oklahoma, California, Cuba, Guatemala (FREY, 1982), *E. acanthodes* es pues ahora conocida en América del Sur : Perú (VALDIVIA-VILLAR, 1988 ; HARDING, 1955), Bolivia (este trabajo).

### *Chydorus eurynotus* Sars (Figs. 33-35)

Material : ♀♀ partenogénicas no ovígeras y ovígeras; 430 a 595  $\mu$ .

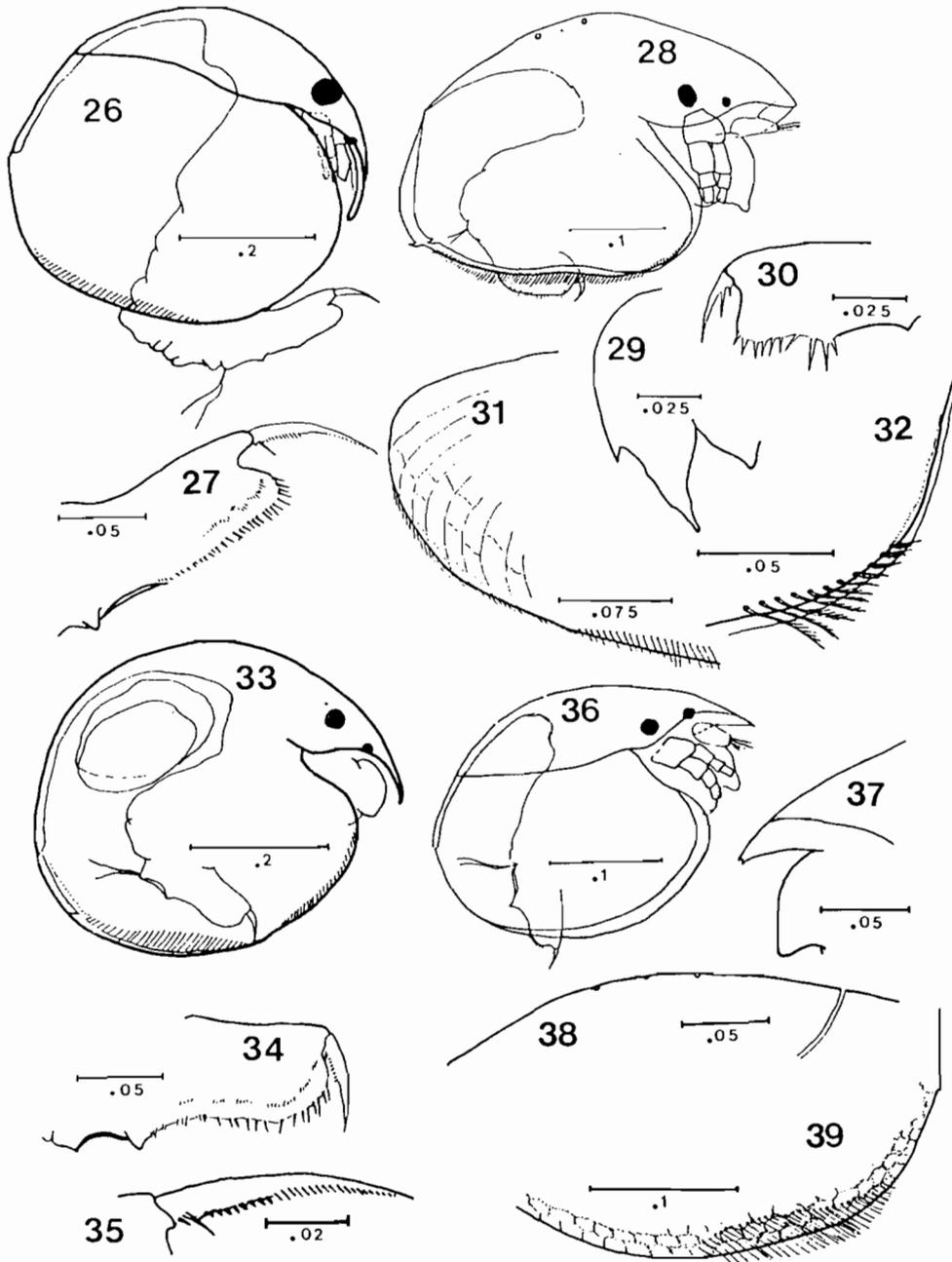
Señalada por HARDING (1955) en las aguas marginales del Titicaca, *C. eurynotus* fue encontrada en las 3 muestras de la estación 27.

El postabdomen de los individuos examinados, relativamente ensanchado distalmente con relación a la forma típica, la presencia de un doble contorno del borde ventral de las valvas a nivel de la duplicatura distal y su continuación en una banda estrecha paralela al borde posterior libre de las valvas, son caracteres que acercan estos individuos a la subespecie *strictomarginatus* definida por PAGGI (1972). Sin embargo, difieren por un número inferior de denticulos de la garra terminal : 6 a 8 denticulos en vez de 9 a 11 observados generalmente en esta subespecie.

*C. eurynotus* es una forma ampliamente distribuida en las regiones etiopiana, indo-malasiana y australiana. En América del Sur, es conocida en Bolivia, Brasil, Colombia, Guatemala, Paraguay, Perú, Uruguay y Venezuela (cf. PAGGI, 1972).

### *Chydorus brevilabris* Frey (Figs. 36 a 39)

Material : ♀♀ partenogénicas no ovígeras y ovígeras; 300 a 400  $\mu$  (St. 27).



## Lámina 3

Figs. 26–27. *Pseudochydorus globosus*. 26 : hembra partenogenética ; 27 : postabdomen. – Fig. 28. *Dunhevedia crassa* : hembra partenogenética. – Figs. 29 a 32. *Ephemeroporus acanthodes*. 29 : labro ; 30 : postabdomen ; 31 : ángulo antero-ventral, valva izquierda ; 32 : ángulo postero-ventral, valva derecha, lado interno. – Figs. 33 a 35. *Chydorus eurynotus*. 33 : hembra partenogenética ; 34 : postabdomen ; 35 : garra terminal. – Figs. 36 a 39. *Chydorus brevilabris*. 36 : hembra partenogenética ; 37 : rostro y labro ; 38 : región posterior del escudo cefálico ; 39 : región postero-ventral, valva derecha, lado interno. (Escala en mm).

En estos individuos, los caracteres del escudo cefálico (grande y terminado por un rostro bastante corto y marginado, distancia post-poro ligeramente superior a la distancia inter-poros), del labro (relativamente corto, con apex debilitado), del ocelo (casi tan grande como el ojo) y la reticulación del caparazón (alcanzando los bordes ventral y postero-ventral de las valvas) nos conducen a relacionar estos individuos a *Chydorus brevilabris* descrito por FREY (1980) en Montana.

No se menciona *C. brevilabris* en la fauna sudamericana de los Cladóceros. Sin embargo, este taxón, siendo morfológicamente muy próximo de *Chydorus sphaericus* (cf. FREY, *op. cit.*), es posible que los *C. brevilabris* hayan sido anteriormente atribuidos a esta última especie.

Distribución : Montana, Guatemala, Filipinas, Congo (*in* FREY, 1980), Bolivia (este trabajo).

### ***Camptocercus aloniceps* Ekman (Figs. 44 y 45)**

Material : ♀♀ partenogénéticas no ovígeras y ovígeras; 500 a 815  $\mu$  (St. 27).

La forma del cuerpo de los especímenes examinados, ovalado y muy comprimido lateralmente, el ángulo postero-ventral de las valvas desprovisto de dientes, la cabeza no carenada, el apex redondeado del labro, el largo postabdomen armado de espinas y de espínulas marginales, la garra terminal delgada con espina basal seguida de una hilera de sedas de tamaño creciente, están conformes con la descripción original y con las observaciones y figuras de UENO (1967).

*C. aloniceps* es conocida en Africa del Sur donde ha sido señalada por BRADY (1913), y en América del Sur : Patagonia, donde fue descrita (EKMAN, 1900), Perú (DELACHAUX, 1918 : *C. naticochensis*), Bolivia (UENO, 1967 ; este trabajo).

### ***Alona diaphana* King (Figs. 46 y 47)**

Material : ♀♀ partenogénéticas no ovígeras ; 400 a 475  $\mu$  (St. 27).

*A. diaphana* ha sido anteriormente señalada en medios acuáticos próximos del lago Titicaca por BREHM (1936) y HARDING (1955). El estatuto taxonómico de esta especie, expuesta en diversas ocasiones en sinonimia con *Alona davidi* Richard 1895 y *Alona punctata* Daday 1898, se discute aún hasta la fecha.

La forma general del cuerpo de los especímenes del lago Titicaca, los caracteres del rostro, del labro y del caparazón, no ofrecen nada particular. Sin embargo el postabdomen parece más corto y más ancho que en las representaciones habituales (cf. por ejemplo los individuos de Argentina representados por SARS (1901 : lám. X, figs. 3 y 3a). La garra terminal lleva, delante de la espina basal, un grupo de 2 espínulas como fue observado por HARDING (1955).

En América del Sur, *A. diaphana* es señalada en Argentina (SARS, 1901 ; BIRABEN, 1939 : *Alonella diaphana*), Paraguay (DADAY, 1905 : *Alonella punctata*), cuenca del lago Titicaca (BREHM, 1957 ; HARDING, 1955 ; este trabajo).

### ***Alona cambouei* Guerne y Richard (Figs. 48 y 49)**

Material : ♀♀ partenogénéticas no ovígeras y ovígeras ; 300 a 450  $\mu$  (St. 27).

Ampliamente difundida en las zonas tropicales y subtropicales del mundo, *A. cambouei* es señalada en la cuenca del Titicaca en numerosos trabajos anteriores.

La variabilidad del ángulo dorso-distal del postabdomen, más o menos abrupta, ha sido igualmente subrayada por HARDING (1955). El número de fascículos laterales de sedas, igualmente variable, puede alcanzar hasta 10 grupos de sedas.

En América del Sur, *A. cambouei* es conocida en Chile (RICHARD, 1897), Argentina (RICHARD, 1897), Patagonia (EKMAN, 1900), Paraguay (DADAY, 1905), Perú (DELACHAUX, 1918 ; HARDING, 1955 ; BREHM, 1957 ; VALDIVIA-VILLAR, 1988), Bolivia (UENO, 1967 ; este trabajo).

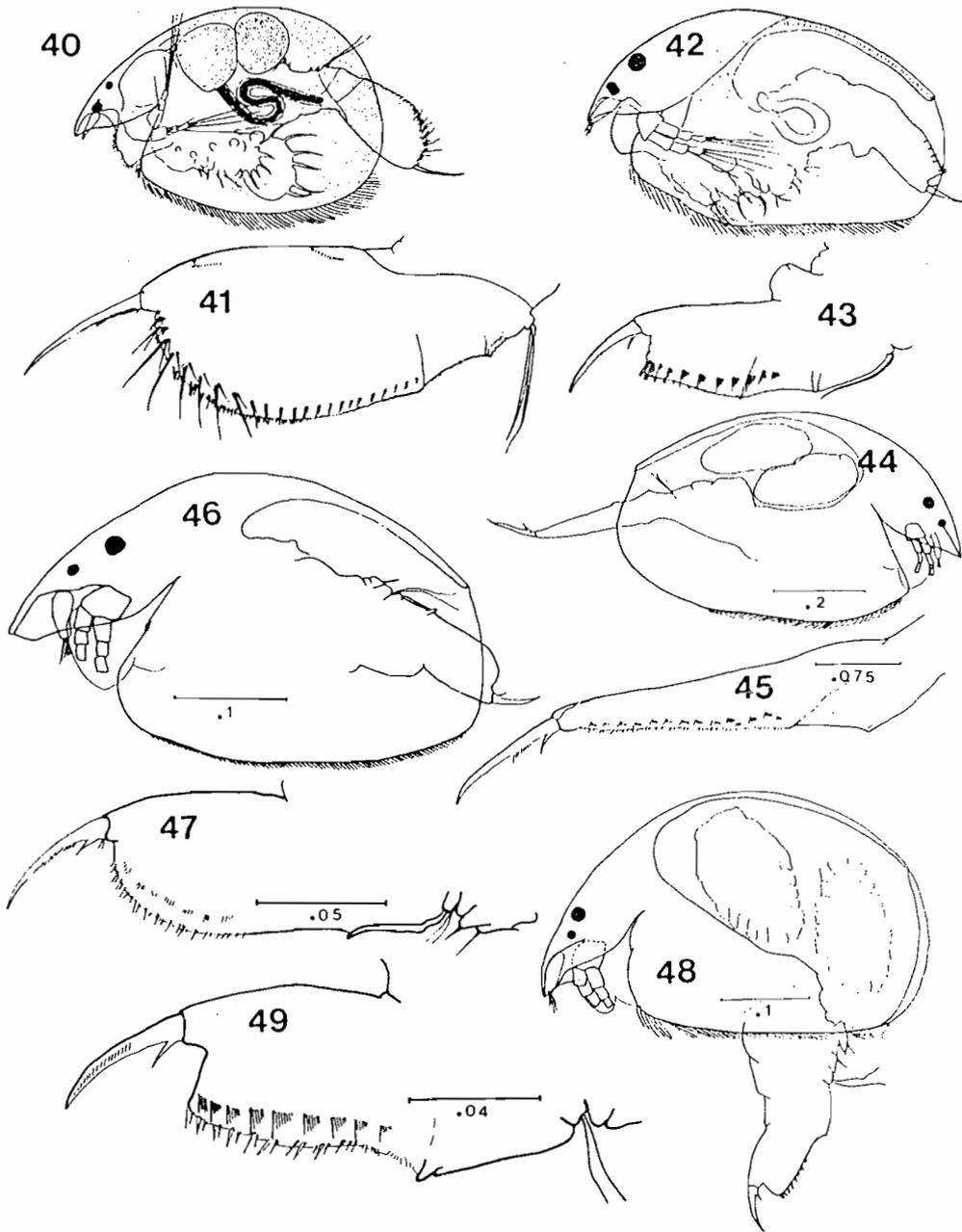


Lámina 4

Figs. 40-41. *Leydigia ciliata*. 40 : hembra partenogenética ; 41 : postabdomen. - Figs. 42-43. *Alonopsis titi*. 42 : hembra partenogenética ; 43 : postabdomen. - Figs. 44-45. *Camptocercus aloniceps*. 44 : hembra partenogenética ; 45 : postabdomen. - Figs. 46-47. *Alona diaphana*. 46 : hembra partenogenética ; 47 : postabdomen. - Figs. 48-49. *Alona cambouei*. 48 : hembra partenogenética ; 49 : postabdomen. (Escala en mm) (Figs. 40 a 43, según HARDING, 1955).

## Conclusiones

Desde un punto de vista faunístico, de las 14 especies de Cladóceros identificadas en el curso de nuestro estudio, 8 especies corresponden a taxones aún no señalados del plancton del lago Titicaca de los cuales dos (*Chydorus brevilabris*, *Pseudochydorus globosus*) no estaban señalados en el continente sudamericano. Agregándose a los datos de la literatura, estas observaciones llevan a 31 el número de especies de Cladóceros actualmente conocidas en este medio.

Respecto a la estructura de la población, se comprueba que la comunidad planctónica de los Cladóceros está constituida uniformemente por la asociación *Bosmina huaronensis*-*Daphnia pulex*-*Ceriodaphnia quadrangula*-*Ceriodaphnia dubia*. Esta unidad de población se encuentra tanto en el Lago Mayor como en el Lago Menor, con la excepción para este último de la estación 27, comparativamente muy diversificada, y en la cual se observa, además de la comunidad pelágica mencionada, numerosas formas de Chydoridae.

Desde un punto de vista biogeográfico, la fauna de los Cladóceros del lago Titicaca resulta una mezcla casi igualmente repartida de formas temperadas o de repartición muy amplia, y de formas distribuidas en las zonas tropicales o subtropicales del mundo (en total cerca del 70 % de la población). El resto de la población está representado por especies distribuidas solamente en el continente americano (*Macrothrix montana*, *Ephemeroporus acanthodes*) entre las cuales 8 endémicas sudamericanas (*Daphnia peruviana*, *Scapholeberis spinifera*, *Bosmina huaronensis*, *Echinisca palearis*, *Pleuroxus caca*, *Alonopsis titi*, *Alona* cf. *fasciculata*, *Camptocercus aloniceps*).

### Clave de las especies de Cladóceros señaladas hasta la fecha en el lago Titicaca

- 1 - Remo dorsal de las antenas de 4 segmentos, remo ventral de 3 segmentos ..... 3
  - Remos dorsal y ventral de 3 segmentos ..... 2
- 2 - Anténulas muy desarrolladas, prolongando el rostro en una manera de proboscis. Fornices (pliegues laterales del caparazón cefálico) no reunidos en el rostro. Borde dorsal de la cabeza y de las anténulas formando un arco casi continuo ..... *Bosmina huaronensis* (fig. 1)
  - Anténulas poco desarrolladas. Fornices reunidos en el rostro, formando una especie de pico cubriendo más o menos las anténulas ..... Chydoridae 11
- 3 - Anténulas largas, móviles, insertadas en la parte antero-ventral de la cabeza ..... Macrothricidae 4
  - Anténulas cortas, no móviles, no insertadas en la parte antero-ventral de la cabeza ..... Daphniidae 6
- 4 - Anténulas delgadas. Borde ventral de la cabeza y del labro formando una especie de doble mentón ..... *Echinisca palearis* (fig. 3)
  - Anténulas más o menos ensanchadas distalmente ..... *Macrothrix* 5
- 5 - Borde dorsal del caparazón con pliegues al nivel del seno cervical ..... *Macrothrix hirsuticornis*
- 6 - Borde ventral del caparazón derecho, prolongado posteriormente por un mucrón. Cabeza y valva provistas de líneas de espinas. Rostro redondeado ..... *Scapholeberis spinifera* (fig. 5)
  - Borde ventral del caparazón, convexo ..... 7
- 7 - Cabeza desprovista de rostro ..... *Ceriodaphnia* (fig. 7) 8
  - Cabeza con rostro ..... 9

- 8 – Garra terminal del postabdomen con peine basal.....*Ceriodaphnia dubia* (fig. 6)  
 – Garra terminal sin peine basal.....*Ceriodaphnia quadrangula* (fig. 8)
- 9 – Rostro de pequeño tamaño. Cabeza poco desarrollada. Caparazón desprovista de espina posterior. Ocelo alargado.....*Simocephalus vetulus* (fig. 9)  
 – Rostro más o menos desarrollado. Cabeza relativamente grande. Caparazón prolongado por una espina posterior más o menos larga.....*Daphnia* 10
- 10 – Rostro alargado. Sedas sensoriales de las anténulas recubiertas por el rostro .....  
 .....*Daphnia pulex* (fig. 10)  
 – Rostro corto y debilitado. Sedas sensoriales de las anténulas proyectándose más allá del rostro.....*Daphnia peruviana* (fig. 13)
- 11 – Altura del borde posterior libre de las valvas, poco elevada. Garra terminal con 2 espinas basales generalmente (a veces 1). Exopodita de P4 con 7 sedas. 2 poros cefálicos medianos separados y 2 pequeños poros centrales.....*Chydorinae* 12  
 – Altura del borde posterior libre de las valvas, elevada. Garra terminal con una espina basal (a veces minúscula o ausente). Exopodita de P4 con 6 sedas. 2 o 3 poros cefálicos medianos y poros secundarios laterales .....*Aloninae* 25
- 12 – Valvas con sedas insertadas sobre todo el borde ventral ..... 13  
 – Valvas con sedas situadas sobre el borde ventral en la mitad anterior, sobre el lado interno del borde ventral en la mitad posterior ..... 18
- 13 – Altura del borde posterior libre de las valvas aproximadamente a la mitad de la altura máxima. Rostro corto. Valvas con estrías longitudinales postero-ventrales. Postabdomen corto. Angulo preanal saliente. 0.20 a 0.30 mm.....*Alonella nana*  
 – Altura del borde posterior libre de las valvas aproximadamente a un tercio de la altura máxima. Rostro largo.....*Pleuroxus* 14
- 14 – Cuerpo subglobuloso..... 15  
 – Cuerpo ovalado, más o menos alargado ..... 16
- 15 – Caparazón con fuertes cotelures características.....*Pleuroxus caca* (fig. 14)  
 – Valvas del caparazón con grandes estrías antero-ventrales. Postabdomen ancho y corto, estrechado distalmente. 7 a 8 denticulos marginales seguidos proximalmente de numerosas espínulas de tamaño decreciente.....*Pleuroxus piger* (fig. 16)
- 16 – Parte distal del postabdomen, truncada. 14 a 16 denticulos marginales de tamaño decreciente proximalmente .....*Pleuroxus similis* (fig. 21)  
 – Parte distal del postabdomen, redondeada..... 17
- 17 – Denticulos marginales delgados y pequeños, irregularmente distribuidos.....  
 .....*Pleuroxus aduncus* (fig. 25)  
 – Denticulos marginales robustos, regularmente distribuidos .....*Pleuroxus trigonellus*
- 18 – Postabdomen estrecho y alargado.....*Pseudochydorus globosus* (fig. 27)  
 – Postabdomen más o menos corto..... 19
- 19 – Cuerpo globuloso. Angulo postero-ventral de las valvas con o sin denticulos. Postabdomen más o menos rectangular. Garra con 2 espinas basales. Seno anal alrededor de media distancia entre las sedas abdominales y la garra terminal ..... 21

- Cuerpo ovalado. Angulo postero-ventral de las valvas con un gran diente. Postabdomen ovoide, muy ancho. Garra terminal con 1 sola espina basal. Seno anal próximo de las sedas abdominales ..... *Dunhevedia* 20
- 20 - Borde anterior del labro con un diente o una indentación ..... *Dunhevedia odontoplax*  
 - Borde anterior del labro sin diente ..... *Dunhevedia crassa* (fig. 28)
- 21 - Sin poros cefálicos en el adulto. Los 2 a 3 dentículos anales proximales más finos y más largos que los dentículos del grupo distal ..... *Ephemeroporus* 22  
 - Poros cefálicos presentes en el adulto. Dentículos marginales subiguales o de tamaño decreciente proximalmente ..... *Chydorus* 23
- 22 - Labro liso, sin dientes o crenulaciones ..... *Ephemeroporus poppei*  
 - Labro con un diente en su borde anterior ..... *Ephemeroporus acanthodes* (fig. 29)
- 23 - Labro corto, apex redondeado. Garra terminal armada en su base con cortos dentículos .....  
 ..... *Chydorus eurynotus* (fig. 35)  
 - Labro comparativamente más alargado. Garra terminal ciliada, sin dentículos ..... 24
- 24 - Reticulación poligonal de las valvas no alcanzando el borde posterior o postero-ventral de las valvas. Labro alargado, ápex más o menos puntiagudo. Distancia post-poro claramente superior a la distancia inter-poros ..... *Chydorus sphaericus*  
 - Reticulación poligonal de las valvas alcanzando el borde posterior o postero-ventral de las valvas. Labro relativamente corto, apex debilitado. Distancia post-poro sólo ligeramente superior a la distancia inter-poros ..... *Chydorus brevilabris* (fig. 37)
- 25 - Sedas laterales del postabdomen muy grandes. Región post-anal larga, ensanchándose distalmente. Dentículos marginales muy pequeños. Garra terminal sin espina basal o con una minúscula espínula. Ocelo triangular más grande que el ojo. Labro pubescente anteriormente .  
 ..... *Leydigia ciliata* (fig. 40)  
 - Sedas laterales del postabdomen no muy grandes ..... 26
- 26 - Postabdomen más o menos angosto y largo ..... 27  
 - Postabdomen no angosto o muy largo ..... 28
- 27 - Postabdomen medianamente largo con bordes dorsal y ventral casi paralelos .....  
 ..... *Alonopsis titi* (fig. 42)  
 - Postabdomen muy largo y angosto, deshilándose distalmente .....  
 ..... *Camptocercus aloniceps* (fig. 44)
- 28 - Angulo dorso-distal del postabdomen, redondeado ..... 29  
 - Parte dorso-distal del postabdomen, más o menos truncada ..... 30
- 29 - Gran seda distal de los fascículos laterales, larga, sobrepasando el borde dorsal del postabdomen en su región distal ..... *Alona poppei*  
 - Sedas de los fascículos laterales, cortas, no alcanzando el borde dorsal del postabdomen .....  
 ..... *Alona diaphana* (fig. 47)
- 30 - Fascículos laterales de sedas bien desarrolladas. Habitualmente 10 dentículos marginales a más ..... *Alona cambouei* (fig. 49)  
 - Sedas de los fascículos laterales, cortas. Habitualmente menos de 10 dentículos marginales  
 ..... *Alona cf. fasciculata*

## VI.3 b Distribución del zooplancton en la parte boliviana del lago

JULIO PINTO

Los primeros estudios sobre el zooplancton del lago Titicaca fueron realizados por investigadores que trabajaron con el material colectado por misiones itinerantes. Así, en 1939, DE BEAUCHAMP determina seis especies de Rotíferos y en 1955, HARDING realiza un estudio sobre los Cladóceros y Copépodos con las colecciones efectuadas por la expedición Percy Sladen en 1937.

Posteriormente, KIEFER (1957) efectúa una revisión más detallada de los Copépodos con la descripción de nuevas subespecies y en 1967, UENO realiza un trabajo general sobre el zooplancton del Huiñaimarca, parte boliviana, tomando en cuenta Copépodos, Cladóceros y Rotíferos. Se indican las características taxonómicas y la repartición geográfica de algunas especies. RICHERSON *et al.* (1977), en un estudio sobre el Lago Mayor, consideran por primera vez el aspecto biomasa de los poblamientos tanto para el fitoplancton como para el zooplancton y determinan las variaciones cuantitativas estacionales de algunas especies. PAWLEY (1982, 1983) analiza la repartición del zooplancton en el Lago Mayor respecto a los nutrientes presentes. MORENO (1983) efectúa un estudio cuantitativo del plancton animal en la zona pelágica del Lago Mayor y determina la abundancia de los microcrustáceos y Rotíferos en un transecto frente a la bahía de Puno.

HANEY y TROUT (1985) realizan experimentaciones *in situ* y en laboratorio sobre los hábitos alimenticios de Copépodos y Cladóceros con partículas seleccionadas del sestón y de *Chlorella* inoculadas con carbono 14.

En 1987 y 1988, REPELIN *et al.* determinan la abundancia espacio temporal del zooplancton en la parte boliviana del lago relativa a Copépodos, Cladóceros y larvas nauplios; realizan mapas de repartición tanto para el Lago Mayor como para el Lago Menor y analizan, también en el Huiñaimarca, las migraciones nictemerales de algunos grupos.

### Composición de las poblaciones

La fauna de Cladóceros habiéndose presentado en las páginas precedentes, solamente damos aquí la lista de las especies de Copépodos y Rotíferos conocidas actualmente en el lago.

#### COPEPODA (fig. 1)

- Calanoida
  - . Boeckellidae
    - Boeckella titicacae* Harding
    - Boeckella occidentalis* Marsh
- Cyclopoida
  - . Cyclopidae
    - Eucyclops neumani* (Pesta)
    - Metacyclops leptopus* Kiefer
    - Tropocyclops prasinus meridionalis* Kiefer
    - Mesocyclops annulatus* (Wierzejski)
    - Microcyclops anceps* (Richard)

ORSTOM Fonds Documentaire

N° 36625, ex 2

Cote A

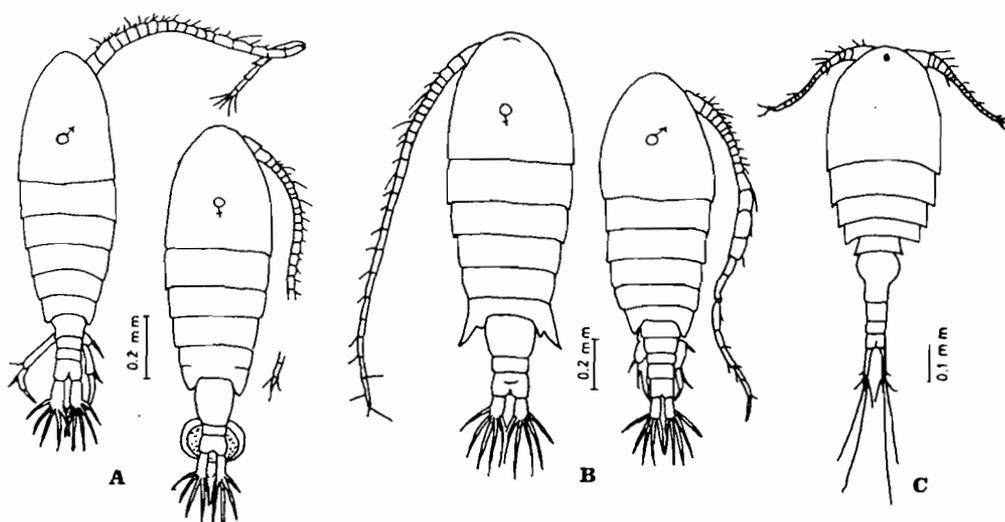


Fig. 1. – Algunos copépodos presentes en el lago Titicaca :  
a) *Boeckella titicacae*, b) *Boeckella occidentalis*, c) *Metacyclops leptopus*.

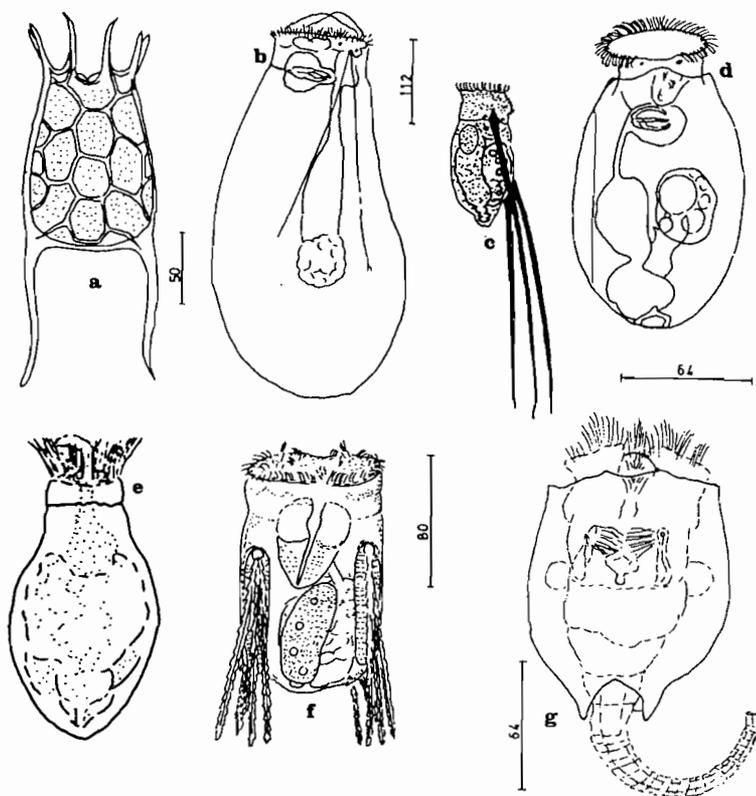


Fig. 2. – Algunos rotíferos del lago Titicaca : a) *Keratella quadrata*,  
b) *Asplanchna* sp., c) *Filinia longiseta*, d) *Pompholyx* sp., e)  
*Ascomorpha* sp., f) *Polyarthra* sp., g) *Brachionus* sp.

## ROTIFERA (fig. 2)

## - Ploima

## . Brachionidae

*Brachionus angularis* Gosse*Keratella quadrata* (Muler)

## . Testudinellidae

*Filinia longiseta* (Ehrenberg)*Pompholyx* sp.

## . Asplanchnidae

*Asplanchna* sp.

## . Synchaetidae

*Polyarthra* sp.

## . Gastropidae

*Ascomorpha* sp.***Distribución espacio-temporal de los Copépodos y Cladóceros***

En el curso de un estudio sobre el zooplancton de la parte boliviana del lago realizado a principios de los años 1980 (fig. 3), la población general de microcrustáceos (sin tomar en cuenta los Rotíferos) observada en el Huiñaimarca era de 42 % de Copépodos adultos, 31 % de larvas nauplios y solamente 27 % de Cladóceros.

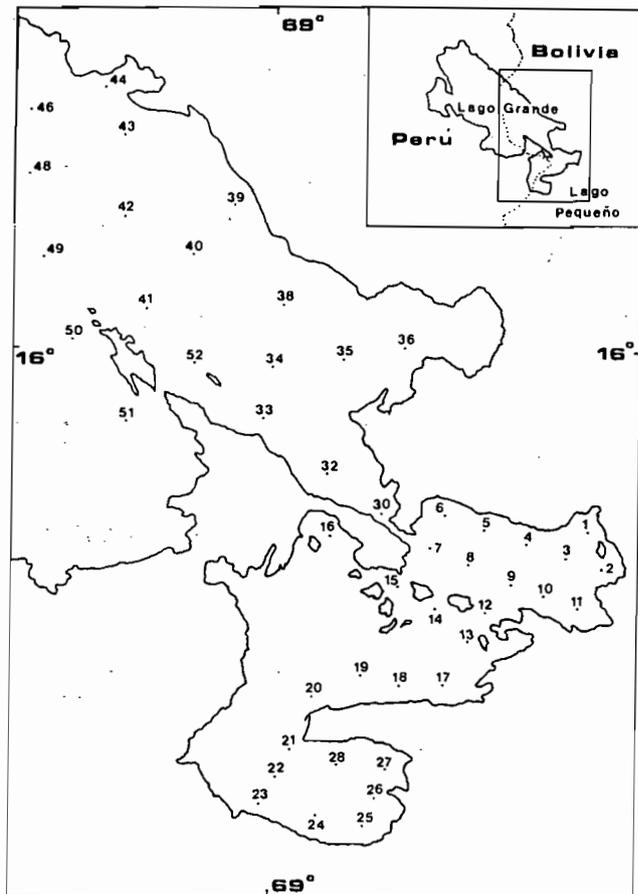


Fig. 3. - Ubicación de las estaciones de muestreo.

La distribución estacional de estos microcrustáceos variaba fuertemente y, por ejemplo, las concentraciones medias encontradas por metro cúbico fluctuaban entre un mínimo de 24.000 organismos en agosto de 1981 y valores máximos de aproximadamente 58.000 organismos en marzo de 1981 y respectivamente más de 90.000 y 80.000 en enero y febrero de 1982, las densidades más fuertes correspondiendo a la época de lluvias (fig. 4).

Examinados por separado, los Copépodos presentaban dos épocas de abundancia máxima (marzo de 1981 y enero-febrero 1982) con densidades variando de 24.000 y 30.000 individuos por metro cúbico; los nauplios así como los Cladóceros presentaban variaciones cuantitativas del mismo tipo pese a que su máximo de abundancia en 1981 haya sido netamente menos marcado (fig. 4).

En el Lago Mayor, los Copépodos representaban el 63 % de las poblaciones durante un estudio realizado en 1984-85. Los nauplios con el 31 % tenían el mismo porcentaje que en el Lago Menor en 1981-82 pero en cambio los Cladóceros sólo representaban el 6 % de la población total de microcrustáceos planctónicos.

Aunque sólo cuatro series de muestras procedentes de esta región del lago hayan sido estudiadas en detalle, se observa una variación sensible estacional de las concentraciones en zooplancton total, las cuales presentan un neto máximo en agosto de 1984 (más de 66.000 org.  $m^{-3}$ ). Este máximo desaparece a fines de año después del período invernal para reaparecer el año siguiente, aunque menos marcado (fig. 4). Este ciclo es mayormente dependiente de las variaciones de densidad de los Copépodos adultos, nauplios y Cladóceros presentando fluctuaciones un poco diferentes.

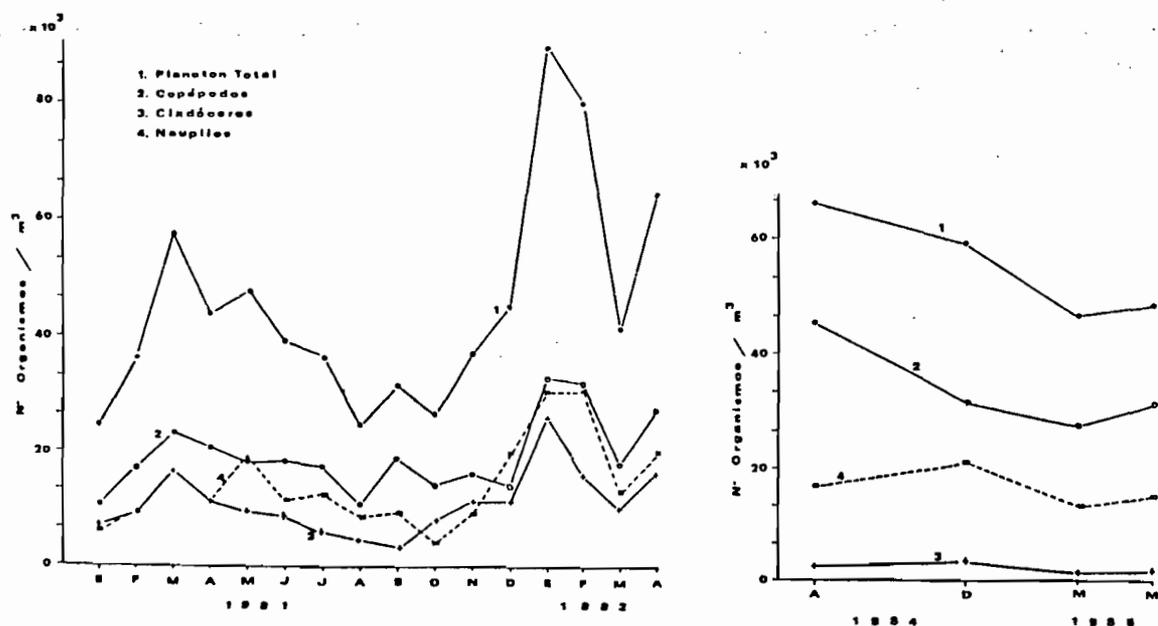


Fig. 4. - Distribución temporal media del zooplancton; izquierda: en el Huiñamarca (1981-82); derecha: en el Lago Mayor (1984-85).

MORENO (1983), estudiando durante un año un transecto desde la bahía de Puno hasta la orilla nordeste del Lago Mayor, evidencia un máximo de plancton total en el mes de abril, período de transición que corresponde al otoño.

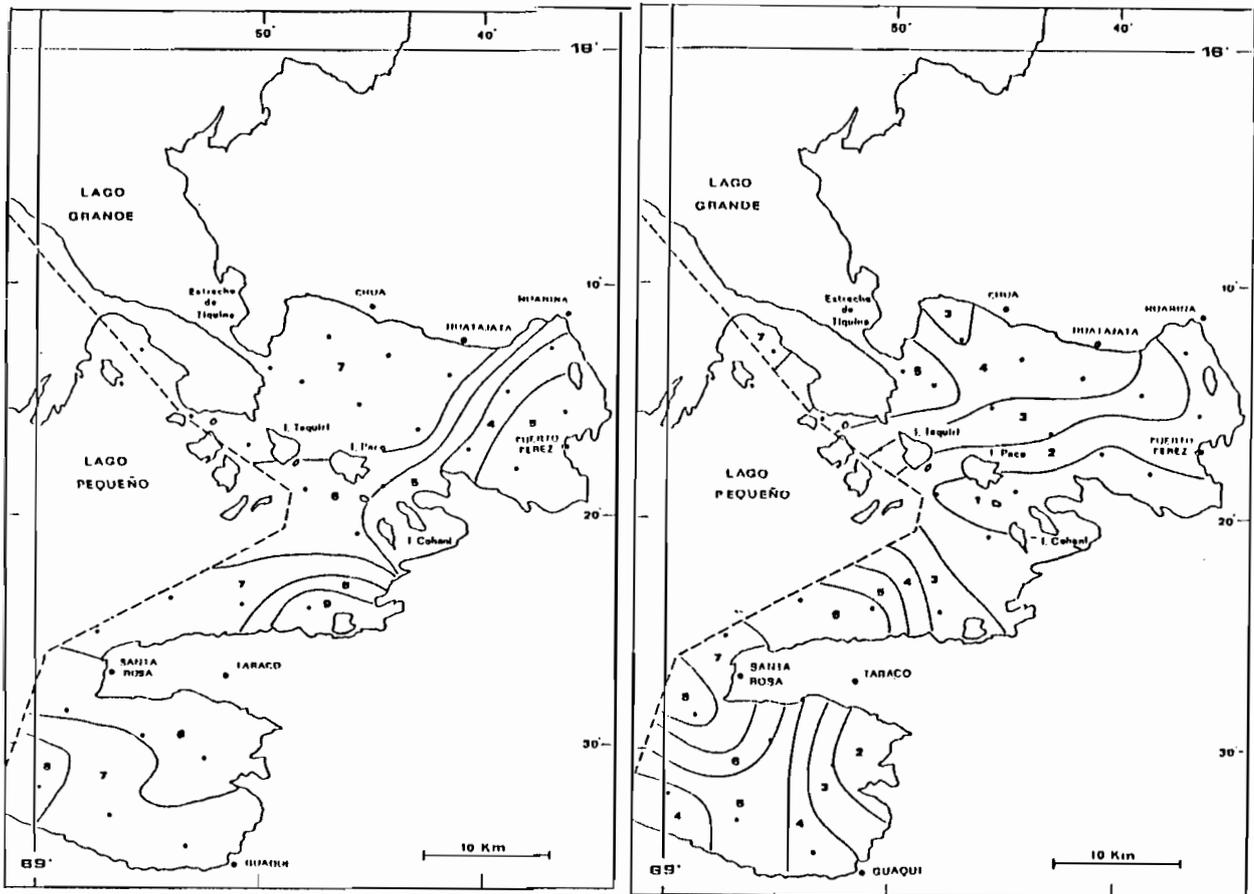


Fig. 5. - Distribución del zooplancton en el Lago Menor; izquierda : Copépodos (enero de 1982) ; derecha : Cladóceros (enero de 1981). Como para la siguiente figura, las cifras indicadas corresponden al coeficiente de abundancia de FRONTIER (1974).

Si se considera la distribución espacial del zooplancton en el Lago Menor, los Copépodos son en promedio y a la escala anual dominantes en la estación 19 situada al norte de la península de Taraco (más de 39.000 ind.  $m^{-3}$ ), su máximo de abundancia habiendo sido encontrado en enero de 1982 en esta misma región en la estación 17 (175.000 ind.  $m^{-3}$ ). En la misma época, las densidades mínimas se observan a la altura de Puerto Pérez.

Los Cladóceros tienen también su máximo de abundancia al norte de la península de Taraco, a la escala anual (más de 19.000 ind.  $m^{-3}$ ), habiéndose observado una densidad máxima de cerca de 69.000 ind.  $m^{-3}$  en enero de 1981 en la estación 21 (fig. 5). Durante este mismo mes, se encontraron densidades mínimas entre las islas Paco y Cohani así como a la altura de Puerto Pérez, de la misma manera que para los Copépodos.

En el Lago Mayor, es en la zona que se extiende entre el estrecho de Tiquina y la isla del Sol que han sido encontradas las más grandes concentraciones de Copépodos a la escala anual durante el período 1984-85. La densidad media anual alcanzaba casi 60.000 ind.  $m^{-3}$ . Con una densidad máxima sobrepasando 119.000 individuos por  $m^3$ , es al nivel de la estación 52 que se ha encontrado la más grande abundancia de estos organismos en agosto de 1984. Por oposición, en la misma época, las densidades mínimas se encontraron a la altura de la desembocadura del río Suhez.

Mucho menos abundantes, los Cladóceros presentaban un máximo de densidad media anual en la zona situada al oeste de Santiago de Huata así como cerca del estrecho de Tiquina. En diciembre de 1984, un máximo de abundancia de más de 17.000 individuos por m<sup>3</sup> fue observado en la estación 35 (fig. 6).

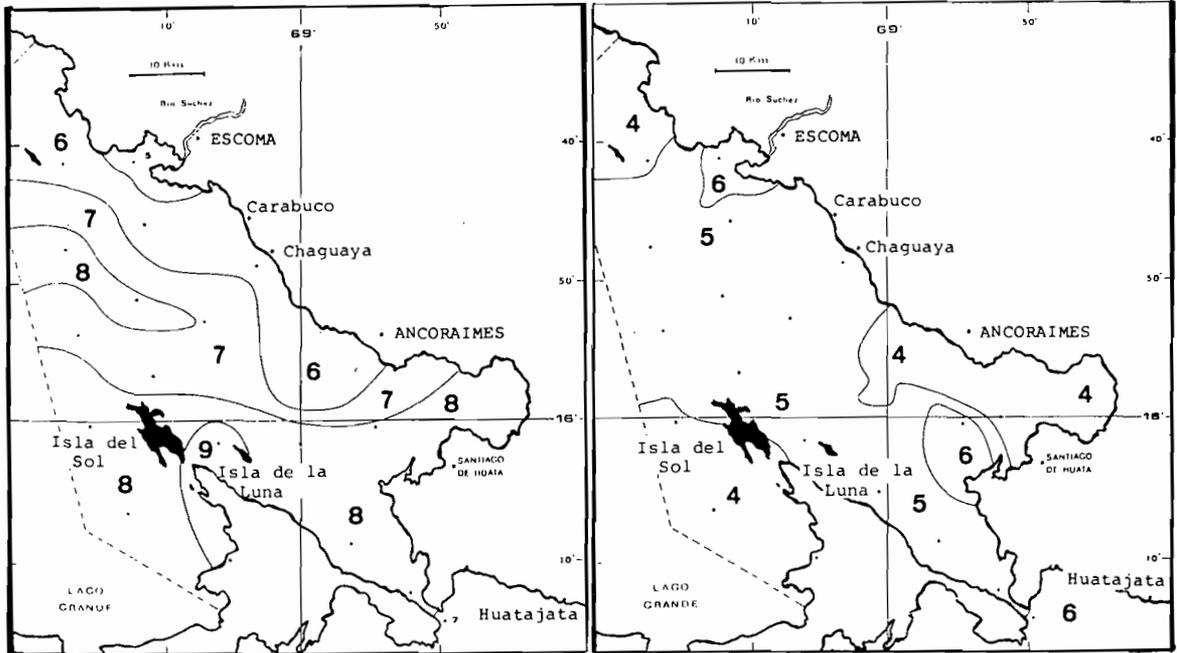


Fig. 6. - Distribución del zooplancton en el Lago Mayor ; izquierda : Copépodos (agosto de 1984) ; derecha : Cladóceros (diciembre de 1984).

### *Relaciones con la ictiofauna*

Según LEBLOND (1983), las poblaciones de *Orestias ispi* tienen una influencia sobre la distribución de poblaciones zooplanctónicas. Este pez, principalmente pelágico en el lago Titicaca, es en efecto, muy abundante y su régimen alimenticio es esencialmente zooplanctófago. Su alimentación es diurna y participa activamente a la búsqueda de presas. Según el examen de los contenidos estomacales, los organismos más capturados son los Cladóceros que tienen capacidades de escape netamente menores que los Copépodos. En segundo lugar vienen los Ciclopoides hembras cuyas posibilidades de huida serían más bajas que las de los machos cuando llevan las bolsas ovígeras. Las formas pequeñas como los Rotíferos, los nauplios de Copépodos y los estados copepóditos de *Bockella* serían muy poco capturados.

Otros Orestidae como *Orestias forgeti* y *O. pentlandii* deben también considerarse como zooplanctófagos (LOUBENS, 1989). Sin embargo su abundancia es bastante menor que la de *Orestias ispi* y su impacto sobre el zooplancton lacustre es relativamente limitado.

Algunos otros peces presentan también, durante una cierta fase de su desarrollo (juveniles o jóvenes), hábitos alimenticios en los cuales los elementos zooplanctónicos representan un

componente no despreciable. Es así como los jóvenes pejerreyes (*Basilichthys bonariensis*) de una longitud estandar de 5 a 27 cm se alimentan de Anfípodos, así como también de Copépodos y de Cladóceros en proporciones importantes (LOUBENS, 1988) ; este tipo de alimento se encuentra también en los estómagos de jóvenes truchas arco iris (*Salmo gairdneri*) del lago.

### ***Conclusiones***

Con excepción del inventario sistemático de algunos grupos y la distribución de éstos en una parte del lago, el conocimiento del zooplancton del Titicaca es aún muy limitado, sobre todo en los campos de la biología y de la ecología de las especies existentes.

Los Copépodos son, de una manera general, ampliamente dominantes sobre las poblaciones de Cladóceros y su reproducción es continua todo el año. Existe muy pocas informaciones sobre las poblaciones de Rotíferos, grupo que está, no obstante, bien representado en el zooplancton.

Al nivel actual de los conocimientos sobre los componentes del plancton animal, no se ha observado endemismo y las especies señaladas en el lago han sido encontradas en numerosos medios lacustres de la región y de los países vecinos.



## VI.3 c Variación temporal y espacial del zooplancton en el Lago Mayor

ANITRA L. PAWLEY, PETER J. RICHERSON

El conocimiento de la distribución de las poblaciones de zooplancton en los lagos tropicales es aún muy limitado y se dispone de muy pocas informaciones sobre los lagos tropicales de altitud elevada (NILSSON, 1984). Estos lagos, con temperaturas medias semejantes a los de las zonas templadas, pero con regímenes estacionales similares a los lagos tropicales de poca altitud, representan medios importantes para el avance de nuestros conocimientos sobre los procesos que controlan las estructuras de comunidades y su variabilidad en el tiempo.

En los sistemas tropicales, el zooplancton se reproduce de manera permanente (GRAS *et al.*, 1967; HART, 1981) y numerosos limnólogos especialistas de zonas templadas opinan que los lagos tropicales no tienen ciclos estacionales. Sin embargo, es cada vez más evidente que las poblaciones de zooplancton tropical son variables (INFANTE, 1982) y que estas variaciones incluyen tanto los cambios imprevisibles a corto plazo (LEWIS, 1979; RICHERSON *et al.*, 1977) como las variaciones repetitivas anuales (TWOMBLY, 1983). El estudio del lago Titicaca, con sus bajas temperaturas medias anuales (alrededor de 12,5°C), su probable y débil tasa de turnover de sus poblaciones y su pobre diversidad específica, es un medio muy apropiado para describir y comprender estos procesos.

Este capítulo presenta una descripción preliminar de las variaciones estacionales y no-estacionales (durante un año) del zooplancton. La variabilidad estacional en los medios lacustres tropicales siendo generalmente discreta, los cambios observados en un lugar son considerados a menudo como de naturaleza efímera. Es fácil imaginar que pequeños cambios relativos en el tiempo, medidos en una estación, son confundidos con la heterogeneidad de la distribución espacial. Con el fin de evidenciar la importancia relativa de las variaciones espaciales y temporales, evaluamos las variaciones espaciales del zooplancton en 4 fechas diferentes.

### Métodos

La cuenca principal (Lago Grande) del lago Titicaca fue muestreada cada 15 días en 1981 y 1982, para medir diferentes parámetros limnológicos (cf. cap. VI.1d). Durante este período, el zooplancton fue colectado con un muestreador de Clark Bumpus de 12,2 cm de diámetro, jalado verticalmente desde una profundidad de 150 metros hasta la superficie. Este aparato estuvo primero equipado de una red con mallas de 41  $\mu$ , luego con mallas de 80  $\mu$ . Generalmente 2 ó 3 sub-muestras procedentes de 3 juegos de muestras fueron contadas para cada fecha (con lupa binocular, por 30).

En 1981 y 1982 se estudiaron transectas en 4 fechas diferentes, en el marco de un programa conjunto UCD-IMAPRE con el fin de determinar la heterogeneidad de distribución del zooplancton. En cada ocasión, seis estaciones fueron muestreadas durante la noche en la transecta que va de Conima a Capachica.

### Resultados

#### Composición del zooplancton

Se presenta una lista de las especies que forman parte del zooplancton pelágico del lago

ORSTOM Fonds Documentaire

N° :

36626, ex 2

Cote :

A

Titicaca en el capítulo VI.3b. El número de taxones presentes cada vez en una muestra procedente de algún lugar del lago es raramente menor que el número de especies colectadas a la escala anual. Esto ilustra el carácter de las variaciones estacionales de ocurrencia del zooplancton.

Empero, los grupos encontrados son menos diversificados que en los sistemas lacustres típicamente templados (NAUWERCK, 1983). También se debe observar que muchas listas establecidas para los lagos templados toman en cuenta las especies litorales, lo que dificulta la comparación (LEWIS, 1979).

**- Variaciones espaciales de la abundancia del zooplancton, con relación a las variaciones temporales \***

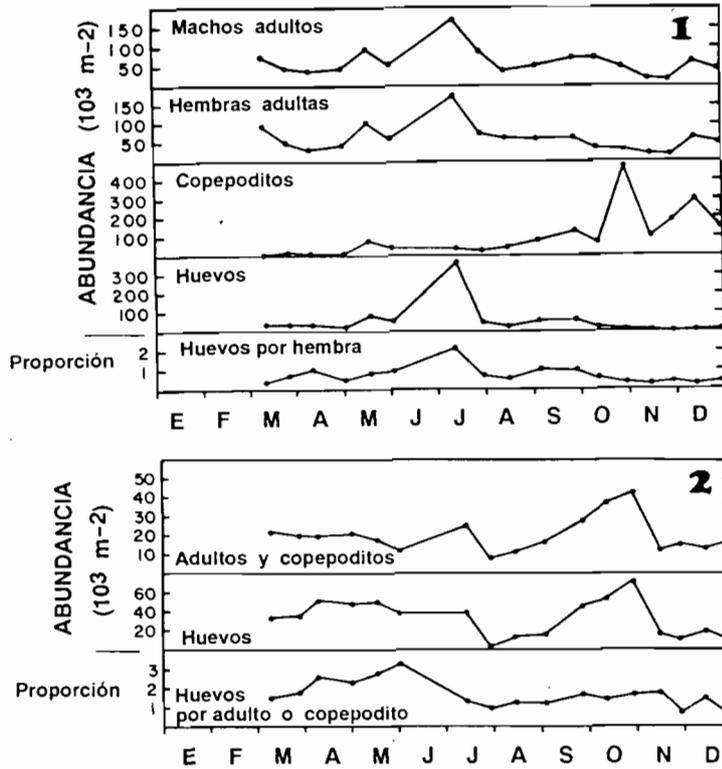
Un análisis de varianza (ANOVA) a una vía, efectuado sobre los datos de cada transecta, indica que para la mayoría de las especies y estados de desarrollo de los copépodos existe una diferencia significativa entre las estaciones ( $F < 0,05$ ). Las gráficas indicando las abundancias de las especies revelaron que para la mayoría de las especies estas diferencias son poco importantes, en cualquier fecha, entre las estaciones. Una comparación de los dos métodos de colección indicó que no había diferencia significativa en la eficacia del muestreo con las redes de mallas diferentes.

Un ANOVA a dos vías fue efectuado para el conjunto de los datos (4 fechas y 6 estaciones) para evaluar la importancia relativa de las variaciones en el tiempo y en el espacio de los nauplius de copépodos que estaban siempre presentes y por este hecho eran los mejores elementos para estimar la relativa importancia de la variabilidad en el tiempo. En este análisis, el efecto de la fecha se interpreta como una variación en el tiempo, el efecto de estación como la variación fija existente entre estaciones, y el término de interacción (fecha x estación) como una medida de la heterogeneidad (LEWIS, 1978). Los resultados (cuadro 1) indican que para cada una de las dos especies dominantes el efecto estacional (fecha) y el efecto estación son significativos, aun cuando el efecto de fecha sobrepasa el de la estación en amplitud. Esto indica claramente que la variación en el tiempo es más pronunciada que los dos componentes fijos o efímeros de la variación espacial, lo que se evidencia particularmente para los nauplius de *Boeckella titicacae*, aunque para las de *Metacyclops leptosus* el efecto de estación y el efecto interactivo sean relativamente importantes. Como consecuencia de esto, la variación estacional es más importante que la variación en el tiempo si consideramos solamente el Lago Mayor.

Especies & estado	Fuente de Variación	DF	MS	F	Nivel de significación (p)
<i>Boeckella titicacae</i> nauplius	Estación	5	3.71	4.22	< 0.005
	Fecha	3	27.44	31.29	< 0.001
	Est. x Fecha	15	1.36	1.55	
	Error	48	0.88		
<i>Metacyclops leptosus</i> nauplius	Estación	5	56.44	14.47	< 0.001
	Fecha	3	120.07	30.79	< 0.001
	Est. x Fecha	15	49.83	12.78	< 0.001
	Error	48	3.90		

Cuadro 1 - Estudio de la heterogeneidad espacial : análisis de varianza a dos vías sobre todas las series de muestreos (3 réplicas cada vez;  $n = 72$ ). Las muestras representan el error.

\* Para más amplios detalles, véanse los resultados de este estudio en la publicación de MORENO (1983).



Figs. 1 y 2. - Variaciones estacionales de abundancia de los diferentes estados de desarrollo de *Boeckella titicacae* (1) y *Metacyclops leptosus* (2) en 1973. Desviación estandar de las cuentas (varias cuentas para una sola muestra) : *B. titicacae*, adultos 3.000 m<sup>-2</sup>, copepoditos 9.250 m<sup>-2</sup>, huevos 1.700 m<sup>-2</sup> ; *M. leptosus*, adultos y copepoditos 1.300 m<sup>-2</sup>, huevos 2.000 m<sup>-2</sup> (según RICHESON *et al.*, 1977).

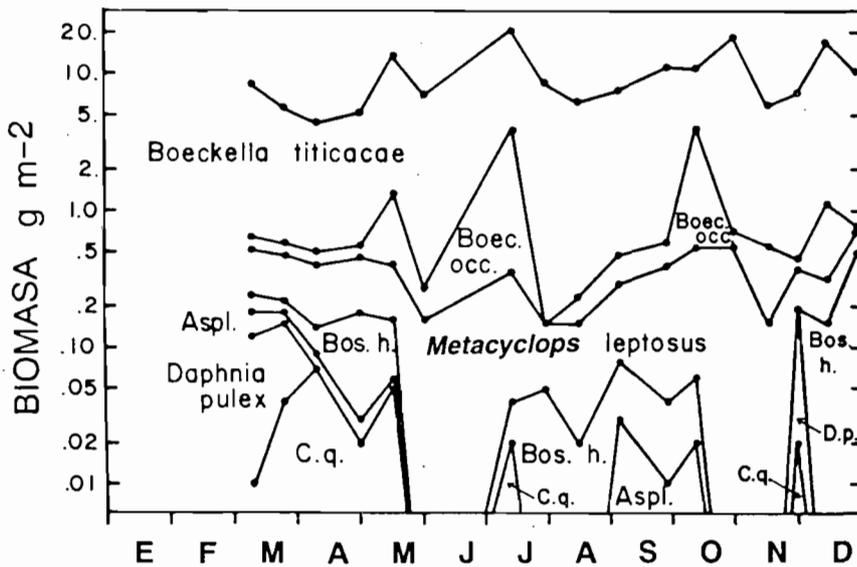


Fig. 3. - Variación estacional de la biomasa del zooplancton en 1973 para *Boeckella occidentalis* (Boec. occ.), *Bosmina hagdmani* (Bos. h.), *Daphnia pulex* (D. p.), *Ceriodaphnia quadragula* (C. q.) y *Asplanchna* (Aspl.). Escala logarítmica, biomasa en peso fresco (según RICHESON *et al.*, 1977).

No obstante, para algunas especies, las heterogeneidades fija y efímera pueden jugar un papel en la distribución espacial y afectar un poco las estimaciones estacionales en una estación.

### - Tipos de variaciones en el tiempo

Un estudio preliminar realizado en 1973 (RICHERSON *et al.*, 1977), utilizando una red agallera de 300  $\mu$ , evidenció las variaciones cuantitativas de los mayores componentes del zooplancton, incluyendo *Boeckella titicacae* y *Metacyclops leptosus* (figs. 1, 2 y 3). *Boeckella titicacae* (fig. 1) presenta, en el mes de julio, un pico bien marcado en su producción de huevos, seguido de un pico de los nauplius en octubre, por lo que RICHERSON y sus colaboradores creen que un ciclo dura 6 meses. Los datos también sugieren, aunque vagamente, que *Metacyclops leptosus* (fig. 2) podría tener un tiempo de reproducción de la misma duración. La producción de huevos por los copépodos, aunque variable para cada especie, es con toda evidencia continua, por lo tanto todos los cambios constatados de las poblaciones no estuvieron ligados a la presencia o a la ausencia, sino a la densidad. Durante el estudio de 1981-1982 los copépodos fueron nuevamente el elemento más abundante del zooplancton (figs. 4 y 5). *Boeckella titicacae* se halló con la misma abundancia mientras que *Metacyclops leptosus* fue mucho más abundante en 1981-82 que en 1973. En cambio, *Boeckella occidentalis*, una gran forma de copépodo Calanoide, fue hallado raramente (fig. 6).

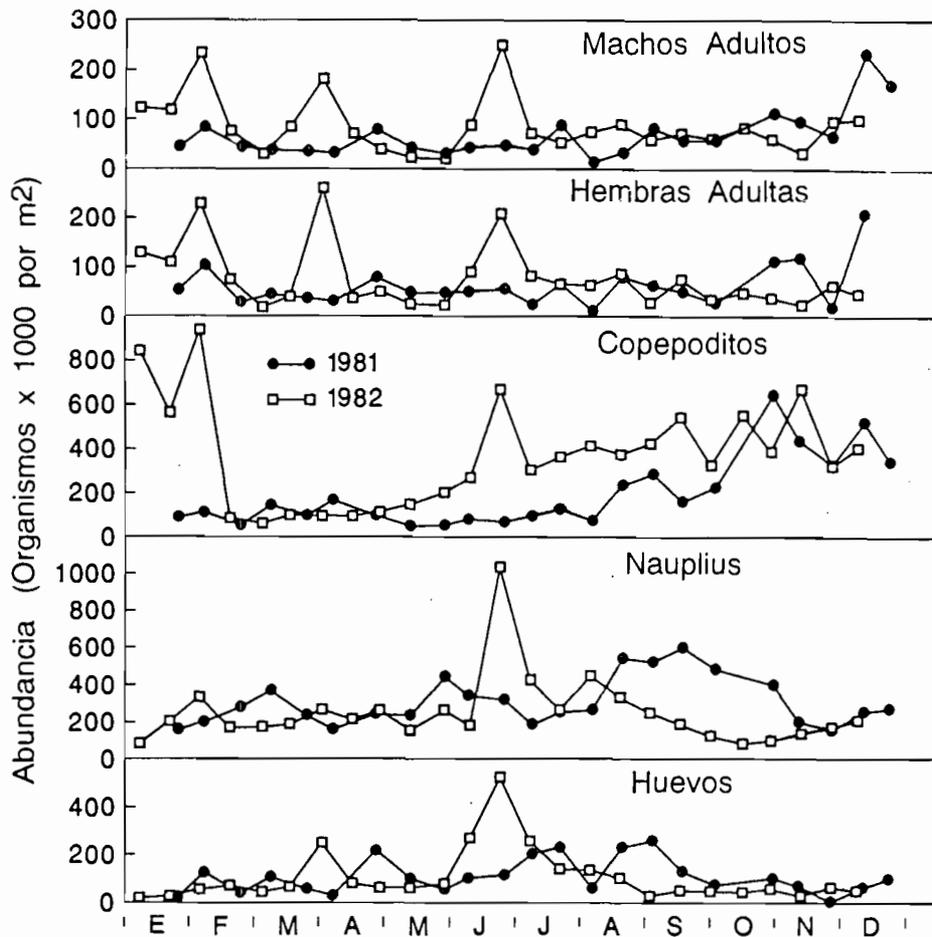


Fig. 4. - Variaciones de la abundancia de los diferentes estados de desarrollo de *Boeckella titicacae*. Los valores son el promedio de 3 series de réplicas muestreados cada dos semanas en el Lago Mayor.

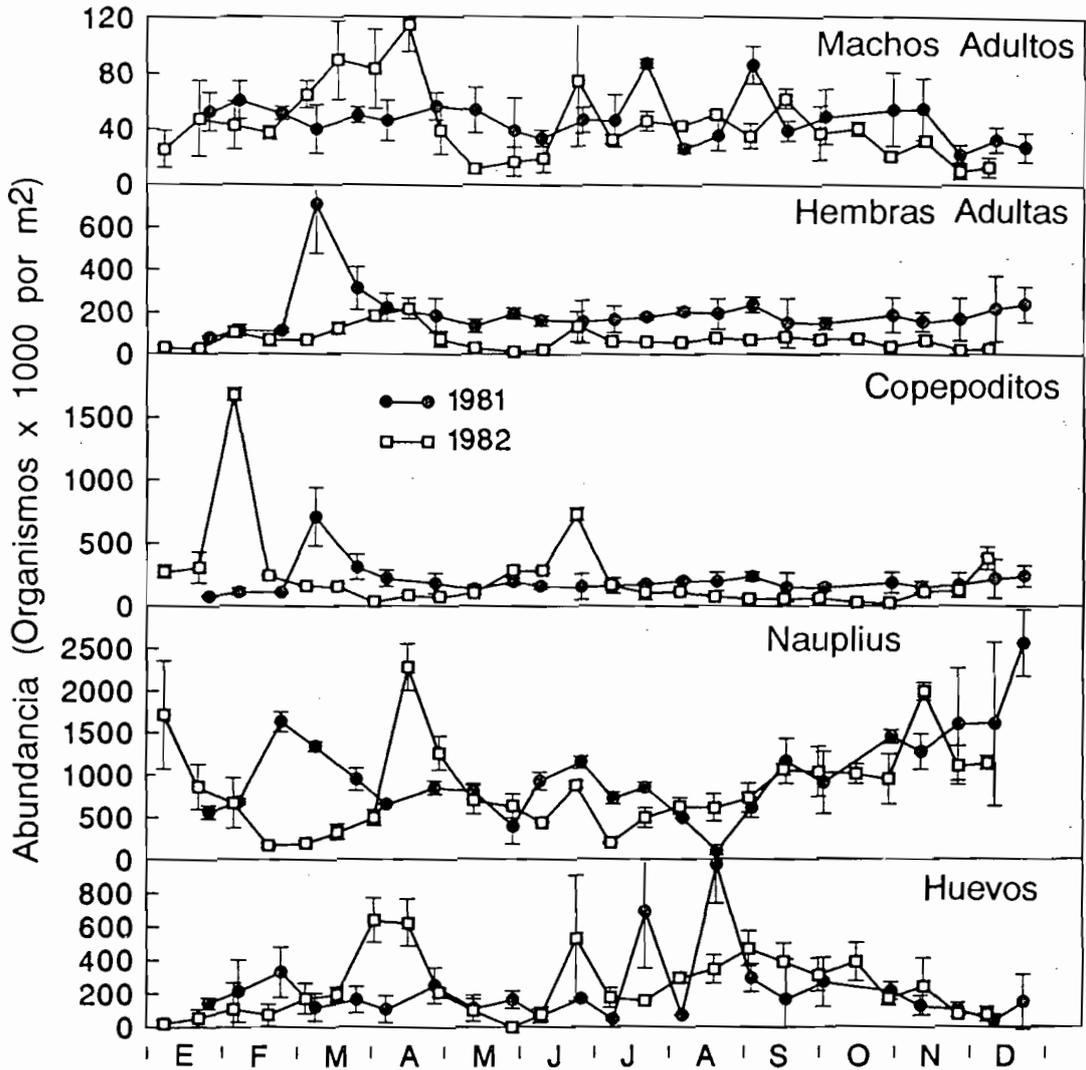


Fig. 5. - Variación de abundancia de los diferentes estados de desarrollo de *Metacyclops leptosus*. Los valores son el promedio de 3 muestras.

Organismos x 1000 por m<sup>2</sup>

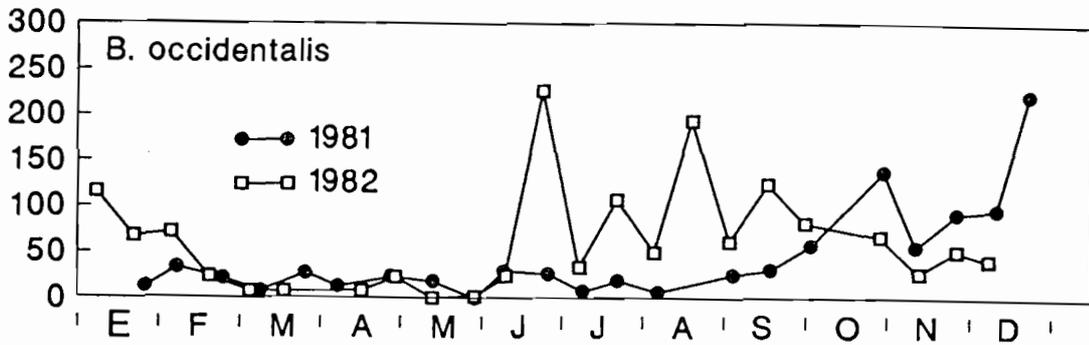


Fig. 6. - Variación de la abundancia del copépodo calanoideo más grande, *Boeckella occidentalis*.

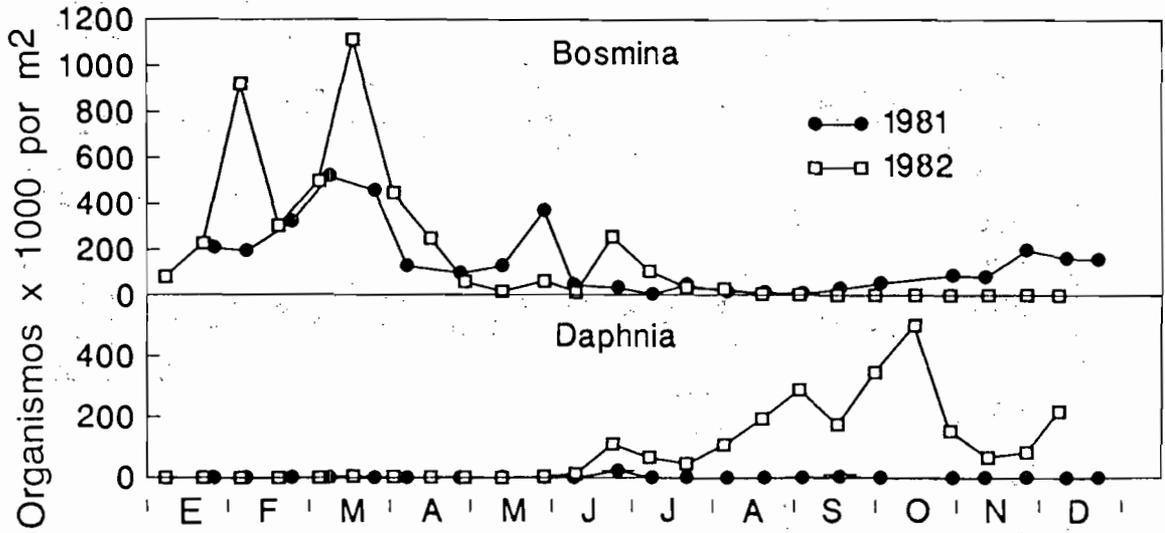


Fig. 7. - Variación de la abundancia de las dos especies dominantes de Cladóceros : *Daphnia* sp. y *Bosmina hagmanii*.

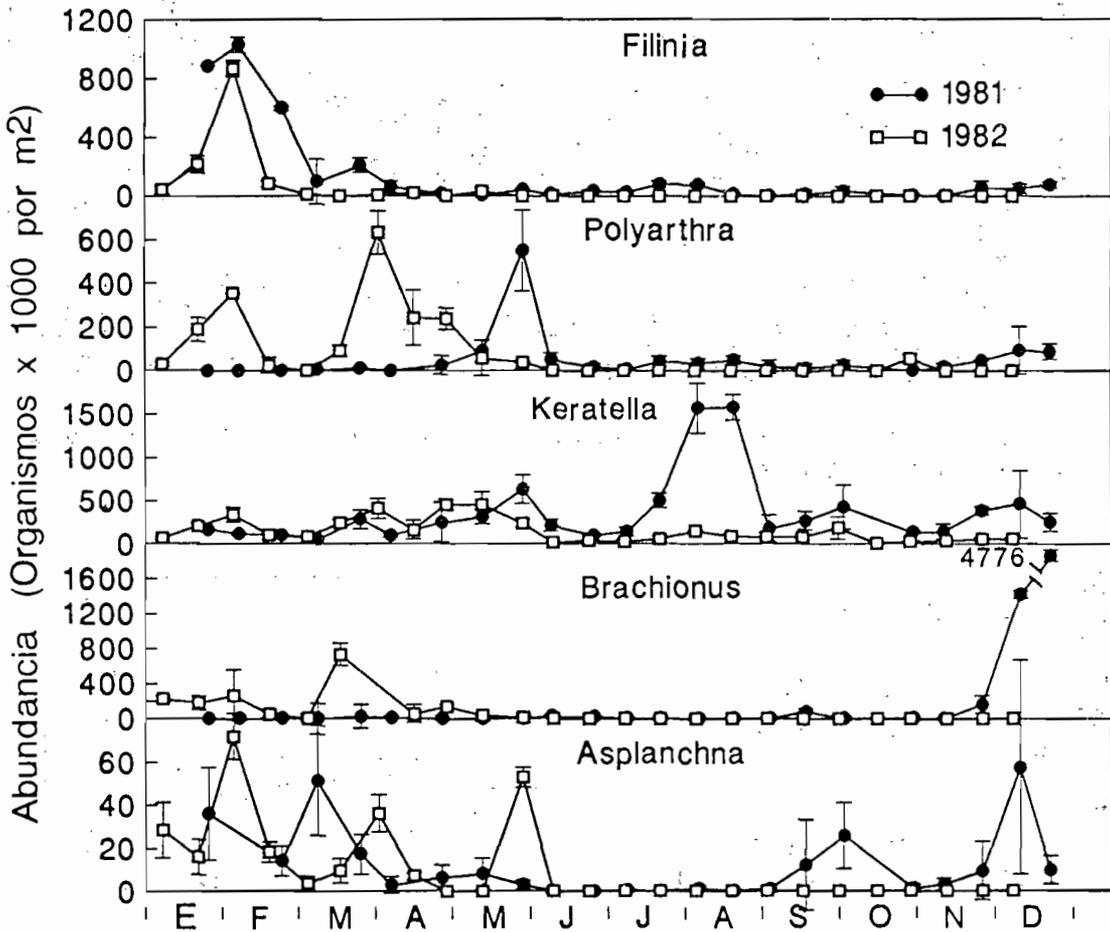


Fig. 8. - Variación de la abundancia de los Rotíferos en el lago Titicaca (Lago Grande) en 1981 y 1982.

Todos los copépodos se reproducen de forma continua, por lo que es muy difícil de estimar su tiempo de vida. Sin embargo, para *B. titicacae* (fig. 4) existe un pico regular de producción de nauplius de agosto a octubre de 1981, seguido por un pico del número de copepoditos que va de octubre de 1981 a febrero de 1982. Como en el caso del estudio de 1973, esto sugiere nuevamente que el tiempo de reproducción es de 6 meses. Es también interesante observar que la aparición en el tiempo del pico de producción de nauplius para *B. titicacae* coincide muy bien con el período de producción de los huevos en 1973 (fig. 1), lo que sugiere cierto grado de estacionalidad. Lo que sucede en 1982 no es muy diferente. Como resultado de un pico de producción de huevos y de nauplius para *B. titicacae* en julio, los copepoditos presentan solamente una gran intensidad durante el segundo semestre del año. En el estudio de 1973, es difícil distinguir este esquema de reproducción y desarrollo de los ciclopoideos. Los nauplius de *M. leptosus* (fig. 5) presentan un pico en febrero y de noviembre de 1981 a enero de 1982, luego nuevamente durante los siguientes meses de abril y de noviembre. Los copepoditos de *M. leptosus* (fig. 5) presentan un pico en febrero de 1982, luego otros en abril y noviembre. Esto indica un tiempo de reproducción levemente inferior a 6 meses y probablemente cierto grado de estacionalidad.

En 1973 y 1981, el pico de producción del Calanoideo dominante, *B. titicacae*, corresponde al período de mezcla profunda de las aguas. La mezcla aumenta la disponibilidad de los nutrientes y de la biomasa fitoplanctónica. Por lo que la variación de abundancia observada para los copépodos puede estar directamente ligada a la presencia de esta fuente de alimento. *Metacyclops* presenta un tipo de evolución bastante diferente, sus nauplius son generalmente más abundantes durante el período de estratificación.

La distribución de los cladóceros en el transcurso del estudio realizado en 1981–1982 está marcada por una fuerte variabilidad de las poblaciones y por una evolución imprevisible. *Daphnia* está casi ausente de todos los muestreos de 1981, pero por el contrario predomina en 1982, de agosto a octubre (fig. 7). Durante este último período la depredación de esta especie ha debido de tener una importante influencia sobre el fitoplancton (VINCENT *et al.*, 1984). Esta hipótesis se basa tanto en la disminución de la biomasa de las diatomeas, observada en septiembre (RICHERSON, sin publicar) como en la disminución del ultraplanton de mediados de mayo a agosto. Este resultado no es sorprendente puesto que es sabido que las *Daphnia* del lago Titicaca se alimentan principalmente de ultraplanton (HANEY y TROUT, 1985).

Las grandes fluctuaciones de las poblaciones de *Daphnia* se pueden también explicar por la existencia de fuertes depredaciones para este grupo (BROOKS y DODSON, 1965). En zonas tropicales, *Daphnia* predomina en medios donde es menor la depredación efectuada por los peces (NILSSON, 1984). En el lago Titicaca, VAUX *et al.* (1988) demostraron que las dos principales especies de peces pelágicos tenían una preferencia por *Daphnia*. Lo que confirma esta explicación es la mayor estabilidad de presencia de los Bosmina, cladóceros más pequeño (fig. 7).

En 1981–1982, las poblaciones de rotíferos muestran variaciones irregulares de abundancia muy fuertes, estos organismos están algunas veces virtualmente ausentes de las poblaciones y en otras ocasiones son abundantes (fig. 8). Los picos no coinciden nunca en el tiempo, lo que sugiere que las diferentes especies de rotíferos reaccionan a los diversos factores del medio ambiente. En 1981, *Filinia* aumentó excesivamente en febrero, luego fue seguido por un pico de *Polyarthra* en mayo, de *Keratella* en agosto y de *Brachionus* en diciembre. Al año siguiente, un fenómeno similar se produjo de la misma manera para *Filinia* y *Polyarthra*, sugiriendo un probable ciclo estacional estable para estas especies. En cambio, *Brachionus* y *Keratella* no fluctúan regularmente. Las densidades de *Keratella* son muy variables y *Brachionus*, que sólo fue muy abundante en 1981 en una muestra, tuvo en 1982 densidades muy fluctuantes.

## *Conclusiones*

Estos datos confirman el hecho de que el análisis de sólo un año de resultados no puede permitir la descripción correcta de la distribución y de la ecología del plancton en los ecosistemas tropicales. Como lo sugieren RICHERSON *et al.* (1977), el factor selectivo "K" que traduce el ciclo de desarrollo de los copépodos parece darles una función competitiva en los lagos con variaciones relativamente no estacionales. Empero, el Lago Mayor presenta tanto variaciones intra como interanuales. Algunas especies parecen tener ciclos estacionales repetitivos. Las especies más ligadas al factor "r" como los cladóceros y rotíferos son, con toda evidencia, variables en abundancia. RICHERSON *et al.* (1987) subrayan la importancia de las variaciones intra-*anuales* de las poblaciones fitoplanctónicas del lago Titicaca. El zooplancton sigue una evolución similar. Sin embargo, se debe demostrar si las grandes variaciones irregulares de las poblaciones de zooplancton constatadas en 1973 y de 1981 a 1982 están más estrechamente ligadas a las leves variaciones físicas del medio que a los procesos biológicos como la competición interespecífica o la depredación. Así como para el fitoplancton, la ausencia de una estrecha correlación con las principales variables físicas como los ciclos de estratificación indican que las complejas interacciones bióticas son más importantes que los factores de control físicos para determinar las estructuras de las comunidades del zooplancton.

## VI.3 d Nota sobre la alimentación del zooplancton

Un cierto conocimiento de las costumbres alimentarias de los organismos zooplanctónicos es esencial para lograr comprender la utilización de los alimentos disponibles en el medio e interpretar los fenómenos de competición entre las especies. Aun cuando sea atrayente y cómodo considerar a los organismos zooplanctónicos fitoplanctófagos como filtradores pasivos, existen actualmente pruebas evidentes de la complejidad del comportamiento alimentario de los copépodos que pueden, según los casos, utilizar diversos modos de alimentación, adaptar su régimen alimentario a los extremos de biomasa del alimento existente y realizar una selección químicosensorial de las partículas de alimento. Los cladóceros aparecen también como herbívoros selectivos. Desafortunadamente, actualmente existen muy pocas informaciones sobre las costumbres selectivas del zooplancton en un medio natural acuático que es de por sí complejo.

J. F. HANEY y M. A. TROUT, en su nota "Size selective grazing by zooplankton in Lake Titicaca" (*Arch. Hydrobiol.*, 1985, 21 : 147-160) precisaron las principales características tróficas de los organismos zooplanctónicos fitoplanctófagos en el Titicaca, al estudiar minuciosamente su impacto sobre las fracciones de gran tamaño ( $> 10 \mu\text{m}$ ) y de pequeño tamaño ( $< 10 \mu\text{m}$ ) del sestón. Reproducimos aquí el resumen de sus resultados.

Las experiencias sobre la nutrición fueron realizadas en laboratorio e *in situ*, utilizando sestón natural y clorelas marcados al carbono 14. *Boeckella titicacae*, *Daphnia pulex* y *Ceriodaphnia quadrangula* pacen selectivamente el pequeño sestón inferior a  $10 \mu\text{m}$  en el lago Titicaca. *Bosmina coregoni* así como las hembras de *B. occidentalis* y pequeños copepoditos rechazan la fracción constituida por el sestón de gran tamaño. En la bahía de Puno, *Microcyclops* ingiere una mayor proporción del sestón superior a  $10 \mu\text{m}$  y en el Lago Mayor, prefiere las partículas inferiores a  $10 \mu\text{m}$ . Las menores proporciones de sestón consumidas por este organismo hacen pensar que es más omnívoro que las otras especies. A las concentraciones naturales de sestón, *Daphnia* y *Ceriodaphnia* ingieren una mayor fracción diaria con relación a su peso individual que *Boeckella*. Experimentos con adición de alimento muestran que las dos especies de *Boeckella* beneficiarían más que los cladóceros de una sobreabundancia excepcional de las partículas pequeñas, *B. occidentalis* sería una de las especies que aprovecharía más.

LOS EDITORES

ORSTOM Fonds Documentaire

N° 36627, ex 2

Cote A

## Referencias

- BEAUCHAMP (P. de), 1939. – 5 : Rotifères et Turbellariés. *In* : The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937. *Trans. Linn. Soc. London*, ser. 3, 1 (1) : 52–79.
- BIRABEN (M.), 1939. – Microfauna de Río Santiago (La Plata). Los Cladóceros de la familia Chydoridae. *Physis*, 18 : 651–671.
- BRADY (G.S.), 1913. – On freshwater Entomostraca from various parts of South Africa. *Ann. Natal. Mus.*, 2 : 459–474.
- BREHM (V.), 1936. – Über die Cladocerenfauna des Titicaca und über einige neue Fundstellen bereits bekannter Copepoden. *Zool. Anz.*, 114 (5/6) : 157–159.
- BREHM (V.), 1939. – La Fauna microscópica del Lago Peten, Guatemala. *Ann. Esc. nac. Cienc. Biol. México*, 1 (2) : 173–202.
- BREHM (V.), 1957. – Cladoceren und Calanoide, die von Hernando de Macedo in Peru gesammelt wurden. *Folia Biol. Andina*, Pars 2 – Zoologica. 1 : 53–61.
- BROOKS (J.L.), 1957. – The systematics of North American *Daphnia*. *Mem. Connecticut Acad. Arts Sc.*, 13 : 1–180.
- BROOKS (J.L.), DODSON (S.I.), 1965. – Predation, body size and composition of the plankton. *Science*, 150 : 28–35.
- DADAY (E.), 1902. – Mikroskopische Süßwasserthiere aus Patagonien. *Termeszt. mus.*, 25 : 201–310.
- DADAY (E.), 1905. – Untersuchungen über die Süßwasser-Mikrofauna Paraguays. *Zoologica* (Stuttgart), 18 (44) : 1–374.
- DELACHAUX (T.), 1918. – Cladóceres des Andes péruviennes. *Bull. Soc. Neuchatel. Sc. Nat.*, 43 : 18–38.
- EKMÁN (S.), 1900. – Cladóceren aus Patagonien gesammelt von der schwedischen Expedition nach Patagonien 1899. *Zool. Jb.(Syst.)*, 14 : 62–84.
- FREY (D.G.), 1980. – On the plurality of *Chydorus sphaericus* (O.F. Müller) (Cladocera, Chydoridae), and designation of a neotype from Sjaelso, Denmark. *Hydrobiologia*, 69 (1/2) : 83–123.
- FREY (D.G.), 1982. – Relocation of *Chydorus barroisi* and related species (Cladocera, Chydoridae) to a new genus and description of two new species. *Hydrobiologia*, 86 : 231–269.
- FRONTIER (S.), 1974. – Contribution à la connaissance d'un écosystème néritique tropical : étude descriptive et statistique des peuplements zooplanctoniques de la région de Nosy Bé (Madagascar). Thèse Univ. Aix Marseille : 628 p.
- GRAS (R.), ILTIS (A.), LEVEQUE-DUWAT (S.), 1967. – Le plancton du bas Chari et de la partie est du Lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 1 : 25–100.
- HANEY (J.F.), TROUT (M.A.), 1985. – Size selective grazing by zooplankton in Lake Titicaca. *Arch. Hydrobiol.*, 21 : 147–160.
- HARDING (J.P.), 1955. – 15. Crustacea : Copepoda. *In* : The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937. *Trans. Linn. Soc. London*, ser. 3, 1 : 219–247.
- HARDING (J.P.), 1955. – 19. Crustacea : Cladocera. *In* : The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937. *Trans. Linn. Soc. London*, ser. 3, 1 : 329–354.
- HART (R.C.), 1981. – Population dynamics and demography of an estuarine copepod (*Pseudodiaptomus hussei*) in Lake Sibaya, a subtropical freshwater coastal lake. *J. Limnol. Soc. S. Afr.*, 7 : 13–23.
- INFANTE (A.), 1982. – Annual variations in abundance of zooplankton in Lake Valencia (Venezuela). *Arch. Hydrobiol.*, 93 : 194–208.
- KIEFER (F.), 1957. – Freilebende Ruderfusskrebse (Crustacea-Copepoda) des Titicacasees. *Veroff. Zool. Staatssamm. Munchen*, 4 : 125–150.
- LEBLOND (R.), 1983. – Quelques aspects de l'alimentation et de la sélection des proies chez *Orestias ispi* Lauzanne (Pisces, Cyprinodontidae) du lac Titicaca. ORSTOM, La Paz : 15 p. multigr.

- LEWIS (W.M.), 1978. – Comparison of spatial and temporal variation in the zooplankton of a lake by means of variance components. *Ecology*, 59 : 666–671.
- LEWIS (W.M.), 1979. – Zooplankton community analysis. Studies in a tropical system. Springer Verlag, New York, 163 p.
- LÖFFLER (H.), 1955. – Die Boeckelliden Perus. Ergebnis der Expedition Brundin und der anden – kundfahrt unter Prof. Dr. Kinzl, 1953–1954. *Österr. Akad. Wiss. Abt. 1*, 164 (9) : 723–746.
- LOUBENS (G.), 1989. – Observations sur les poissons de la partie bolivienne du lac Titicaca. 4. *Orestias* spp., *Salmo gairdneri* et problèmes d'aménagement. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 22 (2) : 157–177.
- LOUBENS (G.), OSORIO (F.), 1988. – Observations sur les poissons de la partie bolivienne du lac Titicaca. 3. *Basilichthys bonariensis* (Valenciennes, 1835) (Pisces, Atherinidae). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 21 (2) : 153–177.
- MONIEZ (R.), 1889. – Sur quelques Cladocères et sur un Ostracode nouveaux du lac Titicaca. *Rev. Biol. Nord France*, 1 : 419–429.
- MORENO (E.), 1983. – Estudio cuantitativo del zooplancton de la zona pelágica del Lago Titicaca (Lago Grande). Tesis Univ. S. Agustín, Arequipa : 96 p.
- MURRAY (J.), 1913 a. – Notes on the Natural History of Bolivia and Peru. Scottish Oceanogr. Laborat. Edimburgh, 8 vol.
- MURRAY (J.), 1913 b. – South American Rotifera. Parts 1 & 2. *J. Roy. Micr. Soc.*, 6 : 229–236; 11 : 341–362.
- NAUWERCK (A.), 1963. – Die Beziehungen zwischen Zooplankton und Phytoplankton im See Erken. *Symb. Bot. Upsalienses*, 17 : 1–163.
- NILSSON (J.P.), 1984. – Tropical lakes – functional ecology and future development : the need for a process oriented approach. *Hydrobiologia*, 113 : 231–242.
- PAGGI (J.C.), 1972. – Nota sistemática acerca de algunos Cladóceros del género *Chydorus* Leach 1843 de la República Argentina. *Physis*, 31 (82) : 223–236.
- PAGGI (J.C.), 1979. – Revisión de las especies argentinas del género *Bosmina* Baird agrupadas en el subgénero *Neobosmina* Lieder (Crustacea : Cladocera). *Acta Zool. Lilloana*, 35 : 137–162.
- PAWLEY (A.), 1982. – Ecología del zooplancton en la Bahía de Punc exterior. Univ. California, Davis – UNTA.UBC.CIDA. Puno.
- PAWLEY (A.), 1983. – Zooplankton in the Lake Titicaca ecosystem : the importance of regenerated nitrogen to phytoplankton productivity. Univ. California, Davis – UNTA.UBC.CIDA. Puno.
- PAWLEY (A.), ALFARO (R.), 1984. – Zooplankton in the Lake Titicaca ecosystem : importance of regenerated nitrogen to phytoplankton productivity. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22 : 1258–1263.
- PENNAK (R.W.), 1989. – Freshwater Invertebrates : Protozoa to Mollusca. 3rd ed. John Wiley and Sons, New-York, 628 p.
- REPELIN (R.), VARGAS (M.L.), PINTO (J.), 1987. – Distribución geográfica y estacional de la abundancia del zooplancton en la parte boliviana del Lago Grande del Titicaca. In : Descripción del lago Titicaca y su cuenca. Parte 2. Documento de Pesca 005, Oldepesca, Lima : 293–325, multigr.
- REPELIN (R.), PINTO (J.), VARGAS (M.L.), 1988. – Distribución y migraciones nictimerales del zooplancton en el sector boliviano del lago Titicaca (Lago Pequeño). UMSA.ORSTOM, La Paz, Informe 11 : 31 p., multigr.
- REY (J.), VASQUEZ (E.), 1986. – Cladocères de quelques corps d'eaux du bassin moyé de l'Orénoque (Vénézuéla). *Ann. Linnol.*, 22 (2) : 137–168.
- RICHARD (J.), 1897. – Entomostracés de l'Amérique du Sud recueillis par MM. U. Deiters, H. von Ihering, G.W. Müller et C.O. Poppe. *Mém. Soc. Zool. Fr.*, 10 : 263–301.
- RICHERSON (P.J.), WIDMER (C.), KITTEL (T.), 1977. – The limnology of Lake Titicaca (Peru-Bolivia), a large high altitude tropical lake. Univ. California, Davis, Inst. Ecology : 78 p., multigr.

- RICHERSON (P.J.), CARNEY (H.J.), 1987. – Patterns of temporal variation in Lake Titicaca, a high altitude tropical lake. II. Succession rate and diversity of the phytoplankton. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 23 : 734–738.
- SARS (G.O.), 1901. – Contributions to the knowledge of the fresh-water Entomostraca of South America, as shown by artificial hatching from dried material. Part 1. Cladocera. *Arch. Math. Naturv. B.*, 23 : 1–102.
- SCOURFIELD (D.J.), 1942. – The "pulex" forms of *Daphnia* and their separation into two distinct series represented by *D. pulex* (de Geer) and *D. obtusa* (Kurz.). *Ann. Mag. Nat. Hist.*, (11), 9 : 202–219.
- SMIRNOV (N.N.), 1971. – Chydoridae of the world's fauna. Fauna of the USSR, Crustacea, 1 (2), new series, n° 101, Leningrad, 531 p. (in Russian). English transl. A. Mercado, Israel Prog. Sci. Transl., 1974.
- STINGELIN (T.), 1913. – Cladoceren aus den Gebirgen von Kolumbien. *Mem. Soc. Neuchatel. Sci. Nat.*, 5 : 600–638.
- TWOMBLY (S.), 1983. – Seasonal and short term fluctuations in zooplankton abundance in tropical Lake Malawi. *Limnol. Oceanogr.*, 28 (6) : 1214–1224.
- UENO (M.), 1967. – Zooplankton of Lake Titicaca on the Bolivian side. *Hydrobiologia*, 29 : 547–568.
- VALDIVIA-VILLAR (R.S.), 1988. – Lista de Cladóceros dulceacuícolas del Perú. *Amazoniana*, 10 (3) : 283–297.
- VAUX (P.), WURTSBAUGH (W.A.), TREVIÑO (H.), MARINO (L.), BUSTAMANTE (E.), TORRES (J.), RICHERSON (P.J.), ALFARO (R.), 1988. – Ecology of the pelagic fishes of Lake Titicaca, Peru-Bolivia. *Biotropica*, 20 (3) : 220–229.
- VAVRA (W.), 1900. – Süßwasser-Cladoceren. *Ergebn. Hamburg. Magalh. Sammel.*, 5 : 1–25.
- VINCENT (W.F.), WURTSBAUGH (W.A.), VINCENT (C.L.), RICHERSON (P.J.), 1984. – Seasonal dynamics of nutrient limitation in a tropical high-altitude lake (Lake Titicaca, Peru-Bolivia) : application of physiological bioassays. *Limnol. Oceanogr.*, 29 : 540–552.

## *VI.4 LA FAUNA BENTICA*



## VI.4 a Los Briozoarios y los Celenterados

CLAUDE DEJOUX

### LOS BRIOZOARIOS

Grupo menor entre los componentes de la fauna béntica del lago Titicaca, los Briozoarios que pueblan este medio sólo son conocidos por los trabajos de MARCUS (1953) relativos al material colectado por la expedición Percy Sladen de 1937, frecuentemente citada en este libro. Este breve capítulo resume los principales resultados desarrollados por este autor.

Estos organismos poco espectaculares y generalmente de pequeño tamaño han sido raramente colectados ; además no es siempre posible identificarlos, su determinación basándose generalmente en la estructura de los statoblastos, parte del animal no siempre presente en los muestreos.

### Sistemática y distribución

Solamente dos especies son señaladas en el lago Titicaca, o más bien dos subespecies de pólipos de distribución mucho más vasta, sea a nivel mundial, sea a nivel de la América del Sur.

#### *Fredericella australiensis* var. *browni* Rogick, 1945

El material estudiado por MARCUS (1953) es abundante y proviene de la región de Capachica donde esta especie se encuentra tanto en las orillas de los pequeños ríos (bajo piedras), como en el lago mismo, bajo los cantos rodados de la orilla, así como en los tallos de *Schoenoplectus tatora*. Las colonias pueden representar incrustaciones de 2 a 3 centímetros de diámetro, de color gris pardo. Según su estado vegetativo, su edad y la naturaleza del soporte, los pólipos pueden erigirse y presentar una estructura más o menos plumosa y grácil (lám. I, figs. 1 a 6).

Los tubos de los pólipos tienen una estructura que va de una forma elíptica a una forma prácticamente triangular. El tamaño de los pólipos varía mucho, los más grandes alcanzan 1,5 a 2,3 mm, los tentáculos variando entre 0,4 y 0,9 mm y su número entre 24 y 27 por pólipo. Los statoblastos son numerosos y los flotoblastos ausentes, rasgo característico de la familia de los Frericellidae. MARCUS (*op. cit.*) nombra piptoblastos a estos statoblastos que no flotan.

*Fredericella australiensis* var. *browni* es una forma muy cercana de *Fredericella sultana* pero difiere esencialmente por la ausencia de disepimento en los tubos, por un diámetro más grande de estos últimos, con un número más grande de tentáculos de extensión elíptica y no circular y finalmente por sessoblastos más grandes.

*F. australiensis* es una especie cosmopolita señalada en Australia, en Rusia, en el centro del Sahara y en América del Norte. La variedad del lago Titicaca presenta ciertamente en este medio una vasta distribución y la hemos encontrado bajo piedras o en la vegetación de las orillas del Huiñaimarca (Huatajata, Taquiri, Suana, Cojata...) así como en el Lago Mayor (Achacachi, Escoma, Copacabana...), (fig. 1). Sin embargo, hay que señalar que sólo individuos aislados fueron colectados en todas estas estaciones, dando la impresión que este organismo es raro.

ORSTOM Fonds Documentaire

N° : 36 628, ex 2

Cote : A

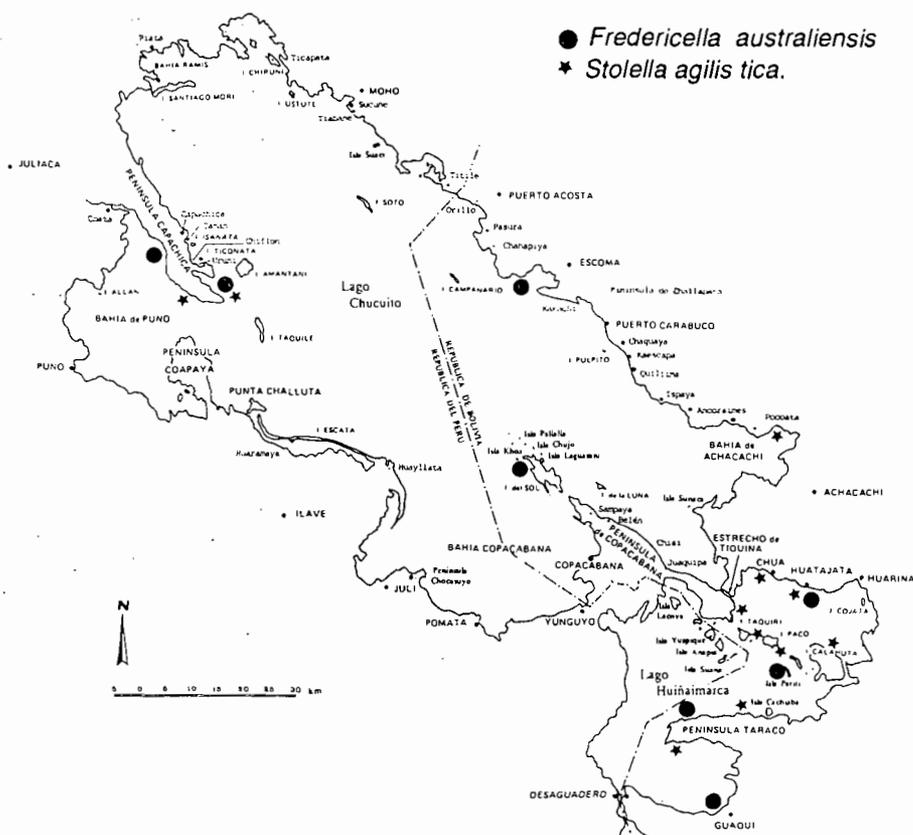


Fig. 1. - Distribución actualmente conocida de los Briozoarios del lago Titicaca.

*Stolella agilis* Marcus, 1942

*Stolella agilis tica* Marcus, 1953

El material colectado proviene esencialmente de las poblaciones de macrofitas (*Elodea*, *Potamogeton*, *Myriophyllum*) sobre los cuales está fijado el pólipo. Las zooria están a menudo incrustadas en las conchas de *Littoridina*. Fue encontrada en la región de Capachica como la subespecie anterior.

La estructura del pólipo es mucho menos grácil como en el caso de *Fredericella* (lám. II, figs. 1 a 8). Los polípidos están agrupados por 3 ó 4, separados por los septa y pueden desprenderse de su soporte, probablemente en una fase de extensión de la colonia hacia otro substrato.

Los tubos de la zoeicia no son angulosos sino redondeados, con un diámetro de 0,6 a 0,8 mm, la zoeicia misma siendo de tamaño muy variable. El ectocisto es delgado y transparente, de 20 a 60  $\mu$  de diámetro y su sección presenta dos capas bien distintas (lám. II, fig. 8), el exterior estando a menudo incrustado de residuos orgánicos y de fragmentos de diatomeas, según una distribución ordenada en líneas concéntricas.

Los pólipos presentan un número muy variable de tentáculos, difícil de evaluar con certeza debido a la forma replegada del lofóforo, pero comprendidos entre 28 y 43 en las muestras estudiadas, con un modo de 35. Las colonias contienen pocos statoblastos y ningún sessoblasto.

La variedad *Stolella agilis tica* aparece como una forma intermediaria entre *Stolella agilis agilis* y *Stolella agilis iheringi*, diferenciándose por caracteres de tamaño y de forma, principalmente para los flotoblastos y por caracteres de morfología interna de la endocista y del vestibulum. *S. agilis agilis* es una variedad conocida únicamente en América del Sur (regiones sud y central) mientras que la variedad *S. agilis iheringi* se la señala solamente en el norte de Brasil.

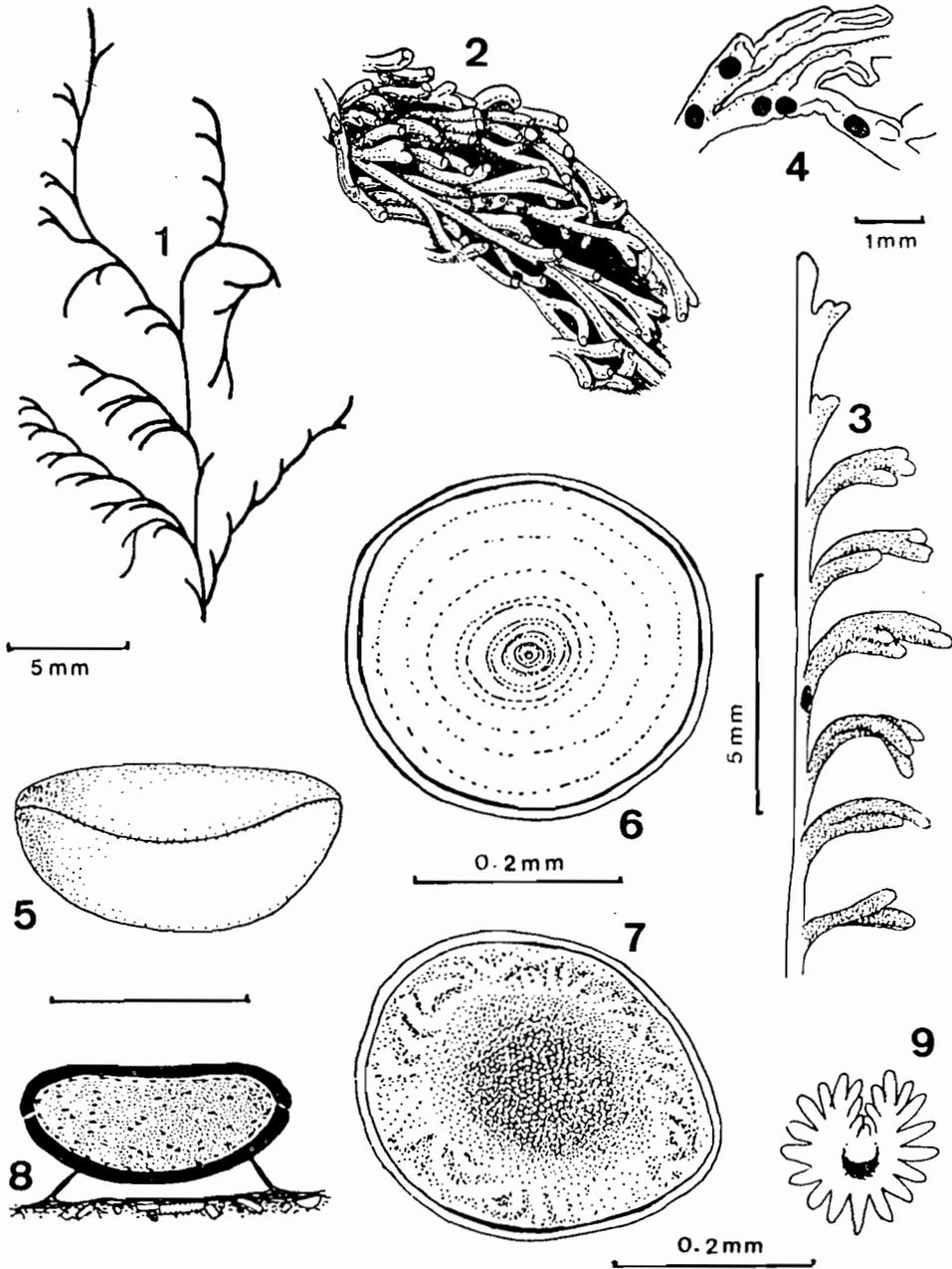


Lámina I. - *Fredericella australiensis browni*.

- 1 : parte de una colonia que crece sobre una alga.
- 2 : centro de una antigua colonia que crece sobre una piedra.
- 3 : rama desprendida de un pólipos con zooecia erigidas.
- 4 : parte clarificada de una colonia mostrando ptychoblastos.
- 5 : vista lateral de un ptychoblasto.
- 6 : valva superior de un ptychoblasto tratado con KOH.
- 7 : valva inferior del mismo ptychoblasto.
- 8 : sección de un sessoblasto.
- 9 : corona de tentáculos de un pólipos joven.

(según MARCUS, 1953).

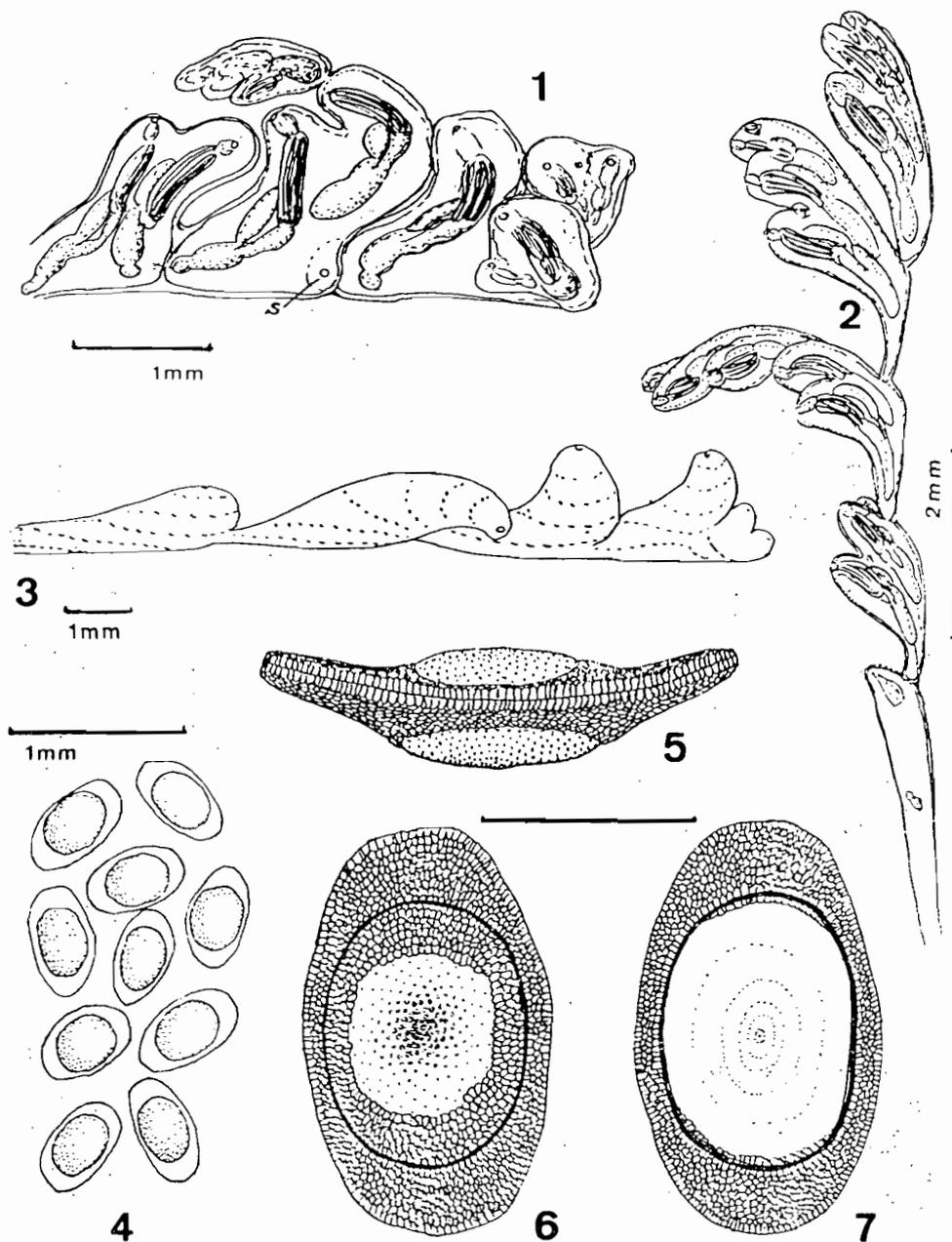


Lámina II. - *Stolella agilis tica*.

- 1 : fragmento aislado de colonia con septa (s).  
 2 : porción estirada de la parte en brote de una colonia.  
 3 : rama rastrera de un pólipos con incrustación de partículas exógenas superficiales.  
 4 : aspecto general de flotoblastos tratados con KOH.  
 5 : vista lateral de un flotoblasto después de tratamiento con KOH.  
 6 : vista del lado superior.  
 7 : vista del lado inferior.

(según MARCUS, 1953)

En el lago Titicaca la encontramos una sola vez en tallos de *Myriophyllum* cerca de la isla de Calahuta, lo que deja suponer que esta subespecie es tal vez más rara que la anterior. En el material de la Percy Sladen Trust Expedition, se colectaron ejemplares de *S. agilis tica* en el lago Lagunilla Lagunilla situado al oeste del lago Titicaca, donde esta especie vive en profundidades situadas entre 12 y 42 metros. No es imposible que estos organismos vivan en niveles idénticos en el lago Titicaca pese a que nosotros no los hayamos colectado nunca a más de una docena de metros de profundidad.

### LOS CELENTERADOS

Aunque muy frecuentes en aguas dulces, los Celenterados de América del Sur han sido objeto de muy escasos estudios, tratando únicamente sobre formas de la cuenca amazónica, ya sea para las hidras o para las medusas (SCHLENZ, 1981).

Con toda probabilidad, existe en el lago Titicaca una sola especie de Celenterado perteneciendo al género *Hydra*, pero del cual no estamos aún en medida de precisar la especie (fig. 2). A menudo presente en nuestras muestras de fauna béntica, sólo daremos aquí un bosquejo de su distribución en la parte boliviana del lago.

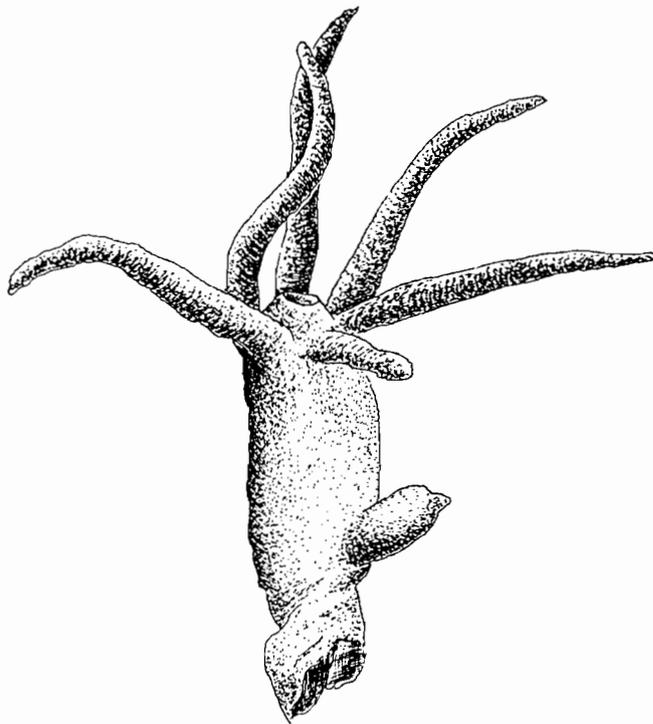


Fig. 2. - Pólipo de *Hydra* sp. del lago Titicaca.

A la escala de esta región, se ha encontrado una abundancia relativa de *Hydra* en los fondos desnudos del Huiñaimarca, superiores a 20 metros de profundidad (más del 33 % del poblamiento béntico de esta zona). Este organismo vive allí en sedimentos compactos areno-fangosos, a una profundidad de unos treinta metros o más, al nivel de la entrada sud del estrecho de Tiquina y en menor abundancia en la fosa de Chúa. Su presencia en estos lugares es un argumento en favor de la existencia de corrientes profundas, aportando oxígeno y alimento. Estos dos factores son ciertamente determinantes para la abundancia de *Hydra* que encontramos a la altura de la desembocadura del río Suchez, en el Lago Mayor ( $Z= 8$  a 15 metros; % relativo del bentos : 20 %).

*Hydra* sp. es un componente regular de los fondos de Carófitas del Huiñaimarca y del Lago Mayor, donde representa respectivamente y en promedio 5 y 10 % de los macro-invertebrados presentes. Densidades absolutas sobrepasando 1.500 individuos para 10 gramos de peso seco de estos vegetales han sido encontradas esporádicamente, aunque densidades de 4 a 500 son muy frecuentes.

Pequeños y de un peso seco sumamente bajo, las hidras del lago Titicaca juegan un rol despreciable en la biomasa, pero su naturaleza de organismos filtradores les confiere, en cambio, una cierta importancia en los procesos de transformación de la materia orgánica.

## *VI.4 b Las esponjas*

NICOLE BOURY-ESNAULT, CECILIA VOLKMER-RIBEIRO

La fauna de esponjas del Altiplano boliviano ha sido muy poco estudiada hasta el momento. En el lago Titicaca, los primeros muestreos de esponjas fueron realizados por la Percy Sladen Expedition en 1937 (GILSON, 1964). El material depositado en Londres en el British Museum of Natural History había sido entonces identificado muy superficialmente por BURTON sin haber sido nunca publicado. Fueron efectuados desde octubre de 1985 hasta el mes de junio de 1986 muestreos faunísticos muy detallados dentro del marco de un programa de investigación sobre el lago Titicaca. Estos muestreos permitieron obtener numerosas muestras de esponjas.

### *Material y métodos*

El material fue extraído por dragados o por recolección de algas con ayuda de un bichero o de un gancho. Después de su separación de las algas, los especímenes de espongiarios fueron fotografiados y luego fijados en formol. Aunque la fijación no haya permitido un estudio citológico minucioso, se pudo realizar un estudio histológico de parte del material. Después de la deshidratación, se incluyeron bloques en araldita, luego se realizaron cortes semifinos y coloreados con azul de toluedina.

### *Estaciones de recolección* (mapa 1)

#### **Lago Menor :**

- 1.- Frente a Huatajata, 0.1 m y 4 m en la zona de totoras y 16-19 m (30.10.85; 6.11.85; 1.5.86; 14.5.86; 17.6.86); muestras n° 853, 854, 8659, 8661.
- 2.- Península de Taraco, 4 m (14.5.86); muestra n° 8658.
- 3.- Península de Taraco, frente a Santa Rosa, 4 m sobre algas (14.5.86); muestra n° 8657.
- 4.- Exutorio del Desaguadero, 3 m en algas (12.5.86); muestra n° 8656.
- 5.- Punta S-E isla Suana, 6-7 m sobre algas (6.11.85); muestra n° 855.

#### **Lago Mayor :**

- 6.- Bahía de Huatapampa en la península de Copacabana; 9 m en algas (29.1.86); muestra n° 611.
- 7.- Bahía de Yunguyo en la Bahía de Copacabana, 3.5 m en zona de totoras, (11.5.86); muestras n° 8654, 8655.
- 8.- Isla del Sol, bahía NW, 7.5 y 10 m sobre algas (10.5.86); muestras n° 8651b, 8652.
- 9.- Isla del Sol, bahía de Challa, 3.5 m (11.5.86); muestras n° 612a, 8653.

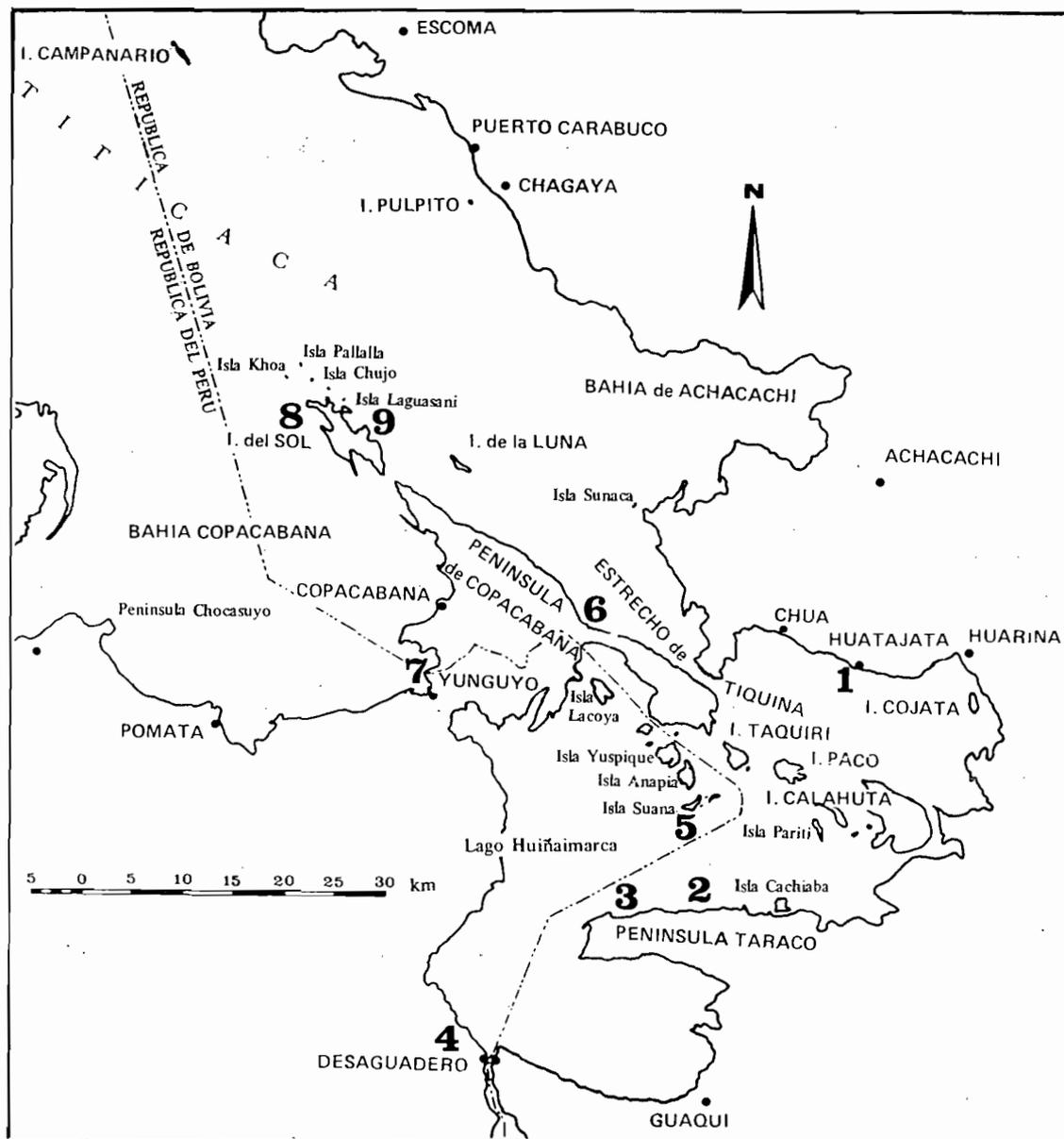
ORSTOM Fonds Documentaire

N° :

36629, ex 2

Cote :

A



### Descripción

#### *Ballviaspongia* n.g

Spongillidae (?) de armazón reticulada posee fascas primarias bien individualizadas, perpendiculares a la superficie. Las únicas espículas presentes son acantoxas. Ausencia de microescleras y de gémulas. Genotipo : *Ballviaspongia wirrmanni*.

*Derivatio nominis*: El nombre del género deriva del lago Ballivián, lago pleistoceno del Altiplano boliviano (LAVENU, 1981). Se dedicó la especie a Denis WIRRMANN que efectuó los muestreos y las observaciones ecológicas.

El holotipo (muestra 8656) está depositado en el Muséum national d'Histoire naturelle de París bajo el número MNHN-NBE-CVR-1990-1. La localidad tipo es el exutorio Desaguadero. Los paratipos se depositaron en la Estación marina de Endoume y los esquizoparatipos en el Museu de Ciências Naturais da Fundação Zoobotânica do Rio Grande do Sul en Puerto Alegre, Brasil (Porifera catalog n° 2039-2044). Los paratipos fueron recolectados en la parte boliviana del lago Titicaca.

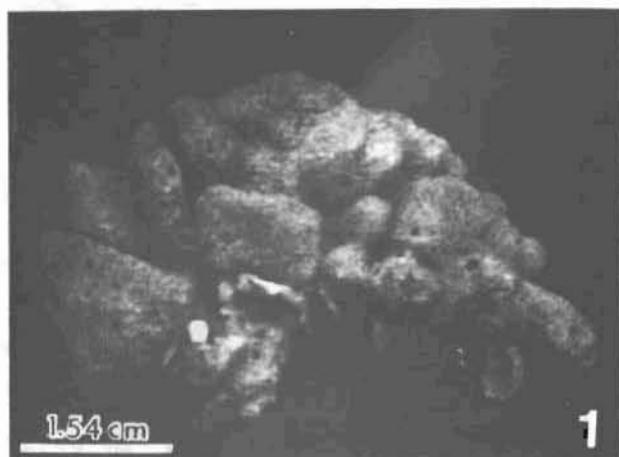


Fig. 1.- Aspecto externo del paratipo 855 proveniente del Huiñaimarca recolectado el 6.11.85.

*Balliviaspongia wirrmanni* n.g., n.sp.

Numerosos especímenes de una esponja encostrada sobre piedras o en manguito alrededor de algas o de cañas. Los especímenes más grandes tienen 15 cm de longitud por 3 cm de ancho, pero no exceden un espesor de 1.5 cm. El color del ejemplar vivo varía del verde vivo al ocre y la consistencia es muy blanda (fig. 1).

La superficie es muy levemente hispida. Los especímenes recolectados en noviembre (primavera austral) estaban en reproducción. Los embriones miden aproximadamente 235 a 265  $\mu\text{m}$  de diámetro.

Las cámaras coanocitarias esféricas tienen en corte un diámetro de 35 a 45  $\mu\text{m}$  lo que representa un volumen de 22450 a 48000  $\mu\text{m}^3$ . Al utilizar el método de evaluación indirecta de RASMONT & ROZENFELD (1981) se puede contar entre 220 y 360 coanocitos por cámara.

### *Esqueleto*

El armazón esquelético reticulado está constituido de haces primarias paralelas. El diámetro de estas haces varía de 16 a 53  $\mu\text{m}$ . Están unidas entre sí por haces secundarias más finas e irregulares. Las espículas de las haces están unidas por esponginas aunque en muy baja cantidad. La extremidad de las haces primarias sobrepasa la superficie que se vuelve así levemente hispida. El esqueleto ectosómico está constituido por una red irregular de mallas mono o biespiculadas tangencial a la superficie.

### *Espículas* (figs. 2-7)

Las únicas espículas presentes son acantoxas rectas o ligeramente curvadas. Las espinas de tamaño variable se detienen a corta distancia de las extremidades que son lisas. En algunos

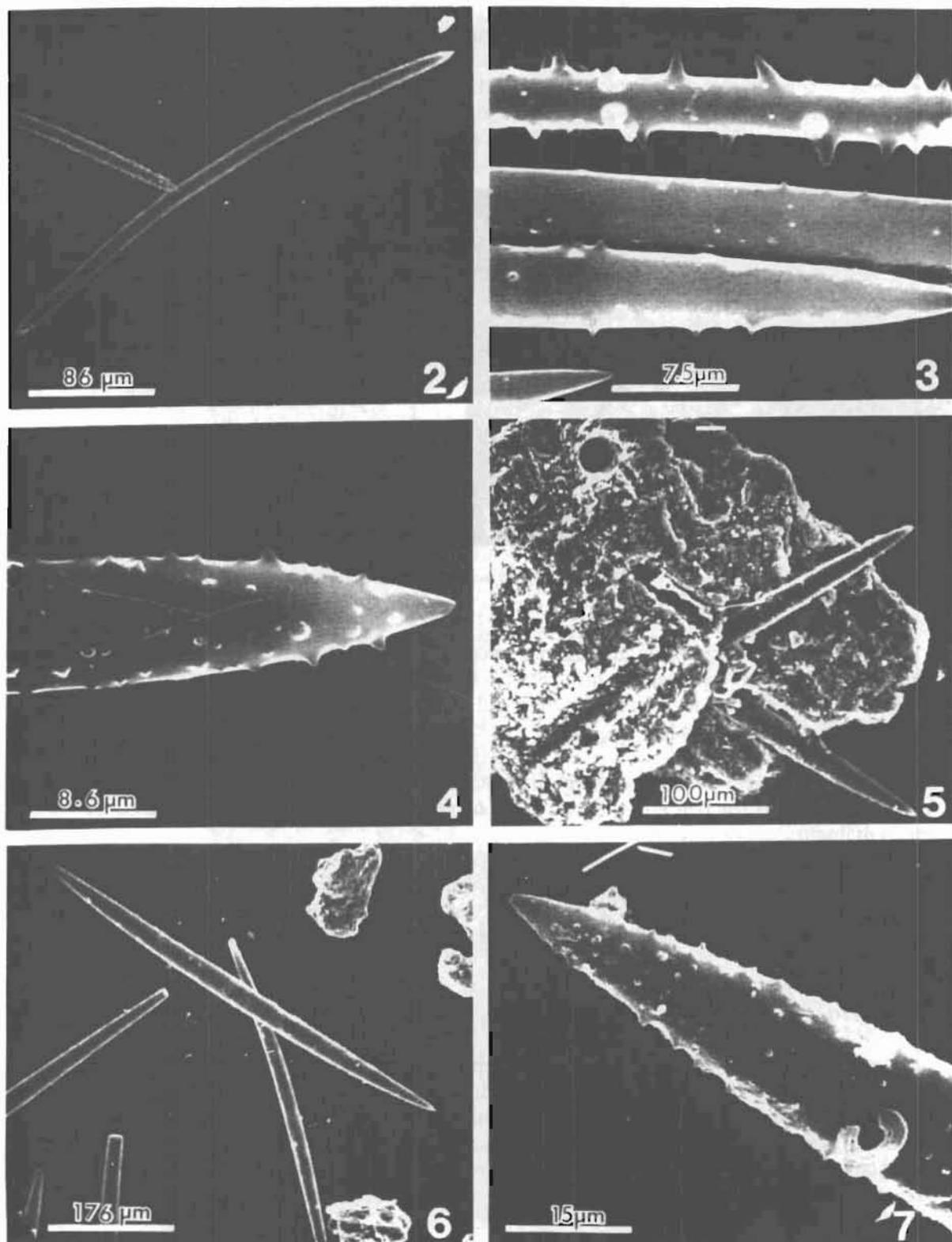


Fig. 2.- Acanthoxas. Microfotografía al MEB.

Fig. 3.- Detalle de las acanthoxas. Notar las variaciones de tamaño de las espinas y del diámetro de las acanthoxas en una misma muestra. Microfotografía al MEB.

Fig. 4.- Detalle de la extremidad de una acanthoxa. Microfotografía al MEB.

Fig. 5.- Espículas provenientes del nivel 166-167 cm del testigo TD1 e incluidas en un grano de arena. Microfotografía al MEB.

Fig. 6.- Espículas del testigo TD1. Microfotografía al MEB.

Fig. 7.- Detalle de la extremidad de una acanthoxa proveniente del testigo TD1.

especímenes, se puede observar espículas que presentan malformaciones con forma de prominencias, ángulo brusco, punta bifida. Generalmente son los especímenes menos profundos que presentan tales malformaciones. Dimensiones de las espículas (10 espículas medidas de cada uno de los 18 especímenes): 153–450/2.6–13  $\mu\text{m}$ , promedio 239.9  $\mu\text{m}$ , desviación estandar 54.3.

### *Habitat*

Esta especie se recolectó entre 0.1 y 19 m en el Huiñaimarca y en la región Sud del Lago Mayor (bahía de Copacabana y alrededor de la isla del Sol). Está a menudo fijada a cañas (totoras) en las cuales se observaron los especímenes más grandes, así como también a algas y piedras. El máximo de abundancia se sitúa en la zona de totoras, o sea hasta 4.5–5 m. de profundidad. Las muestras encontradas por dragados hasta 16–19 m estaban siempre fijadas a piedras.

Esta especie existe en el lago Titicaca desde hace más de 7700 años. Efectivamente pudimos reexaminar uno de los niveles más ricos en espículas de un testigo (TD1) estudiado por WIRRMANN & ALMEIDA (1987) en el Huiñaimarca al S-E de la isla Suana. El nivel 153–155 cm de esta muestra ha sido datado al  $^{14}\text{C}$  de 7700  $\pm$  230 años. Las espículas provienen de un nivel más antiguo (166–167 cm). Son de una sola clase e idénticas a las de la esponja que vive actualmente en el lago (figs. 5–7).

### *Discusión*

A pesar de las diferencias de morfología y de color, todos los especímenes tienen una armazón esquelética y espículas completamente idénticas; sólo muestran pequeñas diferencias individuales. Por lo tanto pertenecen a la misma especie. Esta persiste en el lago con las características espiculares de las muestras actuales desde hace por lo menos 7700 años. Estaba pues presente antes de la fase de desecación comenzada hace 7000 años. Este período de desecación progresiva se desarrolló hasta el establecimiento de condiciones evaporíticas. El agua que permaneció en la parte central del Lago Mayor se volvió entonces muy salada. Es dudoso que *B. wirrmanni* haya podido sobrevivir en esas condiciones. Una reintroducción por los ríos que llenaron nuevamente el lago hace 3650 años es más verosímil. Sería conveniente realizar un estudio del aire de repartición de esta especie en el Altiplano tanto en el actual como en los sedimentos del comienzo del Holoceno.

En el plan sistemático, el hecho importante es la ausencia de gémulas y gemoescleros cualquiera sea la época del año. Los especímenes recolectados por la Percy Sladen Expedition (BMNH-1938:8:8:10), que pudimos reexaminar, no los poseían tampoco. Igualmente hay que subrayar la ausencia de microescleros. Esta especie forma parte de algunas esponjas de agua dulce desprovistas de gémulas y de microescleros. Pertenecen a menudo a géneros monoespecíficos y tienen como punto común el de vivir en lagos donde deben estar menos expuestas a los rigores de las condiciones climáticas como ser la desecación o el frío. Así se ha descrito por ejemplo del lago Baikal la familia de los Lubomirskiidae que comprende tres géneros, del lago Ochrida (sud de Yugoslavia) el género *Ochridaspongia* ARNDT, 1937, del lago Tiberíades (Medio Oriente) los géneros *Cortispongilla* ANNANDALE, 1913 y *Nudospongilla* ANNANDALE, 1913 y del lago Malawi (África del Este) el género *Malawispongia* BRIEN, 1972. La sistemática de las esponjas de agua dulce se basa esencialmente en las características de las gémulas, de sus gemoescleros y

microescleros. Como lo ha subrayado BRIEN (1972), la sistemática de las formas que carecen de esas características es muy difícil y sería necesario utilizar otros criterios además del esqueleto, como ser criterios citológicos, bioquímicos o embriológicos. Como consecuencia del distanciamiento geográfico de las diferentes especies sin gémulas, los autores han juzgado necesario describirlas como géneros nuevos hasta que se pueda estudiar de una manera más detallada sus caracteres citológicos o bioquímicos. BRIEN (1973) las reúne en una misma subfamilia, los Globulospongillinae, pero nos parece difícil definir un grupo únicamente por criterios negativos: ausencia de microescleros, ausencia de gémulas y ausencia de gemoescleros. Esta ausencia de reproducción asexual parece estar ligada a las condiciones ecológicas (BRIEN, 1958). Estas condiciones permitirían a especies incapaces de reproducirse asexualmente vivir en grandes lagos, o por el contrario no permitirían a la reproducción asexual manifestarse en especies que la posean. Para verificar estas hipótesis, habría que observar la presencia eventual de esta esponja y de gémulas en los ríos del Altiplano.

Todos los grupos zoológicos presentes en el lago muestran un grado alto de endemismo (GILSON, 1964).

Por todas estas razones, la especie de Spongiarios del lago Titicaca es atribuida al nuevo género *Balliviaspongia*, con su especie tipo *B. wirrmanni*. Hay que notar que su armazón corresponde exactamente a la de los Haplosclerida (Demospongiae). El volumen de sus cámaras coanocitarias y el número de coanocitos por cámara son del mismo orden de magnitud que los de *Ephydatia fluviatilis* (RASMONT & ROZENFELD, 1981) y de los Haplosclerida marinos. A pesar de la ausencia de gémulas y microescleros los incluimos por ahora en los Spongillidae, hasta que pueda realizarse un estudio citológico o bioquímico precisando sus afinidades con otros géneros de esponjas de agua dulce.

### **Agradecimientos**

Agradecemos mucho al Dr. D. WIRRMANN que nos confió el estudio de estas muestras y nos suministró todas las indicaciones ecológicas, a Shirley STONE del British Museum of Natural History de Londres por el préstamo de las muestras de la Percy Sladen Expedition y a Chantal BEZAC por su asistencia técnica. Una beca de investigación del CNPQ brasileño (Proc. 30.6134/76) y viáticos de campo (409734-88.8-20) fueron otorgados a C. VOLKMER-RIBEIRO para realizar este trabajo.

## VI.4 c *Los oligoquetos bénticos*

MICHEL LAFONT, JACQUES JUGET

A fines del último siglo fueron establecidos los primeros inventarios de los oligoquetos acuáticos de América del Sur, como lo precisa GAVRILOV (1981) en una reciente compilación bibliográfica de los trabajos relativos a los oligoquetos acuáticos de las regiones tropicales de este continente. Los oligoquetos acuáticos del lago Titicaca, con excepción de las investigaciones de CERNOSVITOV (1939) que describe varios taxones nuevos provenientes de este lago, no habían sido objeto de estudios particulares.

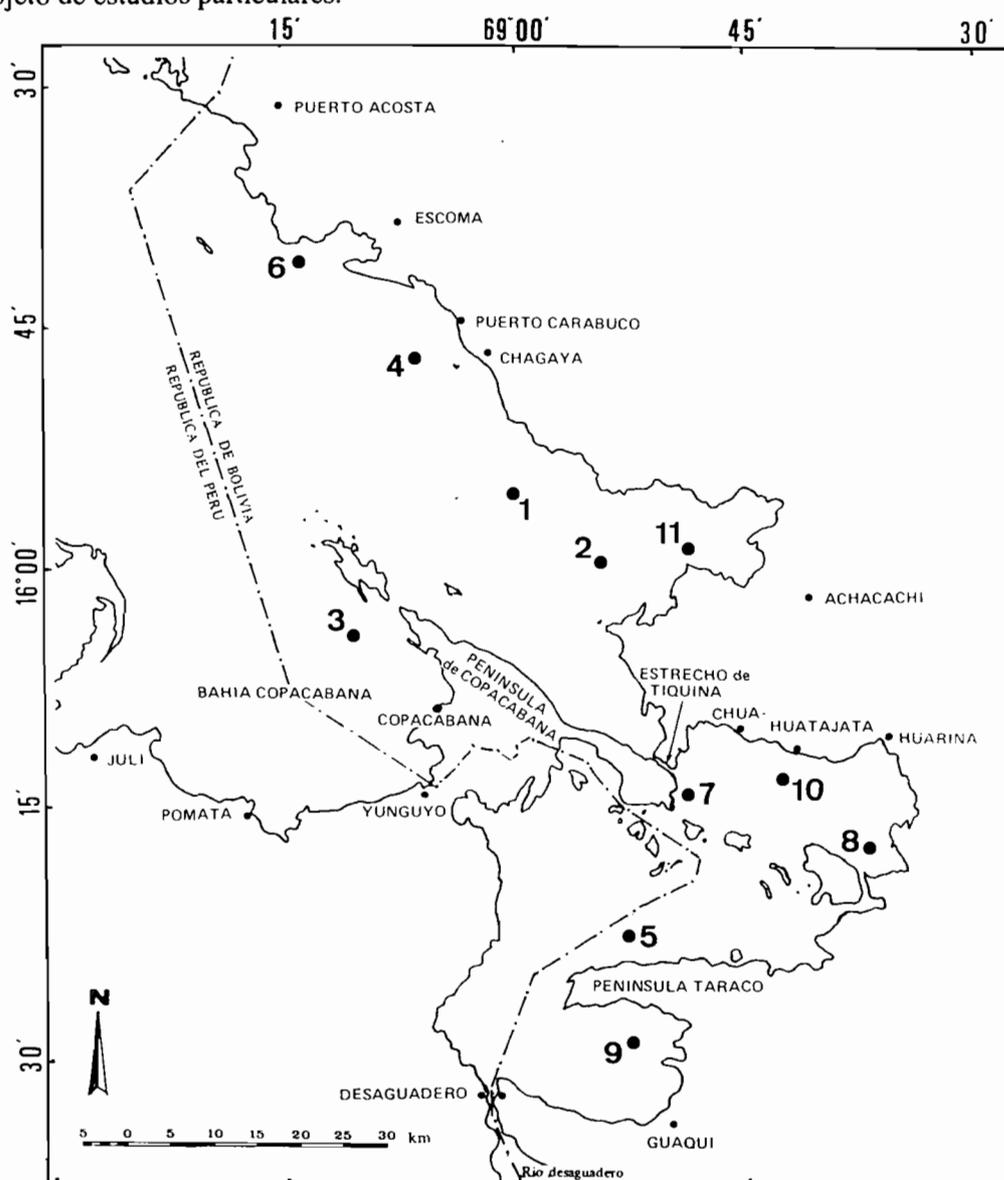


Fig. 1. - Ubicación de los puntos de muestreo del material estudiado.

ORSTOM Fonds Documentaire

N° 36630, ex 2

Cote A

El estudio detallado del material colectado por ORSTOM en la parte boliviana del lago Titicaca (DEJOUX, 1988 y este volumen) es interesante por las siguientes razones :

- ofrece la ocasión de comparar la fauna de oligoquetos de este lago a la de otros tipos de medio del continente sudamericano, principalmente los lagos bolivianos de montaña cuyo inventario está realizándose (DEJOUX y WASSON, en impresión; JUGET y LAFONT, en preparación);

- el muestreo del bentos, escalonado entre -4 y -175 m de profundidad, permite precisar el impacto de algunos factores, tales como el grado de oxigenación y la salinidad de las aguas, sobre la fisionomía global y la repartición batimétrica de las poblaciones de oligoquetos.

### ***Lista de las especies colectadas*** (cuadro 1)

Por lo menos once especies han sido reconocidas en las doce muestras examinadas. Siete pertenecen a un conjunto de formas banales y cosmopolitas (*Potamothrix hammoniensis*, *P. heuscheri*, *P. bavaricus*, *Tubifex ignotus*, *Limnodrilus hoffmeisteri*, *L. udekemianus*, *Nais pardalis*). Tres especies forman parte de la fauna censada en América del Sur (GAVRILOV, 1981) : se trata de *Bothrionerum americanum*, *Isochaeta baicalensis* y *Dero sawayai* (lám. I, figs. 1 a 12).

En la zona litoral, en las estaciones 6 y 8, notamos la presencia de un *Rhyacodrilus* desprovisto de sedas capilares (lám. I, figs. 13 a 15). La diagnosis corresponde a la de un taxón ocupando una posición intermediaria entre *R. stephensoni* y *R. komarovi*, descrito recientemente por TIMM (1990) y procedente del río Komarovka (Siberia oriental).

### ***Ecología y distribución***

Es sorprendente constatar que la lista del cuadro 1 sólo contiene cuatro especies anteriormente censadas en el lago Titicaca (GAVRILOV, 1981 ; HARMAN *et al.*, 1988) : *B. americanum*, *I. baicalensis*, *L. hoffmeisteri* y *N. pardalis*. Esta observación faunística conduce a consideraciones ecológicas interesantes. Por una parte, la zona profunda del lago aparentemente no había sido objeto de prospecciones recientes, al contrario de la zona litoral (MARTINEZ-ANSEMIL y GIANI, 1986 ; HARMAN *et al.*, 1988). Por esta razón, taxones tales como *I. baicalensis* o *D. sawayai* provienen exclusivamente de muestras de la zona litoral o sublitoral (puntos 5 a 11, cuadro 1). Por otra parte, los puntos situados en la zona profunda inferior a la isobata -100 m y considerados en este estudio, son sólo poblados por tres especies banales (*P. heuscheri*, *P. hammoniensis*, *P. bavaricus*) y características de los fondos de lagos con déficits marcados en oxígeno disuelto (MILBRINK, 1983). La predominancia de *P. bavaricus*, probablemente debida en parte a factores estacionales, tiene también que relacionarse con los contenidos en sales disueltas de las aguas del lago, que se revelan ricas en cloruros (CARMOUZE *et al.*, 1977). Esta especie soporta, en efecto, salinidades elevadas en los estuarios (TIMM, 1970). No es sin interés recordar sobre este tema las investigaciones de la fauna bética del lago Tchad (CARMOUZE *et al.*, 1972). Estos trabajos demuestran que algunos oligoquetos, por ejemplo los Alluroididae, desaparecen cuando la conductividad eléctrica de las aguas alcanza 420  $\mu$ S y son reemplazados, a partir de este límite, por los Tubificidae.

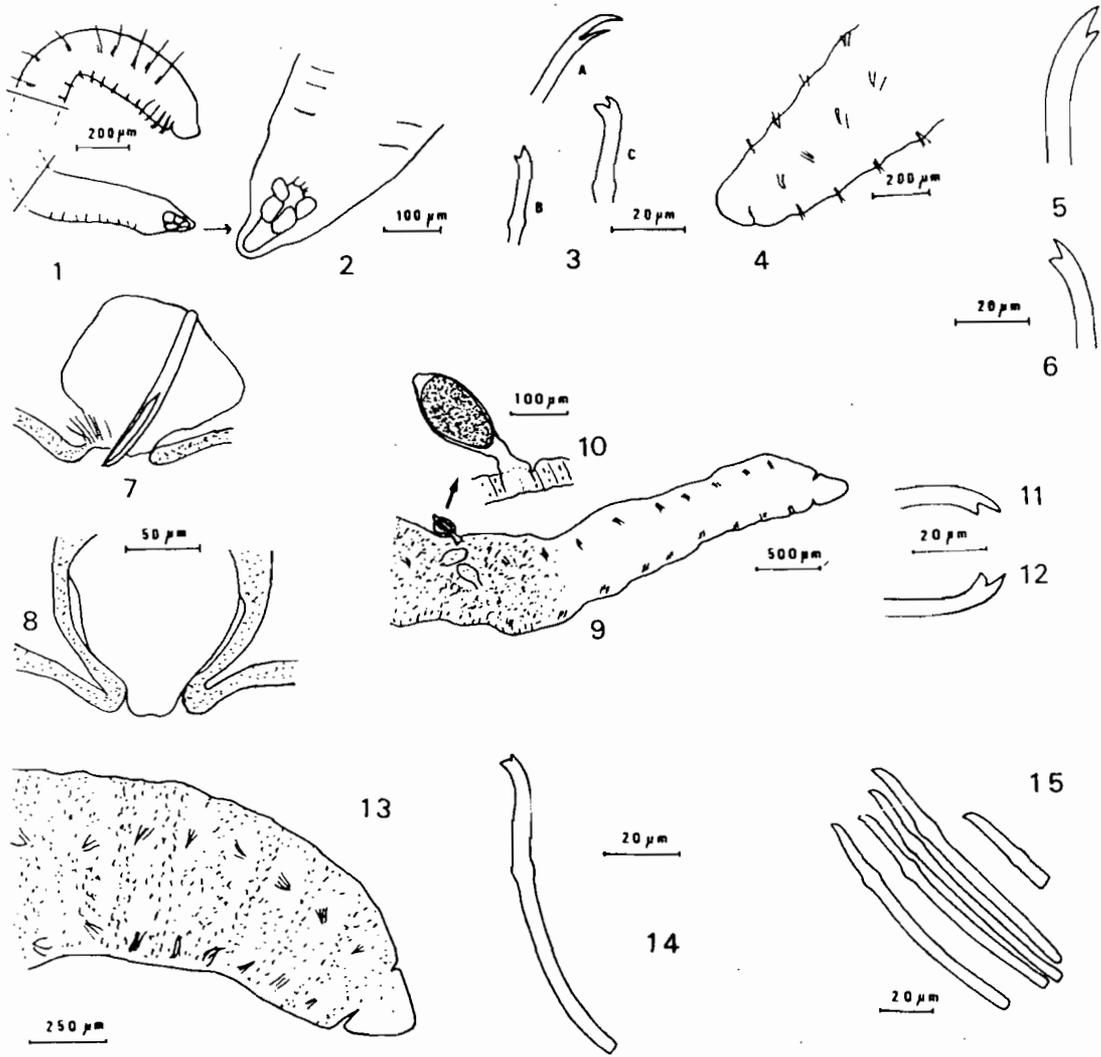
### ***Discusión, conclusión***

Una de las originalidades de la fauna de oligoquetos del lago Titicaca es, paradójicamente, la presencia de especies banales y cosmopolitas tales como las tres especies de

Puntos :	LAGO MAYOR							LAGO MENOR					A	B	C
	3	2	4	4 (1)	1	11	6	7	10	5	9	8			
	Profundidades (m) :	175	165	153	150	127	65	8	33	11	9,5	7			
	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	%	
<b>TUBIFICIDAE</b>															
Inmaduros de Tubificidae															
con sedas capilares	64,3	83,3	76,9	93,8	84	70,6	80	70,8	55,6	63,2	69,2	56,2			
Inmaduros de Tubificidae															
sin sedas capilares	-	-	-	-	8	5,9	10	9,2	27,8	21	23,1	20,3			
<i>Potamothrix hammoniensis</i>	7,1	-	-	6,2	-	-	-	-	-	-	-	-			
<i>Potamothrix bavaricus</i>	28,6	13,9	15,4	-	8	17,6	-	8,3	11,1	15,8	7,7	4,7			
<i>Potamothrix heuscheri</i>	-	2,8	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			
<i>Tubifex ignotus</i>	-	-	-	-	-	-	-	2,5	-	-	-	1,6			
<i>Limnodrilus udekemianus</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	5,5	-	-	1,6			
<i>Bothrioneurum americanum</i>	-	-	7,7	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*		
<i>Isochaeta baicalensis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	4,7	*		
<i>Limnodrilus hoffmeisteri</i>	-	-	-	-	-	5,9	-	-	-	-	-	-	*		
<i>Rhyacodrilus</i> sp.	-	-	-	-	-	-	10	-	-	-	-	4,7			
<b>NAIDIDAE</b>															
<i>Dero obtusa</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-			*
<i>Dero sawayai</i>	-	-	-	-	-	-	-	7,5	-	-	-	6,2			
<i>Nais andina</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*		*
<i>Nais pardalis</i>	-	-	-	-	-	-	-	1,7	-	-	-	-	*		*
<i>Nais variabilis</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*		*
<i>Pristina leydyi</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	*		*

LOS OLIGOQUETOS BENTICOS

Cuadro 1. - Lista y frecuencias relativas de los oligoquetos censados en el lago Titicaca a diversas profundidades durante el mes de octubre de 1986 ; A : especies señaladas por GAVRILOV (1981) ; B : especies señaladas por HARMAN *et al.* (1988) ; C : especies señaladas en la zona litoral por MARTINEZ-ANSEMIL y GIANI (1986) ; (1) muestreos efectuados en junio de 1986.



## Lámina I

1-3 *Dero sawayai* Marcus, 1943

1 : Parte anterior y parte posterior del animal

2 : Detalle de la fosa branquial posterior

3 : Sedes

A : ganchos ventrales anteriores (segmento IV)

B : Agujas dorsales

C : Ganchos ventrales posteriores (segmento XII)

4-8 : *Isochaeta baicalensis* (Michaelsen, 1901)

4 : Extremidad anterior

5 : Ganchos anteriores (dorsales y ventrales, segmento IV)

6 : Ganchos posteriores (segmento XVIII)

7 : Seda espermatecal (segmento X)

8 : Poro genital masculino (segmento XI)

9-12 *Bothrioneurum americanum* Beddard, 1894

9 : Extremidad anterior de un espécimen sexualmente maduro (los primeros 11 metamerios)

10 : Espermatoforo (entre los metamerios X y XI)

11 : Ganchos anteriores (segmento IV)

12 : Ganchos posteriores (segmento XX)

13-15 *Rhyacodrilus* sp.

13 : Extremidad anterior del animal (los primeros 9 metamerios)

14 : Ganchos dorsales y ventrales

15 : Conjunto de sedas penianas (segmento XI)

Tubificidae del género *Potamothrix*, que están ausentes en otros lagos de montaña de Bolivia (JUGET y LAFONT, en preparación). Es también importante mencionar la ausencia o la rareza en el material estudiado de taxones típicamente sudamericanos, así como *Epirodrius antipodum* y *Bothrioneurum americanum*, frecuentemente observados en la zona profunda de los otros lagos bolivianos. Lógicamente, las bajas oscilaciones térmicas anuales de las capas de agua superficiales del lago Titicaca (entre los extremos de 10 y 15°C, CARMOUZE *et al.*, 1977 ; LAZZARO, 1985), debidas al efecto conjugado de la altitud elevada (3.809 m) y de la latitud tropical (16,5°), podrían constituir un contexto climático favorable para la homogeneización de las poblaciones de montaña en los lagos sudamericanos.

Dos particularidades ligadas a la fisiografía y a la hidroquímica del lago Titicaca aportan quizás elementos de explicación a la paradoja evocada más arriba :

- Se sabe que el lago Titicaca se divide en dos planos de agua principales, el lago Mayor, con una profundidad media de 134 m y con 285 m de profundidad máxima, y el Lago Menor del cual el 67 % del volumen de las aguas corresponden a profundidades < 10 m. El Lago Mayor, contrariamente al Lago Menor, podría clasificarse entre los lagos eutrofos (LAZZARO, 1985). Esta eutrofia se traduce principalmente por el aspecto clinógrado de las concentraciones en O<sub>2</sub> disuelto, asociada, más allá de la isobata -100 m, a un déficit permanente en oxígeno. Ahora bien, es precisamente a profundidades de >150 metros, donde hay déficits marcados en oxígeno disuelto, que se colectan, prácticamente solas, las tres especies del género *Potamothrix*.

- La fuerte conductividad eléctrica común a las aguas del Lago Mayor y del Lago Menor (del orden de 1.400 a 1.500  $\mu\text{Scm}^{-1}$  a 25°C), debida principalmente a las concentraciones elevadas en iones Na<sup>+</sup> y Cl<sup>-</sup>, constituye un otro elemento de respuesta. Esta concentración elevada en Na Cl estaría al origen, como lo hemos señalado más arriba, de la predominancia de Tubificidae y de la especie *P. bavaricus*.

Sin embargo, se debe conservar cierta prudencia puesto que los datos estudiados son poco numerosos con relación al tamaño del lago. Estudios complementarios, tomando en cuenta las características físico-químicas de los sedimentos, serían sin lugar a dudas interesantes en este contexto.



## VI.4 d Los Tricládidos y los Hirudíneos

CLAUDE DEJOUX

### LOS TRICLADIDOS

Estos organismos son extremadamente abundantes en el lago Titicaca, así como en la mayoría de los medios acuáticos de los Andes y del Altiplano, hecho ya señalado por de BEAUCHAMP (1939) en su estudio del material colectado por la expedición Percy Sladen.

Un primer vistazo sobre los Tricládidos del lago Titicaca nos hace pensar en la presencia de numerosas especies, por ser tan grandes las diferencias de coloración e incluso de forma. En realidad existe en el lago una sola especie, cosmopolita y muy banal en los Estados Unidos : *Euplanaria dorotocephala* Woodworth, 1897. Se trata de una especie que según de BEAUCHAMP (*op. cit.*) había sido ya descrita por primera vez en la isla de Trinidad, por KENNEL, en 1888.

La diversidad de apariencia de este Tricládido es el origen de múltiples descripciones con diferentes apelaciones, que condujeron por lo menos a una decena de sinonimias. Numerosas diagnósis se basan en el carácter endémico de ciertas formas, como por ejemplo en el caso de los individuos descritos con el nombre de *Dugesia titicana*, por HYMAN, en 1939.

### Descripción sucinta de la especie

Sin hacer una descripción completa de *Euplanaria dorotocephala*, presentaremos aquí los caracteres generales de su morfología y de su estructura. El tamaño medio de los individuos sexuales es del orden de 8 a 10 mm, pero los valores extremos que se conocen son de respectivamente 5 y 17 mm. La forma general es alargada, el ancho siendo alrededor de 1/5 de la longitud (fig. 1). La boca se encuentra cerca de los 7/10 de la longitud, el poro genital estando más cerca de la boca que de la extremidad posterior del cuerpo. La cabeza, característica, tiene una forma de ojiva, inscrita en un triángulo equilátero limitado por dos aurículas laterales sobresalidas e igualmente triangulares. Esta forma puede desde luego alterarse en los individuos fijos, las aurículas permanecen sin embargo más claras que el resto del cuerpo. Los ojos están situados a nivel del borde superior de las aurículas, en el borde interno de un área sin pigmentos.

En el ejemplar vivo, la coloración puede variar del negro más oscuro a beige claro, los dos lados pudiendo ser o no tan intensivamente coloreados, la espalda siendo a veces más oscura. La base de la ornamentación que se percibe solamente en los individuos muy oscuros está constituida de dos tramos oscuros que van de un extremo al otro del cuerpo y convergen hacia adelante delimitando un área central más clara.

Según la morfología interna descrita detalladamente por de BEAUCHAMP (*op. cit.*), el cerebro es en forma de V invertido y los numerosos secum digestivos (alrededor de 35) están desigualmente repartidos en cada rama lateral. Los testículos pueden ser dorsales o ventrales según los individuos ; los ovarios están situados a la altura de los 4° y 5° secum digestivos. El pene es relativamente corto, con una parte libre cónica, raramente afilada.

ORSTOM Fonds Documentaire

N° 36631, et 2

Cote A

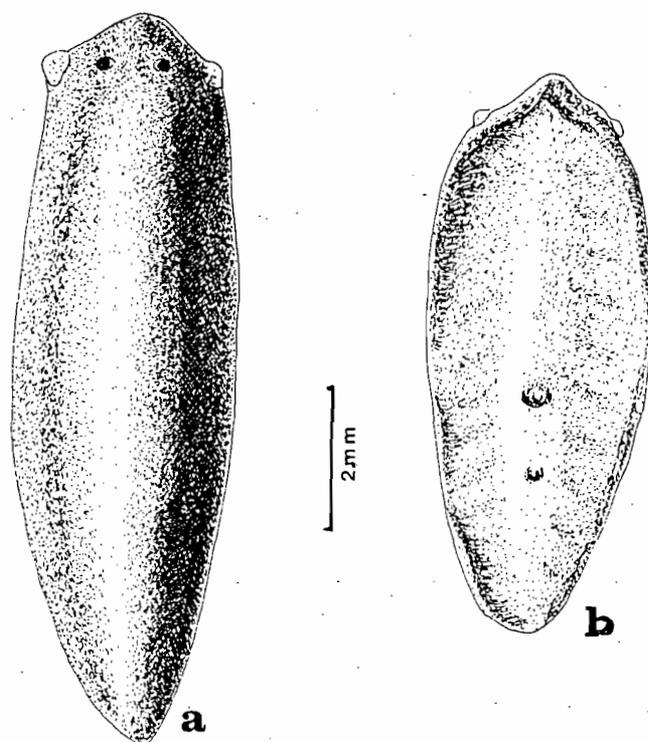


Fig. 1. – *Euplanaria dorocephala*, a) vista dorsal ; b) vista ventral.

### Ecología y repartición

*E. dorocephala* se encuentra tanto en aguas corrientes como en los medios lénticos. En el lago Titicaca, es particularmente abundante bajo piedras y cantos rodados de las orillas donde su concentración puede sobrepasar 5.000 individuos por metro cuadrado. Generalmente, el tipo claro es más frecuente que el tipo oscuro que predomina en aguas corrientes. Si esta especie afecciona muy particularmente los substratos compactos y bien oxigenados de las zonas de orilla, también se la encuentra en abundancia en las macrofitas inmersas. Allí puede constituir cerca de la mitad de los invertebrados epifíticos, como se puede juzgar por los porcentajes que hemos evaluado en un estudio reciente de los macro-invertebrados asociados a la vegetación acuática de la parte boliviana del lago (DEJOUX, en preparación).

<i>Myriophyllum elatinoides</i> de superficie	: 3,7 %	<i>Myriophyllum</i> de fondo	: 6,2 %
<i>Elodea potamogeton</i>	: 45,6 %	<i>Chara</i> spp.	: 1,7 %
<i>Schoenoplectus tatora</i>	: 11,8 %	<i>Potamogeton striotus</i>	: 1,1 %
<i>Ranunculus trichophyllus</i>	: 25,5 %	Crucífero indeterminado	: 45,4 %

*E. dorocephala* ha sido encontrada en toda la parte boliviana del lago, hasta una profundidad de 9,5 m que parece ser su límite de repartición. MEDINA (1982), MORALES *et al.*, (1989) la señalaron en la parte peruana, sin embargo, estos autores observan su ausencia en la parte interior de la bahía de Puno, zona del Lago Mayor fuertemente eutrofizada.

Si se juzga por las informaciones dadas por de BEAUCHAMP (*op. cit.*), que señala su presencia muy frecuente en las aguas de los Estados Unidos «... del Atlántico al Pacífico y en los lagos grandes...», y en el Caribe (Trinidad), *E. dorocephala* aparece finalmente como una forma muy cosmopolita.

## LOS HIRUDINEOS

Según RINGUELET (1978, 1981), la literatura referente a los Hirudíneos neotropicales y más especialmente a los de América del Sur es muy poco abundante. Estos organismos están diseminados en el conjunto del continente sudamericano de acuerdo a asociaciones taxonómicas regionales, correspondiendo a grandes zonas ecológicas en relación con la altitud y la latitud. Los Andes constituyen una de estas regiones. A nuestro conocimiento, cuatro especies han sido señaladas en el lago Titicaca, perteneciendo todas al orden de los Glossosiphoniiformes y a la familia de los Glossosiphoniidae.

– *Gloiobdella michaelsoni* BLANCHARD, 1900

Esta especie ha sido colectada en Puno así como en el río Desaguadero. Es una especie cosmopolita, conocida también en Argentina, Brasil, Chile, Paraguay y Uruguay.

– *Helobdella festai* DEGUAL, 1916

También conocida en Ecuador, ha sido colectada en la bahía de Juli y en la bahía de Puno (RINGUELET, 1981).

– *Helobdella simplex* MOORE, 1911

Esta especie señalada en Pomata así como en la bahía de Puno (RINGUELET, *op. cit.*) es también conocida en Argentina y Uruguay.

– *Helobdella titicacensis* RINGUELET, 1959

Conocida en Puno y en Pomata (RINGUELET, 1960), esta especie no es endémica del lago Titicaca ya que es señalada también por este autor en los ríos y lagos de altura del Perú.

### *Repartición de los Hirudíneos en la parte boliviana del lago*

Las listas de especies que acabamos de ver corresponden a muestreos geográficamente limitados en el Lago Mayor, puesto que conciernen únicamente la bahía de Puno y la región de Pomata y de Juli. Estudios más completos habrían mostrado que los Hirudíneos tienen una distribución mucho más extensa y que quizás otras especies se encuentran en el Titicaca. Se sabe que la identificación, aun genérica, necesita a menudo un estudio endosomático, además de una fijación particular en la colección. No habiendo realizado ninguno de los dos en nuestro estudio extensivo de la fauna béntica del lago, los siguientes datos de repartición conciernen pues la familia de los Glossosiphoniidae en su conjunto.

Los Hirudíneos pueblan prácticamente todos los grandes biotopos del lago, desde las orillas batidas por las olas (bajo piedras y cantos rodados), hasta los sedimentos desnudos a grandes profundidades, ya que el ejemplar encontrado a gran profundidad fue colectado en el Lago Mayor a 175 metros de fondo.

En abundancia relativa, pero también absoluta, es bajo los cantos rodados de orilla que se encuentra la mayor riqueza y densidades de 3 a 400 individuos por metro cuadrado no son raras. Su densidad relativa puede sobrepasar 3 % de la población béntica de este tipo de medio, generalmente muy rico en macro-invertebrados (cf. cap. VI.4h).

Los Hirudíneos constituyen un componente frecuente de los herbarios inmersos, pero de manera general no sobrepasan 2 % del poblamiento de invertebrados de estos medios. A una escala de análisis más fina, son las *Chara* que tienen las densidades más fuertes (5 % del conjunto de los macro-invertebrados presentes y 60 ind./m<sup>2</sup>).

Sobre fondos de sedimentos desnudos situados a profundidades medias, generalmente no llegan a 2 % del conjunto de los poblamientos bénticos presentes y las densidades máximas encontradas son apenas de 20 individuos por metro cuadrado.

En conclusión, y aunque distribuidos muy ampliamente a la escala del lago, los Hirudíneos deben, sin embargo, ser considerados como un grupo menor en este medio.



## VI.4 e *Los moluscos*

CLAUDE DEJOUX

Relativamente de poco volumen y más bien fáciles de transportar, los moluscos terrestres y acuáticos han sido a menudo objeto de colecciones durante las expediciones de los grandes viajeros del último siglo y probablemente son, respecto al lago Titicaca, los organismos que se encuentran más frecuentemente en los museos.

Pese a eso, la fauna malacológica de este gran lago permanece mal conocida y aspectos tales como su biología o su ecología son poco o no estudiados, aunque estos organismos juegan ciertamente un rol muy importante en la producción así como a nivel de la descomposición de la materia orgánica de las zonas poco profundas, particularmente en el Huiñaimarca.

### *Reseña histórica de los estudios*

Muchos de los primeros muestreos fueron ocasionales, realizados en la orilla o a baja profundidad y dieron lugar a las primeras descripciones de especies. Cabe así citar los trabajos de D'ORBIGNY (1835, 1835-47), PILSBRY y VANATTA (1896), BAVAY (1906), PILSBRY (1924). Posteriormente hay que esperar los trabajos efectuados por la Percy Sladen Trust Expedition en 1937 (GILSON, 1939) para que sean realizados estudios más sistemáticos y den lugar a las publicaciones de HAAS (1955, 1957) donde son descritos cinco nuevos géneros y nueve especies nuevas. Algunos años más tarde, BLUME (1958) publica un complemento al estudio de *Littoridina* y *Strombopoma*, basándose en colecciones efectuadas por investigadores del Museo de Historia Natural de Munich.

Desde esta época, nadie más ha parecido interesarse nuevamente a este grupo y habrá que esperar los estudios de MEDINA (1983 a y b), los muestreos efectuados en el curso de un viaje en los Andes en 1975 por HINZ (KUIPER y HINZ, 1983), y nuestros propios trabajos (DEJOUX, 1988 ; DEJOUX, en preparación) para adquirir nuevos datos sobre los moluscos del lago Titicaca. Excepto las colecciones de HINZ, estos nuevos trabajos no están, sin embargo, específicamente orientados a los moluscos, sino que conciernen estudios más extensos de la fauna béntica, sea de la bahía de Puño en el caso de MEDINA, sea abarcando el Huiñaimarca y la parte boliviana del Lago Mayor, en nuestro caso.

### *Sistemática, endemismo y polimorfismo*

Como para algunos otros grupos de organismos (ostrácodos, anfípodos, batracianos...), el malacólogo que examina los moluscos del lago Titicaca se encuentra en presencia de una gran variabilidad de las formas en función de los lugares de colección, variabilidad que conducía los primeros sistemáticos a multiplicar las especies y los siguientes a intentar agruparlas, siendo HAAS (1955) el que realizó el esfuerzo más importante en este aspecto.

Presentamos en las siguientes líneas una lista de las especies conocidas, sin, por razones de concisión, mencionar las diferentes sinonimias de cada especie. Para esto el lector puede consultar el trabajo de HAAS citado más arriba.

ORSTOM Fonds Documentaire  
 N° 36632, ex 2  
 Cote A

## GASTEROPODOS

## PLANORBIDAE

- Tropicorbis (Lateorbis) canonicus* COUSIN, 1887  
*Taphius montanus* D'ORBIGNY, 1835

## ANCYLIDAE

- Anisancylus crequii* BAVAY, 1904

## HYDROBIIDAE

- Littoridina stiphra* HAAS, 1955  
*Littoridina lacustris* HAAS, 1955  
*Littoridina profunda* HAAS, 1955  
*Littoridina berryi* PILSBRY, 1924  
*Littoridina andecola* D'ORBIGNY, 1835  
*L.a. ssp. neveui*  
*L.a. ssp. andecola*  
*L.a. ssp. culminea*  
*Littoridina aperta* HAAS, 1955  
*Littoridina forsteri* BLUME, 1958  
*Strombopoma ortonii* PILSBRY, 1924  
*S.o. ssp. ortonii* BLUME, 1958  
*S.o. ssp. schindleri* BLUME, 1958  
*Rhamphopoma magnum* HAAS, 1955  
*Rhamphopoma parvum* HAAS, 1955  
*Heligmopoma umbilicatum* HAAS, 1955  
*Brachypyrgulina carinifera* HAAS, 1955  
*Limnothauma crawfordi* HAAS, 1955  
*Ecpomastrum mirum* HAAS, 1957

## LAMELIBRANQUIOS

- Sphaerium titicacense* PILSBRY, 1924  
*Sphaerium forbesii* PHILIPPI, 1869  
*Sphaerium lauricochae* PHILIPPI, 1869  
*Pisidium meierbrooki* KUIPER y HINZ, 1983

Al conjunto de estas especies ya señaladas en la literatura, debemos agregar dos otras, nuevas, una de las cuales, perteneciente al género *Rhamphopoma*, ha sido muestreada esporádicamente en diferentes lugares de la parte boliviana del lago, y la segunda, perteneciente probablemente al género *Littoridina*, es por ahora sólo conocida en la zona de la orilla de la isla del Sol.

Entre todas las especies señaladas en el lago Titicaca, el grado de endemismo es muy grande. Algunas de ellas como *Ecpomastrum mirum*, *Brachypyrgulina carinifera*, *Limnothauma crawfordi*... no han sido nunca encontradas fuera de este medio; otras como *Taphius montanus* son señaladas solamente en algunos biotopos acuáticos cercanos del lago.

Para por lo menos dos géneros, *Taphius* y *Littoridina*, existe un polimorfismo muy pronunciado cuyas causas exactas son todavía muy poco conocidas. El caso de polimorfismo más complejo es ciertamente aquél presentado por el género *Taphius* y se ha debido esperar a los trabajos de HAAS (1955) para clarificar un poco la sistemática de este grupo, sin llegar, según nuestra opinión, a dar una solución definitiva al problema. HAAS propone el establecimiento de una descendencia morfológica evolutiva bífida, partiendo de una forma tipo que sería *Taphius montanus* D'ORBIGNY, la forma menos especializada (!).

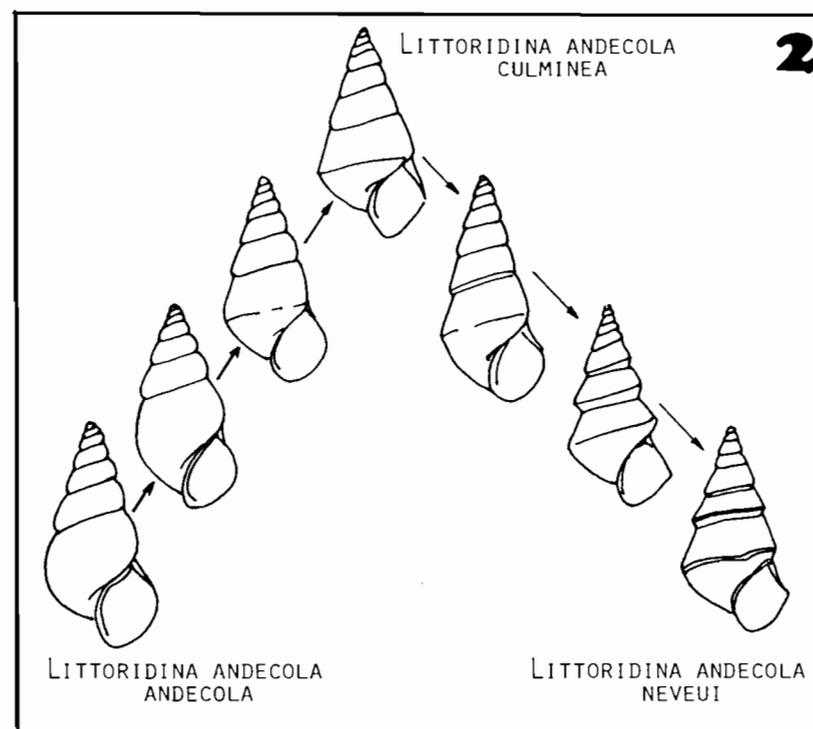
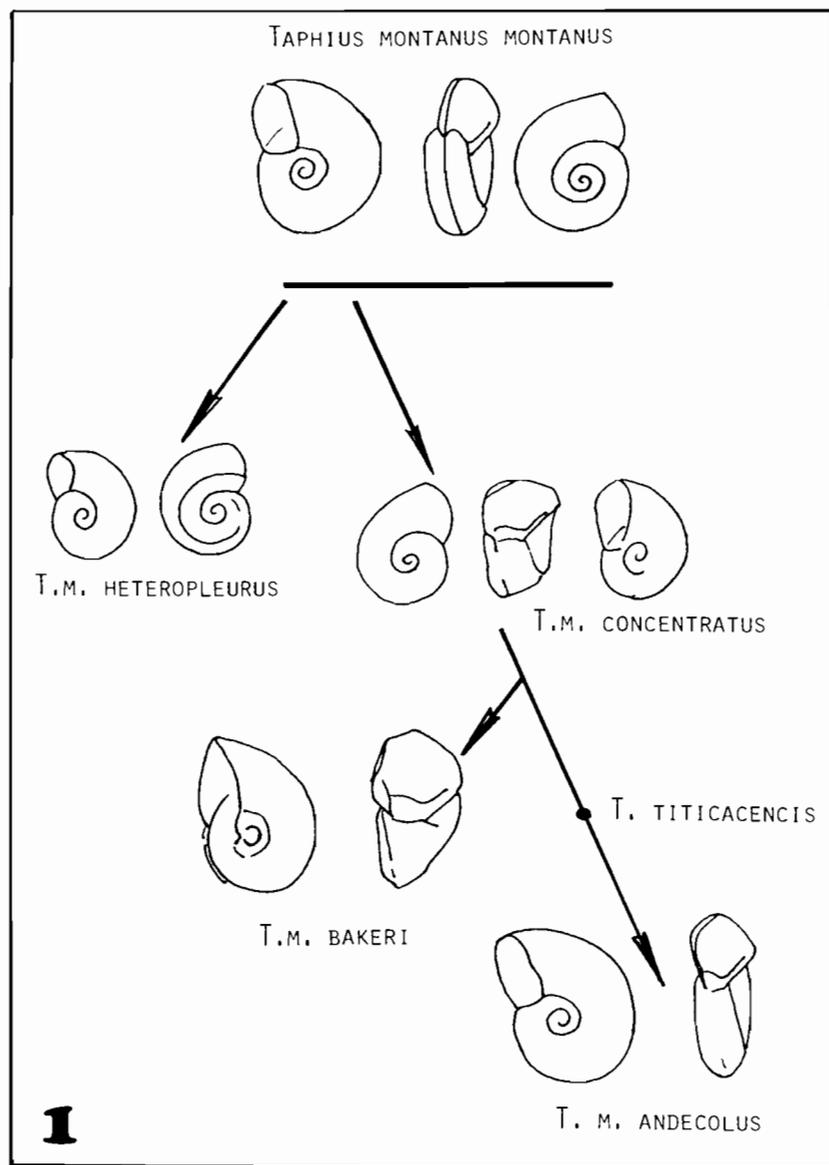
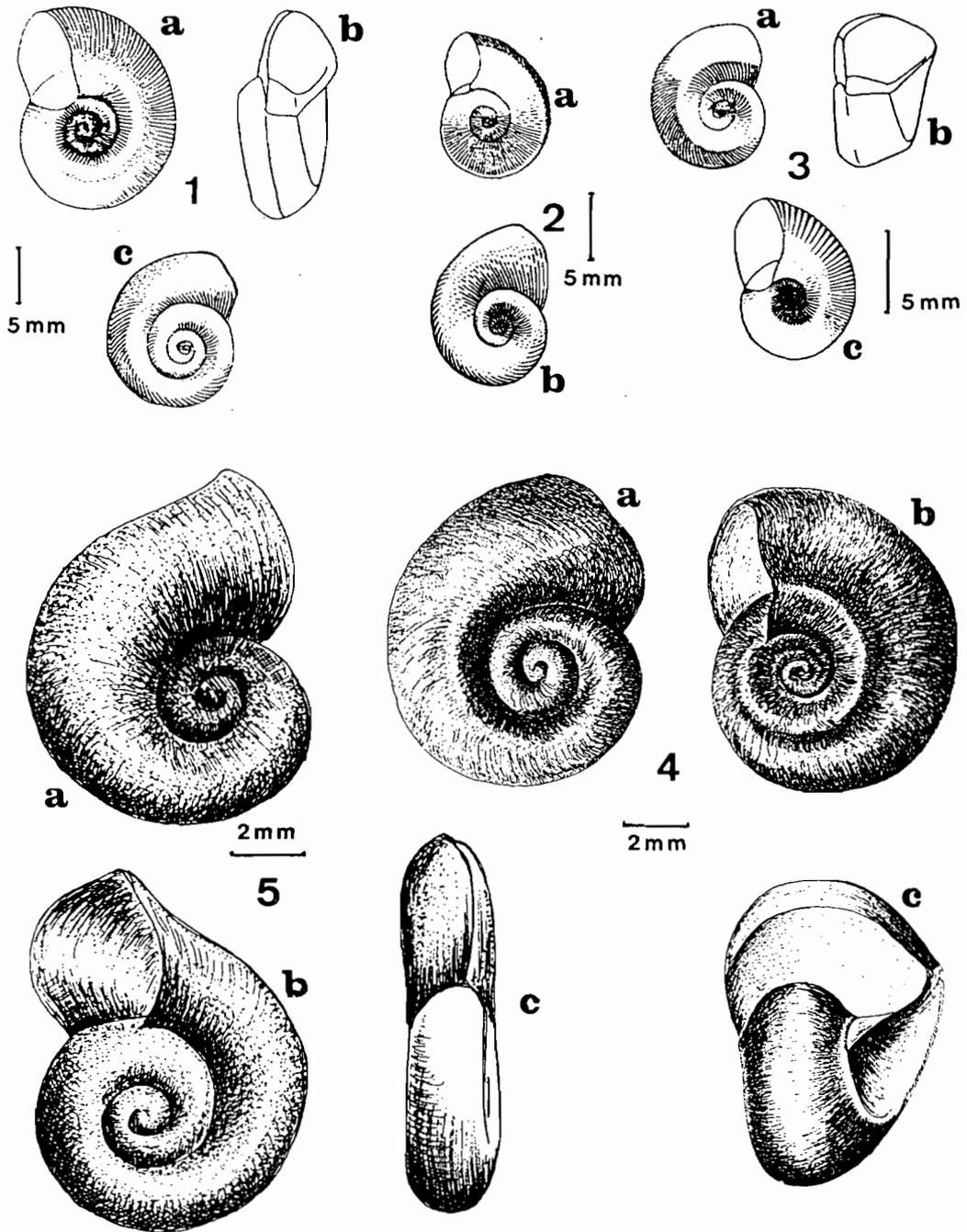


Fig. 1. - El polimorfismo de *Taphius montanus* en el lago Titicaca, conexiones entre las diferentes formas (según HAAS, 1955).

Fig. 2. - Conexiones entre las diferentes formas de *Littoridina andecola*, en el lago Titicaca (según HAAS, 1955).



## Lámina I

Fig. 1a, 1b, 1c : vistas dorsal, ventral y de perfil de la forma *Taphius montanus montanus*. Fig. 2 a y b : vistas ventral y dorsal de la forma *Taphius montanus var. heteropleurus*. Fig. 3 a, b y c y 4 a, b y c : diferentes vistas de la forma *Taphius montanus var. bakeri*. Fig. 5 : *Tropicorbis canonicus*.

Basándonos en las explicaciones de este autor y considerando sus dibujos de una manera sintética, hemos establecido la figura 1. Una de las ramas de la descendencia evolutiva conduce directamente a la forma *T. montanus heteropleurus* PILSBRY y VANATTA, prácticamente designada al rango de subespecie. La otra rama, que conduce a la forma *T. montanus andecolus*, presenta diversas variedades intermediarias de las cuales una (*T. montanus titicaensis* CLESSIN, 1884) es mencionada simplemente sin dibujo, pues representa con toda evidencia una forma intermediaria común entre las dos formas extremas.

La forma *concentratus* aparece como muy compacta y angulosa, con un ombligo fuertemente cóncavo, y una variedad (*T. montanus concentratus* var. *bakeri*) presenta una exageración de estos caracteres (lám. I, figs. 3 y 4), una adaptación según HAAS (*op. cit.*) a la vida a baja profundidad y a la acción de las olas. Volveremos más abajo sobre esta hipótesis. Al contrario, la rama conduciendo a la forma *heteropleurus* terminaría en un Planorbidae poco especializado, inherente a las zonas profundas.

Con las *Littoridina*, el polimorfismo permanece muy pronunciado pero la unión entre las dos formas extremas es más evidente y lineal, pudiendo estar todas las formas intermediarias presentes, además de las formas en fin de cadena, en una muestra proveniente de la misma estación.

Para el género *Littoridina*, la variación también radica en la formación de una carena más o menos pronunciada, al nivel de la parte mediana de las espiras, con relación a una forma inicial con espiras grandes, redondas y lisas. Tres formas han sido así distinguidas: *L. andecola culminea* que es considerada como la forma lisa primitiva, una forma intermediaria siendo llamada *L. andecola andecola* y a la otra extremidad de la cadena, la forma *L. andecola neveui*, con carena muy marcada (fig. 2).

## ***Descripción sucinta de las especies, distribución y elementos de ecología***

### PLANORBIDAE

#### ***Tropicorbis (lateorbis) canonicus* Cousin, 1887**

Esta especie descrita en Ecuador, también señalada en Colombia y en el Perú, se encuentra en los ríos y lagos del Altiplano, pero igualmente en los ríos de los Andes, tanto en la vertiente Pacífico como Atlántico (lám. I, fig. 5). Una sola descripción corresponde al lago Titicaca, pero habiendo sido efectuado el muestreo en la desembocadura de un pequeño río, cerca de Capachica (HAAS, 1955; fig. 3A), se puede pensar que esta especie fue transportada hasta el lago por un fenómeno de deriva. No habiendo encontrado nunca este molusco en nuestros propios muestreos, no es seguro que el lago Titicaca sea un medio favorable para su desarrollo. En cambio, es señalado en el lago Poopó, y parece por lo tanto que las fuertes salinidades no limitan su presencia.

#### ***Taphius montanus* d'Orbigny, 1835**

Este Planorbidae es endémico en la cuenca del lago Titicaca y lo hemos encontrado en numerosos lagos y ríos del Altiplano (lám. I, figs. 1 a 4). Su tamaño es importante puesto que los especímenes más grandes pueden alcanzar 22 mm de diámetro para una altura de casi 10 mm; la concha enrollándose sobre 4 espiras y media. Es aparentemente menos simple delimitar la distribución de las diferentes formas conocidas, en el interior del lago mismo, que lo que parece a la lectura del trabajo de HAAS (*op. cit.*). Este último señala efectivamente que *T. montanus heteropleurus* es característico de la zona profunda (10 a 82 metros), pero que su presencia en fondos de 3 a 5 metros también sería posible. En nuestras muestras que provienen del conjunto de la parte boliviana del lago, esta forma se encuentra prácticamente a todas las profundidades entre 2 y 54 metros, pero con una predominancia a una decena de metros (fig. 3B).

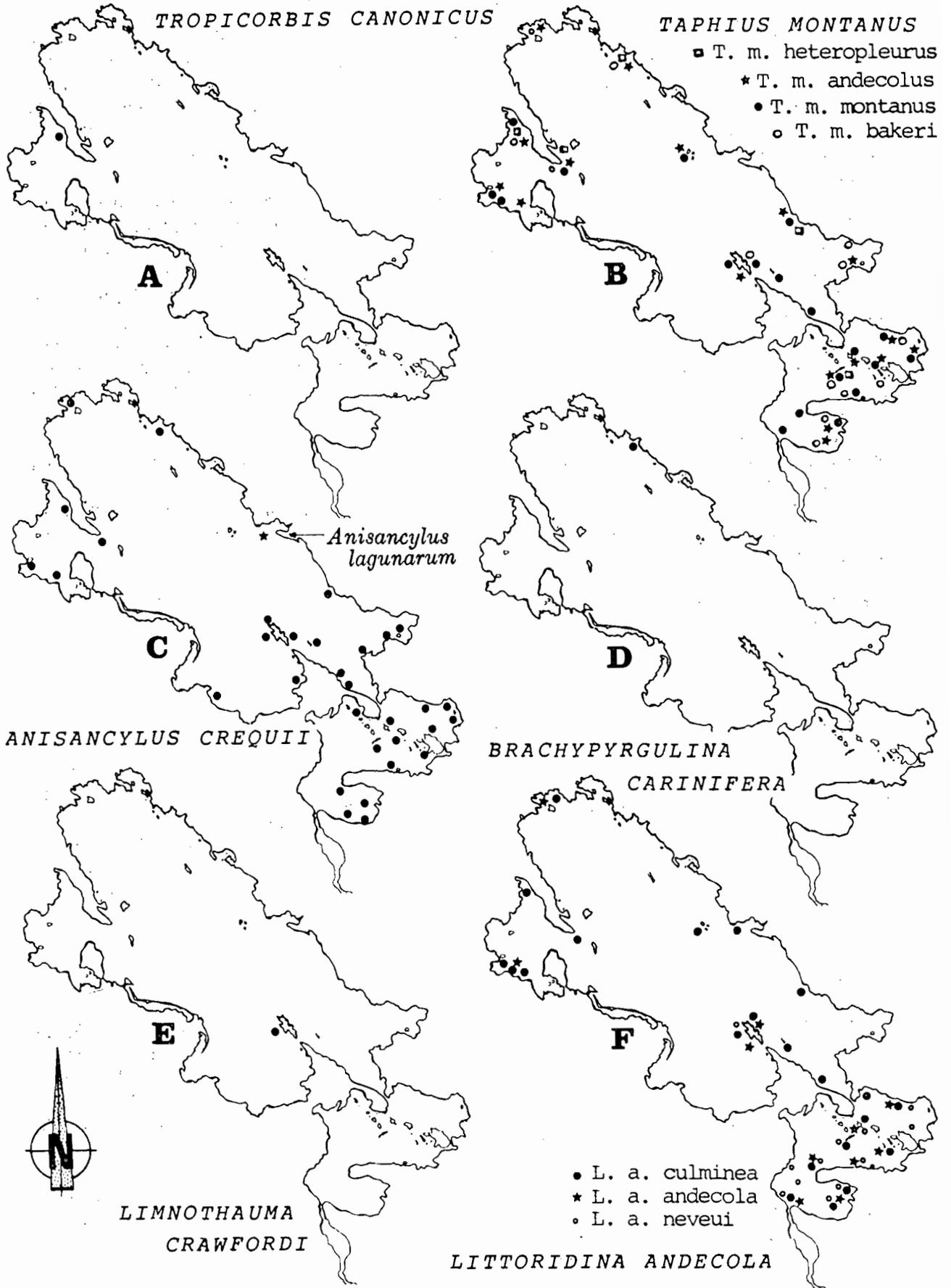


Fig. 3. - Distribución en el lago Titicaca de diferentes especies de moluscos.

Sin embargo, la forma *T. montanus andecolus* y las formas aferentes (*concentratus*, *bakeri*) son netamente más abundantes hasta los 3 ó 4 metros que a profundidades de 15 ó 20 metros, donde pueden encontrarse frecuentemente, pero en pequeño número. Encontramos especímenes viviendo hasta 30 metros.

Un estudio extenso y sistemático sería necesario para investigar con más precisión el preferendum de profundidad para cada forma del género *Taphius*, pero no es seguro que este factor sea el más determinante en la distribución de este molusco. De los datos que poseemos, podemos, sin embargo, establecer el siguiente cuadro que muestra la imbricación posible de las franjas batimétricas de distribución.

	Prof. extremas de colección	Prof. más comunes
<i>T. montanus montanus</i>	0,20 a 25 m	0,50 a 3 m
<i>T. montanus andecolus</i>	0,10 a 30 m	0,50 a 4 m
<i>T. montanus concentratus</i>	2,70 a 15 m	3 a 6 m
<i>T. montanus bakeri</i>	1 a 6 m	1 a 3 m
<i>T. montanus heteropleurus</i>	3,40 a 82 m	15 a 35 m

La distribución de las diferentes formas de *Taphius montanus*, representada en la figura 3 B y establecida en función de los datos de la literatura y de nuestras propias colecciones, indica claramente que las variedades *montanus* y *andecolus* son por mucho las más diseminadas a la escala del lago. La variedad *bakeri* es en cambio frecuente en el Huiñaimarca pero sólo se encuentra en ciertos lugares del Lago Mayor.

#### ANCYLIDAE

##### *Anysancylus crequii* Bavay, 1904

Relativamente fácil de identificar, esta pequeña especie presenta un ápex torcido y un lado inferior generalmente cóncavo (lám. II, fig. 1a y b). La forma dominante de la base de la concha es ovalada, con un achatamiento lateral más o menos marcado. Como los otros moluscos del lago, esta especie presenta variaciones individuales notables, una de las cuales es el ápex que puede estar muy poco torcido y más o menos puntiagudo, o bien la forma de la base de la concha que puede ser casi plana y ampliamente ovalada. El problema originado por HAAS (1955), de saber si *A. crequii* no sería una forma extrema de *Anysancylus lagunarum*, nueva especie descrita por este autor en Laguna Tejane, Lagunilla Lagunilla y Lagunilla Saracocha (pequeños medios lacustres vecinos del lago Titicaca), permanece sin respuesta pese al abundante material a nuestra disposición. En efecto, si nosotros hemos también encontrado en el lago Titicaca formas muy similares a *A. lagunarum*, formas que encontramos en otros lagos de la cordillera, hemos encontrado también en estos lagos la especie (o la forma...) *A. crequii*. ¿Quizás estamos en presencia de una diferenciación particular de la forma del lago Titicaca, proveniente de una forma original relativamente ovalada y simétrica habiendo evolucionado de manera rara en los lagos de altitud?

*A. crequii* está presente en prácticamente todo el conjunto de las zonas poco o medianamente profundas del lago. Se encontrará en la fig. 3C las diferentes estaciones donde está censada. Su distribución en profundidad va desde la zona muy litoral donde es posible encontrarla bajo piedras, aun situadas a algunos centímetros de profundidad, hasta una zona de 5 a 8 metros que representa su nivel de predominancia. Habiendo sido muestreados algunos individuos a 30 metros de fondo, se puede, sin embargo, pensar que su área de repartición sobrepasa la zona estrictamente litoral. Esta especie se encuentra frecuentemente en la vegetación acuática, mezclada a los tallos de *Characaea* o sobre las hojas de *Potamogeton*.

## HYDROBIIDAE

*Littoridina stiphra* Haas, 1955

Las medidas del tipo son las siguientes : altura 4,2 mm, ancho 2,8 mm, abertura 1,4 x 1,1 mm. Es pues una pequeña especie con concha cónica, delgada y transparente, presentando 6 vueltas y media. Las cuatro primeras vueltas son ventradas mientras que las últimas se aplastan, la última siendo incluso cóncava debajo de su periferia (lám. II, fig. 2). El opérculo es profundo, fino y córneo. Las variaciones de forma que afectan esta especie conciernen esencialmente el aspecto más o menos marcado de la carena. Esta especie, excepto el tamaño que es relativamente más pequeño, nos hace recordar algunos especímenes de la especie *Littoridina andecola neveui*. No ha sido posible identificarla en nuestro propio material y por el momento la consideramos como una especie rara, únicamente conocida en Molinopampa (HAAS, 1955), viviendo a una profundidad de 3 metros (fig. 4 A).

*Littoridina lacustris* Haas, 1955

También es una pequeña especie que excede apenas los 4 mm de altura y aproxima 3 mm en su ancho más grande. Su forma general es pues bastante cónica y la concha es de color grisáceo, translúcida, pero de apariencia sólida (lám. II, fig. 3). Un opérculo fino y córneo está presente a cerca de 1/3 de profundidad de la abertura de la última espira. El número de espiras es reducido, 5 a 6 como máximo, un carácter que diferencia esta especie de otra con forma bastante semejante (*L. berryi*), pero que es mucho más grande y presenta por lo menos 7 espiras.

Si se juzga por las características de las estaciones de muestreo, *L. lacustris* se encuentra desde la superficie hasta profundidades de 66 metros. Su distribución actualmente conocida es indicada en la figura 4 B.

*Littoridina profunda* Haas, 1955

HAAS describió esta especie en 1955, a partir de solamente 7 especímenes, encontrados cerca de Tamán entre 56 y 82 metros de profundidad. Es relativamente poco abundante en nuestro material, aunque la hemos encontrado regularmente en nuestros muestreos a profundidades variando entre 4,5 y 10 metros en el Huiñaimarca y 40 m en el Lago Mayor, en el límite de la isla de la Luna. El tipo, descrito a partir de una concha muerta, es de pequeño tamaño (altura 3,5 mm; ancho 2,3 mm; abertura 1,5 x 1 mm) mientras que nuestros más grandes especímenes alcanzan casi 6 mm, con una concha presentando también 6 vueltas y media. Algunos individuos que tienen dimensiones semejantes a las del tipo tienen también, no obstante, una concha de 6 vueltas y media. El principal carácter de la especie es la presencia de un periostracum rugoso y gris oscuro. Un mismo periostracum abarca también otro *Littoridina* (*L. vestida*), pero es liso y blanquecino y esta especie estaría presente solamente en el lago Lagunilla Soracocha y no en el lago Titicaca.

*Littoridina berryi* Pilsbry, 1924

Aunque señalada como la forma más frecuente del lago Titicaca, y también la más grande (HAAS, 1955), esta especie presenta tantas variaciones de dimensión que nunca nos ha parecido muy evidente distinguirla de *Littoridina andecola culminea*. PILSBRY en su descripción de la especie señala una altura de concha variando entre 7,5 y 8 mm para individuos adultos, con un ancho comprendido entre 3,2 y 4,1 mm (lám. II, fig. 5). HAAS (1955) señala en cambio individuos pudiendo presentar una altura sobrepasando 12 mm y un ancho de 5,1 mm para 9 vueltas y media. Cuando se sabe que *L. andecola culminea* puede presentar también 9 vueltas y media para una

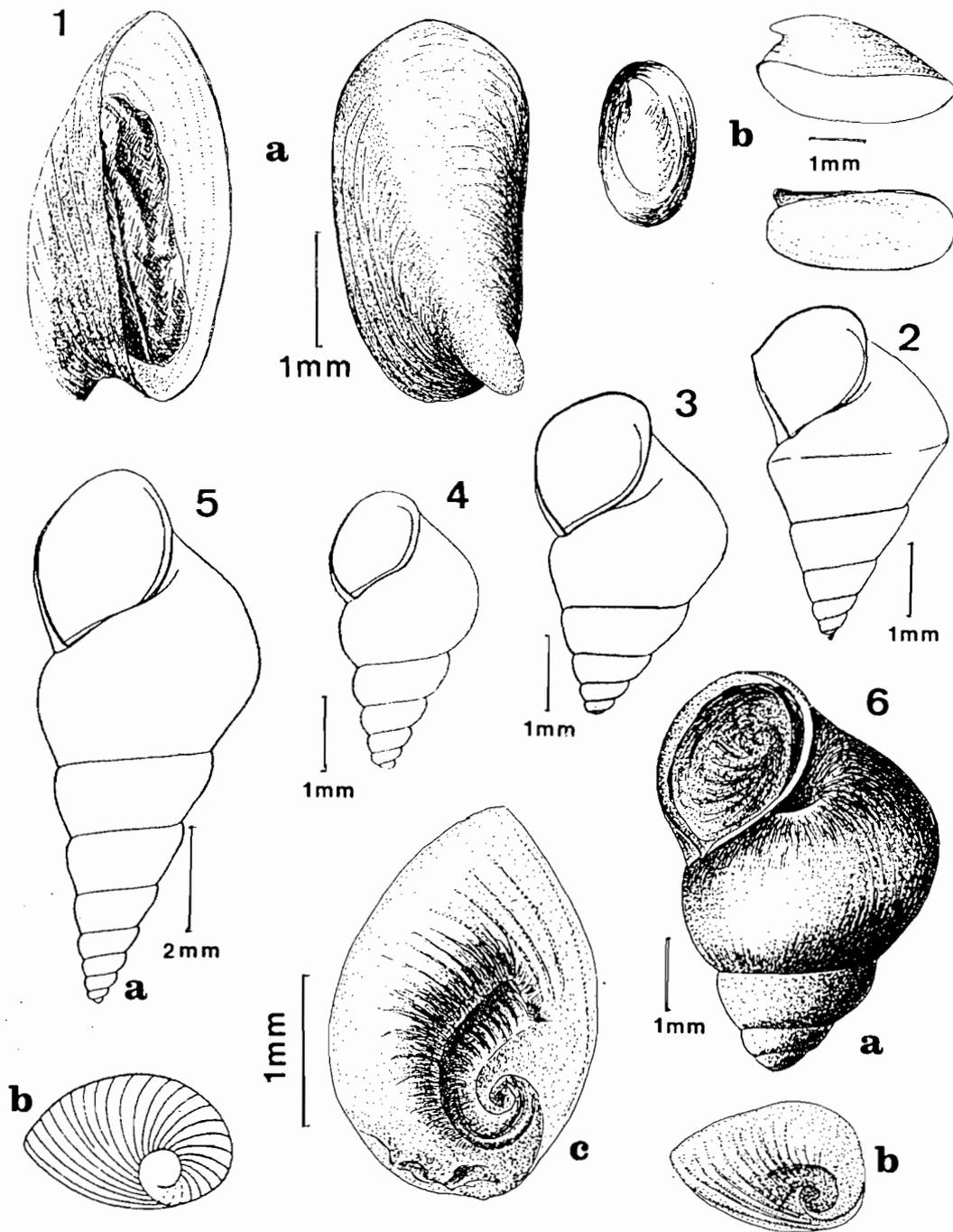


Lámina II

Fig. 1 a : vistas lateral y superior de *Anysanculus crequii*. Fig. 1 b : diferentes aspectos de la forma de la base de la concha. Fig. 2 : *Littoridina stiphra*. Fig. 3 : *Littoridina lacustris*. Fig. 4 : *Littoridina profunda*. Fig. 5 a : *Littoridina berryi*; 5 b : opérculo. Fig. 6 a : vista de conjunto de *Littoridina aperta*; 6 b : lado superior del opérculo; 6 c : lado inferior del opérculo mostrando la presencia de un espesamiento córneo y en espiral. (Figuras 2, 3, 4 y 5 según HAAS, 1955).

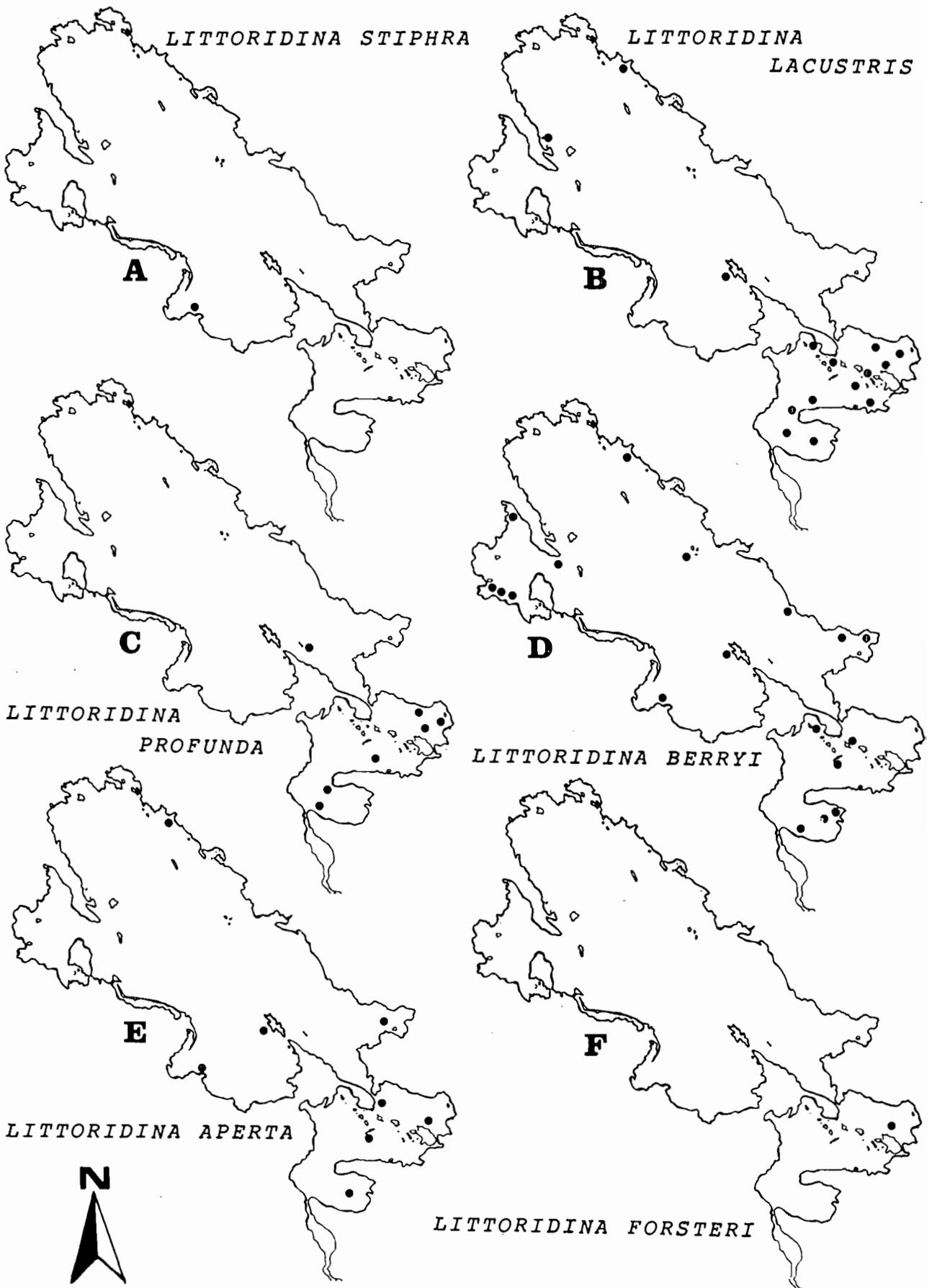


Fig. 4. - Distribución en el lago Titicaca de diferentes especies de moluscos.

dimensión de 10,9 x 4,5 mm, no queda más para diferenciarlas que la utilización de un carácter, poco evidente a nuestro parecer : la última vuelta de espiro de *L. berryi* encima de la periferia es levemente cóncava y plana, pero nunca convexa como en *L. andecola*. Si se agrega a esto que los opérculos de estas dos especies son prácticamente semejantes, su identificación precisa en un material donde aparecen juntas es de lo más aleatorio...

A principios de siglo, *L. berryi* se consideraba que tenía una distribución muy amplia en todo el lago (fig. 4 D), viviendo a profundidades de 20 cm hasta más de 30 metros. Sólo hemos identificado con certeza 15 individuos perteneciendo a esta especie en nuestro material, mientras que las diferentes formas de *L. andecola* son presentes un poco en todas partes. Esto nos hace pensar que las predominancias de ciertos organismos han cambiado grandemente, hecho que encontramos también para los hidroacáridos.

### *Littoridina aperta* Haas, 1955

Colectada en pequeño número por la expedición Percy Sladen, solamente en algunas estaciones del lago y a profundidades variando entre 0,5 y 14,3 metros, esta especie es de pequeño tamaño (tipo : altura = 3 mm, ancho = 2,2 mm, abertura = 1,4 x 1,2 mm). La concha tiene un aspecto translúcido pero sólido, el opérculo es terminal y córneo, el número de espiras llega a 5, el ombligo es muy abierto y el color general blanco grisáceo (lám. II, fig. 6). Nuestras colecciones en la parte boliviana del lago permiten precisar la distribución de esta especie (fig. 4 E) que efectivamente es poco frecuente en toda la zona estudiada, pero en cambio puede ser abundante en los lugares donde se desarrolla, alcanzando densidades de más de 6.000 individuos por metro cuadrado (Isla del Sol, 22-2-1987, profundidad 30 metros). La profundidad de este último muestreo hace suponer que *L. aperta* presenta una amplia zona de distribución batimétrica.

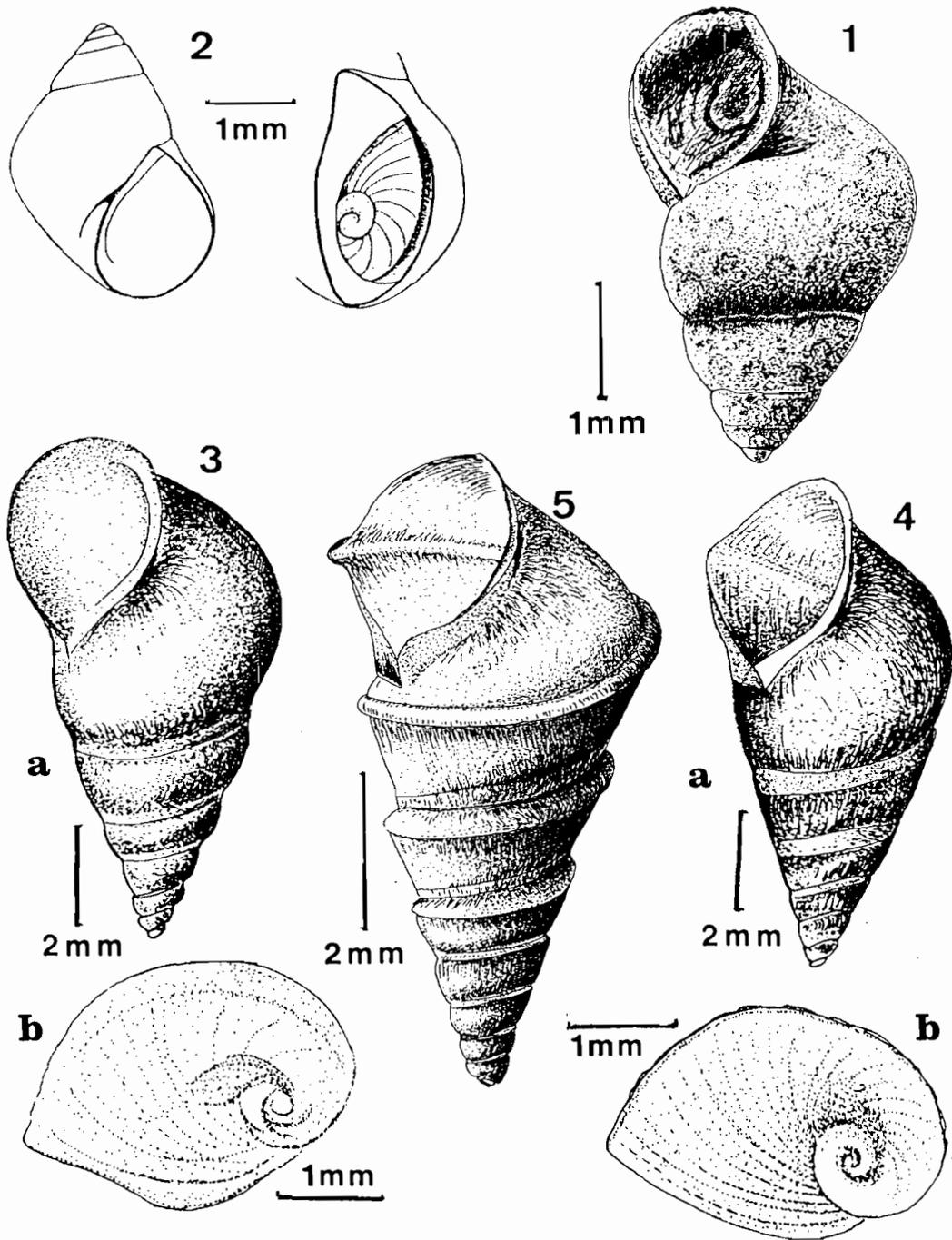
### *Littoridina forsteri* Blume, 1957

Descrita por BLUME (1957), esta pequeña especie por su forma general es muy semejante a *L. aperta* y a *L. lacustris*. Difiere de esta última por la presencia de un ombligo y de la primera por un aspecto menos globuloso y por dimensiones diferentes, caracteres que no son evidentes de reconocer cuando se sabe la variabilidad morfológica de la mayoría de las especies viviendo en el lago (lám. III, fig. 1) !

La concha es robusta, apenas transparente y de color gris blanco. Presenta 5 espiras y media con suturas bien marcadas. El orificio umbilical es profundo y también fuertemente marcado. La superficie de la concha es de apariencia martillada y los últimos espiras presentan estrías de crecimiento bien visibles con la lupa a nivel de las suturas. Si no se trata de un artefacto (¿erosión?), el aspecto martillado de la concha es ciertamente el carácter de diferenciación más evidente entre esta especie y las dos citadas más arriba. Sin embargo es extraño que no hayamos encontrado nunca esta *Littoridina* en el abundante material que muestreamos en la zona del Huiñaimarca de donde proviene el tipo (entre Huatajata y Patapatani. Fig. 4 F). El dibujo que presentamos de esta especie, es muy semejante al de *Littoridina aperta* (lám. II, fig. 6) y si admitimos la posibilidad de una erosión particular de una serie de conchas a cierta época, es posible que estemos en presencia de una sola y misma especie.

### *Littoridina andecola* d'Orbigny, 1835

Ya hemos mencionado la originalidad de esta especie en cuanto a su diferenciación morfológica y sólo consideraremos aquí las descripciones sucintas de las dos formas extremas y de la forma intermediaria más frecuente.



## Lámina III

Fig. 1 : *Littoridina forbesi*. Fig. 2 : *Heligmopoma umbilicatum*. Fig. 3 a y b : *Littoridina andecola andecola* y su opérculo. Fig. 4 a y b : *Littoridina andecola culminea* y su opérculo. Fig. 5 : *Littoridina andecola neveui*. (Fig. 1 según BLUME, 1958 ; fig. 2 según HAAS, 1955).

- *Littoridina andecola culminea*

El tamaño medio de esta forma es de 6,5 mm de altura para un ancho de alrededor de 3 mm. La concha presenta generalmente entre 7 y 8 vueltas que son ligeramente convexas (lám. III, fig. 3 a). Es sin duda alguna actualmente la forma más frecuente, por lo menos en el Huiñaimarca (fig. 3 F).

- *Littoridina andecola andecola*

Esta forma presenta una sutura lineal y muy poco marcada, siendo las espiras prácticamente planas, la última pudiendo ser angulosa en su periferia, anunciando la evolución hacia la forma *neveui* (lám. III, fig. 4a). El opérculo está situado al nivel de la abertura mientras que aparece mucho más profundo en la forma *culminea*. El tamaño medio es también diferente y HAAS (1955) da los siguientes valores : A = 7,8 mm ; a = 3,6 mm, para 9 vueltas.

- *Littoridina andecola neveui*

Más abundante que la forma anterior, pero menos que la primera, *L. a. neveui* es ciertamente la más fácil de identificar (lám. III, fig. 5). Su aspecto general, marcado por la presencia de una carena que puede ser extremadamente pronunciada, recuerda el género europeo *Pyrgula*. Esta forma presenta 7,5 a 8 espiras para una dimensión media del mismo orden de magnitud que la de *L. a. andecola*.

Hemos encontrado muy frecuentemente las tres formas en un mismo muestreo y el análisis de su distribución, en la parte boliviana del lago que solamente prospectamos, indica una repartición muy extensa, la cual está esquematizada en la figura 3 F.

- *Littoridina (?) n. sp.* (Lám. V, fig. 4)

Tres conchas de un molusco que atribuimos con incertidumbre al género *Littoridina*, nos fueron confiadas por un colega. Presentamos aquí sólo una descripción sucinta, dejando a los especialistas un análisis más riguroso de estas muestras.

Las conchas son transparentes pero de consistencia más bien robusta; la columela, bien marcada, se distingue claramente. Las mediciones de los tres ejemplares a nuestra disposición son las siguientes (en mm).

Longitud	Ancho al nivel del último espiro	Dimensiones de la abertura	Número de los espiras
1 - 4,4	1,3	0,8 x 1,1	9,5
2 - 3,6	1,1	0,7 x 1,0	9
3 - 3,7	1,0	0,6 x 0,8	8,5

Se trata pues de una especie de pequeño tamaño, muy alargada, cuya abertura característica presenta dos ángulos superiores ligeramente más abiertos que los ángulos derechos, el izquierdo fuertemente marcado, dando la impresión que la concha posee una carena al nivel de la última espira. El ombligo es abierto pero poco marcado en el exterior, la sutura es lineal y el peristoma poco individualizado. Un periostracum laminar parece cubrir la concha.

Uno de los tres ejemplares examinados presentaba restos de partes blandas en el interior de la concha, pero sin opérculo. Es pues una forma que vive actualmente en el lago, pero ciertamente rara o muy localizada teniendo en cuenta el pequeño número de ejemplares conocidos.

### *Strombopoma ortonii* Pilsbry, 1924

Descrita originalmente bajo el nombre de *Littoridina (Heleobia) ortonii* por PILSBRY (1924), a partir de un ejemplar sin opérculo, esta especie fue incorporada por HAAS (1955) al género *Strombopoma*, nuevo género creado para la circunstancia y cuya diagnosis se basa prácticamente en la sola descripción del opérculo. El mismo HAAS no parece, sin embargo, seguro de la posición sistemática exacta de este género y además no existen estudios de anatomía, que puedan confirmar si pertenece a la tribu de los Littoridinae, de la subfamilia de Hydrobiinae, familia de Hydrobiidae !

*S. ortonii* es un molusco muy pequeño (altura del tipo : 3,1 mm ; ancho 1,7 mm ; abertura : 0,9 x 0,8 mm), presentando una concha delgada, blanquecina y translúcida, una característica del género. Las estrías de crecimiento son bien visibles y las espiras (6 ½) están abultadas en su centro y son planas cerca de las suturas que son poco profundas (lám. IV, fig. 3a). La concha no está perforada y la base de la última espira, está ligeramente despegada, presentando el aspecto de una abertura umbilical.

El peristoma es recto y continuo, y la abertura tiene forma de pera hinchada.

El opérculo es característico (lám. IV, fig. 3b) y presenta por lo menos el mismo número de espiras que la concha. Es córneo, hueco en su lado interno y adornado de una estructura laminada en espiral y siniestra pudiendo presentar hasta 10 espiras. Su base es de diámetro inferior al de la concha.

La concha tiene una variabilidad bastante grande de forma y de dimensiones, pudiendo alcanzar 4,5 mm de altura y ser más o menos estrecha y alargada. Este último carácter condujo a BLUME (1958) a proponer la distinción de dos subespecies. *S. ortonii ortonii*, la forma más cercana del tipo correspondería a los individuos más gráciles, mientras que la subespecie *S. ortonii schindleri*, más fuerte, globulosa y con abertura más suelta del resto de la concha correspondería a la segunda.

Nos abstendremos de juzgar la validez de tal subdivisión que actualmente presenta poco interés puesto que ningún dato ecológico puede ser relacionado con la presencia de una u otra forma. Sin embargo, hay que guardar en memoria estas observaciones ya que van en el mismo sentido que las que haremos más abajo a propósito de *Ecpomastrium mirum* y atestiguan tal vez, una tendencia evolutiva de algunos tipos de conchas en el medio específico que constituye en este aspecto el lago Titicaca.

De forma general, *Strombopoma ortonii* parece ser un componente raro de la fauna malacológica del lago. Su distribución conocida actualmente está limitada a dos estaciones del Lago Mayor (Puno y la ensenada de Escoma, en la desembocadura del río Suchez) y a algunas estaciones del Huiñaimarca, entre 5 y 13 metros de profundidad, en la vegetación acuática (fig. 5c).

### *Rhamphopoma magnum* Haas, 1955

De tamaño modesto (4,5 a 5,4 mm de altura), con una concha relativamente translúcida en los individuos jóvenes, volviéndose opaca y blanquecina en los individuos maduros, la forma de esta especie es piramidal, el número de espiras es de alrededor de 7, los 5 primeros siendo más grandes en la periferia. La abertura (2,2 x 1,5 mm) es ovalada, pero a menudo puntiaguda en sus partes anterior y posterior. El borde de la columela es hueco y un poco proyectado encima de la hendidura del ombligo (lám. IV, fig. 1a).

El opérculo es oblongo y presenta una excrescencia córnea y opaca, que en su parte anterior se desarrolla en espiral proyectada encima de la placa opercular (lám. IV, fig. 1b). El enroscamiento es siniestro y la torsión invaginada es particularmente nítida en los individuos jóvenes.

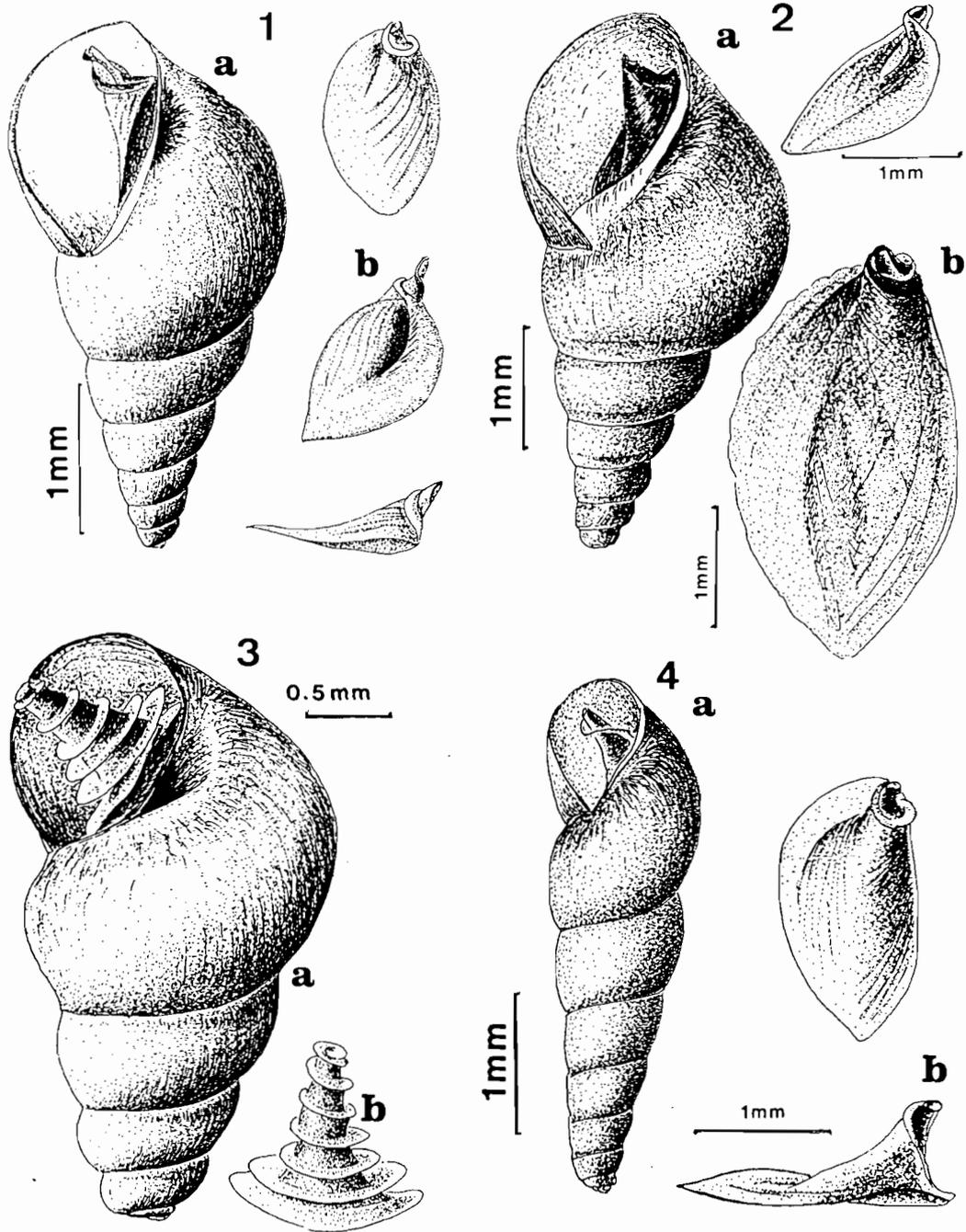


Lámina IV

Fig. 1a : *Rhamphopoma magnum* ; 1b : diferentes vistas del opérculo. Fig. 2a : *Rhamphopoma parvum* ; 2 b : diferentes vistas del opérculo. Fig. 3a : *Strombopoma ortonii* ; 3b : opérculo. Fig. 4a : *Rhamphopoma n. sp.* ; 4b : vistas lateral y por encima del opérculo.

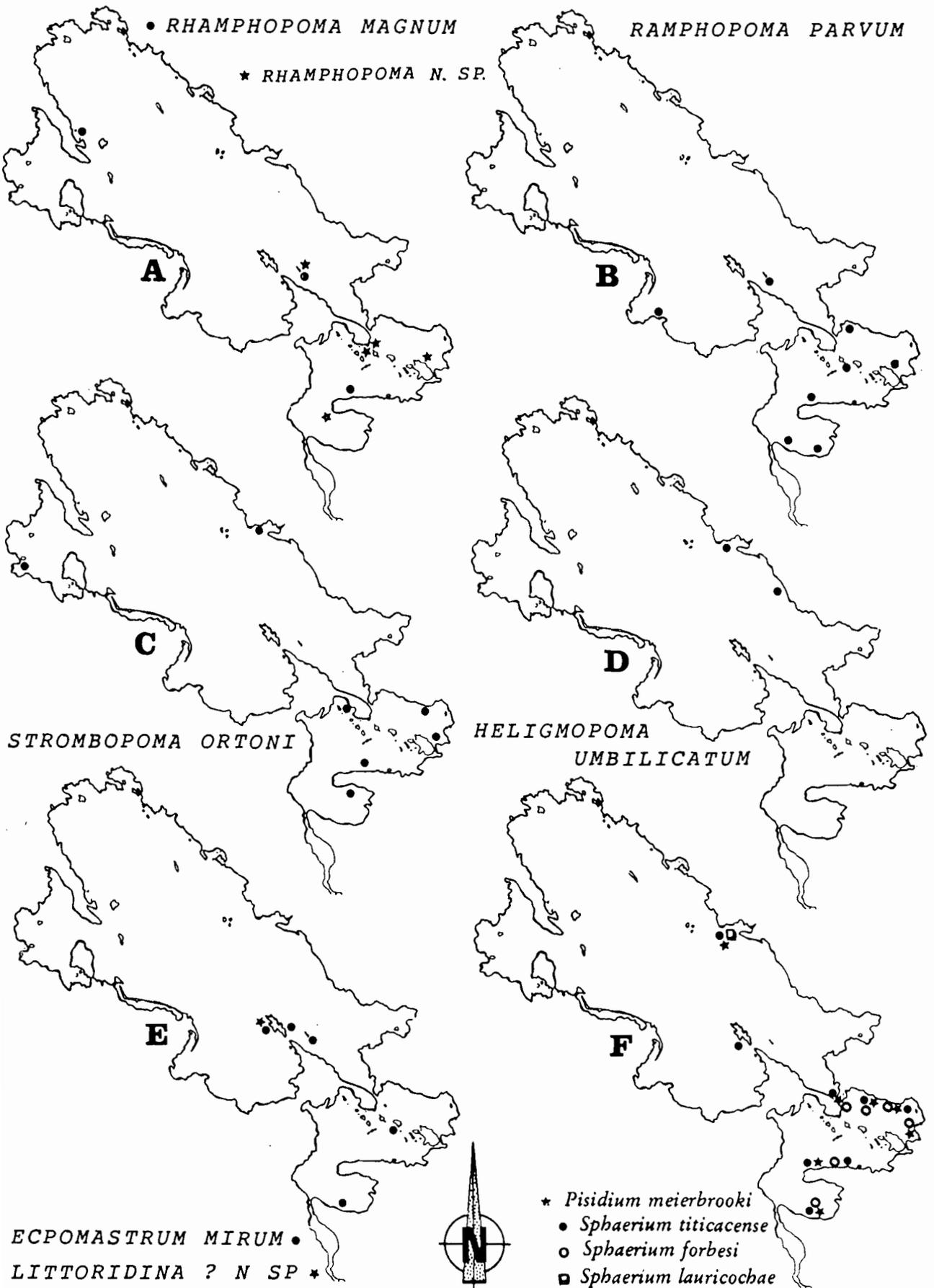


Fig. 5. - Distribución en el lago Titicaca de diferentes especies de moluscos.

HAAS (1955) señala la existencia de dos formas, siendo una de ellas más alargada y delgada que la correspondiente al tipo. El muestreo de un material bastante abundante nos hace pensar que todas las formas intermediarias existen. El género *Rhamphopoma* fue creado por HAAS (*op. cit.*) para incluir dos especies aparentemente endémicas del lago Titicaca ya que es el único lugar donde se las señala hasta ahora. Sin embargo, cierta incertidumbre subsiste, en ausencia de estudios anatómicos precisos, en cuanto a la pertenencia real de este nuevo género a la familia de Hydrobiidae, o por lo menos a una subfamilia determinada.

La distribución actualmente conocida de esta especie (fig. 5a) corresponde solamente a dos estaciones situadas en el Lago Mayor y a una en el Huiñaimarca, muestreadas entre 0,5 y 11 metros de profundidad.

### ***Rhamphopoma parvum* Haas, 1955**

Esta segunda especie muestreada por la expedición Percy Sladen es más pequeña que la anterior y de apariencia más robusta (tipo : altura = 3,5 mm, ancho = 1,8 mm ; abertura = 1,4 x 1,0 mm). La concha es blanquecina, con un ombligo presente pero no perforado. Posee 6 ½ espiras, convexas y con una sutura fuertemente marcada. El peristoma es continuo y el borde de la columela no es ni hueco ni proyectado encima del ombligo.

HAAS (1955) señala variaciones individuales de esta especie que puede ser más o menos grande o robusta y de altura variable. La distinción con la especie anterior no es pues muy evidente, diferenciándose por las características siguientes : menos aplanada, menos puntiaguda, menos proyectada, cuando se trata del borde de la columela ...carácter esencial...! lo que dificulta, a nuestro parecer, una determinación precisa ! La transparencia de la concha, sobre todo en los individuos grandes, parece ser un carácter diferencial más fiable.

Esta especie ha sido únicamente muestreada en Molinopampa por la expedición Percy Sladen, entre 5,4 y 7,3 m de profundidad. Sin embargo, nuestro material, mucho más abundante, hace suponer que esta especie tiene una repartición más amplia, principalmente en el Huiñaimarca (fig. 5b). Encontrada en los muestreos ya sea en unos cuantos individuos, ya sea al contrario por centenares, presenta una distribución mucho más agregativa que la anterior.

### ***Rhamphopoma* n. sp. ?**

La forma del opérculo (lám. IV, fig. 4b) no deja ninguna duda en cuanto a la pertenencia al género *Rhamphopoma* de las dos series de moluscos que colectamos en el Huiñaimarca en febrero de 1987. En cambio, nos preguntamos si no se trata de variaciones extremas de *R. magnum*, aunque las dos especies puestas lado a lado sean bien diferentes. Nos contentaremos pues de presentar aquí una descripción, dejando a los especialistas el trabajo de definir la posición sistemática exacta de esta forma.

La concha es muy alargada, ligeramente transparente pero de aspecto resistente. Los individuos más grandes presentan 7 ½ vueltas, más o menos obesos en el centro, presentando el último estrías de crecimiento bien visibles. El ombligo es poco o no marcado, el peristoma es fuerte, despegándose levemente en la base de la abertura. El ejemplar escogido como tipo presenta una altura de 3,7 mm para un ancho de 1 mm; el más grande ejemplar encontrado en nuestro material (1 concha muerta), mide 3,9 mm de altura y presenta 8 espiras. La abertura ovalada y muy puntiaguda hacia la base mide 0,9 mm de altura para un ancho de 0,6 mm. El opérculo es de forma idéntica al de *R. parvum*.

### ***Heligmopoma umbilicatum* Haas, 1955**

Se trata nuevamente de una pequeña especie (altura del tipo 3,3 mm, ancho 2,7 mm, abertura 1,9 x 1,5 mm) con la concha fuertemente cónica, blanquecina y translúcida. La

sutura que separa las cinco espiras y media es lineal, el ombligo es generalmente estrecho pero puede estar abierto ampliamente en algunos especímenes. El peristoma es simple, más o menos ancho y presenta manchas pardas.

El opérculo es grueso, córneo y en espiral, generalmente hundido en la concha. Presenta tres espiras y media que se extienden en forma de láminas en la superficie del lado externo.

Este nuevo género comportando una sola y nueva especie fue creado por HAAS (1955) a partir del material procedente de una sola estación (Siripata, fig. 5d). Sólo hemos encontrado dos veces este molusco en el Lago Mayor, a la altura de la desembocadura del río Suhez, a una profundidad de 6 metros y más al sur a lo largo de la costa norte, a una profundidad de 78 metros.

### *Limnothauma crawfordi* Haas, 1955

Un solo espécimen de este molusco fue encontrado durante la expedición Percy Sladen, a un metro de profundidad, a orillas de la isla Titicaca (= isla del Sol) pero sin más precisión. Se trata de un animal no habiendo terminado su crecimiento, pero cuya forma, muy característica, dio lugar a la vez a la descripción de un nuevo género y de una nueva especie. Hemos encontrado una sola vez dos individuos perteneciendo a esta especie, a pesar del estudio de numerosos muestreos efectuados en la misma región, lo que confirma su rareza.

Es un molusco de pequeño tamaño (altura 3,5 mm; ancho 2,8 mm; abertura : 1,8 x 1,2 mm), fuertemente troncocónico. La concha recubierta de un periostracum pardo presenta alrededor de 5 espiras, con dos carenas. El ombligo está fuertemente perforado e invaginado, la abertura está cerrada por un opérculo córneo, fino y transparente, proyectado al exterior (lám. V, fig. 2 a y b).

### *Brachypyrulina carinifera* Haas, 1955

Aparentemente es otra rareza, hallada solamente en dos estaciones del Lago Mayor durante la expedición Percy Sladen (fig. 3D) y que HAAS coloca en los Hydrobiidae con indecisión: No hemos encontrado en otra parte esta especie y no hemos tenido la oportunidad de muestrear los lugares donde fue encontrada primitivamente. De forma muy característica, la concha presenta dos carenas muy marcadas y se asemeja a una forma comprimida de *Littoridina a. neveui* (lám. V, fig. 3 a y b). Midiendo apenas 4 mm de altura para un ancho de 3,1 mm y teniendo una abertura de 2,5 x 2,4 mm, es una forma cónica, no perforada, blanco amarillento y translúcido. El opérculo está muy hundido y presenta una estructura córnea similar a la del opérculo de *Littoridina aperta*. Esta especie fue encontrada a profundidades variando entre 2,2 y 25 metros.

### *Ecpomastrum mirum* Haas, 1957

Con esta especie de forma muy característica, ya que posee una concha totalmente desenrollada, estamos nuevamente en presencia de un molusco endémico y de distribución muy limitada (fig. 5 E). Descrita a partir de una sola concha vacía por HAAS (1957), hemos encontrado numerosos ejemplares vivos en dos regiones del lago, a la altura de las islas del Sol y de la Luna en la cuenca norte y en dos estaciones muestreadas en el Huiñaimarca (DEJOUX y MOURGUART, en impresión). Los más grandes ejemplares colectados vivos exceden apenas 3,5 mm de altura para un ancho de 1,4 mm, la concha desenrollándose sobre 5 ½ espiras. El espécimen que sirvió a la descripción del tipo mide 4,9 mm de altura para 6 espiras, concluyendo por lo tanto que nuestro material corresponde a individuos aún no completamente desarrollados, o que el individuo tipo era particularmente grande. El opérculo situado muy adentro de la concha (sobre material fijado), es típicamente un opérculo de *Strombopoma*, troncocónico, córneo y con una expansión membranosa lateral con enroscamiento helicoidal y siniestro, teniendo el mismo número de espiras que la concha (lám. V, fig. 5a a e). El problema es saber si este molusco pertenece efectivamente

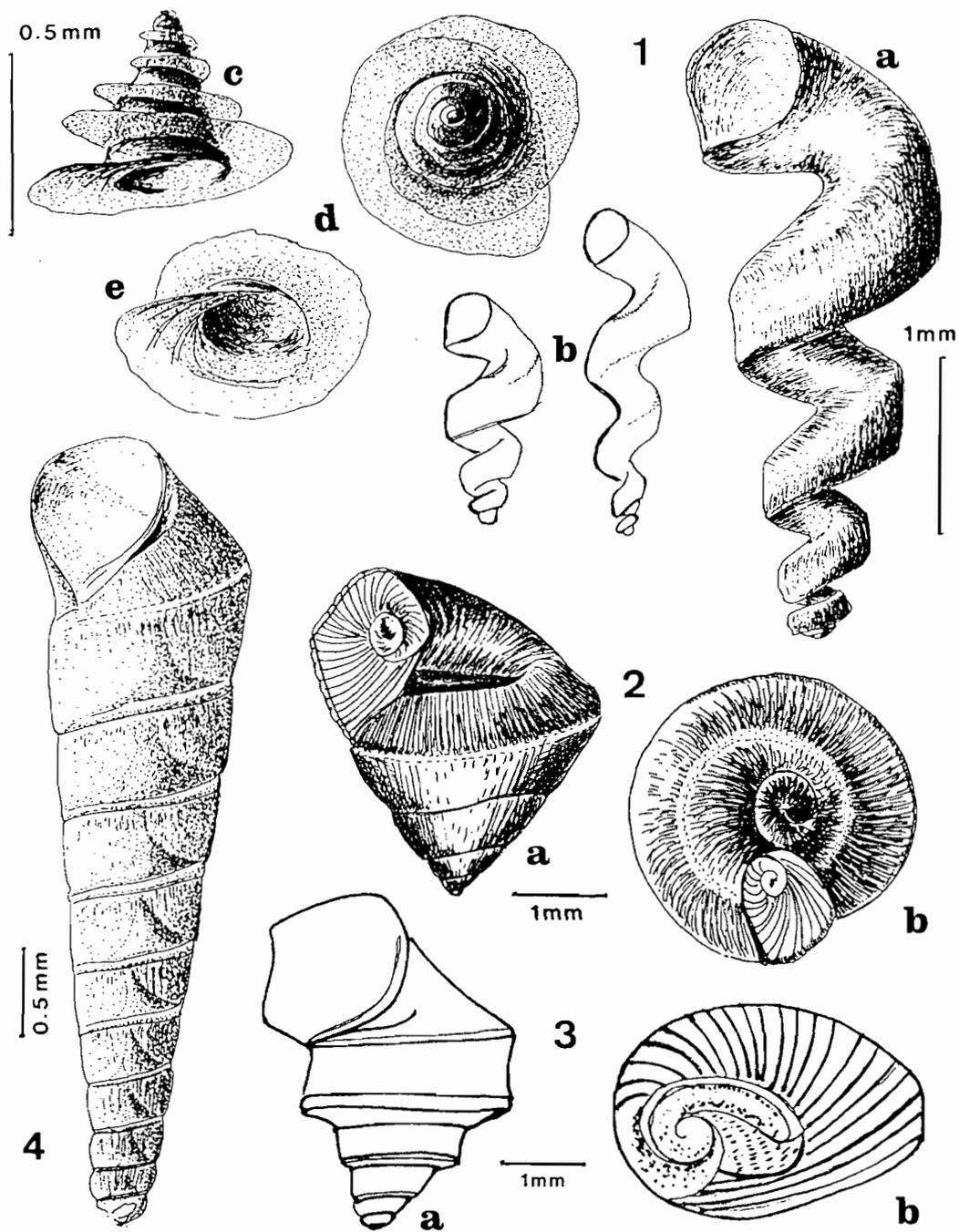


Lámina V

Fig. 1a : *Ecpomastrum mirum*; 1b : diferentes tipos de desarrollo de la concha; 1c, d, e : opérculo visto bajo diferentes ángulos. Fig. 2 a y b : *Limnothauma crawfordi*, vista de perfil y ventral. Fig. 3a : *Brachypyrgulina carinifera*; 3b : opérculo.

al nuevo género *Ecpomastrum* creado para él o si, al contrario pertenece al género *Strombopoma*. Investigaciones sistemáticas en los alrededores de las islas del lago serían además necesarias para establecer mejor la distribución real de esta especie.

## LAMELIBRANQUIOS

Durante mucho tiempo sólo se conoció en el lago Titicaca una sola especie de *Pisidium* : *P. titicacense* PILSBRY, 1924, descrita a partir de ! una sola valva colectada en la bahía de Yunguyo ! Dos otras especies fueron también señaladas (*Pisidium forbesi* PHILIPPI, 1869 y *Pisidium chilense* D'ORBIGNY, 1835, señaladas por BAVAY en 1904), pero su presencia era incierta y solamente después del estudio de KUIPER y HINZ (1983) se comenzó a delimitar mejor la situación en cuanto a la población de los lamelibranquios del lago Titicaca. Un solo *Pisidium* (*P. meierbrooki*) y tres *Sphaerium* (*S. forbesi*, *S. lauricochae* y *S. titicacense*) existirían en realidad en este medio.

### *Pisidium meierbrooki* Kuiper y Hinz, 1983

De forma ovalada y alargada pero ventrudo, *P. meierbrooki* se distingue de los otros Sphaeriidae del lago por su concha fuertemente abombada, sólida, brillante, no transparente, con estrías de crecimiento irregularmente concéntricas y presentando una línea oscura en su centro. El ligamento es bien visible del exterior, igualmente de color oscuro.

Las dimensiones del holotipo son las siguientes : Ancho = 4,1 mm, Altura = 3,3 mm, D = 2,8 mm. Los ejemplares más grandes sobrepasan raramente 5 mm de longitud.

Según KUIPER y HINZ (1983), *P. meierbrooki* es más bien una especie viviendo en los ríos en zonas profundas y tranquilas pero que se encuentra también en el lago Titicaca, por lo menos hasta una profundidad de 20 metros. La hemos hallado varias veces y presentamos su distribución actualmente conocida en la figura 5F. Es una especie a menudo asociada a *S. forbesi*, también encontrada con *S. lauricochae* y *S. titicacense*.

### *Sphaerium forbesi* Philippi, 1869 (Lám. VI, fig. 3a a e)

Distribuida entre 3.200 y 4.700 metros de altitud, esta especie que puebla frecuentemente los lagos del Altiplano norte y de la cordillera es también muy común en el lago Titicaca (fig. 5 f). La forma de la concha es característica y presenta un perfil muy redondeado al nivel de los bordes, en los ejemplares jóvenes. En el adulto, que puede sobrepasar un centímetro de longitud y de forma general globulosa, la primera fase de crecimiento de la concha se individualiza netamente en la base de cada valva, enlazándose por un anillo más o menos marcado, pudiendo presentar en ciertos casos el aspecto de un casco a cada lado de la charnela. Esta forma extrema es llamada *excessiva*. El color general de *S. forbesi* es pardo amarillo, la base de la concha siendo a veces gris azulada.

### *Sphaerium lauricochae* Philippi, 1869 (Lám. VI, fig. 4a a e)

KUIPER y HINZ (*op. cit.*) no señalan esta especie en el lago Titicaca, sino en sus alrededores poco alejados. Sin embargo, damos aquí una diagnosis corta ya que pensamos haberla hallado en el lago mismo (fig. 5F). Encontrada cerca de la desembocadura del río Suhez, es no obstante posible que los individuos muestreados hayan sido transportados al estado larval desde el río (donde esta especie es señalada) y hayan continuado su desarrollo en esta parte del Lago Mayor. El material colectado por PHILIPPI habiendo sido probablemente perdido, una nueva descripción de un neotipo es dada por KUIPER y HINZ, de la cual seleccionaremos los principales caracteres :

- concha delgada, subtransparente y relativamente plana,
- periostracum grisáceo,
- sin estrías de crecimiento visibles,

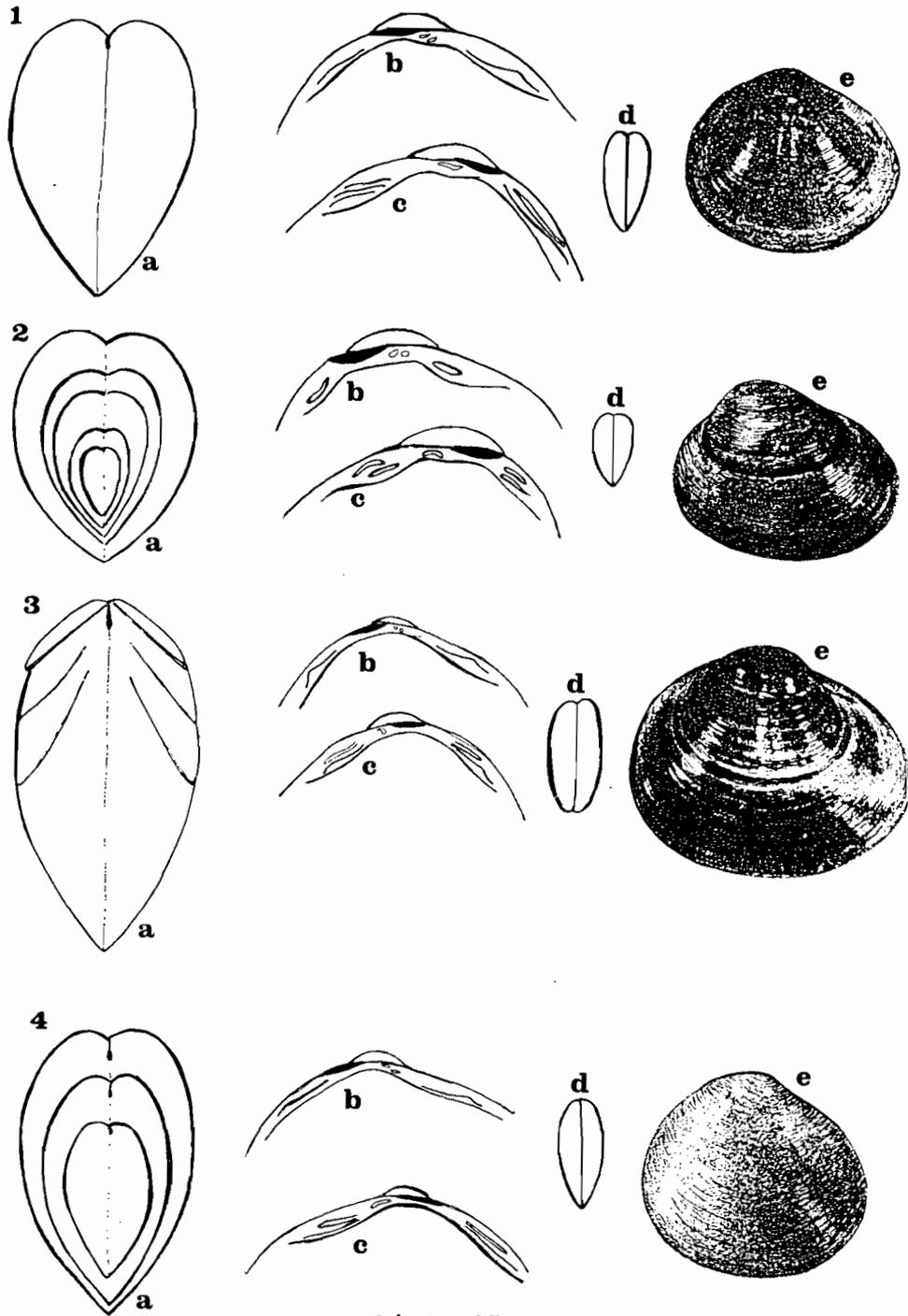


Lámina VI

Fig. 1 : *Sphaerium titicacense*; 1a : perfil lateral; charnela de la valva izquierda (1b) y derecha (1c); 1d : perfil de un juvenil; 1e : adulto. Fig. 2 : *Pisidium meierbrookii* ; 2a : perfiles laterales en diversos estados del crecimiento; charnela de la valva izquierda (2b) y de la valva derecha (2c); 2d : perfil de un juvenil; 2e : adulto. Fig. 3 : *Sphaerium forbesi* ; 3a : perfil lateral; charnela de la valva izquierda (3b) y derecha (3c); 3d : perfil de un juvenil; 3e : adulto. Fig. 4 : *Sphaerium lauricochae* ; 4a : perfiles laterales en diferentes estados del crecimiento ; charnela de la valva izquierda (4b) y derecha (4c) ; 4d : perfil de un juvenil ; 4e : adulto.

- ligamento parduzco visible del exterior,
- charnela larga (alrededor de 2/3 de la circunferencia),
- diente cardinal pequeño y corto, diente lateral largo y angosto.

*S. lauricochae* sería una forma morfológicamente intermediaria entre *S. forbesi* y *S. titicacense* y su estatuto de especie no es de los más seguros; se podría tratar solamente de una variedad de *S. forbesi*... Las diferencias de morfología y de estructura entre las dos "especies" estarían mejor marcadas en los individuos jóvenes, *S. forbesi* siendo en sus primeros estados de desarrollo plano y con un perfil redondeado en su parte inferior, mientras que *S. lauricochae* sería más globuloso y puntiagudo en su parte inferior.

### *Sphaerium titicacense* Pilsbry, 1924 (Lám. VI, fig. 1a a e)

Descrito al principio a partir de un individuo joven como perteneciendo al género *Pisidium*, en realidad se trataría de un *Sphaerium* (KUIPER y HINZ, 1983), encontrado en abundancia en la bahía de Puno a una profundidad de 25 metros.

Esta especie se parece a *S. lauricochae* pero presenta una concha gruesa y no transparente. Es además una especie generalmente más pequeña, que sería endémica del lago Titicaca. El ligamento es apenas visible del exterior y se distingue sólo en los grandes ejemplares. KUIPER y HINZ (*op. cit.*) señalan un aumento del diámetro de la concha en función de la profundidad, su máximo pasando de solamente 5 mm a 40 metros, de 6 mm a 20 metros y de 8 mm a 10/11 metros.

### Conclusión

La fauna malacológica del lago Titicaca aparece muy diversificada y sobre todo muy rica. Por lo menos una veintena de especies existen en este medio, de importancia muy desigual como se puede juzgar por los porcentajes obtenidos como resultado de un estudio sobre su repartición en la parte boliviana del lago (cuadro 1).

Especies	Abundancia Número muestreado	Porcentaje
<i>Anysancyclus cf. lagunarum</i>	6	0,02
<i>A. crequii</i>	469	1,94
<i>Taphius montanus</i>	2.219	9,17
<i>Sphaerium titicacense</i>	156	0,64
<i>S. lauricochae</i>	41	0,17
<i>S. forbesi</i>	245	1,01
<i>Pisidium meierbrookii</i>	27	0,11
<i>Littoridina andecola culminea</i>	1.337	5,52
<i>L. andecola andecola</i>	7.004	28,96
<i>L. andecola neveui</i>	2.829	11,70
<i>L. berryi</i>	15	0,06
<i>L. lacustris</i>	4.579	18,93
<i>L. aperta</i>	1.845	7,63
<i>L. profunda</i>	1.334	5,51
<i>L. n. sp.</i>	3	0,01
<i>Rhamphopoma magnum</i>	381	1,57
<i>R. parvum</i>	1.223	5,05
<i>R. n. sp.</i>	153	0,63
<i>Strombopoma ortonii</i>	183	0,75
<i>Limnothauma crawfordi</i>	2	0,008
<i>Heligmopoma umbilicatum</i>	21	0,08
<i>Ecpomastrum mirum</i>	111	0,46
Total :	24.183	

Elemento casi permanente de la fauna béntica, los moluscos pueblan también todos los fondos del Huiñaimarca cubiertos de macrofitas y particularmente los tapices de Characaea. Las densidades a veces muy fuertes de Hydrobiidae, alcanzando 8 a 10.000 individuos por metro cuadrado, les confieren una importancia de primer orden en los procesos de descomposición primaria de la materia vegetal. No se sabe prácticamente nada de su biología y de su ecología y recientemente se ha comenzado a delimitar su distribución y a definir sus biotopos preferenciales. Si se sabe que de vez en cuando son consumidos por la ictiofauna (cf. capítulo sobre los peces...) no se conoce su importancia real a este nivel. Es cierto que son además "marcadores" de la fisionomía de los paisajes lacustres antiguos, pero han sido poco estudiados bajo este aspecto. Todo lo que se sabe es que aparecen en capas densas en ciertos niveles de los testigos sedimentarios procedentes del Huiñaimarca. Atestiguan ciertamente de mortalidades masivas ocurridas por ejemplo en períodos de aumentos brutales del nivel del lago, habiendo ocasionado una rápida anoxia en los fondos de 7 a 10 metros, debida a la descomposición de los vegetales acuáticos privados de luz. Tal fenómeno ha podido ser observado en la bahía de Guaqui, después de la importante crecida del lago en los años 1986/87.

Parece pues imprescindible que estudios minuciosos de este componente biológico del lago Titicaca sean emprendidos a todos los niveles, ya que habiendo sido la taxonomía el aspecto más estudiado, no se ha llegado sin embargo a profundizar lo suficiente. Además existen variaciones morfológicas importantes, cuyas causas son desconocidas. Una respuesta a estos problemas podría llegar a modificar el inventario actual.



## VI.4 f Los ostracodos

PHILIPPE MOURGUIART

El estudio de la fauna de los ostracodos que viven en el lago Titicaca comienza con los estudios de FAXON (1876) y de MONIEZ (1889), pero después, habrá que esperar alrededor de un siglo para ver la descripción de una nueva especie (LERNER-SEGEEV, 1971) y conocer las informaciones dadas en la tesis de VARGAS (1982). Sólo, en 1939, de BEAUCHAMP escribe sobre el material colectado por la Percy Sladen Trust Expedition (de la cual estudia los Rotíferos y Turbelarios) : "...los Protozoarios, Cladóceros y Ostracodos han sido siempre predominantes...", pero sin más precisión.

La única obra que proporciona algunas informaciones sistemáticas y morfológicas sobre los ostracodos andinos es el estudio de DELACHAUX (1928) que tiene por sujeto los entomostráceos del lago Huarón situado en la región de Huancavelica en el Perú, zona alejada del lago Titicaca. Desafortunadamente, sus descripciones son demasiado imprecisas sobre los detalles del caparazón y, debido a eso, la taxonomía adoptada en este capítulo se dejará voluntariamente en nomenclatura abierta con el fin de no multiplicar inútilmente las sinonimias ya muy abundantes en la literatura.

### La fauna actual

La mayoría de las muestras colectadas en el hidrosistema Titicaca muestran, a primera vista, una cantidad y diversidad específicas notables, que se puede comparar con las de otros vastos sistemas lacustres antiguos, como el Tanganyika, por ejemplo.

La mayoría de las especies encontradas en el lago Titicaca pertenece a géneros cosmopolitas como :

- *Herpetocypris* (Familia Cyprididae; Baird, 1845),
- *Cyprinotus*,
- *Cypridopsis*,
- *Potamocypris*,
- *Candonopsis* (Familia Candonidae; Kaufmann, 1900),
- *Ilyocypris* (Familia Ilyocyprididae; Kaufmann, 1900),
- *Darwinula* (Familia Darwinulidae; Brady & Norman, 1889),
- *Limnocythere* (Familia Limnocytheridae; Sars, 1925),
- *Cyprideis* (Familia Cytherideidae; Sars, 1925).

Entre los géneros endémicos de Sudamérica, también presentes aunque raros, se encuentran únicamente :

- *Chlamydotheca* (Familia Cyprididae; Baird, 1845),
- *Amphicypris*.

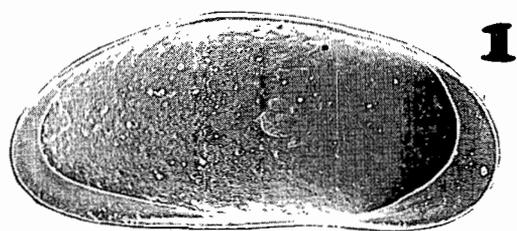
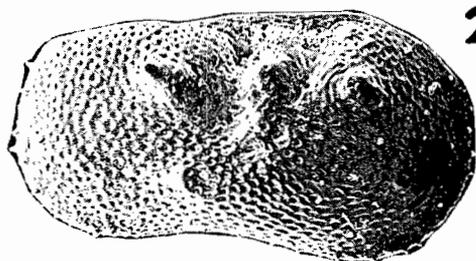
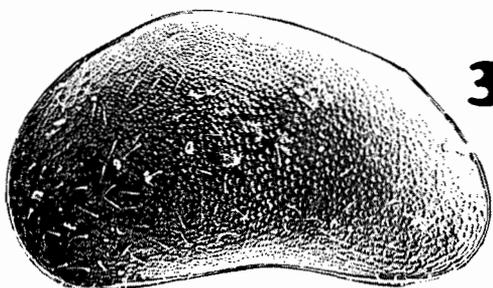
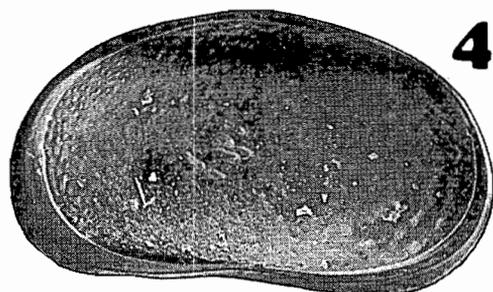
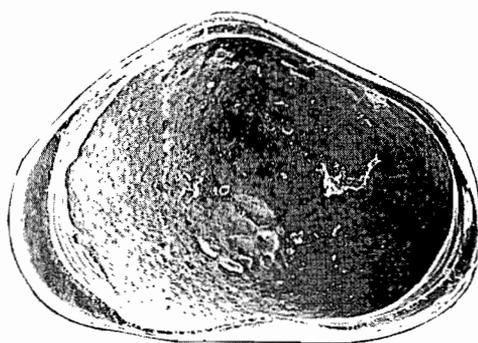
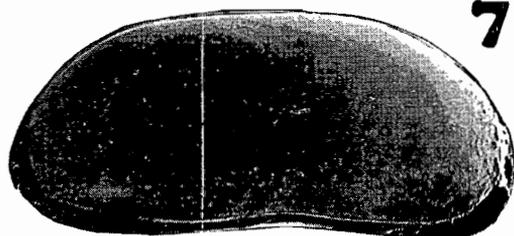
En cambio, parece que la fauna del lago Titicaca es endémica a más de 50 % a nivel específico, particularmente si se considera el grupo de *Limnocythere* (Lámina II). Sin embargo, existe convergencias seguras con las especies del Perú descritas por DELACHAUX (1928). Por ejemplo, la especie *Neolimnocythere hexaceros* es bastante cercana de las especies que hemos llamado *Limnocythere* sp. A3 y sp. B3, de la que se diferencian solamente por la orientación de la "espina posterior".

En la lámina I se presentan las principales especies que viven en el lago Titicaca.

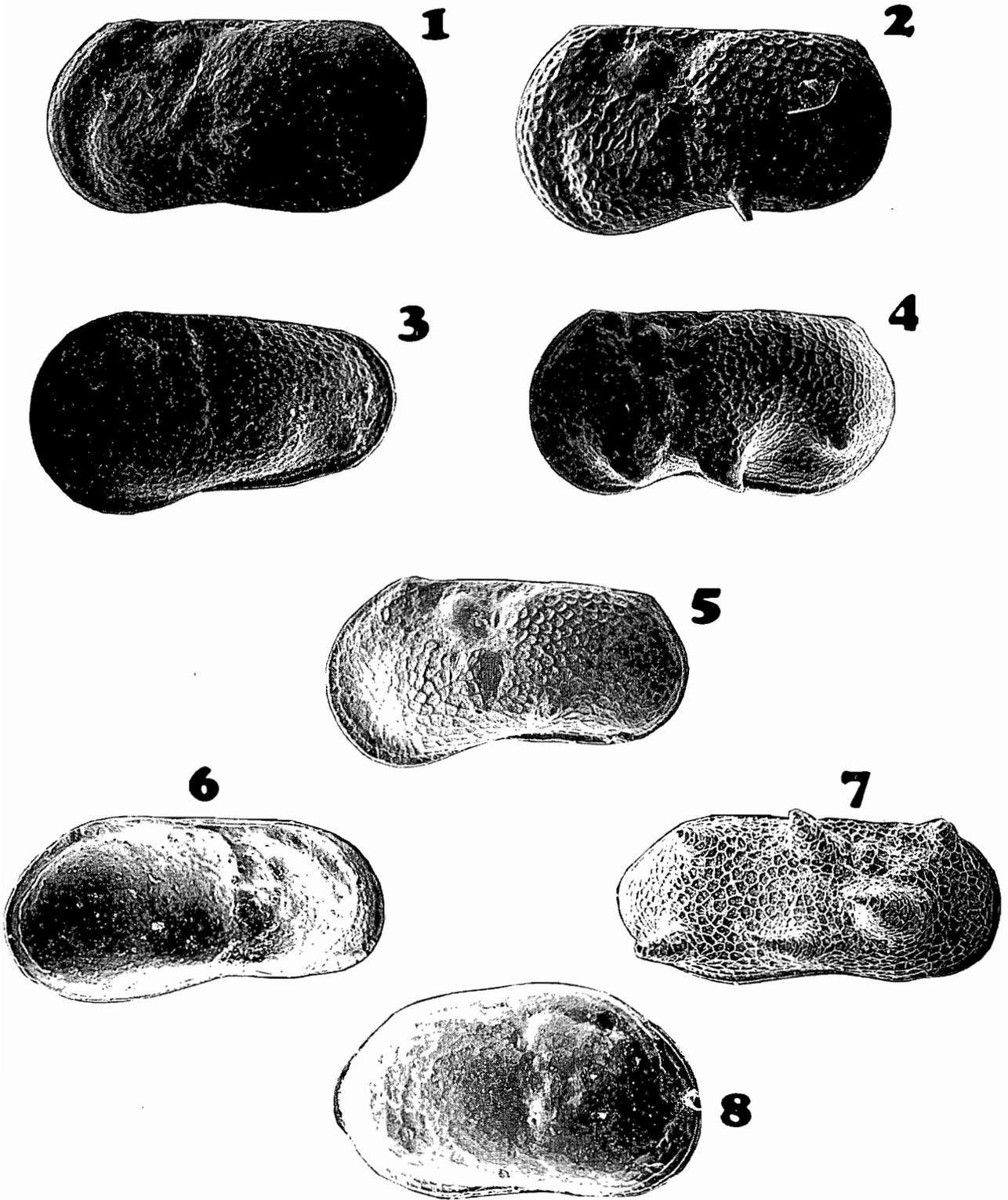
ORSTOM Fonds Documentaire

N° 36 633, ex 2

Cote A

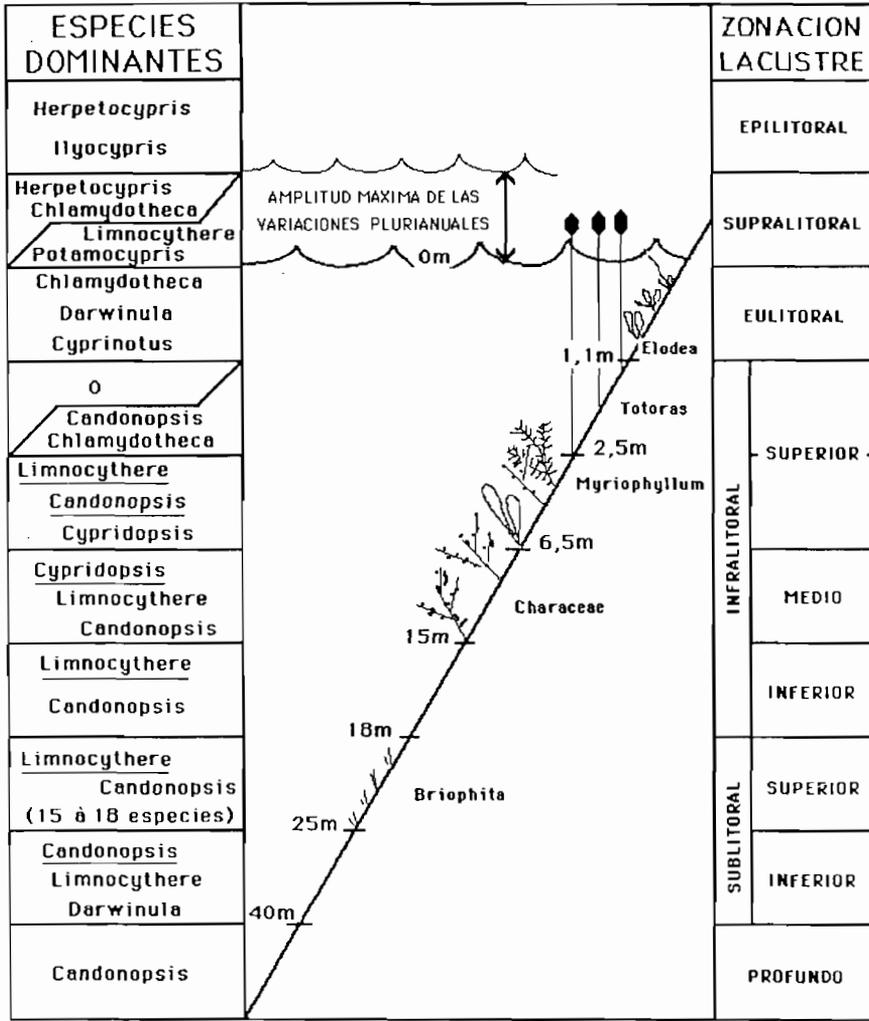
**1****2****3****4****5****6****7**

LAMINA I: 1 *Candonopsis* sp. (X 149), 2 *Ilyocypris* sp. (X 137),  
 3 *Potamocypris* sp. (X 163), 4 *Cyprinotus* sp. (X 112),  
 5 *Cypridopsis* sp. (X 143), 6 *Amphicypris* sp. (X 31,4),  
 7 *Herpetocypris* sp. (X 47).



LAMINA II : Genero LIMNOCY THERE.

1 L. sp. A1, 2 L. sp. A2, 3 L. sp. B1, 4 L. sp. B3,  
 5 L. sp. B4, 6 L. titicaca (X 100), 7 L; sp. T2 (X 136),  
 8 L. bradburyi (X 157).



Cuadro 1 : Repartición de las comunidades de ostracodos en la bahía de Copacabana ( 1989 ).

ECOZONAS	HERBARIO	SUBSTRATO	DENSIDAD g/m <sup>2</sup>	PESO MEDIO µg	BIOMASA g/m <sup>2</sup>
a	-	Grueso	0		0
	+	Fino	10 <sup>2</sup>	100	10 <sup>-2</sup>
b	+	F	10 <sup>3</sup> -10 <sup>5</sup>	100	0.1-10
	- +	F	10 <sup>4</sup> -10 <sup>6</sup>	40	0.4-40
c	+	G	0-10	50	0.5-10 <sup>-4</sup>
	+ +	F	10 <sup>2</sup> -10 <sup>3</sup>	75	75.10 <sup>-4</sup> -75.10 <sup>-3</sup>
d	+	F	0		0
	+ +	F	10 <sup>2</sup> -5.10 <sup>3</sup>	50	5.10 <sup>-3</sup> -0.25
e	+ +	F	10 <sup>2</sup> -3.10 <sup>4</sup>	25	25.10 <sup>-4</sup> -75.10 <sup>-2</sup>
f	-	F	10 <sup>4</sup> -5.10 <sup>4</sup>	50	0.5-2.5
g	- (briofitas)	F	10 <sup>5</sup> -10 <sup>6</sup>	50	5-50
h	-	F	10 <sup>2</sup> -10 <sup>3</sup>	40	4.10 <sup>-3</sup> -10 <sup>-1</sup>
i	-	F	0-10 <sup>2</sup>	30	0-3.10 <sup>-3</sup>

Cuadro 2. - Estimaciones de las densidades y biomasa de ostracodos según el medio de vida.

## **Repartición de las comunidades**

Presentamos a continuación un estudio de las comunidades de ostracodos en función de los principales biotopos que se distinguen en el lago (cuadro 1). Se determinaron así nueve zonas, caracterizadas por la densidad (cuadro 2), la diversidad de las faunas y el porcentaje relativo de cada especie en la asociación.

### ***El medio epilitoral (ecozona a)***

Es el conjunto de los tributarios que desembocan en el lago y que albergan faunas constituidas en su mayoría por los géneros *Herpetocypris* e *Ilyocypris* cuya presencia está limitada a zonas tranquilas, donde se desarrolla la mayoría de las veces un herbario de *Myriophyllum* y/o *Elodea*. La densidad total nunca excede 100 individuos por metro cuadrado.

### ***El medio supralitoral (ecozona b)***

Corresponde a tierras anegables donde, después del retiro de las aguas, se encuentran huecos o charcos de agua conteniendo faunas abundantes, pudiendo albergar varios centenares de miles de individuos. Se han localizado dos tipos de comunidades bien distintas :

- Tipo 1 de *Chlamydotheca* y *Herpetocypris* dominantes, asociados a *Cypridopsis* e *Ilyocypris*.
- Tipo 2 con una asociación más diversificada incluyendo *Limnocythere* (2 a 3 especies, entre las cuales *L. bradburyi*), *Ilyocypris*, *Cypridopsis*, *Potamocypris* y otros *Amphicypris* de tamaño muy grande (> 4 mm).

Durante los períodos de crecida, estas faunas (huevos, estados larvales, juveniles y adultos) pueden ser arrastradas y van a modificar entonces las poblaciones de la orilla lacustre.

### ***El medio eulitoral (ecozona c ; 0 - 1,10 m)***

Es una zona lacustre de transición y su composición faunística está influenciada por la presencia de especies de medios epilitorales y supralitorales, y/o por la presencia de especies típicamente lacustres. La asociación más frecuentemente encontrada está compuesta por *Chlamydotheca* y *Herpetocypris*, pero también de *Darwinula*, *Limnocythere* (2 especies), *Candonopsis* (2 especies), *Ilyocypris*, *Cyprinotus* o incluso *Amphicypris*. Las densidades son bajas (< 1000 caparazones/m<sup>2</sup>), en relación con un substrato de material a menudo grueso.

### ***El medio infralitoral superior (ecozona d ; 1,10 - 6,50 m)***

Los totorales ocupan su parte menos profunda (1,10 a 2,50 m). En regla general, las poblaciones son poco ricas y poco diversificadas. Las formas comunes son *Limnocythere* (varias especies), *Darwinula* y *Candonopsis*, así como también *Chlamydotheca* y *Herpetocypris*.

Más allá (2,50 a 6,50 m), *Limnocythere* (varias especies), *Candonopsis*, *Darwinula* y *Cypridopsis* viven dentro de restos de totoras en descomposición (< 1000 ind./m<sup>2</sup>) en un herbario más o menos denso de Characeae, *Myriophyllum* y *Elodea*.

### ***El medio infralitoral mediano (ecozona e ; 6,50 - 15 m)***

En el interior de los herbarios de Characeae, los *Cypridopsis* son siempre predominantes (más del 90 % de la población), a menudo en asociación con *Candonopsis*, *Darwinula* y *Limnocythere* (sp. *B4* y *titicaca*). Su característica común es la extrema fineza de sus caparazones.

### ***El medio infralitoral inferior (ecozona f ; 15 – 18 m)***

Se sitúa en el límite de desarrollo de las macrofitas. Sus faunas son diversificadas y relativamente abundantes (a menudo > 10.000 ind./m<sup>2</sup>). Se encuentran sobre todo *Limnocythere* (varias especies representando 50 a 75 % de la asociación) y *Candonopsis* (de 20 a 40 %), y también algunos *Cyprinotus*, *Cypridopsis* o *Chlamydotheca*, más bien típicos de ambientes menos profundos.

### ***El medio sublitoral superior (ecozona g ; 18 – 25 m)***

Las briofitas son los únicos vegetales que crecen en este medio. La fauna de entomostráceos es muy rica (de 100.000 a 1.000.000 de individuos por metro cuadrado) y muy diversificada (15 a 18 especies) a base de *Limnocythere* grupo A (75 a 90 %) y *Candonopsis* (5 a 20 %). En cambio, géneros como *Cypridopsis* y *Chlamydotheca* han desaparecido definitivamente.

### ***El medio sublitoral inferior (ecozona h ; 25 – 40 m)***

Se extiende aproximadamente hasta cerca de 40 m de profundidad. Los ostracodos son aún numerosos pero la diversidad específica se reduce. Se encuentran *Limnocythere* gr. A (40 a 60 %), *Candonopsis* (30 a 50 %), *Darwinula* y *Amphicypris*.

### ***El medio profundo (ecozona i ; más de 40 m)***

Sólo subsisten los *Candonopsis* (< 100 ind./m<sup>2</sup>) pero se han encontrado en el sedimento algunas valvas vacías de *Limnocythere* grupo A y *Darwinula*, lo que sugiere para estas dos últimas especies, sea un desarrollo estacional a esta profundidad, sea un desplazamiento *post-mortem*.

## ***Elementos de ecología***

El esquema de repartición de las asociaciones de ostracodos que acabamos de esbozar corresponde a la situación encontrada en el lago Mayor (bahía de Copacabana), durante el año 1989. No obstante se puede aplicar a una gran parte del lago, con excepciones de las bahías de pendiente baja (Achacachi) y de la casi totalidad del Huiñaimarca. En estos últimos medios, las asociaciones son sensiblemente idénticas pero sus escalonamientos son diferentes y se observa un estrechamiento de las ecozonas e, f, g, h e i (cuadro 3).

No obstante, las excepciones al modelo presentado son numerosas y resultan tanto de las condiciones ambientales locales como de la ecología de estos entomostráceos. En efecto, éstos requieren para vivir y reproducirse de condiciones particulares del substrato, de la presencia de un albergue, de una buena oxigenación, de alimento, de una composición química particular de las aguas..., tantos factores que no son homogéneos en la escala global del lago y que además varían periódicamente.

La densidad de estos microcrustáceos es función de la presencia o de la ausencia, e incluso de la densidad, de la población vegetal. Así, la proximidad de plantas es sinónimo, para los ostracodos, de refugio así como de alimento (residuos vegetales y perifiton asociado). La función clorofílica de las macrofitas sumergidas determina condiciones de oxigenación del agua eminentemente favorables a los consumidores secundarios. En cambio, la descomposición bacteriana de numerosos residuos vegetales o animales, en la interfase agua-sedimento ocasiona una subsaturación en oxígeno disuelto y una tendencia a una acidificación del pH, elementos desfavorables a la vida béntica.

Por consiguiente, habrá que distinguir varios tipos de medios para explicar la repartición espacial de los ostracodos :

- herbario muy denso
- herbario disperso
- sedimento liso

ECOZONAS	LAGO MAYOR	LAGO MENOR
a		
b	0m	0m
c	1,1m	0,8m
d	2,5m	2,5m
	6,5m	3,5m
e	15m	7,5m
f	18m	?
g	25m	9m
h	40m	14m
i		

Cuadro 3. - Comparación del escalonamiento de las ecozonas entre el lago Mayor y el lago Menor.

En un herbario muy denso, la vida béntica *sensu stricto* está limitada por la falta de oxígeno; sólo algunas formas poco exigentes subsisten, esencialmente *Limnocythere* (sp. A1, sp. B4 y *titicaca*) y *Candonopsis*, más raramente *Darwinula*. En cambio, las especies nadadoras que no están sometidas al substrato son muy abundantes. En las Characeas se encuentran los *Cypridopsis*; en *Myriophyllum* y *Elodea*, *Chlamydotheca* y *Herpetocypris*.

En un herbario disperso, la vida es posible en todos los niveles; los ostracodos bénticos y nadadores están ampliamente representados :

- los bénticos por *Limnocythere*, *Candonopsis*, *Darwinula*, *Ilyocypris*...;
- los nadadores por *Chlamydotheca* y *Herpetocypris*. Los *Amphicypris*, igualmente presentes en estos medios, son depredadores.

En un sedimento liso, viven solamente especies bénticas. Este tipo de ambiente se encuentra ya sea en el dominio supralitoral (charcos temporales), ya sea en el dominio "profundo" (más allá de 25 m en el Lago Mayor y de 9 m en el Lago Huiñaimarca). En el primer caso, los *Ilyocypris* dominan en la asociación; en el segundo, dominan las formas poco exigentes en oxígeno, como ser *Limnocythere* (sp. A1) y *Candonopsis*.

A primera vista, parece que numerosas especies ocupan un mismo biotopo. En realidad, la competición interespecífica se evita al máximo. Por ejemplo, en las formas nadadoras, se observaron dos períodos de desarrollo máximo : en diciembre-enero y en julio-agosto, pero con un retraso de 2 a 3 semanas para *Chlamydotheca*. Estos ocupan con preferencia la parte superior de las plantas mientras que los *Herpetocypris* están más bien acantonados en la base. En las formas bénticas, los *Limnocythere* viven en los primeros centímetros de los sedimentos fluidos mientras que los *Ilyocypris* se desplazan en el substrato. También es probable que las diferentes especies, por ejemplo *Limnocythere*, no buscan las mismas presas (origen y/o talla de las partículas).

La densidad en microcrustáceos es también función del balance metabólico del lago y de la amplitud de las variaciones interanuales del nivel de agua. Estas fluctuaciones van a traducirse en el dominio supralitoral por variaciones de la composición química de las aguas. De tipo oligohalino en períodos de crecida, las aguas se concentran progresivamente cuando se retiran. Primero *Chlamydotheca*, *Herpetocypris* o *Ilyocypris* colonizan estos medios temporales. Son reemplazadas por *Potamocypris*, *Cypridopsis* o *Amphicypris* cuando la salinidad total de las aguas será superior a 1,5 g/l, y finalmente por una sola especie (*Limnocythere bradburyi*), la única susceptible de reproducirse en aguas cuya salinidad puede sobrepasar 30 g/l.

Las oscilaciones del lago van a tener también repercusiones marcadas en todo el bentos y esto hasta las zonas más profundas. Una fase de crecida, favoreciendo la circulación de las aguas y de residuos variados, determina una proliferación de los organismos bénticos, particularmente en las ecozonas f y g. Una fase de descenso tendrá el efecto inverso. Esta oposición entre aguas altas y bajas se encuentra en la escala estacional : así, el crecimiento de las poblaciones de ostracodos en las ecozonas h e i está directamente correlacionado con dos factores, por una parte con el aporte de materia orgánica fresca en procedencia de zonas superiores, y por otra parte con el contenido de oxígeno disuelto, factores ligados al ciclo metabólico del lago inducido por la oposición entre la época de lluvias y la época seca.

De una manera general, el desarrollo de las poblaciones de ostracodos parece muy dependiente del ciclo vegetativo de los herbarios, estando el mismo ligado a la evolución hidrológica del lago bajo la influencia de las variaciones climáticas. Estas incidencias de los factores abióticos, más marcadas al nivel de las ecozonas litoral y supralitoral, son sensibles hasta en las zonas profundas del ecosistema lacustre. Un aumento del volumen del lago se traduce por un efecto benéfico en la fauna béntica de las ecozonas f, g, h e incluso i, mientras que un descenso ocasionará una disminución rápida de las densidades y de la diversidad de los entomostráceos.

## Conclusión

Las numerosas observaciones realizadas de 1977 a 1989 permitieron evidenciar, por una parte, una repartición batial de los ostracodos, parcialmente relacionada a la repartición de las macrofitas, y por otra parte, la relación entre estos organismos (densidad y diversidad) y la evolución de los ciclos hidrológicos del lago Titicaca en dos escalas distintas : anual y plurianual. Estos datos actuales sirven de referencia para una interpretación paleoecológica (cf. cap. III.1) que permite reconstituir precisamente la evolución paleobatimétrica del lago Titicaca en el curso de los últimos 7.500 años. Además, estas informaciones son el punto de partida de un tratamiento estadístico (funciones de traslado : Ostracodos/Batimetría y Ostracodos/Quimismo de las aguas) que permitirá cuantificar la evolución físico-química (altura de agua y salinidad total) del lago en el curso del Holoceno.

## VI.4 g Los anfípodos

CLAUDE DEJOUX

Existen muy pocos estudios sobre este grupo de organismos, pese a la abundancia y a la diversidad que caracteriza los anfípodos del lago Titicaca. Sólo se dispone de los trabajos de FAXON (1876), realizado con las muestras obtenidas por ALEXANDER AGASSIZ; de CHEVREUX (1904) basado sobre los muestreos de la misión CREQUI-MONTFORT y SENECHAL DE LA GRANGE en 1903; y la descripción de una especie por WECKEL, en 1909. Esta especie descrita inicialmente por BATE (1862) había sido descrita nuevamente por WECKEL, en 1907.

Estos documentos sirvieron de base para la identificación de los anfípodos muestreados durante nuestro estudio extensivo de la fauna béntica de la parte boliviana del lago, permitiéndonos distinguir 11 grupos taxonómicos diferentes. Nos basamos en caracteres morfológicos bastante toscos, habiendo descrito 1 especie (?) adicional en relación a las señaladas anteriormente. En su estudio de 1876, FAXON describe 7 nuevas especies del género *Allochertes* (llamado actualmente *Hyaella*) procedente del lago Titicaca, y señala la presencia de una especie ya conocida en Norteamérica : *Allochertes inermis* SMITH, 1874.

CHEVREUX señala, treinta años después, la presencia de 4 de estas especies en su material, descubriendo una nueva especie : *Hyaella Neveu-Lemairei*. Desde esta época, no se conoce nada nuevo en el aspecto taxonómico de los anfípodos del lago Titicaca.

### *Descripción sucinta de las especies conocidas*

Todas pertenecen a la familia de los Orchestidae.

#### *Hyaella armata* Faxon, 1876 (Lám. I, fig. 1)

Esta especie mide de 8 a 9 mm de la cabeza al telson, su cuerpo es redondeado y no presenta espinas dorsales. El principal carácter morfológico que permite diferenciarla reside en la presencia de excrescencias laterales a la altura de los 4 primeros segmentos torácicos cuyo tamaño aumenta de adelante hacia atrás. Los primeros están dirigidos hacia adelante y hacia abajo mientras que el cuarto está prácticamente perpendicular al eje del cuerpo. El segundo par de antenas son, por otra parte, mucho más largas que el primero, siendo el segundo par de patas torácicas del macho particularmente ancho. El flagelo del primer par de antenas posee 12 segmentos, el del segundo par tiene 13 segmentos.

El tamaño de las expansiones laterales es variable, siendo generalmente más grande en los individuos que viven en profundidad, en los cuales el cuarto par puede llegar a 10 mm de extremo a extremo.

#### *Hyaella echina* Faxon, 1876 (Lám. I, fig. 2)

Esta especie es aún más característica. El cuerpo es muy arqueado y presenta una ornamentación espinosa dándole un aspecto de erizo. Una línea de 8 espinas se escalonan a lo largo de la línea mediana, y dos líneas paralelas de 11 espinas van de adelante hacia atrás en posición dorsal.

Tiene ojos ligeramente protuberantes. El flagelo del primer par de antenas presenta 6 a 8 segmentos, el del segundo par posee 9 segmentos.

La longitud total del cuerpo puede llegar a 10 mm.

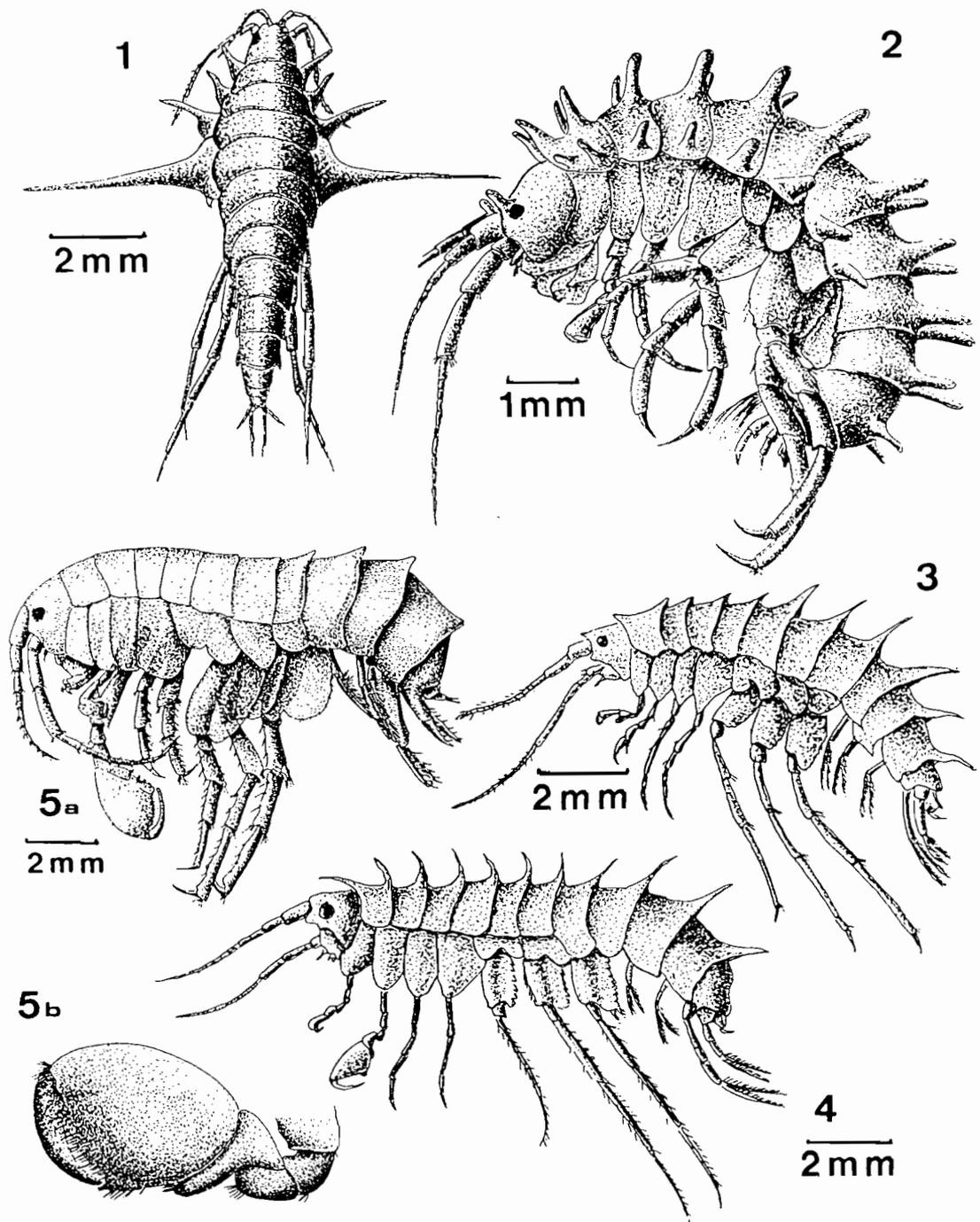
ORSTOM Fonds Documentaire

N° :

36.634, ex 2

Cote :

A



## Lámina I

Fig. 1 : *Hyalella armata* - Fig. 2 : *Hyalella echina* - Fig. 3 : *Hyalella longipes* - Fig. 4 : *Hyalella lucifogax* - Fig. 5a : *Hyalella latimana*, Fig. 5b : carpopodita del macho.

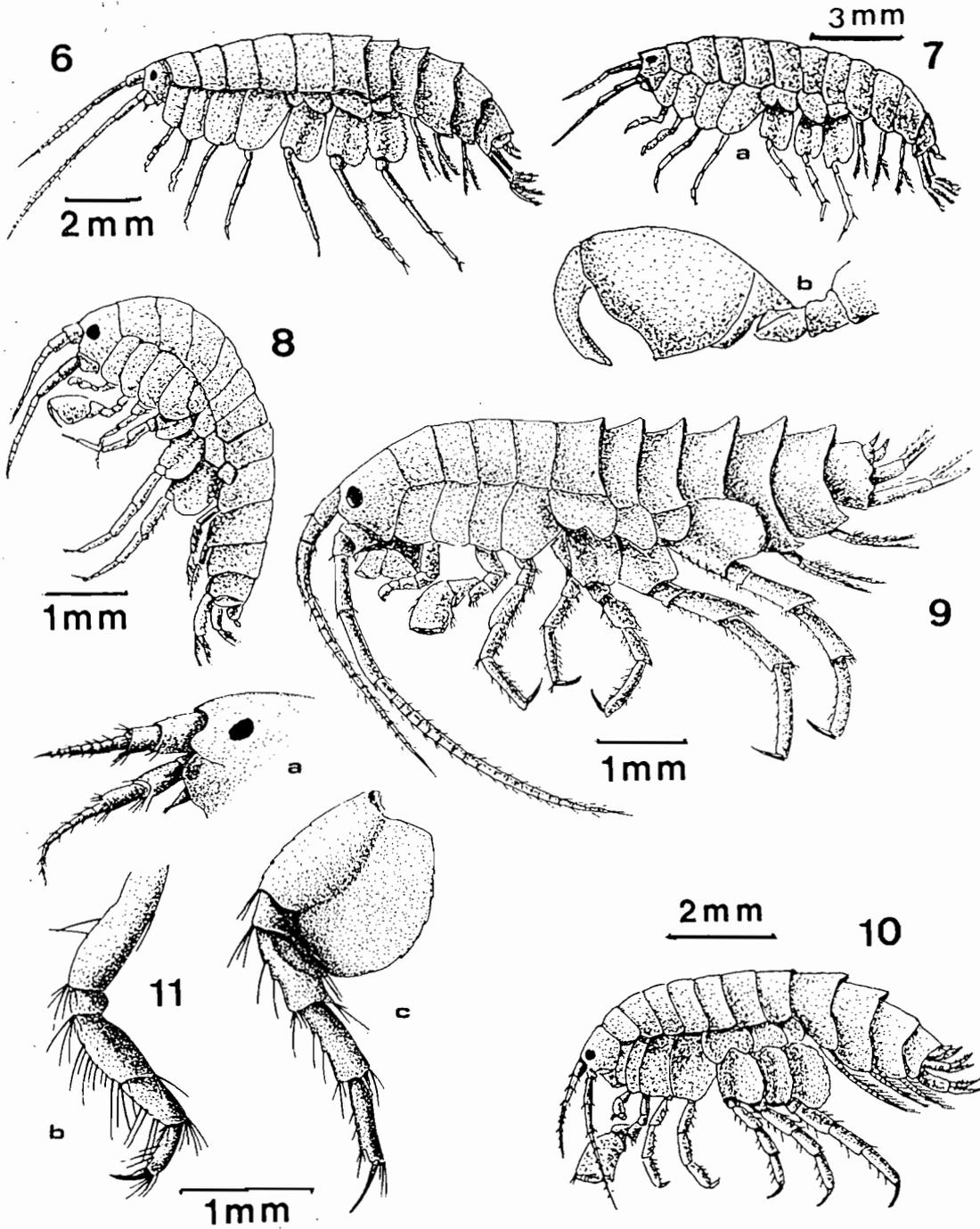


Lámina II

Fig. 6 : *Hyaella longipalma* - Fig. 7a : *Hyaella cuprea*, Fig. 7b : carpodita del macho - Fig. 8 : *Hyaella dentata* var. *inermis* - Fig. 9 : *Hyaella Neveu-Lemairei* - Fig. 10 : *Hyaella knickerbrockeri* - Fig. 11 : *Hyaella* sp.; Fig. 11a (cabeza), Fig. 11b (pata torácica), Fig. 11c (pata abdominal).

***Hyaella longipes* Faxon, 1876 (Lám. I, fig. 3)**

Tiene 11 espinas dispuestas a lo largo de la línea dorsal del cuerpo. El primer segmento torácico lleva dos espinas, una es pequeña, situada delante del segmento y la segunda, apenas más larga, está situada atrás. Todas las otras espinas salen detrás de los segmentos y son cada vez más largas, de adelante hacia atrás, hasta la novena. Los ojos son protuberantes. Los 4 primeros pares de epímeros son triangulares, puntiagudos hacia abajo; el telsón es entero. El flagelo del primer par de antenas tiene 13 segmentos, el del segundo posee 14 segmentos. El sexto y séptimo par de patas son más largas.

***Hyaella lucifugax* Faxon, 1876 (Lám. I, fig. 4)**

También es una especie fácil de identificar gracias a una línea de 11 espinas que se desarrollan a lo largo de la línea dorsal, a partir de la región posterior de los segmentos, excepto la primera que se origina en la parte anterior del primer segmento. Las primeras 6 ó 7 espinas son encorvadas hacia adelante y las siguientes son perpendiculares al eje del cuerpo.

Las antenas tienen una longitud casi similar y las patas abdominales son muy largas. El cuerpo mide aproximadamente 11 mm.

***Hyaella latimana* Faxon, 1876 (Lám. I, fig. 5 a y b)**

Esta especie de cuerpo grueso, de 12 a 13 mm de longitud, es una forma mucho menos característica que las anteriores, aunque todavía se distinguen 4 ó 5 espinas dorsales más o menos aplanadas. En realidad se trata más bien de excrescencias de la parte superior de los segmentos que de verdaderas espinas, como en las especies descritas anteriormente.

El primer par de antenas es mucho más corto que el segundo y, extendidas, su pedúnculo llega apenas al centro del pedúnculo del segundo par. Cada uno de los flagelos de los dos pares de antenas poseen 11 segmentos. La base del carpopodito del segundo par de patas del macho es muy angulosa (fig. 5b).

***Hyaella longipalma* Faxon, 1876 (Lám. II, fig. 6)**

Esta especie, también muy grande (10 a 13 mm), sólo posee 3 espinas dorsales situadas a la altura del quinto segmento torácico y de los 2 primeros segmentos abdominales. Estas espinas pueden estar erguidas, o ligeramente encorvadas hacia adelante, según los individuos. La parte infero-posterior de los 3 primeros segmentos abdominales es puntiaguda hacia atrás; el telsón es entero. El flagelo del primer par de antenas presenta 15 segmentos, así como el segundo par que es más largo. El carpopodito del segundo par de patas del macho es ovalado, sin punta basal como en la especie anterior. El tegumento del caparazón está cubierto de pequeños pelos dispersos y presenta en algunos lugares figuras en forma de cruz.

***Hyaella cuprea* Faxon, 1876 (Lám. II, fig. 7)**

No posee ninguna formación espinosa o dentellada y la parte infero-posterior de los 3 primeros segmentos abdominales es ligeramente puntiaguda. El flagelo del primer par de antenas posee cerca de 10 segmentos, el segundo par siendo mucho más largo que el primero y mide 1/3 de la longitud total del cuerpo.

Los 5°, 6° y 7° pares de patas torácicas son cortos, pero poseen basopoditos grandes; el 5° par es más corto que los otros. La longitud total del cuerpo mide 9 a 11 mm y el tegumento presenta reflejos cobrizos sobre todo el cuerpo.

***Hyalella dentata* var. *inermis* Smith, 1874 (Lám. II, fig. 8)**

Los especímenes examinados por FAXON en 1876, e identificados con este nombre, sólo se diferencian de la especie descrita inicialmente en los Estados Unidos por SMITH (1874) por los tegumentos de apariencia más compacta y menos transparentes. Tienen una forma pequeña sin espinas, de 5 mm de longitud; su morfología es bastante banal. Relativamente parecida a la especie anterior, es difícil distinguirla cuando se trata de especímenes de pequeño tamaño.

***Hyalella Neveu-Lemairei* Chevreux, 1904 (Lám. II, fig. 9)**

De tamaño mediano (aproximadamente 7 mm), esta especie presenta un cuerpo comprimido, con una línea de 6 espinas, o dientes dorsales, que se inician en la parte posterior del 5° segmento torácico. Estos dientes son, según los individuos, más o menos erguidos respecto al cuerpo, la amplitud de este enderezamiento progresa de adelante hacia atrás. El flagelo del primer par de antenas comprende 16 artículos y el del segundo posee 18 artículos.

***Hyalella knickerbrockeri* Bate, 1862 (Lám. II, fig. 10)**

Esta especie pertenece a la serie de taxones con espinas dorsales. Sin embargo, estas excrescencias dorso-posteriores de los segmentos no sobresalen mucho y conciernen mayormente a los dos primeros segmentos abdominales. El último segmento torácico puede eventualmente presentar una excrescencia más o menos aplanada; su número total varía entonces de 2 a 3 según los individuos. Además, los bordes latero-inferiores de los segmentos abdominales son levemente alargados y forman un ángulo inferior a 90°.

Las antenas son cortas, el flagelo del primer par lleva 7 a 9 segmentos y el del segundo par, de longitud variable, puede llevar de 8 a 15 segmentos. Esta pequeña especie mide de 7 a 8 mm.

***Hyalella* sp. (Lám. II, fig. 11)**

Poco frecuente en nuestros muestreos – sólo colectamos 18 ejemplares – su aspecto general se asemeja al del *H. dentata inermis*; esta pequeña especie (7 mm de largo para los individuos más grandes) se caracteriza por la ausencia de espinas dorsales o de excrescencias dorso-posteriores de los segmentos y por la presencia de una abundante pilosidad en las patas y en las antenas. Tiene patas cortas que le dan un aspecto pequeño y ancho. El flagelo del primer par de antenas tiene 8 segmentos y el del segundo de 8 a 9 segmentos.

***Distribución de las especies y abundancia relativa***

Resumimos en el cuadro 1 el detalle de nuestros muestreos de anfípodos realizados durante varios años en el conjunto de la parte boliviana del lago y daremos en las siguientes líneas algunas precisiones sobre la distribución de las especies identificadas.

En 1876, FAXON consideraba la especie *H. armata* como la especie más común del lago; fue muestreada desde unos metros de profundidad hasta fondos de 120 metros, frente a Juli por ejemplo. Era particularmente abundante en la bahía de Achacachi, a unos veinte metros de profundidad. En nuestras muestras de anfípodos del lago (cerca de 15.000 individuos) sólo aparece en unos 120 ejemplares y CHEVREUX (*op. cit.*) no la halló en sus muestras. Aun si se considera que los muestreos estudiados por FAXON son menos extensivos que los nuestros, creemos que un cambio radical se ha producido en la dominación de las especies, fenómeno que también constatamos para los Hidroacáridos (cf. cap. VI.4 h).

Esta especie vive actualmente sobre los fondos fangosos sin vegetación; nosotros la hallamos entre 12,5 m y 135 m de profundidad.

	HUIÑAIMARCA						LAGO MAYOR						NT	%
	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N	N		
<i>Hyalella armata</i>	39	87	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	128	0,84
<i>Hyalella lucifugax</i>	-	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	-	5	0,03
<i>Hyalella dentata</i>	672	126	7	-	37	81	16	-	54	84	-	-	1.077	7,08
<i>Hyalella latimana</i>	1.075	2	-	110	-	-	1	-	11	155	1	-	1.355	8,91
<i>Hyalella Neveu Lemairei</i>	1.099	14	1	37	1	-	15	22	1	65	-	7	1.262	8,30
<i>Hyalella cuprea</i>	4.938	72	-	580	612	-	264	301	1.416	611	-	599	9.393	61,80
<i>Hyalella knickerbrockeri</i>	537	37	-	101	-	8	52	12	25	63	-	411	1.246	8,19
<i>Hyalella echina</i>	47	36	-	-	-	-	-	4	-	-	-	-	77	0,50
<i>Hyalella longipalma</i>	357	5	-	72	-	172	16	-	-	15	-	2	639	4,20
<i>Hyalella sp.</i>	18	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	18	0,12
<b>TOTAL</b>	<b>8.782</b>	<b>369</b>	<b>8</b>	<b>900</b>	<b>650</b>	<b>261</b>	<b>364</b>	<b>339</b>	<b>1.607</b>	<b>1.000</b>	<b>1</b>	<b>1.019</b>	<b>15.200</b>	
<b>Biotopos</b>	<b>A</b>	<b>B</b>	<b>C</b>	<b>D</b>	<b>E</b>	<b>A</b>	<b>B</b>	<b>D</b>	<b>E</b>	<b>F</b>	<b>G</b>	<b>H</b>		

Cuadro 1. - Abundancias relativas de las diferentes especies de anfípodos muestreados en la parte boliviana del lago Titicaca durante 6 campañas de prospección realizadas entre 1986 y 1988. N = Número de individuos muestreados por tipo de biotopos. Tipos de biotopos : A = fondos cubiertos de *Chara* spp.; B = Fondos de sedimentos desnudos (Z < 20 m); C = Fondos de sedimentos desnudos (Z > 20 m); D = fondos cubiertos de otras macrofitas; E = piedras o cantos rodados de orilla; F = fondos entre 20 y 180 metros de profundidad; G = fondos superiores a 180 metros; H = región de la desembocadura del río Suhez en el lago. NT = Número total muestreado, % = porcentaje relativo del conjunto de los muestreos.

*H. echina* poblaba anteriormente los mismos biotopos, pero en mucho menor abundancia. La situación no parece haber cambiado en cuanto a la abundancia, puesto que sólo la encontramos esporádicamente en el Lago Mayor y en el Huiñaimarca (0,5 % del conjunto de nuestros muestreos). Esta especie se colecta actualmente a profundidades que varían entre 4 y 13 m, aunque FAXON (*op. cit.*) señala su presencia en el Lago Mayor hasta 73 metros y la clasifica entre las especies que viven en zonas profundas.

*H. lucifugax* es también una especie de aguas profundas, los raros ejemplares conocidos habiendo sido muestreados en el Lago Mayor, entre 70 y 110 metros. Es notable constatar que todas estas especies de agua profunda presentan una importante ornamentación espinosa que parece desarrollarse más, en una misma especie, cuando la profundidad aumenta. Encontramos raramente esta especie y solamente 5 individuos fueron muestreados a profundidades mayores de 100 metros.

Por otra parte, nunca llegamos a muestrear *H. longipes*, señalada por FAXON en diversos lugares del Lago Mayor (bahía de Achacahi, bahía de Puno, Chucuito), y frente a la desembocadura del Desaguadero. Su ausencia de nuestros muestreos no prueba evidentemente su desaparición.

*H. latimana* es una especie que hemos encontrado en muchos lugares del lago, a profundidades que varían entre 5 y 22 metros. Representa casi el 9 % del conjunto de los anfípodos muestreados y puebla esencialmente la vegetación acuática en el Huiñaimarca. No está bien representada en el Lago Mayor donde la hallamos una sola vez en abundancia, a más de 20 metros de profundidad, frente a la desembocadura del río Suchez.

CHEVREUX (1904) la señalaba viviendo en profundidades de 2 a 24 metros; actualmente *H. Neveu-Lemairei* parece ser una especie inherente a la vegetación acuática. La muestreamos regularmente en fondos poblados de *Chara*, pero raramente en gran abundancia (8,3 % del conjunto de los anfípodos). Al igual que a la especie anterior se la encuentra sobre todo en el Huiñaimarca donde vive entre 4 y 10 metros; sin embargo, la hemos encontrado a cerca de 20 metros, frente a Escoma.

*H. dentata*, que representa un poco más del 7 % de nuestras muestras de anfípodos, está distribuida en numerosos biotopos, desde unos centímetros de profundidad hasta más de 60 metros. La hemos hallado sólo en las *Chara* y nunca en las otras macrofitas, aunque esta ausencia parece fortuita.

*H. cuprea*, otra forma inerte, puebla los mismos biotopos y es ahora la especie más común en el lago, con cerca del 62 % del conjunto de las muestras. Domina ampliamente las poblaciones de las macrofitas y las zonas poco profundas de las orillas.

*H. knickerbrokeri* es igualmente una especie ubicua en el lago, hallándose tanto bajo las piedras de las orillas como a profundidades superiores a 30 metros. Es frecuente en las macrofitas aunque no es su biotopo preferencial ya que se la encuentra regularmente sobre fondos de sedimentos desnudos. Con un poco más del 8 % de los anfípodos muestreados, esta especie se coloca en un grupo de organismos de mediana abundancia pero de gran espectro de distribución en todo el medio lacustre.

De menor abundancia (4,2 % de las muestras), *H. longipalma* se encuentra raramente fuera de la vegetación acuática. Esta especie vive generalmente a baja profundidad, aunque hayamos muestreado una vez una serie de 15 individuos por 33 metros de fondo, en la orilla de la isla del Sol.

Finalmente es difícil definir la distribución de los 18 ejemplares de *Hyaella* sp. que colectamos en las *Chara* del Huiñaimarca, en dos épocas y en dos lugares diferentes. Este pobre muestreo sugiere una especie rara, pero es posible que ésta habite un biotopo bien particular y poco representado en el conjunto de nuestras muestras.

### ***Distribución de las densidades y variaciones temporales***

Las densidades presentadas en el cuadro 1 son densidades brutas, efectivamente muestreadas, ya sea de manera cualitativa, ya sea por muestreo cuantitativo. Para esbozar la distribución de abundancia del conjunto de los muestreos efectuados en la parte boliviana del Huiñaimarca, en diferentes épocas del año, hemos restituido los datos correspondientes ya sea a un peso

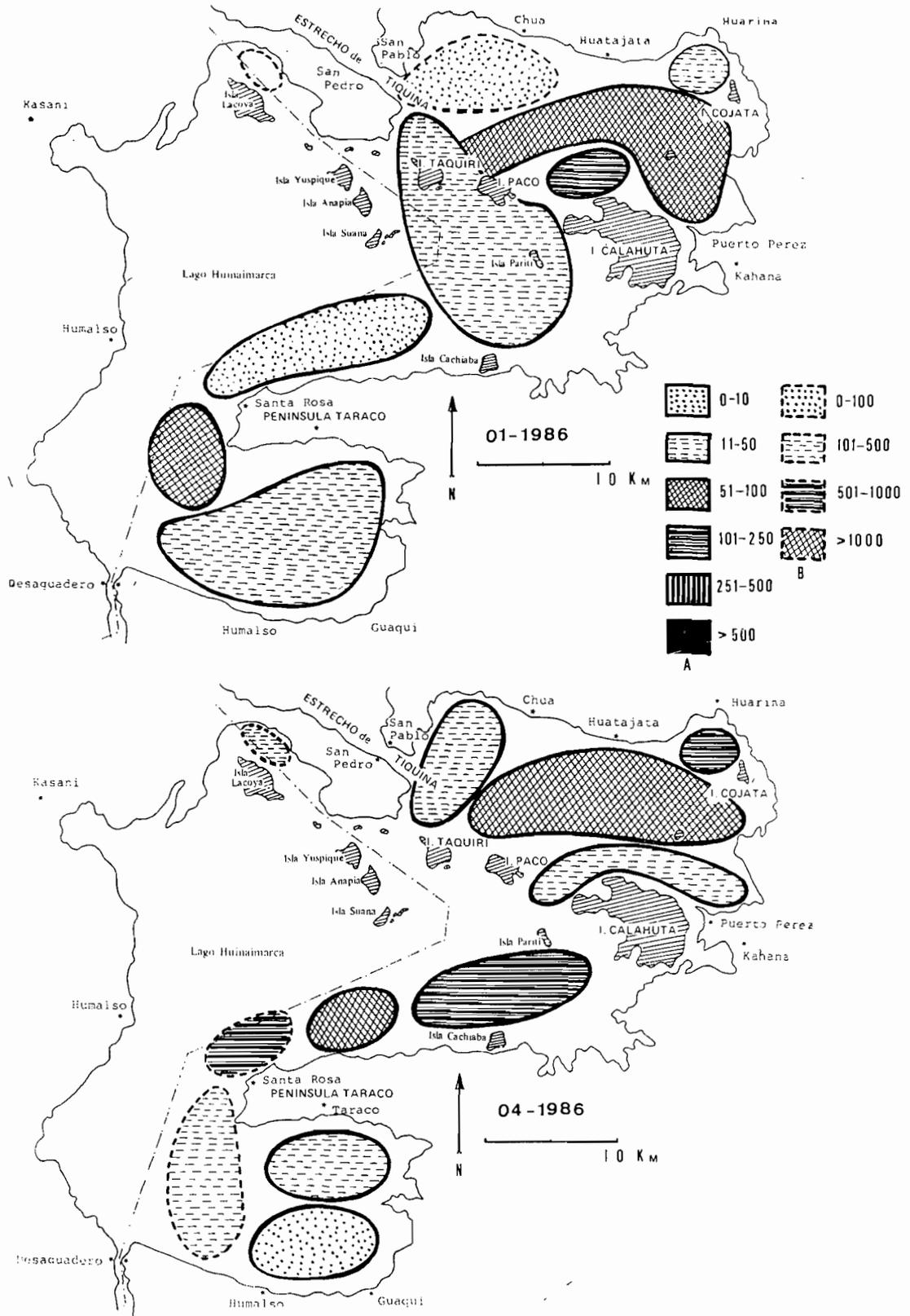


Fig. 12. - Distribución de las densidades de anfípodos en el Huainamarca en dos períodos del año 1986, uno de ellos (abril) correspondiendo al máximo de la crecida.

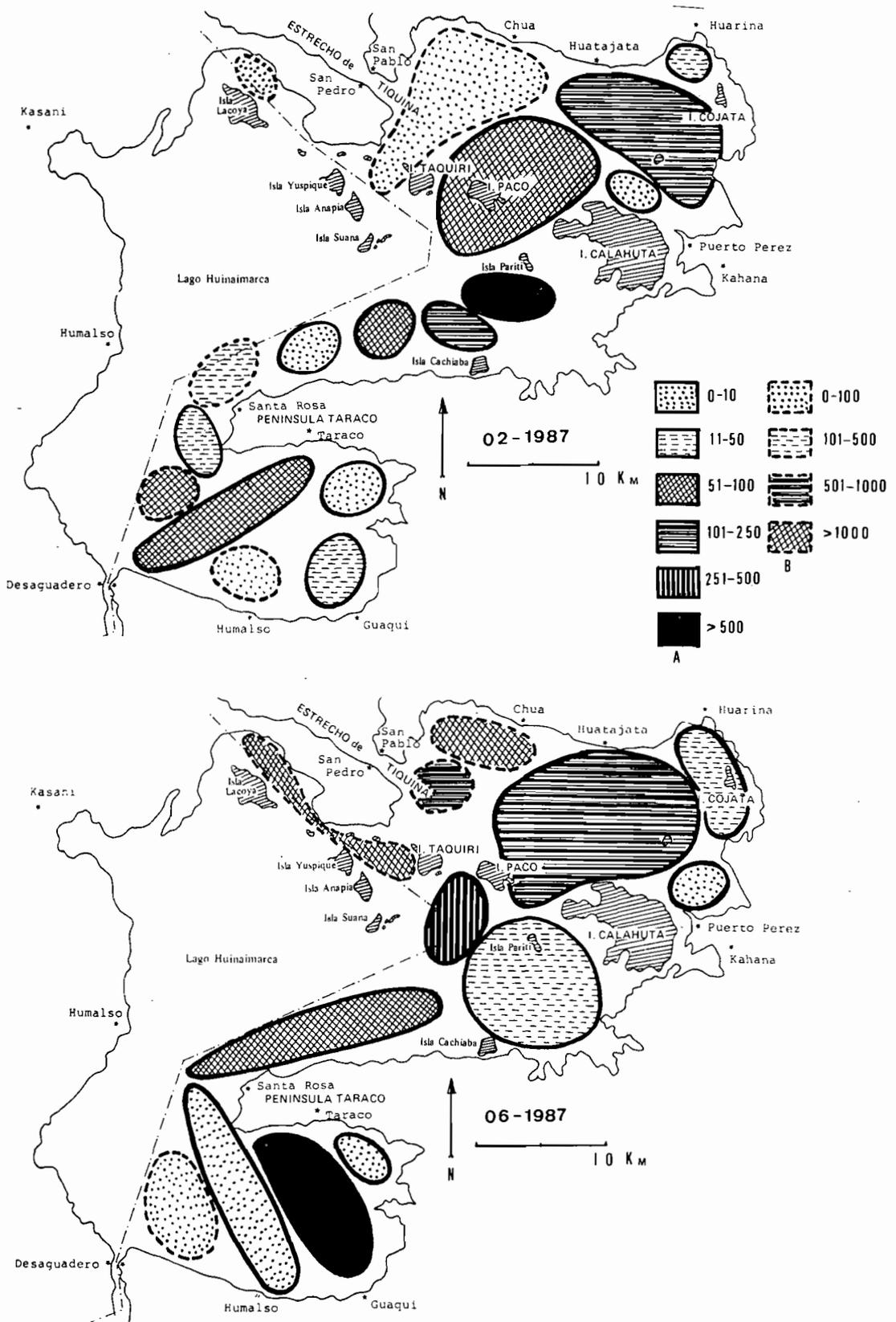


Fig. 13. - Distribución de las densidades de anfípodos en el Huinamarca en dos períodos del año 1987.

constante de vegetal (10 g de peso seco para las muestras colectadas en las macrofitas), ya sea a una superficie de 1 metro cuadrado para las muestras colectadas sobre sedimentos desnudos. Limitamos voluntariamente esta presentación a los anfípodos del Huiñaimarca, dado que es en esta parte del lago que poseemos la cobertura más importante de muestras cuantitativas, tanto en el tiempo como en el espacio. Los resultados se esquematizan en las figuras 12 y 13.

No nos fue posible obtener una imagen muy detallada de la distribución de las densidades durante un año, basándonos en el muestreo periódico de sólo 28 estaciones repartidas en toda la parte boliviana del Huiñaimarca. Por esta razón, hemos considerado solamente 6 niveles de densidad en la vegetación acuática y 4 sobre los fondos de sedimentos desnudos. El examen de las figuras 12 y 13 permite evidenciar la existencia de una zona de fuerte densidad que fluctúa globalmente entre la isla de Cojata y la región norte de la península de Taraco. Esta zona corresponde a fondos de 6 a 8 metros, cubiertos de *Chara*, donde se halla entre 50 y 500 anfípodos para 10 gramos de peso seco de macrofita. Dada la enorme densidad de las *Chara* en toda esta región, esto representa una cantidad considerable de organismos. En contraste, las zonas costeras situadas entre Puerto Perez y Huarina por una parte, y en la bahía de Guaqui por otra parte, son mucho menos pobladas. Sucede generalmente lo mismo en fondos de sedimentos desnudos, con excepción de junio de 1987 cuando hubo fuertes densidades en la zona profunda situada frente a Chúa.

El mes de abril de 1986 correspondió a un máximo de altura de agua que no había sido alcanzado por el lago desde hacía numerosos años; la diferencia entre los niveles más altos anuales fue de más de 2,5 metros entre 1985 y 1986. Tal amplitud de crecida en algunos meses tuvo enormes repercusiones en el conjunto de la fauna béntica (cf. cap. VI.4j). Al ocasionar la muerte rápida de las *Chara* que poblaban, antes de la subida de las aguas, una profundidad vecina de su límite de desarrollo, es posible que condiciones de anoxia se hayan instalado durante un cierto tiempo en numerosos lugares, condiciones susceptibles de haber provocado desplazamientos locales de poblaciones de los organismos más móviles. Siendo los anfípodos uno de ellos, tal fenómeno puede explicar la fragmentación más grande de las distribuciones de densidad observada en febrero de 1987, con relación a la situación que existía antes del máximo de crecida, en enero de 1986. Posiblemente este fenómeno también podría ser responsable del aumento global de las densidades de anfípodos que aparece claramente en diversos lugares, al examinar el mapa de repartición de junio de 1987.

## Conclusión

Aunque las especies de anfípodos del lago Titicaca que poseen una armazón característica de espinas dorsales son fáciles de identificar, no sucede lo mismo con las especies inermes o con espinas poco marcadas, sobre todo cuando indudablemente existen variaciones individuales. Una revisión sistemática se impone, con objeto de llevar a cabo un estudio ecológico minucioso de estos organismos muy abundantes en el lago y que representan el 20 % del conjunto de los macroinvertebrados bénticos. Su función de detritívoros e incluso de depredadores con respecto a otros pequeños organismos (zooplancton, larvas de quironómidos), les otorga un papel determinante en la dinámica del ecosistema lacustre, papel que merecería trabajos específicos. Además, dada su densidad y las biomásas que representan, constituyen un elemento muy importante en la biología del lago, sirviendo de alimento a numerosas especies de peces, como a *Salmo gairdneri*, cualquiera sea el tamaño de éste último (aunque los individuos grandes sean principalmente ictiófagos, cuando abundan los crustáceos se alimentan de ellos). Los anfípodos después de los moluscos constituyen el grupo de macroinvertebrados más importante del lago Titicaca.

## VI.4 h Los hidroacáridos

CLAUDE DEJOUX

Las primeras colecciones de hidroacáridos del lago Titicaca fueron efectuadas por la expedición Percy Sladen y fueron estudiadas por VIETS (1955) al cual se debe la mayor parte, o casi la totalidad de la información existente sobre este grupo de organismos. Anteriormente, sólo algunas colecciones habían sido realizadas en los Andes, dando lugar a los trabajos de WALTER, 1919 y de LUNDBLAD, 1924, 1930 y 1944.

### Las especies presentes y su distribución

Las especies actualmente señaladas en el lago Titicaca son presentadas en las láminas I y II, y a continuación daremos algunas indicaciones sobre su estatuto en este medio ; los puntos de muestreo antiguos y recientes se señalan en el mapa de la figura 1.

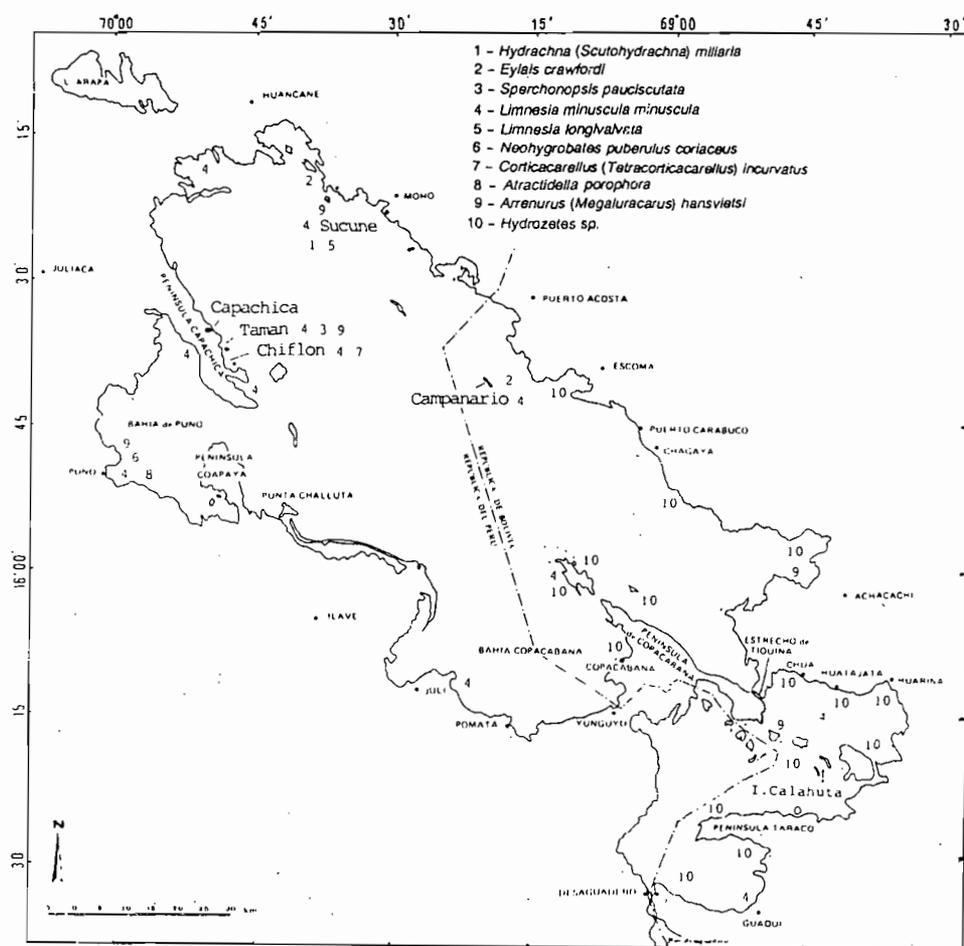


Fig. 1. - Repartición conocida de las diferentes especies de Hidroacáridos señaladas en el lago Titicaca.

ORSTOM Fonds Documentaire

N° 36635, ex 2

Cote A

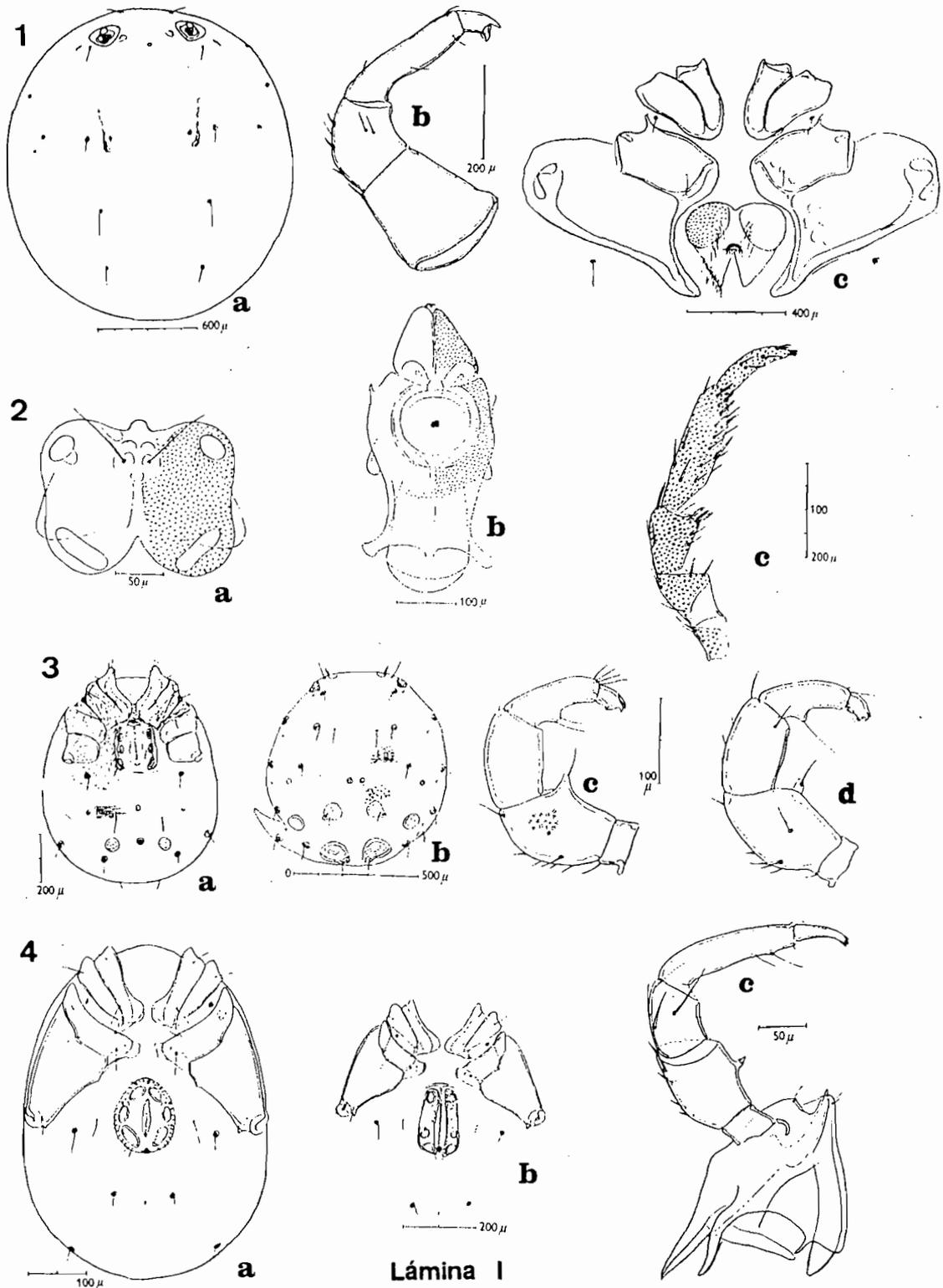


Lámina I

Fig. 1 - *Hydrachna (Scutohydrachna) miliaria* Berl. : fig. 1a, vista dorsal ; fig. 1b, palpo derecho ; fig. 1c, epímera y zona genital del macho.

Fig. 2 - *Eylais crawfordi* Viets : fig. 2a, ojos del macho ; fig. 2b, órgano maxilar ; fig. 2c, palpo derecho.

Fig. 3 - *Sperchonopsis pauciscutata* Viets : fig. 3a, vista ventral ; fig. 3b, vista dorsal ; fig. 3c, palpo derecho ; fig. 3d, palpo izquierdo.

Fig. 4 - *Limnesia minuscula minuscula* Viets : fig. 4a, vista ventral de la hembra ; fig. 4b, palpo derecho ; fig. 4c, pata IV.

***Hydrachna (Scutohydrachna) miliaria* Berlese (lám. I, fig. 1 abc)**

La presencia en el lago de esta gran especie globulosa no es segura : un solo macho habría sido colectado a 1,2 m de profundidad, en Sucuné (VIETS, 1955).

***Eylais crawfordi* Viets, 1953 (lám. I, fig. 2 abc)**

Conocida de los diferentes medios lacustres de las orillas del lago así como de los ríos del Altiplano, esta especie es señalada en herbarios de *Myriophyllum* a orillas de la isla Campanario. Una de las principales características que permite diferenciarla de otras especies del género es la presencia de cápsulas oculares casi fusionadas.

***Sperchonopsis pauciscutata* Viets, 1953 (lám. I, fig. 3 abcd)**

Colectada a profundidades muy bajas en las orillas de la bahía de Tamán, es una forma de tamaño medio (800  $\mu$  de longitud), levemente ovalada y caracterizada por la presencia de acículas quitinosas en la parte anterior de la espalda, transformándose en papilas redondeadas en la parte posterior. Según COOK (comun. pers.), esta especie ha sido colocada ahora en el género *Notosperchonopsis*.

***Limnesia minuscula minuscula* Ribaga, 1902 (lám. I, fig. 3 abc)**

Como su nombre lo indica es una especie muy pequeña, midiendo apenas más de medio milímetro. De una extensa repartición en América del Sur, se la señala en el Perú así como en el Brasil, en Paraguay y en Venezuela. Según VIETS (1955), era muy común en todo el lago Titicaca donde se la encontraba hasta en profundidades de 50 metros ; se la encontraba incluso en el plancton. En cambio, según nuestras últimas observaciones, se ha vuelto muy rara.

***Limnesia longivalvata* Viets, 1953 (lám. II, fig. 1 abc)**

Segunda especie del género *Limnesia* señalada en el lago, es prácticamente del mismo tamaño que la anterior, pero de forma más regularmente ovalada. Posee un palpo corto con segmentos muy gruesos y cortos y un área genital muy ancha en relación a la superficie del cuerpo. El único material conocido proviene de Sucuné, en el Lago Mayor.

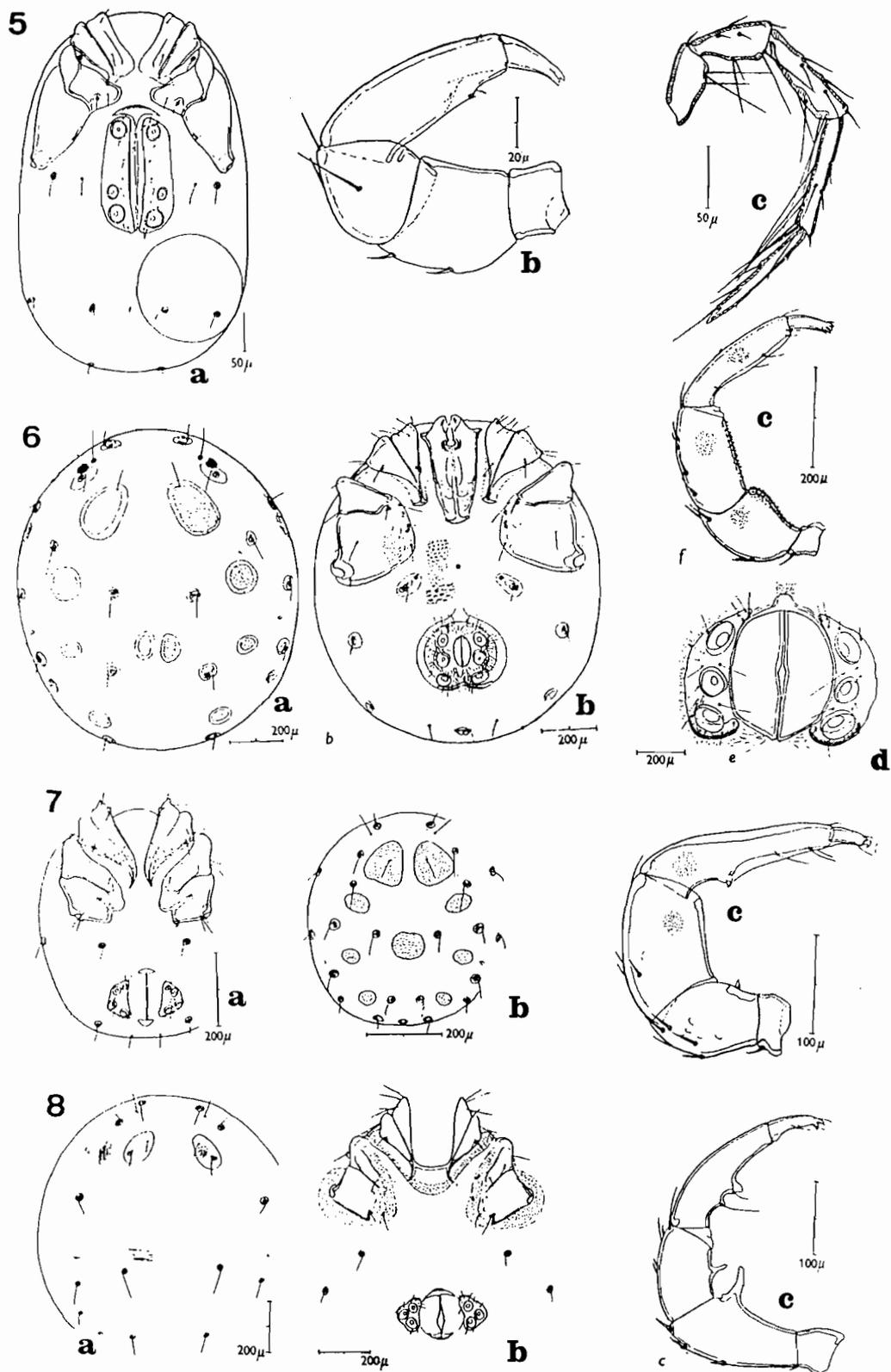
***Neohygrobates puberulus coriaceus* Viets, 1953 (lám. II, fig. 6 abcd)**

El macho alcanza casi 1.500  $\mu$  de largo para un ancho de 1.300  $\mu$ , la hembra siendo mucho más grande ; nuevamente estamos en presencia de una gran especie encontrada frecuentemente en los ríos y lagos del Altiplano y muy a menudo inherente a la vegetación acuática. Se la señala en la bahía de Puno, aunque nunca la encontramos en nuestro estudio extensivo de la fauna béntica del lago.

De color pardo, esta especie se caracteriza por la presencia de numerosas placas quitinosas repartidas simétricamente en la superficie del cuerpo.

***Corticacarellus (Tetracorticacarellus) incurvatus* Viets, 1953 (lám. II, fig. 7 abc)**

Esta pequeña especie que apenas sobrepasa medio milímetro, se caracteriza por la presencia en la espalda de cuatro pares de placas porosas y por una placa central impar. Conocida solamente en la bahía de Chiflón en el Lago Mayor (VIETS, 1955), donde fue colectada sobre un pequeño pez Siluridae : *Trichomycterus rivulatus*.



## Lámina II

Fig. 5 - *Limnesia longivalvata* Viets : fig. 5a, vista ventral de la hembra ; fig. 5b, palpo derecho ; fig. 5c, pata IV.

Fig. 6 - *Neohygrobates puberulus coriaceus* Viets : fig. 6a, vista dorsal del macho ; fig. 6b, vista ventral del macho ; fig. 6c, palpo derecho de la hembra ; 6ª zona genital de la hembra.

Fig. 7 - *Corticacarellus (Tetracorticacarellus) incurvatus* Viets : fig. 7a, vista ventral de la hembra ; fig. 7b, vista dorsal de la hembra ; fig. 7c, palpo derecho de la hembra.

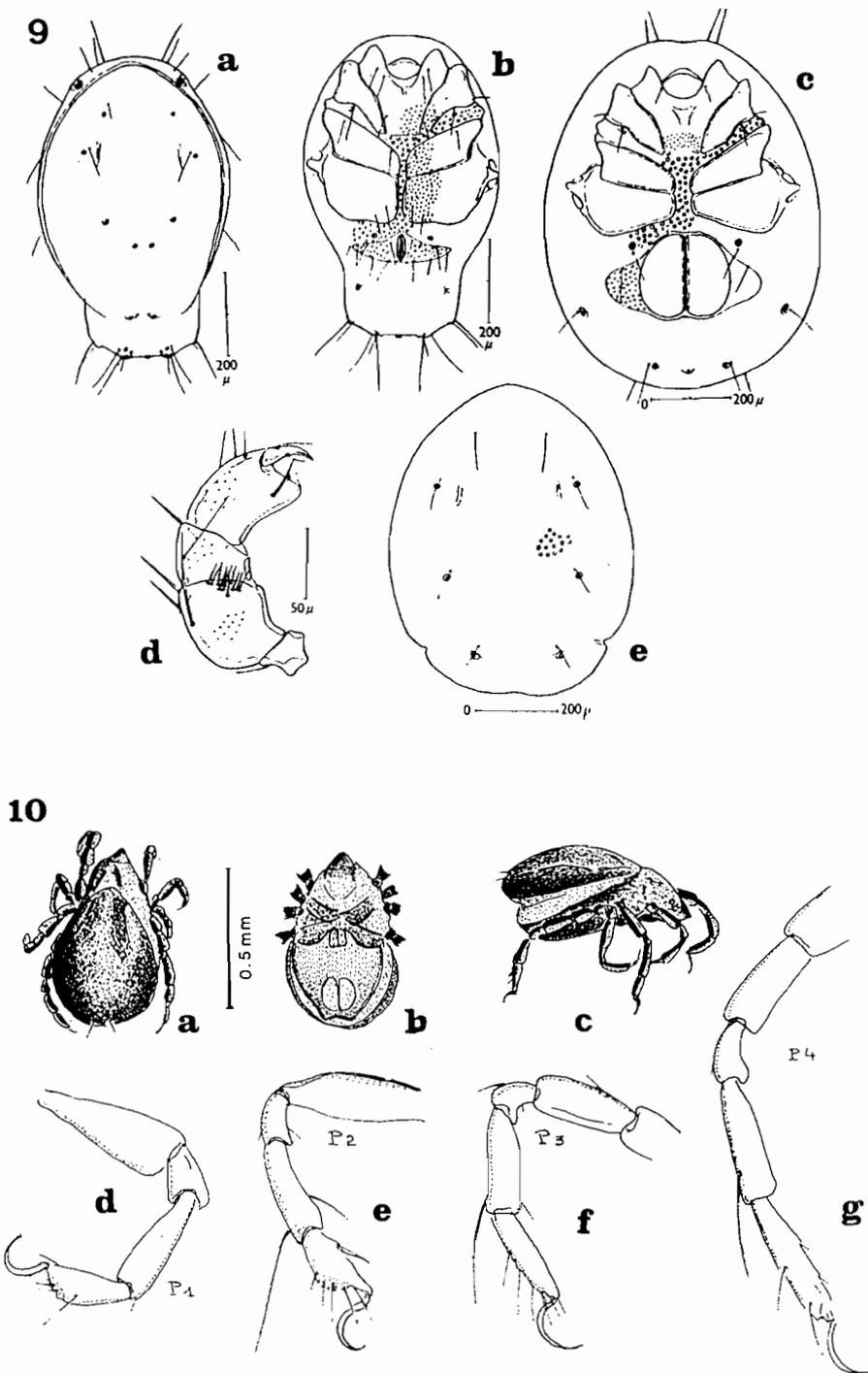


Lámina III

Fig. 9 - *Arrenurus (Megaluracarus) hansvietsi* Viets : fig. 9a, macho, vista dorsal ; fig. 9b, vista ventral ; fig. 9c, hembra, vista ventral y zona genital ; fig. 9d, palpo izquierdo del macho ; fig. 9e, vista dorsal de la hembra.

Fig. 10 - *Hydrozetes* sp. : figs. 10 a,b,c vistas dorsal, ventral y lateral ; figs. 10 d,e,f,g, patas 1 a 4.

*Atractidella porophora* Viets, 1953 (lám. II, fig. 8 abc)

Colectada a baja profundidad en la vegetación de la bahía de Puno, *A. porophora* es una especie redonda y globulosa de cerca de 1 mm de diámetro. Dos placas porosas presentes en la parte delantera de la espalda, en posición oblicua, y la existencia de especies de espuelas quitinosas internas a nivel de los segmentos del palpo, son características que facilitan su identificación.

*Arrenurus (Megaluracarus) hansvietsi* Viets, 1953 (lám. III, fig. 9a a e)

Señalada igualmente en la vegetación acuática de la bahía de Puno así como en algunos medios acuáticos de orillas del lago Titicaca, esta especie se distingue por su forma general elíptica y desigualmente achatada. La parte posterior del cuerpo forma en el macho una especie de cola característica, hueca y más baja que la parte anterior del cuerpo. Los palpos son cortos y gruesos.

*Hydrozetes* sp. (lám. III, fig. 10a a g)

Este Hidroacárido muy pequeño que mide 800  $\mu$  pertenece al grupo de Oribatei y no posee piezas bucales diferenciadas. Actualmente es la especie más común del conjunto del lago Titicaca. Se la encuentra prácticamente en todas partes hasta una veintena de metros de profundidad, poblando tanto las zonas de cantos rodados en las orillas como la vegetación acuática en su conjunto o los fondos de sedimentos desnudos. Su color es pardo oscuro, las patas cortas y gruesas.

## Discusión

Para describir la distribución de los Hidroacáridos del lago Titicaca, VIETS (1955) sólo disponía de las colecciones de la expedición Percy Sladen. Estas últimas no cubrían el conjunto de las dos cuencas, por lo que era difícil dar una imagen exacta de las poblaciones de estos organismos. Sin embargo, aparecía netamente que estaban dominados por *Limnesia minuscula minuscula*, encontrada en 24 diferentes estaciones, mientras que las otras especies estaban a menudo representadas por un solo individuo encontrado en un único lugar. Sólo *Arrenurus hansvietsi* y *Sperchonopsis pauciscutata* fueron encontradas en dos lugares diferentes.

Frente a tal tipo de distribución, cabe preguntarse cual es el estatuto exacto de todas estas especies. En efecto, se sabe que las formas larvales de los Hidroacáridos son susceptibles de ser diseminadas por los insectos acuáticos durante su ecofase aérea (conciérne particularmente a los Quironómidos) y que los pájaros acuáticos son también un medio de transporte no despreciable de estos pequeños organismos. Además, los Hidroacáridos constituyen un componente regular y a menudo importante de la deriva biológica de los ríos. Todos estos elementos nos llevan a pensar que, con excepción de *Limnesia minuscula minuscula* a principios de siglo y actualmente de *Hydrozetes* sp., la presencia de otras especies es tal vez solamente "accidental".

En nuestras numerosas colecciones de la fauna béntica que cubren la parte boliviana del lago, prácticamente no hemos encontrado *L. minuscula minuscula* (4 individuos solos fueron encontrados sobre alrededor de 13.500 Hidroacáridos colectados) pero en cambio *Hydrozetes* sp. se encuentra prácticamente en todas partes. Además, si se tiene en cuenta que en toda la zona prospectada sólo hemos colectado 2 *Arrenurus hansvietsi*, algunos *Sperchonopsis pauciscutata* y una especie aún sin determinar (2 ejemplares !), encontramos un panorama faunístico semejante al descrito por VIETS (*op. cit.*), con una especie ubicua ampliamente predominante a la escala del lago y siempre una serie de especies raras, a menudo localizadas en algunos puntos dispersos de las orillas lacustres, y cuya presencia es siempre ocasional.

Trabajos similares realizados en otros lagos de altura de los Andes, cerca del lago Titicaca (DEJOUX y WASSON, en impresión) mostraron en cambio que las poblaciones de Hidroacáridos son frecuentemente muy densas y sobre todo muy diversificadas, más de 20 taxones diferentes pudieron ser aislados, cada uno en número suficiente para no evocar una presencia accidental. Hasta poseer información más amplia, se puede concluir que pocas especies se caracterizan por su gran abundancia en el lago Titicaca, y que fortuitamente, solamente algunos otros taxones pueden encontrarse en baja densidad. Actualmente no se conoce ningún Hidroacárido endémico del lago Titicaca.

Por otro lado, no se conoce nada de la biología de *Limnosa minuscula minuscula* y nuestros trabajos dan solamente algunas indicaciones sobre la ecología de *Hydrozetes* sp. (DEJOUX, 1990). La distribución de esta especie es de tipo agregativo y sus poblaciones son importantes sobre todo en los herbarios de carofíceas del Huiñaimarca donde se han encontrado densidades de más de 20.000 individuos por metro cuadrado. Los fondos desnudos son netamente menos propicios, pero no es raro encontrar, sin embargo, concentraciones de varias centenas de individuos por metro cuadrado. Afeccionando particularmente las macrofitas, *Hydrozetes* sp., es más numerosa cuando la estructura del vegetal es compleja y entremezclada, ofreciendo así buenas posibilidades de albergue y de alimento. Es así, por ejemplo, que sobre una decena de metros cuadrados, a orillas de la isla Calahuta, pudimos encontrar densidades medias de esta especie que variaban desde algunos individuos, en los tallos lisos de *Schoenoplectus tatora* o de *Elodea*, hasta 500 en las *Chara*, pasando respectivamente por densidades de 150 y 270 en las raíces de *Ranunculus* o de una crucífera pequeña (densidades calculadas cada vez para 10 gramos de peso seco de vegetal).

Es bien evidente que estos pocos resultados son muy rudimentarios y como para otros numerosos organismos bénticos, queda mucho trabajo por hacer, sobre todo en lo referente a la biología y a la ecología de las especies presentes.



## VI.4 i Los insectos

CLAUDE DEJOUX

Al contrario de lo que sucede en general en los lagos tropicales, aun de altura elevada, los insectos acuáticos del lago Titicaca representan solamente un elemento secundario de la fauna béntica y sólo algunos grupos están representados. Por supuesto hay que tomar en cuenta que aun cuando se está seguro de la presencia de un organismo en algún medio al encontrarlo, su ausencia de los muestreos no indica su ausencia completa en este mismo medio, sobre todo si es tan vasto como el lago Titicaca. No obstante es notable que en aproximadamente 200 muestras abarcando la mayor parte del Huiñaimarca así como la parte boliviana del Lago Mayor, no hayamos colectado ni un solo Plecóptero, cuando en general son comunes en los otros lagos de la cordillera (género *Claudioperla*), ni un solo Efemeróptero.

Durante varios años y según un muestreo abarcando casi todas las estaciones del año, muestreamos e identificamos más de 84.000 macro-invertebrados bénticos. Entre éstos, la proporción de insectos representaba menos del 20 %, repartidos de la siguiente manera :

Dípteros Quironómidos	16,9 %
Otros Dípteros	0,06 %
Coleópteros	1,16 %
Tricópteros	0,16 %
Odonatos	0,005 %

Los Dípteros Quironómidos son los únicos que están bien representados; los otros insectos sólo tienen una presencia más o menos ocasional, encontrándose generalmente en biotopos muy limitados y localizados.

### Los Odonatos

ROBACK *et al.* (1980) señalaron solamente 2 especies, que nosotros colectamos muy raramente.

#### - *Protallagma titicacae* CALVERT, 1909 (Lám. I, fig. 7 a 10)

Es un Zigóptero Coenagrionidae que se encuentra en diferentes lugares de los Andes entre 3.000 y 4.300 metros de altitud, aunque nunca en gran cantidad. La ninfa en su último estado, descrita por BALLA (1972), mide cerca de 1,5 cm de longitud sin las branquias; el cuerpo es alargado, de color uniforme pardo claro. El abdomen está cubierto de pequeñas espinas y se termina por branquias alargadas, de cerca de 4 mm, con bordes espinosos y con una compleja estructura traqueal.

Fue señalada en el lago por primera vez por CALVERT en 1909 (Puno y Chililaya). FRASER (1972) la halló cerca de Copacabana y ROBACK *et al.*, (*op. cit.*) frente a la ciudad de Puno. En realidad, esta especie puebla principalmente los pequeños riachuelos o ríos lentos del Altiplano donde vive bajo piedras o en herbarios acuáticos. Es un poco más frecuente en las aguas estancadas, viviendo en las macrofitas que son su biotopo preferencial.

Pese a la riqueza de la vegetación inmersa del lago Titicaca, su presencia es sólo esporádica.

#### - *Aeschna (Hesperaeschna) peralta* RIS, 1918 (Lám. I, figs. 3 a 5).

Esta especie presenta una extensa repartición en América Latina, desde muy bajas altitudes hasta más de 4.000 metros. No tiene un tamaño muy grande para un Aeschnidae, la ninfa no sobrepasa los 3 cm de largo. De color marrón claro, el cuerpo tiene en el abdomen dos bandas

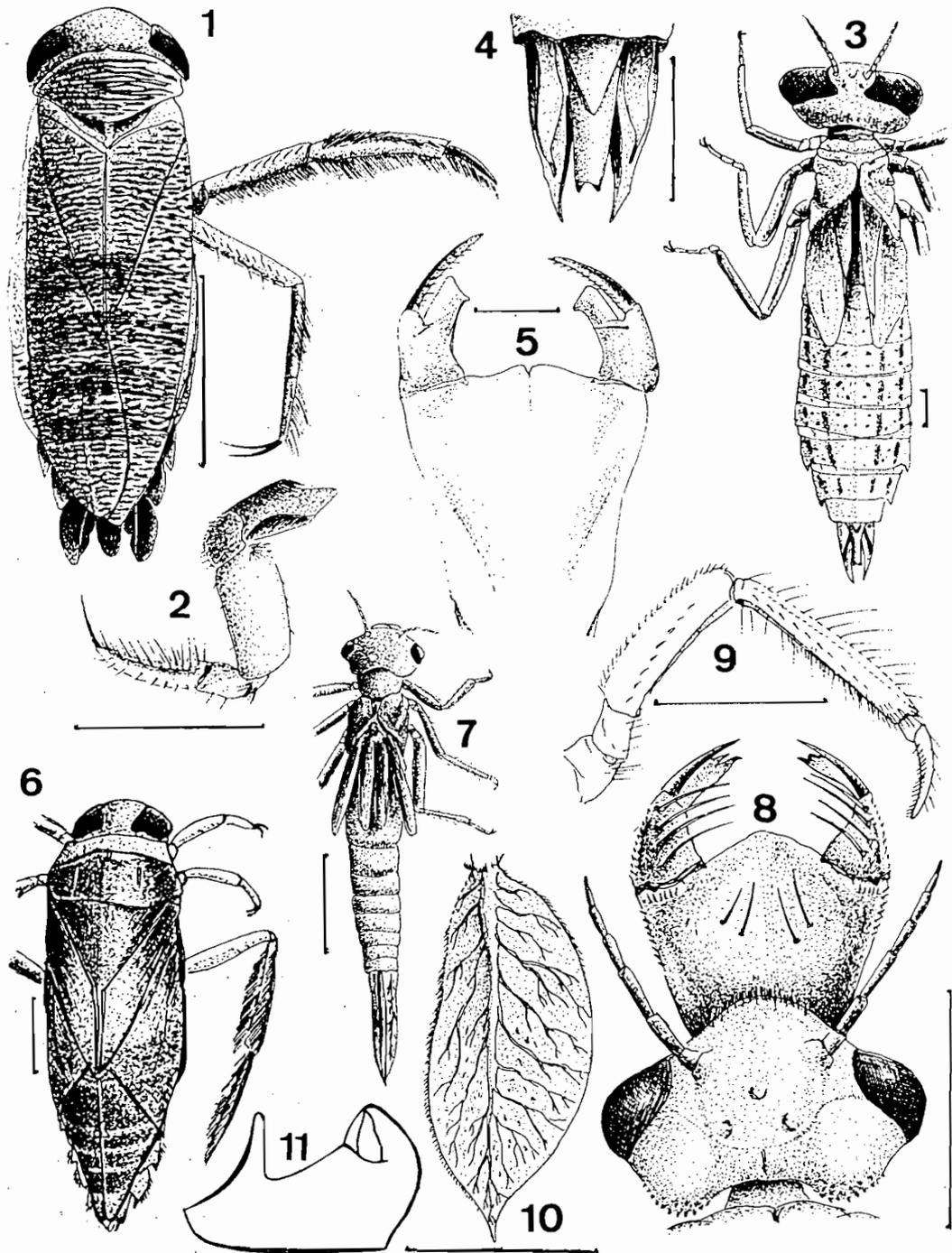


Lámina I

Fig. 1 : *Ectemnostegella quechua* ; fig. 2 : pata anterior del macho ; fig. 3 : *Aeschna (Hesperaeschna) peralta* ; fig. 4 : extremidad del abdomen ; fig. 5 : máscara ; fig. 6 : *Notonecta virescens* ; fig. 11 : paramero del macho ; fig. 7 : *Protallagma titicacae* ; fig. 8 : máscara y cabeza ; fig. 9 : pata anterior ; fig. 10 : branquia anal (las escalas corresponden a dos milímetros).

laterales formadas de una sucesión de manchas que sobre cada segmento tienen la forma de un signo exclamativo. Además, se observan en posición mediana, cuatro puntuaciones simétricas, del 5° al 8° segmento abdominal. La máscara es de tipo clásico.

Muestreada frente a la ciudad de Puno por ROBACK *et al.* (*op. cit.*), encontramos sólo un ejemplar en la vegetación acuática del fondo de la bahía de Achacachi. Encontrándose regularmente en los pozos de agua con macrofitas del Altiplano, creemos que su presencia en el lago es ocasional como la de *Protallagma titicacae*.

## Los Hemípteros

Los Hemípteros señalados en el lago Titicaca son pequeños Corixidae del género *Ectemnostegella*, género inherente a las regiones montañosas de Sudamérica, y un Notonectidae conocido también en los Andes. Su presencia en el lago es muy esporádica a rara, mientras que el género *Ectemnostegella* abunda en la mayoría de los pozos de agua estancada del Altiplano y en la vegetación de numerosos lagos de altitud. Este género es particularmente abundante en las turberas de la cordillera (bofedales) donde las aguas son ligeramente ácidas. La relativa salinidad de las aguas del Titicaca es quizás un factor que limita su desarrollo en este medio.

### - *Ectemnostegella quechua* BACHMAN, 1961 (Lám. I, figs. 1 y 2).

Conocida inicialmente de los Andes del norte de Argentina, esta especie fue también encontrada por la expedición Catherwood en la vegetación acuática de la bahía de Puno, así como en un biotopo similar de la bahía de Copacabana (ROBACK *et al.*, *op. cit.*). Nosotros la muestreamos en dos oportunidades en la bahía de Achacachi, en la orilla.

De tamaño pequeño (4 a 5 mm al estado adulto), este Corixidae se distingue de las otras especies del mismo género por un último artículo del tarso anterior alargado y estrecho en el macho y por la forma de la parte terminal del paramero que es subparalela (fig. 11) (BACHMANN, 1962).

### - *Ectemnostegella tumidacephala* GUNGERFORD, 1948

Colectada también en la bahía de Puno por la expedición Catherwood, ROBACK *et al.*, (*op. cit.*) no la identificaron con absoluta certeza. Nosotros nunca la encontramos en el material estudiado. Queda por confirmar su presencia en el lago.

### - *Notonecta virescens* BLANCHARD, 1852 (Lám. I, fig. 6).

Poco frecuente en aguas estancadas, presente en los Andes de Argentina, Chile, Bolivia y del Perú, ha sido señalada una sola vez en el lago Titicaca (ROBACK *et al.*, *ibid.*).

## Los Coleópteros

Al igual que los grupos anteriores, no tienen muchas especies en el lago Titicaca, y con excepción de los Elmidae, representan un componente raro de la fauna litoral.

### - Elmidae

Esta familia no es más diversificada que las siguientes, pero su único representante en el lago, *Austrelmis consors* HINTON, 1940, es relativamente abundante en algunos biotopos. Esta especie (lám. II, figs. 1 a 16) se encuentra en la vegetación acuática sumergida (larvas y adultos), principalmente en las *Elodea* y en las *Chara*. Es más frecuente en las orillas, bajo piedras. HINTON (1940) la señala hasta 11 metros de profundidad; nosotros la hemos encontrado hasta 17 metros, pero su biotopo preferencial se sitúa entre 0,5 y 2 metros de profundidad.

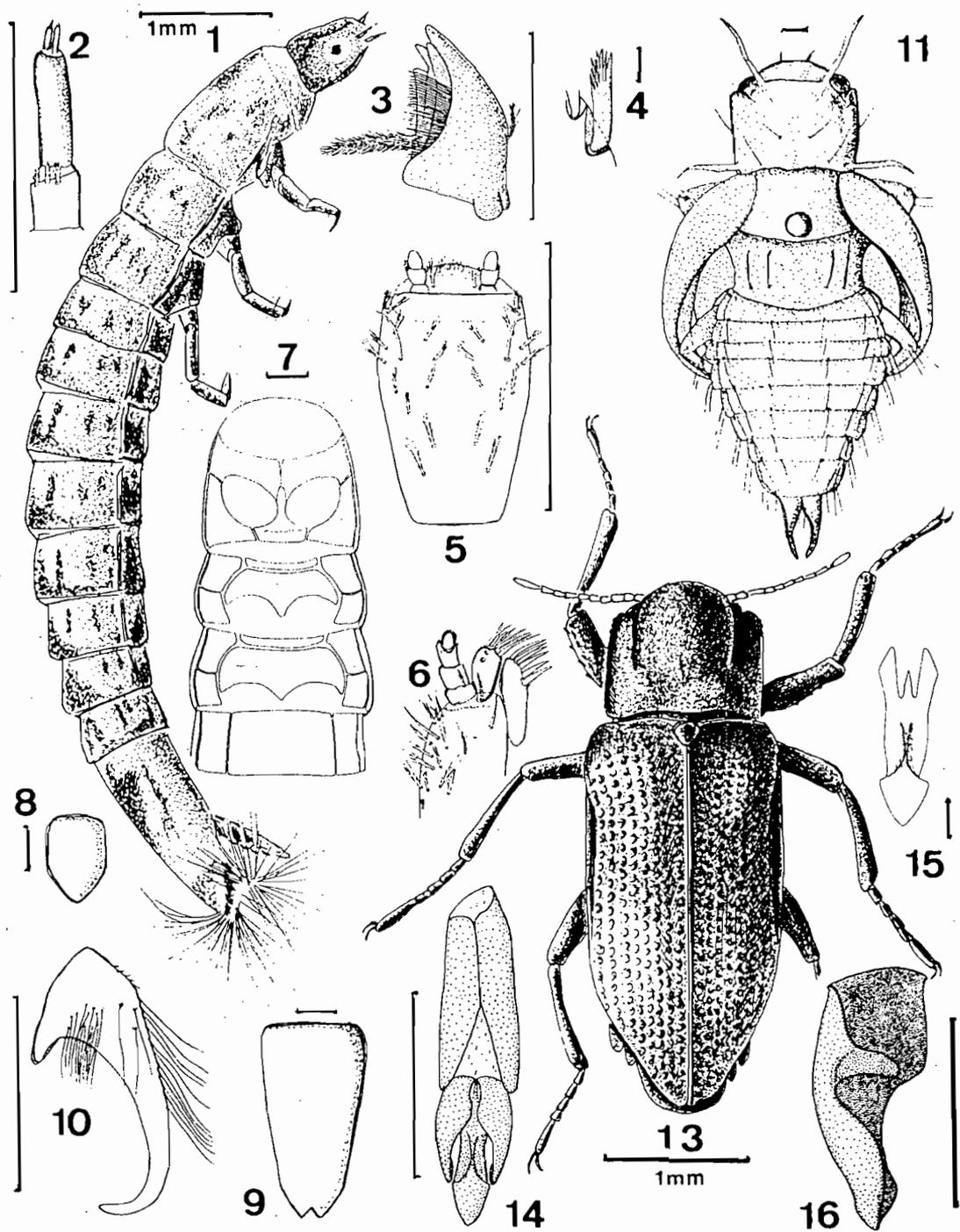


Lámina II

*Austrelmis consors* - Fig. 1 : larva - Fig. 2 : antena de la larva - Fig. 3 : mandíbula - Fig. 4 : seda del borde lateral del labro - Fig. 5 : vista ventral del labium - Fig. 6 : vista ventral del maxilar derecho - Fig. 7 : vista ventral del tórax - Fig. 8 : vista ventral del opérculo - Fig. 9 : vista dorsal del 9° segmento abdominal - Fig. 10 : garra opercular izquierda - Fig. 11 : ninfa - Fig. 13 : adulto - Fig. 14 : genital masculino, vista dorsal - Fig. 15 : vista dorsal del lobo mediano - Fig. 16 : parameros, vista ventral. Las escalas corresponden a 0,1 mm, excepto para las figuras 1 y 13 (Según HINTON, 1940).

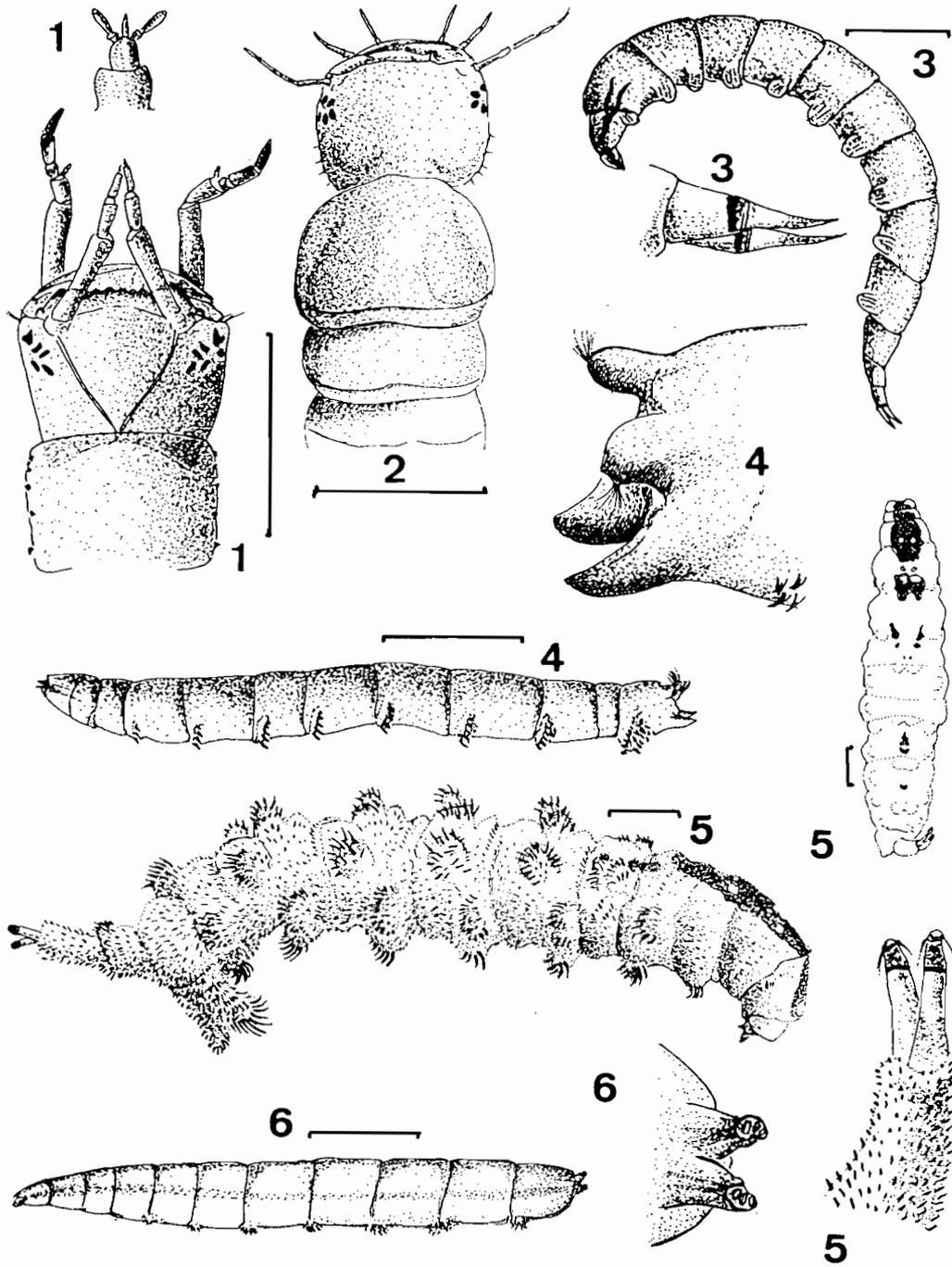


Lámina III

Fig. 1a : larva de Hydrophilidae; fig. 1b : lígula - Fig. 2 : larva de Dytiscidae - Fig. 3a : larva de Dolycopodidae; fig. 3b : extremidad del abdomen - Fig. 4a : larva de Dolycopodidae; fig. 4b : extremidad del abdomen - Fig. 5a : larva de Ephyridae; fig. 5b : ornamentación del lado dorsal; fig. 5c : extremidad del abdomen - Fig. 6a : larva de Dolycopodidae; fig. 6b : extremidad del abdomen (las escalas corresponden a un milímetro).

### - Hydrophilidae

Se señalan sólo 3 géneros en la región del lago Titicaca : *Berosus*, *Enochrus* y *Tropisternus* (ROBACK *et al.*, *op. cit.*). Los dos primeros estarían representados por una especie y el tercero por dos. Esta incertidumbre se debe a que los autores citados las señalaron en "...Puno at Lake Titicaca..." sin precisar el lugar de muestreo. Por consiguiente, estas especies también podrían proceder de medios lénticos situados tanto en Puno como fuera del lago mismo. Es lo que sucede por ejemplo con las especies que estos autores señalan en Huatajata, pequeño pueblo situado a orillas del Huiñaimarca, que provienen de medios muy próximos al lago pero exteriores a éste. Eso es importante ya que, como para otros insectos, es posible que las aguas del lago no permitan el desarrollo de estas especies, que pueden por otra parte encontrar condiciones favorables en medios adyacentes.

Entre las especies señaladas tenemos a *Berosus chalconecephalus andinus* MOUCHAMPS, 1963, *Enochrus (Hugoscottia) peruvianus* d'ORCHYMONT BRULLE, 1837. En total, colectamos 2 larvas de Hydrophilidae idénticas, en los herbarios del Huiñaimarca que no podemos relacionar con ninguna de estas especies (lám. III, fig. 1).

### - Dytiscidae

ROBACK *et al.* señalan en el lago sólo un pequeño Hydroporinae, *Liodesus andinus* GUIGNOT, 1937 (bahías de Puno y de Copacabana). Nosotros colectamos dos larvas en la vegetación acuática del fondo de la bahía de Achacachi, que no podemos atribuir con certeza a esta especie (lám. III, fig. 2). Estas escasas muestras de adultos y de larvas provenientes del lago Titicaca, mientras que en medios lénticos adyacentes se señalan muestreos más importantes, prueban que estos insectos no encuentran en el lago un medio realmente favorable a su desarrollo.

## Los Dípteros

Sólo Quironómidos fueron muestreados en el lago Titicaca durante las prospecciones de la expedición Catherwood. En cambio, en nuestros muestreos hallamos 48 larvas de Dípteros otras que Quironómidos, o sea el 0,06 % de todos los invertebrados del lago que hemos examinado. Son pues raros y, excepto un Ephyridae colectado en sedimentos de orilla (lám. III, fig. 5), todos los otros provienen de la vegetación acuática, ya sea del Huiñaimarca o de la bahía de Achacachi.

Fueron censadas tres especies de Dolichopodidae que no nos fue posible identificar con más precisión y que presentamos en forma gráfica en la lámina III, figs. 3, 4 y 6.

### - Quironómidos

Es el grupo de insectos mejor representado en el lago Titicaca.

BRUNDIN (1956) los señaló inicialmente en este medio, esencialmente muestreadas en la bahía de Puno. Este autor compara el material colectado en este lugar con otros muestreos realizados en lagos cercanos de altitud y lo encuentra relativamente rico. Efectivamente, reconoce 9 especies, señalando solamente su género : 2 *Chironomus*, 1 *Polypedilum*, 1 especie de género semejante a *Polypedilum*, 1 *Paratanytarsus*, 2 *Syncriotopus*, una especie del grupo *Pseudosmittia* y por último 1 *Corynoneura*. No suministra ninguna descripción de las especies colectadas, por lo que resulta difícil encontrar la correspondencia existente con algunos de los 15 taxones catalogados casi treinta años después por ROBACK y COFFMAN (1983) en su estudio del material muestreado por la expedición Catherwood en el Altiplano boliviano-peruano. Estos últimos autores describen el material colectado, aunque no completamente, y lo describen sin presentar una denominación específica, con excepción de un *Polypedilum*. Además, su material no es muy representativo del conjunto del lago ya que proviene esencialmente de dos regiones : la bahía de Puno y sus alrededores (península de Capachica) y los alrededores de Copacabana. Luego se añaden a este material algunos muestreos realizados en Huatajata. Además de *Polypedilum (Tripodura) titicacae*,

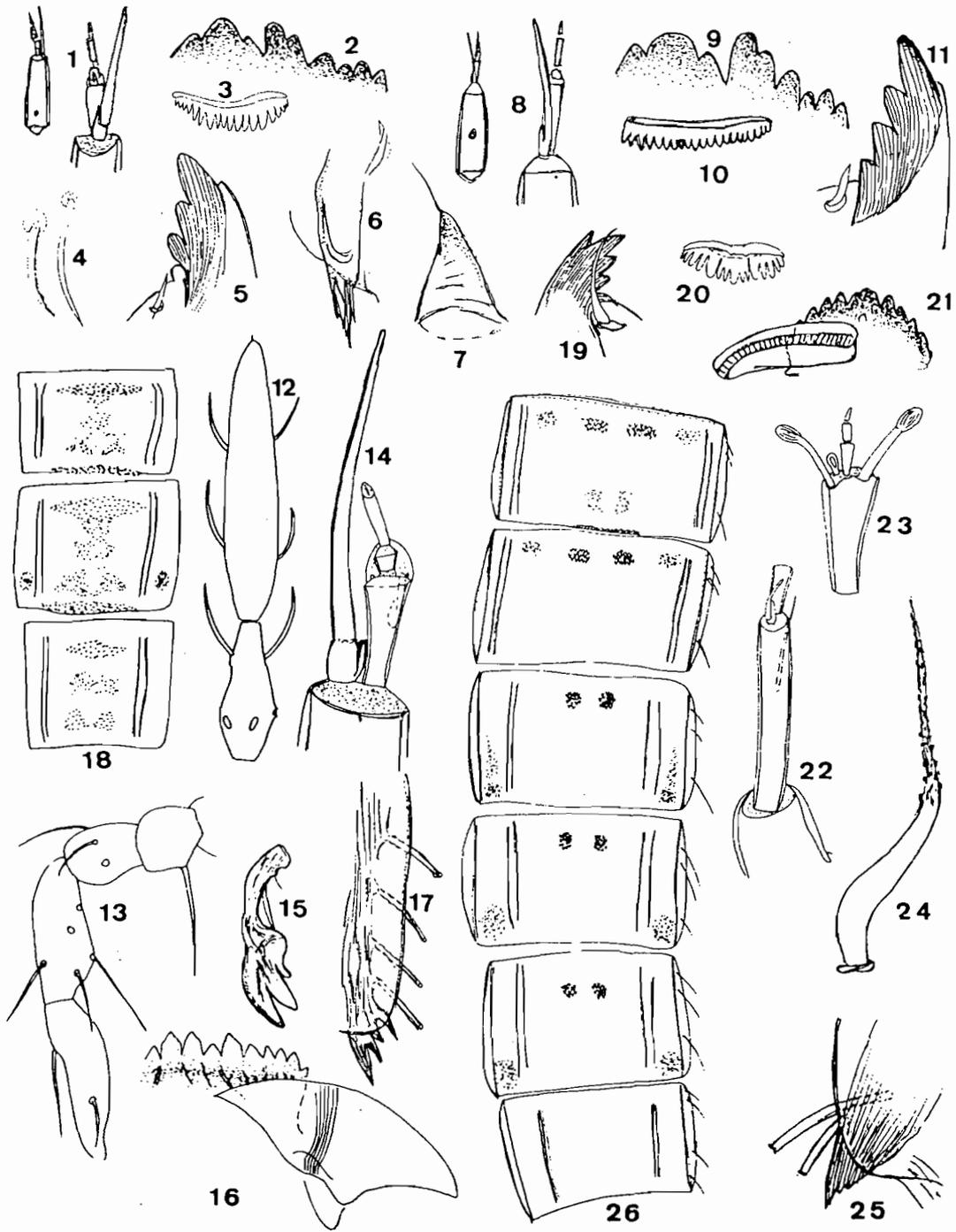
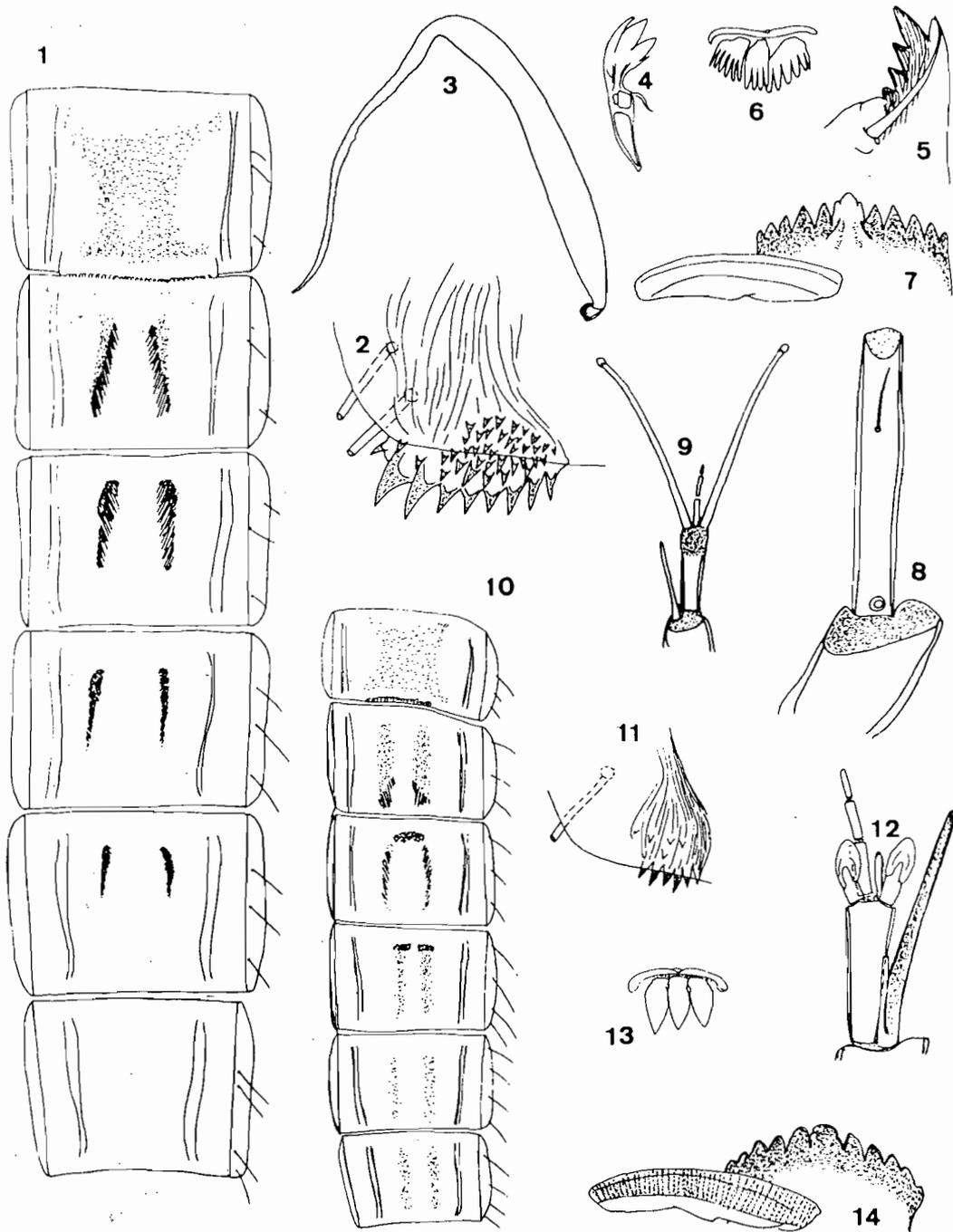


Lámina IV

*Chironomus* sp. 1 - Fig. 1 : antena de la larva y detalle de los segmentos apicales; fig. 2 : dientes del mentum; fig. 3 : peine de la epifaringe; fig. 4 : sedas anterior y posterior de la epifaringe; fig. 5 : apex de la mandíbula; fig. 6 : espuela lateral del último segmento abdominal de la ninfa; fig. 7 : órgano respiratorio. *Chironomus* sp. 2 - Fig. 8 : antena de la larva y detalle de los segmentos apicales; fig. 9 : dientes del mentum; fig. 10 : peine de la epifaringe; fig. 11 : apex de la mandíbula. *Polypedilum (Tripodura) titicacae* - Fig. 12 : últimos segmentos de la antena de la hembra; fig. 13 : palpo; fig. 14 : detalle de los últimos segmentos de la antena de la larva; fig. 15 : premandíbula; fig. 16 : mentum y placa paralabial; fig. 17 : espuela lateral del último segmento abdominal de la ninfa; fig. 18 : pigmentación de los tergitas III a VI. *Paratanytarsus* sp. - Fig. 19 : apex de la mandíbula de la larva; fig. 20 : peine de la epifaringe; fig. 21 : mentum y placa paralabial; fig. 22 : segmentos de la base de la antena; fig. 23 : apex de la antena; fig. 24 : órgano respiratorio de la ninfa; fig. 25 : espuela lateral del último segmento abdominal; fig. 26 : tergitos abdominales (según ROBACK y COFFMAN, 1983; cf. también este mismo trabajo para conocer las medidas de las diferentes partes anatómicas figuradas).



## Lámina V

*Tanytarsus* sp. - Fig. 1 : tergitos abdominales de la ninfa; fig. 2 : espuela lateral del último segmento abdominal; fig. 3 : órgano respiratorio; fig. 4 : premandíbula de la larva; fig. 5 : mandíbula; fig. 6 : peine de la epifaringe; fig. 7 : mentum y placa paralabial; fig. 8 : segmentos de la base de la antena; fig. 9 : segmentos terminales de la antena. *Paratanytarsus* sp. - Fig. 10 : tergitos abdominales de la ninfa; fig. 11 : espuela lateral del último segmento abdominal; fig. 12 : segmentos terminales de la antena de la larva; fig. 13 : peine de la epifaringe; fig. 14 : mentum y placa paralabial (según ROBACK y COFFMAN, 1983; cf. también este mismo trabajo para conocer las medidas de las diferentes partes anatómicas figuradas).

los autores reconocen dos especies de *Cricotopus* (*sensu stricto*), tres especies de *Cricotopus* pertenecientes probablemente al subgénero *Isocladius*, especie también atribuida con incertidumbre al género *Paracladius*, un *Pseudosmittia*, un *Corynoneura*, dos especies del género *Chironomus* y finalmente tres Tanytarsini de los géneros *Tanytarsus*, *Paratanytarsus* y *Rheotanytarsus*.

Las láminas IV a VII presentan las descripciones de las principales especies señaladas por ROBACK y COFFMAN.

De nuestros muestreos de la fauna béntica de la parte boliviana del lago Titicaca obtuvimos numerosas larvas y ninfas de Quironómidos, así como algunos adultos, capturados en las orillas o sobre el lago mismo, datos que nos permiten precisar el estatuto de estos Dípteros en esta zona geográfica.

Fueron examinadas más de 14.000 larvas de Quironómidos, cuyas diferentes especies se reparten según los porcentajes mencionados en el cuadro 1. Se aprecia inmediatamente que 2 especies son netamente dominantes durante el período de estudio : una que vive principalmente en la vegetación acuática (*Rheotanytarsus*) y la otra en los sedimentos (*Chironomus*).

Especies colectadas	Porcentajes (total de individuos: 14.282)
<i>Rheotanytarsus</i> sp.	44,5
<i>Polypedilum</i> ( <i>Tripodura</i> ) <i>titicacae</i>	1,4
<i>Cricotopus</i> ( <i>Isocladius</i> ) sp. 1, R & C	3,9
<i>Cricotopus</i> ( <i>Isocladius</i> ) sp. 4, R & C	0,01
<i>Chironomus</i> sp. 1 R & C	42,8
<i>Cricotopus</i> sp. (CHBF)	5,4
<i>Cricotopus</i> sp. (CHBG)	0,6
<i>Corynoneura</i> sp. 3, 4 & C	0,8
Pentaneurini, cf. <i>Pentaneura</i> sp. (CHBI)	0,01
Orthoclaadiinae sp. (CHBJ)	0,9
Orthoclaadiinae sp. (CHBK)	0,02

Cuadro 1. - Principales especies de Quironómidos muestreados en la parte boliviana del lago entre 1985 y 1989. Identificación con referencia al trabajo de ROBACK y COFFMAN (1983), o a los códigos de colección del autor (por ejemplo : sp. CHBF).

El *Chironomus* que colectamos corresponde con certeza a la especie *C.* sp. 1 señalada por ROBACK y COFFMAN; en cambio el *Rheotanytarsus* no corresponde a la especie descrita por estos mismos autores. La diferencia es mínima en las larvas que no obstante presentan antenas cuyos órganos de Lauterborn son mucho más cortos (cerca de la mitad de la longitud de los tres últimos segmentos reunidos). Además las placas paralabiales son angostas y largas y el mentum sólo presenta 4 dientes en cada lado de un diente central monocúspido. La diferencia es más marcada en la ninfa que presenta por ejemplo 6 pares de placas quitinosas repartidas en los tergitos abdominales de los segmentos III a IV.

ROBACK y COFFMAN (*op. cit.*) señalan la presencia de larvas de *Chironomus* sp. 1 hasta 120 metros de profundidad en el Lago Mayor. En los años 1986-89, esta especie era muy poco frecuente en esta cuenca (presente sólo en la bahía de Achacachi hasta unos quince metros), pero en cambio era muy abundante en la zona profunda del Huiñaimarca (entre 5 y 40 metros) donde se observaron densidades superiores a 2.000 individuos por metro cuadrado.

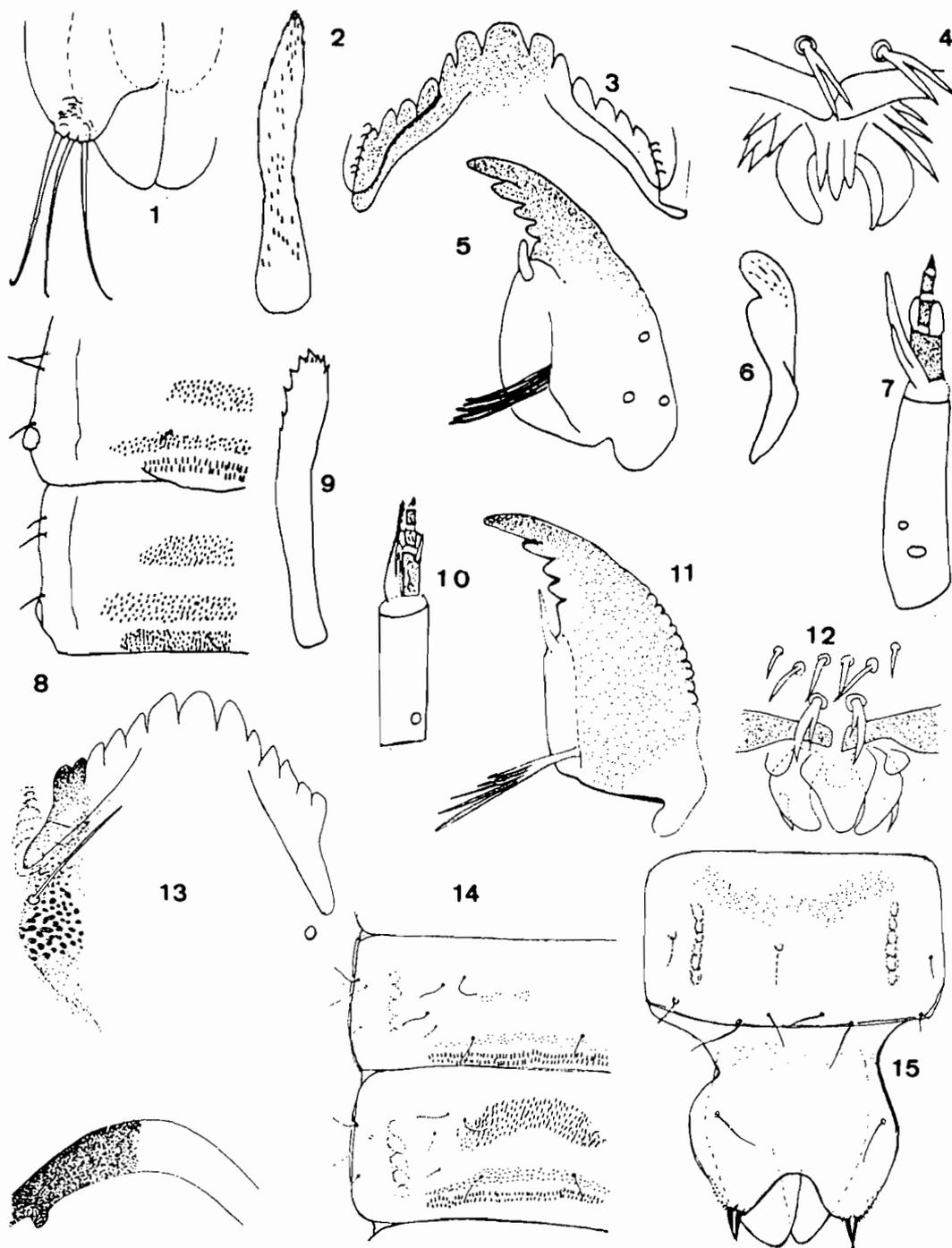


Lámina VI

*Cricotopus (Cricotopus)* sp. 2 - Figs. 1, 2 : sedas laterales del último segmento abdominal y órgano respiratorio de la ninfa. *Cricotopus (cricotopus)* sp. 3 - Figs. 3, 4 : mentum y peine de la epifaringe de la larva; figs. 5, 6, 7 : mandíbula, premandíbula y antena; figs. 8, 9 : tergitos abdominales y órgano respiratorio de la ninfa. *Cricotopus (Isocladius ?)* sp. 1 - Figs. 10, 11, 12, 13 : antena, mandíbula, peine de la epifaringe y mentum de la larva; figs. 14, 15 : tergitos y últimos segmentos abdominales de la ninfa (según ROBACK y COFFMAN, 1983; cf. también este mismo trabajo para conocer las medidas de las diferentes partes anatómicas figuradas).

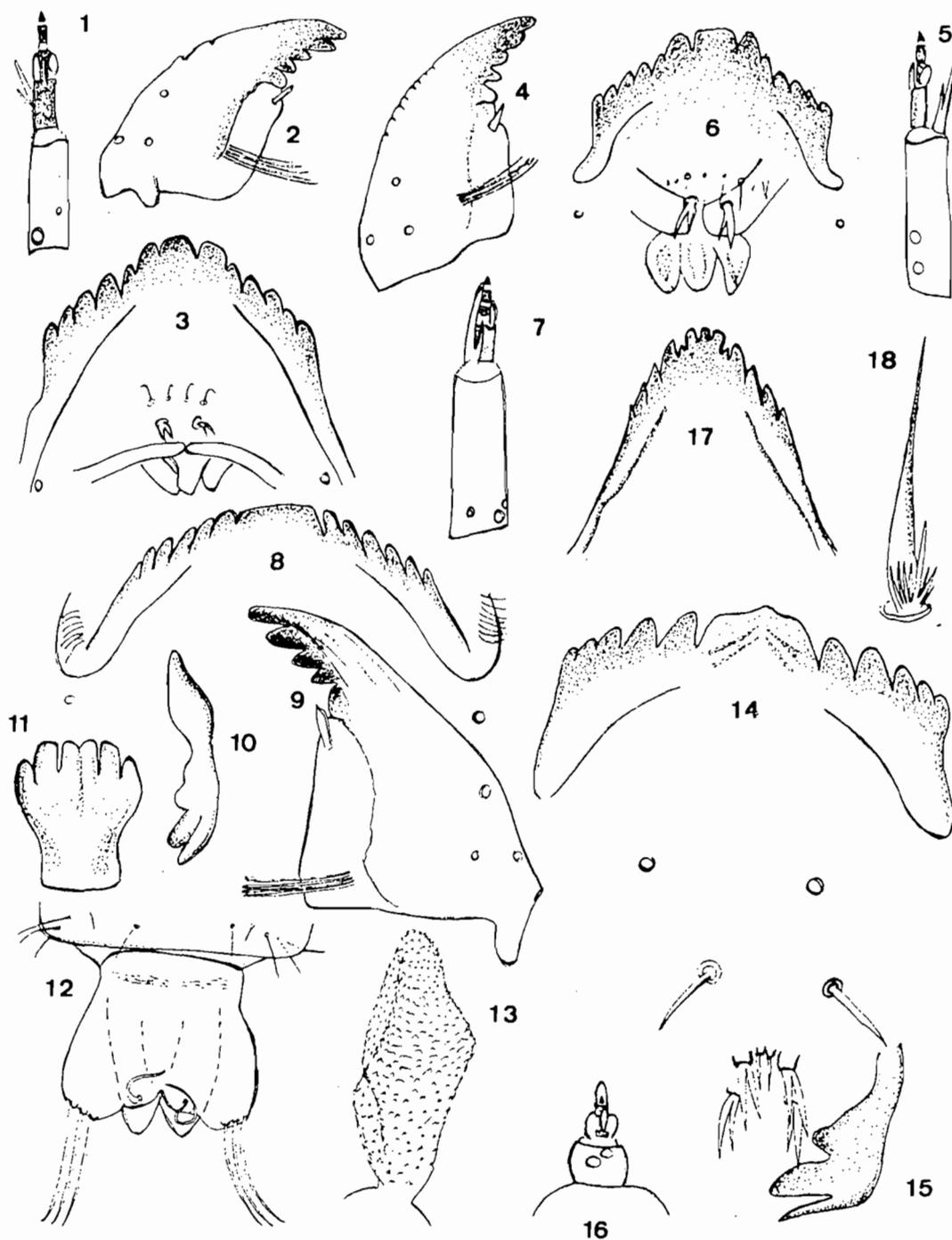


Lámina VII

*Cricotopus (Isocladius?)* sp. 2 - Figs. 1, 2, 3 : antena, mandíbula y mentum de la larva, con el peine de la epifaringe. *Cricotopus (Isocladius?)* sp. 3 - Figs. 4, 5, 6 : mandíbula, antena, mentum y peine de la epifaringe de la larva. *Paracladius?* sp. 1 - Figs. 7, 8, 9, 10, 11 : antena, mentum, mandíbula, premandíbula y estructura similar a una lígula, de la larva; 12, 13 : último segmento abdominal de la ninfa y órgano respiratorio. *Pseudosmittia* sp. 2 - Figs. 14, 15, 16 : mentum, premandíbula con sedas de la epifaringe y antena de la larva. *Corynoneura* sp. 3 - Figs. 17, 18 : mentum y seda de la base del parapodo posterior de la larva (según ROBACK y COFFMAN, 1983; cf. también este mismo trabajo para conocer las medidas de las diferentes partes anatómicas figuradas).

*Rheotanytarsus* sp. era igualmente abundante tanto en el Huiñaimarca como en el Lago Mayor, poblando las macrofitas sumergidas; su larva vive en un pequeño tubo de forma indefinida formado en general por una aglomeración mucosa de residuos orgánicos. Las densidades podían variar de 7 a 800 larvas para 10 gramos de peso seco del vegetal que les sirve de soporte.

Dos Orthoclaadiinae del género *Cricotopus*, representando cada uno entre 4 y 6 % del conjunto de los muestreos, respectivamente y por orden de abundancia, ocupaban el tercer y cuarto lugar de las especies viviendo en la parte boliviana del lago en el momento de nuestro estudio. Poblaban esencialmente la vegetación acuática y los substratos rocosos de orilla. *Polypedilum (Tripodura) titicacae*, viviendo tanto en macrofitas como en sedimentos, es una especie cosmopolita que vive también en otros lagos del Altiplano y de la cordillera y que se encontraba regularmente en los muestreos. En cambio, las otras especies aparecieron muy esporádicamente.

Tomando en cuenta nuestros muestreos y las descripciones anteriores, se aprecia que unas veinte especies de quironómidos pueden ser encontradas en los biotopos del lago, de las cuales sólo 5 ó 6 son realmente abundantes. Un estudio particular de este grupo sería necesario para realizar una nomenclatura precisa.

## Los Tricópteros

Forman parte de los insectos raramente muestreados en el lago, pero que pueden ser abundantes (aunque poco diversificados) en otros medios lacustres de la cordillera. Sin embargo, encontramos siete especies durante nuestro estudio mientras que ROBACK *et al.* (1980) hallaron solamente una.

### LIMNOPHILIDAE

#### - *Anomalocosmoecus blancasi* SCHMIDT, 1957 (Lám. IX, figs. 1 a 3).

Esta especie fue señalada, en su estado adulto, por primera vez por SCHMIDT (1957), en dos localidades del Lago Mayor (Pomata y Vilquechico); la expedición Catherwood también muestreó larvas de este Limnephilidae de la familia de los Dicosmoecinae en la bahía de Copacabana, a 2 y 5 metros de profundidad (ROBACK *et al.*, *op. cit.*; FLINT, 1982). Si nos guiamos por lo que escribía SCHMIDT (*op. cit.*) a propósito del género al cual pertenecía y en ausencia de otras descripciones, esta especie es endémica del lago Titicaca «...El género *Anomalocosmoecus* es bastante interesante. Deriva indudablemente de *Magellomyia* y ha adquirido un estatuto genérico propio por una especialización muy acentuada. Se ha adaptado probablemente a la vida en las orillas del lago Titicaca...» (traducción del texto original en francés).

#### - *Anomalocosmoecus*, nr. *argentinicus* FLINT (Lám. IX, fig. 4).

Un solo ejemplar de esta especie fue muestreado frente a Escoma. Su presencia en el lago puede ser accidental.

#### - *Magellomyia illiesi* MARLIER (Lám. VIII, figs. 8 a 10).

Sólo se ha muestreado esta especie tres o cuatro veces en el lago, y en pequeña cantidad, cerca de la desembocadura de los tributarios (Río Suhez, pequeños ríos temporales cerca de Huatajata o en la región de Ancoraimes...). Es muy abundante en la mayoría de los ríos de la cordillera, por lo que es evidente que ingresa al lago por el fenómeno de deriva biológica. Continúa su crecimiento en la desembocadura de los ríos, pero no penetra más adentro del lago. Es posible que exista un factor limitativo en el Titicaca, que impide su permanencia fuera de la zona de influencia directa de los ríos, puesto que se sabe que puede desarrollarse en las orillas de otros lagos de altitud, en los valles de la vertiente altiplánica (DEJOUX y WASSON, en preparación).

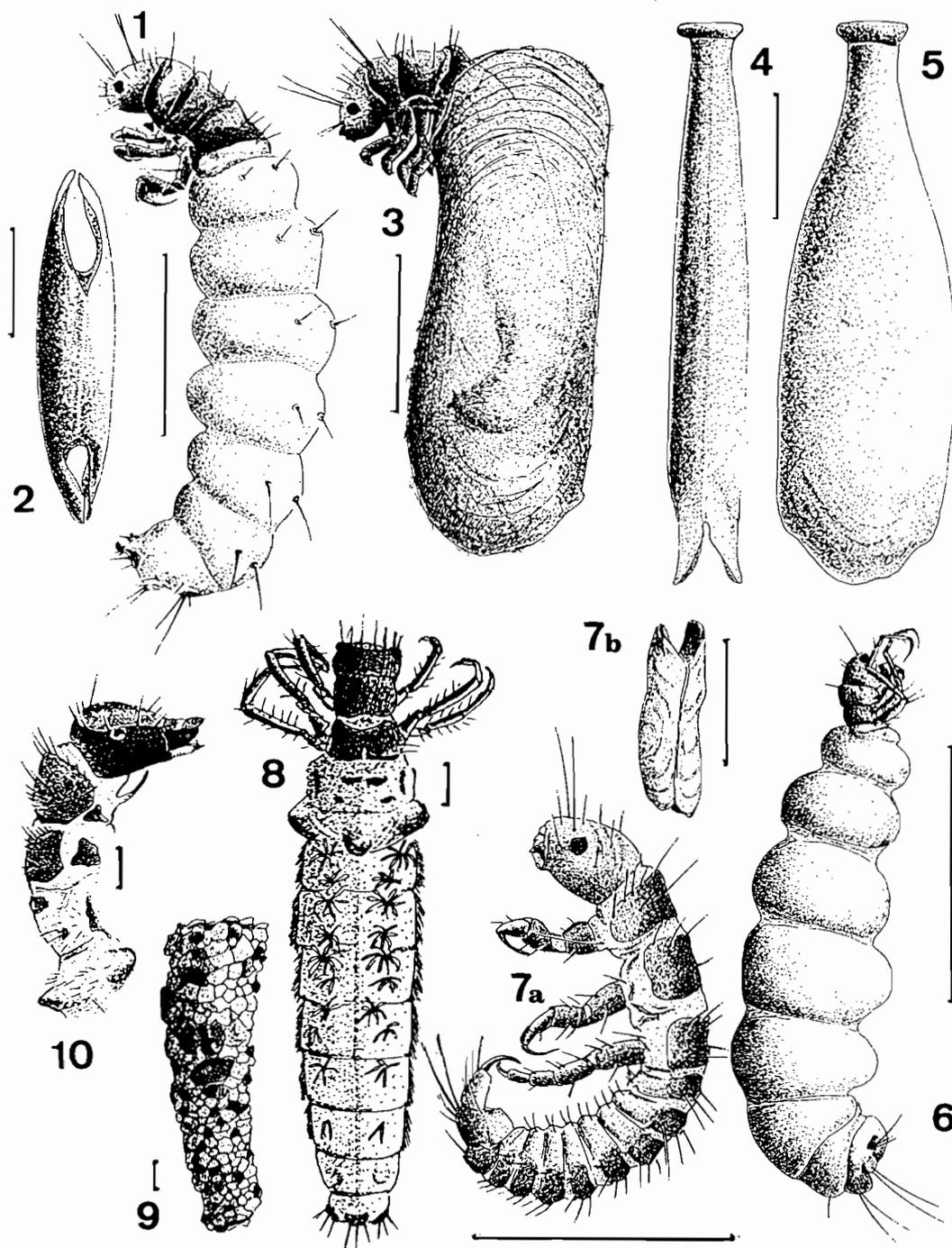
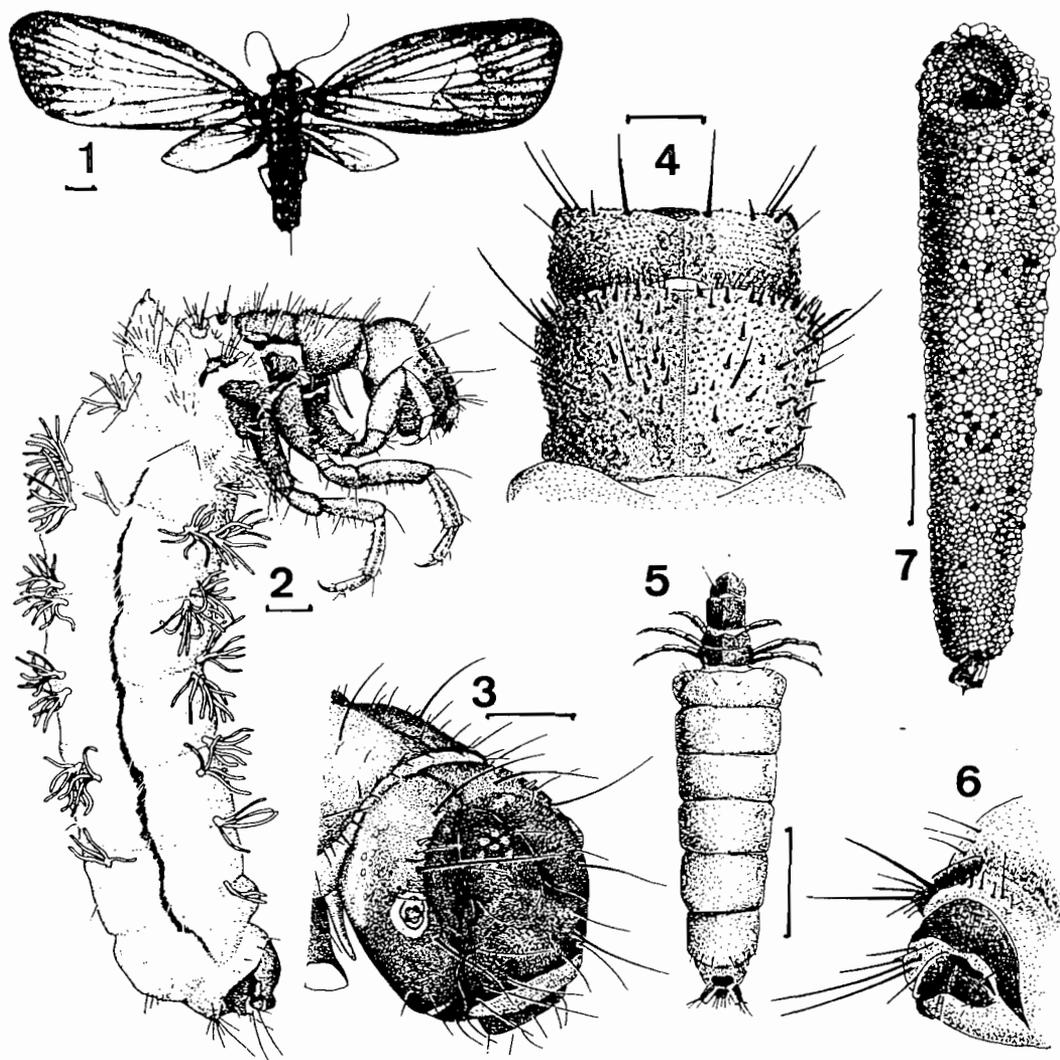


Lámina VIII

*Ochrotrichia (Metrichia)* sp. - Figs. 1, 2, 3 : larva; estuche y larva en su estuche. *Oxyethira* sp. - Figs. 4, 5, 6 : vistas lateral y ventral del estuche; larva. *Leuchotrichia* sp. - Fig. 7a : larva; fig. 7b : estuche. *Magellomyia illiesi* - Figs. 8, 9, 10 : aspecto general de la larva; estuche; vista lateral de la parte anterior (las escalas corresponden a un milímetro).



### Lámina IX

*Anomalocosmoecus blancasi* - Figs. 1, 2, 3 : adulto; vista general de la larva; cabeza (según SCHMIDT, 1957 y FLINT, 1982). *Anomalocosmoecus* nr. *argentinicus* - Fig. 4 : vista dorsal de la cabeza. *Neotrichia* sp. - Figs. 5, 6, 7 : vista general de la larva; ganchos abdominales; estuche (las escalas corresponden a un milímetro).

## HYDROPTILIDAE

Se muestrearon esporádicamente cuatro especies, todas muy pequeñas, que viven mayormente en la vegetación acuática y a veces bajo piedras en las orillas.

– *Oxyethira* sp. (Lám. VIII, figs. 4 a 6).

El estuche con una forma de botella achatada es característico del género; la larva misma tiene una morfología típica, con un abdomen formado de segmentos redondeados y abultados, los dos pares de patas posteriores largas y finas y el par de patas anterior cortas, anchas y prensiles. El estuche, con una longitud media de 2 mm, está libre y se cierra en las dos extremidades al momento de la ninfosis. Tiene una consistencia córnea y flexible.

Hallamos unos cincuenta ejemplares de esta especie en las macrofitas sumergidas del Huiñaimarca así como en los mismos biotopos del Lago Mayor (bahía de Achacachi). Parece más frecuente en los vegetales situados cerca de la superficie y está mejor representada en una pequeña crucífera de orilla que en las otras especies de macrofitas.

– *Ochrotrichia (Metrichia)* sp. (Lám. VIII, figs. 1 a 3).

Esta especie, cuya larva en su último estado mide dos milímetros, vive en los mismos biotopos, pero se encuentra algunas veces bajo piedras en las orillas, principalmente cuando un perifiton denso las cubre. El estuche tiene una consistencia córnea y se presenta en forma de estuche de gafas; generalmente se la encuentra fijada a la vegetación por un pequeño ligamento mucoso situado en su parte inferior. Es una especie poco abundante.

– *Leucotrichia* sp. (Lám. VIII, figs. 7 a y b).

Se muestrearon sólo seis individuos. La encontramos raramente en su estuche. Muy pequeña (1,4 mm); la larva fue encontrada solamente en las *Chara* donde es poco frecuente.

– *Neotrichia* sp. (Lám. IX, figs. 5 a 7).

Se muestrearon en dos ocasiones, en biotopos del mismo tipo, una decena de ejemplares de este pequeño Hydroptilidae, hallado también algunas veces en otros lagos de altitud. Vive en las orillas, formadas de piedras angulosas encima de sedimentos arenosos de baja profundidad. Estos biotopos, uno de los cuales está situado en una bahía al noroeste de la isla del Sol y el otro en la orilla noroeste de la península de Taraco, están batidos por las olas, o sea que están bien oxigenados. La larva está en un estuche arqueado formado de pequeños granos de arena aglomerados por una secreción mucosa, la misma que fija este estuche al lado inferior de las piedras.

## Conclusión

Con excepción de los Dípteros Quironómidos, los insectos acuáticos son un componente poco importante de la fauna béntica del lago Titicaca, hecho bastante notable. No se puede conocer la razón exacta por ahora, y solamente podemos emitir la hipótesis de la existencia en este medio de un factor globalmente desfavorable para estos Artrópodos, o sea la fuerte salinidad (1.000 a 1.500  $\mu\text{M}$  según los lugares). El principal hecho que apoya esta hipótesis es que algunas especies sólo han sido halladas, en ciertas épocas del año, en zonas muy próximas a la desembocadura de los tributarios permanentes o en las orillas que reciben importantes aportes de agua dulce por flujo directo después de intensas lluvias.

Es sabido que los tributarios del lago Titicaca tienen una salinidad relativamente elevada, mayormente cuando su flujo ocurre en los terrenos sedimentarios del Altiplano (5 a 20 mM l<sup>-1</sup> según CARMOUZE *et al.*, 1981). Sin embargo, en estos biotopos vive una fauna de insectos béticos que soporta esta concentración global en sales, y tomando en cuenta la altura, se puede calificar a esta fauna de rica y bastante diversificada (MARIN, 1989). La deriva biológica que caracteriza todo río debería ser, para ciertos organismos poco reobióticos un factor de colonización de las zonas lacustres situadas cerca de su desembocadura, si encuentran condiciones ecológicas favorables. El hecho de no encontrar en estas zonas del lago Titicaca más que escasos individuos de especies que no se encuentran fuera del lago, aunque presentes en los ríos, indica que el fenómeno de aporte por deriva existe, pero que prácticamente no ocasiona colonización en el medio lacustre. Por lo tanto, es lógico pensar que el límite de salinidad que permite un desarrollo normal de tales organismos es rápidamente sobrepasado en el lago, a menos que se deba evocar la existencia de sustancias naturales tóxicas emitidas por las carofíceas, muy abundantes en el lago.

Es sorprendente que no se haya encontrado ningún Plecóptero en las aguas del Titicaca, cuando éstos son muy frecuentes en los otros lagos vecinos de la cordillera. Se puede hacer la misma observación para los Efemerópteros, puesto que GILSON (1964) señala su presencia, sin referirse a datos publicados. Sin embargo, es extraño que en cuatro años de observaciones no hayamos encontrado ningún ejemplar... Por el contrario, los Dípteros Quironómidos son un componente permanente de la fauna de los macro-invertebrados del lago y, dada la altitud, se los puede considerar muy diversificados. Su presencia, algunas veces en muy grandes cantidades, en los herbarios de macrofitas o en los sedimentos, les otorga indudablemente un rol importante en la producción secundaria del lago, comparable en algunas estaciones al de los moluscos o de los anfípodos. Por falta de estudios precisos de los contenidos estomacales de los peces que viven en el lago, no se conoce bien el papel que juegan en la alimentación de la ictiofauna. En cambio, en el momento de las mayores emergencias del gran *Chironomus*, es evidente que representan un verdadero maná para numerosos pájaros, tanto gaviotas como Anatidae (cf. cap. VI.6c).

### *Agradecimientos*

Agradecemos mucho al Dr. O. FLINT de la Smithsonian Institution (Washington) por su colaboración en la identificación de los Tricópteros, así como al Sr. J.G. WASSON del CEMAGREF (Lyon) por su ayuda en la identificación de las larvas de Quironómidos.

## *VI.4j Las poblaciones bénticas. Distribución y variaciones anuales*

CLAUDE DEJOUX

Como se ha visto en los anteriores capítulos, sólo se conocen parcialmente los macroinvertebrados del lago Titicaca, saber que se limita muchas veces a un simple inventario, generalmente incompleto. Ni siquiera se habían realizado durante estos últimos años proyectos de estudio de las poblaciones bénticas como comunidades de organismos. Existían solamente informaciones sobre los moluscos, colectados en abundancia años atrás, concernientes a las grandes características de su distribución en profundidad.

### *Situación y límites de los estudios recientes*

Hasta la fecha se han realizado dos estudios sobre las poblaciones bénticas del lago Titicaca. El primero fue realizado en la bahía de Puno, en el marco de los trabajos de hidrobiología efectuados por la Universidad de esta ciudad y el IMARPE (Instituto del Mar del Perú), para evaluar la intensidad de la eutrofización de la bahía (MEDINA, 1983; MORALES *et al.*, 1989). Nosotros efectuamos el segundo entre 1986 y 1988, en la parte boliviana del lago, con el fin de evaluar la importancia de este componente faunístico en la ecología general del medio lacustre, y poner en evidencia los tipos de poblaciones presentes y su evolución en el curso de las estaciones.

Desde luego estos dos trabajos son insuficientes para conocer bien la fauna béntica de un medio tan extenso como el lago Titicaca, sin embargo, al menos los principales biotopos presentes fueron estudiados (bahías poco profundas, extensas superficies pobladas de carofíceas o de otras macrofitas, zonas medianas o muy profundas, etc...).

En la figura 1 presentamos los diferentes puntos para los cuales poseemos informaciones sobre la composición de las poblaciones de macroinvertebrados, basadas generalmente en los muestreos cuantitativos obtenidos con una draga Eckman, o en colecciones cualitativas efectuadas con redes o por cepillado y tamizado de los substratos inmersos.

Algunos de estos puntos (los subrayados), fueron objeto de observaciones regulares permitiendo estudiar la evolución temporal de la fauna. Las muestras cuantitativas fueron colectadas en las mejores condiciones posibles, aunque es probable que la utilización de la draga Eckman, sin anclado y en fondos de más de 50 metros, no siempre procure muestras de tamaño comparable. Además, el uso de este aparato sobre fondos cubiertos de macrofitas es generalmente difícil. Para este último caso, consideramos las densidades de invertebrados colectados expresándolos en número de organismos por unidad de peso seco del vegetal colectado que le sirve de apoyo (10 g, después de secar a 60°C hasta un peso constante), en vez de la unidad de superficie ( $m^{-2}$ ), como sucede sobre fondos blandos desprovistos de vegetación. Todas las muestras fueron tamizadas en mallas de 250  $\mu$ , previa fijación y selección.

Debido a la complejidad de la sistemática de algunos grupos de organismos, y a la imposibilidad de identificación precisa de algunos de ellos, principalmente en estado larvario, tomamos en cuenta únicamente el nivel taxonómico de la familia, o incluso del orden.

ORSTOM Fonds Documentaire

N° : 36637, ex 2

Cote : A

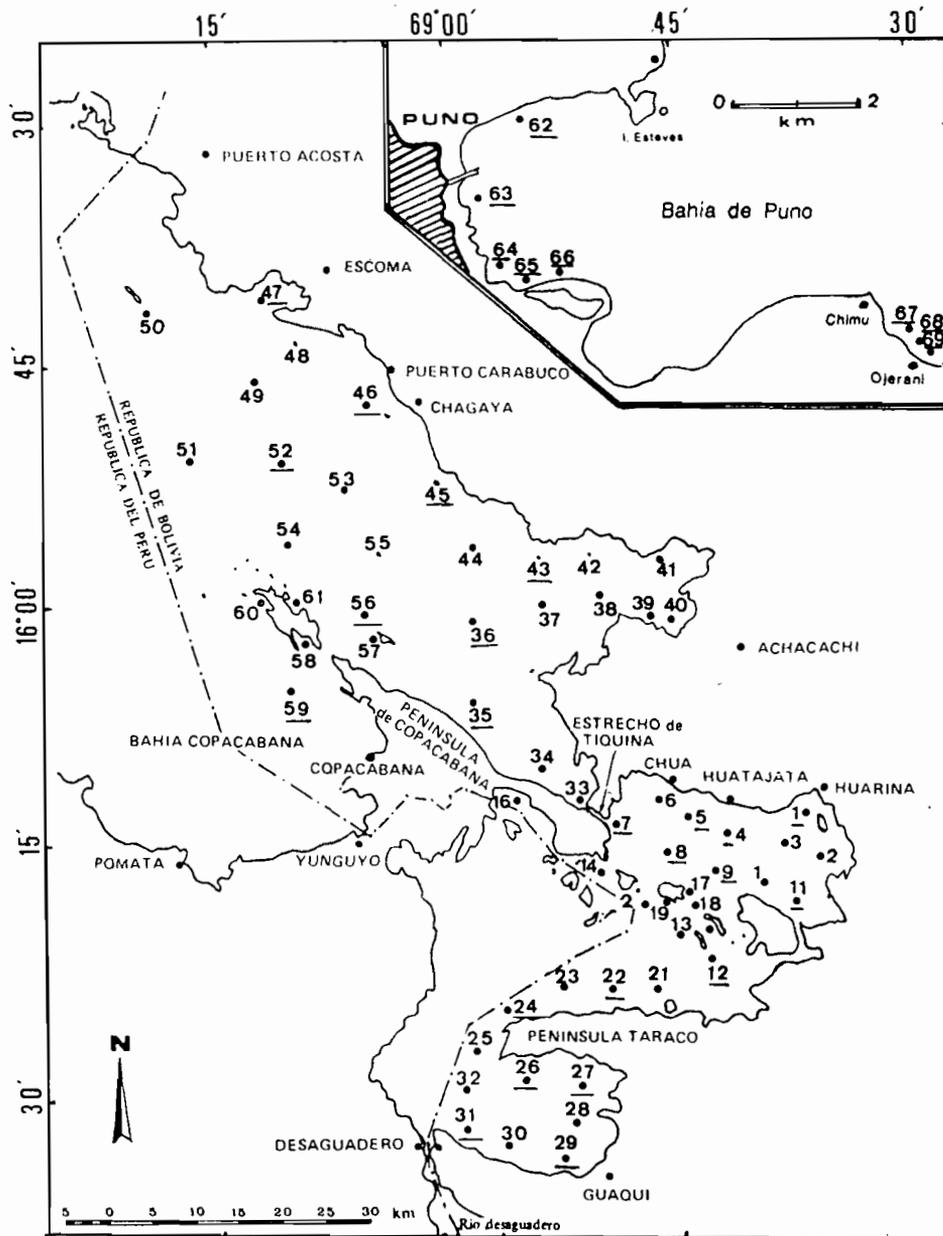


Fig. 1. - Ubicación de las estaciones de estudio de la fauna béntica del lago Titicaca, en la parte boliviana y en la bahía de Puno.

### *La fauna béntica de un medio muy eutrofizado, la bahía de Puno*

Relativamente aislada del Lago Mayor y recibiendo prácticamente todos los efluentes urbanos de la ciudad de Puno (cerca de 100.000 habitantes), así como de varias otras pequeñas comunidades ribereñas, la bahía interior de Puno se encuentra fuertemente eutrofizada

(NORTHCOTE *et al.*, 1989 y capítulo VII.4, en esta publicación). Esta eutrofización que se manifiesta por la presencia de una vegetación acuática extremadamente desarrollada y por una fuerte descomposición de la materia orgánica que ocasiona anoxias locales o periódicas, tiene como consecuencia la presencia en esta región de poblaciones animales que difieren sensiblemente de las del resto del Lago Mayor. La parte exterior de la bahía está también influenciada por esta eutrofización, pero en menor grado debido a los intercambios más fáciles con las aguas libres exteriores.

Los estudios cuantitativos y cualitativos del bentos de estas diferentes zonas, realizados por MEDINA (1983) y MORALES *et al.* (1989), y basados en transectos que van de la parte más interior de la bahía, hacia el exterior, establecen los siguientes resultados.

- La parte interior de la bahía tiene una fauna mucho menos variada y menos densa que la parte exterior, hecho que sobresale cuando la profundidad es más importante (fig. 2).

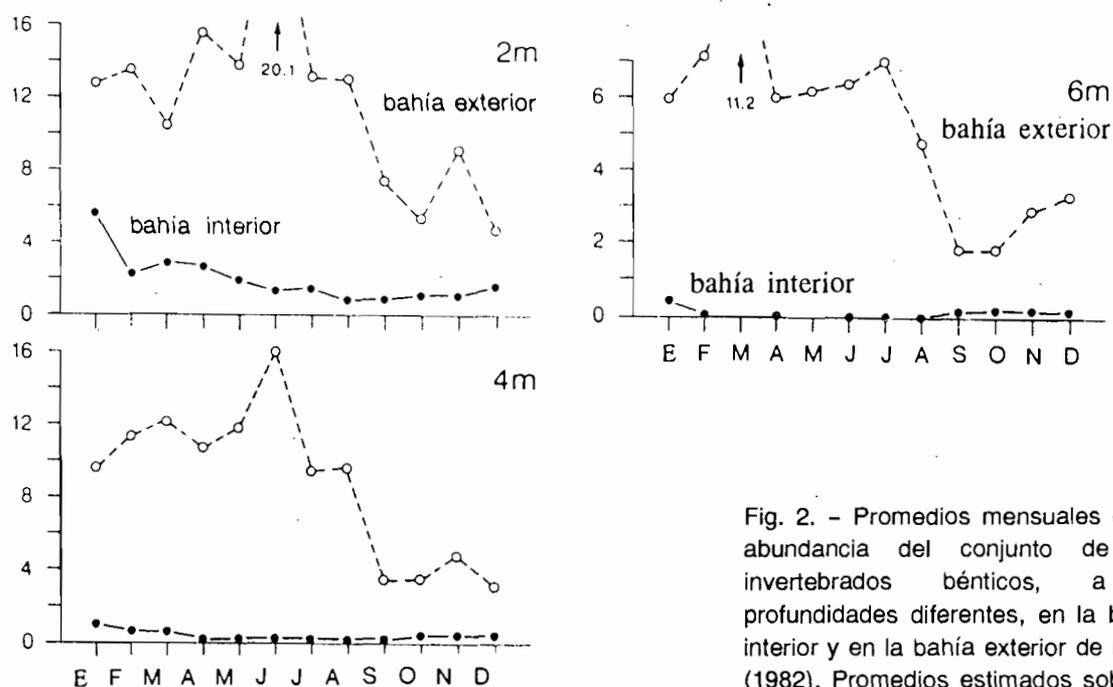


Fig. 2. - Promedios mensuales de la abundancia del conjunto de los invertebrados bénticos, a 3 profundidades diferentes, en la bahía interior y en la bahía exterior de Puno (1982). Promedios estimados sobre 3 muestras para cada profundidad y para cada fecha.

- Ningún organismo fue muestreado en la bahía interior, a una profundidad superior a 6 metros y durante varios meses.

- Mientras que, en la bahía exterior, las poblaciones presentan una variación de densidad estacional, con un máximo durante la época seca o un poco antes, en las zonas poco profundas de la bahía interior permanecen sensiblemente idénticas y poco densas.

- Las asociaciones faunísticas de la bahía interior sólo poseen 4 grupos taxonómicos (oligoquetos, hirudíneos, anfipodos y quironómidos), que globalmente son poco exigentes en oxígeno, mientras que en la bahía exterior se censan 16 grupos.

De modo más general, los estudios efectuados por los autores citados más arriba aportan algunos elementos sobre las variaciones estacionales de las densidades relativas de los grandes grupos taxonómicos en la zona poco profunda de la parte exterior de la bahía de Puno, que es la que sufre menos los efectos perturbadores de la eutrofización (fig. 3). Al haber durado sólo un año

el estudio, es imposible saber si las variaciones observadas son de la misma naturaleza para cada grupo y todos los años.

Moluscos, anfípodos y esponjas son por orden de abundancias los organismos mejor representados a 2 metros de profundidad, una situación que también se produce a 4 metros y que tiende a cambiar hacia los 6 metros cuando las poblaciones de esponjas se vuelven menos densas. Esta situación corresponde parcialmente a la que conocemos para el resto del lago, aunque prácticamente nunca se haya observado predominancia de las esponjas en el Huiñaimarca, por ejemplo, donde generalmente son más bien raras.

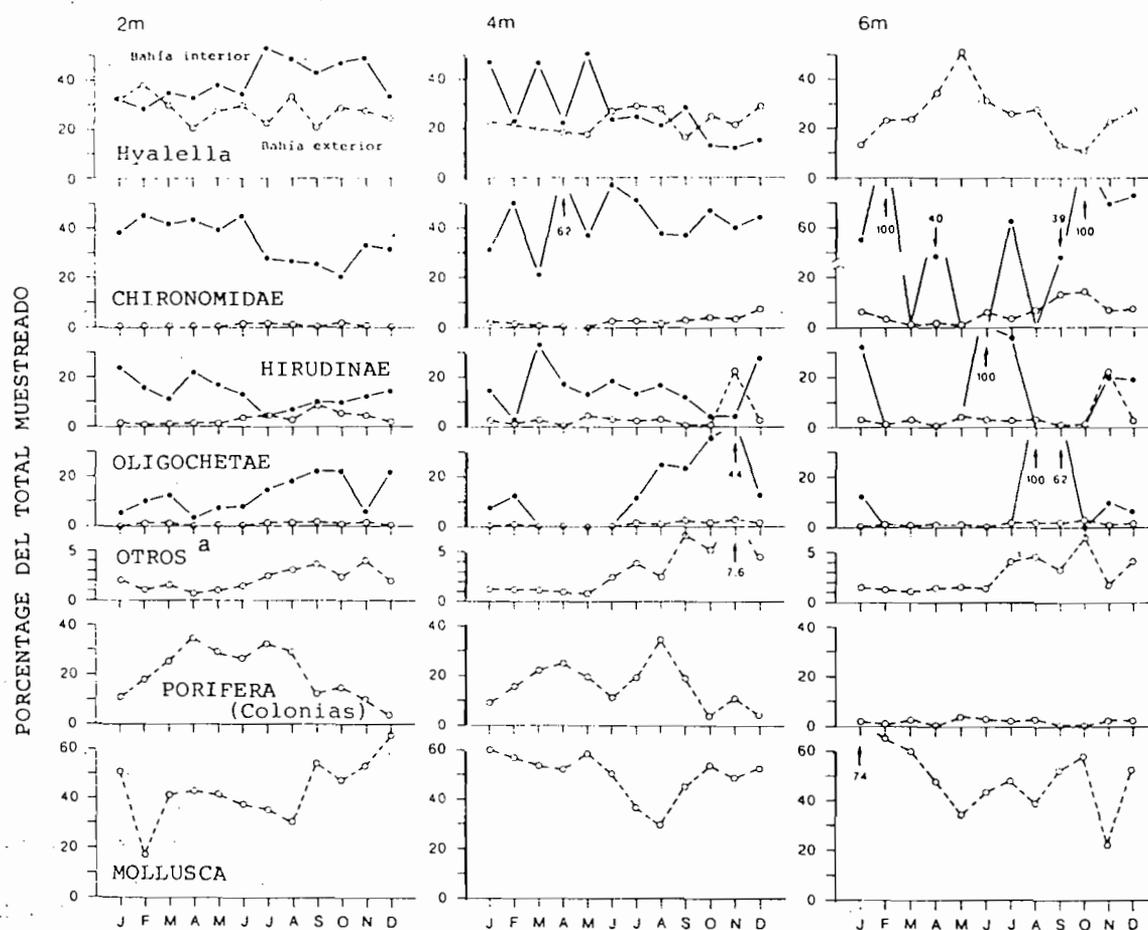


Fig. 3. - Variaciones estacionales de los grupos dominantes de macroinvertebrados benthicos, en porcentaje del total obtenido a 3 profundidades diferentes, en las zonas interior y exterior de la bahía de Puno (1982). a agrupando los turbelarios, nemátodos, ostrácodos, hidroacáridos y hemipteros.

### *Las poblaciones de la parte boliviana del lago*

Debido a la división política del lago en una parte peruana y una parte boliviana, nuestro muestreo se realizó sólo en esta última región. Por lo que no es absolutamente seguro que, para biotopos de misma naturaleza, los resultados obtenidos sean totalmente idénticos para las dos regiones.

#### *Visión general del macrobentos*

El cuadro 1 corresponde al estado medio de las poblaciones benthicas para el conjunto de la parte boliviana del lago, estimado durante unos 2 años.

GRUPOS TAXONOMICOS	% Relativos	% Acumulados
Moluscos	29,51	29,51
Anfípodos	19,32	48,83
Quironómidos	16,86	65,69
Hidroacáridos	16,24	81,93
Oligoquetos	9,14	91,07
Hidras	5,77	96,84
Tricládidos	1,31	98,15
Elmidae	1,15	99,30
Hirudíneos	0,42	99,72
Tricópteros	0,16	99,88
Dípteros excepto quironómidos	0,057	99,937
Hemípteros	0,007	99,944
Hydrophilidae	0,005	99,949
Odonatos	0,005	99,954
Briozoarios	0,004	99,958
Dytiscidae	0,001	99,959

Cuadro 1. - Porcentajes relativos de los grandes grupos taxonómicos de macroinvertebrados del lago Titicaca. Balance establecido para todos los biotopos, muestras colectadas entre enero de 1986 y junio de 1988. Clasificación por importancia relativa decreciente, basada sobre más de 85.000 organismos muestreados.

Esta imagen no corresponde necesariamente a una situación precisa de un medio determinado, ya que agrupa muestras pertenecientes a biotopos muy diferentes. En realidad se trata de una característica media de las poblaciones bénticas del lago, de todos los biotopos, y de finales de los años 80, jerarquizando el grado de ocurrencia de los grandes grupos taxonómicos.

En el cuadro 1 se observa que dos grupos, los moluscos y los anfípodos, representan cerca del 50 % de los macroinvertebrados, situación que puede considerarse como una característica biológica del lago Titicaca. Luego basta tomar en cuenta seis grupos suplementarios para cubrir el 93 % del conjunto de las poblaciones, mientras que se necesita agrupar los otros 8 grupos para lograr una cobertura total de la fauna béntica. Entre estos últimos 8 grupos seis son insectos, confirmándose lo que habíamos visto en el capítulo precedente : esta clase de invertebrados está mal representada globalmente en el lago.

Cuando se rehace un mismo análisis a la escala de los grandes biotopos presentes en el conjunto del lago, tenemos para cada uno de ellos una imagen diferente, aun cuando las grandes características que acabamos de mencionar son generalmente la regla.

### *Los grandes tipos de medios bénticos presentes en el lago*

Para determinar las poblaciones características del medio, debemos situarnos a una pequeña escala para así no tomar en cuenta el mosaico de pequeños medios que en algunos casos

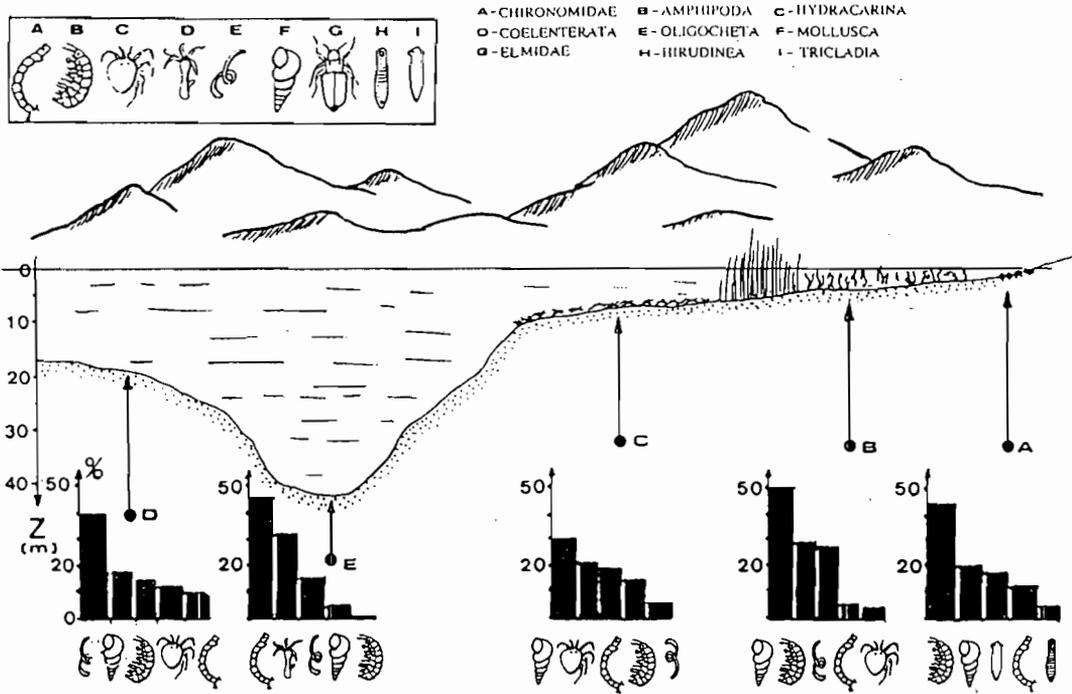


Fig. 4. - Distribución de los principales grupos de invertebrados bénticos en diferentes biotopos del Huinaimarka. ● A = zona litoral con arena o piedras ; ● B = fondos cubiertos de macrofitas diversas ; ● C = fondos cubiertos de *Chara* spp. ; ● D = fondos de sedimentos sin vegetación ; ● E = Chúa.

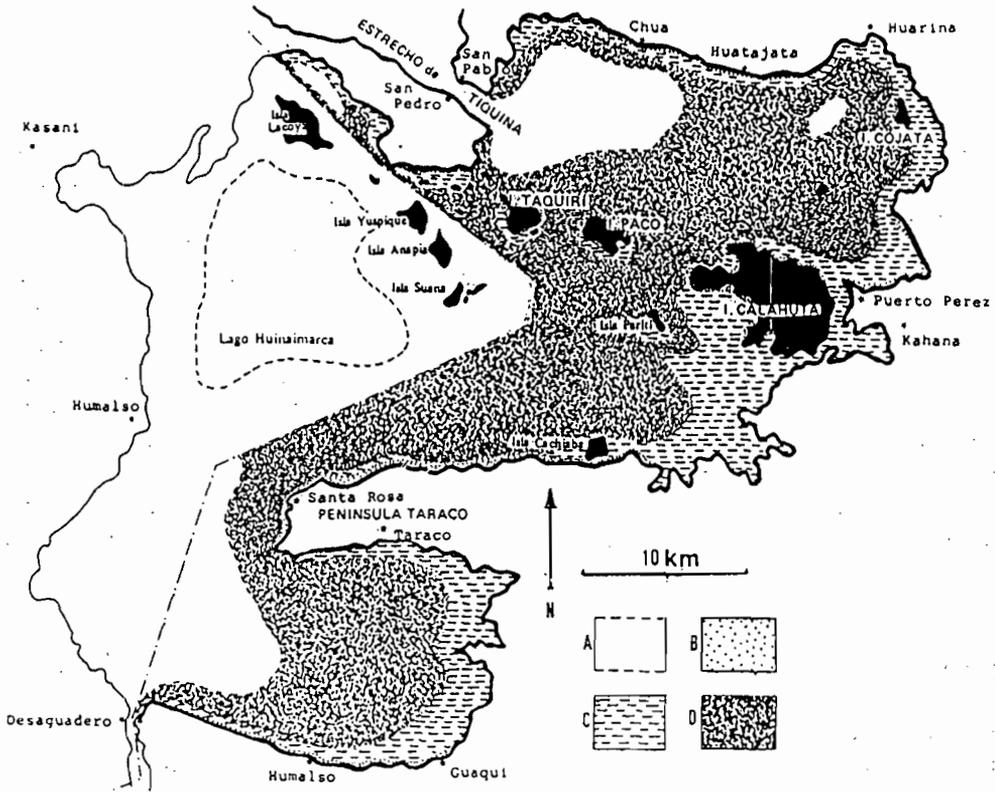


Fig. 5. - Grandes zonas ecológicas del Huinaimarka (parte boliviana) en relación con la distribución de los organismos bénticos. A = fondos de sedimentos sin vegetación ; B = zona litoral con arena o piedras ; c = fondos cubiertos de macrofitas diversas ; D = fondos cubiertos de *Chara* spp.

pueden encontrarse en algunas centenas de metros. En el Huiñaimarca donde la cobertura macrofítica es muy extensa, efectuamos un distinción entre los fondos cubiertos de *Chara* que representan tanto una gran superficie como una entidad ecológica, y los fondos cubiertos por otras plantas, sin distinción de las especies concernidas.

En el Lago Mayor, la morfometría de la cuenca y la profundidad son los dos elementos determinantes que tuvimos en cuenta en primer lugar.

## ***El Huiñaimarca***

La distribución de los grandes grupos taxonómicos de invertebrados está esquematizada en la figura 4 y la repartición de las principales zonas ecológicas en la figura 5.

### **+ *La franja litoral***

Zona raramente fangosa, está generalmente constituida por acumulaciones de arena más o menos gruesa, de gravas o de cantos rodados. Es poco profunda (de 0 a 40 ó 50 cm en promedio), generalmente agitada por las olas. Los organismos viven ocultos o principalmente bajo piedras. Este tipo de biotopo bien oxigenado está poblado con 50 % por anfípodos (*Hyalella* spp.). Es también el medio privilegiado de los planarios, y los quironómidos Tanytarsini pueden abundar localmente así como los *Taphius* sp. (Planorbidae).

### **+ *Los fondos cubiertos de macrofitas con excepción de las Chara***

Agrupamos en esta zona las poblaciones que colonizan diferentes tipos de macrofitas entre las cuales tenemos por ejemplo *Schoenoplectus tatora*, *Elodea potamogeton* o *Myriophyllum elatinoides*. En general, los moluscos predominan con cerca del 50 % de las poblaciones como promedio, aunque también los anfípodos y oligoquetos están bien representados, con porcentajes aproximados para cada grupo de 20 %.

Un análisis más detallado de este biotopo (DEJOUX, en preparación) muestra que existen diferencias notables en la composición de las poblaciones de las diferentes especies de macrofitas, esencialmente ligadas a la estructura morfológica de los vegetales que lo apoyan. Una estructura compleja unida a una buena oxigenación del herbario (situación cerca de la orilla o cerca de la superficie) se relaciona con la presencia de una población densa y diversificada de invertebrados (fig. 6).

### **+ *Los fondos cubiertos de Chara***

Los moluscos son aún predominantes con el 30 % de las poblaciones, pero otros tres grupos : los hidroacáridos, los quironómidos y los anfípodos comparten respectivamente alrededor del 21, 19 y 15 % de la población media total. Este biotopo y el anterior representan los medios más diversificados del lago respecto a sus poblaciones en macroinvertebrados. Ahí se reúnen por ejemplo grupos menores como los Corixidae, las larvas de Ephidridae, los raros Odonatos o la mayoría de algunas especies de Tricópteros presentes en el Titicaca. Estos fondos cubiertos de *Chara* representan una superficie muy grande a la escala del Lago Menor (cf. cap. VI.2). Albergan una importante biomasa de invertebrados, fondos que son de una importancia vital en la biología del lago.

### **+ *Los fondos desnudos poco profundos***

Los fondos desprovistos de vegetación y situados a menos de 20 metros de profundidad no cubren una superficie muy extensa a la escala del Huiñaimarca, encontrándose principalmente distribuidos del lado peruano. Los reunimos aquí en una misma categoría de biotopo, pero hubiera sido posible distinguir dos, uno constituido por las zonas de sedimentos desnudos que se encuentran dispersos en el centro de los herbarios acuáticos, en los lugares que presentan

discontinuidades. Generalmente poco profundos (10 a 12 metros como máximo), son ricos en residuos vegetales pero relativamente poco desoxigenados. Los anfípodos y los moluscos predominan, así como también algunas veces los quironómidos. Cuando sobrepasamos la profundidad de la zona de desarrollo de las macrofitas, los fondos desnudos, situados fuera de las desembocaduras de los tributarios donde puede existir temporalmente un poco de corriente, son el lugar de una fuerte acumulación de residuos vegetales más o menos en vía de descomposición. El oxígeno puede ser escaso ocasionalmente en este tipo de sedimento caracterizado por formaciones fangosas grises, ricas en materia orgánica. Llevados a la superficie, estos fondos son totalmente azoicos y nauseabundos, consecuencia de una anoxia prolongada. En sedimentos donde el contenido en oxígeno es suficiente, las poblaciones son a pesar de todo, dominadas por grupos de organismos poco exigentes entre los cuales se encuentran los oligoquetos (40 a 50 % en promedio), los Chironiminae o ciertos moluscos (*Littoridina* sp.). En general son fondos poco ricos en invertebrados.

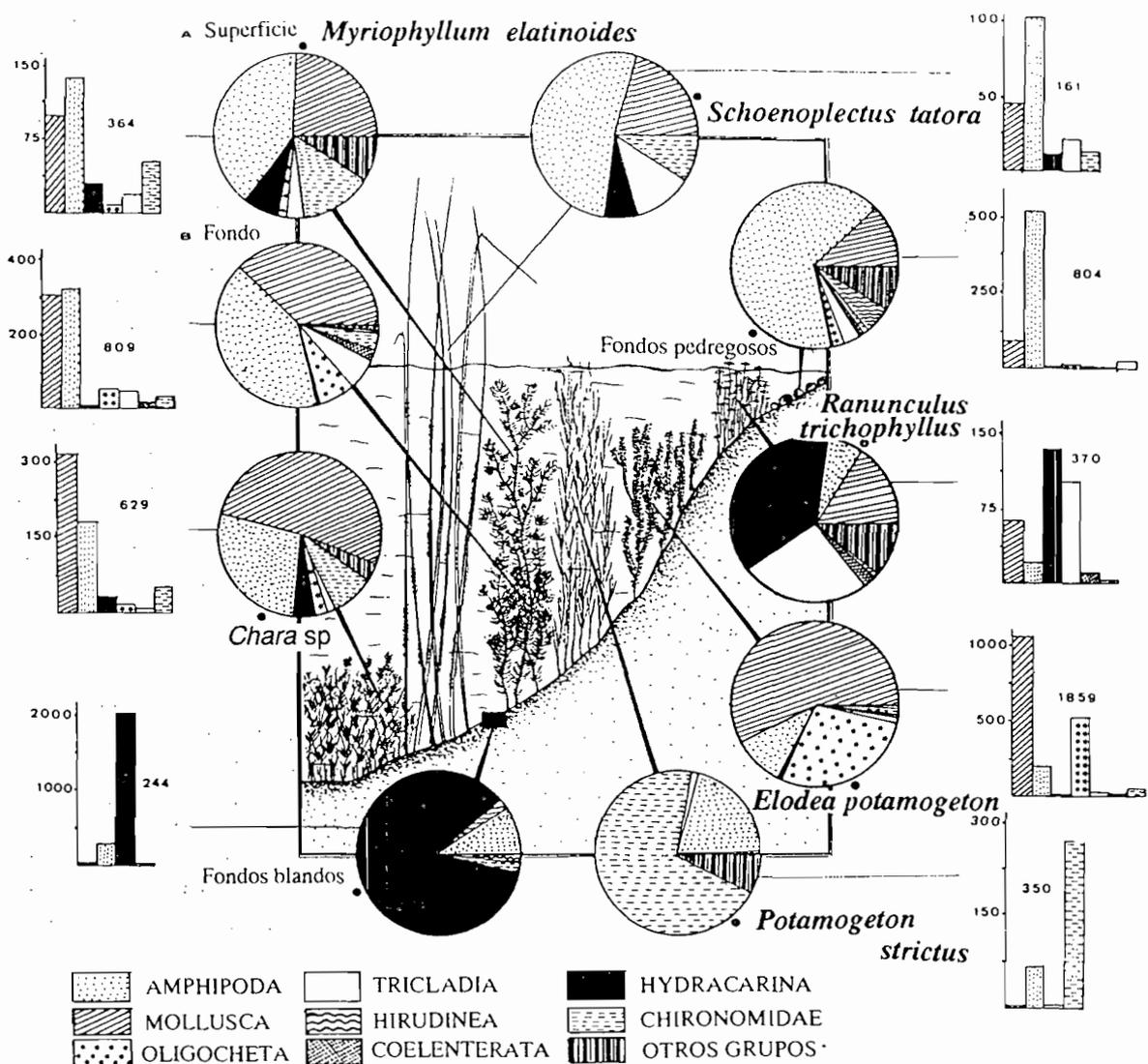


Fig. 6. - Distribución de los principales grupos de invertebrados bénticos en los diferentes tipos de asociaciones de macrofitas y algunos biotopos adyacentes.

### + *La fosa de Chúa y el estrecho de Tiquina*

Estas dos zonas del Huiñaimarca son particulares por su mayor profundidad (a la escala de esta parte del lago), y por el hecho que presentan fondos de sedimentos relativamente bien oxigenados, probablemente por la influencia de corrientes de fondo. Aunque ningún dato preciso existe respecto a la intensidad de este fenómeno, los análisis químicos de agua atestiguan intercambios entre las dos cuencas (cf. cap. V). Al encontrarse el único exutorio del lago en la parte sur (Desaguadero), una evacuación mecánica de las aguas de la cuenca norte pasa obligatoriamente por el estrecho de Tiquina (cf. cap. IV). La presencia de fondos de cieno compacto gris y prácticamente desprovisto de restos vegetales, inclusive de zonas areno-cenagosas difícilmente penetrables por la draga Eckman, parece indicar que en estos fondos existirían, por lo menos periódicamente, corrientes bastante importantes.

Las zonas más blandas están colonizadas por una importante población de *Chironomus* sp. (como promedio el 45,5 % de la población), también se encuentran hidras (33 %) y oligoquetos (16 %), organismos que pueden soportar déficits pasajeros en oxígeno debidos a la profundidad (en el momento de las estratificaciones por ejemplo), pero que pueden también beneficiar de aportes orgánicos particulares cuando se establecen corrientes periódicas.

## *El Lago Mayor*

### + *Las zonas de orillas rocosas (H)*

Encontramos en el Lago Mayor biotopos rocosos o de cantos rodados idénticos a los del Huiñaimarca, pero aquí los confundimos con un biotopo de enormes bloques rocosos o de escombros ligado a la erosión de las orillas generalmente abruptas. En efecto, las orillas del Lago Mayor tienen generalmente una pendiente muy fuerte, con una franja de macrofitas reducida o inexistente. Cualitativamente las poblaciones de macroinvertebrados no difieren sensiblemente de aquéllas presentes en los mismos medios en el Huiñaimarca, pero los anfípodos, con una proporción de cerca del 74 % son aún ampliamente dominantes. Asimismo es uno de los raros biotopos donde se encuentran los coleópteros Elmidae en una proporción notable con aproximadamente el 7 % (fig. 7).

### + *Las bahías poco profundas con macrofitas (F-G)*

En estas zonas se hallan biotopos similares a los encontrados en el Huiñaimarca. Con un promedio del 56 % de las poblaciones, los moluscos representan siempre el grupo predominante de los herbarios de *Chara* (lo que confirma la homogeneidad de este tipo de medio). En cambio, los quironómidos y los anfípodos dominan en las otras macrofitas (43 y 38 % respectivamente).

A excepción de la inmensa bahía de Achacachi, la bahía de los ríos Ramis y Huancané y la de Puno que acabamos de ver, estos biotopos tienen sólo una superficie muy reducida a la escala de la cuenca norte.

### + *Las desembocaduras de los tributarios (L)*

Las desembocaduras en el lago de sus tributarios representan biotopos de transición donde se reúnen ciertos elementos faunísticos transportados por deriva biológica. No obstante, estos elementos sólo están presentes en densidades poco importantes y sólo se encuentran en la zona de aportes de agua dulce, al no poder mantenerse más adelante en el medio lacustre; es el caso de algunos insectos por ejemplo (cf. cap. VI.4i). En general, los anfípodos dominan en las poblaciones bénticas (aproximadamente el 50 %) debido a los aportes de materia en suspensión y a una buena oxigenación, seguidos por las hidras (20 %).

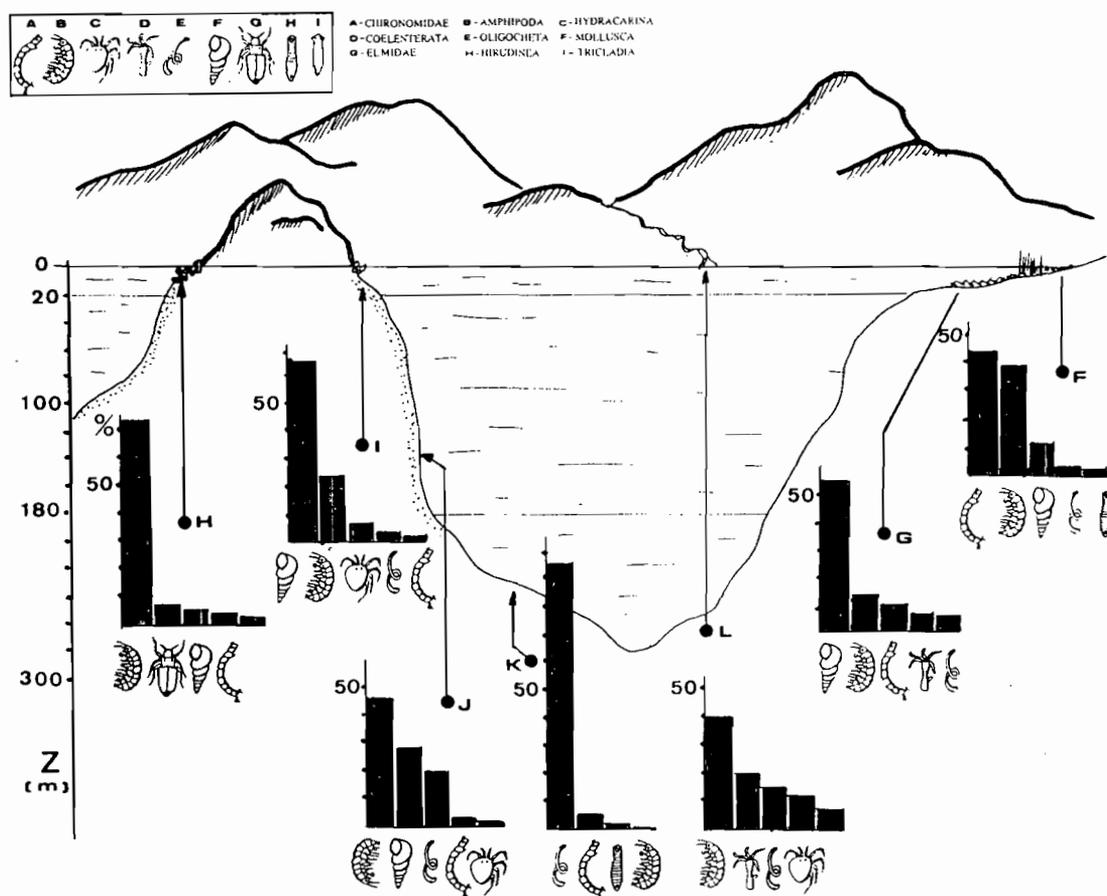


Fig. 7. - Distribución de los principales grupos de invertebrados bénticos en diferentes biotopos del Lago Grande.

#### + *Los fondos desnudos de menos de 20 metros (I)*

Al haber escogido arbitrariamente la profundidad de 20 metros por ser simétrica con el Huiñaimarca, sería más exacto referirnos a fondos desnudos poco profundos, sobre todo que debido a la fuerte transparencia de las aguas en la cuenca norte, la zona colonizada por las macrofitas desciende más profundamente que en el Huiñaimarca. Por consiguiente, este biotopo está formado de sedimentos fangosos más o menos ricos en residuos vegetales, situados generalmente sobre una pendiente bastante fuerte. Estos sedimentos reciben directamente los aportes orgánicos de la zona ribereña y están ampliamente dominados por las poblaciones de moluscos (más del 65 %). Es en este biotopo donde estos organismos alcanzan su proporción más elevada. Con cerca del 24 % les siguen los anfipodos. Los hidroacáridos, oligoquetos y quironómidos comparten prácticamente los 11 % restantes, lo que indica su relativa débil abundancia.

#### + *Los fondos entre 20 y 180 metros (J)*

Si estas profundidades deben considerarse como ordenes de magnitud para la distribución de este tipo de medio, su realidad ecológica es más concreta. Nos encontramos aquí en una zona que

ya no está bajo la influencia directa de los aportes en residuo de las macrofitas, pero que depende más de los aportes orgánicos ligados a la muerte del plancton. También es una zona donde los fondos continúan a recibir una oxigenación suficiente y la ausencia de una anoxia de larga duración permite el mantenimiento de poblaciones diversificadas. Se encuentran por ejemplo y algunas veces en cantidades apreciables, planarios, Hirudinae e hidras. Los anfípodos dominan con un 45 % como promedio, luego vienen los moluscos con cerca del 29 %. La relativa importancia de los oligoquetos (19 %) también es una característica de las zonas lacustres profundas, siendo este grupo de organismos uno de los más adaptados al déficit en oxígeno.

#### + *Los fondos de más de 180 metros (κ)*

Para más precisión, habría que distinguir, en los fondos de más de 180 metros, una zona totalmente azoica de otra zona donde las poblaciones pueden aún mantenerse. En efecto, nuestro muestreo a estas profundidades es demasiado reducido para determinar el límite exacto entre estas dos zonas. En una decena de muestras obtenidas a profundidades que van de 205 a 235 metros (la profundidad máxima que pudimos muestrear), no encontramos un solo organismo vivo. Sin embargo, no deduciremos que 205 metros representan la profundidad máxima de supervivencia de los organismos bénticos en el lago Titicaca, debido a las pocas muestras obtenidas con relación a la superficie del lago que sobrepasa esta profundidad, pero nos permite creer que los períodos de anoxia prolongada que se establecen en esta zona son un factor determinante en la limitación de la colonización de los sedimentos. Entre 180 y 205 metros, en cambio, colectamos un total de 300 organismos. Los oligoquetos predominan muy ampliamente con una proporción relativa de 93,7 %, aunque también hallamos algunos *Chironomus* sp. (4,2 %), y de forma inesperada Hirudinae (1,8 %) así como también una especie de anfípodo, *Hyaella echina* (0,3 %).

### *Las densidades de poblaciones*

Las densidades de los diferentes grupos de macroinvertebrados varían en un mismo lugar de una estación a la otra, como lo veremos a continuación, pero también están desigualmente repartidas en el espacio para un mismo período del año. Cada grupo faunístico tiene su dinámica propia como pudimos verlo para los anfípodos por ejemplo. Múltiples factores pueden ser la causa de tales variaciones de densidad, algunos con una naturaleza que podemos calificar de general ya que conciernen vastas superficies : gradiente de conductividad, variación de la transparencia de un lugar a otro, modificaciones de tipo de substratos... Otros factores son mucho más puntuales como la distribución del alimento o la presencia de una corriente que aumenta los contenidos en oxígeno. La imagen detallada de las poblaciones que obtenemos en el transcurso de una campaña de muestreo es un reflejo de esta situación, inmovilizada a la escala del tiempo, incluso cuando una campaña dura varios días; pese a todo es siempre muy imprecisa tratándose de extensos medios, generalmente heterogéneos. Por último, si tenemos en cuenta que la mayoría de los macroinvertebrados tienen una distribución de tipo agregativo, se comprenderá que la descripción de las poblaciones que podemos dar a la escala del lago o de la mayor parte de éste no debe considerarse muy exagerada.

Por estas diferentes razones, presentaremos aquí sólo una imagen de la distribución de las densidades de macroinvertebrados que proviene de una campaña de muestreos efectuada del 22 al 25 de febrero de 1987. Esta imagen se presenta en una forma gráfica y sólo concierne los grandes grupos faunísticos obtenidos en la parte boliviana del lago (fig. 8).

Siendo el diámetro de los círculos proporcional a la densidad de los organismos, es posible realizar un análisis visual de la situación existente en febrero de 1987, asociando al tamaño de los círculos su distribución en los diferentes mapas. Primero se observa la preponderancia de las densidades de moluscos sobre todos los otros grupos, con una abundancia muy particular en la parte norte del Huiñaimarca; las zonas de menor densidad o de ausencia (este del estrecho de Tiquina) corresponden a las estaciones más profundas. Estos predominan también en el Lago Mayor a la altura de las orillas de las islas del Sol y de la Luna.

Los anfípodos representan el segundo grupo por orden de abundancia y presentan en conjunto las mismas zonas de predominancia que los moluscos, situación que encontramos, aunque un poco más atenuada, para los hidroacáridos. Sin embargo se aprecia para estos organismos una menor ocurrencia en las estaciones del Lago Mayor que para los grupos anteriores.

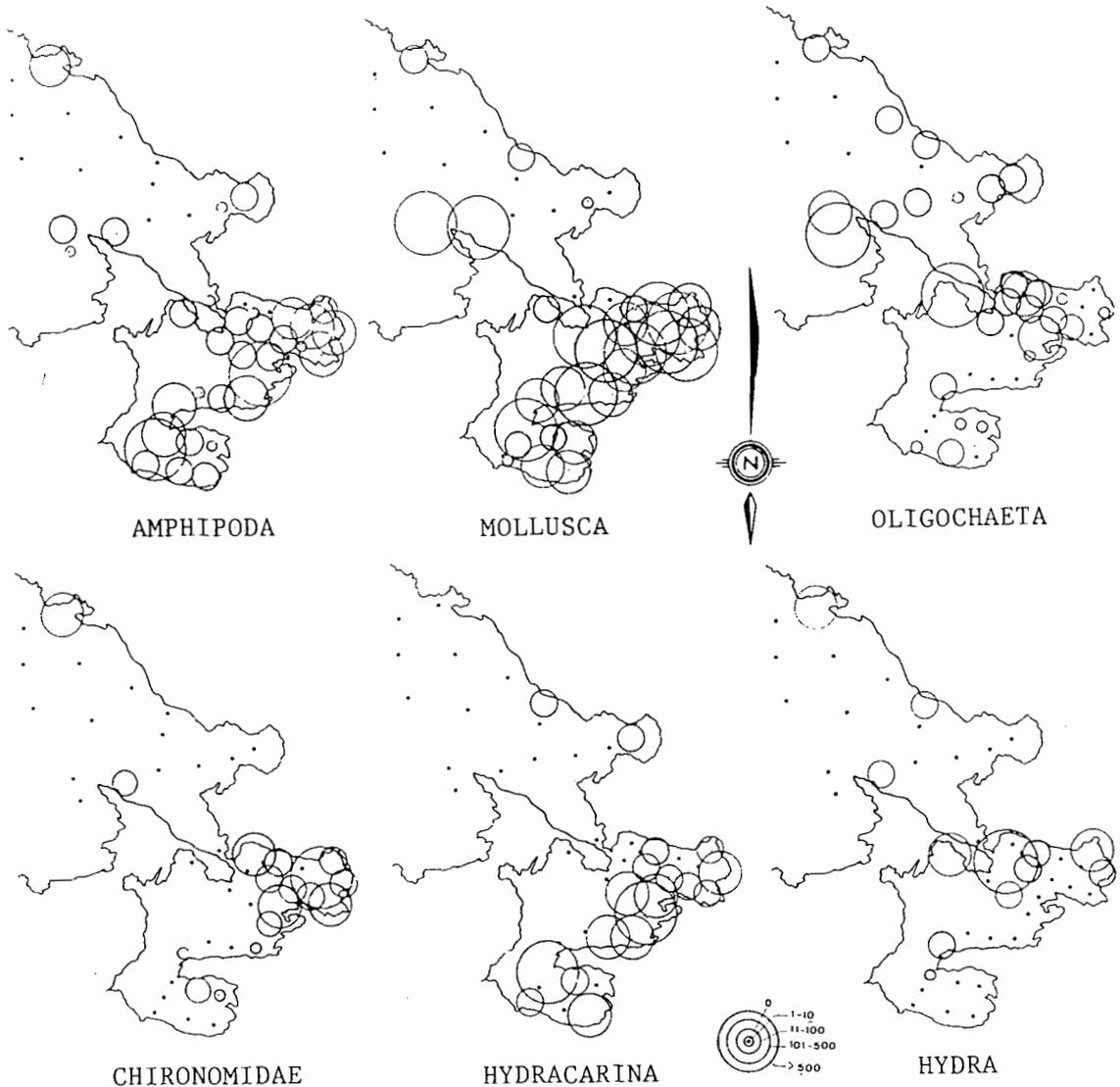


Fig. 8. - Distribución de las densidades de los principales grupos de macroinvertebrados bénticos, en la parte boliviana del lago, en febrero de 1987.

Por último, oligoquetos, quironómidos e hidras muestran distribuciones muy específicas. Los primeros se encuentran particularmente densos en la parte norte del Huiñaimarca, sea en zonas profundas, sea en zonas ricas en residuos vegetales. Se hallan igualmente casi en todas las partes del Lago Mayor, con excepción de las estaciones centrales más profundas. No obstante, no debe olvidarse que son organismos que generalmente viven en el lago a enormes profundidades. En cambio, los quironómidos y las hidras presentaron, en la época considerada, una distribución casi inexplicable. La parte noroeste del Huiñaimarca estaba densamente poblada de quironómidos, mientras que estaban prácticamente ausentes o raros en el resto del lago. Por otro lado, aunque es posible comprender la densidad importante de las hidras en la estación 7 (32 metros de

profundidad), debido al aporte directo de las aguas del Lago Mayor con una buena oxigenación y un aporte suplementario de alimento, no se comprende bien por qué también abundaban en las estaciones 1 ó 16 donde estos factores no representan ningún papel.

De manera general, el Huiñaimarca contiene densidades de organismos notablemente más elevadas que las del Lago Mayor, por unidad de superficie, debido a su menor profundidad. En cambio, las zonas del Lago Mayor de profundidad media, situadas en las bahías no eutrofizadas o a lo largo de las orillas donde la profundidad no excede los veinte metros, son también ricas en fauna béntica. El lago Titicaca no es una excepción y presenta, como la mayoría de los lagos de altitud, una zona litoral más rica que la zona profunda. Por lo tanto, esta "ecozona" de los primeros veinte a veinticinco metros es muy importante en la biología del medio y se debe conservar su estabilidad lo mejor posible, para consolidar su función en la producción secundaria de todo el ecosistema

### ***Las variaciones estacionales***

Para su estudio observaremos la distribución de las densidades encontradas en el curso de las 5 campañas de muestreo realizadas a diferentes épocas de los años 1986 y 1987. Fueron prospectadas unas treinta estaciones (fig. 1) en la parte boliviana del lago. En cada estación y según las campañas, se analizaron los contenidos de 2 a 4 dragas Eckman.

Esquematizamos la evolución global de las poblaciones bénticas para cada campaña adoptando clasificaciones de densidad bastante generales, con el fin de retener solamente las grandes variaciones (fig. 9). Se aprecia enseguida que el período considerado no es un período cualquiera puesto que el mes de abril de 1986 corresponde al máximo de crecida del lago en los últimos diez años. Entre abril de 1985 y abril de 1986, la amplitud del aumento de las aguas fue de casi tres metros y es evidente que este fenómeno interfirió mucho en la dinámica de las poblaciones de organismos bénticos. Efectivamente, tal elevación del nivel del agua representó en numerosos lugares del Huiñaimarca un aumento del 20 a 50 % de la profundidad. La primera repercusión se sintió en las poblaciones macrofíticas inmersas y muy particularmente en las porciones de las profundidades de 8 a 10 metros, que corresponde a su límite batimétrico de desarrollo. La disminución de transparencia a este nivel provocó la muerte de estas poblaciones, ocasionada tanto por el aumento de la capa de agua subyacente, como también por los aportes más importantes de materias en suspensión de los tributarios y por las evacuaciones difusas ribereñas.

Estos vegetales se deterioraron rápidamente, estableciéndose períodos de anoxia en las zonas profundas, que produjeron la desaparición más o menos completa de las poblaciones bénticas predominantes (moluscos y anfípodos). Esto fue particularmente sensible en la parte sur del Huiñaimarca donde hubo, de enero a octubre de 1986, densidades de macroinvertebrados que disminuyeron de varios miles de organismos por metro cuadrado o por 10 g de peso seco de macrofitas, a menos de 500. Este fenómeno se produjo también en la parte norte del Huiñaimarca donde la zona poblada de menos de 500 organismos para las mismas unidades de peso o de superficie alcanzó su máximo en abril de 1986. Una situación inversa se estableció en el Lago Mayor para el mismo período al no haberle afectado la crecida en este aspecto, debido a su mayor transparencia en general y el perfil más abrupto de sus orillas. Sólo el fondo de la bahía de Achacachi fue objeto del mismo fenómeno que el Huiñaimarca y las densidades pasaron también en ese lugar a menos de 500 en octubre de 1986.

Si es posible concebir que organismos más nadadores, como los anfípodos por ejemplo, hayan podido escaparse de las zonas anóxicas, no hay duda de que los moluscos, sin embargo, fueron incapaces de hacerlo, por lo que es evidente que mortalidades muy fuertes ocurrieron en estas zonas. Este fenómeno es interesante, ya que permite emitir la hipótesis de que los horizontes de conchas que se encuentran en algunos niveles en los testigos sedimentarios del Huiñaimarca (cf. cap. III.1), son el resultado de mortalidades masivas de moluscos, víctimas de anoxias temporales ocurridas como consecuencia de las bruscas crecidas del lago.

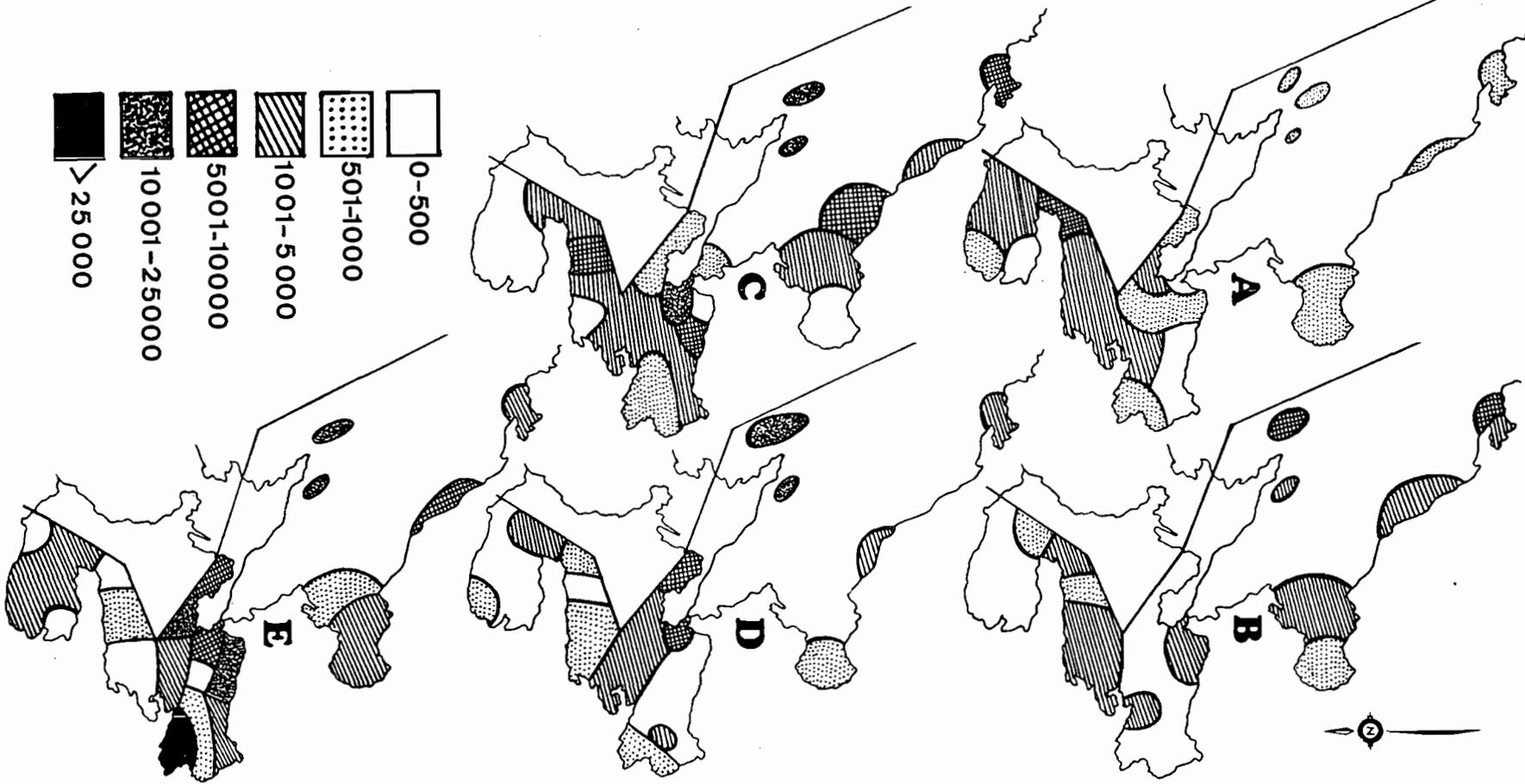


Fig. 9. - Distribución de las densidades de macroinvertebrados bénticos en la parte boliviana del lago Titicaca (en números de individuos por metros cuadrados sobre los fondos sin vegetación o por 10 g de vegetal sobre fondos cubiertos de *Chara* spp.).

En febrero de 1987, parece encontrarse aún en período de influencia nefasta de la crecida del año anterior. El nivel del lago apenas bajó y, excepto a la salida del estrecho de Tiquina, las densidades globales permanecieron a un nivel inferior a lo que eran en febrero de 1986, para el conjunto del Huiñaimarca. En cambio, en junio de 1987, la situación mejoró considerablemente, particularmente en la parte norte del Huiñaimarca donde se presencia un verdadero hiperdesarrollo de la fauna béntica. Grandes superficies albergan densidades superiores a 5.000 individuos por metro cuadrado, o por 10 g de peso seco cuando se trata de poblaciones macrofíticas. Estas densidades son incluso superiores a 25.000 en toda la región situada a la altura de Puerto Perez.

## Conclusión

La fauna béntica del lago Titicaca representa un componente esencial en la biología de este ecosistema, representando un papel importante tanto a nivel de la producción secundaria (alimento de la ictiofauna), como también en los traslados de energía (moluscos y anfípodos descomponedores).

Una oposición muy clara existe entre las cuencas del lago, ocupando el Huiñaimarca el primer lugar por las densidades de su población en toda su superficie. Sólo las zonas poco profundas del Lago Mayor y su franja de orillas tienen una importancia similar, aunque estos medios representan solamente una ínfima parte de los 7.000 km<sup>2</sup> de esta cuenca.

Globalmente, más del 95 % de las poblaciones bénticas se hallan en los primeros 15 metros de profundidad, en el Huiñaimarca, y en los primeros 25 metros en el Lago Mayor. En este último, la vida béntica existe, sin embargo, sólo hasta ciertas profundidades, no pudiendo mantenerse más allá de los 200 metros, debido a los frecuentes períodos de anoxia que afectan esta zona.

En general, moluscos y anfípodos representan los grupos faunísticos predominantes en el conjunto del lago, tanto en densidad como en biomasa, y esto para todas las estaciones. Los primeros juegan un papel primordial en la descomposición de las inmensas biomásas de macrofitas que se desarrollan y mueren en la zona eufótica, y los segundos se encargan de la transformación de la materia orgánica de origen animal (zooplancton, macroinvertebrados...).

Los análisis de contenidos estomacales de peces mostraron que los macroinvertebrados bénticos son también de suma importancia para numerosas especies endémicas (principalmente para aquéllas que viven en la vegetación acuática), así como también para los jóvenes estados de los depredadores de zonas profundas (*Salmo gairdneri* y *Basilichthys bonariensis*). Además, algunos grupos taxonómicos representan, en ciertas épocas, lo esencial de la ración alimentaria de diversas especies de pájaros acuáticos.

A pesar de los resultados presentados en este capítulo, actualmente se debe considerar a los macroinvertebrados bénticos como insuficientemente estudiados, y además de trabajos complementarios necesarios de su taxonomía, lo que se necesita sobre todo son estudios de ecología y de biología, debiendo considerarse como prioritarios en estos campos a los dos grupos predominantes (moluscos y anfípodos). También se necesitarían estudios sobre la evolución a corto y largo plazo de las poblaciones con el fin de evidenciar si obedecen a ritmos evolutivos cíclicos o no, y en caso de una respuesta afirmativa saber cuál es el determinismo.

## Referencias

- ANNANDALE (N.), 1913. – An account of the Sponges of the Lake Tiberias with observations on certain genera of Spongillidae. *Journ. proc. Asiatic Soc. Bengal.*, 9 : 57–88.
- ARNDT (W.), 1937. – *Ochridaspongia rotunda* n.g., n. sp. Ein neuer Süßwasserschwamm aus dem Ochridasee. *Arch. Hydrobiol.*, 31 : 636–677.
- BACHMANN (A.O.), 1961. – Notas sobre Corixidae (Hemiptera) (2a seria). *Neotropica*, 7 : 19–24.
- BACHMANN (A.O.), 1962. – Clave para determinación de las subfamilias, géneros y especies de las Corixidae de la República de Argentina (Insecta, Hemiptera). *Physis*, 23 : 21–25.
- BATE (J.), 1862. – *Allochertes knickerbrockeri*. Cat. Amph. Crust. Brit. Mus., p. 136.
- BAVAY (A.), 1904. – Mission de Créqui-Montfort et Sénéchal de la Grange en Amérique du Sud. Mollusques terrestres et fluviatiles récoltés par le Dr. Neveu-Lemaire. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 29 : 152–156.
- BAVAY (A.), 1906. – Mollusques. In : Les lacs des hauts plateaux de l'Amérique du Sud. Neveu-Lemaire. Imprimerie nationale, Paris : 142–147.
- BEAUCHAMP (P. de), 1939. – 5. Rotifères et Turbellariés. In : The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937. *Trans. Linn. Soc. London*, ser. 3, 1 (1) : 44–79.
- BLUME (W.), 1958. – Littoridinen aus dem Titicacasee (Mollusca). *Op. Zoologica*, 25 : 1–8.
- BRIEN (P.), 1958. – A propos de deux éponges du lac Tanganyika. *Mém. Acad. r. Scienc. colon.*, 8 (1) : 1–43.
- BRIEN (P.), 1972. – *Malawispongia echinoides* n.g., n. sp. Eponge Céractinelle Haploscléride africaine du lac Malawi (Formation de la spongine périspiculaire). *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 86 (1–2) : 65–92.
- BRIEN (P.), 1973. – *Malawispongia echinoides* Brien. Etudes complémentaires. Histologie. Sexualité. Embryologie. Affinités systématiques. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 87 (1) : 50–76.
- BRULLE (G.A.), 1837. – Insectes de l'Amérique méridionale recueillis par Alcide D'Orbigny. In : Voyage dans l'Amérique méridionale. A. D'Orbigny. Pitois-Levrault et Cie., Paris, 2 (2) : 17–56.
- BRUNDIN (L.), 1956. – Die bodenfaunistischen Seetypen und ihre Anwendbarkeit auf die Sudhalbkugel. Zugleich ein Theorie der produktionsbiologischen Bedeutung der glazialen Erosion. Rep. Inst. Freshw. Res., Drottningholm, 37 : 186–235.
- BULLA (L.A.), 1972. – La ninfa de *Protallagma titicacae* (CALVERT). *Neotropica*, 18 (57) : 129–135.
- CALVERT (P.P.), 1909. – Contribution to the knowledge of the Odonata of the Neotropical region. *Ann. Carn. Mus.*, 6 : 73–364.
- CARMOUZE (J.P.), ARZE (C.), QUINTANILLA (J.), 1977. – La régulation hydrique des lacs Titicaca et Poopo. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 11 (4) : 269–283.
- CARMOUZE (J.P.), ARZE (C.), QUINTANILLA (J.), 1981. – Régulation hydrochimique du lac Titicaca et l'hydrochimie de ses tributaires. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (4) : 329–348.
- CARMOUZE (J.P.), DEJOUX (C.), DURAND (J.R.), GRAS (R.), ILLIS (A.), LAUZANNE (L.), LEMOALLE (J.), LEVEQUE (C.), LOUBENS (G.), SAINT-JEAN (L.), 1972. – Grandes zones écologiques du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 6 (2) : 103–169.
- CERNOSVITOV (L.), 1939. – 6. Oligochaeta. In : The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937. *Trans. Linn. Soc. London*, ser. 3 (1) : 81–116.
- CHEVREUX (E.), 1904. – Mission de Créqui-Montfort et Sénéchal de la Grange; note préliminaire sur les Amphipodes recueillis par M. le Dr. Neveu-Lemaire dans le lac Titicaca (juillet 1903). *Bull. Soc. Zool. de Fr.*, 29 (11) : 131–134.
- DEJOUX (C.), 1988. – Panorama de la fauna bética del Altiplano boliviano. Congreso Iberoamericano y del Caribe sobre la pesca y la acuicultura, Isla Margarita, Venezuela, 8–14 Mayo 1988 : 13 p., multigr.

- DEJOUX (C.), 1991. – Les macro-invertébrés associés à la végétation aquatique dans la partie bolivienne du lac Titicaca. *Rev. Hydrobiol. trop.* (in press).
- DEJOUX (C.), MOURGUIART (P.), 1991. – *Ecpomastrum mirum* (Mollusque Hydrobiidae) du lac Titicaca : un problème de taxinomie. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* (in press).
- DEJOUX (C.), WASSON (J.G.), 1991. – La faune benthique de quelques lacs d'altitude des Andes boliviennes. *Spixiana* (in press).
- DELACHAUX (T.), 1928. – Faune invertébrée d'eau douce des hauts plateaux du Pérou (région de Huancavelica, département de Junin). (Calanides, Ostracodes, Rotateurs nouveaux). *Trav. Lab. Zool. Univ. Neuchâtel* : 45–99.
- D'ORBIGNY (A.), 1835. – *Synopsis terrestrium et fluviatilium Molluscorum in suo per American meridionalem itinere collectarum*. *Mag. Zool.*, 5 (61) : 44 p.
- D'ORBIGNY (A.), 1835–47. – Mollusques. *In* : Voyage dans l'Amérique méridionale. A. D'Orbigny. Pitois–Levrault et Cie., Paris, vol. 5.
- D'ORCHYMONT (A.), 1941. – Palpicornia (Coleoptera). Notes diverses et espèces nouvelles. *Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg.*, 17 (1) : 1–23.
- DOS SANTOS (N.D.), 1966. – Notas sobre *Aeschna (Hesperaeschna) peralta* Ris, 1918 e sua ninfa. *Actas Soc. Biol. Rio de J.*, 10 (5) : 123–124.
- FAXON (W.), 1876. – Exploration of Lake Titicaca by Alexander Agassiz and S.W. Garman. 4. Crustacea. *Bull. Mus. Comp. Zool. Cambridge*, 3 (16) : 361–375.
- FLINT (O.S.), 1982. – Studies of neotropical caddisflies, 30 : larvae of the genera of South American Limnephilidae (Trichoptera). *Smith. contrib. to zool.*, 355 : 30 p.
- FRASER (F.C.), 1957. – A revision of the Odonata of Chile. *An. Acad. Chil. Cienc. Nat.*, 21 (2) : 153–166.
- GAVRILOV (K.), 1981. – Oligochaeta. *In* : Aquatic biota of Tropical South America, Part 2 : Anarthropoda, Hurlbert, Rodríguez & Santos eds., San Diego State University, San Diego, California : 170–190.
- GERMAR (E.F.), 1824. – *Insectorum species novae aut minus cognitae, descriptionibus illustratae*. *Halae*, 624 p.
- GILSON (H.C.), 1937. – 1. Description of the expedition. *In* : The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937. *Trans. Linn. Soc. London*, ser. 3, 1 : 1–20.
- GILSON (H.C.), 1964. – Lake Titicaca. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 15 : 112–127.
- GUIGNOT (F.), 1957. – Beiträge zur Kenntnis der Insektenfauna Boliviens. *Opusc. Zool.*, 6 : 1–10.
- HAAS (F.), 1955. – 17. Mollusca : Gastropoda. *In* : The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937. *Trans. Linn. Soc. London*, ser. 3, 1 (3) : 275–308.
- HAAS (F.), 1957. – Eine neue endemische Schnecke aus dem Titicacasee. *Arch. Moll.*, 86 (4/6) : 137–139.
- HARMAN (W.J.), BRINKHURST (R.O.), MARCHESE (M.), 1988. – A contribution to the taxonomy of the aquatic oligochaeta (Naididae) of South America. *Can. J. Zool.*, 66 : 2233–2242.
- HINTON (H.E.), 1940. – 7. The Peruvian and Bolivian species of *Macrehmis* Motsh. (Coleoptera : Elmidae). *In* : The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937. *Trans. Linn. Soc. London*, ser. 3, 1 (1) : 117–147.
- HUNGERFORD (H.B.), 1948. – The Corixidae of the western hemisphere (Hemiptera). *Univ. Kansas Sci. Bull.*, 32 : 4–827.
- HYMAN (L.H.), 1939. – New species of flat worms from North, Central and South America. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 86 : 419–439.
- KENNEL (J.), 1888. – Untersuchungen an neuen Turbellarien. *Zool. Jb. (Syst.)*, 3 : p. 444.
- KUIPER (J.G.), HINZ (W.), 1983. – Zur Fauna der Kleinmuscheln in den Anden (Bivalvia : Sphaeriidae). *Arch. Moll.*, 114 (4/6) : 137–156.
- LAVENU (A.), 1981. – Origine et évolution néotectonique du lac Titicaca. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (4) : 289–297.

- LAZZARO (X.), 1985. – Poblaciones, biomásas y producciones fitoplanctónicas del lago Titicaca. *Rev. Inst. Ecol., La Paz*, 7 : 23–64.
- LERNER-SEGEEV (R.), 1971. – *Limnocythere titicaca* new species (Ostracoda, Cytheridae) from Lake Titicaca, Bolivia. *Crustaceana*, 25 (1), 88–94.
- LUNDBLAD (O.), 1924. – Über einige Hydracarinen aus den peruanischen Anden. *Göteborg. VetenskSamh. Handl. (S 4)*, 27 (10) : 1–25.
- LUNDBLAD (O.), 1930. – Südamerikanische Hydracarinen. *Zool. Bidr. Upsala*, 13 : 1–86.
- LUNDBLAD (O.), 1944. – Einige neue und venid bekannte Hydracarinen aus Südamerica. *Ent. Tidskr.*, 65 : 135–162.
- MARCUS (E.), 1942. – Sobre Bryozoa do Brasil. II. Bol. Fac. Fil. Ci. Letr. Univ. Sao Paulo. *Zool.*, 6 (1–5) : 57–106.
- MARCUS (E.), 1953. – Bryozoa from Lake Titicaca. Bol. Fac. Fil. Ci. Letr. Univ. Sao Paulo, *Zool.*, 18 : 45–49.
- MARTINEZ-ANSEMIL (E.), GIANI (N.), 1986. – Algunos oligoquetos acuáticos de Bolivia. *Oecol. aquat.*, 8 : 107–115.
- MEDINA (C.), 1982. – Determination of zoobenthos in Puno Bay of Lake Titicaca (Ojerani). In : Physical, chemical and biological conditions relating to water quality in Puno Bay, Lake Titicaca; Seminar abstracts, 32 p., multigr.
- MEDINA (C.), 1983 a. – Determinación de la fauna bentónica en Ojerani. Tesis UNTA, Puno : 116 p.
- MEDINA (C.), 1983 b. – Fauna bentónica en la bahía de Puno – Ojerani. UNDAF, Puno : 4 p., multigr.
- MILBRINK (G.), 1983. – An improved environmental index based on the relative abundance of Oligochaete species. *Hydrobiologia*, 102 : 89–97.
- MONIEZ (R.), 1889. – Sur quelques Cladocères et sur un Ostracode nouveaux du lac Titicaca. *Rev. Biol. Nord France*, 1 : 419–429.
- MORALES (P.), CORNEJO (E.), LEVY (D.A.), CHALLCO (D.), MEDINA (A.C.), NORTHCOTE (T.G.), 1989. – Effects of eutrofication on zoobenthos. In : Pollution in Lake Titicaca, Peru. Northcote, Morales, Levy, Greaven eds., Westwater Research Centre, Univ. Brit. Columbia, Vancouver : 101–113.
- MOUCHAMPS (R.), 1963. – Beiträge zur Kenntnis Insektenfauna Boliviens. 18. Coleoptera, 14. Sur quelques Berosini (Coleoptera-Hydrophilidae) de l'Amérique du Sud. *Mitt. Münchner Ent. Gesell.*, 53 : 118–149.
- MOURGUIART (P.), 1987. – Les Ostracodes lacustres de l'Altiplano bolivien. Le polymorphisme, son intérêt dans les reconstitutions paléohydrologiques et paléoclimatiques de l'Holocène. Thèse Univ. Bordeaux 1, 263 p.
- NORTHCOTE (T.G.), MORALES (P.S.), LEVY (D.A.), GREAVEN (M.S.), 1989. – Pollution in Lake Titicaca, Peru : training, research and management. Westwater Research Centre, Univ. Brit. Columbia, Vancouver, 262 p.
- PHILIPPI (R.A.), 1889. – *Diagnoses molluscorum terrestrium et fluviatilium peruanorum*. *Malak. Bl.*, 16 : 32–49.
- PILSBRY (H.A.), 1924. – South American land and freshwater mollusks. Notes and descriptions. I. Mollusks of Lake Titicaca. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.*, 76 : 49–51.
- PILSBRY (H.A.), 1925. – Lake Titicaca mollusks. *Nautilus*, 38 : 103–104.
- PILSBRY (H.A.), VANATTA (E.G.), 1896. – New species of freshwater mollusks from South America. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.* : 561–565.
- RIBAGA (A.), 1902. – *Acari sudamericani*. *Zool. Anz.*, 25 : 502–508.
- RINGUELET (R.A.), 1960. – Una colección de hirudíneos del Perú. I. Sanguijuelas del lago Titicaca. *Physis*, 21 (61) : 231–239.
- RINGUELET (R.A.), 1978. – Nuevos géneros y especies de Glossiphoniidae sudamericanos basados en caracteres ecto y endosomáticos (Hirudinea Glossiphoniiformes). *Limnobiós*, 1 (7) : 269–276.
- RINGUELET (R.A.), 1981. – Hirudinea. In : Aquatic biota of tropical South America. Part 2. Anarthropoda. Hurlbert, Rodríguez and Dos Santos, eds. : 191–196.
- ROBACK (S.S.), BERNER (L.), FLINT (O.S.), NIESER (N.), SPRANGLER (P.J.), 1980. – Results of the Catherwood Bolivian-Peruvian Altiplano Expedition. Part 1. Aquatic insects except Diptera. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, 132 : 176–217.

- ROBACK (S.S.), COFFMAN (W.P.), 1983. – Results of the Catherwood Bolivian–Peruvian Altiplano Expedition. Part 2. Aquatic Diptera including montane Diamesinae and Orthoclaadiinae (Chironomidae) from Venezuela. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, 135 : 9–79.
- ROGICK (M.D.), 1945. – Studies on freshwater Bryozoa. 16. *Fredericella australiensis* var. *browni*, n. var. *Biol. Bull.*, Woods Hole, 89 (3) : 215–228.
- SCHINDLER (O.), 1955. – Limnologische Studien im Titicacasee. *Arch. Hydrobiol.*, 51 (1) : 42–53.
- SCHLENZ (E.), 1981. – Coelenterata. In : Aquatic biota of tropical South America. Part 2. Anarthropoda. Hurlbert, Rodríguez and Dos Santos, eds., San Diego State Univ., San Diego : 96–97.
- SCHMIDT (F.), 1957. – Contribution à l'étude des Trichoptères néotropicaux, II (Trichoptera). *Beitr. zur Ent.*, 7 (3–4) : 379–398.
- SMITH (J.), 1874. – *Hyaella inermis*. Rep. U.S. Comm. for 1872 and 1873, p. 609.
- TIMM (T.), 1970. – On the fauna of the Estonian Oligochaeta. *Pedobiologia*, 10 : 52–78.
- TIMM (T.), 1990. – Aquatic Oligochaeta from the farthest South–East of the USSR. *Proc. Estonian Acad. Sci. Biol.*, 39 (1) : 55–67.
- VARGAS (C.), 1982. – La sédimentation lacustre subactuelle d'un bassin intramontagneux : le lac Titicaca (partie lac Huinamarca – Bolivie). Thèse Univ. Bordeaux 1 : 91 p.
- VIETS (K.), 1953. – Neue Wassermilben aus Peru. *Veroff. Ubersee–Mus. Bremen*, (A), 2 : 129–134.
- VIETS (K.), 1955. – 16. Hydrachnellae. In : The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937. *Trans. Linn. Soc., London*, ser. 3, 1 (3) : 249–274.
- WALTER (C.), 1919. – Hydracarinae aus der peruanischen Anden und aus Brasilien. *Rev. Suisse Zool.*, 27 (2) : 19–59.
- WECKEL (A.L.), 1907. – *Hyaella knickerbrockeri*. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 32, p. 54.
- WECKEL (A.L.), 1909. – Freshwater amphipods from Peru. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 38 : 623–624.
- WOODWORTH (W.), 1897. – On some Turbellaria from Illinois. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.*, 31 : 3–16.



## *VI.5 LA ICTIOFAUNA*



## VI.5 a *Especies nativas*

### *Los Orestias*

LAURENT LAUZANNE

Además de la presencia de *Salmo gairdneri* RICHARDSON, 1836, introducida en 1941-42 y de *Basilichthys bonariensis* (VALENCIENNES, 1835), introducida en 1955-56 (LOUBENS, 1989 ; LOUBENS y OSORIO, 1988), la ictiofauna del lago Titicaca está constituida por el género *Trichomycterus* y sobre todo por el género *Orestias*, endémico del Altiplano andino. Aunque la familia Trichomycteridae está bastante diseminada en América del Sur, se conocen pocas cosas sobre los *Trichomycterus* del lago, los cuales probablemente se limitan a dos especies : *T. rivulatus* y *T. dispar* (HANEK (ed.), 1982).

El género *Orestias* Valenciennes, 1839, pertenece a la tribu de los Orestiini, subfamilia de los Orestinae, familia de los Cyprinodontidae según la clasificación de PARENTI (1981). Además, estos curiosos peces se caracterizan por poseer una soía gónada. Se distinguen de los otros Cyprinodontidae por la ausencia de aletas ventrales, de vómer y del primer postcleithrum (PARENTI, 1981).

#### *Sistemática*

Desde el primer trabajo de VALENCIENNES (1839) dedicado a los *Orestias*, numerosos trabajos han sido publicados sobre la sistemática de este género tan particular. Aquí sólo mencionaremos los principales estudios y revisiones : VALENCIENNES in CUVIER y VALENCIENNES, 1846 ; GARMAN, 1895 ; EIGENMANN y ALLEN, 1942 ; TCHERNAVIN, 1944 ; LAUZANNE, 1982 ; PARENTI, 1984. TCHERNAVIN (1944), que estudió las importantísimas colecciones de la "Percy Sladen Expedition" de 1937, reconoce para el conjunto del Altiplano andino, 20 especies, cinco subespecies, dos híbridos y dos especies nuevas (*sp.* 1 y *sp.* 2). Respecto al lago Titicaca propiamente dicho, cita 16 especies, tres subespecies, dos especies nuevas y un híbrido (figs. 1 y 2).

- O. cuvieri* Valenciennes, 1846
- \**O. pentlandii* Valenciennes, 1846
- O. agassii tschudii* Castelnau, 1855
- O. agassii pequeni* Tchernavin, 1944
- \**O. jussiei* Valenciennes, 1846
- O. jussiei puni* Tchernavin, 1944
- \**O. olivaceus* Garman, 1895
- \**O. luteus* Valenciennes, 1846
- \**O. albus* Valenciennes, 1846
- O. uruni* Tchernavin, 1944
- O. minutus* Tchernavin, 1944
- \**O. minimus* Tchernavin, 1944
- \**O. gilsoni* Tchernavin, 1944

ORSTOM Fonds Documentaire

N° : 366.38, c 2

Cote : A

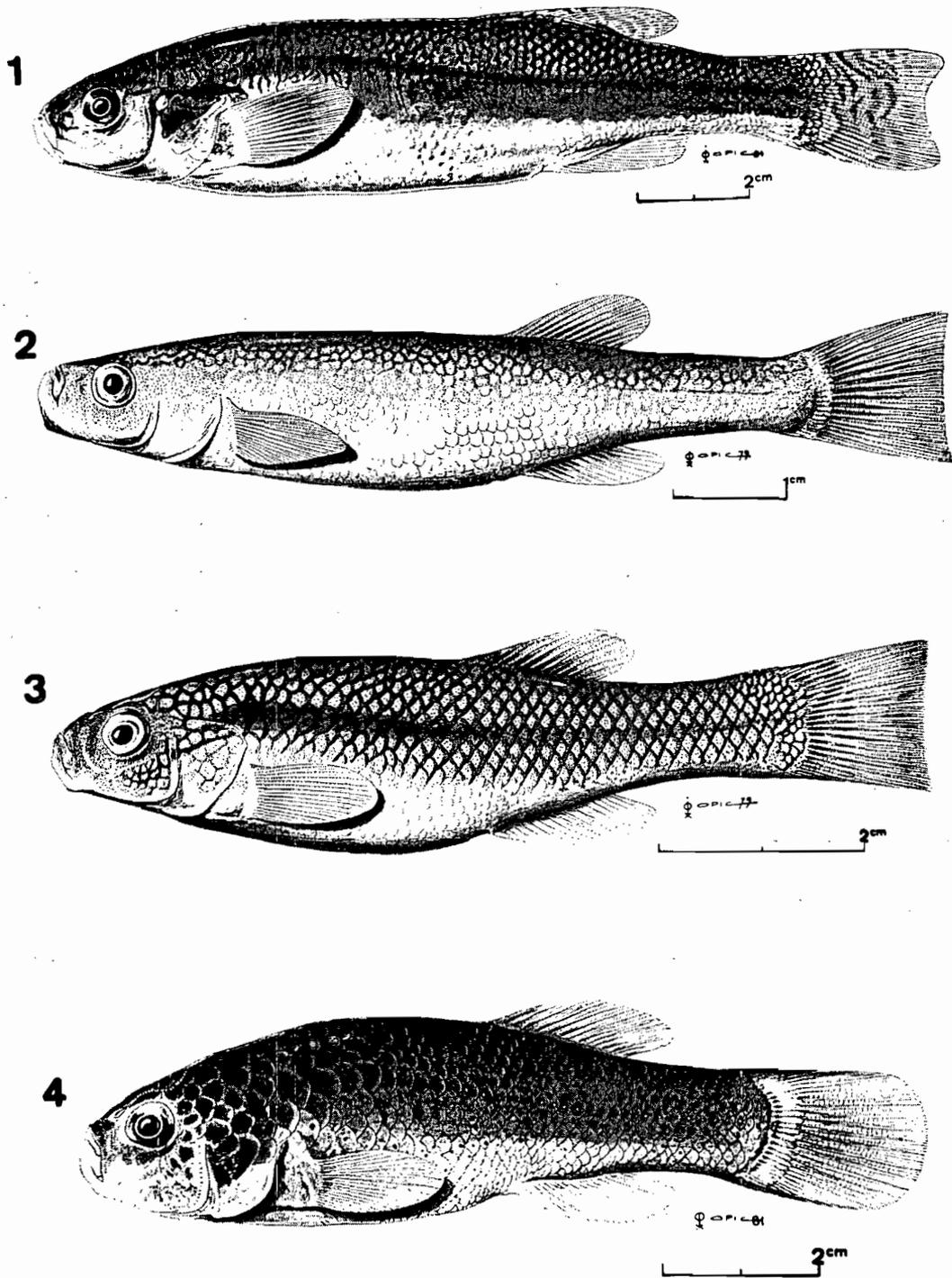


Fig. 1. - Los principales *Orestias* del lago Titicaca (1 : *O. pentlandii* ; 2 : *O. ispi* ; 3 : *O. forgeti* ; 4 : *O. agassii*)

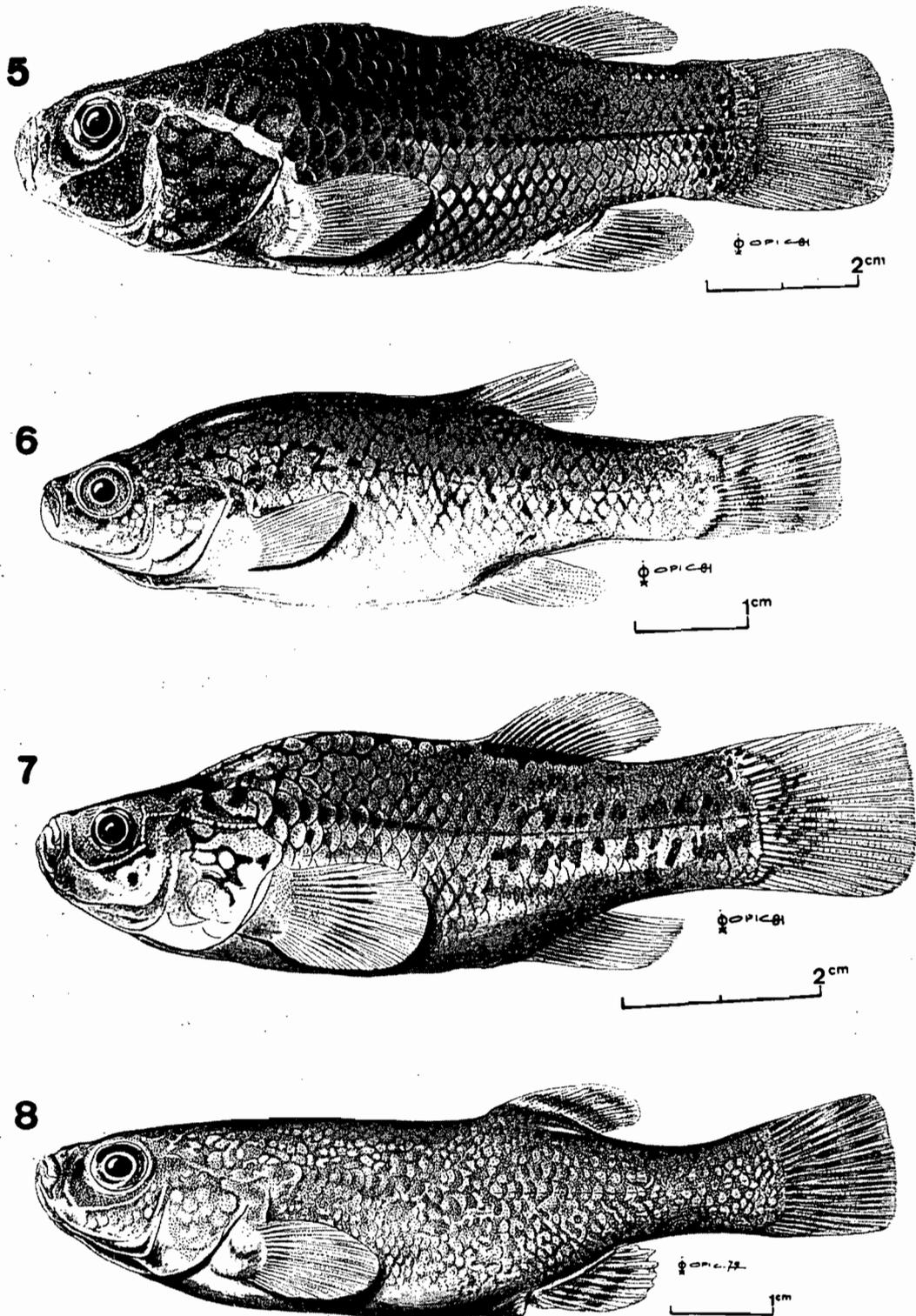


Fig. 2. - Los principales *Orestias* del lago Titicaca (5 : *O. luteus* ; 6 : *O. olivaceus sensu* Lauzanne, 1982 ; 7 : *O. albus* -juvenil- ; 8 : *O. mulleri*).

- O. tutini* Tchernavin, 1944
- O. taquiri* Tchernavin, 1944
- \**O. mulleri* Valenciennes, 1846
- O. incae* Garman, 1895
- \**O. crawfordi* Tchernavin, 1944
- \**O. mooni* Tchernavin, 1944
- O. sp. 1*
- O. sp. 2*
- O. cuvieri* x *O. pentlandii*

De 1978 a 1981 numerosos y abundantes muestreos de *Orestias* fueron efectuados en el Lago Menor por los ictiólogos del grupo UMSA — ORSTOM . Estas muestras nos permitieron (LAUZANNE, 1981) describir tres especies nuevas, *O. ispi*, *O. forgeti* y *O. tchernavini* (*Orestias sp. 1* de TCHERNAVIN). El estudio de numerosos especímenes colectados y el examen de colecciones anteriores permitieron la publicación de un artículo sintético sobre los *Orestias* del Lago Menor (LAUZANNE, 1982). Trabajando en series importantes y utilizando numerosos caracteres métricos y merísticos, hemos confirmado y vuelto a describir las especies de la lista de TCHERNAVIN marcadas con un asterisco. Se debe insistir en la gran plasticidad fenotípica de las especies del género *Orestias* y en la necesidad de trabajar con series importantes (de jóvenes a adultos) con el fin de fijar bien los límites de variación de los caracteres empleados para caracterizar las especies. De esta manera, al estudiar algunos caracteres métricos y merísticos que sirvieron a TCHERNAVIN para caracterizar las diversas subespecies de *Orestias agassii* (principalmente *O. agassii tschudii* Castelnau, 1855 y *O. agassii pequeni* Tchernavin, 1944 del lago Titicaca), llegamos a la conclusión que se trata de variedades fenotípicas que hay que relacionar con la especie *O. agassii*. Sin embargo reconocemos la presencia en el lago Titicaca de formas (o poblaciones) litoral, pelágica y béntica. Por este mismo procedimiento no reconocemos la subespecie *O. jussiei puni* Tchernavin, 1944. La relacionamos a *O. jussiei* Valenciennes, 1846. Igualmente, pensamos que *O. minutus* Tchernavin, 1944, conocido solamente por dos ejemplares, debe relacionarse con *O. minimus* Tchernavin, 1944.

*O. cuvieri* Valenciennes, 1846, especie muy característica de gran tamaño, no ha sido encontrada por el equipo ORSTOM-UMSA pese a una búsqueda intensiva. Parece que las últimas capturas fueron efectuadas por la "Percy Sladen Expedition" en 1937 (LOUBENS, 1989). Numerosos autores han acusado a *Salmo gairdneri* de haber hecho desaparecer *O. cuvieri* (VELLARD, 1963 ; VILLWOCK, 1962 y 1975 ; LILLELUND, 1975 ; LABA, 1979). LOUBENS (1989) concluye que esta hipótesis no puede ser ni confirmada ni desmentida.

Tampoco hemos encontrado las especies de TCHERNAVIN (1944), *O. uruni*, *O. taquiri* y *O. tutini*, como tampoco *O. incae* Garman, 1895, conocidas por algunos escasos ejemplares. Estimamos que posiblemente son buenas especies. Pero sería conveniente poseer un mayor número de especímenes para poder estudiar la variabilidad de los caracteres métricos y merísticos que permitirían confirmar o desmentir la validez de estas especies.

Después de los trabajos de LAUZANNE (1981, 1982), pensamos que se puede agregar a las especies marcadas con un asterisco en la lista de TCHERNAVIN (1944) las siguientes especies presentes actualmente con certeza en el lago Titicaca :

- O. agassii* Valenciennes, 1846
- O. jussiei* Valenciennes, 1846
- O. ispi* Lauzanne, 1981
- O. forgeti* Lauzanne, 1981
- O. tchernavini* Lauzanne, 1981

Es conveniente agregar a esta lista las especies existentes en 1937 en el lago Titicaca (Percy Sladen Expedition) pero que no fueron encontradas por el equipo ORSTOM-UMSA (1978-1981) :

- O. cuvieri* Valenciennes, 1846
- O. uruni* Tchernavin, 1944
- O. taquiri* Tchernavin, 1944
- O. tutuni* Tchernavin, 1944
- O. incae* Garman, 1895

Como ya lo hemos señalado, *Orestias cuvieri* probablemente se extinguió. Las otras especies, tal vez por su pequeño tamaño, escaparon de los colectores.

En 1984, PARENTI publicó una revisión de la totalidad de *Orestias* del Altiplano andino poniendo énfasis en los tipos existentes y en una importante colección reunida en 1979 por TOM COON, sin hacer referencia al trabajo de LAUZANNE (1982). Reconoce para el Altiplano, 43 especies de las cuales 14 son nuevas. En lo concerniente al lago Titicaca, cita 28 especies entre las cuales hay seis nuevas.

Entre las 10 especies del lago Titicaca de la lista de TCHERNAVIN (marcadas con un asterisco), no reconoce, con justa razón, a *O. jussiei* de VALENCIENNES, 1846. En efecto, se trata de un error de TCHERNAVIN. Los ejemplares de VALENCIENNES (A. 9599) procedían del río Guasacona del Perú y no del lago Titicaca. En cambio, PARENTI considera la subespecie de TCHERNAVIN, *O. jussiei puni* como una especie independiente, *O. puni* TCHERNAVIN, 1944. No estamos de acuerdo con PARENTI ya que mostramos (LAUZANNE, 1982) que se trata de grandes especímenes de *O. jussiei* Valenciennes, 1846.

PARENTI reconoce *O. luteus* Valenciennes, 1846 y crea, a partir del estudio de algunos especímenes, dos especies nuevas muy cercanas, *O. rotundipinnis* Parenti, 1984 y *O. farfani* Parenti, 1984. LOUBENS (1989) desmiente, con argumentos convincentes, la validez de estas dos especies que deben relacionarse con *O. luteus* Valenciennes, 1846.

Esta autora reconoce *O. agassii* Valenciennes, 1846 y rehabilita, con criterios de forma (boca, cabeza) y de color, *O. frontosus* Cope, 1876, a la que TCHERNAVIN había alineado en su subespecie *O. agassii tschudii*. Igualmente relaciona *O. agassii pequeni* Tchernavin, 1944 a *O. frontosus*. También rehabilita a *O. tschudii* Castelnau, 1855, que había sido alineado por TCHERNAVIN en su subespecie *O. agassii tschudii*, al lado de *O. owenii* Günther, 1866, *O. ortoni* Cope, 1876, *O. agassizi* Garman, 1876, *O. agassizi* Starks, 1906, *O. agassii* Rendahl, 1937. Ahora bien, LAUZANNE (1982) ha mostrado, sobre la base del estudio de los caracteres métricos y merísticos, que todas estas especies y subespecies del grupo *O. agassii* probablemente serían variaciones fenotípicas de la especie *O. agassii* Valenciennes, 1846. En este complejo sumamente polimorfo, creemos que no es razonable multiplicar las especies ya que en último caso se podría crear tantas especies como especímenes existentes. Si efectivamente *O. agassii* es una reunión de varias especies, creemos que la prueba no será suministrada por análisis de sus caracteres morfológicos sino por la utilización de métodos más finos como el examen de los cariotipos, el estudio del polimorfismo enzimático o de experiencias de reproducción en acuarios. Mientras tanto nos parece más razonable de conservar sólo la especie *O. agassii*, sabiendo que es extremadamente polimorfa.

Además, PARENTI crea *O. gracilis*, cercana a *O. mulleri* ; *O. imarpe*, *O. robustus* y *O. tomcooni*, cercanas a *O. gilsoni*, para series que varían entre 10 y 21 especímenes. No habiendo visto estas especies no podemos ni confirmar ni desmentir su validez. Por otra parte, la autora reconoce *O. minimus* y *O. minutus* de TCHERNAVIN. En cuanto a *O. minutus* se ha visto que LAUZANNE (1982) la relaciona a *O. minimus*. Igualmente, considera como buenas especies a *O.*

*tutini*, *O. taquiri* y *O. uruni* de TCHERNAVIN así como a *O. incae* de GARMAN. Sin embargo, como LAUZANNE (1982), ella no los ha colectado, y más bien la pregunta pertinente sería de saber si aún existen.

Estudiando la biología de *O. olivaceus* (*sensu* LAUZANNE, 1982), LOUBENS (1989) hace notar con mucha razón que la especie que estudia no es *O. olivaceus* Garman, 1895, como PARENTI la presentó en 1984. «Diversos caracteres métricos y merísticos (número de líneas en el dorso, número de escamas en serie lateral, longitud y ancho de la cabeza, altura del pedículo caudal) tienen valores muy diferentes. Las escamas de la parte anterior del cuerpo son espesas y granulosas para PARENTI; presentan estrías concéntricas y granulaciones muy finas para LAUZANNE. Las figuras publicadas (n° 22 de LAUZANNE, 44 de PARENTI) muestran peces de aspecto diferente. Finalmente, el principal carácter señalado por PARENTI para distinguir *O. olivaceus* de todas las otras especies de *Orestias* no existe en *O. olivaceus sensu* Lauzanne. Se trata de las órbitas que están orientadas dorsolateralmente de tal manera que, vistas desde arriba, estas dos órbitas son siempre enteramente visibles. No es pues posible que se trate de la misma especie» (traducción libre). Este error de identificación (LAUZANNE, 1982) viene del hecho que no pudimos comparar nuestros especímenes con el tipo de Garman (MCZ : 3946), sino solamente con los ejemplares más pequeños de TCHERNAVIN (BMNH : 1944-6-6 : 456-467). Por eso precisábamos : «que una leve duda subsiste en cuanto a la identificación de nuestros ejemplares» (traducción libre). Sea lo que sea *O. olivaceus sensu* Lauzanne, 1982, muy abundante en el Lago Menor, es probablemente una buena especie (próxima de *O. crawfordi*) que actualmente no se nombra.

Basándonos en lo precedente, proponemos la siguiente lista de los *Orestias* descritos del lago Titicaca, agrupados en cuatro grandes complejos según sus afinidades filogenéticas (PARENTI, 1984). Algunos, marcados con un asterisco, no han sido encontrados desde la "Percy Sladen Expedition" en 1937 :

#### Complejo *O. cuvieri*

- \* *O. cuvieri* Valenciennes, 1846
- O. pentlandii* Valenciennes, 1846
- O. ispi* Lauzanne, 1981
- O. forgeti* Lauzanne, 1981

#### Complejo *O. mulleri*

- O. mulleri* Valenciennes, 1846
- O. gracilis* Parenti, 1984
- O. crawfordi* Tchernavin, 1944
- O. sp.* (*O. olivaceus sensu* Lauzanne, 1982)
- \**O. tutini* Tchernavin, 1944
- \**O. incae* Garman, 1895

#### Complejo *O. gilsoni*

- O. gilsoni* Tchernavin, 1944
- \**O. taquiri* Tchernavin, 1944
- O. mooni* Tchernavin, 1944
- \**O. uruni* Tchernavin, 1944
- O. minimus* Tchernavin, 1944

*O. tchernavini* Lauzanne, 1981  
*O. tomcooni* Parenti, 1984  
*O. imarpe* Parenti, 1984  
*O. robustus* Parenti, 1984

Complejo *O. agassii*

*O. agassii* Valenciennes, 1846  
*O. jussiei* Valenciennes, 1846  
*O. luteus* Valenciennes, 1846  
*O. albus* Valenciennes, 1846  
*O. olivaceus* Garman, 1895

### Medios y poblaciones

Los principales datos referentes a los medios y a las poblaciones provienen esencialmente de los trabajos americano-peruanos del laboratorio de Puno, y franco-bolivianos del grupo UMSA-ORSTOM (BUSTAMANTE y TREVIÑO, 1980 ; FRANC *et al.*, 1979 ; COLLOT, 1980 ; JOHANNESON *et al.*, 1981 ; HANEK (ed.), 1982 ; LAUZANNE, 1982 ; TREVIÑO *et al.*, 1984 ; LOUBENS *et al.*, 1984, 1985, 1988 ; VAUX *et al.*, 1988 ; LOUBENS, 1989). Por razones de coherencia ecológica incluiremos en esta descripción de las poblaciones, *Salmo gairdneri* y *Basilichthys bonariensis*, los únicos verdaderos ictiófagos del lago (fig. 3).

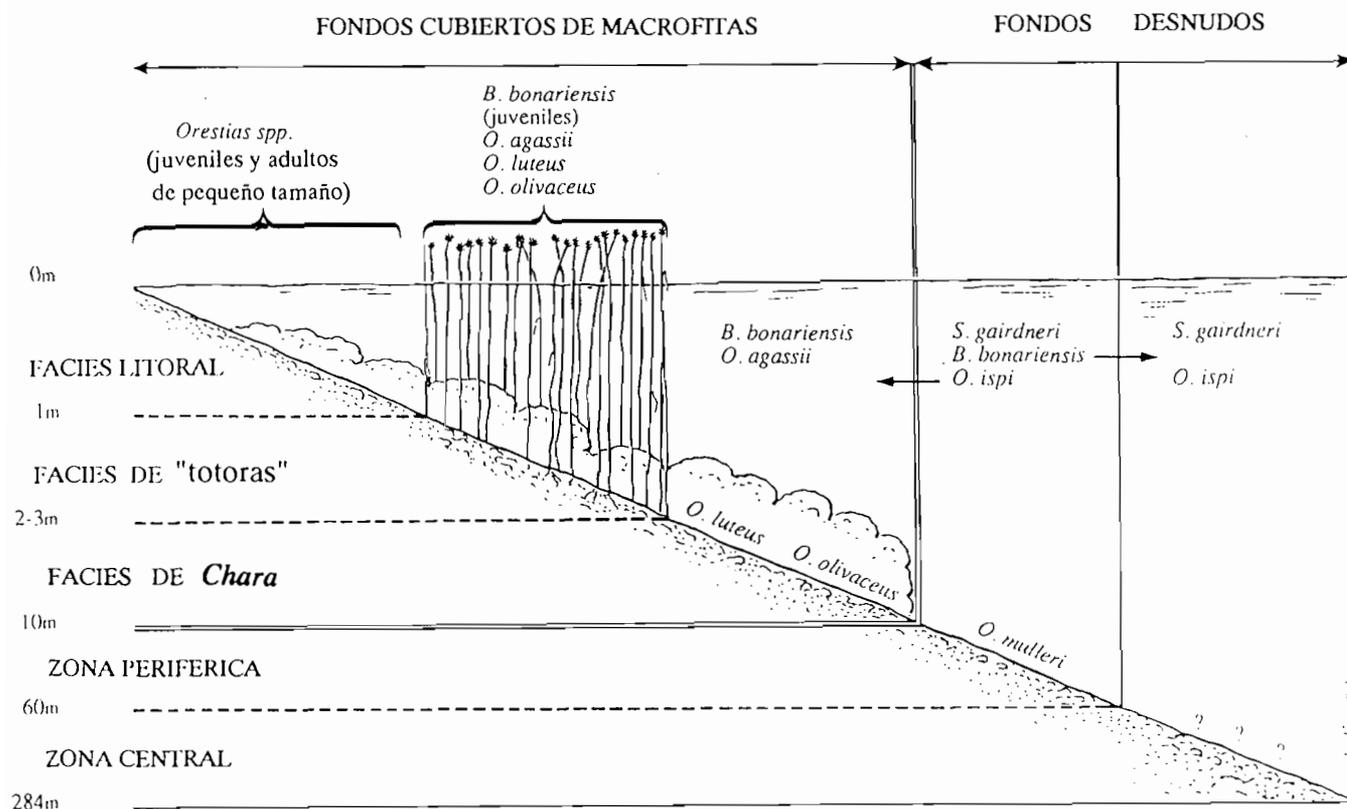


Fig. 3. - Los diferentes medios y sus especies características.

El límite de proliferación de las macrofitas, aproximadamente en la isobata 10 m, permite dividir el lago en dos zonas muy desiguales : una zona provista de vegetación acuática y una zona desprovista de ella (alrededor de 80 % de la superficie total). La zona de fondos desnudos se extiende desde la isobata 10 m hasta profundidades mayores (284 m). En la parte central, existen algunas poblaciones pelágicas. En cuanto a las poblaciones bénticas, si es que existen, son desconocidas. En la zona pelágica sólo dos especies, *S. gairdneri* y *O. ispi*, son conocidas con certeza gracias a las capturas con redes agalleras de superficie como las utilizadas por los pescadores locales. Estos capturan únicamente truchas cuyos estómagos contienen solamente *O. ispi*. Esta observación es corroborada por los resultados de una campaña de eco-integración efectuada en 1979 en la parte peruana (JOHANNESSON *et al.*, 1981). Efectivamente, los autores observan una importante concentración de peces entre 20 y 50 m que está constituida probablemente por *O. ispi* (LOUBENS, 1989). Sin embargo es probable que *B. bonariensis* incurriere en esta zona.

Las poblaciones de la parte periférica de la zona de fondos desnudos son más conocidas, por lo menos hasta una profundidad de aproximadamente 60 m. Cerca del fondo la especie dominante es *O. mulleri*, pero se encuentra también la forma béntica de *O. agassii* (LOUBENS, 1989). La zona pelágica es mucho más conocida por las pescas locales y experimentales. La población esta constituida de *S. gairdneri*, *B. bonariensis*, *O. agassii* y *O. ispi*, muy abundante a los 25 m de profundidad (VAUX *et al.*, 1988). En cuanto a *O. pentlandii*, especie muy apreciada, BUSTAMANTE y TREVIÑO (1980) dicen que es relativamente abundante en ciertas zonas del Lago Mayor (bahía de Pusi, desembocadura del río Ramis) y en la parte nordeste del Lago Menor.

La zona de macrofitas se extiende, desde los 10 m de profundidad hasta la orilla. Se pueden distinguir diferentes facies según las asociaciones vegetales.

#### *El facies de Chara*

Este medio, que se extiende de 10 m a 2 ó 3 m, se caracteriza por el género *Chara*, el mejor representado de todos, y por los géneros *Potamogeton*, *Myriophyllum*, *Elodea*, *Nitella* y *Ruppia*. Su población pelágica es cualitativamente semejante a la anterior. La población béntica, o más bien perimacrofítica (LOUBENS *et al.*, 1984) se caracteriza por *O. agassii* y por los *B. bonariensis* jóvenes. Otras tres especies intervienen de manera notable : *O. luteus*, *O. olivaceus* (*sensu* LAUZANNE, 1982) y *O. ispi*. La presencia esporádica de *O. ispi*, así como también la de *O. pentlandii* en ciertas regiones (BUSTAMANTE y TREVIÑO, 1980), está ligada al proceso de reproducción.

#### *El facies de "totoras"*

Este facies ocupa una zona situada entre 2-3 m y 1 m de profundidad. Se caracteriza por la presencia de una Ciperácea, *Schoenoplectus tatora* ("Tatora") fijada en el fondo pero cuyo tallo sobrepasa la superficie del agua en más de un metro. Igualmente las otras macrofitas están presentes en este medio y ocupan a veces todo el volumen de agua disponible, formando una espesa maleza. La población de este medio enteramente perimacrofítico es globalmente semejante al del facies de *Chara*.

#### *El facies litoral*

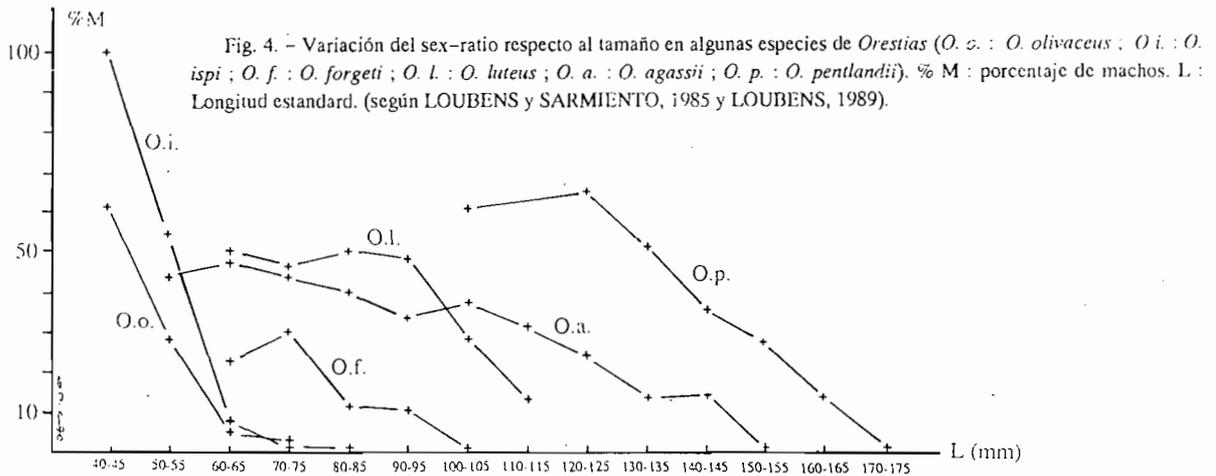
Es una zona comprendida entre las "totoras" y la orilla. Una franja de superficie relativamente pequeña, pero donde abundan peces de pequeño tamaño, jóvenes o adultos. Habría que agregar el facies litoral rocoso con mucha pendiente que se encuentra sobre todo en el Lago Mayor, pero no tenemos información sobre su población íctica.

**Algunos elementos de biología**

Algunos aspectos de la biología de los *Orestias* son relativamente bien conocidos desde los trabajos de LOUBENS y SARMIENTO, 1985 ; LOUBENS, 1989 ; LAUZANNE y LOUBENS (en impresión). Otros autores han contribuido igualmente a aclarar algunos puntos particulares (ZUNIGA, 1941 ; TREVIÑO, 1974 ; BUSTAMANTE y TREVIÑO, 1980 ; LEBLOND, 1983 ; TREVIÑO *et al.*, 1984 ; VAUX *et al.*, 1988). Las especies estudiadas son las que tienen cierta importancia en las pescas comerciales : *O. agassii*, *O. ispi*, *O. pentlandii*, *O. luteus*, *O. olivaceus* (*sensu* LAUZANNE, 1982), *O. albus*, *O. forgeti*.

**Sex-ratio**

Para la mayoría de las especies se aprecia una misma evolución del porcentaje de machos en función de la longitud estandar (fig. 4). A partir de un nivel normal (40-60 %) el porcentaje de machos disminuye lentamente o más bruscamente hasta alcanzar valores muy bajos o nulos en los adultos grandes. Este fenómeno se explica generalmente por las diferentes velocidades de crecimiento entre machos y hembras. Sin embargo el caso de *O. ispi* nos parece un poco particular. En efecto, en esta especie no se encuentran hembras entre los mas pequeños ejemplares (grupo de 40 a 45 mm), y el porcentaje de los machos desciende muy bruscamente alrededor de cero (grupo de 70 a 75 mm). Probablemente se trata de un caso de hermafroditismo protándrico, aunque esto merecería ser confirmado con exámenes histológicos de las gónadas.



**Tamaños de madurez sexual (TMS)**

Los tamaños de madurez sexual fueron estimados por LOUBENS y SARMIENTO (1985) y LOUBENS (1989). El número insuficiente de individuos inmaduros no permitió, en cinco de cada siete casos, dar una longitud precisa de madurez sino solamente un límite superior :

<i>O. albus</i>	TMS < 100	mm
<i>O. forgeti</i>	TMS < 60	mm
<i>O. ispi</i>	TMS < 55	mm
<i>O. olivaceus</i>	TMS < 45	mm
<i>O. pentlandii</i>	TMS < 125	mm
<i>O. luteus</i> machos	TMS = 75	mm
<i>O. luteus</i> hembras	TMS = 82	mm
<i>O. agassii</i> machos	TMS = 60	mm
<i>O. agassii</i> hembras	TMS = 60	mm

Meses		1 + 2	3 + 4	5 + 6	7 + 8	9 + 10	11 + 12
<i>Orestias agassii</i>	IGS	4.1	5.1	4.2	7.1	7.2	3.5
	% F5 + F6	64	65	64	76	65	44
<i>Orestias albus</i>	IGS	6.5		6.7		8.9	8.7
	% F5 + F6	100		80		80	64
<i>Orestias forgeti</i>	IGS	6.8	7.7	3.9		8.8	4.4
	% F5 + F6	65	73	43		92	30
<i>Orestias ispi</i>	IGS	8.6	11.0			11.8	10.4
	% F5 + F6	100	100			100	86
<i>Orestias luteus</i>	IGS	7.6	6.9	5.2	9.0	8.5	6.7
	% F5 + F6	71	71	50	79	83	67
<i>Orestias olivaceus</i>	IGS	7.6	6.4	6.0	7.1	6.9	5.6
	% F5 + F6	77	77	73	80	93	72
<i>Orestias pentlandii</i>	IGS	4.6	2.9	4.4	8.1	3.6	4.4
	% F5 + F6	77	67	56	80	41	76

Cuadro 1. - Epocas de reproducción para 7 especies de *Orestias*. IGS : índice gonosomático medio. % F5+F6 : porcentaje de hembras maduras y de hembras que acaban de desovar

### *Epocas de reproducción, fecundidad, desove*

En el cuadro 1 (extraído de LOUBENS y SARMIENTO, 1985 y LOUBENS, 1989), indicamos bimestralmente, la evolución del porcentaje de hembras F5 + F6 (maduras y después del desove) en relación al número total de hembras adultas. Asimismo indicamos la evolución del índice gonosomático medio (IGS) de las hembras. El porcentaje de hembras F5 + F6 es siempre muy elevado en el curso del año así como el valor del IGS. Esto muestra que la reproducción prosigue todo el año sin variaciones importantes. Según LOUBENS, 1989, «la vida sexual de los adultos se caracteriza por una sucesión ininterrumpida de ciclos 3 → 4 → 5 → 6 y regreso a los estados 3 ó 4, desde la madurez hasta la muerte, no estando sincronizados los diferentes ciclos individuales» (traducción libre).

Todos estos *Orestias* producen huevos demersales más pesados que el agua, adhesivos, translúcidos, viscosos y a menudo amarillentos. Su tamaño, poco antes del desove, varía entre 1.3 y 2.3 mm según las especies. En cada puesta la hembra pone entre 50 y 400 huevos según las especies, pero como no se conoce el número de puestas anuales no tenemos ninguna idea de la fecundidad real.

Respecto a las modalidades del desove, BUSTAMANTE y TREVIÑO (1980) dan indicaciones sobre *O. ispi* y *O. pentlandii*. Estas dos especies se acercan a las orillas durante la noche y colocan sus huevos en las plantas inmersas. En el caso de *O. ispi*, los cardúmenes de genitores permanecen algunas horas en los lugares de desove y luego desaparecen para volver las noches siguientes, y así hasta 15 noches consecutivas. Es casi seguro que las otras especies desovan igualmente en el cinturón vegetal, conociendo la naturaleza de sus huevos y los lugares donde han sido capturados los genitores.

### Estado de gordura

El estado de gordura fue estudiado para tres especies : *O. agassii* (LOUBENS y SARMIENTO, 1985), *O. luteus* y *O. olivaceus*, *sensu* Lauzanne, 1982 (LOUBENS, 1989). Estos autores utilizaron el coeficiente de condición ( $K = 10^5 \cdot P/L^3$ ). Este coeficiente no varía con el sexo y de manera general permanece estable durante todo el año para una región dada (fig. 5). Según estos autores esta estabilidad se debe probablemente a la gran estabilidad de los factores del medio, así como también a las modalidades de la reproducción (puestas fraccionadas escalonadas en el año y ausencia de sincronización de los ciclos individuales). Sin embargo un estudio regional más específico resalta, para una especie dada, pequeñas variaciones del coeficiente de condición. Los autores sugieren que estas variaciones podrían ser de origen genético. «Habría, en estos peces poco móviles, panmixia incompleta con principio de diferenciación de los stocks génicos» (traducción libre).

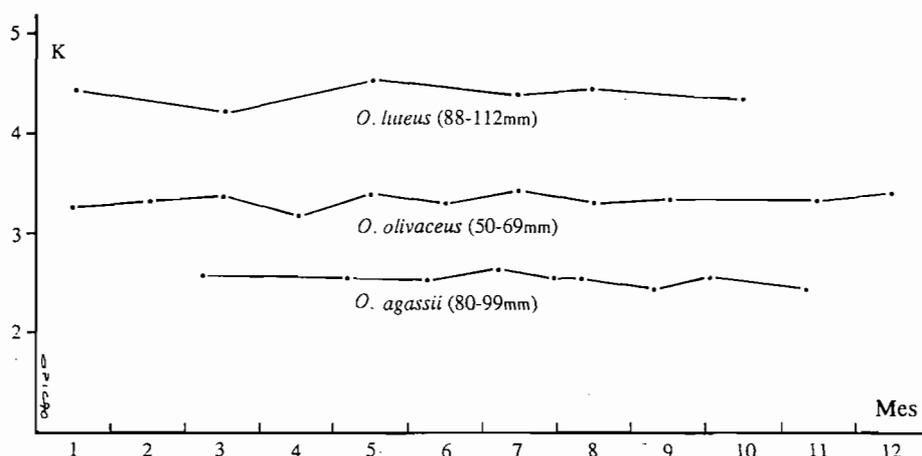


Fig. 5. - Variaciones mensuales del coeficiente de condición ( $K = 10^5 \cdot P/L^3$ ) en *O. luteus*, *O. olivaceus*, *O. agassii*, en el Lago Menor (según LOUBENS y SARMIENTO, 1985 y LOUBENS, 1989).

### Regímenes alimenticios

No existe ningún estudio exhaustivo consagrado a los regímenes alimenticios de los *Orestias*, pero diversos trabajos tratan parcialmente de este aspecto de su biología. Nos inspiraremos sobre todo en LOUBENS (1989) para intentar clasificar las diferentes especies según sus afinidades alimenticias.

### Las especies pelágicas zooplanctófagas

Se trata de *O. pentlandii*, *O. ispi* y *O. forgeti*. Estas especies se alimentan principalmente de crustáceos del zooplancton, copépodos y cladóceros.

### *Las especies perimacrofiticas*

Este grupo está constituido por *O. luteus*, *O. olivaceus* y *O. jussiei*. Estas especies se alimentan de vegetales y animales viviendo en las cercanías de las macrofitas : fito y zooperifiton, insectos, anfípodos, moluscos. *O. luteus* y *O. olivaceus* indican una neta preferencia por los moluscos.

### *Las especies bénticas*

*O. mulleri*, *O. crawfordi* se alimentan de animáculos que viven en el fondo, larvas de quironómidos, anfípodos, ostracodos, cladóceros y moluscos. *O. crawfordi* parece consumir únicamente moluscos.

### *O. agassii, especie ubicua*

Este pez, como ya hemos visto, es capaz de colonizar diversos medios, por lo que su régimen alimenticio presenta un espectro muy amplio. Consume algas, macrofitas, zooplancton, anfípodos, ostracodos, insectos y larvas de insectos. Se puede apreciar, según el medio en el que vive, la predominancia de algunas de sus presas.

### *O. albus, principalmente ictiófaga*

Esta especie consume principalmente pequeños *Orestias*, así como también cierta cantidad de gasterópodos y de bivalvas. Posiblemente *O. albus* es la única especie ictiófaga que queda actualmente desde la desaparición de *O. cuvieri*.

Se notará que algunas importantes fuentes alimenticias como el fitoplancton, las macrofitas, los oligoquetos, la película orgánica sedimentada (detritus), son muy poco o nunca utilizados. Por otra parte, los consumidores terminales ictiófagos están únicamente representados en los *Orestias* por *O. albus*, especie poco abundante. Son pues las especies introducidas *S. gairdneri* y *B. bonariensis* las que forman lo esencial de este grupo en el lago Titicaca. *S. gairdneri* se alimenta esencialmente de *O. ispi* y *B. bonariensis*, a partir de un tamaño de una veintena de centímetros, consume sobre todo *O. agassii*, *O. olivaceus* y *O. ispi*.

### *El parasitismo*

Los *Orestias* del lago Titicaca se encuentran a menudo parasitados. La cavidad craneana de varias especies (sobre todo *O. olivaceus*) está invadida por un *Diplostomum sp.*, pero el parásito más notable es un platelminto (*Ligula intestinalis*, según HANEK (ed.), 1982) que vive en la cavidad coelómica de numerosos *Orestias*. La abundancia del parásito es particularmente notable en *O. forgeti*, lo que condujo a LOUBENS, 1989, a estudiar la relación huésped-parásito en esta especie. Aproximadamente la mitad de los peces se encuentran parasitados y el número medio de parásitos se eleva a 2.73 por huésped. Los plerocercoides miden de 10 a 20 cm, o sea varias veces la longitud del huésped. La longitud máxima observada es de 420 mm para una hembra de 87 mm. La relación del peso del parásito con la del huésped varía en promedio entre 18 % para los más pequeños peces a 42 % para los más grandes. Esta enorme carga suplementaria dificulta el desplazamiento del pez y determina una vulnerabilidad más grande a los artefactos activos de pesca. Además es segura la castración parasitaria, hasta tal punto que, algunas veces, la extrema reducción de las gónadas no permite el reconocimiento del sexo. Es probable que este parasitismo muy pronunciado, que afecta a numerosas especies, repercute en el estado sanitario de las poblaciones de *Orestias*.

## ***Conclusión***

Se han realizado enormes progresos en el conocimiento del género *Orestias* en el curso del último decenio. Se conoce cada vez más la sistemática y las relaciones filogenéticas de diversas especies. No obstante, la zona profunda del lago Titicaca ha sido poco prospectada y es posible que contenga especies aún no descritas. La biología de las especies de interés comercial ha sido estudiada en diversos grados, pero quedan todavía parámetros importantes aún no estudiados, como por ejemplo la velocidad de crecimiento. Las relaciones entre los *Orestias* y las especies depredadoras introducidas, son relativamente bien conocidas y, actualmente, estas últimas no representan un peligro para el mantenimiento de las poblaciones de *Orestias* del lago Titicaca.

Arriba : grupo de botes practicando la pesca de pejerreyes con redes (Huiñaimarca).

Centro : resultado de una pesca con red fija, véanse, arriba, una trucha juvenil arco-iris; en el centro, 3 pejerreyes; a la izquierda, un *Trichomycterus*; a la derecha, *Orestias luteus* y un *Orestias agassii*.

Abajo : Piscicultura de truchas arco-iris en jaulas flotantes, en el estrecho de Tiquina. Proyecto boliviano-japonés.

(Fotos : C. DEJOUX)





## VI.5 b *Especies introducidas*

### 1. *Salmo gairdneri* (trucha arco iris)

GERARD LOUBENS\*

#### *Reseña histórica de la introducción y de la explotación*

Cuatro especies de Salmonidae han sido introducidas a partir de 1939 en el lago Titicaca : *Salvelinus namaycush*, *Salvelinus fontinalis*, *Salmo trutta* y *Salmo gairdneri*. Aparentemente los esparcimientos de *Salvelinus* fueron poco numerosos y poco abundantes. En ambos casos, estas dos especies no se adaptaron a su nuevo ambiente. *Salmo trutta* era común en los años 1970 en el río Ilave (EVERETT, 1973). Actualmente, sólo se encuentra en el lago Titicaca a *Salmo gairdneri* que igualmente fue introducido con éxito en numerosos lagos andinos.

Las primeras truchas arco iris fueron traídas en 1941 ó 1942 a la piscicultura de Chucuito, cerca de Puno (Perú), provenientes probablemente de los Estados Unidos, aunque BUSTAMANTE y TREVIÑO (1977) indican como lugar de origen la piscicultura de Lautaro en Chile. 19 millones de estivales fueron vertidos de 1941 a 1969 (COUTTS, 1983). Los poblamientos de peces continuaron seguidamente a un ritmo de 700.000 por año (LABA, 1979).

A partir de 1948, la pesca a remolque, al principio deportiva luego comercial, se volvió activa en todo el lago. Se capturaba en esa época peces de más de 10 kg (GILSON, 1964). El record sería un espécimen de 122 cm y 22.7 kg (MATSUI, 1962). Se comenzó a utilizar redes agalleras a partir de 1952. Las redes suplantarón, rápidamente, la pesca a remolque, la cual no se emplea más actualmente.

Al principio se vendía las truchas frescas en los mercados regionales hasta en La Paz, Arequipa, Cuzco. A partir de 1961, se instalaron fábricas de conservas y sus productos fueron exportados a los Estados Unidos y a Europa. Hubo hasta 5 fábricas que procesaron en 1965 unas 500 toneladas de truchas. Luego, muy rápidamente, la producción de estas fábricas declinó y éstas cerraron en 1970 (EVERETT, 1973).

Actualmente sigue la explotación con redes agalleras de superficie, esencialmente en las aguas peruanas. La producción es vendida ya sea fresca o ahumada en los mercados regionales. Ha sido estimada en el Perú, para un período de un año repartido en 1979 y 1980, a 889 toneladas (HANEK, 1982). Si se incluye la pequeña producción boliviana, la producción total es de aproximadamente 1.000 toneladas.

\* Este texto es extraído de LOUBENS (G.), *Rev. Hydrobiol. trop.*, 22 (2) : 157-177.

ORSTOM Fonds Documentaire

N° 36 639, ex 2

Cote A

Esta última fase de la explotación muestra que la situación es menos mala que la prevista en los trabajos de EVERETT, los cuales concluían en un rendimiento anual sostenido de 350 toneladas. Este autor estudió el esfuerzo de pesca y su producción orientados hacia las fábricas de conservas, con exclusión de la pesca orientada al autoconsumo o a la venta de truchas frescas o ahumadas, puesto que los únicos datos disponibles eran los números de viajes de los camiones colectores de truchas trabajando para las fábricas y la producción de éstas. Su cálculo del rendimiento anual sostenido se basa pues en datos parciales; se desconoce la producción total de truchas arco iris en el transcurso de los años 60. La caída de la producción de las fábricas de conserva y su cierre puede haber sido causado por la pesca excesiva. También puede haber sido causada sobre todo por la modificación del mercado mundial de la trucha. Es precisamente en el curso de los años 1960 que la piscicultura de *Salmo gairdneri* se desarrolló enormemente. En Francia por ejemplo, cuadruplicó de 1960 a 1970, pasando de 2500 a 10.000 toneladas. En estas condiciones, las fábricas de conservas del lago Titicaca debieron encontrarse confrontadas a un problema de precio insoluble con relación a un producto fresco generalmente mejor apreciado.

## Biología

Este resumen de la biología de *Salmo gairdneri* en el lago Titicaca se basa en los trabajos de EVERETT (1971 y 1973), de BUSTAMANTE y TREVIÑO (1977), de HANEK (1982), que compiló los trabajos de autores peruanos, y en algunas observaciones personales realizadas de noviembre 1979 a febrero de 1981 en la parte boliviana del lago. Además, LAUZANNE y FRANC (1980) estudiaron las truchas arco iris del lago de Khara Kkota en la cordillera oriental de los Andes, donde existe desde 1975 una población aislada del lago. En general la biología de la especie es mal conocida, sobre todo en sus aspectos cuantitativos. A continuación damos las relaciones entre los diferentes tipos de longitud generalmente utilizados, expresados en milímetro, así como la relación peso-longitud, establecidas según nuestros resultados.

$$\begin{aligned} \text{longitud total} &= 1.150 & \text{longitud standard} &+6.6; & r &= 1.000 \\ \text{longitud a la horca} &= 1.110 & \text{longitud standard} &+1.7; & r &= 1.000 \\ \text{log peso del cuerpo} &= 3.2169 & \text{log longitud stand.} &- 5.2226; & r &= 0.995. \end{aligned}$$

*Salmo gairdneri* vive en el lago Mayor entero y una pequeña parte del lago Menor (Región de Chúa y de Calata). Este pez ocupa la zona costera, sin incluir la franja de totoras, y toda la zona pelágica. Vive en aguas superficiales como lo indica el modo de pesca (redes aguileras de superficie fijas o a la deriva), pero no se sabe hasta que profundidad penetra. El tamaño de los individuos pescados en el lago es muy variable: 165 a 555 mm en nuestras observaciones, 160 a 750 mm aproximadamente en las de EVERETT. Los individuos más jóvenes viven en los ríos donde han sido pescados en diversas ocasiones, particularmente en el río Ramis.

Los adultos o prepúberos comienzan a concentrarse cerca de las desembocaduras de los grandes ríos a comienzos de la época de lluvias en diciembre. La migración río arriba dura toda la época de lluvias con un máximo que parece situarse en febrero cuando el caudal de los ríos está en su nivel más elevado. Las redes abundan durante todo este período en las zonas próximas de las desembocaduras, como lo constatamos en el río Suhez (bahía de Escoma) en 1980. Parece que todas las truchas grandes son capturadas a su paso, ya que las muestras procedentes de los ríos sólo contenían 12 truchas de más de 24 cm (EVERETT, 1973).

El desove comienza en abril en las zonas de grava de los cursos medios y superiores de los ríos, y alcanza su máximo en junio y julio. Durante estos dos meses, reproductores de pequeña talla – alrededor de 15 cm para los machos y 22 cm para las hembras – fueron observados desovando. En octubre, se pesca en los ríos peruanos pequeñas truchas de 3 a 4 cm. Nada se sabe

sobre la proporción de individuos que logran llegar hasta las zonas de desove y *a fortiori* sobre la proporción de adultos que retornan al lago después de la reproducción.

El ciclo de evolución de las gónadas muestra un principio de maduración en diciembre, seguido de una elevación progresiva del R.G.S., el cual alcanza, para los individuos maduros capturados en la zona litoral, un máximo aproximado de 16 % para las hembras y de 9 % para los machos. Este máximo se produce en junio para las hembras y desde el mes de abril para los machos. Por el contrario los individuos capturados en zonas profundas del lago Mayor están en reposo sexual de junio a noviembre según nuestras observaciones, aunque poco numerosas (unos quince especímenes). No se conoce con precisión los tamaños de madurez sexual. Se encuentra adultos en madurez avanzada a partir de 13 cm para los machos, 18 cm para las hembras. El número de huevos maduros está comprendido entre 1600 y 8000 para las hembras de 30 a 60 cm. LAUZANNE y FRANC (*op. cit.*) dieron resultados muy parecidos, ya sea a propósito del R.G.S. o de la fecundidad.

El crecimiento fue estimado por EVERETT (1973) a partir de las pescas obtenidas con redes agalleras (mallas de 38, 50, 63.5 y 76 mm de nudo a nudo) utilizando el método de Petersen. La trucha arco iris alcanzaría 342 mm en 2 años, 474 mm en 3 años, 553 mm en 4 años, 613 mm en 5 años y 658 mm en 6 años. Estos resultados deben considerarse como preliminares debido al modo de muestreo (selectividad de las redes agalleras y pequeño número de tipos de mallas utilizadas), a la zona de muestreo reducida a una franja de 3 km a lo largo de la orilla mientras que la trucha ocupa el lago todo, a una progresión de los modos poco clara y a un método de descomposición de las distribuciones cuya correspondencia con la realidad es desconocida. Los exámenes de escamas y de otolitos efectuados por EVERETT no han dado resultados.

LAUZANNE y FRANC (*op. cit.*) presentan una buena estimación del crecimiento de las truchas arco iris del lago de Khara Kkota durante el primer año. Sus pescas, efectuadas en el momento del máximo del desove en junio y julio, evidencian un grupo de truchas jóvenes de 8 a 20 cm (N = 124, longitud standard media 14.7 cm) cuya edad media es de 1 año. El crecimiento de las truchas jóvenes de la cuenca del Titicaca es probablemente muy parecido.

Pasado el primer año, se sabe que el crecimiento de *Salmo gairdneri* puede ser muy rápido en el mar o en los grandes lagos. LAURENT (1965) mostró por experimentos de marcaje que este crecimiento alcanzaba en el lago Lemán más de 18 cm y más de 500 g en 7 meses, a partir de individuos cuya talla media al soltarlos era de 16.6 cm. La temperatura media del agua superficial en el lago Lemán es de 12.5°C, el mismo valor que el del lago Titicaca. En el lago Vättern (Suecia), miles de truchas arco iris marcadas, de un tamaño medio de 21 cm, fueron introducidas de 1964 a 1968. Varios centenares fueron recapturados. Su tamaño medio alcanzaba 55 cm después de dos años de permanencia en el lago a pesar de la larga interrupción de crecimiento invernal (GRIMÅS *et al.*, 1972 a). Los *Salmo gairdneri* del lago Titicaca benefician de excelentes condiciones de vida (temperatura estable a 11–14°C, aguas bien oxigenadas, alimento abundante, competencia reducida). Su crecimiento debe ser también muy rápido como lo indica el excelente estado de gordura de todos los individuos capturados.

Referente a la alimentación, las truchas arco iris que viven en los ríos se alimentan sobre todo de insectos acuáticos (62 % en volumen) y de peces (14 %). En las aguas peruanas del lago Mayor, los ejemplares de menos de 27 cm (N = 207) se alimentan particularmente de anfípodos (62 %), de insectos (18 %) y de peces (17 %); aquéllos de 27 a 46 cm (N = 122), esencialmente de peces (76 %) un tercio de los cuales son ispis, los otros no habiendo sido identificados (HANEK, 1982). Nuestras propias observaciones en aguas bolivianas muestran el mismo cambio progresivo de régimen en función de los dos factores ligados tamaño-ambiente vital. En los estómagos de 13

truchas de 195 a 323 mm pescadas en los alrededores de las costas, se encontró 61 *O. ispi*, 9 *Basilichthys bonariensis* de una decena de centímetros, numerosos insectos, algunos anfípodos y crustáceos; en los estómagos de 9 truchas de 317 a 558 mm, pescadas lejos de las costas en fondos sobrepasando los 25 m, encontramos 219 *O. ispi* de 45 a 70 mm y 3 pequeños *B. bonariensis*. Se puede notar en todas estas observaciones la ausencia de *Orestias* perimacrofíticas y bénticas en los contenidos estomacales, a pesar de su abundancia dentro, o a proximidad, de la franja vegetal. Sin duda estos *Orestias* tienen tiempo de refugiarse en la vegetación acuática, demasiado densa para que las truchas las persigan.

En el lago de Khara Kkota, *S. gairdneri* de 15 a 20 cm (N = 35) se alimentan de anfípodos (66% de volumen) y de insectos (27 %); los de 30 a 45 cm (N = 16) de moluscos (76 %), de anfípodos (14 %) y de algunos peces (6 %). En este lago, la muy empobrecida fauna ictiológica sólo contiene otra especie, *O. polonorum*.

El conjunto de estos resultados muestra que la trucha arco iris se alimenta de todos los organismos disponibles cerca del fondo o en la columna de agua que ella ocupa, pero que la densidad de la vegetación acuática le impide aprovechar la abundante fauna ictiológica béntica.

El único posible pez depredador es *Basilichthys bonariensis*. Ninguna trucha ha sido observada en los estómagos de este pez, sin duda porque los *S. gairdneri* que viven en el lago tienen un tamaño demasiado grande. Tampoco hay canibalismo.

### ***Fomento del estado de los estockes***

La fase sensible del ciclo vital de *Salmo gairdneri* es la que ocurre en los ríos para la reproducción y el desarrollo de los jóvenes. El lago Titicaca es grande, pero sus cinco afluentes principales son pequeños. Cuatro están situados en el Perú, el Huancané, el Ramis, el Coata y el Ilave. El Suhez, el más pequeño de los 5, se origina en el Perú pero termina su curso en Bolivia. Todos los cinco desembocan en el lago Mayor.

El régimen de estos ríos es muy irregular (CARMOUZE, AQUIZE JAEN, 1981). Si los caudales máximos de febrero-marzo se escalonan de 19 m<sup>3</sup>/s para el Suhez a 233 m<sup>3</sup>/s para el Ramis y provocan una buena atracción de los reproductores, los caudales de la época seca son muy bajos. En junio-julio, período de máxima intensidad del desove, los caudales varían de 3 a 4 m<sup>3</sup>/s (Suhez) hasta unos veinte metros cúbicos por segundo (Ramis). Se trata de caudales observados en la desembocadura, los caudales de los diversos ramos que constituyen los cursos medios y superiores, donde los nidos son construidos, son evidentemente mucho más bajos. Asimismo hay fuertes variaciones anuales: en agosto de 1965, por ejemplo, el caudal del Suhez descendió hasta 0.65 m<sup>3</sup>/s. Se ve pues que el espacio vital disponible en el momento del desove es muy reducido y que la pesca de los reproductores es muy fácil, ya sea con dinamita como ha sido señalado por varios autores - numerosas minas existen en estas regiones y los explosivos abundan - o incluso con la mano como lo constataron LAUZANNE y FRANC en el afluente del lago de Khara Kkota. Además, es probable que hay poluciones químicas por lavado de minerales o de ropa en los ríos. Solamente en diciembre aumentan los caudales de manera sensible, de manera que el espacio vital ofrecido a los alevinos durante los primeros meses de su existencia es reducido y sensible a todas las formas de degradación y polución.

Es pues indispensable una buena protección de los principales ríos, particularmente la prohibición de todo tipo de pesca. En las zonas lacustres próximas a las desembocaduras, se debe dejar en permanencia un canal de circulación ancho en tanto que los períodos de migración río arriba y de regreso hacia el lago no sean bien conocidos. Una vez que estas medidas sean tomadas

y respetadas, habrá que seguir de cerca la evolución de la pesca. Es posible que el stock de reproductores en algunos ríos esté ya muy bajo y que sean necesarios poblamientos de peces bajo formas a determinar. Los mejores resultados parecen obtenerse con esparcimientos de pequeñas truchas de unos veinte centímetros en las zonas costeras lacustres (GRIMÁS *et al.*, 1972 b; LAURENT, 1972).

### Conclusiones

Numerosos autores han atacado vivamente la introducción de la trucha arco iris en el lago Titicaca, acusándola de amenazar gravemente a la fauna de *Orestias* y de haber hecho desaparecer *Orestias cuvieri* (VELLARD, 1963; VILWOCK, 1962 y 1975; LILLELUND, 1975; varios autores citados por LABA, 1979 y el mismo LABA). VELLARD declara en particular : «pronto (las truchas) habrán terminado de destruir toda la fauna indígena de *Orestias* y "souches"» (*Trichomycterus rivulatus*).

Como acabamos de verlo, esta opinión carece totalmente de fundamentos respecto a los *Orestias* perimacrofiticos y béticos, y en particular la principal especie explotada, *O. agassii* (54 % de la producción pesquera según HANEK, 1982).

La especie pelágica *O. pentlandii* vive actualmente en zonas en donde *S. gairdneri* es escasa o ausente. La situación no parece haber cambiado mucho desde las observaciones de VELLARD (1963) que escribía : «La boga (*O. pentlandii*)... está también en vía de extinción. Se ha vuelto casi imposible de encontrar en la región de Puno y en el lago Mayor; existe en pequeñas cantidades cerca de Guaqui».

*O. cuvieri* puede considerarse como desaparecido ya que VELLARD (1963) y VILWOCK (1962) ya declaraban no haberlo encontrado y que ya no ha sido pescado durante el último cuarto de siglo en el transcurso de las numerosas investigaciones ictiológicas realizadas en el lago todo. Los adultos, debido a su morfología, eran probablemente ictiófagos, y por consiguiente posiblemente en competición directa con la trucha arco iris. Sin embargo nada se sabe sobre el modo de vida de los jóvenes, las zonas preferenciales de vida, la abundancia de la especie y ni siquiera la fecha de su desaparición. Fue vista por última vez con toda certeza en 1937 (TCHERNAVIN, 1944). La hipótesis de la eliminación de *O. cuvieri* por *S. gairdneri* no puede ser ni confirmada, ni infirmada.

El problema actual e importante que habría que estudiar de manera minuciosa es el del impacto de la trucha arco iris en las poblaciones de *O. ispi*. Esta especie parece por el momento muy abundante, pero esta situación podría cambiar rápidamente con un depredador tan voraz como *S. gairdneri*, en caso que eficaces medidas de protección de la reproducción de esta especie produjeran un aumento importante de su reclutamiento. Sin embargo, sería bastante fácil restablecer el desequilibrio depredador-presa con la reanudación de la pesca de la trucha en las zonas lacustres próximas a las desembocaduras de los principales afluentes.

Respecto a *Salmo gairdneri* y *Basilichthys bonariensis*, las dos especies no parecen estorbarse mucho mutuamente y son complementarias en lo que se refiere a la utilización de los recursos del sistema del Titicaca. La reproducción de la trucha arco iris y el crecimiento de los jóvenes se efectúan en la red fluvial, los del pejerrey esencialmente en la franja vegetal. A partir de 15-20 cm, las dos especies se encuentran en el lago pero *B. bonariensis* vive más cerca del litoral y más cerca de la superficie que *S. gairdneri*, que ocupa todo el lago y un mayor espesor de agua. La abundancia de pejerreyes jóvenes muestra que su depredación de parte de las truchas, no es grave en la situación actual.

Sin embargo, dos puntos deberían ser estudiados : las relaciones entre las dos especies en el curso bajo de los afluentes, y la forma que deben tomar los esparcimientos de pequeñas truchas.

En la parte terminal de los ríos, se encuentra simultáneamente pequeñas truchas y pejerreyes de tamaño pequeño o mediano. Quizá los pejerreyes pueden alimentarse en parte de las truchas. Respecto al esparcimiento de estivales para el repoblamiento de *S. gairdneri*, las pequeñas truchas vertidas en el lago, en los años 40, no estaban sometidas a ninguna depredación conocida. La situación ha cambiado a partir de 1955 con la invasión de *Basilichthys bonariensis*. Actualmente, es posible que estas pequeñas truchas de repoblamiento sean devoradas poco a poco por los pejerreyes en función de sus tamaños respectivos. Se debe pues soltar en el lago truchas bastante grandes para que escapen de los pejerreyes, o bien introducir huevos embrionados en las gravas de los cursos medios y superiores de los afluentes.

## VI.5 b *Especies introducidas*

### 2. *Basilichthys bonariensis* (pejerrey)

GERARD LOUBENS, FRANCISCO OSORIO\*

*Basilichthys bonariensis* (VALENCIENNES, 1835), localmente llamado "pejerrey", es un Atherinidae originario de los medios estuarios y fluviales argentinos, uruguayos y del sur brasileño desde Bahía Blanca en el sur hasta el río da Prata al norte (BUEN, 1959 ; LAHILLE, 1929 y FOWLER, 1954). Penetra al interior de las tierras sobre varias centenas de kilómetros ya que forma parte de las principales especies comerciales de la región de Rosario, Paraná (WELCOMME, 1979 citando VIDAL, 1969). Debido a su valor comercial y a sus buenas facultades de adaptación, fue introducido en numerosos lagos naturales o artificiales de Argentina, de Chile y del Brasil (HUET, 1978), así como en Israel y en el Japón (BARDACH *et al.*, 1972). Respecto a Bolivia, ejemplares habrían sido liberados en 1946 en el lago Poopó por un club de pesca (BUSTAMANTE y TREVIÑO, 1977), pero de acuerdo a EVERETT (1971), la introducción habría tenido lugar un poco más tarde en el lago de Oruro. Cualquiera sea el caso, el pejerrey remontó el río Desaguadero para penetrar en el lago Titicaca en 1955 ó 1956. Invadió enteramente el lago y sus afluentes, donde actualmente es abundante en todos los medios que le convienen. Es muy probablemente la principal especie desde el punto de vista económico en la región del lago, *Orestias agassii* teniendo un valor comercial menor y *Salmo gairdneri* (trucha arco iris) siendo ahora menos abundante después de un período fasto en los años sesenta.

Según BUSTAMANTE y TREVIÑO (*op. cit.*), el pejerrey alcanza 56 cm de longitud a la horca y 2.5 kg. HUET (1978) indica 50 cm y 3 kg. Los records en nuestras pescas son de 50 cm de longitud estandard y solamente 1.65 kg. Los ejemplares de más de un kilo son bastante raros.

#### *Observaciones taxonómicas*

La especie *bonariensis* fue descrita por primera vez en 1835 por VALENCIENNES, in CUVIER y VALENCIENNES, Historia natural de los Peces, 10, p. 469, bajo el género *Atherina* Linné 1758. Actualmente, está generalmente situada en el género *Basilichthys*, Girard 1854, pero sigue empleándose *Odontesthes* Evermann y Kendall 1906, por ejemplo por NION (1977), HUET (1978) y PINTO PAIVA y SCHEFFER (1983). BERTIN y ARAMBOURG (1958), y RINGUELET y ARAMBURU (1961) utilizaron el género *Austromenidia* Hubbs 1918. Incluso se encuentra *Odontesthes basilichthys* (BARDACH *et al.*, 1972 ; PILLAY y DILL, 1979)! La última revisión de los Atherinidae parece ser la de SCHULTZ (1948), que coloca la especie en el género *Odontesthes*. Sin embargo, observamos varios caracteres en los pejerreyes del lago Titicaca que no corresponden a este género, ni a los géneros *Austromenidia* y *Basilichthys*, según la clave que da este autor. FOWLER (1954) considera sinónimos los tres géneros, pero no suministra las razones de esta operación. El problema del género al que pertenece el pejerrey del lago Titicaca permanece pues sin resolver. Esperando su resolución conservaremos el nombre más empleado, *Basilichthys bonariensis* (VALENCIENNES, 1835).

\* Este capítulo se redactó a partir del estudio de LOUBENS (G.) y OSORIO (F.), *Rev. Hydrobiol. trop.* 21 (2) : 153-177 (1988).

A nivel subespecífico CABRERA (1962) cree poder distinguir una población estuarina en el río de La Plata y una población fluvial en el Paraná, pero su argumento – una diferencia en las curvas longitud–peso basadas en un pequeño número de ejemplares – nos parece bien frágil. Más recientemente FREYRE *et al.* (1983) designan a los pejerreyes del lago de embalse del río Tercero cerca de Córdoba (Argentina) con el nombre de *Basilichthys bonariensis bonariensis*. Finalmente LINARES (1979) (*non vidi*) nombra a los pejerreyes peruanos *B. bonariensis* var. *titicacaensis*. Hay pues diferentes indicios de la posible existencia de varias formas.

En cuanto a los pejerreyes introducidos en el Altiplano boliviano, se presentan dos preguntas al respecto : el origen del stock de donde provienen, el cual desafortunadamente es muy difícil de encontrar la traza exacta ; las particularidades que han podido adquirir en una treintena de años de aislamiento con relación a este stock de origen. La respuesta a estas preguntas pasa por la comparación minuciosa de las diferentes poblaciones estuarinas y continentales, de origen natural o artificial, que forma la especie alrededor del trópico de Capricornio.

### ***Determinación de la edad y crecimiento***

La escalimetría, el estudio de las distribuciones de longitud de los peces capturados o el marcado siendo métodos que se revelaron muy difíciles de aplicar en el lago Titicaca (LOUBENS y OSORIO, 1988), el crecimiento de *B. bonariensis* es sólo conocido por los trabajos efectuados en Chile y en Argentina. BURBIDGE *et al.* (1974) estudiaron los pejerreyes de la región de Valparaíso (33° S) utilizando el método de Petersen y la escalimetría. En el primer método, las pescas efectuadas no permiten pensar que hayan obtenido una buena representación de la población. En lo referente a la escalimetría, ninguna indicación es dada sobre la naturaleza de las marcas y la cronología de su aparición. No obstante, no es imposible que se puedan utilizar ya que el invierno es bastante neto en esta latitud. Los crecimientos anuales indicados (longitud total) son de 107 mm para el primer año, 111 para el segundo, 126 para el tercero, 84 para el cuarto y 45 para el quinto. Excepto para el primero, se basan en un pequeño número de observaciones.

Para Argentina, WURTSBAUGH *et al.* (en impresión) presentan los resultados de trabajos que no hemos podido consultar : *B. bonariensis* alcanzaría 20 cm en 1 año (RINGUELET y ARAMBURU, 1961) ; 28 cm en 1 año y 39 cm en 3 años (BOSCHI y FÜSTER, 1959). El lago de Lobos, cerca de Buenos Aires, y el lago de embalse del río Tercero, cerca de Córdoba, fueron muestreados con ayuda de jábegas de playa de poca altura y de algunas redes agalleras (FREYRE, 1976 ; FREYRE *et al.*, 1983). Las distribuciones observadas reflejan esencialmente la selectividad de los artefactos de pesca. Para el lago del río Tercero, la longitud estándar sería de 18.5 cm a 1 año, 22.3 cm a 2 años, 25 a 3 años, 27 a 4 años, etc... FREYRE *et al.* no observaron marcas anuales en las escamas – aunque la latitud de este lago sea muy próxima de la de Valparaíso – y presentan las marcas observadas en los ejemplares grandes como debidas a la reproducción.

### ***Sexualidad y reproducción***

#### ***Sex-ratio***

No hemos observado dimorfismo sexual externo. El sexo y el estado sexual fueron reconocidos por observación de las gónadas, reconocimiento que es posible a partir de los 15 cm aproximadamente.

En los jóvenes hay netamente más machos que hembras, luego hay paridad entre los 18 y 24 cm. Seguidamente el porcentaje de machos continúa disminuyendo hasta un mínimo de 10 %, después del cual parece haber un leve aumento que sin embargo no es estadísticamente significativo debido al poco número de observaciones. Para el conjunto de los pejerreyes de más de 30 cm, hay 1 macho para 4 hembras ; para los ejemplares de más de 37 cm, sólo 1 macho para 7 hembras.

La disminución progresiva con el tamaño del porcentaje de machos se explica probablemente por un crecimiento menos rápido, aunque esto no puede ser probado, al desconocerse la edad.

WURTSBAUGH *et al.* (*op. cit.*) observaron una evolución semejante del sex-ratio con el tamaño en sus muestras de la parte septentrional del lago.

**Escala de madurez y de maduración**

La evolución de los ovarios en el curso de la vida de un pejerrey hembra puede describirse por el paso de 6 estados que van del individuo juvenil (estado 1) con un índice gonosomático I.G.S. bajo (0.1 %) a adultos que han desovado, para los cuales el I.G.S. varía entre 1.5 y 4 % (estado 6).

Cada estado se caracteriza por una morfología particular de los ovarios. Se distinguen tres estados solamente en la evolución de los testículos (LOUBENS y OSORIO, 1988).

**Tamaños de madurez sexual**

El tamaño de madurez sexual es aquél para el cual hay 50 % de inmaduros y 50 % de adultos. La capacidad de reproducirse que caracteriza a los adultos se considera como lograda cuando la gónada está en neta maduración.

Para las hembras, se constata que todos los individuos de más de 35 cm muestran signos claros de gametogénesis más o menos activa en cualquier estación (% H.A., cuadro 1). Para los machos, hay, aun en los machos grandes, cierta proporción de individuos con gónadas reducidas (M1) respecto a los cuales no se sabe si se trata de adultos o de juveniles. Se hace la hipótesis según la cual todos los machos de por lo menos 335 mm son adultos, lo que permite calcular la proporción de machos adultos en descanso sexual (M.A1) con relación a los machos en maduración (M+), sea 0,50. Se aplica esta proporción a las clases inferiores a 335 mm. Finalmente, las curvas de porcentajes de adultos según el tamaño dan los siguientes tamaños de madurez sexual (T.M.S.) : 280 mm para las hembras, 180 mm para los machos. Los tamaños mínimos de maduraciones son de 201 mm para las hembras y 140 mm para los machos. La hembra inmadura más grande teniendo 344 mm, obtenemos así el intervalo de madurez para las hembras : 201-344 mm.

L	Hembras		Machos					
	H	% H.A.	M	M1	M+	M.A1	M.A	% M.A.
135	68	0.0	54	50	4	2	6	11.1
160	134	0.0	174	135	39	19	58	33.3
185	165	0.0	176	98	78	39	117	66.5
210	138	2.2	151	64	87	43	130	86.1
235	112	6.3	109	43	66	33	99	90.8
260	82	22.0	70	26	44	22	66	94.3
285	69	59.4	41	15	26	13	39	95.1
310	62	77.4	26	10	16	8	24	92.3
335	47	87.3	21	7	14	7	21	100.0
360	58	98.3	18	5	13	5	18	100.0
385	68	100.0	8	3	5	3	8	100.0
410	55	100.0	9	2	7	2	9	100.0
> 410	26	100.0	6	3	3	3	6	100.0
T.M.S. : 280 mm Tamaño mínimo de maduración : 201 mm			T.M.S. : 180 mm Tamaño mínimo de maduración : 140 mm					

Cuadro 1. - Tamaños de madurez sexual, H, hembra ; M, macho ; A, adulto ; + , gametogénesis ; 1, inmaduro o adulto en reposo sexual. T.M.S., tamaño de madurez sexual.

Por otro método basado en la variación del I.G.S. con la longitud, se obtiene para las hembras una evaluación del T.M.S. de 285 mm, muy próxima de la primera.

Para los pejerreyes del norte del lago Titicaca, WURTSBAUGH *et al.* dan los siguientes tamaños mínimos de maduración avanzada, según un pequeño número de observaciones : 25 cm para las hembras y 17 cm para los machos. PINTO PAIVA y SCHEFFER (1982) estudiaron los *B. bonariensis* del río Jacui (Estado del Río Grande do Sul, Brasil, 30° S) por fecundación artificial y obtienen logros a partir de 25 cm de longitud total, o sea 21 cm de longitud estandar. Hay bastante acierto con nuestras observaciones. Finalmente BURBIDGE *et al.* (*op. cit.*) obtienen en su muestreo un grupo bien individualizado de peces cuyas longitudes están comprendidas entre 19 y 30 cm y que serían todos adultos.

### Ciclo de maduración, período de reproducción

Los cuadros 2 y 3, ilustrados en la figura 1, dan por período de 2 meses los porcentajes de hembras y de machos en los diferentes estados de evolución y los I.G.S. medios correspondientes. Además, hemos calculado un índice, llamado índice de reproducción I.R. (última columna del cuadro 3), destinado a representar con un solo número todas las observaciones hechas en los I.G.S. de los machos y de las hembras. Es obtenido acordando la misma importancia a los machos como a las hembras. Como, en promedio, el I.G.S. de las hembras es 5.5 veces más elevado que el de los machos, el IR es igual a : IGS hembra + 5.5 IGS macho. Para su interpretación, hay que notar que si en una cierta época todos los adultos volvieran al reposo sexual, el IR sería igual a 1.5 aproximadamente.

Mes	N	% de los estados			I.G.S.	I.R.
		1	2	3		
I + II	157	43	21	36	0.8	10.1
III + IV	47	62	36	2	0.3	5.4
V + VI	136	25	30	35	0.7	6.9
VII + VIII	18	17	22	61	1.1	11.5
IX + X	29	55	14	31	0.9	10.1
XI + XII	57	40	16	44	1.1	8.7
I a XII	444				0.77	

Cuadro 3. - Porcentajes de machos en los diferentes estados de maduración, I.G.S. medio e índice de reproducción I.R. en función de las estaciones (individuos de por lo menos 200 mm).

Mes	N	% de los estados				I.G.S.
		1 + 2	3 + 4	5	6	
I + II	96	12	30	20	38	5.7
III + IV	45	4	33	7	56	3.7
V + VI	125	3	41	13	43	3.0
VII + VIII	31		48	19	32	5.4
IX + X	10		60	30	10	5.1
XI + XII	6	33	33	33		2.6
I a XII	313					4.23

Cuadro 2. - Porcentajes de hembras en los diferentes estados de maduración e IGS medio en función de las estaciones (individuos de por lo menos 300 mm).

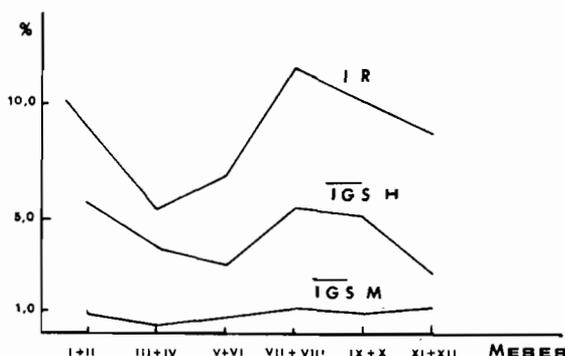


Fig. 1. - Variaciones bimestrales del IGS y del índice de reproducción IR.

La época de reproducción cubre el año entero, los I.G.S. medios y el índice de reproducción son elevados en todas las épocas. Se puede solamente notar cierta reducción de marzo a junio. Como para *Orestias agassii*, los diferentes ciclos de maduración individual no están sincronizados entre ellos a causa de la notable constancia de las principales características físico-químicas y biológicas del medio.

Es interesante comparar estos resultados con los de *Basilichthys bonariensis* que viven en su medio de origen constituido por los medios estuarios y fluviales de llano entre 30° S y 40° S. Estos medios presentan fluctuaciones mucho más marcadas de la temperatura, la salinidad, las variaciones de niveles del agua. Las informaciones que hemos podido encontrar en la literatura son desafortunadamente sucintas y discordantes. BUEN (1953) indica que la especie desova en primavera, es decir de octubre a diciembre. Según BOSCHI y FUSTER (1959), en Argentina se encuentra individuos maduros todo el año pero sobre todo de septiembre a noviembre. IWASZKIW y FREYRE (1980) estiman que hay dos períodos de reproducción, el principal del mes de agosto al mes de noviembre, el secundario durante el otoño austral. Para PINTO PAIVA y SCHEFFER (1982), el desove tiene lugar de mayo a julio en el sur del Brasil. Estas indicaciones necesitan ser confirmadas y completadas por estudios más minuciosos que permitan hacer comparaciones sobre bases suficientemente sólidas, y en particular para ver cómo se ha modificado la cronología de la maduración después de una treintena de años pasados en medio estable.

### *El problema del desove*

El desove de los pejerreyes en el lago Titicaca no se realiza sin dificultades. En efecto, en todas las épocas encontramos una notable proporción de hembras maduras que parecían no poder desovar o no haber acabado de desovar. Sus ovarios contenían grandes cantidades de huevos maduros con comienzos de atresia, formando a veces enormes hernias de donde manifiestamente los óvulos no podían salir. Algunos ovarios estaban igualmente rellenos de un líquido acuoso.

Con relación al medio de origen de la especie, la diferencia esencial está en la temperatura del agua. Efectivamente, la leve salinidad del lago Titicaca (1 g/l), su buena oxigenación, su cobertura vegetal abundante son factores favorables. En cambio, la temperatura de la capa superficial (10 m), en la que se encuentran los pejerreyes, está comprendida entre 10°C y 14°C con un máximo de diciembre a febrero (LAZZARO, 1985), mientras que los autores anteriormente citados están de acuerdo en admitir como playa propicia a la reproducción y a la incubación, el intervalo 15–21°C, el óptimo situándose en 17–18°C. Las temperaturas bastante frías del lago Titicaca constituyen probablemente un freno notable a la reproducción de esta especie subtropical, pero la constancia de esta reproducción permite subsanar esta desventaja. Sin embargo, hay que esperarse a fuertes fluctuaciones anuales de reclutamiento, dado que se encuentra en el límite inferior de tolerancia para este importante factor del medio como es la temperatura. Es lo que parece confirmar la observación de BUSTAMANTE y TREVIÑO (*op. cit.*) sobre los pejerreyes del Lago Menor, según observaciones hechas en 1976–1977 : «antes este pez era abundante en el Lago Menor, pero actualmente sólo se lo captura accidentalmente». Después de un período fasto en 1970, el pejerrey se habría rarificado en el Lago Menor para volverse nuevamente abundante durante el período correspondiente a nuestras observaciones (octubre 1979–noviembre 1981).

¿ Hay varios ciclos de maduración por año para cada individuo ? En los ovarios maduros se encuentra, además de los huevos maduros de 1.6 a 1.8 mm, oocitos en maduración pudiendo medir 0.7 a 0.8 mm y correspondiendo al estado 3. Parece posible un segundo ciclo en el curso de un solo año ya que la duración total de la maduración del estado 1 al estado 5 es generalmente del orden de algunos meses en numerosas especies de peces.

El I.G.S. de las hembras maduras puede tomar valores muy variables, entre 2 y 36 %, sin un modo marcado, lo que indica desoves escalonados, o tal vez incluso a veces interrumpidos, debido al problema de temperatura señalado anteriormente.

El número de huevos puestos por hembra y por año es, en este caso, muy difícil de evaluar. WURTSBAUGH *et al.* encontraron un promedio de 3.570 huevos maduros en los ovarios de 6 hembras de 24 a 28 cm pescadas en el norte del lago Titicaca. IWASZKIW y FREYRE (1980) estudiaron los *B. bonariensis* del lago de embalse del río Tercero. Contaron los huevos maduros encontrados en los ovarios de 80 hembras de 20 a 31 cm y dan la relación entre el número de huevos  $N$  y la longitud estandar  $L$  en mm :  $N = 0.0188 L^{\text{exponente } 2.2955}$ . Para  $L = 260$  mm,  $N = 6.572$ , o sea mucho más que WURTSBAUGH *et al.*

### Estudio de la condición

El estado de gordura, o condición, de los pejerreyes del lago fue estudiado utilizando diferentes coeficientes descritos por LE CREN (1951) y después de haber solucionado algunos problemas metodológicos que se encuentran expuestos detalladamente en LOUBENS y OSORIO (1988). Esto nos condujo a establecer un índice de condición  $C$  calculado a partir de los promedios del coeficiente de condición  $K$  buscado para 3 clases de tamaño (100–149 ; 150–199 y 200–249 mm). Recordamos que el coeficiente de condición  $K = 10^5 PL^{-3}$  donde  $P$  es el peso del cuerpo en gramos y  $L$  la longitud estandar en mm\*.

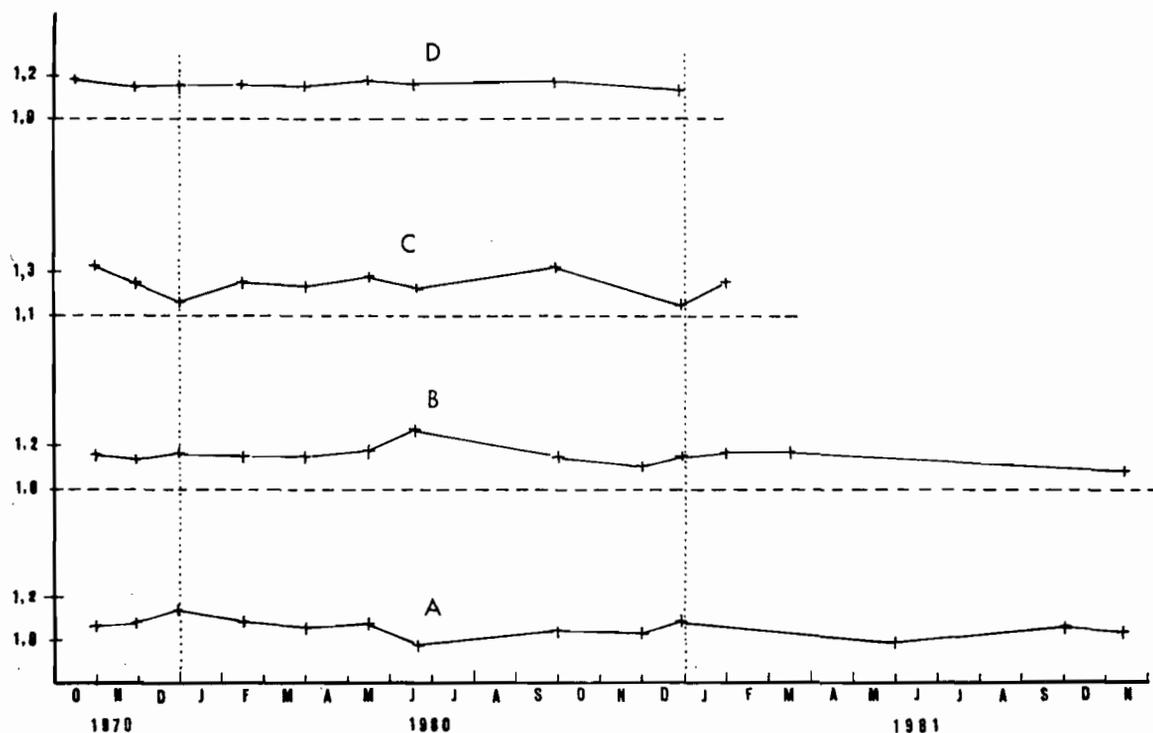


Fig. 2. - Variaciones de la condición de los pejerreyes de 100 a 249 mm. A, variaciones de  $K$  para los pejerreyes de 100 a 149 mm ; B, 150 a 199 mm ; C, 200 a 249 mm ; D, variaciones de  $C$  para los pejerreyes de 100 a 249 mm.

\* Más allá de 250 mm y debido a un muestreo insuficiente, utilizamos el coeficiente de condición relativo  $K' = P \times L^{-1}$ ,  $P$  siendo el peso calculado según la relación longitud-peso

Fecha	100 - 149 mm			150 - 199 mm			200 - 249 mm			C
	K	$v \times 10^2$	n	K	$v \times 10^2$	n	K	$v \times 10^2$	n	
30/10/79	1.06	0.59	130	1.15	1.07	72	1.33	2.21	10	1.18
27/11/79	1.08	0.67	169	1.13	0.50	123	1.25	0.87	14	1.15
1/01/80	1.13	0.84	113	1.17	1.04	136	1.17	1.17	21	1.16
17/02/80	1.09	0.65	108	1.15	0.52	126	1.25	2.05	26	1.16
1/04/80	1.07	0.39	11	1.14	0.66	20	1.23	0.57	9	1.15
13/05/80	1.07	0.41	11	1.18	0.63	23	1.28	1.37	40	1.18
19/06/80	0.97	0.20	10	1.27	0.87	11	1.23	0.71	40	1.16
27/09/80	1.04	0.90	300	1.14	1.03	40	1.32	1.35	20	1.17
28/11/80	1.02	0.40	50	1.10	0.63	57				
26/12/80	1.09	0.46	33	1.15	0.74	93	1.15	0.52	13	1.13
1/02/81				1.17	0.72	43	1.25	1.09	70	
12/03/81				1.17	0.35	10				
28/05/81	0.99	0.78	40							
1/10/81	1.05	1.55	14							
12/11/81	1.04	0.71	83	1.04	0.87	10				

Cuadro 4. - Características estacionales del coeficiente de condición K y del índice de condición C en los pejerreyes del Lago Menor.  $v$ , varianza de K.

Los resultados más completos son los del Lago Menor. No aparece ningún ciclo de la condición, aun si algunas muestras tienen un promedio significativamente diferente de otras. Estas heterogeneidades pueden ponerse a cuenta de muestras muy pequeñas con respecto a la variabilidad bastante fuerte del parámetro. El índice global de condición C muestra en particular una notable estabilidad de octubre de 1979 a diciembre de 1980. Para los ejemplares grandes, los resultados son incompletos pero no dejan vislumbrar ninguna variación importante (fig. 2 y cuadro 4). Se encuentra pues para *Basilichthys bonariensis* la estabilidad de la condición ya puesta en evidencia para una especie de biología muy diferente, *Orestias agassii* (LOUBENS y SARMIENTO, 1985). Esta estabilidad y el escalonamiento para el año entero del período de reproducción son características biológicas muy raras, reflejos de condiciones de medio particularmente constantes que aparentemente sólo han sido encontradas en los lagos del Este africano (LOUBENS y SARMIENTO, *op. cit.*).

Para el Lago Mayor, los resultados son incompletos. Sin embargo demuestran una tendencia a un mejor peso con relación a los pejerreyes del Lago Menor, a partir de 150 mm. La diferencia es neta para los grandes ejemplares (cuadro 5).

Los pejerreyes pelágicos grandes del Lago Mayor dispondrían de presas muy abundantes constituidas por los bancos de *Orestias ispi*, pequeña especie pelágica viviendo habitualmente en aguas profundas y así raramente presente en la parte meridional del Lago Menor.

Grupos de longitud (mm)	Fecha	K	v x 10 <sup>2</sup>	n
100 - 149	10/05/80	0.95	0.58	12
	22/07/81	1.01	1.10	20
150 - 199	28/03/80	1.15	0.73	15
	10/05/80	1.21	1.24	52
	30/10/80	1.20	0.27	10
	26/02/81	1.21	0.82	22
200 - 249	28/03/80	1.28	0.87	40
	10/05/80	1.29	1.12	65
	25/06/80	1.29	0.89	23
	10/12/80	1.34	2.33	24
	26/02/81	1.25	1.39	49
	23/09/81	1.26	0.84	14

Cuadro 5. - Características estacionales del coeficiente de condición K en los pejerreyes del Lago Mayor.

Es interesante comparar los pejerreyes del lago Titicaca con los de Argentina y Chile sobre los cuales ha habido algunos trabajos (cuadro 6). No obstante, no es la condición la que estos autores estudiaron, sino la relación longitud-peso que se puede utilizar en la medida en que es realmente representativa de las poblaciones emparentadas : gran amplitud del intervalo de longitud - sino las rectas de regresión son sesgadas - e igualdad de los pesos acordados a las diferentes clases de longitud, como es el caso de los trabajos que retuvimos. Se trata de rectas de regresión, y para estas comparaciones los ejes mayores reducidos habrían sido preferibles, pero los coeficientes de correlación siendo muy elevados todas estas rectas son muy vecinas.

Parámetro	Burbidge <i>et al.</i> , 1974 Lago Peñuelas, Valparaíso Chile	Freyre, 1976 Lago de Lobos Buenos Aires Argentina	Freyre <i>et al.</i> 1983 Lago de Tercero Córdoba Argentina	Loubens y Osorio  Lago Titicaca Bolivia
a x 10 <sup>6</sup>	2.023	3.766	5.046	2.918
b	3.2525	3.2125	3.1629	3.2669
Longitud (mm)	Peso (g)			
200	110	93	96	96
300	406	342	345	361
400	1028	861	857	924

Cuadro 6. - Relaciones longitudes-pesos de algunas poblaciones de pejerreyes.

En lo que concierne a los pejerreyes de Chile, se dan datos para las longitudes totales LT que están unidas a las longitudes estandarizadas por la relación  $LT = 1.177 L + 4$  (BURBIDGE *et al.*, 1974). Las relaciones obtenidas para los peces bolivianos y argentinos son muy parecidas, los pejerreyes bolivianos grandes serían un poco más pesados pero la diferencia no es probablemente significativa, la variabilidad del peso del cuerpo siendo elevada en los individuos grandes. En cambio, los pejerreyes chilenos son netamente más pesados para todas las longitudes. Aquí hay un índice de homogeneidad entre los pejerreyes bolivianos y argentinos, y de heterogeneidad de los pejerreyes chilenos. Sin embargo, estos resultados necesitarían ser estudiados minuciosamente con observaciones suplementarias más numerosas y normalizadas en cuanto a su toma y a su tratamiento.

## ***Traslado de las materias de reserva, desarrollo de las gónadas y condición***

### ***Método***

En el transcurso de la vida del pez, las materias de reserva pueden acumularse en ciertos órganos para seguidamente ser reutilizadas, entre otras cosas para la formación de productos sexuales. Estas transformaciones y traslados pueden provocar a veces variaciones importantes del peso relativo de estos órganos.

En los peces, las materias de reserva son esencialmente lípidos, el glicógeno representando sólo un porcentaje muy bajo del peso total, 0.3 % como máximo según JACQUOT (1961).

Respecto a los lípidos, es clásico distinguir los peces flacos, del tipo *Gadus*, cuyas reservas adiposas se concentran sobre todo en el hígado – la RHS (relación hepatosomática) es máxima durante la fase de premaduración de las gónadas, luego disminuye con la elevación del IGS –, y los peces gordos, del tipo *Mullus* hembra, cuyas grasas se acumulan en la dermis, los músculos y el peritoneo – la RHS es baja, poco variable, y no está decalada con relación al IGS (BOUGIS, 1952 ; BERTIN, 1958 a y b ; HUREAU, 1970 ; LAGLER *et al.*, 1977, entre otros).

Tratamos de estudiar estos traslados en *Basilichthys bonariensis* por intermedio de 4 relaciones o coeficiente, de los cuales 3 son bien conocidos, el IGS, la RHS y el coeficiente de condición (K para  $L < 300$  mm o K' para  $L > 300$  mm), y el cuarto debe definirse. En numerosas especies de peces, se puede formar grasa en cantidades a veces importante en la cavidad abdominal. Es fácil de retirar jalando el peritoneo al cual se adhiere, luego se pesa, lo que permite calcular la RPS, definiéndose como la relación del peso de la grasa peritoneal con el peso del cuerpo. El peso del peritoneo mismo siendo muy bajo, esta relación corresponde a grasa casi pura. Fue calculado para aproximadamente 750 pejerreyes. Los lípidos contenidos en los músculos o en la dermis no pueden evaluarse simplemente.

No obstante las variaciones de la condición podrán dar por diferencia una estimación aproximada de las variaciones de su stock.

### ***Resultados***

El caso más simple es el de los machos (cuadro 7, fig. 3). La RHS evolúa entre 2.0 y 3.1 % y sigue a leves variaciones pero significativas con el tamaño y con la maduración de los testículos. Con el tamaño, aumenta hasta la clase de 200–249 mm, luego permanece estable. La influencia de la maduración es débil pero neta, ya que conlleva una disminución de 0.5 a 0.6 % de la RHS cualquiera sea el tamaño. La RPS es de aproximadamente dos veces más elevada que la RHS y sufre variaciones análogas, pero más pronunciadas, la diferencia entre machos en reposo y machos en maduración alcanzando 2.5 % del peso del cuerpo en los individuos grandes. Finalmente K o K' disminuyen también levemente, pero significativamente en los machos en maduración.

Categorías de individuos		IGS	RHS	RPS	S	K o K'
Prepúberos	X	~ 0.1	2.56	3.83	6.5	1.180
140-199 mm	v		0.3537	2.0481		0.0155
IGS < 0.3 %	N		30	20		30
Adultos jóvenes	X	1.33	2.03	3.61	7.0	1.190
140-199 mm	v	0.7840	0.2646	2.3032		0.0089
IGS > 0.3 %	N	14	15	9		15
Prepúberos	X	0.16	3.14	6.04	9.3	1.292
200-249 mm	v	0.0064	0.6353	1.9419		0.0127
IGS < 0.3 %	N	39	59	42		59
Adultos jóvenes	X	1.38	2.48	4.19	8.1	1.242
200-249 mm	v	0.6175	1.0830	3.2218		0.0161
IGS > 0.3 %	N	75	71	53		74
Adultos	X	0.11	3.13	7.14	10.4	1.023
250-299 mm	v	0.0054	0.8272	2.1637		0.0079
IGS < 0.3 %	N	26	34	32		33
Adultos	X	1.28	2.54	5.79	9.6	0.965
250-299 mm	v	0.3229	0.6020	6.1196		0.0114
IGS > 0.3 %	N	47	46	42		47
Adultos	X	0.11	3.13	7.03	10.3	1.063
300 mm	v	0.0046	1.3400	4.1400		0.0159
IGS < 0.3 %	N	21	27	27		27
Adultos	X	1.24	2.60	4.52	8.4	0.991
300 mm	v	0.4332	0.9950	4.5757		0.0099
IGS > 0.3 %	N	42	42	42		42

Cuadro 7. - Variaciones en los machos de algunos parámetros relativos a las materias de reserva. S = IGS + RHS + RPS ; X, promedio ; v, varianza ; N, números colectados.

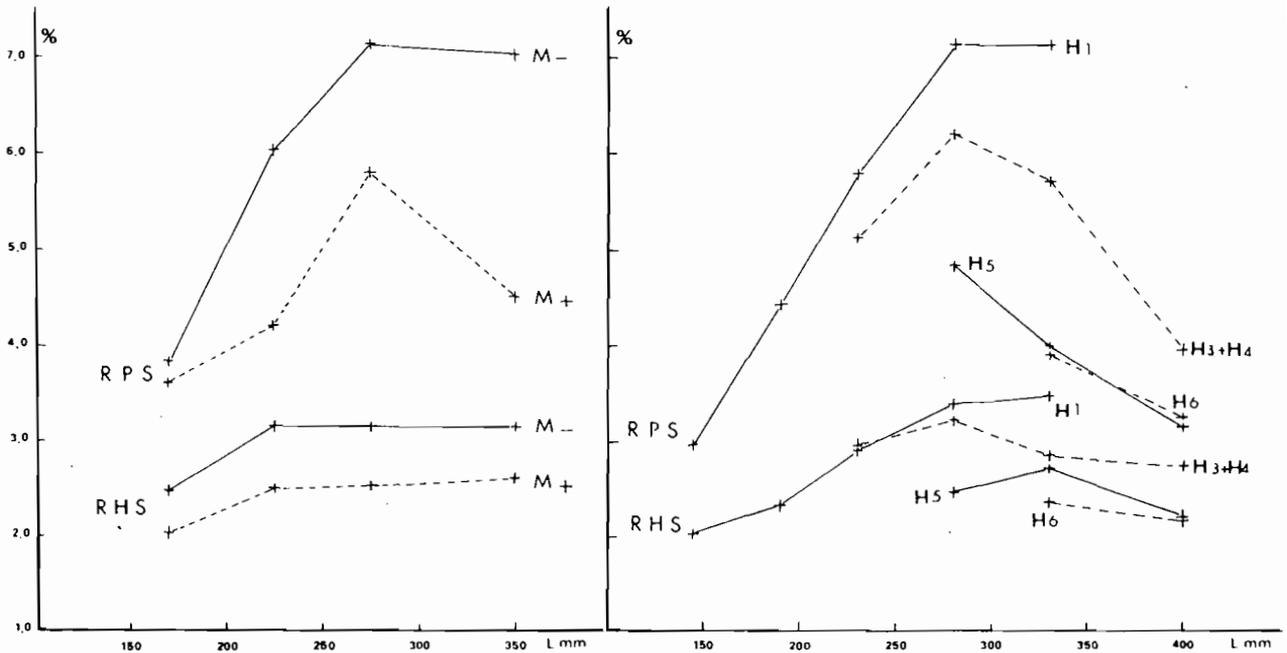


Fig. 3. - Variaciones de la RHS y de la RPS en los machos (izquierda) y en las hembras (derecha) según el tamaño y el estado sexual. M+, machos en maduración o maduros, M-, machos juveniles o en descanso sexual.

Si se intenta un balance en los machos de por lo menos 300 mm, K' vale 1.06 para los machos en reposo y 0.99 para los otros, o sea una diferencia de peso de 7 %. El 3 % de esta diferencia corresponde a la disminución de reservas hepáticas y peritoneales. Así pues el resto del cuerpo pierde por lo menos 5 %, teniendo en cuenta el IGS de los machos en maduración, a los cuales habría que agregar las pérdidas desconocidas debidas a la expulsión de la leche.

Los resultados obtenidos para las hembras son parecidos (cuadro 8, fig. 3). En los inmaduros y prepúberos, cuyo IGS permanece bajo, la RHS y la RPS crecen con el tamaño para alcanzar respectivamente 3.5 y 7.2 %. En esta fase predominan el crecimiento y la acumulación de las materias de reserva. Aquí también el desarrollo de los ovarios se traduce por una disminución del peso relativo del hígado y la utilización parcial de las grasas peritoneales. Para los individuos en postdesove, la RHS y la RPS ya sólo valen respectivamente 2.2 y 3.3 %. Finalmente K y K' varían igualmente muy poco, aun en el último estado de maduración de las hembras.

Estado sexual y longitudes (mm)		IGS	RHS	RPS	S	K ou K'
H1 120 - 169	$\bar{X}$ v N	~ 0,1	2,05 0,1719 17	2,97 0,6976 18	5,1	1,060 0,0054 19
H1 170 - 209	$\bar{X}$ v N	0,14 0,0171 23	2,35 0,2348 47	4,45 1,2212 32	6,9	1,214 0,0135 59
H1 + H2 210 - 254	$\bar{X}$ v N	0,13 0,0099 82	2,94 0,4237 95	5,81 1,8390 73	8,9	1,273 0,0128 127
H1 + H4 + H5 210 - 254	$\bar{X}$ v N	2,65 7,9744 14	2,99 0,8632 9	5,16 3,4398 8	10,8	1,390 0,0476 14
H1 + H2 255 - 299	$\bar{X}$ v N	0,13 0,0112 51	3,42 1,0434 63	7,18 2,1736 57	10,8	1,365 0,0199 71
H3 + H4 255 - 299	$\bar{X}$ v N	2,23 5,5683 34	3,26 1,9660 34	6,23 3,2233 34	11,7	1,346 0,0371 34
H5 255 - 299	$\bar{X}$ v N	7,61 43,35 10	2,53 0,6931 10	4,89 5,0029 10	15,0	1,407 0,0193 10
H1 + H2 300 - 369	$\bar{X}$ v N	0,28 0,0194 28	3,52 1,4308 28	7,19 1,5781 28	11,0	0,995 0,0176 28
H3 + H4 300 - 369	$\bar{X}$ v N	2,42 5,7410 45	2,90 0,9958 45	5,76 5,4281 45	11,1	1,016 0,0271 45
H5 300 - 369	$\bar{X}$ v N	9,19 53,68 23	2,75 0,8755 23	4,03 2,9656 22	16,0	1,037 0,0131 22
H6 300 - 369	$\bar{X}$ v N	3,12 5,6248 25	2,40 0,3624 25	3,95 2,4561 25	9,5	0,988 0,0188 25
H3 + H4, ≥ 370	$\bar{X}$ v N	4,26 7,9768 41	2,80 0,5166 41	4,02 3,4701 40	11,1	1,054 0,0231 42
H5 ≥ 370	$\bar{X}$ v N	11,60 41,35 25	2,25 0,4985 25	3,20 5,5121 24	17,0	1,042 0,0170 25
H6 ≥ 370	$\bar{X}$ v N	2,80 4,4640 62	2,22 0,2813 62	3,31 1,8307 62	8,3	0,975 0,0171 62

Cuadro 8. - Variaciones en las hembras de algunos parámetros relativos a las materias de reserva. S = IGS + RHS + RPS ; X, promedio ; v, varianza ; N, número.

El conjunto de estas observaciones conduce a formular varias anotaciones. Sobre el papel del hígado, éste tiene efectivamente cierta función adipopéxica, pero es bastante limitada en la economía general de las materias de reserva de la cual la esencial viene de afuera. Esto conduciría a colocar *Basilichthys bonariensis* más bien con los peces gordos, aunque el máximo de la RHS preceda para un pez dado el del IGS. Con respecto al choque fisiológico de la reproducción, éste parece leve dada la subsistencia de reservas en cantidades notables y la leve disminución de la condición. De todas maneras, no tiene nada que ver con el que sufren numerosas especies de peces cuyos genitores quedan agotados o mueren después del desove. Hay pues aquí aún una buena adaptación de los pejerreyes a su nuevo medio, el único punto negro siendo la frialdad excesiva del agua en el momento del desove.

Finalmente, estos resultados ponen en evidencia el papel jugado por el peritoneo como acumulador de lípidos, papel ya conocido pero raramente medido. Este papel es muy importante en los pejerreyes ya que la RPS excede 7 % antes del comienzo de la maduración de las gónadas. Sería interesante distinguir entre los peces gordos varios tipos según la importancia relativa de los lugares de acumulación de las materias grasas. Si se compara, por ejemplo, *Basilichthys bonariensis* y *Polydactylus quadrifilis*, especie anfibiótica del golfo de Guinea (LOUBENS, 1966), en la primera especie, el conjunto del hígado y de las grasas peritoneales sobrepasa 10 % del peso del cuerpo en los prepúberos de manera que el contenido en grasas de los músculos es probablemente bastante bajo y relativamente constante. En la segunda, las grasas hepáticas y peritoneales son de poca importancia (RHS muy poco variable alrededor de 0.5 %, RPS evolucionando entre 0.5 y 1.5 %), el contenido de los músculos en lípidos es indudablemente más fuerte y más variable. Esto puede intervenir en el valor comercial del pez en función de los gustos locales y ocasionar en el segundo caso fluctuaciones estacionales del precio de venta.

### Relaciones tróficas

La alimentación de los *Basilichthys bonariensis* del lago Titicaca fue estudiada de manera minuciosa por WURTSBAUGH *et al.*. Ellos examinaron los estómagos de varias centenas de ejemplares pescados en 1973 y 1974 en la parte septentrional del lago. Sin embargo, estos autores sólo dispusieron de un número muy pequeño de ejemplares de más de 25 cm de longitud estandar. Por lo que, después de haber recordado brevemente sus principales resultados, aportaremos algunos complementos sobre la alimentación de los pejerreyes grandes, de acuerdo a observaciones realizadas esencialmente en la parte meridional del Lago Menor.

Presas	Clases de longitud estandar (cm) del depredador			
	5-9	9 - 13.5	13.5 - 18	18-27
Anfípodos	27.5	39.2	31.2	17.9
Quironómidos	39.1	15.2	3.5	2.2
Copépodos	19.7	33.2	25.8	10.3
Cladóceros	1.5	5.4	7.0	4.1
<i>Orestias mooni</i>			1.3	32.3
Otros peces	5.6	2.4	24.7	27.4

Cuadro 9. - Alimentación de los pejerreyes de tamaño pequeño o mediano : porcentajes en volumen de las principales presas en función del tamaño del depredador (según WURTSBAUGH *et al.*, en impresión).

Los pequeños ejemplares de menos de 9 cm (cuadro 9) se alimentan sobre todo de los organismos del bentos, anfípodos y quironómidos esencialmente, como se podía suponer con lo que se sabe de su dominio vital. A partir de un tamaño un poco más grande, el bentos predomina pero el zooplancton representa 39 % de la alimentación. A los 15 cm, 3 categorías de presas tienen una importancia comparable : los anfípodos, el zooplancton y los peces. Por último, a eso de 20-25 cm, los peces son predominantes.

Nuestros resultados (cuadro 10) completan la secuencia confirmando el lugar cada vez más preponderante tomado por los peces a medida que crece el depredador. El zooplancton desaparece a partir de 35 cm, en tanto que el porcentaje de ocurrencia de los Anfípodos se reduce para volverse muy bajo en los individuos de más de 40 cm. Vemos pues que *Basilichthys bonariensis* explota los principales grupos zoológicos disponibles en la zona superficial (0-10 m) del lago Titicaca en el curso de las diferentes fases de su desarrollo. Se puede considerarlo, a nivel de la especie, como eurígrafo aunque los diferentes estados de desarrollo tengan preferencias marcadas.

Presas	Clases de longitud estandard (cm) del depredador				
	25-30	30 - 35	35 - 40	> 40	
Peces, indeterminado	47.2	40.0	39.3	50.0	
<i>Orestias</i> , indeterminado	5.6	16.7	7.1	15.0	
<i>Orestias agassii</i>	8.3	13.3	42.9	30.0	
<i>Orestias olivaceus</i>	5.6				
-----					
Total peces	69.4	70.0	89.3	95.0	
-----					
Anfípodos	19.4	26.7	10.7	5.0	
Zooplancton	13.9	10.0			
Insectos	2.8				
Número de estómagos	36	30	28	20	
-----					
Pez forraje	L'	4.6	6.0	7.0	7.7
	v	0.72	1.52	2.19	2.39
	N	18	28	26	12
-----					
Depredador	L	26.8	32.9	37.5	42.4
	v	0.82	2.76	1.54	2.51
	N	9	10	16	10
-----					
L / L'	5.8	5.5	5.4	5.5	

Cuadro 10. - Alimentación de los pejerreyes grandes : porcentajes de ocurrencia de las principales categorías de presas y relación entre el tamaño de los peces-forrajes y el de los depredadores.

Con respecto a los peces-forrajes, WURTSBAUGH *et al.* encuentran sobre todo en los estómagos de los pejerreyes un pequeño pez llamado localmente *ispi* y que los autores relacionan con la especie *moonii*. Muy probablemente se trata de *Orestias ispi*, especie descrita en 1981 por LAUZANNE, según numerosos ejemplares de *ispis* del Lago Menor. En los estómagos de los pejerreyes del Lago Menor, encontramos algunos *Orestias olivaceus* y numerosos *Orestias agassii*.

Por último, VAUX *et al.* (*op. cit.*) no encuentran ningún pez en los contenidos estomacales de una cuarentena de especímenes de 12 a 26 cm capturados lago adentro, a la entrada de la bahía de Puno, en una zona donde abunda *O. ispi*. Estas diferencias pueden explicarse de la siguiente manera.

Habitualmente hay pocos *O. ispi* en la capa de agua superficial, especie que al contrario abunda a 25–30 m de profundidad. Los pejerreyes capturados por VAUX *et al.* debieron pues contentarse de zooplancton. Si WURTSBAUGH *et al.* encontraron *O. ispi* en los contenidos estomacales de los pejerreyes litorales, es que *O. ispi* se aproxima de las costas para poner sus huevos en el cinturón vegetal y se encuentra así a la merced del depredador superficial como es *Basilichthys bonariensis*. Finalmente la ausencia de *O. ispi* en nuestros propios resultados se explica por la presencia muy esporádica de la especie en la parte meridional del Lago Menor de donde proviene lo esencial de nuestras colecciones de pejerreyes grandes. En resumen, el comportamiento de *B. bonariensis* es oportunista, pero este oportunismo no va hasta ocasionar modificaciones importantes del comportamiento, como inmersiones en agua profunda para aprovechar de la abundancia de presas a los 25–30 m.

Al medir los peces encontrados en los estómagos, se constata que existe una relación bastante constante entre el tamaño del depredador y el de la presa, la relación de las longitudes estandar medias estando siempre vecina de 5.5. Tal relación aparece raramente tan clara, probablemente porque se trata en este caso de una sola especie presa, *Orestias agassii* y de un solo medio, la parte meridional del Lago Menor.

Finalmente, es interesante notar la ausencia total de *Salmo gairdneri* en las presas. Sin duda alguna los datos son aún insuficientes, ya que WURTSBAUGH *et al.* estudiaron pejerreyes de menos de 30 cm y tal vez son los pejerreyes grandes los que capturan los *S. gairdneri*. Por otra parte, nosotros capturamos alrededor de 400 *B. bonariensis* de más de 30 cm, pero casi todos procedentes del Lago Menor donde son muy reducidas las poblaciones de truchas arco iris. Sin embargo, hay ya indicaciones según las cuales la depredación de *B. bonariensis* sobre *S. gairdneri*, si es que existe, no sería importante. En cambio, *S. gairdneri* se alimenta parcialmente de *B. bonariensis* : en 20 estómagos llenos observados, 4 contenían pejerreyes jóvenes de 8 a 12 cm.

Las principales especies presas del zooplancton son *Daphnia pulex* para los pejerreyes de menos de 20 cm y el copépodo *Boeckella titicacae* para los de 20 a 26 cm (VAUX *et al.*, *op. cit.*). En cambio, de acuerdo con los resultados dados por WURTSBAUGH *et al.*, los Cladóceros tienen poca importancia. Probablemente, eso proviene de la estructura de las poblaciones zooplanctónicas que varían según los medios y las estaciones.

BURBIDGE *et al.* (1974) dan la composición de los contenidos estomacales de 40 pejerreyes jóvenes de 6 a 9 cm procedentes del lago Peñuelas, Valparaíso, Chile. La alimentación es esencialmente zooplanctófaga con 93 % de Copépodos y 6 % de Cladóceros. CABRERA (1962) y CABRERA *et al.* (1973) estudiaron el régimen alimentario de aproximadamente 300 *B. bonariensis* de la región de Buenos Aires. Evidenciaron un régimen muy variado compuesto de numerosos elementos del zooplancton, del bentos y también, de manera predominante, de fragmentos de vegetales superiores acuáticos. Este último punto es sorprendente ya que, a pesar de la abundancia de la vegetación en el lago Titicaca, ni WURTSBAUGH *et al.*, ni nosotros mismos, encontramos el mínimo elemento de esta naturaleza pese a las numerosas observaciones. Estas observaciones chilenas y argentinas confirman el carácter omnívoro del régimen alimentario de *Basilichthys bonariensis*.

## Conclusión

Estos primeros resultados sobre la biología de *Basilichthys bonariensis* en el lago Titicaca muestran que esta especie se ha adaptado muy bien a condiciones de vida bastante diferentes de las que reinan en su medio de origen. Viniendo de un medio fluvial subtropical de llano con estaciones bien marcadas, los pejerreyes se diseminaron rápidamente en toda la cuenca del lago Titicaca. Los principales aspectos de esta aclimatación exitosa son la reproducción continua, la abundancia de jóvenes en las extensas zonas formadas por los herbarios litorales, la abundancia de adultos en la zona pelágica superficial, la alimentación variada utilizando los principales recursos disponibles, la formación de reservas a menudo importantes, siempre considerables, la constancia de la condición.

Los ilancos en el conocimiento de la biología de la especie resultan considerables : determinación de la edad, crecimiento, estructura demográfica, población de los ríos. Sobre este último punto, se sabe solamente, gracias a WURTSBAUGH *et al.*, que el pejerrey penetra bastante profundamente en los tributarios del lago Titicaca bajo la forma de individuos de 10 a 22 cm. Asimismo, sería muy importante verificar si la temperatura muy fría es la causa de los desoves abortados observados en numerosas hembras del Lago Menor. Igualmente se debería profundizar el conocimiento de las relaciones con las especies autóctonas y *Salmo gairdneri*. Por último, se debería seguir el impacto de la pesca en los pejerreyes del lago. Hace 10 años, las capturas eran del orden de 1.700 toneladas para un dominio vital (zona de profundidad inferior a 50 m) de aproximadamente 3.000 km<sup>2</sup>, o sea una extracción por hectárea de 5.7 kg. Esto no parece considerable, pero se ignora el nivel que estas capturas alcanzan hoy día y su impacto en las diferentes ecofasas. Es probable que afecten principalmente las formaciones de reproductores, como lo constatamos en 1981 en la bahía de Guaqui, y en ese caso, pueden ser, pese a un tonelaje relativamente modesto, un factor capital de agotamiento del stock de *Basilichthys bonariensis* en el lago Titicaca.

## Referencias

- BARDACH (J.E.), RYTHER (J.H.), Mc LARNEY (W.O.), 1972. – Aquaculture. John Wiley and Sons, New York, 868 p.
- BARRA (C.J.), 1968. – Taxonomía del pejerrey del Lago Titicaca y método para su salado y secado. Tesis Univ. Federico Villarreal, Lima.
- BARRA CORDOVA (C.), LA TORRE PEREZ (J.), 1980. – Algunos parámetros del crecimiento del pejerrey (*B. bonariensis*) en la represa México, Cochabamba. UMSS. Dep. de Biología, Cochabamba : 14 p.
- BERTIN (L.), 1958 a. – Appareil digestif. In : Traité de zoologie. Grassé éd., Masson, Paris, 13 (2) : 1248–1302.
- BERTIN (L.), 1958 b. – Sexualité et fécondation. In : Traité de zoologie. Grassé éd., Masson, Paris, 13 (2) : 1584–1652.
- BERTIN (L.), ARAMBOURG (C.), 1958. – Super-ordre des Téléostéens. In : Traité de zoologie. Grassé éd., Masson, Paris, 13 (3) : 2204–2500.
- BOSCHI (E.E.), FUSTER DE PLAZA (M.L.), 1959. – Estudio biológico pesquero del pejerrey del embalse del Río Tercero (*Basilichthys bonariensis*). Depart. Invest. Pesq., Secret. Agric. Ganad., Buenos Aires, 8 : 61 p.
- BEVERIDGE (M.C.M.), STAFFORD (E.), COUTTS (R.), 1985. – Metal concentrations in the commercially exploited fishes of an endorheic saline lake in the tin silver province of Bolivia. *Aquacult. Fish. Mgmt*, 16 (1) : 41–53.
- BOUGIS (P.), 1952. – Recherches biométriques sur les rougets (*Mullus barbatus* L., *Mullus surmulatus* L.). *Arch. Zool. exp. gén.*, 89 : 57–174.
- BUEN (F. de), 1953. – Los pejerreyes (Familia Atherinidae) en la fauna uruguaya, con descripción de nuevas especies. *Bol. Inst. Oceanogr.*, Sao Paulo, 4 (1) : 3–80.
- BUEN (F. de), 1959. – Los peces exóticos en las aguas dulces de Chile. *Invest. zool. Chil.*, 5 : 103–137.
- BURBIDGE (R.G.), CARRASCO (M.C.), BROWN (P.A.), 1974. – Age, growth, lengthweight relationship, sex ratio and food habits of the Argentine pejerrey, *Basilichthys bonariensis* (Cuv. et Val.), from Lake Peñuelas, Valparaiso, Chile. *J. Fish. biol.*, 6, 2 : 299–306.
- BUSTAMANTE (E.), TREVIÑO (H.), 1980. – Descripción de las pesquerías en el Lago Titicaca 1975–1979. Inst. Mar Perú, Puno : 73 p.
- CABRERA (S.E.), 1962. – La alimentación natural del pejerrey del río de La Plata. Dir. gal. Pesca, Secret. Agric. Ganad., Buenos Aires, 28 p.
- CABRERA (S.E.), 1962. – Crecimiento del pejerrey del río de La Plata y algunos datos ecológicos sobre la especie *Basilichthys bonariensis* (Cuv. et Val.). Dir. gal. Pesca, Secret. Agric. Ganad., Buenos Aires, 53 p.
- CABRERA (S.E.), BAIZ (M.), CHRISTIANSEN (H.E.), CANDIA (C.R.), 1973. – Algunos aspectos biológicos de las especies de ictiofauna de la zona de Punta Lara (río de La Plata). Alimentación natural del pejerrey (*Basilichthys bonariensis*). Serv. Hidrogr. nav., Buenos Aires, 29 p.
- CARLO (J.M. de), LOPEZ (R.B.), 1957. – La válvula intestinal del pejerrey. *Notas Mus. La Plata*, 19 : 161–169.
- CARMOUZE (J.P.), AQUIZE JAEN (E.), 1981. – La régulation hydrique du lac Titicaca et l'hydrologie de ses tributaires. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (4) : 311–328.
- COLLOT (D.), 1980. – Les macrophytes de quelques lacs andins (lac Titicaca, lac Poopó, lacs des vallées d'Hichu Kkota et d'Ovejhujo). ORSTOM, La Paz, 115 p., multigr.
- COUTTS (R.R.), 1983. – Potencial y producción pesquera en Bolivia. 1ª Reun. nac. Pesq., La Paz, 13 p., multigr.
- EIGENMANN (C.H.), ALLEN (W.R.), 1942. – Subfamily Orestiatinae : 346–381, pl : XVII–XXI. In : *Fishes of western South America*. Univ. Kentucky, USA, 494 p.
- EVERETT (G.V.), 1971. – The rainbow trout of Lake Titicaca and the fisheries. UNTA, Puno, 180 p.
- EVERETT (G.V.), 1973. – The rainbow trout *Salmo gairdneri* (Rich.) fishery of Lake Titicaca. *J. Fish Biol.*, 5 (4) : 429–440.

- EVERMANN (C.H.), RADCLIFFE (L.), 1909. – Notes on a Cyprinodont (*Orestias agassizii*) from central Peru. *Proc. Biol. Soc. Washington*, 22 : 165–170.
- EVERMANN (C.H.), RADCLIFFE (L.), 1917. – The fishes of the west coast of Peru and the Titicaca basin. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 95 : 166 p.
- FOWLER (H.W.), 1954. – Os peixes de agua doce do Brasil (4e entrega). *Arch. Zool. Est. São Paulo*, 9, 400 p.
- FRANC (J.), LAUZANNE (L.), ZUNA (F.), 1985. – Algunos datos sobre las pesquerías de la parte oriental del lago Titicaca Menor. *Rev. Inst. Ecol.*, La Paz, 7 : 1–21.
- FREYRE (L.R.), 1976. – La población de pejerrey de la laguna de Lobos. *Limnobiós*, 1 (4) : 105–128.
- FREYRE (L.R.), PROTOGINO (L.), IWASZKIW (J.), 1983. – Demografía del pejerrey *Basilichthys bonariensis bonariensis* (Pisces, Atherinidae) en el embalse Río Tercero, Córdoba. *Inst. Limnol. «Dr R. A. Ringuelet»*, La Plata, 227 : 39 p.
- GALLEGOS (P.H.), 1968. – Contribución a la biología pesquera del pejerrey (*Basilichthys bonariensis*) del lago Titicaca. Régimen alimentario. Tesis Univ. Federico Villarreal, Lima, 73 p.
- GARMAN (S.W.), 1895. – The Cyprinodonts. *Mem. Mus. Comp. Zool. Harv. Coll.*, 19 (1) : 179 p.
- GILSON (H.C.), 1964. – Lake Titicaca. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 15 : 112–127.
- GODOI (M.P.), 1946. – Contribuição a biologia do peixe-rei *Odontesthes bonariensis*. *Rev. bras. Biol.*, 6 (3) : 373–384.
- GONZALEZ (R.J.), MESTRARRIGO (V.), 1954. – El pejerrey : acuicultura. *Secret. Agric. Ganad.*, Buenos Aires, . 268 : 54 p.
- GRIMÁS (U.), NILSSON (N.A.), WENDT (C.), 1972 a. – Lake Vättern : effects of exploitation, eutrophication and introductions on the salmonid community. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 29 (6) : 807–817.
- GRIMÁS (U.), NILSSON (N.A.), TOIVONEN (J.), WENDT (C.), 1972 b. – The future of salmonid communities in fennoscandian lakes. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 29 (6) : 937–940.
- HANEK (G.), 1982. – La pesquería en el Lago Titicaca (Perú) : Presente y futuro. FAO FI : DP.PER.76.022, Rome, 65 p.
- HUET (M.), 1978. – Tratado de piscicultura. Sda. edición. Mundi-Prensa, Madrid, 728 p.
- HUREAU (J.C.), 1970. – Biologie comparée de quelques poissons antarctiques (Nototheniidae). *Bull. Inst. océanogr. Monaco*, 68, 1391 : 244 p.
- IWASZKIW (J.M.), FREYRE (L.), 1980. – Fecundidad del pejerrey *Basilichthys bonariensis bonariensis* (Pisces, Atherinidae) del embalse Río Tercero, Córdoba. *Limnobiós*, 2 (1) : 36–49.
- JACQUOT (R.), 1961. – Organic constituents of fish and other aquatic animal foods. *In* : Fish as food. Borgstrom ed., Academic Press, New York and London, 1 : 145–209.
- JOHANNESSON (K.), VILCHEZ (R.), BERTONE (D.), 1981. – Acoustic estimation of ichthyomass and its distribution in Lake Titicaca. FAO report : FAO/GCP/RLA/025 (NOR), 65 p., multigr.
- KLEEREKOPER (H.), 1945. – O peixe-rei. *Min. Agric., Serv. Inform. agric.*, Rio de Janeiro, 98 p.
- LABA (R.), 1979. – Fish, peasants and state bureaucracies : development of Lake Titicaca. *Comp. political Stud.*, 12 (3) : 335–361.
- LAGLER (K.S.), BARDACH (J.E.), MILLER (R.R.), PASSINO (D.R.), 1977. – Ichthyology. John Wiley and Sons, New York, 506 p.
- LAHILLE (F.), 1929. – El pejerrey. *Bol. Minist. Agric.*, Buenos Aires, 28 (3) : 261–395.
- LAURENT (P.J.), 1965. – Que deviennent les truitelles arc-en-ciel lâchées dans le Léman ? *Pêcheur et chasseur suisses*, sept., 4 p.
- LAURENT (P.J.), 1972. – Lac Lemán : effects of exploitation, eutrophication and introduction on the salmonid community. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 29 (6) : 867–875.
- LAUZANNE (L.), 1981. – Description de trois *Orestias* nouveaux du lac Titicaca, *O. ispi* n. sp., *O. forgeti* n. sp. et *O. ichernavini* n. sp. (Pisces, Cyprinodontidae). *Cybiúm*, 5 (3) : 71–91.

- LAUZANNE (L.), 1982. – Les *Orestias* (Pisces, Cyprinodontidae) du Petit lac Titicaca. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 15 (1) : 39–70.
- LAUZANNE (L.), FRANC (J.), 1980. – Las truchas de las lagunas del valle de Hichu-Kkota. UMSA-ORSTOM, Informe 1, La Paz, 21 p., multigr.
- LAZZARO (X.), 1985. – Poblaciones, biomasa y producciones fitoplanctónicas del lago Titicaca. *Rev. Inst. Ecol.*, La Paz, 7 : 23–64.
- LEBLOND (R.), 1983. – Quelques aspects de l'alimentation et de la sélection des proies chez *Orestias ispi* Lauzanne (Pisces, Cyprinodontidae) du lac Titicaca. ORSTOM, La Paz : 29 p., multigr.
- LE CREN (E.D.), 1951. – The length-weight relationship and seasonal cycle in gonad weight and condition in the perch (*Perca fluviatilis*). *J. Anim. Ecol.*, 20 (2) : 201–219.
- LILLELUND (K.), 1975. – Pêche et pisciculture. In : Le monde animal en 13 volumes, B. Grzimek éd., Stauffacher, Zurich, 4 : 63–78.
- LINARES (O.), 1979. – Importancia del pejerrey andino (*Basilichthys bonariensis* var. *titicacaensis*). *Documenta*, 8, 70–71 : 59–64.
- LOUBENS (G.), 1966. – Biologie de *Polydactylus quadrifilis* dans le bas Ogoué (Gabon). ORSTOM, Paris, 139 p.
- LOUBENS (G.), 1989. – Observations sur les poissons de la partie bolivienne du lac Titicaca. IV. *Orestias* spp., *Salmo gairdneri* et problèmes d'aménagement. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 22 (2) : 157–177.
- LOUBENS (G.), OSORIO (F.), 1988. – Observations sur les poissons de la partie bolivienne du lac Titicaca. III. *Basilichthys bonariensis* (Valenciennes, 1835) (Pisces, Atherinidae). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 21 (2) : 153–177.
- LOUBENS (G.), SARMIENTO (J.), 1985. – Observations sur les poissons de la partie bolivienne du lac Titicaca. II. *Orestias agassii*, Valenciennes, 1846 (Pisces, Cyprinodontidae). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 18 (2) : 159–171.
- LOUBENS (G.), OSORIO (F.), SARMIENTO (J.), 1984. – Observations sur les poissons de la partie bolivienne du lac Titicaca. I. Milieux et peuplements. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 17 (2) : 153–161.
- MAC DONAGH (E.J.), 1946. – Piscicultura del pejerrey en el arrozal de la Facultad de agronomía de La Plata. *Rev. Fac. Agron. La Plata*, 26 : 33–51.
- MATSUI (Y.), 1962. – On the rainbow trout in Lake Titicaca. *Bull. Jap. Soc. sci. Fish.*, 28 (5) : 497–498.
- NION (H.), 1977. – Técnicas para la producción de semillas en cultivo de peces en América latina. FAO, Informe Pesca 159.
- PARENTI (L.R.), 1981. – A phylogenetic and biogeographic analysis of Cyprinodontiform fishes (Teleostei, Atherinomorpha). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 168 (4) : 334–557.
- PARENTI (L.R.), 1984. – A taxonomic revision of the andean killifish genus *Orestias* (Cyprinodontiformes, Cyprinodontidae). *Bull. Am. Mus. Nat. Hist.*, 178 (2) : 107–214.
- PILLAY (T.V.R.), DILL (W.A.), 1979. – Advances in aquaculture. Fishing News Books, 653 p.
- PINTO PAIVA (M.), SCHEFFER (A.C.), 1982. – Maturidade e reprodução do peixe-rei *Odontesthes bonariensis* (Valenciennes) na bacia do rio Jacuí (Brasil). *Ciênc. Cult.*, Sao Paulo, 34, 12 : 1649–1653.
- QUIROZ (A.), VILLAVERDE (F.), SARAVIA (P.), 1979. – Artes y métodos de pesca en las riberas del lago Titicaca. *Inst. Mar Perú*, Puno, 65 : 20 p.
- RINGUELET (R.), 1942. – El pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) del embalse Anzálón (La Rioja). *Notas Mus. La Plata*, 7 : 177–200.
- RINGUELET (R.), 1942. – Ecología alimenticia del pejerrey (*Odontesthes bonariensis*) con notas limnológicas sobre la laguna de Chascomus. *Rev. Mus. La Plata*, 2 : 427–461.
- RINGUELET (R.), 1943. – Piscicultura del pejerrey o atherinicultura. Suelo Argentino, Buenos Aires, 162 p.
- RINGUELET (R.), ARAMBURU (R.H.), 1961. – Peces argentinos de agua dulce. Minist. Agríc. Ganad., Buenos Aires, 7 : 98 p.

- RINGUELET (R.), FREYRE (L.R.), 1970. – La pesca del pejerrey en la laguna de Chascomus. Publ. municip., Chascomus, Argentina, 12 p.
- SCHULTZ (L.P.), 1948. – A revision of six subfamilies of Atherine fishes, with description of new genera and species. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 98 : 48 p.
- TCHERNAVIN (V.V.), 1944. – A revision of the subfamily *Orestiinae*. *Proc. Zool. Soc. London*, 114 : 140–233.
- TREVIÑO (H.), 1974. – Estudio preliminar sobre análisis de contenido estomacal de la especie *Orestias agassii* (Carachi blanco), en las localidades de Capachica, Chuiucto, Piata, Conima, en los meses de mayo, junio, julio y agosto. Tesis Univ. S. Agustín Arequipa : 60 p.
- TREVIÑO (H.), TORRES (J.), LEVY (D.A.), NORTHCOE (T.G.), 1984. – Pesca experimental en aguas negras y limpias del litoral de la bahía de Puno, Lago Titicaca, Perú. *Bol. Inst. Mar Perú*, núm. extraord., 8 (6) : 36 p.
- VALENCIENNES (A.), 1839. – Rapport sur quelques poissons d'Amérique rapportés par M. Pentland. *L'Institut*, 7 : 118.
- VALENCIENNES (A.), 1846. – Des *Orestias*. In : Histoire naturelle des Poissons. Cuvier et Valenciennes, 18, Bertrand, Paris : 221–244.
- VAUX (P.), WURTSBAUGH (W.A.), TREVIÑO (H.), MARIÑO (L.), BUSTAMANTE (E.), TORRES (J.), RICHEISON (P.J.), ALFARO (R.), 1988. – Ecology of the pelagic fishes of Lake Titicaca, Peru–Bolivia. *Biotropica*, 20 (3) : 220–229.
- VELLARD (J.), 1963. – Civilisations des Andes. Gallimard, Paris, 270 p.
- VIDAL (J.C.), 1969. – Actividades pesqueras en Rosario. Estac. hydrobiol. Rosario, Argentina, 41 p.
- VILLA (I.), SOTO (D.), 1981. – Atherinidae (Pisces) of Rapel reservoir, Chile. *Verh. Internat. Verein. Linnol.*, 21 : 1334–1338.
- VILLWOCK (W.), 1962. – Die Gattung *Orestias* (Pisces, *Microcyprini*) und die Frage der intralakustrischen Speziation im Titicaca Seengebiet. *Verh. Zool. Ges. Wien, Zool. Anz. Suppl.*, 26 : 610–624.
- VILLWOCK (W.), 1975. – Poissons volants, Cyprinodontes et Athérines. In : Le monde animal en 13 volumes, B. Grzimek éd., Stauffacher, Zurich, 4 : 402–431.
- WELCOMME (R.L.), 1979. – Fisheries ecology of floodplain rivers. Longman, London and New York, 317 p.
- WURTSBAUGH (W.A.), BUSTAMANTE (E.), TREVIÑO (H.), 1991. – Biología y pesquería del pejerrey (*Basilichthys bonariensis*) en el Lago Titicaca. *Invest. Desar. soc. Altiplano*, Puno, 34 p. (in press).
- ZUÑIGA (E.), 1941. – Régimen alimenticio y longitud del tubo digestivo en los peces del género *Orestias*. *Mus. Hist. Nat. Javier Prado*, Lima, 16 : 79–86.



## *VI.6 COMUNIDADES ASOCIADAS*



## VI.6 a Los batracios

JEAN VELLARD

El lago Titicaca y las regiones vecinas imponen condiciones de vida rudas a los batracios. La temperatura baja de las aguas, su presión baja de oxígeno, la evaporación intensa, las grandes variaciones diurnas y nocturnas de la temperatura atmosférica, las radiaciones ultravioletas e infrarrojas cuyo efecto no se conoce bien en estos animales permitieron solamente a algunas escasas formas atravesar la barrera vertical de 3.000 metros. De la numerosa fauna neotropical de los batracios, sólo representantes de cuatro géneros pertenecientes a 3 familias diferentes pudieron establecerse en las altas regiones de Bolivia y del centro del Perú. Así tenemos en el lago Titicaca y sus alrededores un sapo del género *Bufo*, una pequeña rana con bolsa, *Gastrotheca*, y dos géneros de la familia de los Leptodactylidae : *Telmatobius* y *Pleurodema*.

Esta selección muy rigurosa está acompañada de una diversificación intensa. Viviendo en condiciones biológicas límites y por consiguiente muy sensibles a ligeras variaciones del medio, los batracios andinos viven aislados en biotopos pequeños, frecuentemente separados por zonas infranqueables. En estos nichos ecológicos, las formas primitivas experimentan numerosas variaciones de su biología y de su morfología, lo que da lugar al desarrollo de formas locales, de definición difícil para el sistemático.

El género *Telmatobius*, el más difundido en las altas regiones andinas, ofrece notables ejemplos de estas variaciones sucesivas. Una misma descendencia ontológica posee, al lado de formas medias de piel verrugosa y córnea de pantanos, formas de piel gruesa y lisa, nadadoras y que viven en riachuelos ya sea herbosos o torrenciales, desarrollando formas gigantes, lacustres, que pasan su existencia bajo varios metros de agua y que suben raramente a la superficie. La vida en estos diferentes medios se acompaña de modificaciones orgánicas y estructurales profundas de la estructura histológica de la piel cuya función respiratoria se vuelve preponderante, aproximándose a la de los renacuajos y de los urodelas. Igualmente pueden observarse otras modificaciones, que conciernen la reducción pulmonar, la morfología de los miembros, la posición de los ojos y la forma de la cabeza, así como el ciclo de reproducción y el desarrollo larval.

Estas variaciones son particulares en cada zona y dan lugar a series de intergrados, de donde provienen las dificultades señaladas a menudo en la sistemática de los batracios andinos (BARBOUR y NOBLE, 1920; PARKER, 1934, 1940; VELLARD, 1951 a 1970). El examen de algunos ejemplares procedentes de diferentes sitios nos lleva a concluir en la existencia de numerosas especies y el estudio de las numerosas poblaciones conduce a secuencias de intergrados de difícil interpretación.

Al hablar de la región del Titicaca, no nos estamos refiriendo solamente al lago mismo, sus orillas, ríos y riachuelos que desembocan, y a su rebalse, el Desaguadero, sino también a los lagos vecinos que lo unían anteriormente (Umayo, Arapa) y a algunos lagos de gran altura, Lagunillas (4.250 m.) y Saracocha (4.150 m.), dependencias faunísticas del lago Mayor, situados a una centena de kilómetros y que comunican con él por el río Coata.

Tres zonas bien individualizadas pueden distinguirse en el lago Titicaca, lo que favoriza la formación de pequeñas faunas locales: al noroeste, la bahía de Puno de poca profundidad y rica en macrófitos; al centro, el lago Mayor con islas rocosas y numerosas bahías pequeñas formando biotopos particulares, aisladas por aguas profundas infranqueables para los batracios; al sur, el Huiñaimarca y sus totorales, sus rosaleras o campos de *Scirpus*.

En los alrededores del lago Titicaca una gran variedad de biotopos pequeños independientes pueden albergar batracios: lugares pantanosos, puntos de agua aislados frecuentemente de dimensiones muy reducidas, pequeños lagos o simples charcos sin comunicaciones, ricos en vegetación acuática, riachuelos herbosos o torrentes pedrosos, fuentes termales.

### **Reseña histórica de los estudios**

Los primeros batracios de los altos Andes fueron recogidos por las grandes expediciones científicas del siglo pasado. En 1841, DUMERIL y BIBRON describían las principales formas del lago Titicaca llevadas por D'ORBIGNY y PENTLAND: *Cycloramphus marmoratus* (actualmente *Telmatobius m.*), *Hyla marmorata* (act. *Gastrotheca m.*) y *Leiuperus marmoratus* (act. *Pleurodema m.*). Seis años antes, en 1835, WIEGMANN al estudiar las colecciones de MEYEN, procedentes del viaje del buque alemán "La Princesa Luisa", había creado el género *Telmatobius* para una especie del sur del Perú (*T. peruvianus*) y vuelto a describir el *Bufo spinulosus* ya señalado en Chile por MOLINA en 1782, aunque de una manera bastante imprecisa, dándole el nombre de *Rana arauco*. El viaje de CASTELNAU (1855) no trajo mucha novedad para estos animales andinos, pero en 1845 TSCHUDI señalaba la presencia de *Leiuperus viridis* y *Bufo trifolium*.

Los estudios "modernos" comienzan con los viajes de AGASSIZ, de ORTON y las publicaciones de COPE y de GARMAN en 1875 y 1877; luego en 1920 BARBOUR y NOBLE hacen una primera revisión del género *Telmatobius* y describen varias formas nuevas. NEVEU LEMAIRE en su viaje a los lagos Titicaca y Poopó sólo recoge algunos *Telmatobius*, mal identificados como *peruvianus*, y *Bufo spinulosus*. Excepto algunas notas aisladas, hay que esperar hasta 1940 las importantes memorias de PARKER, basadas en el material recogido por la expedición Percy Sladen en el lago Titicaca, para tener un estudio crítico de los batracios de esta región, subrayando al mismo tiempo las dificultades de este trabajo. A partir de 1950, VELLARD emprende el estudio de los batracios andinos, trabajando en la región del Titicaca, el Altiplano, el lago Poopó y los lagos de altura elevada de los Andes. Publica sus observaciones en una serie de memorias entre 1951 y 1970, y se dedica a precisar la sistemática de estos organismos así como su fisiología, estudiando la respiración cutánea así como también el rol de los pliegues cutáneos y del disco en estas dos especies de la región del Titicaca: *T. marmoratus* y *T. culeus*.

Finalmente hay que citar la bellísima película de COUSTEAU que tomó impresionantes vistas bajo varios metros de agua de las colonias de *T. culeus* del lago Titicaca y el informe de ROHRHIRSCH (1968) sobre este viaje.

## *Sistemática, repartición y elementos de ecología*

### EL GENERO *TELMATOBIUS*

Los *Telmatobius* son los representantes más característicos de los batracios andinos. Pertenecen a un grupo antiguo de Leptodactylidae, de formas pesadas, emparentados a los *Eupsophus* de Chile ya conocidos en el Oligoceno inferior de la Patagonia, así como a otras formas de la misma época.

PARKER (1940) insistió en la dificultad de clasificar las formas del Titicaca en unidades taxonómicas precisas. "The status to be accorded to these units is, however, a more difficult problem. The material brought back from the Titicaca Basin is subdivisible into a numero of groups, not always clearly defined".

En 1951, propuse alinear a los *Telmatobius* y sus parientes cercanos del centro del Perú, los *Batrachophrynus*, en una sub-familia aparte: los *Telmatobinae*.

En nuestras publicaciones, dividimos a los *Telmatobius* en grandes descendencias evolutivas y cada una de ellas presenta numerosas variaciones. Son reducidos para las necesidades de la taxonomía a algunos taxones específicos o subespecíficos, frecuentemente como simples formas locales. Todas las formas de la región del Titicaca se agrupan así alrededor de *T. marmoratus* D.B., la más antigua descrita, mientras que las del centro del Perú forman una cadena paralela alrededor de *T. jelskii*, PETERS. Las formas de la descendencia *marmoratus* se dividen a su vez en dos ramas principales: *marmoratus* que viven en los pantanos, riachuelos o bordes de lagos, y *culeus*, que reagrupa formas puramente acuáticas de vida lacustre; sin embargo numerosos intergrados existen entre todas estas formas (fig. 1).

La primera rama, *marmoratus*, reúne formas de tamaño medio, de aproximadamente 50-60 mm. El tipo de DUMERIL y BIBRON proviene de Guasacoma, al norte del lago y se distingue por los caracteres siguientes: piel sin pliegues, lisa o con algunas pústulas o granulaciones poco numerosas; algunas veces raras puntas córneas. La cabeza apenas más ancha que larga; el tímpano invisible; los machos con una placa córnea y espinosa en el pulgar, sin puntas pectorales; espalda gris con jaspeados más oscuros; vientre ligeramente ahumado. Las variaciones de esta rama son numerosas. La forma *rugosus* VELLARD, de La Paz, tiene la región dorsal cubierta de tubérculos ajustados, a menudo córneos. El número de estos tubérculos, su extensión en la faz plantar, las variaciones de la membrana natatoria de las patas dieron lugar a la creación de taxones a límites imprecisos (*verrugosus* COPE; *hintoni* PARKER, de Cochabamba...). Las patas se alargan en las formas de vida más acuática (*angustipes* COPE). La piel gruesa esboza un disco dorsal y granulaciones córneas en el pecho de los machos anuncian una transición (*riparius* VELLARD) con la rama *culeus*.

El cambio a las formas lacustres se establece por poblaciones propias a las diferentes bahías del Titicaca, que habitan los totorales o sobre fondos herbosos de 2 ó 3 metros. Presentan en común una talla media, la cabeza baja sin *canthus rostralis* pronunciado, más estrecha que el cuerpo. PARKER las reunió a todas con el nombre de *culeus albiventris*, notando al mismo tiempo grandes diferencias entre ellas. Casi cada bahía tiene su población distinta por algún carácter. La bahía de Puno alberga una forma media (machos 40-60 mm; hembras 50-65 mm), de color dorsal gris plomo muy oscuro y el vientre es gris claro. Es la forma *punensis* VELLARD del norte del lago. Es reemplazada al sur por la forma tipo de esta serie, *albiventris* PARKER, de tamaño un poco más grande (machos hasta 75 mm; hembra 80 mm), que se distingue a primera vista por el bello color anaranjado vivo de su vientre y las rayas de sus piernas, volviéndose blanco en líquido

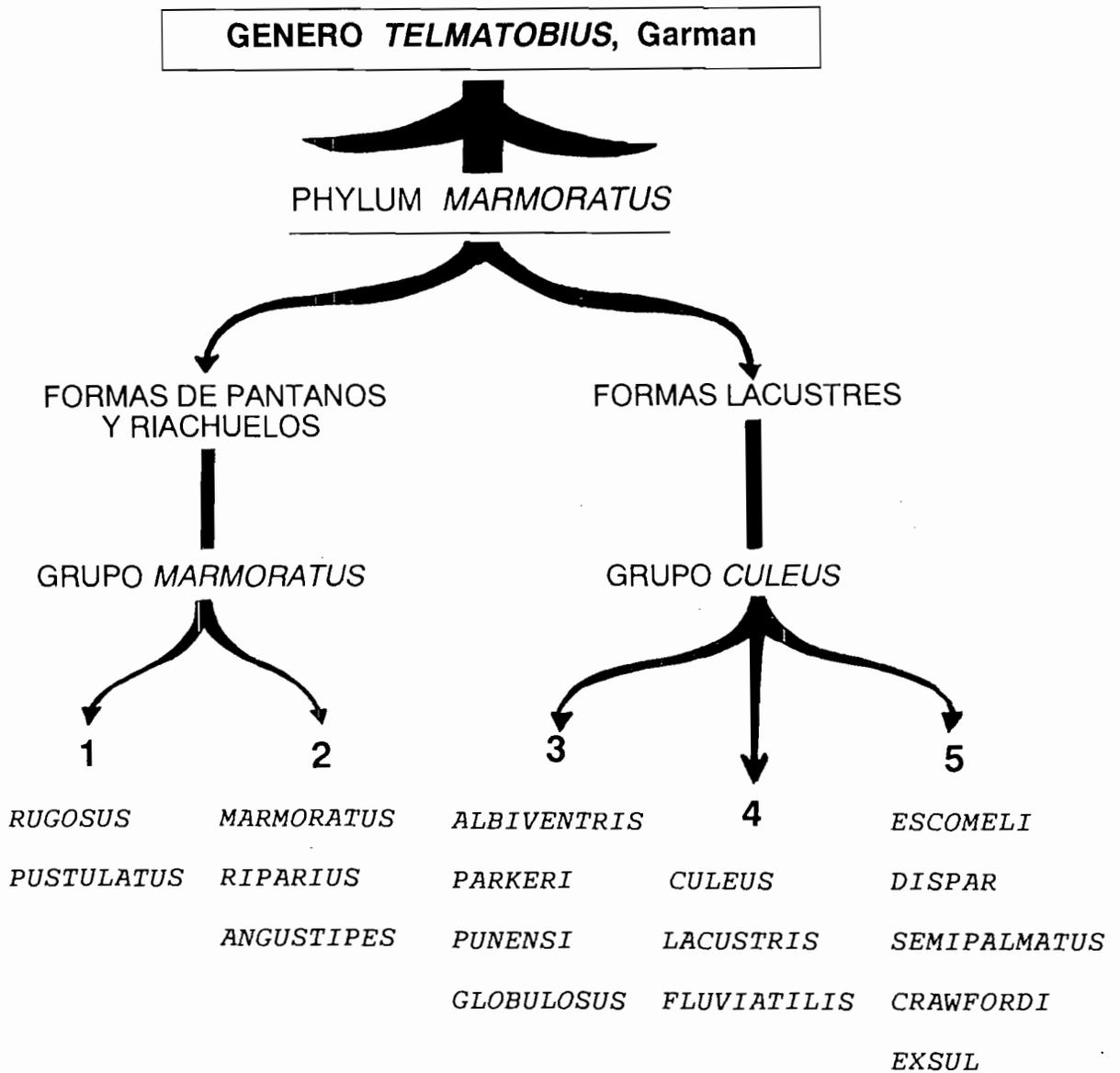


Fig. 1. - Ensayo de clasificación de los *TELMATOBIUS* de la cuenca del lago Titicaca

1: Formas con pústulas córneas - 2: Formas lisas - 3: Formas que viven en aguas poco profundas - 4: Formas que viven en aguas profundas - 5: Formas de alturas elevadas, excepto *T. exsul* (2575 m).

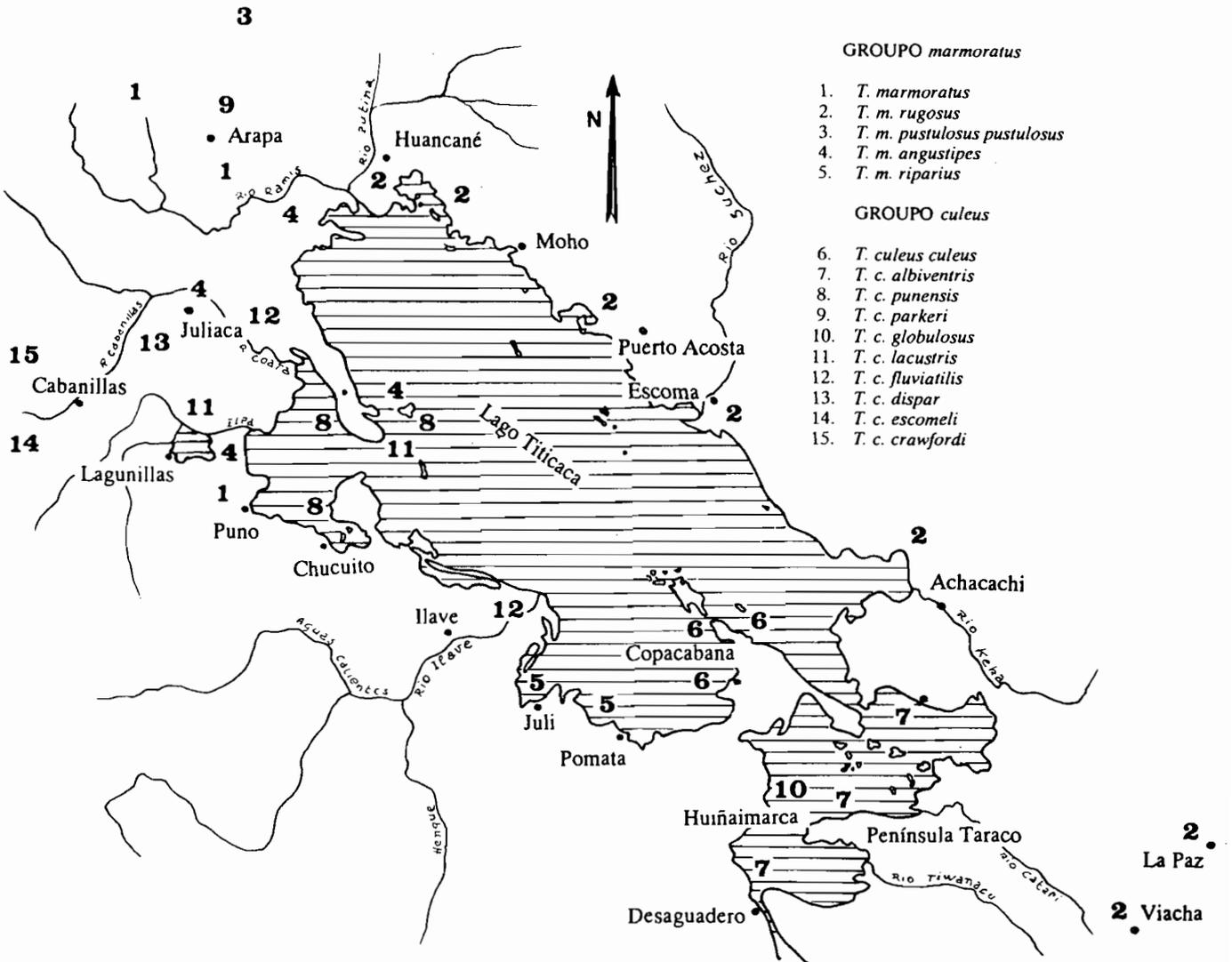


Fig. 2. - Distribución de las diferentes formas del género *Telmatobius* (grupos *marmoratus* y *culeus*) a nivel del lago Titicaca y de su cuenca.

conservador, de donde se origina el nombre dado por PARKER. Esta forma presenta un disco dorsal reducido, más marcado en los ejemplares grandes y vive en el Huiñaimarca; el tipo viene de la isla de Taquiri. Una forma de patas más largas, *parkeri* VELLARD vive en la laguna de Arapa al norte del lago Titicaca, la que ya había sido citada por PARKER (1940) en la laguna cercana de Yapupampa sin haber recibido nombre. Una última forma, *globulosus* VELLARD, originaria de la región occidental del Huiñaimarca (Copani), merece también ser mencionada. De talla pequeña, 50 mm, la cabeza es corta, más estrecha que el tronco, de cuerpo corto, las patas posteriores largas; se aproxima de algunas formas de la siguiente serie (fig. 2).

Las grandes formas lacustres viven en aguas profundas (hasta 20 metros y más ?) y se presentan bajo dos formas diferentes, *culeus* del lago Titicaca y *escomeli* de lagos de altura elevada, a más de 4.000 metros. *T. culeus* sobrepasa los 130 mm, la cabeza casi tan grande como el tronco, baja y achatada, el cuerpo y las patas envueltos en grandes pliegues flotantes particularmente visibles en ejemplares conservados, dándoles un aspecto lamentable. En animales vivos, todos estos pliegues están rellenos de líquido, lo que dobla el volumen del animal. La espalda presenta un pequeño escudo duro, liso y un poco grueso.

La segunda forma, *escomeli*, más o menos del mismo tamaño, es muy diferente a primera vista y tiene su centro de dispersión en el lago Lagunillas, situado a 4.250 metros. La cabeza es pequeña, estrecha y corta y media integrada en el escudo dorsal. Este, de naturaleza colágena, duro y con un espesor de más de un dedo, da al animal en vida un aspecto circular; se ablanda y se reduce cuando se encuentra en líquido conservador. El tipo *culeus* es de color gris verdoso con algunos puntos amarillos en la espalda, mientras que *T. escomeli* tiene una espalda de color gris, marcada de raros puntos blanquecinos, más abundantes sobre el vientre donde forman a veces jaspeados grandes.

El tipo *culeus* proviene de la región de Copacabana. Otras poblaciones de tamaño un poco más reducido y de cabeza menos ancha, se encuentran en diversas partes profundas del lago, en Ccapia, Pomata, Amantani. Las del río llave recibieron el nombre de *fluvialis* y las de los lagos cercanos (Arapa, Azángaro y otros), un poco más pequeñas, constituyen la raza *lacustris*.

Aunque diferentes a primera vista, *culeus* y *escomeli* plantean un problema taxonómico difícil de resolver, agravado por las deformaciones que aparecen en los líquidos de conservación. ¿Cuáles son las relaciones exactas entre estas dos formas?

Diversas poblaciones de *culeus* muestran variaciones numerosas que las asemejan a las de *escomeli*. Además existe colonias mixtas en las cuales las dos formas se mezclan con series intermediarias. En el río Coata, afluente del Titicaca y proveniente de Lagunillas, a 40 kilómetros del lago Mayor, fueron colectados al mismo tiempo, por ejemplo, 32 ejemplares de 100 a 125 mm. Al lado de algunos individuos de tipo *culeus* y *escomeli* bien marcado, el conjunto estaba constituido por una serie de intermediarios entre estas dos formas. ¿Colonia autónoma, o *escomeli* originarios de Lagunillas y cruzados con los *culeus* locales? Parece existir afinidades bien marcadas entre estas dos formas capaces de mezclarse. Su estado específico permanece abierto; esta población de intergrado recibió el nombre de *dispar* VELLARD.

Formas vicariantes de tamaño más pequeño acompañan a los *escomeli* en los riachuelos y pozos de agua cercanos. La descrita por PARKER con el nombre de *T. escomeli crawfordi* proviene de la laguna de Saracocha donde sin embargo no hemos podido encontrarla, a causa sin duda de la reciente llegada de truchas. Abunda por el contrario en riachuelos cercanos. Su tamaño no sobrepasa los 60 mm, la cabeza hace recordar a la del *escomeli*, pero las patas son cortas y un simple aumento de la piel reemplaza el disco de esta última. Una forma más grande (*semipalmatus*

VELLARD) vive en huecos de agua profunda del riachuelo situado a la salida del lago de Chajchora, a unos veinte kilómetros de Saracocha. Es una forma de transición de escudo más grueso.

Desde el punto de vista ontogénico, sólo existe una verdadera especie, *marmoratus*, que ha colonizado los diversos medios de la región del Titicaca, subiendo hasta 5.000 metros y sufriendo modificaciones adaptadoras tanto numerosas como variadas. Es difícil en un grupo tan multiforme, con innumerables intermediarios, establecer cortes específicos y subespecíficos definidos. Para clarificar la taxonomía de los *Telmatobius* del lago Titicaca, presentamos el cuadro 1 en el que se reconoce 2 taxones principales, *T. marmoratus* y *T. culeus* y un cierto número de formas derivadas, insistiendo en la existencia de series de intergradados entre todas estas formas.

*TELMATOBIUS MARMORATUS* Duméril y Bibron, 1841. Guasacoma.

- Forma principalmente inherente a pantanos y riachuelos.
- " *rugosus* Vellard, 1951. Calacoto (La Paz)
- " *pustulosus* Cope, 1877. Tanta (R. Vilcanota)
- " *angustipes* Cope, 1877. Juliaca
- " *riparius* Vellard, 1953. Juli

*TELMATOBIUS CULEUS* Garman, 1875. Achacachi.

- Forma de lagos y pozos de agua profundos.
- " *albiventris* Parker, 1940. Bahía de Puno
- " *punensis* Vellard, 1951. Isla Amantani
- " *parkeri* Vellard, 1951. Lago Arapa
- " *globulosus* Vellard, 1960. Copani
- " *lacustris* Vellard, 1953. Checayani (Azángaro)
- " *fluviatilis* Vellard, 1953. Río Ilave
- " *dispar* Vellard, 1953. Río Coata
- " *escomeli* Angel, 1923. Lago Titicaca ? Lagunillas
- " *crawfordi* Parker, 1940. Lago Saracocha
- " *semipalmatus* Vellard, 1953. Lago Chajchora
- " *exsul* Vellard, 1953. Yura (Arequipa)

Cuadro 1.- *Telmatobius* de la región del Titicaca y principales lugares de recolección.

Se desconoce el ciclo vital de estas formas grandes. Se encuentran a menudo reunidas en grupos muy numerosos, casi tocándose, poco activas en el fondo del agua. Nadadoras, son capaces sin embargo de ser arrastradas a grandes distancias.

Su respiración es sobre todo cutánea, favorecida por los numerosos pliegues de su cuerpo (los "baggines" de PARKER) que doblan su superficie respiratoria. Su piel gruesa muestra una vascularización intensa con verdaderos plexos que envían a la epiderme numerosos capilares que terminan a su vez por un infudíbulo en forma de ampolla, separados del exterior por una o dos células epiteliales (NOBLE, 1928; VELLARD, 1951; MACEDO, 1960). ANGEL (1923) atribuye un papel hidrostático importante a los pliegues cutáneos, que facilitan la salida a la superficie. Por el contrario el papel del escudo o manto grueso de los *escomeli* no ha sido elucidado; podría estar en relación con la actividad sexual.

### EL GENERO *PLEURODEMA*

Dos otros Leptodactylidae de tamaño pequeño acompañan a los *Telmatobius* en la cuenca del Titicaca, *Pleurodema cinerea* COPE y *P. marmorata* DUMERIL y BIBRON. Habitan lugares húmedos, y sólo llevan una vida enteramente acuática en la época de la reproducción. Durante el acoplamiento, el macho pateo el agua con sus patas posteriores, formando grandes bolas de espuma blanca del tamaño de un puño en las cuales la hembra coloca los huevos y que se disuelven al nacimiento de los renacuajos.

Ambos tienen un color gris verdoso con jaspeados negros. La especie más grande, *P. cinerea* alcanza 46 mm de longitud y se reconoce fácilmente por las dos grandes placas ovaladas de un negro brillante de su región inguinal en tanto que *P. marmorata*, más pequeña (30 a 35 mm) está desprovista de estas placas. *P. cinerea* es una especie meridional que no pasa los límites de la región del Titicaca hacia el norte, mientras que *P. marmorata* se extiende ampliamente hacia los Andes centrales del Perú.

### EL GENERO *GASTROTHERCA*

La presencia de pequeñas *Hyla*, grupo esencialmente arborícola, puede parecer inusitada en los altos Andes. Esta familia es rica en adaptaciones muy diversas, como ser las ranas pequeñas con bolsa capaces de reproducirse lejos del agua, las hembras incubando sus huevos, en parte o totalmente, en una bolsa dorsal.

La primera rana andina con bolsa fue descrita en 1841 en Cuzco por DUMERIL y BIBRON con el nombre de *Hyla marsupiata* cuyo tipo está en el Museo de París. Dos años más tarde, en 1843 FITZINGER, creó para ella el género *Gastrotheca*

A lo largo de los Andes orientales, desde Bolivia hasta el Ecuador, existen diversas especies de este género cuya sinonimia es todavía confusa. La forma del Titicaca, *G. boliviana* se debe a STEINDACHNER (1892). De tamaño mediocre, 35-40 mm, la cabeza es tan grande como larga. Se reconoce fácilmente por sus largas patas posteriores que poseen ventosas digitales muy reducidas. La espalda es de color gris verdoso con manchas oceladas poco nítidas; la piel está cubierta de finas granulaciones.

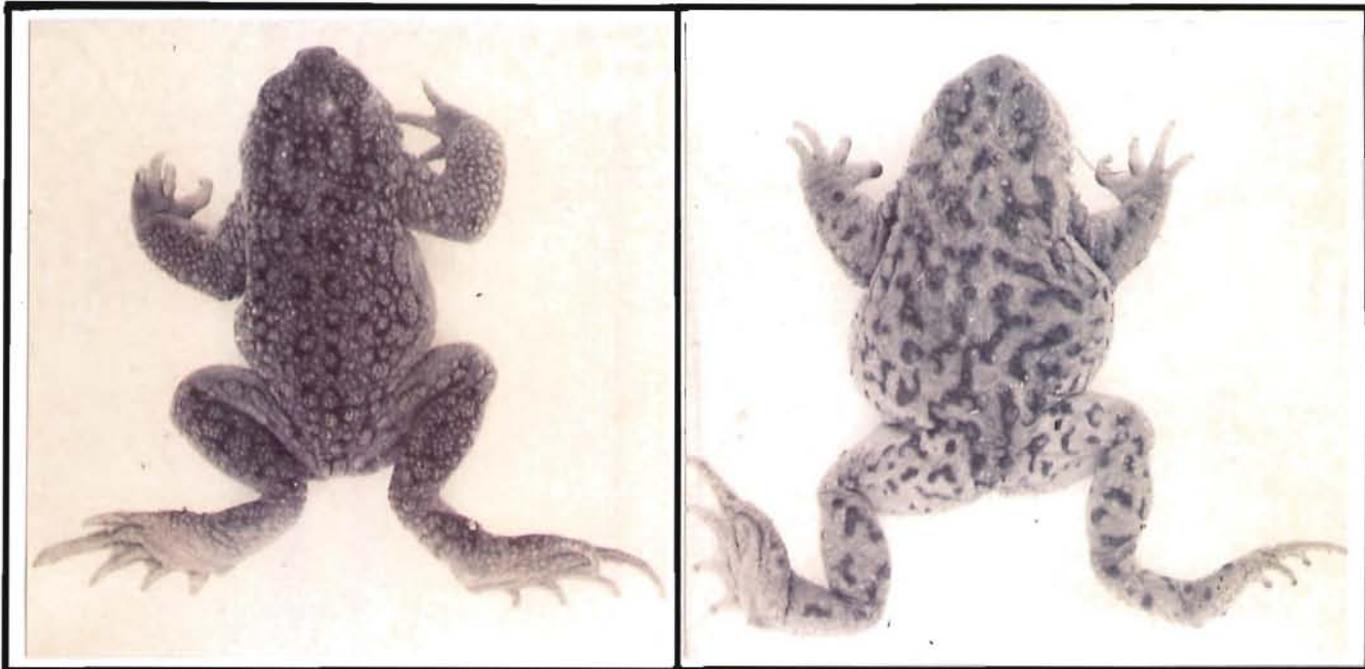
Cuando la hembra está en gestación, ella muestra en la base del dorso una abertura alargada, de bordes arrugados, que comunican con una gran bolsa dorsal conteniendo un pequeño número de huevos o de renacuajos en evolución hasta la forma tetrápoda. Sin ser abundante esta especie posee una dispersión amplia. Busca los lugares húmedos, bajo piedras, pero también se encuentra lejos del agua. El tipo proviene de Calacoto (La Paz); se la encuentra en todos los alrededores del lago Titicaca, en Tihuanacu, y aún más lejos, hasta Potosí por ejemplo.

### EL GENERO *BUFO*

La única especie de sapo, *Bufo spinulosus*, fue descrita en 1835 por WIEGMANN de ejemplares del sur del Perú. Especie típicamente andina, posee una distribución geográfica extensa, desde Chile y Argentina hasta el Ecuador, y ha sido dividida en varias formas geográficas. La del lago Titicaca es la forma tipo *spinulosus spinulosus*.



*Telmatobius culeus*, forma de Huatajata,



*Bufo spinulosus spinulosus*, ♂ (izquierda), ♀ (derecha). Forma de Puno.

El dimorfismo sexual es bien marcado. El macho (alrededor de 70 mm) tiene la espalda y las patas cubiertas de rosetas glandulares ajustadas formadas de una gran glándula central y lenticular rodeada de un círculo de 6 a 7 pequeñas puntas córneas que se atenúan fuera del período nupcial. La coloración es gris verdosa, las rosetas estando rodeadas de un círculo negro. La hembra (80 mm) presenta formaciones glandulares bajas, sin puntas córneas, de color gris verdoso con numerosas manchas dorsales irregulares, negras, en forma de X o Y.

Los jóvenes recién transformados, de aproximadamente 20 mm, son de color negro o gris oscuro, con la extremidad de las patas anaranjadas. Fueron descritas por WIEGMANN con el nombre de *Phryniscus nigricans*.

### ***Los Batracios y su importancia cultural***

Los batracios juegan un papel importante entre las poblaciones indígenas, Aymaras o Quechuas y nunca son maltratados. Las ranas o kayra (*Telmatobius* y *Paludicola*) están asociadas a ritos de fecundidad y clasificadas entre los "elementos fríos". Las especies grandes sirven para preparar un caldo útil en caso de anemia, de astenia, de tuberculosis y de esterilidad femenina. Un animal vivo se aplica localmente en casos de inflamación. Comer una rana pequeña viva es un remedio soberano en las fiebres y tifus exantemático. En la región del Titicaca no entran en la alimentación, como en otras partes de los Andes.

También se los relaciona a ritos mágicos. El gran *T. culeus* es un animal sagrado y tuvimos a menudo grandes dificultades para obtenerlo. Se lo asocia a la lluvia. En tiempo de sequía, los indios de la Isla del Sol abandonan una o dos ranas en jarrones angostos, plantados en la cima de alguna montaña. Los sapos "lloran", llamando a la lluvia que no tarda en venir, la que hace desbordar el jarrón y les permite volver al lago. En caso de sequía prolongada, la ceremonia se reviste de mayor importancia colectiva.

Un grupo de adivinos, los yatiris conducen a una hembra de huankela (*T. culeus*) a una montaña sagrada, Ccapia, al sur del lago donde se encuentra un lago profundo. Después de numerosas ceremonias y ofrendas al borde del agua, hacen "llorar" a la hembra; un macho aparece en la superficie y se la lleva con él. Pronto volverá a llover.

Los sapos (hampatu) son empleados en fricciones en ciertas afecciones cutáneas, pero sirven sobre todo para preparar maleficios bastante temidos.

## VI.6 b *Los ofidios*

JEAN VELLARD

Una sola especie de serpiente, de pequeño tamaño, habita las altas regiones del Perú y de Bolivia: *Tachymenis peruviana*. Fue descrita en 1835 por WIEGMAN con su nombre actual de un ejemplar recogido por MEYEN en los Andes del sur del Perú; dos años más tarde SCHLEGEL la volvía a bautizar con el nombre de *Coronella chilensis*, en tanto que TSCHUDI la relacionaba al género *Ophis* y YAN al género *Mesotis*. Hubo varias tentativas para separarla en variedades o subespecies locales que no han tenido mayor acogida.

### *Diagnosis*

Es una pequeña culebra que no sobrepasa los 40 a 50 centímetros. La cola es corta, un poco más larga en el macho; de forma bastante achatada, especialmente cuando se irrita. Su coloración general varía del gris verdoso al amarillo verdoso. De cada lado de la espalda corre una línea de puntos gruesos gris oscuro, a veces confluentes, y una doble línea de puntos semejantes sobre las ijadas. Numerosas escamas son ligeramente ahumadas en su punta. La cabeza está marcada de dos largas marcas grises alargadas en la nuca. El vientre es de color gris claro con un punteado gris más o menos abundante donde se distinguen dos líneas medianas y una línea lateral de puntos más gruesos. Posee 8 escamas supralabiales, raramente 7; 19 laterales, las ventrales varían de 139 a 149.

Es una especie opistóglifa cuyos dientes posteriores tienen una cavidad abierta, que comunica con una glándula supralabial de aproximadamente 7.5 mm de longitud por 4.5 mm de ancho y con un peso medio de 55 miligramos. Debido a esta disposición no es peligrosa para el hombre, además es poco agresiva y sólo muerde cuando se la coge en la mano.

### *Distribución y ecología*

Su distribución geográfica es muy extensa. En las regiones montañosas del sur de Chile y de Argentina, vive a baja altura, y asciende progresivamente al dirigirse a los Andes. En Bolivia y el Perú, se la encuentra entre 3.000 y 4.000 metros de altura.

Nocturna y poco activa, se la ve raramente. Sin embargo es bastante abundante en las orillas del Titicaca, en lugares húmedos en los que se esconde bajo piedras, en huecos y en taludes que rodean el lago.

Se alimenta sobre todo de pequeños batracios, como ser los *Pleurodema* que son muy sensibles a su veneno. Especie vivípara, fecunda 7 a 10 embriones. La época de fecundación es en octubre y noviembre, los meses de mayor actividad de esta especie en la región del Titicaca. En invierno, después del mes de mayo, se encierra bajo piedras o en huecos y es difícil encontrarla.

ORSTOM Fonds Documentaire

N° : 36 642, ex 1

Cote : A



Su veneno es relativamente tóxico y muy doloroso. Los batracios, *Paludicola* o *Telmatobius*, sucumben en algunos minutos con dosis correspondientes de 1 ó 2 mg de extracto de glándula, después de una parálisis rápida que comienza en la parte posterior, sin contracturas, y luego de una abolición de los reflejos. El corazón continúa de batir algunos minutos después de la muerte aparente. El sapo andino es muy resistente pero los lagartos del género *Liolaemus* son bastante sensibles.

En el hombre, la mordida provoca accidentes de regular gravedad con edema local, tumefacción moderada y fiebre (GIGOUX, 1940 ; BARROS, 1958 ; TOBAR, 1942, 1958).

## VI.6 c La avifauna

CLAUDE DEJOUX

Pese al reducido número de estudios sobre la avifauna del lago Titicaca, es no obstante posible presentar una imagen bastante completa de las especies que pueblan sus orillas e islas, a partir de los trabajos de NIETHAMER (1953), APARICIO (1957), ADGER SMYTH (1971), HUGHES (1977) y KEMPF MERCADO (1985), así como a partir de nuestras propias observaciones efectuadas en la parte boliviana del lago.

El lago Titicaca no constituye un ecosistema aislado con una avifauna particular. Las especies que se encuentran tienen generalmente una extensa distribución, tanto en el Altiplano como en las cordilleras. En cambio algunas especies pueden ser encontradas en otros medios lacustres de estas dos regiones y no ser observadas nunca (o muy raramente) en el lago.

La siguiente lista, no exhaustiva, presenta un panorama de las principales especies que viven en el lago así como también de aquéllas que viven en sus alrededores. Las especies marcadas con un asterisco viven generalmente al borde del lago. Aquéllas marcadas con dos asteriscos son especies más estrechamente ligadas a los medios acuáticos; y aquéllas con tres asteriscos están siempre presentes en el lago. Hemos intentado presentar en esta lista los nombres nativos y en inglés de las especies citadas.

Después de esta lista, presentamos algunas indicaciones ecológicas de las especies más características del biotopo lacustre.

### Aspecto taxonómico

#### TINAMIFORMES

##### TINAMIDAE

- \* *Nothura maculosa agassizi* (BERLEPSH y STOLZMANN). "Codorniz", "inambu chico común", "spotted Nothura".

#### COLUMBIFORMES

##### COLUMBIDAE

- \* *Zenaidura macroura hypoleuca* (BONAPARTE). "Paloma".
- \* *Metriopelia melanoptera melanoptera* (MOLINA). "Tórtola", "palomita moteada", "bare faced ground dove".

#### GRUIFORMES

##### RALLIDAE

- \*\*\* *Ortigonax ryrhynchus tschudii* (CHUBB). "Gallineta común", "plumbeous rail".
- \*\*\* *Gallinula chloropus germani* (ALLEN). "Tika", "gallineta de agua".
- \*\*\* *Fulica americana peruviana* (MORRISON). "Ajoya", "gallareta americana", "american coot".
- \*\*\* *Fulicula gigantea* (EYDOUX & SOULEYET). "Choka", "gallareta gigante", "giant coot".

#### PODICEPEDIFORMES

##### PODICEPEDIDAE

- \*\* *Podiceps rolland chilensis* (LESSON). "Zambullidor", "maca común", "patito pumpún", "white-tufted grebe".
- \*\*\* *Centropelma micropterum* (GOULD). "Ninra", "maca alicorto", "short-winged grebe".

#### CHARADRIIFORMES

ORSTOM Fonds Documentaire

N° 36 64 3, ex 2

Cote A

## LARIDAE

- \*\*\* *Larus serranus* (TSCHUDI). "Gaviota andina", "kellwa", "andean gull".
- \*\* *Larus pipixcan* (FRANKLIN). "Gaviota menor", "Franklin's gull".

## CHARADRIIDAE

- \* *Vanellus resplendens* (TSCHUDI). "Continela", "tero serrano", "andean lapwing".
- \* *Charadrius alticola* (BERLEPSCH & STOLZMANN). "Chorlito serrano", "puna plower".
- \*\* *Tringa melanoleuca* (GMELIN). "Chorlo mayor patiamarillo", "greater yellowlegs".
- \*\* *Tringa solitaria* (WILSON). "Chorlito solitario".
- \*\* *Tringa flavipes* (GMELIN). "Chorlo patas amarillas", "lesser yellowlegs".
- \*\* *Capella paraguayae andina* (TACZANOWSKI). "Sak'a-Sak'a".

## RECURVIROSTRIDAE

- \*\* *Himantopus himantopus mexicanus* (MULLER). "Ccota-ano".

## PHALAROPODIDAE

- \*\* *Steganopus tricolor* (VIEILLOT). "Falaropo tricolor", "Wilson phalarope".

## CICONIFORMES

## THRESKIORNITHIDAE

- \*\*\* *Plegadis ridgwayi* (ALLEN). "Rua-rua", "chuwankera", "cuervillo de la puna", "puna ibis".

## ARDEIDAE

- \*\* *Nycticorax nycticorax hoactli* (MOLINA). "Zonzon", "pájaro bobo", "martineta".

## ANSERIFORMES

## ANATIDAE

- \* *Chloephaga melanoptera* (EYTON). "Huallata", "ganso andino", "andean goose".
- \*\*\* *Anas georgica spinicauda* (VIEILLOT). "Pato del lago", "pato cola aguda", "yellow-billed pintail".
- \*\*\* *Anas flavirostra oxypterum* (MEYEN). "Ita", "pato barcino", "pato piojoso", "speckled teal".
- \*\*\* *Anas versicolor puna* (TSCHUDI). "Kankana", "pato puna", "puna teal".
- \*\*\* *Anas cyanoptera orinomus* (OBERHOLSER). "Junta", "puka", "pato ala azul", "cinnamon teal".
- \*\*\* *Oxyura ferruginea* (EYTON). "Pana", "pato zambullidor", "andean ruddyduck".

## PELECANIFORMES

## PHALACROCOSIDAE

- \*\* *Phalacrocorax vigua vigua* (VIEILLOT). "Mehke".

## FALCONIFORMES

## FALCONIDAE

- \* *Phalcoboenus megalopterus megalopterus* (MEYYEN). "Cuervo", "matamico cordillerano", "mountain caracara".
- \* *Circus cinereos* (VIEILLOT). "Aguila", "anka".
- \* *Falco falco femoralis pinchinchae* (VIEILLOT). "Cernicalo", "halcón", "aplomado falcon".
- \* *Falco sparverius cinnamominus* (CORY). "Kilincho", "halconcito colorado", "american kestrel".

## PSITTACIFORMES

## PSITTACIDAE

- \* *Bolborhynchus aurifrons orbynesysus* (SOUANCE). "Kitaloro", "catita andina", "mountain parakeet".

## APODIFORMES

## TROCHILIDAE

- \* *Patagona gigas peruvianus* (BOUCARD). "Picaflor gigante", "giant hummingbird".

## PICIFORMES

## PICIDAE

- \* *Colaptes rupicola puna* (CABANIS). "Pito", "carpintero de las piedras", "andean flicker".

## PASERIFORMES

## FURNARIDAE

- \* *Geositta cunicularis titicacae* (PHILIPPI & LANDBECK). "Kiti-kiti", "pampero común", "common miner".

## CINCLIDAE

- \*\* *Cinclus fuscus albiventris* (SCLATER). "Mirlo acuático".

## TYRANNIDAE

- \* *Muscisaxicola capistrata* (BURMEISTER). "Dormilona corona castana", "ground tyrant".
- \* *Lessonia rufa rufa* (SCLATER & SALVIN). "Negrito", "rufous backed negrito".
- \* *Tachuris rubigaster alticola* (BERLEPSCH & STOLZMANN). "Siete colores", "many-colored rush tyrant".

## TURDIDAE

- \* *Turdus chiguango chiguango* (D'ORBIGNY & LAFRESNAYE). "Chiguengo".

## HIRUNDINIDAE

- \* *Petrochelidon andecola andecola* (LAFRESNAYE & D'ORBIGNY). "Golondrina andicola", "andean swallow".

## TROGLODYTIDAE

- \* *Troglodytes musculus puna* (BERLEPSCH & STOLZMANN). "Ruiz senior", "chichurico", "tropical house wren".

## MOTACILLIDAE

- \* *Anthus furcatus brevirostris* (TACZANOWSKI). "Bisbitos", "cachirla de una corta", "short-billed pipit".

## FRINGILLIDAE

- \* *Spinus atratus fasciatus* (D'ORBIGNY & LAFRESNAYE). "Jilguero", "cabecita negra oscura", "negrillo", "black siskin".
- \* *Sicalis uropygialis uropygialis* (LAFRESNAYE & D'ORBIGNY). "Kelluncho", "jilguero cara gris", "bright-rumped yellow finch".
- \* *Zonotrichia capensis pulacayensis* (MANEGEAUX). "Pichisanka".
- \* *Phrygilus plebejus plebejus* (TSCHUDI). "Fringilo plebeyo", "ash-breasted sierra finch".

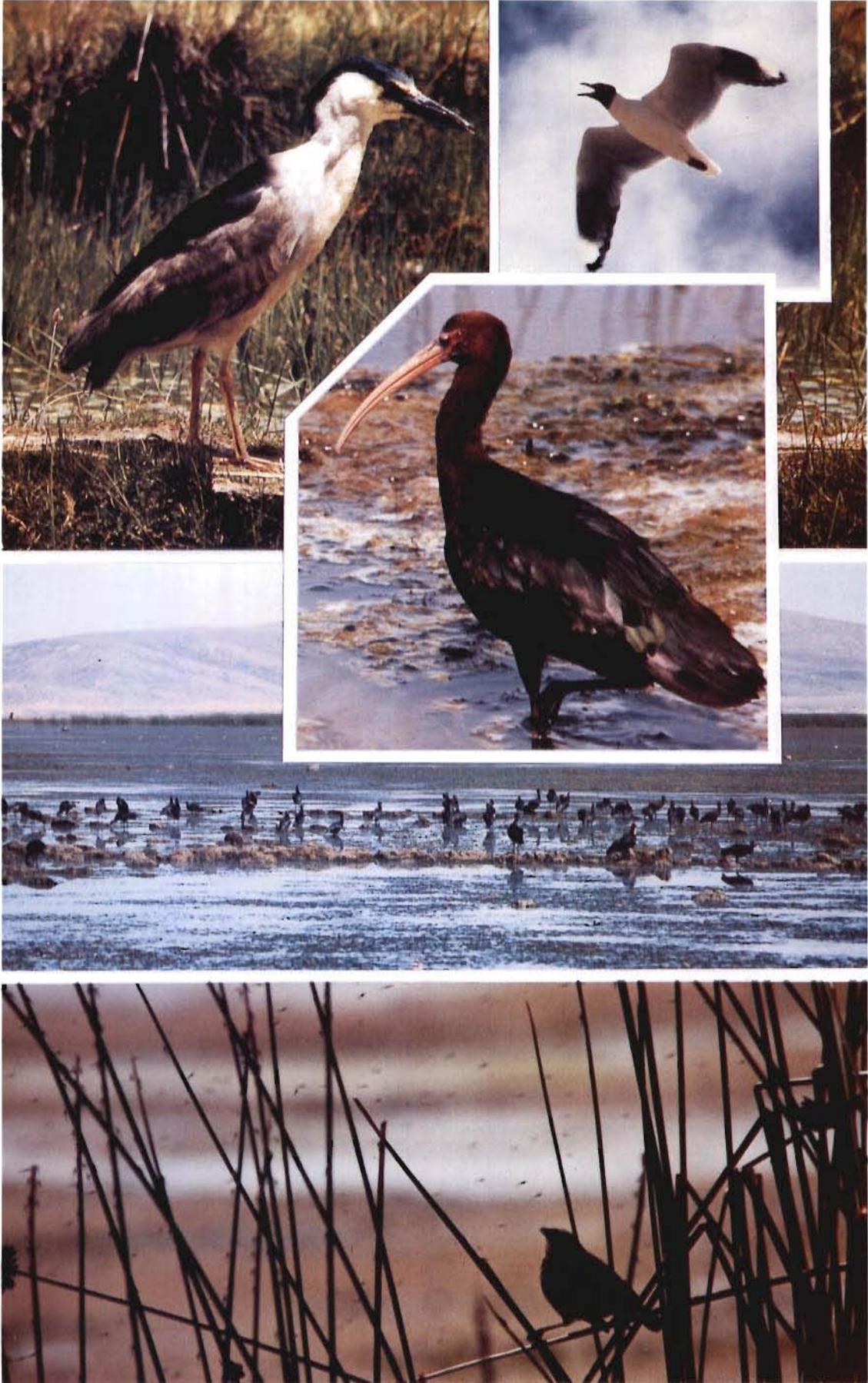
## FURNARIDAE

- \* *Phleocryptes melanops schoenobaenus*. "Totorero", "wren-like rushbird".

## Elementos de ecología

Teniendo en cuenta que la lista mencionada arriba no es exhaustiva, se aprecia que el lago, sus orillas y sus islas están pobladas por una avifauna bien diversificada : se señalan más de 13 grupos, 25 familias y 50 especies diferentes. Pese a ello, no se puede considerar al lago Titicaca como a un distrito biogeográfico particular y ninguna especie está estrictamente ligada a este biotopo. El término de distrito biogeográfico del Altiplano sería una realidad ecológica mucho más apropiada.

Algunas especies de aves que pueblan las riberas del lago Titicaca. Arriba a la izquierda : *Nycticorax nycticorax*, arriba a la derecha : *Larus serranus* ; en el centro : concentraciones del ibis negro *Plegadis ridgwayi* en la bahía de Achacachi y vista del pájaro; abajo : pequeño passeriforme alimentándose de dípteros Chironominae adultos, en los totorales (fotos : C. DEJOUX).





Entre las 50 especies mencionadas, 28, o sea el 56 %, no están ligadas al medio acuático y se encuentran en numerosos lugares del Altiplano si es que disponen de alimento. Las orillas del lago son una región rica, con una agricultura generalmente más desarrollada y diversificada que en el resto del Altiplano, lo que induce una zona de atracción en las orillas para numerosas especies de pájaros, permaneciendo éstos de manera casi continua en estos lugares. Entre las especies presentes se encuentra el conjunto de los passeriformes citados (los *Phleocryptes melanops* están estrechamente ligados a los totorales), así como grupos más cosmopolitas entre los cuales están los columbiformes o falconiformes.

Diez especies son formas inherentes a los medios acuáticos, aunque no constituyen un grupo permanente y denso a la escala del lago. Son los limícolas como por ejemplo los Charadriidae que disponen tanto de biotopos apropiados (lodazales o zonas pantanosas poco profundas) como de abundante alimento, aunque es raro observar grandes concentraciones. En cambio, un ciconiforme (*Plegadis ridgwayi*), que frecuenta biotopos similares en el fondo de las grandes bahías poco profundas puede observarse en grandes bandadas, buscando invertebrados acuáticos, en macrofitas o sobre sedimentos desnudos. Otras especies como *Cinclus fuscus* o *Podiceps rolland chilensis* son muy poco abundantes y se logra observarlas generalmente de manera fortuita.

La avifauna de base del lago Titicaca está formada por una docena de especies. Lariidae, Rallidae y Anatidae las agrupan casi a todas. Se puede observar la gaviota andina permanentemente en los alrededores del lago, tanto en el agua como a lo largo de las orillas. En la época del máximo de emergencia de un Quironómido (octubre-noviembre), éstas abandonan momentáneamente su explotación de la ictiofauna para volverse estrictamente insectívoras, surcando el Huiñaimarca y devorando estos Dípteros.

Los Rallidae viven en los totorales donde anidan y se refugian. *Fulicula americana peruviana* es actualmente con certeza la forma más común, así como, con menor grado, *Gallinula chloropus*. Además estos dos pájaros son muy frecuentes en todos los medios lacustres del Altiplano ricos en macrofitas donde encuentran su alimento, sirviéndoles las totoras sólo de abrigo y algunas veces de apoyo a su nido. Señalada en la bahía de Puno (APARICIO, 1957; ADGER SMYTH, 1971), no logramos ver nunca a *Fulicula gigantea* en la parte boliviana del lago, mientras que es muy frecuente en los pequeños lagos del Altiplano norte.

Por lo menos cinco especies de patos pueblan regularmente el lago. Se encuentran raramente en grupos grandes, generalmente están por parejas o pequeños grupos de 5 a 10 individuos como máximo. Comparten el área de las fúlicas y se alimentan en las macrofitas inmersas, al límite de los totorales. Su densidad parece haber aumentado, probablemente debido al descenso progresivo del nivel del lago que se acompaña de un aumento de las praderas de totoras y sobre todo de una mayor importancia de las zonas de macrofitas inmersas. En 1986, eran muy raras durante la crecida del lago; actualmente su abundancia es parecida a la que observamos en 1983, cuando el nivel del lago era un poco inferior al actual.

Finalmente debemos señalar dos especies de pájaros acuáticos que no han sido prácticamente nunca observados en el lago o en sus orillas pero que son abundantes en el Altiplano: el ganso de los Andes (*Chloephaga melanoptera*) que se encuentra todo el año en los valles altos de la cordillera y en el conjunto del Altiplano, y un pequeño flamenco: *Phoenicopterus ruber chilensis*, muy abundante en el lago Poopó y en los medios lacustres planos y salados del Altiplano sur. La primera especie es muy arisca y prefiere quizás la soledad de los valles de la cordillera, mientras que la segunda busca preferentemente aguas más saladas que las del Titicaca, donde se desarrollan masivamente los copépodos que forman la base de su alimentación.

La población de pájaros del lago Titicaca, además de sus variaciones en el curso del año debidas a la alternancia de las estaciones y a la etología de las especies, cambia también a la escala plurianual. De esta manera, al comparar la lista establecida por APARICIO en 1957, basada sobre observaciones efectuadas a principios de los años 50, figuran numerosas especies que no se han vuelto a mencionar más en trabajos ulteriores. Sin excluir el hecho de que identificaciones erróneas hayan sido realizadas cuando los especímenes no fueron capturados, es también probable que los cambios ocurridos en el ecosistema lacustre sean la causa de una modificación de las

poblaciones de pájaros. También es posible que las recientes observaciones hayan sido geográficamente muy limitadas o muy cortas en el tiempo para hallar estos diferentes taxones.

De manera indicativa, a continuación presentamos una lista de algunas especies señaladas en la publicación de APARICIO (1957), y que no han vuelto a aparecer en trabajos más recientes.

- *Colymbus occipitalis occipitalis* (= *Podiceps occipitalis* GARNOT). Columbiforme.
- *Colymbus occipitalis juninensis* (= *Podiceps calipareus juninensis*). Columbiforme.
- *Phalacrocorax olivaceus olivaceus* HUMBOLDT. Pelecaniforme.
- *Ardea candidissima* (= *Leucophoyx thula thula* MOLINA). Ciconiforme.
- *Nycticorax nycticorax Tayazu-guira* VIEILLOT. Ciconiforme.
- *Theresticus caudatus Branickii* BERLESPH y STOLZMANN. Ciconiforme.
- *Plegadis falcinellus* GUARAUNA. Ciconiforme.
- *Heteronetta atricapilla* (= *Anas atricapilla*). Anseriforme.
- *Anas cyanoptera cyanoptera* VIEILLOT (= *Querquedula cyanoptera*). Anseriforme.
- *Querquedula flavirostris* VIEILLOT (= *Querquedula crecoides*). Anseriforme.
- *Anas specularioides alticola* (= *Anas cristata alticola* MENEGAUX). Anseriforme.
- *Rhynchaspis maculatus* (= *Anas platalea*). Anseriforme.
- *Merganetta leucogenis* (= *Merganetta turneri* SCLATER y SALVIN). Anseriforme.
- *Fulicula leucoptera* VIEILLOT. Gruiforme.
- *Rallus salinasi* PHILIPPI (= *Laterrallus jamaicensis salinasi*). Gruiforme.
- *Rallus uliginosus* PHILIPPI (= *Rallus antarticus* KING). Gruiforme.
- *Oreopholus ruficollis* (= *Charadrius ruficollis* WAGLER). Charadriiforme.
- *Squatarola squatarola* LINNE (= *Tringa squatarola*). Charadriiforme.
- *Larus maculipennis* LICHTENSTEIN (= *Larus glaucodes* (MEYEN). Charadriiforme.
- *Larus dominicanus* LICHTENSTEIN. Charadriiforme.

Si se toma en cuenta estas 20 especies que están notablemente ligadas al medio acuático, finalmente son más de 40 especies que viven de manera más o menos permanente en estrecho contacto con el lago, encontrando abrigo y alimento; dicho número permite calificar a la avifauna del lago Titicaca como muy diversificada. En cambio, actualmente el número de individuos es muy pobre.

Como en la mayoría de los medios lacustres profundos, la zona litoral es la más frecuentada y la que posee las mayores concentraciones de pájaros. Los grandes totorales del Huiñaimarca y de las bahías poco profundas del Lago Mayor (Puno, Ramis, Achacachi) son de suma importancia para la avifauna, además del hecho que la vegetación inmersa que los rodea posee una alimentación abundante. Esta zona siendo por definición la más inestable, al ser la primera afectada por las variaciones de nivel, es evidente que cualquier manipulación del balance hidrológico del lago que ocasione una estabilidad de la franja vegetal será benéfica para el desarrollo de numerosas especies. Sin embargo, no hay duda que una estabilidad muy grande de nivel del espejo de agua induciría una profunda modificación en la sucesión de las especies, inclusive de la desaparición local de algunas de ellas. Esto afectaría particularmente a aquéllas que en abundancia pueblan el lago solamente durante sus fases hidrológicas extremas, ya sea cuando las aguas bajas descubren grandes lodazales, ya sea cuando las aguas altas provocan la inundación de extensas superficies.

Los pájaros que viven en el lago Titicaca efectúan diferentes tipos de migraciones y algunos son grandes migradores procedentes de regiones muy alejadas. Es el caso, por ejemplo, de los numerosos Charadriidae, que ya sea vienen de Norteamérica, ya sea del extremo sur siguiendo la cadena andina. Así, *Tringa squatarola*, cuyo centro de dispersión está en el Canadá, aparece regularmente en invierno en las orillas del lago para volver a irse antes del verano. Al contrario, *Pluvialis dominicus dominicus* llega al lago procedente de las regiones árticas en la primavera y se va a invernar en abril a la Patagonia. Un fenómeno similar caracteriza *Oreopholus ruficollis* que deja las orillas del lago en el mes de octubre y vuelve al extremo sur del continente (APARICIO, 1957).

Junto a los grandes migradores, otras especies efectúan desplazamientos en altitud que dependen generalmente tanto de las variaciones de los factores físicos del medio (temperatura y nivel de las aguas), como de la disponibilidad de sus alimentos preferidos. Estos movimientos verticales que pueden conducirlos del nivel del mar hasta el lago (*Larus dominicanus*) pueden también llevarlos a altitudes más elevadas que la del Titicaca, como es el caso para la garza blanca (*Casmerodius albus*) que aparece al final de la época de lluvias, o también para *Plegiadis ridgwayi* que después de haber consumido el alimento disponible del lago Titicaca en período de aguas altas, migra hacia los lagos de mayor altitud.

Por último, un tercer tipo de migración concierne los pájaros que se desplazan en el Altiplano buscando óptimas condiciones tróficas, pasando así de uno a otro medio acuático, según la abundancia de sus alimentos preferidos, alimentos cuya ocurrencia depende en general de características físicas bien precisas de las lagunas.

La caza es, de una manera general, muy poco practicada alrededor del lago, al menos por los ribereños, lo que explica que aún se puede observar a una distancia razonable la mayoría de las especies acuáticas.

## Referencias

- ADGER SMYTH (J.), 1971. – Observaciones ornitológicas en la región del lago Titicaca, Perú-Bolivia. UNTA, Puno, 4 : 76-99.
- ALLEN (W.R.), 1922. – Notes on the Andean Frog, *Telmatobius culeus* Garman. *Copeia*, 106 : 52-54.
- ANGEL (F.), 1923. – Sur un batracien nouveau du Pérou appartenant au genre *Telmatobius*. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 6 : 107-111.
- Anon., 1974. – Observaciones sobre alimentación de anfibios del lago Titicaca en la bahía de Piata. Inst. Mar Perú, Puno, 5 p.
- APARICIO (M.), 1957. – Aves del lago Titicaca. UNTA, Puno : 120 p., multigr.
- BARBOUR (T.), NOBLE (G.N.), 1920. – Some amphibians from northwestern Peru. *Bull. Comp. Zool.*, 63 : 393-421.
- BARBOUR (T.), NOBLE (G.N.), 1921. – Amphibians and Reptiles from Southern Peru. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 57 : 609-620.
- BARROS (R.), 1958. – Citado por TOBAR (R.). *Bol. Hosp. Viña del Mar*, 14 (4), p. 173.
- BOULENGER (G.A.), 1882. – Catalogue of the Batrachia salienta in the collection of the British Museum, London. Ed. 2, 563 p.
- BOULENGER (G.A.), 1894. – On the genus *Phryniscus* of Wiegmann. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 14 (6) : 374-375.
- BOULENGER (G.A.), 1905. – Description of new tailles batracians in the collection of the British Museum. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 16 (7) : 180-184.
- CASTELNAU (F. de), 1855. – Expédition dans les parties centrales d'Amérique du Sud, 7. Animaux nouveaux ou rares. Paris, 2, 86 p.
- COPE (E.D.), 1874. – On some Batrachia brought from the Upper Amazon by professor Orfon. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, 26 : 120-132.
- D'ORBIGNY (A.), 1835-1847. – Voyages dans l'Amérique méridionale. Pitois-Levrault et Cie., Paris, 7 tomes, 11 vol.
- DUMERIL (C.), BIBRON (G.), 1841. – Erpétologie générale ou Histoire naturelle complète des Reptiles. 8, 452 p.
- ESCOMEL (E.), 1929. – Fauna de Arequipa : obras científicas. Lima, 1, 176 p.; 2, 297 p.
- ESPADA (M. J. de la), 1875. – Viaje al Pacífico, Vertebrados, Batracios. *J. Ac. Lisboa*, 3, 621 p.
- FITZINGER (L.), 1843. – Systema Reptilium. 1, 105 p.
- GARMAN (S.W.), 1876. – Batracians, Reptiles. In : Exploration of Lake Titicaca. A. Agassiz and S.W. Garman. *Bull. Mus. Comp. Zool.*, 3, 276-278.
- GIGOUX (E.R.), 1940. – Los ofidios chilenos. *R. Mus. Nac. Hist. Nat.*, 18, 5.
- HUGHES (R.), 1977. – Franklin's gulls *Larus pipixcan* at Lake Titicaca, Peru. *Biotropica*, 9 (1) : 52.
- HUTCHINSON (J.), HAINES (H.), ENGBRETSON (G.), 1976. – Aquatic life at high altitude. Respiratory adaptations in the Lake Titicaca frog, *Telmatobius culeus*. *Respiration Physiology*, 27 (1) : 115-129.
- KEMPF MERCADO (N.), 1985. – Aves de Bolivia. Gisbert y Cie., La Paz, 156 p.
- MACEDO (H.), 1960. – Vergleichende Untersuchungen an Arten der Gattung *Telmatobius*. *Zeits. Wissensch. Zool.*, 163 (3/4) : 355-396.
- MERTENS (L.), 1952. – 3. Amphibien und Reptilien. In : Beiträge zur Fauna Perus. Titschack ed., Ein Zool. Reisber., Iena, 8 : 257-266.
- MUÑIZ (N.), 1982. – Contenido estomacal de *Telmatobius (sapo acuático)* en Chucuito del lago Titicaca. UNTA, Puno, Bitac. Biol. T. n° 1.
- NEVEU-LEMAIRE (M.), 1906. – Les lacs des hauts plateaux de l'Amérique du Sud. Imprimerie nationale, Paris, 197 p.

- NIEDEN (F.), 1933. – Das Tierreich 46, Anura I. Berlin und Leipzig, 584 p.
- NIETHAMMER (G.), 1953. – Vogelleben am Titicaca See. *Natur. V. Volk.*, 83 : 409–416.
- NOBLE (G.K.), 1928. – The integumentary pulmonary and vasculary in the Amphibians. *Journ. Morph. Physiol.*, 40 : 341–416.
- ORTON (J.), 1873. – The Andes and the Amazon. New York, 645 p.
- PARKER (H.W.), 1934. – Reptiles and Amphibians from South Ecuador. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 14 (16) : 264–274.
- PARKER (H.W.), 1940. – 12. Amphibia. In : The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937. *Trans. Linn. Soc. London*, ser. 3, 1 (2) : 203–216.
- PENTLAND (J.B.), 1848. – The Laguna of Titicaca and the valleys of Yukai, Collao and Desaguadero in Peru and Bolivia from geodesic and astronomic observations made in the years of 1827 and 1828, 1837 and 1838. British Admiralty Chart, n° 1268, London.
- PETERS (W.), 1875. – Über neue oder wenig bekannte Gattungen und Arten von Batrachien. *Monats. D. Akad. Wiss.*, : 411–418.
- ROHRHIRSCH (J.), 1968. – Expedición Cousteau al Lago Titicaca. Informe del geólogo oceanógrafo Joseph Rohrhirsch, enviado por la Oficina de Investigaciones y Desarrollo de la Marina como observador, 7 p.
- SCHENONE (H.), BERTIN (V.), MANN (G.), 1954. – Un nuevo caso de ofidismo. *Bol. Chil. Parasitología*, 9 (3), p. 88.
- SCHLEGEL (H.), 1937. – Essai sur la physionomie des serpents. La Haye, 2, 467 p.
- SCHMIDT (K.P.), 1954. – Notes on the frogs of the genus *Telmatobius* with description of two new Peruvian species. *Fieldiana Zool.*, 34 (26) :
- SHREVE (B.), 1943. – Notes on Ecuadorian and Peruvian reptiles and amphibians. *Proc. New England Zool. Club*, 18 : 71–83.
- STEINDACHNER (F.), 1867. – Reise der Österreich Fregata Novara um die Erde. *Zool. Theil*, Wien, 70 p.
- STEINDACHNER (F.), 1882. – Batrachologische Beiträge. *Sitzs. Akad. Wien*, 85 : 188–194.
- STEJNEGER (L.), 1923. – Results of the Yale Expedition, Batrachians. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 45 : 542 p.
- TERRAZAS (W.), 1980. – La rana del lago Titicaca. *Rev. Soc. Bol. Hist. Nat.*, 2 (2) : 39–40.
- TITSCHAK (E.), 1951. – Beiträge zur Fauna Perus. Ein Zool. Reisber., Iena, I, 403.
- TOBAR (G.R.), 1942. – Los ofidios chilenos son capaces de envenenar. *Bol. Hosp. Viña del Mar*, 3 (2), p. 42.
- TOBAR (G.R.), 1958. – Cinco casos de ofidismo. *Bol. Hosp. Viña del Mar*, 14 (4) : 172–184.
- TSCHUDI (J.J. von), 1844. – Untersuchungen über die Fauna peruana auf einer Reise in Peru während der Jahre 1838–1842. St. Gallien, Herpetologie, 80 p.
- VELLARD (J.), 1951. – Adaptation des Batraciens à la vie à grande hauteur dans les Andes. *Tr. Inst. français. Et. andines*, Perú–Lima, 3 : 88–114.
- VELLARD (J.), 1951. – Estudios sobre batracios andinos. 1. El grupo *Telmatobius* y formas afines. *Memor. Mus. Hist. Nat. Javier Prado*, Lima, 1 : 90 p.
- VELLARD (J.), 1953. – El grupo *marmoratus* y formas afines. *Memor. Mus. Hist. Nat. Javier Prado*, Lima, 2 : 53 p.
- VELLARD (J.), 1954. – Les *Telmatobius* du haut plateau interandin. *Tr. Inst. fr. Et. andines*, Paris–Lima, 4 (1) : 1–57.
- VELLARD (J.), 1955. – Propriétés venimeuses de *Tachymenis peruviana* Wieg. *Folia Biol. Andina*, 1 : 1–14.
- VELLARD (J.), 1957. – El grupo *Gastrotheca*. *Folia Biol. Andina*, 4 : 48 p.
- VELLARD (J.), 1959. – Distribución de los Batracios en las altas regiones andinas del Perú y Bolivia. *Act. Primer Cong. Sudam. Zoología*, La Plata, I : 279–292.

- VELLARD (J.), 1959. – El género *Bufo*. *Folia Biol. Andina*, 5 : 48 p.
- VELLARD (J.), 1960. – Notas complementarias sobre *Telmatobius*. *Folia Biol. Andina*, 6 : 18 p.
- VELLARD (J.), 1966. – El género *Pleurodema* en los Andes. *Folia Biol. Andina*, 7 : 12 p.
- VELLARD (J.), 1970. – Contribución al estudio de los Batracios andinos. *Rev. Mus. Arg. Ci. Nat.*, Buenos Aires, 10 (1) : 1-21.
- VELLARD (J.), 1975. – Les batraciens dans la magie et la médecine des Aymaras. C.R. 1er Coll. Ethnozoologie, Paris : 227-230.
- WIEGMANN (J.F.), 1834. – In : Reise um die Erde ausgeführt auf dem Kgl. Preuss Seehandlungsschiff Prinzessin Louise 1830-32 von F. Meyen. *Zool. Ber.*, 3 : 512 p.
- WIEGMANN (J.F.), 1835. – Amphibien. In : Reise um die Erde ausgeführt auf dem Kgl. Preuss Seehandlungsschiff Prinzessin Louise 1830-32 von F. Meyen. 7<sup>o</sup> Abhandlungen. *N. Acta Leopoldina*, 17, 262 p.

# VII

*EXPLORACION ECONOMICA  
DEL LAGO*



## *VII.1 ETNOLOGIA Y SOCIO-ECONOMIA*



## *VII.1 a Poblaciones humanas antiguas y actuales*

THERESE BOUYSSÉ-CASSAGNE

El lago Titicaca ha sido descrito por numerosos investigadores. A pesar de que este inmenso espejo de agua, con sus cabos, sus islas y sus cerros circundantes, evocaba de hecho una "Mare Nostrum" para sus pobladores, su geografía, su historia, sus mitos aparecen en todas las descripciones del siglo XVI como si estuviesen aislados los unos de los otros, de tal manera que resulta muy difícil vincular esos datos esparcidos.

En realidad, no podemos todavía escribir una historia pormenorizada del lago, y la información histórica que poseemos es incompleta. Pese a eso, es indudable que el lago constituye un objeto de estudio interesante para casi todas las disciplinas.

En las ciencias humanas, es el origen y la historia de las poblaciones lacustres antiguas y actuales que fueron, y siguen siendo en el centro de las preocupaciones. El trabajo de los pioneros RIVET y CREQUI-MONTFORT (1905) sobre el "idioma uru o pukina", que inició el debate, vinculaba el grupo uru del Titicaca a los Arawaks amazónicos, emparentados por el idioma, según esta hipótesis. VELLARD (1954) y METRAUX (1967) que también estudiaron las poblaciones del Titicaca y los Chipayas del lago Poopó, adoptaron la misma tesis, aunque VELLARD distinguiera dos dialectos, el pukina y el uruquilla, hablados por un mismo grupo.

El lingüista TORERO (1970) fue el primero en considerar el pukina como "una lengua general" que los Urus habrían adoptado en la época de Tiwanaku\* y que no debe ser confundido con el idioma vernacular del grupo, pero esta hipótesis no ha podido ser confirmada.

Desde 1975, he tomado parte en este debate, dibujando a partir de un documento de fines del siglo XVI ("la Copia de Curatos"), el mapa lingüístico de la cuarta parte meridional del imperio inca en esa época. Al comparar este documento con los relatos de la visita del virrey Toledo (1575), pude demostrar una gran variedad de situaciones lingüísticas. Resultaba particularmente difícil encontrar para los grupos más antiguos del lago, equivalencias exactas entre idioma y grupo étnico, ya que la situación lingüística y los etnónimos mismos eran el resultado de los diversos procesos de dominación que habían afectado la región, desde la época Tiwanaku y tal vez mucho antes. Recientemente, WACHTEL (1990), en un ensayo de "historia regresiva", vuelve a estudiar los elementos del debate que acabamos de mencionar y considera con justa razón que « en los límites extremos de nuestros datos y de nuestro viaje en el tiempo, ... el paisaje se nubla. La búsqueda de los orígenes exigiría acudir a otras técnicas de investigación ».

En los Andes, desafortunadamente la etnohistoria no ha tenido muchas ocasiones para desarrollarse al contacto de las ciencias de la tierra y de la arqueología y es más bien la etnología, como en el caso del trabajo de WACHTEL, que esclarece nuestra lectura de los textos antiguos, pese a la ruptura a veces radical impuesta por la conquista española. Los historiadores andinistas tuvieron raras veces los medios necesarios para leer la historia del siglo XVI diacrónicamente.

\* Pueblo ubicado a una decena de kilómetros al sur del Lago Menor, donde existen dos importantes sitios preincaicos.

Valiéndonos de otras disciplinas como la geología, hemos intentado reconstituir la larga duración y los cambios que conoció el lago antes que la mirada de los españoles lo descubriera por primera vez. Su conocimiento nos permite actualmente una nueva lectura del material histórico, arqueológico y de los mitos. Los datos de la geología permiten hoy en día fechar el mito del "Diluvio", el origen de las islas y la abertura del Desaguadero. Al intentar establecer el vínculo que une las poblaciones lacustres, desde Pucara hasta Tiwanaku y Hatuncolla, podemos comprender mejor por qué razones el lugar de los hombres, en este mar interior que fue el lago, no puede ser captado sólo a través de los documentos históricos coloniales, que nos proporcionan una visión momentánea, y silencian hasta la existencia misma de algunos de los grupos lacustres. En definitiva, es en la larga duración y en la diacronía que se revela este universo parcialmente oculto bajo las aguas y del cual una parte de las poblaciones viviendo en el Altiplano en el siglo XVI son los desconocidos herederos.

Las ciencias de la tierra (climatología y geología), que se valen de escalas temporales diferentes de las de la Historia (pero de larga duración como los mitos), permiten fechar los cambios climáticos ocurridos en la región y consecuentemente comprender los trastornos ecológicos que ellos ocasionaron (THOMPSON *et al.*, 1985 y 1986). Los trabajos de agronomía contemporánea se inscriben también en la misma óptica (MORLON, 1981).

La arqueología andina, que elaboró una cronología a partir de la noción de horizonte, no responde a una de las preguntas esenciales que se plantea el historiador : saber qué grupos étnicos existían antes de la llegada de los españoles y hasta el siglo XVI.

Desde 1968, al estudiar algunos autores el sitio de Juliaca Paucarcolla (Lago Mayor), recalcan la importancia de los sistemas de irrigación así como los camellones (agricultura sobre terrazas sobreelevadas) y de su abandono por la comprensión de las culturas que se sucedieron en esta región (SMITH *et al.*, 1968). Sin embargo, habrá que esperar unos veinte años para que estos trabajos encuentren algún eco en los temas desarrollados por algunos arqueólogos en las regiones de Cuyo Cuyo (GOLAND, 1988) y Lukurmata, al sudeste del Lago Menor (KOLATA, 1989). Este último trabajo que trata de la tecnología y de la organización de la producción agrícola en Tiwanaku, es el primer proyecto arqueológico que toma en cuenta los datos geológicos y climáticos. Cabe recalcar también que sólo los trabajos de SMITH *et al.* (1968) y de ERIKSON (1984) para las regiones de Huata y Umayu (península de Capachica) y los de KOLATA (1985) para la región de Tiwanaku se refieren a los cambios ocurridos en los niveles del lago y dan cuenta de los sistemas agrícolas particulares que se desarrollaron en sus riberas. Estos trabajos conciernen el período en que ocurrieron los trastornos climáticos mayores. Los estudios de HYSLOP (1976) sobre los Lupacas y de JULIEN (1983) sobre Hatuncolla (Lago Menor) abarcan sobre todo de la época del Intermedio Tardío y el período Inca, es decir, el período ulterior. Además, su método recurrente, basado en la documentación etnohistórica del siglo XVI, postula implícitamente la veracidad de ésta, mientras que una indispensable crítica sólo puede ser practicada gracias a las otras disciplinas.

El enfoque pluridisciplinario, sin pretender colmar vacíos o encubrir dificultades propias a cada disciplina, permite sin embargo, gracias a la comparación, formular algunas hipótesis innovadoras. Tomar en cuenta los datos paleoclimatológicos y geológicos, compararlos con las secuencias arqueológicas, permite distinguir lo que se debe a los trastornos climáticos, a los cambios políticos o algunas veces a ambos, en los cambios ocurridos en la localización de los sitios.

### ***Las bases mitológicas***

Las poblaciones de los Andes han privilegiado siempre algunos lugares para conservar su memoria. Los han sacralizado, inscribiendo sus mitos. El lago es uno de estos lugares que permitieron dar un sentido a la Historia tanto por la posición que ocupaba en la organización del espacio y del tiempo como por la que le acordaron las poblaciones que se han sucedido en el Altiplano.

### *El lago, lugar de los orígenes*

En la memoria de la gente de los siglos XVI y XVII, el lago es no solamente el lugar donde nació el sol, sino que desempeña, con Tiwanaku (en aymara : Taypicala, o sea, la piedra de en medio), la función de lugar de origen (pacarina) para algunas personas, y *a fortiori* para los Incas, que veneraban en este lugar el astro al cual se identificaban en el templo de la isla de Titicaca, actual isla del Sol.

El lago era percibido como "chamaca", es decir como "una masa de agua sin fondo", receptáculo de los ríos y de las lluvias que dejaba, por sus adentros, correr hacia el mar. El término aymara "chamaca", que remite a las aguas profundas y tenebrosas, designa también en la sucesión mítica de las edades, el tiempo de la primera humanidad.

El gran mérito de estos mitos es probablemente enseñarnos que la geografía de este mar interior que es el lago, es inseparable de una cierta historia, formada de ciclos, de desapariciones, de "diluvio", de nueva creación. Manifiestan así una génesis en el curso de la cual se organiza progresivamente un espacio : el lago, las islas, los astros. La vida de los hombres se percibe como inseparable de la del mundo, de manera que el mito va al compás de la larga cronología de la tierra y de las aguas. Por consiguiente, lo consideraremos como una cosmogonía ligada a los diversos tiempos de la historia del lago.

Varios relatos colocan el Titicaca y Tiwanaku al origen de la segunda creación. Al ser la humanidad del tiempo de las tinieblas destruida por "el diluvio universal" (pachacuti), el dios Viracocha creó los astros, así como un prototipo de cada nación (BOUYSE-CASSAGNE, 1991). Después de haber ordenado a estas últimas de desaparecer bajo tierra, los hizo resurgir por los huecos o por las concavidades de la corteza terrestre como las quebradas, las fuentes, las lagunas. El lago Titicaca, porque está sin fondo, es percibido como una especie de enorme hueco que comunica con el gigantesco océano (mamacota) sobre el cual flota la tierra. También recibe las lluvias del cielo, y constituye por consiguiente un punto nodal permitiendo el paso de las aguas en los dos sentidos. En el momento del "diluvio universal" que vio "la unión de todas las aguas existentes", cuando la tierra efectuó una media vuelta sobre ella misma, tuvo un papel regulador en el restablecimiento de la circulación de las aguas. En cuanto al Desaguadero (Chacamarca), es concebido como una especie de puente (chacamarca = la región del puente, en aymara) que vincula el Titicaca con el lago Poopó. Intimamente ligado a los mitos lacustres, el Desaguadero tiene también su mito fundador. Este lleva la huella de uno de los héroes de la región del Collao, Taguapaca, servidor indisciplinado de Wiracocha del cual algunas leyendas dicen que «abrió con su barca el Desaguadero que todavía no existía» (BOUYSE-CASSAGNE, 1988). El lago y las islas (Titicaca o isla del Sol, Coati o isla de la Luna) eran lugares sagrados donde se manifestaban las potencias que constituían la verdadera trama de la realidad : el sol y las estrellas surgen efectivamente a partir de la isla del Sol. En pocas palabras existía allí un panteón, y en la cosmovisión andina, el nacimiento de los astros está inseparablemente asociado a la existencia de las islas.

### *Una etnogeografía*

Los términos que eran utilizados para designar el lago en el siglo XVI, y algunos siguen siéndolo hoy en día, llevan tanto la huella de las divinidades como la de los pueblos que ocuparon sus orillas y sus islas. En efecto, cada isla tenía el nombre del ídolo (Waka) que abrigaba en su seno. "Titicaca" recuerda el nombre de la isla donde Wiracocha realizó su segunda creación y es también el nombre de un dios. "Lago de Pukina" procede del nombre del antiguo grupo étnico pukina que vivió en esta región; "Lago de Chucuito" se refiere al nombre de la capital de los Lupacas, grupo étnico mayormente de lengua aymara que arrebató la isla del Sol a los Collas de lengua pukina. El término Wiñaymarca (o Huiñaimarca) que designa al Lago Menor significa en pukina "región de la eternidad"; en efecto, la palabra "wiñay" significa "eterno".

Por último, observamos que los topónimos de las dos extremidades norte y sur del lago son muy similares : Pucara/Pucarani, Taraco/Taraco, y eso podemos asignarlo a la historia también.

El eje acuático mediano (sekhe) formado por el río Azángaro, el lago y el Desaguadero ordenaba el espacio según un doble principio dualista. El "Urcosuyu" estaba constituido por la parte sudoeste del Altiplano y el "Umasuyu" se extendía del lado de la Cordillera Real, al noreste. En oposición al "urcosuyu", elemento masculino que designaba las tierras altas y secas propicias a la ganadería ("urco" significa llama macho en aymara), el "umasuyu", es decir los valles fértiles, bajos y cóncavos, así como las tierras cultivadas de las riberas del lago, fueron asimiladas a la feminidad (fig. 1).



Fig. 1. - Antigua representación española del lago Titicaca (siglo XVI) (in : CIEZA DE LEON : Crónica del Perú).

## *La sucesión de las civilizaciones antiguas*

### *Los datos geológicos y paleoclimáticos*

El cotejo del conjunto de los trabajos dependientes de estas dos disciplinas permite distinguir varios períodos respecto al estado del lago Titicaca (tabla 1; ver también cap. III.1).

- Aproximadamente 10 000 años antes de J.C., el nivel del Titicaca era aproximadamente 5 metros más elevado que ahora. Durante este período, existe más al sur un inmenso lago (43 000 km<sup>2</sup>), con una profundidad de varias decenas de metros, que abarca los lagos Uru-Uru y Poopó así como la actual región de los "salares" : el lago Taucá. Dicho de otro modo, durante todo el período que precede la cultura Viscachani, la primera conocida, gran parte del Altiplano actual se hallaba encubierto por las aguas (cf. cap. III.1, fig. 1).

Los vestigios de estas culturas se manifiestan a través de ciertas prácticas agrícolas, principalmente la construcción de camellones (ridged fields). Una primera fase de utilización intensa de éstos habría tenido lugar entre 1 500 y 500 antes de J.C.. Estas técnicas agrícolas cuya instalación y utilización estaban directamente ligadas a una mejor gestión del agua en medios pantanosos, servían también en el contexto de los cultivos irrigados (MORLON, 1981 y comun. pers.). Su presencia estaba relacionada con la existencia de paisajes agrarios bien específicos.

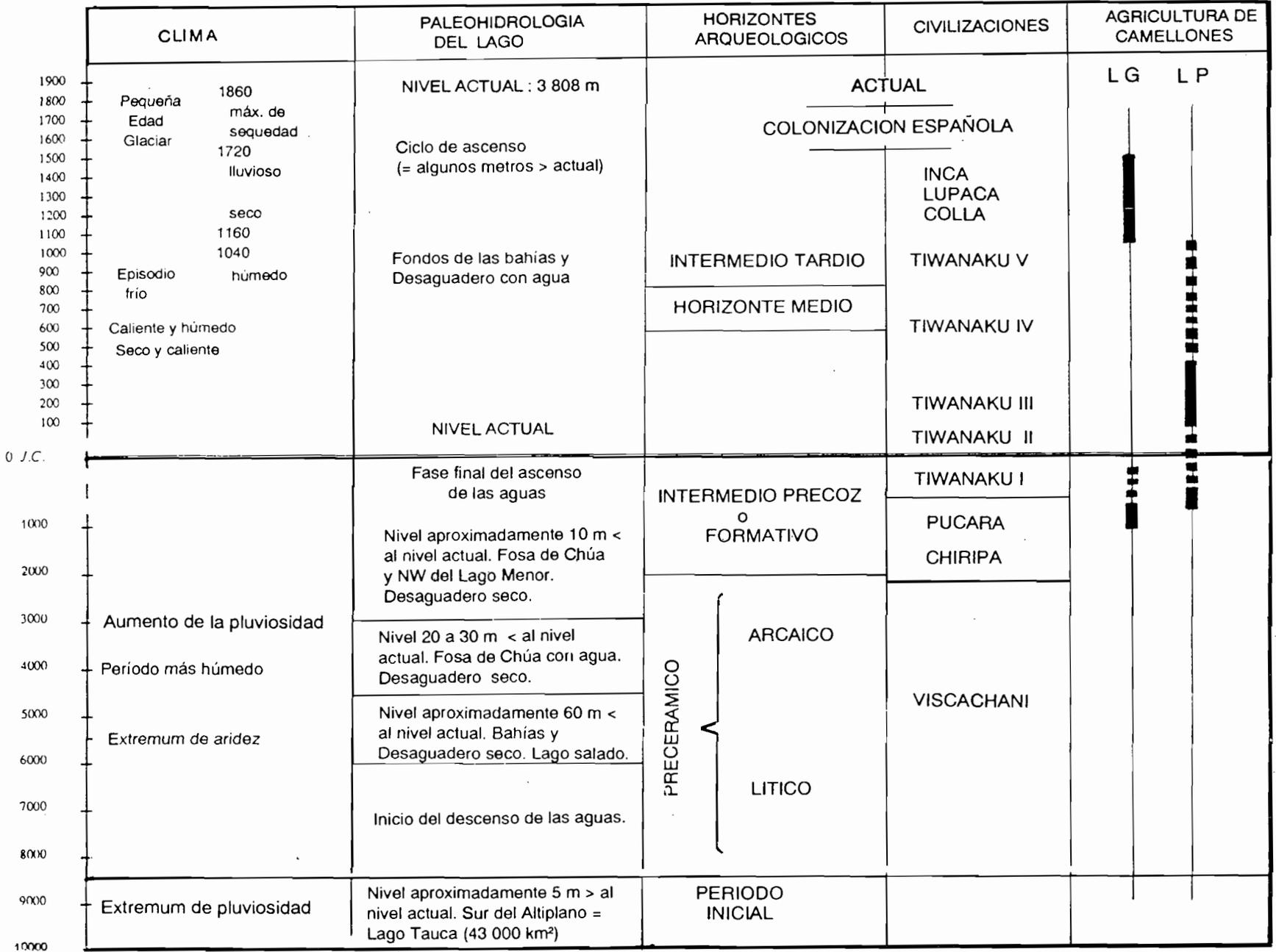
Las construcciones de los camellones más numerosos se habrían así desarrollado entre 800 y 600 años antes de J.C., es decir durante el período Pucara. Esta fase habría sido seguida de un largo período de abandono, o de utilización reducida, que habría comenzado en los alrededores del año 300 antes de J.C. y habría proseguido hasta 500 años después de J.C.

Si se considera (como lo demuestran los trabajos de BINFORD y BRENNER, 1989) que el lago había alcanzado su nivel actual a principios de nuestra era, la construcción de los camellones se habría entonces producido en el momento del ascenso final de las aguas del lago y su abandono después de que el lago hubo alcanzado su nivel actual (es decir hacia el año 0 de nuestra era).

La cultura Chiripa que se desarrolló cerca del Lago Menor en la región de Pampa Koani y Lukurmata (KOLATA, 1983) muestra las primeras manifestaciones de actividades agrícolas que aparecen alrededor de 500-300 antes de J.C. La existencia de un sector agrícola ya consolidado se situaría desde Tiwanaku III, con la extensión de campos de agricultura compleja hasta la época de Tiwanaku IV (375-750 después de J.C.), es decir después del ascenso del lago a su nivel actual (siempre según BINFORD y BRENNER). Estas tierras ribereñas habrían estado aún en producción entre 750 y 1100 después de J.C., y luego abandonadas después de la época de Tiwanaku V.

Cualquiera sea la cronología que se atribuye a las culturas Pucara al norte del Lago Mayor (1 100-100 antes de J.C.) y Chiripa en el Lago Menor (1 500-600 antes de J.C.), constatamos que el inicio de la agricultura de camellones, que aparece con estas dos culturas, coincide con la fase final de subida de las aguas del lago. Además, algunos de los sitios Chiripa están ubicados en islas actuales del Lago Menor : Suriqui, Pariti, Anayutani, lo que probaría, en mi opinión, que esta ocupación se efectuó cuando el conjunto de las tierras ocupadas (y hoy inmersas), era más extenso que hoy en día. Los vestigios estudiados en las islas Anayutani y Pukuru-Uyu (este último lugar situado en las orillas) demuestran que se trataba de una economía mixta y compleja que recurría enormemente a los recursos lacustres (peces y pájaros), aunque también a la agricultura (papa y quinua) y al pastoreo (BROWMAN, 1978).

Es importante mencionar que existe una coincidencia de fechas entre el abandono (o la utilización reducida) de las tierras de Huata (Lago Mayor) y la explotación intensiva de aquéllas situadas en el otro lado, en la extremidad del Lago Menor (Tiwanaku IV y V). La interpretación que proporciona ERIKSON (1984) de este cambio es de orden político y relacionada a un desplazamiento del centro del poder al interior de la cuenca del Titicaca, cuando Tiwanaku suplanta Pucara. Esta hipótesis puede ser confirmada, sin lugar a dudas, por el estudio de los topónimos que, como ya lo hemos dicho, son los mismos a las extremidades del lago, y por los testigos arqueológicos : numerosos monolitos o cerámicas Pucara fueron hallados en Tiwanaku, como las dos estatuas que decoran actualmente el portal de la iglesia de Tiwanaku, el monolito "barbado" del templo semi-subterráneo de Tiwanaku, o incluso la "Piedra del Trueno", una mitad de la cual se encuentra en Arapa al norte del Lago Mayor y la otra en Tiwanaku mismo. Por otro lado, la arquitectura de Tiwanaku heredó diversos procedimientos que estaban ya en uso en Pucara ("patios hundidos", pirámides en U, escaleras orientadas hacia el este). Si el origen Pucara de la cultura Tiwanaku es ya admitida desde hace varios años (BROWMAN, 1985), podemos ahora comprender mejor, gracias a esta nueva cronología, de qué manera y en qué momento se efectuaron estos pasos entre norte y sur del lago.



Cuadro 1. - Ensayo de clasificación de las sucesiones paleoclimáticas, paleohidrológicas, arqueológicas y etnológicas en la región del lago Titicaca desde 10 000 años antes de J.C. hasta la fecha.

El "Formativo" corresponde a lo que WILLEY nombra el "Horizonte Precoz". Este período precede el de las "Altas Culturas" (Intermedio Precoz) durante las cuales se desarrollan las culturas Moche, Nazca (en la costa pacífica) y Tiwanaku (antes de su expansión) en el lago y el Altiplano.

Aproximadamente en los siglos VII y VIII de nuestra era se produce la expansión de Tiwanacu-Huari que determina el "Horizonte medio" cuyo fin da lugar al "Intermedio Tardío" llamado aún por LUMBRERAS, período de los "Estados regionales", al cual sucede el imperio Inca.

PONCE SANJINES (*op. cit.*) concibió por su parte una cronología propia a Tiwanaku que adoptan también KOLATA y sus colaboradores en sus trabajos. Divide Tiwanaku en tres grandes períodos culturales caracterizados por una tipología cerámica diferente :

Período pueblerino	1580 antes J.C.- 43 desp.J.C.	Epocas I y II
Período urbano	133 antes J.C. - 724 desp. J.C.	Epocas III y IV
Período imperial	724 desp. J.C. - 1172 desp.J.C.	Epoca V

De esta manera, la síntesis cronológica de los datos arqueológicos va del "período inicial" (10 000 años antes de J.C.) hasta el imperio inca, siguiendo cierto número de horizontes señalados en el cuadro 1.

### *Las culturas*

A partir del análisis de los datos precedentes, intentaremos presentar la ubicación de las zonas poblacionales preferenciales, y definir, en la medida de lo posible, las características de los grupos humanos asociados a éstas.

- Durante el período anterior a la cultura Viscachani, la mayor parte del Altiplano está inundada.

- La cultura de Viscachani se sitúa entre 8 500 y 2 500 antes de J.C. y los datos de la geología (SERVANT y FONTES, 1975; MOURGUIART, 1987; WIRRMANN, 1987) permiten comprender mejor, hoy en día, el lugar de los sitios arqueológicos que le corresponden. En efecto, todos sin excepción, están situados sobre antiguas terrazas lacustres y corresponden a campamentos de cazadores, sea los lugares de Viscachani (provincia de Sica Sica, dep. de La Paz), sea los de Laguna Hedionda y Pichalo identificados por BARFIELD en el sur del Altiplano, o los de los complejos de Puripica (6 000 antes de J.C.) y de Laguna Colorada.

- Entre 2 500 antes de J.C. y 250 después de J.C. se sitúa la fase de ascenso del lago cuyo nivel se sitúa, según diferentes estimaciones de los geólogos, sea al nivel actual, sea aproximadamente una decena de metros más abajo.

Varias culturas se desarrollan entonces en la región del lago y en el Altiplano. Así es como por ejemplo, la cultura Wankarani (agricultores y pastores), que remonta al año 1 200 antes de J.C. y duró hasta el segundo siglo de nuestra era, se estableció al nordeste del lago Poopó.

En la región del Titicaca, dos culturas se distinguen la una de la otra : una al norte del Lago Mayor (Pucara), la otra al sur del Lago Menor (Chiripa), que darán lugar a la cultura Tiwanaku. Cerca del Lago Mayor, las excavaciones efectuadas cerca de Huata (provincia de Puno) por ERIKSON (1984) evidenciaron una primera civilización asociada, según la cronología de WILLEY (1971), a las cerámicas Qaluyo (Horizonte Precoz), Wankarani (1 200-200 antes de J.C.) y Chiripa (1 800-200 antes de J.C.).

- A partir de 8 500 antes de J.C. comienza una fase de sequía progresiva que alcanza su máximo alrededor de los 5 500 años antes de J.C. El lago Tauca se seca progresivamente y más al norte, el Lago Menor o lago Wiñaymarca se agota, mientras que el Lago Mayor baja de aproximadamente 50 ó 60 metros, dejando secas la bahía de Puno y la extremidad nordeste del lago. De dulces, las aguas se volvieron saladas.

Después de este extremum de aridez, las condiciones hidrológicas son más o menos fluctuantes (aproximadamente 5 000-2 500 antes de J.C.). Pero los niveles lacustres, aunque más elevados que durante la fase anterior, son inferiores a los niveles actuales. Las aguas del Lago Mayor están a veinte o treinta metros por debajo del nivel actual. El Lago Menor permanece seco, con excepción de la fosa de Chúa y de una depresión delimitada al este por el alineamiento de las islas Lecoya y Suaña. El Desaguadero sigue siendo en seco.

- Según los trabajos de los geólogos, es entre 2 500 antes de J.C. y 250 después de J.C. que podríamos situar el inicio de la fase final de ascenso de las aguas del Titicaca (hasta -10 m con relación al nivel actual). Este se debería a una acentuación de la pluviosidad (probablemente el diluvio del cual el mito habla); no obstante, una mayor oscilación en el sentido del descenso se sitúa cerca de 2 000 años antes de J.C.. En efecto, la isobata de los 10 metros deja en seco gran parte del Wiñaymarca y una parte mucho más reducida del Lago Mayor. Es durante esta fase que se establece la circulación entre el Lago Mayor y la fosa de Chúa, y que las aguas se vuelven dulces.

De acuerdo a BINFORD y BRENNER (1989), el Lago Menor tenía ya su nivel actual a principios de nuestra era (1950 B.P.). Esta nueva datación precisa los datos de MOURGUIART (1987), SERVANT y FONTES (1975) y WIRRMANN (1987) que enmarcan el período de ascenso final de las aguas del Titicaca (hasta el nivel actual y antes de sobrepasar algunos metros en el curso de la "Pequeña Edad Glaciar") por las fechas 250 antes de J.C. y 1 500 después de J.C., y permite comprender mejor la puesta en cultivo de las tierras lacustres en una época que corresponde a la de las culturas más precoces en la región (Chiripa, Pucara). A partir de este conjunto de datos, podemos enfocar de una nueva manera la sucesión de las culturas lacustres a partir de 1 800 antes de J.C.

### *Los horizontes arqueológicos*

Dado que los trabajos arqueológicos que presentamos aquí utilizan tres divisiones temporales distintas, nos ha parecido necesario precisar la noción de horizonte arqueológico en los Andes y explicar el detalle de las escalas cronológicas utilizadas. No tratan exclusivamente de las culturas lacustres, pero permiten situar su desarrollo con relación a las otras culturas regionales.

Tres escuelas arqueológicas proponen actualmente esquemas relativos a la organización de las secuencias cronológicas de la región centro-sur del Altiplano. La de ROWE (expuesta por WILLEY, 1971) y la de LUMBRERAS (1981) tratan sobre el Perú en su conjunto; la de PONCE-SANJINES, recientemente actualizada y afinada por KOLATA (1983), se limita a la región de Tiwanaku, en Bolivia.

Las dos primeras dividen el tiempo en "horizontes", y se basan en la expansión de las tres grandes culturas que fueron Chavín, Tiwanaku-Huari e Inca, creando así dos períodos intermediarios entre cada una de estas tres etapas: "Intermedio Precoz" e "Intermedio Tardío".

El primero de estos períodos está precedido por un "Período Precerámico", y por un "Período Inicial". LUMBRERAS, por su parte, divide el Precerámico en dos etapas: el "Lítico" y el "Arcaico" y distingue, por medio de esta clasificación, a los cazadores recolectores de los agricultores. Sitúa la aparición de la cerámica durante el "Arcaico Tardío". Luego viene el "Formativo" que abarca el nacimiento de culturas locales del Altiplano: Pucara y Chiripa (al norte y el sur del lago) que coinciden con Chavín y Paracas en la región costera del Pacífico.

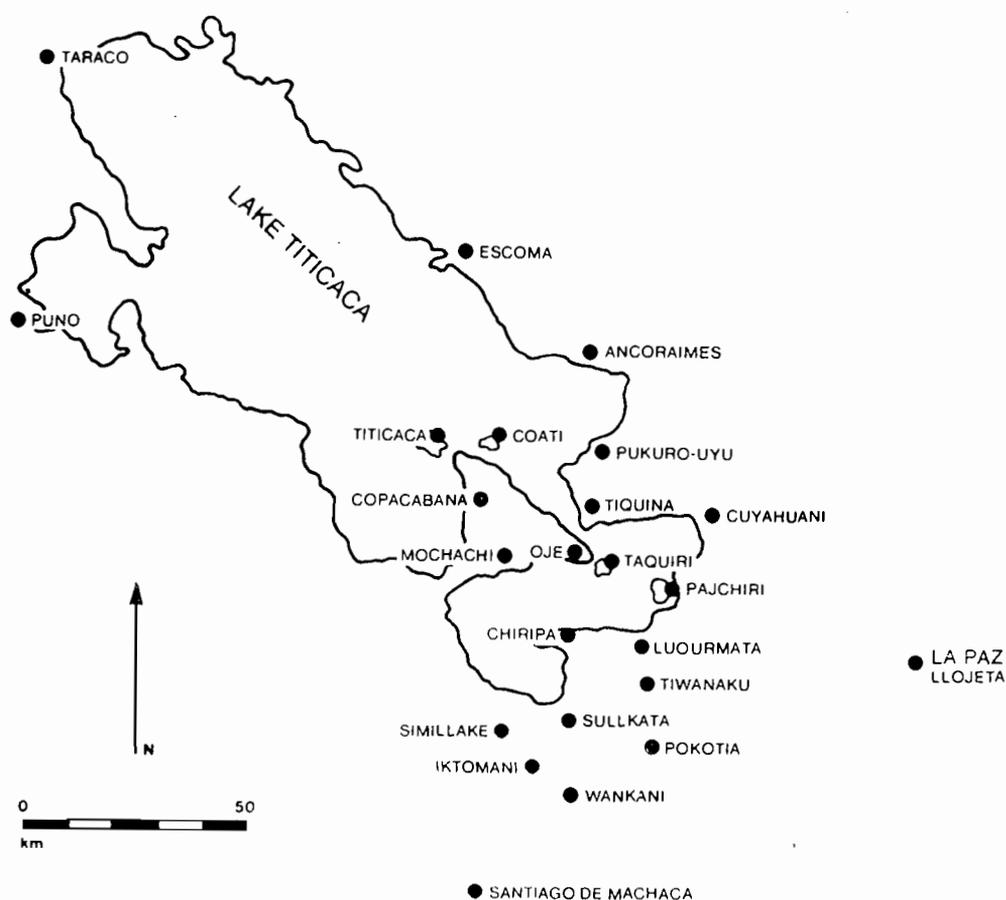


Fig. 2. - Sitios de la cultura Tiwanaku (épocas III y V), cerca del lago Titicaca (según KOLATA, 1985).

Respecto a Tiwanaku, el modelo de población considerado por STANISH (1989) sería el de un poblamiento continuo de todas las orillas del lago, sobre el modelo de la península de Taraco que fue totalmente remodelada. Sin embargo, los sistemas agrarios y la organización de la explotación en campos elevados pudieron ser anteriores a Tiwanaku, y apropiados posteriormente por esta cultura. KOLATA (*op. cit.*) estima que sólo en la región de Pampa Koani, la producción intensiva de los campos podía alimentar entre 20 000 y 120 000 personas, es decir una población agrícola elevada y que vivía en su mayor parte fuera del centro ceremonial de Tiwanaku mismo (BOUYSE-CASSAGNE, 1991). Este autor sugiere que este sector clave de la economía no se limitaba a las tierras interiores que rodeaban la capital, sino que formaba parte de un sistema de centros administrativos localizados cerca de las regiones potencialmente cultivables situadas cerca del lago (fig. 2). Este modelo perduró desde Tiwanaku III hasta Tiwanaku V. Satélites como Wankani y Mochachi, están situados en las orillas este y sur del lago; también existen cerámicas que atestiguan esta ocupación más al norte en la región de Puno, en el Lago Mayor. Según el modelo propuesto por KOLATA (1985), la recuperación de las tierras pantanosas del lago permitió satisfacer las necesidades esenciales del Estado de Tiwanaku.

En tierra Colla, sólo en la región de Juliaca-Paucarcolla donde se encontraba el mayor número de campos irrigados, se estima para la época Tiwanaku, la extensión de los cultivos en camellones, a más de 56 000 hectáreas (SMITH *et al.*, 1968). Estos autores se asombran que ningún cronista español del siglo XVI haya señalado esta práctica. En realidad, si CIEZA DE LEON (1984), a propósito de la región de los Collas, escribía, al mismo tiempo que lamentaba el despoblamiento general, que los Collas "no tenían canales de irrigación", era porque ignoraba los camellones que

yacían probablemente a algunos metros bajo el agua (Pequeña Edad Glaciar). Las fotografías aéreas revelan que más de 83 000 hectáreas de tierras antiguamente en explotación fueron abandonadas poco a poco (BRAY, 1990, fig. 3). Debe observarse que los campos irrigados están situados *grosso modo* en las dos extremidades del lago y tienen su mayor extensión en la región colla que resistió más largo tiempo a los invasores aymaras.

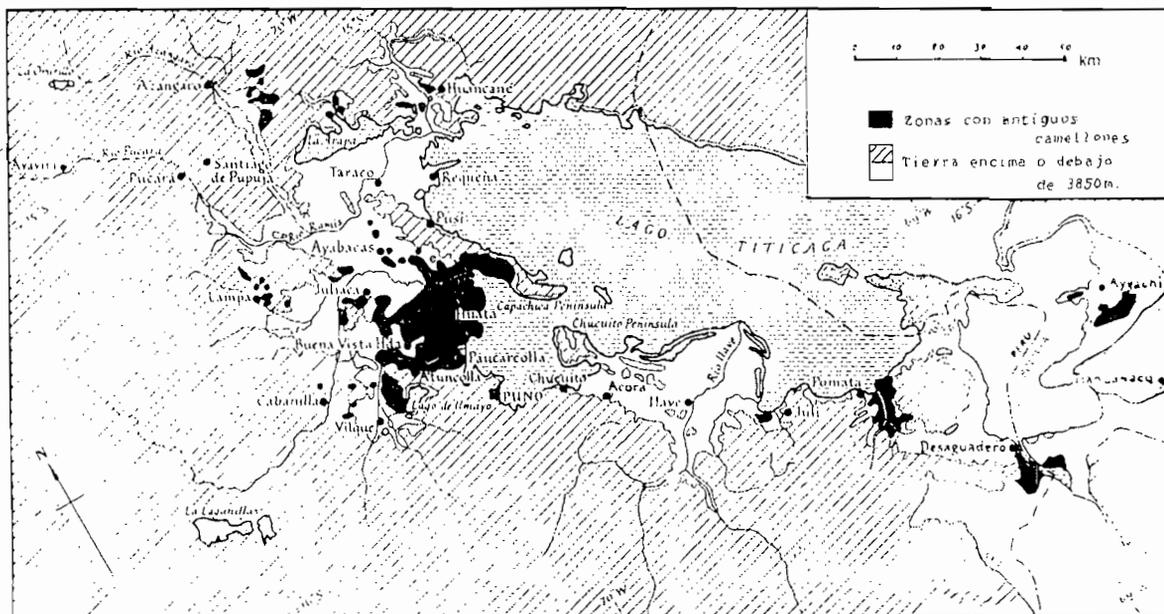


Fig. 3. - Repartición de los antiguos campos de cultivo de camellones en la cuenca del Titicaca, según fotos aéreas y los trabajos de campo de SMITH *et al.* (1968).

Según KOLATA (1985), el tipo original de los establecimientos humanos, presentes desde la región norte del Lago Mayor hasta la de Pampa Koani (Lago Menor), condiciona notablemente la unidad política de la cuenca del lago. Esta importante observación aclara los datos históricos disponibles. Si Tiwanaku, la capital, cae probablemente bajo los ataques aymaras, y si la región Colla toma el relevo de la explotación intensiva de las tierras lacustres en la otra extremidad del lago, eso significa que se debe considerar a los Collas no solamente como el último bastión de las antiguas culturas lacustres emparentadas a Tiwanaku, sino también considerar, en la continuidad, que las luchas ulteriores y las alianzas que emprenderán contra los Aymaras e Incas, constituyen las últimas acometidas de los antiguos dueños del lago.

- Entre 1 000 y 1 100 después de J.C. se sitúa, según KOLATA, el abandono de las tierras de Pampa Koani y Lukurmata en el Lago Menor. No obstante, en la misma fecha, la agricultura en campos elevados y en camellones continúa al norte del Lago Mayor, en Huata, así como al norte del lago Umayo (en la provincia colla cuya capital es Hatuncolla) (SMITH *et al.*, 1968; ERIKSON, 1984).

Hay pues como un vaivén en la explotación de las orillas norte y sur del lago (concretamente entre Pucara, Tiwanaku y Hatuncolla), cuya explicación no puede de nuevo ser buscada únicamente entre factores climatológicos. Sin embargo, KOLATA observa que las inundaciones pudieron tener una incidencia dramática en la producción agrícola e iniciar la decadencia del Estado de Tiwanaku.

La última fase de explotación de los camellones en tierra colla parece, por otra parte, haber durado hasta la llegada de los Incas (1445, según SMITH *et al.*, 1968), aunque podemos

preguntarnos también si su fin efectivo no coincidió con un ascenso del nivel del lago alrededor de la Pequeña Edad Glaciar.

Las dos hipótesis no se excluyen y ellas pueden explicar el abandono de esta práctica agrícola : asistiríamos a una combinación de varios factores : el ascenso de las aguas, las invasiones aymaras y las guerras de conquista inca.

### *Los Collas y el problema de la lengua pukina*

Las fuentes históricas directas son poco prolifas sobre lo que oculta el vocablo "Colla", y son incluso confusas en la medida en que este término califica, sin diferenciar al conjunto de personas que poblaban la cuarta parte sur del imperio inca, y a los que vivían en la provincia colla.

Empleado como adjetivo, "colla" se relaciona tanto a "Uru" como a Pukina, nunca a Aymara, pero lo que era un calificativo desaparece a lo largo del siglo XVI, para dar lugar al sustantivo del que acabamos de hablar.

Sin embargo, el sentido de "colla" en pukina y aymara permite precisar de qué orden semántico se trata, en pukina "colla" significa esperanza. En aymara "Colla" quiere decir "purgante, alimento o bebida o emplasto o medicamento", "collacamana" significa entonces "médico". Además, se sabe que los Callawayas (o Collawayas), antigua rama de lengua pukina que perduró después de la desaparición de la provincia colla primitiva, fueron y son aún actualmente los médicos herbolarios más famosos de todos los Andes (BOUYSSÉ-CASSAGNE, 1968; GIRAULT, 1984).

Finalmente, "Colla" designaba el jefe del grupo colla así como "Inca" era el nombre del jefe de un grupo del Cuzco. A veces llamado Colla Capac (SARMIENTO DE GAMBOA (1942), es decir gran médico, o Zapana o Capana (CIEZA DE LEON, 1984), Chuqui Capac o Javilla (MORUA, 1590), o Inca Capac (SARMIENTO DE GAMBOA, *ibid.*), el jefe Colla aparece, en la documentación del siglo XVI, como el hombre de un gran territorio. En mi opinión, se presenta sobre todo, en un plan religioso y político, como el heredero de la tradición de Tiwanaku y de la del lago, es decir del lugar donde Wiracocha creó el universo, los astros y en primer lugar el sol.

Si la extensión del territorio colla está descrita de diversas maneras, según las fuentes, es que estas descripciones han debido tener en cuenta reducciones efectivas y sucesivas de un espacio constantemente fragmentado. Además, las diferentes versiones elaboradas por los Españoles evocan la gloria desaparecida de los habitantes del lago, y sabemos que la memoria oral va mejorando el recuerdo a medida que las pruebas de su existencia se van borrando progresivamente (MORUA, 1590; SARMIENTO DE GAMBOA, 1942; CIEZA DE LEON, 1984).

No obstante, se puede definir una unidad lingüística, tanto para toda la región afectada por las rebeliones lacustres, en el momento de su conquista por los Incas, como para el territorio colla propiamente dicho. En efecto, en el Altiplano, las regiones de La Raya, Cuzco y también más al sur : Ayaviri y Caracollo, así como también Arequipa y Arica en la costa del Pacífico, eran todavía en el siglo XVI regiones de habla pukina (BARZANA, 1954; BOUYSSÉ-CASSAGNE, *in press*).

En cuanto a los Mojos de la Amazonia boliviana, que según las crónicas estarían situados en los límites del reino Colla, no podemos olvidar que nos dejaron uno de los vestigios más espectaculares de antiguos camellones, y de los cuales los trabajos de DENEVAN (1963) y PLAFKER (1963) demostraron la importancia. Si ulteriores trabajos arqueológicos lograran demostrar que existía un vínculo entre los cultivos hidráulicos de la Amazonia y los de la región Colla y del lago, entonces estaríamos confrontados a un extenso bloque, del cual habría que demostrar que tuvo una unidad cultural y considerar que no es exclusivamente andino, sino también amazónico. La idea del origen selvático de Tiwanaku que surge periódicamente, no está, por ahora, apoyada por suficientes pruebas arqueológicas, lingüísticas e históricas.

Ahora sabemos que se debe vincular la historia de esta unidad lingüística y cultural colla a las vicisitudes de las diversas culturas que desde Pucara, pasando por Tiwanaku y hasta Hatuncolla se desarrollaron en los alrededores del lago.

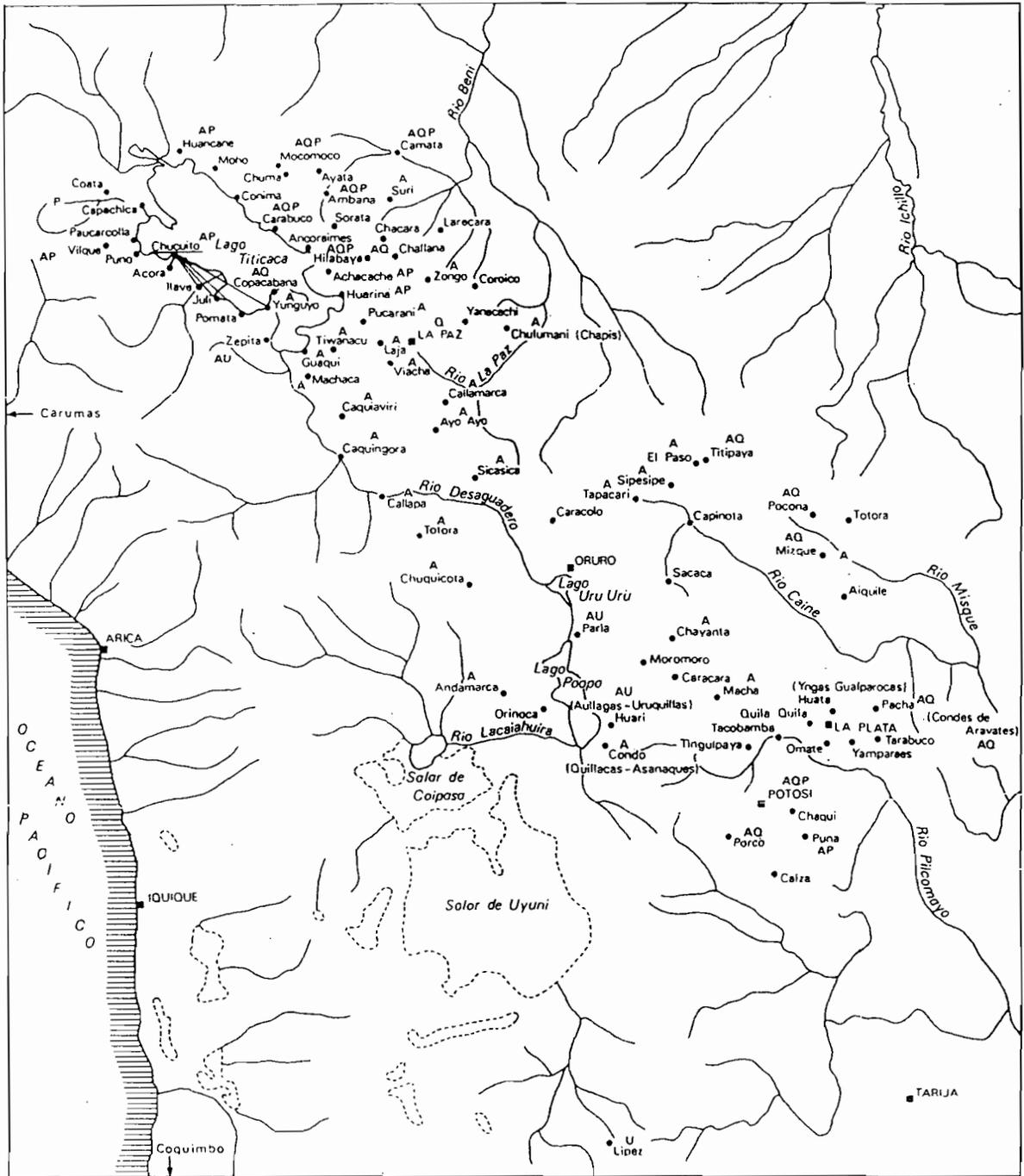


Fig. 4. - Mapa de las lenguas habladas en el siglo XVI en el Altiplano y en las regiones andinas vecinas. A = Aymara; Q = Quechua; P = Pukina; U = Uruquilla (según BOUYSSÉ-CASSAGNE, 1978).

El mapa de los idiomas del siglo XVI, que hemos completado (1991), es el reflejo de las transformaciones lingüísticas de la región. Se debe leer como un mapa geológico puesto que se trata de "capas" lingüísticas que se superponen o cohabitan : un bilingüismo (pukina, aymara) o un trilingüismo (pukina, aymara, quechua) atestado en numerosas regiones (fig. 4) y por manchas más densas de aymara en la ribera Urcusuyu, pero que atraviesan también el lago, y penetran hasta en tierra de chunchos.

Los pocos vestigios de una presencia colla de lengua pukina sobre un extenso territorio que, aparte del territorio lacustre del Intermedio Tardío, incluiría toda la orilla Omasuyu y una parte de las tierras calientes que dependían de ella (Carabaya, Canas y Canchis), la costa del Pacífico (Arica, Arequipa) y se extendería hasta Cuzco, pueden ser sostenidas por otras muchas pruebas lingüísticas e históricas (BOUYSSÉ-CASSAGNE, 1991).

En lo que se refiere a la lengua de los Callawayas, aún hablada actualmente y que utiliza un substrato pukina, se trata de la última huella lingüística que subsiste del habla de los habitantes del lago.

En un sentido más amplio, el término colla designa poblaciones distribuidas en un extenso territorio, que corresponden a un substrato lingüístico pukina, cuyo origen debe ser buscado en las culturas anteriores al Intermedio Tardío. Pero ocultas por las sucesivas conquistas, sólo figuran en forma de trazas en la documentación histórica. Estas pocas reflexiones aclaran globalmente el problema colla pero no resuelven el difícil problema de las diferencias entre Urus y Pukinas; en efecto, ambos son calificados de "collas" y el mapa lingüístico del siglo XVI prueba que estos dos grupos (en realidad una parte de los Urus) hablan la lengua pukina.

## *Las civilizaciones recientes*

### *La migración aymara*

Entre los dos polos lacustres que son Tiwanaku y Hatuncolla (la capital colla), surge, durante el Intermedio Tardío, una nueva y temible potencia : los Lupacas.

No se conocen bien los movimientos de poblaciones de lengua aymara hacia el Altiplano, y los datos históricos y lingüísticos parecen contradecirse. Las crónicas nos cuentan que un jefe lupaca, Cari, se apoderó de las islas sagradas del lago, y de la península de Copacabana. Estas olas migratorias oriundas del sur se instalaron en la parte Urcosuyu del lago. Según CIEZA DE LEON (1984), Cari el Lupaca, provenía del valle de Coquimbo, y las tradiciones orales de los Pacajes, en el siglo XVI, parecen explicar la bipartición de las provincias lacustres por lugares de origen diferentes, uno relacionado a la mitad Umasuyu (lacustre) y el otro a la mitad Urcosuyo (pastoreo y de altitud) (hipótesis de GISBERT, 1988).

El lingüista peruano TORERO (1970) propone otro esquema. En su opinión, la expansión del idioma aymara se habría realizado a partir de un centro primitivo situado en el Perú en la región de Cañete o Chíncha, hasta Nazca (costa del Pacífico), con una segunda fase de movimiento hacia la Sierra meridional y la Sierra central. Pero BIRD (1946), en su estudio de los lenguajes costeros, que se apoya en el trabajo "Arte y gramática" de LUIS DE VALDIVIA (1606), no revela trazas de lengua aymara en la región de Copiapo en el Perú, de donde se supone proviene el jefe lupaca (BOUYSSÉ-CASSAGNE, 1988).

### *La lucha de un pueblo*

Mientras que la época del Estado Tiwanaku, como lo cree KOLATA, realizó la unidad en las riberas, con la época de la guerra "Aucaruna", los combates cunden en todos los pucaros (pueblos fortificados). El gran bloque colla se fragmenta y las riberas del lago están divididas en varios señoríos (fig. 5).

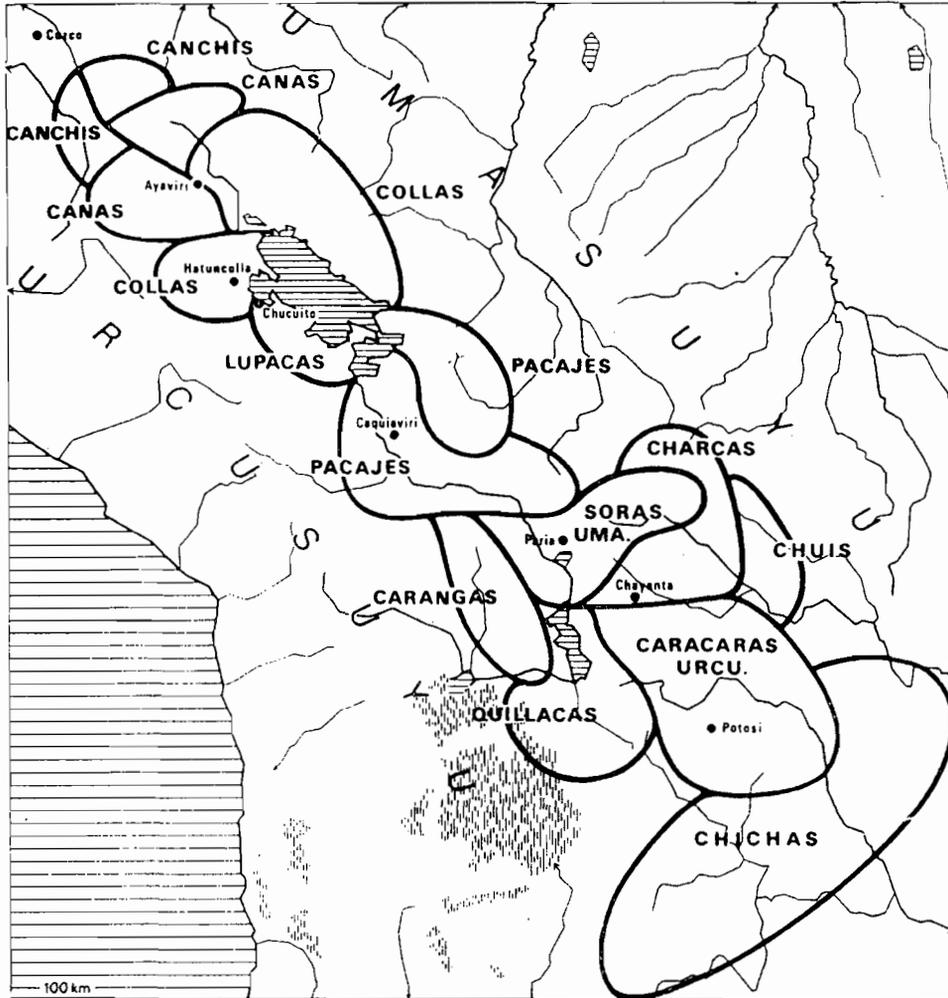


Fig. 5. - Señoríos aymaras después de la decadencia de Tiwanaku (según BOUYASSE-CASSAGNE, 1978).

El estudio de la avanzada lupaca permite comprender mejor este desmembramiento de la unidad lacustre, y probablemente, más allá de las riberas, del gran conjunto del Tiwanaku. Sin embargo, no hay que olvidar dos datos esenciales : el éxito de los Lupacas se debe principalmente a su alianza con los Incas; la explosión del universo lacustre y de los grupos asociados a Tiwanaku implica posiblemente resistencias, así como también traiciones que revela la historia de los eventos.

Cari, el jefe Lupaca, logró llegar hasta la orilla urcosuyu del lago, y penetró en la isla del Sol, controlada entonces por los Collas. Exterminó la población, y de regreso a la tierra firme, fundó en la ribera urcosuyu : Chucuito, Ilave, Juli, Pomata. Atravesó el lago y conquistó a los Canas. De esta manera, los Collas y la ribera Umasuyu se encontraban aislados (fig. 5).

En el Cuzco, el Inca concluyó en la necesidad de una alianza con Cari e hizo penetrar sus tropas en el Collao. Después de la derrota de los Canchis, sus vecinos, los Canas se aliaron con los Incas (BOUYASSE-CASSAGNE, 1991).

Sin embargo, Cari tomó la iniciativa del combate y atacó en Paucarolla el jefe colla Zapana, el cual fue muerto, y el Inca se vio obligado a concluir una alianza con el Lupaca con el fin de asegurar la avanzada de sus propias tropas.

Mientras tanto, una parte de la provincia de Carabaya (Orurillo, Asillo y Azángaro) se alió al jefe inca del Cuzco. Se trataba de una zona particularmente rica en yacimientos auríferos donde se encontraban también, como en las orillas del lago, numerosos campos irrigados.

Para el período que sigue inmediatamente, las fuentes son más confusas. Algunas señalan dos rebeliones en la región Colla, otras sólo señalan una.

Cualquiera sea el caso, hay suficientes pruebas para considerar que la sublevación colla contra el poder inca, que sucede a la instalación lupaca en la orilla Urcosuyu, y a la invasión inca de una parte de la región occidental del Collao, afectó a todos los ribereños del lago que antes de Tiwanaku, y a partir de Tiwanaku, se esforzaban de dominar la riqueza de las tierras lacustres por medio de múltiples e ingeniosas bonificaciones. Esta región agrícola altamente productora, con un habitat denso, unida en esta última lucha, tendría que compartir su territorio de ahora en adelante.

### *El esquema de ocupación de las tierras lupacas*

En los Lupacas, HYSLOP (1976) distingue tres tipos de sitios para el Intermedio Tardío :

- los pueblos situados en las colinas con tumbas a más de 4 000 m;
- los pueblos en terrenos planos con tumbas entre 3 812 y 4 000 m;
- los lugares chullpa\* que fueron en primer lugar sitios funerarios y que representan estructuras de un nuevo tipo en la region. HYSLOP sugiere que las chullpas, atribuidas a los Collas y a los Lupacas, indican una amplificación ceremonial en la relación con los antepasados, reemplazando las estructuras ceremoniales de Tiwanaku (BOUYSSÉ-CASSAGNE, 1991).

Por consiguiente, se desdibuja, para la región lupaca, un modelo de ocupación del territorio. Este concierne el Horizonte Medio y el Intermedio Tardío.

Durante el Horizonte Medio, los sitios son generalmente localizados en las zonas bajas, cerca del lago. No obstante, es razonable pensar que, durante la expansión de Tiwanaku en la región sudoeste del lago, las poblaciones vivían de diversos recursos : las del lago (agrícola, caza, pesca) y las de rebaños en tierras de altura, con establecimientos reducidos o estacionales en las punas (pastos próximos de la cordillera).

En el curso del período siguiente (Intermedio Tardío), el habitat se localiza mayormente en tierras altas protegidas por paredes o declives rocosos, en regiones menos favorables a las actividades agrícolas irrigadas, pero más adaptadas al pastoreo. Estos sitios fueron abandonados durante la conquista Inca (alrededor de 1450).

Los cambios notables entre el Horizonte Medio y el final del Intermedio Tardío representan, según HYSLOP (*op. cit.*), el momento de transición durante el cual las poblaciones de lengua aymara se impusieron a las de habla pukina. Esta hipótesis, en mi opinión, debe moderarse bastante : la observación de HYSLOP, muy interesante para el dominio lupaca, resulta problemática cuando se la quiere aplicar, como es a menudo el caso, al área lacustre en su conjunto. En efecto, se observó que en los Collas, últimos descendientes de las culturas lacustres, las orillas siguen siendo explotadas y pobladas hasta la época inca, por consiguiente, mucho más allá del Intermedio Tardío.

### *El fin de los antiguos dueños del lago*

Cualquiera sea el origen de las migraciones aymaras y su extensión, es obvio que la instalación de los Lupacas, en la orilla oriental del lago, constituye la clave de una nueva dinámica que actúa en diferentes niveles : el poblamiento y la organización del espacio así como la economía.

El estrato aymara suplantará poco a poco a los Collas y a todo lo que quedó, en las orillas del lago y parcialmente en el Altiplano, de poblaciones pertenecientes a las antiguas culturas. Pero este encubrimiento, que se señala esencialmente gracias a vestigios arqueológicos y a índices lingüísticos, no será uniforme y no se efectuará al mismo tiempo en todas las orillas del Titicaca y en todos los puntos del Altiplano.

Al mismo tiempo que desaparecerán las huellas de los campos irrigados y que los grandes y antiguos santuarios religiosos construidos en las islas caerán en las manos del invasor, el espacio se reconstituirá. Como una piel que se encoge, el universo lacustre controlado aún por poco tiempo por los Collas, se irá reduciendo y se fragmentará cada vez más.

## *El período inca*

### *El esquema de ocupación de las tierras*

En conjunto, el período inca corresponde a un nuevo modelo de ocupación del territorio, que para el historiador resulta más complejo que los precedentes, y vuelve aún más difícil la identificación de los grupos étnicos herederos de las antiguas tradiciones lacustres.

Más que el clima, poco favorable a los cultivos irrigados, el conjunto del período se caracteriza por un profundo trastorno del habitat que corresponde también a un período de aguas muy altas en el lago.

Se instala toda una infraestructura de caminos (con reutilización probable de los antiguos), así como nuevos centros religiosos y administrativos.

En la región Lupaca, la península de Copacabana, las islas del Sol y de la Luna se vuelven lugares imperiales de peregrinación superponiéndose a los antiguos santuarios de los Urus y de los Pukinas como el de la isla de Titicaca (BOUYSSÉ-CASSAGNE, 1988). Hatuncolla es promovida capital de provincia; se edifican depósitos del estado y un templo dedicado al culto del Sol.

Pero lo que es probablemente esencial en nuestra perspectiva, es que ninguno de los sitios datado de este período está ubicado en zonas elevadas. El conjunto de la población se encuentra nuevamente en las planicies y consiguientemente en las orillas del lago.

Este trastorno del habitat ha sido observado por algunos cronistas y CIEZA DE LEÓN (1984) sugiere que no se debe solamente a la política de los Incas, sino al estado de paz generado por su dominación. Señala también que los Incas establecieron nuevas fronteras entre las provincias, lo que consolidó esta paz.

Estas fronteras se extendían también al lago, que recibió un tratamiento comparable a los valles, es decir en acuerdo con la lógica de la época anterior (BOUYSSÉ-CASSAGNE, 1991). La consecuencia más inmediata de estas modificaciones territoriales fue indudablemente la servidumbre, por lo menos en ciertas regiones, de los pobladores calificados en las crónicas como Urus a los Aymaras.

### *La confusión étnica*

El desplazamiento del habitat hacia las regiones ribereñas produjo una cohabitación forzada de los grupos étnicos que, traducido en la documentación histórica del siglo XVI, origina enormes dificultades de lectura. El ejemplo Pacajes permite exponer claramente el problema: ¿ un Uru que hablaba aymara y vivía entre ellos, iba a ser considerado como Aymara, o seguiría siendo Uru? ¿ Cuáles eran los criterios que para la administración inca, y luego para la administración española, permitían distinguir los unos de los otros?

En la documentación, las etiquetas étnicas, fuesen incas o españolas, no se ocupaban de distinguir las culturas. Estas remiten a categorías tributarias. Los etnónimos son la producción de los grupos dominantes y los documentos españoles, los únicos de que disponemos, acumulan diferentes perspectivas de los sucesivos vencedores: Aymaras, Incas, Españoles.

El estudio conjunto del mapa lingüístico y del mapa tributario del siglo XVI, que realicé en un estudio anterior, nos muestra que la asimilación de las etnias lacustres se efectuó lentamente (BOUYSSÉ-CASSAGNE, 1987). En Coata, la población, monolingüe pukina, está clasificada como Uru, porque tiene un cacique de su sangre, y no fue dominada ni por los pukinas ni por los aymaras (MORUA, 1590).

En Capachica, por ejemplo, si una parte de los habitantes fue catalogada como aymara, en detrimento del criterio lingüístico pukina, es que sus condiciones de vida eran tales que los visitantes españoles pudieron asimilarla a la categoría de imposición "aymara" que siempre significaba un nivel elevado de tributación.

Este último ejemplo demuestra claramente cómo, y en qué contexto, a partir de la época del Virrey Toledo, los etnónimos no tienen validez, los criterios de riqueza o de pobreza dominan. También prueba que antes de los aymaras, por lo menos una parte de los grupos urus había sido dominada por los pukinas.

Si las listas coloniales de imposición (tasaciones) confunden a los Urus y Pukinas en la rúbrica muy peyorativa de "Uru", es por varias razones, una de las cuales se puede explicar hoy en día: en el momento del ascenso de las aguas del lago, y más tarde después de los desplazamientos de poblaciones por los incas, los grupos "lacustres" cohabitaron de una manera diferente. Algunos habitaban ahora en las orillas del lago porque los campos que tenían anteriormente habían desaparecido bajo las aguas, los otros porque se les había obligado a vivir en tierra firme. Finalmente, los vencedores sucesivos (Aymaras e Incas) tenían también más interés en realizar una amalgama para someterlos mejor.

Las distinciones entre Urus y Pukinas subsistieron en varios casos. Así, la posesión de los rebaños es atribuida solamente a los Pukinas (MORUA, 1590; LIZARRAGA, 1968) y, si los pobladores clasificados en la categoría tributaria "Uru" constituyeron en el siglo XVI una reserva de mano de obra de tejedores, nunca poseyeron llamas (BOUYSSÉ-CASSAGNE, 1984).

Por su parte, los mitos lacustres distinguen también dos humanidades: una humanidad post-diluviana a la cual se incorpora los habitantes de Hatuncolla, herederos de Tiwanaku y adoradores de Viracocha y del Sol, mientras que los Urus son los hombres del tiempo primero, de las tinieblas y de las profundidades lacustres, a quienes el Inca prohíbe adorar al Sol (BOUYSSÉ-CASSAGNE, 1988).

Las crónicas, fruto de la dominación, designan el Uru como una bestia; sucio, holgazán; no es un hombre. BERTONIO (1984), en su diccionario aymara, lo designa también por expresiones despectivas. Además, algunos documentos hacen referencia al origen costeño, del Pacífico, de los Urus (PAREDES, 1931); pero este origen de los pescadores del lago y del Desaguadero no está corroborado por suficientes pruebas históricas.

El bilingüismo observado en el seno del grupo uru se justifica si se admite que la lengua uruquilla, que sólo se limitaba en el siglo XVI a un sector meridional del Collao cerca del lago Poopó y en Zepita en la provincia de Chucuito, era en realidad la lengua vernacular del grupo y que los Urus sólo habrían adoptado el pukina al ser dominados. Esta hipótesis sostiene implícitamente la idea de una diferencia étnica y cultural original entre Urus y Pukinas, que no desmienten ni los mitos antiguos ni una parte de la tradición oral.

Las conquistas sucesivas, la desaparición de los camellones, los trastornos del habitat y por último, la economía colonial terminaron por borrar estas antiguas diferencias y es incidentemente que los cronistas señalan que los señores collas de Capachica, fueron anteriormente los antiguos ocupantes de las islas sagradas de Inteca, de Amantani, del Sol y de la Luna (BOUYSSÉ-CASSAGNE, 1988). El recuerdo de su antigua sabiduría sigue todavía vigente así como alguna que otra reliquia.

Se cuenta que los señores del lugar fueron los primeros en utilizar ropa de lana fina (*cumbi*), hilada de metal, de color morada y decorada con motivos. Por lo tanto, se atribuye a la última gran cultura lacustre la invención de algunas de las técnicas más útiles en materia de tejido: la cumbre del arte. Estos refinamientos artísticos, que habían hecho de los tejedores de Capachica, expertos en el arte del tinte a base de hierbas acuáticas, los grandes tejedores del inca, desaparecieron poco a poco.

De los Collas, sólo queda hoy un nombre. Designa los antiguos habitantes de Collasuyu, todas etnias confundidas, y recuerda que el Inca había escogido para designar la cuarta parte de su imperio, al sur, el nombre prestigioso de la última gran cultura del lago.

## *Conclusión*

El lago Titicaca sólo se revela en su función de mar interior cuando se trata de su historia en la larga duración. En este universo mal delimitado y movedizo, que, sin embargo, constituye una unidad física, comenzamos a comprender cómo se suceden en las orillas, desde Pucara hasta Hatuncolla y pasando por Tiwanaku, conjuntos regionales y espacios sociales y económicos constituidos por franjas de tierra ganadas al agua. En el curso de las conquistas y de las sucesivas invasiones, esta unidad humana que sobrepasaba ampliamente el universo lacustre, fue progresivamente fragmentada, y las orillas abandonadas y cubiertas por las aguas. Pero estos movimientos, que produjeron una recomposición del paisaje físico y humano en el seno del cual cohabitaban pobladores de ciudades y de campos acuáticos, solamente se pueden comprender si se abre al extremo el campo cronológico.

Los grupos sociales y las etnias, continuamente redefinidos en el curso de ciclos seculares, en los cuales se manifestaron las oscilaciones del lago, los cambios económicos, los movimientos migratorios, las conquistas, forman en la documentación del siglo XVI un mundo denso y complejo. La clave de la lectura española impone su propia definición de la etnicidad y fija la visión del lago, volviendo difícil la definición de los estatutos sociales y étnicos de los diversos grupos presentes. Por lo tanto, es en la diacronía y en la larga duración que emprendimos una relectura de los documentos del siglo XVI, intentando desprendernos de una visión etnocentrada, y de un procedimiento relacionado a una concepción de lo tradicional basado en la noción de supervivencia.

## VII.1 b *La práctica antigua de la pesca en el lago*

JEAN VELLARD

Durante la primera mitad del siglo y antes de la introducción de la trucha, el lago Titicaca tenía abundantes peces y los pescadores reconocían diversas clases de éstos.

En primer lugar había peces de carne fina que eran objeto de un comercio activo en los mercados de pueblos y ciudades, como Guaqui, Puno y especialmente La Paz donde se los servía en los mejores hoteles. Las dos especies más apreciadas eran *Orestias pentlandii*, la "boga", también llamada por los Aymaras "kesi" o simplemente "chaluá" (pescado), y *Orestias cuvieri*, el "humanto". La pesca se realizaba sobre todo en invierno, de junio a noviembre. Los peces de aguas libres eran frecuentemente objeto de pescas colectivas. En este caso varias embarcaciones de totoras o "balsas", formando un medio círculo, se dirigían hacia un centro común, batiendo el agua con una piedra amarrada a una cuerda o con picheros provistos de una bola de juncos, empujando los peces hacia una gran red en forma de bolsillo, la "kána" o "kaána", mantenida abierta por piedras y flotadores en totora y prolongada por una bolsa donde se acumulaba a los peces.

La pesca era muy productiva, cada "balsa" llevando uno o dos bidones de alcohol (unidad de medida de veinte litros aproximadamente), conteniendo 200 a 300 pescados que costaban en la época (1946) 20 centavos de sol la unidad. En el Desaguadero y en diversos puntos del lago como Puno, Puerto Acosta o otros, los peces eran empujados hacia un cercado de totoras en forma de V, cerrado en el extremo por una red o "kencha".

La segunda clase de peces, reservada a los mercados indígenas, era la de *Orestias* de los totorales o campos de cañas, englobados bajo el nombre general de "karaches". La especie más abundante era el "karache" negro que correspondía a diferentes variedades de *Orestias agassii*, seguida del "karache" amarillo (*O. luteus*) o "punkhu" y del "karache" blanco (*O. albus*), menos frecuente y también llamada "kaño". Todas estas especies vivían en totorales que eran objeto de un comercio intensivo. De día eran capturadas a pie o desde pequeñas balsas, con redes del tipo manguilla en algodón ("sakkáña"), o incluso con la antigua manguilla de paja, el pesado "nokú", todavía en uso en algunos grupos de pescadores. En los herbarios acuáticos poco profundos (*Myriophyllum titicacaense* y otras plantas), los peces eran encerrados en cercados hechos de estos vegetales acuáticos, llamados pozos, formados por un grupo de hombres que avanzaban en círculo, amontonando delante de ellos los macrófitos desde el fondo hasta la superficie. Cuando se encerraba así los peces en un círculo de cuatro o cinco metros, los peces acumulados en el interior eran capturados con una red de mano.

ORSTOM Fonds Documentaire

N° :

36645, 2 + 2

Cote :

A

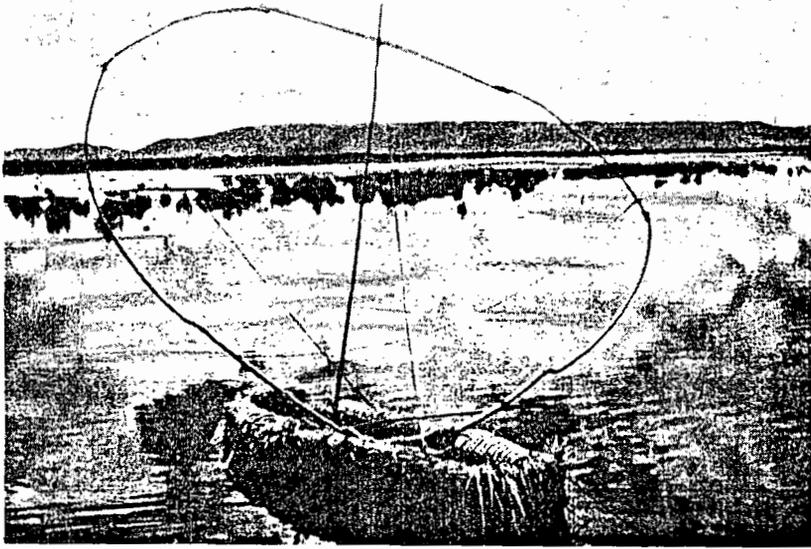


Foto 1

Red cuadrada grande ("Tóm' káku"); instalada en una balsa de totora y desarmada (región de Puno).

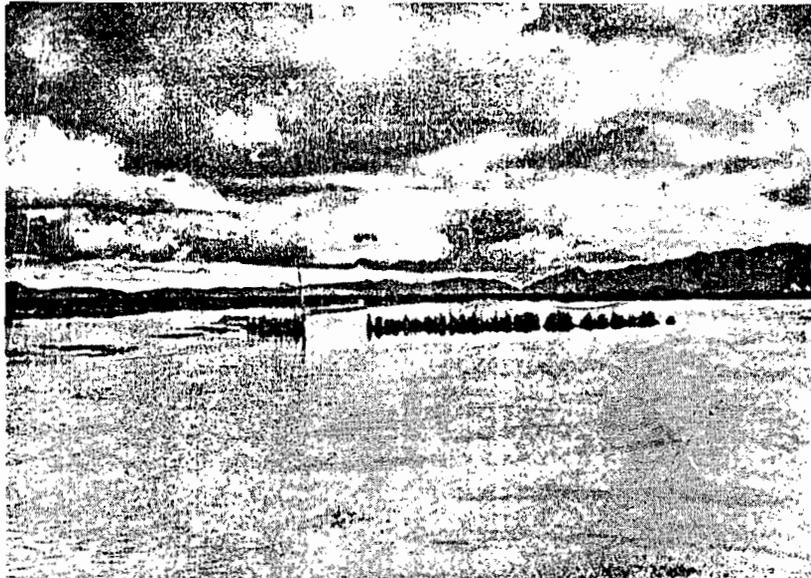


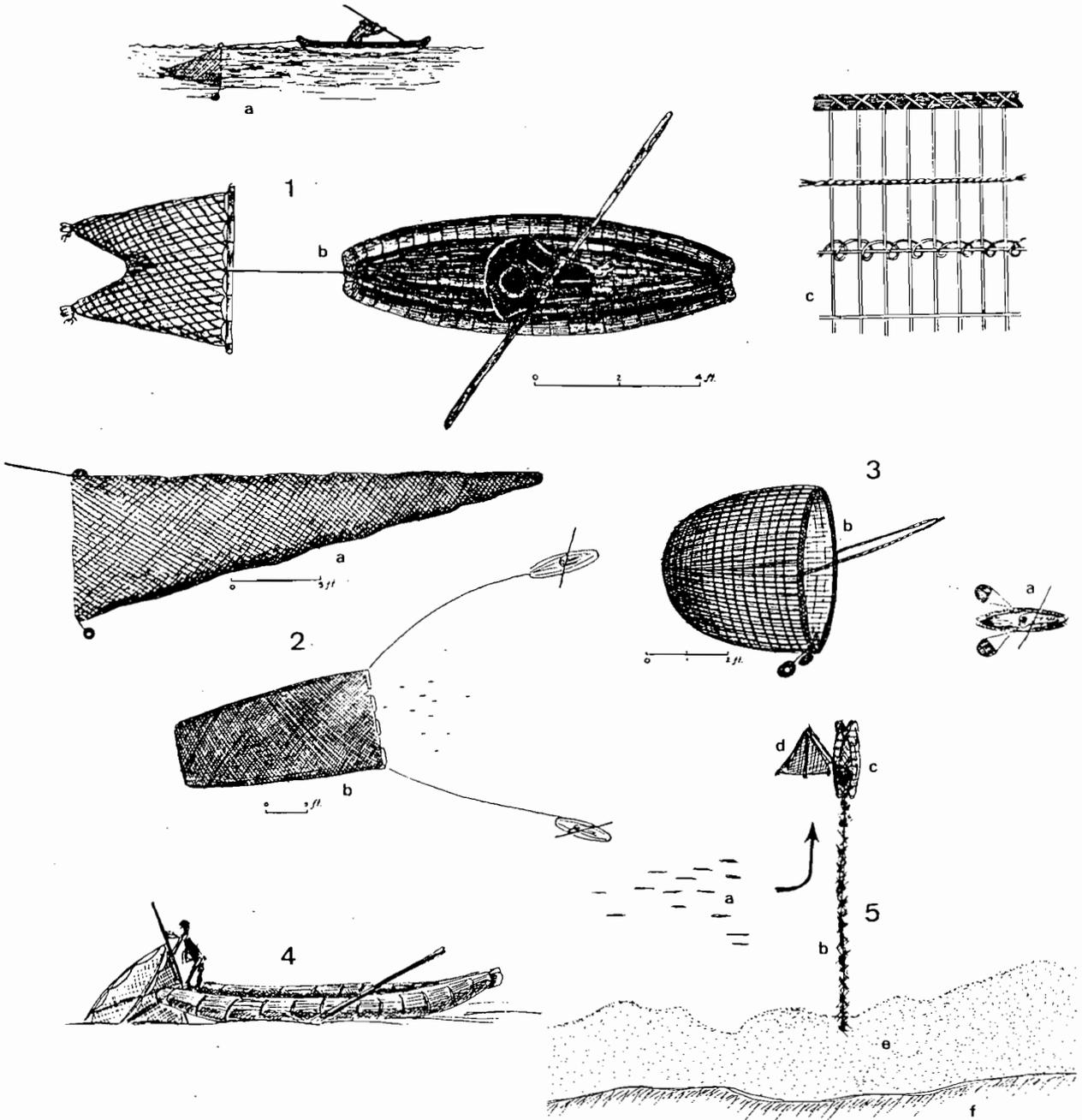
Foto 2

Lugar de pesca ("Kencha") en el Desaguadero.



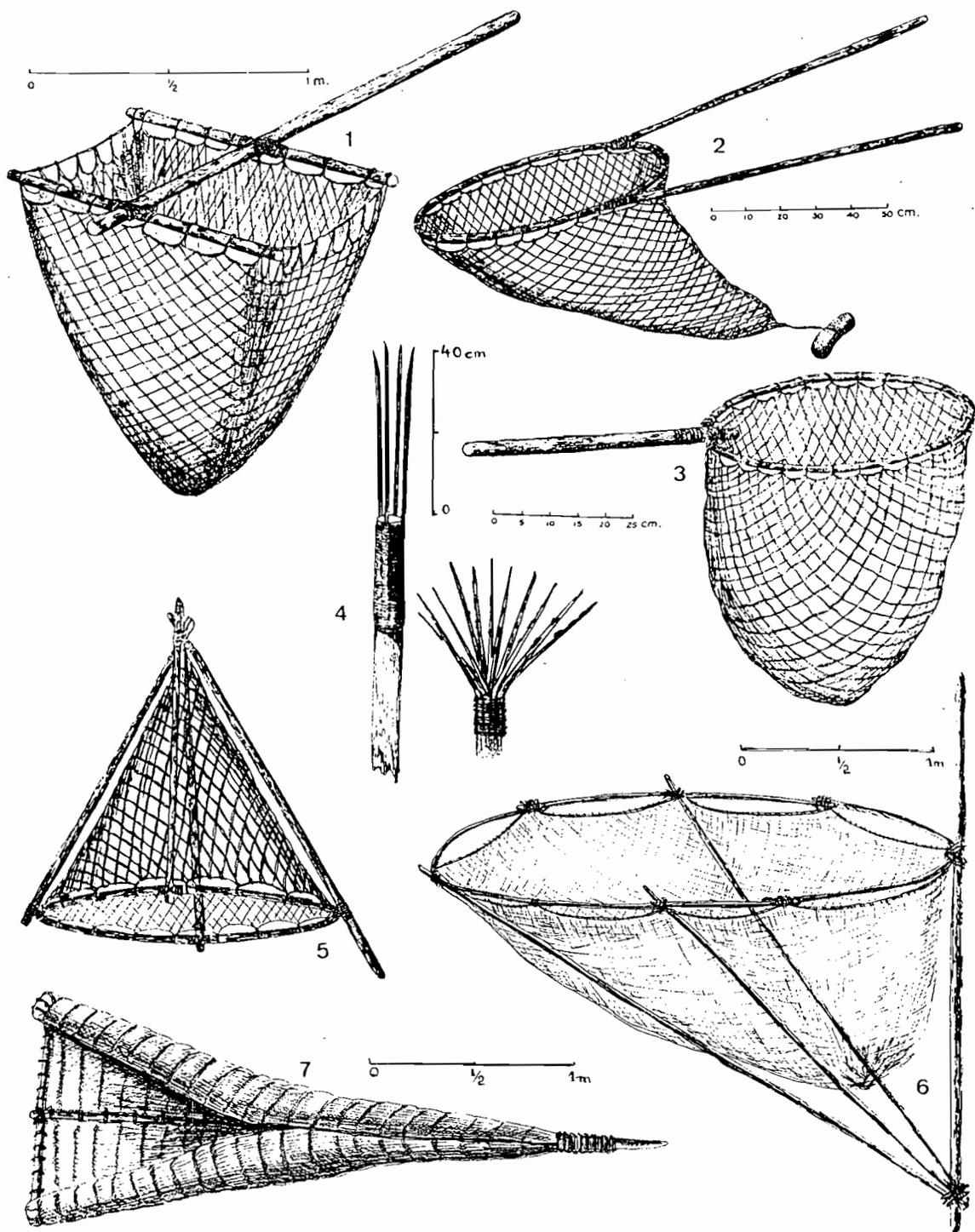
Foto 3

Pesca en el "pozo", pequeño cercado de hierbas acuáticas (cerca de Capachica).



**Lámina I. – Artefactos y técnicas de pescas antiguamente utilizadas por los pescadores del lago Titicaca.**

- Fig. 1 : Balsa de totora jalando una pequeña traína con doble bolsa o "sáppa kahána" (fig. 1a – vista lateral; fig. 1b – vista de arriba; fig. 1c – detalle de fabricación de la traína).
- Fig. 2 : "Kána" o "Kahána"; traína con bolsa simple, de gran tamaño (fig. 2a – vista lateral; fig. 2b – vista en acción, jalada por dos balsas).
- Fig. 3 : Nasa liviana o "kullania" (fig. 3a – tracción de dos nasas laterales por una balsa de totora; 3b – Nasa aislada).
- Fig. 4 : Pesca con red cuadrada o "Tóm' káku".
- Fig. 5 : Pesca con el "Túmi" (fig. 5a – Banco de peces; fig. 5b – estaca hundida en el lago, sirviendo de barrera; fig. 5c- balsa de totora; fig. 5d- "túmi"; fig. 5e- herbario de vegetación acuática; fig. 5f – orilla).



**Lámina II.** – Diferentes tipos de artefactos de pesca utilizados por los Aymaras.

Fig. 1 : Saccáña, nombre de las redes empujadas con la mano. Fig. 2 : "Kiskáña" o "Káku", red redonda utilizada desde una balsa de totora. Fig. 3 : "Kópu" o "Sakhaña", red redonda utilizada con la mano. Fig. 4 : "Makháña", diferentes tipos de fisga (arpones). Fig. 5 : "Túmi ccáña", red cónica jalada por una balsa". Fig. 6 : "Tóm'káku", red cuadrada grande. Fig. 7 : "Nukho", antigua red de mano (manguilla) en paja trenzada.

La pesca más importante, nocturna, tenía lugar desde balsas aisladas. Una linterna colocada en la parte delantera atraía a los peces que el pescador capturaba con un arpón llamado "maxana" o "piri" o "yakhaña". Los pescados se los vendía frescos, alrededor de un boliviano la unidad (1952), o ya sea abiertos y secados al sol sobre esteras y el techo de chozas, o también entre capas de piedras calientes. Las mujeres de los pescadores los vendían a menudo a las mujeres de los agricultores, por trueque, en las playas del lago e islas.

Diversas especies de *Orestias* de pequeño tamaño, confundidas con jóvenes de otras especies y englobadas bajo el nombre de hispi, eran objeto de una pesca abundante en verano (enero principalmente) en aguas libres, con una nasa globular ("kuláncha") tirada por una "balsa", o con una manguilla, en los totorales. Esta pesca era muy importante.

Los bagres o "suchis" o "mauris" (*Trichomycterus*) formaban la cuarta clase. Habitaban de preferencia los herbarios acuáticos y especialmente la desembocadura de los ríos. Particularmente abundantes en el Desaguadero donde eran objeto de expediciones especiales para su captura. La gran época de pesca duraba dos meses, en aguas bajas (agosto a septiembre). Pescadores de las orillas del lago y los Urus, en balsas ocupadas por dos o tres hombres, descendían entonces por el Desaguadero hasta Nazakara y Concordia para capturar, especialmente al arpón, *Trichomycterus* de gran tamaño. Los hijos de los pescadores capturaban a bagres de pequeño tamaño en los totorales del lago, con nasas. Especies pequeñas (*T. rivulatus* y otras) eran capturadas en los ríos así como en los lagos de altura próximos del Titicaca, como por ejemplo el lago Lagunillas (4250 m).

Según afirmaciones de indígenas, desde 1944-45, el hispi desaparecía de la bahía de Puno y del norte del lago. En 1950 ya no se lo pescaba más. Desde esta época, los "humantos" se volvieron rarísimos y una última colección de esta especie (*Orestias cuvieri*) fue reunida en 1948 para ser enviada al Museo de Historia Natural de Lima. Escasas "bogas" aún se pescaban al sur del lago en 1952. Los "karaches" de los totorales resistieron mejor, sobre todo las *Orestias agassii*. Las más afectadas por la pesca parecen haber sido las *Orestias albus* ("kaño") e igualmente los bagres grandes (*T. dispar* y *T. pictus*) ya no eran pescados regularmente en el lago a partir de los años cincuenta.

Las láminas de fotos y figuras fueron realizadas a partir de fotos del autor y de documentos publicados por TSCHOPIK (1946).



## VII.1 c Aspectos sociales y económicos de la pesca

BENJAMIN ORLOVE, DOMINIQUE LEVIEIL, HUGO TREVIÑO

La cuenca del lago Titicaca ha sido ocupada por importantes poblamientos humanos durante siglos. Documentos arqueológicos atestiguan de la importancia de la pesca en esta región, remontando al pasado hasta los años 1300-1200 A.C., en el momento de la fase inicial de la Cultura Chiripa (KOLATA, 1978). Otras fuentes prueban su importancia durante los períodos de las principales civilizaciones precolombinas como son las civilizaciones Tihuanaco e Inca, durante la época en que la cuenca formaba parte del imperio español, y en el transcurso de los dos últimos siglos (LEVIEIL, 1987).

En los primeros decenios de este siglo, los habitantes de las orillas del lago pescaban en balsas hechas de tallos de totora (cf. cap. VI.2). Utilizaban numerosos artefactos para pescar, como ser las redes barrederas (algunas tejidas con lana de llama), las redes sumergidas, redes de mano, las nasas y los arpones (TSCHOPIK, 1946; ver también cap. VII.1b). Una parte de los pescados era consumida fresca, y los otros eran secados y exportados fuera de la cuenca donde se los intercambiaba con otros alimentos.

Numerosos cambios producidos en los últimos cuarenta años han modificado la pesca. La trucha arco iris (*Salmo gairdneri*) fue introducida en 1941, el pejerrey (*Basilichthys bonariensis*) entró en el lago en los años 50 después de haber sido introducido en el río Desaguadero, según lo que se cuenta, por un club de pesca boliviano, algunos años antes. El desarrollo de las poblaciones de truchas originó la instalación de una fábrica de conservas en las orillas del lago, en 1961. En 1965, año de la producción máxima, cinco de estas fábricas funcionaban, con un rendimiento total de 409 toneladas.

Las poblaciones de truchas se redujeron rápidamente por causa de la pesca excesiva, particularmente en la desembocadura de los principales ríos, y también probablemente debido a la competición y a la depredación del pejerrey (ORLOVE y LEVIEIL, 1989). En 1970 ya no se trabajaba más ninguna fábrica de conservas (EVERETT, 1973). Aunque las fábricas se cerraron, dejaron su huella en la pesca del lago. Los años 1960 representan un período clave en la transición entre la utilización de balsas de totora y la de botes de madera propulsados con vela o a la rama. A comienzos del decenio, menos de 5 % de los medios de navegación eran botes de madera; en 1970, representaban 33 % de los medios navegantes del lado peruano. Esta tendencia continúa con 53 % en 1976 y 72 % en 1980. Aunque el número de botes haya aumentado, han cambiado poco en su diseño; son fabricados por artesanos locales del Altiplano y miden en promedio 5 metros. El porcentaje de botes de madera, aproximadamente 90 %, es aún más alto del lado boliviano del lago. Las redes de nylon de multifilamentos se han convertido en el artefacto de pesca predominante y han aumentado notablemente (ORLOVE, 1987). Las agencias de desarrollo peruanas, bolivianas y extranjeras han introducido diversos proyectos para el desarrollo de la pesca como la producción de alevinos de truchas en estanques de cemento y la piscicultura de truchas

ORSTOM Fonds Documentaire

N° : 36646, ex 2

Cote : A

adultas en jaulas flotantes; estos proyectos han tenido un éxito bastante limitado (ORLOVE y LEVIEIL, 1989). Una eutrofización localizada pero considerable ha sido observada alrededor de las jaulas flotantes, tanto del lado peruano (Acora) como del lado boliviano (Tiquina).

### ***Características espaciales de la pesca del lago Titicaca***

Censos relativamente completos de los pescadores existen para 1976 en el lado peruano (BUSTAMANTE y TREVIÑO, 1976) y para 1980 en Bolivia (CALLISAYA, 1980). Los pescadores están muy dispersos, casi cada pueblo de orillas del lago teniendo por lo menos unos cuantos. El número de pueblos en los que se ha señalado pescadores es de 151 en el Perú y 199 en Bolivia. El total de los pescadores censados para estos años era de 3040 en el Perú y 3216 en Bolivia; la primera cifra, habiendo sido calculada por un equipo más experimentado, es probablemente más precisa que la segunda. La pesca es casi exclusivamente una actividad masculina, aunque ocasionalmente algunas mujeres entran a pie en el lago con redes o hacen excursiones cortas para pescar con redes agalleras, cuando los hombres se ausentan temporalmente de sus casas. Estudios realizados en 34 comunidades del Perú en 1980, y en 38 comunidades en 1984, muestran una posible leve tendencia al aumento de la población de pescadores, ya que las comunidades donde los pescadores habían aumentado eran más numerosas que aquéllas en las cuales los pescadores habían disminuido; sin embargo, había tal variabilidad en los datos, que el intervalo de confianza de 95 % para la tasa de crecimiento, variaba de valores negativos a valores positivos.

Un aspecto importante en lo que concierne a la pesca del lago Titicaca es la existencia de territorios de pesca controlados por las comunidades. Cada comunidad ribereña impide sistemáticamente a los individuos que no son de esta comunidad pescar en las aguas adyacentes a sus tierras. En regiones donde el fondo del lago es relativamente plano, estos territorios se extienden varios centenares de metros más allá del límite externo de los totorales, que pueden ellos mismos extenderse varios centenares de metros, o incluso hasta algunos kilómetros, a partir de la orilla. Cuando el lago es más profundo, estos territorios se extienden varios kilómetros desde la orilla, yendo hasta o sobrepasando el isobata de los 50 metros (LEVIEIL y ORLOVE, 1990).

### ***Organización de las actividades de pesca***

LEVIEIL (1979) distingue varios tipos de pesca en el lago. Primeramente, hay la pesca profunda con redes agalleras, que concierne las especies endémicas (*Orestias agassii*); algunos carachis y bagres también pueden ser capturados. Los pescadores ponen sus redes agalleras (las mallas variando entre 38 y 63 mm) en el fondo del lago que no sobrepasa los 30 metros. Estos pescadores utilizan las balsas de totora o los botes de madera. En segundo lugar, existe una pesca pelágica con la red agallera para la trucha y el pejerrey, utilizando mallas más grandes (63 a 152 mm) y colocada únicamente en los botes de madera, algunos equipados con motores. En tercer lugar, algunos pescadores practican simultáneamente estos dos tipos de pesca para capturar a las especies endémicas y a las especies introducidas. Finalmente, existen dos tipos menores de pesca que utilizan otros artefactos. Una pesca a la red barredera, que captura también los carachis negros, opera en el lago Menor; botes en grupos de dos jalan una gran red barredera detrás de ellos, efectuando varias idas y vueltas en cada salida. El segundo procedimiento es una pesca al ispi (pequeños *Orestias*), realizada con jábegas de playa o pequeñas redes barrederas. En general, las salidas de pesca son cortas, a menudo sólo algunas horas y raramente más de una noche (ORLOVE, 1986). Fuera de los pescadores con red barredera, la mayoría de los pescadores pescan solos, o toman a bordo un joven de su familia que les sirve como asistente. Virtualmente, todos los pescadores son también agricultores y ganaderos, por lo que coordinan sus breves salidas de pesca con sus otras actividades.

## **Capturas**

Las estadísticas de captura más completas provienen del Perú y abarcan un período de 12 meses que va de agosto de 1979 a julio de 1980. Cincuenta pescadores, escogidos al azar de la lista del censo de 1976, establecieron registros diarios de sus pescas. La supervisión de los estudios, efectuada por biólogos del IMARPE (Instituto del Mar del Perú), aportaron factores de corrección a los errores cometidos en los registros de las pescas por los pescadores. Utilizando los datos del censo de 1976 y de los estudios de los pueblos de 1980, los resultados de estas estadísticas de capturas fueron extrapolados a toda la parte peruana del lago.

La evaluación de las pescas totales para este período es de 8160 toneladas, el promedio anual de salidas por pescador es de 265, y el promedio de pesca por salida es de casi exactamente 10 kg. Al analizar la contribución en peso de los diferentes géneros de peces en toda la pesca, se puede notar que sólo las Orestias representan un poco más de los dos tercios (67.0 %). Los dos géneros introducidos, cada uno con una especie en el lago, están muy próximos (*Salmo* 14.2 %, *Basilichtys* 15.2 %), el resto siendo representado por el género *Trichomycterus* con 3.6 %. Hay relativamente pocas variaciones estacionales del esfuerzo de pesca y de los rendimientos.

## **Utilización del pescado**

La información más completa referente a la utilización del pescado es disponible para el Perú (1979 y 1980). La mayor parte de la pesca (83 %) es comercializada de una u otra manera, aunque una buena parte (17 %) es directamente consumida por los pescadores, los miembros de sus hogares y sus amplios grupos de parientes y amigos.

El 83 % puede ser dividido de acuerdo a los lugares de su comercialización (70 % en los mercados; 13 % en los pueblos, vendidos de puerta en puerta u otras formas de intercambio diferentes de las que se practican en una plaza de mercado), o según los medios de transacción (67 % vendidos contra dinero, 16 % trocados contra víveres). La venta predomina en las plazas de los mercados (90 % de la distribución, contra 10 % de trueque), pero esta proporción relativa se invierte en las transacciones que tienen lugar fuera de los mercados (69 % contra 31 % de venta). Las especies introducidas son generalmente vendidas y las especies originarias del lago más frecuentemente trocadas (ORLOVE, 1986).

## **Consecuencias económicas de la pesca**

LEVIEIL (1987) ha dado una evaluación tanto de los aportes financieros de la pesca como de su costo, incluyendo un análisis de los precios de adquisición de los equipos, de su mantenimiento y de su depreciación. Durante el período 1979-1980, el beneficio medio neto anual de un pescador era de 311.000 soles, en una época en que 1 dólar US valía 250 soles. El pescador que capturaba las especies nativas del lago tenía ganancias más bajas, cerca de 190.000 soles, y los pocos pescadores que se dedicaban exclusivamente a la pesca de la trucha y del pejerrey ganaban mucho más, alrededor de 675.000 soles. El beneficio medio por hora de trabajo era de 121 soles, más elevado que el de otras formas de trabajo accesibles a los pobladores ribereños, como por ejemplo las ocupaciones de los peones en trabajos locales, o bien estacionales en la agricultura de la costa, en la ganadería, en la producción artesanal o en el comercio minorista. Por otra parte, informaciones relativas a los precios del pescado, de los botes y de los bienes de consumo, con relación a los beneficios de la pesca, indican que estos últimos disminuyeron durante los años 1970 (ORLOVE, 1986; LEVIEIL, 1987), porque el precio del pescado bajaba en relación con el índice de los precios de consumo, mientras que el precio de los botes aumentaba. Las ganancias por peso

con relación al esfuerzo de pesca probablemente no disminuyó, ya que los niveles de capturas se muestran bien inferiores a los límites más altos sostenibles (LEVIEIL, 1987). Si estos niveles se hubieran aproximado a estos límites, habría habido disminución de los beneficios marginales o un aumento en el esfuerzo de pesca. (El fracaso de los poblamientos de truchas en los años 1960 parece excepcional, provocado tanto por los incentivos a la pesca de parte de las pesquerías como por la vulnerabilidad de esta especie introducida, que se concentraba en la desembocadura de algunas corrientes de agua principales y las volvían a subir para reproducirse). No obstante, la recesión general de la economía peruana causó disminuciones de los beneficios ligados a las otras formas de trabajo disponibles para los ribereños, tales como el comercio (APPLEBY, 1982) y el trabajo jornalero (FIGUEROA, 1984). De esta manera la pesca permaneció como una fuente atractiva de ganancias, permitiendo a los habitantes de la región la obtención de víveres. Esta evidencia indica que los beneficios horarios medios, con relación al trabajo suministrado, eran más elevados en la pesca que en cualquier otra actividad accesible a los ribereños del lago durante los años 1970 y a principio de los años 1980. Esto demuestra que la sobreexplotación económica fue una necesidad en aquella época (LEVIEIL, 1987).

Teniendo en cuenta que la pesca provee beneficios más importantes que otras actividades, es lógico averiguar las razones que impidieron la expansión de las pesquerías. Un factor clave es el sistema de los territorios de pesca comunitaria, que impidieron a los individuos que no eran miembros de las comunidades ribereñas practicar la pesca. Además, es difícil para pescadores potenciales adquirir los conocimientos necesarios para entrar en el comercio. De una muestra de 112 pescadores entrevistados en 1981, un poco más del 90 % habían sido aprendices de sus parientes; de esta fracción, más del 75 % habían aprendido con su padre o sus hermanos.

Estas informaciones indican que el número de pescadores o se mantendrá estable o aumentará lentamente, permitiendo a los pescadores continuar a invertir en botes y redes y recibir por su trabajo beneficios más elevados que otros habitantes de la región. Igualmente parece que las capturas totales van a continuar a niveles beneficiosos para los pescadores y sostenibles para el ecosistema lacustre (LEVIEIL, 1987).

La perturbación más importante para las poblaciones ictiológicas y para los pescadores mismos sería el desarrollo de una flota de pesca urbana con importantes medios financieros, que utilizaría barcos grandes y artefactos de pesca más complejos tales como redes barrederas o traínas de mayor tamaño, buscando posiblemente las pequeñas especies de *Orestias* o los pejerreyes. Tal pesca podría inducir una sobreexplotación para amortizar la inversión inicial, conduciendo al ciclo "hiperproducción y quiebra" encontrado en numerosas pesquerías en otras partes del mundo. Esto ocasionaría un agotamiento de los recursos ecológicos del lago y los medios de existencia de miles de ribereños, reduciendo igualmente una importante fuente de proteínas y vitaminas en la alimentación local.

### *Agradecimientos*

Los autores agradecen a Peter RICHERSON por sus observaciones relativas a la versión inicial de este capítulo.

## VII.1 d Importancia socio-económica de las macrofitas (\*)

DOMINIQUE LEVIEIL, BENJAMIN S. ORLOVE

Los ribereños del lago Titicaca utilizan las macrofitas acuáticas como alimento para sus animales domésticos y para ellos mismos, como material artesanal, para la fabricación de botes y techos, así como fertilizantes para la agricultura. Cada tipo de macrofitas, cada parte de la planta, en cada edad o estado de su desarrollo, tiene un empleo particular. Pese a eso, no se conoce bien la importancia socio-económica real de este recurso, sus diferentes utilizaciones y su contribución a la economía local.

Estas macrofitas se encuentran en el lago desde la orilla hasta una profundidad de alrededor de 9 metros (COLLOT, 1981), cuando la pendiente no es excesiva y que las condiciones de la naturaleza del fondo permiten su implantación. Sin embargo, razones técnicas impiden a los ribereños, que están mal equipados, colectarlas a más de 5 metros de profundidad.

En este capítulo, consideraremos sucesivamente los cinco grupos de macrofitas reconocidos por los ribereños : el llachu, la totora verde o totora tierna, la totora amarilla o totora madura, la sacca o siphi (las raíces o el rizoma de totora) y el chullo (la base blanca de los tallos).

### Llachu

El término llachu cubre varias especies de macrofitas cuyas tres principales son *Elodea potamogeton* (yana o chanco llachu), *Myriophyllum elatinoides* (hinojo o Waca llachu) y *Potamogeton strictus* (huichi huichi o chilka llachu) (RAMIREZ y VARGAS, 1974). El llachu es utilizado principalmente como alimento para animales y a veces para la realización de objetos manufacturados (relleno de colchones por ejemplo) o como combustible (por ejemplo para los hogares de los Urus).

El ganado se alimenta directamente del llachu *in situ* a menos de un metro de profundidad, de junio a febrero, cuando ya no quedan zonas de pastoreo en las orillas. Los ribereños colectan también el llachu con la mano, ayudándose de una hoz o de otro instrumento cortante, entrando en el agua hasta la cintura. Cortan el llachu a partir del fondo y amontonan su cosecha en la orilla adonde el ganado viene a comerla. Algunas veces la cosecha es efectuada desde una barca de madera o de una balsa de totora utilizando un palo largo, la quelña, al extremo de la cual se ata un cuchillo. Aunque el llachu es un producto pesado y lleno de agua, algunas personas cargan enormes bultos para su ganado, sobre distancias que van hasta una hora de camino desde las orillas del lago.

Se permite la cosecha de llachu a todo ribereño, puesto que no existe ningún derecho de propiedad o derecho de cosecha exclusivo en un emplazamiento particular donde crecen las macrofitas. Son derechos esencialmente consuetudinarios. No obstante, los límites de vecindad de las comunidades viviendo cerca de las orillas se extienden al interior del lago mismo, dividiendo así los herbarios acuáticos en zonas de utilización comunal (LEVIEIL, 1987). Sin embargo, la venta y el trueque, la trasplatación o el cultivo del llachu no parecen practicarse.

El llachu es considerado por los ribereños como uno de los mejores forrajes para su ganado, el mismo que tiene una preferencia marcada para las *Elodea*. Los estudios existentes corroboran las afirmaciones de los ribereños en cuanto al buen valor nutritivo del llachu por la calidad de la carne y de la producción diaria (RAMIREZ y VARGAS, 1974 ; COLLOT, 1981).

(\*) Esta contribución se dedica a la memoria del Padre CONRADO (KONRAD KRETZ) de Arapa, cuyo interés por su parroquia estimuló la investigación de campo de la cual resulta este artículo.

La falta de informaciones cuantitativas en cuanto a la extracción y al consumo del llachu, en todos los estudios disponibles, imposibilita la evaluación del volumen total colectado. Sin embargo, cabe señalarse la importancia de este recurso poco conocido en la economía de los distritos ribereños que tienen los derechos de acceso a los grandes herbarios de llachu, así como a los de Huatta y Coata en la bahía de Puno por ejemplo, que se especializan en la producción de queso (SANCHEZ, 1983).

### *Totora verde*

La totora verde o totora tierna es explotada de manera similar al llachu, con la excepción de que nunca se permite la entrada del ganado a los campos de totora. Una persona puede cortar cierto número de pichus (cantidad de totora que puede ser cargada entre los brazos y el pecho), que luego son llevados a los animales. Los tallos no deben, sin embargo, ser cortados a más de 50 centímetros bajo la superficie y nunca durante la época de lluvias cuando las aguas se vuelven muy turbias, pese a que el crecimiento de las totoras sea continuo durante todo el año, posiblemente con un desarrollo menos rápido durante la época lluviosa. El tallo necesita un poco más de un año para alcanzar un tamaño medio de 3,8 metros. El corte aumenta la producción de la planta e induce un aumento de la densidad de los totorales (COLLOT, 1981).

Una vez cortadas, las totoras pueden ser amontonadas en las embarcaciones de los campesinos o simplemente en la superficie del agua (debido a su flotabilidad natural), para constituir balsas llamadas tangas o marayas. Las marayas pueden así alcanzar tamaños impresionantes cuando varios campesinos se juntan para cosechar las totoras, en el sector Urus o Kapi de la bahía de Puno por ejemplo. Marayas de 400 pichus (aproximadamente 5 toneladas métricas de totora verde) han sido observadas, navegando sobre distancias de más de 20 km. Para transportar la totora sobre distancias más grandes (hasta 50 km) los habitantes de Socca, Titilaca y Santa Rosa de Yanaque utilizan veleros de casco de madera de cerca de 10 metros de largo, capaces de transportar aproximadamente 150 pichus y que son más rápidos y más flexibles que las marayas (fig. 1).

Cuando aún quedan algunas zonas de pastoreo para el ganado, los ribereños dejan sus animales en el campo y utilizan sus burros para llevarles las totoras desde las orillas del lago. Un burro puede cargar 5 a 6 pichus y un hombre 1 a 2 sobre una distancia de algunos kilómetros. Los granjeros mezclan a menudo la totora que dan a su ganado con otro alimento (llachu, paja, etc.) para introducir un poco de variedad en su régimen alimentario así como para optimar el consumo de alimento y hacer engordar así a sus animales. No obstante, a fines de la época seca (noviembre, diciembre) o durante los años de sequía prolongada, el llachu y la totora verde son la única fuente de forraje disponible. Durante los años de sequía aguda, el abastecimiento de totora verde como fuente de alimento se vuelve crítico, no solamente para los ribereños, sino igualmente para el ganado de las cooperativas y de los agricultores del resto del Altiplano.

A la diferencia del llachu, la explotación de la totora verde está muy reglamentada. La mayoría de los campos de totora son privados. Cada parcela pertenece a un propietario que la vigila como a una zona de pastoreo permanente. Siempre se impide al ganado entrar libremente en los campos de totora ya que no están cerrados. Las parcelas de totora pueden venderse o intercambiarse entre ribereños, así como repartirse entre los herederos de cada sexo. En mucho de los casos esto ocasiona una parcelación de los campos de totora en micro-parcelas.

Asimismo, la totora puede trocarse o venderse por pichu una vez cortada. También los ribereños cuyos recursos en totora son insuficientes pueden establecer acuerdos con aquéllos que disponen de grandes cantidades. Se pueden establecer así contratos por los cuales los menos favorecidos proponen a los otros cortar y llevar una parte de su totora, a cambio de productos (alimentos, coca, alcohol), o contra pago. Este tipo de relación es llamado alquiler (arint'asiña en Aymara, arindakuy en Quechua), ya que reconoce la permanencia de propiedad de las parcelas de totora.

Los grandes totorales de la bahía de Puno y del delta del río Ramis, al norte del lago, forman ahora parte de la Reserva Nacional del lago Titicaca. En teoría están administradas como un recurso forestal por el Ministerio de Agricultura, que otorga las autorizaciones, especificando las cantidades que pueden ser explotadas y las zonas respectivas (ORLOVE, 1991). Sin embargo en la práctica el control de la explotación de los campos de totora es efectuado por los habitantes de las comunidades ribereñas del lago. Los explotantes de este recurso deben compensar lo que cosechan por dinero o por alimento, por coca o materiales para las viviendas (palas, piedras o vasijas).

En algunos lugares, las comunidades ribereñas realizan asambleas a las cuales todos los propietarios envían representantes para determinar precisamente los meses del año y los días de la semana durante los cuales el corte de la totora está autorizado. Las comunidades se ponen de acuerdo para no cortar el mismo día, lo que facilita la vigilancia de las parcelas de totora y evita así incursiones extranjeras. Numerosas comunidades pagan también a uno o dos guardianes oficiales, los vigilantes del lago, quienes tienen la responsabilidad de vigilar los campos de totora durante el año.

Aunque algunos totorales son de origen natural, la mayoría ha sido plantada o trasplantada por los ribereños (CHIRAPO, 1982; COLLOT, 1981; HICKMAN, 1963). Los métodos de siembra de la totora son adaptados a las circunstancias y a la profundidad donde debe ser plantada, utilizando una pala en agua poco profunda y un pico a más profundidad. Algunas veces, piedras pequeñas son atadas a fragmentos de totora con raíces, que son así enviadas hasta el fondo. Se saca igualmente ventaja de las siembras naturales. Cuando las semillas transportadas por el viento o por el agua llegan a la orilla, la acción de las olas facilita su penetración en los sedimentos y en la materia orgánica en descomposición en ese sitio. Este proceso no requiere ninguna intervención humana, aunque el cultivo de la tierra al borde de las orillas lo favorece.

La totora verde es un buen forraje debido a su digestibilidad y a su contenido en proteínas (OYANGUREN y TAPIA, 1971) aunque su alto contenido de humedad no permite la ingestión de las sales nutritivas de la manera más adecuada (TAPIA, 1971). Los ribereños consideran que la totora tiene un valor alimenticio inferior al del llachú, pero que es más fácil para cosechar y para distribuirla a sus animales.

COLLOT (1981) estima el consumo diario de totora verde por cabeza de ganado entre uno y dos pichus (o amoros), o sea entre 9 y 26 kg por día. Esto lo induce a concluir que el consumo de llachú y de totora en el Lago Menor es considerablemente más bajo que lo que teóricamente la producción neta podría permitir. Utilizando la misma metodología y sus datos sobre la producción neta, hemos calculado que la producción neta de totora en la bahía de Puno permitiría teóricamente alimentar 265.000 cabezas de ganado y el llachú más de 2 millones. Sin embargo, se debe apreciar que esto no toma en cuenta el aspecto práctico que representaría tal explotación, así como las restricciones de acceso a los campos de totora y de llachú. (LEVIEIL, 1987).

LEVIEIL y GOZUETA (1984) estimaban entonces la extracción de totora verde de la bahía de Puno en cinco millones de pichus, o sea 50.000 toneladas métricas. Para obtener estas cifras, multiplicaban el número medio de cabezas de ganado (vacas, ovejas, cerdos, camélidos y caballos) poseído por una familia ribereña, por el consumo medio por cabeza de ganado (según las especies...), y por el número total de familias ribereñas teniendo acceso a las totoras.

Un estudio (Plan Nacional Regional del Desarrollo del Sur del Perú) señala a fines de los años 50 las primeras etapas de la integración del altiplano peruano en el mercado del ganado cubriendo la mayor parte del sud del Perú. Los terneros eran llevados desde el departamento de Cuzco y de una gran parte del departamento de Puno, hasta las orillas del lago, donde eran engordados y luego vendidos a compradores de grandes ciudades como Arequipa y Lima. Posteriormente este tipo de economía se ha desarrollado. Es pues bastante plausible que la demanda de totora verde haya aumentado considerablemente durante los últimos 40 años.

## *Totora amarilla*

Las partes emergidas de los tallos de totora están sujetas a cierta desecación bajo el efecto del sol y del viento, que la hace amarillear. La helada transforma este color en gris cenizo, demostrando la fragilidad del tallo. Las personas que cosechan la totora para la confección de objetos manufacturados buscan la totora amarilla grande, o totora madura, ya que es la más apropiada como material de construcción para las balsas, la confección de quesanas (colchones gruesos de totora), esteras (trenzas de totora) y para techos. Los artesanos de Chimu o de Urus-Chulluni, que se han especializado en la construcción y en la venta de balsas y quesanas, van por lo menos cada semana a Kapi para aprovisionarse en totora amarilla, trayendo marayas constituidas de 75 a 100 pichus pesando cerca de 15 kg cada una. Luego la totora es extendida en el suelo durante una o dos semanas, para que seque y se endurezca.

Antiguamente, la buena totora amarilla se encontraba en numerosos lugares, pero desde los últimos decenios, tal vez con motivo del aumento de la demanda de totora verde, los fabricantes de balsas y de quesanas deben ir cada vez más lejos para aprovisionarse. Los pescadores se quejan igualmente de la ausencia de totora amarilla de buena calidad, el tiempo de vida de sus embarcaciones de totora habiendo pasado de aproximadamente un año a menos de 6 meses.

La cosecha de la totora amarilla para la confección de objetos manufacturados puede evaluarse muy aproximadamente gracias a cierto número de estudios en los cuales se indica la producción diaria de estos objetos y las necesidades correspondientes en totora.

GAVANCHO (1975), en su estudio de la producción de quesanas por la comunidad de Chimu, cerca de Puno, indica que 128 familias producen diariamente entre 10 y 15 quesanas, haciendo 3 quesanas con un pichu de totora amarilla. Eso implica la extracción de 375 a 624 pichus cada día y una extracción anual de 75.000 a 125.000 pichus, teniendo en cuenta que las familias Chimu se dedican a esta actividad durante no más de 200 días por año.

CALANCHO (1984) indica que el 91,2 % de los Urus viviendo en las islas flotantes se dedican a la explotación de la totora de la cual utilizan el 82 % para usos artesanales. Calcula la cantidad así extraída para el conjunto de la comunidad a unos 1.360 pichus por mes, o sea 16.320 pichus por año.

BUSTAMANTE y TREVIÑO estimaron el número de balsas existentes en 1976 a lo largo de la costa peruana del lago. Dado que la construcción de cada balsa necesita aproximadamente 30 pichus y que una balsa no dura más de 6 meses, se podía deducir que aproximadamente 35.000 pichus de totora habían sido utilizados en 1976.

Si se tiene en cuenta que en el interior de la bahía de Puno las comunidades de Chimu y de los Urus son los principales explotadores de la totora amarilla con un fin artesanal, calculamos que un mínimo de 200.000 pichus, representando más de 2.000 toneladas, son así extraídos cada año solamente de esta parte del lago. Existe numerosas informaciones que muestran la importancia considerable que representa la totora amarilla en la economía local, a las cuales hay que agregar las extracciones realizadas para la confección de los techos. Aunque el número de techos fabricados con totora disminuya cada año, se debe saber que cada uno requiere una cantidad de 200 a 300 pichus para su confección.

## *Raíces de totora*

Los ribereños hacen la distinción entre la parte tierna del rizoma o sacca, y la parte madura de este mismo rizoma, llamada siphi (GAVANCHO, 1975). Las personas comen las dos, así como la base de la raíz o chullo (los últimos 30 a 40 cm), principalmente a fines de la época seca, cuando quedan pocas totoras después de las cosechas anteriores; esto debido al alto contenido de hidratos de carbono de esta parte del vegetal (MANRIQUE y RIVERA, 1982).

La mezcla de cieno, de rizomas y de materia orgánica en descomposición, forma el kille o quili, que presenta propiedades similares a las de una esponja. Cuando está seca, esta mezcla es muy liviana y flota. Las islas flotantes de los Urus están así hechas de grandes pedazos de este kille que los habitantes han amarrado y a los cuales van agregando continuamente pequeños pedazos. Periódicamente extienden totoras amarillas sobre el kille, para que su superficie seque. Pequeños bloques de kille, que son arrancados por el viento, son llevados por los pescadores hasta las partes de las orillas que les pertenecen, cortados en pedazos más pequeños y utilizados como abono o guano.

## **Conclusión**

En resumen, las macrofitas acuáticas contribuyen significativamente a la economía de las comunidades ribereñas del lago Titicaca y esto de diferentes maneras. En primer lugar y ante todo, el llachu y la totora verde son la clave de la producción de leche y de carne en esta parte del Altiplano. Igualmente constituyen una reserva no desdeñable en caso de sequía catastrófica, como fue el caso en 1983. En segundo lugar, la totora amarilla es uno de los raros recursos que las poblaciones locales pueden emplear para la realización de objetos manufacturados o artesanales. En tercer lugar, como medio donde numerosos peces y pájaros acuáticos pueden reproducirse, las totoras y los herbarios de llachu contribuyen a la productividad del lago Titicaca. Estos vegetales representan a la vez un substrato y una protección para sus huevos, y más tarde para los jóvenes, puesto que los alevinos y los jóvenes pájaros son mucho más vulnerables a los rigores climáticos y a la depredación en las zonas desprovistas de macrofitas. Los pájaros, particularmente los patos, consumen igualmente ciertas especies de macrofitas y casi todos se alimentan de artrópodos que viven en el llachu o en los totorales. De la misma manera que las macrofitas mismas, pájaros acuáticos y peces contribuyen a la economía y a la alimentación de las comunidades ribereñas. En cuarto lugar, mejoran el valor ecológico y estético del lago Titicaca, por consiguiente su interés turístico. Finalmente, protegen las embarcaciones de los pescadores y las orillas mismas, de la acción destructiva de las olas.

Por todas estas razones, las macrofitas del lago Titicaca representan un recurso de un valor económico y social inestimable para el Altiplano peruano y boliviano, que debe ser protegido de una explotación excesiva y de la degradación de su medio ambiente.

Explotación de las macrofitas acuáticas del lago.

Arriba : corte de una parcela de totora en la orilla de la bahía de Puno (foto : D. LEVIEIL).

Centro : transporte de una gran cantidad de "pichus" de totora en la bahía de Puno, Lago Mayor (foto : D. LEVIEIL).

Abajo : cosecha del "Llachu" desde una embarcación en la bahía de Achacachi. De esta forma, se cosechan generalmente tres especies de macrofitas : *Miriophyllum elatinoides*, *Elodea potamogeton* y *Potamogeton strictus* (foto : C. DEJOUX).





## ***VII.1 e Influencia del lago en la agricultura litoral***

JEAN J. VACHER, EMMANUEL BRASIER DE THUY, MAXIMO LIBERMAN

Todo viajero que llega a las orillas del lago Titicaca puede observar fácilmente una modificación importante de la agricultura. A medida que uno se aproxima al lago, la densidad de la población aumenta considerablemente (a menudo superior a 100 habitantes por km<sup>2</sup> contra 30 algunos kilómetros antes). Los cultivos tienen un fuerte crecimiento y una precocidad de 2 a 3 meses con relación al resto del Altiplano; además, los rebaños de bovinos pacen generalmente en las aguas poco profundas del lago o reciben en las orillas su forraje de plantas acuáticas. Esta influencia tan visible del lago Titicaca en la agricultura condujo los autores de la primera ley de imposición agraria en Bolivia a dividir todo el Altiplano en una zona bajo influencia lacustre y otra zona fuera de la influencia lacustre. Es fácil comprobar la existencia de dos agriculturas diferentes, pero sus causas y la zonación han sido poco estudiadas. Por consiguiente, trataremos en este capítulo de identificar los principales factores de modificación de la agricultura, ligados a la presencia del lago, de evaluar su intensidad, sus zonas de acción y cuáles son sus consecuencias mayores en la agricultura.

La zona de estudio que hemos considerado corresponde a la orilla boliviana del Huiñaimarca. Los resultados que presentamos no son ni exhaustivos, ni totalmente generalizados, pero permitirán, lo esperamos, comprender mejor la agricultura del borde del lago Titicaca.

### ***Influencia del lago Titicaca en algunos factores agroecológicos importantes***

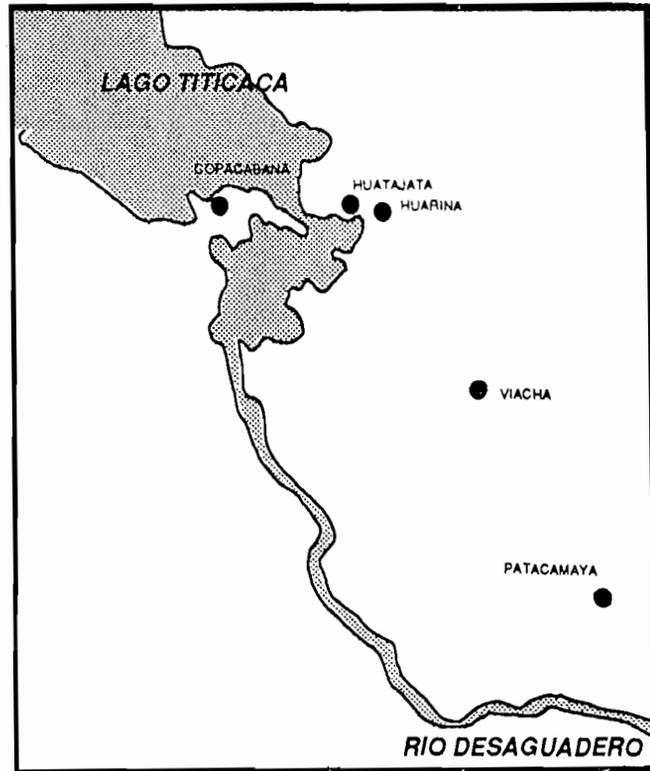
Hemos considerado principalmente la influencia del lago sobre el clima y el suelo, factores determinantes de la agricultura, así como sobre la producción de macrofitas forrajeras.

#### ***Clima***

Los dos principales factores limitantes de la agricultura en el Altiplano son sin duda alguna la sequía y las heladas (VACHER *et al.*, 1987). La presencia de maíz en las orillas del lago Titicaca y de cultivos durante cerca de diez meses por año atestigua condiciones climáticas muy superiores en esta zona que fuera de ella. Trataremos, a partir de datos meteorológicos del Servicio Nacional de Meteorología e Hidrología (SENAMHI) obtenidos en estaciones próximas y alejadas del lago, de analizar su influencia sobre los riesgos de sequía y de las heladas.

### Riesgos de sequía

Se escogieron cuatro estaciones : Copacabana, Huatajata, Huarina y Viacha (fig. 1). Las estaciones de Copacabana y Huatajata están ubicadas en las orillas del lago, la estación de Huarina está alejada de alrededor un kilómetro del lago y la estación de Viacha de 60 km. Esta última es representativa de la zona agroclimática del Altiplano norte (VACHER e IMAÑA, 1989). Compararemos las precipitaciones de cada una de ellas, luego con ayuda de un modelo simple de balance hídrico, los riesgos de sequía.



1: Estaciones Meteorológicas estudiadas  
escala 1/1.500.000

Estaciones	Promedio anual (mm)	Coef. var.	Prob. 75 %	Prob.25 %
Copacabana	893	0.20	762	1025
Huatajata	862	0.16	751	937
Huarina	616	0.26	501	683
Viacha	679	0.24	526	788

Cuadro 1. - Comparación de las precipitaciones en algunas estaciones del Altiplano

El estudio de la figura 2 y del cuadro 1 donde están anotados las precipitaciones medias y su repartición sobre un ciclo anual de las 4 estaciones, nos lleva a realizar las observaciones siguientes.

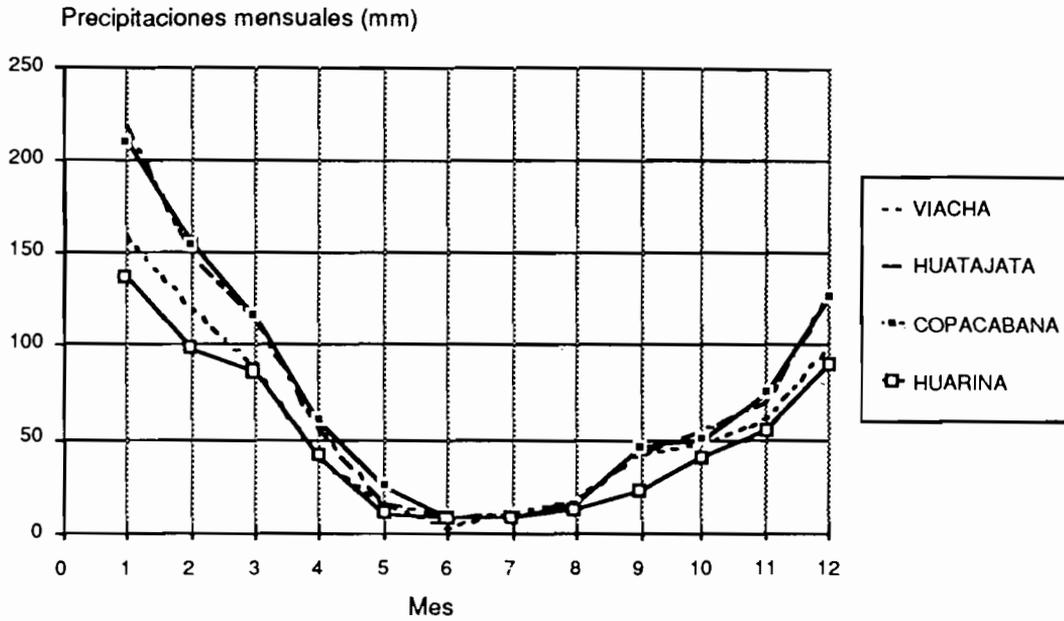


Fig. 2: Variaciones de las precipitaciones mensuales medias, en cuatro estaciones del altiplano boliviano

- Existe una influencia bien marcada del lago en el total de las precipitaciones anuales (200 mm más para las estaciones del lago), en su regularidad y en las precipitaciones mensuales.

- Esta influencia es muy limitada, ya que Huarina situada a menos de 1 km del lago presenta la misma pluviosidad que Viacha.

- Las diferencias entre las estaciones del lago y las otras se basan esencialmente en las lluvias de diciembre, enero y febrero, los meses más lluviosos; éstas no pueden explicar, sin embargo, las diferencias de 2 meses que se practica para las siembras.

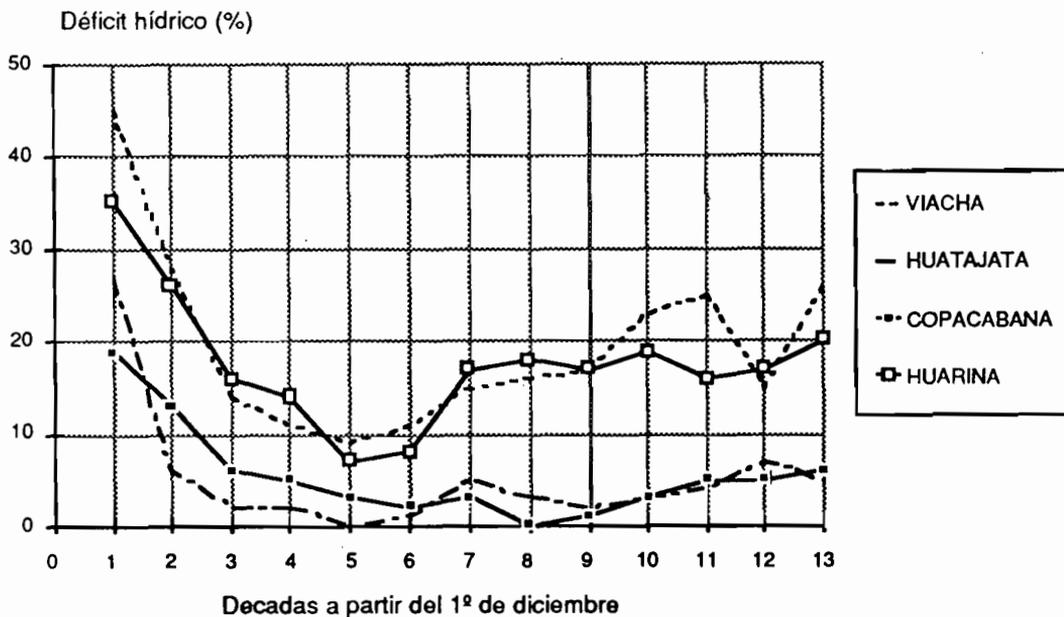


Fig. 3: Variaciones del déficit hídrico medio, en cuatro estaciones del altiplano boliviano.

Con ayuda de un modelo de balance hídrico tomando en cuenta el comportamiento del suelo (LHOMME y ELDIN, 1985; ATTEIA *et al.*, 1988), déficits hídricos decenarios han sido calculados para la papa en las 4 estaciones (fig. 3). Para analizar mejor la influencia del clima, hemos considerado un mismo tipo de suelo y una misma fecha de germinación (principios de diciembre). La evapotranspiración (ETP) fue estimada a partir de una fórmula de tipo Penman, adaptada al Altiplano (VACHER *et al.*, 1989). La disminución del déficit hídrico decenario medio es muy importante para las estaciones del lago, particularmente de mediados de febrero a principios de abril durante el crecimiento de los tubérculos, fase determinante del rendimiento final.

### Riesgos de heladas

Las pérdidas totales de cosechas debidas a las heladas son periódicamente mencionadas en las crónicas desde la época colonial y en los relatos de los campesinos. El estudio de los riesgos de heladas para el cultivo de la papa ha puesto en evidencia períodos promedios libres de heladas de 110 días para el Altiplano central y de 140 días para el Altiplano norte, señalando de esta manera el carácter muy limitante de este factor para la agricultura (LETACON, 1989; VACHER e IMAÑA, 1989). Vamos a comparar la intensidad de este riesgo para las estaciones de Copacabana, Huarina, Viacha y Patacamaya (estación representativa del Altiplano central). La figura 4 representa las probabilidades de ocurrencia de una helada para la papa para estas 4 estaciones; se puede ver claramente que estos riesgos son muy elevados para Viacha, Huarina y Patacamaya, y por el contrario casi inexistentes para Copacabana. El período medio libre de heladas es del orden de 320 días en este nivel contra aproximadamente 150 días para las otras estaciones, lo que permite una agricultura durante casi todo el año en las orillas del lago. Esta influencia es sin embargo, como para las precipitaciones, muy localizada. El futuro análisis de imágenes de satélite disponiendo de datos infrarrojos nocturnos debería permitirnos localizar con precisión la zona de influencia del lago sobre las temperaturas mínimas (para los riesgos de heladas en el borde del lago; del lado peruano, referirse a los trabajos de P. MORLON, 1978, 1979, 1987).

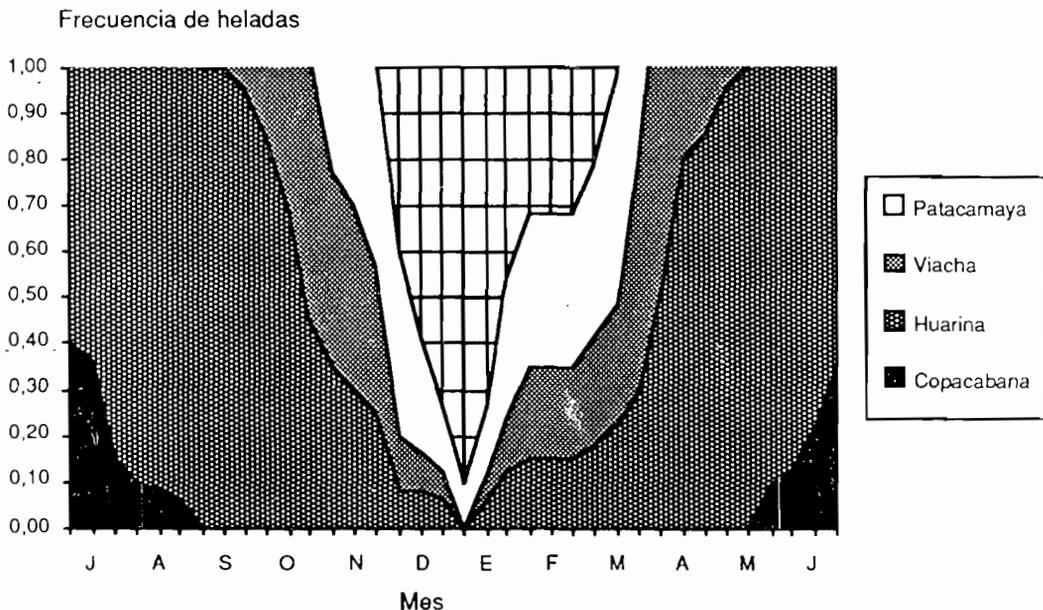


Fig. 4: Riesgos de helada para el cultivo de papa, en cuatro estaciones del altiplano boliviano

## Los suelos

Las importantes fluctuaciones del lago Titicaca (WIRRMANN, 1987; MOURGUIART, 1987) han causado la formación de suelos profundos en extensas superficies. Además, en las orillas del lago, un elemento muy importante interviene en la alimentación hídrica de los cultivos: la baja profundidad de la capa freática (LIBERMAN, 1987). A partir de escasos datos de la bibliografía y del resultado de análisis y experimentaciones realizadas en el marco del programa del estudio agroclimatológico del Altiplano boliviano, podemos determinar la influencia del lago sobre las características físicas, tróficas e hídricas del suelo.

El cuadro 2 presenta las características físicas y tróficas de un suelo de depósitos lacustres (Belén, estación situada a 2 km del borde del lago), las de un suelo típico del Altiplano norte (Viacha) y de un suelo típico del Altiplano central (Patacamaya). Los datos corresponden a la capa de 0 a 30 cm de un suelo cubierto de pastos. Los resultados de los análisis ponen en evidencia cualidades agrícolas bien superiores para los suelos de aluviones lacustres. La textura es mucho más limonosa, los contenidos de materia orgánica, de nitrógeno total y de potasio son dos veces más elevados y el contenido de fósforo asimilable es cinco veces mayor. La presencia de un horizonte arcilloso compacto en Viacha, y de un horizonte pedregoso en Patacamaya desde los 35 cm limitan la profundidad de las raíces y los ascensos capilares, lo que reduce la alimentación hídrica de los cultivos (VACHER *et al.*, 1988). Para las parcelas más próximas de las orillas del lago, los suelos están casi siempre húmedos, como resultado de la profundidad muy baja de la capa freática, situada entre 30 y 50 cm solamente (COCHRANE, 1973; LIBERMAN, 1987). Esta agua en el suelo permite una germinación y un crecimiento rápido de los cultivos, incluso durante la época seca. En ciertos casos, la capa de agua emerge e inunda grandes superficies; la agricultura en estas zonas críticas se realiza entonces según la práctica tan antigua de los camellones (ERICKSON, 1987; GARAYCOCHEA, 1987; MORLON, *op. cit.*), práctica abandonada en curso actual de rehabilitación en Perú y Bolivia.

Estaciones	Arcilla (%)	Limo (%)	Arena (%)	pH	MO	N tot. (%)	P. ass. (ppm)	K. bot. (meq)
Belén	31	40	29	7.4	3.4	0.16	32	0.53
Viacha	20	29	51	7.2	1.9	0.09	5.3	0.25
Patacamaya	15	26	59	7	1.4	0.06	8.3	0.14

Cuadro 2. Características de los suelos de algunas estaciones de investigaciones más o menos alejadas del Lago Titicaca.

## La producción de macrofitas forrajeras

Las principales macrofitas utilizadas para la alimentación del ganado son la totora (*Schoenoplectus tatora*), el chanco (*Myriophyllum elatinoides*) y el hancha (*Elodea potamogeton*). La totora, la planta forrajera más utilizada, es una ciperácea que alcanza normalmente 4 m de altura, cuyos dos tercios están sumergidos. Se la corta regularmente 2 a 3 veces al año en parcelas bien delimitadas que los campesinos mantienen y replantan. La biomasa seca ha sido estimada para el Huiñaimarca en alrededor de 132.000 toneladas y la producción anual en 5.5 toneladas por hectárea (COLLOT *et al.*, 1983), lo que corresponde a una producción forrajera muy elevada. Sin

embargo la fuerte elevación del nivel del lago en 1986 ha ocasionado, por asfixia y por competición con las *charas*, una gran disminución de la producción de totora, creando así en ciertas zonas del lago un problema grave para la alimentación de los rebaños. El chanco y el hancha ocupan superficies importantes al borde de las orillas, en el límite de la zona de totora. Estas plantas son, o cosechadas, o consumidas directamente por el rebaño. La biomasa seca para el lago Menor ha sido estimada en 100.000 toneladas con una producción anual de 2.9 toneladas por hectárea (COLLOT *et al.*, op. cit.). Las macrofitas forrajeras del lago representan pues un aporte alimentario muy importante para los rebaños, con una producción por hectárea bastante elevada, lo que permite, aunque las parcelas de totora de cada agricultor sean muy pequeñas, la existencia de un rebaño de bovinos cuando los pastos herbáceos son muy reducidos.

### ***Algunas características generales de la agricultura en los bordes del Lago Titicaca***

Hemos visto anteriormente la influencia del lago en la disminución de los riesgos de sequía, en la casi-desaparición de los riesgos de heladas, en la mejora de las cualidades agrícolas de los suelos y en la producción forrajera : ¿Cuáles son las consecuencias en la agricultura?

Una de las características principales de esta zona de condiciones favorables para la producción agrícola es el aumento muy fuerte de la densidad de las explotaciones agrícolas. Las superficies totales por agricultor son del orden de 0.6 ha a 3 ha (BRASIER de THUY, 1989; LIBERMAN, 1987; URIOSTE, 1977), compuestas de 12 a 20 parcelas, esta constatación es válida tanto para el lado boliviano como para el lado peruano (MONTAYA *et al.*, 1987). Por el contrario las superficies cultivables varían de 15 a 60 ha para el resto del Altiplano. Este minifundismo es determinante para los sistemas de cultivo y de la ganadería; los campesinos poseen generalmente en las orillas del lago Titicaca sólo 2 a 3 parcelas de menos de 1000 m<sup>2</sup>.

Las muy buenas condiciones edáficas y agroclimáticas originan principalmente la precocidad de las siembras, la ausencia de tierras en barbecho y mejores rendimientos. Los cultivos principales, como para el resto del Altiplano, son la papa, la cebada, la haba y la quinua. Las siembras tienen lugar a fines de julio para la haba y a mediados de septiembre para la papa, lo que permite cosechar a principios de enero, cuando los precios de venta son elevados. La rotación más corriente consiste en un cultivo de papa, seguido de un cultivo de haba, luego un cultivo de cereal o de quinua, para terminar con un cultivo de cereal forrajero, generalmente de cebada. No hay tierras en barbecho, mientras que en el Altiplano el tiempo de barbecho es frecuentemente superior a los 6 años. Desde hace algunos años, el monocultivo de haba y cebolla está desarrollándose, pero, según los campesinos, están apareciendo problemas importantes de enfermedades.

La conservación de la fertilidad aparece ser actualmente un problema para la agricultura del borde del lago. En efecto, el tamaño reducido de los pastos herbáceos así como de las parcelas de macrofitas acuáticas forrajeras añadiéndose a la fuerte disminución de la producción de totora desde 1986, limitan considerablemente el tamaño del ganado. Este se compone solamente de 2 a 4 bovinos por familia (generalmente vacas) y de 3 a 8 ovinos, lo que es insuficiente para la producción del abono y para la tracción animal. La intensificación de la agricultura no se acompaña actualmente por una buena restitución orgánica y mineral. El abono es escaso y los ingresos no permiten una compra suficiente de fertilizantes químicos. La ausencia de animales de tiro obliga a los agricultores a alquilar tractores a un costo particularmente elevado.

La existencia de mínimos riesgos climáticos y de buenas condiciones edáficas se ha reflejado en el borde del lago en una intensificación de los sistemas de cultivos, intensificación agravada por un minifundismo muy fuerte. Los campesinos benefician de rendimientos agrícolas más elevados y más regulares que en otras partes del Altiplano, aunque su agricultura es más vulnerable y frágil. Efectivamente, cada agricultor sólo dispone de una superficie cultivable reducida y no posee zonas de pastoreo y totoras suficientes para criar un rebaño bastante importante que permitiría un buen trabajo y una restitución adecuada de los suelos intensivamente solicitados y constituiría un capital de reserva durante los años malos. La inundación reciente del lago fue particularmente catastrófica para los campesinos que vieron reducir sus parcelas más productivas y su ganado. Este desastre sólo acentúa una tendencia a la pluriactividad y aunque parezca paradójica, es en una zona donde las condiciones agroecológicas son las más favorables que el agricultor es el más pluriactivo (educación, pesca, artesanía, etc.).

### **Conclusión**

Es evidente que el lago Titicaca tiene una clara influencia benéfica en las condiciones agroclimáticas y edáficas locales y permite una producción de forraje "acuática" considerable, del orden de 8 toneladas de materia seca por hectárea. La influencia de su masa de agua procura humedad y calor, disminuyendo considerablemente los riesgos de sequía y suprimiendo prácticamente los riesgos de heladas nocturnas.

El contexto agroecológico es muy favorable en los contornos del lago y aún más allá si se considera las cualidades físicas y tróficas de los depósitos sedimentarios lacustres, pero sólo permite sin embargo una fuerte producción agrícola en una franja de extensión limitada. La existencia de estas buenas condiciones edáficas, por el contrario, causa una fuerte reducción de la extensión de la propiedad agraria y una gran parcelación de las tierras. Las superficies utilizables para la cría de ganado son así reducidas y el cultivo de las parcelas es muy intensivo. Estas condiciones fragilizan los suelos. Por otra parte, la cría limitada de ganado reduce la posibilidad de utilizar abonos naturales y obliga al agricultor a tener recurso a una cierta mecanización que reduce sus ingresos. Todo esto conduce a los agricultores a la pluriactividad, tendencia afirmada por la inundación reciente del lago Titicaca.

Arriba : asociación agropecuaria ribereña. Ovejas y cerdos pastando en las parcelas, después de la cosecha. Se alimenta a las vacas principalmente con totoras (atrás) y otras macrofitas acuáticas. La labranza está poco mecanizada y se utiliza generalmente un arado de madera tirado por un par de bueyes.

Centro : cultivos tradicionales en terrazas sobre terrenos con fuertes pendientes en las riberas del Lago Mayor. Las parcelas alternan los cultivos (papa, trigo, haba, quinua...).

Abajo : cultivos de cereales en el límite de extensión de las aguas, en los fondos de bahías (trigo, avena, cebada).

(fotos : C. DEJOUX).





## Referencias

- Anon., 1575. – Tasa de la visita general de Francisco de Toledo. Univ. Mayor S. Marcos. Lima, 341 p.
- APPLEBY (G.), 1982. – Price policy and peasant production in Peru : regional distribution during inflation. *Meetings of the American Association for the Advancement of Science*, Washington, 14 p.
- ATTEIA (O.), VACHER (J.), ELDIN (M.), 1988. – Analyse des risques de sécheresse à partir d'un modèle simple de bilan hydrique. ORSTOM. La Paz, 13 p., multigr.
- BARZANA (A.), 1594. – Vocabulario de la lengua pukina. *In* : La langue Pukina, La Grasserie (R. de) ed., 1884. Paris, Maison neuve : 30 p.
- BERTONIO (L.), 1612–1984. – Vocabulario de la lengua aymara. CERES.IFEA.MUSEF, La Paz : 387 p.
- BINFORD (M.W.), BRENNER (M.), 1989. – Resultados de Estudios de limnología en los ecosistemas de Tiwanaku. *In* : Primer informe de resultados del proyecto Wilajawira. Ed. Universidad de Chicayo, Instituto nacional de arqueología de Bolivia, La Paz : 213–241.
- BIRD (J.B.), 1946. – The historic inhabitants of the North Chilean Coast. *In* : *Handbook of South American Indians*, vol. 2. *Bur. of Amer. Ethnol. Bull.*, 143 : Smithsonian Institution, Washington, D.C. : 595–597.
- BOUYASSE–CASSAGNE (T.), 1978. – L'espace aymara Urco et Uma. *Annales F.S.C.*, 5, 443 p.
- BOUYASSE–CASSAGNE (T.), 1987. – La identidad aymara : una aproximación histórica. Hisbol–IFEA, La Paz, 228 p.
- BOUYASSE–CASSAGNE (T.), 1988. – Lluvias y cenizas. Dos Pachacuti en la Historia. Hisbol, La Paz, 227 p.
- BOUYASSE–CASSAGNE (T.), 1991. – Le lac Titicaca : histoire perdue d'une mer intérieure. *Bull. IFEA* (in press).
- BRASIER de THUY (E.), 1989. – Encuentro Achocalla ORSTOM.SEMTA y campesinos. ORSTOM, La Paz, 95 p., multigr.
- BRAY (W.), 1990. – Agricultural renaissance in the high Andes. *Nat.*, vol. 345, p. 385.
- BROWMAN (D.), 1978 a. – The temple of Chiripa. 3º Congreso Peruano, El hombre y la cultura andina. Matos ed., Lima, 888 p.
- BROWMAN (D.), 1978 b. – Towards the development of Tiwanaku State. *Advance in Andean Archeology*. Mouton ed., La Haye : 327–349.
- BROWMAN (D.), 1985. – Cultural primacy of Tiwanaku in the development of later peruvian states. *Dial. And.*, 4 : 59–71.
- BUSTAMANTE (E.), TREVIÑO (H.), 1976. – Descripción de las pesquerías en el Lago Titicaca. Inst. Mar Perú, Puno, 74 p., multigr.
- CALANCHO (E.), 1984. – Economía de los Uros del Titicaca. Tesis Ing. UNTA, Puno, 73 p., multigr.
- CALLISAYA (R.), 1980. – Informe preliminar del censo de pescadores bolivianos. Proyecto Especial de Estudios Ecológicos y Humanos, La Paz, Bolivia, 44 p.
- CHIRAPO (E.), 1982. – Origen y cambios en la producción y consumo en la nacionalidad Aymara : los Yanaques. IIDSA Publ. n° 2, UNTA, Puno, 52 p.
- CIEZA de LEON (P.), 1553–1984. – Crónica del Perú. Ed. Historia 16, Madrid, 414 p.
- COCHRANE (T.C.), 1973. – El potencial agrícola del uso de la tierra en Bolivia. Ed. Don Bosco. La Paz, 826 p.
- COLLOT (D.), 1981. – Les macrophytes de quelques lacs andins (lac Titicaca, lac Poopo, lacs de vallées d'Hichu Kkota et d'Ovejhujo). ORSTOM. La Paz, 115 p., multigr.
- COLLOT (D.), KORIMAYA (F.), GARCIA (E.), 1983. – Répartitions, biomasses et productions des macrophytes du lac Titicaca. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 16 (3) : 241–262.
- DENEVAN (W.), 1963. – Additional comments on the earthworks of Mojos in north-east Bolivia. *Am. Antiq.*, 28 : 540–544.

- DENEVAN (W.), 1970. – Aboriginal drained field cultivation in the Americas. *Science*, 169 : 647–653.
- ERIKSON (C.), 1984. – Applications of Prehistoric Andean Technology : Experiments in raised field agriculture. Huata, Lake Titicaca : 1981–1982. Prehistoric Intensive Agriculture in the Tropics, Oxford. I. S. Farrington ed., B.A.R. International Series, n° 232.
- ERICKSON (C.L.), 1987. – Modelos prehistóricos para el desarrollo agrícola, los camellones de Illpa, Puno. 5° Congreso Internacional de Sistemas Agropecuarios Andinos. *Anales* : 317–318.
- EVERETT (G.V.), 1973. – The rainbow trout *Salmo gairdneri* (Rich.) fishery of Lake Titicaca. *J. Fish. Biol.*, (5) : 429–440.
- FIGUEROA (A.), 1984. – Capitalist development and the peasant economy in Peru. Cambridge University Press, Cambridge, 142 p.
- GARAYCOCHEA (I.), 1987. – Los camellones y la recuperación de la frontera agrícola en el Altiplano puneño. 5° Congreso Internacional de Sistemas Agropecuarios Andinos. *Anales* : 318–319.
- GAVANCHO (M.), 1975. – La totora base de la economía de Chimu y su repercusión en la escuela. Tesis Esc. Sup. mixt. Puno, 30 p.
- GIRAULT (L.), 1984. – Kallawaya. Guérisseurs itinérants des Andes. *Mem. ORSTOM*, 106, Paris, 669 p.
- GOLAND (C.), 1988. – A preliminary report of the Cuyo Cuyo Archeological Survey. *Mus. Anthrop. Michigan*, n° 48109, 66 p., multigr.
- HICKMAN (J.M.), 1963. – The Aymaras of Chinchera, Peru : persistence and change in a bicultural context. Ph. D. Thesis Cornell Univ.
- HYSLOP (J.), 1976. – An archaeological investigation of the Lupaca kingdom and its origins. Thesis Univ. Brit. Columbia, Vancouver, 449 p., multigr.
- JULIEN (K.), 1983. – Hatuncolla : a view of Inca rule from the Lake Titicaca. *Univ. California Press*, Vol. 15 : 185–231.
- KOLATA (A.), 1978. – The South Andes. *In* : Ancient South Americans. Jennings ed. Freeman, San Francisco : 241–285.
- KOLATA (A.), 1983. – The South Andes. *In* : Ancient South Americans. Jennings ed. Freeman, San Francisco : 241–286.
- KOLATA (A.), 1985. – El papel de la agricultura intensiva en la economía política del estado de Tiwanaku. *Dial. And.*, 4 : 11–35.
- KOLATA (A.), 1989. – La tecnología y organización de la producción agrícola en el estado de Tiwanaku. *In* : Primer informe de resultados del proyecto Wilajawira. Ed. Universidad de Chicayo, Instituto nacional de arqueología de Bolivia, La Paz : 13–40.
- LETACON (P.), 1989. – Manifestation des risques climatiques à l'échelle de l'exploitation agricole, conséquences sur les pratiques paysannes. Cas de l'Altiplano bolivien. *Mém. DAA*, 130 p., multigr.
- LEVIEIL (D.), 1987. – Territorial use-rights in fishing (TURFs) and the management of small-scale fisheries : the case of Lake Titicaca (Peru). Ph. D. Thesis, Univ. Brit. Columbia, Vancouver, 208 p.
- LEVIEIL (D.), GOYZUETA (G.), 1984. – Evaluación de la extracción de totora para fines de subsistencia en la Reserva Nacional del Titicaca, sector Puno. CENFOR–Puno, Min. Agric. Alim. Puno, 24 p., multigr.
- LEVIEIL (D.), ORLOVE (B.S.), 1990. – Local control of aquatic resources : community and ecology in Lake Titicaca, Peru. *Amer. Anthrop.*, 92 (2) : 18–38.
- LHOMME (J.P.), ELDIN (M.), 1985. – Un modèle agroclimatique de simulation du bilan hydrique des cultures. *In* : Les besoins en eau des cultures, CIID.INRA Paris : 841–852.
- LIBERMAN (C.M.), 1987. – Uso de la tierra en el Altiplano Norte de Bolivia, como base para la evaluación del impacto ambiental de un proyecto de desarrollo rural. *Rev. Agric. Subtrop. e Trop.*, 81 (1.2) : 207–235.
- LIZARRAGA (Fray R. de), 1605–1987. – Descripción breve de toda la tierra del Perú, Tucumán, Río de la Plata y Chile. *Crónicas de América*, Ed. Historia 16, Madrid, 478 p.

- LUMBRERAS (L.G.), 1981. – Arqueología de la América andina. Lima, Milla Batres ed., 268 p.
- MANRIQUE (J.), RIVERA (P.), 1982. – Análisis bromatológico del "chullo" de totora. *Problemática Sur Andina* (2) : 91–100.
- METRAUX (A.), 1967. – Religion et magie indiennes d'Amérique du Sud. Paris, Gallimard ed., 415 p.
- MONTOYA (B.), MORLON (P.), CHANNER (S.), 1986. – Los sistemas agropastoriles andinos : un estudio de caso de cinco familias del Altiplano peruano. 5º Congreso Internacional de Sistemas Agropecuarios Andinos. *Anales* : 450–473.
- MORLON (P.), 1978. – Elementos de descripción frecuencial de las heladas. Estudio agroclimatológico de la cuenca del Lago Titicaca. ACDI.Min. Agr. Alim. Puno, 41 p., multigr.
- MORLON (P.), 1979. – Apuntes sobre el problema agronómico de las heladas. Estudio agroclimatológico de la cuenca del Lago Titicaca. ACDI.Min. Agric. Alim. Puno, 54 p., multigr.
- MORLON (P.), 1981. – Questions sur l'agriculture de l'altiplano péruvien. CNRS–NSF L'homme et son environnement à haute altitude. Paris : 108–113.
- MORLON (P.), 1987. – Del clima a la comercialización : un riesgo puede ocultar otro. Ejemplos sobre el Altiplano peruano. *Agricultura y Sociedad*, 45 : 133–182.
- MORUA (Fray M. de), 1590. – Historia y origen real de los reyes Incas del Perú. Instit. Gonzalo Fernández de Oviedo, Madrid, 350 p.
- MOURGULART (P.), 1987. – Les ostracodes lacustres de l'altiplano bolivien. Le polymorphisme, son intérêt dans les reconstructions paléohydriques et paléoclimatiques de l'Holocène. Thèse Univ. Bordeaux, 263 p.
- ORLOVE (B.S.), 1986. – An examination of barter and cash sale in Lake Titicaca : a test of competing approaches in economic anthropology. *Curr. Anthropol.*, 27 (2) : 85–106.
- ORLOVE (B.S.), 1987. – Consumption and production perspectives : accounting for the response of Lake Titicaca fishermen to the international debt crisis. Meeting of the Society for Economic Anthropology, Riverside, California, 15 p.
- ORLOVE (B.S.), 1991. – Mapping reeds and reading maps. The politics of representation in Lake Titicaca. *Amer. Ethnol.*, 18 (1) : 3–38.
- ORLOVE (B.S.), LEVIEIL (D.), 1989. – Some doubts about trout : fisheries development projects in Lake Titicaca. In : State, capital and rural society : anthropological perspectives on political economy in Mexico and the Andes. Orlove, Foley, Love, eds., Boulder, Colorado : 211–246.
- OYANGUREN (F.), TAPIA (M.), 1971. – Ensayo comparativo de la digestibilidad de ensilaje de avena y de totora en ovinos y alpacas. *Rev. UNTA*, Puno, 3 (4) : 281.
- PAREDES (R.), 1931. – Descripción de la provincia de Pacajes. *Bol. Soc. Geogr.*, Lima : 1–21.
- PLAFKER (G.), 1963. – Observations on archaeological remains in north-eastern Bolivia. *Am. Antiq.*, 28 : 372–378.
- PONCE-SANGINES (C.), 1980. – Panorama de la arqueología boliviana. Ed. Juventud, La Paz, 260 p.
- RAMIREZ (S.), VARGAS (C.), 1974. – Estudios del llachu en la hoyá del Titicaca, Departamento de Puno. Tesis Esc. Sup. Varones, Puno, 60 p.
- RICHERSON (P.J.), WIDMER (C.), KITTEL (T.), 1977. – The limnology of Lake Titicaca (Peru–Bolivia). Univ. California, Davis, Inst. Ecology, 14, 78 p., multigr.
- RIVET (P.), CREQUI-MONTFORT (G. de), 1905. – La langue uru ou puquina. *Jour. Soc. Amer.*, 17 : 211–244.
- SANCHEZ (R.), 1983. – La promoción campesina en una micro-región del Altiplano. Inf. Coop. técn. Alemana, Puno, 15 p.
- SARMIENTO de GAMBOA (P.), 1942. – Historia de los Incas. EMCE, Buenos Aires, 300 p.
- SERVANT (M.), FONTES (J.C.), 1975. – Les lacs quaternaires des hauts plateaux des Andes boliviennes; premières interprétations paléoclimatiques. *Cah. ORSTOM, sér. Géol.*, 10 (1) : 9–23.

- SMITH (C.T.), DENAVAN (W.M.), HAMILTON (P.), 1968. - Ancient ridged fields in the region of Lake Titicaca. *Geogr. Journ.*, 134 ; 354-367.
- STANISH (C.), 1989. - Tamaño y complejidad de los asentamientos nucleares de Tiwanaku. In : Primer informe de resultados del proyecto Wilajawira. Ed. Universidad de Chicayo, Instituto nacional de arqueología de Bolivia, La Paz : 41-91.
- TAPIA (M.), 1971. - Contribución al estudio de la producción de ensilaje de avena en comparación con ensilaje de totora en el Altiplano. *Rev. UNTA*, Puno, 3 (4) : 158-165.
- THOMPSON (L.G.), DAVIS (M.E.), THOMPSON (E.M.), LIU (K.B.), 1985. - A 1500-year record of tropical precipitation in ice cores from the Quelccaya ice cap, Peru. *Science*, 229, 971-973.
- THOMPSON (L.G.), DAVIS (M.E.), THOMPSON (E.M.), LIU (K.B.), 1986. - The little Ice Age as recorded in the stratigraphy of the tropical Quelccaya Ice cap. *Science*, 234 : 361-364.
- TICONA (I.), 1980. - Determinación del cariotipo de la totora en el lago Titicaca. Tesis UNTA, Puno, 43 p.
- TORERO (A.), 1974. - El quechua en la historia andina. Universidad Ricardo Palma, Lima, 240 p.
- TSCHOPIK (H. Jr.), 1946. - The Aymara. In : Handbook of South American Indians. Steward ed., Smithsonian Institution, Washington. B.R.E., Bull. 143 (2) : 501-574.
- TUTIN (M.A.), 1940. - 10. The macrophytic vegetation of the Lake Titicaca. In : The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937. *Trans. Linn. Soc. London*, ser. 3, 1 (2) : 161-189.
- URIOSTE (F.M.), 1977. - La economía del campesino altiplánico en 1976. Doc. A.C.B. La Paz, 274 p., multigr.
- VACHER (J.J.), ATTELA (O.), IMAÑA (E.), 1987. - Los riesgos climáticos en el Altiplano boliviano. ORSTOM.SENAMHI. La Paz, 12 p., multigr.
- VACHER (J.J.), ATTELA (O.), IMAÑA (E.), 1988. - Consumo de agua, crecimiento y producción de la papa. In : Actas del segundo Simposio de la investigación francesa en Bolivia, La Paz : 143-154, multigr.
- VACHER (J.J.), ATTELA (O.), IMAÑA (E.), 1989. - Net radiation and evapotranspiration on the Bolivian Altiplano. 3º International Conference on Southern Hemisphere Meteorology and Oceanography. *American Meteorology Society* : 169-172.
- VACHER (J.J.), IMAÑA (E.), 1989. - Los riesgos de heladas en el Altiplano boliviano. ORSTOM.SENAMHI. La Paz, 20 p., multigr.
- VALDIVIA (L. de), 1606. - Arte y gramática. Cited by Bird in : Handbook of South American Indians (cf. Bird, 1946).
- VELLARD (J.), 1963. - Civilisations des Andes. Gallimard, Paris, 270 p.
- VELLARD (J.), 1963. - La pêche. In : Civilisations des Andes. Vellard ed., Gallimard, Paris : 61-67.
- WACHTEL (N.), 1990. - Le retour des ancêtres. Les Indiens Urus de Bolivie XXe-XVIe siècle. Essai d'histoire régressive. Gallimard, Paris, 689 p.
- WILLEY (G.), 1971. - An introduction to American archeology. Volume II. New Jersey Univ.
- WIRRMANN (D.), 1987. - El Lago Titicaca : sedimentología y paleohidrología durante el Holoceno (10.000 años BP-Actual). UMSA.ORSTOM. La Paz, Informe 6, 67 p., multigr.

## *VII.2 EL POTENCIAL HIDROLOGICO*



## ***VII.2 El potencial hídrico del lago***

JACQUES BOURGES, JOSE CORTES, EDGAR SALAS

El lago Titicaca, con sus 8.500 km<sup>2</sup> de espejo de agua en tiempo de aguas medias, es uno de los mayores y el más alto del mundo entre los llamados "lagos grandes". El potencial de agua de este inmenso depósito, situado a más de 3.800 m.s.n.m., ha apasionado a muchos investigadores. No menos de nueve obras han sido escritas sobre el potencial hídrico de su cuenca vertiente, además de que numerosos proyectos se ocupan de la explotación de este "oro blanco".

Lamentablemente algunos de los citados proyectos, de este reservorio de agua que es compartido por las repúblicas de Perú y Bolivia, se basaron en series de datos incompletas y de calidad no siempre verificada, dando lugar a falsas interpretaciones del balance real, a hipótesis no concordantes con la realidad. Por otra parte se debe decir que éstos, en general, no han tomado en cuenta el impacto de dicha explotación sobre el medio ambiente en su conjunto.

En vista de una reciente evaluación del balance hídrico del lago Titicaca (ROCHE y BOURGES, 1991), basada sobre datos actualizados, parece irreal considerar la extracción de un caudal de 100 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup> de esta cuenca, para transferirlo a otra, sin perturbar gravemente el equilibrio del medio. Aun cuando la energía potencial a ser generada aprovechando un desnivel de 3.000 m es un argumento que puede hacer soñar a planificadores, ingenieros e hidrólogos. La viabilidad de proyectos de esta naturaleza, queda condicionada no solamente a aspectos técnicos sino también a aspectos geopolíticos, por cuanto este lago es binacional, y a aspectos de la utilización multiobjetiva de los recursos.

El objetivo de este artículo no es proponer un proyecto alternativo para la explotación de los recursos del lago Titicaca, sino más bien evaluar el potencial de agua disponible, a la luz de información actualizada y verificada.

### ***Inventario de los recursos hídricos***

#### ***Recursos hídricos superficiales de la cuenca del lago Titicaca***

Ya que el lago Titicaca es un receptor de las aguas de una cuenca extensa, es imprescindible abordar el estudio del potencial de su cuenca vertiente, en orden a determinar el del lago mismo. Las investigaciones de los últimos años han identificado dos zonas privilegiadas desde el punto de vista de disponibilidad del recurso agua :

- El oeste, donde destaca la cuenca del río Coata, que tiene una hidraulicidad excepcional, y en menor magnitud, la cuenca del río Ilave. El caudal específico promedio anual observado en un período de 32 años, varía de 7 l s<sup>-1</sup> km<sup>-2</sup> en Coata hasta 5 l s<sup>-1</sup> km<sup>-2</sup> en Ilave.
- El norte, donde se encuentran las cuencas de los ríos Huancané y Ramis. El aporte anual medio en esta zona es superior a 5 l s<sup>-1</sup> km<sup>-2</sup> en la cuenca del primero, decreciendo hasta 4,6 l s<sup>-1</sup> km<sup>-2</sup> en la del Ramis a causa de su menor superficie.

Al sur y al este, principalmente en la parte boliviana de la cuenca, los aportes específicos son menores (alrededor de  $4 \text{ l s}^{-1} \text{ km}^{-2}$ ), con excepción de algunas pequeñas cuencas, como la de Sehuenca, que gozan de una situación particular, pues descienden directamente desde la cima misma de la cordillera hasta el lago.

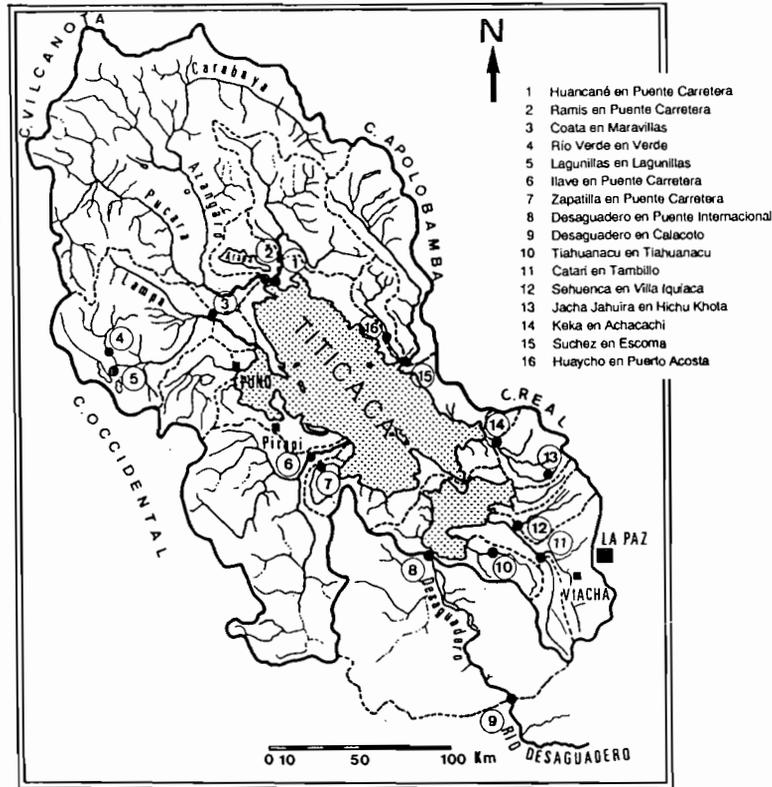


Fig. 1. - Mapa hidrográfico de la cuenca del lago Titicaca y ubicación de las estaciones hidrométricas.

Se debe señalar que los caudales específicos medios citados no tienen significado a nivel de cuencas (por cuanto son muy heterogéneas) si no fuese porque proporcionan un orden de magnitud del volumen de agua utilizable en la zona de piedemonte en torno al lago, y por lo tanto en la zona de mayor aptitud agrícola. En realidad la disponibilidad de agua en esta región depende principalmente de dos factores :

- por una parte la orografía, relacionada con la influencia de las masas de aire de origen amazónico que desciende de la cordillera, y
- por otra parte, la proximidad del lago, que induce fuertes precipitaciones debido a la evaporación nocturna (ROCHE y BOURGES, 1991; BOULANGÉ, 1981).

Las precipitaciones más intensas y de mayor duración se producen sobre el mismo lago y en sus proximidades inmediatas, así como sobre las cimas de la Cordillera Occidental, en particular sobre ciertos macizos de ésta.

El cuadro 1 muestra una síntesis de los recursos hídricos superficiales disponibles en las diferentes zonas altitudinales, en función de las épocas del año.

Zona tipo	Epoca seca (Agosto)	Epoca de lluvias (Febrero)	Promedio anual
Altitud > 4.500 m Cuenca de superficie < 100 km <sup>2</sup> (presencia de glaciares)	3 - 8	30 - 50	8 - 20
Altitud > 4.200 m Cuencas : 500 < S < 1.000 km <sup>2</sup>	0,5 - 1,5	20 - 50	6 - 15
Zona de piedemonte	0,15 - 0,30	6 - 12	2 - 3
Contorno del lago	0,3 - 0,7	12 - 25	4 - 6

Cuadro 1. - Estimación de los recursos en agua por zona tipo ( $l\ s^{-1}\ km^{-2}$ ).

En las zonas situadas por sobre los 4.500 m.s.n.m., conviene diferenciar las cuencas según la altura de su cima, aspecto que implica la presencia o ausencia de glaciares y que determina el tipo de flujo existente durante las diferentes épocas del año. En el presente caso, la cuenca de referencia (Chicota), alimentada por deshielo presenta un caudal de estiaje de 4 a 8  $l\ s^{-1}\ km^{-2}$ , el que se reduce a 1  $l\ s^{-1}\ km^{-2}$  en ausencia de glaciares.

La distribución temporal de los aportes naturales (escurrimiento) en el curso del año es semejante a la de las precipitaciones, aunque con cierto desfase. En general se observa un máximo en febrero y un mínimo en agosto, pero se debe destacar que cerca de un 80 % de los aportes anuales al lago mediante los afluentes, se producen entre los meses de enero a abril. La estación seca se prolonga por seis meses, de junio a noviembre (LOZADA, 1985).

Tomando en cuenta la cuenca en su conjunto (Perú y Bolivia), se observa que la variabilidad del potencial de los recursos de origen fluvial es muy grande. En 20 años observados se estableció que los aportes totales anuales varían en un 70 % alrededor del promedio y solamente en 10 de ellos los valores se sitúan en una faja de 20 % alrededor del mismo. Esta irregularidad se acentúa por la presencia de secuencias de varios años secos (respectivamente húmedos) consecutivos, así por ejemplo se observa que los valores próximos al promedio se registran entre los años 1970-82, mientras que desde 1984 hasta 1986 éstos son superiores en más del 30 %.

Esto indica que la utilización de estos recursos implica, según el tipo e importancia de los proyectos, una regulación de las aguas anual o interanual.

## *El potencial en agua del lago*

### *La determinación del potencial*

Los volúmenes de agua almacenados en el lago Titicaca dependen directamente de los aportes de su cuenca receptora. Aun cuando este inmenso embalse ejerce una función reguladora sobre los aportes y descargas, se evidencia que la acción del clima condiciona su comportamiento a través del tiempo, en forma clara y determinante.

El estudio global del potencial de agua del sistema cuenca-lago se ajustará a la realidad en la medida que se tomen en cuenta todos los elementos del balance hídrico del reservorio (ROCHE y BOURGES, 1991), así como el impacto de la modificación de un parámetro para los niveles del lago.

En régimen natural y sin influencias antrópicas, el lago absorbe con variaciones de su masa las fluctuaciones en los aportes debidas al clima. Sin embargo, con el propósito de administrar mejor los recursos, es posible controlar algunos parámetros como el desagüe por el río Desaguadero y de esta manera actuar sobre los niveles del lago.

El potencial de agua teórico utilizable durante un período dado, puede considerarse como la suma algebraica de los volúmenes vertidos en el río Desaguadero y la variación del almacenamiento del lago con relación a su volumen inicial. En cambio el potencial real es sólo una función del nivel del lago. La realización de un balance sobre el reservorio exige el conocimiento de los caudales evacuados con una precisión aceptable, por lo que fue preciso un reexamen de los valores brutos (BOURGES *et al.*, 1991).

Si se acumula el potencial de agua teórico del lago en el período mejor conocido (1956–1989) y en forma anual, basada en el año hidrológico de enero a diciembre, se constata que éste fluctúa en el primer período hasta 1973, año a partir del cual se observa un aumento fuerte (fig. 2).

Es evidente que durante los años 1956–1958, en los que se presenta un período deficitario, no habrían sido posible extracciones sin ocasionar un descenso suplementario del lago. Para tal efecto se habría tenido que esperar hasta 1959.

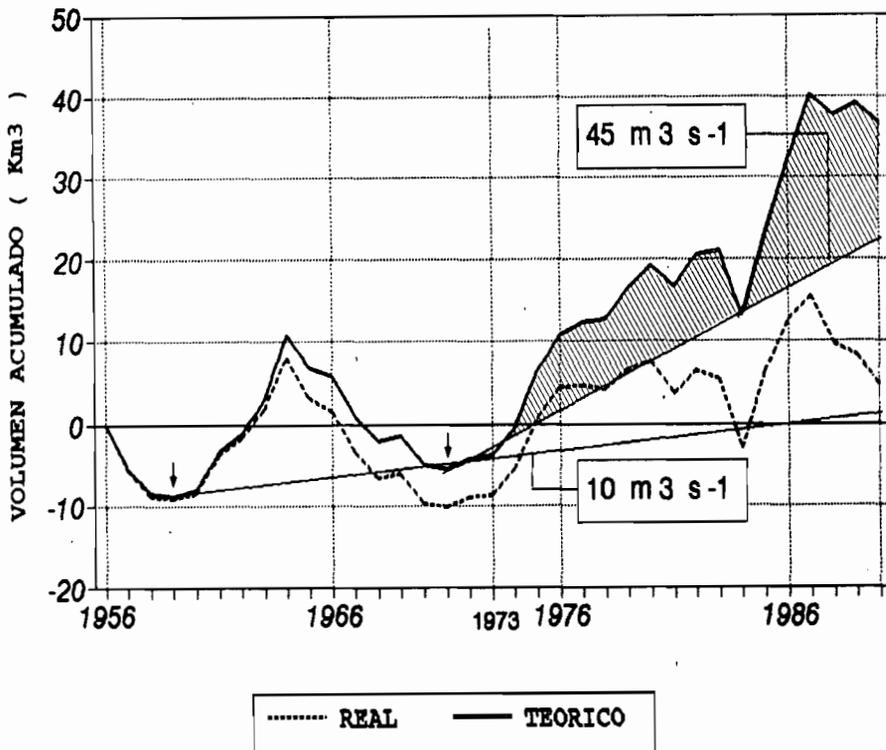


Fig. 2. - Evolución del potencial en agua teórico anual acumulado del lago Titicaca de 1956 a 1989 y comparación con su potencial real (en billones de  $m^3$ ). El potencial nulo, escogido arbitrariamente, corresponde al nivel del 1° de enero de 1956, o sea 3.809,65 m de altitud. : Reserva disponible en caso opcional  $45 m^3$ .

En adelante se denomina extracciones globales a la suma de volúmenes de agua extraídos de manera constante o discontinua del sistema lago-tributarios, cualquiera sea su modo de extracción : evacuación por el Desaguadero, bombeo del lago, extracción de los tributarios, etc.

Bajo esta premisa, si se fija, por ejemplo, una extracción global anual de  $315 \times 10^6 m^3$ , correspondiente a un caudal medio de  $10 m^3 s^{-1}$ , la simulación correspondiente revela que las extracciones habrían podido realizarse hasta 1989 sin incidencia sobre el potencial del lago. Sin

embargo es preciso señalar, que en estas condiciones el lago a fines de 1970 habría retornado a su estado inicial del 10 de enero de 1959, con un nivel correspondiente a 3.808,60 m (fig. 2). Es justamente esto que se ha observado en la realidad, ya que el lago se encontraba 12 cm por debajo de este nivel cuando el caudal medio vertido en el río Desaguadero era de  $11,5 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ . Los niveles extremos obtenidos mediante simulación para el período 1950–77 son 3.808,55 m en diciembre de 1970 y 3.811,20 en abril de 1963.

Es también evidente que las extracciones a partir de 1970 habrían debido ser mayores a fin de evitar que el aumento de la reserva del lago, superior a  $40 \times 10^9 \text{ m}^3$  durante el máximo de abril de 1986, conduzca a niveles muy superiores a los observados durante las inundaciones de ese año.

Si a partir de 1971, en lugar de  $10 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  se habría extraído  $45 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ , equivalente a un volumen de  $1.420 \times 10^6 \text{ m}^3$  por año, se contaría siempre con reservas a excepción del final del año 1972 y en 1983, cuando vuelve a su nivel inicial (fig. 2). Según esta hipótesis, el lago habría oscilado entre 3.808,30 y 3.809,90 m en el período de 1971 a 1985 y la reserva se habría mantenido alrededor de los  $10 \times 10^9 \text{ m}^3$  durante 8 años : de 1975 a 1982. Del mismo modo se puede establecer que el nivel alcanzado en abril de 1986 habría sido levemente inferior a 3.812 m, o sea 60 cm por debajo del nivel observado, pero siempre excesivo frente al nivel que determina un alto riesgo para poblaciones y sectores agrícolas cercanos al lago.

El mismo análisis realizado para el período 1956–89, muestra que si se toma como nivel mínimo el correspondiente a la cota de 3.808,55 m, habría sido posible asegurar un volumen anual de extracciones de  $315 \times 10^6 \text{ m}^3 \text{ año}^{-1}$  durante 31 años de un total de 34. Si este volumen se habría elevado a  $1.420 \times 10^6 \text{ m}^3 \text{ año}^{-1}$  esta garantía se reduciría a 19 años correspondientes al período 1971–89, descendiendo el nivel hasta 3.808,30 m. En los dos casos se habrían requerido descargas suplementarias en 1985 y 1986, con el fin de mantener el nivel del lago fuera de los niveles de alerta.

Los caudales ficticios tomados como referencia ( $10$  ó  $45 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ) corresponden a hipótesis de extracción que de seguro pueden modularse en el transcurso del año según las necesidades.

### *La determinación de los criterios de gestión (operación)*

Un objetivo para la gestión de los recursos hídricos del lago podría ser el mantener el nivel de éste entre una cota mínima de 3.808,30 m y una máxima de 3.811,00 m. Para alcanzar este objetivo se debe pensar en el control de los caudales evacuados por el Desaguadero (regulación de descargas, dragado de un canal en el río, etc.).

Una política de gestión podría contemplar la utilización de los recursos hídricos (en año húmedo) a partir del mes de abril, que corresponde generalmente a las aguas más altas del lago, con el fin de alcanzar en la época de estío (diciembre) la cota 3.809,50, correspondiente al nivel medio calculado en el período 1915–1989. De esta manera se tiene dos ventajas :

- La reserva disponible encima del límite mínimo representaría  $10 \times 10^9 \text{ m}^3$ , lo cual permitiría aportar un complemento (para la satisfacción de la demanda) durante varios años medios sucesivos, o sea amortiguar los efectos de dos años deficitarios consecutivos ( $4 \times 10^9 \text{ m}^3$ ), o de un año seco excepcional como 1983 ( $8 \times 10^9 \text{ m}^3$ ).

- Mantener en años húmedos el nivel del lago por debajo del nivel máximo fijado. Ya que la amplitud de oscilación del lago varía entre 169 cm (en 1984) a 55 cm con un promedio en 34 años de cerca de 1 metro, se llega a niveles con un margen de seguridad suficiente.

En años medio o seco sería posible extraer la reserva disponible y administrarla de modo de volver al nivel 3.809,50 m.

### ***Simulación de gestión con límites extremos. Períodos 1959–1989 y 1915–1989***

Si, una vez adoptados los límites extremos de variación del nivel del lago, se procede a una simulación de gestión, utilizando las dos opciones ya propuestas ( $10 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  y  $45 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ), se obtiene los siguientes resultados :

- De 1959 a 1978 inclusive, el nivel del lago habría oscilado entre  $3.810,85 \text{ m}$  y  $3.807,35 \text{ m}$ , con una tasa de extracción de  $10 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ . Habría sido necesario descargar caudales suplementarios solamente en los años 1962 y sobre todo en 1963 ( $240 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ). Por otro lado el nivel de aguas habría descendido por debajo del límite fijado (a  $3.808,30$ ) en el curso de los años secos de 1967 a 1973.

- De 1971 a 1989 inclusive, bajo una extracción de  $45 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ , los niveles se habrían mantenido entre las cotas  $3.811,15 \text{ m}$  y  $3.808,30 \text{ m}$ . Caudales suplementarios de descarga se precisan en seis de los diecinueve años, particularmente en 1986 ( $210 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ). Los niveles límite fijados podrían haber sido respetados, con excepción de un leve rebalse del límite máximo. Sin embargo, si la descarga citada ( $210 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ ) se realizaba desde el mes de enero de 1986, la cota máxima no habría sobrepasado los  $3.811,05 \text{ m}$ , es decir casi el límite fijado.

Es evidente que el período 1959–1989 representa un ciclo más bien húmedo, sobre todo después de 1973, con relación al período de observación 1915–1989 (figs. 3 y 4), por lo que se debe evitar extrapolar estos resultados. Así, si se estima la pendiente general de la curva del potencial teórico acumulado desde 1915 (fig. 5), se deduce un volumen medio de extracción del orden de  $380 \times 10^6 \text{ m}^3$  por año, mientras que para el ciclo 1945–1989, este volumen alcanzaría los  $850 \times 10^6 \text{ m}^3 \text{ año}^{-1}$ , o sea  $27 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ .

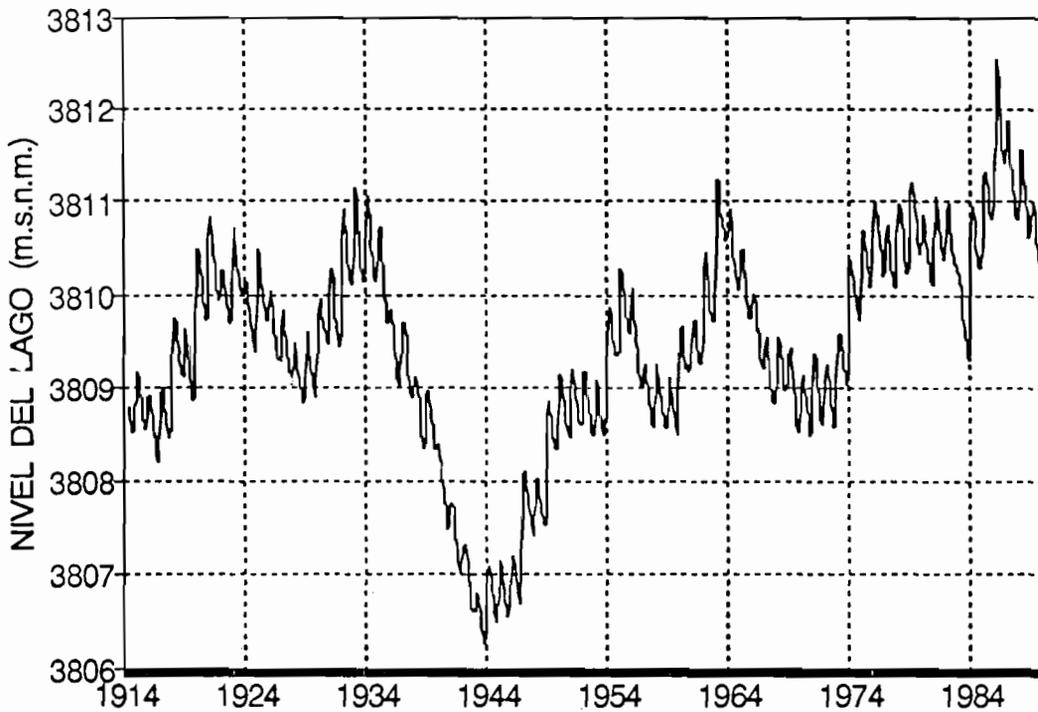


Fig. 3. - Oscilaciones del nivel del lago Titicaca de 1914 a 1989. Altitud absoluta en metros.

Una simulación sobre este último período, con reposición anual a la cota de estiaje de 3.809,50 m, si el nivel natural es superior, y una extracción de  $315 \times 10^6 \text{ m}^3 \text{ año}^{-1}$ , haría descender el nivel del lago hasta la cota 3.805,30 m en 1943, y el estiaje anual durante 34 años sobre 75, bajaría más allá del límite. El máximo habría alcanzado, en este caso, 3.911,15 m en 1986.

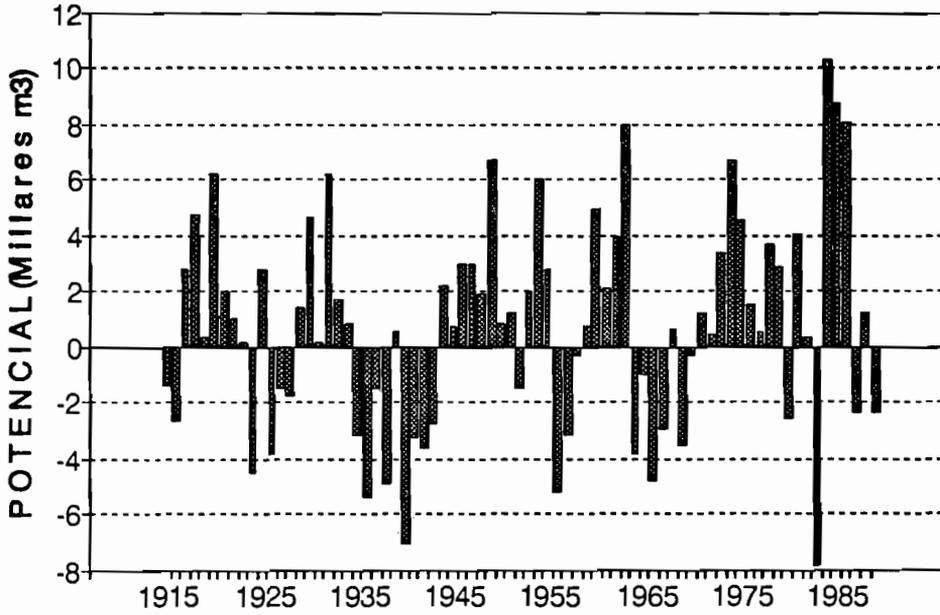


Fig. 4. - Valor del potencial teórico en agua del lago Titicaca del 31 de diciembre de cada año con relación a su valor al 1° de enero del mismo año.

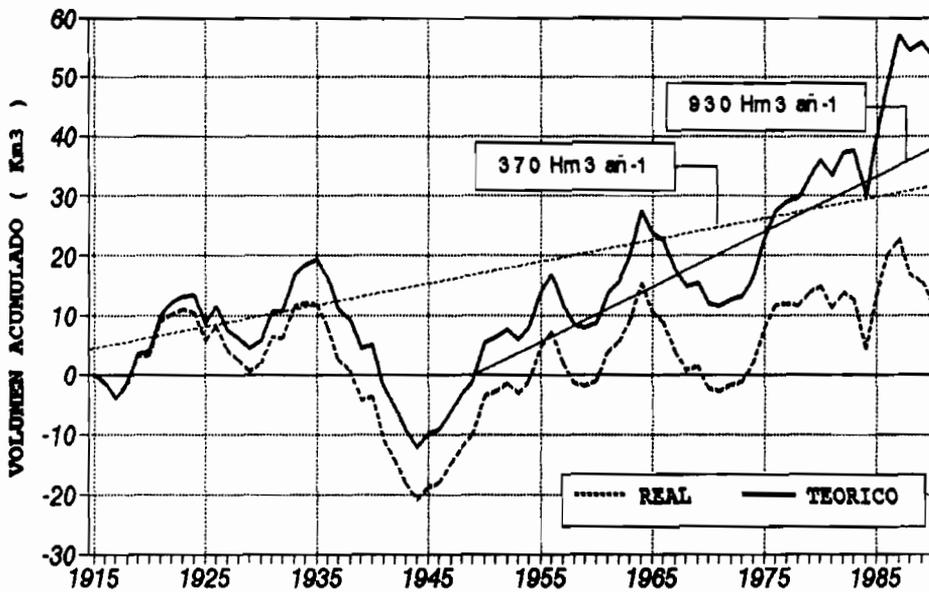


Fig. 5. - Evolución del potencial en agua teórico anual acumulado del Titicaca de 1915 a 1989 y comparación con su potencial real. El potencial nulo, escogido arbitrariamente, corresponde al nivel del 1° de enero de 1915, a 3.808,81 m de altitud, o sea alrededor de  $7 \times 10^9 \text{ m}^3$  por debajo de la referencia anterior (Fig. 2).

Así sobre el período de observación, de 1915 a 1989 se ve que extrayendo un caudal ficticio de  $10 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$  de 1915 a 1936, de 1949 a 1972 sin descargas y, a partir de 1973, aumentando este caudal a  $45 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ , habrá un emparejamiento sin sobrepasar significativamente los límites de variación de nivel admitidos.

### **Recomendaciones**

El Desaguadero que se constituye en el emisario natural del lago y que irriga todo el Altiplano boliviano debería poder dotar un caudal reservado, que por lo menos evite una salinización de este río por sus afluentes aguas abajo en caso de agotamiento de los caudales procedentes del lago.

Para una gestión racional del potencial en agua del lago, convendría finalmente que su cuenca esté equipada de una red de captos pluviométricos e hidrométricos con teletransmisión acoplados a un modelo de previsión. Este dispositivo permitirá conocer con anticipación la importancia de los recursos y prever los riesgos naturales debidos a los aportes excepcionales de la cuenca así como también sus consecuencias sobre el nivel del lago. Así, el promedio mensual de los aportes de los tributarios para el mes de febrero de 1971 alcanzó  $1.700 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ . Agregando los aportes directos debidos a las precipitaciones, se obtiene un caudal del orden de  $2.100 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ . Más recientemente en marzo de 1986, el caudal medio que se habría debido evacuar para evitar un levantamiento de la cota del lago habría sido de  $2.000 \text{ m}^3 \text{ s}^{-1}$ .

Dado que las características hidráulicas del río Desaguadero limitan los caudales evacuados a valores muy inferiores, se debe prever descargas adicionales que garanticen un volumen del lago tal que permita absorber tales aportes. De lo contrario, la única alternativa que queda es la inundación.

Ya que el lago Titicaca forma parte de un sistema endorreico, es preciso tener en cuenta las consecuencias que podrían ocasionar, río abajo (en el lago Poopó, y eventualmente en el salar de Coipasa) la inyección o la retención de volúmenes de agua importantes, procedentes de la gestión del lago.

### **Los recursos en aguas subterráneas**

Aunque cuantitativamente marginales, los recursos en aguas subterráneas participan del balance hídrico del lago. En efecto, es muy probable que el lago sea alimentado lateralmente por las napas situadas en su contorno (GUMIEL, 1988), y que, por este hecho, extracciones en estas capas disminuyan los aportes a la reserva.

Pese a la ausencia de estimación completa de estos recursos subterráneos, se puede señalar que, en el lado peruano existen cerca de 12.000 pozos o perforaciones en las proximidades del lago (Ministerio de Agricultura, 1986). Estos se sitúan principalmente en la planicie, cerca de la costa y por debajo de 4.000 m de altitud. En esta zona, la capa freática está muy cerca de la superficie, entre 1 y 3 m de profundidad, siempre en carga con relación al lago, lo que viene a apoyar la hipótesis de una alimentación subterránea de la reserva. Las pruebas de bombeo realizadas en el Perú dan caudales de 20 a  $25 \text{ l s}^{-1}$  en promedio.

Según un estudio de las Naciones Unidas (1973), tan solo en un período de dos años la recarga total disponible sobre las cuencas bolivianas situadas al sudeste del lago sería del orden de  $160 \times 10^6 \text{ m}^3$  por año, principalmente concentrada en la cuenca del río Catari (fig. 1).

### **Calidad de las aguas**

Con algunas excepciones (Pallina, Huancané) las aguas de superficie son relativamente poco mineralizadas. En su curso inferior, la mayoría de los tributarios del lago presentan concentraciones medias en sales disueltas situándose entre 200 y  $300 \text{ mg l}^{-1}$  con excepción del río Suhez y de los ríos que descienden de la Cordillera Real que son de  $50 \text{ mg l}^{-1}$  (CARMOUZE *et al.*, 1981; GUYOT *et al.*, 1990; ver también capítulo V.3).

Las aguas subterráneas, un poco más mineralizadas que las aguas de superficie, tienen salinidades del orden de 400 mg l<sup>-1</sup> (Naciones Unidas, 1973).

Las aguas del lago, como resultado de la evaporación, son más mineralizadas, su concentración en sales disueltas se sitúa en promedio alrededor de 700 mg l<sup>-1</sup> (Cap. V.1).

La calidad de estas aguas permite pues todo tipo de utilización aunque, en el caso de las aguas del lago, es a menudo necesario un buen drenaje previo al uso agrícola. En el perímetro de Pirapi (cerca de Puno, Perú, fig. 1), se utiliza por ejemplo desde hace 30 años las aguas del Titicaca, sin que se haya podido observar una salinización de los suelos.

## ***Utilización del potencial en agua***

### ***Principios de utilización***

Antes de enfocar las diversas posibilidades de explotación de este recurso, es oportuno establecer algunos principios que podrían dirigir su utilización :

- Las aguas utilizadas deberían explotarse en forma prioritaria en la cuenca vertiente del lago o del Desaguadero. Todo traslado hacia una otra cuenca debería considerarse sólo como último recurso, y ser objeto de un estudio minucioso para determinar el impacto.
- La prioridad de utilización debería otorgarse a las zonas ribereñas.
- Dada la binacionalidad del lago, la utilización de los recursos debería beneficiar de la misma manera a los dos países ribereños.

En cuanto a la utilización propiamente dicha de las aguas del lago Titicaca, ésta toca varios aspectos esenciales : la energía, la agricultura y las necesidades humanas.

### ***Producción de energía***

Si se excluye todo traslado de las aguas fuera de la cuenca, se debe prever sólo proyectos de embalses sobre los tributarios.

En este caso, los recursos perdidos son bastante bajos ya que la mayor parte del agua se restituye al río, aguas abajo del embalse. Cinco proyectos de mediana importancia son previstos del lado peruano (ELECTROPERU, 1981) y un proyecto más importante está en estudio del lago boliviano en el Suhez.

Dada la pendiente mínima del río Desaguadero, todo proyecto de utilización de los recursos del lago en este río parece excluido sin trabajos importantes y costosos.

### ***Uso agrícola***

Una irrigación rudimentaria es practicada por tradición desde hace tiempo alrededor del lago para los cultivos o más frecuentemente para las zonas de pastoreo. El consumo de agua resultante, no inventariado, es tomado en cuenta de manera implícita en la estimación de los recursos. No interviene pues en las necesidades actuales.

Respecto a los proyectos de perímetros irrigados, se censa en la cuenca del lago las siguientes habilitaciones :

- 18.600 ha están en ejecución en territorio peruano, de las cuales 6.500 ha ya funcionan, pero de manera irregular (Ministerio Agricultura Perú, 1986).
- del lado boliviano, 5.000 ha están en funcionamiento, cerca de Huarina, irrigadas a partir de aguas de superficie y 8.800 ha, utilizando aguas subterráneas, están en proyecto.

El período de irrigación concierne principalmente cinco a seis meses del año, de octubre a marzo, según los cultivos (cereales, tubérculos, hortalizas). Dura casi todo el año para las zonas de pastoreo.

Si se tiene en cuenta un coeficiente de eficacia de 50 %, las necesidades brutas de agua pueden evaluarse según las precipitaciones, alrededor de 1.500 a 2.000 m<sup>3</sup> por ha y por mes. En esta hipótesis, y si sólo se utiliza las aguas de superficie, las áreas susceptibles de próximo uso o en funcionamiento utilizarían la totalidad de los recursos de la opción mínima considerada más arriba (315 x 10<sup>6</sup> m<sup>3</sup> año<sup>-1</sup>). Una pequeña parte, correspondiente al drenaje, sería restituida a la red. Incluso con una utilización conjunta de las aguas subterráneas, es probable que los aportes al lago en octubre, 35 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup> para el conjunto de la cuenca, no podrían garantizar las necesidades cada año.

Con las mismas bases de cálculo, el conjunto de las superficies irrigables (del orden de 200.000 ha) exigiría, en año seco, 2 x 10<sup>9</sup> m<sup>3</sup>, una parte de la cual sería restituida, pero cerca de 1 billón de m<sup>3</sup> sería utilizada por las plantas. Este volumen representaría, algunos años, una extracción muy importante frente a los aportes fluviales al lago.

### *Alimentación en agua potable y para uso industrial*

Estos sectores del consumo sólo intervienen actualmente como parte despreciable en el balance cuantitativo, sobre todo que, también en este caso, el agua es generalmente restituida a la red. Todos los sitios de extracción se encuentran en los tributarios, aguas arriba del lago.

Del lado peruano, las necesidades industriales comprenden las cementerías, la producción térmica y el sector agro-alimentario. Preocuparían más por la polución eventual de los residuos (desechos) que por la importancia del consumo que inducen.

Del lado boliviano, además del consumo rural y de algunas industrias (fábrica de cemento de Viacha), cabe mencionar el aprovisionamiento de agua a la ciudad de La Paz. Un 70 % de éste proviene de la cuenca del lago (32 x 10<sup>6</sup> m<sup>3</sup> año<sup>-1</sup>), así mismo existen bombes importantes en las capas de la cuenca (11 x 10<sup>6</sup> m<sup>3</sup> año<sup>-1</sup>).

### *Conclusión*

Es difícil conciliar una utilización óptima de los recursos hídricos en aguas del lago por medio de una regulación interanual, con una variación mínima de su nivel, a menos que se cree aguas arriba del lago, en los tributarios, reservas capaces de absorber los volúmenes en exceso algunos años. Con una capacidad total de almacenamiento de tres billones de m<sup>3</sup>, se hubiera debido soltar caudales – es decir perder recursos –, solamente dos años sobre 75, cualquiera sea la opción escogida de las dos hipótesis hechas más arriba. Sin embargo, además del hecho de que la creación y la utilización de los embalses ocasiona un aumento de las pérdidas, principalmente por evaporación, hay que subrayar que la importancia de los volúmenes para almacenar exigiría la realización de grandes trabajos e inversiones importantes. Actualmente existen embalses naturales, sobre todo en territorio peruano, o embalses artificiales de capacidad inferior a 30 millones de m<sup>3</sup>.

Entre las utilidades posibles del potencial hídrico del lago Titicaca, parece que la producción de energía no constituye un imperativo, dado que existe, en los dos países ribereños, otros lugares más apropiados, sobre todo en la región amazónica. Sin embargo, la construcción de embalses con vocación hidroeléctrica en los tributarios tendría la ventaja de regularlos, sin disminuir sensiblemente los recursos.

Referente a la hipótesis de un traslado de aguas fuera de la cuenca vertiente, el caudal garantizado no podría sobrepasar 30 a 35 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup> correspondiente al caudal disponible en los casos de la opción máxima simulada (45 m<sup>3</sup> s<sup>-1</sup>) y en la hipótesis de que ningún otro proyecto venga a crear nuevas necesidades. Este caudal no parece justificar una inversión muy importante a pesar de la potencia suministrada (700 MW) debida a los desniveles considerables que pueden utilizar. Incluso un proyecto mixto, agro-energético, más viable económicamente, no podría justificar las consecuencias de un traslado de estos recursos fuera de la cuenca, a menos que se considere la ayuda de aportes exteriores que compensarían estas extracciones.

Un uso agrícola, bien planificado y adaptado al potencial existente, sería más beneficioso por sus repercusiones económicas y sociales a nivel de las poblaciones ribereñas del lago o del río Desaguadero (mantenimiento de la población rural). En este caso y si se limita a pocos  $\text{m}^3 \text{s}^{-1}$  el caudal extraído, se podría considerar nuevamente la hipótesis del traslado de agua fuera de la cuenca.

De todas maneras, si se quiere planificar y coordinar la utilización de los recursos en agua del lago y de su cuenca, se debe, antes que nada, elaborar un modelo que permita, a partir de una red de medida adecuada, conocer en tiempo real los recursos disponibles de aguas de superficie y subterráneas. Una vez conocidos estos recursos, convendría optimizar su utilización por el empleo de un modelo de gestión sobre el cual sería posible simular diferentes hipótesis conformes a las opciones escogidas.

Además de la estimación y de la gestión de los recursos corrientes, estos modelos deberían permitir evitar las consecuencias de las crecidas excepcionales. Es difícil imaginar la extracción de 500 a 1.000  $\text{m}^3 \text{s}^{-1}$  por la única desembocadura del lago, el río Desaguadero, si se piensa en que el caudal máximo a la salida del lago con una recurrencia centenaria está en el orden de 300 a 350  $\text{m}^3 \text{s}^{-1}$ . El pronóstico de crecidas permitiría manejar las reservas de volumen (vacío) del lago para que pueda absorber aportes excepcionales superiores a los 2.000  $\text{m}^3 \text{s}^{-1}$ , durante 1 mes con una tasa de descarga de 300  $\text{m}^3 \text{s}^{-1}$ .

Aunque, a priori, un descenso moderado del nivel del lago parezca favorable a la disminución de las pérdidas por evaporación, y así a un aumento del potencial en agua, se necesitaría un estudio minucioso para determinar el impacto de esta medida sobre el balance y, particularmente, sobre el ciclo evaporación-precipitación.

Finalmente, debe evitarse una sobreexplotación del potencial en agua del lago que podría ocasionar una disminución excesiva del nivel del agua con sus consecuencias ecológicas y sociales, más a menudo negativas que positivas :

- destrucción de los ecosistemas en las zonas poco profundas (Bahía de Puno, Lago Menor...) pudiendo ocasionar una disminución del potencial ictiológico.
- dificultades de navegación en algunas zonas.
- recuperación de tierras cuya aptitud agrícola es probable, pero que aún no ha sido comprobada.
- disminución progresiva del caudal del río Desaguadero y probable agotamiento en su tramo superior, inmediato al lago.
- depresión de las napas freáticas en el contorno del lago y probablemente en algunas regiones del altiplano boliviano.
- disminución de la evaporación del lago y en consecuencia de las precipitaciones sobre los alrededores inmediatos y sobre el lago mismo.

El lago Titicaca como una maravillosa fantasía de la naturaleza debe estar al servicio del hombre mediante el aprovechamiento de sus recursos, pero debe ser, por sobre todo, preservado de una explotación irracional. Este es el objetivo del Proyecto de Estudio del Lago Titicaca (PELT) financiado por la Comunidad Europea y actualmente en su fase inicial.

### ***Agradecimientos***

Los autores agradecen a los consejeros técnicos del sub-programa de estudio TPDS (Titicaca, Poopó, Desaguadero, Salares) del Proyecto de Estudio del Lago Titicaca (PELT) por su participación activa a esta publicación.

## Referencias

- AMBROGGY (R.), 1965. – Cuencas acuíferas del lago Titicaca. *In* : Hidrología del Altiplano de Bolivia, La Paz, Min. Agric. : 11 p.
- Anon., 1965. – Programa de inventario y evaluación de los recursos naturales del Departamento de Puno. Sector de Prioridad 1. Capítulo 6 : Ecología y Agrostología, vol. 4. INP.ONERN.CORPUNO, Lima, 35 p.
- Anon., 1967. – Solicitud del Gobierno de Bolivia al fondo especial de las Naciones Unidas. Proyecto de aprovechamiento de aguas subterráneas del Altiplano. Secret. Nac. Planif. Coord. La Paz, 38 p.
- Anon., 1971. – Proyecto de desarrollo agrícola en la región del lago Titicaca. FAO-BID Washington, D.C. : 160 p.
- Anon., 1973. – Desarrollo de los recursos de aguas subterráneas en el Altiplano. Proyecto Naciones Unidas 1973 : 215 p.
- Anon., 1976. – Investigación y desarrollo pesquero. Perú. Resultados y recomendaciones del Proyecto FI:DP.PER.72.008. Informe terminal preparado para el Gobierno del Perú. PNUD.FAO, Roma.
- Anon., 1977 a. – Estudio del potencial hidrobiológico en el Departamento de Puno. DIREPE.PUNO.
- Anon., 1977 b. – Lineamientos de desarrollo a largo plazo, región Puno. Análisis regional. Of. Reg. Planif. 6. INP.ORDEPUNO, Puno, 178 p.
- Anon., 1977 c. – Proyecto : Represa Lagunillas (trece planos). Min. Pesq., Of. Reg. Planif. 5, Puno.
- Anon., 1977 d. – Perfiles de proyectos de irrigación. Z.A. XII. Puno. DGA. Of. Programación. Min. Agric., Lima, 40 p.
- Anon., 1980. – Proyecto a ser considerado para minimizar la problemática de la sequía. Of. Reg. Planif. 5, Puno. DIREPE.ORDEPUNO.
- Anon., 1981 a. – Identificación de proyectos específicos de riego, La Paz, Min. Agric. Asunt. Campes., IICA, Bolivia : 1 : 517 p. ; 2 : 660 p.
- Anon., 1981 b. – Inventario y evaluación de los recursos hidroeléctricos para centrales entre 1000 y 30000 KW, Electoperú, 163 p.
- Anon., 1981 c. – Estudio de la cuenca del río Ilpa. Min. Agric. Puno. DGAS. Proy. Manejo de cuencas. Tomo 1 : diagnóstico de la cuenca, 114 p. ; Tomo 2 : plan de manejo de la cuenca, 102 p.
- Anon., 1986. – Principales proyectos de irrigación ejecutados en el departamento de Puno. Plan rehati, Min. Agric., Perú, 45 p.
- Anon., s/f. – Programa preliminar de investigación y promoción pesquera en el lago Titicaca. Informe final, Serv. Pesq., Puno, Perú.
- BENITEZ (P.), 1973. – Feasibility study of the electrical power requirements for the Lake Titicaca littoral. *In* : Project n° 6, A report of Peru, Min. of Energy & Mines, vol. 1 and 2.
- BOULANGE (B.), AQUIZE JAEN (E.), 1981. – Morphologie, hydrographie et climatologie du lac Titicaca et de son bassin versant. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (4) : 269–287.
- BOURGES (J.), CARRASCO (L.M.), CORTES (J.), 1991. – El lago Titicaca : aportes en aguas superficiales y desagüe. PHICAB, La Paz (in press).
- CARMOUZE (J.P.), AQUIZE JAEN (E.), 1981. – La régulation hydrique du lac Titicaca et l'hydrologie de ses tributaires. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (4) : 311–327.
- CARMOUZE (J.P.), ARZE (C.), QUINTANILLA (J.), 1981. – Régulation hydrochimique du lac Titicaca et l'hydrochimie de ses tributaires. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (4) : 329–348.
- FERNANDEZ JAUREGUI (C.A.), ROCHE (M.A.), ALIAGA (A.), PEÑA (J.), 1987. – Los recursos hídricos en Bolivia. PHICAB.CONAPHI, IHH.UMSA, ORTOM, SENAMHI : 20 p., multigr.
- FRISANCHO (I.), 1963. – La utilización de las aguas del lago Titicaca. Ed. Los Andes. Puno.
- GARIBALDI (G.), DEL RIO (M.), LEON (A.), VEGA (G.), 1961. – Visión futura de la costa peruana. 1 : Lago Titicaca. 2 : Extracción de las aguas del lago. Tesis UNI, Lima, 170 p.

- GOMEZ (J.), 1972. – Estudio del lago Titicaca para aprovechamiento de sus aguas. Tesis Ing. Agríc. UNA – La Molina, Lima, 118 p.
- GUMIEL (D.), 1988. – Prospección hidrogeológica del área altiplánica del proyecto de autoayuda campesina, CEE.CORDEPAZ, La Paz, 96 p.
- GUYOT (J.L.), GUMIEL (D.), 1990. – Premières données sur l'hydrogéologie et sur l'hydrogéochimie du Nord de l'Altiplano bolivien. *Hydrogéologie*, 3 : 159–164.
- GUYOT (J.L.), CALLE (H.), CORTES (J.), PEREIRA (M.), 1990. – Transport de matières dissoutes et particulaires des Andes vers le Rio de La Plata par les tributaires boliviens (ríos Pilcomayo et Bermejo) du Rio Paraguay. *J. Sci. Hydrol.*, 35 (6) : 653–665.
- GUYOT (J.L.), ROCHE (M.A.), NORIEGA (L.), CALLE (H.), QUINTANILLA (J.), 1990. – Salinities and sediment transport in the Bolivian highlands. *J. Hydrol.*, 113 : 147–162.
- JIMENEZ (A.), 1967. – El plan nacional de agua potable rural en Puno, estudio de fuentes. Tesis UNI, Lima.
- LA FUENTE (I.), 1982. – Estudio monográfico del lago Titicaca. *Bol. Soc. Geogr.*, Lima, 1 : 263–391.
- LOZADA ENCINAS (G.A.), 1985. – Balance hídrico de la cuenca del lago Titicaca. Tesis UMSA, La Paz, 158 p.
- ROCHE (M.A.), FERNANDEZ JAUREGUI (C.A.), 1986. – Los balances hídricos de Bolivia. Premier Symposium de la Recherche française en Bolivie, La Paz, Sept. 1986 : 44–47, multigr.
- ROCHE (M.A.), ROCHA (N.), 1985. – Mapa pluviométrico de Bolivia y regiones vecinas, 1/4.000.000. PHICAB, ORSTOM, SENAMHI. La Paz.
- RONCHAIL (J.), 1985. – Situations météorologiques et variations climatologiques en Bolivie (Analyse de séries climatiques, inventaire de saisons exceptionnelles). PHICAB, AASANA, IFEA, ORSTOM, SENAMHI, La Paz, 60 p., multigr.
- SMYTH (J.), COWELL (B.), 1966. – Lake Titicaca Resources Study. PASA for US AID – Perú, Lima, 19 p.
- VALCARCEL (C.), s/f. – Características agrológicas de la provincia de Puno en zonas cultivadas vecinas al lago Titicaca. Tesis UNA – La Molina. Lima, 94 p.



### *VII.3 EL POTENCIAL ICTIOLOGICO*



## VII.3 *El potencial ictiológico*

HUGO TREVIÑO, JULIAN TORRES, MARIA RONCAL

La pesca artesanal y la acuicultura son en la actualidad una de las fuentes importantes de producción de alimentos para el consumo humano directo debido a lo que los países propenden a un control nacional sobre las aguas con recursos naturales y que las comunidades pesqueras tengan conciencia del potencial de estas actividades. Ahora se programan nuevas bases para la ordenación y aprovechamiento racionales de los recursos pesqueros y la revisión de estrategias y políticas considerando experiencias anteriores y una planificación para el futuro en relación a los factores de producción como embarcaciones, métodos y artes de pesca, personal calificado y capacidad de investigación. Se tiende también a prestar asistencia en la planificación, ordenación y fomento pesquero, desarrollo de la pesca en pequeña escala, fomento de la acuicultura, el comercio internacional de pescado y la promoción de la actividad pesquera en la solución para el abastecimiento de alimentos.

### *El potencial pesquero*

El lago Titicaca, con el lago Poopó, es uno de los recursos hídricos más importantes para el desarrollo de la pesquería en el Altiplano peruano-boliviano.

La actividad pesquera que se desarrolla en las áreas circumlacustres e islas como complemento a la actividad agropecuaria, contribuye en la solución de problemas socio-económicos como el ingreso familiar, empleo y mejor alimentación.

### *Descripción de la fauna piscícola*

Una descripción detallada de la fauna ictiológica del Titicaca se encuentra en el capítulo VI.5. Existen en el lago aproximadamente 25 especies endémicas de Ciprínidos del género *Orestias*, 2 especies de Bágriidos del género *Trichomycterus* y dos géneros introducidos, *Salmo* y *Basilichthys*. En el cuadro 1 presentamos la correspondencia entre el nombre científico y los nombres locales para las principales especies nativas.

Género <i>Orestias</i>	
<i>O. agassii</i> (carachi gris)	<i>O. cuvieri</i> (humanto)
<i>O. luteus</i> (carachi amarillo)	<i>O. pentlandii</i> (boga)
<i>O. albus</i> (kello carachi)	<i>O. mulleri</i> (carachi gringo)
<i>O. olivaceus</i> (carachi enano)	<i>O. langui</i> (chrichaulla)
Género <i>Trichomycterus</i>	
<i>T. rivulatus</i> (suche)	<i>T. dispar</i> (mauri)

Cuadro 1. - Principales especies nativas del lago Titicaca y nombres locales.

RICHERSON *et al.* (1977), en su comparación de la fauna ictiológica nativa del lago Titicaca con la de algunos lagos tropicales de similar extensión y profundidad (lago Victoria o lago Tanganyika por ejemplo), llegan a la conclusión que esta fauna aparece mucho menos diversificada, probablemente debido al aislamiento de la cuenca y a las condiciones físicas extrañas del lago Titicaca.

BARBOUR y BROWN (1974), realizaron estudios comparativos con una curva de regresión mundial obtenida en base al número registrado de especies de peces nativos en proporción a la superficie lacustre. De los datos del lago Titicaca concluyeron que éstos no se aproximan a la línea de regresión.

### ***Las diferentes pesquerías del lago***

No existe estadísticas de pesca abarcando el conjunto del lago y colectadas durante largos períodos. Esto dificulta el conocimiento exacto de las pesquerías del lago, su importancia y su evolución en el tiempo.

Basándonos en los trabajos de AVILA *et al.* (1989), y de FRANC *et al.* (1985), es posible sin embargo realizar una presentación general de la pesca en el lago Titicaca que tiene un aspecto artesanal y de autoconsumo. Se pueden distinguir cuatro grandes tipos de pesquerías desde un punto de vista técnico y socio-económico.

- Una pesquería tradicional ribereña de carachis, practicada generalmente por los jóvenes o por las mujeres, utilizando la "sajjaña", pequeña red con copo avanzada en la vegetación. No es muy rentable. En 1976, el 41 % de los pescadores de la parte peruana del lago utilizaban aún la "sajjaña" (BUSTAMANTE y TREVIÑO, 1976).

- Una pesquería de carachis con red agallera. Se utilizan redes de nylon con mallas finas, son colocadas para la pesca nocturna, encima de la vegetación, en el límite de las totoras. Para esta pesca se utilizan botes de madera o las tradicionales balsas de totora

- Una pesquería de profundidad, con redes agalleras de mallas superiores a 6.4 cm, para el pejerrey y la trucha. Es la pesquería más activa del lago; se práctica principalmente desde los botes de madera, en zonas de por lo menos 25 metros de profundidad. En 1981, más del 40 % de los pescadores de la zona peruana practicaban esta pesca.

- Una pesquería de "ispis". Esta actividad agrupa en realidad varias especies de *Orestias*, pero con una dominación de *O. ispi*. Tradicionalmente, esta actividad se realizaba con cestas trenzadas; actualmente se efectúa más bien con redes agalleras de mallas pequeñas y con jábegas de playa. También se utilizan redes barrederas en la zona pelágica.

La importancia de cada pesquería varía de año en año en función de numerosos factores y de la dependencia de esta actividad de pesca con otras actividades de incidencia económica (la agricultura por ejemplo).

### ***Capturas y evaluación pesquera***

En 1976, BUSTAMANTE y TREVIÑO (*op. cit.*) estiman en aproximadamente 3.000 el número de pescadores en la parte peruana del lago. En 1981, las estimaciones de AVILA *et al.* dan una cifra levemente superior. La distribución de estos pescadores se presenta en la fig. 1.

Más del 95 % de las capturas se realizan con redes agalleras y la distribución de estas capturas, presentada en el cuadro 2, muestra que el promedio anual es de 2 toneladas por pescador.

ZONA	% capturas con redes agalleras	% capturas con técnicas nativas	% del total de las capturas	Promedio de capturas (ton./pescador)
Bahía de Puno	26,9	1,8	28,7	2,6
Lago Norte	29,5	0,1	29,6	1,9
Lago Sur	28,9	-	28,9	2,3
Lago Pequeño	10,6	2,3	12,9	1,2
Lago Titicaca	95,8	4,2	100,0	2,0

Cuadro 2. - Distribución por zonas y por tipos de pesca de las capturas anuales de peces en la parte peruana del lago Titicaca (en porcentajes y biomasa). Según ALFARO *et al.*, 1982.

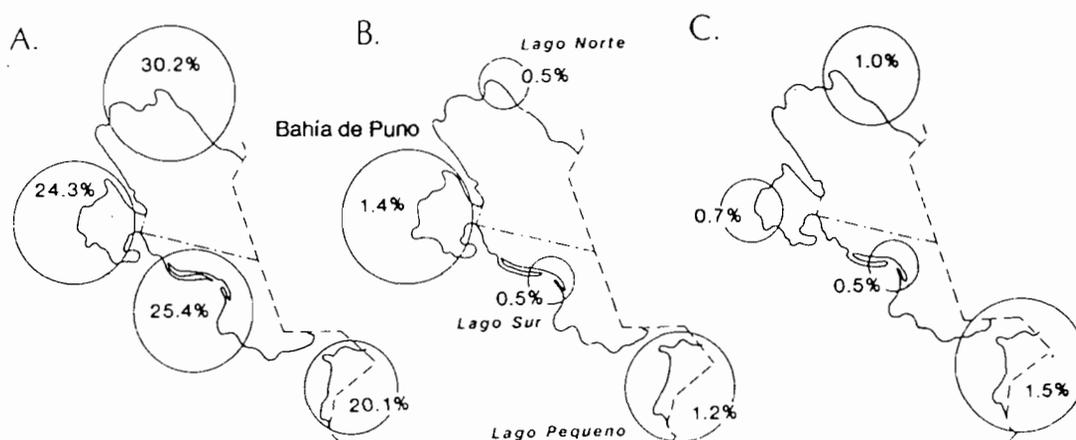


Fig. 1. - Importancia de la pesca en 4 zonas de la parte peruana del lago Titicaca en 1981. A : porcentaje del número total de pescadores; B : número de pescadores por km<sup>2</sup> de superficie del lago; C : porcentaje de la población ribereña total que se dedica a la pesca.

En la parte boliviana del Huiñaimarca, FRANC *et al.* (1985) evaluaron por una encuesta abarcando 3 meses los rendimientos obtenidos por dos tipos de pesquerías practicadas en esta zona. Sus resultados se presentan en el cuadro 3 y muestran que en esta época las especies nativas del lago representan un aporte económico importante.

	Redes agalleras con mallas finas	Redes de arrastre
Oct. 1978	6,6	9,8
Nov. 1978	4,5	7,1

Cuadro 3. - Evaluación de las capturas mensuales (*Orestias agassii* principalmente) en la parte oriental del Huiñaimarca. Según FRANC *et al.*, 1985. Pesos en toneladas.

En el programa de evaluación de capturas ícticas realizado por IMARPE en 1979-80 se ha estimado, por otra parte, una captura anual de 6.326 toneladas en la región peruana del lago. De la misma manera, la captura esperada para 1984 era de 5.612 toneladas.

En 1980, las especies nativas representan el mayor índice de capturas con el 70,6 %, siendo el género *Orestias* el que tiene mayor demanda y el género *Trichomycterus* (mauri y suche) representa solamente el 2,5 %. Las especies introducidas (trucha y pejerrey) representan cerca de 30 % de las capturas totales. Ellas revisten entonces una importancia comercial cuando las especies nativas sirven principalmente para el consumo local (cuadro 4).

ESPECIES	1980		1984-1985		1989-1990	
	(en ton.)	%	(en ton.)	%	(en ton.)	%
<i>O. agassii</i>	3416,94	54,01	1627,5	29,00	1,50	0,30
<i>O. luteus</i>	449,50	7,11	448,9	8,00	2,60	0,51
<i>O. olivaceus</i>	381,89	6,84	84,2	1,50	0,10	0,02
<i>O. pentlandii</i>	12,59	0,20				
<i>O. mulleri</i>	14,28	0,22	28,1	0,50	0,30	0,06
<i>O. cuvieri</i>	21,28	0,34				
<i>O. ispi</i>	17,05	0,27			0,01	
Total género <i>Orestias</i>	4313,53	68,19	2188,7	38,00	4,51	0,90
<i>T. dispar</i>	142,97	2,26	325,5	4,86	0,30	0,06
<i>T. rivulatus</i>	12,65	0,20	11,2	2,03		
Total género <i>Trichomycterus</i>	155,62	2,46	336,7	6,89	0,30	0,06
Total especies nativas	4469,15	70,65	2525,4	45,00	9,62	1,91
<i>Salmo gairdneri</i>	888,50	14,04	168,4	3,0	83,5	16,55
<i>Basilichthys bonariensis</i>	968,46	15,31	2918,2	52,0	411,3	81,54
Total especies introducidas	1856,96	29,35	3086,6	55,0	494,8	98,09
Total capturas	6326,01	100	5612,0	100	504,42	100

Cuadro 4. - Distribución de capturas por especies, en el lago Titicaca (1980 y 1984) y en la bahía de Puno (1990).

Para 1984 se tiene una captura estimada de 5 612 t en base a la tasa de crecimiento inter-épocas, tomando como base la época de lluvias (0,44), en la que se observa un decremento relativo de captura en especies nativas en el 25,5 % en relación a 1980. El mayor índice de captura era para el carachi gris con el 26,7 %, seguido del carachi amarillo (8,9 %). Se observa también un aumento relativo en la captura de *Trichomycterus* en 4,43 % con relación a 1980 y las especies introducidas, en especial el pejerrey, se incrementa con relación a 1980 en el 25 %, cuando la trucha disminuye en el 11,4 %.

En capturas experimentales realizadas en la parcialidad de Ojerani (Bahía de Puno) durante un año (abril 89 - abril 90), se observó el predominio de especies introducidas correspondiendo al pejerrey (82,4 %) y a la trucha (16,7 %) cuando las especies nativas representaron menos del 2 % de las capturas totales, debido probablemente a los cambios ecológicos ligados a las variaciones de nivel observadas entre 1983 y 1986.

### *Composición de las capturas en el Departamento de Puno*

Según los datos estadísticos de la DIREPE-PUNO (Dirección de la Producción) relativos a la cantidad de especies nativas e introducidas capturada entre 1981 y 1989, se observa primero un incremento regular de las extracciones totales de 1982 a 1989, siguiendo un incremento fuerte de 1981 a 1982 (cuadro 5).

El volumen total de especies nativas capturado puede cambiar mucho de un año al otro (1985 y 1986 por ejemplo), pero se mantiene a un nivel similar cuando se compara el año 1982 al año 1989. Siempre el carachi constituye la especie más capturada porque tiene la mayor demanda de la población rural y de las comunidades ribereñas. Las capturas de Bagridae se quedan a un nivel bajo que no cambia tanto al largo de los años.

ESPECIES	1981	1982	1983	1984	1985	1986	1987	1988	1989
Soga	22	425	199	43	14	36	65	52	52
Carachi	344	1874	1900	2029	2003	2270	2974	3367	3000
Ispi	116	629	1445	597	557	1136	1199	276	86
Mauri	25	204	55	155	62	154	202	175	160
Suche	1	18	2	29	16	11	4		
Humanto	13								
Total especies nativas	521	3150	3601	2853	2652	3607	4444	3870	3298
Pejerrey	202	1066	1197	1552	1604	2035	2574	3250	4229
Trucha natural	151	196	85	28	55	55	123	105	46
Total especies introducidas	353	1262	1282	1580	1659	2090	2697	3355	4275
Total de las capturas	874	4412	4883	4433	4311	5697	7141	7225	7573
Producto piscícola Truchas en crianza*	-	-	-	35	13	35	33	118	141
Producto piscícola total (pesca y crianza)	874	4412	4883	4468	4324	5732	7174	7343	7714

\* Producción de truchas de crianza en sistemas controlados (jaulas flotantes). Fuente : Unidad de Estadística de la Oficina de Presupuesto y Planificación DIREPE XI-Puno (cifras redondeadas al kg superior).

Cuadro 5. - Cantidad de extracción de especies nativas e introducidas en el departamento de Puno.

En 1983, las especies nativas representaron el mayor índice de capturas con el 71,4 % (3 602 kg), una proporción que era solamente de 43,5 % en 1989. Ese fenómeno se debe al

fuerte incremento de la pesca de pejerrey durante la misma temporada. Al contrario las capturas de truchas se mantienen a un nivel muy bajo, seguramente porque esta especie no encuentra en la bahía de Puno buenas condiciones de vida.

### *Evaluación del potencial ictiológico*

Tomando en cuenta la morfología del lago así como su importante profundidad, dos zonas ecológicas bien diferentes deben distinguirse : una zona pelágica con aguas libres y profundas, y una zona litoral de menos profundidad donde se ubican el cinturón costero de macrofitas y las zonas de vegetación del Lago Pequeño y de las grandes bahías.

#### - la zona pelágica

Existen estimaciones de biomasa de peces y de producción teórica para la zona pelágica del lago (RICHERSON *et al.*, 1977), basadas en datos de productividad primaria y en coeficientes de transferencia entre niveles tróficos, que varían entre el 10 y el 20 % (RYTHER, 1969). Así se estima que el rendimiento máximo sostenible (R.M.S.) sería el 50 % de la productividad total de peces.

Al extrapolar estos datos a la zona pelágica se estimó que ella podría rendir de 180 a 720 x 10<sup>3</sup> t año<sup>-1</sup> de carnívoros de la primera etapa (*ispi*). Para carnívoros de la segunda etapa (trucha y pejerrey), el rendimiento anual se estimó de 18 a 140 x 10<sup>3</sup> t.

Por estudio con un sistema electroacústico, JOHANNESON *et al.* (1981) estimaron que la biomasa pelágica se encuentra entre los límites de 80 180 a 87 754 toneladas.

En 1985, en el marco del proyecto SELA, fue efectuada una nueva evaluación del potencial ictiológico con eco-integración, en la zona pelágica del lago. Este estudio concierne tres especies : la trucha, el pejerrey y *Orestias ispi*.

Este método da de nuevo una imagen puntual en el tiempo porque basado en una sola campaña de sondeo. A pesar de eso los resultados llegan a precisiones sobre la distribución de la ictiofauna y su densidad que no se pueden obtener por evaluaciones teóricas a partir de los niveles de producción.

En la figura 2 se encuentran los principales resultados obtenidos. Sobre algunos 3 000 km<sup>2</sup> prospectados una biomasa de 91 000 toneladas fue estimada con la repartición siguiente : trucha 13 000 t (esencialmente en el Lago Grande); pejerrey 20 000 t, *O. ispi* 52 000 t; otras especies 6 000 t (Anón., 1985). El 98,5 % de esta biomasa se encontraba en el Lago Grande.

VAUX *et al.* (1988) estudiaron la distribución de las especies pelágicas en el Lago Grande con redes agalleras colocadas a diferentes profundidades y con redes de arrastre entre 10 m y el fondo. *Basilichthys bonariensis*, *Orestias ispi* y *Orestias mulleri* constituyeron la mayoría de las capturas siendo las dos primeras especies las más comunes. Actualmente, *O. ispi* parece ser la especie más importante en biomasa, en la zona pelágica.

#### - la zona litoral

RICHERSON *et al.* (1977) indicaron que la productividad primaria del litoral del lago era el doble de la zona pelágica. La cadena trófica hacia los peces no es directa debido a que parte de la productividad primaria pasa por el estado de detritus orgánicos antes de participar a la cadena, por lo que asumimos que la productividad de peces en la zona litoral es semejante a la zona pelágica. Por tanto se tiene para el litoral del lago un cálculo muy preliminar del RMS de 35 a 138 x 10<sup>3</sup> t año<sup>-1</sup> con un promedio de 86,5 x 10<sup>3</sup> toneladas de peces carnívoros de la primera etapa.

Debido a la limitación técnica de utilización del sistema electroacústico que no puede operar en las zonas poco profundas, no es posible confirmar o invalidar estas evaluaciones teóricas. Así, la biomasa íctica de grandes zonas del Lago Menor así como de las bahías del Lago Mayor no puede ser conocida con certitud. Tampoco se sabe la importancia relativa de la biomasa en esas partes del lago Titicaca en comparación con la de la zona pelágica. Al menos se constata que la producción global de la pesca se encuentra más fuerte en la zona litoral que en la zona pelágica.

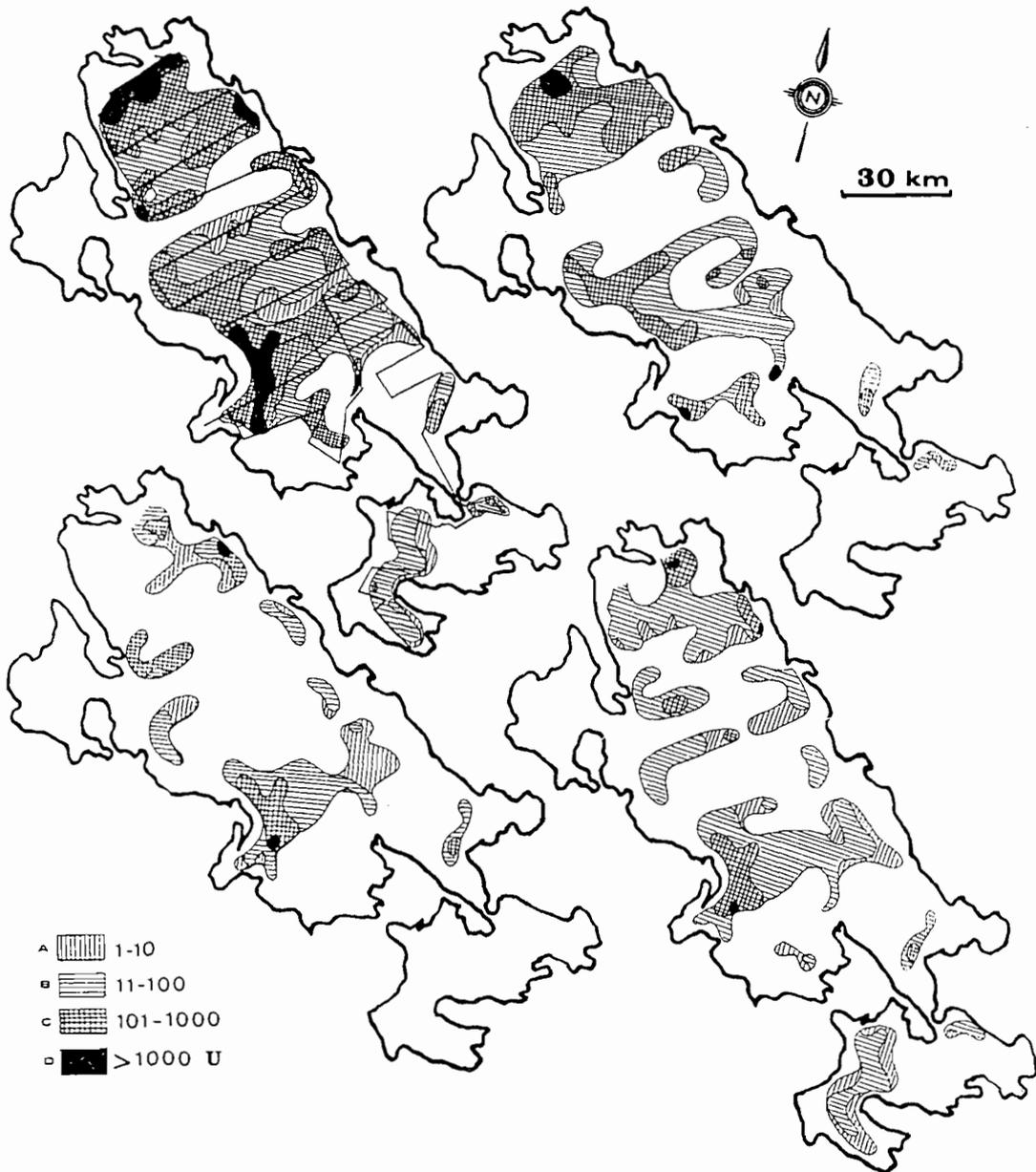


Fig. 2. - Mapas de distribución geográfica de la biomasa íctica y de las principales especies que participan a la pesquería en el lago Titicaca (estimaciones por eco-integración, en base a cuatro categorías de densidad).

- A. Distribución de la biomasa íctica total y trayecto del sondeo (líneas rectilíneas) efectuado en 1985.
- B. Distribución geográfica de *Orestias ispi*.
- C. Distribución geográfica de la trucha arco-iris.
- D. Distribución geográfica del pejerrey.

(U = unidad de lectura del integrador; 1-10 = muy disperso, 11-100 = disperso, 101-1000 = denso, > 1000 = muy denso).

Si comparamos estos datos con el valor de las capturas artesanales procedente de la zona litoral en 1980 ( $10,7 \times 10^3$  t), a la cual ajuntamos las capturas en zona pelágica ( $0,06 \times 10^3$  t, esencialmente *O. ispi* y peces que viven en ambas zonas), llegamos a  $10,8 \times 10^3$  toneladas de rendimiento observado para todo el lago Titicaca, lo que representa aproximadamente el 20 % de su capacidad teórica (cuadro 6).

FUENTES	METODOS	DATOS POR ZONAS (t año-1)	
		Pelágica	Litoral
RICHERSON <i>et al.</i> (1977)	Prod. primaria	$180-720 \times 10^3$	$35-138 \times 10^3$
CHAPMAN (1968)	Prod. biomasa	$110-300 \times 10^3$	
JOHANNESSON <i>et al.</i> (1981)	Met. acústico	$80-87 \times 10^3$	
LARKIN (1970)	Pesca artesanal	$0.02 \times 10^3$	$10 \times 10^3$
IMARPE (1980)	Pesca artesanal	$1.86 \times 10^3$	$4.45 \times 10^3$

Cuadro 6. - Cuadro de comparaciones de productividad teórica de peces.

Los datos que acabamos de presentar son muy fragmentarios, tanto en el tiempo como en el espacio para que permitan conocer exactamente la biomasa instantánea de las principales especies que viven en el lago Titicaca, y particularmente para determinar su evolución de un año al otro. Sería conveniente crear un programa permanente de estadísticas de pesca abarcando la parte peruana y la parte boliviana del lago para seguir y orientar la explotación de una fuente tan importante en proteínas para el Altiplano.

### ***El potencial piscicultural***

La piscicultura, que tiene por objeto el cultivo racional de los peces comprendiendo el control del crecimiento y su producción, es una actividad bien desarrollada en la parte peruana del lago. Paralelamente a la pesca artesanal, la piscicultura intensiva de truchas arco-iris (*Salmo gairdneri*) en jaulas flotantes representa un complemento a las actividades agropecuarias y permite buenos ingresos para las empresas que se dedican a este fin.

#### ***Reseña histórica de la piscicultura de trucha en la parte peruana del lago***

En el lago Titicaca antes del año 1939 existían sólo especies nativas aparentemente de escaso valor pesquero; en 1935, técnicos norteamericanos empiezan con las primeras investigaciones y proponen la construcción de una estación mixta peruana-boliviana para la piscicultura; el proyecto deriva como consecuencia en la formulación de un plan internacional celebrado por los representantes de Perú y Bolivia. Los Estados Unidos de Norteamérica envían al Perú un lote de 200 000 ovas embrionadas de trucha, cuyos resultados no fueron del todo positivos. En 1939-1940 se establece la estación de piscicultura de Chucuito, iniciándose con el cultivo de las siguientes especies : trucha arco iris (*Salmo gairdneri*), trucha morena (*Salmo trutta fario*) y la trucha de arroyo (*Salvelinus fontinalis*).

Hasta 1952, la Dirección General de Pesquería y Caza tenía sembrado en el Departamento de Puno el 69 % de alevinos de trucha sembrados en toda la sierra (unos 9 millones de alevinos) dando lugar a su reproducción en estos cuerpos de agua.

Los resultados de los primeros años tuvieron éxito, obteniéndose truchas con tamaños considerables, convirtiéndose aparentemente el lago Titicaca en un importante cuerpo de agua con excepcionales condiciones piscícolas para la reproducción de esta especie introducida; pero también la ocupación de este pez voraz en cierta medida perjudicó las especies nativas.

La siembra de alevinos de trucha en los diferentes cuerpos de agua del departamento se orientó a cumplir un fin social, ya que la población rural y urbana pudo incluir en su dieta diaria esta especie, y también como fuente de ingreso económico para los pescadores que habitan en la zona del área circumlacustre.

En la década de 1960 comienza la explotación indiscriminada a nivel industrial para la elaboración de conservas con la instalación de 5 fábricas en el departamento de Puno que fueron : Cía. Pesquera de Puno (1961), Compañía Enlatadora de trucha (1962), la Empresa Pesquera del Titicaca (1963), Cía. Cordero Liebman (1964) y la Enlatadora de Huatajata (Bolivia). Estas fábricas diezmaron el recurso trucha por no existir en ese tiempo, control sobre su extracción, ni fomento para su repoblamiento.

En 1965, la producción de trucha proveniente del lago Titicaca alcanzó 408,5 t, esta cifra superó a la producción de 107 piscigranjas existentes a esta época en el país, que en 1976 alcanzaron un total de producción de 206 t. En 1970 se inicia la piscicultura intensiva de *S. gairdneri* en estanques, alcanzando su mayor desarrollo en 1975, con 12 piscigranjas instaladas en diferentes puntos del departamento.

La depredación de la trucha en años pasados motivó en 1972 la creación de 2 instituciones dedicadas una al aspecto científico, la otra al aspecto comercial de la explotación de truchas. Así se crea en Puno el Laboratorio Regional del Instituto del Mar del Perú (IMARPE), con el fin de realizar investigaciones en el lago Titicaca y su cuenca y se establece el Ministerio de Pesquería, creándose con fines de regulación de los productos hidrobiológicos. En 1977 se iniciaron los estudios preliminares para la crianza intensiva de *S. gairdneri* en jaulas flotantes realizándose los primeros experimentos en la bahía de Huaquina (Depto. de Juli) cuyos resultados fueron óptimos reduciendo la inversión en comparación a la instalación de redes trampa fijas.

En 1978 se ejecuta el proyecto "Crianza experimental de truchas sistema de jaulas" a cargo de la DIREPE-PUNO; incentivando la instalación de tres empresas : una privada denominada ALTIPELCA S.A.; otra asociada, la SAIS CERRO GRANDE y una del Convenio Binacional PESCA-PERU CORDEPAZ-SELA.

### ***La producción en el Departamento de Puno***

En 1979, la piscicultura de Chucuito sola produce cerca de  $2,7 \times 10^6$  ovas embrionadas, con un rendimiento de 47,4 % de alevinos (DIREPE-PUNO). El objetivo inicial fue producir alevinos para campañas de siembra en los cuerpos de agua del altiplano, convirtiéndose luego como proveedores de ovas embrionadas y alevinos para la piscicultura intensiva y así compensar el déficit en las poblaciones de *Salmo gairdneri* en el lago.

En 1980, con el sistema de jaulas, la producción fue de 10 t a partir de 80 000 alevinos sembrados primeramente en 11 jaulas de 5 x 3 x 1.5 m y posteriormente en 3 jaulas para juveniles de 6 x 5 x 4 m y 4 jaulas para adultos siendo 2 de ellas de 37,5 x 10 x 5 m y 2 jaulas de 20 x 10 x 3 m.

En 1985, se inicia el Proyecto Especial Titicaca de la CORPUNO que se encarga de la promoción en las comunidades pesqueras del anillo circumlacustre del sector peruano de la crianza de truchas en jaulas flotantes. Hasta 1987 operaban en el lago Titicaca (parte peruana) 29 cooperativas y empresas pesqueras promovidas tanto por el Proyecto Especial Lago Titicaca como por particulares.

A diciembre de 1990 se incrementa este número en el 46 %, extendiéndose a otros cuerpos de agua de la cuenca del lago como las lagunas de Saracocha, Arapa, Umayo y Lagunillas donde se establecieron 17 % del número total de cooperativas y empresas existentes (63).

Datos estadísticos de la campaña de producción en ambientes controlados se encuentran en el cuadro 7. Para 1989 registraron más de 140 000 kg de truchas, con un promedio de cerca de 3 000 kg por unidad operativa a 45 cooperativas existentes.

AÑOS	Kg
1984	35 429
1985	12 894
1986	34 959
1987	33 195
1988	117 641
1989	140 749

Cuadro 7. - Producción piscícola de truchas en jaulas flotantes en el departamento de Puno.

La trucha arco-iris necesita 9 meses de crianza para alcanzar su talla y peso comercial y el ingreso supera en forma poco significativa los gastos de producción. Por lo general su distribución se hace en el mercado regional a precios de promoción, un 20 % de la producción se comercializa en los mercados extraregionales (Lima, Arequipa) o se exporta a Bolivia, lo que logra superar su punto de equilibrio.

### *Ensayos de piscicultura con otras especies*

En 1990, el IMARPE-PUNO realizó el proyecto de estudio preliminar de reproducción artificial del mauri (*Trichomycterus* sp.) y carachi amarillo (*Orestias luteus*) en laboratorio, esto debido a los riesgos de extinción de estas especies y con el fin de repoblar el lago con ellas.

Para la reproducción artificial del mauri, se utilizó el método seco para el frezamiento, incubándose por diez días los huevos fecundados, al término del cual eclosionaron. Las larvas poseen poca movilidad, son transparentes, sin pigmentación en la piel. A los veintisiete días ya poseen pigmentación definida y a los treinta y dos días, aproximadamente, su saco vitelino ha sido reabsorbido. En este momento inicia su alimentación, siendo ésta a base de alimento vivo (zooplancton).

Se hicieron también algunos ensayos de reproducción en carachi amarillo (*Orestias luteus*), obteniéndose huevos fecundados, los que fueron incubados por veintidós días a 15,5°C, teniendo un 80 % de supervivencia.

La piscicultura en el lago Titicaca es pues una actividad importante, su comercialización produciendo buenos beneficios. Además el método de crianza en jaulas flotantes está bien adaptado a las condiciones lacustres y no necesita una inversión muy importante. La fabricación local de alimentos puede por otra parte disminuir el precio de coste de crianza del pez.

Parece que las actividades de piscicultura en la parte boliviana del lago sean menos importantes que en la parte peruana. En general se trata de iniciativas privadas, una o dos jaulas flotantes permiten a un pescador tener su reserva de peces que puede preparar a pedido de los pequeños restaurantes ribereños (Chúa, Huatajata...).

Una explotación más importante y autónoma, también privada, existe a la salida del estrecho de Tiquina, en la orilla sudoeste del Lago Mayor.

Finalmente cabe señalar el importante centro de piscicultura de Tiquina instalado en el Lago Menor, a la salida del estrecho, por la cooperación internacional japonesa (JICA). Iniciada en 1977, la cooperación japonesa en materia de piscicultura trabajó durante una decena de años en la zona del Altiplano y de la Cordillera, culminando en la creación de una gran unidad de producción de alevinos en estanques, y de adultos de *Salmo gairdneri* en jaulas flotantes en la localidad de Tiquina. Este centro instruye los pescadores y campesinos interesados por la piscicultura de truchas, así como propone en venta alevinos para la siembra de las pisciculturas comunales y de los lagos de altura.

## Referencias

- ALFARO (R.), BUSTAMANTE (E.), TORRES (J.), TREVIÑO (H.), WURTSBAUGH (W.A.), 1982. – La pesca en el lago Titicaca, presente y futuro. Inf. final Proyecto FAO.PER-76.022. Roma, 59 p., multigr.
- ANON., 1985. – Resultados de la evaluación de los recursos pesqueros del lago Titicaca. Anexo n° 3. Inf. preliminar. Convenio IMARPE-UMSA. Callao, 53 p., multigr.
- ANON., 1986. – Proyecto Evaluación de los recursos pesqueros del lago Titicaca. Informe final IMARPE-UMSA. Callao, 132 p., multigr.
- AVILA (L.), CHARAJA (M.), PAZ (P.), LEVIEIL (D.), 1989. – The socio-economic importance of fisheries in Puno Bay. In: Pollution in Lake Titicaca, Peru. Northcote, Morales, Levy, Greaven eds., Westwater Research Centre, Univ. Brit. Columbia, Vancouver : 129-153.
- BUSTAMANTE (E.), TREVIÑO (H.), 1976. – Descripción de las pesquerías en el lago Titicaca. Inst. Mar Perú, Puno, 74 p., multigr.
- CHAPMAN (D.W.), 1978. – Production in fish populations. Ecology of Freshwater Fish production.
- FRANC (J.), LAUZANNE (L.), ZUNA (F.), 1985. – Algunos datos sobre las pesquerías de la parte oriental del lago Titicaca Menor. *Rev. Inst. Ecol.*, La Paz, 7 : 1-21.
- JOHANNESSON (K.), VILCHEZ (R.), BERTONE (D.), 1981. – Acoustic estimation of ichthyomass and its distribution in Lake Titicaca. FAO report : FAO.GCP.RLA.025 (NOR) : 65 p., multigr.
- LARKIN (P.A.), 1970. – Fisheries managements, an essay for ecologists. *Ann. Rev. of Ecol. and System.*, 9 : 57-73.
- RICHERSON (P.J.), WIDMER (C.), KITTEL (T.), 1977. – The limnology of Lake Titicaca (Peru-Bolivia), a large, high altitude tropical lake. *Inst. Ecol. Publ. n° 14*, Univ. of California, Davis : 78 p.
- RYTHER (J.H.), 1969. – Photosynthesis and fish production from the sea. *Science*.
- VAUX (P.), WURTSBAUGH (W.A.), TREVIÑO (H.), MARIÑO (L.), BUSTAMANTE (E.), TORRES (J.), RICHERSON (P.J.), ALFARO (R.), 1988. – Ecology of the pelagic fishes of Lake Titicaca, Peru-Bolivia. *Biotropica*, 20 (3) : 220-229.
- VERA RIVES PLATA (J.), 1984. – Informes nacionales sobre el desarrollo de la acuicultura en América Latina. 13 : Breve historia de la acuicultura y su organización en el Perú. FAO report. Inf. pesca 294 (supl.), multigr.



## *VII.4 CONTAMINACION*



## VII.4 Eutrofización y problemas de polución

THOMAS G. NORTHCOTE

Los lagos situados en latitud baja (tropicales o subtropicales), pero a altura elevada (generalmente a más de 1000 metros), presentan características particulares susceptibles de volverlos más vulnerables a la eutrofización y a los problemas de polución. No solamente reciben una fuerte radiación solar que reduce sus variaciones estacionales, sino que aquéllos situados a alturas medias (normalmente a menos de 4000 metros) y que tienen una superficie y una profundidad regular, son susceptibles de presentar temperaturas anuales medias elevadas, lo que se traduce por un período de actividad biológica más larga. Estos dos aspectos pueden conducir a una producción primaria más fuerte y a la presencia de una biomasa algal más importante. Además, a alturas cercanas a las del lago Titicaca (a más de 3800 m), la solubilidad de gases en el agua se reduce considerablemente; un agua totalmente oxigenada y a 10°C sólo contiene 65 % de la concentración que hubiera tenido a nivel del mar. Este carácter puede intensificar los problemas limnológicos asociados a condiciones anóxicas, así como problemas fisiológicos de stress de oxígeno para algunos organismos, particularmente en los peces, importantes como fuente de alimentación u objeto de pesca deportiva. Por todas estas razones, sería interesante examinar los problemas de eutrofización y de polución que pueden existir en un lago tan grande como el Titicaca, situado a 16° de latitud sur y a una altura de 3810 metros.

Pero estos problemas toman una significación todavía más grande cuando se recuerda que el lago Titicaca ha sido un medio importante para grandes poblamientos humanos durante miles de años, contando con la explotación de sus variados recursos acuáticos de los cuales algunos, por lo menos localmente, son afectados por problemas que van a ser considerados en este capítulo. Además, y debido a su aislamiento y a un largo período de existencia que abarca aproximadamente 1 millón de años, el lago ha desarrollado un medio rico y único, poblado de numerosas especies endémicas que han atraído la atención de los científicos desde los años 1870.

De manera comprensible, la mayoría de los estudios sobre el lago Titicaca se han concentrado en su gran y profunda cuenca norte, tomando en cuenta diferentes aspectos de su limnología, así como de los peces (ver por ejemplo GILSON, 1939, 1964; RICHEISON *et al.*, 1977; NORTHCOTE, 1979). Aquí las aguas son notables por su gran claridad y la poca evidencia de polución. Se prestó cierta atención a la extinción de algunas especies endémicas de peces (VILLWOCK, 1972) y al fracaso de una importante pesquería de truchas arco iris (EVERETT, 1973), pero aparentemente esto no fue directamente ligado a problemas de eutrofización o de polución, tanto en el lago mismo como en su cuenca. Mi informe a la FAO en 1979 pone en evidencia el problema potencial de eutrofización en una parte del lago (bahía de Puno) y algunos otros problemas de polución que suceden intensivamente en sus tributarios (NORTHCOTE, 1979). Poco tiempo después el Dr. C. LUNA, profesor en Puno (Universidad Nacional del Altiplano), notaba que había varias formas serias de polución en la bahía de Puno, refiriéndose probablemente y particularmente a la situación actual en el interior de la bahía de Puno (LUNA, 1981). El primer estudio sistemático de la polución del lago Titicaca comenzó a principios de 1981 con el inicio de un programa común de formación e investigación entre la Universidad de Colombia Británica, Canadá (UBC) y la Universidad de Puno (UNA), beneficiando del apoyo financiero de la Agencia

Internacional Canadiana para el desarrollo (CIDA). Algunos resultados preliminares ya han sido presentados (MORALES *et al.*, 1984); su eficacia ha sido revisada (DORCEY y NORTHCOTE, 1988), y la mayoría de los aspectos de su primera fase han sido reunidos en un libro referido a este proyecto (NORTHCOTE *et al.*, 1989). Este último enfoca esencialmente la zona más gravemente polucionada en todo el lago, el interior de la bahía de Puno, aunque también se realizan comparaciones con la parte exterior de la bahía y con el resto del lago.

El presente capítulo resume los principales resultados obtenidos durante la fase 1 del estudio de la polución del lago Titicaca emprendido por las instituciones UBC/UNA/CIDA (datos obtenidos principalmente entre 1981 y 1984). Además, se presentan otros aspectos relativos a la evidencia de una polución en la cuenca principal del lago Titicaca y son comparados a la situación de la bahía de Puno, estudiada más detenidamente. Asimismo, se hará referencia a las condiciones existentes en la cuenca hidrológica del lago donde las condiciones humanas han causado degradaciones importantes del medio ambiente en ríos y corrientes de agua, con repercusiones probables en el lago mismo.

## Factores físico-químicos

### Localización y morfometría

Como ya lo hemos mencionado, la situación tropical del lago Titicaca confiere a este hidrosistema caracteres particulares en lo que se refiere a los problemas de polución. Asimismo, hay que notar que los niveles de radiaciones ultravioletas son elevados, así como las tasas de evaporación, factores que tendrán efectos importantes en la cantidad de efluentes líquidos que entran periódicamente en el lago, así como en el desarrollo de agentes patógenos. Así hay que esperar fuertes diferencias en la cantidad y en la toxicidad de los efluentes que llegan al lago, entre la época seca y la época de lluvias.

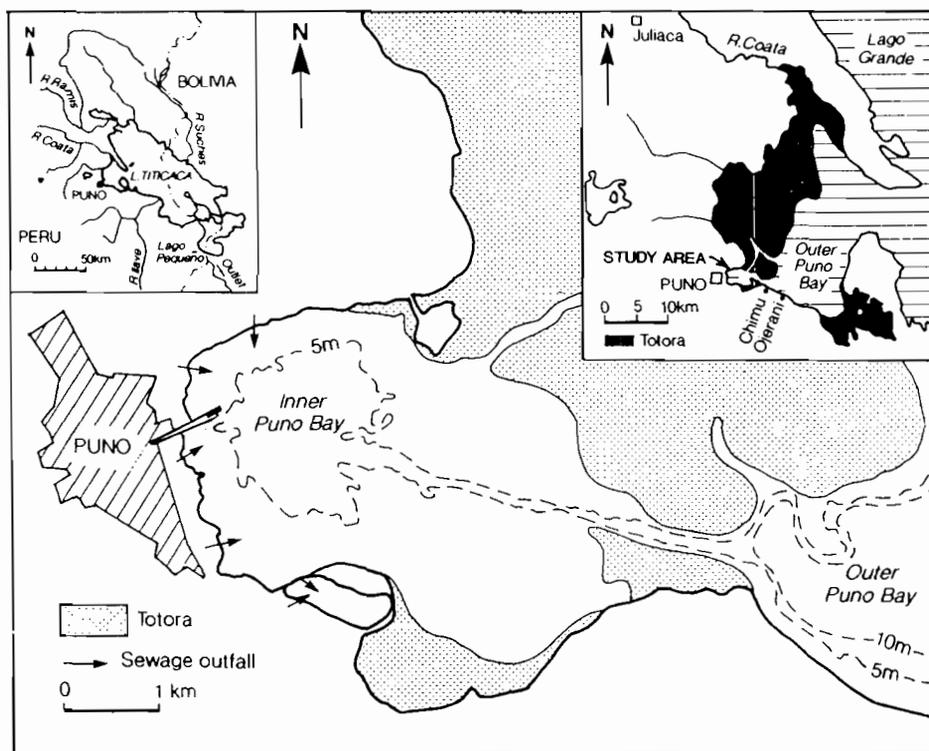


Fig. 1. Mapa de la bahía interior de Puno con el isobata 5 m, la localización de los principales campos de totora y los puntos de desagüe de las aguas de la ciudad de Puno. El pequeño mapa a la derecha presenta los principales tributarios de la bahía de Puno, localiza las dos principales aglomeraciones (Puno y Juliaca), las pequeñas comunidades del borde y los principales campos de totora; el pequeño mapa a la izquierda muestra la cuenca de drenaje del lago Titicaca.

La morfometría de la cuenca hidrológica del lago y la de la cuenca lacustre misma influyen en la distribución regional de los impactos de polución. La mayor parte de la cuenca de drenaje del lago Titicaca (casi 75 %) alimenta su mitad norte por medio de cuatro principales cursos de agua como ser los ríos Ilave, Coata, Ramis y Suchez (fig. 1). La mitad sur del lago, que incluye el Huiñaimarca, recibe solamente pequeños tributarios. En consecuencia, los impactos en procedencia de la mayor parte de la cuenca de drenaje que se utiliza intensivamente con fines agrícolas o de explotación minera y que soporta las dos aglomeraciones más grandes (Juliaca y Puno, sobrepasando cada una los 100.000 habitantes), tienen la particularidad de repercutirse en la mayor parte del lago antes de evacuarse por su emisario situado en el extremo sur del Huiñaimarca (fig. 1).

Otra característica de la cuenca de drenaje del lago es su forma plana, conteniendo enormes cantidades de sedimentos finos lacustres procedentes del extenso lago post-glacial que ocupaba anteriormente la mayoría del Altiplano adyacente, a un nivel de unos 100 metros por arriba del nivel actual del lago Titicaca. Estas terrazas lacustres planas y antiguas son una fuente importante de sedimentos finos, que pueden ser transportados al lago por lixiviación en época de lluvias.

La explotación de yacimientos auríferos situados en las cuencas altas del hidrosistema Ramis/Huancané debe causar indudablemente problemas graves de partículas finas en los tramos medios de los ríos utilizados por las truchas para el desove y el desarrollo de los alevinos. Los depósitos sedimentarios procedentes del desagüe de las zonas cultivadas en el borde de los ríos y la degradación de las orillas poco o no protegidas por la vegetación ribereña, también deben acentuar este problema.

La morfología misma de la bahía de Puno la vuelve particularmente sensible a serios problemas de polución. Al contrario del grande y profundo lago abierto (285 metros), la bahía de Puno está separada en su mayor parte del gran eje lacustre (fig. 1) y es relativamente poco profunda (profundidad máxima alrededor de 30 m). El hecho de que los efluentes de las dos únicas grandes ciudades de la cuenca de drenaje del lago Titicaca, Juliaca y Puno, drenen directamente en esta bahía vuelve la situación aún más crítica, sobre todo la última ciudad que desagua sus efluentes en la parte interior de la bahía de Puno, aún más estrecha (fig. 1). No es sorprendente entonces si esta parte interior de la bahía de Puno presenta los problemas de eutrofización y de polución más importantes de todo el lago Titicaca.

### ***Temperatura del agua y transparencia***

Las aguas poco profundas de la bahía interior de Puno alcanzan durante el verano húmedo temperaturas próximas de 20°C en el nivel de la orilla oeste (MORALES *et al.*, 1989 a), valores considerablemente más altos que los encontrados en las aguas libres de la parte exterior de la bahía o en el lago mismo. En consecuencia las tasas de producción y descomposición serán incrementadas en la parte interior de la bahía de Puno, como efecto del calor, durante la época húmeda, pero no durante la época seca cuando las temperaturas de la superficie son normalmente próximas de 11°C en todos los lugares, con excepción de la línea de orilla.

La transparencia del agua de la bahía interior de Puno, algunas veces inferior a medio metro, es mucho más baja que la de la bahía exterior (4 a 7 m) o del lago Mayor (5-10 m). Esto es la consecuencia del desarrollo de poblamientos algales densos y de la presencia temporal de fuertes cargas sólidas sedimentarias en esta zona. La transparencia del agua en la bahía interior de Puno es normalmente más baja durante la época húmeda (febrero a abril) y más fuerte durante la época seca (fig. 2), parcialmente como consecuencia de cambios estacionales en los aportes de

sedimentos en suspensión. Fluctuaciones semejantes existen probablemente fuera de las desembocaduras de los principales afluentes.

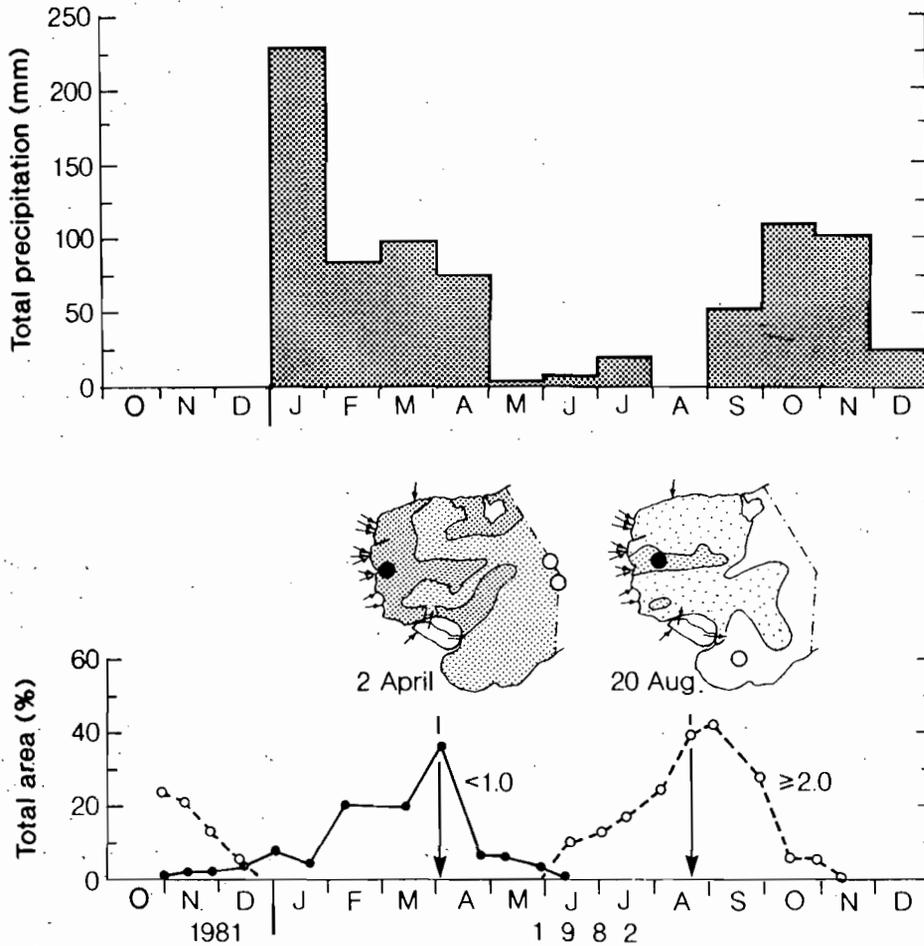


Fig. 2. Arriba: precipitaciones mensuales en Puno entre octubre de 1981 y diciembre de 1982. Abajo: variaciones estacionales de dos categorías de transparencias, en la bahía interior de Puno; los mapas presentan la distribución de 5 zonas de transparencia, el 2 de abril y el 20 de agosto de 1982 (tramo más oscuro, menos de un metro; dos tramos de densidad intermedia = de 1 m a menos de 1.5 m y de 1.5 m a menos de 2 m; blanco = más de 2 m; localización de transparencias máximas O y mínimas ●; ver MORALES *et al.*, 1989 a, figs. 3.5 y 3.6 para más detalles).

### *Aportes y requerimientos en oxígeno disuelto*

Periódicamente, fuertes sobresaturaciones y variaciones nictemerales marcadas de cantidades de oxígeno disuelto ocurren cerca de la orilla de la bahía interior de Puno (MIRANDA *et al.*, 1989), lo que indica una fuerte actividad fotosintética en comparación con las leves sobresaturaciones que pueden ocurrir ocasionalmente en la bahía exterior y en el lago Mayor (RICHERSON *et al.*, 1975, 1977, 1986). Fuertes índices de requerimiento en oxígeno se registran cerca de la orilla oeste de la bahía interior (MIRANDA *et al.*, 1989) e indican las grandes cantidades de materia orgánica que entran con los efluentes urbanos, así como la descomposición de la vegetación litoral, particularmente las formas flotantes como los *Lemna* spp.. Ocasionalmente, las concentraciones en oxígeno disuelto de la bahía interior se vuelven muy bajas (menos de 3 mg por litro en la superficie; cero en profundidades inferiores a 1 metro) y estas condiciones a menudo coinciden con mortalidades de peces (*Orestias* spp.).

### ***Sales nutritivas disueltas***

Las concentraciones en nitratos y nitritos de la bahía interior de Puno (1982-1983) eran generalmente bien superiores a las de la bahía exterior o del lago principal y en muchas ocasiones sobrepasaron  $21 \mu\text{g}$  átomo por litro, nivel que conduce a una fuerte eutrofización (JANUS y VOLLENWEIDER, 1981). De la misma manera, los contenidos en fósforo soluble reactivo de las estaciones de la bahía interior eran siempre superiores a  $0.3 \mu\text{g}$  átomo por litro, fuerte factor de eutrofización. Este nivel era alcanzado raramente en las estaciones de la bahía exterior o del lago principal. Una estimación bruta de los aportes en fósforo en la bahía interior de Puno ( $3.1 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ) sitúa estos contenidos bien encima de aquéllos que causan la eutrofización ( $0.1 \text{ g m}^{-2} \text{ año}^{-1}$ ).

### ***Desechos industriales***

Los efluentes de las actividades industriales y comerciales relacionados a las ciudades de Juliaca y Puno penetran sin lugar a dudas en el lago Titicaca, transportados por las corrientes de agua (Río Coata) o por desagües después de tormentas. La amplitud y el impacto exacto de estos aportes se desconoce con excepción tal vez de la ciudad de Puno para la cual son poco importantes comparados a los efluentes domésticos.

En la orilla noreste del lago Mayor, cerca de la desembocadura del río Suhez (fig. 1), los efluentes y el desagüe procedentes de la mina Matilde (mina de estaño) han penetrado en el lago durante años y han causado una desaparición local de la fauna béntica en toda la zona de desagüe (DEJOUX, com. pers., ver también cap. VI 4 j). Varias otras zonas mineras existen en el borde del lago y sus desechos pueden ser arrastrados hacia el medio lacustre. Análisis de residuos metálicos efectuados en 4 especies de peces recolectados en tal zona, en la bahía de Puno cerca de Ojerani, han mostrado la presencia de contenidos medianamente elevados en arsénico y mercurio (TREVINO *et al.*, 1989).

## ***Efectos biológicos y consecuencias***

### ***Bacterias patógenas***

La concentración de bacterias coliformes (coliformes totales y fecales) es comúnmente utilizada como indicador del potencial bacteriano patógeno del agua y niveles de aceptabilidad han sido establecidos para usos diferentes de esta agua. El número medio de coliformes por 100 ml ha sido determinado periódicamente en una serie de transectas repartidas en la mayor parte de la bahía interior de Puno, así como en tres estaciones próximas a la orilla, en la bahía exterior (RIVERA *et al.*, 1989). Algunas bacterias coliformes nunca han sido encontradas en esta última región, mientras que en la bahía interior fuertes densidades (algunas del orden de 100.000 por 100 ml) existían, los índices más elevados encontrándose cerca de la orilla. Las densidades de coliformes en ciertos puntos eran bien superiores al límite de seguridad, aun por simple contacto (trabajo o recreación) y en la mayoría de los lugares excedían notablemente los índices peligrosos para la utilización directa del agua potable. El número de coliformes disminuía considerablemente en la estación más al exterior (2 km de orilla), en todo el año.

### ***Invertebrados parásitos***

Los niños en edad escolar viviendo cerca del lago Titicaca presentan un fuerte índice de infestación de parásitos intestinales, siendo estos índices del orden de 50 a 70 % en muchos lugares. Aproximadamente un tercio de las 159 familias viviendo en Puno cerca de la orilla del

lago presentan pruebas positivas en cuanto a su infestación por estos parásitos. Un programa de investigación de huevos de helmintas parásitos, que se efectuó en las mismas estaciones donde eran evaluados los índices de bacterias patógenas, mostró su ausencia en la bahía exterior. Por el contrario, números elevados, alcanzando en promedio más de 7.5 huevos por litro de agua, fueron encontrados cerca de la orilla en la bahía interior de Puno, pero presentaban una fuerte disminución 1 kilómetro más al exterior (SANCHEZ *et al.*, 1989).

### *Algas fijas y planctónicas*

Las más fuertes biomásas e índices de crecimiento del perifiton fueron encontrados al nivel de las estaciones litorales próximas de la ciudad de Puno, por comparación con aquellas existentes en la bahía exterior (CORNEJO y ARAMAYO, 1989). Asimismo la abundancia del fitoplancton de la bahía interior de Puno era por lo menos cuatro veces superior a la encontrada en la bahía exterior (CORNEJO *et al.*, 1989) y aunque las Clorofitas representaban de 50 a 60 % de la abundancia total en las dos zonas, las algas azules eran el segundo grupo dominante en la bahía interior y las Diatomeas eran más abundantes en la bahía exterior.

### *Macrofitas*

La comunidad de las macrofitas de la bahía interior de Puno ha cambiado por causa de la fuerte eutrofización (CORNEJO y ARAMAYO, 1989), particularmente si se la compara a aquélla existente en la bahía exterior. *Lemna* spp. forman herbarios flotantes muy densos en numerosos puntos de la orilla, en la bahía interior, pero están ausentes en la bahía exterior o en el lago principal. El porcentaje de cobertura de *Chara* spp. en la bahía interior es solamente la quinta parte de su porcentaje en el exterior de la bahía. *Potamogeton strictus* es la macrofitas dominante en la bahía interior, con una cobertura de más del 95 % en esta zona, contra solamente 47 % en el exterior. La superficie cubierta por las totoras (*Schoenoplectus tatora*) en la bahía interior alcanzaba 70 % a mediados de los años 1930 pero estaba reducida a solamente unos 15 % a principios de los años 1980, presentando entonces solamente matas dispersas (COLLOT, 1980).

### *Zooplancton*

La eutrofización de la bahía interior de Puno está claramente indicada por su comunidad zooplanctónica (MUNIZ *et al.*, 1989). Densidades medias significativamente superiores se encuentran aquí (de 30.000 a cerca de un millón de organismos por m<sup>3</sup> de enero a junio de 1982), en comparación con la situación en la bahía exterior (4000 a menos de 20.000 por m<sup>3</sup> durante el mismo período), y también en el lago principal. Los Copépodos Calanoides (*Boeckella* spp.) son siempre el elemento dominante del zooplancton en el lago Mayor y en la bahía exterior, lo que es raramente el caso en la bahía interior donde los Copépodos Ciclópidos y los Rotíferos dominan. La relación Calanoides/Ciclópodos + Cladóceros, utilizada como indicador del estado trófico de los lagos (valores generalmente bien encima de 2 en las aguas oligotrofas, pero que pueden bajar a 0.2 en los sistemas muy eutrofizados; ver GANNON y STEMBERGER, 1978), se escalonaba entre 0.02 y 0.04 en la bahía interior. En el lago Mayor, un valor de 10.1 ha sido calculado a partir de los datos de RICHERSON *et al.* (1977).

### *Zoobentos*

La fauna béntica del lago Titicaca ha reaccionado igualmente a la fuerte eutrofización local de la bahía interior de Puno y a los efectos de los efluentes mineros del lago principal. En el primer caso, varias evidencias demuestran que la eutrofización de la bahía interior de Puno se encuentra ya bastante avanzada y llega ya a un fuerte nivel de stress ambiental (MORALES *et al.*, 1989 b).

Primeramente, la abundancia de invertebrados bénticos, que han aumentado indudablemente durante las primeras etapas de la eutrofización, es ahora mucho menor en la bahía interior que en las zonas litorales (2 a 6 m) de la bahía exterior. Hay épocas en que no se encuentra ningún organismo béntico a 6 metros de profundidad en la bahía interior, mientras que las densidades sobrepasan frecuentemente 6000 individuos por m<sup>2</sup> a esta profundidad, en la bahía exterior. En segundo lugar, la abundancia del bentos se ha reducido grandemente en las zonas próximas de las fuentes principales de eutrofización, a lo largo de las orillas de la bahía interior, y menos en las otras zonas. No había diferencias marcadas de las densidades a lo largo de las orillas de la bahía exterior. En tercer lugar, la riqueza taxonómica era 4 veces más reducida en la comunidad béntica de la bahía interior que en la exterior, y varios taxones, comunes actualmente en la bahía exterior (Esféridos, Gasterópodos), eran anteriormente también presentes en la bahía interior como lo atestigua la presencia de conchas vacías. Finalmente los tres grupos taxonómicos que pueden persistir a ciertas épocas del año, en las zonas más profundas de la bahía interior son los oligoquetas, las sanguijuelas y los quironómidos, grupos que contienen formas conocidas como muy tolerantes a la polución.

Volviendo al lago principal, parece haber allí solamente un área donde una fuerte polución se refleja claramente en la comunidad béntica. Se trata de una zona próxima de la desembocadura del río Suchez (fig. 1), que ha recibido numerosos efluentes como resultado del funcionamiento de la mina Matilde. Un estudio realizado por DEJOUX en febrero de 1987 sugiere que una zona que se extiende al interior del lago sobre cerca de un kilómetro y extensa de aproximadamente 500 metros presenta una fauna béntica fuertemente reducida en riqueza y abundancia.

### **Peces**

La comunidad de peces de la bahía interior de Puno ha reaccionado a la eutrofización de esta región. Tres especies de Ciprinodóntidos endémicos (*Orestias ispi*, *O. luteus* y *O. olivaceus*) presentan tomas por unidad de esfuerzo de pesca fuertemente reducidas en la bahía interior, con relación a la exterior, mientras que lo contrario ocurre con los pejerreyes introducidos (*Basilichthys bonariensis*) (TREVINO *et al.*, 1989). Los cambios ocurridos en el régimen alimentario y en los índices de crecimiento permiten sin embargo pensar que el pejerrey recibe todavía algunos efectos benéficos de la eutrofización de la bahía interior de Puno.

Mortalidades periódicas de peces han ocurrido en la bahía interior, particularmente cuando las condiciones de temperatura y oxígeno estaban fuertemente afectadas. Sin embargo hay que señalar que mortalidades de peces suceden de tiempo en tiempo, en otras partes del lago. WURTSBAUGH y ALFARO (1988) señalan tales hechos asociados a la acción de un protozooario parásito : *Ichthyophthirius multifiliis*.

### **Discusión**

Los problemas de eutrofización y de polución del lago Titicaca aparecen limitados esencialmente a dos zonas, una situada en el nivel de la bahía interior de Puno, y la otra cerca de la desembocadura del río Suchez. La segunda, aún si continúa fuertemente afectada, es susceptible de presentar una mejora progresiva debido al cierre desde hace varios años de la mina responsable del problema. Sin embargo, los efectos contaminantes de los desechos pueden continuar todavía numerosos años como resultado de la lixiviación de los productos tóxicos de los sedimentos de la zona afectada.

El problema de la bahía interior de Puno es mucho más grave ya que abarca una extensa región y porque se va intensificando debido al fuerte crecimiento de la población de Puno y de sus alrededores. Es poco dudoso que los problemas de eutrofización y de contaminación de las aguas que ocurren allí son causados principalmente por los aportes de las aguas residuales domésticas que se vierten en numerosos puntos de la orilla. Las perspectivas de grandes mejoras en un futuro próximo parecen muy reducidas. Esto se debe al crecimiento rápido de la población de Puno (doblando en aproximadamente 12 años), a las dificultades económicas a las cuales se encuentra confrontado el país en general y esta comunidad urbana en particular, a los problemas ligados a la existencia de un mal sistema de distribución de agua (tanto en cantidad como en calidad) y a la herencia de un sistema de evacuación de las aguas residuales totalmente inadecuado y vetusto. Sin embargo una aproximación positiva del problema se presenta con la realización de un estudio conducido conjuntamente por el personal de la UNA\* y el del Instituto de Aguas Alto Andinas, bajo la dirección de la profesora Elizabeth Cornejo, en colaboración con el SEDAPUNO (Servicio de Agua Potable y Alcantarillado de Puno) dirigido por la Ing. Rosana Beroletti, para evaluar la utilización de macrofitas acuáticas a nivel de lagunas litorales, como medio socio-económicamente factible y provisorio de tratamiento de las aguas residuales. Esta segunda fase del trabajo realizado en Puno está nuevamente financiada por el CIDA\*\* y da resultados muy prometedores, pero se necesitan todavía más tiempo y estudios antes de que una exacta evaluación del éxito de este proyecto pueda realizarse.

Actualmente, los efectos muy negativos de una fuerte eutrofización de las aguas están limitados esencialmente, en el lago Titicaca, a la bahía interior de Puno, parcialmente a causa de sus características morfométricas y de la presencia de herbarios acuáticos limitando la circulación de las aguas (ver fig. 2). No obstante, si estos herbarios continúan a retroceder, las aguas muy contaminadas van a llegar sin duda alguna a la única comunidad humana del lago viviendo en islas flotantes, los Urus, y finalmente extenderse aún más lejos hacia la bahía exterior de Puno.

Hay que ser prudente al concluir de este resumen que los problemas de polución del lago Titicaca están confinados solamente a dos zonas relativamente poco extensas. Estas son en realidad los únicos lugares de la zona litoral donde estudios minuciosos han sido efectuados y no sería sorprendente encontrar que otras áreas tales como aquéllas alrededor de las desembocaduras del río Coata y del río Ramis, así como las aguas poco profundas del lago Menor, estén también sujetas a esta polución. Además, pocos estudios, o ninguno, han sido realizados sobre la calidad del agua en los diferentes lugares de la cuenca lacustre donde los impactos de las actividades agrícolas o mineras son susceptibles de existir, localmente o más aguas abajo. El enorme volumen de agua clara y no contaminada del lago Mayor no debe considerarse como una indicación de que todo va bien en el sistema del lago Titicaca !

---

\* UNA: Universidad Nacional del Altiplano (= Universidad de Puno).

\*\* CIDA: Canadian International Development Agency (Notas de los Editores).

## Referencias

- COLLOT (D.), 1980. – Les macrophytes de quelques lacs andins (lac Titicaca, lac Poopo, lacs des vallées d'Hichu Kkota et d'Ovejhujo). ORSTOM: La Paz, 115 p., multigr.
- CORNEJO (E.), ARAMAYO (H.A.N.), 1989. – Effects of eutrophication on periphyton and macrophytes. *In* : Pollution in Lake Titicaca, Peru. Northcote, Morales, Levy, Greaven eds., Westwater Research Centre, Univ. Brit. Columbia, Vancouver : 73–79.
- CORNEJO (E.), COMIN (F.), AREVALO (J.Z.), TORRES (M.V.), GREAVEN (M.S.), 1989. – Effects of eutrophication on phytoplankton. *In* : Pollution in Lake Titicaca, Peru. Northcote, Morales, Levy, Greaven eds., Westwater Research Centre, Univ. Brit. Columbia, Vancouver : 57–72.
- DORCEY (A.H.J.), NORTHCOTE (T.G.), 1988. – Interagency cooperation in training for water resources management : Canadian experiences in the Peruvian Altiplano. *Can. Water Res. J.*, 13 : 43–51.
- EVERETT (G.), 1973. – The rainbow trout *Salmo gairdneri* (Rich.) fishery of Lake Titicaca. *J. Fish. Biol.*, 5 : 429–440.
- GANNON (J.E.), STEMBERGER (R.S.), 1978. – Zooplankton (especially crustaceans and rotifers) as indicators of water quality. *Trans. Amer. Micros. Soc.*, 97 : 16–35.
- GILSON (H.C.), 1939. – 1. Description of the expedition. *In* : The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937. *Trans. Linn. Soc. London*, ser. 3, 1 : 1–20.
- GILSON (H.C.), 1964. – Lake Titicaca. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 15 : 112–127.
- JANUS (L.L.), VOLLENWEIDER (R.A.), 1981. – The OECD cooperative programme on eutrophication. Canadian contribution. Summary Report Nat. Water Research Inst., Inland Waters Directorate, Canada Centre for Inland Waters, Burlington, Ont., Sci. Series n° 131 : parts I to IX with annexes, 325 p.
- LUNA (C.), 1981. – Calidad del agua de la bahía de Puno. UNTA, Puno, 17 p., multigr.
- MIRANDA (N.), HALL (K.J.), NORTHCOTE (T.G.), HINOJOSA (A.A.), SARMIENTO (A.), MOLLOCONDO (M.H.), 1989. – Effects of eutrophications on chemical conditions. *In* : Pollution in Lake Titicaca, Peru. Northcote, Morales, Levy, Greaven eds., Westwater Research Centre, Univ. Brit. Columbia, Vancouver : 33–56.
- MORALES (P.), NORTHCOTE (T.G.), LEVY (D.A.), 1984. – A centre for limnological training and research on Lake Titicaca and the aquatic ecosystems of the Peruvian Altiplano. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22 : 1335–1339.
- MORALES (P.), NORTHCOTE (T.G.), ZEA (W.), VASQUEZ (M.E.), 1989. – Effects of eutrophication on physical conditions. *In* : Pollution in Lake Titicaca, Peru. Northcote, Morales, Levy, Greaven eds., Westwater Research Centre, Univ. Brit. Columbia, Vancouver : 19–31.
- MORALES (P.), CORNEJO (E.), LEVY (D.A.), CHALLCO (D.), MEDINA (A.C.), NORTHCOTE (T.G.), 1989. – Effects of eutrophication on zoobenthos. *In* : Pollution in Lake Titicaca, Peru. Northcote, Morales, Levy, Greaven eds., Westwater Research Centre, Univ. Brit. Columbia, Vancouver : 101–113.
- MUÑOZ (B.V.), CHAPMAN (M.A.), CHINO (B.), AZURIN (E.), NORTHCOTE (T.G.), 1989. – Effects of eutrophication on zooplankton. *In* : Pollution in Lake Titicaca, Peru. Northcote, Morales, Levy, Greaven eds., Westwater Research Centre, Univ. Brit. Columbia, Vancouver, 81–100.
- NORTHCOTE (T.G.), 1979. – Investigation and recommendations on the hydrobiological resources of the Lake Titicaca system, Peru. Report FAO.OPER.76.022, 156 p.
- NORTHCOTE (T.G.), MORALES (P.), LEVY (D.A.), GREAVEN (M.A.), 1989. – Pollution in Lake Titicaca, Peru : training, research and management. Westwater Research Centre, Univ. Brit. Columbia, Vancouver, 262 p.
- NORTHCOTE (T.G.), MORALES (P.), LEVY (D.A.), GREAVEN (M.S.), 1991. – Contaminación en el lago Titicaca, Perú : capacitación, investigaciones y manejo. Westwater Research Centre, Univ. Brit. Columbia, Vancouver. Inst. Aguas Alt. And., UNTA, Puno, 278 p.
- RICHERSON (P.J.), WIDMER (C.), KITTEL (T.), LANDA (A.), 1975. – A survey of the physical and chemical limnology of Lake Titicaca. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19 : 1498–1503.

- RICHERSON (P.J.), WIDMER (C.), KITTEL (T.), 1977. – The limnology of Lake Titicaca (Peru–Bolivia). Univ. California, Davis, Inst. Ecology, 14, 78 p., multigr.
- RICHERSON (P.J.), NEALE (P.J.), WURTSBAUGH (W.A.), ALFARO (R.), VINCENT (W.), 1986. – Patterns of temporal variation in Lake Titicaca. A high altitude tropical lake. 1. Background, physical and chemical processes, and primary production. *Hydrobiologia*, 138 : 205–220.
- RIVERA (C.), HALL (K.J.), ESCOBEDO (B.E.), ROMERO (M.T.), 1989. – Pathogenic bacteria in Puno Bay and Puno well water. In : Pollution in Lake Titicaca, Peru. Northcote, Morales, Levy, Greaven eds., Westwater Research Centre, Univ. Brit. Columbia, Vancouver : 177–190.
- SANCHEZ (C.), MORALES (P.), CHURA DELA (M.A.), LUQUE (D.M.), APAZA (C.), 1989. – Parasites in Puno Bay and in the population of Puno. In : Pollution in Lake Titicaca, Peru. Northcote, Morales, Levy, Greaven eds., Westwater Research Centre, Univ. Brit. Columbia, Vancouver : 191–205.
- TREVIÑO (H.), TORRES (J.), CHOQUEHUANCA (D.J.), LEVY (D.A.), NORTHCOTE (T.G.), 1989. – Effects of eutrophication on fish. In : Pollution in Lake Titicaca, Peru. Northcote, Morales, Levy, Greaven eds., Westwater Research Centre, Univ. Brit. Columbia, Vancouver : 115–128.
- VILLWOCK (W.), 1972. – Gefahren für die endemische Fishfauna durch Einbürgerungsversuche und Akklimatisation von Fremdfischen am Beispiel des Titicaca-Sees (Peru–Bolivien) und des Lanao-Sees (Mindanao/Philippinen). *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 18 : 1227–1234.
- WURTSBAUGH (W.A.), ALFARO (R.), 1988. – Mass mortality of fishes in Lake Titicaca (Peru–Bolivia) associated with the protozoan *Ichthyophthirius multifiliis*. *Trans. Am. Fish. Soc.*, 117 : 213–217.

*INDICE*



## Índice Temático

- Agricultura litoral 517-525  
 Almacenamiento 85  
 Almacenamiento de sales 258, 259  
 Altiplano 9, 11, 19, 257, 310, 325, 371, 382, 409, 414, 454, 517  
 Amazonia 196, 197  
 Análisis sedimentológico 63  
 Anfípodos 283-353-362, 391, 427, 443  
 Anoxia 362  
 Aportes específicos 534  
 Aportes fluviales 39  
 Arenas 39  
 Artefactos de pesca 501, 502, 550  
 Avifauna 465, 473  
 Aymaras 462, 496  
  
 Bacterias patógenas 567  
 Bahía de Achacachi 11, 33, 37, 241, 251, 359, 379, 472  
 Bahía de Puno 11, 33, 37, 113, 144, 169, 211, 215-218, 241-249, 251, 253, 318, 359, 373, 387, 390, 444, 454, 472, 503, 512, 514, 565, 569, 570  
 Bahía Ramis 11, 37  
 Bahía de Sucuné 246, 247, 365  
 Balance energético 149-160  
 Balance hídrico 84, 96, 98, 99, 533  
 Balance radiativo 97  
 Balance térmico 140  
 Batracios 453-462  
 Biomasas 304, 555  
 Biomasa algal 199-210  
 Briozoarios 299-303, 391  
  
<sup>14</sup>C 64, 293  
 Camellones 488, 497  
 Capachica 245, 249, 285, 497  
 Capa freática 84, 85  
 Carofíceas 241-249, 304  
 Caudal 92, 533  
 Caudales anuales 94  
 Caudales de los tributarios 90  
 Caudales específicos 91, 534  
 Caudales ficticios 537  
 Caza 474  
 Celenterados 303, 304  
 Chucuito 37, 61, 425, 483  
 Ciclos hidrológicos 352  
 CIDA 566  
 Cladóceros 265-283, 385-293  
 Clima 83-94, 517  
  
 Clorofila 220  
 CO<sub>2</sub> 136  
 Coeficiente de condición 436, 439  
 Coipasa 22, 83  
 Coleópteros 371, 376, 391  
 Collao 485  
 Collas 483, 491-493, 495  
 Conductividad eléctrica 315  
 Contaminación 14, 563-570  
 Contenidos estomacales 401  
 Copacabana 347, 518  
 Copépodos 277-283, 285-293  
 Cordillera Apolobamba 31, 88  
 Cordillera Aricoma 31  
 Cordillera Carabaya 31  
 Cordillera Occidental 19, 26, 31, 32, 534  
 Cordillera Oriental 19, 26, 31, 88, 127  
 Cordillera Real 31, 32  
 Cordillera Vilcanota 31  
 Cosmopolitismo 191, 197, 312  
 Cousteau 454  
 Crecida 399, 432  
 Criterios de gestión 537  
 Cuaternario 19  
 Cuenca vertiente 31, 40, 41, 83, 91, 533  
 Cultura Chiripa 485-486, 488, 505  
 Cultura Pucara 485-486  
 Cultura Tiwanaku 486-491  
 Cultura Viscachani 486-487  
  
 Déficit de oxígeno 315  
 Déficit hídrico 520  
 Deriva biológica 386  
 Desaguadero 32, 37, 67, 83, 94, 128, 431, 454, 483, 499, 535, 537  
 Desagüe 535  
 Desechos industriales 567  
 Desembocadura de tributarios 395, 426  
 Desove 418, 428, 435  
 Diatomeas 137, 181-191  
 Dípteros 371, 376  
 Diversidad específica 202  
  
 Efemerópteros 371, 386  
 Elementos detríticos 42  
 Elementos disueltos 115, 119, 121, 127  
 Encajonamiento 22  
 Endemismo 13, 197, 274, 317, 345, 369  
 Erosión 130  
 Escoma 88, 91, 426  
 Escurrimiento 91, 535  
 Especies introducidas 425  
 Especies nativas 409

- Esponjas 305-310, 390  
 Estación seca 535  
 Estadísticas de pesca 507, 550-553  
 Estado de gordura 419  
 Estratificación física 133, 139, 148  
 Estratificación química 135  
 Estrecho de Tiquina 11, 32, 37, 88, 121, 303, 395, 558  
 Eutrofización 388-389, 563, 567, 569  
 Evaporación 85, 97, 98  
 Evapotranspiración 96, 97  
 Explotación de macrofitas 509-513, 521, 523  
 Extracciones globales 536, 538  
  
 Fauna béntica 343, 387-401, 416, 568  
 Fauna ictiológica 13, 409-445, 549, 569  
 Fechamiento 48, 52  
 Fitoplancton 70-73, 161-170, 193, 210, 568  
 Flujos de sedimentos 130  
 Formación Cabana 22  
 Formación Charaña 191  
 Formación Escara 23  
 Formación geológica 19-26  
 Formaciones carboníferas 39, 120  
 Formaciones cretáceas 39, 120  
 Formaciones devónicas 39  
 Formaciones volcánicas 39  
 Fosa de Chúa 33, 37, 143, 215, 362, 395  
 Fósforo 161-170  
 Fotosíntesis 139, 216, 222  
  
 Glaciares 537  
 Guaqui 362  
  
 Heladas 522  
 Herbarios inmersos 319, 351, 369, 373, 471, 499  
 Hermafroditismo 417  
 Hemípteros 373, 391  
 Hidrocarburos 363, 369, 391  
 Hipolimnio 113, 139, 163  
 Hirudíneos 319, 391  
 Holoceno 23, 26, 65, 352  
 Huarina 362, 521  
 Huatajata 121, 246, 518  
 Humedad relativa 86  
  
 Ictiofauna 282, 409-445  
 Illampu 31, 88  
 IMARPE 13, 285, 387, 552, 557  
 Incas 496  
 Índice de renovación 96  
 Índice gonosomático 433-434, 439-442  
 Infiltraciones 85, 121-123  
 Insectos 371-386, 427  
  
 Insolación diaria 107  
 Intermedio Precoz 485-487  
 Intermedio Tardío 485-487, 495  
 Inundaciones 523, 537  
 Isla de la Luna 397, 483, 496  
 Isla del Sol 281, 365, 397, 462, 483, 496  
 Isla Soto 34  
 Isoietas 87  
  
 Juliaca 565  
  
 Karaches 499  
  
 Lago Ballivián 23, 61  
 Lago Cabana 22, 23, 25, 61  
 Lago Chucuito 28  
 Lago de Oruro 431  
 Lago Poopó 19, 549  
 Lago Huiñaimarca 32, 37, 47, 49, 61, 69, 303, 309, 321, 338, 343, 359, 393, 483, 565  
 Lago Kara Khota 70, 76, 426-428  
 Lago Mataro 22, 25, 61  
 Lago Mayor 32, 34, 42, 107, 113, 120, 205, 215-219, 241, 305, 309, 318, 319, 340, 350, 359, 365, 395, 554, 565, 570  
 Lago Menor 32, 42, 107, 113, 120, 205, 214-219, 241-249, 253, 281, 305, 414, 435, 445  
 Lago Minchín 22, 23, 61  
 Lagos salados 191  
 Lago Tauca 22, 23, 61  
 Lagunilla 91, 458  
 Llachu 511  
 Lupacas 484, 497  
  
 Macrofitas 47, 233-240, 343, 349, 399, 416, 568  
 Materia orgánica 39, 43, 53, 46, 321  
 Materias en solución 127, 132  
 Materias en suspensión 127, 132  
 Migraciones 471-472  
 Mitología 482-484  
 Moluscos 321-343, 391  
  
 Neotectónica 23  
 Nitrógeno 161-170, 219  
 Nivel 55, 83, 95, 96, 98, 241, 343, 362, 399, 401, 535, 537  
 Nutrición 283, 296  
 Nutrientes 55, 161-170, 219, 567  
  
 Odonatos 371, 376  
 Ofidios 463-464  
 Oligoquetos 311-315, 391  
 ORSTOM 10, 12, 312, 412  
 Oscilación de nivel 352, 539  
 Ostracodos 63, 345-352

- Oxígeno disuelto 110, 143, 566
- Parasitismo 420, 567
- $^{210}\text{Pb}$  48–50
- Pejerrey 430, 455, 505
- Península de Taraco 48, 281, 385
- Percy Sladen Trust Expedition 11, 31, 277, 309, 321, 337, 345, 363, 368, 409, 414, 454
- Pérdidas globales 98
- Perímetro 83
- Perú 21, 91, 246, 345, 373, 413, 425, 453
- Pesca 428, 505–507, 549–556
- Pesca antigua 499–503
- Pesca comercial 417
- pH 111, 350
- Piscicultura 425, 556–558
- Plecópteros 386
- Pleistoceno 61
- Pleistoceno antiguo 21, 25, 64
- Pleistoceno inferior 26
- Plioceno 19, 26
- Poblaciones humanas 481–498
- Polenes 63, 69–77
- Polimorfismo 322, 323, 325, 413, 455
- Potencial en agua teórico 536, 538
- Potencial hídrico 535
- Precipitaciones 83, 87, 90, 92, 521, 534
- Procesos biológicos 224
- Producción planctónica primaria 211, 224
- Profundidad 11, 25, 30, 37, 315, 357
- Programa GEOCIT 61
- Puerto Pérez 281, 362
- Puno 94, 107, 567
- Quechuas 462
- Quironómidos 371, 376–382, 386, 391
- Radiación solar 140, 141
- Radiocronología 64
- Regímenes alimentarios 419, 427, 442, 463
- Regímenes de materias 128
- Relación hepatosomática (RHS) 439–442
- Reserva disponible 537
- Río Batallas Chico 116, 208
- Río Catari 116, 208
- Río Coata 41, 83, 90, 93, 115–125, 454, 533
- Río Huancané 41, 83, 90, 115–125
- Río Huayacho 116
- Río llave 41, 83, 90, 93, 115–125, 425, 533
- Río Keka 116, 127, 208
- Río Pallina 116
- Río Ramis 33, 37, 41, 84, 90, 93, 115, 125, 426, 428, 523
- Río Sehuenca 534
- Río Suhez 41, 83, 88, 91, 115–125, 281, 303, 340, 382, 426, 428
- Río Tiwanacu 115, 127, 208
- Río Zapatilla 90, 118
- Ritos mágicos 462
- Rotíferos 277, 278, 291
- Sales disueltas 112
- Salinidad 385
- Sedimentación 39–43, 47–56, 60, 121
- Sedimentación biogeoquímica 39, 122
- Sela 13
- SENAMHI 85, 517
- Sestón 293
- Sex-ratio 417, 434
- Sílice disuelta 137, 164
- Simulación 538–540
- Sitio arqueológico Lukurmata 48, 49, 56, 484
- Socio-economía de la pesca 505, 508
- Superficie 31, 33, 34, 83
- Tamaño de madurez sexual (TRS) 417, 433
- Tasa de acumulación 53
- Tasa de renovación 124
- Tasa de residencia 11
- Tasa de sedimentación 51–56
- Temperatura 85, 86, 107–109, 140, 141, 285, 435, 565
- Testigos 63, 69–77
- Tiempo de insolación 86
- Tiempo de residencia 124
- Tiwanaku 91, 247, 481
- Totora amarilla 512
- Totora verde 510–511
- Transparencia 51, 111, 565
- Tricládidos 317, 318, 391
- Tricópteros 371, 382–384, 391
- Trucha 425–430, 505, 508, 556, 563
- UBC 564
- UCD 285
- Ultraplancton 291
- UMSA 10, 11, 13, 412
- UNA 563, 570
- Urus 496–497, 513
- Uyuni 83
- Variaciones estacionales 399
- Variedades fenotípicas 412
- Volumen 33, 96, 125
- Wiracocha 11, 483, 497
- Zona pelágica 554
- Zona profunda 397

## Indice Taxonómico

- Achnanthes delicatula* 132, 184, 190  
*Achnanthes hungarica* 184  
*Achnanthes lanceolata* 184  
*Achnanthes minutissima* 184  
*Achnanthes saccula* 184  
*Aeschna* (*Hesperaeschna*) *peralta* 371, 372  
*Allochertes* sp. 353  
*Allochertes inermis* 353  
*Alnus* sp. 75  
*Alona cambouei* 265, 272, 273, 276  
*Alona davidi* 272  
*Alona diaphana* 265, 272, 273, 276  
*Alona* cf. *fasciculata* 265, 274, 276  
*Alona poppei* 265, 276  
*Alona punctata* 272  
*Alonella diaphana* 272  
*Alonella nana* 265, 275  
*Alonella punctata* 272  
*Alonopsis titi* 265, 273, 274, 276  
*Amphicypris* sp. 345, 346, 349–352  
*Amphora inariensis* 184, 185  
*Amphora lybica* 184  
*Amphora pediculus* 182, 184, 185  
*Amphora veneta* 184  
*Anabaena affinis* 202  
*Anabaena azolae* 234  
*Anabaena sphaerica attenuata* 201  
*Anabaena spiroides* 202  
*Anas atricapilla* 472  
*Anas cristata alticola* 472  
*Anas cyanoptera cyanoptera* 472  
*Anas cyanoptera orinomus* 466  
*Anas ilavirostra oxypterum* 466  
*Anas georgica spinicauda* 466  
*Anas platalea* 472  
*Anas specularioides alticola* 472  
*Anas versicolor puna* 466  
*Anisancylus crequii* 322, 326, 327, 329, 342  
*Anisancylus lagunarium* 326, 327, 342  
*Ankistrodesmus* sp. 72, 73, 75  
*Ankistrodesmus longissimus* 201  
*Anomalocosmoecus argentinicus* 382, 384  
*Anomalocosmoecus blancasi* 382, 384  
*Anomoeoneis serians* 184  
*Anthus furcatus brevirostris* 467  
*Ardea candidissima* 472  
*Arrenurus* (*Megaluracarus*) *hansvietsi* 363, 367, 368  
*Ascomorpha* sp. 278, 279  
*Asplanchna* sp. 278, 279, 287  
*Atherina* sp. 431  
*Atractidella porophora* 363, 366, 368  
*Austrelmis consors* 373, 374  
*Austromeniida* sp. 431  
*Azolla* sp. 234, 339, 254, 256  
*Azolla fulvicoides* 237, 238  
  
*Balliviaspongia wirrmanni* 306, 310  
*Basilichthys bonariensis* 283, 401, 409, 415, 416, 420, 428–430, 445, 505, 507, 549, 552, 554, 569  
*Basilichthys bonariensis titicaensis* 432  
*Batrachium* sp. 234  
*Batrachophrynus* sp. 455  
*Berosus* sp. 376  
*Berosus chalconcephalus andinus* 376  
*Boeckella* sp. 282, 568  
*Boeckella occidentalis* 277, 278, 287–289, 293  
*Boeckella titicacae* 277, 278, 286–288, 391, 293, 444  
*Bolborhynchus aurifrons orbygnesyus* 485  
*Bosmina coregoni obtusirostris* 267, 293  
*Bosmina* cf. *hagmani* 267, 287, 290  
*Bosmina huaronensis* 265–267, 274  
*Bosmina longispina* 267  
*Bothrioneurum americanum* 312–315  
*Botryococcus* sp. 66, 70, 72, 73, 75, 205  
*Botryococcus braunii* 199, 201, 202  
*Brachionus* sp. 291  
*Brachionus angularis* 279  
*Brachypyrgulina carinifera* 322, 326, 338, 339  
*Buddleya incana* 72  
*Bufo* sp. 453  
*Bufo spinulosus* 454, 460  
*Bufo spinulosus spinulosus* 460, 461  
*Bufo trifolium* 454  
  
*Calaptes rupicola puna* 467  
*Callitriche* sp. 239  
*Caloneis bacillum* 184  
*Caloneis molaris* 184  
*Camptocercus aloniceps* 265, 272–276  
*Camptocercus naticochensis* 272  
*Candonopsis* sp. 345, 346, 348–350  
*Cantua dependens* 72  
*Capella paraguayae* 467  
*Centropelma micropterum* 465  
*Ceriodaphnia* sp. 274  
*Ceriodaphnia afinis* 267  
*Ceriodaphnia dubia* 265, 267, 274, 275, 293  
*Ceriodaphnia quadrangula* 265–267, 274, 275, 287, 293

- Chara* sp. 47, 241, 245, 247, 249, 251, 253–259, 318, 319, 359, 362, 369, 373, 385, 392–395, 416, 424, 568  
*Chara baltica andina* 243–247  
*Chara contraria* 243–247  
*Chara denudata* 243, 245, 247, 248  
*Chara fibrosa* 243–246  
*Chara globularis* 243–246  
*Chara gymnophylla* 243, 245, 247, 248  
*Chara papillosa* 243, 244–246  
*Chara polyacantha* 246  
*Chara vulgaris* 243–245, 247  
*Chara vulgaris andina* 245, 247  
*Charadrius alticola* 466  
*Charadrius ruficollis* 466  
*Chironomus* sp. 376, 377, 379, 386, 395, 397  
*Chlamydotheca* sp. 345, 348–352  
*Chloeophaga melanoptera* 466, 471  
*Chlorella* sp. 277  
*Chlorohormidium subtile* 202  
*Chydorus brevilabris* 265, 270–273, 276  
*Chydorus eurynotus* 265, 270, 271, 276  
*Chydorus poppei* 270  
*Chydorus sphaericus* 265, 272, 276  
*Chydorus strictomarginatus* 270  
*Cinclus fuscus albiventris* 468, 471  
*Circus cinereos* 466  
*Claudioperla* sp. 371  
*Closterium aciculare* 202  
*Closterium kuetzingii* 201  
*Cocconeis placentula* 184  
*Cocconeis titicacaensis* 182, 184, 185, 190, 191  
*Colymbus occipitalis juninensis* 472  
*Colymbus occipitalis occipitalis* 472  
*Coronella chilensis* 463  
*Corticacarellus (tetracorticacarellus) incurvatus* 363, 365, 366  
*Cortispongilla* sp. 309  
*Corynoneura* sp. 376, 379, 381  
*Cosmarium phaseolus* 201  
*Cosmerodius albus* 473  
*Crassula* sp. 239  
*Cricotopus* sp. 379, 380  
*Cricotopus (Isocladus) sp.* 379–382  
*Cryptomonas* sp. 202  
*Cryptomonas ovata* 202  
*Cyclotella* sp. 72, 181, 182, 188, 197, 201  
*Cyclotella andina* 182, 184, 185, 187, 191, 202  
*Cyclotella atomus* 184  
*Cyclotella esteligeroides* 185  
*Cyclotella iris* 184  
*Cyclotella kuetzingiana* 184  
*Cyclotella meneghiniana* 184  
*Cyclotella stelligera* 184, 186, 188, 191  
*Cyclotella stelligera glomerata* 184, 186  
*Cyclotella stelligera pseudostelligera* 186  
*Cyclotella stelligera stelligera* 184, 186  
*Cycloramphus marmoratus* 454  
*Cymatopleura solea* 185  
*Cymbella cistula* 184, 186  
*Cymbella cistula maculata* 184, 186  
*Cymbella cymbiformis* 184  
*Cymbella falaisiensis* 184  
*Cymbella gracilis* 184  
*Cymbella microcephala* 184  
*Cymbella minuta* 184  
*Cymbella pusilla* 184  
*Cyprideis* sp. 345  
*Cypridopsis* sp. 345, 346, 348–352  
*Cyprinotus* sp. 345, 346, 348–352  
*Denticula elegans* 184  
*Daphnia* sp. 275, 290, 291  
*Daphnia pulex* 265–268, 274, 275, 287, 293, 444  
*Daphnia peruviana* 265, 266, 274, 275  
*Darwinula* sp. 345, 348–350  
*Dero obtusa* 313  
*Dero sawayai* 312–314  
*Dictyosphaerium* sp. 72  
*Dictyosphaerium ehrenbergianum* 201  
*Dictyosphaerium pulchellum* 202  
*Diploneis* sp. 189  
*Diploneis parma* 189  
*Diplostomum* sp. 420  
*Dugesia titicana* 317  
*Dunhevedia crassa* 265, 270, 271, 275  
*Dunhevedia odontoplax* 265, 270, 275  
*Echinisca palearis* 265, 266, 274  
*Ecpomastrum mirum* 322, 334, 336, 338–340, 342  
*Ectemnostegella* sp. 373  
*Ectemnostegella quechua* 372, 373  
*Ectemnostegella tumidacephala* 373  
*Eleocharis* sp. 239  
*Elodea* sp. 47, 70, 72, 75, 233, 235, 239, 241, 251, 253–257, 300, 349, 369, 373, 416  
*Elodea potamogeton* 236–239, 318, 393, 394, 509, 514, 521  
*Enochrus* sp. 376  
*Enochrus (Hugoscottia) peruvianus* 376  
*Entomoneis alata* 186  
*Entomoneis paludosa salina* 182  
*Entomoneis paludosa subsalina* 182, 184, 186, 188  
*Ephemeropterus acanthodes* 265, 270, 271, 274, 276

- Ephemeropterus barroisi 270  
 Ephemeropterus poppei 265, 276  
 Ephydatia fluviatilis 310  
 Epirodrilus antipodum 315  
 Epithemia sorex 184  
 Epithemia zebra 184, 190  
 Euastrum sp. 194  
 Eucalyptus sp. 72  
 Eucyclops neumani 277  
 Euplanaria dorotocephala 317, 318  
 Eupsophus sp. 455  
 Exilaria vaucheriae 186  
 Eylais crawfordi 363, 365, 369
- Falco falco femoralis pinchincae 466  
 Falco sparverius cinnamominus 466  
 Filinia longiseta 278, 279, 290, 291  
 Fragilaria sp. 181, 182, 189  
 Fragilaria acus angustissima 189  
 Fragilaria brevistriata 184  
 Fragilaria capucina 182, 184, 186, 189, 190  
 Fragilaria capucina vaucheriae 184, 186  
 Fragilaria construens 184, 191  
 Fragilaria construens oregona 189  
 Fragilaria construens subrotundata 184  
 Fragilaria crotonensis 182, 184, 186, 189, 190, 202  
 Fragilaria crotonensis subsalina 186  
 Fragilaria famelica 184  
 Fragilaria fonticola 189  
 fragilaria intermedia 186  
 Fragilaria lapponica 184  
 Fragilaria pinnata 184, 191  
 Fragilaria pinnata lancettula 184  
 fragilaria pseudogaillonii 189  
 Fragilaria tabulata 184, 189  
 Fragilaria ulna 182, 184  
 Fredericella sp. 300  
 Fredericella australiensis browni 299–301  
 Fredericella sultana 299  
 Frustulia vulgaris 184  
 Fulicula americana peruviana 465, 471  
 Fulicula gigantea 465, 471  
 Fulicula leucoptera 472
- Gadus sp. 439  
 Gallinula chloropus germani 465, 471  
 Gastrotheca sp. 453, 460  
 Gastrotheca boliviana 460  
 Gastrotheca marmorata 454  
 Gentiana sp. 70, 73, 75, 76  
 Geossita cunicularis titicacae 467
- Gloeotilopsis planctonica 202  
 Gloiobdella michaelsoni 319  
 Gomphonema acuminatum coronata 184  
 Gomphonema angustatum 184  
 Gomphonema parvulum 184  
 Gomphonema valentinica 184, 189  
 Gomphosphaeria pusilla 202, 208  
 Gymnodinium sp. 202  
 Gyrosigma acuminatum 184
- Hantzschia amphioxys 184  
 Heligmopoma umbilicatum 322, 332, 336, 337, 342  
 Helobdella festai 319  
 Helobdella simplex 319  
 Helobdella titicacensis 319  
 Herpetocypris sp. 345, 346, 348, 349, 351, 352  
 Heteronetta atricapilla 472  
 Himantopus himantopus mexicanus 466  
 Hyalella sp. 355, 357–359, 393  
 Hyalella armata 353, 354, 357, 358  
 Hyalella cuprea 355, 356, 358, 359  
 Hyalella dentata inermis 13, 355, 357–359  
 Hyalella echina 353, 354, 358, 359, 397  
 Hyalella knickerbrockeri 355, 357–359  
 Hyalella latimana 354, 356, 358, 359  
 Hyalella longipalma 355, 356, 358, 359  
 Hyalella longipes 354, 356, 359  
 Hyalella lucifugax 354, 356, 358, 359  
 Hyalella Neveu-Lemairei 353, 355, 357–359  
 Hydra sp. 303  
 Hydrachna (Scutohydrachna) miliaris 363–365  
 Hydrocotyle sp. 72, 234, 251, 254  
 Hydrocotyle ranunculoides 236, 238, 239  
 Hydrozetes sp. 363, 367–369  
 Hyla sp. 460  
 Hyla marmorata 454  
 Hyla marsupiata 460
- Ichthyoptirius multifiliis 569  
 Ilyocypris sp. 345, 346, 348–350  
 Isoëtes sp. 69, 70, 73, 75–77  
 Isoëtes herzogii 239  
 Isochaeta baikalensis 312–314
- Keratella quadrata 278, 279, 291
- Lamprothamnium succinctum 243, 245, 247, 248  
 Larus dominicanus 472, 473  
 Larus glaucodes 472  
 Larus maculipennis 472  
 Larus pipixcan 466  
 Larus serranus 466, 468

- Laterallus jamaicensis salinasi* 472  
*Leiuperus marmoratus* 454  
*Leiuperus viridis* 454  
*Lemna* sp. 235, 239, 254, 566, 568  
*Lessonia rufa rufa* 467  
*Leucophoyx thula thula* 472  
*Leucotrichia* sp. 383, 385  
*Leydigia ciliata* 265, 273, 276  
*Ligula intestinalis* 420  
*Lilaeopsis* sp. 70, 72, 235, 239, 251, 254  
*Lilaeopsis* cf. *aequinocialis* 239  
*Lilaeopsis andina* 237–239  
*Lilaeopsis gibba* 238, 239  
*Limnesia longivalvata* 363, 365, 366  
*Limnesia minuscula minuscula* 363, 364, 366, 368, 369  
*Limnocythere* sp. 345, 347–352  
*Limnocythere bradburyi* 347, 352  
*Limnocythere titicaca* 347  
*Limnodrilus hoffmeisteri* 312, 313  
*Limnodrilus udekemianus* 312, 313  
*Limnothauma crawfordi* 322, 326, 338, 339, 342  
*Liodessus andinus* 376  
*Liolaemus* sp. 464  
*Littoridina* sp. 300, 321, 325, 331, 394  
*Littoridina* n. sp. 333, 336, 342  
*Littoridina andecola* 322, 326, 331  
*Littoridina andecola andecola* 322, 323, 325, 326, 332, 333, 342  
*Littoridina andecola culminea* 322, 323, 325, 326, 328, 332, 333, 342  
*Littoridina andecola neveui* 322, 323, 325, 326, 328, 332, 333, 338, 342  
*Littoridina aperta* 322, 329, 330, 331, 338, 342  
*Littoridina berryi* 322, 328, 329, 330, 331, 342  
*Littoridina forsteri* 322, 330–332  
*Littoridina lacustris* 322, 328–331, 342  
*Littoridina profunda* 322, 328–330, 342  
*Littoridina stiphra* 322, 328–330  
*Littoridina vestida* 328  
*Lyngbya vacuolifera* 201  
  
*Macrothrix montana* 265, 266, 274  
*Macrothrix hirsuticornis* 265, 274  
*Magellomyia illiesi* 382, 383  
*Malawispongia* sp. 309  
*Mastoglia atacamae* 182, 184, 189, 191  
*Mastoglia elliptica* 189  
*Mastoglia smithii* 182, 184, 188, 189  
*Merganetta leucogenis* 472  
*Merganetta turneri* 472  
*Mesocyclops annulatus* 277  
  
*Mesotis* sp. 463  
*Metacyclops leptopus* 277, 278, 286–289, 291  
*Metriopelia melanoptera melanoptera* 465  
*Microcyclops anceps* 277, 293  
*Monoraphidium* sp. 201  
*Mougeotia* sp. 70, 72, 75, 201, 202  
*Mougeotia* cf. *viridis* 201  
*Mullus* sp. 439  
*Muscisaxicola capistrata* 467  
*Myriophyllum* sp. 47, 70, 72, 73–77, 233, 234, 239, 241, 251, 253–259, 300, 303, 349, 365, 393, 394, 416, 521  
*Myriophyllum elatinoides* 237–239, 318, 509, 512  
*Myriophyllum titicacense* 499  
  
*Nais andina* 312  
*Nais pardalis* 312, 313  
*Nais variabilis* 313  
*Navicula* sp. 181  
*Navicula anglica* 184  
*Navicula bahusiensis* 184  
*Navicula capitata capitata* 184  
*Navicula capitata hungarica* 184  
*Navicula cohnii* 184  
*Navicula cryptotenella* 184  
*Navicula cuspidata* 184  
*Navicula halophila* 184  
*Navicula kotschyi* 184  
*Navicula margalithii* 184  
*Navicula minuscula muralis* 184  
*Navicula mutica* 184  
*Navicula pseudoanglica* 184  
*Navicula pseudolanceolata denselineolata* 182, 184  
*Navicula pupula* 184  
*Navicula radiosa* 184  
*Navicula rhynchocephala* 184  
*Navicula subrotundata* 184, 190  
*Navicula tenera* 184  
*Navicula tripunctata* 184  
*Navicula viridula* 184  
*Navicula vulpina* 184  
*Neohygrobates puberulus coriaceus* 363, 365, 366  
*Neolimnocythere hexaceros* 345  
*Neotrichia* sp. 384, 385  
*Nitella* sp. 253, 416  
*Nitella clavata* 243, 245, 248, 249  
*Nitzschia* sp. 181, 184  
*Nitzschia acidolinata* 184  
*Nitzschia admissoides* 182, 184  
*Nitzschia amphibia* 184  
*Nitzschia denticula* 182, 184  
*Nitzschia dissipata* 184

- Nitzschia eglei* 184  
*Nitzschia frustulum* 184  
*Nitzschia gracilis* 184  
*Nitzschia hantzschiana* 184  
*Nitzschia hungarica* 184  
*Nitzschia intermedia* 184  
*Nitzschia mediocris* 184  
*Nitzschia microcephala* 184  
*Nitzschia palea* 184  
*Nitzschia palea debilis* 182, 184, 190  
*Nitzschia recta* 184  
*Nitzschia valdestria* 184  
*Nodularia* sp. 72, 200  
*Nodularia harveyana sphaerocarpa* 202  
*Notonecta virescens* 372, 373  
*Nototriche* sp. 75  
*Nototriche violacea* 70  
*Nothura maculosa agassizi* 465  
*Nudospongilla* sp. 309  
*Nycticorax nycticorax hoactli* 466, 468  
*Nycticorax nycticorax Tayazu-guira* 472
- Ochrotrichia (Metrichia)* sp. 383, 385  
*Ochridiospongia* sp. 309  
*Odontesthes* sp. 431  
*Oocystis* sp. 202  
*Oocystis borgei* 201  
*Ophis* sp. 463  
*Oreopholus ruficollis* 472  
*Orestias* sp. 12, 13, 409, 412–414, 417, 418, 421, 428, 429, 503, 508, 520, 542, 566  
*Orestias agassii* 410, 412, 413–420, 422, 429, 431, 435, 437, 443, 499, 503, 506, 549, 552  
*Orestias agassii pequeni* 409, 412, 413  
*Orestias agassii tschudii* 409, 412, 413  
*Orestias agassizi* 413  
*Orestias albus* 409, 411, 415, 417, 418, 420, 499, 503, 549  
*Orestias crawfordi* 412, 414, 420  
*Orestias cuvieri* 409, 412–414, 420, 429, 499, 549, 552  
*Orestias farfani* 413  
*Orestias forgeti* 282, 410, 412, 414, 417, 418, 420  
*Orestias frontosus* 413  
*Orestias gilsoni* 409, 413, 414  
*Orestias gracilis* 413, 414  
*Orestias imarpe* 413, 415  
*Orestias inca* 412–414  
*Orestias ispi* 282, 410, 412, 414, 416–420, 428, 429, 435, 443, 444, 550, 552, 554–556, 569  
*Orestias jussiei* 409, 412, 413, 415, 420
- Orestias jussiei puni* 409, 413  
*Orestias langui* 549  
*Orestias puni* 413  
*Orestias luteus* 409, 411, 413, 415–420, 422, 499, 549, 552, 558, 569  
*Orestias minimus* 409, 412, 413  
*Orestias minutus* 409, 412, 413  
*Orestias mooni* 412, 414, 442, 443  
*Orestias mulleri* 411–414, 416, 420, 549, 552, 554  
*Orestias olivaceus* 409, 411, 414–420, 443, 549, 552, 569  
*Orestias ortonii* 413  
*Orestias owenii* 413  
*Orestias pentlandii* 282, 409, 410, 412, 414, 416–419, 429, 499, 549, 552  
*Orestias polonorum* 428  
*Orestias puni* 413  
*Orestias robustus* 413, 415  
*Orestias rotundipinnis* 413  
*Orestias taquiri* 412–414  
*Orestias tchernavini* 412, 415  
*Orestias tomcooni* 413, 415  
*Orestias tschudii* 413  
*Orestias tutini* 412–414  
*Orestias uruni* 409, 412–414  
*Ortigonax rythirhynchus tschudii* 465  
*Oscillatoria* sp. 72  
*Oxyethira* sp. 383, 385  
*Oxyura ferruginea* 466
- Paliducola* sp. 462, 464  
*Parachladius* sp. 379, 381  
*Paratanytarsus* sp. 376–379  
*Patagona gigas peruvianus* 467  
*Pediastrum* sp. 66, 70, 72, 73, 75–77  
*Pentaneura* sp.  
*Peridiniopsis* sp. 197  
*Peridinium* sp. 72, 201  
*Peridinium willei* 202  
*Petrochelidon andecola andecola* 467  
*Phalacrocorax olivaceus olivaceus* 472  
*Phalacrocorax vigua vigua* 466  
*Phalcoboenus megalopterus megalopterus* 466  
*Phleocryptes melanops schoebaenus* 467, 471  
*Phoenicopterus ruber chilensis* 471  
*Phrygilus plebejus plebejus* 467  
*Phryniscus nigricans* 462  
*Pinnularia borealis* 184  
*Pinnularia divergentissima* 184  
*Pisidium meierbrookii* 322, 336, 340–342  
*Pisidium chilensis* 340  
*Pisidium forbesi* 340

- Pisidium titicacense* 340  
*Planctonema lauterbornii* 202  
*Plantago* sp. 70, 73, 76, 77  
*Plegadis falcinellus* 472  
*Plegadis ridgwayi* 466, 468, 471, 473  
*Pleurodema* sp. 453, 463  
*Pleurodema cinerea* 460  
*Pleurodema marmorata* 454, 460  
*Pleurotaenium* sp. 190  
*Pleuroxus* sp. 275  
*Pleuroxus aduncus* 265, 268, 269, 275  
*Pleuroxus caca* 265, 269, 274, 275  
*Pleuroxus piger* 265, 269, 275  
*Pleuroxus scopulifer* 268  
*Pleuroxus scopuliferus* 268  
*Pleuroxus similis* 265, 268, 269, 275  
*Pleuroxus similis fuhrmanni* 268  
*Pleuroxus trigonellus* 265, 275  
*Pluvialis dominicus dominicus* 472  
*Podiceps calipareus juninensis* 472  
*Podiceps occipitalis* 472  
*Podiceps rolland chilensis* 465, 471  
*Podocarpus* sp. 75  
*Polyarthra* sp. 278, 279, 291  
*Polydactylus quadrifilis* 442  
*Polylepis tomentella* 72  
*Polypedilum* sp. 376  
*Polypedilum (Tripodura) titicacae* 376, 377, 379, 382  
*Pompholyx* sp. 278, 279  
*Potamocypris* sp. 346, 348, 349, 351, 352  
*Potamogeton* sp. 47, 72, 75, 233, 235, 238, 239, 251, 253–259, 300, 327, 416  
*Potamogeton strictus* 237, 238, 318, 394, 509, 514, 568  
*Potamothrix* sp. 315  
*Potamothrix bavaricus* 312, 313, 315  
*Potamothrix hammoniensis* 312, 313  
*Potamothrix heuscheri* 312, 313  
*Potrochelidon andecola andecola*  
*Pristina leydyi* 313  
*Protallagma titicacae* 371–373  
*Pseudochydorus globosus* 265, 268, 271, 273, 275  
*Pseudosmittia* sp. 376, 379, 381  
*Pyrgula* sp. 333  
*Querquedula crecoides* 472  
*Querquedula cyanoptera* 472  
*Querquedula flavirostris* 472  
  
*Rallus antarcticus* 472  
*Rallus salinasi* 472  
*Rallus uliginosus* 472  
*Rana arauco* 454  
  
*Ranunculus* sp. 234, 251  
*Ranunculus mandonius* 239  
*Ranunculus trichophyllus* 75, 237–239, 318, 394  
*Ramphopoma* sp. 322, 337  
*Ramphopoma n* sp. 335–337, 342  
*Rhamphopoma magnum* 322, 334–337, 342  
*Rhamphopoma parvum* 322, 335–337, 342  
*Rheotanytarsus* sp. 379, 382  
*Rhoicosphenia abbreviata* 184  
*Rhyacodrilus* sp. 312–314  
*Rhyacodrilus komarovi* 312  
*Rhyacodrilus stephensoni* 312  
*Rhynchaspis maculatus* 472  
*Rorripa* sp. 239  
*Ruppia* sp. 70, 72, 75–77, 235, 238, 253–259, 416  
*Ruppia maritima* 237–239  
  
*Salmo gairdneri* 282, 362, 401, 409, 412, 415, 416, 420, 425, 430, 431, 444, 445, 505, 507, 556–558  
*Salmo trutta* 425  
*Salmo trutta fario* 556  
*Salvenilus fontinalis* 425, 556  
*Salvenilus namaycush* 425  
*Scapholeberis spinifera* 265, 266, 274  
*Sciaromium* sp. 241, 253–255  
*Scirpus* sp. 236, 454  
*Schoenoplectus tatora* 47, 70, 72, 233, 236, 237, 239, 246, 251, 253–259, 299, 318, 369, 393, 394, 416, 512, 521, 549, 552, 568  
*Sicalis uropygialis uropygialis* 467  
*Simocephalus vetulus* 265, 266, 275  
*Sperchonopsis pausiscutata* 363–365, 368  
*Sphaerium forbesi* 322, 336, 340–342  
*Sphaerium lauricochae* 322, 336, 340–342  
*Sphaerium titicacense* 322, 336, 340–342  
*Sphaerocystis schroeteri* 202  
*Spinus atratus fasciatus* 467  
*Spirogyra* sp. 70, 72, 73, 75, 77  
*Squatarola squatarola* 472  
*Staurastrum* sp. 70, 72  
*Staurastrum gracilis* 202  
*Staurastrum manfeldtii* 202  
*Staurastrum paradoxum* 201  
*Steganopus tricolor* 466  
*Stephanodiscus astraea minutula* 201  
*Stephanodiscus dubius* 184  
*Stephanodiscus hantzschii* 184  
*Stolella agilis* 300  
*Stolella agilis agilis* 300  
*Stolella agilis iheringi* 300  
*Stolella agilis tica* 300, 302

- Strombopoma* sp. 321, 334, 338, 340  
*Strombopoma ortonii* 322, 334–336  
*Strombopoma ortonii ortonii* 322, 334  
*Strombopoma-ortonii schindleri* 322, 334, 342  
*Syncricotopus* sp. 376  
*Synedra rumpens familiaris* 189  
*Synedra rumpens rumpens* 189  
*Synedra tabulata* 189  
*Synedra ulna* 202  
*Synedra vaucheriae* 189
- Tachuris rubigastra alticola* 467  
*Tachymenis peruviana* 463  
*Tanytarsus* sp. 378, 379, 393  
*Taphius montanus* 13, 322–327, 342  
*Taphius montanus andecolus* 323, 325–327  
*Taphius montanus bakeri* 323–327  
*Taphius montanus concentratus* 323, 325–327  
*Taphius montanus heteropleurus* 323–326, 377  
*Taphius montanus montanus* 323, 324, 327  
*Taphius titicacensis* 323, 325  
*Telmatobius* sp. 453–455, 460, 462, 464  
*Telmatobius angustipes* 455, 456  
*Telmatobius culeus* 454–456, 458, 459, 461, 462  
*Telmatobius culeus albiventris* 455, 457, 459  
*Telmatobius culeus crawfordi* 456, 457, 459  
*Telmatobius culeus culeus* 457  
*Telmatobius culeus dispar* 456, 457, 459  
*Telmatobius culeus escomeli* 456–459  
*Telmatobius culeus exsul* 456, 459  
*Telmatobius culeus fluviatilis* 456–459  
*Telmatobius culeus globulosus* 456–459  
*Telmatobius culeus lacustris* 456, 459  
*Telmatobius culeus parkeri* 456–459  
*Telmatobius culeus punensis* 455–457, 459  
*Telmatobius culeus semipalmatus* 456, 458, 459  
*Telmatobius escomeli crawfordi* 458  
*Telmatobius jelskii* 455  
*Telmatobius marmoratus* 454–457, 459  
*Telmatobius marmoratus angustipes* 456, 457, 459  
*Telmatobius marmoratus riparius* 455–457, 459  
*Telmatobius marmoratus rugosus* 455–457, 459  
*Telmatobius marmoratus pustulatus* 456  
*Telmatobius pustulosus pustulosus* 357, 459  
*Telmatobius marmoratus verrugosus* 455  
*Telmatobius marmoratus hintoni* 455  
*Telmatobius peruvianus* 454  
*Theresticus caudatus branickii* 472  
*Tolypella* sp. 245, 249  
*Tolypella nidifica* 243, 248, 249  
*Trichomycterus* sp. 13, 409, 422, 503, 507, 549, 552, 558  
*Trichomycterus dispar* 409, 503, 549, 552  
*Trichomycterus pictus* 409, 503  
*Trichomycterus rivulatus* 365, 409, 429, 503, 549, 552  
*Tringa flavipes* 466  
*Tringa melanoleuca* 466  
*Tringa solitaria* 466  
*Tringa squatarola* 472  
*Troglodytes musculus puna* 467  
*Tropicorbis (Lateorbis) canonicus* 322, 324–326  
*Tropisternus* sp. 376  
*Tropocyclops prasinus meridionalis* 277  
*Tubifex ignotus* 312, 313  
*Turdus chiguango chiguango* 467
- Ulothrix subtilissima* 201
- Valeriana* sp. 70, 73, 75, 76  
*Vanellus resplendens* 467
- Zanaida auriculata hypoleuca* 465  
*Zanaida palustris* 237–239  
*Zannichellia* sp. 235, 238, 253–255  
*Zonotrichia capensis pulacayensis* 467  
*Zygnema* sp. 70, 72, 75

Este libro se terminó de imprimir  
en abril de 1992 en los  
**Talleres Gráficos hisbol**  
Casilla 10296 Tel. 368327  
La Paz - Bolivia

## EL LAGO TITICACA

En el mundo existen algunos lugares privilegiados que por su situación excepcional, su dimensión física o su importancia en nuestra historia, han fascinado siempre a los hombres. Se puede citar algunos grandes lagos, verdaderos mares interiores, como los lagos Baikal, Victoria... Titicaca. En general, son medios impresionantes por su tamaño, grandiosos por su aspecto, fascinantes por su historia. En todas las épocas, han sido lugares de atracción para el Hombre, impregnados de hechos históricos y de leyendas.

El lago Titicaca, por su ubicación próxima a las cimas más altas de los Andes, por sus 8.600 km<sup>2</sup> de extensión, por su gran profundidad y su lugar en la mitología india es uno de estos medios excepcionales. Lago sagrado de los Incas, algunos relatos lo colocan en el origen de la creación, o por lo menos en el origen de la Humanidad. Para los pueblos de los Andes es el lugar donde nació el sol, obra de Wiracocha.

Para los científicos y los limnólogos en particular, el lago Titicaca constituye un medio original. Desde hace mucho tiempo se han interesado a esta inmensa masa de agua tropical pero fría, calificada como el más grande lago de altura navegable del mundo, y cuyo aislamiento geográfico hacía suponer un fuerte endemismo de sus componentes biológicos.

En el presente libro, hemos deseado efectuar un balance del conjunto de los conocimientos actualmente disponibles respecto a los grandes aspectos de este lago : su origen geológico, su lenta evolución, la físico-química de sus aguas, su clima, su hidrología, su flora y su fauna. Por último, como era difícil disociar este medio original del hombre que explota sus recursos, una parte de este libro está dedicada a su potencial socio-económico, su agricultura litoral y evidentemente a las poblaciones humanas que han vivido en sus riberas y en sus islas.

No se debe olvidar que el lago Titicaca, a pesar de su extensión y de su importante masa de agua, constituye un ecosistema frágil, menos estable que lo que parece a primera vista. La alteración de este medio por acciones humanas, con excepción de algunas bahías poco profundas y mal vinculadas al resto del lago, es aún débil. Empero, es de suma importancia tratar de no sobrepasar el estado de contaminación actual, e incluso de disminuirlo. Asimismo, hay que utilizar con mucha prudencia los recursos, tanto hídricos como biológicos, de este lago.

Esperamos que el esfuerzo realizado para agrupar en este libro el máximo de informaciones limnológicas, considerando este término en su sentido más amplio, servirá para orientar nuevas investigaciones en aspectos aún poco estudiados, y que también permitirá a los responsables de la gestión de los recursos naturales del Altiplano peruano-boliviano tomar sus decisiones con todo conocimiento de causa.

Claude DEJOUX - André ILTIS