

## 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, Ilave, 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<sub>2</sub> 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<sub>2</sub>, 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 <sub>2</sub>	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<sup>3</sup> 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.

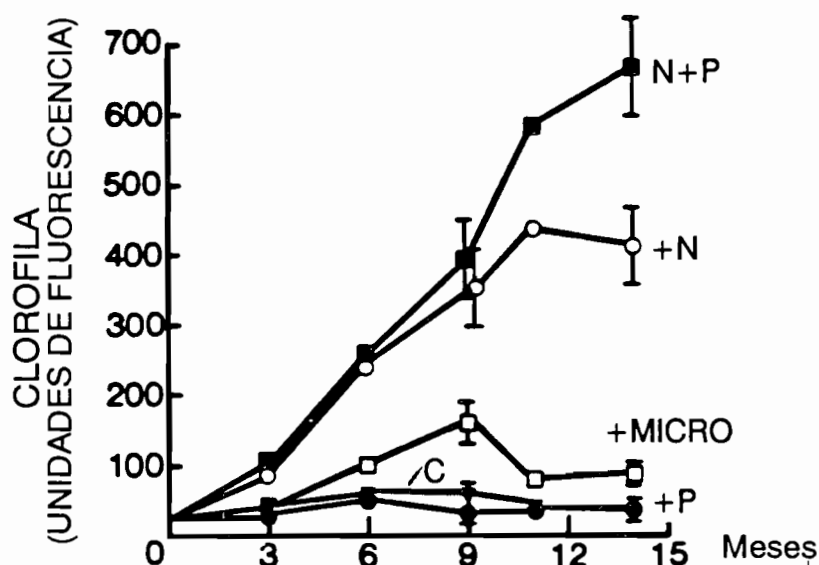


Fig. 1. - Efectos de la adición de los nutrientes sobre el crecimiento algal en un cultivo de plancton natural de la bahía de Puno (29 de octubre-12 de noviembre de 1982). El crecimiento algal estaba controlado por medición de la fluorescencia de la clorofila. Las barras de error indican  $\pm 2$  de 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).

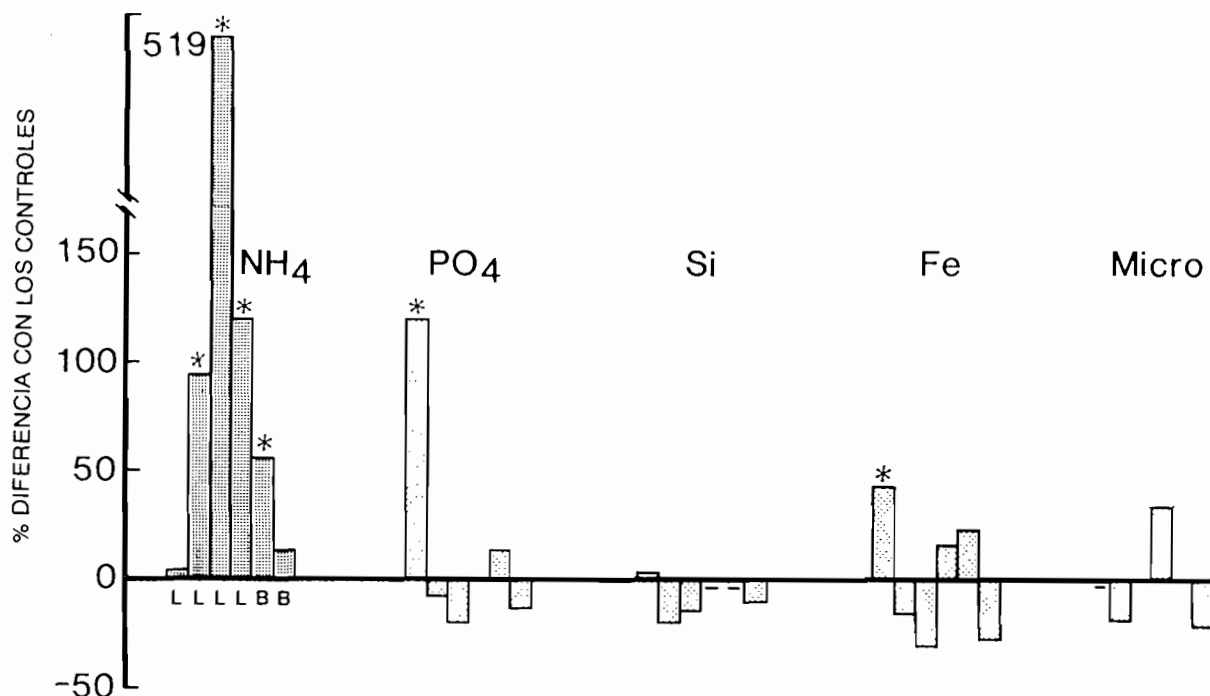


Fig. 2. - Respuesta relativa de la fotosíntesis algal (absorción de  $^{14}\text{C}$ ) a las adiciones de  $\text{NH}_4^+$  o  $\text{NH}_3^-$ ,  $70 \mu\text{g N l}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ;  $\text{PO}_4^{3-}$   $62 \mu\text{g P l}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ; Si,  $280 \mu\text{g Si l}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ;  $\text{FeCl}_2$ ,  $112 \mu\text{g Fe l}^{-1} \text{ d}^{-1}$ ; 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).

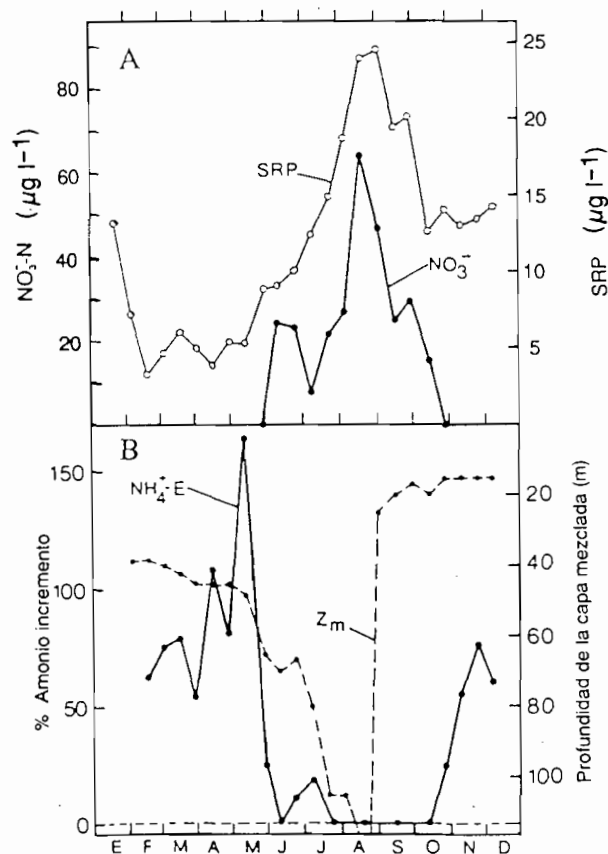


Fig. 3. - Variaciones estacionales de la profundidad de mezcla de los nutrientes disponibles y del déficit en nitrógeno algal en el lago Titicaca en 1982. A : variaciones temporales del fósforo soluble reactivo (SRP) y del  $\text{NO}_3^-$  en el agua de superficie del Lago Mayor ; B : cambios en profundidad 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.

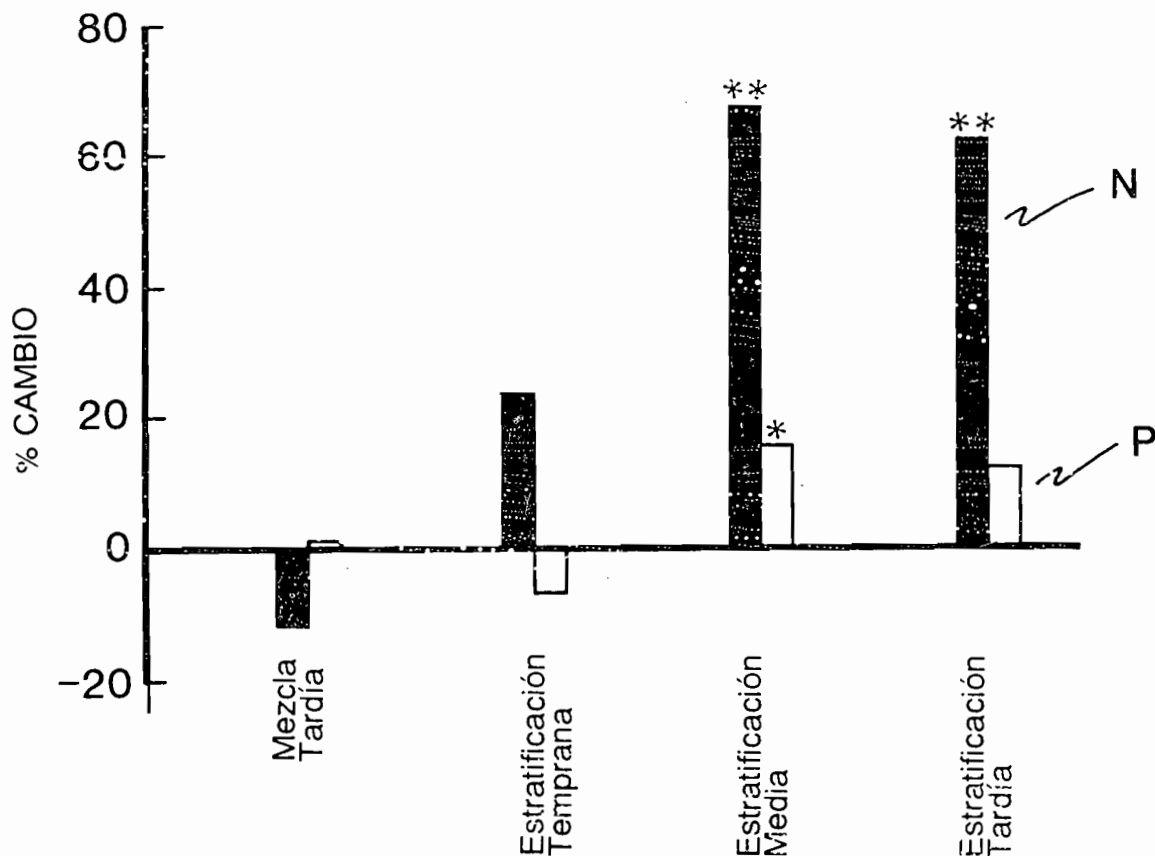


Fig. 4. - Absorción para almacenaje [luxury uptake] de nitrógeno y de fósforo por el seston en el Lago Mayor durante cuatro períodos del ciclo de mezcla en 1982. El plancton se incubaba dos horas en el laboratorio con adición de  $\text{NH}_4^+$  y  $\text{PO}_4^{3-}$ . La cantidad de N y de P en las 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 Puno, 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.

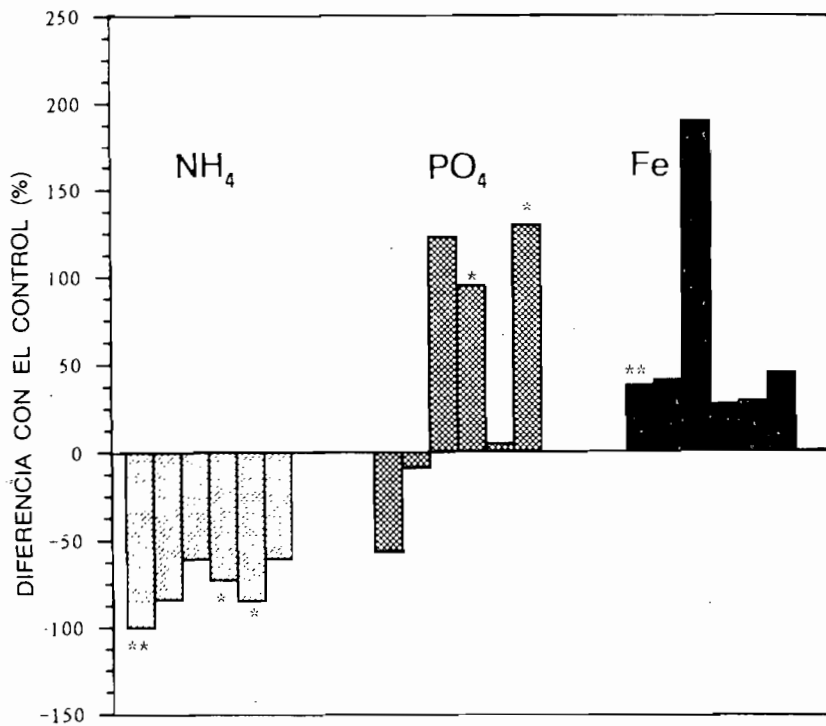


Fig. 5. - Efectos de las adiciones de nutrientes sobre los índices de fijación del nitrógeno en las cianobacterias (algas verde-azules) en el lago Titicaca. Muestras naturales del lago eran incubadas 5-6 días en los cultivos experimentales y luego dosificadas con la técnica de la reducción del acetileno 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 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 en  $\text{NO}_3^-$  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.