

## 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 astraera* 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.

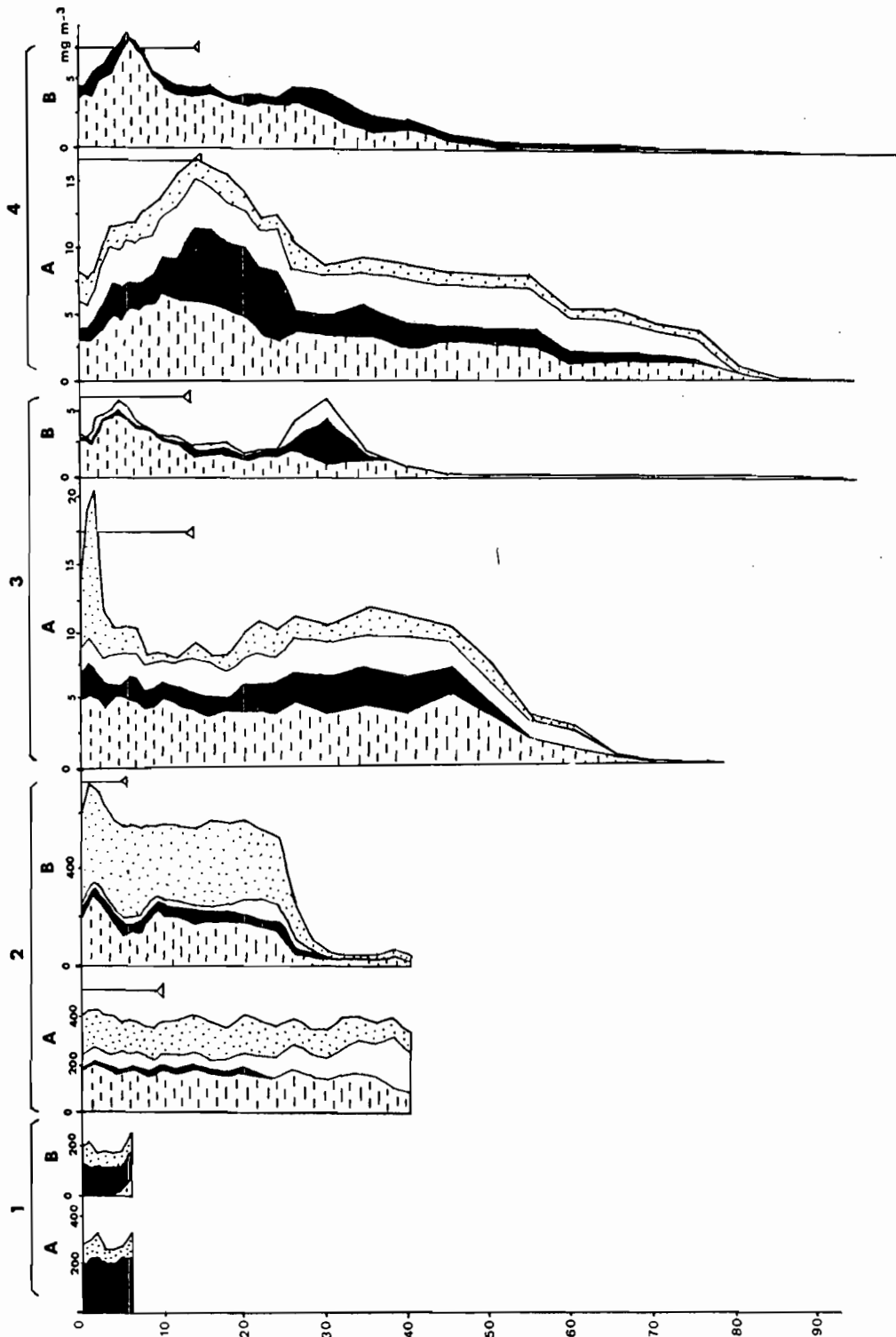


Fig. 1. - Distribución de la biomasa algal en profundidad en el Lago Menor (izquierda) y en el Lago Mayor (derecha). 1 : en una zona poco profunda del Lago Menor, 2 : en la fosa de Chúa, 3 : en el Lago Mayor cerca de la isla de la Luna, 4 : cerca de la isla del Sol; A : en período de mezcla (13.15-07-1988), 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 Pirofitas; en blanco, las Diatomofíceas; 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 inventariadas 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.

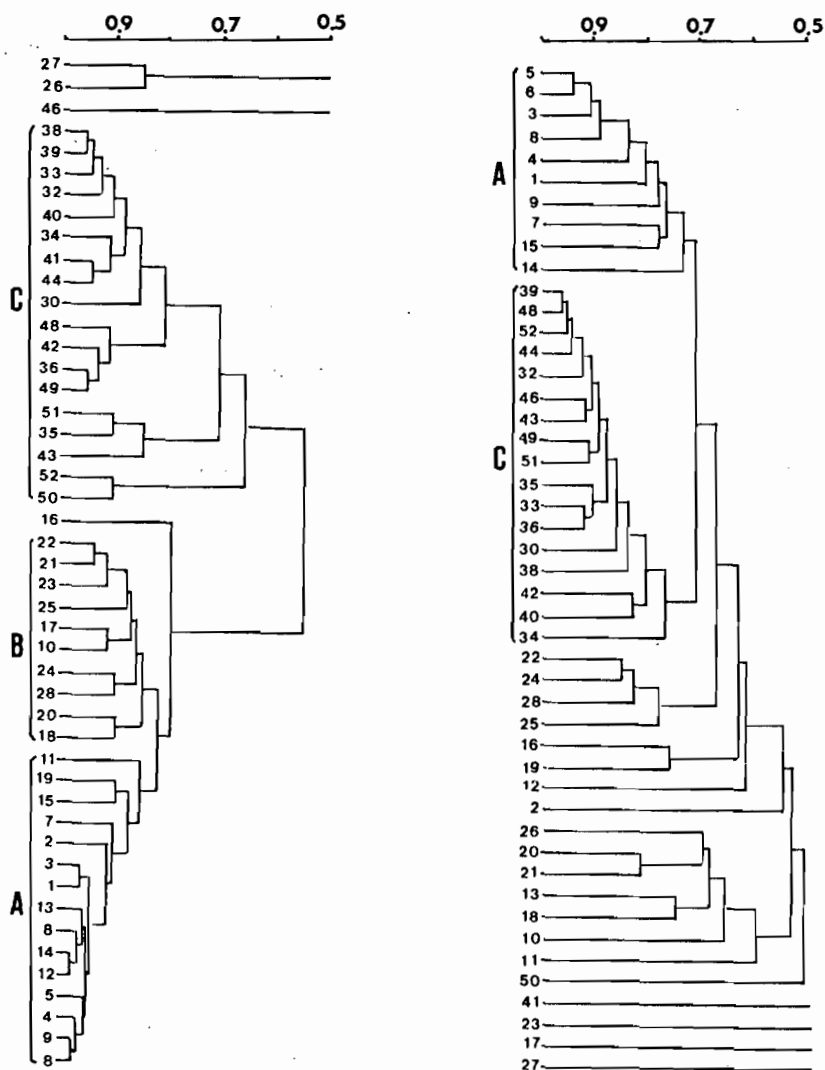


Fig. 2. - Agrupamiento de las estaciones de la parte boliviana del lago. A la izquierda, en época seca (junio de 1985), A : Lago Menor norte, B : Lago Menor sud, C : Lago mayor. Las estaciones 26 y 27 están situadas a proximidad de la desembocadura del río Tiwanaku. A la derecha, en época de lluvias (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 biomásas 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.



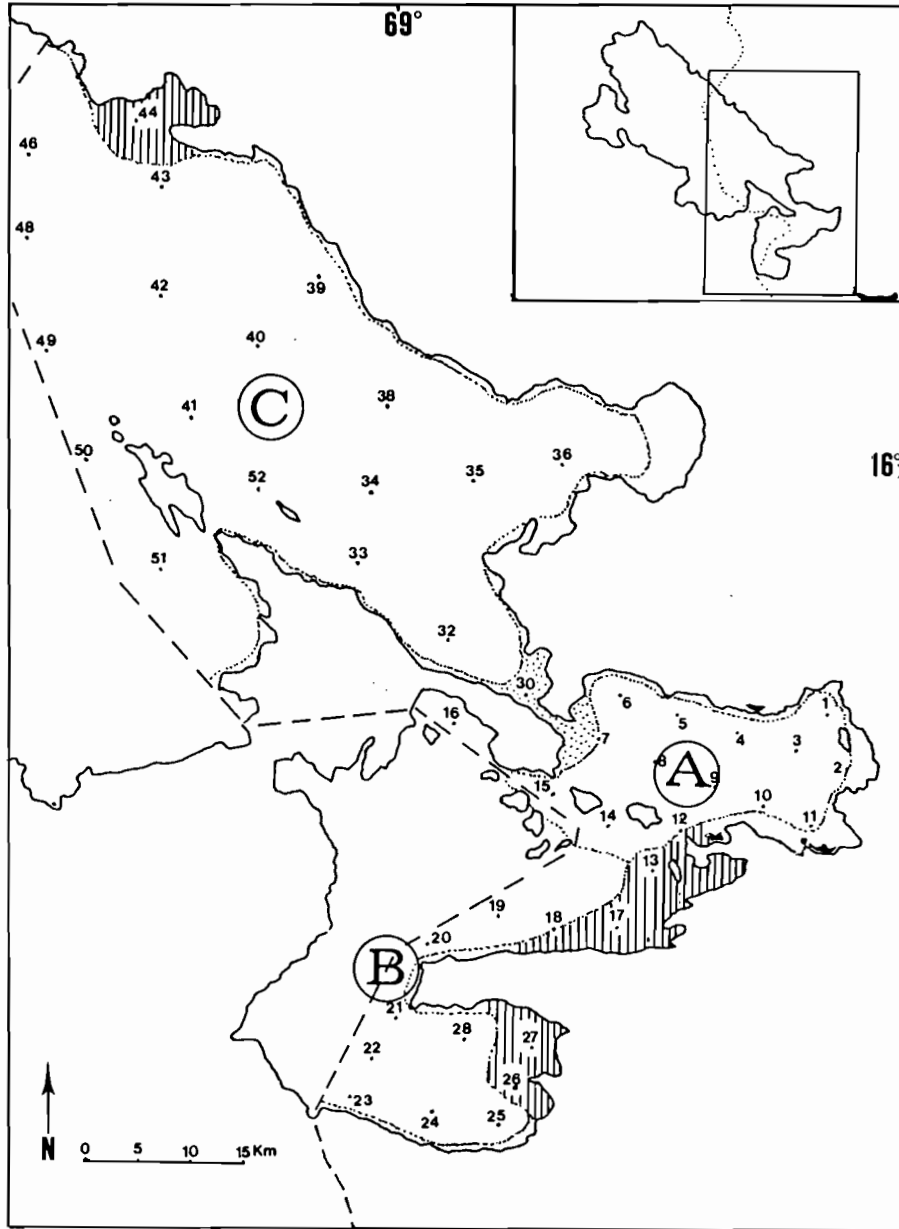


Fig. 3. - Zonación ecológica de la parte boliviana del lago Titicaca establecida según el plancton vegetal. A : Lago Menor norte, B : Lago Menor sud, C : Lago Mayor. Con puntos, la región de transición entre las dos cuencas lacustres; con líneas verticales, las regiones perideltáicas; en blanco, a lo 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 Suhez. 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.

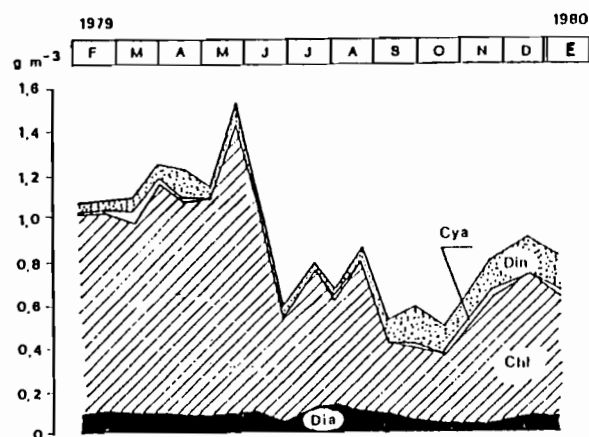


Fig. 4. - Biomásas fitoplanctónicas totales, acumuladas por clases, a una profundidad de 5 metros, de la estación de Chúa en el Lago Menor. Din. : Dinofíceas, Cl. : Clorofíceas, Dia. : Diatomofíceas, Cia. : Cianofíceas (LAZZARO, 1981).

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.