

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 m).

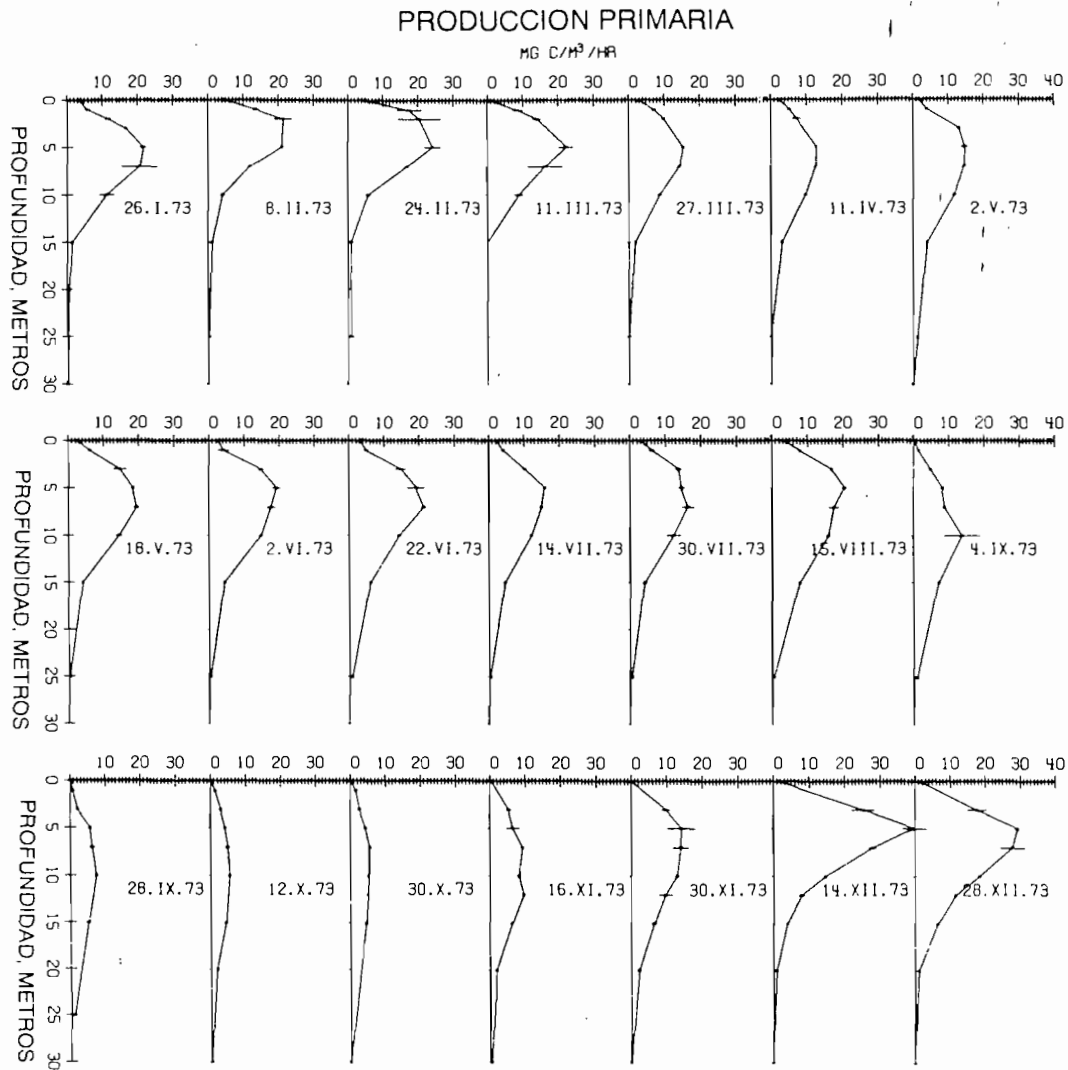


Fig. 1. - Perfiles verticales de asimilación diaria neta de ^{14}C estimando la fotosíntesis en el Lago Mayor en 1973 (botella clara menos botella negra). Las barras indican las variaciones entre las dos botellas claras utilizadas (RICHERSON *et al.*, 1977).

PROMEDIOS ANUALES									
Producción (P) gC m ⁻² día ⁻¹	Biomasa (B) C m ⁻²	P/B día ⁻¹	θ hr ⁻¹	Radiación Incidente(R) kcal m ⁻² día ⁻¹	P/B/R X10 ⁻³ m ² kcal ⁻¹	P _{cal} /R %	Z _{opt} m	Z _{mezc} m	Z _{eu} 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. θ es la tasa de fotosíntesis en Z_{opt} (promedio de tres profundidades máximas). Z_{mezc} es la profundidad hasta el máximo de la termoclina principal. Z_{eu} es la última profundidad en la cual la asimilación de ¹⁴C a la luz es superior a su valor en la oscuridad. 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_{cal} fue calculado tomando 10 Kcal g C⁻¹.

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.

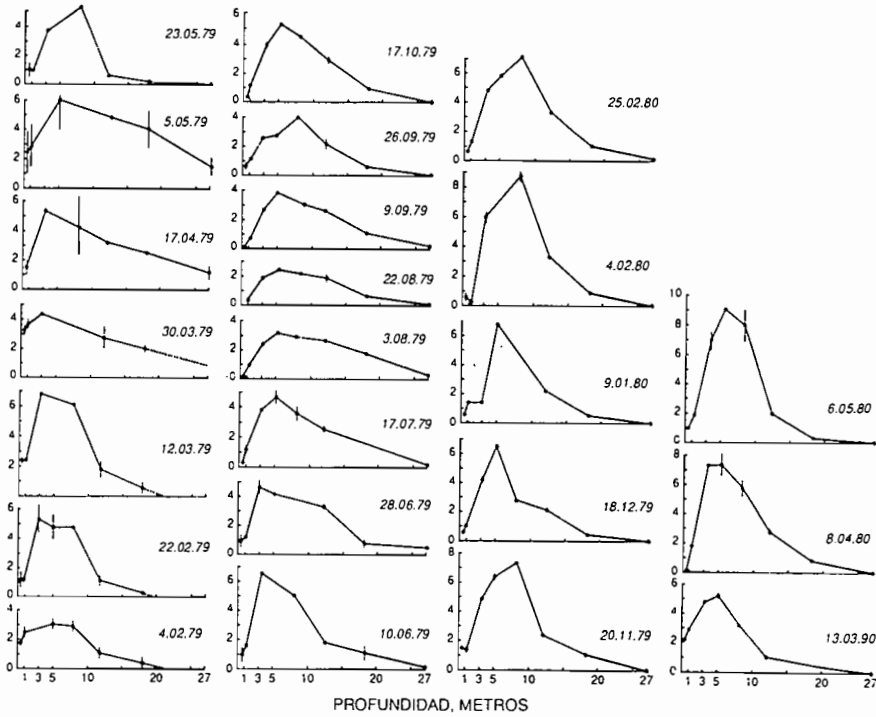


Fig. 3. - Perfiles de las estimaciones de fotosíntesis, como en la figura 1, para la estación fosa de Chúa, en el Lago Menor (LAZZARO, 1981).

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.

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⁻² d⁻¹ en la estación profunda de Chúa que es la más comparable al Lago Mayor, mientras que la biomasa (promedio = 2,52 g C m⁻²) 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⁻¹). 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 hipolimnion 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 ⁻²
<i>Titicaca</i>	16°S									
1) Radiación		41	11	3	13**	76**	1101	0.05	0.10	251.8 watts m ⁻²
2) Diferencia de temperatura		62	11	5	3	92**	0.131	0.11	0.67	1.55°C
3) Silicato en el epilimnion		54	11	4	39**	8	45.8	0.43	0.20	9.69 µg-at l ⁻¹
4) Silicato en el hipolimnion		54	11	4	31**	19	78.9	0.27	0.21	18.14 µg-at l ⁻¹
5) Oxígeno en el epilimnion		60	11	5	39**	13	0.300	0.06	0.03	6.38 mg l ⁻¹
6) Oxígeno en el hipolimnion		60	11	5	26**	31*	0.97	0.11	0.12	4.62 mg l ⁻¹
7) Producción primaria		49	11	5	29**	26	0.182	0.20	0.19	1.13 g C m ⁻² d ⁻¹
8) Biomasa de Diatomeas		25	11	2	17*	49*	0.101	0.41	0.82	0.256 ml m ⁻³
<i>Tahoe</i>	39°N									
1) Producción primaria		116	11	9	49**	22**	0.0046	0.24	0.16	0.196 g C m ⁻² d ⁻¹
<i>Washington</i>	48°N									
1) Radiación		102	11	8	4	73**	7057	0.11	0.56	126 watts m ⁻²
2) Clorofila a		102	11	8	23**	47**	109.5	0.41	0.59	12.2 µg l ⁻¹
3) Producción primaria		102	11	8	18**	63**	2.77	0.34	0.64	2.07 g C m ⁻² d ⁻¹
<i>Leven</i>	56°N									
1) Producción primaria		43	11	3	9*	66*	13.48	0.28	0.76	4.82 g O ₂ m ⁻²

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).

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.

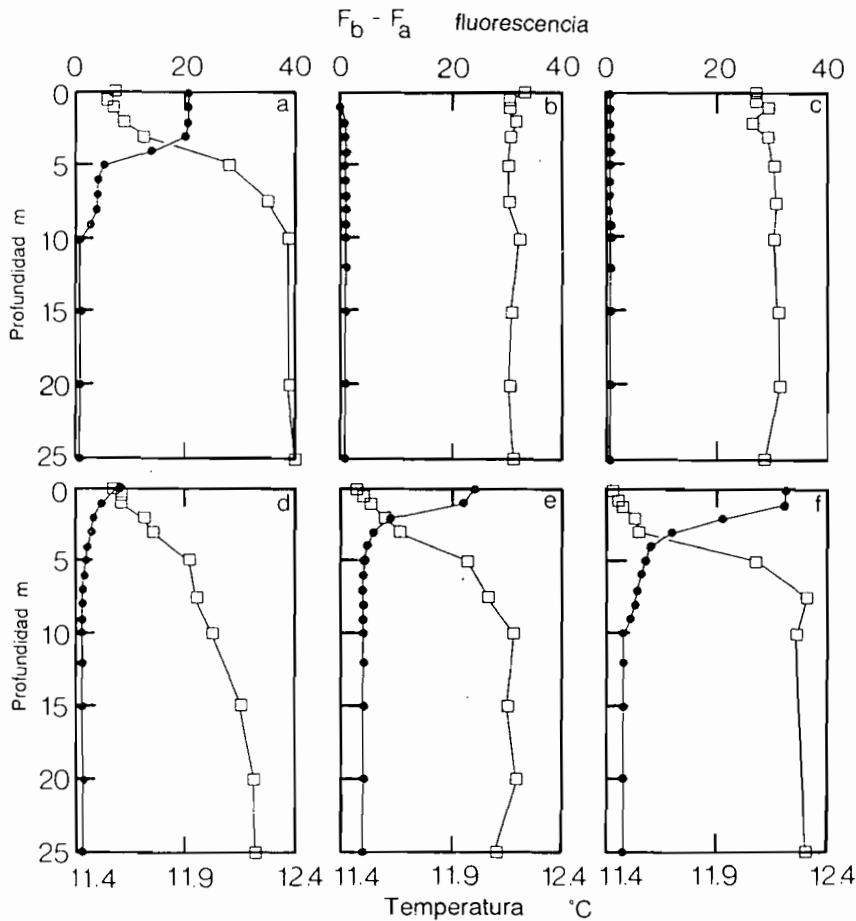


Fig. 8. - Ciclo de temperaturas y disminución de la fluorescencia, el 21 y 22 de julio de 1982, en el Lago Mayor. a) A las 16:30 el 21 de julio; b a f) el 22 de julio; b) 05:30, c) 07:30, d) 09:30, e) 11:30, f) 13:30. Cuadrados : $F_{\text{desp.}} - F_{\text{ant.}}$; círculos negros : temperatura (VINCENT *et al.*, 1984).

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, Zygothryxales) 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.

- 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.), 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.
- 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.
- RICHERSON (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.
- 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, 14 : 78 p., multigr.
- 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.), 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.
- THEREZIE (Y.), 1985. – Contribution à l'étude des algues d'eau douce de la Bolivie. Les Desmidiées. *Nova Hedwigia*, 41 : 505–576, 22 lám.
- THEREZIE (Y.), 1986. – Nouvelle contribution à l'étude des algues d'eau douce de la partie amazonienne de la Bolivie. 1^{ère} partie : Chlorophycées (sauf Desmidiées). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 19 (3–4) : 177–188, 4 lám.
- THEREZIE (Y.), 1986. – Nouvelle contribution à l'étude des algues d'eau douce de la partie amazonienne de la Bolivie. 2^{ème} Partie : Desmidiées. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 19 (3–4) : 189–205.
- THEREZIE (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.
- THEREZIE (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.