

VI.1 d Producción planctónica primaria y biomasa algal

PETER J. RICHERSON, PATRICK J. NEALE, RENE ALFARO,
XAVIER LAZZARO, WARWICK VINCENT, WAYNE WURTSBAUGH

Cada uno de los procesos físicos y biológicos pueden ser importantes para controlar los niveles medios y las fluctuaciones de la producción primaria y de la biomasa algal. Los factores climáticos pueden influir directamente en la variación de la producción (e.g. por fluctuaciones de iluminación), o indirectamente por intermedio del régimen de estratificación (RICHERSON, en este volumen). Los procesos biológicos como los herbívoros del fitoplancton y la competición interespecífica afectan la biomasa, su composición y potencialmente las tasas globales de producción primaria. Los efectos biológicos afectan muy particularmente las tasas globales de producción en un ecosistema limitado en nitrógeno como el lago Titicaca (WURTSBAUGH *et al.*, en este volumen), si es que afectan el potencial de reproducción de las cianobacterias fijadoras de nitrógeno. La importancia relativa del control de la producción primaria fitoplanctónica por los factores físicos y bióticos ha sido discutida recientemente de una manera extensiva en el marco de las hipótesis llamadas "top down" (aspecto biótico) o al contrario "bottom up" (aspectos físicos y químicos) (CARPENTER y KITCHELL, 1984; HARRIS, 1986). Los lagos tropicales deberían así mostrar relativamente más efectos de control "top down" que los lagos situados en latitudes más elevadas ya que su ciclo estacional, disminuido en los trópicos, reduce la variación de los importantes factores físicos responsables de las variaciones del fitoplancton, que comprenden la iluminación, la temperatura y los refuerzos de estratificación.

Descripción de los estudios y métodos

Se efectuaron tres estudios de la producción primaria y de la biomasa fitoplanctónica, de una duración de un año o más, en las diferentes cuencas del lago Titicaca. RICHERSON *et al.* (1977) realizaron el primero de estos estudios en el Lago Mayor en 1973. Este programa de trabajo fue prolongado un año para el estudio de la producción fitoplanctónica y un tiempo más largo para el control de otros parámetros, efectuado por los investigadores del Instituto del Mar del Perú.

LAZZARO (1981, 1982) realizó un estudio similar en el Lago Menor (Huiñaimarca) en 1979-80. En 1981-1982, RICHERSON *et al.* (1986) y VINCENT *et al.* (1986) efectuaron estudios paralelos de variación de producción y de biomasa en el Lago Mayor y en la bahía polimíctica y poco profunda de Puno. Todos estos estudios estimaron la biomasa de carbono fitoplanctónico aplicando la ecuación de regresión de MULLIN *et al.* (1966) a las evaluaciones del volumen de células (a partir de enumeraciones) y utilizando las medidas de producción primaria por el método *in situ* al ^{14}C . Con excepción de estimaciones de deficiencias en nitrógeno y fósforo, en 1973, estos tres estudios dieron también lugar a la medida de una serie relativamente completa de factores físicos y químicos, utilizando métodos estándar. Los detalles de los trabajos se encuentran en las publicaciones de origen.

Por lo tanto nuestra comprensión de los procesos de variación de la producción fitoplanctónica en el lago Titicaca se limita a 4 años para el Lago Mayor y mucho menos para la bahía de Puno y el Lago Menor. Algunos datos suplementarios existen para el Lago Mayor y para los años 1984-85 (ALFARO y RONCAL, comun. pers.) y para el período 1985-88 (ILTIS, en este volumen).

ORSTOM Fonds Documentaire

N° : 36620, ex 2

Cote : A

El Lago Mayor

La figura 1 presenta los perfiles de producción primaria para el año 1973. El cuadro 1 presenta los parámetros estadísticos de base describiendo la fotosíntesis en el Lago Mayor, en 1973 (promedios anuales; para más detalles véanse RICHERSON *et al.*, 1977). La figura 2 muestra el nivel de producción primaria para los años 1973-75 y 1981-82.

La productividad del Lago Mayor era moderadamente elevada durante estos años, alcanzando en promedio un poco más de $1 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. El epilimnio de este gran lago siendo más profundo que la zona eufótica, la producción de fitoplancton se diluye en un gran volumen de agua. Debido a esto, la producción por unidad de volumen de agua es relativamente baja ($5 - 30 \text{ mg C m}^{-3} \text{ h}^{-1}$) y la profundidad del máximo de fotosíntesis es relativamente elevada ($3 - 10 \text{ m}$).

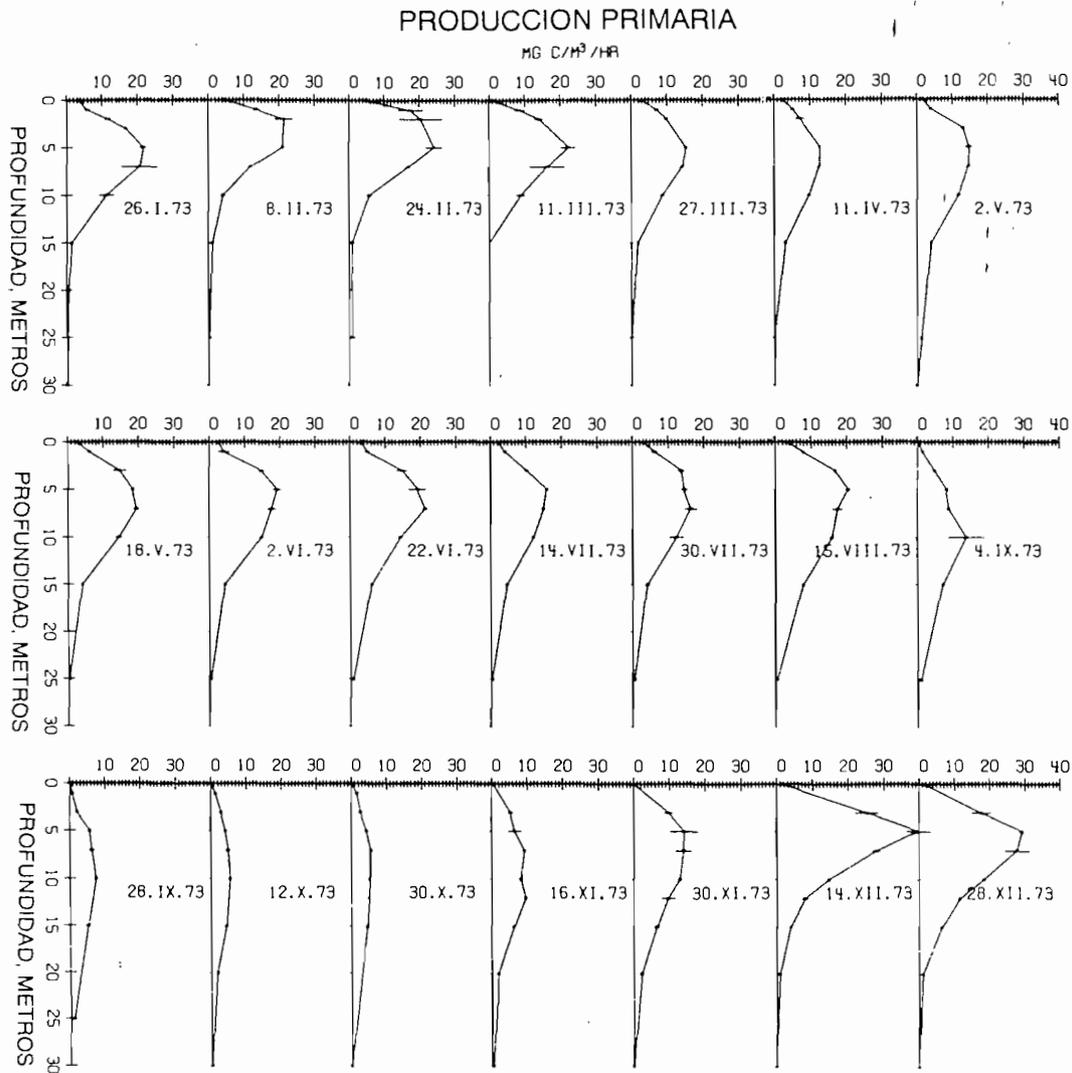


Fig. 1. - Perfiles verticales de asimilación diaria neta de ^{14}C estimando la fotosíntesis en el Lago Mayor en 1973 (botella clara menos botella negra). Las barras indican las variaciones entre las dos botellas claras utilizadas (RICHERSON *et al.*, 1977).

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 obscuridad. Las biomasa fueron calculadas a partir de la suma de algas utilizando el método de MULLIN *et al.*, 1986. R fue medido en el Lago Mayor con un solarígrafo Belfort, pero con un sensor PAR (n = 8 solamente), en el Lago Menor. P_{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.

LAGO TITICACA

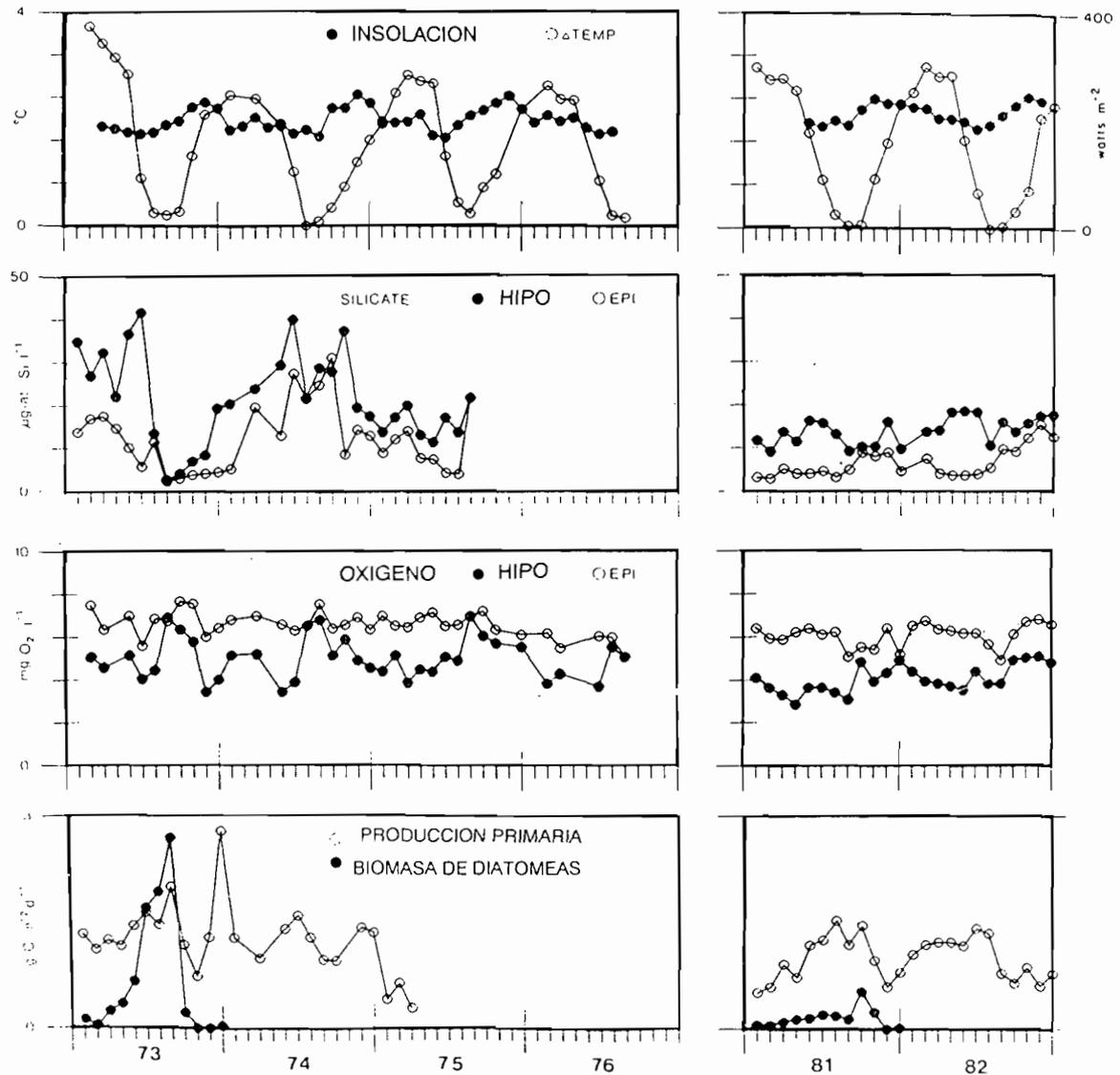


Fig. 2. - Series de promedios mensuales de datos limnológicos básicos del lago Titicaca. Δ temp. es la diferencia entre la temperatura a 10 metros de profundidad y las temperaturas del hipolimnio profundo, a 150 m (RICHESON *et al.*, 1986).

El Lago Menor

La figura 3 presenta los perfiles verticales de producción primaria obtenidos a cuarenta metros de profundidad en la fosa de Chúa y la figura 4 presenta los mismos datos para la estación de Sukuta a 6 metros de profundidad. La figura 5 muestra los tipos de variación obtenidos por la producción primaria en estas dos estaciones, en función de diversos parámetros y durante el transcurso del estudio. El cuadro 2 proporciona la lista de parámetros estadísticos medios que describen la producción en la fosa de Chúa.

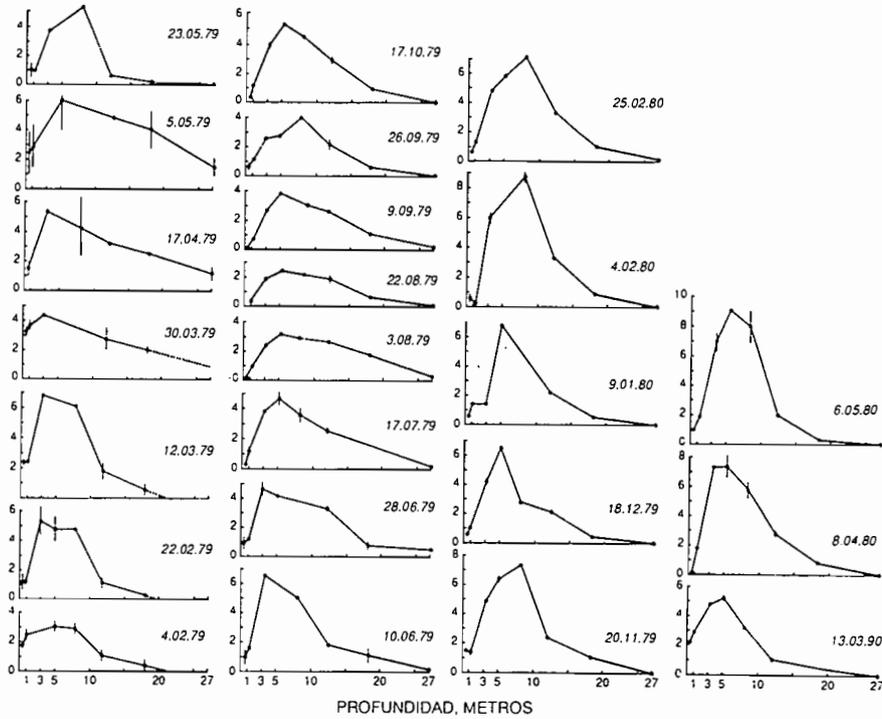


Fig. 3. - Perfiles de las estimaciones de fotosíntesis, como en la figura 1, para la estación fosa de Chúa, en el Lago Menor (LAZZARO, 1981).

Profundidad de producción óptima y transparencia medida con disco de Secchi (Z_e), ajustamiento visual

$$Z_{opt} = 1.06 Z_e \text{ (Fosa de Chúa, } n = 22)$$

$$Z_{opt} = 0.45 Z_e \text{ (Sukuta } n = 8)$$

Concentración de clorofila (B_{clo}) y producción a la profundidad óptima (P_{opt})

$$\log P_{opt} = 0.46 \log B_{clo} + .54 \text{ (Chúa + Sukuta, } n = 26, r = .68, p < .001)$$

Producción específica óptima ($C_{opt} = P_{opt}/B_{clo}$) y B_{clo}

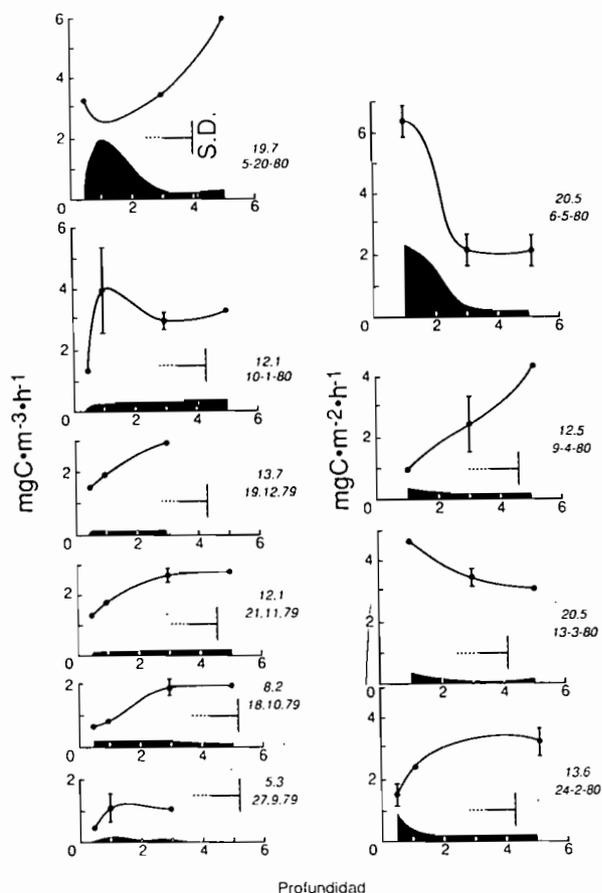
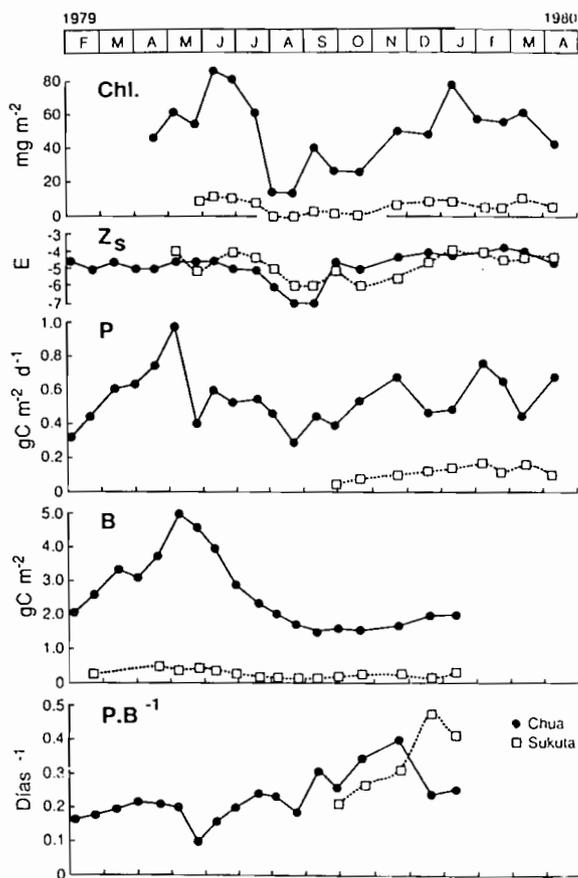
$$\log C_{opt} = -0.53 \log B_{clo} + 0.54 \text{ (Chúa + Sukuta, } n = 26, r = .73, p < .001)$$

Dispersión vertical de la fotosíntesis ($Z_i = \text{Producción por hora}/P_{opt}$), transparencia con disco de Secchi y coeficiente de extinción (E)

$$\log Z_i = 0.62 \log Z_e + 0.64 \text{ (Chúa, } n = 21, r = .42, p < .05)$$

$$Z_i = -76.8 E + 31 \text{ (Chúa, } n = 5, r = -.93, p < .001)$$

Cuadro 2. - Relaciones estadísticas entre la producción primaria y algunos parámetros físicos en el Lago Menor.

**A****B**

A - Fig. 4. - Perfiles verticales de las estimaciones de la fotosíntesis en la estación poco profunda de Sukuta, en el Lago Menor. La asimilación en las botellas oscuras está marcada con negro (LAZZARO, 1981).

B - Fig. 5. - Variaciones en el tiempo de parámetros limnológicos importantes en las estaciones de Chúa y de Sukuta, en el Lago Menor. Chl. es la cantidad de Clorofila determinada por espectrofotometría. Z_s es la transparencia medida con el disco de Secchi (LAZZARO, 1981).

LAZZARO (1982) analizó la relación existente en el Lago Menor entre numerosas medidas de la fotosíntesis y los parámetros físicos. El cuadro 2 resume sus resultados. Estos datos pueden utilizarse para verificar la validez del modelo de producción de TALLING (1957) en un sistema verticalmente bien mezclado. En este modelo, Z_i debería estimar la profundidad donde la producción es la mitad de Z_{opt} . El promedio y el intervalo de confianza de 95 % para esta relación es $1,07 \pm 0,27$, que indican un buen ajuste. Si se tiene en cuenta que el modelo está bien ajustado, puede estimarse I_k , pendiente inicial de la curva de irradianza fotosintética. Los datos de irradianza de superficie (porción fotosintéticamente activa del espectro) existen sólo para cuatro fechas, el intervalo de confianza de 95 % para I_k es bastante amplio ($1,59 < I_k < 5,48 \text{ J cm}^{-2} \text{ h}^{-1}$).

Existen contrastes interesantes entre los datos del Lago Menor y los del Lago Mayor (cuadro 1). La producción primaria media es mucho más débil en el Lago Menor, alcanzando en promedio sólo 0,56 g C m⁻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 hipolimnio de la fosa de Chúa, sólo significa quizás que el período 1979-80 estudiado por LAZZARO fue un período de producción anormalmente bajo. Nuestro conocimiento limitado de las variaciones que existen en el Lago Mayor (ver más adelante) nos hace pensar que en este lugar pueden existir años con una producción tan baja como la mitad del promedio indicado en el cuadro 3. Finalmente, la columna de agua poco profunda y bien iluminada que caracteriza al Lago Menor puede privar al zooplancton herbívoro de una protección de la depredación diurna, protección de la que en cambio disponen los elementos planctónicos migradores en el Lago Mayor. Las tasas de pastoreo más bajas en el Lago Menor pueden provocar una renovación de la biomasa inferior, y así una relación P/B más débil. Es evidente que se necesitan trabajos complementarios para resolver este problema.

Lago	Latitud	N	df Meses	Años	Varianza % años	% meses	Total	K/X Años	Meses	Promedio global
<i>George</i>	0°									
1) Clorofila a		36	11	3	14	40	9581	0.09	0.15	411.5 mg Clz m ⁻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 epilimnio		54	11	4	39**	8	45.8	0.43	0.20	9.69 µg-at l ⁻¹
4) Silicato en el hipolimnio		54	11	4	31**	19	78.9	0.27	0.21	18.14 µg-at l ⁻¹
5) Oxígeno en el epilimnio		60	11	5	39**	13	0.300	0.06	0.03	6.38 mg l ⁻¹
6) Oxígeno en el hipolimnio		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).

Bahía de Puno

La figura 6 muestra el tipo de producción observado en la bahía de Puno en 1981–82. La producción media para este período de dos años fue de $0,82 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, similar a la de $1,02 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$ registrada durante el mismo período en el Lago Mayor. Los perfiles verticales de producción primaria son muy similares de aquéllos obtenidos para la fosa de Chúa y el Lago Mayor con una inhibición superficial siempre presente, un máximo establecido a profundidades moderadas (3 a 7 metros) y una limitación de la luz aumentando notablemente por debajo de Z_{opt} . Como se muestra en la figura 6, las tasas fotosintéticas cerca del fondo varían de 0 a 40 % del máximo, en función de la transparencia. La bahía de Puno es polimíctica (cf. cap. V.5), y en ocasiones se encuentra estratificada en el interior de la zona eufótica. VINCENT *et al.* (1986), mostraron que la estratificación ocasionaba algunas veces la formación de un máximo de clorofila en profundidad, en el interior y debajo de la capa estratificada, así como una producción más fuerte en la región de iluminación limitada que en condiciones de ausencia de estratificación. En ciertos períodos de fines de 1982, la curva de producción fue bimodal. Estas condiciones de aguas relativamente claras se reflejan en la figura 6 por la fuerte producción existente a 24 metros de profundidad, de septiembre a noviembre de 1982.

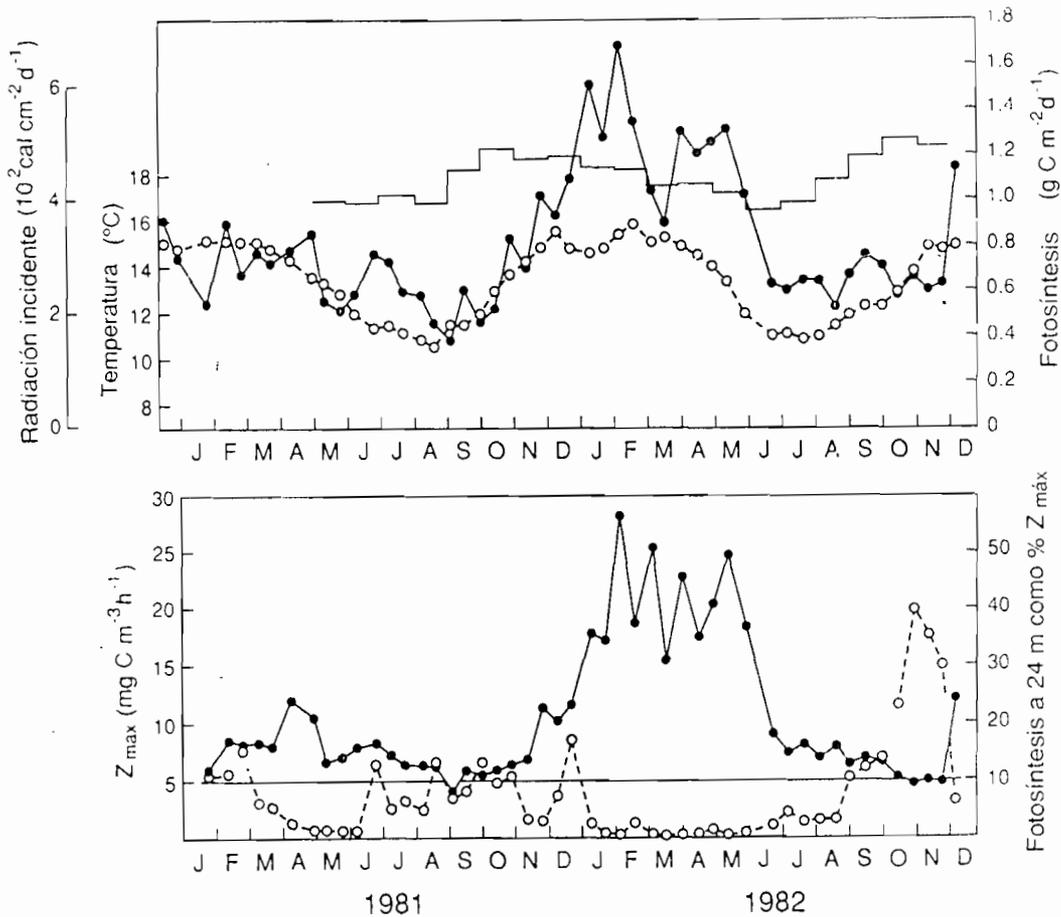


Fig. 6. - Fotosíntesis y otras variables limnológicas importantes en la bahía de Puno. (a) Producción diaria (círculos negros), temperaturas a 4 m (círculos claros) y promedio mensual de la radiación incidente (línea fina). (b) Tasa de fotosíntesis máxima ($F_{\text{máx}}$, círculos negros) y fotosíntesis a 24 m, en porcentaje de $F_{\text{máx}}$ (círculos claros). La línea horizontal está trazada a 10 % de $F_{\text{máx}}$ (VINCENT *et al.*, 1986).

VINCENT *et al.* (1986) examinaron los controles ejercidos sobre la fotosíntesis por los nutrientes y la luz, en la bahía de Puno. Las relaciones N/P eran inferiores a 10/1 durante el período de estudio, y, experiencias realizadas, en el Lago Mayor, con aportes en nutrientes (CARNEY, 1984; WURTSBAUGH *et al.*, 1985) así como con medidas fisiológicas de limitación de nutrientes (VINCENT *et al.*, 1984 a), mostraron de una manera general que la fotosíntesis estaba limitada por el nitrógeno (cf. cap. V.7). De acuerdo con este resultado experimental, el máximo de fotosíntesis y su valor total por unidad de superficie correspondían exactamente a un período de fijación de nitrógeno (diciembre de 1981-junio de 1982). Durante este período, la producción dobló con relación a los valores medidos anteriormente, durante la mayor parte de 1981 y el segundo semestre de 1982. Como la figura 6 lo indica, la producción por unidad de superficie estaba estrechamente correlacionada con la intensidad de luz en la superficie, en 1981 ($r = +0,85$; $p < 0,01$, un mes de intervalo), pero la relación no fue significativa en 1982 debido al pico de fijación del nitrógeno. Nada indica que la circulación de la época seca en el Lago Mayor tenga de un año al otro algún efecto sobre la producción en la bahía de Puno.

Análisis comparado de los tipos de variación de la producción y de las variables de las cuales depende

Las tres sub-cuencas del lago tienen un comportamiento bastante independiente. El Lago Menor está unido al Lago Mayor solamente por el estrecho de Tiquina y presenta una composición en iones mayores bastante diferente (LAZZARO, 1981; CARMOUZE, cap. V.6). La conexión entre el Lago Mayor y la bahía de Puno es relativamente ancha, y no hay diferencias marcadas en la composición química del agua. A pesar de eso, los tipos de producción en los dos últimos sistemas, a 0, 1 y 2 meses de intervalo, no están correlacionados (VINCENT *et al.*, 1986). El pico de producción de 1982 debido a la fijación del nitrógeno por las cianobacterias existía en los dos lagos, pero con una cronología un poco diferente. La producción en el Lago Mayor resulta de la circulación profunda en esta cuenca durante varios años, pero aparentemente la bahía de Puno no recibió suficientes nutrientes de la cuenca principal por advección o difusión, para que la producción haya sido estimulada en 1981 ó 1982.

RICHERSON *et al.* (1986), RICHERSON y CARNEY (1988) y VINCENT *et al.* (1986) examinaron los tipos de variaciones estacionales e interanuales de la producción primaria así como otras variables, en el Lago Mayor y en la bahía de Puno, con diferentes aproximaciones estadísticas. Estos estudios compararon los tipos de variaciones en el Titicaca con los de otros lagos templados y tropicales. VINCENT *et al.* (1986) examinaron la relación entre la variación de la intensidad luminosa y la variación de la producción primaria en 12 sistemas tropicales y 11 templados. Los sistemas tropicales tenían una variabilidad mucho más fuerte de su producción con relación a las variaciones de la luz, que los lagos templados. Muchos lagos tropicales, incluyendo la bahía de Puno y el Lago Mayor, tenían una variabilidad de la producción primaria más elevada que la de la radiación solar incidente (alcanzando en promedio 14,44). Los lagos templados mostraban una gama de variación más limitada, alcanzando esta relación 1,8 como promedio. Además, la correlación general entre la radiación solar incidente mensual y la producción primaria mensual (escalonada por el promedio anual en cada lago) era grande y significativa para todos los lagos templados ($n = 160$, $r = +0,57$, $p < 0,01$), mientras que era pequeña y no significativa para los sistemas tropicales ($n = 150$, $r = +0,57$, $p > 0,05$). Un examen más detallado de los datos confirmó este resultado general. De 13 años de datos sobre los lagos tropicales, cinco años mostraron correlaciones significativas ($p < 0,05$) a intervalos de cero, uno o dos meses. Sin embargo, las correlaciones eran positivas para solamente dos de estos años (incluyendo la bahía de Puno en 1981, como mencionado anteriormente). En cambio, once de los catorce años relativos a los lagos templados mostraron correlaciones significativas, por lo menos para un intervalo, y sólo una de ellas era negativa. En los lagos más templados, la producción primaria está fuertemente marcada por el ciclo estacional, pero como la amplitud de este ciclo disminuye en los trópicos, este efecto tiende a desaparecer.

RICHERSON *et al.* (1986) y RICHERSON y CARNEY (1988) examinaron la hipótesis de una débil distribución estacional, con datos físicos, químicos y biológicos del Lago Mayor que abarcaban series multianuales (fig. 2). Los conjuntos de datos multianuales fueron agrupados, para comparación, con cuatro juegos de datos provenientes de otros lagos templados y tropicales (lagos George, Leven, Washington y Tahoe). Se analizaron los datos medios mensuales utilizando un análisis de varianza a dos vías (ANOVA), para estimar la variabilidad entre los meses (estacionalidad) y los efectos interanuales. RICHERSON y sus colaboradores evaluaron también las funciones de autocorrelación para estas series temporales. Los resultados son bastante decepcionantes. En el análisis ANOVA (cuadro 3), el Lago Mayor muestra una gran distribución estacional de su condición física, con efectos mensuales dominantes. En contraste, las variables químicas y biológicas (con excepción de la biomasa de las diatomeas) variaban mucho menos en función de las estaciones y la mayoría de las veces de manera no significativa. Empero, la variación entre los años es grande para tales variables (nuevamente con excepción de las diatomeas). RICHERSON y CARNEY (1988) extendieron este análisis a la biomasa, a la diversidad y a las medidas de tasas de sucesión. Los esquemas eran idénticos; todas las variables mostraron una gran y significativa variación entre los años. Sólo la diversidad mostró un efecto anual fijo, significativo, como resultado de una tendencia a una débil diversidad durante el período medio de estratificación producido durante los tres años de observación. RICHERSON (datos no publicados) examinó también los otros grupos mayores de algas, y las diatomeas son el único grupo para el cual el ANOVA detecta un efecto mensual significativo. Los datos biológicos provenientes de la comparación de los lagos templados (cuadro 3) muestran efectos mensuales notablemente significativos, más elevados que los efectos interanuales, con excepción de Tahoe donde la eutrofización, ligada tanto a los cultivos ribereños como a los inviernos relativamente asoleados, reduce el efecto de estacionalidad.

Los análisis de autocorrelación confirman estos resultados (fig. 7). En las series temporales con fuerte estacionalidad, la función de autocorrelación es significativamente negativa con intervalos de 6 meses (invierno y verano son muy diferentes), mientras que existe un pico significativamente positivo en el intervalo de 12 meses (un año es muy parecido al otro). Las variables físicas del Lago Mayor muestran un ritmo fuertemente estacional, como sucede clásicamente con las variables biológicas en los lagos templados como por ejemplo el Loch Leven. En cambio, la producción en el Lago Mayor y la clorofila en el lago George no muestran ningún signo estadísticamente significativo de estacionalidad, aunque existe el indicio de la existencia de un ciclo de 6 meses en cada uno de los dos sistemas. Para el Lago Mayor, un ciclo de 6 meses puede estar relacionado con la pequeña tendencia de la producción en presentar un pico durante el máximo de estratificación (debido a la fijación de nitrógeno que ocurre en esa época), o durante el período de mínimo de estratificación (debido al reciclaje de los nutrientes desde el hipolimnio).

En el Lago Mayor, una proporción relativamente grande de la variación no puede ser explicada ni por efectos mensuales, ni por efectos anuales en el ANOVA, y se revela como autocorrelaciones significativas, a uno o dos meses de intervalo. En los dos lagos templados más típicos mencionados en la comparación de RICHERSON *et al.*, los efectos estacionales e interanuales representan una gran proporción de la variación en todas las series. Esto refleja la tendencia presentada por las variaciones biológicas y químicas que surgen como eventos "pseudo-estacionales" de una duración de uno a tres meses. Para cada año tomado individualmente, esto se presenta en ocasiones bajo la forma de ciclos estacionales clásicos de la zona templada, pero estos esquemas evolutivos no se repiten de un año al otro.

Por otro lado, deseamos terminar estas observaciones con una advertencia. A partir de datos no publicados e incompletos procedentes de otros años, es obvio que el lago varía al sobrepasar los límites de los datos que acabamos de analizar. ALFARO y RONCAL así como ILTIS (comunicaciones personales) observaron un largo episodio de baja producción y de biomazas débiles, asociadas a una fuerte transparencia, en el Lago Mayor durante los años 1984 a 1988. Cada uno de ellos presenta un gran número de mediciones de transparencias con el disco de Secchi, que sobrepasaban los diez metros, con un máximo de casi 20 metros, mientras que en los estudios

anteriores transparencias de más de 10 metros eran raramente señaladas. La producción y la biomasa del fitoplancton eran entonces sólo una fracción de los valores medios presentados en este artículo. Nuestra comprensión de la variabilidad interanual de los lagos temperados, así como también de los tropicales, es aún muy incompleta. Sería urgente obtener series de datos más largos y más completos a partir de lagos como el Titicaca, tanto para ayudar a la explotación de los recursos locales como para responder preguntas básicas en relación a los efectos del cambio de clima y fenómenos similares.

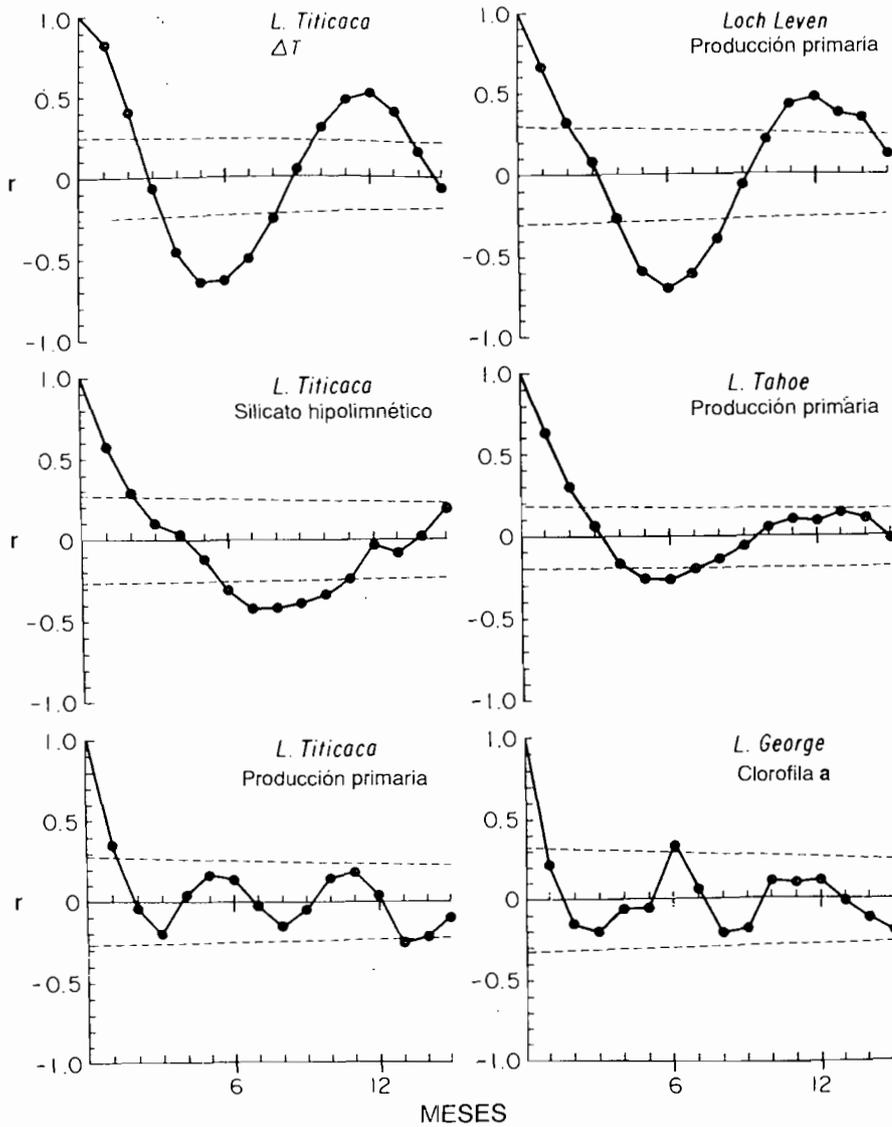


Fig. 7. - Funciones de auto-correlación para series de datos relativos al Lago Mayor y comparación con lagos tropicales y temperados. El eje vertical da el valor de la autocorrelación (r) en función de los intervalos mensuales, sobre el eje horizontal. Las líneas discontinuas delimitan la zona en la cual deben situarse el 95 % de las autocorrelaciones de cada serie de datos, a partir de series tomadas al azar (RICHERSON *et al.*, 1986).

Inhibición superficial de la fotosíntesis

Como se muestra en los perfiles presentados en los párrafos anteriores, la producción primaria en todas las sub-cuencas del lago Titicaca se caracteriza normalmente por una inhibición superficial, un máximo de producción en los alrededores de 5 metros y una disminución exponencial por debajo de esta profundidad. Un problema planteado por los perfiles de este tipo es relativo a la significación y a la realidad de la superficie de inhibición, encima de $Z_{\text{máx}}$. Este efecto, llamado foto-inhibición, es el resultado de fuertes intensidades luminosas. La foto-inhibición toma un poco de tiempo para desarrollarse y en las experiencias con botellas móviles concebidas para reproducir la mezcla en el hipolimnio de los lagos, ella es eliminada o notablemente reducida (JEWSON y WOOD, 1975; MARRA, 1978). Además, como ha sido mencionado por RICHERSON en este volumen, la estratificación diurna en la parte superior de los metros de la columna de agua, debida a las mismas fuertes intensidades luminosas que causan la foto-inhibición en las experiencias en botellas fijas, reduce también la mezcla a bajas profundidades durante las horas diurnas.

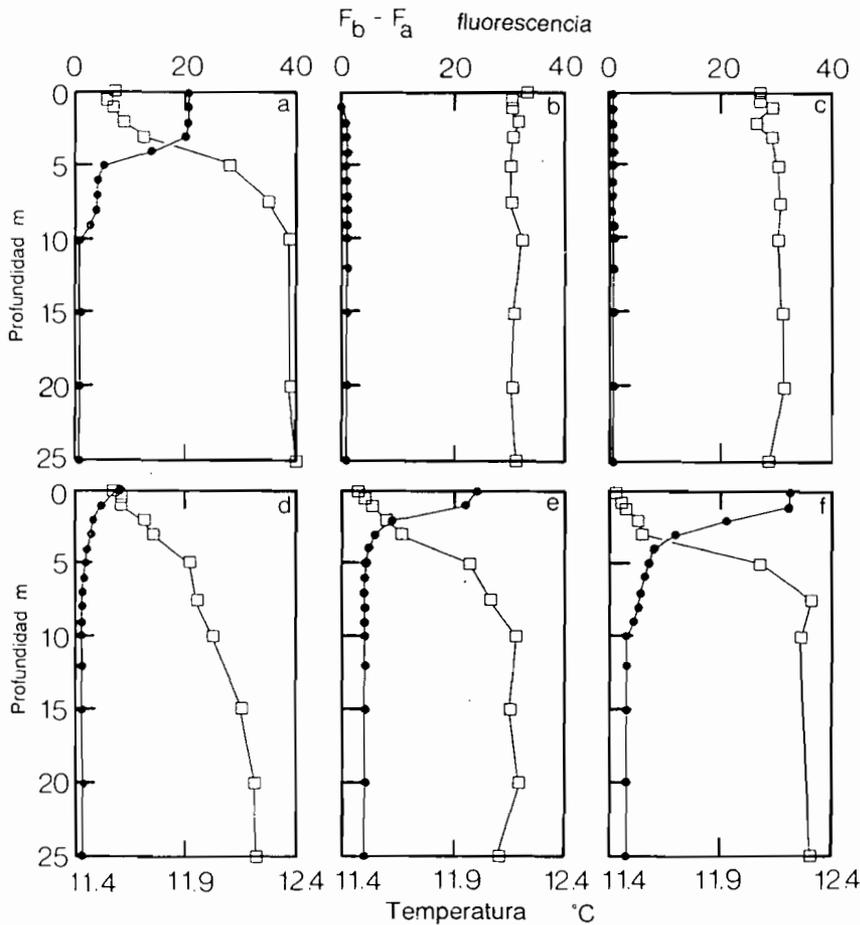


Fig. 8. - Ciclo de temperaturas y disminución de la fluorescencia, el 21 y 22 de julio de 1982, en el Lago Mayor. a) A las 16:30 el 21 de julio; b a f) el 22 de julio; b) 05:30, c) 07:30, d) 09:30, e) 11:30, f) 13:30. Cuadrados : $F_{\text{desp}} - F_{\text{ant}}$; círculos negros : temperatura (VINCENT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

VINCENT *et al.* (1984 b) y NEALE y RICHERSON (1987) utilizaron el veneno DCMU, que bloquea la reoxidación de los intermediarios del Fotosistema II (PS II), como medio de medida fisiológica del estado de las células algales. Cuando se administra el DCMU, la luz no puede ser utilizada para producir electrones en el centro de reacción, y en consecuencia es perdida por la fluorescencia de la clorofila. Luego, el DCMU aumenta la fluorescencia de las células vivas. Sin embargo, el centro de reacción del PS II está inactivo durante la fotoinhibición, no produce electrones, y el DCMU cesa de aumentar la emisión de fluorescencia. En el lago Titicaca, hay un aumento mínimo de la fluorescencia *in vivo* en las poblaciones algales situadas cerca de la superficie, después de la adición de DCMU, pero las poblaciones próximas de $Z_{\text{máx}}$ muestran un aumento máximo de la fluorescencia bajo efecto del DCMU. De esta manera, en la superficie, el DCMU no aumenta mucho la fluorescencia debido a la fotoinhibición, como sucedió en el caso de una inactivación del PS II. La figura 8 muestra un ejemplo del ciclo diario de inhibición y recuperación, medido por la diferencia entre la fluorescencia antes ($F_{\text{ant.}}$) y después ($F_{\text{desp.}}$) de usar el DCMU. NEALE y RICHERSON realizaron una serie de experimentaciones con el fin de cuantificar la dinámica de la inhibición y de la recuperación durante un ciclo diurno, en el Lago Mayor. Para 8 días de experimentación diferentes, fueron realizadas incubaciones experimentales a corto plazo, en las cuales algas procedentes de la parte poco profunda (3 a 5 m) y profunda (15 a 20 m) de la zona eufótica fueron incubadas a diversas intensidades de luz. Estas experimentaciones mostraron que la inhibición de la asimilación del ^{14}C seguía de manera muy paralela la reducción del aumento de fluorescencia por el DCMU. El proceso de inhibición es bastante rápido, con un lapso de tiempo de algunos minutos, mientras que la reconstitución es lenta, necesitando horas. Luego, la capacidad fotosintética de una célula algal disminuye hasta un nivel determinado por la más fuerte intensidad luminosa a la cual está expuesta durante el ciclo diario, y no recupera significativamente después de la llegada de la obscuridad.

Estos resultados muestran que la estratificación diurna, por lo menos en el lago Titicaca, aunque probablemente también en muchos otros sistemas sometidos a condiciones de iluminación intensa, es suficientemente fuerte para exponer las poblaciones fitoplanctónicas poco profundas a intensidades luminosas inhibitorias. La experimentación tradicional con una botella fija es aún válida, para evidenciar los efectos de la fotoinhibición. Se puede suponer que las poblaciones algales se adaptan a las fuertes intensidades luminosas y eliminan el efecto de la fotoinhibición. La mezcla nocturna (cf. cap. V.5) impide a la comunidad de separarse en formas adaptadas sea a las fuertes o a las débiles luminosidades, como sucede con el sol y con la sombra para las hojas de las plantas terrestres. Por lo tanto, la fotoinhibición del plancton es quizás un compromiso inevitable causado por la necesidad para los medios planctónicos en adaptarse a las débiles condiciones medias de luz.

Conclusión

El lago Titicaca presenta un nivel y un tipo de producción primaria prácticamente tropical, a pesar de las modificaciones propias a su altitud. BRYLINSKY y MANN (1973) estimaron las ecuaciones de regresión que describen las características de la producción global en los lagos. Su más simple ecuación, basada solamente en la latitud y en la altitud, vaticina ($R^2 = 0,49$; $n = 93$) que la producción del lago Titicaca debería ser de $0,90 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Una segunda ecuación basada en la latitud, la altitud, la radiación incidente visible, la escala de duración del día, la temperatura del aire y las precipitaciones ($R^2 = 0,58$; $n = 84$) predice un valor de $1,26 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$. Los valores medidos del Lago Mayor ($1,13 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$, promedio de 4 años según el cuadro 3), del Lago Menor ($0,56 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) y de la bahía de Puno ($0,82 \text{ g C m}^{-2} \text{ d}^{-1}$) son relativamente próximos de estas predicciones. Incluso el valor para el Lago Menor no es tan alejado si se considera las inevitables incertidumbres inherentes a una comparación tan amplia. El lago podría

describirse como moderadamente eutrófico basándose en su producción anual total, comparado a otros lagos a nivel mundial. Además, su posición cerca a la recta de regresión dada su situación física (particularmente la larga época tropical de crecimiento), sugiere que la designación como "mesotrófica" es más apropiada.

El tipo de variación en el tiempo de la producción primaria del lago Titicaca es extraño, particularmente cuando cesa de ser típico de los grandes lagos tropicales profundos. A pesar de las variaciones estacionales de los factores físicos, la reducida variación física global del lago que resulta parece que no ocasiona ningún ciclo estacional marcado de los procesos biológicos. Contrariamente a lo que ocurre en los lagos de altura elevada, la distribución estacional en el sentido de un ciclo bien marcado de 12 meses está totalmente ausente. Comparando con los lagos templados, la variación total es un poco reducida, la variación interanual es comparable, y la parte de las variaciones que no pueden ser explicadas por los factores analizados en el presente trabajo es netamente más fuerte. Se deberían comprobar en futuros estudios dos hipótesis. (1) Sutiles mecanismos físicos y químicos pueden controlar las variaciones de producción primaria y otros factores biológicos. (2) Interacciones biológicas tales como la relación presas-depredadores y los procesos de competición pueden generar variaciones endógenas, posiblemente de tipo caótico. Estas ideas están estrechamente relacionadas con las hipótesis llamadas "top down" (de la superficie de la cadena trófica hacia el fondo) asociadas a los procesos biológicos, con relación a las llamadas "bottom up" (del fondo hacia la superficie), asociadas a los procesos físicos. Estas hipótesis conciernen los factores más importantes que rigen los procesos de regulación del plancton, estudiados de manera regular e intensiva por los limnólogos de zonas templadas (CARPENTER *et al.*, 1985; HARRIS, 1986). RICHERSON y CARNEY (1988) emiten la hipótesis que dinámicas complejas (por ejemplo de tipo caótico) podrían ser responsables, en el lago Titicaca, de variaciones acíclicas intra e interanuales. El lago Titicaca es el lugar ideal para estudiar tales efectos. Tiene tres cuencas contrastadas que sirven de comparación, y sus temperaturas medias son muy similares a las de los lagos más estudiados de zonas templadas. Posee efectos físicos violentos fácilmente detectables, pero que aparentemente no representan una señal suficientemente fuerte para dominar los procesos biológicos y químicos. Si en este lago los procesos biológicos tienen sus propias dinámicas, que generan sus propias variaciones, éstas deben estar absolutamente disociadas de todo control por fenómenos físicos. Hay que alentar la colección de datos, a largo plazo que serían muy útiles para verificar estas hipótesis u otras similares.

Es también de suma importancia comprender las causas de variación en el lago Titicaca para fines aplicados. Con toda evidencia el lago Titicaca es menos variable que los lagos templados, por el simple hecho de que presenta una distribución estacional menos previsible. Sin embargo, es lógico pensar que, de un año al otro, las variaciones son bastante importantes para tener una incidencia sobre la explotación de los recursos bióticos. Nuestros datos sólo abarcan algunos años y no reflejan las variaciones a largo plazo que pueden, por ejemplo, ser inducidas por los cambios de nivel y por otros fenómenos parecidos. Es sabido que algunos años presentan valores de transparencia, de producción y de biomasa fitoplanctónica diferentes de las series de datos analizadas aquí.

Agradecimientos

Agradecemos a todas las personas que nos ayudaron en los diferentes proyectos de estudio limnológico que permitieron realizar este capítulo. Los que contribuyeron particularmente a esta redacción son : A. ARDILES, E. BUSTAMANTE, E. FARFAN, T. KITTEL, H. TREVIÑO, C. WIDMER, T. SOMMER y M. TAYLOR. J. VERA, L. GONZALES-MUGABURU, E. WILHELM, A. LANDA y su personal fueron de una gran ayuda en numerosas ocasiones. Agradecemos especialmente al personal de campo que nos ayudó en el lago : P. CASTILLO, P. FLORES, V. ANGELES, J. QUISPE, V. VILLEGAS y A. APARICIO. Este trabajo fue financiado por la National Geographic Society, la National Science Foundation, la Estación de Agricultura Experimental de la Universidad de California y el Instituto del Mar del Perú.

Referencias

- ACOSTA POLO (J.), PONCE HERRERA (A.), 1979. – Las algas superficiales del Lago Titicaca (Departamento de Puno, Perú). Univ. Nac. Federico Villarreal. Centro Invest. Pesq. Lima, 1 : 5–40.
- BOURRELLY (P.), 1957. – Algues d'eau douce du Soudan français, région du Macina (A.O.F.). *Bull. IFAN, sér. A*, 19 (4) : 1047–1102, 21 lám.
- BOURRELLY (P.), 1970–1972–1980. – Les algues d'eau douce. I. Algues vertes, II. Algues jaunes et brunes, III. Algues bleues et rouges. Boubée, Paris, 572 p., 517 p. y 512 p.
- BRYLINSKY (M.), MANN (K.H.), 1973. – An analysis of factors governing productivity in lakes and reservoirs. *Limnol. Oceanogr.*, 18 : 1–14.
- CARMOUZE (J.P.), AQUIZE JAEN (E.), 1981. – La régulation hydrique du lac Titicaca et l'hydrologie de ses tributaires. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (4) : 311–328.
- CARMOUZE (J.P.), DURAND (J.R.), LEVEQUE (C.), 1983. – Lake Chad. Monographiae biologicae n° 53, Junk. The Hague, 575 p.
- CARMOUZE (J.P.), AQUIZE JAEN (E.), ARZE (C.), QUINTANILLA (J.), 1983. – Le bilan énergétique du lac Titicaca. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 16 (2) : 135–144.
- CARMOUZE (J.P.), ARZE (C.), QUINTANILLA (J.), 1984. – Le lac Titicaca : stratification physique et métabolisme associé. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 17 (1) : 3–12.
- CARNEY (H.J.), 1984. – Productivity, population growth and physiological responses to nutrient enrichments by phytoplankton of Lake Titicaca. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 22 : 1253–1257.
- CARNEY (H.J.), RICHERSON (P.J.), ELORANTA (P.), 1987. – Lake Titicaca (Peru/Bolivia) phytoplankton: Species composition and structural comparison with other tropical and temperate lakes. *Arch. Hydrobiol.*, 110 (3) : 365–385.
- CARPENTER (S.R.), KITCHELL (J.F.), 1984. – Plankton community structure and limnetic primary production. *Amer. Nat.*, 124 : 159–172.
- CARPENTER (S.R.), KITCHELL (J.F.), HODGSON (J.R.), 1985. – Cascading trophic interactions and lake productivity. *Bioscience*, 35 : 634–639.
- COMPÈRE (P.), ILTIS (A.), 1983. – The phytoplankton. In : Lake Tchad. Carmouze, Durand, Lévêque eds., Monographiae Biologicae n° 53, Junk. The Hague : 145–197.
- COUTE (A.), THEREZIEN (Y.), 1985. – Première contribution à l'étude des *Trachelomonas* (Algae, Euglénophyta) de l'Amazonie bolivienne. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 18 (2) : 111–131.
- COUTE (A.), ILTIS (A.), 1988. – Etude en microscopie électronique à balayage de quelques Desmidiacées (Algae, Chlorophyta, Zygothyceae) des lacs andins boliviens. *Cryptogamie, Algologie*, 9 (1) : 13–26.
- FRENGUELLI (J.), 1939. – Diatomeas del Lago Titicaca. *Notas Mus. La Plata*, 4 : 175–196.
- GERMAIN (H.), 1981. – Flore des diatomées. Faunes et flores actuelles, Boubée, Paris, 444 p.
- GILSON (H.), 1939. – The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937. *Trans. Linn. Soc. London*, ser. 3, 1 (1) : 1–116.
- GILSON (H.), 1964. – Lake Titicaca. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 15 : 112–127.
- GUERLESQUIN (M.), 1984. – Contribution à la connaissance des Characées d'Amérique du Sud (Bolivie, Equateur, Guyane française). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (4) : 381–404.
- HARRIS (G.P.), 1986. – Phytoplankton ecology : structure, function, and fluctuation. Chapman and Hall, London, 384 p.
- HAWORTH (E.Y.), HURLEY (M.A.), 1986. – Comparison of the Stelligeroid taxa of the Centric diatom Genus *Cyclotella*. In : Proceedings of the Eighth International Diatom Symposium, 1984, Ricard ed.; Koeltz, Koenigstein : 43–58.

- HEGEWALD (E.), ALDAVE (A.), HAKULI (T.), 1976. – Investigations on the lakes of Peru and their phytoplankton. 1. Review of literature, description of the investigated waters and chemical data. *Arch. Hydrobiol.*, 78 (4) : 494–506.
- HEGEWALD (E.), SCHNEPF (E.), ALDAVE (A.), 1978. – Investigations on the lakes of Peru and their phytoplankton 4: The algae of Laguna Paca with special reference to *Chodatella subsalsa* and *Scenedesmus ellipticus*. *Arch. Hydrobiol.*, suppl. 51 (Algological Studies 21) : 384–392.
- HEGEWALD (E.), SCHNEPF (E.), ALDAVE (A.), 1980. – Investigations on the lakes of Peru and their phytoplankton. 5: The algae of Laguna Piuray and Laguna Huaypo, Cuzco, with special reference to *Franceia*, *Oocystis* and *Scenedesmus*. *Arch. Hydrobiol.*, suppl. 56 (Algological Studies 25) : 387–420.
- HUSTEDT (F.), 1927. – Fossile Bacillariaceen aus dem Loa-Becken in der Atacama-Wüste, Chile. *Archiv. Hydrobiol.*, 18 : 224–251.
- HUSTEDT (F.), 1930. – Die Süßwasser-Flora Mitteleuropas. 10 : Bacillariophyta (Diatomeae). Fischer, Jena, 466 p.
- HUTCHINSON (G.E.), 1967. – A treatise on Limnology. 2 : Introduction to lake biology and the limnoplankton. John Wileys and Sons, New York, 1115 p.
- IDEI (M.), KOBAYASI (H.), 1986. – Observations on the valve structure of freshwater *Diploneis* (Bacillariophyceae), *D. oculata* (Breb.) Cleve and *D. minuta* Petersen. *Söruï, Jap. J. Phycol.*, 34 (2) : 87–93.
- IDEI (M.), KOBAYASI (H.), 1988. – Examination of the Type Specimens of *Diploneis parma* Cl. In : Proceedings of the Ninth International Diatom Symposium, 1986, Round ed. : 397–403.
- ILTIS (A.), 1984. – Algues du lac Titicaca et des lacs de la vallée d'Hichu Kkota (Bolivie). *Cryptogamie, Algologie*, 5 (2–3) : 85–108.
- ILTIS (A.), 1987. – Datos sobre la temperatura, el pH, la conductibilidad eléctrica y la transparencia de las aguas de superficie del lago Titicaca boliviano (1985–1986). UMSA.ORSTOM, La Paz, Informe 3 : 19 p., multigr.
- ILTIS (A.), 1988. – Biomasas fitoplanctónicas del lago Titicaca boliviano. UMSA.ORSTOM, La Paz, Informe 10 : 30 p., multigr.
- ILTIS (A.), 1988. – Datos sobre las lagunas de altura de la región de La Paz (Bolivia). UMSA.ORSTOM, La Paz, Informe 14 : 50 p., multigr.
- ILTIS (A.), 1991. – Algues du lac Titicaca bolivien. *Cryptogamie, Algologie*, 12 (3) : 1–18.
- ILTIS (A.), COUTE (A.), 1984. – Péridiniales (Algae, Pyrrophyta) de Bolivie. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 17 (4) : 279–286.
- ILTIS (A.), RISACHER (F.), SERVANT-VILDARY (S.), 1984. – Contribution à l'étude hydrobiologique des lacs salés du sud de l'Altiplano bolivien. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 17 (3) : 259–273.
- JEWSON (D.H.), WOOD (R.B.), 1975. – Some effects on integral photosynthesis of artificial circulation of phytoplankton through light gradients. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 19 : 1037–1044.
- KITTEL (T.), RICHERSON (P.J.), 1978. – The heat budget of a large tropical lake, Lake Titicaca (Peru–Bolivia). *Vehr. Internat. Verein. Limnol.*, 20 : 1203–1209.
- KOBAYASI (H.), IDEI (M.), 1979. – *Fragilaria pseudogaillonii* sp. nov., a freshwater pennate diatom from Japanese river. *Söruï, Jap. J. Phycol.*, 26 (4) : 193–199.
- KRAMMER (K.), 1980. – Morphologic and taxonomic investigations of some freshwater species of the diatom Genus – *Amphora* Ehr. *Bacillaria*, 3 : 197–225.
- KRAMMER (K.), LANGE-BERTALOT (H.), 1986. – Süßwasserflora von Mitteleuropa. Bacillariophyceae. 1. Naviculaceae. Fischer, Jena, 876 p.
- LANGE-BERTALOT (H.), 1980. – Zur systematischen Bewertung der bandförmigen Kolonien bei *Navicula* und *Fragilaria*. *Nova Hedwigia*, 33 : 723–788.
- LANGE-BERTALOT (H.), KRAMMER (K.), 1987. – Bacillariaceae. Epithemiaceae. Surirellaceae. *Bibliotheca diatomologica*, 15, 289 p.
- LAZZARO (X.), 1981. – Biomasses, peuplements phytoplanctoniques et production primaire du lac Titicaca. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (4) : 349–380.

- LEWIS (W.M. Jr.), 1978. – A compositional phytogeographical and elementary structural analysis of the phytoplankton in a tropical lake. *J. Ecol.*, 66 : 213–226.
- LIBERMAN (M.), MIRANDA (C.), 1987. – Contribución al conocimiento del fitoplancton del Lago Titicaca. Documento de pesca 003, Oldepesca, Lima, 82 p., multigr.
- LÖFFLER (H.), 1960. – Limnologische Untersuchungen an Chilenischen und Peruanischen Binnengewässern. *Ark. Geofysik*, 3 : 155–254.
- LÖFFLER (H.), 1964. – The limnology of tropical high–mountain lakes. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 15 : 176–193.
- LOWE–McCONNELL (R.H.), 1987. – Ecological studies in tropical fish communities. Cambridge University Press, Cambridge, 382 p.
- MANGUIN (E.), 1964. – Contribution à la connaissance des diatomées des Andes du Pérou. *Mem. Mus. Nat. Hist. nat.*, nouvelle série, B, 12 (2) : 4–98.
- MARGALEF (R.), 1983. – Limnología. Omega, Barcelona, 1010 p.
- MARRA (J.), 1978. – Phytoplankton photosynthetic response to vertical movement in a mixed layer. *Mar. Biol.*, 46 : 203–208.
- MARTINOT (J.P.), RIVET (A.), 1985. – Typologie écologique des lacs de haute altitude du parc national de la Vanoise en vue de leur gestion. Parc National de la Vanoise. Min. Environn., 78 p., multigr.
- MEDLIN (L.K.), 1981. – Effects of grazers in epiphytic diatom communities. *In* : Proceedings of the Sixth Symposium on recent and fossil Diatoms 1980, Ross ed., Koeltz, Koenigstein : 399–412.
- MONHEIM (F.), 1956. – Beiträge zur Klimatologie und Hydrologie des Titicaca beckens. *Selbstverl. d. Geograph. Heidelberg*, 1 : 1–152.
- MULLIN (M.M.), SLOAN (P.R.), EPPLEY (R.W.), 1966. – Relationship between carbon content, cell volume and area in phytoplankton. *Limnol. Oceanogr.*, 11 : 307–311.
- MUNAWAR (M.), MUNAWAR (I.F.), 1976. – A lakewide study of phytoplankton biomass and its species composition in Lake Erie, April–December 1970. *J. Fish. Res. Bd. Can.*, 33 (3) : 581–600.
- MUNAWAR (M.), MUNAWAR (I.F.), 1982. – Phycological studies in Lake Ontario, Erie, Huron and Superior. *Can. J. Bot.*, 60 : 1837–1858.
- NEALE (P.J.), 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.