

VI.2 a *Las plantas superiores*

ALINE RAYNAL-ROQUES

Las plantas superiores están representadas por un número muy pequeño de especies en las aguas del lago Titicaca ; esta pobreza es particularmente evidente si se compara esta flora a aquélla, nitidamente más diversificada, de los pequeños lagos de la cordillera, aguas arriba del Titicaca. Esas plantas se reparten en la zona litoral del lago que colonizan hasta una profundidad de 8 a 10 m.

Modo de vida

A primera vista, la vegetación se manifiesta en forma de una aureola de grandes totoras (*Schoenoplectus tatora*) erigidas fuera del agua, creciendo a poca distancia de la orilla; esta ciperácea se desarrolla a una profundidad de 2 a 4,50 m aproximadamente.

Entre la orilla y el cinturón de totora, el agua, cuya profundidad no sobrepasa los 2 a 2,50 m, está poblada por una flora sumergida a la que se superponen en unos sitios algunas especies flotantes. Cerca de la orilla, en una zona de inundación inconstante donde el agua es muy poco profunda, se encuentran poblaciones dispersas de pequeñas hierbas, a menudo parcialmente emergidas, o también hierbas litorales excepcionalmente y temporalmente sumergidas.

Más allá del cinturón de totora, se encuentra una vegetación sumergida, enraizada en el fondo, que la transparencia del agua permite alcanzar una profundidad importante, del orden de una decena de metros.

Las especies sumergidas, enraizadas en el fondo, producen tallos largos que se desarrollan y se ramifican en agua libre; las hojas, repartidas regularmente en los tallos, están siempre sumergidas, su metabolismo se efectúa siempre en el medio acuático. La floración es la única función biológica que se realiza fuera del agua ; según los casos, la flor sola emerge, flotante en la superficie (*Elodea*), o la punta de un tallo se yergue fuera del agua, llevando hojas (diferentes de las sumergidas) que axilan las flores (*Myriophyllum*). Algunas (*Potamogeton*) sólo producen sus espigas de flores si el agua no es demasiado profunda ; en profundidad, no florecen, o presentan, muy raramente, una floración sumergida.

Las especies flotantes viven libremente, sin ningún anclaje, extendidas en la superficie del agua ; la profundidad no las afecta directamente. Sin embargo, su modo de vida pasivamente móvil las expone a ser eliminadas de zonas bastante profundas por la agitación de las olas; solamente se las encuentra en zonas poco profundas, protegidas por la barrera de totoras.

Pese a su implantación en una zona relativamente profunda, *Schoenoplectus tatora* está sumergida sólo en su estado juvenil; en cuanto su crecimiento se lo permite, sus tallos, muy altos, emergen, erguidos; la mayoría de ellos no florecen : la floración no está ligada a la emergencia. Aunque crece en 2 a 4 m de agua, el funcionamiento metabólico de esta especie es esencialmente aéreo.

El conjunto de esta vegetación suministra a los habitantes recursos naturales de una gran importancia. (cf. cap. VII.1d).

Compendio taxonómico

Los taxones que constituyen esta vegetación acuática pertenecen a grupos sistemáticos diversos.

ORSTOM Fonds Documentaire

N° 36621, ex 2
Cote A

Pteridofitas. Helechos en un sentido amplio, son plantas vasculares cuya reproducción implica la alternancia de individuos diploides y haploides.

La familia de las Azoláceas comprende un solo género (*Azolla*), que cuenta 6 especies. Son pequeños helechos acuáticos cuyos tallos, echados en el agua, llevan hojas minúsculas, en escamas verdes, agrupadas de dos en dos en cada nudo, y aplicadas en el lado superior del ramo. En su lado inferior, raíces (provenientes del tejido foliar primordial) cuelgan en el agua. No están nunca enraizadas en el suelo, excepto antes de su desaparición en caso de desecación del biotopo.

La planta vive en simbiosis con una alga azul (procariotas, cianofíceas), *Anabaena azollae* que sintetiza el amoníaco a partir del nitrógeno atmosférico : por este hecho, el conjunto es rico en componentes nitrogenados.

Las esporas están contenidas en los esporocarpos colgados en el lado inferior y sumergido del ramo. Algunas producen protalos femeninos flotantes, otras, protalos masculinos agrupados y rodeados de pelos curvados ; estos últimos se juntan y ambos se hunden en el fondo, donde tiene lugar la fecundación.

Angiospermas. Plantas con flores verdaderas, comprenden aproximadamente 250.000 especies repartidas en 380 familias entre las cuales las plantas acuáticas son sólo una pequeña minoría. La organización de los vegetales acuáticos implica estructuras anatómicas y morfológicas muy particulares. Sucede a menudo que éstas no corresponden a la descripción general que se da del grupo al cual pertenecen, representan así casos de excepción.

- Las Dicotiledóneas constituyen el grupo más vasto y más diversificado de las Angiospermas con cerca de 315 familias ; solamente 3 son presentes en el lago.

- Las Renonculáceas cuentan alrededor de 1.750 especies, todas tóxicas y en su mayoría no acuáticas, agrupadas en 58 géneros. Los órganos florales están escalonados a lo largo de un receptáculo alargado ; el gineceo está formado de numerosos carpelos libres que se transforman en aquenios. El género *Ranunculus* (250 especies) está constituido de hierbas con flores regulares ; 5 sépalos y 5 pétalos ; estamíneos y carpelos, en número indefinido, están insertados en orden espiral. Los *Ranunculus* acuáticos con flores blancas constituyen el sub-género *Batrachium* al cual pertenece la única especie presente en el lago.

- Las Haloraguidáceas, familia de 9 géneros y 120 especies, comprenden un alto contingente acuático. Las floras minúsculas, dialipetalas y regulares, tienen un pequeño ovario infero. Las 40 especies del género *Myriophyllum*, todas acuáticas, tienen hojas sumergidas con una fina división pennada ; las flores, agrupadas en espigas erguidas encima del agua, están acompañadas de pequeñas hojas nítidamente menos divididas que las sumergidas ; el polen, producido por las estamíneas con hilillo largo flexible, es transportado por el viento.

- Las Umbelíferas, con más de 3.000 especies en 420 géneros, sólo cuentan con algunos pequeños grupos acuáticos cuyos representantes difieren profundamente del resto de la familia. Si las Umbelíferas tienen normalmente hojas con limbo finamente compuesto llevado por una vaina foliar muy desarrollada, no es el caso para las especies del lago. La inflorescencia en umbela característica de la familia es aquí muy reducida y difícilmente reconocible, pero las pequeñas flores hermafroditas pentameras, con ovario infero bicarpelado, se observan bien en los dos géneros que nos conciernen. Los dos carpelos del fruto, unidos por un lado, se separan cuando maduran.

- Las *Hydrocotyle* (alrededor de 75 especies) son todas hierbas acuáticas o de medios húmedos. Su tallo rastrero, delgado, lleva hojas alternas con limbo redondeado y peltado y con un largo peciolo erguido. En la especie presente aquí, las flores, sostenidas por un pedicelo

más corto que el peciolo de las hojas, se abren justo a ras del agua. El género *Lilaeopsis* (una quincena de especies) es típicamente acuático. Un rizoma blanco, espeso, carnudo y aerífero, lleva rosetas de pequeñas hojas cilíndricas, atenuadas en punta, erguidas en el agua. Estas hojas, huecas y llenas de aire, un poco dilatadas, tienen algunos tabiques transversales a nivel de las cuales están ligeramente constreñidas. Las inflorescencias minúsculas comprenden sólo algunas flores ; están sostenidas por un pedicelo filiforme y flexible, más largo que las hojas, y se abren al ras del agua.

- Las Monocotiledóneas agrupan en total sólo 64 familias, pero están mejor representadas que las Dicotiledóneas en los medios acuáticos.

- La centena de especies que cuenta la familia de las Hidrocaritáceas es enteramente acuática, la mayoría de ellas viven aún sumergidas y algunas son marinas. Las pequeñas flores frágiles y efímeras afloran solas en la superficie del agua. Las 12 especies del género *Elodea* son hierbas sumergidas con largos tallos cubiertos de pequeñas hojas lineales ; su multiplicación vegetativa es intensa. Las plantas son dioicas ; las flores minúsculas y unisexuadas, son sostenidas por pedicelos capilares y flexibles que las llevan a la superficie del agua donde tiene lugar la fecundación.

- Las Potamogetonáceas comprenden cerca de 90 especies, todas acuáticas, con un aparato subterráneo bien desarrollado y vascularizado. Las hojas, dispersas a lo largo del tallo, son sea lineales y sumergidas, sea ovaladas-alargadas y flotantes en la superficie del agua. Las plantas con hojas de superficie pasan primero por un estado juvenil con hojas lineales sumergidas. Las flores, pequeñas, hermafroditas y tetrameras, están agrupadas densamente en espigas más o menos carnosas, erguidas encima del agua. Además de *Potamogeton*, la familia comprende sólo un otro género, monoespecífico.

- Las Rupióceas muy próximas a las anteriores, se distinguen por la ausencia de vascularización en sus raíces. Su inflorescencia comprende solamente 2 flores simplificadas, reducidas a 2 estamíneas y 4 carpelos. Los frutos están generalmente sostenidos por un pedicelo acrecentante en el curso de la fructificación y enrollado en espiral. La floración y la fecundación se producen a menudo en el agua. Unico género de la familia, *Ruppia* se encuentra en aguas salobres o saladas. Algunos autores han distinguido hasta 7 especies de *Ruppia*, pero nosotros lo consideraremos, con otros numerosos autores, como monoespecífico.

- Las Zannichelliaceas, con sus 7 especies agrupadas en 4 géneros, son también plantas enteramente sumergidas ; la vascularización de su rizoma no contiene vasos lignificados. Como en las dos familias anteriores, las hojas sostenidas por ramos no alargados, pueden aparecer agrupadas en ramos laterales de 2, 3 ó 4. Las flores, minúsculas, tienen una organización muy simplificada. El género monoespecífico *Zannichellia* se encuentra en las aguas dulces o saladas ; sus flores son unisexuadas y los dos sexos se encuentran lado a lado, reunidos en la misma inflorescencia sésil y axilar. Los carpelos llevan un pequeño estigma delicado en forma de embudo ; la fecundación tiene lugar en el agua. El fruto es un pequeño aquenio alargado, arqueado, llevando denticulaciones en su región dorsal.

- Las Lemnáceas (una treintena de especies agrupadas en 6 géneros) se singularizan por su aparato vegetativo sumamente reducido ; está constituido por un órgano taloide, sin tallo ni hojas reconocibles, llevando algunas veces una o algunas raíces en su lado inferior ; sus capullos están incluidos en 2 bolsas generalmente laterales. Las flores, de una extrema pequeñez, aparecen raramente ; están agrupadas (una flor femenina y 2 ó 3 flores masculinas) en una inflorescencia contenida en una de las bolsas ; la flor masculina está reducida a un estambre, la femenina, a un carpelo. Las Lemnáceas son todas capaces de una multiplicación vegetativa muy eficaz por brote a nivel de las bolsas marginales y por liberación de los tallos-hijos. Las especies del género *Lemna* son a menudo flotantes en la superficie de aguas dulces ; son láminas achatadas o carnosas-

lenticulares, no excediendo algunos milímetros de diámetro, brillosas en el lado superior (exondado), y llevando una raíz única insertada en el centro de su lado inferior.

- Las Ciperáceas, una gran familia con sus 115 géneros y más de 3.600 especies, está constituida en su mayoría por plantas terrestres. Son hierbas escabrosas (ya que están incrustadas de cristales de sílice), cuyas hojas, dispuestas en 3 líneas verticales, forman en su base una vaina cerrada rodeando el tallo. Las flores, muy reducidas y enmarcadas de escamas acarinadas (glumas), están agrupadas en inflorescencias complejas constituidas de espiguillas diversamente dispuestas entre sí. Los frutos son pequeños aquenios a menudo triangulares en sección. Los *Schoenoplectus*, a veces incluidos en el género *Scirpus*, son hierbas acuáticas o de pantanos cuyos tallos erguidos, junquiformes, aseguran la función fotosintética. Llevan en su cima una inflorescencia ramificada, curvada en un lado por el desarrollo de una bráctea rígida y erguida en la prolongación del tallo. Frecuentemente, la inflorescencia no se desarrolla y el tallo sólo tiene un rol asimilador. Las hojas están reducidas a cortas vainas rojizas rodeando la base de los tallos, a su salida sobre el rizoma (se observa sólo hojas desarrolladas y verdes durante una breve fase juvenil). Los ramos de inflorescencia sostienen espigas ovoides más o menos alargadas.

Clave de determinación.

1 - Hierbas enraizadas en el fondo del agua ; plantas de tamaño elevado : no miden nunca menos de algunos centímetros, y son generalmente mucho más grandes **2**

- Hierbas no ancladas en el suelo, flotando libremente, extendidas en la superficie del agua ; plantas muy pequeñas, midiendo de 0,3 a 3 cm **10**

2 - Tallos alargados, sumergidos, erguidos o corriendo en el agua, llevando hojas regularmente espaciadas **3**

- Organos cilíndricos erguidos (tallos o hojas según los casos, pero de aspecto bastante parecido), desprovistos de apéndices verdes evocando hojas, agrupados en matas, y creciendo a partir de raíces..... **9**

3 - Limbo a menudo emergido, con contorno redondeado, profundamente 5-lobulado, los lóbulos mismos dentados en la punta. Hojas de peciolo largo, insertadas en un tallo blanco enraizado en el fondo ; planta de aguas poco profundas *Hydrocotyle ranunculoides* L.f.

- Limbo con bordes paralelos, entero o dividido (sus segmentos son en este último caso siempre de bordes paralelos), plano o filiforme. Hojas pecioladas o no, insertadas en un tallo más o menos verde y flotante en el agua **4**

4 - Hojas sésiles con limbo plano, entero, verde vivo translúcido, alcanzando 20 mm de longitud y 4 mm de ancho ; son verticeladas por 3 (excepcionalmente por 4). Flores muy pequeñas (5 mm de diámetro), unisexuadas, blanco rosado, flotantes en la superficie a la extremidad de un largo pedicelo capilar y flexible ; la especie es dioica, cada individuo tiene un solo sexo.....
..... *Elodea potamogeton* (Bert.) Espin.

- Hojas pecioladas o no, con limbo filiforme (su ancho no llega jamás a 2 mm), entero o dividido, generalmente nítidamente más largo ; son alternas o verticeladas **5**

5 - Hojas muy simples, sésiles, muy estrechas, o en filamentos nunca divididos ni ramificados. De varios centímetros de largo (generalmente 8 a 12 cm), están alternas, aisladas o agrupadas a lo largo del tallo **7**

- Hojas divididas, constituidas de filamentos ramificados ; están alternas o verticeladas y su longitud no excede los 3 cm..... 6

6 - Hojas alternas a lo largo del tallo ; pecíolo tan largo como los filamentos del limbo ; éste está constituido por segmentos filiformes, ramificados en abanico. Flores aisladas, axilares, flotantes en la superficie del agua, con pequeños pétalos blancos rápidamente caducos
..... *Ranunculus trichophyllus* Chaix

- Hojas sésiles, verticeladas por 3 o 4 ; cada hoja está dividida-pennada (como una espina de pez) ; espigas floríferas terminando los tallos, erguidas fuera del agua ; pequeñas flores marrón-rosado, mezcladas de pequeñas hojas (brácteas) poco recortadas
..... *Myriophyllum elatinoides* Gaudich.

7 - Hojas muy angostas (su ancho no excede 2,5 m) o filiformes, alargadas en su base en una vaina bien visible, translúcida, hendida, que rodea el tallo sobre una altura de 1 cm o más. Pequeños frutos ovoides o globulosos, agrupados en inflorescencias pediceladas..... 8

- Hojas filiformes-capilares, desarrolladas en su base en una vaina muy reducida y difícil de distinguir. Pequeños frutos sésiles, achatados, con pico arqueado-erguido, con denticulaciones en el borde opuesto de su inserción ; están agrupados en la axila de las hojas
..... *Zannichellia palustris* L.

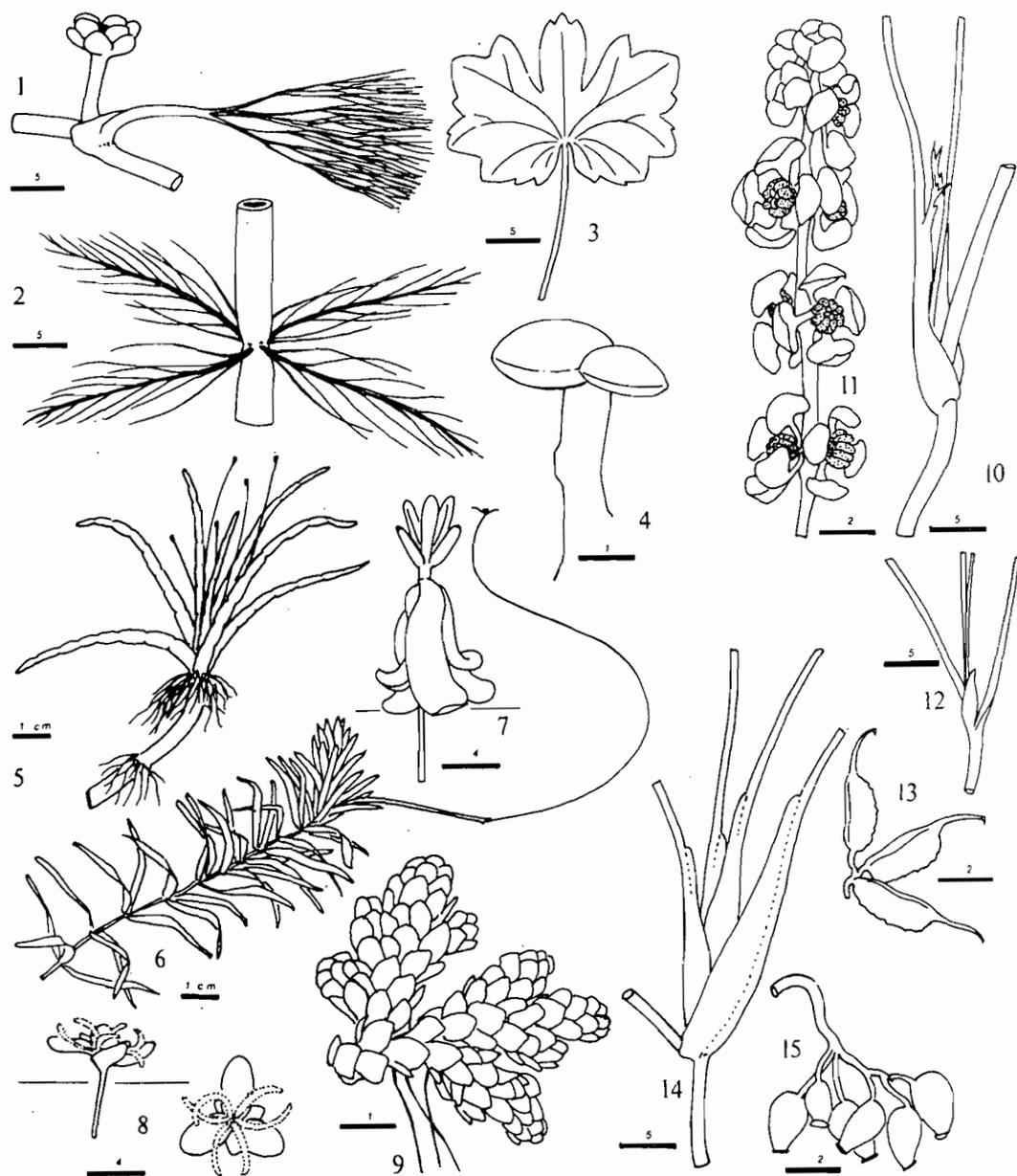
8 - Inflorescencias insertadas en la axila de las hojas ; no están nunca erguidas encima del agua, aun en el momento de la floración ; su pedicelo se arquea o se enrolla en espiral durante la maduración de los frutos. Pequeños frutos pedicelados o sésiles. Planta fina con tallo tenue.....
..... *Ruppia maritima* L.

- Inflorescencia terminando el tallo ; flores en espiga erguida encima del agua en la floración (salvo caso excepcional : planta floreciendo enteramente sumergida, en agua muy profunda) ; están agrupadas en glomérulos formando pisos sucesivos a lo largo de la espiga ; la fructificación tiene lugar en el agua, pero el pedicelo de la espiga permanece derecho. Pequeños frutos siempre sésiles. Planta más robusta, con hojas muy angostas pero planas, y tallo espeso de por lo menos 1 mm.....
..... *Potamogeton strictus* Ruiz & Pavon

9 - Tallos altos cilíndricos, salido de un grueso rizoma firme que corre en el suelo sumergido. Firmes y esponjosos en el interior, los tallos pueden superar fácilmente los 3 metros de altura desde el fondo (la parte emergida se eleva de 1 a 2 m encima del agua). No tienen hojas desarrolladas, salvo algunas pequeñas brácteas firmes en la punta del tallo. Los tallos floríferos se terminan en un ramo de espigas pardas, ovoides, cortas, pediceladas, alabeadas en un lado por la primera bráctea, erguida en el prolongamiento del tallo
..... *Schoenoplectus tatora* (Kunth) Palla

- Pequeñas matas de hojas cilíndricas, afiladas, huecas y tabicadas interiormente. Su altura no excede una veintena de centímetros (no exceden a menudo 5 cm). Están sostenidas por un rizoma blanco, de unos mm de espesor, tierno y frágil. Las pequeñas inflorescencias paucifloras, sostenidas por un pedicelo capilar insertado en el rizoma, alcanzan o no la superficie del agua
..... *Lilaeopsis andina* A.W.Hill

10 - Plantas constituidas de pequeñísimos tallos ramosos, cubiertos de hojas minúsculas, triangulares, de un verde rojizo (a veces rojo sangre), que flotan tendidas en la superficie. Llevan ramos de raíces negras que cuelgan en el agua *Azolla filiculoides* Lam.



LAMINA I

Fig. 1 : *Ranunculus trichophyllus*; hoja (inmersa) y flor axilar (emergida). Fig. 2 : *Myriophyllum elatinoides* ; verticilo de hojas (inmersas). Fig. 3 : *Hydrocotyle ranunculoides* ; hoja. Fig. 4 : *Lemna gibba* ; talos flotantes. Fig. 5 : *Lilaeopsis andina* ; planta florida, sumergida. Fig. 6 : *Elodea potamogeton* ; tallo florido, sumergido sin flor. Fig. 7 : *id.*, flor masculina. Fig. 8 : *id.*, flor femenina, de frente y de perfil. Fig. 9 : *Azolla filiculoides* ; planta entera, flotante. Fig. 10 : *Potamogeton strictus* ; inserción de una hoja en el tallo (sumergido). Fig. 11 : *id.*, espiga de flores (emergida). Fig. 12 : *Zannichellia palustris* ; inserción de una hoja en el tallo (inmersa). Fig. 13 : *id.*, frutos (inmersos). Fig. 14 : *Ruppia maritima* ; base de hojas (inmersas). Fig. 15 : *id.*, ramo de frutos (inmersos).

Observaciones (figs. 10 a 14) : la hoja de *Zannichellia* no está ensanchada en su base en una vaina; la vaina foliar de *Potamogeton* se prolonga en una lígula denticulada aguda, la de *Ruppia* se termina en 2 pequeñas aurículas redondeadas translúcidas. El mm es la escala figurada, excepto en algunos casos.

- Pequeños corpúsculos ovalados, verde claro, extendidos en la superficie, en brotes ; cada uno está provisto de una pequeña raíz blanca, no ramificada, insertada en medio de su lado inferior 11

11 - Corpúsculos generalmente muy dilatados en su lado superior, con un espesor casi igual al diámetro. Lado superior muy brillante, de aspecto ceroso *Lemna gibba* L.

- Corpúsculos apenas abombados, en forma de lenteja achatada. Lado superior menos brillante *Lemna cf. aequinoctialis*

Biogeografía

La flora del lago Titicaca presenta una yuxtaposición de especies con reparticiones geográficas muy diversas. Si algunas (*Schoenoplectus tatora*, *Elodea potamogeton*, *Myriophyllum elatinoides*, *Lilaeopsis andina*) son típicamente especies de las altas planicies andinas, un buen número de otras tienen por el contrario una distribución más amplia. *Lemna gibba*, *Ruppia maritima*, *Zannichellia palustris*, *Ranunculus trichophyllus*, *Hydrocotyle ranunculoides* son cosmopolitas ; *Azolla filiculoides*, planta originaria de zonas calientes del continente americano, está ahora diseminada en todos los otros continentes con excepción de las regiones frías.

El lago presenta pues un alto contingente de especies ampliamente distribuidas en el mundo, y su vegetación podría parecer banal si *Schoenoplectus*, *Elodea* y *Myriophyllum*, por su abundancia, no proporcionarían al paisaje vegetal una fisonomía característica.

Conclusión

Se ha censado actualmente en el lago Titicaca sólo una docena de especies acuáticas, número muy bajo si se toma en cuenta su extensión. Prospecciones más intensivas en todo su contorno probablemente podrían permitir agregar un pequeño contingente de especies a nuestra lista, pero la homogeneidad florística de los biotopos visitados así como las leves variaciones ecológicas observadas de un biotopo al otro, nos autoriza a suponer que las especies aún por descubrir serán poco numerosas.

Pese a esta pobreza florística, se debe admitir que estas plantas son todavía insuficientemente conocidas en cuanto a su variabilidad intraespecífica, su extensión ecológica y geográfica, su biología. Algunas son sólo conocidas por un pequeño número de muestras fenológicamente mediocres, y su determinación es susceptible de ser discutida después de futuras cosechas más representativas (*Lilaeopsis*, *Lemna*, *Potamogeton*). Es útil recordar, además, que estos taxones pertenecen a grupos cuyo conocimiento sistemático es insuficiente y para los cuales nuevas revisiones, permitiendo una mejor definición de las especies y su determinación, son necesarias.

La flora acuática de los altos valles andinos comprende un buen número de especies ausentes del Altiplano, y por consiguiente del lago (así como *Ranunculus mandonianus* o *Isoetes herzogii*), pero la flora acuática de los estanques, pantanos y riachuelos del Altiplano es igualmente más rica que la del lago (se encuentran *Callitriche*, *Crassula*, *Eleocharis*, *Rorippa*...). La población florística del lago parece empobrecida en especies por la exclusión por una parte de plantas de los valles de altitud más elevada, y por otra parte de plantas de aguas tranquilas y poco profundas de los alrededores del lago. Aun cuando sólo unas pocas especies aceptando las condiciones ecológicas de un extenso cuerpo de agua se encuentran en el lago, éstas constituyen poblaciones densas y bien estructuradas que vuelven aún más improbable la presencia, aquí o allá, cerca de las orillas del lago, de plantas de los pequeños riachuelos tranquilos del Altiplano. Como se observa generalmente en los grandes lagos cuyas características generales son parecidas a las de una extensión marina, la vegetación fanerogámica es pauciespecífica pero muy bien implantada y organizada.