

VI.2 b Las carofíceas

MICHELINE GUERLESQUIN

Las tres principales publicaciones complementarias (TUTIN, 1940; ALLEN, 1940; COLLOT *et al.*, 1983) sobre macrófitos del lago Titicaca claramente evidencian el lugar preponderante de las poblaciones de *Characeae* en el conjunto de los vegetales emergidos y sumergidos.

COLLOT *et al.* (1983) evalúan las superficies ocupadas por *Characeae* en 436 km² en el Lago Menor, o sea más del 60 % de la superficie ocupada por la vegetación, y 198 km² sólo en la bahía de Puno (Lago Mayor), o sea aproximadamente una tercera parte de la "superficie vegetal". Por ejemplo, una línea transversal entre la isla de Cojata y la punta de Taraco permite recorrer más de 40 km encima de un fondo cubierto de *Chara* (fig. 1). Así pues, el grupo vegetal de *Characeae* es el más abundante del lago Titicaca y las tres *Chara* predominantes se encuentran ya mezcladas, ya por separado.

Sin embargo, las dimensiones de esta enorme cuenca lacustre, como es el lago Titicaca, no permiten el estudio exhaustivo de la vegetación inmersa. A continuación se bosquejan los principales rasgos.

Zonas de *Characeae*

De forma general, las orillas bajas anegables, las playas de arena y cantos rodados dispersos son las más propicias al desarrollo de *Characeae*. Las facies organo-detríticas carbonatadas del Lago Menor con fondos planos entre 10 y 20 m por una parte, y las facies carbonatadas del Lago Mayor (bahías de Puno y de Achacachi) y del Lago Menor (profundidad de 4 a 10 m) por otra parte, son también favorables a una abundante cobertura de *Characeae* fijadoras de calcio (BOULANGE *et al.*, 1981). En la fracción de arenas medias se encuentran las "semillas" de *Characeae*.

Según ALLEN (1940), el grupo de *Charophyta* es el elemento vegetal dominante en dos regiones del lago Titicaca : la bahía de Puno al oeste y el Huiñaimarca, cuya concentración en sal es un tanto más elevada.

Debido a la elevación del nivel del lago durante los últimos decenios, las zonaciones de vegetación publicadas en 1940 (TUTIN, ALLEN) y 1983 (COLLOT *et al.*) ofrecen una leve diferencia (cuadro 1). Las variaciones en las poblaciones de *Characeae* - cuya zona de desarrollo se sitúa habitualmente entre la asociación superior de *Myriophyllum-Elodea* y la inferior de *Sciaromium* - las explica TUTIN (1940) por la naturaleza del sustrato y la influencia de la intensidad luminosa. También pueden implantarse *Chara* donde las totoras acaban de ser segadas o donde la densidad de las mismas es baja.

ORSTOM Fonds Documentaire

N° e 36 622, 22

Cote B A

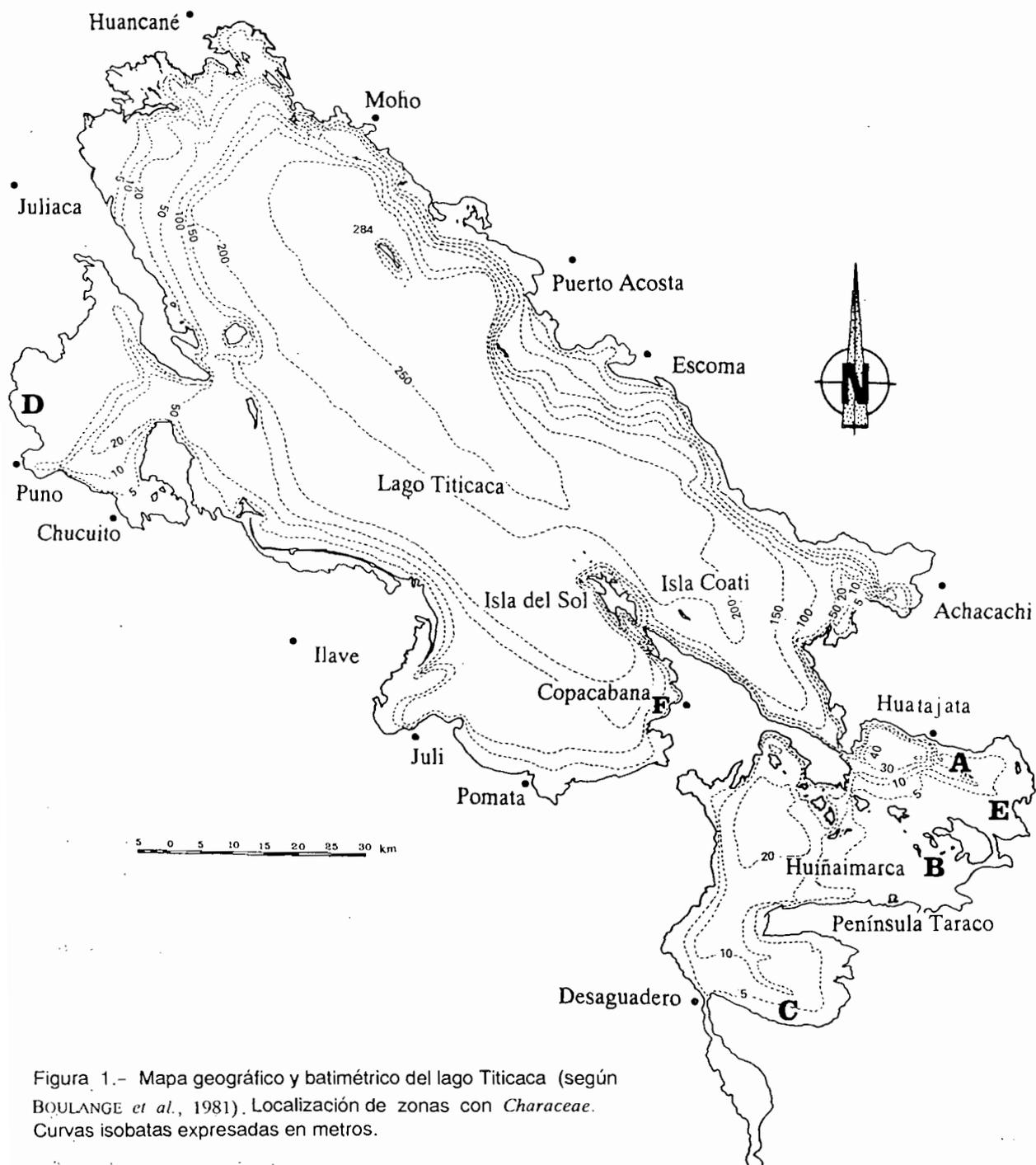
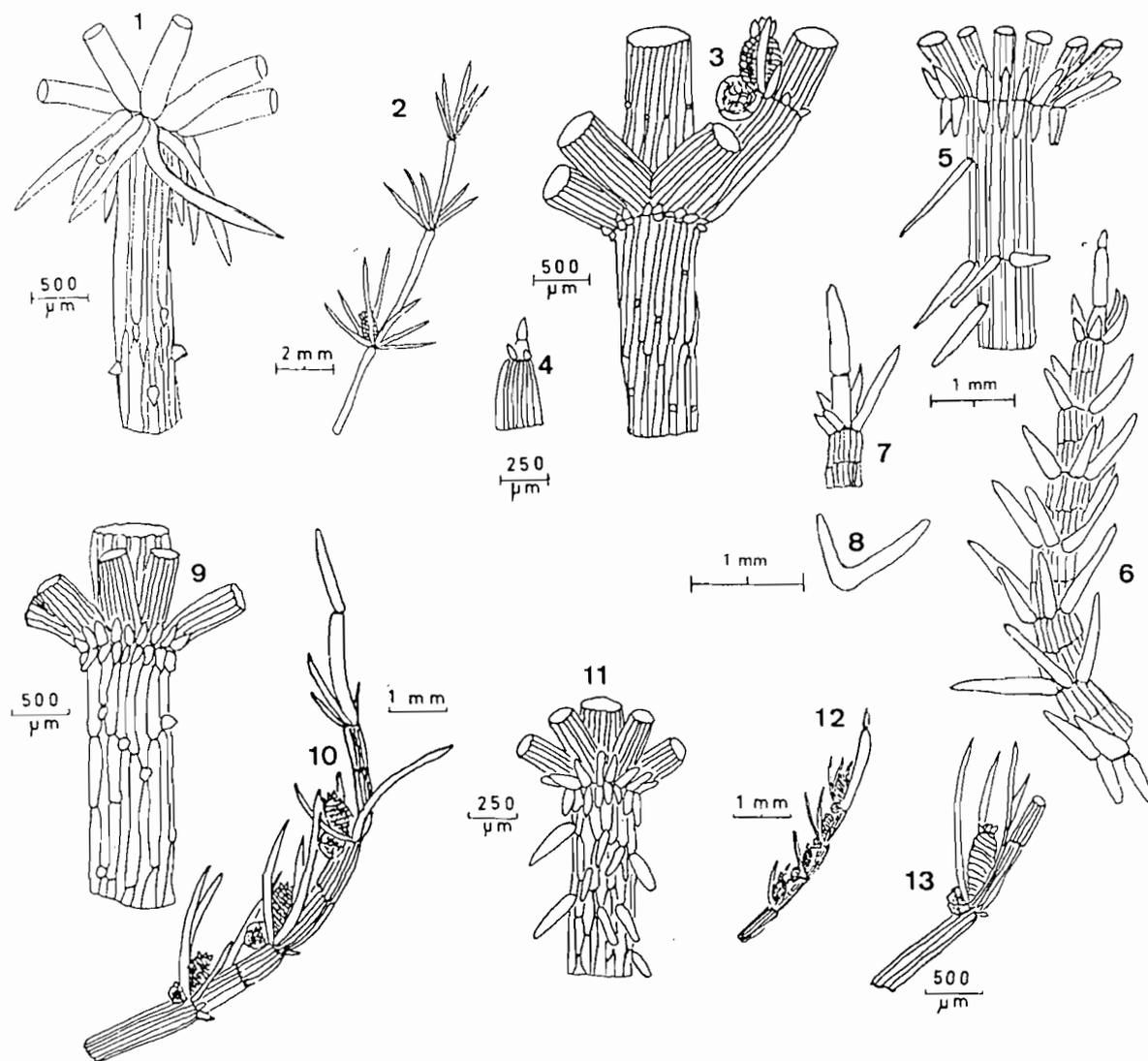


Figura 1.- Mapa geográfico y batimétrico del lago Titicaca (según BOULANGE *et al.*, 1981). Localización de zonas con *Characeae*. Curvas isobatas expresadas en metros.

Cuadro 2. Clave de identificación de las CHARACEAE del lago Titicaca

1a ● Aparato vegetativo sin corticación	8
b ● Aparato vegetativo (eje y filoides) corticado total o parcialmente	2
2a ● Estípulas en un solo verticilo	<i>Chara fibrosa</i>
b ● Estípulas en 2 verticilos superpuestos.....	3
3a ● Corticación del eje diplóstica normal	4
b ● Corticación del eje diplóstica rudimentaria o ausente.....	7
c ● Corticación del eje triplóstica	<i>Chara globularis</i>
4a ● Acículas solitarias o geminadas, bien desarrolladas Estípulas iguales o más largas que el diámetro del eje	5
b ● Acículas solitarias o raramente geminadas, a menudo muy pequeñas y dispersas Estípulas más cortas que el diámetro del eje.....	6
5a ● Brácteas posteriores desarrolladas. Especie no o poco incrustada	<i>Chara baltica</i> var. <i>andina</i>
b ● Brácteas posteriores reducidas. Especie incrustada.....	<i>Chara papillosa</i>
6a ● Corticación del eje isóstica o aulacanta.....	<i>Chara vulgaris</i>
b ● Corticación del eje a menudo fuertemente tilacanta.....	<i>Chara contraria</i>
7a ● Ejes regularmente corticados, filoides acortcados.....	<i>Chara gymnophylla</i>
b ● Ejes y filoides de corticación rudimentaria o ausente	<i>Chara denudata</i>
8a ● Filoides simples de más de 3 segmentos que producen en los nudos células-bracteadas. Anteridio situado encima o al lado del oogonio	<i>Lamprothamnium succinctum</i>
b ● Filoides una o varias veces ramificados Coronula del oogonio, pequeña y formada de 2 niveles de 5 células superpuestas	9
9a ● Anteridio terminal y 1-3 oogonios laterales situados en el punto de ramificación del filoides. Oóspora comprimida lateralmente.....	<i>Nitella clavata</i>
b ● Anteridio lateral rodeado de 2-5 oogonios situados en los nudos del filoides. Oóspora subglobulosa, no aplanada	<i>Tolypella</i> grupo <i>nidifica</i>



LAMINA I

Chara fibrosa Ag. ex Bruz. - Fig. 1 : nudo axial, una corona de estípulas, eje diplóstico con pequeñas acículas puntiagudas; fig. 2 : filioide con un oogonio (según WOOD e IMAHORI, 1964).

Chara globularis Thuill. - Fig. 3 : nudo axial, doble corona de estípulas, eje triplóstico, acículas pequeñas y segmento basal tricortado de un filioide con gametangios unidos; fig. 4 : apex de un filioide (según WOOD e IMAHORI, 1964).

Chara baltica Bruz. var. *andina* A. Br. - Fig. 5 : eje de corticación diplóstica lleno de largas acículas simples, nudo con corona doble de estípulas desarrolladas; fig. 6 : filioide estéril corticado con los dos pares de estípulas en la base; fig. 7 : apex bicelular del filioide; fig. 8 : acícula bifida. Original.

Chara vulgaris L. - Fig. 9 : nudo axial, doble corona de estípulas, eje diplóstico con pequeñas acículas aisladas; fig. 10 : filioide compuesto de 5 segmentos, bractéolas y brácteas anteriores largas, brácteas posteriores reducidas, gametangios unidos. Segmento terminal bicelular (según WOOD e IMAHORI, 1964).

Chara contraria A. Br. ex Kütz. - Fig. 11 : nudo axial con doble corona de estípulas bien desarrolladas, eje diplóstico lleno de acículas; fig. 12 : filioide de 4 segmentos corticados y apex bicelular; fig. 13 : nudo fértil con gametangios masculinos y femeninos unidos (según WOOD e IMAHORI, 1964).

Zonas y localizaciones en el mapa	Modo de exposición	Profundidad de las zonas con <i>Characeae</i>	Especies	Autores (literatura, herbarios)
A) Lago Mayor				
Perú : Península de Capachica			<i>Chara denudata</i>	ALLEN
Perú : Tamán	tranquilo	1.50 - 9 - (12) m 1.50 m 1.70 m	<i>Chara papillosa</i> <i>Chara denudata</i> <i>Chara globularis</i>	ALLEN, TUTIN ALLEN ALLEN
Perú : bahía de Uruni	poco expuesto	10 - 12 m	-	ALLEN, TUTIN
Perú : Desembocadura de la bahía de Sucuné	más expuesto	10 - 14 m	-	ALLEN, TUTIN
Perú : bahía de Sucuné	más protegido	2.90 m 5 m 11.80 m	<i>Chara papillosa</i> <i>Chara globularis</i> <i>Chara denudata</i>	ALLEN ALLEN, GRIFFIN ALLEN
Perú : Isla Campanaria de Ceotos orilla hacia el continente	protegido	0.70 - 1.30 m	<i>Chara papillosa</i>	ALLEN, TUTIN
Perú : bahía de Puno	bien protegido	común o predominando en aguas profundas		ALLEN, TUTIN
Perú : bahía de Puno		(0.50) - 4.50 - 7.50 - 15 m	<i>Chara</i> sp. pl.	COLLOT <i>et al.</i>
Perú : bahía de Puno (D)* segundo canal		la zona menos profunda	<i>Nitella clavata</i>	COLLOT <i>et al.</i> , GRIFFIN
Perú : canal de Capachica			<i>Nitella clavata</i>	ALLEN
Bolivia : vecindad de Achacachi cerca de Pocoata			<i>Chara baltica</i> var. <i>andina</i>	MANDON
B) Lago Menor	más protegido	aguas poco profundas	<i>Chara denudata</i> y <i>Chara papillosa</i>	ALLEN
Bolivia : Huatajata (A)*		3 - 9.50 m	<i>Chara</i> sp. pl. <i>Chara globularis</i>	COLLOT <i>et al.</i> RAYNAL
Bolivia : Huacullu (B)*		3 m	<i>Chara</i> sp. pl.	COLLOT <i>et al.</i>
Bolivia : Guaqui (C)*		3 m	<i>Chara</i> sp. pl.	COLLOT <i>et al.</i>
Bolivia : Bahía de Guaqui		2.10 - 2.50 m	<i>Chara papillosa</i>	ALLEN
Bolivia : Punta de Taraco		3.30 m - 8.60 m	<i>Chara papillosa</i>	ALLEN
Bolivia : Tiwanaku			<i>Chara contraria</i> <i>Chara gymnophylla</i> <i>Tolypella</i> sp.	RAYNAL RAYNAL RAYNAL
Bolivia : Copacabana (F)*		0.30 m	<i>Chara contraria</i>	GRELON
Bolivia : estación 4 (E)*		10 m	<i>Tolypella</i> sp. <i>Lamprothamnium succinctum</i>	LAUZANNE LAUZANNE

* Véase el mapa (fig. 1).

Además, han sido señaladas, sin precisión, las siguientes especies :

Chara contraria, lago Titicaca, Perú, TUTIN; *Chara vulgaris*, sin nombre de colector ni de lugar, sin fecha;

Chara fibrosa, pozo cerca del lago Titicaca, Bolivia, BECK, 1973;

Chara baltica, *Chara papillosa*, *Chara vulgaris* f. *andina*, COLLOT.

Cuadro 1.- Datos bio-ecológicos referentes a las especies de *Characeae* señaladas en el lago Titicaca.

Estudio sistemático sumario

El conjunto de datos actuales (literatura, herbarios) confirma la presencia de once taxones de *Characeae* en el lago Titicaca y en la correspondiente zona de inundación. El cuadro 2 presenta una clave de identificación de estas diferentes especies y sus principales caracteres se describen a continuación.

1. ***Chara fibrosa* Ag. ex Bruz. (1) (Lám. I, figs. 1 y 2)**

Especie incrustada con corticación diplóstica en el eje, pero no en los filoides. Una corona de estípulas desarrolladas; dos en la base de cada filóide. También hay acículas rudimentarias y dispersas. Es especie tropical recolectada por BECK en un pozo cerca del lago (1979).

2. ***Chara globularis* Thuill. (Lám. I, figs. 3 y 4)**

Corticación triplóstica isóstica del eje. Estípulas y acículas muy pequeñas. Filoides completamente corticados con excepción de 1-2 células terminales. Especie monoica de gametangios reunidos en 1-3-(4) nudos inferiores de los filoides. Especie cosmopolita señalada en el Perú : Tamán (ALLEN, profundidad 1,70 m, 09.06.1937) y bahía de Sucuné (ALLEN, profundidad 5 m, 13.07.1937; GRIFFIN, 1968); en Bolivia, cerca de Huatajata en una población poco densa de *Schoenoplectus tatora* (RAYNAL, profundidad 1,50 m, 14.08.1979).

3. ***Chara baltica* Bruz. var. *andina* A. Br. (Lám. I, figs. 5, 6 y 7).**

Especie no o poco incrustada. Corticación diplóstica del eje. Doble corona de estípulas bien desarrolladas. Acículas solitarias o geminadas, largas. Especie monoica con gametangios reunidos en 1-3 nudos inferiores de los filoides. Bolivia : en la vecindad de Achacachi, cerca de Pocoata, provincia de Omasuyos (MANDON, 03.06.1859; COLLOT DC 28).

4. ***Chara papillosa* Kütz.**

Planta grande muy variable, semejante a *C. contraria* y *C. baltica*, caracterizada por la corticación diplóstica tilacanta, acículas largas, solitarias o en grupos de 2-3, brácteas posteriores visibles. Especie notablemente incrustada. Según ALLEN (1940) es la más común del lago Titicaca, señalándose en varias zonas: en el Perú, Isla Campanaria de Ceotos a 1,30 m de profundidad (09.07.1937), Tamán entre 1,50 y 9 m de profundidad (08.07.1937), bahía de Sucuné a 2,90 m (13.07.1937), punta de Taraco entre 3,30 m y 8,60 m (29.07.1937); y en Bolivia, bahía de Guaqui entre 2,10 m y 2,50 m (29.07.1937).

Este taxón de gran dimensión y muy polimorfo, se asemeja a *C. contraria*, cuyas acículas solitarias y brácteas posteriores son rudimentarias o poco desarrolladas, y a *C. polyacantha* A. Br., que tiene numerosas acículas fasciculadas en el eje y brácteas posteriores largas. Finalmente, el principal carácter que la diferencia de *C. baltica* es la notable incrustación de su aparato vegetativo.

(1) Para sinónimos y descripción completa, véanse las publicaciones de WOOD e IMAHORI (1964 y 1965), CORILLION (1975) y GUERLESQUIN (1981).

Otra duda viene de la interpretación dada por WOOD e IMAHORI (1965) quienes, bajo el binomio *C. vulgaris* f. *andina*, agrupan dos especímenes de MANDON (*sub C. baltica* var. *andina*) y uno de TUTIN (Isla Campanaria de Ceotos, a 1,30 m de profundidad, 09.07.1937 *sub C. papillosa*). Además señalan que ALLEN da una lista de 8 recolecciones procedentes del lago Titicaca, pero que no se ha publicado figura alguna.

Parece conveniente reestudiar los herbarios y examinar los especímenes (frescos o conservados en medio líquido) de *Chara* diplóstica de apariencia "espinescente" debida al desarrollo de acículas, estípulas y brácteas, y recolectados en diferentes zonas del lago.

5. *Chara vulgaris* L. (Lám. I, figs. 9 y 10)

Especie cosmopolita cuyo aparato vegetativo es muy variable. Las muestras de herbario carecen de indicaciones (lugar, fecha, colector).

6. *Chara contraria* A. Br. ex Kütz. (Lám. I, figs. 11, 12 y 13).

Difiere de la anterior por la corticación axial diplóstica tilacanta (filamentos corticados primarios mayores que los secundarios), las estípulas más largas y oósporas maduras menos negras. Especie cosmopolita señalada en el lago, en el Perú, por TUTIN (1940), sin precisión, y recolectada por GRELON en Bolivia, cerca de Copacabana, al lado del embarcadero del estrecho, a 0,30 m de profundidad (julio 1988).

7. *Chara gymnophylla* A. Br. (Lám. II, figs. 1 y 2)

Parecida a *C. vulgaris*, se diferencia particularmente por la ausencia de corticación en los segmentos de filoides; solamente 1-2 segmentos inferiores aislados pueden ser corticados. Los gametangios, masculinos y femeninos, algunas veces disociados, se hallan en nudos de segmentos lisos o corticados.

Fue recolectada por RAYNAL (18.08.1979) en Bolivia, en un riachuelo afluente del lago, a 0,20 m de profundidad cerca de Tiwanaku (3.900 m de altitud).

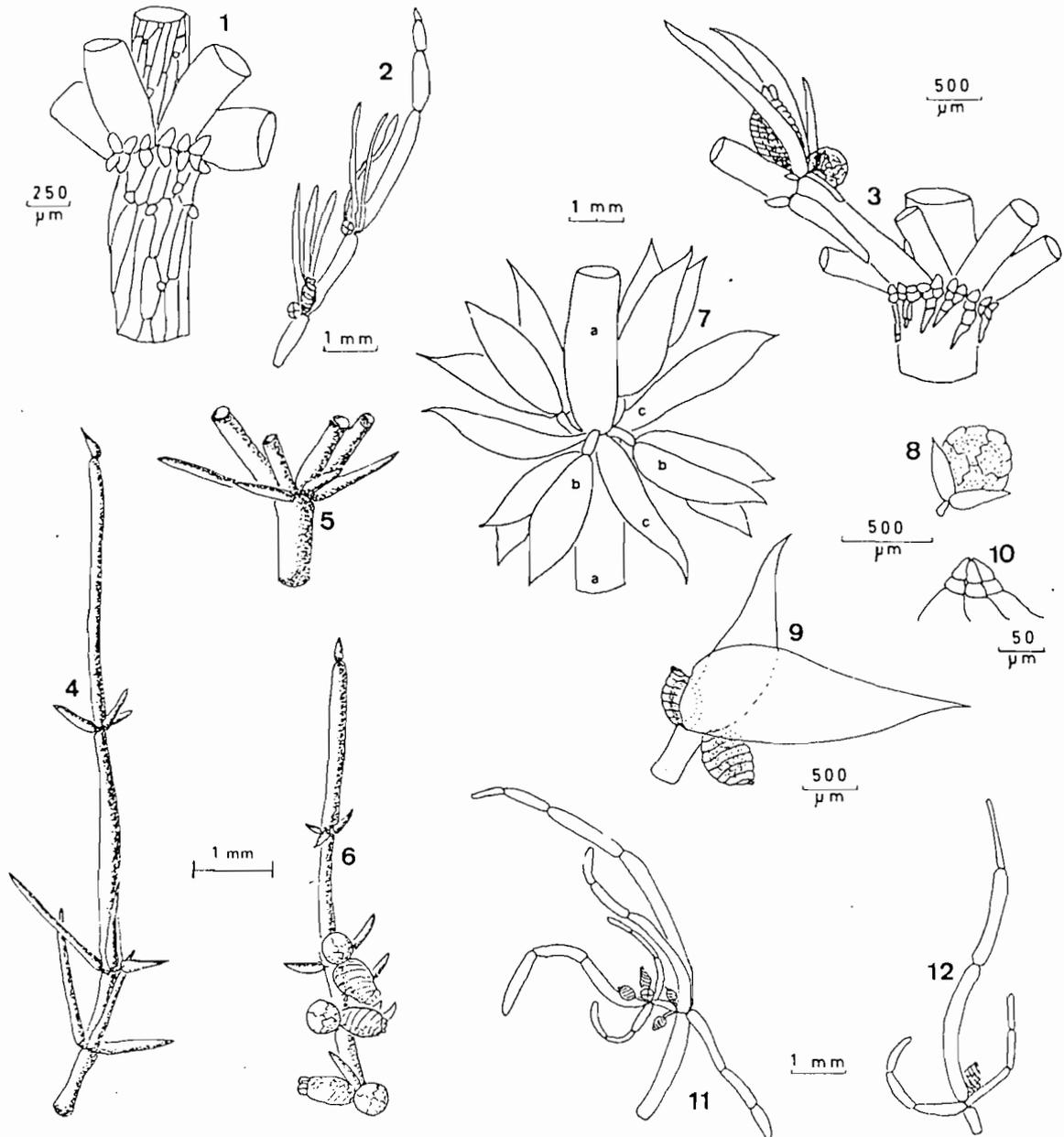
8. *Chara denudata* A. Br. (Lám. II, fig. 3)

Se caracteriza por su corticación muy variable en el eje y filoides, siempre imperfecta o rudimentaria. ALLEN (1940) señala que se halla a gran profundidad, lo que contribuye sin duda a darle su aspecto "no desarrollado". Recolectada en la bahía de Sucuné a 11,80 m de profundidad y en Tamán a 1,50 m, en el Perú. Según TUTIN (1940), la comunidad de *Characeae* está compuesta de densas masas de *C. papillosa* y *C. denudata*, que crecen en grupos separados y así dominan localmente. De forma general, no parece haber predominancia categórica de una u otra especie.

9. *Lamprothamnium succinctum* A. Br. in Asch. (Lám. II, figs. 4, 5 y 6)

Especie sin corticación cuyas estípulas forman una sola corona irregular bajo cada filoide. Gametangios, masculinos y femeninos, en los nudos y base de los filoides. Anteridio situado encima o al lado del oogonio.

Desconocida en América, esta especie tropical fue recolectada por LAUZANNE (08.12.1976) en una parte del lago con aguas fuertemente cargadas en sales disueltas.



LAMINA II

Chara gymnophylla A. Br. – Fig. 1 : nudo axial con doble corona de estípulas, acículas aisladas globulosas y eje diplóstico; fig. 2 : filoide de 3 segmentos no corticados y gametangios unidos en los nudos inferiores (según WOOD e IMAHORI, 1964).

Chara denudata A. Br. – Fig. 3 : nudo axial con doble corona de estípulas pequeñas, corticación diplóstica del eje y de los filoides rudimentarios (según WOOD e IMAHORI, 1964).

Lamprothamnium succinctum (A. Br. in Asch.) R.D.W. – Fig. 4 : filoide estéril; fig. 5 : eje y base de un verticilo de filoides en el que se puede ver 4 estípulas bien desarrolladas; fig. 6 : filoide con 2 nudos fértiles y gametangios masculino y femenino situados en su base. Original.

Nitella clavata Kütz. – Fig. 7 : eje (a) sin corticación. Verticilo de filoides compuesto de filoides simples (c) alternando con filoides ramificados (b); fig. 8 : nudo de un filoide llevando un anteridio; fig. 9 : nudo de un filoide con oogonios geminados; fig. 10 : coronula del oogonio (según WOOD e IMAHORI, 1964).

Tolypella nidifica (O. Müll.) A. Br. – Fig. 11 : filoide fértil compuesto de 5 segmentos. Nudo basal del filoide llevando 3 filoides pluricelulares laterales (2 estériles y 1 fértil); fig. 12 : filoide fértil con 1 oogonio y 2 filoides laterales estériles en el nudo basal (según WOOD e IMAHORI, 1964).

10. *Nitella clavata* Kütz. (Lám. II, figs. 7 a 10)

Especie cuyos dactiles unicelulares (células terminales del filoide) tienen una extremidad alargada. Los filoideos forman dos filas en los nudos del eje, alternando los superiores ramificados con los inferiores simples. ALLEN (1940) señala que todos los especímenes han sido encontrados en el lago y canales al noroeste (Perú): canal de Capachica en la parte superior desecada en invierno, bahía de Puno (GRIFFIN, 1968) y parte menos profunda del segundo canal de la bahía de Puno (COLLOT *et al.*, 1983).

11. *Tolypella* grupo *nidifica* (O. Müll.) A. Br. (Lám. II, figs. 11 y 12)

Pequeña planta delgada. La célula apical de los filoideos, más corta que la anterior, es alargada, estrecha, redondeada-obtusa en su parte superior.

Recolectada por LAUZANNE a una decena de metros de profundidad en aguas de conductividad elevada (1200 μ mhos) a 10–15°C (08.12.1976). Temperatura baja y gran profundidad son inhabituales para *Tolypella*, género poco frecuente en América Latina.

Las *Characeae*, familia de pocos géneros (seis) y pocas especies (alrededor de 440) a escala mundial, forman el grupo de macrófitos más abundante del lago Titicaca : un tercio de los fondos recubiertos de vegetación está colonizado por *Chara*. Constituyen una parte importante de la biomasa vegetal total (más del 60 % en el Lago Menor, un 35 % en la bahía de Puno). Asimismo, su productividad es la más elevada : un 60 % de la producción en el Lago Menor, el 47 % en la bahía de Puno (veáanse al respecto los capítulos VI.2 c y VII.1 d).

Finalmente, tres especies raras son presentes en el lago Titicaca : *Nitella clavata*, *Lamprothamnium succinctum* y *Tolypella*, mereciendo ésta un estudio detallado.