

VI.4j Las poblaciones bénticas. Distribución y variaciones anuales

CLAUDE DEJOUX

Como se ha visto en los anteriores capítulos, sólo se conocen parcialmente los macroinvertebrados del lago Titicaca, saber que se limita muchas veces a un simple inventario, generalmente incompleto. Ni siquiera se habían realizado durante estos últimos años proyectos de estudio de las poblaciones bénticas como comunidades de organismos. Existían solamente informaciones sobre los moluscos, colectados en abundancia años atrás, concernientes a las grandes características de su distribución en profundidad.

Situación y límites de los estudios recientes

Hasta la fecha se han realizado dos estudios sobre las poblaciones bénticas del lago Titicaca. El primero fue realizado en la bahía de Puno, en el marco de los trabajos de hidrobiología efectuados por la Universidad de esta ciudad y el IMARPE (Instituto del Mar del Perú), para evaluar la intensidad de la eutrofización de la bahía (MEDINA, 1983; MORALES *et al.*, 1989). Nosotros efectuamos el segundo entre 1986 y 1988, en la parte boliviana del lago, con el fin de evaluar la importancia de este componente faunístico en la ecología general del medio lacustre, y poner en evidencia los tipos de poblaciones presentes y su evolución en el curso de las estaciones.

Desde luego estos dos trabajos son insuficientes para conocer bien la fauna béntica de un medio tan extenso como el lago Titicaca, sin embargo, al menos los principales biotopos presentes fueron estudiados (bahías poco profundas, extensas superficies pobladas de carofíceas o de otras macrofitas, zonas medianas o muy profundas, etc...).

En la figura 1 presentamos los diferentes puntos para los cuales poseemos informaciones sobre la composición de las poblaciones de macroinvertebrados, basadas generalmente en los muestreos cuantitativos obtenidos con una draga Eckman, o en colecciones cualitativas efectuadas con redes o por cepillado y tamizado de los substratos inmersos.

Algunos de estos puntos (los subrayados), fueron objeto de observaciones regulares permitiendo estudiar la evolución temporal de la fauna. Las muestras cuantitativas fueron colectadas en las mejores condiciones posibles, aunque es probable que la utilización de la draga Eckman, sin anclado y en fondos de más de 50 metros, no siempre procure muestras de tamaño comparable. Además, el uso de este aparato sobre fondos cubiertos de macrofitas es generalmente difícil. Para este último caso, consideramos las densidades de invertebrados colectados expresándolos en número de organismos por unidad de peso seco del vegetal colectado que le sirve de apoyo (10 g, después de secar a 60°C hasta un peso constante), en vez de la unidad de superficie (m⁻²), como sucede sobre fondos blandos desprovistos de vegetación. Todas las muestras fueron tamizadas en mallas de 250 μ , previa fijación y selección.

Debido a la complejidad de la sistemática de algunos grupos de organismos, y a la imposibilidad de identificación precisa de algunos de ellos, principalmente en estado larvario, tomamos en cuenta únicamente el nivel taxonómico de la familia, o incluso del orden.

ORSTOM Fonds Documentaire

N° : 36637, ex 2

Cote : A

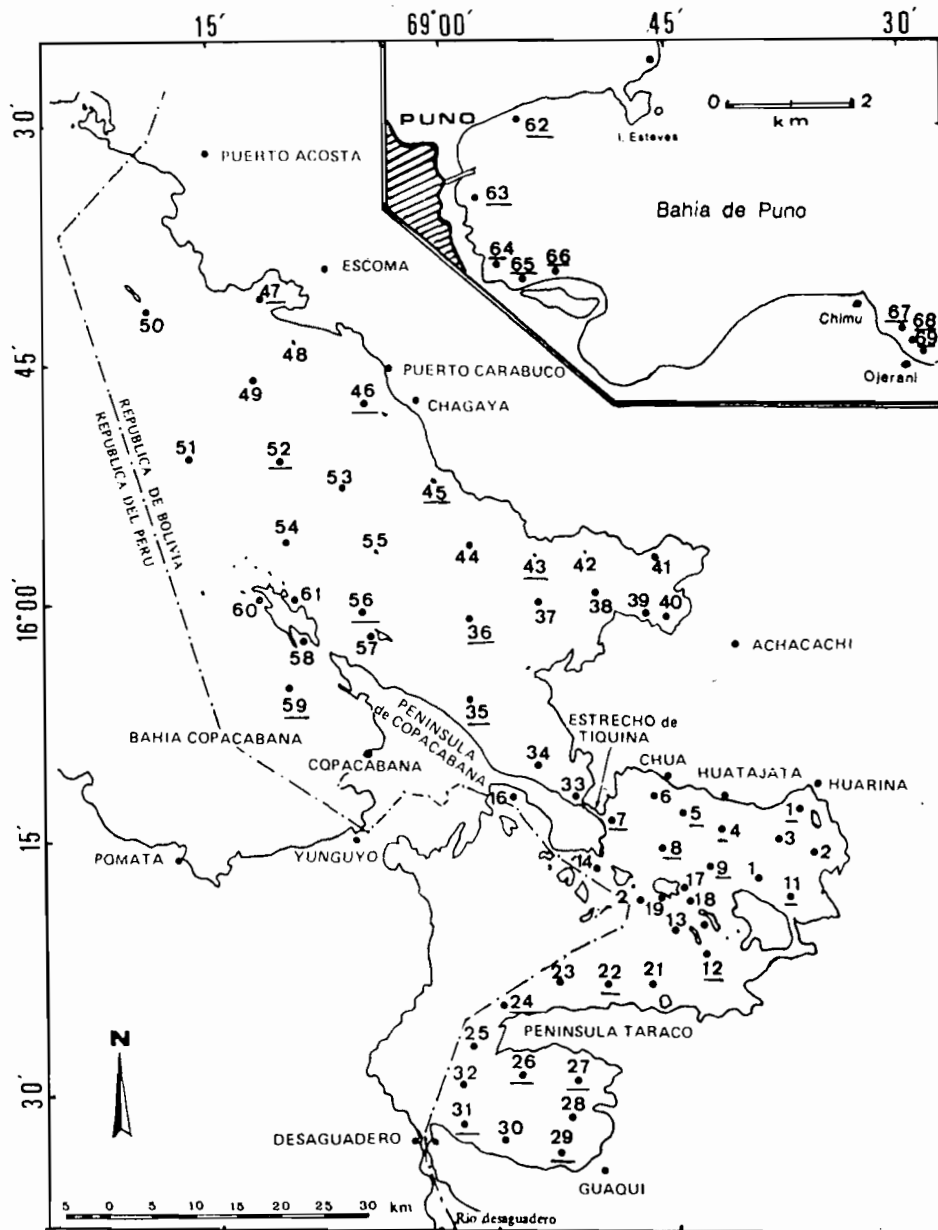


Fig. 1. - Ubicación de las estaciones de estudio de la fauna béntica del lago Titicaca, en la parte boliviana y en la bahía de Puno.

La fauna béntica de un medio muy eutrofizado, la bahía de Puno

Relativamente aislada del Lago Mayor y recibiendo prácticamente todos los efluentes urbanos de la ciudad de Puno (cerca de 100.000 habitantes), así como de varias otras pequeñas comunidades ribereñas, la bahía interior de Puno se encuentra fuertemente eutrofizada

(NORTHCOTE *et al.*, 1989 y capítulo VII.4, en esta publicación). Esta eutrofización que se manifiesta por la presencia de una vegetación acuática extremadamente desarrollada y por una fuerte descomposición de la materia orgánica que ocasiona anoxias locales o periódicas, tiene como consecuencia la presencia en esta región de poblaciones animales que difieren sensiblemente de las del resto del Lago Mayor. La parte exterior de la bahía está también influenciada por esta eutrofización, pero en menor grado debido a los intercambios más fáciles con las aguas libres exteriores.

Los estudios cuantitativos y cualitativos del bentos de estas diferentes zonas, realizados por MEDINA (1983) y MORALES *et al.* (1989), y basados en transectos que van de la parte más interior de la bahía, hacia el exterior, establecen los siguientes resultados.

- La parte interior de la bahía tiene una fauna mucho menos variada y menos densa que la parte exterior, hecho que sobresale cuando la profundidad es más importante (fig. 2).

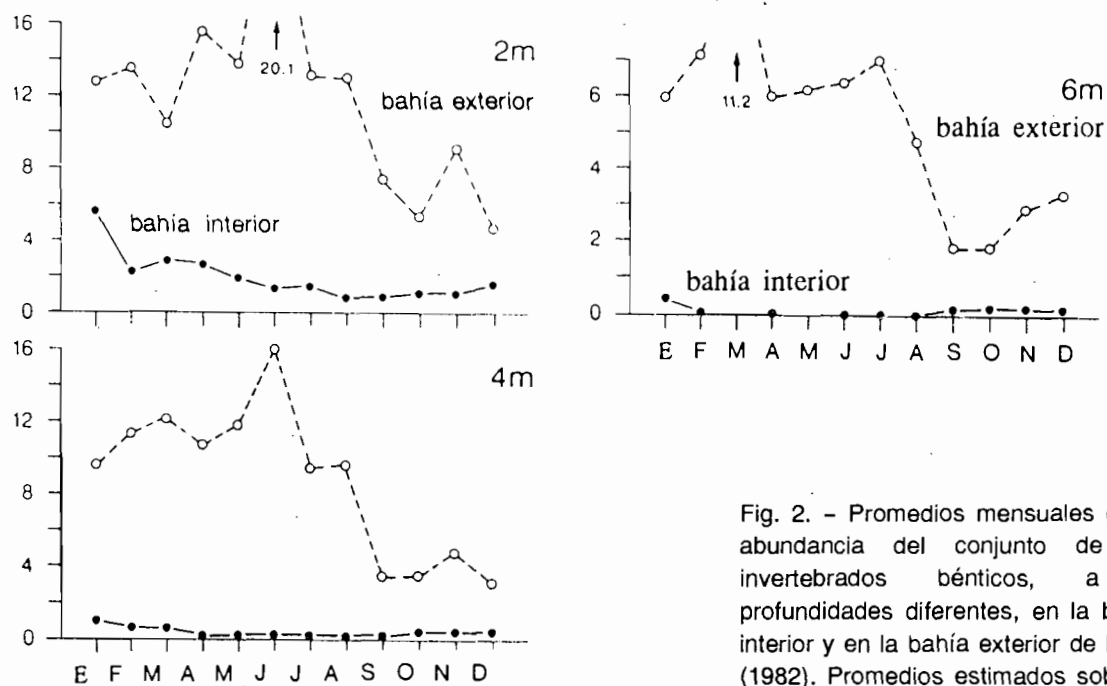


Fig. 2. - Promedios mensuales de la abundancia del conjunto de los invertebrados bénticos, a 3 profundidades diferentes, en la bahía interior y en la bahía exterior de Puno (1982). Promedios estimados sobre 3 muestras para cada profundidad y para cada fecha.

- Ningún organismo fue muestreado en la bahía interior, a una profundidad superior a 6 metros y durante varios meses.

- Mientras que, en la bahía exterior, las poblaciones presentan una variación de densidad estacional, con un máximo durante la época seca o un poco antes, en las zonas poco profundas de la bahía interior permanecen sensiblemente idénticas y poco densas.

- Las asociaciones faunísticas de la bahía interior sólo poseen 4 grupos taxonómicos (oligoquetos, hirudíneos, anfipodos y quironómidos), que globalmente son poco exigentes en oxígeno, mientras que en la bahía exterior se censan 16 grupos.

De modo más general, los estudios efectuados por los autores citados más arriba aportan algunos elementos sobre las variaciones estacionales de las densidades relativas de los grandes grupos taxonómicos en la zona poco profunda de la parte exterior de la bahía de Puno, que es la que sufre menos los efectos perturbadores de la eutrofización (fig. 3). Al haber durado sólo un año

el estudio, es imposible saber si las variaciones observadas son de la misma naturaleza para cada grupo y todos los años.

Moluscos, anfípodos y esponjas son por orden de abundancias los organismos mejor representados a 2 metros de profundidad, una situación que también se produce a 4 metros y que tiende a cambiar hacia los 6 metros cuando las poblaciones de esponjas se vuelven menos densas. Esta situación corresponde parcialmente a la que conocemos para el resto del lago, aunque prácticamente nunca se haya observado predominancia de las esponjas en el Huiñaimarca, por ejemplo, donde generalmente son más bien raras.

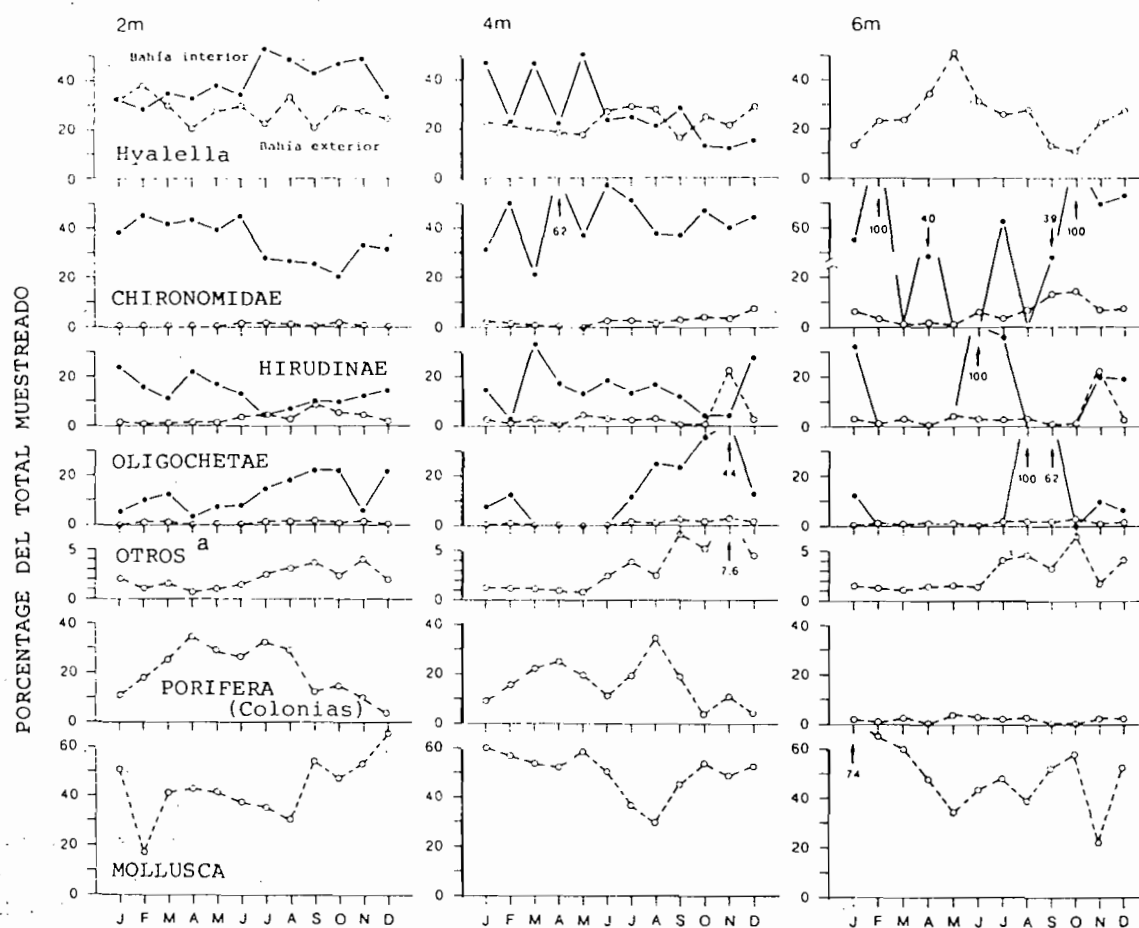


Fig. 3. - Variaciones estacionales de los grupos dominantes de macroinvertebrados benthicos, en porcentaje del total obtenido a 3 profundidades diferentes, en las zonas interior y exterior de la bahía de Puno (1982). a agrupando los turbelarios, nemátodos, ostrácodos, hidroacáridos y hemípteros.

Las poblaciones de la parte boliviana del lago

Debido a la división política del lago en una parte peruana y una parte boliviana, nuestro muestreo se realizó sólo en esta última región. Por lo que no es absolutamente seguro que, para biotopos de misma naturaleza, los resultados obtenidos sean totalmente idénticos para las dos regiones.

Visión general del macrobentos

El cuadro 1 corresponde al estado medio de las poblaciones benthicas para el conjunto de la parte boliviana del lago, estimado durante unos 2 años.

GRUPOS TAXONOMICOS	% Relativos	% Acumulados
Moluscos	29,51	29,51
Anfípodos	19,32	48,83
Quironómidos	16,86	65,69
Hidroacáridos	16,24	81,93
Oligoquetos	9,14	91,07
Hidras	5,77	96,84
Tricládidos	1,31	98,15
Elmidae	1,15	99,30
Hirudíneos	0,42	99,72
Tricópteros	0,16	99,88
Dípteros excepto quironómidos	0,057	99,937
Hemípteros	0,007	99,944
Hydrophilidae	0,005	99,949
Odonatos	0,005	99,954
Briozoarios	0,004	99,958
Dytiscidae	0,001	99,959

Cuadro 1. - Porcentajes relativos de los grandes grupos taxonómicos de macroinvertebrados del lago Titicaca. Balance establecido para todos los biotopos, muestras colectadas entre enero de 1986 y junio de 1988. Clasificación por importancia relativa decreciente, basada sobre más de 85.000 organismos muestreados.

Esta imagen no corresponde necesariamente a una situación precisa de un medio determinado, ya que agrupa muestras pertenecientes a biotopos muy diferentes. En realidad se trata de una característica media de las poblaciones bénticas del lago, de todos los biotopos, y de finales de los años 80, jerarquizando el grado de ocurrencia de los grandes grupos taxonómicos.

En el cuadro 1 se observa que dos grupos, los moluscos y los anfípodos, representan cerca del 50 % de los macroinvertebrados, situación que puede considerarse como una característica biológica del lago Titicaca. Luego basta tomar en cuenta seis grupos suplementarios para cubrir el 93 % del conjunto de las poblaciones, mientras que se necesita agrupar los otros 8 grupos para lograr una cobertura total de la fauna béntica. Entre estos últimos 8 grupos seis son insectos, confirmándose lo que habíamos visto en el capítulo precedente : esta clase de invertebrados está mal representada globalmente en el lago.

Cuando se rehace un mismo análisis a la escala de los grandes biotopos presentes en el conjunto del lago, tenemos para cada uno de ellos una imagen diferente, aun cuando las grandes características que acabamos de mencionar son generalmente la regla.

Los grandes tipos de medios bénticos presentes en el lago

Para determinar las poblaciones características del medio, debemos situarnos a una pequeña escala para así no tomar en cuenta el mosaico de pequeños medios que en algunos casos

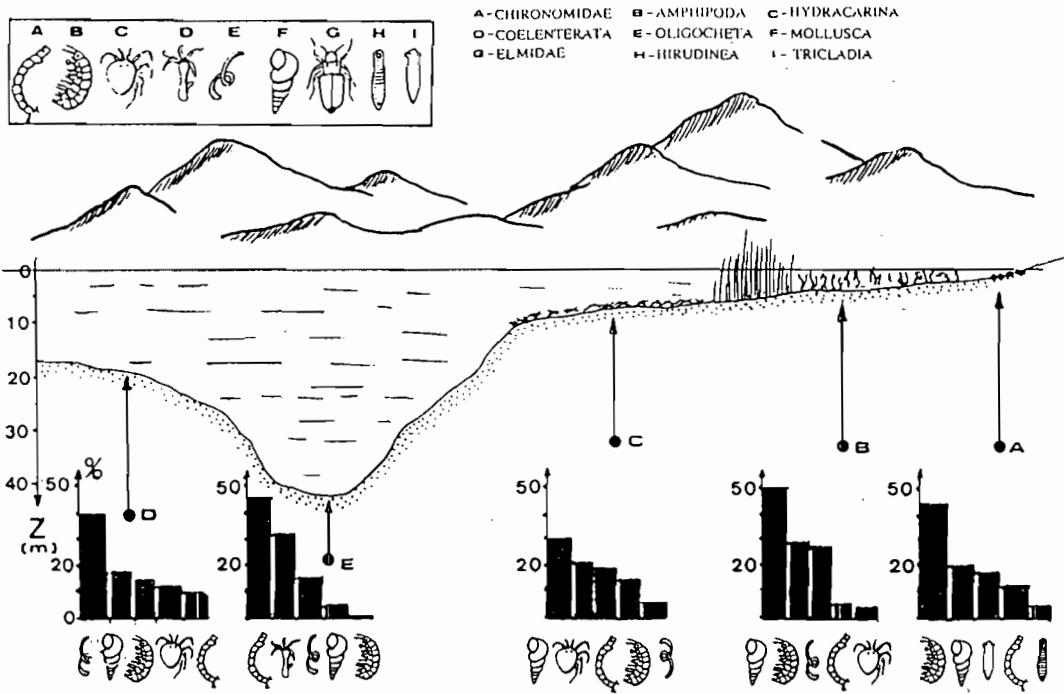


Fig. 4. - Distribución de los principales grupos de invertebrados bénticos en diferentes biotopos del Huíñamarca. ● A = zona litoral con arena o piedras ; ● B = fondos cubiertos de macrofitas diversas ; ● C = fondos cubiertos de *Chara* spp. ; ● D = fondos de sedimentos sin vegetación ; ● E = Chúa.

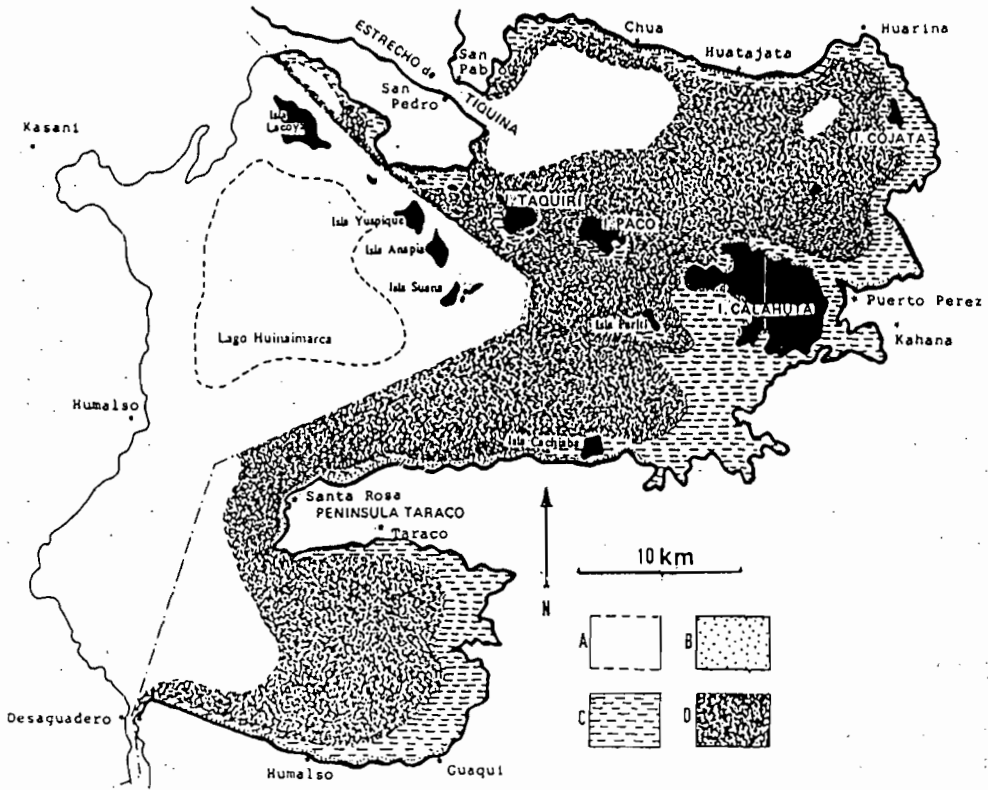


Fig. 5. - Grandes zonas ecológicas del Huíñamarca (parte boliviana) en relación con la distribución de los organismos bénticos. A = fondos de sedimentos sin vegetación ; B = zona litoral con arena o piedras ; c = fondos cubiertos de macrofitas diversas ; D = fondos cubiertos de *Chara* spp.

pueden encontrarse en algunas centenas de metros. En el Huiñaimarca donde la cobertura macrofítica es muy extensa, efectuamos un distinción entre los fondos cubiertos de *Chara* que representan tanto una gran superficie como una entidad ecológica, y los fondos cubiertos por otras plantas, sin distinción de las especies concernidas.

En el Lago Mayor, la morfometría de la cuenca y la profundidad son los dos elementos determinantes que tuvimos en cuenta en primer lugar.

El Huiñaimarca

La distribución de los grandes grupos taxonómicos de invertebrados está esquematizada en la figura 4 y la repartición de las principales zonas ecológicas en la figura 5.

+ *La franja litoral*

Zona raramente fangosa, está generalmente constituida por acumulaciones de arena más o menos gruesa, de gravas o de cantos rodados. Es poco profunda (de 0 a 40 ó 50 cm en promedio), generalmente agitada por las olas. Los organismos viven ocultos o principalmente bajo piedras. Este tipo de biotopo bien oxigenado está poblado con 50 % por anfípodos (*Hyalella* spp.). Es también el medio privilegiado de los planarios, y los quironómidos Tanytarsini pueden abundar localmente así como los *Taphius* sp. (Planorbidae).

+ *Los fondos cubiertos de macrofitas con excepción de las Chara*

Agrupamos en esta zona las poblaciones que colonizan diferentes tipos de macrofitas entre las cuales tenemos por ejemplo *Schoenoplectus tatora*, *Elodea potamogeton* o *Myriophyllum elatinoides*. En general, los moluscos predominan con cerca del 50 % de las poblaciones como promedio, aunque también los anfípodos y oligoquetos están bien representados, con porcentajes aproximados para cada grupo de 20 %.

Un análisis más detallado de este biotopo (DEJOUX, en preparación) muestra que existen diferencias notables en la composición de las poblaciones de las diferentes especies de macrofitas, esencialmente ligadas a la estructura morfológica de los vegetales que lo apoyan. Una estructura compleja unida a una buena oxigenación del herbario (situación cerca de la orilla o cerca de la superficie) se relaciona con la presencia de una población densa y diversificada de invertebrados (fig. 6).

+ *Los fondos cubiertos de Chara*

Los moluscos son aún predominantes con el 30 % de las poblaciones, pero otros tres grupos : los hidroacáridos, los quironómidos y los anfípodos comparten respectivamente alrededor del 21, 19 y 15 % de la población media total. Este biotopo y el anterior representan los medios más diversificados del lago respecto a sus poblaciones en macroinvertebrados. Ahí se reúnen por ejemplo grupos menores como los Corixidae, las larvas de Ephidridae, los raros Odonatos o la mayoría de algunas especies de Tricópteros presentes en el Titicaca. Estos fondos cubiertos de *Chara* representan una superficie muy grande a la escala del Lago Menor (cf. cap. VI.2). Albergan una importante biomasa de invertebrados, fondos que son de una importancia vital en la biología del lago.

+ *Los fondos desnudos poco profundos*

Los fondos desprovistos de vegetación y situados a menos de 20 metros de profundidad no cubren una superficie muy extensa a la escala del Huiñaimarca, encontrándose principalmente distribuidos del lado peruano. Los reunimos aquí en una misma categoría de biotopo, pero hubiera sido posible distinguir dos, uno constituido por las zonas de sedimentos desnudos que se encuentran dispersos en el centro de los herbarios acuáticos, en los lugares que presentan

discontinuidades. Generalmente poco profundos (10 a 12 metros como máximo), son ricos en residuos vegetales pero relativamente poco desoxygenados. Los anfipodos y los moluscos predominan, así como también algunas veces los quironómidos. Cuando sobrepasamos la profundidad de la zona de desarrollo de las macrofitas, los fondos desnudos, situados fuera de las desembocaduras de los tributarios donde puede existir temporalmente un poco de corriente, son el lugar de una fuerte acumulación de residuos vegetales más o menos en vía de descomposición. El oxígeno puede ser escaso ocasionalmente en este tipo de sedimento caracterizado por formaciones fangosas grises, ricas en materia orgánica. Llevados a la superficie, estos fondos son totalmente azoicos y nauseabundos, consecuencia de una anoxia prolongada. En sedimentos donde el contenido en oxígeno es suficiente, las poblaciones son a pesar de todo, dominadas por grupos de organismos poco exigentes entre los cuales se encuentran los oligoquetos (40 a 50 % en promedio), los Chironiminae o ciertos moluscos (*Littoridina* sp.). En general son fondos poco ricos en invertebrados.

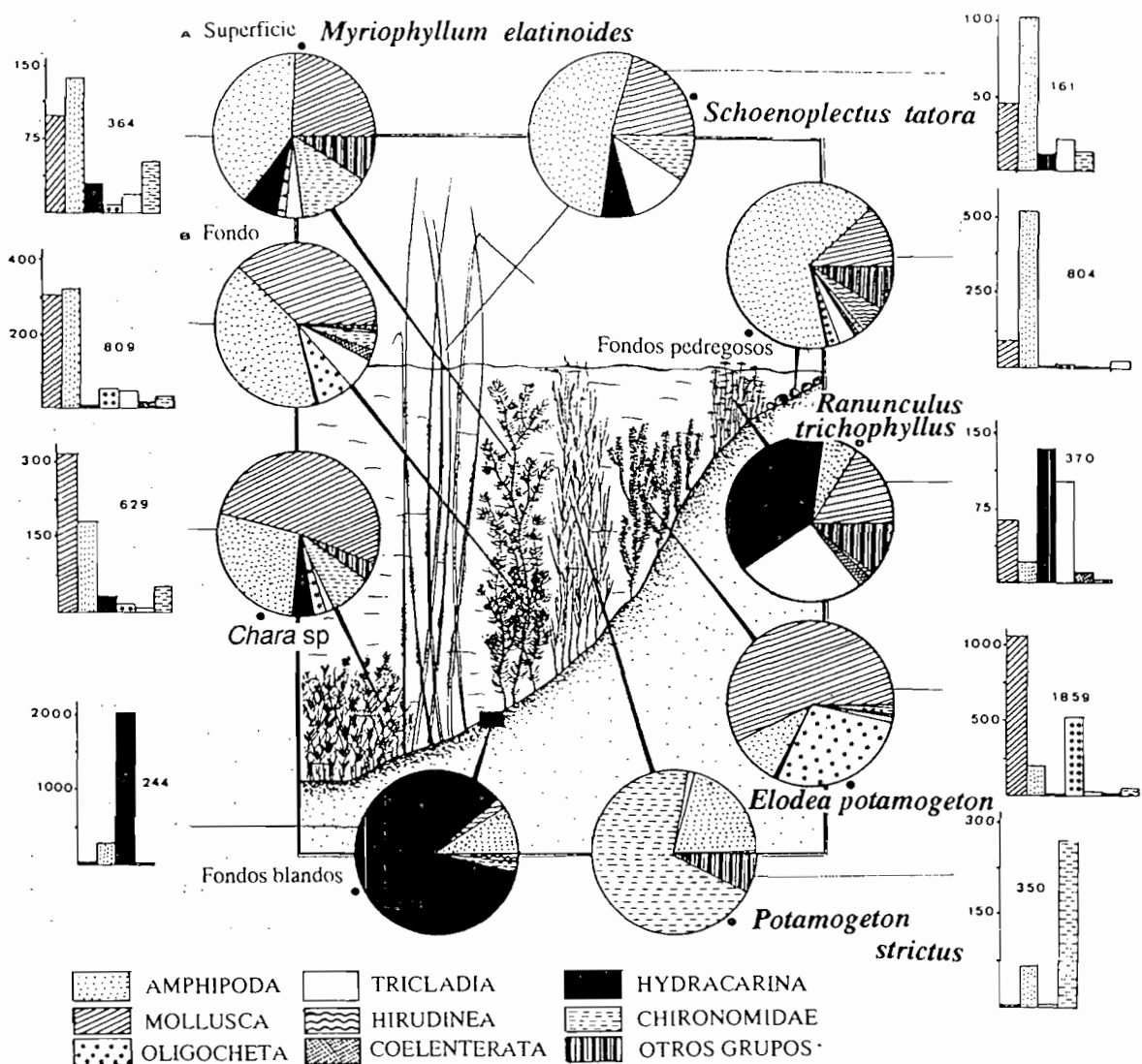


Fig. 6. - Distribución de los principales grupos de invertebrados bénticos en los diferentes tipos de asociaciones de macrofitas y algunos biotopos adyacentes.

+ *La fosa de Chúa y el estrecho de Tiquina*

Estas dos zonas del Huiñaimarca son particulares por su mayor profundidad (a la escala de esta parte del lago), y por el hecho que presentan fondos de sedimentos relativamente bien oxigenados, probablemente por la influencia de corrientes de fondo. Aunque ningún dato preciso existe respecto a la intensidad de este fenómeno, los análisis químicos de agua atestiguan intercambios entre las dos cuencas (cf. cap. V). Al encontrarse el único exutorio del lago en la parte sur (Desaguadero), una evacuación mecánica de las aguas de la cuenca norte pasa obligatoriamente por el estrecho de Tiquina (cf. cap. IV). La presencia de fondos de cieno compacto gris y prácticamente desprovisto de restos vegetales, inclusive de zonas areno-cenagosas difícilmente penetrables por la draga Eckman, parece indicar que en estos fondos existirían, por lo menos periódicamente, corrientes bastante importantes.

Las zonas más blandas están colonizadas por una importante población de *Chironomus* sp. (como promedio el 45,5 % de la población), también se encuentran hidras (33 %) y oligoquetos (16 %), organismos que pueden soportar déficits pasajeros en oxígeno debidos a la profundidad (en el momento de las estratificaciones por ejemplo), pero que pueden también beneficiar de aportes orgánicos particulares cuando se establecen corrientes periódicas.

El Lago Mayor

+ *Las zonas de orillas rocosas (H)*

Encontramos en el Lago Mayor biotopos rocosos o de cantos rodados idénticos a los del Huiñaimarca, pero aquí los confundimos con un biotopo de enormes bloques rocosos o de escombros ligado a la erosión de las orillas generalmente abruptas. En efecto, las orillas del Lago Mayor tienen generalmente una pendiente muy fuerte, con una franja de macrofitas reducida o inexistente. Cualitativamente las poblaciones de macroinvertebrados no difieren sensiblemente de aquéllas presentes en los mismos medios en el Huiñaimarca, pero los anfípodos, con una proporción de cerca del 74 % son aún ampliamente dominantes. Asimismo es uno de los raros biotopos donde se encuentran los coleópteros Elmidae en una proporción notable con aproximadamente el 7 % (fig. 7).

+ *Las bahías poco profundas con macrofitas (F-G)*

En estas zonas se hallan biotopos similares a los encontrados en el Huiñaimarca. Con un promedio del 56 % de las poblaciones, los moluscos representan siempre el grupo predominante de los herbarios de *Chara* (lo que confirma la homogeneidad de este tipo de medio). En cambio, los quironómidos y los anfípodos dominan en las otras macrofitas (43 y 38 % respectivamente).

A excepción de la inmensa bahía de Achacachi, la bahía de los ríos Ramis y Huancané y la de Puno que acabamos de ver, estos biotopos tienen sólo una superficie muy reducida a la escala de la cuenca norte.

+ *Las desembocaduras de los tributarios (L)*

Las desembocaduras en el lago de sus tributarios representan biotopos de transición donde se reúnen ciertos elementos faunísticos transportados por deriva biológica. No obstante, estos elementos sólo están presentes en densidades poco importantes y sólo se encuentran en la zona de aportes de agua dulce, al no poder mantenerse más adelante en el medio lacustre; es el caso de algunos insectos por ejemplo (cf. cap. VI.4i). En general, los anfípodos dominan en las poblaciones bénticas (aproximadamente el 50 %) debido a los aportes de materia en suspensión y a una buena oxigenación, seguidos por las hidras (20 %).

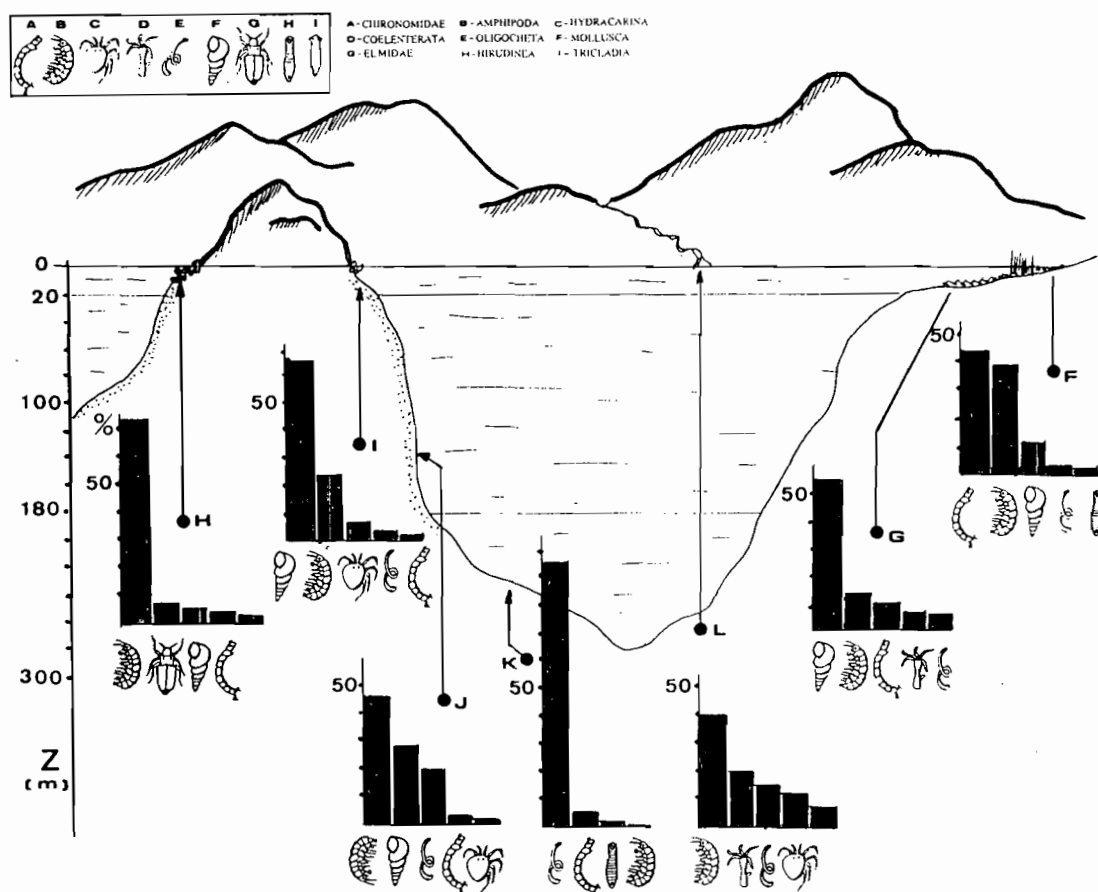


Fig. 7. - Distribución de los principales grupos de invertebrados bénticos en diferentes biotopos del Lago Grande.

+ *Los fondos desnudos de menos de 20 metros (I)*

Al haber escogido arbitrariamente la profundidad de 20 metros por ser simétrica con el Huiñaimarca, sería más exacto referirnos a fondos desnudos poco profundos, sobre todo que debido a la fuerte transparencia de las aguas en la cuenca norte, la zona colonizada por las macrofitas desciende más profundamente que en el Huiñaimarca. Por consiguiente, este biotopo está formado de sedimentos fangosos más o menos ricos en residuos vegetales, situados generalmente sobre una pendiente bastante fuerte. Estos sedimentos reciben directamente los aportes orgánicos de la zona ribereña y están ampliamente dominados por las poblaciones de moluscos (más del 65 %). Es en este biotopo donde estos organismos alcanzan su proporción más elevada. Con cerca del 24 % les siguen los anfipodos. Los hidroacáridos, oligoquetos y quironómidos comparten prácticamente los 11 % restantes, lo que indica su relativa débil abundancia.

+ *Los fondos entre 20 y 180 metros (J)*

Si estas profundidades deben considerarse como ordenes de magnitud para la distribución de este tipo de medio, su realidad ecológica es más concreta. Nos encontramos aquí en una zona que

ya no está bajo la influencia directa de los aportes en residuo de las macrofitas, pero que depende más de los aportes orgánicos ligados a la muerte del plancton. También es una zona donde los fondos continúan a recibir una oxigenación suficiente y la ausencia de una anoxia de larga duración permite el mantenimiento de poblaciones diversificadas. Se encuentran por ejemplo y algunas veces en cantidades apreciables, planarios, Hirudinae e hidras. Los anfípodos dominan con un 45 % como promedio, luego vienen los moluscos con cerca del 29 %. La relativa importancia de los oligoquetos (19 %) también es una característica de las zonas lacustres profundas, siendo este grupo de organismos uno de los más adaptados al déficit en oxígeno.

+ *Los fondos de más de 180 metros (κ)*

Para más precisión, habría que distinguir, en los fondos de más de 180 metros, una zona totalmente azoica de otra zona donde las poblaciones pueden aún mantenerse. En efecto, nuestro muestreo a estas profundidades es demasiado reducido para determinar el límite exacto entre estas dos zonas. En una decena de muestras obtenidas a profundidades que van de 205 a 235 metros (la profundidad máxima que pudimos muestrear), no encontramos un solo organismo vivo. Sin embargo, no deduciremos que 205 metros representan la profundidad máxima de supervivencia de los organismos bénticos en el lago Titicaca, debido a las pocas muestras obtenidas con relación a la superficie del lago que sobrepasa esta profundidad, pero nos permite creer que los períodos de anoxia prolongada que se establecen en esta zona son un factor determinante en la limitación de la colonización de los sedimentos. Entre 180 y 205 metros, en cambio, colectamos un total de 300 organismos. Los oligoquetos predominan muy ampliamente con una proporción relativa de 93,7 %, aunque también hallamos algunos *Chironomus* sp. (4,2 %), y de forma inesperada Hirudinae (1,8 %) así como también una especie de anfípodo, *Hyaella echina* (0,3 %).

Las densidades de poblaciones

Las densidades de los diferentes grupos de macroinvertebrados varían en un mismo lugar de una estación a la otra, como lo veremos a continuación, pero también están desigualmente repartidas en el espacio para un mismo período del año. Cada grupo faunístico tiene su dinámica propia como pudimos verlo para los anfípodos por ejemplo. Múltiples factores pueden ser la causa de tales variaciones de densidad, algunos con una naturaleza que podemos calificar de general ya que conciernen vastas superficies : gradiente de conductividad, variación de la transparencia de un lugar a otro, modificaciones de tipo de substratos... Otros factores son mucho más puntuales como la distribución del alimento o la presencia de una corriente que aumenta los contenidos en oxígeno. La imagen detallada de las poblaciones que obtenemos en el transcurso de una campaña de muestreo es un reflejo de esta situación, inmovilizada a la escala del tiempo, incluso cuando una campaña dura varios días; pese a todo es siempre muy imprecisa tratándose de extensos medios, generalmente heterogéneos. Por último, si tenemos en cuenta que la mayoría de los macroinvertebrados tienen una distribución de tipo agregativo, se comprenderá que la descripción de las poblaciones que podemos dar a la escala del lago o de la mayor parte de éste no debe considerarse muy exagerada.

Por estas diferentes razones, presentaremos aquí sólo una imagen de la distribución de las densidades de macroinvertebrados que proviene de una campaña de muestreos efectuada del 22 al 25 de febrero de 1987. Esta imagen se presenta en una forma gráfica y sólo concierne los grandes grupos faunísticos obtenidos en la parte boliviana del lago (fig. 8).

Siendo el diámetro de los círculos proporcional a la densidad de los organismos, es posible realizar un análisis visual de la situación existente en febrero de 1987, asociando al tamaño de los círculos su distribución en los diferentes mapas. Primero se observa la preponderancia de las densidades de moluscos sobre todos los otros grupos, con una abundancia muy particular en la parte norte del Huiñaimarca; las zonas de menor densidad o de ausencia (este del estrecho de Tiquina) corresponden a las estaciones más profundas. Estos predominan también en el Lago Mayor a la altura de las orillas de las islas del Sol y de la Luna.

Los anfípodos representan el segundo grupo por orden de abundancia y presentan en conjunto las mismas zonas de predominancia que los moluscos, situación que encontramos, aunque un poco más atenuada, para los hidroacáridos. Sin embargo se aprecia para estos organismos una menor ocurrencia en las estaciones del Lago Mayor que para los grupos anteriores.

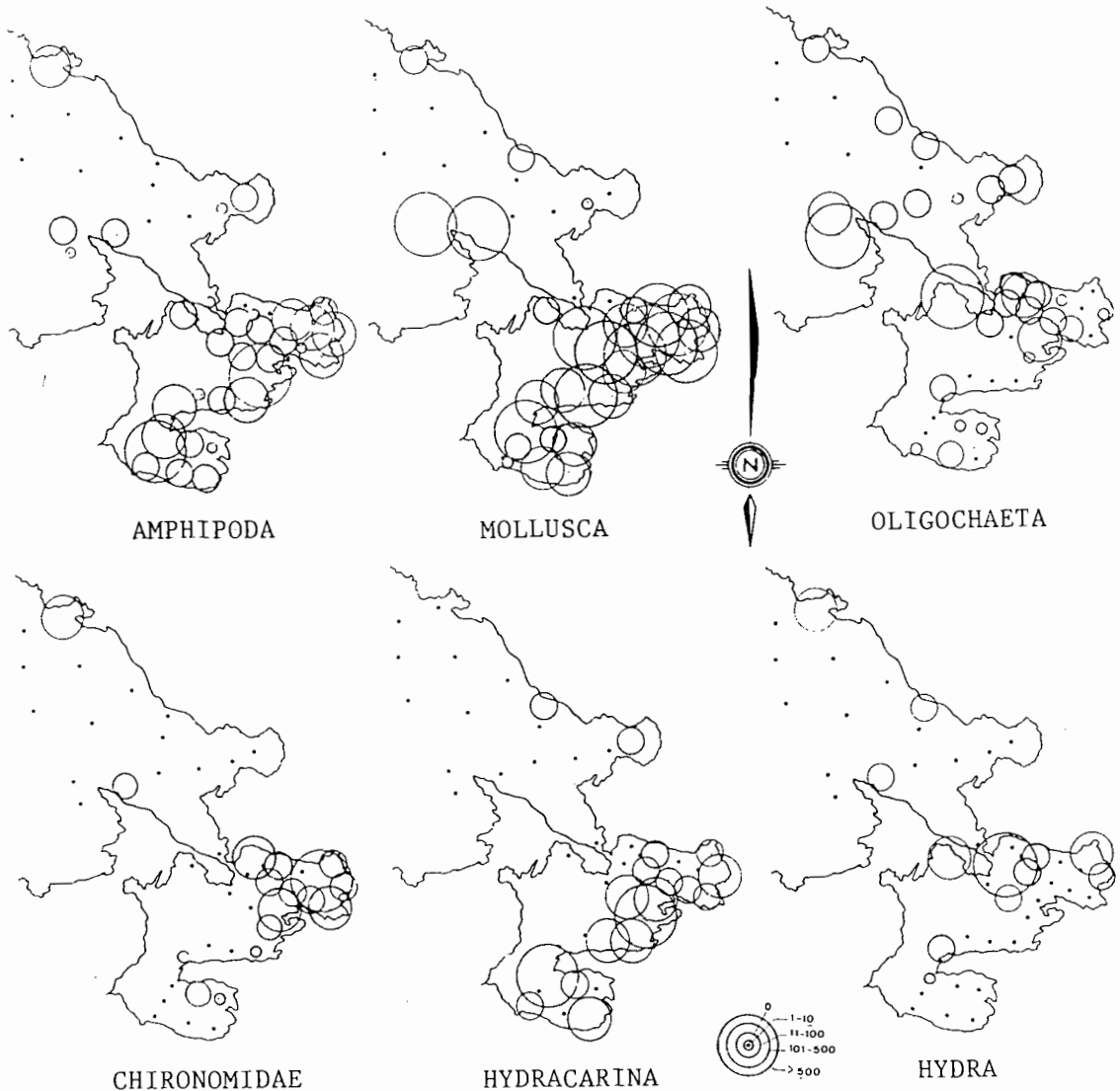


Fig. 8. - Distribución de las densidades de los principales grupos de macroinvertebrados bénticos, en la parte boliviana del lago, en febrero de 1987.

Por último, oligoquetos, quironómidos e hidras muestran distribuciones muy específicas. Los primeros se encuentran particularmente densos en la parte norte del Huiñaimarca, sea en zonas profundas, sea en zonas ricas en residuos vegetales. Se hallan igualmente casi en todas las partes del Lago Mayor, con excepción de las estaciones centrales más profundas. No obstante, no debe olvidarse que son organismos que generalmente viven en el lago a enormes profundidades. En cambio, los quironómidos y las hidras presentaron, en la época considerada, una distribución casi inexplicable. La parte noroeste del Huiñaimarca estaba densamente poblada de quironómidos, mientras que estaban prácticamente ausentes o raros en el resto del lago. Por otro lado, aunque es posible comprender la densidad importante de las hidras en la estación 7 (32 metros de

profundidad), debido al aporte directo de las aguas del Lago Mayor con una buena oxigenación y un aporte suplementario de alimento, no se comprende bien por qué también abundaban en las estaciones 1 ó 16 donde estos factores no representan ningún papel.

De manera general, el Huiñaimarca contiene densidades de organismos notablemente más elevadas que las del Lago Mayor, por unidad de superficie, debido a su menor profundidad. En cambio, las zonas del Lago Mayor de profundidad media, situadas en las bahías no eutrofizadas o a lo largo de las orillas donde la profundidad no excede los veinte metros, son también ricas en fauna béntica. El lago Titicaca no es una excepción y presenta, como la mayoría de los lagos de altitud, una zona litoral más rica que la zona profunda. Por lo tanto, esta "ecozona" de los primeros veinte a veinticinco metros es muy importante en la biología del medio y se debe conservar su estabilidad lo mejor posible, para consolidar su función en la producción secundaria de todo el ecosistema

Las variaciones estacionales

Para su estudio observaremos la distribución de las densidades encontradas en el curso de las 5 campañas de muestreo realizadas a diferentes épocas de los años 1986 y 1987. Fueron prospectadas unas treinta estaciones (fig. 1) en la parte boliviana del lago. En cada estación y según las campañas, se analizaron los contenidos de 2 a 4 dragas Eckman.

Esquematizamos la evolución global de las poblaciones bénticas para cada campaña adoptando clasificaciones de densidad bastante generales, con el fin de retener solamente las grandes variaciones (fig. 9). Se aprecia enseguida que el período considerado no es un período cualquiera puesto que el mes de abril de 1986 corresponde al máximo de crecida del lago en los últimos diez años. Entre abril de 1985 y abril de 1986, la amplitud del aumento de las aguas fue de casi tres metros y es evidente que este fenómeno interfirió mucho en la dinámica de las poblaciones de organismos bénticos. Efectivamente, tal elevación del nivel del agua representó en numerosos lugares del Huiñaimarca un aumento del 20 a 50 % de la profundidad. La primera repercusión se sintió en las poblaciones macrofíticas inmersas y muy particularmente en las porciones de las profundidades de 8 a 10 metros, que corresponde a su límite batimétrico de desarrollo. La disminución de transparencia a este nivel provocó la muerte de estas poblaciones, ocasionada tanto por el aumento de la capa de agua subyacente, como también por los aportes más importantes de materias en suspensión de los tributarios y por las evacuaciones difusas ribereñas.

Estos vegetales se deterioraron rápidamente, estableciéndose períodos de anoxia en las zonas profundas, que produjeron la desaparición más o menos completa de las poblaciones bénticas predominantes (moluscos y anfípodos). Esto fue particularmente sensible en la parte sur del Huiñaimarca donde hubo, de enero a octubre de 1986, densidades de macroinvertebrados que disminuyeron de varios miles de organismos por metro cuadrado o por 10 g de peso seco de macrofitas, a menos de 500. Este fenómeno se produjo también en la parte norte del Huiñaimarca donde la zona poblada de menos de 500 organismos para las mismas unidades de peso o de superficie alcanzó su máximo en abril de 1986. Una situación inversa se estableció en el Lago Mayor para el mismo período al no haberle afectado la crecida en este aspecto, debido a su mayor transparencia en general y el perfil más abrupto de sus orillas. Sólo el fondo de la bahía de Achacachi fue objeto del mismo fenómeno que el Huiñaimarca y las densidades pasaron también en ese lugar a menos de 500 en octubre de 1986.

Si es posible concebir que organismos más nadadores, como los anfípodos por ejemplo, hayan podido escaparse de las zonas anóxicas, no hay duda de que los moluscos, sin embargo, fueron incapaces de hacerlo, por lo que es evidente que mortalidades muy fuertes ocurrieron en estas zonas. Este fenómeno es interesante, ya que permite emitir la hipótesis de que los horizontes de conchas que se encuentran en algunos niveles en los testigos sedimentarios del Huiñaimarca (cf. cap. III.1), son el resultado de mortalidades masivas de moluscos, víctimas de anoxias temporales ocurridas como consecuencia de las bruscas crecidas del lago.

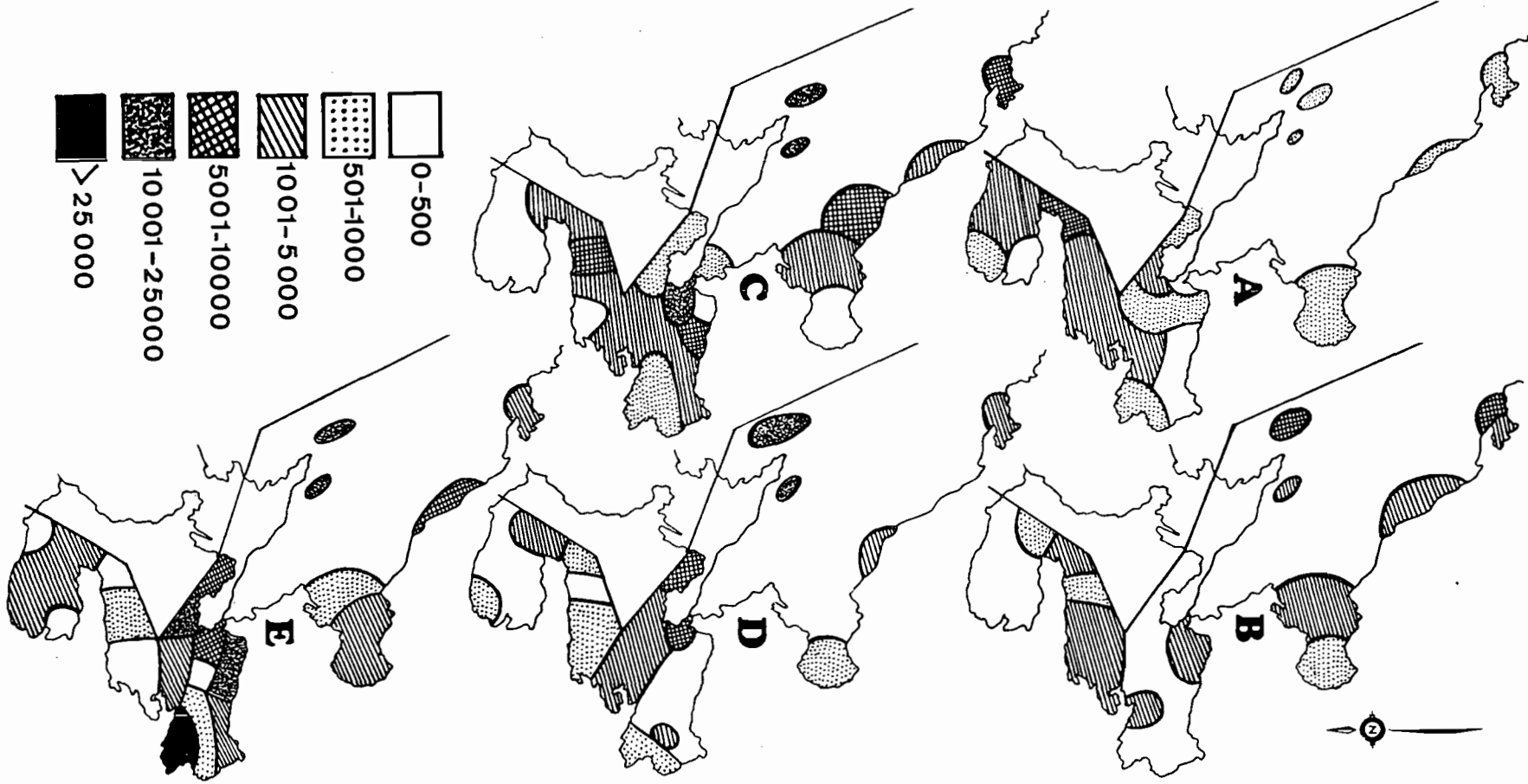


Fig. 9. - Distribución de las densidades de macroinvertebrados bénticos en la parte boliviana del lago Titicaca (en números de individuos por metros cuadrados sobre los fondos sin vegetación o por 10 g de vegetal sobre fondos cubiertos de *Chara* spp.).

En febrero de 1987, parece encontrarse aún en período de influencia nefasta de la crecida del año anterior. El nivel del lago apenas bajó y, excepto a la salida del estrecho de Tiquina, las densidades globales permanecieron a un nivel inferior a lo que eran en febrero de 1986, para el conjunto del Huiñaimarca. En cambio, en junio de 1987, la situación mejoró considerablemente, particularmente en la parte norte del Huiñaimarca donde se presencia un verdadero hiperdesarrollo de la fauna béntica. Grandes superficies albergan densidades superiores a 5.000 individuos por metro cuadrado, o por 10 g de peso seco cuando se trata de poblaciones macrofíticas. Estas densidades son incluso superiores a 25.000 en toda la región situada a la altura de Puerto Perez.

Conclusión

La fauna béntica del lago Titicaca representa un componente esencial en la biología de este ecosistema, representando un papel importante tanto a nivel de la producción secundaria (alimento de la ictiofauna), como también en los traslados de energía (moluscos y anfípodos descomponedores).

Una oposición muy clara existe entre las cuencas del lago, ocupando el Huiñaimarca el primer lugar por las densidades de su población en toda su superficie. Sólo las zonas poco profundas del Lago Mayor y su franja de orillas tienen una importancia similar, aunque estos medios representan solamente una ínfima parte de los 7.000 km² de esta cuenca.

Globalmente, más del 95 % de las poblaciones bénticas se hallan en los primeros 15 metros de profundidad, en el Huiñaimarca, y en los primeros 25 metros en el Lago Mayor. En este último, la vida béntica existe, sin embargo, sólo hasta ciertas profundidades, no pudiendo mantenerse más allá de los 200 metros, debido a los frecuentes períodos de anoxia que afectan esta zona.

En general, moluscos y anfípodos representan los grupos faunísticos predominantes en el conjunto del lago, tanto en densidad como en biomasa, y esto para todas las estaciones. Los primeros juegan un papel primordial en la descomposición de las inmensas biomásas de macrofitas que se desarrollan y mueren en la zona eufótica, y los segundos se encargan de la transformación de la materia orgánica de origen animal (zooplancton, macroinvertebrados...).

Los análisis de contenidos estomacales de peces mostraron que los macroinvertebrados bénticos son también de suma importancia para numerosas especies endémicas (principalmente para aquéllas que viven en la vegetación acuática), así como también para los jóvenes estados de los depredadores de zonas profundas (*Salmo gairdneri* y *Basilichthys bonariensis*). Además, algunos grupos taxonómicos representan, en ciertas épocas, lo esencial de la ración alimentaria de diversas especies de pájaros acuáticos.

A pesar de los resultados presentados en este capítulo, actualmente se debe considerar a los macroinvertebrados bénticos como insuficientemente estudiados, y además de trabajos complementarios necesarios de su taxonomía, lo que se necesita sobre todo son estudios de ecología y de biología, debiendo considerarse como prioritarios en estos campos a los dos grupos predominantes (moluscos y anfípodos). También se necesitarían estudios sobre la evolución a corto y largo plazo de las poblaciones con el fin de evidenciar si obedecen a ritmos evolutivos cíclicos o no, y en caso de una respuesta afirmativa saber cuál es el determinismo.

Referencias

- ANNANDALE (N.), 1913. – An account of the Sponges of the Lake Tiberias with observations on certain genera of Spongillidae. *Journ. proc. Asiatic Soc. Bengal.*, 9 : 57–88.
- ARNDT (W.), 1937. – *Ochridaspongia rotunda* n.g., n. sp. Ein neuer Süßwasserschwamm aus dem Ochridasee. *Arch. Hydrobiol.*, 31 : 636–677.
- BACHMANN (A.O.), 1961. – Notas sobre Corixidae (Hemiptera) (2a seria). *Neotropica*, 7 : 19–24.
- BACHMANN (A.O.), 1962. – Clave para determinación de las subfamilias, géneros y especies de las Corixidae de la República de Argentina (Insecta, Hemiptera). *Physis*, 23 : 21–25.
- BATE (J.), 1862. – *Allochertes knickerbrockeri*. Cat. Amph. Crust. Brit. Mus., p. 136.
- BAVAY (A.), 1904. – Mission de Créqui-Montfort et Sénéchal de la Grange en Amérique du Sud. Mollusques terrestres et fluviatiles récoltés par le Dr. Neveu-Lemaire. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, 29 : 152–156.
- BAVAY (A.), 1906. – Mollusques. In : Les lacs des hauts plateaux de l'Amérique du Sud. Neveu-Lemaire. Imprimerie nationale, Paris : 142–147.
- BEAUCHAMP (P. de), 1939. – 5. Rotifères et Turbellariés. In : The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937. *Trans. Linn. Soc. London*, ser. 3, 1 (1) : 44–79.
- BLUME (W.), 1958. – Littoridinen aus dem Titicacasee (Mollusca). *Op. Zoologica*, 25 : 1–8.
- BRIEN (P.), 1958. – A propos de deux éponges du lac Tanganyika. *Mém. Acad. r. Scienc. colon.*, 8 (1) : 1–43.
- BRIEN (P.), 1972. – *Malawispongia echinoides* n.g., n. sp. Eponge Céractinelle Haploscléride africaine du lac Malawi (Formation de la spongine périspiculaire). *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 86 (1–2) : 65–92.
- BRIEN (P.), 1973. – *Malawispongia echinoides* Brien. Etudes complémentaires. Histologie. Sexualité. Embryologie. Affinités systématiques. *Rev. Zool. Bot. Afr.*, 87 (1) : 50–76.
- BRULLE (G.A.), 1837. – Insectes de l'Amérique méridionale recueillis par Alcide D'Orbigny. In : Voyage dans l'Amérique méridionale. A. D'Orbigny. Pitois-Levrault et Cie., Paris, 2 (2) : 17–56.
- BRUNDIN (L.), 1956. – Die bodenfaunistischen Seetypen und ihre Anwendbarkeit auf die Sudhalbkugel. Zugleich ein Theorie der produktionsbiologischen Bedeutung der glazialen Erosion. Rep. Inst. Freshw. Res., Drottningholm, 37 : 186–235.
- BULLA (L.A.), 1972. – La ninfa de *Protallagma titicacae* (CALVERT). *Neotropica*, 18 (57) : 129–135.
- CALVERT (P.P.), 1909. – Contribution to the knowledge of the Odonata of the Neotropical region. *Ann. Carn. Mus.*, 6 : 73–364.
- CARMOUZE (J.P.), ARZE (C.), QUINTANILLA (J.), 1977. – La régulation hydrique des lacs Titicaca et Poopo. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 11 (4) : 269–283.
- CARMOUZE (J.P.), ARZE (C.), QUINTANILLA (J.), 1981. – Régulation hydrochimique du lac Titicaca et l'hydrochimie de ses tributaires. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (4) : 329–348.
- CARMOUZE (J.P.), DEJOUX (C.), DURAND (J.R.), GRAS (R.), ILLIS (A.), LAUZANNE (L.), LEMOALLE (J.), LEVEQUE (C.), LOUBENS (G.), SAINT-JEAN (L.), 1972. – Grandes zones écologiques du lac Tchad. *Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol.*, 6 (2) : 103–169.
- CERNOSVITOV (L.), 1939. – 6. Oligochaeta. In : The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937. *Trans. Linn. Soc. London*, ser. 3 (1) : 81–116.
- CHEVREUX (E.), 1904. – Mission de Créqui-Montfort et Sénéchal de la Grange; note préliminaire sur les Amphipodes recueillis par M. le Dr. Neveu-Lemaire dans le lac Titicaca (juillet 1903). *Bull. Soc. Zool. de Fr.*, 29 (11) : 131–134.
- DEJOUX (C.), 1988. – Panorama de la fauna bética del Altiplano boliviano. Congreso Iberoamericano y del Caribe sobre la pesca y la acuicultura, Isla Margarita, Venezuela, 8–14 Mayo 1988 : 13 p., multigr.

- DEJOUX (C.), 1991. – Les macro-invertébrés associés à la végétation aquatique dans la partie bolivienne du lac Titicaca. *Rev. Hydrobiol. trop.* (in press).
- DEJOUX (C.), MOURGUIART (P.), 1991. – *Ecpomastrum mirum* (Mollusque Hydrobiidae) du lac Titicaca : un problème de taxinomie. *Bull. Mus. Nat. Hist. Nat.* (in press).
- DEJOUX (C.), WASSON (J.G.), 1991. – La faune benthique de quelques lacs d'altitude des Andes boliviennes. *Spixiana* (in press).
- DELACHAUX (T.), 1928. – Faune invertébrée d'eau douce des hauts plateaux du Pérou (région de Huancavelica, département de Junin). (Calanides, Ostracodes, Rotateurs nouveaux). *Trav. Lab. Zool. Univ. Neuchâtel* : 45–99.
- D'ORBIGNY (A.), 1835. – *Synopsis terrestrium et fluviatilium Molluscorum in suo per American meridionalem itinere collectarum*. *Mag. Zool.*, 5 (61) : 44 p.
- D'ORBIGNY (A.), 1835–47. – Mollusques. *In* : Voyage dans l'Amérique méridionale. A. D'Orbigny. Pitois–Levrault et Cie., Paris, vol. 5.
- D'ORCHYMONT (A.), 1941. – Palpicornia (Coleoptera). Notes diverses et espèces nouvelles. *Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belg.*, 17 (1) : 1–23.
- DOS SANTOS (N.D.), 1966. – Notas sobre *Aeschna (Hesperaeschna) peralta* Ris, 1918 e sua ninfa. *Actas Soc. Biol. Rio de J.*, 10 (5) : 123–124.
- FAXON (W.), 1876. – Exploration of Lake Titicaca by Alexander Agassiz and S.W. Garman. 4. Crustacea. *Bull. Mus. Comp. Zool. Cambridge*, 3 (16) : 361–375.
- FLINT (O.S.), 1982. – Studies of neotropical caddisflies, 30 : larvae of the genera of South American Limnephilidae (Trichoptera). *Smith. contrib. to zool.*, 355 : 30 p.
- FRASER (F.C.), 1957. – A revision of the Odonata of Chile. *An. Acad. Chil. Cienc. Nat.*, 21 (2) : 153–166.
- GAVRILOV (K.), 1981. – Oligochaeta. *In* : Aquatic biota of Tropical South America, Part 2 : Anarthropoda, Hurlbert, Rodríguez & Santos eds., San Diego State University, San Diego, California : 170–190.
- GERMAR (E.F.), 1824. – *Insectorum species novae aut minus cognitae, descriptionibus illustratae*. *Halae*, 624 p.
- GILSON (H.C.), 1937. – 1. Description of the expedition. *In* : The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937. *Trans. Linn. Soc. London*, ser. 3, 1 : 1–20.
- GILSON (H.C.), 1964. – Lake Titicaca. *Verh. Internat. Verein. Limnol.*, 15 : 112–127.
- GUIGNOT (F.), 1957. – Beiträge zur Kenntnis der Insektenfauna Boliviens. *Opusc. Zool.*, 6 : 1–10.
- HAAS (F.), 1955. – 17. Mollusca : Gastropoda. *In* : The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937. *Trans. Linn. Soc. London*, ser. 3, 1 (3) : 275–308.
- HAAS (F.), 1957. – Eine neue endemische Schnecke aus dem Titicacasee. *Arch. Moll.*, 86 (4/6) : 137–139.
- HARMAN (W.J.), BRINKHURST (R.O.), MARCHESE (M.), 1988. – A contribution to the taxonomy of the aquatic oligochaeta (Naididae) of South America. *Can. J. Zool.*, 66 : 2233–2242.
- HINTON (H.E.), 1940. – 7. The Peruvian and Bolivian species of *Macrehmis* Motsh. (Coleoptera : Elmidae). *In* : The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937. *Trans. Linn. Soc. London*, ser. 3, 1 (1) : 117–147.
- HUNGERFORD (H.B.), 1948. – The Corixidae of the western hemisphere (Hemiptera). *Univ. Kansas Sci. Bull.*, 32 : 4–827.
- HYMAN (L.H.), 1939. – New species of flat worms from North, Central and South America. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 86 : 419–439.
- KENNEL (J.), 1888. – Untersuchungen an neuen Turbellarien. *Zool. Jb. (Syst.)*, 3 : p. 444.
- KUIPER (J.G.), HINZ (W.), 1983. – Zur Fauna der Kleinmuscheln in den Anden (Bivalvia : Sphaeriidae). *Arch. Moll.*, 114 (4/6) : 137–156.
- LAVENU (A.), 1981. – Origine et évolution néotectonique du lac Titicaca. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (4) : 289–297.

- LAZZARO (X.), 1985. – Poblaciones, biomasa y producciones fitoplanctónicas del lago Titicaca. *Rev. Inst. Ecol., La Paz*, 7 : 23–64.
- LERNER-SEGEEV (R.), 1971. – *Limnocythere titicaca* new species (Ostracoda, Cytheridae) from Lake Titicaca, Bolivia. *Crustaceana*, 25 (1), 88–94.
- LUNDBLAD (O.), 1924. – Über einige Hydracarinen aus den peruanischen Anden. *Göteborg. VetenskSamh. Handl. (S 4)*, 27 (10) : 1–25.
- LUNDBLAD (O.), 1930. – Südamerikanische Hydracarinen. *Zool. Bidr. Upsala*, 13 : 1–86.
- LUNDBLAD (O.), 1944. – Einige neue und venid bekannte Hydracarinen aus Südamerika. *Ent. Tidskr.*, 65 : 135–162.
- MARCUS (E.), 1942. – Sobre Bryozoa do Brasil. II. Bol. Fac. Fil. Ci. Letr. Univ. Sao Paulo. *Zool.*, 6 (1–5) : 57–106.
- MARCUS (E.), 1953. – Bryozoa from Lake Titicaca. Bol. Fac. Fil. Ci. Letr. Univ. Sao Paulo, *Zool.*, 18 : 45–49.
- MARTINEZ-ANSEMIL (E.), GIANI (N.), 1986. – Algunos oligoquetos acuáticos de Bolivia. *Oecol. aquat.*, 8 : 107–115.
- MEDINA (C.), 1982. – Determination of zoobenthos in Puno Bay of Lake Titicaca (Ojerani). In : Physical, chemical and biological conditions relating to water quality in Puno Bay, Lake Titicaca; Seminar abstracts, 32 p., multigr.
- MEDINA (C.), 1983 a. – Determinación de la fauna bentónica en Ojerani. Tesis UNTA, Puno : 116 p.
- MEDINA (C.), 1983 b. – Fauna bentónica en la bahía de Puno – Ojerani. UNDAF, Puno : 4 p., multigr.
- MILBRINK (G.), 1983. – An improved environmental index based on the relative abundance of Oligochaete species. *Hydrobiologia*, 102 : 89–97.
- MONIEZ (R.), 1889. – Sur quelques Cladocères et sur un Ostracode nouveaux du lac Titicaca. *Rev. Biol. Nord France*, 1 : 419–429.
- MORALES (P.), CORNEJO (E.), LEVY (D.A.), CHALLCO (D.), MEDINA (A.C.), NORTHCOTE (T.G.), 1989. – Effects of eutrofication on zoobenthos. In : Pollution in Lake Titicaca, Peru. Northcote, Morales, Levy, Greaven eds., Westwater Research Centre, Univ. Brit. Columbia, Vancouver : 101–113.
- MOUCHAMPS (R.), 1963. – Beiträge zur Kenntnis Insektenfauna Boliviens. 18. Coleoptera, 14. Sur quelques Berosini (Coleoptera-Hydrophilidae) de l'Amérique du Sud. *Mitt. Münchner Ent. Gesell.*, 53 : 118–149.
- MOURGUIART (P.), 1987. – Les Ostracodes lacustres de l'Altiplano bolivien. Le polymorphisme, son intérêt dans les reconstitutions paléohydrologiques et paléoclimatiques de l'Holocène. Thèse Univ. Bordeaux 1, 263 p.
- NORTHCOTE (T.G.), MORALES (P.S.), LEVY (D.A.), GREAVEN (M.S.), 1989. – Pollution in Lake Titicaca, Peru : training, research and management. Westwater Research Centre, Univ. Brit. Columbia, Vancouver, 262 p.
- PHILIPPI (R.A.), 1889. – *Diagnoses molluscorum terrestrium et fluviatilium peruanorum*. *Malak. Bl.*, 16 : 32–49.
- PILSBRY (H.A.), 1924. – South American land and freshwater mollusks. Notes and descriptions. I. Mollusks of Lake Titicaca. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.*, 76 : 49–51.
- PILSBRY (H.A.), 1925. – Lake Titicaca mollusks. *Nautilus*, 38 : 103–104.
- PILSBRY (H.A.), VANATTA (E.G.), 1896. – New species of freshwater mollusks from South America. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philad.* : 561–565.
- RIBAGA (A.), 1902. – *Acari sudamericani*. *Zool. Anz.*, 25 : 502–508.
- RINGUELET (R.A.), 1960. – Una colección de hirudíneos del Perú. I. Sanguijuelas del lago Titicaca. *Physis*, 21 (61) : 231–239.
- RINGUELET (R.A.), 1978. – Nuevos géneros y especies de Glossiphoniidae sudamericanos basados en caracteres ecto y endosomáticos (Hirudinea Glossiphoniiformes). *Limnobiología*, 1 (7) : 269–276.
- RINGUELET (R.A.), 1981. – Hirudinea. In : Aquatic biota of tropical South America. Part 2. Anarthropoda. Hurlbert, Rodríguez and Dos Santos, eds. : 191–196.
- ROBACK (S.S.), BERNER (L.), FLINT (O.S.), NIESER (N.), SPRANGLER (P.J.), 1980. – Results of the Catherwood Bolivian-Peruvian Altiplano Expedition. Part 1. Aquatic insects except Diptera. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, 132 : 176–217.

- ROBACK (S.S.), COFFMAN (W.P.), 1983. – Results of the Catherwood Bolivian–Peruvian Altiplano Expedition. Part 2. Aquatic Diptera including montane Diamesinae and Orthoclaadiinae (Chironomidae) from Venezuela. *Proc. Acad. Nat. Sci. Philadelphia*, 135 : 9–79.
- ROGICK (M.D.), 1945. – Studies on freshwater Bryozoa. 16. *Fredericella australiensis* var. *browni*, n. var. *Biol. Bull.*, Woods Hole, 89 (3) : 215–228.
- SCHINDLER (O.), 1955. – Limnologische Studien im Titicacasee. *Arch. Hydrobiol.*, 51 (1) : 42–53.
- SCHLENZ (E.), 1981. – Coelenterata. In : Aquatic biota of tropical South America. Part 2. Anarthropoda. Hurlbert, Rodríguez and Dos Santos, eds., San Diego State Univ., San Diego : 96–97.
- SCHMIDT (F.), 1957. – Contribution à l'étude des Trichoptères néotropicaux, II (Trichoptera). *Beitr. zur Ent.*, 7 (3–4) : 379–398.
- SMITH (J.), 1874. – *Hyaella inermis*. Rep. U.S. Comm. for 1872 and 1873, p. 609.
- TIMM (T.), 1970. – On the fauna of the Estonian Oligochaeta. *Pedobiologia*, 10 : 52–78.
- TIMM (T.), 1990. – Aquatic Oligochaeta from the farthest South–East of the USSR. *Proc. Estonian Acad. Sci. Biol.*, 39 (1) : 55–67.
- VARGAS (C.), 1982. – La sédimentation lacustre subactuelle d'un bassin intramontagneux : le lac Titicaca (partie lac Huiñaimarca – Bolivie). Thèse Univ. Bordeaux 1 : 91 p.
- VIETS (K.), 1953. – Neue Wassermilben aus Peru. *Veroff. Ubersee–Mus. Bremen*, (A), 2 : 129–134.
- VIETS (K.), 1955. – 16. Hydrachnellae. In : The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937. *Trans. Linn. Soc., London*, ser. 3, 1 (3) : 249–274.
- WALTER (C.), 1919. – Hydracarinen aus der peruanischen Anden und aus Brasilien. *Rev. Suisse Zool.*, 27 (2) : 19–59.
- WECKEL (A.L.), 1907. – *Hyaella knickerbrockeri*. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 32, p. 54.
- WECKEL (A.L.), 1909. – Freshwater amphipods from Peru. *Proc. U.S. Nat. Mus.*, 38 : 623–624.
- WOODWORTH (W.), 1897. – On some Turbellaria from Illinois. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harv.*, 31 : 3–16.