

VI.2 c Repartición y biomasas

ANDRE ILTIS y PHILIPPE MOURGUIART

Las primeras observaciones sobre la vegetación acuática fueron realizadas por la Expedición Percy Sladen en 1937 (TUTIN, 1940 ; ALLEN, 1940 ; GILSON, 1964). En esa época, se identificaron seis fanerógamas, un musgo y dos carofíceas, los cuales fueron agrupados en cuatro asociaciones.

Algunos años más tarde, de 1978 a 1980, COLLOT (1980, 1982 a, 1982 b, 1983) describió el estado de la vegetación acuática. Los principales resultados de su estudio forman la base de este capítulo. Extensos herbarios existían entonces en la bahía del Ramis, del Huancané, de Achacachi y sobre todo en la bahía de Puno y en el Lago Menor ; para estos dos últimos medios, se trazaron mapas de repartición y se efectuó una estimación de las biomasas existentes.

Observaciones ocasionales realizadas estos últimos años permiten precisar la evolución de las poblaciones vegetales después de las recientes variaciones del nivel lacustre.

Repartición de las especies

Las superficies ocupadas en estas dos partes del lago por las principales especies fueron estimadas a partir de observaciones efectuadas en numerosos radiales (cuadro 1). En el Lago Menor, casi un tercio del fondo estaba colonizado por *Chara*. El género *Potamogeton*, bien representado, ocupaba el 23 % de los fondos. En la bahía de Puno, *Potamogeton* cubría casi el 50 % de los fondos, *Myriophyllum* y *Schoenoplectus* el 38 a 39 % (figs. 1 y 2). Se podían definir seis asociaciones en relación con la batimetría y el alejamiento con relación a la costa :

- Grupo de orilla *Lilaeopsis* + *Hydrocotyle* (0 - 0,2 m)

Una pequeña Ombelífera, *Lilaeopsis*, se desarrollaba en zonas protegidas de pendiente débil, en sedimentos de tipo arenoso o arcilloso. Agrupada con ésta o aislada en superficies grandes, otra Ombelífera, *Hydrocotyle*, colonizaba las orillas del lago. *Ranunculus* podía encontrarse esporádicamente en esta zona. Este grupo es ausente cuando la costa es rocosa o pedregosa.

- Grupo *Myriophyllum-Elodea* (0,2 - 2,5 m)

Se desarrollaba particularmente bien en zonas pobladas por los *Schoenoplectus*. En la bahía de Puno, *Myriophyllum* ocupaba superficies importantes desde las orillas hasta el límite de totoras así como, de manera menos densa, hasta el límite sur de esta zona y en la bahía de Chucuito. En el Lago Menor, es igualmente entre las orillas y las totoras que *Myriophyllum* se desarrolla, y algunas veces incluso en un medio de poblaciones de totoras. La profundidad ideal para su crecimiento parece situarse entre 1 y 2 metros, aunque esta especie coloniza también las zonas recientemente inundadas menos profundas.

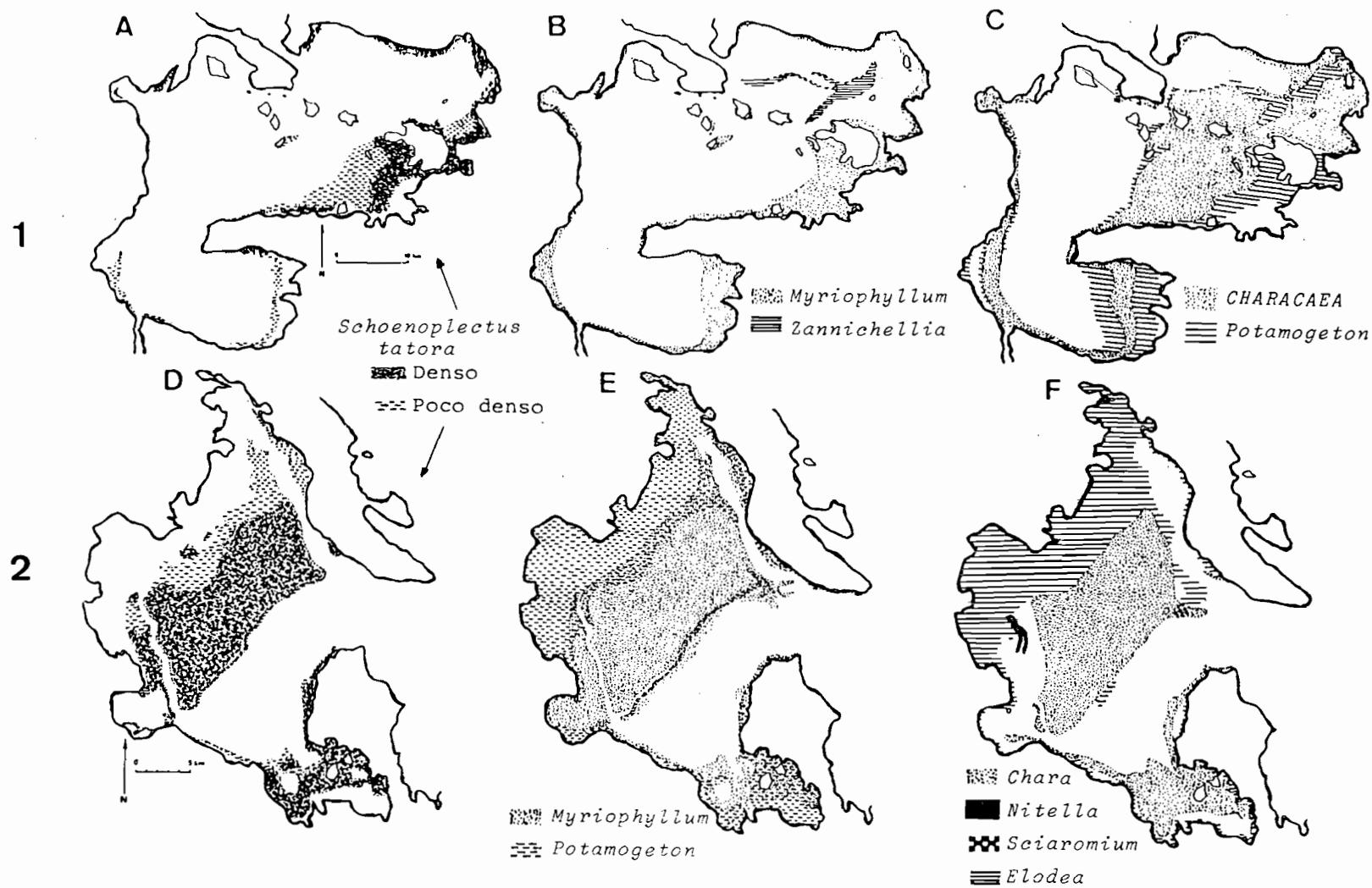


Fig. 1. – Mapas de repartición de la vegetación en el Lago Menor (COLLOT *et al.*, 1983).

Fig. 2. – Mapas de repartición de la vegetación en la bahía de Puno (COLLOT *et al.*, 1983).

A. Lago Menor

Especies	Superficies (km ²)	% de la superficie en vegetación	% de la superficie en agua
<i>Elodea</i>	222	29	16
<i>Myriophyllum</i>	222	29	16
<i>Potamogeton</i>	308	41	23
cerca de la costa	172	23	13
en profundidad	136	18	10
<i>Schoenoplectus</i>	185	24	13
poco abundante	116	15	8
muy abundante	69	9	5
<i>Chara</i>	436	58	32
Superficie con vegetación	758	-	56
Superficie sin vegetación	607	-	44

B. Bahía de Puno

<i>Elodea</i>	185	39	31
<i>Myriophyllum</i>	227	48	38
<i>Potamogeton</i>	261	59	47
cerca de la costa	269	57	46
en profundidad	12	2	1
<i>Schoenoplectus</i>	238	50	39
poco abundante	69	14	1
muy abundante	169	36	26
<i>Chara</i>	196	41	33
<i>Nitella</i>	2	0,5	0,3
Superficie con vegetación	476	-	79
Superficie sin vegetación	126	-	21

Cuadro 1. – Superficies ocupadas por las principales especies (COLLOT *et al.*, 1983).

Debajo de *Myriophyllum*, se encontraba *Elodea* que ocupaba sensiblemente las mismas zonas en el Lago Menor y en la bahía de Puno, aunque en esta última su repartición es más restringida cerca de Chucuito. *Elodea* colonizaba el fondo y sólo las flores alcanzaban la superficie al extremo de un filamento largo y frágil.

Además de estas dos especies, otras cuatro plantas se encuentran frecuentemente : *Potamogeton*, *Zannichellia*, *Ruppia* y *Sciaromium*. La primera es abundante, más bien en matas dispersas, con los miriofilos y las elodeas y sólo florece cuando la profundidad no sobrepasa 1,5 m. Debajo de este nivel, la reproducción es únicamente vegetativa. *Zannichellia* y *Ruppia*, especies muy semejantes a *Potamogeton*, se encontraban igualmente mezcladas con este último o en matas aisladas. Finalmente, algunas veces se encontraba mezclada a todas estas especies, en baja cantidad, un musgo del género *Sciaromium* ; éste era particularmente abundante cerca de la entrada de la bahía de Puno.

- Grupo de *Schoenoplectus tatora* (2,5 – 4,5 m)

Esta ciperácea comúnmente llamada "totoras" ocupaba la mitad de la superficie cubierta por las macrofitas en la bahía de Puno y cerca del 30 % de la del Lago Menor. Se la encuentra hasta 5,5 metros de profundidad, pero es muy abundante solamente hasta los 3 metros. Alcanza frecuentemente los 4 metros de altura y se han observado ejemplares de más de 6 metros. Era particularmente abundante en la parte noreste de la bahía de Puno donde su límite sudoeste-noreste era prácticamente infranqueable. En el Lago Menor, los totorales eran particularmente desarrollados en la parte este, y mucho más densos alejándose de la costa.

Según la densidad de las totoras, dos tipos de grupo fueron evidenciados. Si los tallos eran muy densos (más de 50 tallos por metro cuadrado), *Potamogeton* podía desarrollarse gracias a su porte alargado con hojas filiformes. Igualmente se encontraban algunos pies de *Elodea* y algunas matas de *Sciaromium*, pero de manera reducida. Cuando las totoras eran menos densas, las Characeae crecían entonces a su pie. Cuando el totoral era intensamente explotado, las *Chara* se implantaban y el rebrote de las totoras era débil, incluso nulo. Se ha observado que en la bahía de Puno, las zonas muy explotadas han sido colonizadas por las *Chara* que eran casi siempre las únicas a ocupar el medio, aún si la profundidad podía permitir normalmente el desarrollo de otras especies.

- Grupo de plantas flotantes : *Lemna* + *Azolla*

Estas plantas eran comunes a los tres grupos anteriores y se encontraban al borde de las orillas, en las zonas bien protegidas y muy particularmente en el puerto de Puno. Igualmente se las encontraba en los totorales muy densos. En condiciones ideales de protección, podían constituir una capa estratificada de 0,5 a un centímetro de espesor. Más generalmente, las especies estaban dispuestas en un solo espesor y algunas veces ya mezcladas, ya por separado.

- Grupo de Characeae (4,50 – 7,50 m)

A partir del límite interno de las totoras, o desde la costa, cuando las totoras eran poco densas o ausentes, o a partir del límite externo de éstas, las *Chara* podían observarse hasta más de 15 metros de profundidad, la zona de desarrollo máximo situándose entre 4,5 y 7,5 metros donde ellas solas cubrían inmensas superficies. De esta manera Characeae constituía el grupo más abundante del Titicaca. En la bahía de Puno, ocupaban los vacíos ocupados por los totorales. En el Lago Menor, abarcaban aproximadamente 436 kilómetros cuadrados, sea más del 60 % de la superficie ocupada por la vegetación.

- Grupo de *Potamogeton* de mayor profundidad (7,5 – 9,5 m)

En la bahía de Puno como en el Lago Menor, existía, generalmente en profundidades de 7,5 a 9,5 metros, una zona de la misma especie de *Potamogeton* que la de cerca de las orillas. Esta especie estaba algunas veces asociada a *Zannichellia* como en la parte norte del Lago Menor. *Potamogeton* no florecía nunca y se reproducía vegetativamente a esta profundidad mientras que *Zannichellia* florecía y fructificaba.

En resumen, se podía esquematizar la sucesión de las poblaciones vegetales desde la costa hacia el centro del lago de la siguiente manera (fig. 3) : cuando las orillas tienen una leve pendiente (tipo "fin de pradera"), estaban colonizadas por *Lilaeopsis* o *Hydrocotyle*. Si la zona es particularmente bien protegida, igualmente se encontraba *Lemna* y *Azolla*. Si las orillas son rocosas y más abruptas, se encontraba directamente el grupo *Myriophyllum-Elodea*. Generalmente, este último grupo era característico de las orillas hasta el límite de *Schoenoplectus tatora* situado cerca de los 2,5 metros de profundidad, con *Potamogeton*, *Ruppia*, *Zannichellia*,

Sciaromium como plantas acompañadoras. En la zona de totoras y según su densidad, se desarrollaba ya sea *Potamogeton*, o *Chara*. En el límite externo de *Schoenoplectus*, las Characeae colonizaban los fondos hasta cerca de 7,5 metros ; luego si la pendiente era leve, se volvía a encontrar nuevamente *Potamogeton*, algunas veces agrupado con *Zannichellia* hasta los 9 metros. No se encontraba más vegetación más allá de esta profundidad.

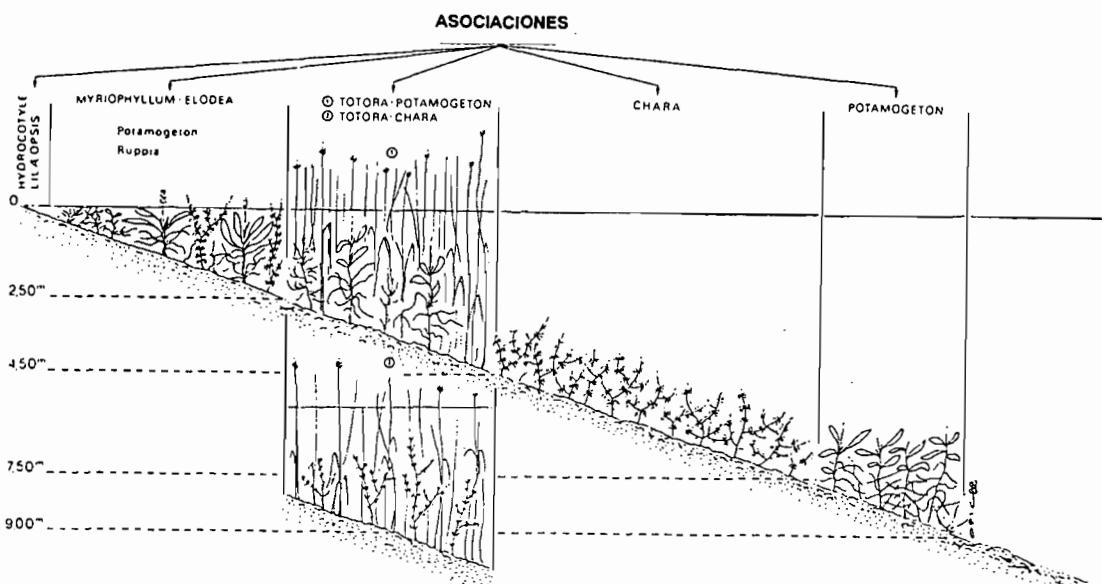


Fig. 3. – Esquema de las diferentes asociaciones vegetales de las orillas del lago Titicaca (COLLOT *et al.*, 1983).

Biomasas presentes

Fueron estimadas por colecciones efectuadas a intervalos regulares en cada una de las tres zonas de vegetación representativas del Titicaca : grupos de *Myriophyllum-Elodea*, de *Schoenoplectus* y de *Chara*. La técnica utilizada consistía en recolectar todas las plantas, incluyendo las raíces, presentes en un cuadrado de superficie conocida ($0,5 \text{ m}^{-2}$), luego se determinaba los pesos de materia fresca (MF), de materia seca (MS), de ceniza (C) y de materia orgánica (MO) correspondientes.

- *Chara*

Fueron objeto de medidas globales sin distinción de especies. En el curso del período de estudio, el peso de materias secas por unidad de superficie podía considerarse como relativamente constante ($1031 \pm 83 \text{ g.MS.m}^{-2}$) ; las variaciones observadas eran más bien debidas a los riesgos del muestreo.

Con 36,36 % de MO, las *Chara* presentan una fuerte proporción de cenizas debida a la abundancia de los compuestos cárnicos. Dado que la superficie ocupada por las characeas era del orden de 436 km^2 en el Lago Menor y 196 km^2 en la bahía de Puno, se puede deducir de manera aproximativa que las biomasas en cada uno de estos dos medios eran respectivamente de 450.000 y 202.000 toneladas de MS (cuadro 2).

- *Myriophyllum-Elodea*

La biomasa media de la asociación era estimada a $470 \pm 134 \text{ g.MS.m}^{-2}$, repartida igualmente

entre las dos especies. La biomasa total de *Myriophyllum* era de aproximadamente 52.200 toneladas de MS en el Lago Menor y 53.300 en la bahía de Puno ; la de *Elodea* era prácticamente idéntica en el Lago Menor y de 43.300 en la bahía de Puno.

- *Potamogeton, Azolla et Ruppia*

Estas plantas estaban dispersas en diferentes tipos de grupos y las biomassas por metro cuadrado muy variables.

Plantas	Lago Menor	Bahía de Puno
<i>Chara</i>	450.000	202.000
<i>Schoenoplectus</i>		
zona muy densa	105.000	260.000
zona poco densa	6.700	15.900
-----	-----	-----
Total	131.700	275.900
<i>Myriophyllum</i>	52.200	53.300
<i>Elodea</i>	52.200	43.300
-----	-----	-----
Asociación	104.400	96.800
<i>Potamogeton</i>		
0,00 - 2,50	4.600	7.300
7,50 - 9,00 m	36.300	3.200
-----	-----	-----
Total	40.900	10.500
Total	727.000	585.200

Cuadro 2: - Evaluación en toneladas de materias secas de las biomassas de plantas en el Lago Menor y en la bahía de Puno (COLLOT *et al.*, 1983).

- *Schoenoplectus*

En la estación estudiada, un valor medio de $1522 \pm 636 \text{ g.MS.m}^{-2}$ con $165 \pm 29 \text{ tallos.m}^{-2}$ fue obtenido como valor representativo de las zonas de totoras densas. En las zonas poco densas (25 ± 20 tallos por metro cuadrado), la biomasa media fue estimada en $230 \pm 96 \text{ g.MS.m}^{-2}$. Las biomassas globales eran, a partir de estas bases, de aproximadamente 131.700 toneladas de MS en el Lago Menor y de 275.900 toneladas en la bahía de Puno.

La biomasa de los potamots, cuando estaban en asociación, tenía un valor del orden de 27 g.MS.m^{-2} . Fuera de toda asociación, en ciertas zonas más profundas del Lago Menor, la densidad era por lo menos diez veces más elevada, o sea en promedio 267 g.MS.m^{-2} . La biomasa total, teniendo en cuenta estas diferencias de densidad y de superficie colonizada, fue estimada en aproximadamente 40.900 toneladas de MS en el Lago Menor y 10.500 toneladas en la bahía de Puno.

De manera indicativa, las biomassas de *Azolla* y de *Ruppia* llegaban respectivamente a 56 y 267 g.MS.m^{-2} cuando colonizaban solos una superficie ; representaban pues para estas especies los valores máximos de biomasa que podían presentar.

En conclusión, la comparación de las biomasas globales en el Lago Menor y en la bahía de Puno resaltaba la parte importante ocupada entonces por las *Chara* en la biomasa total : 62 % en el Lago Menor y 35 % en la bahía de Puno, los fondos propicios para la implantación de las *Chara* (entre 4,5 y 7,5 metros) ocupando una superficie más reducida en esta última. La biomasa de *Schoenoplectus* era más importante en la bahía de Puno : 47 % contra 18 % en el Lago Menor. Estos dos grupos representaban en los dos casos más del 80 % de la biomasa total. El grupo *Myriophyllum-Elodea* se colocaba en la tercera posición con biomassas sensiblemente iguales para cada una de estas dos especies.

Potamogeton tenía un área de repartición importante pero, su densidad siendo menor, su participación en la biomasa global era baja (6 % en el Lago Menor, 2 % en la bahía de Puno).

Almacenamiento y consumo de las sales minerales

Muestras de plantas secadas fueron analizadas con el fin de conocer las cantidades de sales minerales contenidas en los vegetales (cuadro 3). Estos análisis evidenciaron :

- la abundancia del calcio en *Chara* (25,67 % del peso de MS). A menudo *Myriophyllum*, *Elodea* y *Ruppia* presentaban también contenidos elevados de este elemento debido a sus hojas impregnadas de calcáreo.

- *Elodea* aparecía como la planta más rica en elementos minerales (sílice, fósforo, fierro, cobre, manganeso, zinc).

- en lo referente a los contenidos en Na, K, Ca y Mg, se podían distinguir tres grupos de plantas : el primero con calcio muy abundante (*Chara*) ; el segundo con potasio muy abundante (*Schoenoplectus*, *Potamogeton*) ; el tercero con calcio muy abundante y con potasio abundante (*Myriophyllum*, *Elodea*, *Ruppia*).

- las proporciones relativas de los cationes en las plantas eran diferentes de las del agua ; la clasificación se efectuaba de la siguiente manera : K > Ca > Mg > Na excepto para *Schoenoplectus* donde el orden estaba ligeramente modificado (inversión de Na y Mg).

PLANTAS	K	Na	Ca	Mg	SiO ₂	S	P	C	N	Fe	Cu	Mn	Zn	B
<i>Chara</i>	0,76	0,28	25,67	0,70	0,83	0,42	0,10	21,3	0,84	925	7,0	32	10,0	210
<i>Schoenoplectus</i>	5,85	2,50	0,90	0,19	1,07	0,77	0,20	39,7	1,88	950	5,5	97	14,5	160
<i>Myriophyllum</i>	1,77	1,03	16,25	0,50	1,02	0,35	0,20	31,3	1,46	940	6,0	170	20,0	345
<i>Elodea</i>	3,15	0,71	15,40	0,48	2,94	0,71	0,20	29,5	1,53	3290	7,5	422	17,0	370
<i>Potamogeton</i>	5,20	0,81	2,80	0,33	0,54	1,11	0,20	40,5	1,83	350	3,5	62	10,0	1225
<i>Ruppia</i>	1,98	0,41	13,68	0,54	1,32	0,28	0,14	32,8	1,39	658	5,0	282	15,0	560

Cuadro 3. – Composición química de las plantas del lago Titicaca ; para los nueve elementos de la izquierda, en porcentaje de la materia seca ; para los cinco elementos de la derecha, en p.p.m. de la materia seca (COLLOT, 1980).

A partir de los resultados de los análisis y de las biomassas globales estimadas para cada planta, se determinaron las cantidades de sales minerales que estaban almacenadas para las macrofitas en el Lago Menor y en la bahía de Puno. Los resultados mostraron que el calcio era el elemento almacenado más importante (más de 200.000 toneladas para el conjunto Huiñaimarca–bahía de Puno) ; seguían el potasio con más de 35.000 toneladas, el sodio y la sílice con aproximadamente 14.000 toneladas, el azufre y el magnesio con aproximadamente 7.000 toneladas (cuadro 4).

Con ayuda de la estimación de la producción de materia vegetal efectuada para cada especie, COLLOT (1980) evaluó aproximadamente el consumo diario de sales minerales (cuadro 4). A manera de ejemplo, el consumo diario en el Lago Menor y en la bahía de Puno era, para el calcio, del orden de 2.500 toneladas, para el potasio de 360 toneladas, para la sílice de 200 toneladas y para el sodio y el magnesio de 80 toneladas.

PLANTAS	LAGO MENOR													
	C	N	P	S	Ca	Na	K	Mg	SiO ₂	Fe	Cu	Mn	Zu	B
<i>Chara</i>	95.850	3.780	450	1.890	115.515	1.260	3.420	3.150	3.735	416	3	14	42	95
<i>Schoenoplectus</i>	52.285	2.476	263	1.015	1.185	3.293	7.705	251	1.410	125	1	13	2	21
<i>Myriophyllum</i>	16.339	762	104	183	8.483	538	924	261	532	49	0,3	9	1	18
<i>Elodea</i>	15.399	799	104	371	6.995	371	1.644	251	1.535	172	0,1	22	1	19
<i>Potamogeton</i>	16.765	748	82	454	1.145	331	2.127	135	221	15	0,1	2	0,4	50
Total	196.638	8.565	1.003	3.913	133.325	5.793	15.820	4.048	7.433	777	4,5	60	46,4	203
BAHIA DE PUNO														
<i>Chara</i>	43.026	1.697	202	848	51.853	566	1.535	1.414	1.677	187	1	6	2	42
<i>Schoenoplectus</i>	109.532	5.187	552	2.124	2.483	6.898	16.140	524	2.952	262	1	27	4	45
<i>Myriophyllum</i>	16.683	778	107	187	8.661	549	943	267	544	50	0,3	9	1	20
<i>Elodea</i>	12.833	666	87	309	5.829	309	1.370	209	1.279	143	0,3	18	1	53
<i>Potamogeton</i>	4.253	193	21	117	294	85	546	35	56	4	0,0	1	0,1	13
Total	186.327	8.521	969	3.585	69.120	8.407	20.534	2.449	6.508	646	2,6	61	8,1	175
Consumo diario														
Lago Menor	2.441	109	12	55	1651	48	197	52	118	13	0,1	1	0,1	4
Bahia de Puno	1.743	80	10	40	883	38	167	30	85	9	0,0	1	0,1	4

Cuadro 4. – Almacenamiento y consumo diario de diversos elementos minerales expresados en toneladas para las macrofitas del lago Titicaca (Lago Menor y bahía de Puno) (según COLLOT, 1980).

Evolución de las poblaciones vegetales entre 1986 y 1989

Entre 1983 y 1986, el nivel medio del lago Titicaca subió cerca de 3 metros y más de 85.000 hectáreas fueron así inundadas. Después de este período, el nivel descendió nuevamente. Era pues interesante examinar las incidencias de tales variaciones sobre el comportamiento y la evolución de las diferentes formaciones vegetales. Las observaciones realizadas en 1986 (máximo de la crecida) y en 1989 (fase de decrecida) hacen notar las múltiples respuestas de las diferentes asociaciones vegetales consideradas (cuadro 5).

SITUACION EN EL LAGO MENOR			SITUACION EN EL LAGO MAYOR
Año 1980 Alt. 3808,50 m	Año 1986 Alt. 3810,75 m	Año 1989 Alt. 3809,75 m	Año 1989 Alt. 3809,75 m
Hydrocotyle 0,2 m	Hydrocotyle 0,2 m	Hydrocotyle 0,2 m	Hydrocotyle 0,2 m
Elodea 2,5 m	Elodea 2,5 m	Elodea 0,9 m	Elodea 1,3 m
Totoras 4,5 m	Totoras 4,5 m	Totoras 2,0 m	Totoras 2,5 m
		Elodea 3,5 m	Elodea 5,75 m
Chara 7,5 m	Chara 7,5 m	Chara 7,5 m	Chara 14,5 m
Potamogeton 9 m	?	?	?
Briofitas ?	Briofitas ?	Briofitas 12 m	Briofitas 30 m
***** *****			
LIMITE DE LA VEGETACION FIJADA			

Cuadro 5. – Evolución de las poblaciones vegetales en el curso de un ciclo crecida-decrecida entre 1980 y 1989. Playas de profundidad de repartición de las principales especies.

– El grupo *Myriophyllum-Elodea* desarrolla una estrategia oportunista, colonizando muy rápidamente los nuevos espacios o los dejados vacantes por la desaparición de otros herbáceos, particularmente de las totoras.

– El grupo de *Schoenoplectus tatora*, en 1986, ocupaba una zona batimétrica (2,5 – 4,5 metros) correspondiente a su preferendum de vida. En 1989, el totoral se encontraba entre 0,8 y 2,5 metros. Son las mismas plantas (las de 1986) que resistieron al descenso de las aguas y se encuentran

desde entonces en posición anormal en relación a su preferendum. En ciertas zonas (alrededores de Huatajata y de Achacachi), incluso se las encuentra a menos de 40 centímetros de agua, pero esta situación resulta más de una acción antrópica que de una evolución natural, ya que los campesinos practican en este lugar el trasplante de nuevos brotes.

– El grupo de Characeae, con el fuerte aumento de las aguas, no se mantiene más allá de 7,5 metros de profundidad en el Lago Menor. En abril 1986, en el máximo de la crecida del lago, grandes superficies pobladas de *Chara* se observan con principios de descomposición, fenómeno que llega a su máximo de intensidad a fines del mismo año. En el Lago Mayor, en cambio parecen haberse mantenido los herbarios profundos de 1986. Una turbidez menor de las aguas en esta parte del lago, y por consiguiente una penetración mejor de la luz, explican bien esta diferencia entre las dos grandes cuencas.

– El grupo de *Potamogeton* de zonas profundas parece actualmente haber completamente desaparecido, o al menos, nosotros no hemos encontrado traza alguna. COLLOT (1980) sugería además que este herbario podría desaparecer en una crecida.

El esquema de repartición de las macrofitas establecido por COLLOT (1980), COLLOT *et al.* (1983), que representamos aquí (figs. 1 a 3), es en realidad sólo una imagen correspondiente a un estado de estabilidad del nivel de agua. No da cuenta de la evolución natural de las poblaciones vegetales que sufren la consecuencia de las variaciones plurianuales del nivel de agua. La salinización de las aguas puede por ejemplo jugar un rol de factor limitante, como debió haber sido el caso durante la fuerte sequía de 1943 (favorizando muy probablemente el crecimiento de especies particulares como *Ruppia*). Al contrario, un aumento rápido de las aguas ocasiona, particularmente en el Huiñaimarca, fuertes mortalidades de los vegetales que vivían anteriormente en su límite inferior de profundidad. Esta mortalidad, y luego la descomposición, ocasiona ella misma una anoxia local más o menos importante que se repercute en la supervivencia de los organismos béticos.

Conclusiones

Las comunidades de macrofitas acuáticas del lago Titicaca se caracterizan por su densidad y su extensión ; ocupan todas las zonas poco profundas, ya sea la parte más grande del Lago Menor y las bahías poco profundas del Lago Mayor. En cambio, el numero de especies presentes es relativamente limitado frente a las extensiones cubiertas por esta vegetación. Esta pobreza relativa está tal vez ligada a las variaciones frecuentes del nivel del lago, tanto a la escala estacional (en período normal, la amplitud es de aproximadamente 0,70 m) como a una escala plurianual, estas últimas variaciones siendo, en algunas épocas, mucho más fuertes (más de 3 m por ejemplo entre 1983 y 1986). De este hecho, las superficies relativas de las asociaciones vegetales se modifican, los grupos se reparten en superficies nuevas según los preferendums de las especies dominantes, la luz disponible para su desarrollo apareciendo, a primera vista, como el elemento principal que interviene en esta dinámica. Algunas asociaciones pueden incluso desaparecer completamente cuando la altura del agua se vuelve muy elevada y limita la penetración de las radiaciones luminosas. Además, acciones antrópicas intervienen y modifican el equilibrio natural de las poblaciones establecidas, ya sea que se trate de la cosecha en masa de algunas especies útiles o por el contrario de su trasplante para el mantenimiento de una producción suficiente.

Esta última es de todas maneras extremadamente elevada. Según las estimaciones de COLLOT *et al.* (1983) efectuadas entre 1978 y 1980 mediante el método de cortes, las *Chara* tienen una producción media del orden de 11,6 gramos de materia seca por metro cuadrado y por día, lo que representaba a esta época aproximadamente 5.000 toneladas de materia seca en el Lago Menor y

2.200 en la bahía de Puno. La producción de totoras varía entre 1,5 y 0,2 gramo según su densidad, de donde resulta una estimación de la producción de 120 toneladas diarias de materia seca en el Lago Menor y 265 toneladas en la bahía de Puno. El grupo *Myriophyllum-Elodea*, con 0,8 y 10 gramos respectivamente de materia seca de producción diaria por metro cuadrado, alcanzaba producciones globales de 175 toneladas para la primera especie, 2.200 toneladas para la segunda en el Lago Menor y de 180 y 1.850 toneladas en la bahía de Puno. Finalmente, *Potamogeton* con 5 gramos por metro cuadrado de producción diaria, lograba una producción global de 770 toneladas de materia seca por día en el Huiñaimarca y de 200 toneladas en la bahía de Puno.

Aunque el autor de estas estimaciones cree que, debido a la metodología empleada, probablemente éstas son sobreestimadas, estas aproximaciones evidencian la fuerte producción vegetal de este medio. Así podemos concluir que las condiciones ecológicas que reinan para la vegetación en el Titicaca no son particularmente desfavorables, a pesar de las bajas temperaturas y del déficit en oxígeno debidos a la altitud.

Por último, debemos señalar la importancia de *Chara* en los ecosistemas lacustres de la cuenca del Titicaca : siendo los vegetales más abundantes en biomasa en el lago mismo, son también, y muy netamente, los más productivos ; invaden así las superficies dejadas vacías por la explotación de las totoras. Forman zonas costeras en numerosos lagos de altura situados río arriba en la cordillera. Capaces de adaptarse a niveles de salinidad bastante elevados, tapizan extensas superficies en el fondo del lago Poopó, rebalse del Titicaca cuya salinidad es actualmente alrededor de 10 a 12 gramos por litro.

Referencias

- ACLETO OSORIO (C.), ZUÑIGA (R.), MONTOYA (H.), MORON (S.), SAMAMEZ (I.), TAVARA (C.), 1978. – Algas continentales del Perú. I. Bibliografía y lista de géneros y especies. Univ. Nac. Mayor S. Marcos, Museo Hist. Nat. "Javier Prado", depart. Bot., Lima, ser. divulgación 9 : 53–54.
- ALLEN (G.O.), 1938. – The Charophyte collecting tours of Thomas Bates Blow. *Jour. Bot.*, 76 : 295–298.
- ALLEN (G.O.), 1940. – 9. *Charophyta*. In : The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937. *Trans. Linn. Soc. London*, ser. 3, 1(2) : 155–160.
- ASPLUND (E.), 1926. – Contribution to the flora of the Bolivian Andes. I. *Pteridophyta. Gymnospermae. Helobiae*. *Ark. Bot.*, 20 A (7) : 1–38.
- BOULANGE (B.), AQUIZE JAEN (E.), 1981. – Morphologie, hydrographie et climatologie du lac Titicaca et de son bassin versant. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (4) : 269–287.
- BRAUN (A.), 1882. – Fragmente einer Monographie der Characeen. Nach den hinterlassen Manuscripten A. Braun's, herausgegeben von Dr O. Nordstedt. Abh. Kön. Ak. Wiss. Berlin aus dem J. : 211 p.
- COLLOT (D.), 1980. – Les macrophytes de quelques lacs andins (lac Titicaca, lac Poopo, lacs des vallées d'Hichu Kkota et d'Ovejhuyo). ORSTOM, La Paz : 115 p., multigr.
- COLLOT (D.), 1982 a. – Vegetación acuática del lago Poopó. *Rev. Inst. Ecol.*, La Paz, 1 : 47–55.
- COLLOT (D.), 1982 b. – Mapa de vegetación de la Bahía de Puno. *Rev. Inst. Ecol.*, La Paz, 2 : 49–65.
- COLLOT (D.), KORIYAMA (F.), GARCIA (E.), 1983. – Répartitions, biomasses et productions des macrophytes du lac Titicaca. *Rev. Hydrobiol. trop.*, 16 (3) : 241–261.
- COOK (C.D.K.), 1966. – A monographic study of *Ranunculus* subgen. *Batrachium* (DC.) A. Gray, *Mitt. Bot. Staatssamml. München*, 6 : 47–237.
- COOK (C.D.K.), GUT (B.J.), RIX (E.M.), SCHNELLER (J.), SEITZ (M.), 1974. – Water plants of the world. Junk, The Hague : 561 p.
- CORILLION (R.), 1975. – Flore des Charophytes (Characées) du Massif armoricain et des contrées voisines d'Europe occidentale. In : Flore et végétation du massif armoricain. Jouve. Paris, 4 : 214 p.
- FOSTER (R.C.), 1958. – A catalogue of the ferns and flowering plants of Bolivia. *Contr. Gray Herb. Harv.*, 184 : 223 p.
- GILSON (H.C.), 1939. – 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.
- GRIFFIN (D.), 1988. – Sumario de nuestro conocimiento de las *Charophyta* del Perú. Publ. Museo Hist. Nat. "Javier Prado", Univ. Nac. Mayor S. Marcos, ser. B, Bot., Lima, 22 : 1–32.
- GUERLESQUIN (M.), 1981. – Contribution à la connaissance des Characées d'Amérique du Sud (Bolivie, Equateur, Guyane française). *Rev. Hydrobiol. trop.*, 14 (4) : 381–404.
- HILL (A.W.), 1927. – *Lilaeopsis (Umbelliferae)*. *J. Linn. Soc., London, Bot.*, 47 : 525–551.
- HORN af RANTZIEN (H.), 1950. – *Charophyta* reported from Latin America. *Arkiv Bot.*, 1 (8) : 355–411.
- LANDOLT (E.), 1986. – Biosystematic investigations in the family of duckweeds (Lemnaceae), 2. *Veroff. Geobot. Inst. ETH Stiftung Rübel*, Zürich, 71, 566 p.
- OSTRIA (C.), 1987. – Phytoécologie et paléoécologie de la vallée alto-andine de Hichu Kkota (Cordillère orientale, Bolivie). Thèse Univ. Paris 6, 180 p.
- SHELDON (R.B.), BOYLEN (C.W.), 1978. – An underwater survey for estimating submerged macrophyte population density and biomass. *Aquatic Botany*, 4 : 65–72.
- TUTIN (M.A.), 1940. – 10. The macrophytic vegetation of the Lake Titicaca. In : The Percy Sladen Trust Expedition to Lake Titicaca in 1937. *Trans. Linn. Soc. London, Bot.*, ser. 3, 1 (2) : 161–189.
- WOOD (R.D.), IMAHORI (K.), 1964–1965. – A revision of the *Characeae*. 1 : Monograph, 1965, 904 p. ; 2 : Iconograph, 1964, 394 lám.; Cramer, Weinheim.