

POBLACIONES, BIOMASAS Y PRODUCCIONES FITOPLANC-
TONICAS DEL LAGO TITICACA

por Xavier Lazzaro
Convenio UMSA-ORSTOM, La Paz

1. Presentación del medio

Situado a 3808 metros s.n.m. en el altiplano andino peruano-boliviano, con 16° de latitud sur, el lago Titicaca está formado por el Lago Menor y el Lago Mayor, que se comunican por el Estrecho de Tiquina. El Lago Menor (1428 km²), llamado también Huiñaimarca en lengua Aymara, sólo representa el 16,6% de la superficie total del lago Titicaca que es de 8559 km², y su volumen (12,36·10⁹ m³) es sólo el 1,4% del volumen total (883,5·10⁹ m³) (BOULANGE & AQUIZE 1981).

El Lago Menor consta de tres partes: la parte norte (frente a Huatajata); la parte central, separada de la precedente por una serie de islas (I. Taquiri, I. Paco, I. Calahuta) y limitada al sur por la península de Taraco; la parte sur o bahía de Guaquí que está en comunicación con el exutorio de la cuenca del río Desaguadero (fig.1).

De una profundidad media de 9 metros, el Lago Menor posee dos zonas más profundas: La fosa de Chúa (40 metros) próxima al estrecho de Tiquina y otra (20 metros) en la parte central.

Los aportes de agua del Lago Menor (2.83·10⁹ m³.año⁻¹) tienen tres orígenes: 1) el Lago Mayor por el Estrecho de Tiquina (20%); 2) los ríos Batallas, Catari, Tiawanacu (40%); 3) las precipitaciones (40%). Las pérdidas (2.79·10⁹ m³.año⁻¹) tienen igualmente tres orígenes: 1) la evaporación (74%); 2) las infiltraciones (18%); 3) el río Desaguadero (8%) (CARMOUZE & AQUIZE 1981).

El renovamiento anual de las aguas del Lago Menor (24%) es netamente superior al del Lago Mayor (1,57%). Dicho de otra manera, las aguas se estancan cuatro años en el Lago Menor y 64 años en el Lago Mayor (CARMOUZE & al. 1981).

Un período de fuertes precipitaciones (de diciembre a marzo) y un período seco (de mayo a agosto) alternan con aquellos de transición. El máximo de precipitación se observa en enero y el mínimo en junio. El clima que reina a nivel del lago es un clima de montaña semi-árido (BOULANGE & AQUIZE 1981), mientras ELLENBERG (1981) lo clasifica como semi-húmedo. Un cierto número de trabajos ha sido realizado sobre la hidrología, la físico-química, la algología y la producción primaria del Lago Mayor. Citaremos en particular los de GILSON (1939, 1940, 1955); MONHEIM (1956); WIDMER & al. (1975); RICHERSON & al. (1977); CARMOUZE & al. (1977, 1978); REYSSAC & DAO (1977).

ORSTOM Fonds Documentaire

N° : 23204, ex 1

Cote : B

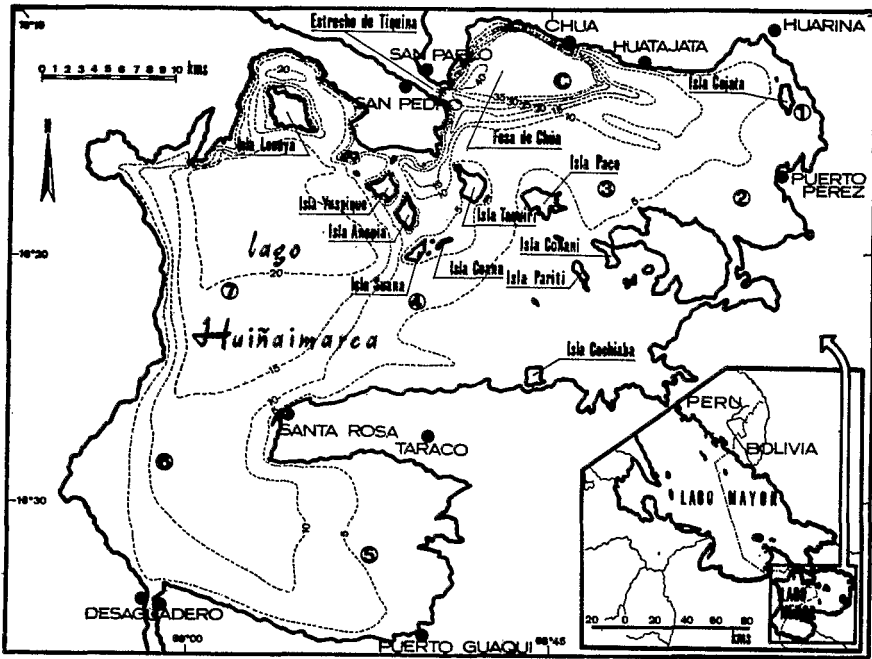


Fig. 1: Mapa batimétrico del Lago Menor o Huñaimarca y las posiciones de las 8 estaciones de muestreo:
C = Chúa (42 m); 1 = Cojata (4 m); 2 = Yayi (4 m);
3 = Sukuta (6 m); 4 = Taraco (7 m); 5 = Umamarca (4 m);
6 = Desaguadero (12 m); 7 = Yanapata (19 m)

Para llenar la ausencia de datos sobre el ciclo anual del plancton en el Lago Menor, este estudio presenta la evolución de poblaciones fitoplanctónicas interrelacionada con las condiciones físico-químicas del Lago Menor, en el curso del período febrero de 1979 hasta mayo de 1980, observadas en ocho estaciones, con una periodicidad de muestreo de 18 días. Dos estaciones, Chúa (situada en la zona más profunda del Lago Menor) y Sukuta (cuya profundidad de ± 6 m es representativa de la profundidad media del Lago Menor), han sido el objeto de un estudio de la producción primaria del plancton, por el método del C14.

2. Factores abióticos

2.1 Temperatura

La temperatura ha sido medida con una precisión de $\pm 0,05^{\circ}\text{C}$ (electrotermómetro Züllig). La amplitud térmica de las aguas del Lago Menor es baja: un período frío de mayo a octubre (temperaturas inferiores a 8°C en julio) alterna con un período más caliente (temperaturas medias cercanas a 14°C de diciembre a febrero). La estabilidad térmica es débil sobre la mayor parte del Lago Menor. Sólo la profundidad de la fosa de Chúa (40 metros) permite el

desarrollo y el mantenimiento de una termoclina. Ella aparece a más o menos 20 metros en noviembre, alcanza su máximo de amplitud (3°C) en diciembre, después se sumerge progresivamente, para desaparecer completamente en abril (ver la fig. 2) bajo la acción de la mezcla ocasionada por el enfriamiento. La homotermia se realiza en mayo durante el refuerzo del régimen de vientos. La fosa de Chúa, por su carácter monomíctico, se distingue del Lago Menor, polimíctico.

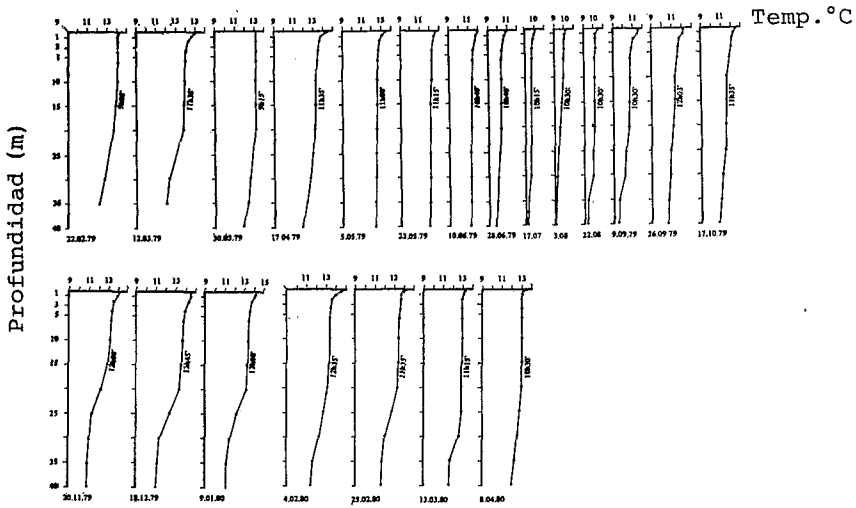


Fig. 2: Perfiles verticales de temperatura en la estación de Chúa

2.2 Energía luminosa

La energía luminosa que llega a la superficie del lago fue medida con la ayuda de un quantummetro (LI-COR 190 S); la que penetra en el lago y la reflejada desde el fondo fue medida con un quantummetro inmersible (LI-COR 192 S). Estas células sensibles a las radiaciones dentro del espectro 400-700 nm, que miden la energía luminosa directamente asimilable por el fitoplancton o la "photosynthetically active radiation" Ph.A.R., estaban unidas a un aparato de medida (LI-COR 185 A), calibrado en $\mu E/m^2 \cdot \text{seg}$, donde una unidad es igual a $6,02 \cdot 10^{17}$ fotones.

La transparencia fue medida por la profundidad de desaparición de un disco de Secchi de 30 cm de diámetro, cuya superficie está dividida en cuartos, pintados alternativamente en blanco y negro.

2.21 Coeficiente de atenuación

La penetración de la energía luminosa en función de la profundidad está regida por la ley de Lambert:

$$I_z = I_0 \cdot e^{-\epsilon \cdot Z}$$

- donde I_z = la energía luminosa descendente disponible a la profundidad z
- I'_0 = la energía luminosa descendente disponible justo bajo de la superficie (subsuperficial)
- ϵ = el coeficiente de atenuación vertical de la iluminación descendente

De febrero a mayo de 1980, período durante el cual el material estaba disponible, ϵ varía de 0,23/m (el 27 de febrero en la estación 7) a 1,32/m (el 5 de febrero en la estación 2). ϵ es tanto más pequeño cuanto más profundas son las estaciones, como lo muestran los cálculos medianos sobre este período. El aumento de la turbiedad es generalmente debido a los movimientos de agua, que colocan en suspensión al sedimento en las estaciones de más baja profundidad.

2.22 Transparencia

Las profundidades extremas de desaparición del disco de Secchi, Z_S , en todas las estaciones y durante todo el año son de 2 a 7 metros. La amplitud de variación de la profundidad en cada estación es baja. Los valores más bajos de Z_S corresponden al período verano-otoño, los más altos al invierno. Se nota, por otra parte, una buena correlación lineal entre la concentración de clorofila por unidad de superficie y la transparencia:

Para Chúa: Z_S (m) = - 0,03 (mg/m²) + 6,08 (n=17, r² = - 0,3)

Para Sukuta: Z_S (m) = - 0,15 (mg/m²) + 5,84 (n=15, r² = - 0,57)

Este resultado tendería a probar que la absorción de la energía luminosa, en función de la profundidad, depende estrechamente de la cantidad de fitoplancton presente en la columna de agua y que la influencia de las partículas es reducida.

Según POOLE & ATKINS (1929) el producto $\epsilon \cdot Z_S$ es una constante ~~para~~ medio dado. Los cálculos hechos en la estación de Chúa para el período febrero-mayo 1980 conducen a valores relativamente cercanos que varían de 0,88 a 1,24; el promedio es 1,08. Por otra parte, la energía luminosa disponible a la profundidad de desaparición del disco de Secchi representa el 34% de la energía luminosa disponible en la superficie (promedio del conjunto de las medidas.)

2.23 Profundidad de la zona eufótica

La profundidad a la cual llega sólo 1% de la energía luminosa subsuperficial es, por convención, la de la zona eufótica Z_{eu} . Veremos, más adelante, que esto es generalmente inexacto en el caso de un lago de altitud. Sólo las estaciones de Chúa, del Desaguadero y de Yanapata, en razón de sus profundidades, permiten la determinación de Z_{eu} . Para el período febrero a mayo de 1980, donde las medidas de penetración de la luz han podido ser efectuadas, Z_{eu} varía de 15,6 a 21,0 m en Chúa ($Z_{eu} = 17,7$ m, n = 10); de 10,0 a 11,5 m en el Desaguadero ($Z_{eu} = 10,8$ m, n = 3) y de 17,1 a 19,0 m en Yanapata ($Z_{eu} = 18,2$ m, n = 3).

Por otra parte, obtuvimos las siguientes relaciones promedio: $Z_{eu}/Z_s = 4,34$ en Chúa, $3,52$ en el Desaguadero y $6,64$ en Yanapata.

2.3 Salinidad

Las aguas del Lago Menor contienen $1,2$ g/l de sales disueltas. La facies química tiene predominio en cloruro-sódico. Na y Cl representan el 66% de la suma de sales. La renovación anual de las reservas en sales disueltas es importante en el Lago Menor y varía entre $1,5$ y $1,6\%$ (Na y Cl) y $6,5$ y $7,1\%$ (Ca y HCO_3/CO_3), es decir 8 a 14 veces superior al del Lago Mayor (CARMOUZE & al. 1981).

La composición química media de las aguas del Lago Menor tiene gran semejanza con la del Lago Mayor.

2.4 Alcalinidad total - Carbono disponible

La alcalinidad ha sido medida por el método potenciométrico. La alcalinidad, que es a la vez la alcalinidad total y la de los carbonatos ($HCO_3^- + 2 CO_3^{--}$), y el carbono disponible, medido a partir del CO_2 total ($C_{disp} = 12 \times$ alcalinidad total), puede ser considerada como estable a todo lo largo del año en el Lago Menor, con $1,5$ a $2,1$ meq/l de HCO_3^- y 18 a 27 g C por metro cúbico, respectivamente.

2.5 Gas carbónico disuelto

El contenido de gas carbónico disuelto se obtiene a partir de las medidas de pH y de la alcalinidad total después de un cálculo teniendo en cuenta las asociaciones iónicas del medio; los detalles de dicho cálculo son dados en CARMOUZE & al. (1980).

El CO_2 disuelto queda en equilibrio, o más frecuentemente ligeramente en exceso, respecto a su presión parcial en la atmósfera. Se mide, en promedio, a todo lo largo del año $0,5$ g CO_2 /m³ dentro de los treinta primeros metros de profundidad en la estación de Chúa. En febrero-marzo, período de estratificación, no es raro encontrar valores de 3 g CO_2 por metro cúbico en el fondo.

2.6 Oxígeno disuelto

Las medidas de oxígeno disuelto han sido efectuadas por el método de Winkler. El primer factor de control de la concentración en oxígeno disuelto es su presión parcial en la atmósfera. Aunque el lago Titicaca sea un lago de altitud donde la presión parcial en O_2 es relativamente baja (108 mm Hg), a consecuencia de la temperatura baja de sus aguas (10 a $15^\circ C$), la concentración promedio en oxígeno disuelto a saturación es de 6.9 mg O_2 /l. Se subraya que este valor equivale al de un agua a $35^\circ C$ situada al nivel del mar, en equilibrio con la presión atmosférica.

Las aguas superficiales tienen concentraciones en O_2 disuelto cercanas a las correspondientes al equilibrio con la presión atmosférica, a todo lo largo del año ($\geq 95\%$ de saturación). Los valores más grandes registrados en invierno son el resultado, en parte, del aumento de solubilidad en oxígeno acompañando el descenso de temperatura de las aguas.

En Chúa, durante la estratificación de verano, el hipolimnion privado de intercambio con el epilimnion oxigenado no contiene más que 1 a 2 mg O_2/m^3 . De febrero a abril, la anoxia se desarrolla a nivel del fondo.

2.7 Fosfatos

Los contenidos en fosfatos (PO_4-P) han sido obtenidos por el método colorimétrico (GOLTERMAN 1969). En la zona de los cinco primeros metros de profundidad, los contenidos en fosfatos varían poco durante el año: de 1 a 5 mg/ m^3 . Los contenidos más elevados ocurren en verano, durante la estación de lluvias.

A nivel de fondo en la estación de Chúa, durante el período de estratificación (diciembre a abril), el contenido en fosfatos puede llegar hasta 60 mg/ m^3 . Este crecimiento proviene de la liberación de este elemento en el agua, probablemente ocasionada por la modificación del potencial de óxido-reducción durante el período de estratificación, consecuencia de la auto-destrucción de las células y de su descomposición por las bacterias. Además, es más neto en este nivel porque los fosfatos no son utilizados por el plancton. Desaparece durante la mezcla de las aguas, de mayo a octubre (fig.3).

2.8 Nitratos

Los contenidos en nitratos (NO_3-N) han sido obtenidos por el método colorimétrico (GOLTERMAN 1969). En la zona de los cinco primeros metros de profundidad, los contenidos en nitratos varían entre 1 y 9 mg/ m^3 . Desde noviembre se observan los contenidos más elevados en las capas superficiales, es decir al principio de la estación de lluvias. Este enriquecimiento en nitratos podría tener un origen atmosférico (fig.3).

En noviembre, en la interfases agua-sedimento en la estación de Chúa, el contenido en nitratos puede crecer hasta 70 mg/ m^3 . La explicación es la misma que la evocada para los fosfatos. La mezcla que ocurre en mayo hace desaparecer este gradiente.

2.9 Sílice

Los contenidos en sílice disuelta (SiO_4H_4) han sido obtenidos por el método colorimétrico (GOLTERMAN 1969). Son cercanos de 0,2 a 0,4 g/ m^3 en los cinco primeros metros de profundidad, y llegan ocasionalmente hasta 1,0 g/ m^3 (fig.3).

Al nivel del fondo en la fosa de Chúa, durante el período de estratificación, el contenido en sílice disuelta puede sobrepasar 1,0 g/ m^3 , como consecuencia de la disolución de las capas de las Diatomeas.

2.10 pH

Los valores de pH, comprendidos entre 8,55 y 8,65, son casi constantes durante el curso del año en todo el Lago Menor. En Chúa, de febrero a abril, a más de 25 metros de profundidad, el pH tiene tendencia a la acidificación. Llega a 7,78 el día 4 de febrero de 1979 al nivel del fondo.

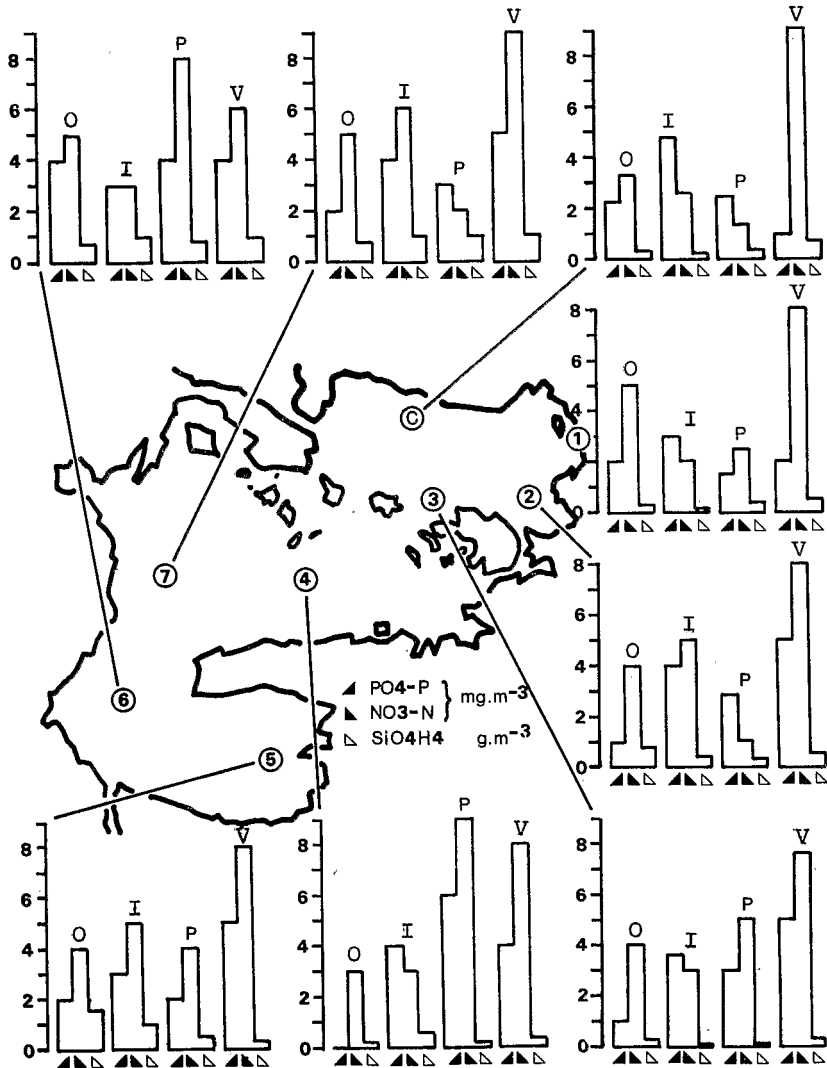


Fig. 3: Contenidos en fosfatos, nitratos y sílice en los cinco primeros metros de profundidad en las 8 estaciones del Lago Menor

O = otoño P = primavera
I = invierno V = verano

3. Estructura de las poblaciones fitoplanctónicas

Los conteos fitoplanctónicos han sido efectuados sobre muestras que provienen de las 8 estaciones durante el período de febrero 1979 a enero 1980. La evolución anual de fitoplancton en Chúa (cuya profundidad es de 40 metros) y en Sukuta (cuya profundidad es de 6 metros) se presenta aquí, seguida de una representación sintética por temporada, para el conjunto de las estaciones del Lago Menor.

3.1 Metodología de los conteos celulares

Todos los muestreos han sido efectuados con una botella hidrológica de 1,7 l. Del contenido de ésta, muestras de 250 ml, adicionadas con algunas gotas de una solución de lugol, han sido utilizadas para el relleno de cámaras combinadas de 50 ml. Después de una sedimentación durante, por lo menos, 24 horas, según el método UTERMÖHL (1958), los conteos son realizados en contraste de fase con un microscopio Leitz-Diavert, con un aumento de 320 veces.

El conteo celular de cada muestra se realiza sobre una serie de campos ópticos, repartidos de manera aleatoria sobre el fondo de la cámara de sedimentación. La determinación preliminar del número de campos a censar, en función de la dispersión del fitoplancton en la muestra sedimentada, así como la repartición de esos campos siguen la metodología de UEHLINGER (1964). Así, el número de campos censados por muestra es fijado a 33 para Chúa y a 10 para las otras estaciones. Eso corresponde, respectivamente, al conteo de 1,03 ml y de 0,31 ml dentro de los 50 ml sedimentados.

LUND & al. (1958) consideran que si las cámaras de sedimentación se llenan con cuidado, los organismos sedimentan según una distribución aleatoria. Probada sobre tres cámaras de densidades fitoplanctónicas diferentes, esta hipótesis ha sido retenida para el conjunto de las cámaras censadas. Todas las especies censadas han sido utilizadas para el cálculo de las biomásas.

3.2 Determinación de los biovolúmenes y de las biomásas en carbono

Los biovolúmenes fitoplanctónicos han sido obtenidos asimilando la forma de cada especie a una o más formas geométricas simples. Un biovolumen específico medio es calculado a partir de medidas obtenidas sobre una veintena de células de la especie considerada. Las variaciones intraespecíficas débiles durante el período de estudio permiten dar un biovolumen específico medio, único para cada especie.

Para el conjunto de los grupos taxonómicos, excepto las Diatomeas y las Peridíneas, no se ha hecho ninguna distinción entre volumen plásmico y volumen celular. La fórmula retenida por TRAVERS (1971) refiriéndose a SMAYDA (1965) es mantenida para el cálculo del volumen plásmico de las Diatomeas:

V_p en μ^3 = (superficie celular en μ^2) (1 a 2μ) + 0,1 volumen cel. en μ^3

El factor 1 a 2μ está destinado a la estimación del citoplasma parietal. La elección entre los dos límites depende del valor de la relación superficie/volumen.

La reducción del volumen total de HAGMEIER (1961) está adoptada para las Peridíneas:

$$V_p = \text{volumen total} \times 0,75$$

Las biomásas específicas en carbono están calculadas a partir de la ecuación de regresión de MULLIN & al. (1966), ya utilizada por RICHERSON & al. (1977), en el caso del Lago Mayor:

$$C = 10(0,76 \log_{10} V - 0,29)$$

donde C es la biomasa celular en carbono (en picogramos de carbono, $1 \text{ pg} = 10^{-12} \text{ g}$) y V el volumen plásmico (en micrónicos). Los biovolúmenes plásmicos y las biomásas en carbono por célula, relativos a las 30 especies estudiadas, están reagrupados en la tabla 1.

Tabla 1: Biovolúmenes plásmicos V_p (en μ^3) y biomásas en carbono por célula B_c (en pg C) de las 30 especies fitoplanctónicas estudiadas

Especie	V_p	B_c
DINOFICEAS		
<i>Peridinium</i> sp. 1	2290	185
<i>Peridinium</i> sp. 2	8000	474
CYANOFICEAS		
<i>Anabaena sphaerica</i>	110	20
<i>Anabaena flos-aquae</i>	110	20
<i>Anabaena spiroides</i>	110	20
CLOROFICEAS, ZYGNEMATALES		
<i>Mougeotia</i> sp.	3080	230
DESMIDIACEAS		
<i>Closterium cuspidatum</i>	1075	105
<i>Closterium kuetzingii</i>	1030	100
<i>Cosmarium phaseolus</i>	905	90
<i>Staurastrum gracile</i>	90	15
EUCLOROFICEAS VOLVOCALES		
<i>Chlamydomonas</i> sp.	700	75
CLOROCOCCALES		
<i>Ankistrodesmus</i> sp.	30	10
<i>Chodatella ciliata</i>	525	60
<i>Chodatella quadriseta</i>	525	60
<i>Dictyosphaerium pulchellum</i>	65	10
<i>Monoraphidium</i> sp.	160	25
<i>Nephrochloris</i> sp.	260	35
<i>Oocystis borgeti</i>	380	50
<i>Pediastrum boryanum</i>	1770	50
<i>Scenedesmus quadricornis</i>	125	20
<i>Tetraedron minimum</i>	270	35
<i>Tetraedron muticum</i>	380	45
ULOTRICOFICEAS ULOTRICALES		
<i>Ulothrix subtilissima</i>	235	35
<i>Ulothrix zonata</i>	235	35
DIATOMEAS		
<i>Amphiprora alata</i>	6600	410
<i>Cocconeis</i> sp.	170	25
<i>Coccinodiscus</i> sp.	170	25
<i>Cyclotella</i> sp.	1135	110
<i>Fragilaria crotonensis</i>	270	35
<i>Nitzschia</i> spp.	130	20
<i>Synedra</i> sp.	1935	160

3.3 Biomazas fitoplanctónicas expresadas en volúmenes

En todo el Lago Menor y a todo lo largo del año, las Clorofíceas ocupan el 40% a 80% de la biomasa fitoplanctónica total, las Dinofíceas el 10% a 50%, las Diatomeas solamente el 10% a 20%. Las Cyanofíceas están poco representadas, solamente con algunos porcentajes(fig.4).

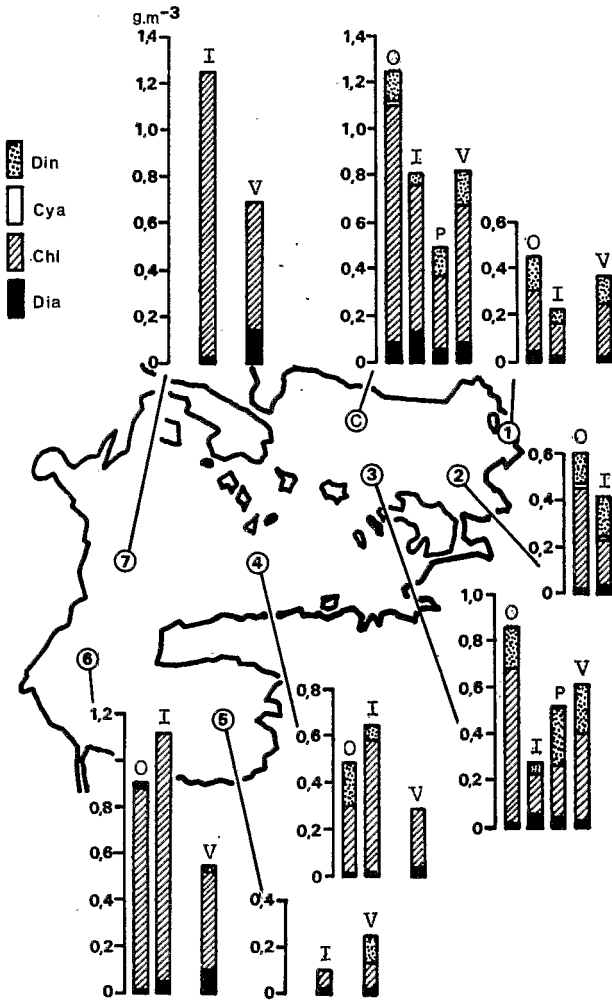


Fig. 4: Biomazas fitoplanctónicas totales, acumuladas por clases, en las 8 estaciones del Lago Menor

Din = Dinofíceas	O = otoño
Cya = Cyanofíceas	I = invierno
Chl = Clorofíceas	P = primavera
Dia = Diatomeas	V = verano

La biomasa fitoplanctónica global presenta anualmente dos máximos, uno en abril-mayo (otoño), el otro en noviembre-diciembre (primavera), pudiendo llegar hasta 1500 mg/m^3 . Llega a un mínimo de julio a septiembre (invierno) inferior a 300 mg/m^3 , lo cual se prolonga hasta octubre (principio de la primavera) en Chúa.

El examen detallado de la evolución de las biomazas fitoplanctónicas específicas en las estaciones de Chúa (a 5 metros de profundidad) y de Sukuta (a 3 metros de profundidad), seguido por otro, comparativo, en las otras estaciones, permite extraer una evolución general en el interior del Lago Menor. En lo que sigue sólo están comparados los muestreos efectuados entre 2 y 5 metros de profundidad.

3.31 Estación de Chúa

Inferior a 600 mg/m^3 de junio a octubre (invierno y principio de primavera), la biomasa fitoplanctónica global crece desde noviembre y llega a 1500 mg/m^3 en mayo (fin de otoño) (fig.5).

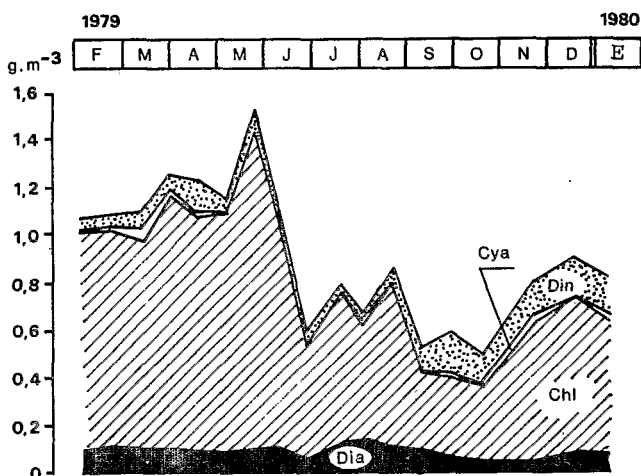


Fig. 5: Biomazas fitoplanctónicas totales, acumuladas por clase a la profundidad de 5 m en la estación de Chúa

El empobrecimiento en sales nutritivas en junio y la inestabilidad de la masa de agua bajo la acción del enfriamiento podrían ser el origen de la disminución de las biomazas fitoplanctónicas en invierno. El desarrollo del zooplancton fue observado por WIDMER & al. (1975) y RICHÉRON & al. (1977) en el Lago Mayor en junio. Por la ausencia de medios de muestreos adecuados, eso no ha podido ser verificado en el Lago Menor.

Sobre el plano cualitativo, la composición de la población fitoplanctónica es relativamente estable a todo lo largo del año. De febrero a mayo, las Clorofíceas llegan, en promedio, a 1 g/m^3 (más o menos el 80% de la biomasa global) y de junio a octubre a menos de 400 mg/m^3 (menos del 60%). En ellas, la biomasa de *Monoraphidium sp.* es predominante. Pasa de más de 1 g/m^3 (casi el 50% de la biomasa en Clorofíceas y más del

40% de la biomasa global) en mayo (fin de otoño) a menos de 20 mg/m³ en octubre (principio de primavera). Otras especies como *Cosmarium phaseolus* y *Closterium kuetszingii* siguen la misma evolución anual. Por el contrario, la biomasa de *Mougeotia sp.* presenta dos máximos: el primero en otoño con 20 mg/m³ y el otro en primavera con 15 mg/m³, separados por un mínimo invernal inferior a 5 mg/m³ (fig.7).

La biomasa de las Cyanofíceas es despreciable a lo largo del año. En general, *Peridinium spp.* están poco representadas. Sin embargo, su biomasa crece desde el fin del invierno y llega a 200 mg/m³ (el 30% de la biomasa global) al principio de la primavera.

La participación de las Diatomeas en la biomasa queda constante durante todo el año (el 10 a 20%) con más o menos 100 mg/m³ (*Coscinodiscus sp.*, *Cyclotella sp.* y *Amphiprora alata*).

3.32 Estación de Sukuta (fig. 6)

Aquí, la biomasa fitoplanctónica global no sobrepasa los 300 mg/m² de julio a septiembre (invierno). Duplica en noviembre (primavera) y casi triplica en abril (principio de otoño). Su composición específica difiere ligeramente de la estación de Chúa. Las Clorofíceas no exceden 100 mg/m³ en invierno, pero dominan durante el resto del año con 500 a 700 mg/m³; participan, a todo lo largo del año, con más del 60% de la biomasa global.

La biomasa de las Ulotricofíceas es pobre en invierno, casi nula durante el resto del año. De 20 mg/m³ (menos del 5% de la biomasa global) en invierno, las Zygofíceas llegan a 300 mg/m³ durante la primavera (casi el 50%), mientras las Euclorofíceas no exceden los 100 mg/m³ (menos de 20%) durante este período.

El máximo de biomasa de las Euclorofíceas es otoñal: 400 mg/m³ (más de 50%). *Monoraphidium sp.* con 35 mg/m³ domina, mientras es casi ausente durante el resto del año. El desarrollo primaveral de *Cosmarium sp.* (20 mg/m³) y de *Mougeotia sp.* (20 mg/m³) se traduce por un máximo de biomasa de las Zygofíceas (fig.7).

Como en Chúa, la biomasa de las Cyanofíceas es despreciable en todo el año. *Peridinium spp.* llegan a 200 mg/m³ (el 60% de la biomasa global). La biomasa de las Diatomeas es pobre durante todo el año con más o menos 50 mg/m³ (o sea el 10%)(fig.6).

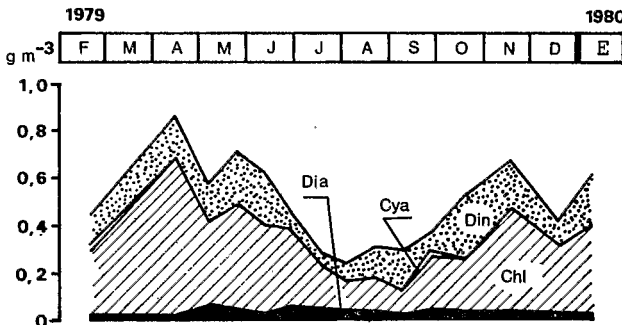


Fig. 6: Biomasa fitoplanctónica total, acumulada por clases, a la profundidad de 3 m en la estación de Sukuta

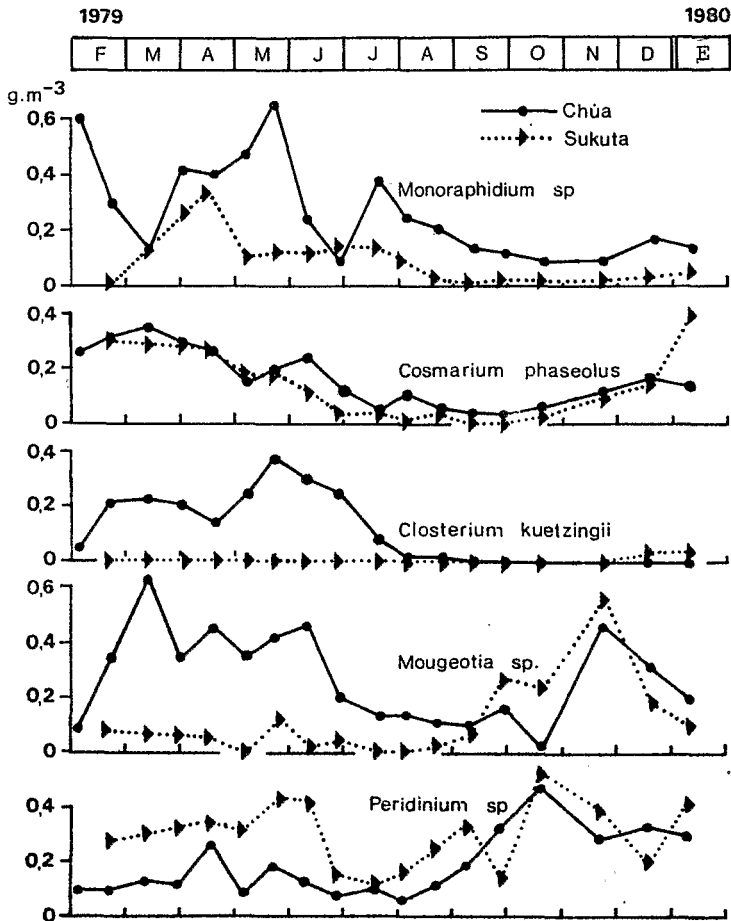


Fig. 7: Biomazas fitoplanctónicas de las especies más abundantes en las estaciones de Chúa y Sukuta

3.33 Conjunto de las estaciones del Lago Menor

a) Otoño 1979

Las biomazas globales se escalonan de 600 a 1250 mg/m³ (en Chúa). Las Clorofíceas predominan, particularmente en la estación 7, donde *Mougeotia sp.* llega a más de 750 mg/m³ (o sea casi el 98%). La proporción de Diatomeas es pobre, casi nula en las estaciones 4 y 6. *Peridinium ssp.* están bien representadas, con un promedio de 20%. Las Cyanofíceas constituyen solamente una biomasa sin importancia.

b) Invierno 1979

En invierno, en la parte este del Lago Menor, las biomásas bajan hasta 400-800 mg/m³. Las de las estaciones 6 y 7 quedan elevadas (con 1100 y 1250 mg/m³, respectivamente). Esas biomásas globales están casi exclusivamente constituidas por las Clorofíceas (el 90%), donde *Mougeotia sp.* predomina con 800 a 900 mg/m³. *Peridinium spp.* son abundantes en la parte norte (casi el 40% en la estación 2); desaparecen en las estaciones 5, 6 y 7. Las Diatomeas están solamente bien representadas en las estaciones de Chúa y de Sukuta (más o menos el 30%).

c) Primavera 1979

Sólo las estaciones de Chúa y de Sukuta están representadas. Sus biomásas globales son débiles y del mismo orden: 500 mg/m³. En Chúa, las Clorofíceas predominan (el 63%), compuestas en su mayor parte por las Euclorofíceas. Pero, *Peridinium spp.* son abundantes (el 24%). Las Diatomeas no representan más de 10% y las Cyanofíceas son despreciables. En Sukuta, *Peridinium spp.* son preponderantes (el 51%), seguidas por las Clorofíceas (el 41%) (faltando las Cygofíceas), y después por las Diatomeas (el 8%). Las Cyanofíceas están ausentes.

d) Verano 1980

Sobre todo en el Lago Menor las biomásas globales se escalonan de 250 a 800 mg/m³. Las Clorofíceas predominan (hasta el 80% en la estación 4), en particular las Clorococcales (más del 60% en la estación 7) con *Oocystis borgei* y *Chodatella quadriseta*. La proporción de *Peridinium spp.* es disminuida; es casi nula en las estaciones 4 y 7. Las Cyanofíceas están todavía presentes en pequeña proporción y las Diatomeas, sobre todo en las estaciones más profundas: 6, 7 y Chúa (el 10 a 20%).

En resumen, se constata sobre la totalidad del Lago Menor:

- 1) el predominio en biomasa de las Clorofíceas, a todo lo largo del año,
- 2) el de las Clorococcales, con *Monoraphidium sp.*, principalmente, durante la primavera y el verano,
- 3) el de las Zygnematales, con *Mougeotia sp.* durante el otoño y el invierno.

El predominio de las Clorococcales es constatado en los numerosos lagos andinos, en particular por HEGEWALD & al. (1976) en los lagos Huaipo (3600 m s.n.m) y La Salina (4300 m s.n.m.) situados en la parte sur del altiplano peruano. Sus especies características son *Scenedesmus arcuatus*, *Oocystis sp.*, *Pediastrum boryanum* y *Franceia sp.* En su estudio del lago Paca (3400 m s.n.m.), pobre en nitratos ($\text{NO}_3\text{-N} < 0,6 \text{ mg/l}$) y fosfatos ($\text{PO}_4\text{-P} < 0,04 \text{ mg/l}$), HEGEWALD & al. (1978) indican como especies dominantes las Clorococcales *Oocystis sp.*, *Chodatella subsalsq*, *Scenedesmus ellipticus* y la Desmidiácea *Closterium aciculare*. REYSSAC & DAO (1977) mencionan igualmente la riqueza del Lago Menor en Clorococcales con, principalmente, *Pediastrum boryanum* y *Scenedesmus tenuispina*.

La abundancia en Desmidiáceas, en la parte oeste del Lago Menor, durante el otoño y el invierno (100 a 200 mg/m³) es esencialmente debida a la presencia numerosa de *Cosmarium phaseolus*.

Si se trata de comparar el Lago Menor y el Lago Mayor, se puede constatar que los dos son caracterizados por la abundancia de Clorofíceas y principalmente en Clorococcales, como igualmente lo han mostrado RICHESON & al. (1977), por la pobreza relativa en Cyanofíceas y Diatomeas. La diferencia mayor es la rareza de las Desmidiáceas y de las Peridíneas en el Lago Mayor, mientras son muy numerosas en el Lago Menor (fenómeno también observado por REYSSAC & DAO 1977).

Por otra parte, se constata la ausencia de las Euglenias y las Chrysofíceas, aparte de las Diatomeas, en el Lago Menor.

3.4 Contenidos en clorofila total

Los contenidos en clorofila total han sido obtenidos por el método espectrofotométrico (GOLTERMAN 1969). La evolución anual en clorofila queda la misma en cada estación sobre el conjunto del Lago Menor, en la zona de los cinco primeros metros de profundidad (fig. 8).

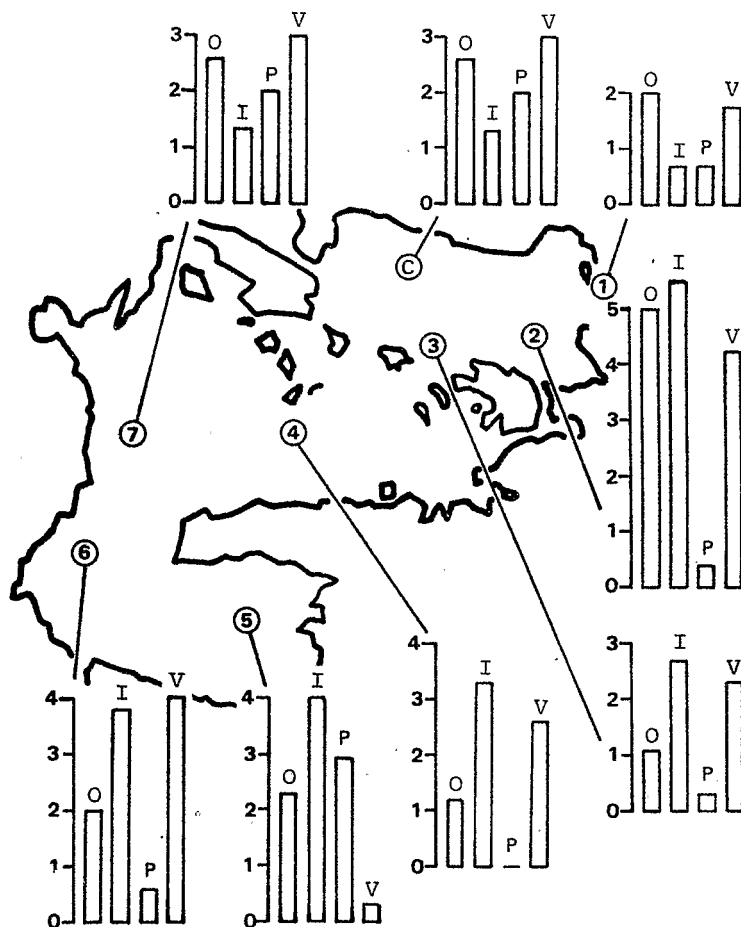


Fig. 8: Contenido en clorofila en los primeros 5 metros de profundidad en las 8 estaciones del Lago Menor
O = otoño, I = invierno, P = primavera, V = verano

El período invernal (de julio a septiembre) se caracteriza por contenidos débiles, inferiores o iguales a $0,5 \text{ mg/m}^3$ en el conjunto de las estaciones del Lago Menor. La transparencia correspondiente, medida con el disco de Secchi, es máxima y llega a 7 metros de profundidad en la estación de Chúa.

Desde el principio de la primavera, los contenidos en clorofila aumentan, para llegar a 2 mg/m^3 al principio del verano cuando las transparencias son inferiores a 4 metros de profundidad en las estaciones más profundas. Los contenidos máximos son alcanzados al fin del otoño, pero sobrepasan muy raras veces los 4 mg/m^3 .

Estos contenidos son comparables a los obtenidos por DEVAUX (1975-1976) en dos lagos del Macizo Central en Francia: el Gour de Tazenat (630 m s.n.m.) y el Pavin (1197 m s.n.m.) con $0,94$ a $4,56 \text{ mg/m}^3$ de clorofila total para el primero y $1,7$ a $5,4 \text{ mg/m}^3$ para el segundo.

No fue posible lograr una correlación significativa entre los contenidos en clorofila total y las biomásas fitoplanctónicas (determinadas por conteos) de las muestras del Lago Menor.

3.5 Biomásas fitoplanctónicas expresadas en carbono

Las biomásas fitoplanctónicas expresadas en carbono son una función de los biovolúmenes celulares (cf. capítulo 3.2), por lo tanto siguen las mismas evoluciones, por lo menos cualitativamente (fig. 9).

Dentro de la capa de agua de los primeros 5 metros de profundidad, esas biomásas expresadas en carbono presentan un mínimo invernal. Ellas aumentan, bajo la impulsión de la fuerte actividad fitoplanctónica primaveral, para llegar a un máximo al fin del verano. Este máximo representa en promedio, sobre el conjunto de las estaciones del Lago Menor, el triple del mínimo. En la estación de Chúa, esas biomásas oscilan entre 60 y 180 mg C/m^3 , y las de Sukuta solamente entre 30 y 90 mg C/m^3 .

Los perfiles verticales de esas biomásas expresadas en carbono son representados para la estación de Chúa. Mientras en el período con estratificación (febrero-marzo) lo esencial de la biomasa se concentra en los 15 primeros metros de profundidad, las primeras mezclas de la masa de agua producen, en mayo, biomásas importantes ($>150 \text{ mg C/m}^3$) a más de 25 metros de profundidad. Las biomásas invernales débiles son caracterizadas por perfiles rectilíneos.

3.6 Diversidad específica

La medida de la diversidad específica utilizada es el índice H de Shannon, tomando en cuenta las frecuencias relativas (probabilidades) p_i de las diferentes especies i de la muestra y el número total n de especies:

$$H = - \sum_{i=1}^n p_i \cdot \log_2 p_i$$

Las medidas de diversidad que siguen, tratan de los efectos específicos. La evolución de la regularidad R ($R = H/H_{\text{máx}}$, con $H_{\text{máx}} = \log^2 n$), siguiendo cualitativamente la de la diversidad específica, no es dada aquí; sólo los valores extremos están indicados.

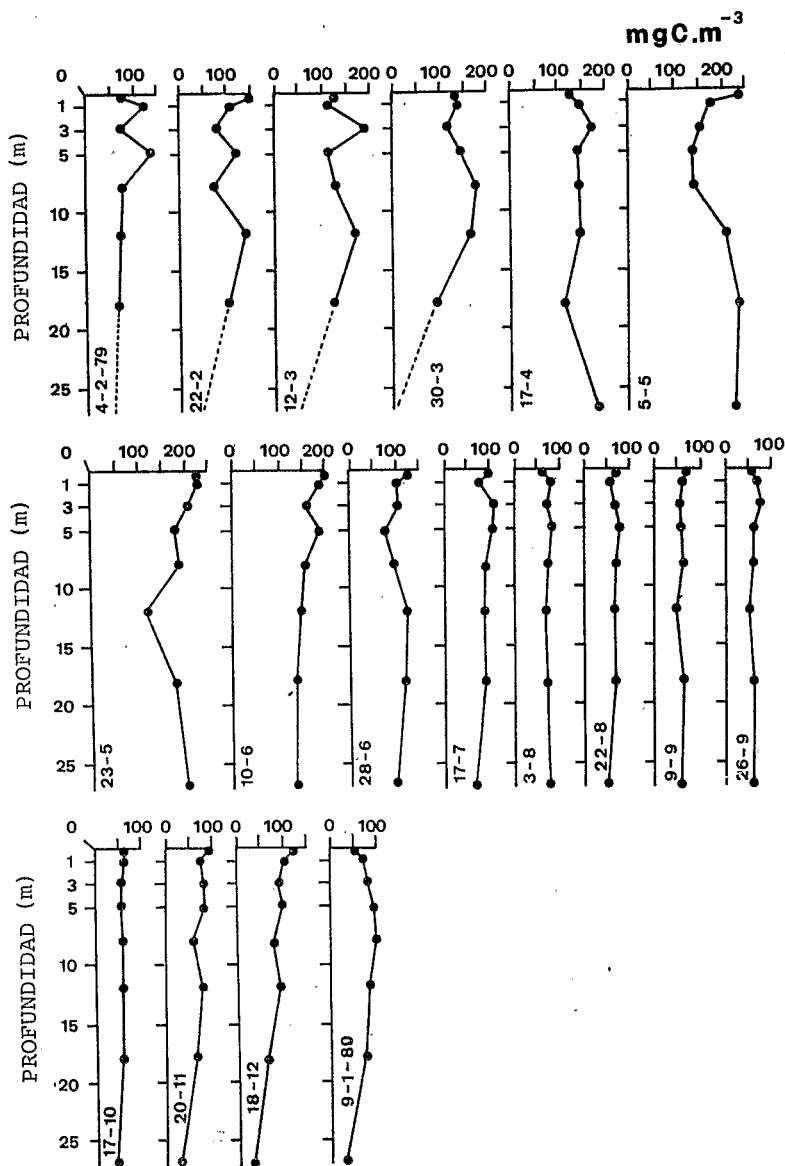


Fig. 9: Perfiles verticales de las biomásas fitoplanctónicas, expresadas en carbono, en la estación de Chúa

3.61 La estación de Chúa

La diversidad específica en la estación de Chúa es débil, cercana a 1,5 bits/célula, durante los periodos donde *Monoraphidium sp.* domina, es decir en febrero y en mayo-junio (fig.10), con el 79% de la diversidad total.

La diversidad específica presenta dos máximos: uno en marzo (3,5 bits/célula) y el otro de octubre a diciembre (3,7 bits/célula), periodos durante los cuales *Anabaena sphaerica*, *Dictyosphaerium pulchellum*, *Cosmarium phaseolus*, luego *Scenedesmus quadrisettus* y *Oocystis borgei* están bien representados. Esos dos máximos parecen coincidir con los periodos de estabilidad térmica con formación de una termoclina.

La regularidad R presenta las mismas características: es mínima en febrero y mayo-junio (el 33%) y máxima al principio del mes de abril y durante los meses de noviembre-diciembre (el 73 al 80%).

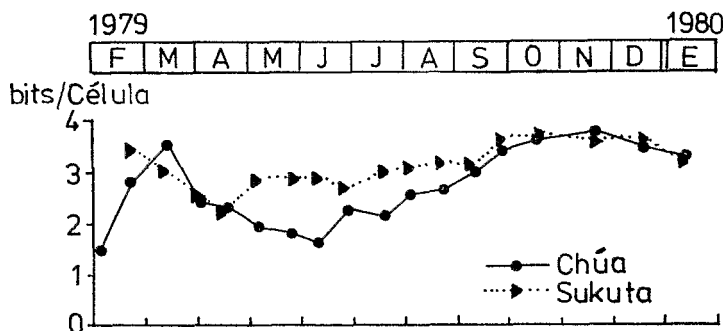


Fig.10: Evolución del índice de diversidad específica H de Shannon, en la zona de los 5 primeros metros de profundidad, en Chúa y en Sukuta (en bits/célula).

3.62 La estación de Sukuta

En la estación de Sukuta, la diversidad específica es cercana a 2 bits/célula en abril, mes durante el cual *Monoraphidium sp.* domina. En octubre, *Monoraphidium sp.*, *Coscinodiscus sp.*, *Scenedesmus quadrisettus*, *Peridinium ssp.* y *Selenastrum sp.* están igualmente representados y constituyen el 63% de la diversidad fitoplanctónica total. Hasta enero, queda cercana a 3,5 bits/célula.

Igual que la diversidad específica, la regularidad R varía poco a todo lo largo del año en Sukuta. Los valores extremos de R son el 56% y el 89%, respectivamente, en abril y en diciembre.

En Sukuta, la medida H de la diversidad específica presenta una amplitud de variación anual débil. Eso contrasta con la evolución estacional de H en Chúa, cuyo esquema es más o menos característico de aguas oligotróficas donde la diversidad tiende a crecer en verano y bajar en invierno.

El aumento de la disponibilidad en sales nutritivas en la zona eufótica, bajo la acción de la circulación invernal, parece ser el origen del crecimiento rápido y preferencial de *Monoraphidium sp.* en Chúa, y como consecuencia de la disminución de la diversidad específica. La baja amplitud de esta circulación invernal en Sukuta, en razón de su profundidad reducida, no permite tal fenómeno.

3.7 Diagramas rangos-frecuencias y sucesiones ecológicas

Los diagramas rangos-frecuencias permiten representar la estructura de una población y distinguir, en curso de su evolución, los diferentes estadios de una sucesión ecológica (FRONTIER 1969-1977). Esta sucesión se traduce por un seguimiento de perfiles característicos, donde se reconocen tres estadios principales ligados a las variaciones de la diversidad específica. En estos diagramas, las frecuencias relativas de cada especie, calculadas a partir de los efectivos específicos y ordenadas por orden decreciente, son reportadas sobre un gráfico en coordenadas logarítmicas.

Los diagramas rangos-frecuencias más representativos de abril 1979 a enero 1980, para la profundidad de 3 metros en la estación de Sukuta (cuya evolución general de la población es considerada como característica del conjunto del Lago Menor), son escogidos para el estudio de las sucesiones ecológicas (fig.11).

El 14 de abril de 1979 (otoño) la diversidad específica no puede ser considerada como baja (2.35 bits/célula), aunque *Monoraphidium sp.*, Clorofícea de pequeño tamaño (inferior a 20 μ m), contribuye grandemente (el 57%) a la densidad fitoplanctónica total. El diagrama correspondiente presenta un perfil en S, donde la parte izquierda ascendente traduce la abundancia de dos especies: *Monoraphidium sp.*, luego *Scenedesmus quadricornis*. La parte derecha, convexa hacia abajo, testimonia la presencia de especies más raras. Este perfil parece representativo de un estadio 1, caracterizando una población juvenil. La razón de este desacuerdo entre diversidad y diagrama reside en el gran número de especies (17). En efecto, la distribución de los $p_i \cdot \log_2 p_i$ siendo fuertemente disimétrica, H es muy sensible a las especies raras. Según FRONTIER (1977), el estadio 1 se observa particularmente en las condiciones de enriquecimiento del medio en sales nutritivas. Hasta el 12 de junio, los perfiles de los diagramas corresponden a un estadio 1. La diversidad crece durante este período: llega a 2,85 bits/célula del 5 de mayo al 12 de junio.

El 27 de junio (fig.12), el diagrama toma una forma ligeramente parabólica y la diversidad vuelve a caer hasta 2,61 bits/célula: es el principio de un estadio 2. El 17 de julio, el diagrama presenta una meseta horizontal, consecuencia del dominio de 3 especies: *Monoraphidium sp.* y *Selenastrum sp.* representan cada una el 22% de la densidad algal, luego *Cocconeidiscus sp.* casi el 19%. Entonces, la diversidad llega a 2,99 bits/célula. Un perfil de este tipo sería, según DEVAUX (1980), característico de un estadio 3.

Este estadio no se prolonga en el tiempo, puesto que el 3 de agosto (fig.11) el diagrama corresponde a un estadio intermedio (1' según FRONTIER 1969). Sin embargo, este tipo de perfil es bastante parecido al del estadio 3. La diversidad crece todavía y llega hasta 3,08 bits/célula.

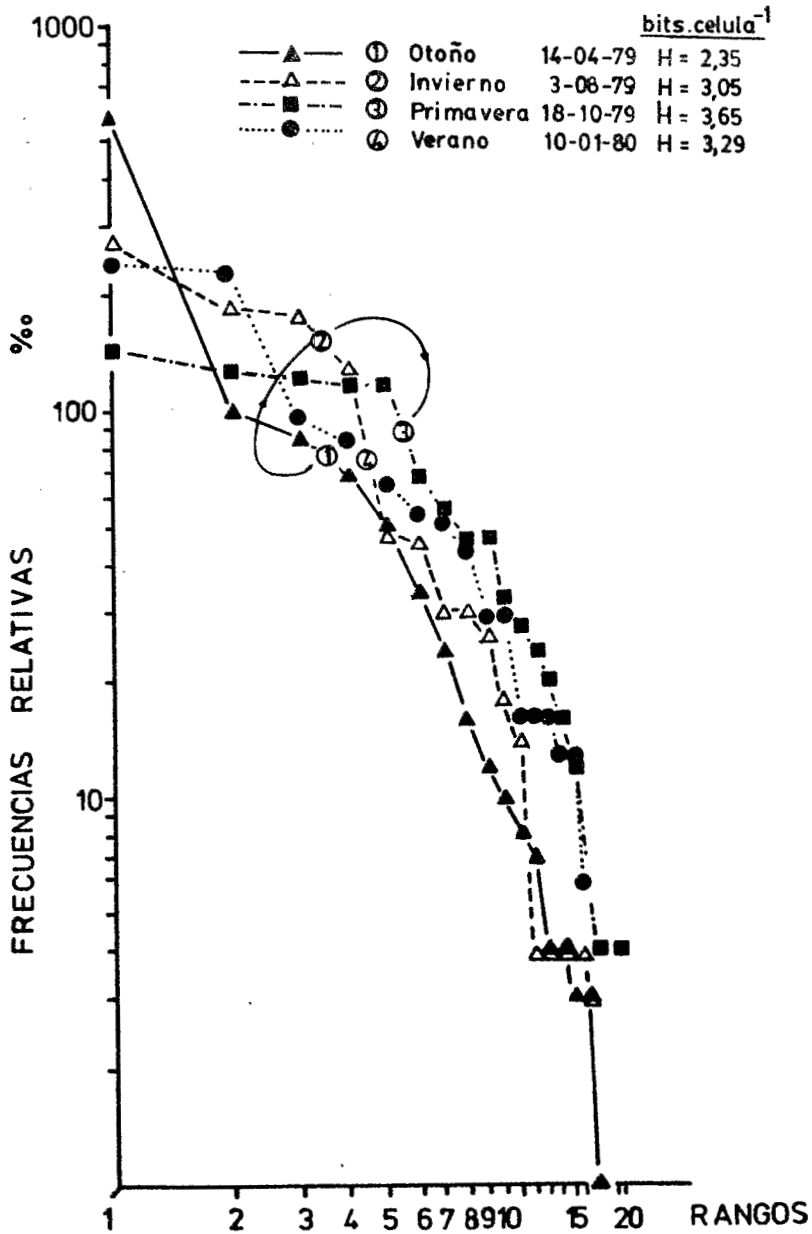


Fig. 11: Diagramas rangos-frecuencias, reportados sobre los efectivos obtenidos en Sukuta, para la profundidad de 3 metros

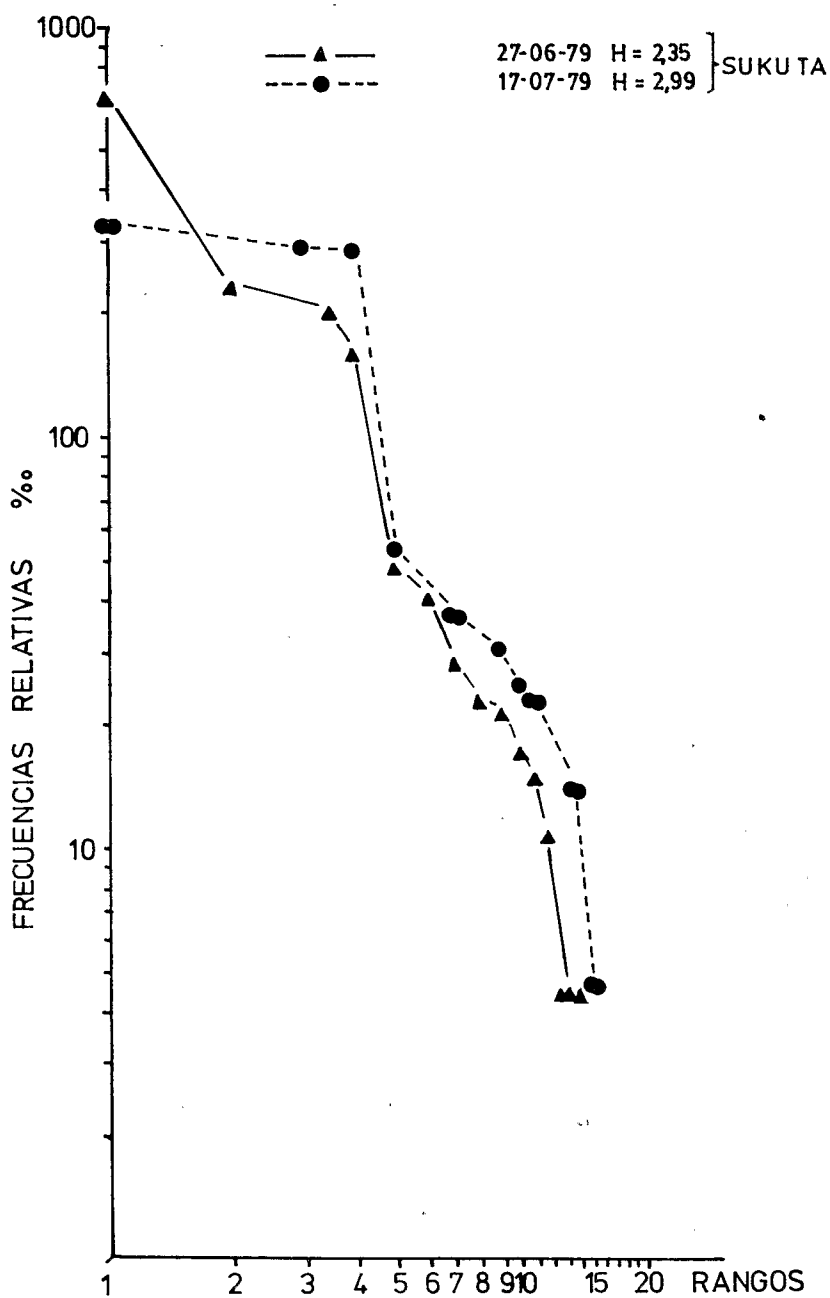


Fig.12: Diagramas rangos-frecuencias, reportados sobre los efectivos, obtenidos en Sukuta, para la profundidad de 3 metros

Del 22 de agosto al 27 de septiembre, los perfiles conservan un aspecto parabólico. La diversidad crece regularmente hasta 3,61 bits/célula el 27 de septiembre. De nuevo, este período corresponde a un estadio 2. El 18 de octubre (fig. 11), el perfil queda todavía parabólico, aún típico de un estadio 2. La diversidad llega a su máximo: 3,65 bits/célula. Según MAC ARTHUR (1960) el sistema no puede envejecer más cuando llega a este estadio.

Los diagramas conservan el mismo aspecto el 21 de noviembre y el 12 de diciembre, pero la diversidad es más débil: 3,55 y 3,56 bits/célula, respectivamente. Sin embargo, el 10 de enero de 1980 (fig. 11), el diagrama toma en su parte izquierda, un estado rectilíneo. La caída a la derecha es todavía más abrupta y la diversidad cae a 3,29 bits/célula. Eso corresponde bastante bien a la descripción de un estadio 3.

Los diagramas representativos de la profundidad a 5 metros en la estación de Chúa, correspondientes a este período (abril 1979 hasta enero 1980), pueden igualmente ser descritos (fig. 13).

La forma en S de los perfiles del 14 de abril al 17 de julio de 1979 es característica de un estadio 1. *Monoraphidium* sp. domina muy netamente con el 70% de la densidad algal. Por consecuencia, la diversidad es más elevada, cercana a 2,00 bits/célula. Hasta el 26 de septiembre los perfiles quedan sensiblemente idénticos. Sin embargo, la diversidad crece progresivamente y llega a 3,39 bits/célula.

Los diagramas del 17 de octubre al 18 de diciembre son muy parecidos. *Scenedesmus* sp., *Ulothrix subtilissima* y *Nephrochlamys* sp. se desarrollan, y así la diversidad se eleva hasta 3,73 bits/célula el 20 de noviembre. El número de especies parece ocultar la sucesión de los estadios y conduce a diversidades elevadas aunque las poblaciones quedan de tipo "pionero". En efecto, esos diagramas corresponden solamente a un estadio 1'. El 9 de enero de 1980, el diagrama de aspecto parabólico presenta una porción rectilínea seguida de un pliegue hacia abajo en su parte izquierda. Esta descripción corresponde sensiblemente a la definición de un estadio 3 dada por FRONTIER (1976). Sin embargo, el estadio 2 hace falta: aunque en este tipo de lago la evolución sea lenta, podría ser que la periodicidad del muestreo - al menos entre diciembre y enero - sea insuficiente.

En resumen, el examen de los diagramas rangos-frecuencias y los valores correspondientes de la diversidad permiten constatar que el enfriamiento otoñal es el punto inicial de la sucesión anual del fitoplancton en el Lago Menor. Sin embargo, una segunda sucesión podría nacer en pleno invierno (principio de agosto), en zona poca profunda (Sukuta). En Chúa, el estadio 1 es mucho más característico (dominio elevado de la especie más abundante) que en Sukuta y persiste durante todo el período frío de inestabilidad máxima de la masa de agua (régimen de circulación vertical). En cambio, el estadio 2 ahí es suprimido y el estadio 3 mal definido, a la inversa de Sukuta donde son bien individualizados. Según FRONTIER (1976), el ajustamiento de un estadio 3 a una curva de Mandelbröjt es completamente correcto. El fin de la sucesión (estadio 3) es bien marcado en Sukuta y tendería a probar que si la población llega a este tipo de distribución, el lago tiene una tendencia oligotrófica pronunciada (DEVAUX, comunicación personal).

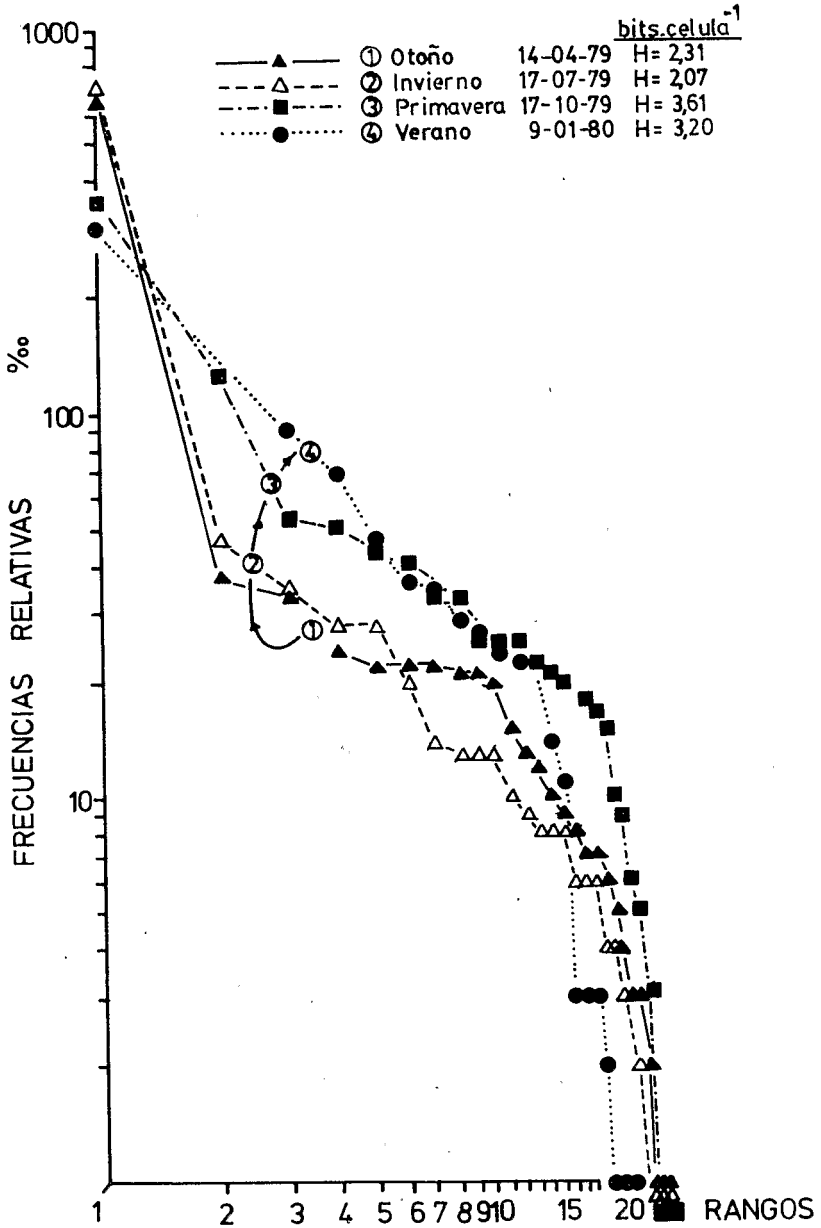


Fig.13: Diagramas rangos-frecuencias, reportados sobre los efectivos, obtenidos en Chúa, para la profundidad de 5 metros

4. Actividad fotosintética del fitoplancton

4.1 Método del ^{14}C

Medidas de producción primaria han sido efectuadas de febrero 1979 a mayo 1980 en las estaciones de Chúa y de Sukuta, a las profundidades: 0,5; 1; 3; 5; 8; 12; 18 y 27 metros para la primera y 0,5; 1; 3 y 5 metros para la segunda. Incubaciones in-situ, en presencia de una solución de $\text{Na}^{14}\text{CO}_3$ radiactiva ($4\mu\text{Ci}$ por muestra), han sido realizadas durante 3 horas, desde las 10.30 hasta las 13.30 horas. En cada profundidad han sido sumergidos 3 frascos en vidrio de 250 ml cada uno: dos claros y uno oscuro (enrollado con papel de aluminio).

Las muestras, después de incubación, estaban conservadas en la oscuridad y filtradas sobre membranas de $0,47\mu\text{m}$ de porosidad. Dentro de un desecador fueron sometidas ellas a vapores de HCl concentrado, para eliminar cualquier indicio de ^{14}C no fijado. Insertadas separadamente entre dos soportes de polystireno, sin entrar en contacto con la superficie activa del filtro, estaban envueltas en bolsa de plástico. Todas esas operaciones eran hechas a bordo mismo del bote, durante las horas que seguían a la recuperación de los frascos después de la incubación. Así protegidos, los filtros eran enviados luego para medidas de actividad, en centelleo líquido, al laboratorio de Arago de Banyuls sur-mer.

La producción primaria correspondiente a la actividad de los filtros fue calculada por medio de la fórmula preconizada por la Agencia Internacional para la Determinación del ^{14}C (The International Agency for ^{14}C Determination. 2920 Charlottenlund, Dinamarca).

En cada profundidad de incubación, la producción primaria es calculada a partir de la diferencia entre el promedio de las actividades de los frascos claros y la del frasco oscuro. La actividad del frasco oscuro no es poco importante puesto que la producción primaria que le corresponde es, en promedio, cercana a $0,4 \text{ mg C/m}^3 \cdot \text{h}$.

4.2 Integración diaria de la producción primaria

La producción diaria por unidad de superficie $\approx P$ ($\text{mg C/m}^2 \cdot \text{d}$) es la suma de las producciones instantáneas horarias $\approx P$, medidas en el curso del día.

Igualmente, la radiación global diaria de la superficie del lago $\approx I$ ($\text{J/m}^2 \cdot \text{d}$) es la suma de las radiaciones horarias $\approx I$, medidas en el curso del día. Las medidas efectuadas durante 20 días del período octubre 1979 hasta mayo 1980 han permitido establecer la relación promedio siguiente:

$$\approx P = 9 \approx I \text{ mediodía}$$

donde $\approx I$ mediodía = la radiación horaria promedio de la superficie del lago, cercana al mediodía (entre 10.30 y 13.30 h).

Si se plantea, a priori, la hipótesis según la cual la actividad fotosintética P es proporcional a la iluminación I -aunque sea aproximadamente una función de $\log I$ (LEMOALLE,

comunicación personal) - y no varía en el curso del día, la producción diaria por unidad de superficie ΣP puede ser estimada por una relación del mismo tipo que la precedente:

$$\Sigma P = 9 \cdot P_{\text{mediodía}}$$

donde $P_{\text{mediodía}}$ = la producción primaria horaria por unidad de superficie, cercana al mediodía (entre 10.30 y 13.30 h).

Esta relación, aunque aproximada, será retenida para nuestro estudio. Por otra parte, es muy cercana a la obtenida por LEMOALLE (1979, p. 188) sobre el lago Tchad (14° de latitud norte), por el método al oxígeno: $\Sigma A / A_{\text{mediodía}} = 9,1 \pm 1,6$ (umbral del 95%).

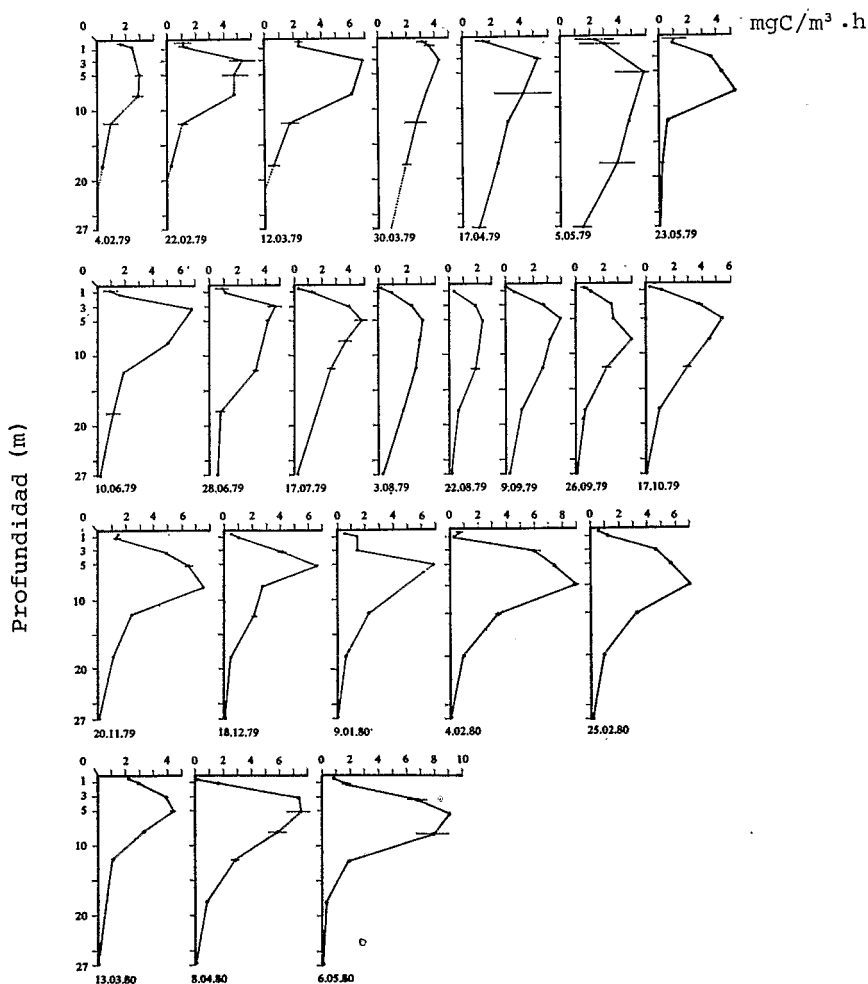


Fig. 14: Perfiles verticales de la producción primaria en la estación de Chúa

4.3 Perfiles verticales de producción primaria

4.31 Estación de Chúa

La actividad fotosintética del fitoplancton es dependiente de la iluminación que recibe. El fenómeno de inhibición de superficie es particularmente bien marcado dentro del primer metro de la capa de agua. La producción primaria óptima P_{opt} es alcanzada a profundidades que varían entre 3 y 5 metros, es decir para energías incidentes incluidas entre el 18% y el 35% de I' . Se la encontró excepcionalmente a 8 metros de profundidad el 23 de mayo de 1979. La producción primaria por unidad de superficie (*) varía entre 292 mg C/m²·d el 22 de agosto de 1979 y 972 mg C/m²·d el 5 de mayo de 1979. El promedio anual es 555 mg C/m²·d, o sea un poco más de un tercio del promedio en el Lago Mayor: 1450 mg C/m²·d (RICHERSON & al. 1977)(fig.14).

Las fuertes producciones primarias medidas a profundidades superiores a 25 metros, donde llega menos del 0,5% de la luz incidente de superficie (2 mg C/m³·h, en mayo 1979), corresponden a las poblaciones fisiológicamente activas, constituidas en gran parte por *Monoraphidium sp.*, arrastradas hasta las capas profundas gracias a las primeras mezclas ocasionadas por el enfriamiento y los vientos.

En agosto y septiembre 1979, las biomásas fitoplanctónicas débiles inferiores a 300 mg C/m² siguen a producciones primarias débiles (más o menos 400 mg C/m²·d), en razón del empobrecimiento de la masa de agua en sales nutritivas cuyos contenidos no son más de 4 mg PO₄-P/m³, 2 mg NO₃-N/m³ y 120 mg SiO₄H₄/m³.

En noviembre y diciembre 1979, las capas superiores son progresivamente colonizadas por poblaciones de Clorofíceas: *Monoraphidium sp.* y *Mougeotia sp.*, y la producción primaria llega así a 600 mg C/m²·d.

*) La integración de la producción primaria por unidad de superficie es realizada aquí por medio del método de Simpson:
Es decir X_0, X_1, \dots, X_n puntos igualmente repartidos de manera que $x^i = X_0 + ih$ para $i = 0, 1, 2, \dots, n$ y $f(X_0), f(X_1), \dots, f(X_n)$ los valores correspondientes de $f(X)$. No es necesario que la función sea conocida explícitamente; n debe ser un entero positivo par; h es el incremento. El método de Simpson es el siguiente:

$$\int_{X_0}^{X_n} f(x) \cdot dx = \frac{h}{3} [f(X_0) + 4 f(X_1) + 2 f(X_2) + \dots + 4 f(X_{n-3}) + 2 f(X_{n-2}) + 4 f(X_{n-1}) + 2 f(X_n)]$$

Este cálculo es realizado por programación de una calculadora HP 25 (programas de aplicación Hewlett-Packard).

4.32 Estación de Sukuta

Los perfiles verticales de producción primaria, realizados sobre el período septiembre 1979 hasta mayo 1980, presentan igualmente el fenómeno de inhibición de superficie. En razón de la transparencia elevada ($\epsilon = 0,31/m$ en promedio) y de la baja profundidad de la estación de Sukuta, esos perfiles no son de aspecto clásico; la profundidad de P_{opt} es muy variable (fig.15).

Los mínimos de producción primaria son medidos en período invernal (50 mg C/m².d) y los máximos en período estival y otoñal (180 mg C/m².d) (fig.16).

Las producciones diarias por unidad de superficie son, en promedio, cinco veces más débiles en Sukuta que en Chúa (la reducción de la capa eufótica de Sukuta a 6 metros, en contra de más de 17 metros en promedio en Chúa, es en gran parte responsable de eso) donde las biomazas fitoplanctónicas ponderadas ahí son 10 veces inferiores.

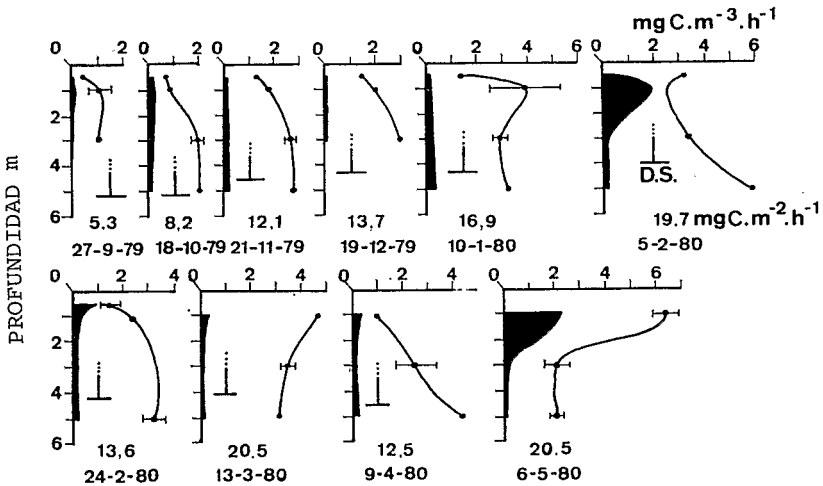


Fig. 15: Perfiles verticales de la producción primaria en la estación de Sukuta (en negro, la producción dentro de frascos oscuros)

4.4 Producción primaria por unidad de biomasa

El coeficiente de actividad (NAUWERK 1963), frecuentemente llamado tasa de renovación del fitoplancton, es calculado para cada perfil de producción primaria, por medio de la relación:

$$\frac{\leq P}{B} = \frac{\text{producción primaria diaria por unidad de superficie (mg C.m}^{-2}\text{/d)}}{\text{biomasa por unidad de superficie (mg C.m}^{-2}\text{)}}$$

Para las estaciones de Chúa y de Sukuta, el coeficiente de actividad (apuntado convencionalmente P/B) se escalona entre 0,1 y 0,4/día. El tiempo de reciclaje de la biomasa en carbono es el inverso de esta relación, sea 10 días para Chúa y 2,5 días para Sukuta. El reciclaje es más rápido durante la primavera que en otoño (fig.16).

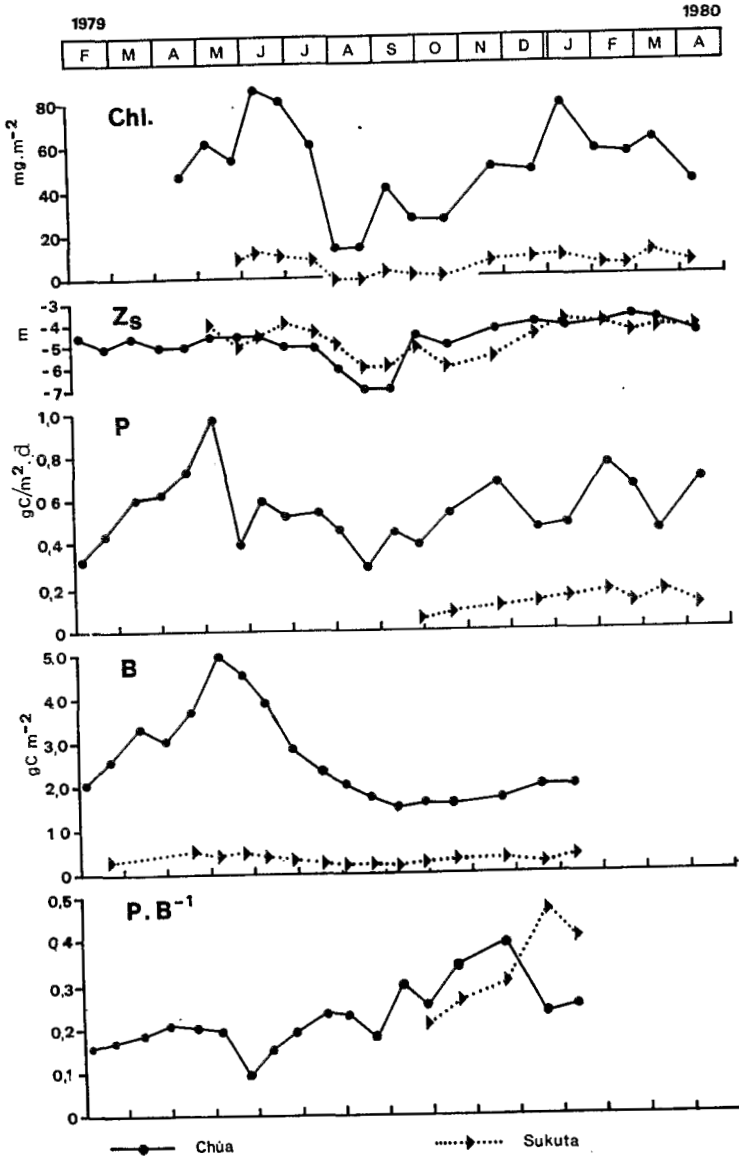


Fig. 16: Contenido en Clorofila (Chl), transparencia (Z), producción primaria (P), biomasa fitoplanctónica (B) y producción primaria por unidad de biomasa (P.B⁻¹) en las estaciones de Chúa y de Sukuta

4.5 Eficiencia fotosintética

La eficiencia fotosintética del fitoplancton representa la proporción de energía solar incidente fijada en la totalidad de la columna de agua, por la fotosíntesis.

La eficiencia fotosintética diaria es estimada por la relación:

$$E_P = \frac{\sum \sum P \text{ (Kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1})}{\sum \sum I \text{ (Kcal} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{d}^{-1})}$$

donde $\sum \sum P$ y $\sum \sum I$ tienen las mismas significaciones que en 3.2 e I corresponde a la energía incidente visible (400-700 nm) recibida en el curso del día. E_P es expresada en % de la energía incidente aprovechable para la fotosíntesis. Las conversiones siguientes son adoptadas en su cálculo:

$$1 \text{ watt} \cdot \text{m}^{-2} = 4,6 \mu\text{E} \cdot \text{m}^{-2} \cdot \text{seg}^{-1} (*) = 1,433 \cdot 10^{-3} \text{ cal} \cdot \text{cm}^{-2} \cdot \text{min}^{-1}$$

y $1 \text{ gC} = 10 \text{ Kcal}$.

El período de medida al ser reducido de octubre 1979 a mayo 1980, sólo los valores extremos de E_P son indicados a continuación.

En la estación de Chúa, E_P varía entre 0,12% el 18 de diciembre de 1979 y 0,23% el 6 de mayo de 1980. E_P tiene por promedio 0,17% ($n = 7$) (**).

En la estación de Sukuta, E_P varía entre 0,03% (de noviembre 1979 a enero 1980) y 0,06% (de marzo a mayo 1980). E_P tiene por promedio 0,04%.

La eficiencia fotosintética media E_P medida en Chúa corresponde a 0,19%, la tercera parte de la medida por RICHERSON y al. (1977) en el Lago Mayor: 0,58% (promedio anual para la capa 0-27,7 metros después de la corrección por la luz reflejada y la radiación no fotosintética activa).

La medida poco elevada de \bar{E}_P en Sukuta proviene en gran parte de la baja profundidad de esta estación (la producción $\sum \sum P$ es expresada por unidad de superficie).

4.6 Asimilación de carbono en la oscuridad

Dentro de la zona incluida entre 1 y 15 metros de profundidad en Chúa y entre 1 metro y el fondo en Sukuta, la asimilación de carbono en los frascos oscuros representa siempre un porcentaje bastante importante (el 6 al 16%) de la debida a la

(*) Factor de conversión determinado por MAC CREE (1972) a partir de diferentes fuentes luminosas, cuya emisión está comprendida entre 400 y 700 nm.

(**) $\sum \sum P$ es integrado entre la superficie y 27 metros de profundidad, para la estación de Chúa, y entre la superficie y 6 metros para la estación de Sukuta.

fotosíntesis. La fijación de carbono en la oscuridad varía en función de la profundidad. Los perfiles verticales obtenidos son, por otra parte, de aspecto muy parecido a los correspondientes a la fotosíntesis. Para el conjunto de las medidas en Chúa (efectuadas entre 1 y 15 metros de profundidad) los valores medios en las diferentes profundidades oscilan entre 0,2 y 1,0 mg C/m³.h. El promedio es 0,4 mg C/m³.h. La proporción de asimilación en la oscuridad presenta un máximo dentro el primer metro de agua, donde la fotosíntesis es inhibida por la luz. En la superficie, en Chúa y en Sukuta, la actividad de los frascos oscuros es casi igual a la de los transparentes. La asimilación de carbono en la oscuridad puede sobrepasar el 1,0 mg C/m³.h. Un segundo máximo existe bajo la zona eufótica en Chúa, a más de 18 metros de profundidad. La proporción de asimilación en la oscuridad excede lo más frecuentemente el 30%. La asimilación de los frascos oscuros puede ser aun superior a la de los claros a profundidades mayores a los 25 metros, donde la luz es casi nula.

La asimilación de carbono en la oscuridad cambia poco durante el año. Sin embargo, se nota un ligero aumento en octubre-noviembre. Es probable que el débil gradiente de la temperatura sea la causa, por lo menos en parte.

Esta asimilación es, sin duda, debida a la actividad de bacterias quimicolitotrofas aerobias en plena agua (bacterias del ciclo de nitrógeno o de azufre: nitrificantes o sulfooxidantes).

Al contacto del fondo en Chúa, la actividad de las bacterias anaerobias es reducida con el tiempo al período de estratificación (febrero a abril) donde el contenido en oxígeno disuelto, como consecuencia de su consumo, puede ser inferior a 0,5 g /m³ y aun, a veces, nulo. Por el contrario, en la zona anaerobia del sedimento, la actividad mineralizante de las bacterias debe ser importante a todo lo largo del año, como lo muestra el consumo de oxígeno por los sedimentos al nivel del fondo en Chúa. Ahí, igualmente, puede haber asimilación de CO₂ por algunos organismos bacterianos especializados. Por otra parte, las algas también pueden utilizar los procesos de heterotrofia. Existe toda una graduación de la heterotrofia hasta la autotrofia y todos los grupos intermediarios entre heterotrofos verdaderos y quimicolitotrofos pueden coexistir, en particular, en las aguas poco oxigenadas, como es el caso de la profundidad en Chúa.

5. Conclusiones

La latitud del Lago Menor (16° sur) es particularmente responsable de la amplitud débil de las variaciones estacionales de su régimen físico. Su gran altura influye particularmente sobre la temperatura de sus aguas. La luz incidente global llegando a la superficie varía solamente de 445 a 579 cal/cm².d (BOULANGE & AQUIZE 1981) y la temperatura extrema de sus aguas solamente de 10 a 15°C.

El 67% del volumen del Lago Menor corresponde a profundidades inferiores a 10 metros. Así la mayor parte del Lago Menor es sometida a fluctuaciones diarias de temperatura desde la superficie al fondo. La insolación elevada y la nebulosidad débil (excepto durante la estación de lluvias) engendran un régimen diario de brisas solares. El gradiente térmico vertical débil que se establece progresivamente en el curso del

día en el primer metro de agua, es destruido por el enfriamiento nocturno de la atmósfera. Esa ausencia de estratificación térmica estacional y la temperatura de sus aguas muy superior a 4°C permite, según la clasificación de HUTCHINSON & LÖFFLER (1956), incluir la mayor parte del Lago Menor entre los lagos polimícticos "calientes".

Sólo la zona más profunda del Lago Menor, la fosa de Chúa (40 metros de profundidad), es el lugar de la alternancia de una estratificación estival de amplitud débil (inferior a 2°C) a profundidades comprendidas entre 20 y 30 metros y de una homotermia invernal. La evolución de los perfiles verticales de temperatura y de oxígeno disuelto testimonia la circulación completa de las aguas de la superficie al fondo, de junio a agosto, así como del carácter holomíctico de la fosa de Chúa. Se distingue del resto del Lago Menor puesto que presenta las características de un lago monomíctico "caliente". El régimen de vientos, acoplado al enfriamiento invernal, desestabiliza el conjunto de la capa de agua y causa así, en esta fosa, la existencia de un ciclo de variación anual de fitoplancton, mucho más marcado que en el resto del Lago Menor. La acción conjunta de los vientos y del enfriamiento sobre la dinámica del fitoplancton es equivalente a la de las variaciones estacionales de la radiación solar incidente en las latitudes más altas.

Las biomásas fitoplanctónicas del conjunto de las estaciones del Lago Menor, expresadas por unidad de volumen, son comparables a las del Lago Mayor. En cambio, expresadas por unidad de superficie, especialmente en razón de la gran disparidad de las profundidades, las biomásas equivalentes de la fosa de Chúa y del Lago Mayor, dominan con un factor 10 las del resto de las estaciones del Lago Menor. La repartición vertical del fitoplancton - constituido en mayor parte de formas inmóviles - es particularmente dependiente del gradiente de estratificación del medio. Los muestreos efectuados cerca del mediodía, a diferentes profundidades en la estación de Chúa, no han permitido encontrar, inclusive en el período de estratificación, una variación notable en la composición vertical del fitoplancton.

Según los criterios definidos por LIKENS (1975), el Lago Menor (fosa de Chúa excluida) con biomásas fitoplanctónicas cercanas a 100 mg C/m³, contenidos en fosfatos y nitratos inferiores a 5 µg/l y 250 µg/l, respectivamente, puede ser incluido entre los lagos oligotróficos.

Los perfiles verticales de producción primaria en la fosa de Chúa presentan una fuerte inhibición de la actividad fotosintética en el primer metro de profundidad. La zona eufótica Z_{eu} , limitada por definición por la profundidad donde llega solamente 1 % de la energía luminosa subsuperficial (cf. 2.23), es importante, puesto que se extiende en promedio anual a más de 17 metros de profundidad. En febrero-marzo 1980, Z_{eu} varía entre 17,5 y 18,5 metros. Durante este período la termoclina está bien desarrollada y la profundidad del máximo del gradiente de temperatura $Z_{máx}$ llega a 25 metros. Esa es una característica de lago oligotrófico de gran transparencia. En razón de condiciones fisiológicas diferentes (especialmente en lo que concierne a la luz) dos capas conteniendo fitoplancton se aíslan una sobre la otra. La biomasa fitoplanctónica del epilimnio es relativamente débil como consecuencia de la utili-

zación de las sales nutritivas y de la inhibición por la luz, y el máximo se observa ligeramente encima de la termoclina, a más o menos 15 metros de profundidad. Las lluvias que ocurren durante este período, por el aporte en nitratos de origen atmosférico que representan y la nebulosidad que las acompaña, contribuyen probablemente a limitar el hundimiento de este máximo de biomasa. En efecto, en los lagos particularmente transparentes (Baikal, Tahoe, Crater), este máximo llega a una profundidad muy superior a la de la termoclina.

La profundidad Z_{opt} donde la producción primaria es óptima, P_{opt} , se encuentra entre 5 y 8 metros en la estación de Chúa. Los contenidos en nitratos y fosfatos, constantes en los primeros 20 metros de agua, permiten pensar que la penetración de la luz determina de manera esencial la forma del perfil de producción primaria. Medidas de producción primaria cercanas a $1 \text{ mg C/m}^3 \cdot \text{h}$ en profundidades superiores a 20 metros, no son raras en invierno. Aunque la disponibilidad en sales nutritivas sea débil durante este período del año (es máxima en el período de estratificación), tiende a favorecer la producción primaria a niveles donde la energía luminosa es limitante. Es difícil hablar de adaptación de las algas a radiaciones débiles, en tales condiciones de inestabilidad del medio, puesto que ninguna estructura vertical neta fue observada en la composición del fitoplancton. A lo sumo, esta particularidad es testimonio de la capacidad de fotosíntesis del fitoplancton a iluminaciones débiles.

A partir de esos diferentes elementos, es posible establecer una comparación entre el Lago Menor por una parte, la fosa de Chúa y el Lago Mayor por otra parte. Siguiendo el movimiento general de las aguas, un aporte permanente en sales nutritivas disueltas existe del Lago Mayor al Lago Menor (CARMOUZE & al. 1978). Pero, en el Lago Mayor, profundo, los elementos nutritivos asimilados desaparecen en la mayor parte de la zona eufótica durante la caída que sigue la muerte celular del fitoplancton. Así, son aguas empobrecidas en sales nutritivas que llegan al Lago Menor. Sin embargo, la proximidad del fondo y la inestabilidad permanente de la estructura térmica de la mayoría de las aguas del Lago Menor, vuelven más disponible la materia orgánica mineralizada al nivel del sedimento. Pero los contenidos en sales nutritivas son, en realidad, el resultado entre los aportes y su consumo por las algas. Así, los contenidos débiles del Lago Menor en sales nutritivas podrían también tener por causa un uso más completo.

Por otro lado, el nivel que recibe la energía óptima es raramente alcanzado: la baja profundidad y las aguas transparentes, responsables de una Z_{eu} virtual demasiado fuerte, limitan considerablemente la producción primaria del Lago Menor, por unidad de superficie. Las eficiencias fotosintéticas medidas en la estación de Sukuta, inferiores a 0,06% (cf. 4,5) comparadas con las del Lago Mayor, que varían entre 0,12 y 0,54% (RICHERSON & al. 1977), testimonian aquello.

En otros términos, el Lago Menor (fosa de Chúa excluida) es favorecido por el ciclo de sus elementos nutritivos, cuyo retorno en la zona eufótica no es perturbado por la estratificación, pero desfavorecido, en comparación con el Lago Mayor, por su profundidad. La producción fitoplanctónica promedio del Lago Menor, inferior a $300 \text{ mg C/m}^2 \cdot \text{d}$, confirma su carácter de

lago oligotrófico. Pero hay que señalar que la producción del plancton límnic, estudiado aquí, es solamente una parte, probablemente relativamente débil, de la producción vegetal del Lago Menor. En efecto, el 56% de la superficie del Lago Menor es ocupado por una vegetación acuática constituida por macrofitas acuáticas (totorá), algas fijas (praderas de *Chara*, en particular) y de perifiton (no evaluado). Las characeas, por sí solas, cubren el 32% de la superficie en agua del Lago Menor, a profundidades que se escalonan entre 3 y 9,5 metros. Su producción neta alcanza 0,70 a 1,19 cal/cm².h (es decir más o menos 8,4 a 14,4 g C/m².d)(*) y representa el 60% de la producción global de las plantas acuáticas del Lago Menor (COLLOT 1981).

La fosa de Chúa, por su profundidad, la ausencia de producción vegetal béntica, su carácter monomíctico, aunque situada en el Lago Menor, se parece mucho más al Lago Mayor. Controlada por los aportes y la disponibilidad en sales nutritivas, su producción primaria queda inferior a 1 g C/m².d. Los movimientos laterales de las masas de agua son bastante limitados para no influir sobre la concentración en elementos nutritivos en la región de Chúa; como todo el resto del Lago Menor, sus aguas son de tipo oligotrófico.

Aunque de tipo monomíctico, la fosa de Chúa presenta fluctuaciones de estabilidad de la parte superficial (20 metros) de su columna de agua, que no son estacionales (cuando ocurre un golpe de viento, una tormenta, p.ej.). En ello, las aguas de la fosa de Chúa presentan similitudes con las de lagos de más baja altitud s.n.m. En cambio, su epilimnio se opone al de un lago monomíctico caliente como el lago Lanao (9° de latitud norte) que, aunque presentando fluctuaciones, está estratificado durante la mayor parte del año.

La circulación vertical lleva a la zona eufótica aguas ricas en sales nutritivas que provienen del hipolimnio y provoca, desde el mes de marzo, el hundimiento de la termoclina hasta más o menos 30 metros de profundidad. La homogeneización del epilimnio provoca cambios de contenidos en sales nutritivas tanto en la superficie como en el fondo. LEWIS (1974) utiliza el término "atelmixis" para calificar esta mezcla de dos niveles de características químicas diferentes, individualizadas en el curso de la estratificación.

La biomasa fitoplanctónica media en la fosa de Chúa: 2,6 g C/m² es relativamente importante. Es debida en parte a los volúmenes celulares elevados de las especies de *Peridinium* y de *Mougeotia* presentes. Pero, *Monoraphidium sp.*, especie nanoplanctónica cuyo largo es 17 µm, domina netamente las biomásas y densidades fitoplanctónicas totales en Chúa, durante la mayor parte del año (cf. 3.31). Las Clorofíceas y Dinofíceas dominan en Chúa como en el resto del Lago Menor. LEWIS & al. (1976) en su estudio sobre el lago Mucabaji, situado a 3550 m s.n.m. en los Andes venezolanos, muestra igualmente el predominio de esos dos grupos. En las biomásas, las Clorofíceas no dominan casi nunca en los lagos tropicales de alta montaña. Al contrario, los resultados de RICHERSON & al. (1977) sobre el Lago Mayor, ponen

(*) Si se usan los factores de conversión siguientes: 1 mg C degradado produce 9,36 cal, en cuatro horas de incubación (entre las 10.30 y 13.30 h) la producción primaria medida representa el 35% de la diaria.

en evidencia el predominio de biomasa por la Cyanofítica *Anabaena sphaerica* y las Clorofíceas *Ulothrix subtilissima* y *Oocystis borgei*.

Así, por sus diferentes características: radiación incidente, factores físico-químicos y biológicos, el Lago Menor es comparable a los lagos de altura de tipo alpino. Su producción primaria mediana es cercana a la del Vorderer Finstertaler See de los Alpes austríacos (PECHLANER 1966; PECHLANER & al. 1972) y de los lagos del valle de Port-Bielh de los Pyreneos franceses (CABLANCQ & LAVILLE 1969; CABLANCQ 1972), presentadas en la Tabla 2. Sin embargo, se distingue por una tasa de renovación más elevada de su fitoplancton, su carácter polimíctico y la ausencia de un período de heladas.

RODHE (1969) presenta un esquema que permite distinguir los lagos de tipos tróficos en función de su nivel de producción anual. El autor incluye entre los lagos oligotróficos aquellos de producción anual inferior a $25 \text{ g C/m}^2 \cdot \text{año}$. Sin embargo, sugiere que este límite, en caso de ciertos medios, puede ser transigido.

La tabla 2 da la estimación de producciones primarias anuales en Sukuta, en la fosa de Chúa y en el Lago Mayor (RICHERSON & al. 1977), así como las de otros lagos estudiados por el programa IBP (LE CREN & LOWE-Mc CONNELL 1980). Mientras la estación de Sukuta, representativa de la mayor parte del Lago Menor, puede ser todavía considerada como oligotrófica, la fosa de Chúa y el Lago Mayor exceden demasiado del límite superior de producción anual propuesto por RODHE (1969). En su esquema, los lagos donde la producción anual sobrepasa $75 \text{ g C/m}^2 \cdot \text{año}$, pertenecen a los lagos eutróficos. Sin embargo, el Lago Sammamish, cuya producción anual se escalona entre 170 y $260 \text{ g C/m}^2 \cdot \text{año}$, es clasificado por WESTLAKE (1980) como mesoeutrófico, aunque sobrepasa los 25 a 75 g C/m^2 anualmente, propuestos por RODHE para este tipo de lago. Con una producción anual cercana a $200 \text{ g C/m}^2 \cdot \text{año}$, la fosa de Chúa puede ser clasificada, de la misma manera, entre los lagos mesoeutróficos definidos por WESTLAKE.

Tabla 2: Producciones primarias del lago Titicaca y de otros lagos estudiados dentro del cuadro del programa IBP (según WESTLAKE 1980):

- a - producciones anuales estimadas a partir de la producción diaria promedia: $555 \text{ mg C/m}^2 \cdot \text{d}$ para Chúa y $129 \text{ mg C/m}^2 \cdot \text{d}$ para Sukuta. Notaremos que la producción integrada sobre el período 1 de mayo de 1979 al 30 de mayo de 1980 (según el método de Simpson) en Chúa permite calcular una producción anual de 200 mg C/m^2 .
- b - Producción anual calculada a partir de la estimación de RICHERSON & al. (1977): sean $5300 \text{ Kcal/m}^2 \cdot \text{año}$ convertidos en $\text{mg C/m}^2 \cdot \text{año}$, y considerando que la degradación de 1 g de carbono desprende $9,36 \text{ Kcal}$.

Las medidas de P_{opt} y $\leq P_{\text{mediodía}}$ correspondientes a los diferentes lagos, dadas en mg O_2 , han sido convertidas en mg C , sabiendo que la liberación de 1 mg de O_2 es equivalente a la síntesis de $0,375 \text{ mg C}$. Los valores de $\leq P_{\text{mediodía}}$ han sido extrapolados a partir de aquéllos de $\leq P$ por la relación $\text{media } \leq P_{\text{mediodía}} = \leq P / 9$.

Años	Lago	Latitud	Altitud s.n.m. (m)	Tipo trófico	P _{opt} (mgC/m ³ ·h)	P _{mediodía} (mgC/m ² ·h)	P _{mediodía} / P _{opt}	ΣΣ P (mgC/m ² ·d)	Producción (gC/m ² ·año)
1979/80	Titicaca Sukuta Chúa Lago Mayor	16°00'S	3808	oligotrófico mesoeutrófico eutrófico	1,1-6,4 2,4-9,0 3,0-26,0	5,3-21,0 32 -110 86 -295	2,9-5,0 8,7-18,7 7,4-15,9	48 - 185 290 - 975 720 -2860	47 ^a 203 ^a 566 ^b
1968/70	Vord.Finster- taler See (Austria)	42°17'N	2237	oligotrófico	45	0,1-35	0,002-0.8	1 -315	24-31
1969/70	Pink-See (Austria)	38°02'N	2115	oligotrófico	21	0,6-2,3	0,03-0,1	5 - 21	24
1971	Chester Morse (EE.UU.)	47°20'N	473	oligotrófico	4	3,8-175	1-45	30 -1600	47
1967/70	Port-Bielh (Francia)	42°50'N	2285	oligotrófico	6	0,01-30	0,02-5	0,1-270	25
1972	Trummen (Suecia)	56°52'N	161	mesoeutrófico	490	60-300	0,1-0,6	550-2750	180
1970/71	Sammanish (EE.UU.)	47°36'N	12	mesoeutrófico	40	5-160	0,1-4	45-1430	170-260
1968/71	Leven (Escocia)	56°10'N	107	eutrófico	390	17-900	0,04-2,3	150-7900	340-620
1965/67	Pasqua (Canadá)	50°48'N	479	eutrófico	530	70-1200	0,1-2,3	630-10000	450-460
1966	Katepwa (Canadá)	50°40'N	478	eutrófico	190	50-700	0,3-3,7	450-6000	560

Tabla 2 : Producciones primarias (explicaciones ver p. 56)

Finalmente, para generalizar, el Lago Titicaca en su conjunto se caracteriza por la coexistencia de dos medios extremos: un medio eutrófico, el Lago Mayor, y un medio oligo a mesotrófico, el Lago Menor. La fosa de Chúa constituye un ambiente intermedio de tipo mesoeutrófico.

Del análisis de la tabla 2 vemos:

- que la oligotrofia del Lago Menor es comparable a la de los lagos de altura de tipo alpino o pirenaico;
- que la eutrofia relativa del Lago Mayor es cercana a la de los lagos templados del hemisferio norte y situados a altura media, como los lagos canadienses;
- que la mesoeutrofia de la fosa de Chúa se parece a la de los lagos de más alta latitud.

Resumen

El objeto de este estudio es el Lago Menor o Huiñaimarca (el área ubicada al sur del estrecho de Tiquina en el lago Titicaca) como ambiente de poblaciones de fitoplancton. Las influencias climáticas, particularmente la gran amplitud térmica en áreas montañosas tropicales de gran elevación (la superficie del lago está a 3808 m s.n.m.), determinan que la mayor parte del Lago Menor sea de un tipo cálido polimíctico, mientras que la fosa de Chúa sea de un tipo cálido monomíctico, como también lo es el Lago Mayor.

Las temperaturas y la energía lumínica fueron medidas en el agua, encontrándose coeficientes de atenuación entre 0,22 y 1,10/m.

La composición química del agua se analizó en detalle: Se midieron la cantidad de sales disueltas, conductividad, carbono disponible, CO₂ y O₂ disueltos, fosfatos, nitratos, sílice y pH. Las sales nutritivas no parecían limitantes al ser renovadas constantemente por los tributarios del lago.

La productividad primaria del fitoplancton fue de 50g C/m².año en el Lago Menor y de 200g C/m².año en la fosa de Chúa.

La biomasa fitoplanctónica varió entre 0.4 y 1,2 g /m³. Las concentraciones de clorofila raramente excedieron 5 mg/m³. Las poblaciones de fitoplancton se caracterizaron por una diversidad de especies relativamente alta. Se presentan diagramas de frecuencia por rango y se describió la sucesión ecológica en estas comunidades. Las Clorofíceas predominaron durante todo el año y las Clorococcales, especialmente *Monoraphidium* sp. dominaron en primavera y verano, mientras que en otoño e invierno las Zygnematales fueron más importantes con presencia de *Mougeotia* sp. Las Peridíneas y Desmidiáceas también fueron abundantes, las últimas representadas especialmente por *Cosmarium phaseolus*.

Zusammenfassung

Populationen, Biomasse und Produktion des Phytoplanktons im Titicaca-See

Das Untersuchungsobjekt dieser Arbeit ist der kleine Titicaca-See oder Huiñaimarca (südlich der Enge von Tiquina) als Lebensstätte für Phytoplankton-Populationen.

Die Klimaeinflüsse, besonders die grossen täglichen Temperaturamplituden, wie sie für tropische Hochgebirge typisch sind, (die Oberfläche des Titicaca-Sees liegt in 3808 m über Meeresebene), bewirken, dass der größte Teil des Kleinen Sees zum warm-polymiktischen Typ gehört, während das Becken von Chúa - ebenso wie der Große See - zum warm-monomiktischen Typ gehören.

Es wurden Temperatur- und Lichtabfallsprofile gemessen, und als Extinktionskoeffizient ergab sich 0,22 bis 1,10 pro m Tiefe.

Bezüglich der chemischen Zusammensetzung des Seewassers wurden die Gesamtmenge gelöster Salze, die elektrische Leitfähigkeit, der verfügbare Kohlenstoff, Kohlensäure und Sauerstoff in Lösung, Phosphate, Nitrate, Silikate und pH-Werte erfasst. Die Pflanzennährstoffe scheinen kein limitierender Faktor zu sein, da sie stets von den Zuflüssen ersetzt werden.

Die jährliche Primärproduktion des Phytoplanktons war 50 g C/m² im Kleinen See und 200 g/m² im Becken von Chúa.

Die Phytoplankton-Biomasse lag zwischen 0,4 und 1,2 g/m³. Die Chlorophyllmengen überstiegen selten 5 mg/m³. Die Populationen des Phytoplanktons zeichneten sich durch eine relativ hohe Artenvielfalt aus. Es werden Häufigkeitsdiagramme gezeigt und eine ökologische Sukzession dieser Gesellschaften beschrieben. Die Chlorophyceen dominierten während des ganzen Jahres. Die Chlorococcales - speziell *Monoraphidium* sp. waren im Frühling und Sommer die häufigsten, während im Herbst und Winter die Zygnematales mit *Mougeotia* sp. wichtiger waren. Die Peridineen und Desmidiaceen waren ebenfalls häufig, die letzteren vor allem durch *Cosmarium phaseolus* vertreten.

Abstract

Populations, biomass and primary production of the phytoplankton in the Titicaca lake.

The object of this study is the Small Titicaca Lake or Huiñamarca Lake (the area south of Tiquina strait) as an environment for phytoplankton populations.

Climatic influences, particularly the great daily thermal amplitude in tropical high mountain zones (the lake's surface is at 3808 m above sea level) determine that most of the Small Lake is of a warm polymictic type. The Chúa trough, as well as the Great Lake, belong to the warm monomictic type.

Temperatures and light energy were measured in water with an extinction coefficient between 0,22 and 1,10/m.

Chemical composition of the water was analyzed in detail. Dissolved salts, conductivity, available carbon, CO₂, O₂, phosphates, nitrates, silica and pH were measured. Nutrient salts did not appear to be limiting as they were constantly renewed by the inflowing rivers.

Primary production of phytoplankton was 50 g C/m².year in the Small Lake and 200 g C/m².year for the Chúa trough.

Phytoplankton biomass varied between 0,4 and 1,2 g/m³. Chlorophyll concentrations rarely exceeded 5 mg/m³. Phytoplankton populations were characterized by a relatively high species diversity. Rank-frequency diagrams are shown and ecological succession for these communities described. Chlorophyceae are predominant during the whole year. Chloro-

coccales, especially *Monoraphidium sp.*, were dominant in spring and summer, while in autumn and winter the Zygnematales were more important, with the presence of *Mougeotia sp.*. The Peridineae and Desmidiaceae were also abundant, the last ones especially represented by *Cosmarium phaseolus*.

Agradecimientos

Este trabajo ha sido realizado dentro del cuadro del convenio entre la Universidad Mayor de San Andrés (UMSA) en La Paz, Bolivia, y la ORSTOM.

C.Arze, H.Salm y M.Calliconde del Instituto de Investigaciones Químicas de la UMSA han realizado todas las medidas químicas de este estudio y han participado, por turno, al conjunto de las salidas al lago. Les agradezco particularmente por su espíritu de equipo, su cooperación y su abnegación. Quiero agradecer a R.Catari, nuestro conductor de lancha, cuya ingeniosidad, conocimiento del lago y de sus habitantes nos han permitido realizar nuestro programa. El clima de amistad y buen humor que nos ha animado durante esos 16 meses de trabajo en común nos ha permitido sobrellevar las dificultades. Agradezco también a la Señora L.Oriol del Laboratorio Arago de Banyuls s/mer en Francia, quien ha hecho las medidas de actividad de los filtros de producción primaria (determinación del ^{14}C).

Referencias

- BOULANGE, B., AQUIZE, E. 1981: Morphologie, hydrographie et climatologie du Lac Titicaca et de son bassin versant. - Rev. Hydrobiol. trop. 14, 269-287
- CABLANCQ, J. 1972: Phytoplancton et productivité primaire de quelques lacs d'altitude dans les Pyrénées. - Ann. Limnol. 8, 231-321
- CABLANCQ, J., LAVILLE, H. 1968: Étude morphométrique et physico-chimique de neuf lacs d'altitude du Massif de Néouvielle (Hautes Pyrénées). - Ann. Limnol. 4, 275-324
- CARMOUZE, J.-P., AQUIZE, E. 1981: La régulation hydrique du lac Titicaca et l'hydrologie de ses tributaires. - Rev. Hydrobiol. trop. 14, 311-328
- CARMOUZE, J.-P., ARZE, C., QUINTANILLA, J. 1977: La régulation hydrique des lacs Titicaca et Poopó - Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol. 11, 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, 329-348
- CARMOUZE, J.-P., ARZE, C., QUINTANILLA, J., MIRANDA, Y. 1978: Circulación de materia (agua-sales disueltas) a través del sistema fluvio-lacustre del altiplano: la regulación hídrica e hidroquímica de los lagos Titicaca y Poopó. - Cah. ORSTOM, sér. Géol. 10, 49-68

- CARMOUZE, J.-P., LAZZARO, X., LLANOS, G. 1980: Les associations ioniques dans les eaux continentales. Leurs conséquences sur la régulation thermo-dynamique d'un milieu aqueux. Cas des eaux du lac Tchad et du système fluvio-lacustre de l'altiplano bolivien. Programme de calcul. - Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol. 13, 3-34
- COLLOT, D., 1982: Les macrophytes de quelques lacs andins (lac Titicaca, lac Poopó, lacs des vallées d'Hichu Khota et d'Ovejhujo). - Rev. Hydrobiol. trop. (sous presse)
- DEVAUX, J. 1975-76: Dynamique des populations phytoplanctoniques dans deux lacs du Massif Central. - Ann. Stat. Biol. Besse- en Chandesse, 10 suppl. 185 p.
- DEVAUX, J. 1980: Structure des populations phytoplanctoniques dans trois lacs du Massif Central: successions écologiques et diversité. - Acta Oecologica, col. Génér. 1, 11-26
- ELLENBERG, H. 1981: Desarrollar sin destruir. - Cochabamba: PORTALES, 55 p.
- FRONTIER, S. 1969: Méthodes d'analyse statistique applicables à l'écologie du plancton. - Doct. Sci. Centre ORSTOM. Nosy-Bé, 7, multigr., 33 p.
- FRONTIER, S. 1974: Contribution à la connaissance d'un écosystème néritique tropical: étude descriptive et statistique du peuplement zooplanctonique de la région de Nosy-Bé (Madagascar). - Thèse Doct. Etat Sciences, Univ. Aix Marseille.
- FRONTIER, S. 1976: Utilisation des diagrammes rangs-fréquences dans l'analyse des écosystèmes. - Bull. Rech. Océanogr. 1, 35-48
- FRONTIER, S. 1977: Réflexions pour une théorie des écosystèmes. - Bull. Ecol. 8, 445-464
- GILSON, H.C. (Ed.) 1939, 1940, 1955: Reports of the Percy Sladen trust expedition. - Trans. Linn. Soc. Lond. 1, 1-357
- GOLTERMAN, H.L. 1969: Methods for chemical analysis of freshwaters. IBP Handbook No 8, Oxford & Edinburgh: Blackwell Scient. Publ., 165 p.
- HAGMEIER, E. 1961: Plankton-Äquivalente. - Kieler Meeresforsch. 17, 32-47
- HEGEWALD, E., ALDAVE, A., HAKULI, T. 1976: Investigations on the lakes of Peru and their phytoplankton. 1. Review of literature, description of the investigated waters and chemical data. - Arch. Hydrobiol. 78, 495-506
- HEGEWALD, E., SCHNEPF, E., ALDAVE, A. 1978: Investigations on the lakes of Peru and their phytoplankton. 4. The algae of laguna Paca with special reference to *Chodatella subsalsa* and *Scenedesmus ellipticus*. - Arch. Hydrobiol. suppl. 51 Algological studies 21. 384-392
- HUTCHINSON, G.E., LÖFFLER, H. 1956: The thermal stratification of lakes. - Proc. Nat. Acad. Sci. 42, 84-86

- LAZZARO, X. 1981: Biomasses, peuplements phytoplanctoniques et production primaire du lac Titicaca. - Rev. Hydrobiol. 14, 349-380
- LE CREN, E.D., LOWE Mc CONNELL, R.H. (Ed.) 1980: The functioning of freshwater ecosystems. - IBP-Handbook No 22, Cambridge Univ. Press, 588 p.
- LEMOALLE, . 1979: Biomasse et production phytoplanctoniques du lac Tchad (1968-1976). Relations avec les conditions du milieu. - Thèse Doct. État Sci. Nat., Univ. Paris VI, Paris: ORSTOM
- LEWIS Jr., W.M. 1974: Primary production in the plancton community of tropical lakes. - Ecol. Monogr. 44, 377-409
- LEWIS Jr., W.M., WEIBEZÄHN, F.M. 1976: Chemistry, energy flow, and community structure in some Venezuelan freshwaters. - Arch. Hydrobiol. 50, 145-207
- LIKENS, G.E. 1975: Primary production of inland aquatic ecosystems. - Ecolog. Stud. 14, 185-202
- LUND, J.W.G., KIPLING, C., LE CREN, E.D. 1958: The inverted microscope method of estimating algal numbers and the statistical basis of estimations by counting. - Hydrobiologia 11, 143-170
- MAC ARTHUR, K.M. 1960: On the relative abundance of species. - Amer. Nat. 94, 25-36
- MC CREE, K.J. 1972: Test of current definitions of photosynthetically active radiation against leaf photosynthesis data. - Agric. Meteorol. 10, 443-453
- MONHEIM, F. 1956: Beiträge zur Klimatologie und Hydrologie des Titicaca-Beckens. Heidelberg: Selbstverlag Geogr. Inst., 192 p.
- MULLIN, M.M., SLOAN, P.R., EPPLEY, R.W. 1966: Relationship between carbon content, cell volume, and area in phytoplankton. - Limnol. Oceanogr. 11, 307-311
- NAUWERK, A. 1963: Die Beziehungen zwischen Zooplankton und Phytoplankton im See Erken. - Symp. Bot. Upsaliense 17, 1-163
- PECHLANER, R. 1966: Die Finstertaler Seen (Kühtai, Österreich). I. Morphometrie, Hydrographie, Limnophysik und Limnochemie. - Arch. Hydrobiol. 62, 165-230
- PECHLANER, R., BRETSCHKO, G., GOLLMANN, P., PFEIFER, H., TILZER, M., WEISSENBACH, H.P. 1972: The production processes in two high mountain lakes (Vorderer und Hinterer Finstertaler See, Kühtai, Austria). - IBP Symposium on productivity problems of freshwaters, Kazimierz. Dolny, Poland 1970. Proceed. UNESCO, 237-267
- POOLE, H.H., ATKINS, W.R.G. 1929: Photo-electric measurements of submarine illumination through the year. - J. Mar. Biol. Ass. U.K. 16, 297-324

- REYSSAC, J., DAO, N.T. 1977: Sur quelques pêches de phytoplancton effectuées dans le lac Titicaca (Bolivie-Pérou) en décembre 1976. - Cah. ORSTOM, sér. Hydrobiol. 11, 285-289
- RICHERSON, P.J., WIDMER, C., KITTEL, T., 1977: The limnology of lake Titicaca (Peru-Bolivia), a large, high altitude tropical lake. - Inst. Ecol. Publ. No 14, Davis: Univ. of California.
- RODHE, W. 1969 Crystallization of eutrophication concepts in Northern Europe. In: Eutrophication, causes, consequences, correctives. An International Symposium on Eutrophication, Univ. of Wisconsin, Madison, 1967, 50-64. Washington DC: Nat. Acad. of Sciences.
- SMAYDA, T.J. 1965: A quantitative analysis of the phytoplankton of the Gulf of Panama. II. On the relationship between ^{14}C assimilation and diatom standing crop. - Bull. Inter-amer. Trop. Tuna comm. 9, 465-531
- TRAVERS, M. 1971: Le microplancton du Golfe de Marseille: études quantitatives, structurales et synécologiques. Variations spatio-temporelles. - Thèse Doct. État Univ. Aix-Marseille, 595 p.
- UEHLINGER, V. 1964: Étude statistique des méthodes de dénombrement planctonique. - Arch. Sci. Univ. Genève 17, 121-223
- VOLLENWEIDER, R.A. (Ed.) 1969: A Manual on methods for measuring primary production in aquatic environments. IBP Handbook No 12, Oxford & Edinburgh: Blackwell Scient. Publ. 224 p.
- WESTLAKE, D.F. 1980: Primary production. In: The functioning of freshwater ecosystems. LE CREN & LOWE McCONNELL (Ed.) IBP Handbook No 22, Cambridge Univ. Press, 588 p.
- WIDMER, C., KITTEL, T. RICHERSON, P.J. 1975: A survey of the biological limnology of Lake Titicaca. - Verh. Intern. Verein Limnol. 19, 1501-1510

El texto es una traducción al español de la publicación:
LAZZARO, X. 1981: Biomasses, peuplements phytoplanctoniques et production primaire du lac Titicaca. - Rev. Hydrobiol. 14, 349-380
(un tanto resumido)

Dirección del autor:

Xavier Lazzaro,

Centro de ciencias biológicas e da saúde
Programa de Pós-graduação em Ecologia e recursos naturais
Caixa Postal 676, 13560 São Carlos. SP. Brasil

Cole B.B. PR. 1642
(j'ai quidi 1985)



ECOLOGIA en BOLIVIA

Revista del Instituto de Ecología

CONTENIDO

Prefacio: Información sobre el ORSTOM

Algunos datos sobre las pesquerías de la parte oriental del lago Titicaca Menor (J. Franc, L. Lazzarone y F. Zuna) 1

23203

Poblaciones, biomásas y producciones fitoplanctónicas del lago Titicaca (X. Lazzaro) 23

23204

Estrategia del estudio del sistema fluvio-lacustre del altiplano (J. Quintanilla A.) 65

Referencias de trabajos sobre lagos bolivianos en otras publicaciones 75

Nº 7

La Paz, Diciembre de 1985

B 23203, 23204, et 1
69 n